

INFORMATION TO USERS

This manuscript has been reproduced from the microfilm master. UMI films the text directly from the original or copy submitted. Thus, some thesis and dissertation copies are in typewriter face, while others may be from any type of computer printer.

The quality of this reproduction is dependent upon the quality of the copy submitted. Broken or indistinct print, colored or poor quality illustrations and photographs, print bleedthrough, substandard margins, and improper alignment can adversely affect reproduction.

In the unlikely event that the author did not send UMI a complete manuscript and there are missing pages, these will be noted. Also, if unauthorized copyright material had to be removed, a note will indicate the deletion.

Oversize materials (e.g., maps, drawings, charts) are reproduced by sectioning the original, beginning at the upper left-hand corner and continuing from left to right in equal sections with small overlaps.

Photographs included in the original manuscript have been reproduced xerographically in this copy. Higher quality 6" x 9" black and white photographic prints are available for any photographs or illustrations appearing in this copy for an additional charge. Contact UMI directly to order.

**Bell & Howell Information and Learning
300 North Zeeb Road, Ann Arbor, MI 48106-1346 USA
800-521-0600**

UMI[®]

Claudia Zimmermann

**Analyse paléoécologique de la tourbière à pergélisol du
mont du Lac des Cygnes
(Charlevoix, Québec)**

**Mémoire
présenté
à la Faculté des études supérieures
de l'Université Laval
pour l'obtention
du grade de maître ès arts (M.A.)**

**Département de géographie
FACULTÉ DES LETTRES
UNIVERSITÉ LAVAL**

Avril 2000



**National Library
of Canada**

**Acquisitions and
Bibliographic Services**

**395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada**

**Bibliothèque nationale
du Canada**

**Acquisitions et
services bibliographiques**

**395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada**

Your file Votre référence

Our file Notre référence

The author has granted a non-exclusive licence allowing the National Library of Canada to reproduce, loan, distribute or sell copies of this thesis in microform, paper or electronic formats.

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

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque nationale du Canada de reproduire, prêter, distribuer ou vendre des copies de cette thèse sous la forme de microfiche/film, de reproduction sur papier ou sur format électronique.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur qui protège cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

0-612-48962-0

Canada

Résumé

Les étages subalpins et alpins sont des milieux-clé en raison de leur grande sensibilité aux différentes perturbations écologiques naturelles. À cet égard, les rares tourbières qui existent en haute altitude sont très précieuses pour les reconstitutions paléoécologiques à long terme, puisque les dépôts organiques qui s'y trouvent renferment de nombreux indicateurs biologiques. Une tourbière à pergélisol, située au sommet du mont du Lac des Cygnes (Charlevoix, Québec) et entourée de végétation subalpine, a été étudiée grâce à une analyse macrofossile très complète (plantes vasculaires, bryophytes, lichens, champignons mycorhizateurs, cladocères, insectes, charbons de bois). Le début de l'entourbement, vers 5 800 ans BP, a probablement été provoqué par des facteurs climatiques. Par la suite, le développement de la tourbière semble avoir été influencé principalement par des facteurs autogènes. Les macrofossiles donnent des indications sur les caractéristiques de la tourbière, mais également sur le développement de la végétation forestière qui entoure le site. La disparition brusque des macrorestes d'arbres vers 4 000 ans BP indique qu'il y a eu à cette époque déforestation massive du plateau sommital du mont du Lac des Cygnes, déforestation dont on ignore encore la cause. Le pergélisol que l'on trouve au sein de la tourbière a probablement été formé au 20^e siècle, à la suite d'un autre épisode de déforestation de la montagne. Cet épisode coïncide avec le feu de 1915 qui a, selon toute vraisemblance, modifié les conditions d'enneigement du plateau.



Claudia Zimmermann

Étudiante graduée



Claude Lavoie

Directeur de recherche

Remerciements

Ce mémoire n'aurait pas été finalisé sans l'aide indispensable de nombreuses personnes. Le chemin qui m'a finalement menée à Québec pour réaliser ce projet de recherche était tordu et parsemé d'obstacles. C'est en grande partie grâce à mon directeur de recherche, M. Claude Lavoie, que mon séjour à Québec a été rendu possible. Il ne m'a pas seulement supportée dans mes démarches administratives, mais aussi soutenue financièrement. Je le remercie également pour sa grande disponibilité, son excellent encadrement tout au long de cette recherche, son encouragement, ses suggestions et les discussions fructueuses qui m'ont guidée et m'ont fait avancer dans mes réflexions. De plus, l'excellent équipement du Laboratoire d'écologie historique du Centre de recherche en aménagement et en développement (CRAD) a beaucoup facilité l'analyse de mes échantillons.

Toute ma reconnaissance s'adresse également aux membres de mon comité de maîtrise, M. Reinhard Pienitz (co-directeur) et Mme Najat Bhiry, pour leurs précieux conseils. Pour leur aide sur le terrain, je tiens à remercier MM. Marc Girard, Denis Sarrazin et Alain Thibault. À l'Herbier Louis-Marie de l'Université Laval, mes sincères remerciements s'adressent à M. Claude Roy pour l'identification des spécimens de mousses et à Mme Michelle Garneau pour l'identification des graines de cypéracées. Je désire aussi remercier M. Alayn Larouche pour son accueil chaleureux au Laboratoire Jacques-Rousseau de l'Université de Montréal et son aide concernant l'analyse des macrorestes. Une aide précieuse pour les questions informatiques a été fournie par M. Pierre Lemieux du CRAD.

J'aimerais mentionner le support financier fourni par le CRAD, la *Studienstiftung des deutschen Volkes* (German National Scholarship Foundation) et les fondateurs de la *Collection Norditude* du Parc des Grands-Jardins qui m'ont fait bénéficier de la toute première bourse d'étude accordée par cette fondation. Une exemption des droits de scolarité supplémentaires accordée par l'Université Laval m'a également soulagée sur le

plan financier. Ce projet de recherche a été financé dans son ensemble (aspects logistiques) par une subvention du Fonds pour la Formation de chercheurs et l'aide à la recherche du Québec.

J'ai une pensée particulière pour tous ceux qui, en Europe et au Canada, m'ont encouragée à faire ce pas important dans ma vie et qui m'ont motivée et supportée durant ma maîtrise.

Les derniers, et non les moindres, que je voudrais remercier de tout cœur, sont mes parents. Sans leur grand appui tant moral que matériel, mes études auraient été impossibles. Je n'oublierai jamais que mes parents m'ont toujours laissé ma liberté dans mes décisions. Ils ont respecté mes choix, même si ce n'était pas facile pour eux, mes études m'ayant souvent menée loin de ma famille.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	i
REMERCIEMENTS	ii
TABLE DES MATIÈRES.....	iv
LISTE DES ILLUSTRATIONS	vi
 1. Introduction.....	 1
2. Site d'étude	5
3. Méthodologie	8
4. Résultats.....	11
4.1 Taux d'accumulation de la tourbe	11
4.2 Macrofossiles végétaux.....	12
4.3 Macrofossiles d'insectes	20

5. Discussion	25
5.1 Histoire de la tourbière et de son environnement immédiat	25
6. Conclusion	33
6.1 Le développement de la tourbière du mont du Lac des Cygnes: influence respective des processus autogènes et allogènes.....	33
6.2 La tourbière du mont du Lac des Cygnes et la déforestation du plateau de la montagne.....	33
6.3 Âge du pergélisol de la tourbière du mont du Lac des Cygnes.....	34
6.4 Réponse des insectes à l'environnement.....	35
7. Bibliographie.....	36

LISTE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1: Répartition du pergélisol au Québec-Labrador (d'après Dionne, 1984; Allard & Seguin, 1987a; Wang & Allard, 1995)	2
Figure 2: La tourbière à pergélisol du mont du Lac des Cygnes.....	7
Figure 3: Courbe d'accumulation de la tourbe (tourbière du mont du Lac des Cygnes)	11
Figure 4: Diagramme de macrofossiles végétaux (et cladocères) (tourbière du mont du Lac des Cygnes)	15
Figure 5: Diagramme de la concentration et de l'influx des macrofossiles végétaux (tourbière du mont du Lac des Cygnes)	19
Figure 6: Diagramme de présence des macrofossiles d'insectes (tourbière du mont du Lac des Cygnes)	22
Figure 7: Diagramme d'abondance des macrofossiles d'insectes (taxons sélectionnés) (tourbière du mont du Lac des Cygnes)	24
Figure 8: Représentation schématique de l'histoire de développement de la tourbière à pergélisol du mont du Lac des Cygnes.....	31

1. Introduction

Le pergélisol se trouve sous environ un tiers de la superficie de la péninsule du Québec-Labrador. Dans la partie nord de la péninsule (au nord du 58^e parallèle), le climat est suffisamment froid pour permettre la formation d'une zone de pergélisol continu dont l'épaisseur dépasse 150 m en général (Fig. 1). Au sud du 56^e parallèle, on trouve çà et là des îlots de pergélisol, surtout dans les tourbières (Allard & Seguin, 1987a). En effet, un substrat organique constitue un bon isolant empêchant, au cours de la saison estivale, la fonte du sol gelé (Brown, 1970). Au sud du 50^e parallèle, les îlots de pergélisol sont extrêmement rares et principalement localisés en haute altitude, dans les étages subalpins et alpins des hauts sommets des régions de Charlevoix et de la Gaspésie (Gray & Brown, 1979; Dionne, 1984; Payette, 1984).

Les étages subalpins et alpins sont des milieux d'intérêt non seulement en raison de la présence sporadique de pergélisol, mais également en raison de leur grande sensibilité aux changements climatiques et aux différentes perturbations écologiques naturelles, tel le feu (Tessier *et al.*, 1993; Bussi res *et al.*, 1996; Kullman, 1998; Talon *et al.*, 1998; Barnekow, 1999). Un r chauffement ou un refroidissement du climat, m me modeste, peut entra ner la fonte du perg lisol ou une augmentation de son  tendue et de sa profondeur, ou encore une remont e ou une descente de la limite altitudinale des arbres (Kullman, 1995). Pour leur part, les feux ont souvent pour effet de r duire l'importance du couvert forestier en haute altitude. Dans les sites subalpins, les esp ces arborescentes investissent peu d' nergie dans la constitution de structures reproductives, ce qui ne favorise pas une abondante r g n ration naturelle apr s feu (Elliot, 1979; Black & Bliss, 1980; Payette *et al.*, 1982). En outre, le microclimat   la suite du passage d'un feu est profond ment modifi , ce qui a souvent un effet n faste pour la r g n ration de la v g tation (Bussi res *et al.*, 1996; Talon *et al.*, 1998). En haute altitude, la disparition du couvert forestier cr e des conditions propices   la formation de perg lisol. Le couvert de neige, balay  par le vent, n'est plus retenu par les arbres. Le sol perd donc un couvert protecteur l'isolant de l'onde de gel (Allard & Fortier, 1990; Arseneault &

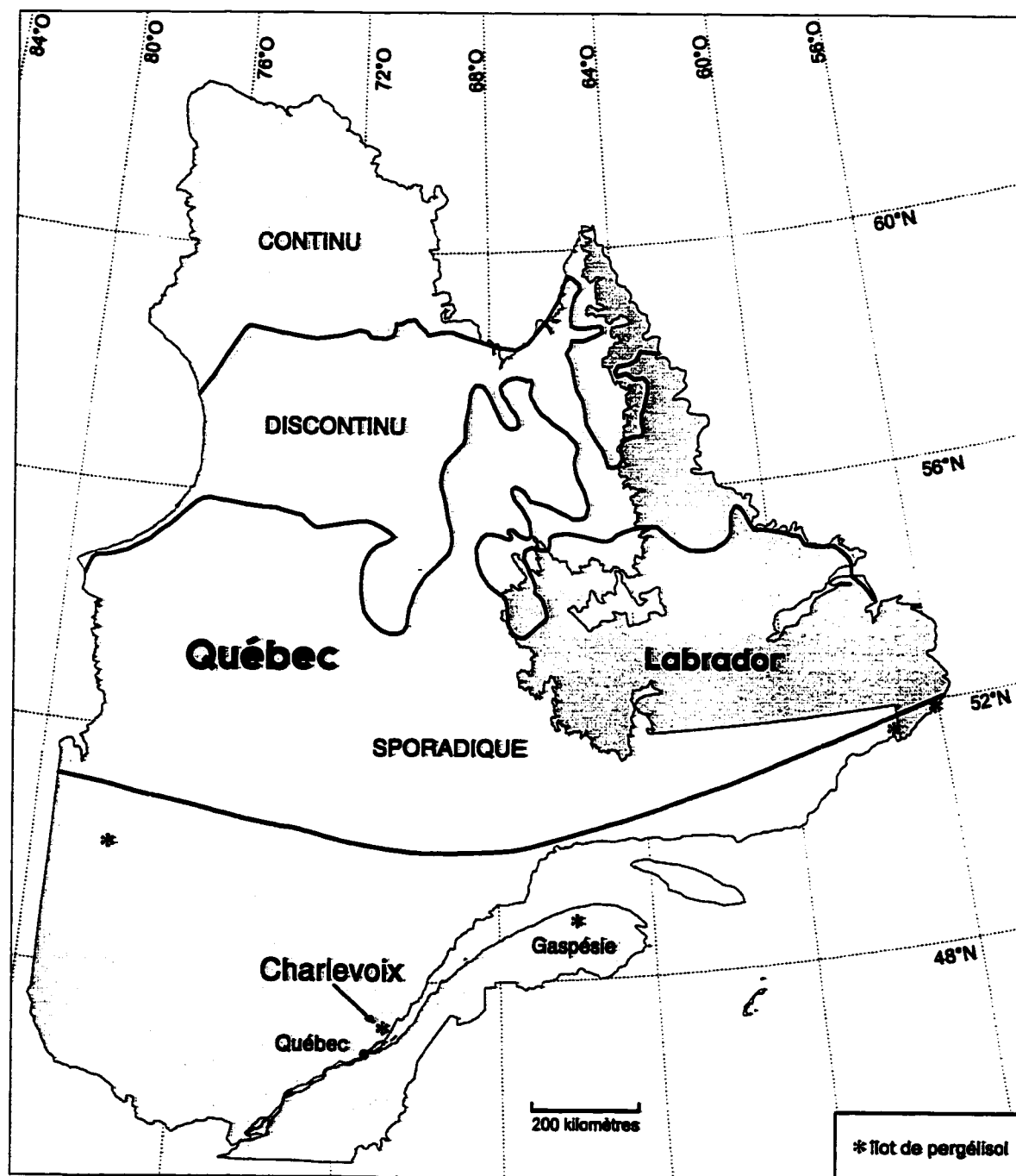


Fig. 1: Répartition du pergélisol au Québec-Labrador
(d'après Dionne, 1984; Allard & Seguin, 1987a; Wang & Allard, 1995).

