

**Le rôle de la paléoécologie forestière dans l'élaboration de modèles d'aménagements
forestiers inspirés par la dynamique des perturbations naturelles**

Par

Dominic Cyr

**Synthèse environnementale présentée comme exigence partielle au doctorat en
sciences de l'environnement**

Université du Québec à Montréal

Mai 2003

Table des matières

Résumé	iii
1. Introduction	1
2. Une prise en considération des échelles multiples dans l'étude de la dynamique forestière : le rôle de la paléoécologie	7
2.1 Grandes échelles temporelles	8
3. Aménager dans une perspective de changements climatiques.....	12
3.1 Le rôle de la paléoécologie dans l'étude des interactions climat-végétation	17
3.2 Le rôle de la paléoécologie dans l'étude des interactions climat-perturbations	18
3.3 Le rôle de la paléoécologie dans l'étude des interactions végétation-perturbations	19
4. Le rôle de la paléoécologie au niveau de la conservation de la biodiversité	22
5. Les « obstacles » à prévoir en paléo.....	25
5.1 Les imprécisions inhérentes aux méthodes paléoécologiques	25
5.1.1 Le transport des particules.....	27
5.1.2 La préservation du matériel.....	27
5.1.3 La perturbation du substrat par les agents physiques et biologiques	28
5.1.4 Les datations.....	30
5.1.5 La paléoécologie – Une entreprise de longue haleine.....	31
5.2 Inférer des processus à partir des patrons observés	31
6. Conclusion.....	34
7. Références	39

Résumé

Depuis un peu plus d'une dizaine d'années, un paradigme motive une grande proportion des recherches effectuées en sciences forestières. Ce paradigme consiste en l'hypothèse selon laquelle nos aménagements forestiers auront des effets négatifs moindres sur l'intégrité des écosystèmes forestiers s'ils s'inspirent le plus possible de la dynamique des perturbations naturelles. Une certaine proportion de la recherche en sciences forestières porte sur le passé de ces écosystèmes, il s'agit donc de paléoécologie forestière. Cet essai tente d'évaluer la pertinence de telles recherches, portant sur des écosystèmes forestiers passés, lorsque venu le temps d'établir des référentiels (*benchmarks*) pour les modèles d'aménagements forestiers, inspirés de la dynamique des perturbations naturelles. La paléoécologie semble être un outil utile et même parfois essentiel à l'étude de certains processus agissant à des échelles temporelles particulièrement longues, ce qui est souvent le cas pour les écosystèmes forestiers. Ceci est particulièrement le cas en ce qui a trait aux interactions climat-végétation-perturbations, qui constituent des enjeux importants au sein de nos aménagements forestiers avec les changements climatiques prévus dans un avenir relativement proche. Ayant su souligner le caractère changeant des populations, communautés, écosystèmes et paysages à travers le temps, la paléoécologie semble aussi offrir un cadre de référence intéressant pour l'élaboration de réseaux d'aires de conservation bien adaptés aux modifications environnementales à venir. Quelques aspects propres à la paléoécologie doivent par contre être considérés soigneusement lors de l'interprétation des résultats provenant d'études paléoécologiques, notamment en raison du caractère indirect des observations et de l'incertitude associées à ce type d'observations. Somme toute, la paléoécologie forestière semble être en mesure d'occuper une place importante dans développement de modèles d'aménagement forestier inspirés de la dynamique des perturbations naturelles. Quelques actions concrètes, issues de réflexions apportées par la paléoécologie et visant à ce que nos aménagements forestiers s'inspirent davantage de la dynamique des perturbations naturelles sont suggérées.

1. Introduction

Un des grands défis auxquels font face les gestionnaires de la forêt est de concilier les aménagements forestiers nécessaires au développement socio-économique avec le maintien de l'intégrité de ces mêmes écosystèmes. Plus de la moitié des critères et indicateurs d'un aménagement durable des forêts, tels que définis par le Conseil canadien des ministres des forêts (1997), touchent directement à l'intégrité des écosystèmes exploités. Dans cet optique, un véritable paradigme s'est développé en écologie forestière et en foresterie, un paradigme basé sur l'hypothèse selon laquelle nos aménagements auront un impact négatif minimal sur l'intégrité des écosystèmes s'ils s'inspirent le plus possible de leur dynamique naturelle (Attiwill 1994; Galindo-Leal et Bunnell 1995; Bergeron et Harvey 1997; Angelstam 1998; Bergeron *et al.* 1999). En effet, le but visé est d'harmoniser, autant que possible, nos aménagements forestiers avec la dynamique des perturbations naturelles à laquelle la forêt est déjà bien adaptée. Ceci fait partie de l'application de l'approche du filtre brut, une approche répandue dans le domaine de la conservation de la biodiversité, qui préconise la mise en place de stratégies d'aménagement où l'on tente d'abord de préserver les caractéristiques principales des habitats à l'échelle du paysage (Franklin 1993; Attiwill 1994; Gauthier *et al.* 1996).

Une connaissance approfondie de la dynamique naturelle des forêts que l'on désire aménager est un pré requis à l'application d'une telle approche. En fait, ceci motive une très grande proportion de la recherche effectuée en écologie forestière et en foresterie depuis un peu plus d'une dizaine d'années. Parmi les travaux visant une meilleure compréhension de la dynamique naturelle des écosystèmes forestiers comptent plusieurs

études portant sur les écosystèmes anciens, ou sur l'historique à moyen et long terme des écosystèmes forestiers actuels. Ce champ d'étude est appelé paléoécologie. S'il est possible de définir l'écologie comme étant l'étude des interactions entre les organismes et leur environnement, la paléoécologie peut en principe se définir comme étant l'étude de ces mêmes interactions, à la différence que l'attention des paléoécologistes se porte principalement sur le passé. Par contre, comme les paléoécologistes n'ont souvent accès qu'à des données indirectes (*proxy data*), l'étude directe des interactions organismes-environnement passées est la plupart du temps très difficile, voire impossible. La paléoécologie consiste donc en pratique davantage en une reconstitution des biotopes, communautés et environnement du passé, à partir desquels sont inférés les processus écologiques en se basant sur les connaissances de l'écologie des écosystèmes actuels (Birks et Birks 1980). Ceci n'est pas sans conséquence et il en sera traité au cours de cet essai.

