

Chapitre 13

L'analyse paléontomologique

CLAUDE LAVOIE

La paléontologie est une science jeune (à peine 40 ans) ayant pour but de reconstituer des paléoenvironnements à l'aide de macrorestes d'insectes. Les insectes sont en général très utiles pour cerner les caractéristiques écologiques et climatiques d'époques reculées, car un grand nombre d'espèces ont une niche écologique bien définie. De plus, les insectes réagissent rapidement aux changements de leur environnement en raison de leur mobilité. En outre, chez les coléoptères et les fourmis, la chitine qui forme la carapace de ces insectes est particulièrement épaisse et se conserve très longtemps dans les dépôts organiques. Il est donc possible d'identifier les macrorestes au genre ou à l'espèce. On peut dès lors analyser la composition des populations de coléoptères et de fourmis au sein de dépôts tourbeux et en déduire les modifications de l'environnement, survenues depuis le début de l'entourbement. La datation au ^{14}C sert généralement de repère chronologique (Morgan & Morgan, 1990; Elias, 1994).

La plupart des études paléontologiques effectuées à ce jour (voir Elias, 1994, pour une revue de ces études) couvrent la fin du Pléistocène (entre 20 000 et 10 000 ans BP), période pendant laquelle des changements climatiques importants se sont produits (Dansgaard *et al.*, 1993). L'Holocène (les derniers 10 000 ans) a rarement fait l'objet d'études par les paléontologues, car on considère que les changements climatiques qui y sont survenus furent mineurs (Morgan, Morgan & Elias, 1985; Dansgaard *et al.*, 1993; Elias, Anderson & Andrews, 1996). C'est par contre au cours de cette période que la plupart des tourbières se sont formées dans l'hémisphère boréal. Les tourbières les plus anciennes contiennent des archives fauniques et floristiques exceptionnelles. Ces dernières permettent d'identifier les relations écologiques qui existent entre les insectes et les principales caractéristiques de leur environnement sur une période de plusieurs milliers d'années. On trouvera dans le présent chapitre une description de la méthode d'extraction des insectes des sédiments tourbeux et une revue des principaux travaux (Europe et Amérique du Nord) traitant de l'évolution temporelle des communautés d'insectes des tourbières.

MÉTHODE D'EXTRACTION DES INSECTES

La méthode utilisée pour extraire les macrorestes d'insectes des sols organiques est très simple et a été revue de façon détaillée par Morgan et Morgan (1990), Ponel (1993) et Elias (1994). La principale difficulté se situe sur le terrain, car il faut extraire du sol un monolithe de tourbe. Bien que relativement abondants dans les sols organiques, les macrorestes d'insectes sont néanmoins beaucoup moins nombreux que les macrorestes végétaux. Afin de reconstituer les communautés végétales grâce à l'analyse des macrorestes, un échantillon de 100 cm³ de tourbe par unité stratigraphique est suffisant pour avoir une représentation adéquate de la végétation d'une époque donnée (Bhiry & Filion, 1996). Pour les insectes, il est nécessaire de traiter, à chaque niveau stratigraphique étudié, un volume de tourbe d'au moins 500 cm³. Même avec un tel volume, il arrive parfois qu'un échantillon ne contienne que quatre ou cinq individus, surtout lorsque la tourbe est constituée de sphaignes (Lavoie, Elias & Filion, 1997). Les analyses paléontologiques menées dans

les tourbières montrent néanmoins qu'un volume de tourbe de 750 à 4500 cm³ (par échantillon) est suffisant pour effectuer un travail de qualité (Elias, 1982a,b; Roper, 1996). En conséquence, le monolithe de tourbe sur lequel une analyse paléontologique est effectuée doit être très volumineux. À moins de prélever plusieurs carottes au même endroit à l'aide d'une sonde de diamètre supérieur à 8 cm (Ponel & Coope, 1990; Ponel, 1994; 1995), les méthodes classiques d'extraction de la tourbe (sonde Russe, sonde Coûteaux) ne sont guère utilisables à des fins paléontologiques, puisqu'elles n'extraient que des échantillons de petit volume. Il importe donc de trouver des sites où le sol organique est exposé à l'air libre sur l'ensemble de son épaisseur. De tels sites sont fréquents dans les régions où les tourbières sont exploitées à des fins industrielles (présence d'excavations; Schwert & Ashworth, 1985; Roper, 1996; Lavoie, Elias & Filion, 1997), ainsi que dans les tourbières à palsa subarctiques qui se dégradent à la suite de la fonte du pergélisol sous-jacent. Cette fonte provoque l'effondrement de larges morceaux de la tourbe qui recouvre les palsa, exposant ainsi le sol organique à l'air libre (Elias, 1982a; Lavoie & Payette, 1995; Lavoie, Elias & Payette, 1997). Lorsqu'on trouve de tels sites, on peut aisément extraire un monolithe de tourbe de 15 cm × 15 cm (côtés) couvrant toute l'épaisseur du dépôt organique. On enveloppe ensuite le monolithe dans une pellicule plastique et une feuille de papier d'aluminium (pour assurer le maintien de sa structure) et on le transporte au laboratoire.