Payette, 1997). La sensibilité aux perturbations des étages subalpins et alpins en fait donc des milieux tout à fait appropriés pour des reconstitutions paléoécologiques à long terme. Toute modification subtile de leur environnement sera probablement perçue par les indicateurs biologiques en présence.

Quoique utiles, les reconstitutions paléoécologiques en milieux subalpins et alpins sont problématiques puisqu'on y trouve peu de dépôts organiques ayant préservé, sur une longue période de temps, des organismes biologiques indicateurs. Les rares tourbières qui existent en haute altitude sont en conséquence très précieuses pour de telles reconstitutions. Tout comme les milieux terrestres, elles sont fortement influencées par les changements environnementaux. Ces changements se manifestent dans le régime trophique et le bilan hydrique du milieu, dans les caractéristiques chimiques de l'eau et de la tourbe ainsi que dans la composition de la flore et de la faune (Vitt, 1990; Vitt & Chee, 1990; Zoltai & Vitt, 1995; Lavoie *et al.*, 1997a). Le pollen et les macrorestes végétaux et animaux se conservent très bien dans la tourbe en raison des conditions humides et anaérobiques qui prévalent, ce qui facilite le travail de reconstitution.

On trouve au sommet du mont du Lac des Cygnes, dans la région de Charlevoix, une petite tourbière à pergélisol avec un dépôt de tourbe de plus de 2,3 m d'épaisseur. Outre le fait qu'il s'agisse de l'îlot de pergélisol le plus méridional du Québec-Labrador (Payette, 1984; Allard & Fortier, 1990), cette tourbière est très intéressante en raison de l'histoire postglaciaire particulière des hauts sommets de Charlevoix. Plusieurs hauts sommets de Charlevoix sont en effet dominés par une végétation subalpine et alpine dont la structure est très semblable à celle des régions subarctiques du Québec-Labrador. Ce phénomène est une anomalie du paysage car l'altitude est trop basse pour expliquer, à elle seule, sa présence. Selon Bussi res *et al.* (1996) et Lavoie (1999), il serait le r sultat d'une ouverture graduelle, depuis plus de 4 000 ans, du couvert conif rien des sommets   la suite du passage r p t  de feux de for t lors de p riodes climatiques d favorables   la r g n ration arborescente.

À ce jour, plusieurs analyses macrofossiles de plantes et d'insectes ont été effectuées dans des tourbières à pergélisol de la région subarctique du Québec-Labrador (Elias, 1982, Couillard & Payette, 1985; Allard & Seguin, 1987b; Lavoie & Payette, 1995; Lavoie *et al.*, 1997b). Le but de ces travaux était, pour l'essentiel, de comprendre le mode de développement des tourbières à pergélisol au cours de l'époque Holocène. Par contre, les tourbières à pergélisol du sud du Québec n'ont pas encore fait l'objet de travaux approfondis. Par ailleurs, la position stratégique de la tourbière du mont du Lac des Cygnes fait en sorte qu'il est possible, grâce à l'information paléoécologique que son dépôt tourbeux contient, de tester l'hypothèse de Bussi res *et al.* (1996) et Lavoie (1999) concernant la d forestation de la montagne au cours des derniers mill naires.

La tourbi re du mont du Lac des Cygnes est  tudi e dans le cadre de ce m moire gr ce   une analyse macrofossile tr s compl te: elle ne se base pas uniquement sur les macrorestes de plantes vasculaires, mais aussi sur les macrorestes de bryophytes, de lichens, de champignons mycorhizateurs, de cladoc res, d'insectes et de charbons de bois. Les objectifs de cette  tude sont 1) de retracer l' volution de la tourbi re au fil de son histoire, et plus particuli rement de d terminer   quelle  poque le perg lisol s'est constitu , 2) d' tablir des liens entre les indicateurs biologiques, les feux et le climat, 3) de v rifier quels sont les indicateurs biologiques les plus sensibles aux changements environnementaux et 4) de voir dans quelle mesure les informations issues de la tourbi re   perg lisol permettent de d terminer   quelle  poque la d forestation du sommet du mont du Lac des Cygnes a eu lieu et les facteurs   l'origine de cette d forestation.

2. Site d'étude

Le site d'étude retenu pour ce mémoire de recherche, le mont du Lac des Cygnes (47°41'N., 70°36'O.) est localisé à 120 km au nord-est de la ville de Québec, au Canada (Fig. 1). Ce mont est une des composantes du parc provincial de conservation des Grands-Jardins. Il est aussi un des hauts sommets de Charlevoix, un ensemble de collines dont l'altitude moyenne se situe entre 700 et 1 000 m. Le massif d'âge précambrien est composé de granite et de différents faciès d'anorthosite (Sabourin, 1973). La roche du socle précambrien affleure partout sur les sommets, alors que les versants des collines sont recouverts de till ou de colluvions. Les vallées sont remplies de sédiments meubles d'origine fluvio-glaciaire ou fluviatile (Bussi res *et al.*, 1996).

La r gion des hauts sommets de Charlevoix est caract ris e par un climat particuli rement rigoureux. La temp rature annuelle moyenne est de 0 C, et les temp ratures moyennes des mois de janvier et de juillet   la station m t orologique de La Galette (729 m d'altitude), situ e pr s du mont du Lac des Cygnes, sont respectivement de -15 C et de 14 C (Payette, 1984). Les pr cipitations annuelles totales atteignent, en moyenne, 1 400 mm, dont environ 30% tombent sous forme de neige (Bussi res *et al.*, 1996). Gr ce   une station m t orologique, Allard & Fortier (1990) ont mesur  en 1986-87 les temp ratures   l'emplacement exact de la tourbi re   perg lisol du mont du Lac des Cygnes. En 1986, la temp rature moyenne du mois de juillet fut de 10 C. Le mois le plus froid fut le mois de f vrier (-15 C, en moyenne). Entre mai 1986 et avril 1987, la temp rature annuelle moyenne fut de -1,3 C.

L'inlandsis Wisconsinien s'est retir  de la r gion des hauts sommets de Charlevoix vers 10 000 ans BP (Vincent, 1989). La v g tation s'est par la suite install e vers 9 200 ans BP. Les analyses polliniques indiquent que les hauts sommets ont  t  recouverts de for ts de sapins baumiers (*Abies balsamea*), de bouleaux   papier (*Betula papyrifera*) et d' pinettes noires (*Picea mariana*) vers 8 000 - 7 400 ans BP. Il est toutefois tr s probable que ces essences arborescentes  taient pr sentes dans la r gion

dès 8 700 ans BP (Bussi res, 1992). De nos jours, les stations m siques sont domin es par le sapin. Dans les d pressions mal drain es et au-del  de 800 m d'altitude, le sapin est remplac  par l' pinette noire. Une des principales perturbations qui affectent les sapini res et les pessi res sont les  pid mies de tordeuses des bourgeons de l' pinette (*Choristoneura fumiferana* [Lepidoptera, Tortricidae]). Trois  pid mies ont eu lieu au cours du 20  si cle, soit de 1901   1921, de 1948   1954 et de 1974   1987 (Perron, 1994). Les feux constituent aussi des perturbations d'importance dans la r gion de Charlevoix. Les incendies les plus r cents ayant br l , en partie ou en totalit , le mont du Lac des Cygnes, ont eu lieu en 1915 et en 1991. Le feu de 1991 n'a toutefois pas br l  la partie de la montagne qui abrite la tourbi re   perg lisol. Au 19  si cle, un feu a probablement eu lieu au mont du Lac des Cygnes vers 1807 (Dion, 1986).

La tourbi re   perg lisol est situ e dans la partie nord du sommet du mont du Lac des Cygnes,   une altitude de 960 m (Fig. 2). Elle est de type ombrotrophe et s' tale sur une superficie de 3 000 m². La tourbi re est entour e, pour l'essentiel, de v g tation subalpine. La partie est de la tourbi re est occup e par une mare thermokarstique alors que la section nord est constitu e d'un plateau palsique l g rement bomb  (pr sence de perg lisol) parsem  de quelques buttes. Au moment de l' chantillonnage, soit le 15 mai 1998, le perg lisol  tait situ    10 cm sous la surface du sol et parvenait jusqu'au socle rocheux, soit 227 cm sous la surface. La v g tation de la tourbi re, hors du plateau palsique, est compos e de sphaignes (*Sphagnum capillifolium*, *S. fuscum*, *S. magellanicum*), ainsi que de cyp rac es et d' ricac es (notamment *Andromeda glaucophylla*, *Chamaedaphne calyculata* et *Ledum groenlandicum*). Sur le plateau palsique m me, le couvert d' ricac es est beaucoup plus clairsem  et le sol est occup  par des colonies de lichens (notamment *Cladina rangiferina*). Le couvert arborescent du plateau (*Abies balsamea*, *Betula cordifolia*, *Larix laricina*, *Picea mariana*) est tr s faible et se r sume   quelques individus rabougris.



Fig. 2: La tourbière à pergélisol du mont du Lac des Cygnes.

3. Méthodologie

Le 15 mai 1998, une carotte de tourbe d'une longueur de 227 cm et d'un diamètre de 6 cm a été prélevée au centre de la tourbière à pergélisol du mont du Lac des Cygnes grâce à une foreuse adaptée pour l'extraction d'échantillons de sols gelés. Cet échantillon couvre le dépôt tourbeux dans son ensemble, c'est-à-dire du socle rocheux à la surface de la tourbière. Découpée en neuf sections et emballée dans une pellicule de plastique et dans une feuille d'aluminium, la carotte a été transportée dans des tuyaux en plastique au laboratoire où elle a été conservée au congélateur jusqu'au jour de sa préparation.

La carotte congelée a été coupée à l'aide d'une scie en sous-échantillons de 5 cm d'épaisseur dont le volume exact (environ 150 ml) a été déterminé par remplacement d'eau dans un becher gradué. Les sous-échantillons ont reposé dans l'eau pendant trois jours, puis ont été tamisés (trois tamis avec mailles de 2, 1 et 0,5 mm) en les lavant avec un fort jet d'eau chaude. Les fractions issues du tamisage ont été séchées à l'air libre dans des assiettes d'aluminium. La méthode d'analyse macrofossile à l'état sec est inhabituelle, mais cette façon de procéder est parfois plus avantageuse parce qu'elle accélère le triage et le comptage des macrorestes, ce qui permet de traiter rapidement des volumes importants de tourbe. Le séchage prévient aussi la contamination des échantillons par des micro-organismes pouvant nuire à la fiabilité des datations au radiocarbonate (Wohlfarth *et al.*, 1998). Quelques macrorestes sont déformés par le séchage, mais leur nombre est habituellement très limité. À l'aide d'une loupe binoculaire, tous les macrofossiles soit végétal, soit animaux, des trois fractions de chaque sous-échantillon ont été triés, puis identifiés au genre ou à l'espèce et dénombrés. Toutes les données de macrorestes ont été ajustées pour chaque sous-échantillon en fonction d'un volume standard de 150 ml.

Lorsque les macrorestes d'un taxon particulier étaient trop abondants pour être dénombrés, les trois fractions du sous-échantillon en présence ont été mélangées et 0,5 g

a été prélevé et pesé à l'aide d'une balance précise à 0,01 g. Les macrorestes ont été dénombrés dans le petit échantillon de 0,5 g, puis une estimation du nombre total de macrorestes a été calculée en tenant compte de la masse totale des trois fractions du sous-échantillon (Lavoie & Payette, 1995).

Pour déterminer la quantité de charbons de bois macroscopiques, 10 ml de la fraction 1 mm de chaque sous-échantillon ont été extraits et les particules de charbon ont été dénombrées sous une loupe binoculaire. Les fragments de charbon de bois des autres fractions n'ont pas été pris en considération parce qu'ils étaient soit trop petits pour être dénombrés (fraction 0,5 mm), soit de taille trop variable pour être comparés (fraction 2 mm). Leur présence fut néanmoins notée.

Par la suite, une banque de données a été montée à l'aide du logiciel Excel[®]. Puis, les données ont été transférées dans le logiciel DeltaGraph[®] pour effectuer les graphiques. Pour la finalisation des diagrammes, le logiciel CorelDRAW[™] a été utilisé. Les diagrammes macrofossiles d'abondance ont été construits pour tout les taxa identifiés, c'est-à-dire, les arbres, les arbustes, les herbacées, le charbon de bois, les cladocères, les bryophytes, les lichens, les champignons mycorhizateurs et pour une sélection d'insectes. La plupart des données d'insectes sont présentées sous forme de diagrammes de présence ou absence.

Cinq échantillons de tourbe à différents niveaux stratigraphiques (5-10, 45-50, 100-105, 150-155 et 225-227 cm) ont été choisis pour datation au ¹⁴C, soit par la méthode conventionnelle, soit, pour l'échantillon 225-227 cm, par la méthode de spectroscopie de masse par accélérateur (SMA). Les dates obtenues ont été converties en années calendrier et ont ainsi servi au calcul du taux d'accumulation de tourbe, calcul essentiel à la détermination de l'influx des macrofossiles.

