

Article

« Écologie des populations d'aulne vert (*Alnus crispa* (Ait.) Pursh) à la limite des forêts, Québec nordique »

Hélène Gilbert et Serge Payette

Géographie physique et Quaternaire, vol. 36, n°1-2, 1982, p. 109-124.

Pour citer cet article, utiliser l'information suivante :

URI: <http://id.erudit.org/iderudit/032472ar>

DOI: 10.7202/032472ar

Note : les règles d'écriture des références bibliographiques peuvent varier selon les différents domaines du savoir.

Ce document est protégé par la loi sur le droit d'auteur. L'utilisation des services d'Érudit (y compris la reproduction) est assujettie à sa politique d'utilisation que vous pouvez consulter à l'URI <https://apropos.erudit.org/fr/usagers/politique-dutilisation/>

Érudit est un consortium interuniversitaire sans but lucratif composé de l'Université de Montréal, l'Université Laval et l'Université du Québec à Montréal. Il a pour mission la promotion et la valorisation de la recherche. Érudit offre des services d'édition numérique de documents scientifiques depuis 1998.

Pour communiquer avec les responsables d'Érudit : info@erudit.org

ÉCOLOGIE DES POPULATIONS D'AULNE VERT (*Alnus crispa* (Ait.) Pursh) À LA LIMITE DES FORÊTS, QUÉBEC NORDIQUE

Hélène GILBERT et Serge PAYETTE, Département de phytologie et Centre d'études nordiques, université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4.

RÉSUMÉ Des populations d'aulne vert (*Alnus crispa* (Ait.) Pursh) de la région de la rivière aux Feuilles (58°15' N, 72° O) sont particulièrement bien développées sur les versants bien drainés exposés au sud et situés au-delà de la limite locale des forêts. Ces populations correspondent à une importante expansion de l'espèce surtout au cours du XX^e siècle, entre 1920 et 1960. L'essentiel des populations d'aulne vert sont apparues après 1920, à la suite de la germination des graines sur les plaques de sol nu d'origine périglaciaire (ostioles, traînées de gélifluction, etc.). Au cours de la succession, la végétation lichénique et arbustive rase d'origine s'est graduellement transformée, en quelques décennies, en une végétation clairsemée de sous-bois sous le contrôle d'une épaisse litière produite par l'aulne. Le développement graduel des populations d'aulne a aussi causé des changements sensibles dans les sols de ces milieux: épaissement de l'horizon organique à la suite de fortes accumulations de feuilles d'aulne, augmentation du pourcentage de la matière organique, diminution du rapport C/N, augmentation de la CEC, des bases totales et du contenu en azote, et diminution du pH. Au cours de cette séquence évolutive, la régénération végétative devient virtuellement le seul mode de reproduction de l'aulne. Cette situation de l'aulne vert à la rivière aux Feuilles a été retrouvée ailleurs dans l'ensemble de l'Hémi-arctique et indique 1) que l'espèce répond aux changements climatiques qui caractérisent cet important biome de la péninsule du Québec-Labrador et 2) que le phénomène est général dans cette région et mérite ainsi d'être étudié plus en détail pour des fins d'interprétation paléocéologique et palynologique.

ABSTRACT *Ecology of the populations of green alder at the forest line, Northern Québec.* Populations of green alder (*Alnus crispa* (Ait.) Pursh) growing on south-facing and well-drained terraces in the Rivière aux Feuilles area (Northern Québec: 58°15' N, 72° W), located above the local forest line, present a disjunct distribution, isolated from the well-established alder stands found along the river. These populations are the result of an important range expansion of the species in the XXth century, during a warmer period between 1920 and 1960. Most of alder stands appeared after 1920, under suitable seed germination conditions on periglacial barren soils (frost boils, gelifluction lobes, etc.). During succession, the initial low shrub-lichenic vegetation gradually changed, within a few decades, into a scarce under canopy vegetation controlled by the thick litter produced by alder. The gradual development of alder populations has also caused important changes in soil properties: thickening of the organic horizon related to strong alder litter accumulation, increase of organic matter, CEC, total bases and N, and lowering of C/N ratio and pH. Vegetative regeneration is virtually the only reproductive mode for alder, since germination conditions changed drastically during the successional process. Similar situations in such alder populations have been observed elsewhere in the Hemi-arctic, and indicate 1) that green alder responds directly to climatic changes in this major biota of the Québec-Labrador peninsula, and 2) that it represents a general phenomenon for which there is a need for more detailed studies, in particular for paleoecological and palynological purposes.

РЕЗЮМЕ *Экология популяций ольхи зеленой на границах лесной зоны в северном Квебеке.* Популяции ольхи зеленой (*Alnus crispa* [Ait.] Pursh), растущие на обращенных к югу и хорошо осушенных террасах в районе реки Фей (северный Квебек: 58°15' сев. широты и 72° зап. долготы), выше границы местной лесной зоны, представляют разьединенное распределение, изолированное от хорошо акклиматизировавшихся насаждений ольхи вдоль реки. Эти популяции результат важного территориального распространения этого вида в XX-ом веке во время более теплого периода между 1920 и 1960 гг. Большая часть насаждений появилась после 1920 года в условиях, подходящих для прорастания семян на перигляциальных, бесплодных почвах (морозные нарывы, солифлюкционные ледниковые языки и т. д.). Потом первоначальная растительность, состоявшая из низких кустарников и лишайников, постепенно изменилась за несколько десятилетий в редкую растительность, растущую под покровом крон деревьев и подавляемую густой подстилкой, образованной ольхой. Постепенное развитие популяций ольхи вызвало важные изменения свойств почвы: утолщение органической прослойки почвы, связанной с сильной аккумуляцией подстилки, образующей ольхой, увеличение органического вещества, СЕС, общего количества оснований и азота и понижение соотношения С/Н и рН. Вегетативное размножение является, фактически, единственным видом размножения ольхи. Сходные условия существования таких популяций ольхи наблюдались в других местах субарктики и указывают, что ольха зеленая реагирует непосредственно на изменения климата в этой крупнейшей биоте Квебека и полуострова Лабрадор и что это представляет собой общее явление, в дальнейшем, более подробном изучении, особенно палеологии и палинологии.

INTRODUCTION

Les formations arbustives occupent de grands espaces dans les régions nordiques. Au-delà de la limite des forêts au Nouveau-Québec, elles apparaissent préférentiellement dans les stations les plus favorables, protégées et enneigées pendant l'hiver et bien pourvues en eau pendant la saison de croissance. Mis à part quelques travaux sur la croissance des saules et autres arbustes de la toundra arctique (BESCHEL et WEBB, 1963; BLISS, 1956; MAYCOCK et MATTHEWS, 1966; RAUP, 1965; WARREN WILSON, 1964), le comportement écologique de nombreuses espèces est peu connu. Le dynamisme des populations arbustives n'a été étudié que par quelques auteurs (CHEW et CHEW, 1965; FLOWER-ELLIS, 1971; LINDHOLM, 1980; PELTON, 1953). Le genre *Alnus* a déjà fait l'objet de plusieurs travaux autoécologiques, spécialement en Angleterre par McVEAN (1956), à cause de ses propriétés fixatrices d'azote atmosphérique et de son rôle important dans la colonisation de régions récemment déglaciées (COOPER, 1923, 1931, 1939; CROCKER et MAJOR, 1955; DECKER, 1966; LAWRENCE, 1950, 1951, 1958; LAWRENCE *et al.*, 1967; LAWRENCE et HULBERT, 1950; REINERS *et al.*, 1970; UGOLINI, 1968). L'enneigement dans les buissons d'*A. crispa* de l'Hémi-arctique a déjà été mesuré (FILION et PAYETTE, 1976). Dans les diagrammes polliniques préparés par RICHARD (1976) révélant l'histoire postglaciaire de la végétation, l'aulne vert domine durant la phase d'afforestation. À la baie de Diana, sur la pointe nord-ouest de la baie d'Ungava où *Alnus crispa* est absent actuellement, RICHARD (1981) signale que l'espèce était probablement présente lors d'une période plus clémente avant 3500 BP. Cette espèce sert à stabiliser les pentes abruptes de déblais autour du barrage Manicouagan (J.A. Fortin, comm. pers.), et on s'affaire actuellement à l'implanter sur des pentes similaires à la baie de James.

La répartition de l'aulne vert est boréale nord-américaine et ouest asiatique (FERNALD, 1950; HULTÉN, 1968; JOHNSON, 1968; ROUSSEAU, 1974). La limite septentrionale de l'espèce dans la péninsule d'Ungava se trouve le long de la rivière Arnaud (ROUSSEAU, 1974). Cette région se localise à une centaine de kilomètres au nord de la rivière aux Feuilles. Cependant, l'aulne est présent plus loin au nord, jusqu'au Groënland, où il occupe la bordure sud-ouest de l'île (FREDSKILD, 1973).

Le site de la présente étude est la rivière aux Feuilles (58°15' N, 72° O), dont le contexte géologique a été brièvement décrit par PAYETTE et GAGNON (1979). À l'ouest de cette longitude, la vallée se caractérise par la présence de terrasses subhorizontales d'origine proglaciaire, situées en grande partie sur le flanc nord. Elles sont adossées au socle granitique à une alti-

tude variant entre 180 et 200 m. Les terrasses sont soumises à un régime de gélifluction associé à la présence du pergélisol qui provoque la formation de gradins et d'ostioles. La rive sud présente surtout des affleurements granitiques; au-delà de 130 m, les dépôts meubles y sont peu importants. En deçà de cette limite, sur les deux rives, des terrasses horizontales sont présentes à quelques mètres au-dessus du niveau actuel de la rivière (105 m). La vallée de la rivière aux Feuilles forme une enclave forestière et coïncide avec la limite septentrionale des forêts au Nouveau-Québec (HUSTICH, 1949; PAYETTE, 1976; ROUSSEAU, 1952).

L'aulne vert étant près de sa limite nord, sa situation dans la région est particulière. Il y occupe principalement les berges de la rivière, les bords de ruisseaux et les terrasses bien drainées du versant de la rivière aux Feuilles exposé au sud. L'aulne vert possède l'aptitude de coloniser des milieux plus secs que l'aulne rugueux (FURLOW, 1979; ROUSSEAU, 1974); il est toutefois singulier de le voir si abondant sur les terrasses bien drainées. En effet, une cartographie régionale a permis de mettre en évidence une proportion importante de ces terrains colonisés sporadiquement par les aulnaies (GILBERT, 1979).