Au laboratoire, on congèle le monolithe pour éviter la décomposition du matériel organique et favoriser la coupe des échantillons. À chaque niveau stratigraphique étudié, on prélève à l'aide d'une scie une tranche de tourbe de 5 cm d'épaisseur. Après décongélation de l'échantillon (la tranche de 5 cm), on le fragmente à la main et on le laisse tremper dans l'eau pendant une période de 5 à 10 jours. Il faut prendre soin de couvrir le bocal servant au trempage d'un couvercle hermétique, pour empêcher la contamination par des insectes modernes. On tamise ensuite la tourbe à grande eau, à l'aide de quatre tamis (mailles de 2, 1, 0,5 et 0,25 mm). La suite de la procédure dépend de la quantité de tourbe traitée et du type de tourbe en présence. Lorsque le volume de l'échantillon est important (> 1000 cm³) et que la tourbe n'est pas constituée de fragments de sphaignes, il est préférable d'utiliser la méthode d'extraction des insectes par flottaison au kérosène. En immergeant la tourbe de tous les tamis dans du kérosène, puis en éliminant l'excès d'huile et en recouvrant d'eau la tourbe contenant l'huile, on provoque la sédimentation de la plus grande partie des débris végétaux et la flottaison de la majorité des macrorestes d'insectes. Il suffit ensuite de *i*) recueillir le surnageant, *ii*) le laver avec un détergent, *iii*) le rincer à l'alcool et *iv*) trier les macrorestes d'insectes qu'il contient sous une loupe binoculaire (Morgan & Morgan, 1990; Elias, 1994). Si l'échantillon de tourbe est peu volumineux, on peut le faire sécher à l'air libre et le trier à la main sous une loupe binoculaire. Un éclairage à fibres optiques permet la distinction des macrorestes d'insectes des débris végétaux, car la chitine des fragments d'insectes reflète la lumière (Lavoie, Elias & Payette, 1997). On doit également procéder à l'extraction à la main des insectes si la tourbe est constituée essentiellement de fragments de sphaignes, car les bulles d'air emprisonnées dans les feuilles de sphaignes empêchent la sédimentation des plantes, même à la suite d'un traitement au kérosène (Elias, 1994; Lavoie, Elias & Filion, 1997). Enfin, il est préférable de ne pas traiter au kérosène les échantillons destinés à être datés au ¹⁴C pour éviter une possible contamination.

Les macrorestes extraits sont préservés dans l'alcool éthylique 95 %, puis identifiés à la famille, au genre ou à l'espèce. Il existe d'excellentes monographies dont les illustrations permettent d'identifier au niveau spécifique les macrorestes

d'insectes. Toutefois, la comparaison avec des spécimens modernes contenus dans les insectiers est essentielle pour confirmer une identification. Après identification, les spécimens sont montés sur lame micropaléontologique et conservés pour consultation ultérieure.

ÉTUDES PALÉOENTOMOLOGIQUES DANS LES TOURBIÈRES

Une revue récente de la littérature paléoentomologique (Buckland, Coope & Sadler, 1997) indique que peu de travaux ont été effectués à ce jour dans les tourbières de l'hémisphère boréal, outre ceux réalisés à des fins archéologiques. On trouve néanmoins un certain nombre de travaux en paléoentomologie où on établit un lien entre les communautés d'insectes et l'évolution de la végétation au sein d'une tourbière. Cinq études sont rapportées ici.

1) Au Minnesota, les insectes d'une tourbière minérotrophe (Bongards) ont été extraits d'un monolithe contenant de la tourbe en surface (0-67 cm) et du sable et de l'argile en profondeur (67-180 cm). Un morceau de bois trouvé à 140 cm de profondeur et daté au ^{14}C indique que les sédiments ne sont pas très anciens (3500 ans BP). Puisque la tourbière est au début de son évolution, on ne remarque pas de changement entre l'assemblage d'insectes à la base du monolithe (170-180 cm) et celui en surface. Presque tous les insectes trouvés sont des coléoptères colonisant les étangs peu profonds ou les marais, en plus de quelques espèces typiques des milieux bien drainés entourant la tourbière (Schwert & Ashworth, 1985).