Le taux d'accumulation de tourbe est le quotient de l'épaisseur d'une section de la carotte de tourbe en millimètres par le nombre d'années qui ont été nécessaires à sa sédimentation. Il indique l'épaisseur de la couche de sédiment qui s'est accumulée chaque année. **La concentration des macrorestes** est le nombre de pièces macrofossiles

par unité de volume de tourbe (dans ce cas: 150 ml). Elle a été calculée pour les quatre strates suivantes: arbres, éricacées, cypéracées et mousses. **L'influx des macrofossiles** indique le nombre net de pièces macrofossiles accumulées par unité de surface de sédiment par unité de temps. L'influx des macrofossiles a été calculé à partir de la concentration des macrofossiles pour les arbres, les éricacées, les cypéracées et les mousses pour une surface de 100 cm². L'influx des macrofossiles élimine l'influence de la fluctuation du taux d'accumulation sur la concentration macrofossile. Les diagrammes d'influx permettent donc une reconstitution plus réaliste de la végétation du passé et de ses changements que les diagrammes d'abondance des macrofossiles (Birks & Birks, 1980; Bhiry & Fillion, sous presse).

La nomenclature taxonomique utilisée est celle de 1) Scoggan (1978-79) pour les plantes vasculaires, sauf pour *Betula cordifolia* et *Betula papyrifera* (Farrar, 1996), 2) Ireland *et al.* (1987) pour les bryophytes, 3) Esslinger & Egan (1995) pour les lichens, 4) Harley (1969) pour les champignons mycorhizateurs, 5) Thorp & Covich (1991) pour les cladocères, 6) Downie & Arnett (1995) pour les coléoptères, 7) Francœur (1997) pour les hyménoptères et 8) Wiggins (1978) pour les trichoptères.

4. Résultats

4.1 Taux d'accumulation de la tourbe

L'accumulation de la tourbe (Fig. 3) s'étend sur une période de près de 6 600 années calendrier, soit de *ca* 4 650 av. J.-C. jusqu'à aujourd'hui (*ca* 5 800 ans BP à aujourd'hui). Une phase d'accumulation particulièrement rapide (0,56 mm/an) est observée à la base du profil (5 800 - 4 820 ans BP). Entre 4 820 et 3 130 ans BP, l'accumulation diminue de plus de moitié (0,23 mm/an), puis augmente quelque peu par la suite (0,33 mm/an) entre 3 130 et 1 720 ans BP. À partir de 1 720 ans BP, le taux d'accumulation chute de nouveau (0,24 mm/an).

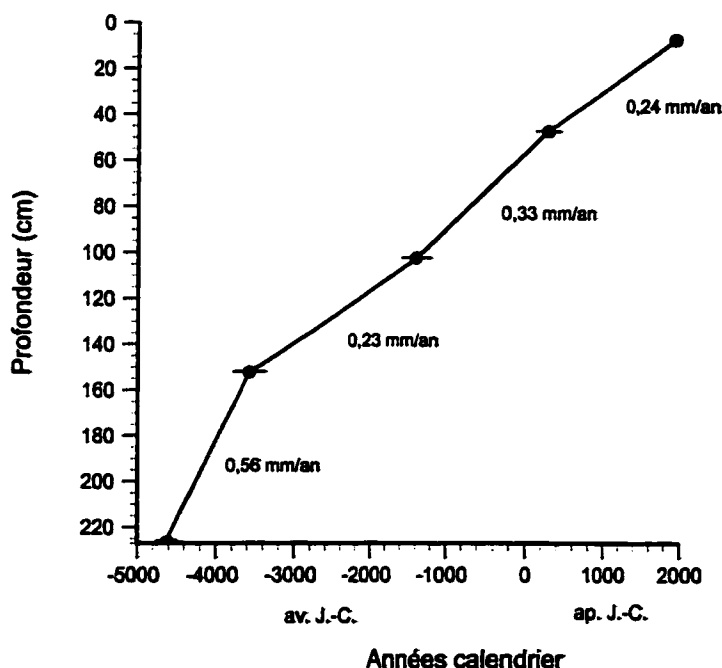


Fig. 3: Courbe d'accumulation de la tourbe (tourbière du mont du Lac des Cygnes).

La barre horizontale qui traverse chaque point indique la valeur de l'écart-type (de part et d'autre du point). Le taux d'accumulation est indiqué pour chaque intervalle de temps.

4.2 Macrofossiles végétaux

Selon les changements visibles dans les diagrammes de macrofossiles végétaux (Fig. 4 et 5), on peut distinguer six phases qui correspondent à l'histoire du développement de la tourbière.

Zone I: 227-195 cm (ca 5 800 - 5 380 ans BP)

Cette zone correspond au début de l'accumulation de la tourbe (vers 5 800 ans BP) qui est principalement composée, à cette époque, de fragments de mousses brunes et de cypéracées. La mousse dominante est *Drepanocladus* spp. Les cypéracées sont surtout représentées par les achènes de *Carex lasiocarpa*. Les macrofossiles des essences arborescentes (*Abies balsamea*, *Betula cordifolia/papyrifera*, *Larix laricina*, *Picea mariana*,) sont très abondants. La strate arbustive est constituée d'éricacées telles *Chamaedaphne calyculata* et *Ledum groenlandicum*. La présence d'une espèce des milieux humides, *Menyanthes trifoliata*, est révélée par quelques graines. Les ephippia de *Daphnia* spp. sont particulièrement abondants à la base (227-225 cm) de la tourbe. Quelques charbons de bois ont été détectés entre 227 et 225 cm et entre 220 et 215 cm.

Zone II: 195-150 cm (ca 5 380 - 4 820 ans BP)

Cette zone est caractérisée par la disparition quasi-totale de *Drepanocladus* spp. Une autre espèce, *Carex lasiocarpa*, disparaît graduellement et est remplacée par d'autres cypéracées (*Carex limosa*, *C. trisperma*). Les macrorestes d'arbres deviennent de moins en moins abondants, observation corroborée par le diagramme d'influx des macrorestes d'arbres. Entre 180 et 150 cm, on constate une grande abondance de charbons de bois dans la tourbe, particulièrement entre 160 et 155 cm. En fait, on constate une relation inverse entre l'abondance des charbons et ceux des macrorestes d'arbres. Le charbon est constitué non seulement de morceaux de bois, mais également d'aiguilles carbonisées de sapin, de mélèze et surtout d'épinette. Le pic de charbon

coïncide aussi avec une grande abondance de sclérotés de *Cenococcum graniforme* (carbonisés et non carbonisés).

Zone III: 150-130 cm (ca 4 820 - 4 060 ans BP)

La zone III est caractérisée par une grande abondance de restes de sphaignes et de cypéracées (*Carex limosa*, *Eriophorum vaginatum* ssp. *spissum*). On trouve également bon nombre de macrorestes d'arbres. Les éricacées sont principalement représentées par *Chamaedaphne calyculata* et *Ledum groenlandicum*.

Zone IV: 130-50 cm (ca 4 060 - 1 720 ans BP)

Cette zone débute par une chute brusque et remarquable du nombre de macrofossiles des quatre essences arborescentes. L'influx des macrorestes d'arbres voisine zéro pendant toute la durée de la zone IV. Tout au plus trouve-t-on quelques pièces macrofossiles d'épinette dans cette zone et des restes de mélèze (pic unique entre 100 et 95 cm). Les espèces arbustives les plus abondantes sont *Andromeda glaucophylla*, *Chamaedaphne calyculata* et *Ledum groenlandicum*. Les cypéracées sont principalement représentées par *Eriophorum vaginatum* ssp. *spissum*. Au niveau des mousses, ce sont toujours les sphaignes qui dominent, mais elles sont en général peu abondantes. Les restes de lichens sont surtout présents entre 130 et 90 cm.

Trois pics de charbons de bois (120-110, 105-95 et 75-55 cm) témoignent du passage des feux. Les deux premiers assemblages de charbon ne contiennent pas beaucoup de pièces identifiables. L'influx de charbons de bois est minime. Par contre, l'assemblage de charbons de bois entre 75 et 55 cm est constitué d'un certain nombre d'aiguilles d'épinette et de restes d'éricacées carbonisés. Les sclérotés de *Cenococcum graniforme* sont très abondants tout juste au-dessus de la couche de charbons (55-50 cm).

Zone V: 50-10 cm (ca 1 720 ans BP à nos jours)

Cette zone est caractérisée par la dominance des sphaignes, que ce soit au niveau du nombre de pièces macrofossiles ou au niveau de l'influx. Le nombre de pièces macrofossiles d'épinette augmente également dans cette zone. Les macrorestes les plus abondants parmi les arbustes sont ceux d'*Andromeda glaucophylla* et de *Chamaedaphne calyculata*. Les cypéracées sont représentées par *Carex trisperma* ainsi que par *Eriophorum vaginatum* ssp. *spissum*. Les sclérotés de *Cenococcum graniforme* sont abondants. On trouve un très grand nombre de macrorestes de charbons de bois entre 25 et 20 cm, constitués notamment de restes carbonisés d'épinette et d'arbustes.

Zone VI: 10-0 cm (de nos jours)

De 10 à 5 cm, on observe une hausse du nombre de macrorestes et de l'influx d'épinette, de sapin et de mélèze. Par contre, entre 5 et 0 cm, on trouve très peu de macrorestes d'arbres. On constate également une hausse de la quantité ainsi que de la diversité des macrorestes d'éricacées (*Chamaedaphne calyculata*, *Kalmia angustifolia*, *Ledum groenlandicum*, *Vaccinium angustifolium/myrtilloides*, *V. oxycoccus*, *V. uliginosum*). Dans cette zone, les lichens et les mousses (*Dicranum* spp., *Pleurozium schreberi*) sont abondants. Un important pic de charbons de bois est détecté entre 10 et 5 cm.

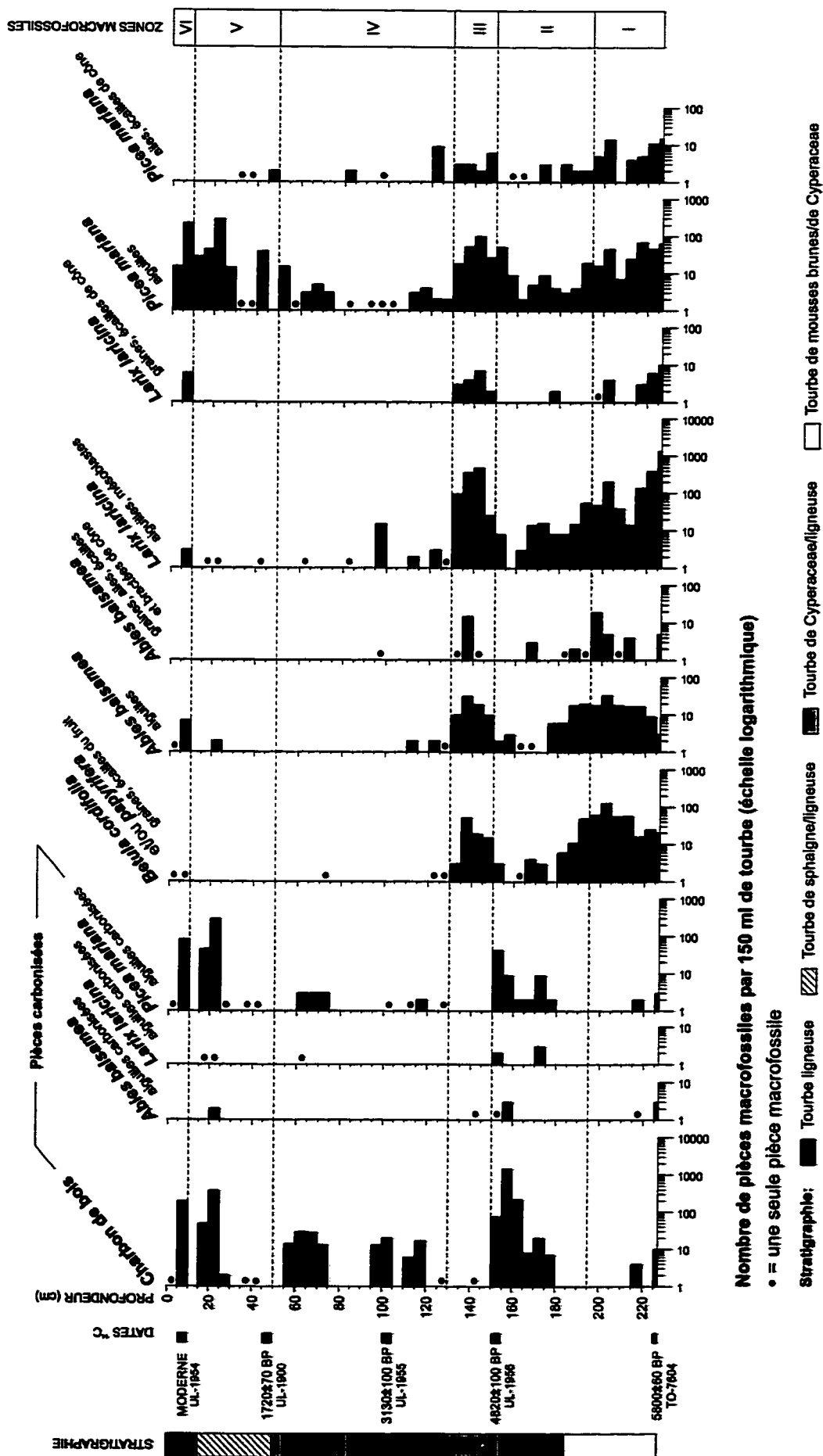
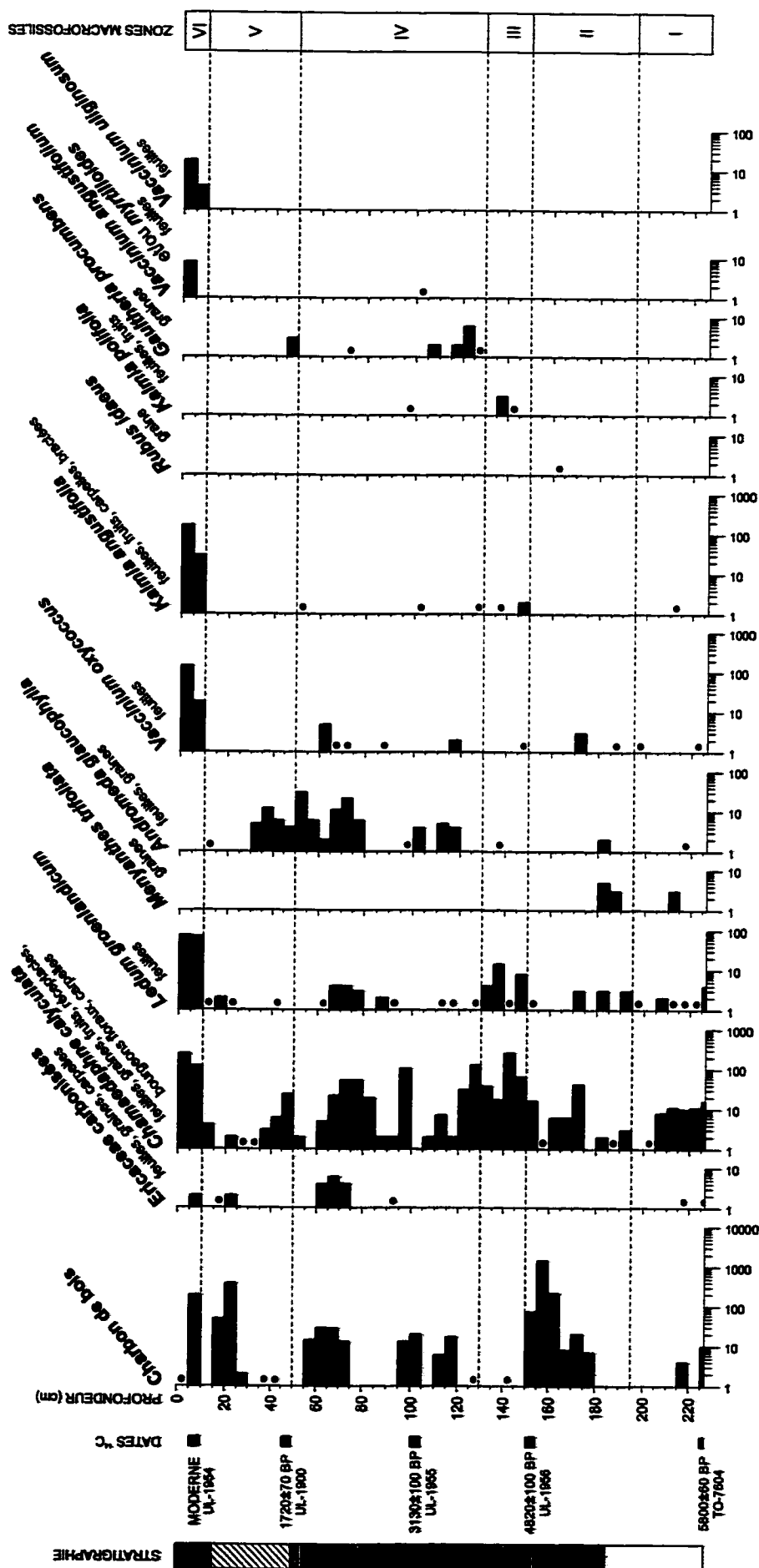