Les paléoécologistes intéressés par la dynamique naturelle des forêts oeuvrent principalement dans les disciplines suivantes :

- La **palynologie**, qui consiste en l'identification des grains de pollen et des spores accumulés dans différents dépôts permettant une reconstitution de l'historique des communautés végétales, et ce, à différentes échelles spatiales. Les grains de pollen sont extrêmement résistants à l'action enzymatique dans des conditions où il y a absence d'oxydation. Ils peuvent donc être retrouvés dans une variété de dépôts, dont les plus couramment utilisés sont les sédiments lacustres, les tourbières et les dépôts

tourbeux en général, ainsi que les humus forestiers assez acides. Leur taxonomie est bien connue et permet une identification à l'espèce dans la majorité des situations. La palynologie est la principale technique utilisée pour reconstituer l'historique à long terme des communautés végétales depuis sa première utilisation en 1916 par le géologue suédois Lennart von Post (publication traduite en anglais en 1967).

- L'**anthracologie** consiste en l'identification et/ou quantification des fragments de charbon pouvant être retrouvés dans différents dépôts. Bien que certaines études suggèrent qu'ils jouent un rôle écologique non négligeable dans les écosystèmes forestiers (Coffey et Warren 1969; Nilsson 1994; Zackrisson *et al.* 1996), les fragments de charbon sont surtout étudiés à titre d'indicateur du passage des feux. Les fragments de charbon sont considérés comme chimiquement inertes et semblent être très persistants dans plusieurs types de dépôts (Zackrisson *et al.* 1998; Gavin *et al.* 2003).
- Souvent utilisées en complément des deux méthodes énoncées précédemment, les **analyses macrofossiles** consistent en l'identification et/ou quantification des fragments d'origine végétale ou animale assez gros pour être visibles à l'œil nu et ayant persisté dans le dépôt étudié. Au contraire des profils polliniques, qui procurent de l'information sur la composition végétale environnante, les profils macrofossiles ne permettent la plupart du temps que l'obtention d'informations sur la succession végétale (et parfois aussi animale) sur le site même où ils ont été prélevés (Grosse-

Braukmann, 1986). Ceci peut à la fois constituer un inconvénient et un avantage dépendamment des objectifs visés par l'étude.

La dendrochronologie, discipline visant la datation d'événements de diverses natures à l'aide de l'étude des cernes annuels de croissance des arbres, fait en principe tout aussi bien partie des disciplines paléoécologiques puisqu'elle permet de reconstituer une partie de l'histoire des écosystèmes forestiers. Toutefois, la dendrochronologie sera considérée, dans le cadre de cet essai, comme distincte des autres disciplines paléoécologiques, statut pouvant être justifié par son utilisation quasi-généralisée dans les travaux de recherche en écologie forestière et en foresterie. De plus, on réfère parfois aux méthodes paléoécologiques appliquées aux sciences forestières en opposition aux méthodes dendrochronologiques. Les méthodes paléoécologiques telles que la palynologie, l'anthracologie et les analyses macrofossiles sont en effet souvent utilisées lorsqu'il devient difficile de remonter suffisamment loin dans le temps avec la dendrochronologie pour permettre de répondre aux objectifs visés. Il est donc possible de généraliser en affirmant que la paléoécologie appliquée aux sciences forestières commence là où la dendrochronologie s'arrête, bien que cette distinction devienne plus ou moins valable dans les cas où de très longues chronologies peuvent être obtenues à l'aide d'arbres exceptionnellement vieux ou à l'aide d'interdatation de troncs morts préservés de la décomposition. C'est malgré tout sous cet optique que nous tenterons d'analyser l'utilité des trois principales méthodes paléoécologiques, soit la palynologie, l'anthracologie et les analyses macrofossiles, lors de l'établissement de référentiels

(*benchmarks*) pour les modèles d'aménagement forestier basés sur la dynamique des perturbations naturelles.

Étant donné l'ampleur du corpus de recherche en paléoécologie forestière ayant été accumulé au cours des années, nous ne tenterons pas de couvrir l'ensemble des sujets abordés par les disciplines paléoécologiques. De plus nous nous concentrerons sur les travaux effectués en forêt boréale, en portant une attention particulière à ceux réalisés au Québec et au Canada, bien que certains travaux effectués ailleurs pourront être cités à l'occasion. Les principaux thèmes retenus pour tenter de répondre à la question soulevée au cours de cet essai sont les suivants (ces thèmes étant tous reliés à plusieurs égards, ils nous ont tout de même apparus comme étant individuellement d'intérêt) :

- Nous tenterons d'abord de mettre en évidence le rôle des **grandes échelles temporelles** au sein de la recherche effectuée dans les sciences forestières. Les écosystèmes forestiers sont dynamisés par des processus appartenant à différentes échelles spatiales et temporelles. Certains de ces processus agissant à de larges échelles temporelles sont pertinents en ce qui a trait à la gestion des ressources forestières. La paléoécologie permet l'exploration d'échelles temporelles plus longues, dépassant souvent en portée celles atteintes par la dendrochronologie. Nous tenterons de montrer en quoi l'usage de méthodes paléoécologiques permet de mieux considérer ces grandes échelles temporelles.

- Il sera ensuite question de l'influence des **changements climatiques**, préoccupation majeure et d'actualité lorsque venu le temps d'en prédire les conséquences sur la dynamique naturelle des forêts. Les interactions entre climat, végétation et régimes des perturbations sont d'ores et déjà pressenties comme cruciales en ce qui a trait à la gestion des ressources forestières, nous tenterons donc de considérer le rôle de la paléoécologie vis-à-vis ces problématiques et, par le fait même, tenteront d'évaluer son utilité dans la planification forestière.