Les populations d'aulne vert sur les versants bien drainés et exposés au sud montrent un faciès particulier, en ce qu'elles constituent de petits massifs denses, relativement homogènes sur le plan floristique et structural. Au sein de ces massifs, la taille des individus et des clones varie peu; les parterres sont parfois feutrés par une épaisse litière de feuilles, mais dans la plupart des cas, les arbustes surplombent des sols à figuration périglaciaire dont la physionomie suggère une fossilisation très récente. Dans certaines arbustales, il est même possible de noter la présence de plantes arctiques-alpines moribondes ou mortes, comme *Diapensia lapponica* et *Arctostaphylos alpina*, littéralement envahies par les touffes d'aulne. Ces observations préliminaires nous ont amenés à poser l'hypothèse que l'aulne vert avait récemment entrepris une expansion d'importance, vraisemblablement amorcée par un réchauffement du climat, dont les effets se traduisent par une séquence évolutive particulière de la végétation et des sols. Nous nous sommes donc intéressés à examiner le dynamisme des populations d'aulne vert dans le contexte de l'interaction des conditions climatiques contemporaines, des phénomènes périglaciaires et des caractéristiques biologiques de l'espèce. Cette situation de l'aulne vert nous paraissait importante sur le plan écologique, d'autant plus que de nombreuses populations similaires ont été repérées dans l'ensemble de l'Hémi-arctique québécois, notamment dans les régions du golfe de Richmond (56°10' N, 76-75° O), du

lac à l'Eau-Claire (56°10' N, 74° O), du lac Minto (57°15' N, ca. 75° O) et tout le long de la rivière aux Feuilles.

MÉTHODES

CARTOGRAPHIE DE LA RÉGION

Après avoir choisi une région représentative des populations d'aulnes au cours de l'été 1977, on a procédé à la cartographie des formations végétales (plages cartographiques) à l'aide d'une photographie aérienne agrandie à 1/4800. Sur une superficie totale de 1 km², chaque plage délimitée a été visitée sur le terrain. Plusieurs caractéristiques du milieu ont été notées dans chaque plage, dont l'exposition, la pente, la topographie, le substrat, la structure de la végétation, l'importance de l'aulne (%), la nature du sous-bois, la litière, la hauteur et le diamètre moyen des tiges d'aulne et le drainage. La topographie a été divisée en trois catégories principales selon la morphologie du terrain, soit convexe, concave et plane. En plus de ces trois unités topographiques, on a aussi distingué les bords de ruisseau et les escarpements rocheux, de moindre importance.

La classification des structures de végétation (PAYETTE et GAUTHIER, 1972) a été adaptée aux situations retrouvées sur le terrain. En effet, les principales structures de végétation inventoriées appartiennent aux arbustives (dépassant rarement 2 m de hauteur) et aux formations ouvertes rases à lichens et arbustes. Pour distinguer les arbustes rampants tels *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Ledum decumbens*, *Betula glandulosa*, etc., des formes arbustives plus hautes d'*Alnus crispa* et parfois de *Betula glandulosa*, on a subdivisé la strate arbustive basse (0 à 2,5 m) en deux nouvelles catégories appelées arbustive haute (> 10 cm) et arbustive basse (0 à 10 cm), la modifiant en fonction de la forme de croissance de l'aulne.

CHOIX DES PLACES ÉCHANTILLONS

L'emplacement des relevés écologiques a été déterminé à l'aide d'un échantillonnage stratifié. Les critères retenus dans le tableau d'échantillonnage stratifié sont la structure de la végétation, l'importance de l'aulne (0%, 1 à 50%, 50 à 100%) et la topographie. De plus, deux plages ont été choisies subjectivement dans le but de servir de milieux témoins : ce sont des aulnaies de bord de ruisseau. Les aulnaies de bords de rivière, particulièrement répandus dans la région, n'ont pas été étudiées à cause de l'érosion glacielle qui y joue un rôle important. De même, on a exclu les combes à neige présentes dans la région à l'étude. Vingt-neuf places-échantillons ont été choisies, dans lesquelles on a échantillonné la végétation, les sols et les populations d'aulne.

ÉCHANTILLONNAGE DU MILIEU

La végétation et les sols ont été les principales composantes du milieu retenues pour préciser l'écologie de l'aulne. Chaque relevé a été établi à l'aide d'un transect ayant la même longueur que la plage et passant en son centre. Il était placé dans le même sens que le grand axe de la topographie (le plus souvent ouest-est), pour éliminer les variables associées à la topographie ou au sol.

Au sein de chaque transect, cinq sections d'un mètre régulièrement espacées ont composé le relevé de végétation (au total 5 m de relevé linéaire, dans le sens du transect). On a noté le recouvrement de chaque espèce par segment de 10 cm, soit 10 segments dans chaque section de 1 m, en distinguant les strates suivantes : muscinale, herbacée basse (0-10 cm), herbacée haute (> 10 cm), arbustive basse (0-10 cm) et arbustive haute (> 10 cm). Le recouvrement dans chaque segment a été noté en classes allant de 1 à 11, soit 1 : < 1%, 2 : 1 à 10%, 3 : 10 à 20%, ..., 11 : 90 à 100%. La fréquence a été calculée en pourcentage du nombre de segments où l'espèce apparaît sur le nombre de segments (50 segments). Enfin, les noms latins des espèces vasculaires suivent la nomenclature de BOIVIN (1966-1967) et ceux des lichens et des mousses suivent la nomenclature utilisée aux musées nationaux du Canada.

Cinq échantillons de matière organique ont été recueillis dans chaque relevé de végétation ; on a prélevé un échantillon de sol minéral au centre de la plage, sous la matière organique dans le cas des sols jeunes et plus profondément dans les rares cas où le sol était plus évolué. Le pourcentage de matière organique, de carbone, d'azote et de saturation en bases, les bases échangeables (Ca, Mg, K, Na), la capacité d'échange cationique (CEC), le pH, l'hydrogène échangeable ainsi que le phosphore ont été déterminés dans tous les échantillons. Le rapport C/N des horizons organiques a été calculé. On a aussi procédé à l'analyse granulométrique des échantillons minéraux. Les techniques d'analyse des sols utilisées ont été décrites par McKEAGUE (1976).

ÉCHANTILLONNAGE DE L'AULNE VERT

L'inventaire des populations d'aulne a été effectué le long de chaque transect traversant la plage. Chaque aulne touchant la ligne en projection verticale a été échantillonné. On a noté la longueur de chaque tige d'aulne ; le tronc a été sectionné à la base pour la mesure de l'âge et du diamètre. Le même procédé a été utilisé dans le cas des tiges mortes non décomposées.

Lorsque le nombre d'individus était trop grand, on échantillonnait un aulne sur deux, en s'assurant qu'un minimum d'environ 200 tiges par plage était mesuré.

Dans les stations où il y avait une grande quantité de plantules d'aulne et où la ligne ne permettait pas de les évaluer adéquatement, la population était relevée sur 2 m de largeur tout le long du transect.

Le bois d'été de l'aulne étant peu contrasté, le comptage des cernes annuels est parfois laborieux. Sa croissance présente des ressemblances avec celle du saule arctique (BESCHEL et WEBB, 1963 ; RAUP, 1965) et du bouleau glanduleux en ce sens que l'on rencontre souvent une série d'années à très faible croissance, probablement associées à un stress physique (cassure, etc.). Ce stress provoquerait la croissance des tiges par rameaux courts. Le bleu de méthylène dilué dans l'alcool s'est avéré le colorant le plus efficace pour discerner les rayons annuels parce qu'il pénètre aussitôt dans les pores du bois et sèche très rapidement, contrairement à la dilution dans l'eau. Le comptage a été fait à l'aide d'une loupe binoculaire.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

CARACTÉRISTIQUES DU MILIEU

La classification de la végétation utilisée dans le présent travail est d'ordre structural et floristique et se fonde sur la méthodologie par comparaison de tableaux décrite par MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG (1974). La structure végétale a été considérée pour l'assemblage final des relevés de végétation.

Les caractéristiques des formations végétales sont rassemblées au tableau I (en pochette) où, pour les espèces de chaque relevé, la fréquence et le recouvrement sont indiqués. Un relevé (n° 73), considéré comme hétérogène, n'a pas été classifié dans le tableau de végétation parce qu'on y retrouve des espèces présentes dans toutes les unités de végétation. En haut du tableau, des informations additionnelles précisent les caractéristiques des relevés : topographie, longueur du transect, âge maximal de l'aulne, épaisseur moyenne de la matière organique, nombre total d'espèces, fréquence et recouvrement du sol nu et de la litière.

Bien qu'il y ait des espèces de lichen qui soient présentes dans presque tous les relevés, comme *Cladina rangiferina*, *Stereocaulon paschale*, *Cladonia gracilis*, *Cladina stellaris* et *Cetraria islandica*, certaines autres espèces sont spécifiques aux formations ouvertes ; on ne les retrouve pas dans les aulnaies et les bétulaies échantillonnées. De même, des mousses, des plantes herbacées et de petits arbustes n'apparaissent que dans les aulnaies et les bétulaies ; ils sont absents des formations ouvertes. Les bétulaies et les aulnaies de bords de ruisseau ont pour leur part une strate herbacée bien caractéristique. Les formations ouvertes et les bétulaies ont un nombre total d'espèces plus élevé que les aulnaies.

La litière est beaucoup moins importante dans les formations ouvertes que dans les arbustaies. En milieu ouvert, la litière de *Carex bigelowii* domine, alors que les arbustaies sont caractérisées par une importante litière de feuilles d'aulne, de bouleau glanduleux et d'éricacées.

Les formations ouvertes et les aulnaies apparaissent dans les stations à topographie convexe et plane, alors que les bétulaies sont dans les milieux concaves ou dans les hauts de combe à neige. Les surplombs de combe à neige constituent des milieux convexes particuliers, comme l'indique la végétation qui y croît.

Les phénomènes de gélifluction sont associés aux milieux convexes et plans. On y retrouve souvent des gradins de gélifluction, ainsi que des vestiges de ces formes, actuellement colonisées par la végétation dans des formations ouvertes et des aulnaies. Le sol nu est restreint aux formations ouvertes parce que c'est dans ces milieux que l'on dénote une gélifluction active, ouvrant le tapis de lichens.

FORMATIONS OUVERTES

Les formations ouvertes sont caractérisées par la dominance de la strate muscinale, composée surtout de lichens, et se retrouvent dans les milieux à topographie convexe ou plane. Elles sont subdivisées en formation ouverte à lichens, en formation ouverte à lichens et bouleau glanduleux et en formation ouverte à lichens et aulne.

Les espèces différentielles de ces formations sont des héliophytes, tels *Salix uva-ursi*, *Cornicularia divergens*, *Cladonia uncialis*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Cladonia amaurocraea*, *Ochrolechia frigida*, *Sphaerophorus globosus*, *Dicranum groenlandicum*, *Dactylina arctica* et *Polytrichum piliferum*.

a) Les formations ouvertes à lichens dominent dans l'aire étudiée, se retrouvant dans des milieux très exposés où il y a peu ou pas d'accumulation de neige en hiver (FILION et PAYETTE, 1976). La gélifluction est déterminante dans ce milieu, ouvrant le couvert de lichens et mettant à nu de grandes plaques de matériel minéral.

b) Les formations ouvertes à lichens et bouleaux glanduleux ressemblent aux précédentes, à la différence que le bouleau glanduleux y forme quelques buissons ras et dispersés. Bien qu'il ne domine pas les formations et ne croisse pas en hauteur, il profite de la moindre protection offerte par une dépression.

c) Les formations ouvertes à aulnes sont dominées par un tapis lichénique sur lequel sont disséminées des plantules d'aulne réparties sur le sol nu. Lorsque le tapis de lichens est fermé, on retrouve des aulnes

isolés sur d'anciennes ostioles. Sur ces surfaces recolonisées, il n'y a plus de régénération par graines de l'aulne. Ces formations ouvertes représentent des milieux pionniers où l'aulne s'établit sur les surfaces nues de dimension variable.