Fig. 4: Diagramme des macrofossiles végétaux (et cladocères)
(tourbière du mont du Lac des Cygnes, Charlevoix, Québec).

ERICACEAE, MENYANTHACEAE & ROSACEAE



Nombre de pièces macrofossiles par 150 ml de tourbe (échelle logarithmique)

♦ = une seule pièce macrofossile

Stratigraphie: Tourbe ligneuse

Stratigraphie:

	Tourbe ligneuse
	Tourbe de sphagnum/ligneuse

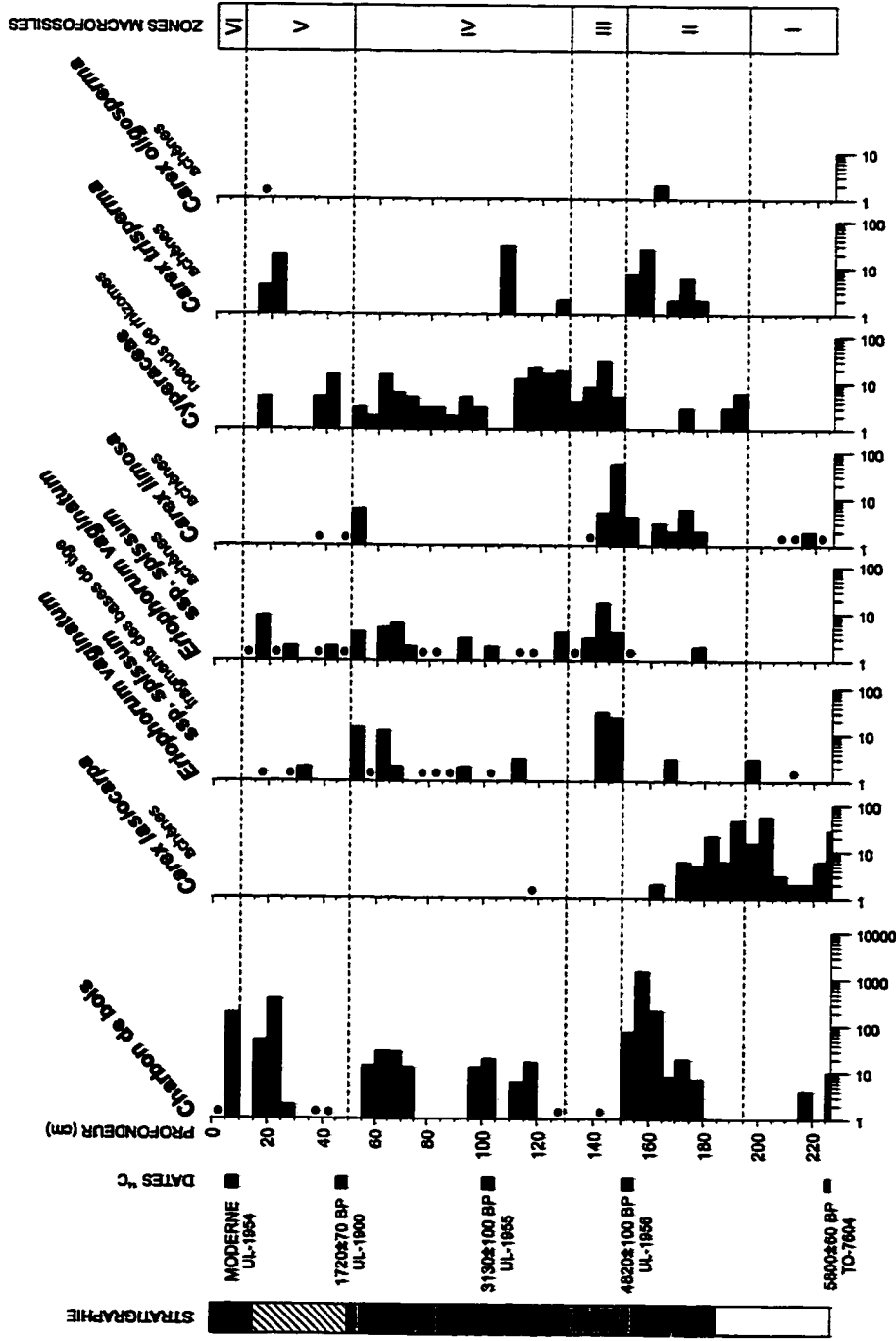
Stratigraphie: Tourbe ligneuse Tourbe de sphagnum/ligneuse Tourbe de Cyperaceae/ligneuse

Stratigraphie: Tourbe ligneuse Tourbe de sphagnum/ligneuse Tourbe de Cyperaceae/ligneuse Tourbe de mousses brunes/de Cyperaceae

Analyse effectuée par C. Zimmermann

**Fig. 4: Diagramme des macrofossiles végétaux (et cladocères; suite)
(tourbière du mont du Lac des Cygnes, Charlevoix, Québec).**

CYPERACEAE



Nombre de pièces macrofossiles par 150 ml de tourbe (échelle logarithmique)

• = une seule pièce macrofossile

Stratigraphie: ■ Tourbe ligneuse

▨ Tourbe de sphagnum/ligneuse

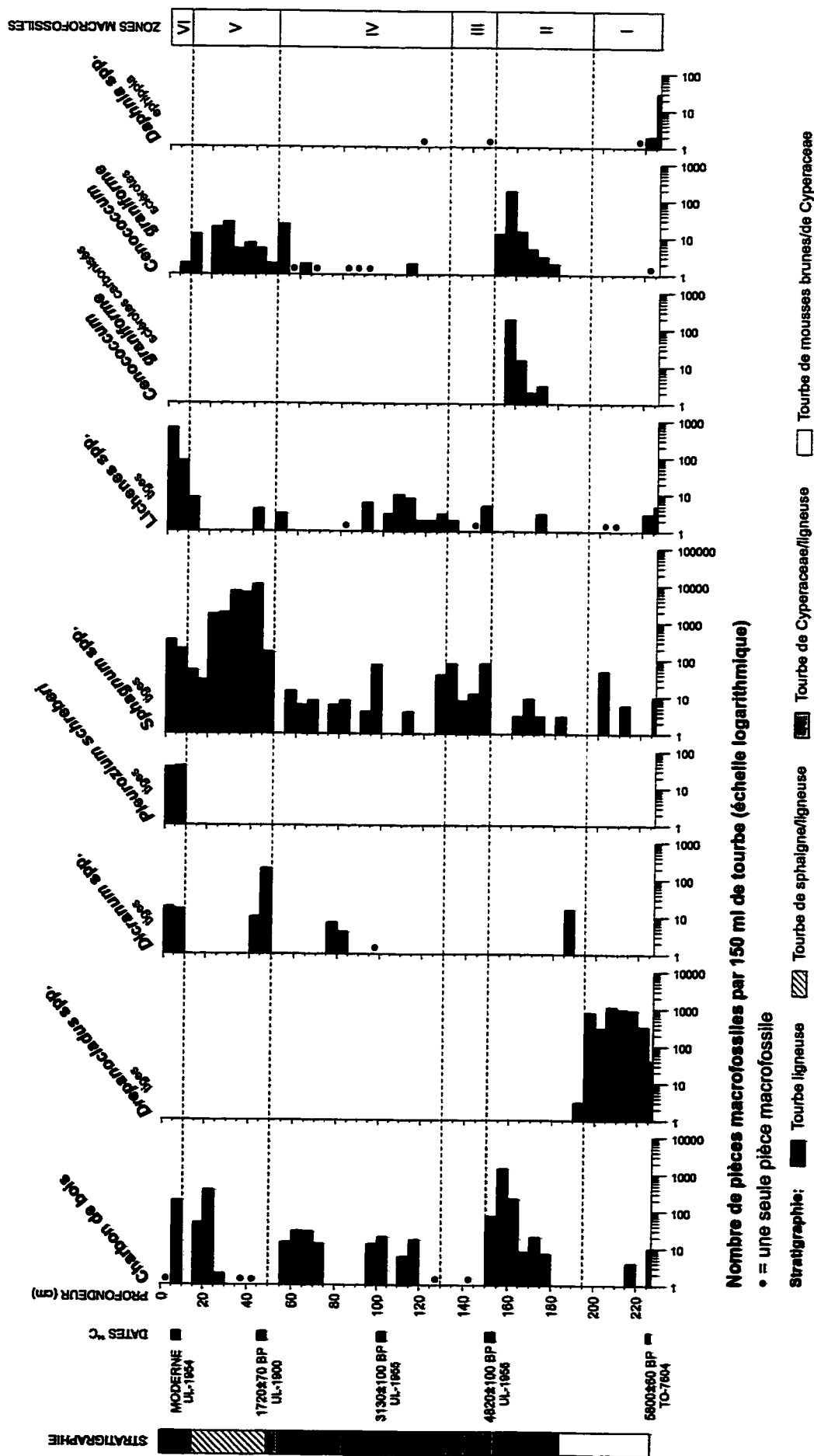
▤ Tourbe de Cyperaceae/ligneuse

□ Tourbe de mousses brunes/de Cyperaceae

Analyse effectuée par C. Zimmermann

Fig. 4: Diagramme des macrofossiles végétaux (et cladocères; suite)
(tourbière du mont du Lac des Cygnes, Charlevoix, Québec).

BRYOPHYTA, LICHENES, MYCORRHIZA & CLADOCERA



Analyse effectuée par C. Zimmermann

Fig. 4: Diagramme des macrofossiles végétaux (et cladocères; suite et fin) (tourbière du mont du Lac des Cygnes, Charlevoix, Québec).

Analyse effectuée par C. Zimmermann

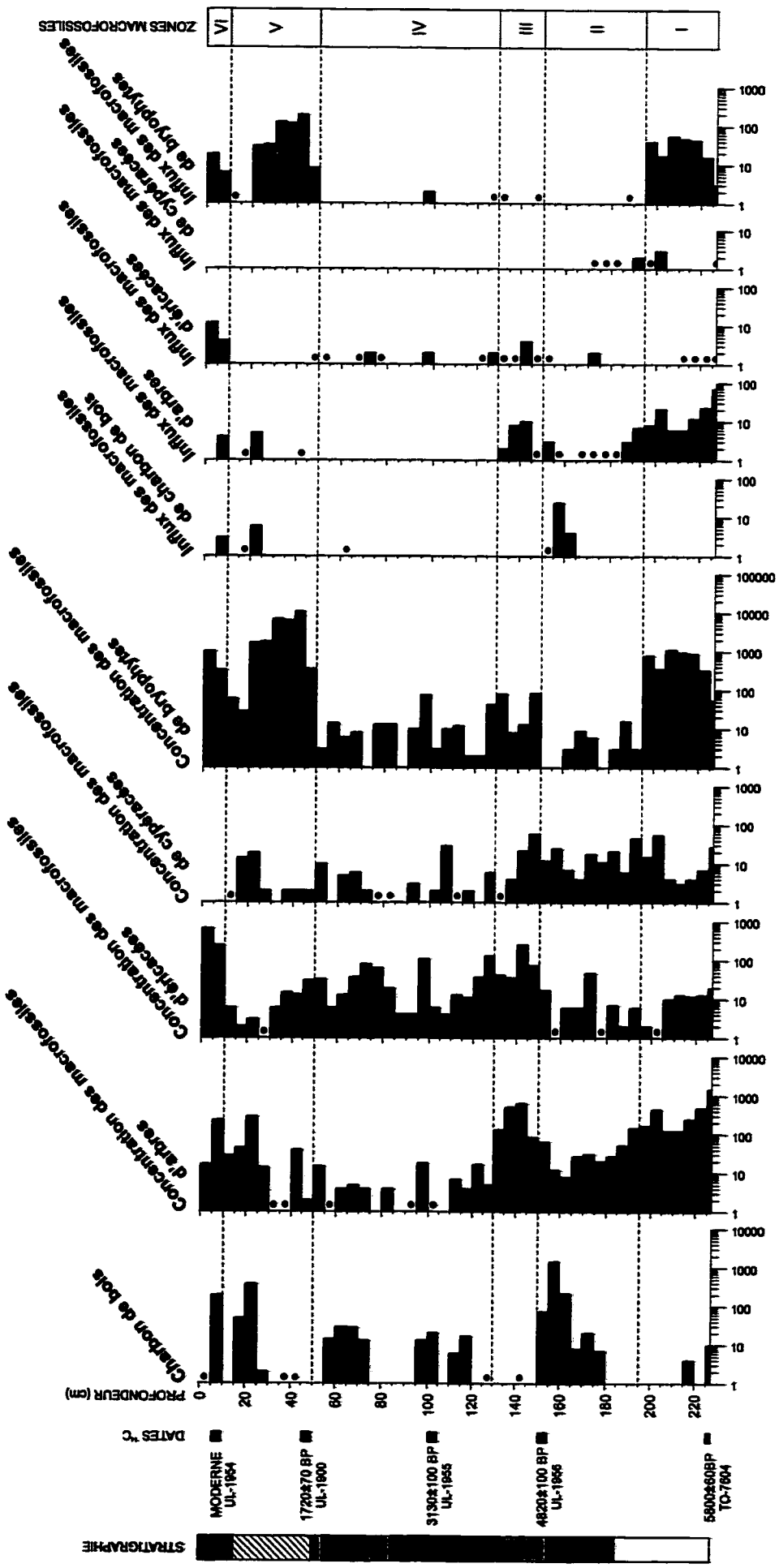


Fig. 5: Diagramme de la concentration et de l'influx des macrofossiles végétaux (tourbière du mont du Lac des Cygnes, Charlevoix, Québec).