- Plusieurs auteurs et certains projets de recherche importants semblent préconiser le rôle important que pourrait jouer la paléoécologie en ce qui a trait à la **conservation de la biodiversité**. Nous tenterons donc de déterminer si de telles approches peuvent s'avérer utiles dans l'élaboration de modèles d'aménagement forestier appliqués au contexte québécois.

- Nous terminerons avec une section consistant en quelque sorte en une série de réflexions d'ordres plus généraux et conceptuels propres à l'utilisation de méthodes paléoécologiques. Il sera question des limites et difficultés rencontrées en paléoécologie et des considérations particulières à apporter dans l'interprétation et la diffusions de résultats issus d'études paléoécologiques.

2. Une prise en considération des échelles multiples dans l'étude de la dynamique forestière : le rôle de la paléoécologie.

En prenant comme exemple un modèle simplifié de la dynamique des sapinières du nord-est de l'Amérique du Nord, Holling (1992) a bien illustré à quel point l'étude de la dynamique d'un écosystème peut impliquer différentes échelles spatiales et temporelles (fig. 1). Différents processus peuvent s'avérer particulièrement importants à différentes échelles, mais ceux-ci n'opèrent la plupart du temps pas indépendamment les uns des autres. Il est donc souvent nécessaire d'étudier les interactions entre différents processus ayant préséance à différentes échelles (Peterson 2000) tout comme il est essentiel, lorsque venu le temps de gérer de tels écosystèmes, de considérer cette multiplicité des échelles impliquées. Les échelles temporelles et spatiales considérées en paléoécologie et en

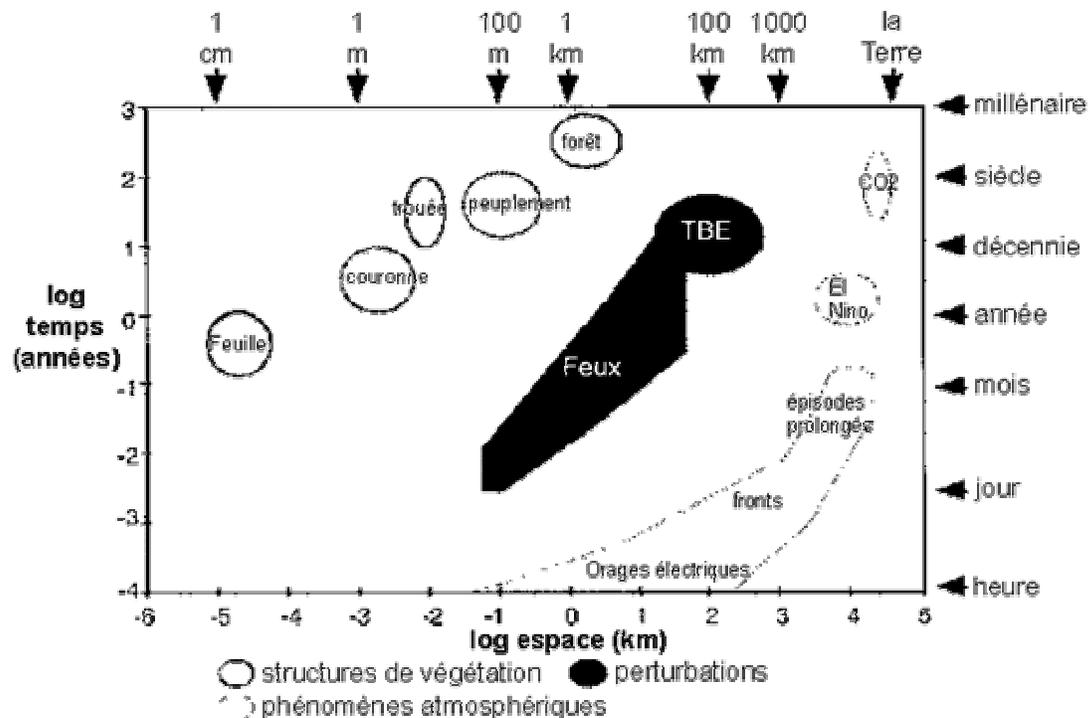


Figure 1 Représentation des échelles temporelles et spatiales de quelques structures et processus importants dans la dynamique de la sapinière boréale de l'est du Canada (traduit de Holling 1992)

écologie se recourent considérablement et prodiguent des informations souvent complémentaires (Foster et al. 1990; Hunter 1998). L'écologie est reconnue comme étant un champ de recherche hautement multidisciplinaire, notamment en raison de la multiplicité des échelles en cause. L'objet de cette section est par conséquent de démontrer que la dichotomie entre écologistes, étudiant les interactions entre organismes et environnements présents, et paléoécologistes, étudiant les interactions entre organismes et environnements passés, n'est pas aussi marquée qu'elle peut à prime abord

le sembler. De plus, et comme c'est de l'établissement de référentiels dans le but de développer des modèles d'aménagement forestier dont il doit être question, nous tenterons de souligner l'apport potentiel d'une prise en considération des grandes échelles temporelles rendue possible grâce à l'utilisation de méthodes paléoécologiques.