ARBUSTAIES

Les arbustaies sont dominées par des individus de la strate arbustive haute (0,1 à 2,5 m) et se répartissent en trois grandes formations : les aulnaies des milieux convexes et plans, les bétulaies des milieux concaves et des hauts de combe à neige et les aulnaies des bords de ruisseau.

a) Les aulnaies des milieux convexes et plans sont rarement en formation pure ; il y a presque toujours du bouleau glanduleux dispersé parmi les aulnes. Une seule aulnaie (relevé n° 74) est caractérisée par des espèces propres aux milieux ouverts où subsistent des traces de gélifluction. La formation est composée d'aulnes de même taille qui se seraient installés à peu près au même moment, lorsque le tapis végétal était ouvert. Cette aulnaie et une autre en formation pure (relevé n° 25) semblent être les plus jeunes de l'aire d'étude (31 et 39 ans respectivement). Même si elles ne possèdent plus les espèces propres aux milieux ouverts, les plus jeunes aulnaies sont très pauvres en espèces différentielles. On note dans les aulnaies pures et les aulnaies à bouleaux une diminution générale du nombre total d'espèces. Les espèces de milieux ouverts sont disparues ; quelques espèces sciaphiles apparaissent. Ces dernières sont présentes en plus grande proportion dans les bétulaies, car la litière annuelle y est moins abondante que dans les aulnaies. Toutes les arbustaies se caractérisent par la présence d'espèces muscinales.

b) Les bétulaies se localisent dans des milieux propices à l'accumulation nivale. Les bétulaies ouvertes s'apparentent par leur flore aux aulnaies. Ce sont les seules bétulaies en milieu plan et elles forment des unités qui semblent associées à l'aulne ; elles décrivent de grandes auréoles autour des aulnaies pures et des aulnaies à bouleaux. L'aulne procure au bouleau la protection contre les vents et favorise l'accumulation nivale ; le bouleau pousse jusqu'au niveau de la neige en hiver (PAYETTE *et al.*, 1973). Dans les bétulaies des milieux concaves et des hauts de combe à neige, la végétation du sous-bois est plus diversifiée que celle des aulnaies. Viennent s'y ajouter des espèces très caractéristiques, telles que *Lycopodium annotinum*, *Cornus canadensis*, *Solidago macrophylla* et *Trientalis borealis*. Il n'y a pas de différences entre la flore des bétulaies à aulnes et celle des bétulaies pures, si ce n'est que l'on n'a retrouvé ni *Solidago* ni *Trientalis* dans les deux bétulaies pures échantillonnées.

c) Des conditions de drainage différentes distinguent les aulnaies des bords de ruisseau des autres formations végétales. Leur flore s'apparente à celle des bétulaies. *Stellaria calycantha* et *Rubus arcticus* semblent associées à ces formations et se retrouvent également dans une bétulaie à aulnes de haut de combe à neige (relevé n° 70). L'apport d'eau lors de la fonte printanière y simule probablement les conditions de drainage de celles d'un bord de ruisseau. La présence de *Salix herbacea* confirme l'existence d'un microclimat de combe à neige dans ce milieu. Les espèces qui sont constantes et indifférentes dans les autres formations de la région étudiée sont pour la plupart absentes dans les aulnaies des bords de ruisseau. De plus, cinq espèces absentes dans les autres relevés s'y retrouvent. Il s'agit de *Salix planifolia*, *Viburnum edule*, *Arenaria macrophylla*, *Carex brunnescens* et *Plagiothecium denticulatum*. Par leur flore, les aulnaies des bords de ruisseau sont reliées à un ensemble écologique différent des autres formations étudiées.

On note que les plantules d'aulne se retrouvent uniquement sur sol nu. Ce sont des milieux ouverts où il y a absence de compétition ; dès que le tapis de lichens couvrant le sol est complètement fermé, il y a peu de chance de germination des graines d'aulne. Il en est de même dans une aulnaie très dense ou dans une bétulaie ; le sous-bois est entièrement dépourvu de plantules d'aulne, celui-ci ne se maintenant que par régénération végétative. L'aulne possède les caractéristiques d'une espèce colonisatrice (DRURY et NISBET, 1973) et ne peut germer sous son propre couvert. Le manque de lumière et l'épaisseur de la litière de feuilles sont des obstacles trop importants pour la germination de graines sans réserve. Sous la litière de feuilles des aulnaies denses, on peut observer la présence de nombreuses espèces vasculaires et cryptogamiques mortes qui se retrouvent généralement en milieu ouvert (*Diapensia lapponica*, *Arctostaphylos alpina*, *Cladonia stellaris*, *Cladonia uncialis*, etc.). Elles ont disparu par suite de l'installation massive des aulnes dans le milieu. On peut reconstituer sous le parterre de feuilles la forme et l'étendue des plaques d'ostioles et des traînées de gélifluction, conditions de sol nu qui étaient propices à l'établissement des aulnes. Ces formations arbustives dominées par l'aulne vert représentent ainsi des stades avancés de succession par rapport aux formations ouvertes. Le faible nombre d'espèces dans le sous-bois des aulnaies denses peut être attribué à la forte production de litière, empêchant les espèces nordiques à croissance lente de se développer normalement.

SOLS

Les résultats des analyses de sol sont représentés graphiquement (fig. 1). Les relevés sont placés dans le même ordre que la classification des unités de végé-

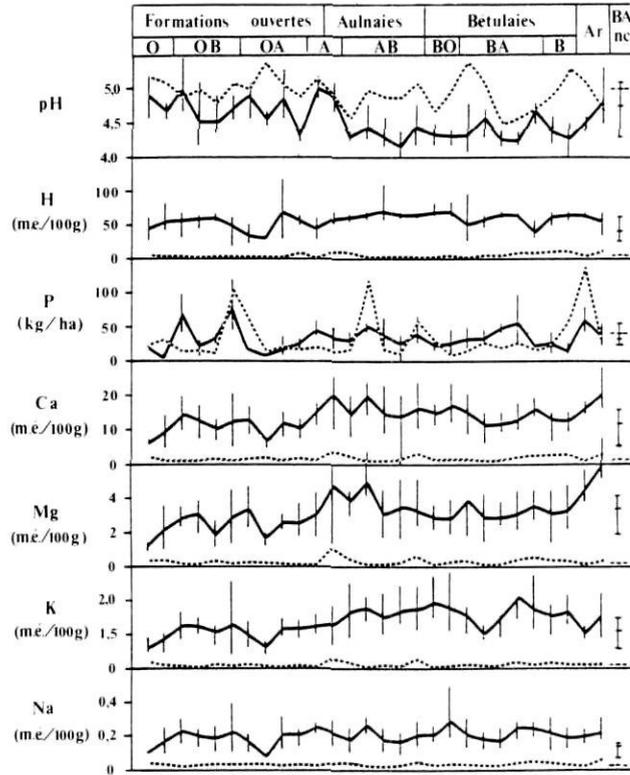
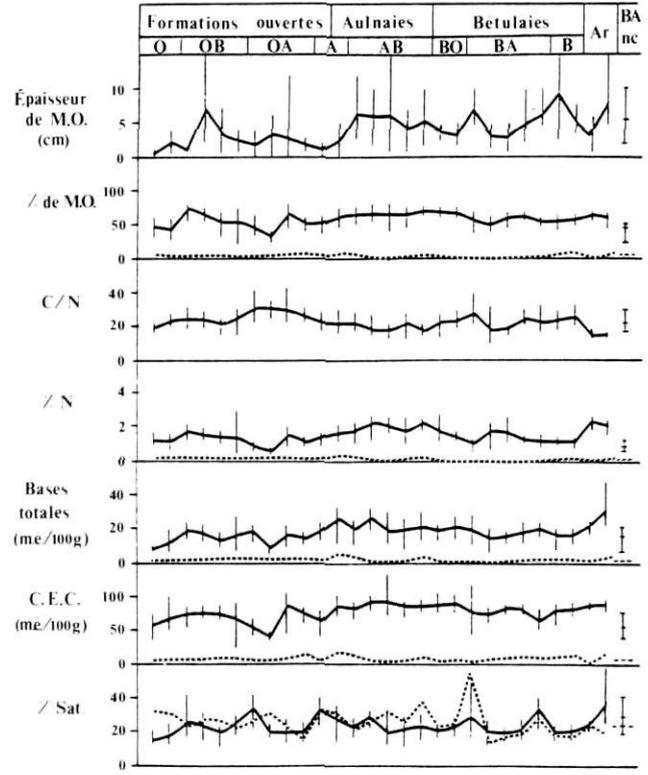


FIGURE 1. Caractéristiques chimiques des sols des formations végétales.

Chemical characteristics of plant formations.



O Formations ouvertes BO betulaies ouvertes
 OB formations ouvertes a bouleaux B betulaies pures
 OA formations ouvertes a aulnes BA betulaies a aulnes
 A aulnaies pures Ar: aulnaies des bords de ruisseaux
 AB aulnaies a bouleaux BAnc betulaie a aulnes non classifiee
 — materiel organique (moyenne de 5 mesures)
 - - - materiel mineral

tation. L'analyse granulométrique révèle que tous les échantillons minéraux sont des loams sableux ou des sables loameux.

En général, la partie minérale du sol est plus pauvre en éléments minéraux disponibles que la partie organique. Les résultats d'analyse montrent des conditions chimiques peu contrastées dans les sols des différentes formations. On peut déceler cependant certaines tendances dans les caractéristiques de la matière organique, des formations ouvertes à aulnes jusqu'aux aulnaies à bouleaux: augmentation du pourcentage de matière organique (M.O.), diminution du rapport C/N, augmentation de la CEC et du contenu en éléments minéraux (P, Ca, Mg, K, Na), diminution du pH. Les écarts maximaux des valeurs (représentés par les lignes verticales) sont faibles et il existe une différence importante entre les cas extrêmes de ces formations. Ces mêmes tendances se retrouvent des formations ouvertes aux arbustaises. Dans certains cas, les écarts des valeurs sont très grands; cela peut signifier que d'une extrémité à l'autre d'une même formation les conditions d'accumulation et de décomposition de la matière organique sont différentes.