2) Un certain nombre d'écologistes soutiennent qu'une tourbière ombrotrophe se transforme peu à peu en écosystème forestier lorsque la succession végétale atteint son stade climacique (Klinger, 1996). Dans le Sud-Est de l'Alaska (île Kruzof), Klinger *et al.* (1990) ont utilisé les insectes d'un monolithe de tourbe pour tester l'hypothèse selon laquelle, au sein d'une tourbière ombrotrophe, une structure de végétation très ouverte (non boisée), dominée par les sphaignes et les éricacées, représente l'aboutissement de la succession végétale dans ce type d'écosystème. L'analyse paléoentomologique révèle que dans la partie basale du monolithe (100-140 cm : tourbe ligneuse ou tourbe de cypéracées et de sphaignes), on trouve surtout des insectes associés aux arbustes à feuilles caduques (saules, aulnes). Dans la partie médiane du monolithe (40-100 cm : tourbe de cypéracées et de sphaignes), les insectes dominants sont associés aux forêts conifériennes, alors que dans la partie supérieure (0-40 cm : tourbe de sphaignes et de cypéracées), on trouve essentiellement des espèces typiques des tourbières. Les communautés d'insectes évolueraient donc, sur une période de 8500 ans, non pas vers des communautés représentatives des écosystèmes forestiers, mais plutôt vers des communautés typiques des tourbières ombrotrophes non boisées.

Outre le fait qu'il serait plus pertinent, pour tester une hypothèse relative à la succession végétale, d'utiliser les macrorestes végétaux plutôt que les insectes fossiles, l'analyse paléoentomologique de Klinger *et al.* (1990) doit être interprétée avec prudence. En effet, peu de taxons ont été identifiés dans ce travail (21 espèces identifiées avec certitude) et le diagramme d'abondance des espèces est fortement dominé par trois espèces, soit *Eusphalerum grayae* Hatch, *Plateumaris metallica* (Ahrens) et *Ceratoppia bipilis* (Hermann). Bien que *P. metallica* (Coleoptera : Chrysomelidae) soit considérée dans ce travail comme une espèce représentative des milieux tourbeux, cette chrysomèle est d'abord et avant tout associée à la présence de cypéracées (Askevold, 1991), des plantes beaucoup plus abondantes dans les marais et les tourbières minérotrophes que dans les tourbières ombrotrophes. *Ceratoppia bipilis* est un acarien oribate (Acari : Oribatida) que Klinger *et al.* (1990)

associent également aux tourbières dans l'analyse paléontomologique (en raison de sa propension à coloniser les sols organiques). Il n'est pas certain cependant que cette espèce soit nécessairement représentative des milieux tourbeux (Behan-Pelletier & Bissett, 1994). La principale difficulté de ce type de travail consiste donc à associer avec certitude telle ou telle espèce aux environnements tourbeux, ce qui est une tâche complexe en raison du petit nombre d'espèces d'arthropodes inféodées aux tourbières (voir le chapitre 7).

3) Dans une tourbière du Royaume-Uni (Thorne Moors), les insectes fossiles contenus dans la tourbe ont été extraits pour évaluer les conséquences du changement de régime trophique de la tourbière (passage d'une tourbière minérotrophe à une tourbière ombrotrophe) sur les communautés d'insectes. L'indice de diversité de Fisher, calculé à différents niveaux stratigraphiques, montre une chute importante de la diversité en espèces de coléoptères lorsque la tourbière minérotrophe se transforme en tourbière ombrotrophe (tableau 13.1). Les niveaux stratigraphiques les plus récents, qui correspondent au développement d'une tourbière bombée très acide, ont un indice de diversité très faible (Roper, 1996).