2.1 Grandes échelles temporelles

Plusieurs processus importants à la compréhension des écosystèmes actuels, que ce soit au niveau de leur composition, structure et dynamique, opèrent sur de longues périodes de temps (Birks et Birks 1980) et ne sont discernables que lorsque l'observation porte sur de telles échelles (Hengeveld 1982; Willis 1993). Ceci est particulièrement vrai dans le cas des écosystèmes forestiers puisque la durée de vie d'une seule génération d'arbres couvre très souvent plusieurs centaines d'années. Que ce soit au niveau des études sur la succession forestière (Bergeron et Dubuc 1989; Frelich et Reich 1995; Bergeron 2000; De Grandpré et al. 2000), du régime des perturbations par le feu (Payette *et al.* 1989;

Bergeron 1991; Desponts et Payette 1992; Larsen 1997; Bergeron *et al.* 2001) ou par les épidémies d'insectes (Morin 1990; Morin *et al.* 1993), pour ne nommer que quelques études principalement tirées du contexte québécois, la dendrochronologie s'est très souvent avérée utile à la compréhension de phénomènes impliquant la considération de longues périodes de temps. Toutefois, la portée temporelle des méthodes dendrochronologiques utilisées dans ces études est souvent limitée par la longévité des espèces d'arbres présentes sur le territoire à l'étude (Cyr *et al.* soumis). L'étude de certains phénomènes clés de la dynamique naturelle des forêts actuelles peut parfois demander une reconstitution de l'historique des perturbations et/ou de la communauté végétale sur une période de temps dépassant celles couvertes par la plupart des études citées ci-haut, généralement confinées aux 200-300 dernières années. Le meilleur exemple serait certainement l'étude des interactions climat-végétation-perturbations, qui constitue, avec la problématique des changements climatiques prévus au cours des prochaines décennies, un axe majeur de la recherche en sciences forestières et dont les retombées pourront sans aucun doute être mises à profit dans l'établissement modèles prévisionnels servant à la planification forestière. Il s'agit clairement, à notre avis, du principal champ de recherche en sciences forestières où la paléoécologie joue présentement un rôle important et il en sera question de façon plus détaillée dans la section 3.

Il existe d'autres exemples où le recours à la paléoécologie peut s'avérer essentiel pour répondre à des questions importantes si on souhaite développer des modèles d'aménagement forestier inspirés de la dynamique des perturbations naturelles. Bergeron

et al. (2001) ont mis en évidence la variabilité rencontrée au niveau du cycle des feux au sein même de la forêt boréale québécoise et ont par le fait même démontré qu'il est commun de rencontrer dans les paysages forestiers du Québec une proportion importante de forêts n'ayant pas été affectées par les feux depuis plusieurs centaines d'années. En fait, l'année d'origine d'un certain nombre des forêts considérées dans cette étude n'a pas pu être déterminée avec précision puisque les indices dendroécologiques permettant habituellement l'attribution d'une date de feu étaient absents, ces indices consistant en la présence d'une cohorte dominante d'arbre, par la présence de cicatrices de feu ou de troncs calcinés pouvant être datés avec précision. Ceci est d'ailleurs le cas pour la quasi-totalité des études consistant en une reconstitution de l'historique des feux faite à partir de données dendrochronologiques. Cela n'empêche pas du tout une caractérisation assez détaillée du régime des feux ayant cours dans les paysages étudiés, mais une portion de la mosaïque forestière reste toujours en quelque sorte méconnue puisqu'un paramètre potentiellement important, c'est-à-dire l'intervalle de temps écoulé depuis le dernier feu, y reste indéterminé. Plusieurs études portant sur la succession en forêt boréale se retrouvent donc dans l'obligation de considérer les peuplements les plus âgés ayant pu être daté par dendrochronologie comme constituant la borne inférieure d'une classe d'âge ouverte (Bergeron 2000; De Grandpré *et al.* 2000) à partir de laquelle il devient spéculatif de prédire leur développement, tant au niveau de leur composition que de leur structure. Les forêts de la Côte-Nord (De Grandpré *et al.* 2000) et du Labrador (Foster 1983; Foster 1985), où un climat maritime relativement humide restreint l'action des feux, sans toutefois l'éliminer du système, constituent de bons exemples de forêts où le développement à long terme des forêts, tant au niveau de leur composition que de leur

structure, aurait avantage à être étudié à l'aide d'un recours à des méthodes paléoécologiques de datation des feux. Il est possible qu'une certaine portion de la variabilité rencontrée au niveau de la composition et de la structure de ces forêts anciennes puisse encore être expliquée par le temps écoulé depuis le dernier feu ou, en d'autres mots, que ce paramètre joue un rôle non négligeable dans le développement des forêts pendant une durée dépassant la portée des méthodes dendrochronologiques.

Une étude que nous avons effectuée dans le passé, portant sur la place qu'occupent les forêts anciennes du nord de l'Abitibi dans une mosaïque principalement régulée par les feux (Cyr *et al.* soumis), constitue un autre exemple où le recours à la paléoécologie a été nécessaire afin de répondre à une question que nous avons jugée importante dans le contexte des aménagements forestiers. Nous tentions de savoir si les forêts anciennes n'ayant pas brûlé pendant un intervalle de temps dépassant la portée des méthodes dendrochronologiques faisaient partie de la mosaïque régulée par les incendies forestiers au même titre que les forêts plus jeunes ou si elles constituaient un sous-ensemble spatialement distinct peu ou pas affecté par les feux. Nous avons conclu suite à l'analyse des résultats d'âge obtenues à l'aide de données paléoécologiques indirectes, dans ce cas-ci à partir de datation au radiocarbone d'horizons de charbon retrouvés dans les sols, que les forêts anciennes font bel et bien partie de la mosaïque régulée par les feux et qu'elles n'ont échappé aux feux pendant si longtemps que par simple chance. Il s'agissait à notre avis d'une question importante puisque l'inverse aurait conféré à ces forêts un statut écologique privilégié dont il aurait fallu tenir compte dans un modèle d'aménagement inspiré de la dynamique des perturbations naturelles.

Ce qui est à mon avis frappant dans ces exemples, c'est que la dichotomie entre paléoécologie et écologie telle que soulignée par Hunter (1998) devient relativement floue. En effet, au lieu de parler de paléoécologie, il serait probablement plus approprié de parler d'écologie requérant l'utilisation de méthodes paléoécologiques. Ces quelques exemples cités précédemment consistent en des études portant sur la dynamique d'écosystèmes actuels, mais dont certains processus agissent à des échelles temporelles tellement grandes qu'il devient nécessaire d'avoir recours à des méthodes habituellement utilisées en paléoécologie.