Le pH est bas dans toutes les formations (4,2 à 5,0 en moyenne dans la matière organique et 4,5 à 5,4 dans le matériel minéral). Les plus faibles pH de la matière organique sont enregistrés chez les arbustaises, telles que les aulnaies à bouleaux (4,20 à 4,45) et les bétulaies (4,25 à 4,70). Cette situation peut être attribuable à une humification plus poussée (libération d'acides humiques). Les aulnaies des bords de ruisseau ont cependant un pH plus élevé que la moyenne des arbustaises (4,5 à 5,0).

La CEC est plus élevée dans les sols des arbustaises à cause de la plus grande quantité de colloïdes organiques retenus dans la matière organique. Dans ce cas, il y a plus d'ions H⁺ que de bases échangeables; la courbe des ions H⁺ suit celle de la CEC. Le pourcentage de saturation en bases est toujours inférieur à 35% dans les horizons organiques et ne suit pas de patron spécifique des formations ouvertes aux arbustaises. Il se compare à celui du matériel minéral.

Dans des conditions écologiques relativement semblables, l'épaisseur de la matière organique varie beaucoup (e.g. dans les formations ouvertes à aulnes,

les aulnaies à bouleaux ou les bétulaies à aulnes, où l'on a le plus de relevés). La composition chimique se compare assez bien dans les sols des aulnaies à bouleaux; elle est plus variable d'une formation à l'autre dans les sols des bétulaies à aulnes et des formations ouvertes à aulnes, où la présence de l'aulne en plaques isolées fait varier localement les conditions édaphiques.

Les sols des aulnaies se distinguent principalement des autres formations par le pourcentage d'azote et la quantité de bases totales élevée dans la matière organique. Par rapport aux formations ouvertes, ces milieux ont un niveau d'évolution plus avancé, comme l'atteste le rapport C/N.

La matière organique des sols des bétulaies ouvertes s'apparente à celle des sols des aulnaies à bouleaux dans bien des cas. Cela est dû à leur juxtaposition géographique aux aulnaies à bouleaux. Le pourcentage d'azote est cependant plus faible que dans les aulnaies à bouleaux. Le sol de la formation non classifiée (relevé n° 73) ressemble à ceux des bétulaies.

Il n'y a pas de différence sensible entre la composition de la matière organique de l'ensemble des bétulaies et celle des aulnaies à bouleaux. Les aulnaies des bords de ruisseau se distinguent par l'évolution de la matière organique. C'est dans ces plages que le C/N est le plus bas (16,0 et 15,8 en moyenne). Plus le C/N est bas, plus l'humus est décomposé (BUOL *et al.*, 1973), cette situation étant associée aussi à une augmentation du pourcentage d'azote. Le fait que le pourcentage d'azote soit élevé dans ces formations, ainsi que dans les autres aulnaies, peut être relié à deux facteurs :

a) La fixation d'azote atmosphérique par l'actinomycète associé aux racines de l'aulne implique une augmentation d'azote dans la partie minérale du sol.

b) L'assimilation d'azote par les racines à partir de la base de l'arbuste et son acheminement jusqu'aux feuilles. L'importante litière de feuilles d'aulne explique sa concentration dans la partie organique du sol.

Les sols des bétulaies à aulnes et des bétulaies pures ont des caractéristiques chimiques très similaires (fig. 1). L'influence de l'aulne semble être faible dans ces formations à dominance de bouleaux. La composition chimique de l'horizon organique des bétulaies est intermédiaire entre celle des formations ouvertes et des aulnaies à bouleaux. L'importance de l'aulne dans l'évolution du sol est ainsi mise en évidence. Sa présence en plaques isolées fait varier localement l'épaisseur de la matière organique. Étant situées dans des milieux topographiques différents, les bétulaies et les aulnaies ne peuvent pas être incluses dans la même chronoséquence. Les milieux concaves sont relativement plus stables que les milieux convexes et plans; les formations qui s'y trouvent sont relativement plus anciennes.

Des études comme celle de FIREMAN et HAYWARD (1952) démontrent que des changements de pH, de pourcentage de Na échangeable et de contenu en sels solubles du sol sont associés à la taille de certains arbustes du désert. On peut tirer certaines conclusions similaires dans la région de la rivière aux Feuilles: des changements dans la composition chimique de la matière organique sont associés à la présence de l'aulne.

CHANGEMENTS DES CARACTÉRISTIQUES CHIMIQUES DES SOLS AU COURS DE LA SUCCESSION

La matière organique évolue après l'installation de l'aulne en milieux convexes et plans (fig. 2). Les relevés sont présentés dans le même ordre que dans le tableau de végétation (tabl. I), mais ne correspondent qu'à une partie des données de la figure 1 en ne retenant que les principales phases de succession des formations ouvertes aux aulnaies. L'évolution de la matière organique est reliée aux processus de la succession végétale

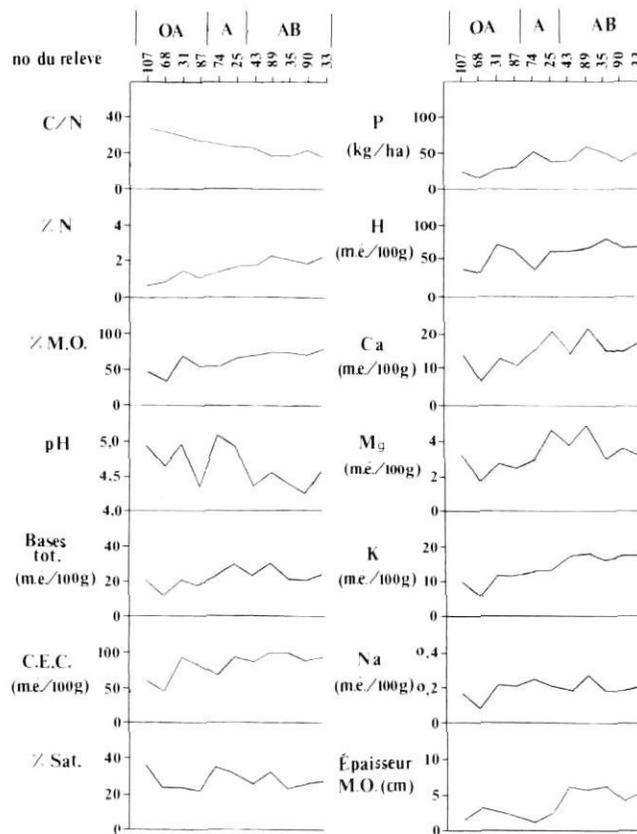


FIGURE 2. Composition chimique de la matière organique de la partie superficielle du sol en milieux concaves et plans, après installation de l'aulne vert, selon la chronoséquence végétale des milieux pionniers aux formations arbustives denses.

Chemical composition of the organic matter of the superficial part of the ground in concave and flat areas after the establishment of green alder, according to plant chronological sequence from pioneer areas to dense shrub formations.

amorcée par la géolifluction. Le régosol géolifurbé est couvert d'une végétation basse à dominance de lichens. L'aulne s'installe dans les endroits les plus influencés par la géolifurbation. Au début très mince ou inexistant, l'horizon de matière organique s'épaissit avec la litière de feuilles larges produite par l'aulne. Il est plus mince dans les aulnaies pures que dans les aulnaies à bouleaux. Les tendances générales des caractéristiques chimiques de la matière organique sont plus évidentes à la figure 2: augmentation du pourcentage de matière organique, diminution du rapport C/N, augmentation de la CEC et des bases totales, acidification. Le contenu en azote augmente avec la présence de l'aulne; il en est de même du contenu des autres éléments de la couche organique. Cette augmentation est reliée à celle de la biomasse, grâce à l'établissement de l'aulne au cours de la succession végétale. En comparant la matière organique des bétulaies, on note que l'épaisse litière fournie par l'aulne joue un rôle dans l'augmentation du contenu en éléments minéraux.

L'importance de l'azote dans le sol associé à la présence de l'aulne n'a pas manqué d'être signalée (BOLLEN, 1968; BOND, 1956; CURTIS, 1959; TARRANT, 1968; VOIGT et STEUCEK, 1969), et même plus spécifiquement sous l'aulne vert (CROCKER et MAJOR, 1955; HEILMAN, 1966; LAWRENCE, 1958; VAN CLEVE *et al.*, 1971; VIREECK, 1966). L'endophyte nodulateur d'*A. crispata* a aussi fait l'objet de recherches particulières (DALTON et TAYLOR, 1975; LALONDE, 1971; LALONDE et FORTIN, 1973; LALONDE et KNOWLES, 1976; LALONDE *et al.*, 1975). Selon VOIGT et STEUCEK (1969), l'aulne augmente autant le contenu en azote du sol que les légumineuses utilisées en agriculture. Sa forme de croissance arbustive en ferait même une alternative intéressante pour la fixation d'azote dans les plantations mixtes de conifères et d'aulne (BINKLEY, 1981; TARRANT et TRAPPE, 1971). CROCKER et MAJOR (1955) ont rapporté que les buissons d'aulne fournissent une accumulation d'azote dans la matière organique et dans les couches de surface du sol minéral de 4,9 g/m²/an.

Avec l'installation de l'aulne, il y a stabilisation du sol. L'augmentation de l'épaisseur du couvert de neige autour des arbustes favorise le tamponnement thermique pouvant réduire la géolifurbation. Le système racinaire entre probablement en jeu dans la stabilisation du sol.

POPULATIONS D'AULNE VERT

a. Population totale

L'étude des populations d'aulne vert se rapporte à la structure d'âge de l'ensemble des tiges aériennes de chaque aulne inventorié (HARPER et WHITE, 1974), vu l'impossibilité de connaître l'âge réel d'un clone. La

courbe obtenue précise la distribution d'âge des tiges aériennes et non celle des individus issus de graines (HARPER, 1977).

Les courbes du nombre d'individus vivants et morts en fonction des classes d'âge de deux ans ont été établies pour tous les aulnes échantillonnés (fig. 3). La courbe des individus morts n'est qu'approximative parce que beaucoup d'entre eux étaient pourris. En effet, les tiges courbées chez cette espèce sont facilement en contact avec le sol et ont tendance à se décomposer plus rapidement. La courbe des individus morts exprimée en distribution semi-logarithmique (base 10) (fig. 3; $r = -0,90$) décroît avec l'âge (FORCIER, 1973; HARPER, 1967; HETT, 1971). La partie gauche de la courbe des individus morts est non représentative, puisque les jeunes individus morts se décomposent très rapidement et ne peuvent donc être répertoriés. En décalant la courbe d'une dizaine d'années vers la droite, on constate qu'elle suit les fluctuations de la courbe des individus vivants en distribution semi-logarithmique. En effet, le rapport du log du nombre de morts/vivants (avec un décalage de 10 ans) pour n'importe quel point des courbes est autour d'une valeur moyenne de 0,67. Puisque ce rapport est à peu près constant, la superposition des courbes semble valable. Cela signifie que la mortalité est proportionnelle à la densité de population des rejets. Les fluctuations de population ne peuvent pas être interprétées par des taux de mortalité différents pendant certaines périodes, mais plutôt par une natalité variable (production de graines, germination et drageonnement).