4) Dans le Sud du Québec, les insectes d'une tourbière enclavée dans une dépression interdunaire près de Saint-Flavien (Filion, 1987) ont été analysés au sein d'un monolithe de tourbe de 4 m d'épaisseur dont la base fut datée à 6800 ans BP (figure 13.1). Un minimum de 907 individus ont été récoltés dans le monolithe, représentant 133 taxons (53 identifiés au niveau spécifique), la plupart des coléoptères et des fourmis (Lavoie, Elias & Filion, 1997). Les insectes sont beaucoup plus abondants et diversifiés dans la tourbe basale (335-406 cm : tourbe ligneuse) que dans les couches supérieures de la tourbe (0-210 cm : tourbe de sphaignes). La grande diversité d'insectes à la base est associée à la présence de multiples habitats hétérogènes favorables à la survie d'insectes variés (présence d'étangs et d'espèces arborescentes au sein de la tourbière, dunes de sable à proximité). Vers 1500 ans BP, alors que la végétation de la tourbière devient représentative des sites tourbeux ombrotrophes (Bhiry & Filion, 1996), la paléontofaune s'appauvrit nettement et est dominée par les coléoptères de la famille des Staphylinidae. L'intérêt de cette analyse est la comparaison de l'évolution des communautés d'insectes avec celle des communautés végétales, puisqu'une analyse des macrorestes végétaux a aussi été effectuée sur le même monolithe de tourbe (Bhiry & Filion, 1996). Les macrorestes végétaux se révèlent plus utiles que les insectes fossiles pour reconstituer l'historique du développement de la tourbière. Neuf étapes de développement sont circonscrites grâce aux végétaux, alors que les insectes ne permettent de distinguer que quatre étapes (Bhiry & Filion, 1996; Lavoie, Elias & Filion, 1997).

TABLEAU 13.1. Indice de diversité (de Fisher) des insectes fossiles contenus dans des échantillons de tourbe en provenance de la tourbière de Thorne Moors, au Royaume-Uni (modifié de Roper, 1996).

Profondeur de l'échantillon (cm)	Étape du développement de la tourbière	Nombre minimum d'espèces	Nombre minimum d'individus	de Fisher
35-40	ombrotrophe bombée	13	100	4,0
40-45	ombrotrophe bombée	11	76	3,5
45-50	ombrotrophe bombée	17	87	6,3
50-55	ombrotrophe	26	94	11,9
55-60	ombrotrophe	27	62	17,0
60-65	ombrotrophe	30	93	15,4
65-70	minérotrophe	47	131	26,3
70-75	minérotrophe	65	220	31,1
75-80	minérotrophe	53	101	45,0

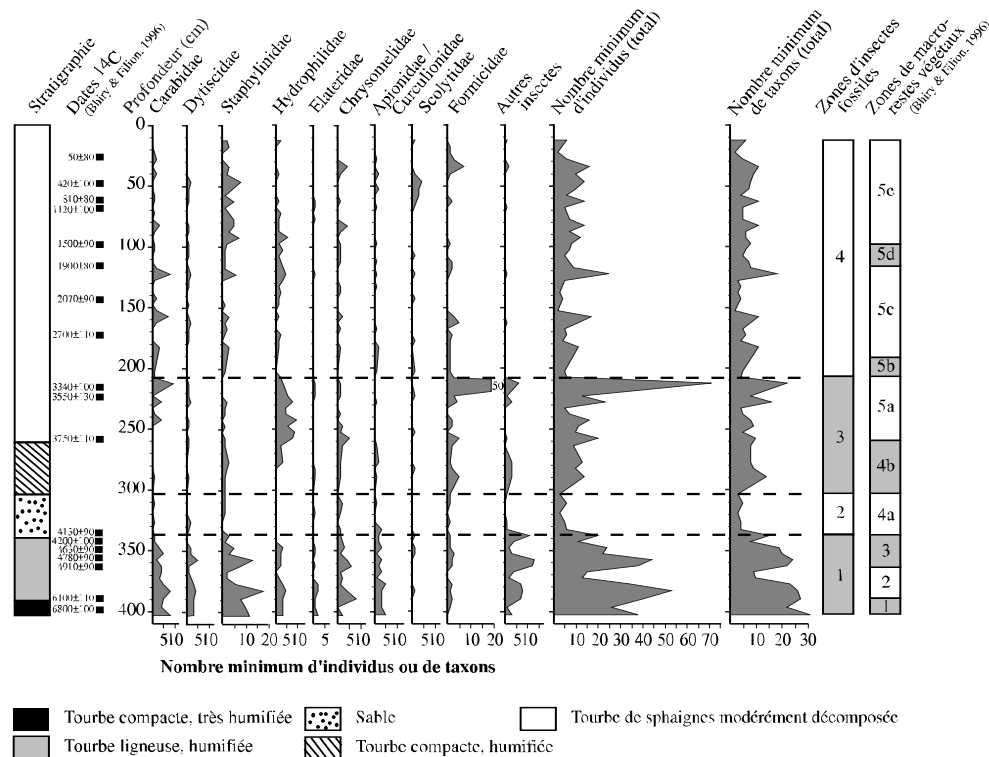


FIGURE 13.1. Analyse paléontomologique de la tourbière de Saint-Flavien, Sud du Québec (modifié de Lavoie, Elias & Filion, 1997).