3. Aménager dans une perspective de changements climatiques

Des variations importantes de la température atmosphériques ont eu lieu au cours de l'histoire récente et plus ancienne de la Terre. Ce qui est particulier avec les changements observés depuis le début de l'ère industrielle, c'est qu'ils semblent être d'origines anthropiques. L'émission de gaz à effet de serre d'origines anthropiques, principalement le CO₂, dont la concentration atmosphérique a augmenté d'environ 31% entre 1750AD et 2000AD passant d'environ 280 ppm à 368 ppm, est maintenant admise comme étant la principale cause de ces changements climatiques (IPCC 2001). Il est prévu que la température moyenne à la surface du globe augmentera de 1,3°C à 4,5°C d'ici l'année 2100. Quant à elle la concentration actuelle en CO₂ de 368 ppm, la plus élevée depuis les 160 000 dernières années (Boutron 1995), augmentera encore jusqu'à une concentration dont les estimations varient entre 540 ppm à près de 960 ppm, selon les scénarios modélisés (IPCC 2001). Il est attendu que ces augmentations de température

exceptionnellement drastiques vont modifier de façon importante toute la dynamique climatique, que ce soit au niveau de la circulation des masses d'air, des précipitations et des phénomènes atmosphériques extrêmes pour ne nommer que quelques aspects, et que ces modifications vont affecter les différentes régions du globe de façon très variable.

Les changements climatiques attendus au cours du prochain siècle sont d'une magnitude telle que leurs impacts sur la dynamique naturelle des forêts risquent d'être importants. Le climat affecte d'abord directement la distribution des espèces végétales. Bien que les principaux modèles de biogéographie globale considèrent généralement la distribution des espèces végétales comme étant en équilibre avec le climat (Prentice *et al.* 1992; Tchebakova *et al.* 1993), ce qui n'est par ailleurs pas nécessairement le cas, la vitesse des changements climatiques attendus au cours du prochain siècle sera probablement telle qu'elle risque de dépasser la vitesse de migration de certaines espèces végétales (Weber et Flannigan 1997; Thompson *et al.* 1998; Kirilenko *et al.* 2000), provoquant un déséquilibre important dans la distribution des espèces. Toutefois, le climat n'affecte pas que directement la distribution des végétaux, mais aussi indirectement, et peut-être de façon encore plus importante, par l'entremise d'une très grande influence sur les régimes des perturbations. En effet, les feux sont considérés comme étant la principale perturbation en forêt boréale et semblent être le principal agent régissant la distribution de plusieurs espèces d'arbre (Johnson 1992; Payette 1992). De plus, le régime des feux est fortement influencé par le climat, et ce à tous les niveaux, que ce soit au niveau de la fréquence, la taille des superficies brûlées, l'intensité ou la sévérités (Bergeron et Flannigan 1995; Bessie et Johnson 1995; Weber et Flannigan 1997). Des modifications

au niveau du régime des feux ont ensuite des répercussions importantes sur les mosaïques forestières, autant en ce qui a trait à la composition qu'à la distribution des classes d'âge (Bergeron *et al.* 2001). La réaction en chaîne se poursuit puisque ces répercussions influencent à leur tour la vulnérabilité des forêts aux épidémies d'insectes (Bergeron et Leduc 1998) et les caractéristiques des habitats fauniques (Thompson *et al.* 1998) etc. L'influence directe des changements climatique ou indirecte auront aussi une influence sur les bilans de carbone (Makipaa *et al.* 1999; Peng et Apps 2000) et la productivité des écosystèmes forestiers (Sykes et Prentice 1995; Peng et Apps 1999), deux paramètres particulièrement importants au niveau socio-économiques. Il serait possible de poursuivre presque indéfiniment une telle énumération des influences directes et indirectes du climat sur les écosystèmes forestiers, que ce soit au niveau écologiques ou socio-économiques. Le but de cette énumération est de démontrer qu'un aménagement négligeant de considérer l'influence potentielle des changements climatiques à venir risque d'aller à l'encontre de chacun des critères¹ définissant ce que le Conseil canadien des ministres de forêts considère comme un aménagement durable des forêts.

Bien que ces changements climatiques prévus nous mettent dans une situation sans précédent en ce qui a trait à nos aménagements et à notre planification forestière, il serait certainement insensé, à tout le moins imprudent, de ne pas tenir compte des renseignements disponibles sur les interactions climat-végétation-perturbation ayant eu lieu dans le passé (Weber et Flannigan 1997). Bien qu'il soit possible d'inférer une partie

¹ Selon le CCFM (2000), les six grands critères d'un aménagement durable des forêts concernent les aspects suivants : la conservation de la diversité biologique, l'état et la productivité des écosystèmes, la conservation du sol et de l'eau, les cycles écologiques planétaires, les avantages multiples (contribution à l'économie, valeurs non ligneuses, etc.) et la responsabilité de la société (notamment un respect des droits ancestraux des autochtones)

de ces interactions en comparant des écosystèmes actuels soumis à différents climats, cela ne nous indique pas comment un écosystème donné réagit lors d'une transition importante d'un type de climat à un autre, c'est pourquoi il peut s'avérer utile de porter notre regard vers le passé pour acquérir une meilleure compréhension de ces interactions.