Le logarithme du nombre d'individus vivants présente une meilleure corrélation linéaire avec l'âge ($r = -0,96$) qu'avec le log de l'âge ($r = -0,83$). Ceci vient en opposition avec les résultats de HETT et LOUCKS (1976) et LEAK (1975) pour des espèces à grande longévité. Le coefficient de corrélation semi-logarithmique est très élevé ($r = -0,96$). Les fluctuations de la courbe sont donc *a priori* le fait du hasard et non reliées à de possibles influences écologiques. Cependant, plusieurs résidus (55%) sont en dehors de l'intervalle de confiance de la droite à 99%; ces points peuvent être interprétés comme différents de la droite de régression, puisqu'il s'agit d'une seule donnée par classe d'âge et non d'un nuage de points. Ainsi, aux âges 5 à 8, 13 à 16, 57 à 62 et 67-68, la courbe est inférieure à l'intervalle de confiance de la droite de régression, tandis qu'aux âges 19-20, 29-30 et 33 à 52, elle lui est supérieure. Les valeurs les plus éloignées de la droite de régression sont indicatrices de changements sensibles de la population. La courbe de structure d'âge de la population totale met donc en évidence une expansion importante de l'espèce à partir de 1920. Elle est généralement sous la droite de régression avant 1920 et après 1960, et au-dessus entre ces deux dates. De plus, on note une plus

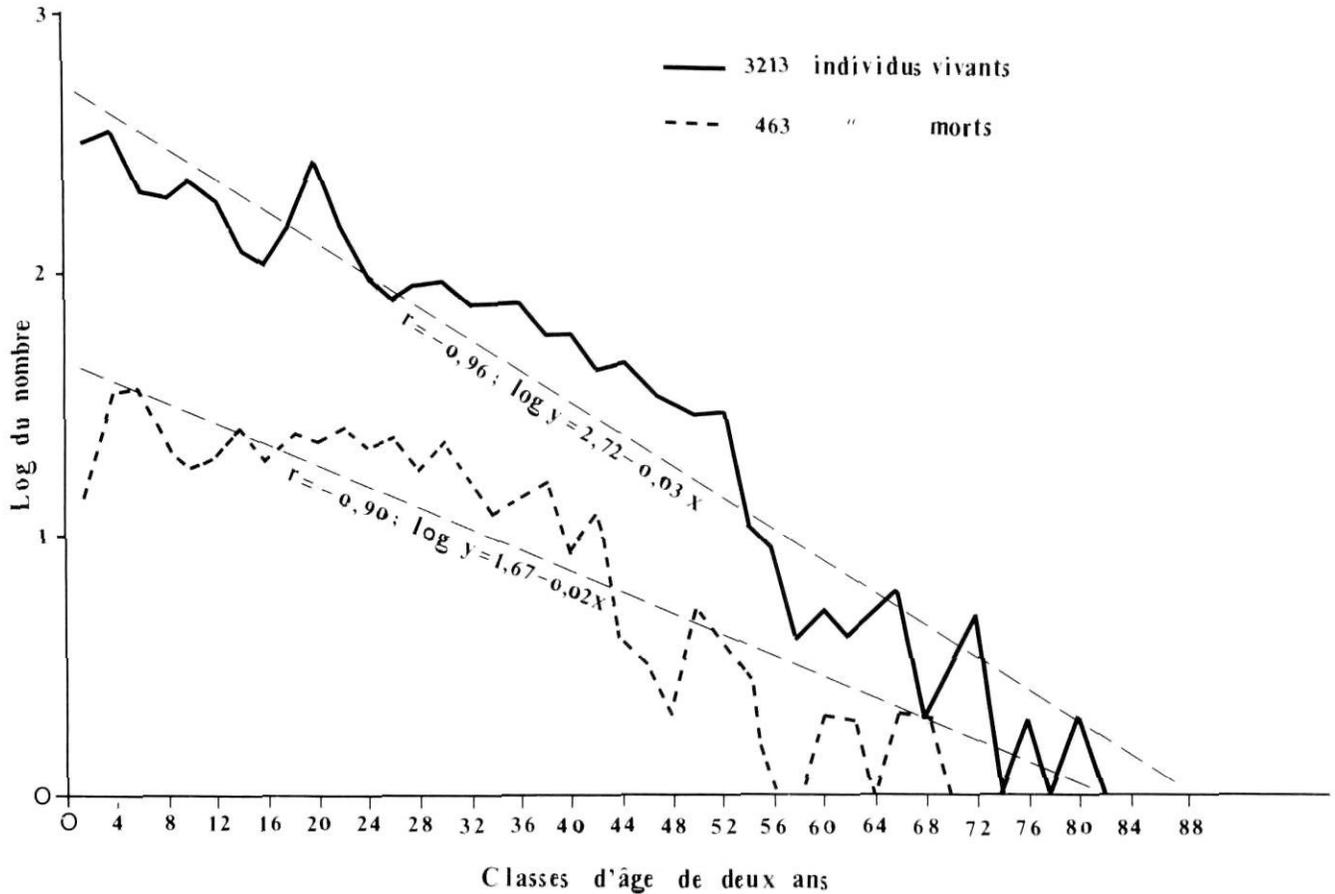


FIGURE 3. Structure d'âge de la population totale d'aulne vert (distribution semi-logarithmique).

Age structure of green alder total population (semi-logarithmic distribution).

grande fréquence d'apparition de formations à aulnes à partir de 1920 (tabl. II). Les quelques valeurs supérieures à la droite aux âges ca 65, 72 et 80 ans pourraient indiquer que l'aulne vert a commencé son expansion au tournant du siècle dernier, mais les données ne sont pas assez nombreuses pour le confirmer.

b. Populations locales

L'ensemble des formations végétales étudiées sont rassemblées selon une toposéquence (milieux concave-plan-convexe, haut de combe et bord de ruisseau) : les formations ouvertes à aulne et les aulnaies appartiennent au segment bien drainé et surtout moins stable (milieux convexe et plan) de cette toposéquence et sont alignées selon une chronoséquence déterminée par la date et l'intensité d'invasion de l'aulne vert. Dans la présente section, nous décrivons la structure d'âge de ces formations.

La structure d'âge des aulnes dans chaque relevé est représentée à la figure 4. Nous avons ainsi 19 courbes de populations d'aulnes d'âge variable. Dans les milieux convexes et plans, on remarque que chaque

formation semble être apparue à un moment différent ; après les années 1920, il est cependant apparu un plus grand nombre d'aulnaies (tabl. II). Certaines formations montrent que l'apparition de l'aulne a débuté il y a une vingtaine d'années. C'est le cas des formations ouvertes nos 107 et 68, qui se trouvent sur un terrain convexe présentant de grandes surfaces sans végétation. Un grand nombre de plantules d'aulne colonisent les plaques de sol nu. D'autres formations semblent être apparues il y a 45 à 55 ans (relevés nos 31 et 87). Ces formations ouvertes ont en commun des cicatrices de gélifluction colonisées par une végétation basse de lichens et de petits arbustes (0 à 10 cm de haut). Il n'y a pas de plantules actuellement dans ces formations, mais uniquement des rejetons d'origine végétative. Deux aulnaies (relevés nos 74 et 25), probablement apparues il y a une quarantaine d'années, ont pris une expansion beaucoup plus considérable que les deux précédentes, bien qu'on n'y retrouve pas de plantules de nos jours. Elles conservent encore des cicatrices de lobes de gélifluction, couvertes de litière de feuilles d'aulne. Les aulnaies à bouleaux ont toutes au moins 50 ans ; les plus vieilles se sont peut-être formées au

TABLEAU II
Dates de l'expansion de l'aulne vert dans la région étudiée
 (Explication des symboles au tableau I et à la figure 1)

Número du relevé	107	68	31	87	74	25	43	89	35	90	33	56	28	91	50	70	98	99	73
Dominance végétale	0A	0A	0A	0A	A0	A	AB	AB	AB	AB	AB	BA	BA	BA	BA	BA	Ar	Ar	BA
Topographie	CE	CE	CE	PL	PL	CE	CE	PL	CE	CE	PL	HC	CA	CA	CA	HC	RU	RU	CE
Âge du plus vieux clone	22	16	44	54	31	29	52	75	70	67	>71	36	50	46	59	87	58	76	>84
Âge du plus jeune clone	1	2	7	18	12	23	34	31	35	32	33	31	40	39	42	40	38	38	50
Régénération par graine encore effective	X	X	X																
Régénération végétative encore effective	X	X	X		X	X	X		X	X	X		X	X	X		X	X	X
Pic en 1965-68	X		X	X	X	X	X	X				X		X	X				
Pic en 1957-58					X	X	X		X	X	X	X		X			X	X	X
Plus vieille tige apparue après 1953	X	X																	
Plus vieille tige apparue après 1935					X	X						X							
Plus vieille tige apparue après 1929			X											X					
Plus vieille tige apparue après 1921				X			X			X			X						
Plus vieille tige apparue après '91'														X			X		
Plus vieille tige apparue après 1899								X	X		X							X	
Plus vieille tige apparue après 1887															X				X

début du XX^e siècle ; la reproduction actuelle est uniquement végétative. Les rares traces de géliturbation qui y subsistent encore sont très bien dissimulées, donc probablement anciennes.

Les bétulaies à aulnes sont retrouvées dans les milieux concaves et les hauts de combes à neige. Les plus vieux aulnes apparaissent dans les hauts de combes à neige (relevés nos 73 et 70), où ils ont plus de 87 ans. La régénération, bien que végétative, y est très bonne ; l'aulne s'y maintient, sans toutefois prendre de l'expansion. Dans les bétulaies à aulne des milieux concaves, par contre, l'aulne fait tout juste se maintenir. Il n'a pas de tiges vivantes de plus de 57 ans. Cependant, plusieurs tiges sont mortes et leur âge est indéterminable ; la présence de l'aulne y est probablement ancienne.

Les plus vieilles tiges vivantes d'aulne dans les aulnaies des bords de ruisseau (relevés nos 98 et 99) sont respectivement de 58 et de 69 ans ; on a retrouvé une tige morte de 76 ans dans l'aulnaie n° 99. Il est probable

que ces formations soient encore plus âgées, car on note la présence de tiges mortes d'âge indéterminé, et les aulnes surmontent des buttes de 0,7 m de hauteur formées par la souche même du clone. Ce sont des formations qui se maintiennent par reproduction végétative.