4.3 Macrofossiles d'insectes

Un minimum de 732 individus d'insectes a été récupéré de la carotte de tourbe. Les macrorestes (surtout des têtes, élytres et pronota) appartiennent à 44 taxons (10 identifiés au niveau spécifique) que l'on peut regrouper au sein de quatre ordres (Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera et Trichoptera). Les coléoptères, le groupe d'insectes avec le plus grand nombre d'individus, sont représentés par 11 familles. Pour l'essentiel, les résultats sont présentés sous la forme d'une figure indiquant la présence ou l'absence des taxons à chaque niveau stratigraphique (Fig. 6). Les zones macrofossiles sont les mêmes que pour les végétaux. Les insectes ne permettent pas de faire une délimitation de zones qui leur serait propre.

Trois espèces de carabe (Carabidae) ont été identifiées de façon sûre, soit *Bembidion grapei*, *Pterostichus brevicornis* et *Trechus crassiscapus*, cette dernière étant de loin l'espèce de carabe la plus abondante de l'assemblage, notamment dans les zones II à IV. La zone I est dépourvue de carabe. Les macrorestes de dytiques (Dytiscidae) sont assez fréquents. On trouve des individus de cette famille (surtout *Hydroporus* spp.) dans toutes les zones macrofossiles, sauf la zone VI. Les staphylins (Staphylinidae) sont la famille la plus diversifiée au sein de l'assemblage (12 taxons). Les taxons les plus fréquents sont *Lathrobium* spp., *Philonthus/Quedius* spp. et *Stenus* spp. Le genre *Lathrobium* est présent de façon presque continue dans l'assemblage dès le début de la zone IV. Trois espèces de staphylins ont pu être identifiées, soit *Acidota crenata*, *A. quadrata* et *Olophrum rotundicolle*.

La seule espèce identifiée chez les scolytes (Scolytidae) est *Polygraphus rufipennis*. Les macrorestes de scolytes apparaissent de façon sporadique tout le long de la séquence macrofossile. Pour leur part, les chrysomèles (Chrysomelidae) sont principalement représentées par le genre *Tricholochmaea*. Entre 10 et 5 cm, les restes d'un individu d'*Altica sylvia* ont pu être identifiés. On trouve des charançons (Curculionidae) dans quelques échantillons (*Rhyncolus brunneus*), entre 160 et 145 cm.

Les fourmis (Hymenoptera, Formicidae) sont représentées par trois taxons, soit *Camponotus* cf. *herculeanus*, *Formica* spp. et *Myrmica* spp. Trois familles de larves de trichoptères (Trichoptera) ont été détectées, soit la famille des cf. *Brachycentridae*, des *Hydropsychidae* et des *Limnephilidae*.

Quelques familles ou ordres d'insectes comptent suffisamment d'individus pour que l'on puisse constituer un diagramme d'abondance (Fig. 7). Les hémiptères (Hemiptera) sont très abondants dans la zone I, soit dès le début de l'entourbement. Ils disparaissent graduellement au sein de la zone I, puis presque totalement dans les autres zones. Les trois genres de fourmis ont un remarquable maximum d'abondance dans la zone III, entre 150 et 145 cm. Ce maximum est situé tout juste au-dessus d'une importante couche de charbons de bois. Le genre *Myrmica* est aussi abondant dans les zones III, IV, V et VI, alors qu'on trouve le genre *Formica* surtout dans les zones I, III, V et VI. Les dytiques ont un maximum d'abondance à la fin de la zone IV (55-50 cm). Finalement, on trouve un très grand nombre de macrorestes de trichoptères à la toute fin de la zone V, soit entre 15 et 10 cm.

COLEOPTERA

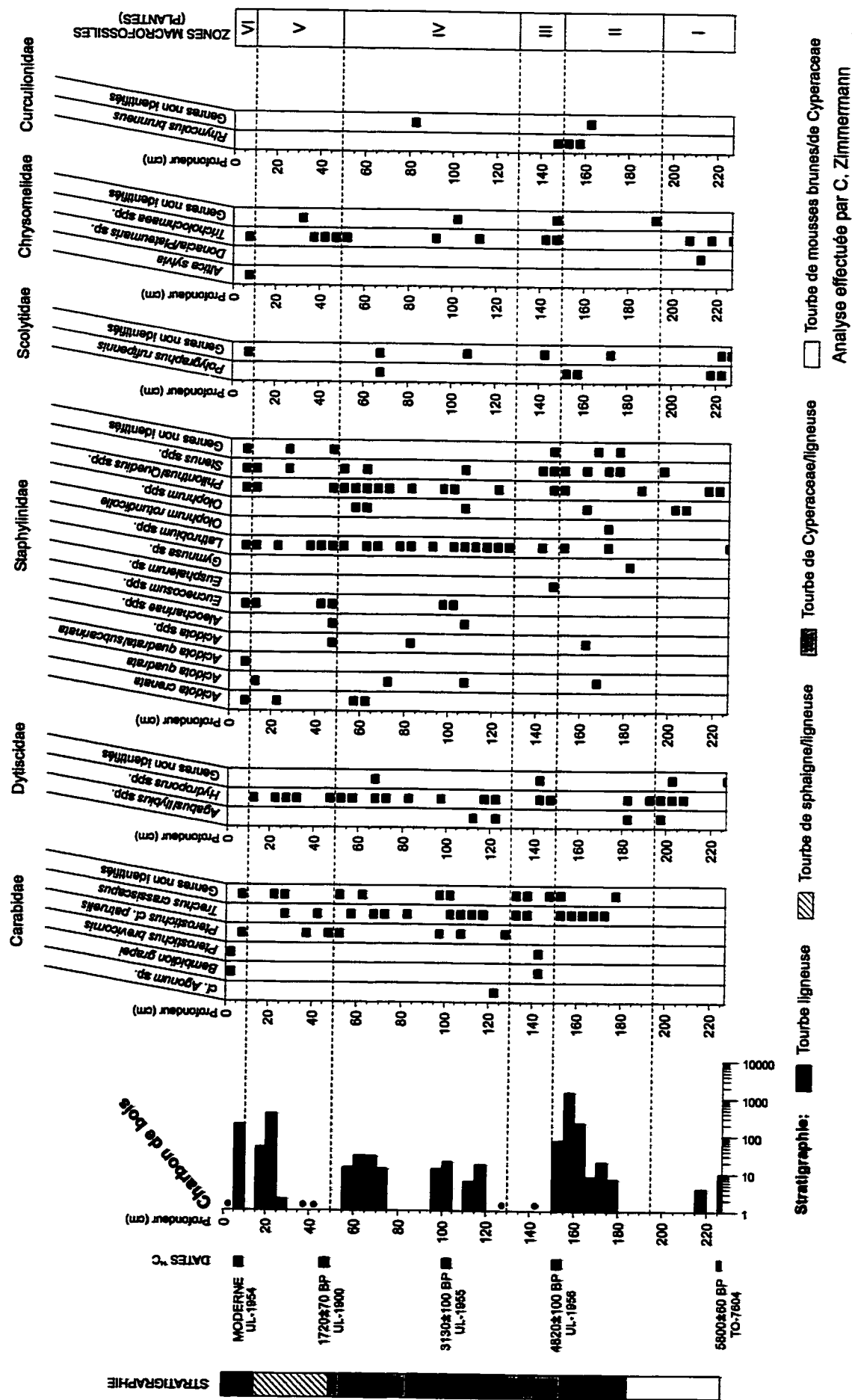
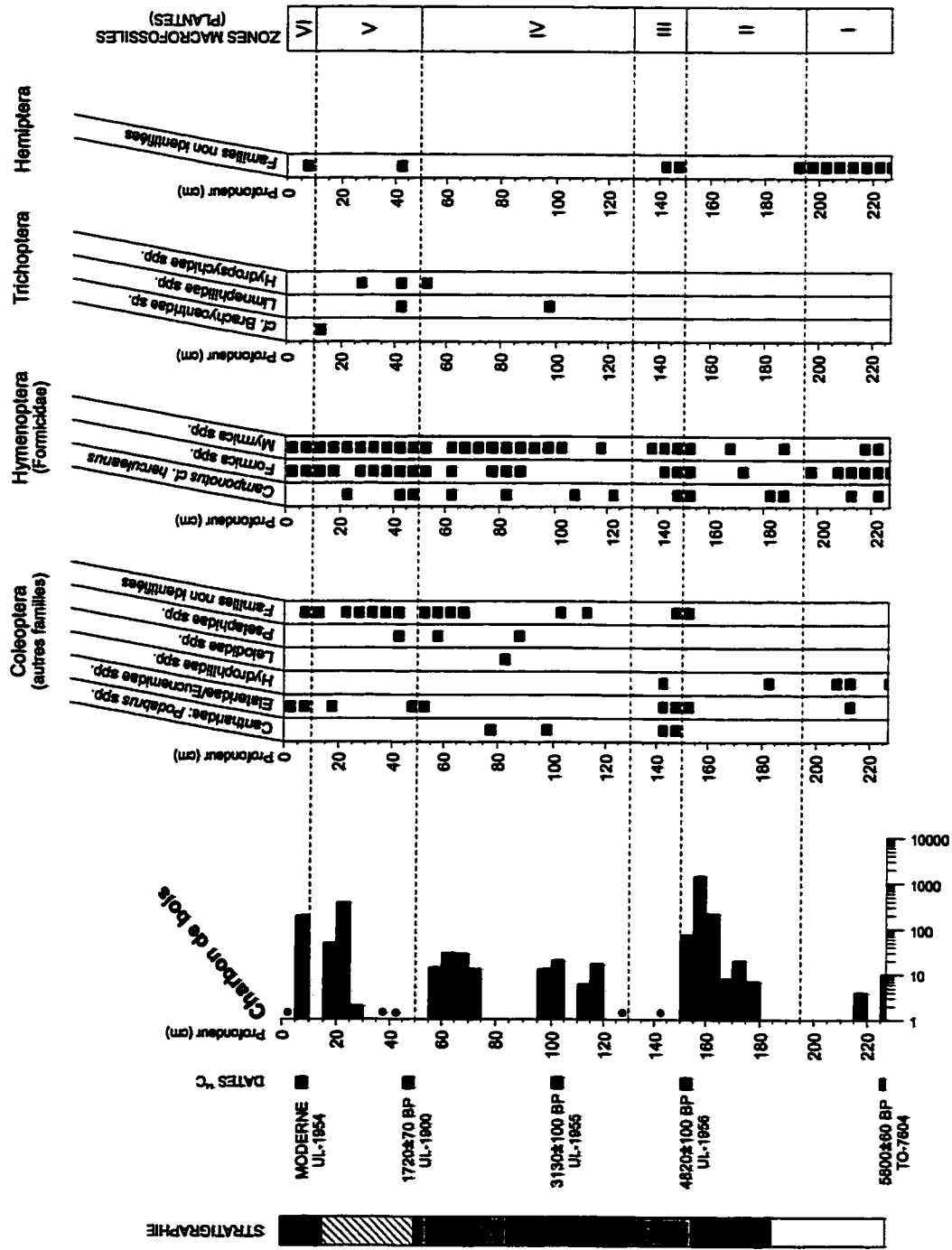


Fig. 6: Diagramme de présence des macrofossiles d'insectes (tourbière du mont du Lac des Cygnes, Charlevoix, Québec).

COLEOPTERA, HYMENOPTERA, TRICHOPTERA & HEMIPTERA



Stratigraphie: ■ Tourbe lignieuse ▨ Tourbe de sphaigne/lignieuse ■■ Tourbe de Cyperaceae/lignieuse □ Tourbe de mousses brunes/de Cyperaceae

Fig. 6: Diagramme de présence des macrofossiles d'insectes (suite)
(tourbière du mont du Lac des Cygnes, Charlevoix, Québec).