L'historique du climat, de la végétation ainsi que des régimes de perturbations peuvent être étudiés indépendamment de façon descriptive. Toutefois, c'est lorsque mises en commun, alors qu'il devient possible d'inférer les processus actifs, que ces études gagnent en pertinence. Les reconstitutions historiques du climat les plus précises viennent probablement de la dendrochronologie en raison de sa grande résolution temporelle ainsi que de la sensibilité des arbres au climat. Les arbres constituant les meilleurs traceurs climatiques, de par leur longévité et par un contrôle plus grand des autres facteurs pouvant influencer leur croissance, appartiennent par contre la plupart du temps à des environnements extrêmes (LaMarche et Stockton 1974; Archambault et Bergeron 1992). Ces arbres ne sont donc pas toujours directement utiles à la compréhension de tous les aspects de la dynamique forestière passé des autres types de forêts, plus répandus et ayant un intérêt plus grand en ce qui a trait aux aménagements forestiers. Bien que la dendrochronologie permette aussi l'étude des relations climat-végétation-perturbations dans les environnements moins extrêmes, sa portée en est souvent diminuée en raison de la moins grande longévité des arbres qu'on y retrouve. De plus, puisque les changements climatiques attendus risquent d'être considérables, il est d'intérêt d'obtenir des reconstitutions les plus longues possibles afin de pouvoir étudier la plus grande plage de variabilité climatique possible. Le recours aux méthodes paléoécologiques apparaît donc

sous cet optique comme une alternative très intéressante, et le fait est que la paléoécologie contribue déjà de façon très substantielle à l'étude des interactions climat-végétation-perturbations.

La figure 2 illustre de façon très synthétique la contribution de quelques études paléoécologiques, pour la plupart effectuées en forêt boréale, à la compréhension des interactions climat-végétation-perturbations.

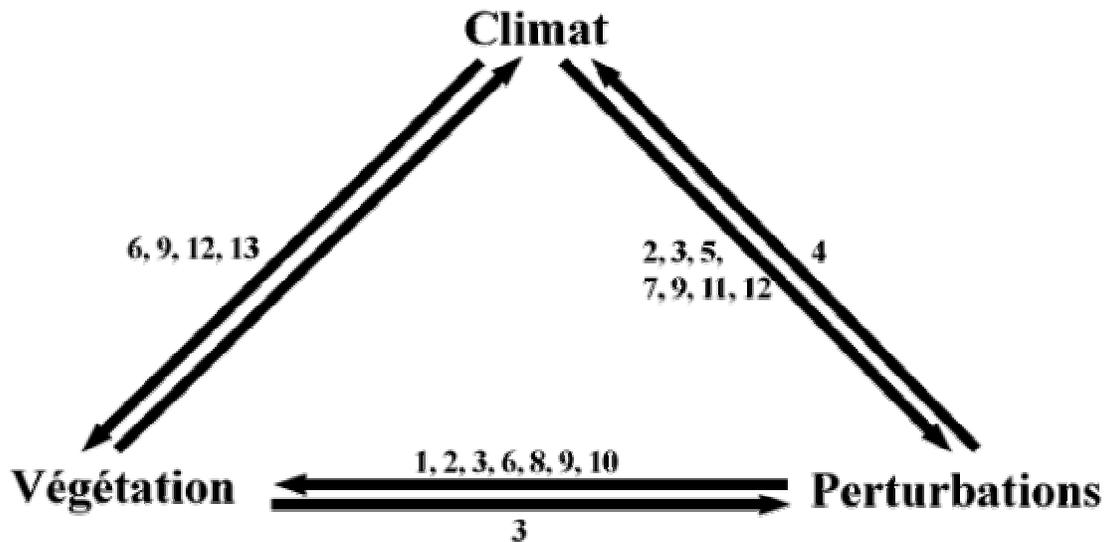


Figure 2 Quelques exemples de publications récentes ayant utilisé des méthodes paléoécologiques afin d'établir les relations climat-végétation-perturbations

	méthodes paléoécologiques utilisées	traceur étudié (<i>proxy record</i>)
¹ Bhiry et Filion 1996	analyses macrofossiles	tourbe
² Bradshaw et Zackrisson 1990	analyses macrofossiles, anthracologie, palynologie	humus tourbeux
³ Carcaillet <i>et al.</i> 2001	anthracologie, palynologie	sédiments de lac
⁴ Carcaillet <i>et al.</i> 2002	anthracologie	sédiments de lac, tourbe
⁵ Carcaillet et Richard 2000	$\delta^{18}\text{O}$, anthracologie, palynologie	sédiments de lac
⁶ Cowling <i>et al.</i> 2001	palynologie	humus tourbeux
⁷ Flannigan <i>et al.</i> 2001	anthracologie	sédiments de lac, tourbe
⁸ Foster 1985	analyses macrofossiles	humus
⁹ Heinrichs <i>et al.</i> 2002	analyses macrofossiles, anthracologie, palynologie	sédiments de lac
¹⁰ Larocque <i>et al.</i> 2000	anthracologie, palynologie	humus
¹¹ Lavoie et Payette, 1996	analyses macrofossiles, anthracologie	humus, humus tourbeux
¹² Richard 1993	palynologie	sédiments de lac, tourbe
¹³ Williams <i>et al.</i> 2000	palynologie	sédiments de lac, tourbe

Plusieurs de ces études tirent leurs conclusions à partir d'une synthèse des résultats provenant d'un grand nombre d'autres études paléoécologiques n'ayant pas nécessairement abordé la même problématique. Il s'agit là d'exemples démontrant l'utilité des études paléoécologiques à prime abord plus descriptives, mais dont les résultats peuvent être ensuite « recyclés » dans un contexte plus large ou dans une perspective différente.

3.1 Le rôle de la paléoécologie dans l'étude des interactions climat-végétation

Les études palynologiques constituent une source de renseignements d'une valeur inestimable en ce qui a trait à la distribution des espèces végétales depuis le début de l'Holocène et même avant cela. La majorité de nos espèces végétales ont un pollen dispersé par le vent et leurs abondances relatives régionales respectives sont généralement assez bien représentées dans les sédiments de lac ou dans les tourbières (Jacobson et Bradshaw 1981). Par conséquent, ces reconstitutions de l'historique de la végétation offrent une abondance de scénarios de changements climatiques passés avec lesquels il peut être utile de comparer les scénarios prévus pour l'avenir. Il peut aussi être très intéressant de mettre à l'épreuve les modèles de distribution de la végétation en simulant des paléoclimats et en vérifiant si les prévisions obtenues pour la composition de la végétation concordent avec les données paléoécologiques disponibles. Plusieurs travaux ont d'ailleurs adopté une telle stratégie avec passablement de succès (Bonan et Hayden 1990; Solomon et Bartlein 1992; Cowling *et al.* 2001).