LES POPULATIONS D'AULNE VERT ET LE CLIMAT

Selon BRINKMAN (1976), les températures de l'hémisphère nord ont nettement augmenté après 1920, alors que le climat se serait récemment refroidi. Une analyse des courbes de population de chaque formation met en évidence des pics d'importance qui se retrouvent aux mêmes périodes d'un endroit à l'autre (tabl. II). Ainsi, les pics de la courbe totale correspondent probablement à des périodes où les conditions étaient favorables à l'apparition de nouvelles formations, ou encore à des périodes où la régénération a été fortement facilitée dans la majorité des sites. Vu le grand nombre d'aulnaies sensibles à l'amélioration des conditions écologiques de 1957 à 1958 (60%), ce pic est vraisemblablement relié à des causes climatiques.

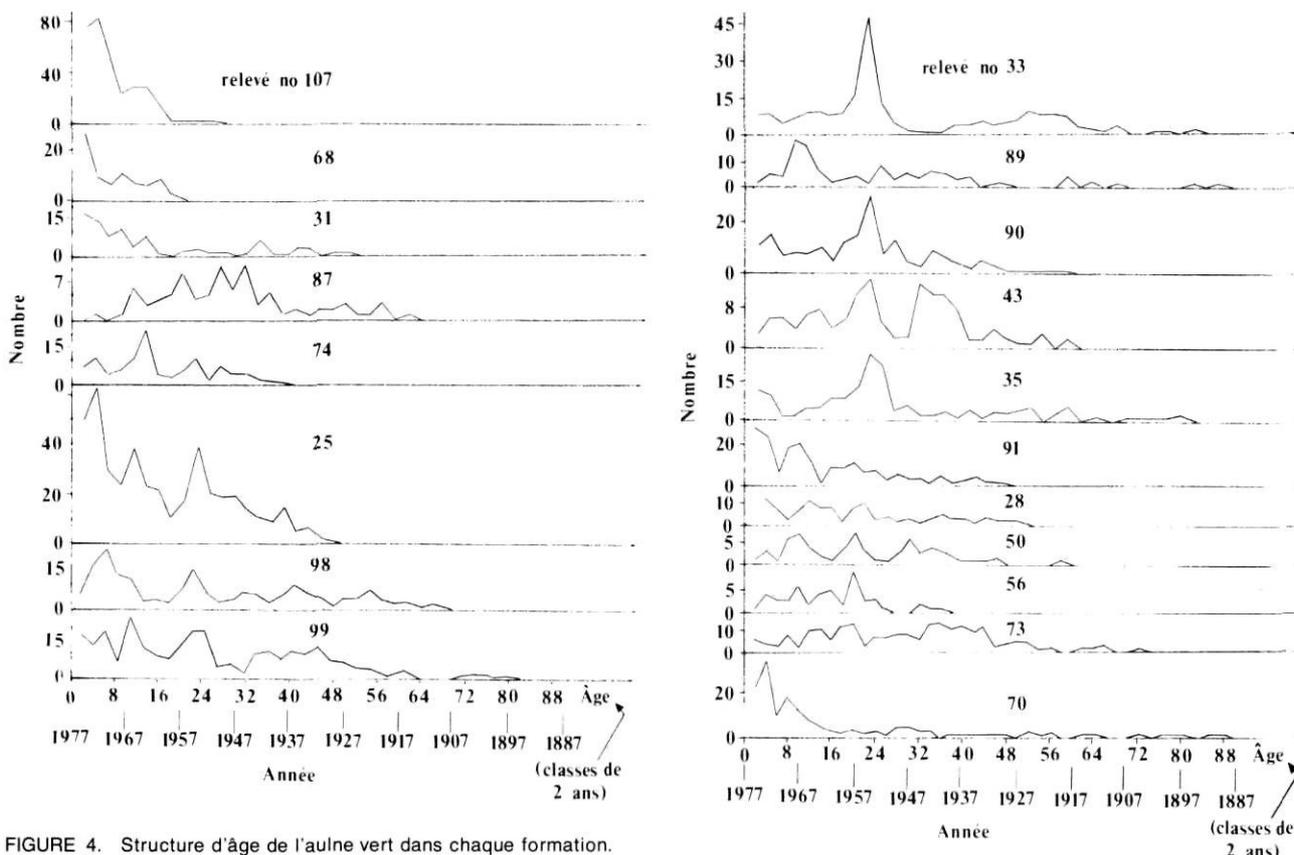


FIGURE 4. Structure d'âge de l'aulne vert dans chaque formation.

Age structure of green alder in each formation.

De même, la détérioration récente des conditions climatiques (de 1960 à nos jours) se serait fait sentir au niveau de la régénération par graines de l'aulne. De 1960 à nos jours, il semble y avoir eu une baisse dans la régénération. La population n° 107 est la seule à avoir connu une expansion vraiment importante durant cette période. La géliturbation est particulièrement active dans cette station. Très peu de milieux ouverts propices à l'établissement des graines sont colonisés actuellement, alors qu'une grande abondance de sol nu associé à la gélifluction se trouve en haut des terrasses; l'aulne ne s'y retrouve que de façon ponctuelle et n'y prend pas d'expansion. Dans les conditions climatiques des années 1970, l'aulne aurait atteint sa limite altitudinale dans la région de la rivière aux Feuilles.

Les conditions écologiques prévalant pendant une bonne partie du XIX^e siècle étaient probablement peu favorables à l'établissement de l'aulne. L'espèce devait se maintenir sur place grâce à la reproduction végétative, en attente de périodes favorables à l'établissement des plantules.

Les conditions climatiques se sont améliorées sensiblement au XX^e siècle; l'aulne a alors pu prendre une expansion considérable. Les conditions sont demeurées bonnes jusqu'à environ 1945-1950. C'est proba-

blement de 1920 à 1950 que date l'expansion la plus importante observée au niveau régional. Le mélèze de la région a également répondu à ce réchauffement climatique par une expansion après 1930 (MORIN, 1981; PAYETTE et LAJEUNESSE, 1980). Les fluctuations depuis 1950 se comparent assez bien à celles du mélèze. Le climat aurait été sensiblement plus favorable entre 1955 et 1959; les périodes subséquentes seraient des soubresauts de chaleur au sein d'un refroidissement général. Ces variations de population peuvent aussi être associées à des causes autres que climatiques. Les grandes périodes d'expansion de l'aulne doivent être reliées à des années où non seulement le climat était favorable, mais aussi à la présence de milieux ouverts. La formation d'ostioles et de paliers de gélifluction est un processus favorisé par un climat froid, où le gel-dégel du sol est très intense. On peut supposer que ces milieux dénudés d'origine périglaciaire ont pu être particulièrement actifs au XIX^e siècle et ont subsisté durant une partie de la période chaude du XX^e siècle en permettant la germination massive des graines d'aulne jusqu'à saturation du milieu.

SUCCESSION DE LA VÉGÉTATION

L'âge de la plus vieille tige d'un aulne dans une formation peut donner une estimation de sa période

d'installation (tabl. II). Cette affirmation n'est valable qu'aux endroits où l'installation de l'aulne est relativement récente. Aussitôt que les clones s'agrandissent, ils sont plus vieux que la tige la plus âgée, la première tige étant probablement morte et décomposée.

Dans les milieux convexes et plans, cependant, l'âge de la plus vieille tige se rapproche de l'année d'apparition de l'aulne dans la formation; cette tige est généralement jeune, et on note aucun individu mort. Dans cette perspective, il semble que les formations ouvertes à aulnes soient plus jeunes que les aulnaies proprement dites. Si l'on tient compte de la composition floristique des formations (tabl. I), des caractéristiques de la matière organique (fig. 1) et de la période d'installation de l'aulne dans chaque formation des milieux convexes et plans (tabl. II), la succession végétale commence par une formation ouverte à lichens, où l'aulne s'installe sur le sol nu géliturbé. Le bouleau glanduleux est déjà présent dans ces formations, mais ne pousse pas en hauteur. L'aulne envahit la formation et ferme le milieu assez rapidement. Avec le développement des buissons d'aulne, les résidus organiques s'accumulent sur le sol. Une litière abondante enrichit la partie superficielle du sol, mais inhibe le développement subséquent d'une végétation de sous-bois. Très peu d'organismes activent la décomposition de la matière organique sous cette latitude, et la période d'activité biologique des sols est généralement limitée entre 2 et 4 mois (TEDROW, 1977). Même si l'aulne est plus âgé dans certains milieux, ceux-ci peuvent demeurer ouverts lorsqu'il n'y a que de petites surfaces de sol nu disponibles. Le bouleau prend de l'importance dans les espaces libres entre les aulnes ou sur le pourtour de l'aulnaie; sa croissance en hauteur est favorisée par l'aulne. Certaines aulnaies pures et aulnaies à bouleaux sont probablement au même stade de succession. La succession végétale procède donc à partir du sol nu sur lequel les graines d'aulne germent jusqu'à former une aulnaie dense accompagnée de bouleaux.

RÉGÉNÉRATION PAR PLANTULES OU DRAGEONS CHEZ L'AULNE VERT

Si l'âge de la plus vieille tige de chaque aulne devait correspondre au moment de son installation à l'aide d'une graine, une courbe de la fréquence d'âge des clones donnerait les variations de l'établissement des aulnes par graines. On ne peut pas en être certain à cause des individus morts non datables. Cependant, dans toutes les aulnaies à bouleaux, les bétulaies à aulnes et les aulnaies de bords de ruisseau (tabl. II), les clones les plus jeunes ont plus de 30 ans; cela suppose une installation par graines avant 1948. L'expansion par graines dans ces formations a pu se faire au plus tard en 1947, l'expansion récente (à partir de 1947) ayant pris place jusqu'en 1957 dans les aulnaies

actuelles et jusqu'à aujourd'hui dans les formations ouvertes à aulnes.

Au cours d'années généralement défavorables à la régénération (1960 à 1977), l'aulne a réagi à une légère amélioration des conditions écologiques (1965-1968) (tabl. II). De telles conditions semblent avoir favorisé la reproduction végétative chez l'aulne; cela s'est produit en 1957-58 et en 1965 à 1968, dans des stations où l'arbuste n'a pas eu de reproduction par graines depuis au moins 30 ans. Des plantules d'aulne ont germé dans seulement 16% des relevés depuis 1965 (tabl. II, nos 107, 68, 31); la régénération par graines y est encore localement importante à cause de la grande abondance de plaques de sol nu d'origine périglaciaire. De nombreux individus issus de la reproduction végétative sont représentés dans les courbes (fig. 3 et 4). Ce type de reproduction chez l'aulne a pour effet d'uniformiser la régénération.

RELATIONS DIAMÈTRE-ÂGE CHEZ L'AULNE VERT

Des relations entre le diamètre et l'âge sont fréquemment utilisées par les forestiers pour les espèces arborescentes. Chez les arbustes, de telles relations ont rarement été établies, sauf par BARRROW *et al.* (1968) pour *Epacris petrophila*.

Des courbes de régression ont été effectuées entre le diamètre et l'âge de l'aulne dans chaque relevé. Les coefficients de corrélation sont présentés au tableau III, ainsi que la pente des droites de régression. Les relevés sont placés en ordre croissant de la pente de la droite de régression. Plus la pente est forte, meilleure est la croissance de l'aulne dans cette formation.