Analyse effectuée par C. Zimmermann

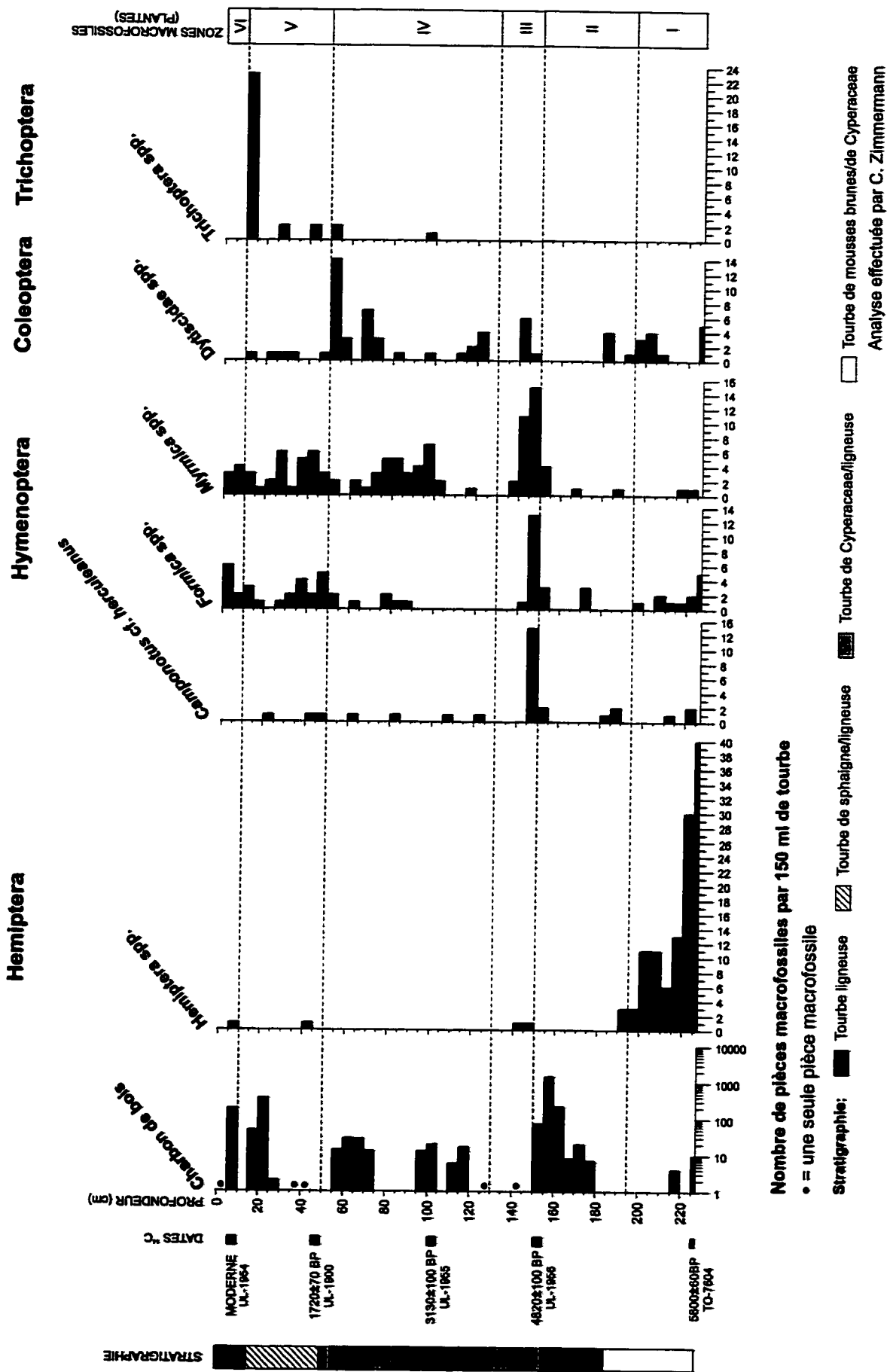


Fig. 7: Diagramme d'abondance des macrofossiles d'insectes (taxons sélectionnés) (tourbière du mont du Lac des Cygnes, Charlevoix, Québec).

5. Discussion

5.1 Histoire de la tourbière et de son environnement immédiat (Fig. 8)

Zone I: Fen riche humide et arboré (ca 5 800 - 5 380 ans BP)

L'entourbement commence vers 5 800 ans BP. Un fen riche humide et arboré occupe le site à cette époque. La végétation muscinale et herbacée de la tourbière est principalement composée d'espèces qui prolifèrent lorsque la nappe phréatique est située près de la surface du sol, telles les mousses brunes (*Drepanocladus* spp.) et le *Carex lasiocarpa*, une espèce typique des milieux minérotrophes riches (Jeglum, 1971; Kuhry *et al.*, 1992; Garneau, 1999). Les *Drepanocladus* spp. sont aussi des mousses qui subsistent dans des milieux où le pH de l'eau est élevé (Jasinski *et al.*, 1998; Camill, 1999). On trouve également *Menyanthes trifoliata*, une espèce associée à une nappe phréatique élevée ou à la présence de mares (Jeglum, 1971; Couillard & Grondin, 1986; Lavoie, 1998). L'abondance des ehippia de *Daphnia* spp. à la base de la tourbe (227-225 cm) suggère la présence de mares peu profondes au tout début de l'entourbement (Peteet *et al.*, 1998). Le taux d'influx élevé des macrorestes d'arbres (bouleau, épinette noire, mélèze laricin et sapin baumier) indique la présence d'un couvert forestier de nature boréale. La tourbière est probablement entourée d'une sapinière à épinette noire et à bouleau sur les stations mésiques puisque le sapin et le bouleau poussent difficilement dans les milieux humides (Richard, 1975; Lavoie, 1998). Par contre, leurs macrorestes sont facilement disséminés par le vent (Fowells, 1965) ce qui expliquerait leur présence dans l'assemblage macrofossile. Dans la tourbière même, le couvert arborescent est probablement composé d'épinette noire et de mélèze laricin, espèces bien adaptées à croître en conditions humides. Le patron d'abondance des hémiptères correspond de façon étroite à celui des mousses brunes. Il est donc possible que les insectes récoltés soient associés aux *Drepanocladus* spp. et/ou aux conditions humides de la tourbière.

Zone II: Phase de transition: fen riche - fen pauvre (ca 5 380 - 4 820 ans BP)

Cette zone est caractérisée par un changement du régime trophique. Le fen riche humide se transforme graduellement en un fen plus pauvre et plus sec. On remarque en effet la disparition brusque de *Drepanocladus* spp. au début de la zone II, ainsi que le remplacement de *Carex lasiocarpa* par *C. limosa* et *C. trisperma*, des cypéracées qui colonisent des milieux plus oligotrophes et acides (Jeglum, 1971; Couillard & Grondin, 1986). Malgré tout, au début de la zone II, quelques graines de *Menyanthes trifoliata* indiquent la persistance de petites mares. Dès le début de la zone II, le couvert forestier autour et dans la tourbière subit une ouverture graduelle. Le taux d'influx des macrorestes d'arbres atteint un minimum lors du passage d'un incendie vers 4 900 ans BP. Ce feu n'a pas seulement affecté la forêt autour de la tourbière mais aussi le fen lui-même, car le nombre de macrorestes de toutes les espèces arborescentes diminue. À la suite de cet incendie, les arbres deviennent à nouveau très abondants.

La grande abondance de sclérotés carbonisés de *Cenococcum graniforme* indique que l'incendie a brûlé la tourbe sur une certaine épaisseur (quelques centimètres). *Cenococcum graniforme* est un champignon mycorhizateur souterrain qui vit en symbiose avec plusieurs espèces d'arbres et d'arbustes dans les tourbières et les sites bien drainés (Glenn *et al.*, 1991; Thormann *et al.*, 1999). Ce champignon produit d'abondants sclérotés qui lui permettent de passer outre les périodes de stress extrême (Jackson & Mason, 1984; Massicotte *et al.*, 1992). Les sclérotés sont donc considérés comme étant des indicateurs de perturbations environnementales (Glenn *et al.*, 1991; Torres & Honrubia, 1997).

Le fait que la plupart des sclérotés trouvés dans la zone II soient carbonisés suggère que les sclérotés étaient déjà abondants dans la tourbière avant le feu. Le pic de sclérotés observé peut être expliqué de la façon suivante: 1) un stress (*e.g.*, une sécheresse) est survenu avant l'incendie et a favorisé une grande production de sclérotés (Jackson & Mason, 1984; Massicotte *et al.*, 1992), 2) l'abondance des sclérotés dans le sol n'a rien d'exceptionnelle dans un habitat (une tourbière) peu propice à la croissance

des arbres (donc stressant pour eux). Par contre, le passage du feu a empêché l'éclosion des sclérotés, les figeant ainsi dans le sol, ou 3) une combinaison des deux phénomènes (stress et feu) est à l'origine du pic d'abondance, puisqu'une nappe phréatique plus basse (sécheresse) permet à un feu de brûler la tourbe sur une plus grande profondeur, et donc de brûler davantage de sclérotés. Quoiqu'il en soit, si la présence des espèces-hôtes (arbres) est essentielle pour qu'il y ait formation de sclérotés de *Cenococcum graniforme*, il n'y a pas nécessairement une relation directe entre les deux phénomènes. Par exemple, il n'y a aucun sclérote dans les zones I et III malgré la présence des espèces-hôtes. Un phénomène de stress et/ou un «agent fixateur» (le feu) doivent opérer pour que l'on trouve des traces de sclérotés dans le sol.

Zone III: Fen pauvre humide et arboré (ca 4 820 - 4 060 ans BP)

Pendant environ 880 années calendrier, le site est caractérisé par la présence d'un fen arboré humide, pauvre en minéraux. Les espèces arborescentes qui colonisent la tourbière sont *Larix laricina* et *Picea mariana*. Dans le sous-étage se trouvent des éricacées, des cypéracées et des sphaignes. Les conditions du milieu sont assez humides, comme en témoignent les sphaignes et plusieurs insectes de la famille des Dytiscidae, associés à la présence d'eau libre (Downie & Arnett, 1995). La cypéracée *Eriophorum vaginatum* ssp. *spissum* apparaît pour la première fois en abondance, ce qui indique que les conditions deviennent de plus en plus ombrotrophes (Couillard & Grondin, 1986). Le taux d'influx élevé des macrorestes d'arbres indique que le couvert forestier est dense à cette époque. Les sites bien drainés entourant la tourbière sont toujours occupés par une sapinière à épinette noire et à bouleau.

Les fourmis ont un pic d'abondance remarquable au début de la zone III, soit tout juste au-dessus de la couche de charbons de bois qui caractérise la fin de la zone II. Il y a deux explications possibles à ce phénomène (Lavoie, 1999): 1) les fourmis qui ont survécues au feu sont obligées d'explorer leur environnement modifié par le feu pour localiser de nouvelles sources de nourriture. En l'occurrence, elles sont moins concentrées autour de leur nid, ce qui augmente la probabilité de trouver un peu partout

des macrorestes de ces insectes (et donc au lieu même de l'échantillonnage), 2) l'environnement après-feu est favorable au développement de nouvelles colonies à cause de l'abondance des matériaux nécessaires à la construction des nids (bois mort). Ce pourrait être particulièrement le cas pour la fourmi charpentière *Camponotus herculeanus* qui établit ses colonies dans les troncs d'arbres morts (Francœur, 1997).

Zone IV: Bog ouvert à éricacées (ca 4 060 - 1 720 ans BP)

Cette zone est caractérisée par un bog ouvert à éricacées. Les arbres dans la tourbière et autour de celle-ci disparaissent presque complètement et de façon brusque. Ce déclin est difficile à expliquer. Il est peu probable qu'une épidémie de tordeuses des bourgeons de l'épinette soit la cause du phénomène puisque toutes les espèces arborescentes (conifériennes et feuillues) disparaissent en même temps. On ne remarque pas non plus de coïncidence entre le passage d'un feu (charbons de bois) et la disparition des arbres. On peut émettre deux hypothèses pour expliquer le phénomène: 1) la disparition des arbres est reliée à un feu qui n'a pas laissé de trace macrofossile et qui s'est produit lors de conditions climatiques défavorables à la régénération des arbres, plus particulièrement au développement de graines fertiles (Payette & Gagnon, 1985; Gajewski *et al.*, 1993; Arseneault & Payette, 1997; Lavoie, 1999) et 2) la disparition des arbres est associée à un changement climatique très important entraînant une mortalité massive chez les arbres. Cette dernière hypothèse est toutefois fort peu vraisemblable, dans la mesure où aucun changement climatique significatif n'a été signalé pour le sud du Québec vers 4 000 ans BP (Richard, 1994; Lavoie, 1998), et compte tenu de la rapidité du phénomène (les arbres sont disparus sur une période d'au plus 220 années).

À cette époque, la tourbière devient nettement plus ombrotrophe. Les macrorestes de l'éricacée arbustive *Andromeda glaucophylla*, un bon indicateur de milieux ombrotrophes (Comtois, 1982), deviennent abondants. La cypéracée *Carex limosa*, qui est associée à un pH élevé, n'est plus présente dans cette zone, indiquant un changement du régime trophique (Camill, 1999). Cette espèce de carex fait néanmoins une brève réapparition à la fin de la zone IV, au moment où les Dytiscidae sont particulièrement

abondants (milieu temporairement plus humide?). Les fluctuations que l'on observe dans l'abondance des macrorestes de sphaignes, de lichens, d'éricacées et de cypéracées pourraient être reliées aux changements dans la composition de la végétation au fil du temps entraînés par les modifications du microrelief (buttes, dépressions) de la tourbière (Ikonen, 1993).

Trois pics de charbon de bois (120-110, 105-95 et 75-55 cm) témoignent du passage des feux dans la zone IV. Les deux premiers, vers 3 600 et 3 100 ans BP, sont négligeables: l'influx de charbon de bois est minime, et on ne trouve presque aucun macrorestes carbonisés d'arbres et d'arbustes. Il est donc probable que les charbons détectés originent d'un incendie ayant brûlé les milieux bien drainés avoisinants et aient été transportés par le vent ou l'eau sur une certaine distance jusqu'à la tourbière. Par contre, entre 75 et 55 cm (2 500 et 2 000 ans BP), on trouve non seulement des aiguilles carbonisées d'épinette noire mais aussi des restes carbonisés d'éricacées. Il est donc probable que le feu ait brûlé la tourbière entre 2 500 et 2 000 ans BP.