5) Enfin, au Nouveau-Brunswick, une analyse paléontomologique très fine (au centimètre près) d'une tourbière côtière (Pointe-Éscuminac) a révélé qu'un feu peut avoir un impact considérable sur l'entomofaune. La tourbe commence à s'accumuler sur le site vers 4800 ans BP et, à cette époque, la végétation est très diversifiée et est dominée par des conifères (pins, épinettes, mélèzes), des bouleaux et des érables rouges (*Acer rubrum* L.). Le site n'est pas une tourbière proprement dite, puisque le dépôt de tourbe est peu épais (une dizaine de centimètres). Les coléoptères y sont très abondants et diversifiés. Vers 4300 ans BP, un feu ravage le site, modifiant de façon sensible la végétation en présence. Le milieu s'ouvre et la diversité des espèces ligneuses diminue fortement. Seuls les éricacées, l'Épinette noire et le Mélèze laricin se maintiennent. La sphaigne apparaît peu après le feu. Ce nouvel environnement ne permet que la survie d'espèces d'insectes que l'on trouve habituellement dans les sites tourbeux (Staphylinidae). L'entomofaune s'appauvrit donc de façon considérable. Cette transition (entomofaune riche vers entomofaune pauvre) est très rapide : dans le dépôt de tourbe, elle se fait sur une épaisseur d'à peine 3 cm, c'est-à-dire sur moins de 200 ans (Robichaud, 2000).

CONCLUSION

Les analyses paléontomologiques peuvent être très utiles pour documenter l'effet de l'évolution structurelle des tourbières sur les communautés d'insectes qu'on y trouve, et ce, dans une perspective à long terme (plusieurs milliers d'années). De telles analyses ne donnent néanmoins qu'une vision partielle de l'évolution de l'entomofaune. En effet, la paléontologie peut reconstituer uniquement les

populations de cinq groupes d'arthropodes, soit les coléoptères (Coleoptera), les fourmis (Hymenoptera : Formicidae), les trichoptères (Trichoptera), les chironomes (Diptera : Chironomidae) et les acariens oribates (Acari : Oribatida). Dans les faits, seuls les coléoptères ont retenu l'attention des paléontologues, les autres groupes n'ayant été l'objet que de travaux sporadiques (Elias, 1994). Dans les tourbières, d'autres groupes d'insectes sont beaucoup plus abondants et diversifiés que les coléoptères, comme les hyménoptères et les diptères (Blades & Marshall, 1994; Finnamore, 1994), mais l'exosquelette de ces insectes est peu chitinisé, ce qui ne permet pas sa conservation dans les dépôts de tourbe. Malgré tout, le petit nombre de travaux qui existent sur la question indiquent qu'au fur et à mesure qu'une tourbière se développe (passage d'une tourbière minérotrophe à une tourbière ombrotrophe), l'entomofaune devient moins diversifiée. En effet, peu d'espèces sont en mesure de survivre dans un environnement pauvre en éléments nutritifs, très acide et avec une végétation peu variée dominée par les sphaignes.

Les insectes fossiles peuvent fournir des renseignements complémentaires sur l'environnement immédiat d'un site tourbeux à une époque donnée. Les coléoptères de la famille des scolytes (Scolytidae) et des chrysomèles (Chrysomelidae) sont particulièrement intéressants à cet égard puisque ces insectes herbivores se nourrissent d'un petit nombre d'espèces de plantes (Lavoie, Elias & Filion, 1997). Dans les régions où les tourbières sont soumises à de fortes pressions de nature anthropique (exploitation de la tourbe), les analyses paléontologiques peuvent révéler l'impact réel de la perte d'habitats tourbeux sur la diversité de l'entomofaune (Roper, 1996; Whitehouse, Boswijk & Buckland, 1997). Par contre, les insectes fossiles ne sont pas aussi utiles que les macrorestes végétaux pour reconstituer les étapes de développement d'une tourbière (Lavoie, Elias & Filion, 1997). Ceci s'explique par le fait que la plupart des insectes colonisant les milieux tourbeux sont des espèces généralistes qui s'adaptent à une foule de conditions biophysiques (voir le chapitre 7). Par exemple, plusieurs espèces de coléoptères de la famille des Hydrophilidae peuvent se trouver autant dans de petits étangs que sur des sols saturés en eau (Larson, 1987). De telles espèces sont moins sensibles aux fluctuations du niveau d'eau que la plupart des plantes (Bhiry & Filion, 1996; Lavoie, Elias & Filion, 1997). Il importe donc de faire plusieurs types d'analyses paléocologiques pour dresser le portrait le plus fidèle possible des environnements du passé.