Les coefficients de corrélation (r) sont pour la plupart au-dessus de 0,80. Dans les relevés où ce coefficient est faible (relevé n° 87, où $r = 0,516$), la croissance annuelle est très variable et également la moins bonne (0,035 mm/an). La relation diamètre-âge y est différente d'un aulne à l'autre (fig. 5). En général, la croissance est meilleure dans les plages où l'aulne est en expansion récente (relevés nos 68 et 107) et chez les jeunes aulnaies où le bouleau est absent (relevés nos 25 et 74). Les moins bonnes croissances sont enregistrées dans les formations où l'aulne est dominé par le bouleau et où il est manifestement très érodé (plusieurs tiges mortes, croissance par rameaux courts; relevés nos 50 et 56), ou dans les formations ouvertes dans lesquelles l'aulne ne subit plus d'expansion actuellement (croissance par rameaux courts; relevé n° 87).

RELATION ENTRE L'AULNE VERT ET LE BOULEAU GLANDULEUX

Les plus vieilles tiges d'aulne se retrouvent dans des bétulaies à aulnes (relevés nos 73 et 70). Il est possible

TABLEAU III

Corrélation diamètre-âge et croissance de l'aulne vert

(Explication des symboles à la figure 1)

Numéro de relevé	Formation	Nombre de tiges	Coefficient diamètre-âge (r)	Croissance (mm/an) (pente)
87	OA	99	0,516	0,03485
50	BA	77	0,756	0,03826
56	BA	74	0,846	0,03997
73	BA	232	0,724	0,04778
90	AB	237	0,803	0,04879
43	AB	156	0,828	0,05989
28	BA	152	0,876	0,06326
89	AB	117	0,808	0,06328
91	BA	233	0,888	0,06369
99	Ar	292	0,851	0,06566
35	AB	199	0,848	0,07407
98	Ar	227	0,893	0,07556
70	BA	186	0,919	0,07764
31	OA	98	0,839	0,08070
33	AB	246	0,861	0,08324
107	OA	391	0,782	0,09044
25	A	473	0,894	0,09803
74	AO	107	0,855	0,11929
68	OA	79	0,962	0,20196

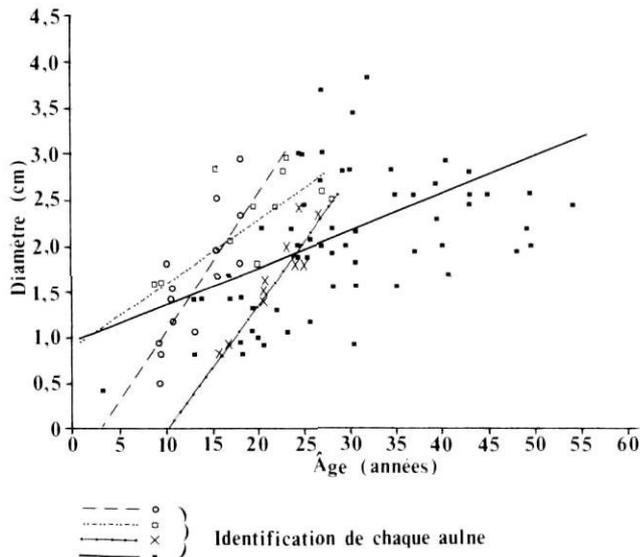


FIGURE 5. Relation diamètre-âge de quatre aulnes de la formation n° 87.

Relation between diameter and age for four alders in formation No. 87.

que les bétulaies à aulnes soient des milieux favorables au maintien de l'aulne, même si ce dernier y présente une croissance ralentie (tabl. III) ; il peut y avoir subsisté longtemps. Les aulnes isolés dans les bétulaies pourraient avoir donné naissance aux aulnaies actuellement en expansion.

L'aulne favorise la croissance en hauteur du bouleau grâce à l'abri qu'il lui procure face aux vents. En effet, dans ces milieux ouverts, il faut un obstacle pour qu'il y ait accumulation de neige et ainsi favoriser la présence d'une strate arbustive plus haute. Une fois établi, l'aulne pousse en hauteur, au point de modifier les conditions d'enneigement. Le bouleau est maintenu à une hauteur constante, correspondant au niveau de la neige en hiver, qui ne diminue que graduellement vers la végétation plus basse des milieux ouverts. L'aulne dépasse presque toujours le bouleau lorsqu'il est présent dans une bétulaie. Les milieux à topographie concave sont déjà des sites préférentiels d'accumulation de neige, et le bouleau y est particulièrement bien adapté.

CONCLUSION

Ce travail a porté sur les aspects phytosociologique, édaphique et démographique de certaines aulnaies de la rivière aux Feuilles, où l'espèce présente des populations qui ont été en expansion au cours du XX^e siècle. L'établissement graduel de l'aulne vert sur les sols nus d'origine périglaciaire des terrasses de la rivière aux Feuilles a amorcé une succession de la végétation et a modifié les caractéristiques des sols. Cette expansion a été centrée principalement entre 1920 et 1960, période caractérisée par un réchauffement du climat. L'expansion des populations est d'autant plus importante que les conditions édaphiques sont optimales pour la germination des graines. Dans certaines stations, la croissance des populations d'aulne aboutit à la saturation du milieu : au cours de cette succession écologique, l'aulne a modifié fondamentalement les conditions de régénération.

Dans des conditions écologiques similaires, les terrasses soumises à la gélifluction sont envahies par l'aulne. Elles se trouvent dans une zone charnière importante, à la limite des forêts et non loin de la limite nord de l'aulne. Le bouleau glanduleux pourrait remplacer l'aulne lors d'une période climatique plus froide ; les forêts dominées par l'épinette noire et le mélèze auraient peut-être tendance à envahir ces milieux sous un climat plus chaud.

Les points suivants ont été vérifiés au cours de ce travail :

- Les populations d'aulne vert ont pris une expansion considérable après les années 1920 ;
- Les fluctuations climatiques se font sentir dans la structure d'âge des populations d'aulne, mais sont en partie masquées par la reproduction végétative ; les populations ont toutefois subi les effets d'un refroidissement après 1960 ;
- L'expansion de l'aulne a eu lieu lors de périodes favorables. Ces périodes ont exercé une influence sur la reproduction par graines de même que sur la reproduction végétative de l'aulne. Cependant, l'espèce se main-

tient principalement de façon végétative en période froide, comme l'épinette noire à sa limite septentrionale;

d) La gélifluction favorise l'expansion par graines de l'aulne, par la création de nouveaux milieux propices à la germination.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier le Centre d'études nordiques pour le soutien technique et financier accordé pour la réalisation de ce travail, ainsi que le Conseil de recherche en sciences naturelles et génie (CRSNG, Canada) et le ministère de l'Éducation du Québec (programme FCAC). L'aide de Jean Deshayé a été grandement appréciée sur le terrain, de même que les discussions et les échanges tenus avec tous les collègues côtoyés durant l'élaboration de ce travail. La plupart des bryophytes ont été identifiées par Robert R. Ireland du Musée national du Canada, ainsi que par G. Trucco pour certains spécimens de *Dicranum*. Les sols ont été analysés au Laboratoire des sols du ministère de l'Agriculture du Québec, à La Pocatière.

RÉFÉRENCES

- BARROW, M.D., COSTIN, A.B. et LAKE, P. (1968): Cyclical changes in an Australian Fjaeldmark community, *J. Ecol.*, 56: 89-96.
- BESCHEL, R.E. et WEBB, D. (1963): *Growth Ring Studies on Arctic Willows. Axel Heiberg Island Research Report*, McGill Univ., Montréal, Preliminary Report 1961-1962, Fritz Müller and members of the expedition, 1963, p. 189-198.
- BINKLEY, D. (1981): Nodule Biomass and Acetylene Reduction Rates of Red Alder and Sitka Alder on Vancouver Island, B.C., *Can. J. For. Res.*, 11: 281-286.
- BLISS, L.C. (1956): A Comparison of Plant Development in Microenvironments of Arctic and Alpine Tundras, *Ecol. Monogr.*, 26(4): 303-307.
- BOIVIN, B. (1966-1967): Énumération des plantes du Canada, Provancheria n° 6, *Mémoires de l'Herbier Louis-Marie*, Univ. Laval, Québec, Extrait du Naturaliste can., vol. 93 et 94, pagination multiple.
- BOLLEN, W. B. (1968): Nitrogen Transformation in Soils beneath Red Alder and Conifers, in Trappe et al. (1968), *Biology of Alder*, Proc. of a Symp., Northwest Sci. Ass. 40th Ann. Meeting, Pullman, Washington, 292 (p. 141 à 148).
- BOND, G. (1956): Evidence of Fixation of Root Nodules of Alder (*Alnus*) under Field Conditions, *New Phytol.*, 55: 147-153.
- BRINKMAN, W.A.R. (1976): Surface Temperature Trend for the Northern Hemisphere, Updated, *Quat. Res.*, 6: 355-358.
- BUOL, S.W., HOLE, F.D. et McCRAKEN, R.J. (1973): *Soil Genesis and Classification*, The Iowa State Univ. Press, Ames, 360 p.
- CHEW, R.M. et CHEW, A.E. (1965): The Primary Productivity of a Desert Shrub (*Larrea tridentata*), *Ecol. Monogr.*, 35: 355-375.
- COOPER, W.S. (1923): The Recent Ecological History of Glacier Bay, Alaska, *Ecology*, 4: 93-128, 223-246, 355-365.
- (1931): A Third Expedition to Glacier Bay, Alaska, *Ecology*, 12: 61-95.
- (1939): A Fourth Expedition to Glacier Bay, Alaska, *Ecology*, 20: 130-155.
- CROCKER, R.L. et MAJOR, J. (1955): Soil Development in Relation to Vegetation and Surface Age at Glacier Bay, Alaska, *J. Ecol.*, 43: 427-448.
- CURTIS, J.T. (1959): Alder Thicket, Composition and Environment, in *The Vegetation of Wisconsin*, Univ. of Wisconsin Press, Madison, 657 p., p. 355-357.
- DALTON, D.A. et TAYLOR, A.W. (1975): Studies on Nitrogen Fixation by *Alnus crispa*, *Am. J. Bot.*, 62: 76-80.
- DECKER, H.F. (1966): Plants, in R.P. Goldthwait, F. Loewe, F.C. Ugolini, H.F. Decker, D.M. DeLong, M.B. Trautman, E.E. Good, T.R. Merrell III et E.D. Rudolph, *Soil Development and Ecological Succession in a Deglaciated Area of Muir Inlet, Southeast Alaska*, Inst. Polar Stud. Rep. 20, Ohio State Univ., Columbus, Ohio (p. 73-96), 167 p.
- DRURY, W.H. et NISBET, I.C.T. (1973): Succession, *J. Arnold Arbor*, 54(3): 331-368.
- FERNALD, M.L. (1950): *Gray's Manual of Botany*, 8^e éd., D. Van Nostrand, 1 632 p., *A. crispa*: p. 537.
- FILION, L. et PAYETTE, S. (1976): La dynamique de l'enneigement en région hémis-arctique, Poste-de-la-Baleine, Nouveau-Québec, *Cah. Géogr. Québec*, 20: 275-301.
- FIREMAN, M. et HAYWARD, H.E. (1952): Indicator Significance of Some Shrubs in the Escalante Desert, Utah, *Bot. Gaz.*, 114: 143-155.
- FLOWER-ELLIS, J.G.K. (1971): *Age Structure and Dynamics in Stands of Bilberry (Vaccinium myrtillus L.)*, Avdel. f. Skogsekol., Rapp. Upps. 9, 108 p., cité par Harper (1977).
- FORCIER, L.K. (1973): *Seedling Pattern and Population Dynamics, and the Reproductive Strategies of Sugar Maple, Beech and Yellow Birch at Hubbard Brook*, Ph.D. Thesis Yale Univ., New Haven, Conn.
- FREDSKILD, B. (1973): Studies in the Vegetational History of Greenland, *Medd. Grønl.*, Bd. 198, Nr. 4, København, 245 p., *Alnus*, p. 198-201.
- FURLOW, J.J. (1979): The Systematics of American Species of *Alnus (Betulaceae)*, *Rhodora*, 81(25): 1-121.
- GILBERT, H. (1979): *Écologie des populations d'aulne vert (Alnus crispa (Ait.) Pursh) à la limite des forêts, rivières aux Feuilles, Nouveau-Québec*, thèse de maîtrise, Univ. Laval, Québec, 73 p.
- HARPER, J.L. (1967): A Darwinian Approach to Plant Ecology, *J. Ecol.*, 55(2): 247-270.
- (1977): *Population Biology of Plants*, Acad. Press, Londres, 892 p.; Shrubs, p. 636-643.