Zone V: Bog ouvert à sphaignes (ca 1 720 ans BP à nos jours)

Pendant cette période, un bog ouvert caractérise le site. La végétation près de la surface de la tourbière est dominée par les sphaignes (influx élevé) accompagnées d'éricacées et de cypéracées. Quelques épinettes noires poussent sur le site. Vers la fin de la zone V, le taux d'influx des macrorestes d'arbres indique que la strate arborescente composée d'épinette noire devient plus dense. L'absence de macrorestes de sapin et de bouleau suggère que les milieux bien drainés entourant la tourbière sont toujours dépourvus d'arbres, ou du moins d'une forêt de sapins et de bouleaux.

Le passage d'un feu (30-15 cm) est révélé par la présence de macrorestes carbonisés d'arbres et d'arbustes ainsi que par un influx élevé de charbons de bois. Il est donc probable qu'il s'agisse d'un feu n'ayant pas seulement brûlé les environs mais aussi la tourbière. Dion (1986) estime qu'un feu a probablement brûlé le mont du Lac des Cygnes vers 1807; il s'agit peut-être du même incendie. L'abondance des trichoptères à

la fin de la zone V pourrait être reliée à une perturbation momentanée du régime hydrique de la tourbière. Les trichoptères étant associés à la présence d'eau courante (Wiggins, 1978), il est possible qu'un petit ruisseau ait alimenté le site à cette époque.

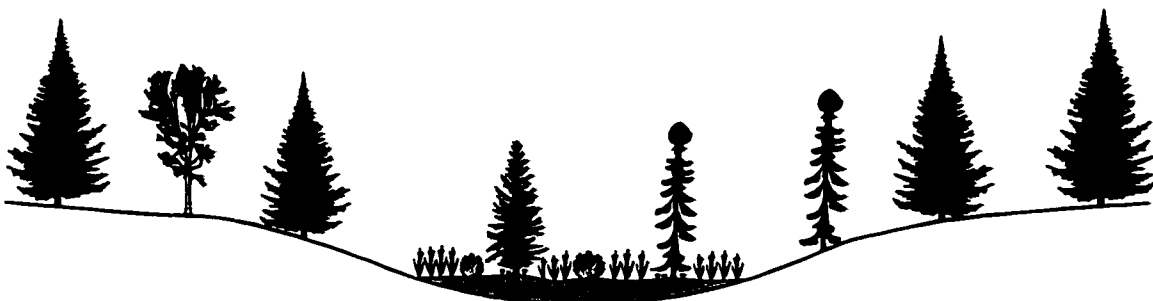
Zone VI: Bog ouvert à pergélisol (de nos jours)

Une tourbière à plateau palsique (donc avec pergélisol) caractérise le site. La croissance des lentilles de glace dans le sol favorise le bombement de la tourbière et le soulèvement de sa surface. La surface du sol se soustrait à l'influence de la nappe phréatique, ce qui favorise la présence d'espèces colonisant des milieux plus secs (comme les lichens). Deux espèces apparaissent pour la première fois et de façon importante, soit *Pleurozium schreberi* et *Vaccinium uliginosum*. C'est dans la zone VI que les macrorestes de *Ledum groenlandicum* sont les plus abondants. Ces trois dernières espèces sont des plantes typiques, trouvées sur les plateaux palsiques (Zoltai & Tarnocai, 1975; Couillard & Payette, 1985). Les macrorestes d'épinettes sont abondants au début et témoignent peut-être d'une certaine densification du couvert arborescent. Un incendie brûle la tourbière au début de la zone VI. Il est probable qu'il s'agisse du feu qui a dévasté le mont du Lac des Cygnes en 1915 (Dion, 1986). Ce feu, ou l'assèchement du milieu causé par la croissance du pergélisol (ou les deux phénomènes combinés), ont nettement favorisé les éricacées dans la tourbière (Zoltai & Tarnocai, 1975; Morneau & Payette, 1989).

Zone I: Fen riche humide et arboré (ca 5 800 - 5 380 ans BP)



Zone II: Phase de transition: fen riche - fen pauvre (ca 5 380 - 4 820 ans BP)



Zone III: Fen pauvre humide et arboré (ca 4 820 - 4 060 ans BP)

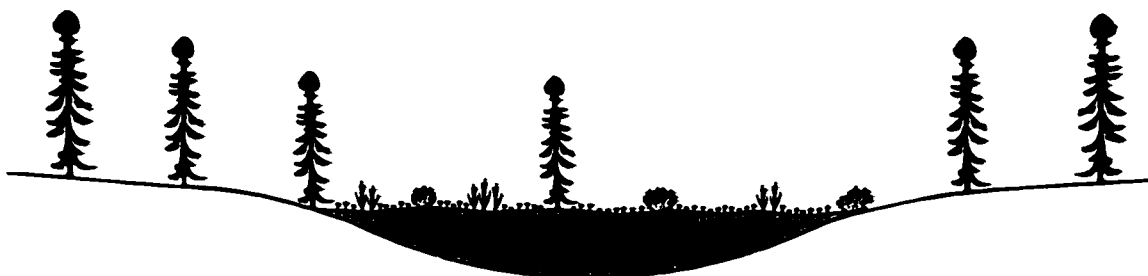


Zone IV: Bog ouvert à éricacées (ca 4 060 - 1 720 ans BP)



Fig. 8: Représentation schématique de l'histoire de développement de la tourbière à pergélisol du mont du Lac des Cygnes (Charlevoix, Québec, Canada).

Zone V: Bog ouvert à sphaignes (ca 1 720 ans BP à nos jours)



Zone VI: Bog à pergélisol (de nos jours)

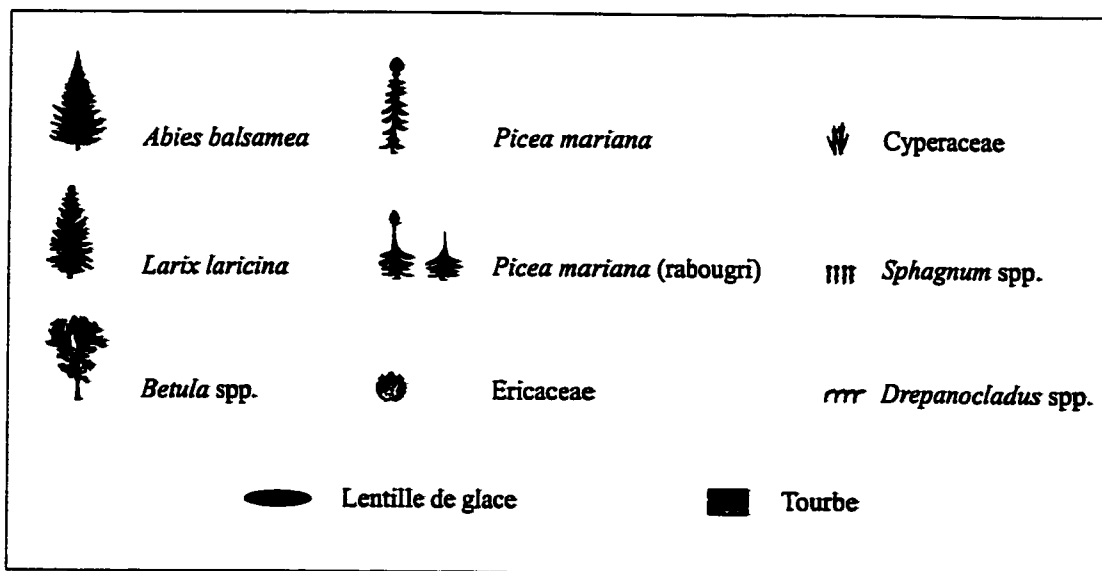


Fig. 8: Représentation schématique de l'histoire de développement de la tourbière à pergélisol du mont du Lac des Cygnes (suite) (Charlevoix, Québec, Canada).

6. Conclusion

6.1 Le développement de la tourbière du mont du Lac des Cygnes: influence respective des processus autogènes et allogènes

Il est probable qu'à la suite du retrait des glaciers (vers 10 000 ans BP), des conditions climatiques froides ont perduré jusqu'à vers 6 000 ans BP dans les massifs montagneux des Laurentides. Par la suite, le climat du sud du Québec est probablement devenu plus chaud et plus humide (Richard, 1995), conditions favorables au déclenchement de l'entourbement sur le mont du Lac des Cygnes, soit vers 5 800 ans BP. À partir de ce moment, le développement de la tourbière a été influencé principalement par des facteurs autogènes. L'épaississement progressif du dépôt de tourbe a influencé les caractéristiques physico-chimiques du milieu (appauvrissement en éléments nutritifs), ce qui a favorisé certaines espèces de plantes (*e.g.*, les sphaignes) au détriment d'autres (*e.g.*, les arbres, les carex). De façon générale et au cours de la majeure partie de son existence, le développement de la tourbière du mont du Lac des Cygnes fut semblable à celui observé dans d'autres tourbières des régions subarctiques (Jasinski *et al.*, 1998; Vardy *et al.*, 1998), boréales (Kuhry *et al.*, 1992, 1993; Kuhry, 1997; Lavoie, 1998) et tempérées (Lavoie *et al.*, 1995; Lavoie, 1998).

6.2 La tourbière du mont du Lac des Cygnes et la déforestation du plateau de la montagne

Les macrofossiles issus de la tourbière du mont du Lac des Cygnes donnent des indications sur les caractéristiques de la tourbière, mais également sur le développement de la végétation forestière qui entoure la tourbière. La disparition brusque des macrorestes de sapin et de bouleau (espèces qui poussaient fort probablement sur les milieux mésiques entourant la tourbière), ainsi que ceux de l'épinette et du mélèze (espèces qui colonisaient probablement la tourbière et les milieux mésiques) vers 4 000 ans BP, indique qu'il y a eu à cette époque déforestation massive du plateau où se trouve la tourbière du mont du Lac des Cygnes. On ne peut exclure qu'il y ait eu

reforestation partielle du plateau par l'épinette noire au cours des 1 000 dernières années, mais le sapin baumier n'a jamais retrouvé son abondance originale. D'ailleurs, de nos jours, le sapin est peu commun sur l'ensemble du plateau du mont du Lac des Cygnes au-delà de 800 m d'altitude (Dion, 1986). Comme le sapin se régénère mal après un incendie (Payette, 1992), le feu est probablement la cause de la déforestation, mais cela reste à démontrer, par exemple à l'aide des analyses de pollens et de microcharbon.

6.3 Âge du pergélisol de la tourbière du mont du Lac des Cygnes

Le soulèvement de la surface d'une tourbière entraîné par la croissance du pergélisol provoque la cessation de l'accumulation de la tourbe. La datation au radiocarbone de la tourbe située à la surface d'un plateau palsique peut donc fournir un indice pour estimer l'âge du pergélisol sous-jacent (Allard & Seguin, 1987b; Allard *et al.*, 1987). La date radiocarbone obtenue grâce à un échantillon de tourbe prélevé entre 10 et 5 cm de profondeur dans le plateau palsique du mont du Lac des Cygnes indique un âge moderne. De plus, les feux de *ca* 1807 et 1915 semblent avoir laissé une empreinte dans la tourbe. La formation du pergélisol serait donc très récente.

Seppälä (1982) a démontré que l'épaisseur du couvert de neige sur les bogs est le principal facteur qui favorise ou empêche la formation des palses dans les régions subarctiques. En milieux subalpins et subarctiques, les forts vents qui balayent les surfaces sans obstacle (sans arbre) ont pour effet de réduire l'épaisseur du couvert nival (Allard & Fortier, 1990; Arseneault & Payette, 1997). Or, un faible couvert de neige (moins de 70 cm d'épaisseur) permet une pénétration profonde de l'onde de gel dans le sol (Brown, 1979), et donc favorise la formation d'un pergélisol dans une tourbière (Seppälä, 1982). Les vents hivernaux qui soufflent au sommet du mont du Lac des Cygnes sont forts et la végétation subalpine ne favorise pas la rétention d'un couvert nival épais (Allard & Fortier, 1990). Toutes les conditions sont donc réunies pour qu'il y ait formation d'un pergélisol dans la tourbière. Il semble néanmoins que ce soit surtout le feu de 1915 qui est à l'origine de telles conditions. En effet, le milieu est plus ouvert dès

4 000 ans BP, mais ce n'est qu'après la formation de l'horizon de charbon de bois le plus récent (correspondant probablement au feu de 1915) que le pergélisol se forme. Le feu de 1915 semble donc avoir ouvert de façon irréversible (du moins au cours du 20^e siècle) le paysage, non seulement au sein même de la tourbière mais aussi de son environnement immédiat, modifiant les conditions d'enneigement et favorisant la formation du pergélisol. Un phénomène similaire (déforestation des milieux bien drainés, modification des conditions d'enneigement, formation de pergélisol dans les tourbières voisines) a déjà été observé ailleurs dans des régions subarctiques (Arseneault & Payette, 1997). Le pergélisol de la tourbière du mont du Lac des Cygnes serait donc plus récent que l'estimation préalable de Payette (1984) qui le situait à 470 ans BP, soit au début du Petit Âge glaciaire.

6.4 Réponse des insectes à l'environnement

Les insectes récoltés dans la tourbe sont pour la plupart des espèces hygrophiles. Les espèces qui fournissent des informations sur les milieux mésiques entourant la tourbière sont rares. Parmi les carabes et les staphylins identifiés, on trouve quelques espèces qui sont typiques des milieux subalpins/alpins, telles *Acidota crenata*, *A. quadrata*, *Bembidion grapei* et *Pterostichus brevicornis* (Lavoie, 1999). Quelques espèces trouvées sont associées directement ou indirectement aux arbres, dont *Camponotus* cf. *herculeanus*, *Polygraphus rufipennis* et *Rhyncolus brunneus* (Downie & Arnett, 1995; Francoeur, 1997; Lavoie, 1999). Néanmoins, dans la plupart des cas, il n'est pas possible de tirer de ces insectes des conclusions significatives sur la densité du couvert forestier immédiat. Il est possible que cette situation soit redevable en bonne partie au volume réduit des échantillons traités: les macrorestes d'insectes sont beaucoup moins abondants que les macrorestes de plantes, et donc des volumes considérables de tourbe (>1 000 ml) doivent être traités pour constituer des diagrammes d'abondance relative. Néanmoins, quoique moins utiles comme organismes indicateurs que les macrorestes végétaux dans le cadre de la présente étude, on peut conclure que les insectes ajoutent à la précision de la reconstitution de l'ensemble.