3.2 Le rôle de la paléoécologie dans l'étude des interactions climat-perturbations

Les études paléoécologiques démontrent clairement que les régimes de perturbation varient grandement lorsqu'on les considère à l'échelle de plusieurs siècles (Davis 1994). Les incendies forestiers constituant le principal agent perturbateur dans la majeure partie de nos forêts d'importance commerciale, plusieurs études récentes ont porté sur l'impact des changements climatiques prévus sur les régimes de feux, principalement en forêt boréale. Les régimes de feux sont fortement influencés par le climat, non seulement par l'entremise de la température, mais aussi par d'autres paramètres météorologiques tels que les précipitations, tant au niveau de l'abondance et de la saisonnalité, l'humidité relative et la vitesse des vents (Weber et Flannigan 1997). Des simulations faites à partir des modèles de circulation générale (MCG; Bergeron et Flannigan 1995; Flannigan *et al.* 1998; Flannigan *et al.* 2001) et du modèle régional du climat canadien (MRCC; Flannigan *et al.* 2001) ont tenté de prédire comment l'indice Forêt-Météo² (IFM) serait influencé par les changements climatiques prévus dans les prochaines décennies. Il s'est avéré que des modifications importantes du risque d'incendie sont à prévoir, mais de façon très variables dépendamment des régions. Une augmentation du risque d'incendie semble être à prévoir dans les majorités des régions canadiennes, sauf dans l'est du Canada, où des diminutions du risque d'incendie sont à prévoir en raison d'une augmentation des précipitations (Bergeron et Flannigan 1995). Ces prévisions ont par la suite été comparées avec des données paléoécologiques et semblent être confortées par ces comparaisons. En effet, Flannigan *et al.* (2001) ont modélisé l'IFM pour le climat d'il

² L'Indice Forêt-Météo (IFM) utilisé au Canada est une évaluation numérique du danger d'incendie en forêt. L'IFM considère les propriétés d'humidité des combustibles importants pour l'ignition et la propagation du feu, ainsi que les paramètres météorologiques jouant un rôle en ce qui a trait à la propagation du feu (vitesse des vents et humidité relative).

y a 6000 ans, époque où la température moyenne du globe a atteint son maximum durant l'Holocène et qui est souvent utilisée comme analogue au climat à venir (COHMAP 1988). Les études anthracologiques semblent conforter les simulations effectuées à l'aide de ces modèles (Flannigan *et al.* 2001), ce qui constitue un argument important jouant en faveur de la validité de ceux-ci.

Plusieurs autres études paléoécologiques plus spécifiques ont permis de définir plus précisément les interactions climat-végétation. C'est notamment le cas de l'étude de Carcaillet et Richard (2000) ayant souligné le rôle de la saisonnalité des précipitations sur l'incidence des feux en étudiant les variations du $\delta^{18}\text{O}$ au cours de l'Holocène. Aussi, Carcaillet *et al.* (2002) ont tenté de mettre en évidence l'influence des variations du régime des feux ayant eu lieu au cours de l'Holocène sur le bilan de carbone atmosphérique. Cette étude semble suggérer que le relargage de carbone résultant des incendies forestiers peut contribuer à l'augmentation du CO_2 atmosphérique, bien qu'il ait été impossible de quantifier cet effet. De telles études paléoécologiques portant sur les interactions climat-perturbations, pourraient potentiellement alimenter les modèles prévisionnels et ainsi, directement ou indirectement servir à une planification forestière considérant la nature changeante des écosystèmes forestiers et leurs impacts rétroactifs sur le climat.

3.3 Le rôle de la paléoécologie dans l'étude des interactions végétation-perturbations

Il a été démontré que la distribution de certaines espèces arborescentes peut parfois être davantage influencée par le régime de perturbations que par le climat (Gagnon et Payette

1985; Payette 1992; Bergeron et Gagnon 1987; Flannigan et Bergeron 1998). Comme il est très probable que les changements climatiques attendus modifient les régimes de perturbations, l'impact sur la dynamique des écosystèmes forestiers risque d'en être amplifié. À l'échelle du paysage, en plus de la distribution des espèces, des modifications du régime des feux risquent de modifier la composition, la distribution des classes d'âge, la taille de superficies brûlée, etc. Des études conjuguant palynologie et anthracologie se sont avérées très révélatrices pour préciser certains aspects des interactions végétation-perturbations. En effet, des études effectuées à partir de sédiments de lacs (Carcaillet *et al.* 2001) ou d'humus mor (Bradshaw et Zackrisson 1990; Larocque *et al.* 2001) ont permis de démontrer l'impact à l'échelle du paysage et à l'échelle locale de l'intervalle moyen entre deux feux sur la composition de la mosaïque. De telles conclusions sont parfois possibles à partir d'études ne considérant que l'historique récente des perturbations, souvent en adoptant une approche par chronoséquence, mais les études paléoécologiques constituent des preuves *in situ* de tels phénomènes, preuves souvent essentielles afin de dissiper les incertitudes découlant des suppositions inhérentes aux études par chronoséquence. D'ailleurs, la théorie de la succession, une des notions les plus importantes en écologie, particulièrement en sciences forestières, repose largement sur des inférences faites à partir de sites appartenant à des stades de développement différents, alors que les méthodes paléoécologiques permettent l'obtention de preuves directes *in situ* d'un tel phénomène (Gould 1976). En adoptant une approche par chronoséquence, la composition de la végétation, sa structure, sa dynamique ou tous autres phénomènes étudiés sont observés directement, mais l'échelle temporelle est considérée de façon indirecte. L'utilisation de méthodes paléoécologiques permet

d'inverser ces pôles et d'explorer directement l'échelle temporelle, avec comme conséquence que les autres dimensions sont explorées de façon plus indirecte. La dimension spatiale est alors fixe, afin de pouvoir observer directement la dimension temporelle. Les méthodes paléoécologiques constituent d'ailleurs la seule façon d'observer directement la dimension temporelle lorsque les données d'archive sont absentes ou trop jeunes, ce qui est très souvent le cas.