- HARPER, J.L. et WHITE, J. (1974): The Demography of Plants, *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 419-463.
- HEILMAN, P.E. (1966): Change in the Distribution and Availability of Nitrogen with Forest Succession on North Slopes in Interior Alaska, *Ecology*, 47: 825-831.
- HETT, J.M. (1971): A Dynamic Analysis of Age in Sugar Maple Seedlings, *Ecology*, 52: 1071-1074.
- HETT, J.M. et LOUCKS, O.L. (1976): Age Structure Models of Balsam Fir and Eastern Hemlock, *J. Ecol.*, 64: 1029-1044.
- HULTÉN, E. (1968): *Flora of Alaska and Neighboring Territories, A Manual of the Vascular Plants*, Stanford, 1 008 p.
- HUSTICH, I. (1949): Phytogeographical Regions of Labrador, *Arctic*, 2: 36-42.
- JOHNSON, F.D. (1968): Taxonomy and Distribution of Northwestern Alders, in *Biology of Alder*, Trappe et al. (1968). Proc. of a Symp., Northwest Sci. Ass., 40th Ann. Meeting, Pullman, Washington, 292 p., 9-22.
- LALONDE, M. (1971): *Observations et essai d'isolation de l'endophyte nodulateur du genre Alnus*, thèse de maîtrise, Univ. Laval, Québec, 93 p.
- LALONDE, M. et FORTIN, J.A. (1973): Microscopie photonique des nodules racinaires axéniques d'*Alnus crispa* var. *mollis*, *Can. J. Microbiol.*, 19: 1115-1118.
- LALONDE, M., KNOWLES, R. et FORTIN, J.A. (1975): Demonstration of the Isolation of Non Infective *Alnus crispa* var. *mollis* Fern, Nodule Endophyte by Morphological Immunolabelling and Whole Cell Composition Studies, *Can. J. Microbiol.*, 21: 1901-1920.
- LALONDE, M. et KNOWLES, R. (1976): Ultrastructure, Composition, and Biogenesis of the Encapsulation Material Surrounding the Endophyte in *Alnus crispa* var. *mollis* Root Nodules, *Can. J. Bot.*, 53(18): 1951-1971.
- LAWRENCE, D.B. (1950): Estimating Dates of Recent Glacier Advances and Recession Rates by Studying Tree-Growth Layers, *Translations of American Geophysical Union*, 31: 243-248.
- LAWRENCE, D.B. (1951): Recent Glacier History of Glacier Bay, Alaska, and Development of Vegetation from Deglaciated Terrain with Special Reference to the Importance of Alder in Succession, *Yearb. of Amer. Phil. Soc.*, 1950: 175-176.
- (1958): Glaciers and Vegetation in Southeastern Alaska, *Am. Sci.*, 46: 89-122.
- LAWRENCE, D.B. et HULBERT, L. (1950): Growth Stimulation of Adjacent Plants by Lupine and Alder on Recent Glacier Deposits in Southeastern Alaska (Abstr.), *Ecol. Soc. Am., Bull.* 31:58.
- LAWRENCE, D.B., SCHOENIKE, R.E., QUISPÉL, A. et BOND, G. (1967): The Role of *Dryas drummondii* in Vegetation Development Following Ice Recession at Glacier Bay, Alaska, with Special Reference to its Nitrogen Fixation by Root Nodules, *J. Ecol.*, 55: 793-813.
- LEAK, W.B. (1975): Age Distribution in Virgin Red Spruce and Northern Hardwood, *Ecology*, 56: 1451-1454.
- LINDHOLM, T. (1980): Dynamics of the Height Growth of the Hummock Dwarf Shrubs *Empetrum nigrum* L. and *Calluna vulgaris* (L.) Hull on a raised bog, *Ann. Bot. Fenn.*, 17: 343-356.
- MAYCOCK, P.F. et MATTHEWS, B. (1966): An Arctic Forest in the Tundra of Northern Ungava, Québec, *Arctic*, 19(2): 114-144.
- McKEAGUE, J.A., édit. (1976): *Manuel de méthodes d'échantillonnage et d'analyse des sols*, Soil Research Institute, Can. Soil Survey Committee, Prép. par le sous-comité sur les méthodes d'analyse des sols, 223 p.
- McVEAN, D.N. (1956): Ecology of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *J. Ecol.*, 44(2): 321-333.
- MORIN, A. (1981): *Les bordures de colonisation forestière des formations à mélèze laricin (Larix laricina (DuRoi) K. Koch) à la limite des forêts (rivière aux Feuilles, Nouveau-Québec)*, thèse de maîtrise, Univ. Laval, Québec, 31 p.
- MUELLER-DOMBOIS, D. et ELLENBERG, H. (1974): *Aims and Methods of Vegetation Ecology*, J. Wiley and Sons, 547 p.
- PAYETTE, S. (1976): Les limites écologiques de la zone hémiarctique entre la mer d'Hudson et la baie d'Ungava, Nouveau-Québec, *Cah. Géogr. Québec*, 29(50): 347-364.
- PAYETTE, S. et GAUTHIER, B. (1972): Les structures de végétation: interprétation géographique et écologique, classification et application, *Naturaliste can.*, 99(1): 1-26.
- PAYETTE, S. et GAGNON, R. (1979): Tree-Line Dynamics in Ungava Peninsula, Northern Québec, *Holarc. Ecol.*, 2: 239-248.
- PAYETTE, S. et LAJEUNESSE, R. (1980): Les combes à neige de la rivière aux Feuilles (Nouveau-Québec): indicateurs paléoclimatiques holocènes, *Géogr. phys. Quat.*, 34: 209-220.
- PAYETTE, S., FILION, L. et OUZILLEAU, J. (1973): Relations neige-végétation dans la toundra forestière du Nouveau-Québec, Baie d'Hudson, *Naturaliste can.*, 100: 493-508.
- PELTON, J. (1953): Studies on the Life History of *Symphoricarpos occidentalis* Hook in Minnesota, *Ecol. Monogr.*, 23: 17-39.
- RAUP, H.M. (1965): The Structure and Development of Turf Hummocks in the Mesters Vig District, Northeast Greenland, *Medd. Grøn.*, Bd. 166, Nr. 3, København, 112 p.
- REINERS, W.A., WORLEY, I.A. et LAWRENCE, D.B. (1970): Plant Diversity in a Chronosequence at Glacier Bay, Alaska, *Ecology*, 52: 55-69.
- RICHARD, P. (1976): Un diagramme pollinique au Mont des Éboulements, région de Charlevoix, Québec, *Can. J. Earth Sci.*, 13: 145-156.
- (1981): *Paléophytogéographie postglaciaire en Ungava par l'analyse pollinique*, Coll. Paléo-Québec, n° 13, 153 p. (plus 10 diagrammes polliniques en pochette).
- ROUSSEAU, C. (1974): *Géographie floristique du Québec-Labrador*, Presses de l'Univ. Laval, Travaux et Documents du Centre d'études nordiques, 799 p., *A. crispa*, p. 165-166, pl. 326.

- ROUSSEAU, J. (1952): Les zones biologiques de la péninsule Québec-Labrador et l'hémiarctique, *Can. J. Bot.*, 30: 436-474.
- TARRANT, R.F. (1968): Some Effects of Alder on the Forest Environment, p. 193-194, in J. M. Trappe, J.F. Franklin, R.F. Tarrant et G.M. Hansen, édit., 1968, *Biology of Alder*, Proc. of a Symp., Northwest Sci. Ass., 40th Ann. Meeting, Pullman, Washington, 292 p.
- TARRANT, R.F. et TRAPPE, J.M. (1971): The Role of *Alnus* in Improving the Forest Environment, *Plant Soil* (éd. spéc.): 335-348.
- TEDROW, J.C.F. (1977): *Soils of the Polar Landscapes*, Rutgers Univ. Press., New Brunswick, New Jersey, 638 p.
- UGOLINI, F.C. (1968): Soil Development and Alder Invasion in a Recently Deglaciaded Area of Glacier Bay, Alaska, In: J. M. Trappe, J.F. Franklin, R.F. Tarrant et G.M. Hansen, édit., 1968, *Biology of Alder*, Proc. of a Symp., Northwest Sci. Ass., 40th Ann. Meeting, Pullman, Washington, 292 p., p. 115-140.
- Van CLEVE, K., VIERECK, L.A. et SHCLENTNER, R.L. (1971): Accumulation of Nitrogen in Alder (*Alnus*) Ecosystems near Fairbanks, Alaska, *Arct. Alp. Res.*, 3: 101-114.
- VIERECK, L.A. (1966): Plant Succession and Soil Development on Gravel Outwash of the Muldrow Glacier, Alaska, *Ecol. Monogr.*, 36: 181-199.
- VOIGT, G.K. et STEUCEK, G.L. (1969): Nitrogen Distribution and Accretion in an Alder Ecosystem, *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 33: 946-949.
- WARREN WILSON, J. (1964): Annual Growth of *Salix arctica* in the High-Arctic, *Ann. Bot.*, 28: 71-76.