7. Bibliographie

- Allard, M. & Fortier, R., 1990: The thermal regime of permafrost body at Mont du Lac des Cygnes, Quebec. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 27: 694-697.
- Allard, M. & Seguin, M. K., 1987a: Le pergélisol au Québec nordique: bilan et perspectives. *Géographie physique et Quaternaire*, 41: 141-152.
- Allard, M. & Seguin, M. K., 1987b: The Holocene evolution of permafrost near the tree line, on the eastern coast of Hudson Bay (northern Quebec). *Canadian Journal of Earth Sciences*, 24: 2206-2222.
- Allard, M., Seguin, M. K. & Lévesque, R., 1987: Palsas and mineral permafrost mounds in northern Québec. Dans Gardiner, V. (éd.), *International Geomorphology 1986, Part II*. John Wiley & Sons, New York. p. 285-309.
- Arseneault, D. & Payette, S., 1997: Landscape change following deforestation at the arctic tree line in Québec, Canada. *Ecology*, 78: 693-706.
- Barnekow, L., 1999: Holocene tree-line dynamics and inferred climatic changes in the Abisko area, northern Sweden, based on macrofossil and pollen records. *The Holocene*, 9: 253-265.
- Bhiry, N. & Filion, L., sous presse: Analyse macrofossile. Dans Payette, S. (éd), *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Presses de l'Université Laval, Sainte-Foy.
- Birks, H. J. B. & Birks, H. H., 1980: *Quaternary palaeoecology*. Edward Arnold, London.
- Black, R. A. & Bliss, L. C., 1980: Reproductive ecology of *Picea mariana* (Mill.) BSP., at tree line near Inuvik, Northwest Territories, Canada. *Ecological Monographs*, 50: 331-354.
- Brown, R. J. E., 1970: Occurrence of permafrost in canadian peatlands. *Proceedings of the Third International Peat Congress*. Québec. p. 174-181.
- Brown, R. J. E., 1979: Permafrost distribution in the southern part of the discontinuous zone in Québec and Labrador. *Géographie physique et Quaternaire*, 33: 279-289.
- Bussi res, B., 1992: *La d forestation subalpine au Mont du Lac   l'Emp che, Charlevoix, Qu bec*. Th se de doctorat, Universit  Laval, Sainte-Foy.

- Bussi res, B., Payette, S. & Filion, L., 1996: D boisement et entourage des hauts sommets de Charlevoix   l'Holoc ne sup rieur: origine des  tages alpin et subalpin. *G ographie physique et Quaternaire*, 50: 257-269.
- Camill, P., 1999: Patterns of boreal permafrost peatland vegetation across environmental gradients sensitive to climate warming. *Canadian Journal of Botany*, 77: 721-733.
- Comtois, P., 1982: Histoire holoc ne du climat et de la v g tation   Lanoraie (Qu bec). *Canadian Journal of Earth Sciences*, 19: 1938-1952.
- Couillard, L. & Grondin, P., 1986: *La v g tation des milieux humides du Qu bec*. Les publications du Qu bec, Gouvernement du Qu bec, Qu bec.
- Couillard, L. & Payette, S., 1985:  volution holoc ne d'une tourbi re   perg lisol (Qu bec nordique). *Canadian Journal of Botany*, 63: 1104-1121.
- Dion, L., 1986: *La dynamique foresti re des hauts sommets de Saint-Urbain (Charlevoix)*. M moire de ma trise, Universit  Laval, Sainte-Foy.
- Dionne, J.-C., 1984: Pales et limite m ridionale du perg lisol dans l'h misph re nord: le cas de Blanc-Sablon, Qu bec. *G ographie physique et Quaternaire*, 38: 165-184.
- Downie, N. M. & Arnett, R. H. Jr., 1995: *The beetles of northeastern North America*. The Sandhill Crane Press, Gainesville.
- Elias, S. A., 1982: Paleoenvironmental interpretation of Holocene insect fossils from northeastern Labrador, Canada. *Arctic and Alpine Research*, 14: 311-319.
- Elliott, D. L., 1979: The current regenerative capacity of the northern Canadian trees, Keewatin, N.W.T., Canada: some preliminary observations. *Arctic and Alpine Research*, 11: 243-251.
- Esslinger, T. L. & Egan, R. S., 1995: A sixth checklist of the lichen-forming, lichenicolous, and allied fungi of the continental United States and Canada. *The Bryologist*, 98: 467-549.
- Farrar, J. L., 1996: *Les arbres du Canada*. Fides et Service canadien des for ts, Saint-Laurent et Ottawa.
- Fowells, H. A., 1965: *Sylvics of forest trees of the United States*. Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Washington, D.C.

- Francœur, A., 1997: Ants (Hymenoptera: Formicidae) of the Yukon. *Dans* Danks, H. V. & Downes, J. A. (éd.), *Insects of the Yukon*. Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), Ottawa. p. 901-910.
- Gajewski, K., Payette, S. & Ritchie, J. C., 1993: Holocene vegetation history at the boreal-forest - shrub-tundra transition in north-western Québec. *Journal of Ecology*, 81: 433-443.
- Garneau, M., 1999: *Étude sur la flore vasculaire de certains secteurs du Parc de conservation des Monts-Valin*. Herbarier Louis-Marie, Université Laval, Sainte-Foy.
- Glenn, M. G., Wagner, W. S. & Webb, S. L., 1991: Mycorrhizal status of mature red spruce (*Picea rubens*) in mesic and wetland sites of northwestern New Jersey. *Canadian Journal of Forest Research*, 21: 741-749.
- Gray, J. T. & Brown, R. J. E., 1979: Permafrost existence and distribution in the Chic-Chocs Mountains, Gaspésie, Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 33: 299-316.
- Harley, J. L., 1969: *The biology of mycorrhiza*. Leonard Hill, London.
- Ikonen, L., 1993: Holocene development and peat growth of the raised bog Pesänsuo in southwestern Finland. *Geological Survey of Finland Bulletin*, 370: 1-58.
- Ireland, R. R., Brassard, G. R., Schofield, W. B. & Vitt, D. H., 1987: Checklist of the mosses of Canada II. *Lindbergia*, 13: 1-62.
- Jackson, R. M. & Mason, P. A., 1984: *Mycorrhiza*. Edward Arnold, London.
- Jasinski, J. P. P., Warner, B. G., Andreev, A. A., Aravena, R., Gilbert, S. E., Zeeb, B. A., Smol, J. P. & Velichko, A. A., 1998: Holocene environmental history of a peatland in the Lena River valley, Siberia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 35: 637-648.
- Jeglum, J. K., 1971: Plant indicators of pH and water level in peatlands at Candle Lake, Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany*, 49: 1661-1676.
- Kuhry, P., 1997: The palaeoecology of a treed bog in western boreal Canada: a study based on microfossils, macrofossils and physico-chemical properties. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 96: 183-224.
- Kuhry, P., Halsey, L. A., Bayley, S. E. & Vitt, D. H., 1992: Peatland development in relation to Holocene climatic change in Manitoba and Saskatchewan (Canada). *Canadian Journal of Earth Sciences*, 29: 1070-1090.

- Kuhry, P., Nicholson, B. J., Gignac, L. D., Vitt, D. H. & Bayley, S. E., 1993: Development of *Sphagnum*-dominated peatlands in boreal continental Canada. *Canadian Journal of Botany*, 71: 10-22.
- Kullman, L., 1995: Holocene tree-limit and climate history from the Scandes Mountains, Sweden. *Ecology*, 76: 2490-2502.
- Kullman, L., 1998: Non-analogous tree flora in the Scandes Mountains, Sweden, during the early Holocene - macrofossil evidence of rapid geographic spread and response to palaeoclimate. *Boreas*, 27:153-161.
- Lavoie, C., 1999: Reconstructing the late-Holocene history of a subalpine environment using fossil insects. *The Holocene* (soumis).
- Lavoie, C., Elias, S. A. & Filion, L., 1997a: A 7000-year record of insect communities from a peatland environment, southern Québec. *Écoscience*, 4: 394-403.
- Lavoie, C., Elias, S. A. & Payette, S., 1997b: Holocene fossil beetles from a treeline peatland in subarctic Quebec. *Canadian Journal of Zoology*, 75: 227-236.
- Lavoie, C. & Payette, S., 1995: Analyse macrofossile d'une palse subarctique (Québec nordique). *Canadian Journal of Botany*, 73: 527-537.
- Lavoie, M., 1998: *Dynamique de l'entourbement et fluctuations des niveaux lacustres postglaciaires au Québec méridional*. Thèse de doctorat, Université de Montréal, Montréal.
- Lavoie, M., Larouche, A. C. & Richard, P. J. H., 1995: Conditions du développement de la tourbière de Farnham, Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 49: 305-316.
- Massicotte, H. B., Trappe, J. M., Peterson, R. L. & Melville, L. H., 1992: Studies on *Cenococcum geophilum*. II. Sclerotium morphology, germination, and formation in pure culture and growth pouches. *Canadian Journal of Botany*, 70: 125-132.
- Morneau, C. & Payette, S., 1989: Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Quebec. *Canadian Journal of Botany*, 67: 2770-2782.
- Payette, S., 1984: Un îlot de pergélisol sur les hauts sommets de Charlevoix, Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 38: 305-307.
- Payette, S., 1992: Fire as a controlling process in the North American boreal forest. Dans Shugart, H. H. ; Leemans, R. & Bonan, G. B. (éd.), *A system analysis of the global boreal forest*. Cambridge University Press, Cambridge. p. 145-169.

- Payette, S., Deshayes, J. & Gilbert, H., 1982: Tree seed populations at the treeline in Rivière aux Feuilles area, northern Quebec, Canada. *Arctic and Alpine Research*, 14 : 215-221.
- Payette, S. & Gagnon, R., 1985: Late Holocene deforestation and tree regeneration in the forest-tundra of Québec. *Nature*, 313: 570-572.
- Perron, N., 1994: *Dynamique des populations de sapins baumiers et suivi de leur régénération après un feu dans un secteur du parc des Grands Jardins affecté par la tordeuse des bourgeons de l'épinette*. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi.
- Peteet, D., Andreev, A., Bardeen, W. & Mistretta, F., 1998: Long-term Arctic peatland dynamics, vegetation and climate history of the Pur-Taz region, Western Siberia. *Boreas*, 27: 115-126.
- Richard, P. J. H., 1975: Histoire postglaciaire de la végétation dans la partie centrale du Parc des Laurentides, Québec. *Naturaliste canadien*, 102: 669-681.
- Richard, P. J. H., 1994: Postglacial palaeophytogeography of the eastern St. Lawrence River Watershed and the climatic signal of the pollen record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 109 : 137-161.
- Richard, P. J. H., 1995: Le couvert végétal du Québec-Labrador il y a 6000 ans BP: essai. *Géographie physique et Quaternaire*, 49: 117-140.
- Sabourin, R., 1973: *Géologie d'une partie de la Seigneurie de Beaupré*. Ministère des Richesses naturelles du Québec, Service de l'exploration géologique, Rapport préliminaire 600, Québec.
- Scoggan, H. J., 1978-79: *The flora of Canada*. National Museum of Natural Sciences, Ottawa.
- Seppälä, M., 1982: An experimental study of the formation of palsas. Dans French, H. M. (éd.), *Comptes rendus de la Quatrième Conférence Canadienne sur le Pergélisol*. Conseil national de recherches du Canada, Ottawa. pp. 36-42.
- Talon, B., Carcaillet, C. & Thinon, M., 1998: Études pédoanthracologiques des variations de la limite supérieure des arbres au cours de l'Holocène dans les Alpes françaises. *Géographie physique et Quaternaire*, 52: 195-208.
- Tessier, L., De Beaulieu, J.-L., Couteaux, M., Edouard, J.-L., Ponel, P., Rolando, C., Thinon, M., Thomas, A. & Tobolski, K., 1993: Holocene palaeoenvironments at

- the timberline in the French Alps - a multidisciplinary approach. *Boreas*, 22: 244-254.
- Thormann, M. N., Currah, R. S. & Bayley, S. E., 1999: The mycorrhizal status of the dominant vegetation along a peatland gradient in southern boreal Alberta, Canada. *Wetlands*, 19: 438-450.
- Thorp, J. H. & Covich, A. P. (éd.), 1991: *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Academic Press, San Diego.
- Torres, P. & Honrubia, M., 1997: Changes and effects of a natural fire on ectomycorrhizal inoculum potential of soil in a *Pinus halepensis* forest. *Forest Ecology and Management*, 96: 189-196.
- Vardy, S. R., Warner, B. G. & Aravena, R., 1998: Holocene climate and the development of a subarctic peatland near Inuvik, Northwest Territories, Canada. *Climatic Change*, 40: 285-313.
- Vincent, J.-S., 1989: Quaternary geology of the southeastern Canadian shield. Dans Fulton, R. J., (éd.), *Quaternary Geology of Canada and Greenland*. Geological Survey of Canada, Ottawa. p. 249-275.
- Vitt, D. H., 1990: Growth and production dynamics of boreal mosses over climatic, chemical and topographic gradients. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 104: 35-59.
- Vitt, D. H. & Chee, W.-L., 1990: The relationship of vegetation to surface water chemistry and peat chemistry in fens of Alberta, Canada. *Vegetatio*, 89: 87-106.
- Wang, B. & Allard, M., 1995: Recent climatic trend and thermal response of permafrost in Salluit, northern Quebec, Canada. *Permafrost and Periglacial Processes*, 6: 221-233.
- Wiggins, G. B., 1978: *Larvae of the North American caddisfly genera (Trichoptera)*. University of Toronto Press, Toronto.
- Wohlfarth, B., Skog, G., Possnert, G. & Holmquist, B., 1998: Pitfalls in the AMS radiocarbon-dating of terrestrial macrofossils. *Journal of Quaternary Science*, 13: 137-145.
- Zoltai, S. C. & Tarnocai, C., 1975: Perennially frozen peatlands in the western Arctic and Subarctic of Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 12: 28-43.
- Zoltai, S. C. & Vitt, D. H., 1995: Canadian wetlands: environmental gradients and classification. *Vegetatio*, 118: 131-137.