De plus, les modifications à la mosaïque causées par les changements dans le régime des feux risque d'affecter d'autres types de perturbations. En effet, en simulant une mosaïque de la forêt boréale mixte de l'Abitibi affectée par un cycle des feux plus long, comme cela est attendu avec le réchauffement du climat, Bergeron et Leduc (1998) ont suggéré que la vulnérabilité aux épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) augmentera en raison d'une augmentation dans le paysage du sapin baumier, une espèce de fin de succession particulièrement vulnérable à cet insecte. Il est très probable qu'il y ait en quelque sorte un partage de l'influence relative des feux et des épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette en fonction de l'importance relative du sapin baumier, plus présent lorsque les feux sont plus rares, et des autres espèces de conifères davantage associées aux écosystèmes régis par les feux comme l'épinette noire et le pin gris. Cette relation risque d'être confortée par des travaux présentement en cours consistant en une reconstitution paléoécologique de l'historique des épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette à l'échelle de l'Holocène (Simard *et al.* en préparation) en utilisant les crottins des larves, bien préservés dans les dépôts tourbeux et humus forestiers, comme indice d'abondance (Simard *et al.* 2002). Ceci

permettrait donc de confirmer, encore une fois *in situ*, l'interaction entre la composition de la mosaïque et les épidémies de tordeuse, et par le fait même, l'interaction entre les feux et les épidémies de tordeuses.

Bien que le recours aux méthodes paléoécologiques permette de répondre à certaines questions permettant de mieux prévoir comment les changements climatiques à venir changeront la dynamique de nos forêts, la majorité des études paléoécologiques portant sur ce sujet semblent surtout servir de cadre empirique permettant de tester et d'ajuster les modèles prévisionnels plutôt basés sur la connaissance des écosystèmes actuels et de leur dynamique ou bien de mettre à l'épreuve des théories existantes acquises à l'aide d'une approche par chronoséquence. Il s'agit là en quelque sorte d'une étape de validation *a posteriori* des modèles de dynamique forestière, étape qui mériterait à notre avis une place importante dans les processus de planification forestière.

4. Le rôle de la paléoécologie au niveau de la conservation de la biodiversité

Les modèles d'aménagement inspirés par la dynamique des perturbations naturelles proposent toujours le maintien de territoires non-aménagés qui constitueraient des aires protégées. Ces aires protégées ont deux principales utilités. Premièrement, elles composeraient une sorte de « réservoir » de biodiversité. Deuxièmement, un réseau d'aires protégées, donc de forêts primaires intactes où il n'y aurait pas d'exploitation forestière et où la dynamique des perturbations naturelle aurait libre cours, constituerait une banque de témoins expérimentaux avec lesquelles nous pourrions comparer les forêts aménagées, ce qui permettrait en quelque sorte d'évaluer nos performances en matière

d'aménagement. En effet, notre connaissance de la dynamique des perturbations naturelles sera toujours imparfaite. Il est donc important de maintenir une portion du territoire où on laisse libre court à la dynamique naturelle afin de pouvoir continuer à l'étudier. Ceci est d'autant plus vrai qu'en considérant le futur à moyen et à long terme, cette dynamique sera modifiée par les variations climatiques.

Hunter *et al.* (1988) ont publié un article de synthèse à travers lequel ils suggèrent le rôle que pourrait tenir la paléoécologie dans l'élaboration des réseaux d'aires protégées. Ils expose leur raisonnement de la façon suivante : D'abord, la paléoécologie a sans aucun doute su démontrer la nature changeante des écosystèmes (Foster *et al.* 1990). Au cours du Quaternaire, qui a commencé il y a environ 2,5 millions d'années, environ une vingtaine d'épisodes glaciaires ont eu lieu (Broecker et van Donk 1970) et ces épisodes ont constitué la norme climatique plutôt que l'exception puisqu'au cours des 700 000 dernières années chaque cycle de glaciation a durée environ 100 000 ans, avec des épisodes glaciaires durant entre 80 000 et 90 000 ans, suivis d'épisodes interglaciaires durant en moyenne 10 000 ans (Ruddiman *et al.* 1986). Les communautés végétales actuelles sont donc toutes relativement jeunes, la plupart d'entre elles étant apparues il y a 6 000 à 8 000 ans seulement (Jacobson *et al.* 1987; Ritchie 1987; Webb 1987). Les communautés végétales actuelles ne se sont pas mises en place suite à de longs processus impliquant une coévolution ayant eu l'effet de créer des liens d'interdépendance significatifs, du moins en ce qui a trait aux principales espèces d'arbres (Davis 1981). Ceci est bien supporté par la plupart des études palynologiques qui démontrent que les patrons de migration des principaux taxons végétaux sont assez indépendants les uns des

autres (Jacobson *et al.* 1987; Ritchie 1987; Webb 1987; Foster *et al.* 1990). Il semble que ce soit dans bien des cas similaires pour les vertébrés, les insectes et les mollusques terrestres (Graham et Lundelius 1984). Hunter *et al.* (1988) poursuivent leur réflexion en affirmant que les différentes espèces risquent donc de réagir différemment face aux changements climatiques attendus au cours du prochain siècle. La vision de la conservation la plus répandue actuellement est probablement celle inspirée par la théorie de la biogéographie insulaire de MacArthur et Wilson (1967) et considère les populations actuelles comme étant en équilibre avec les environnements et climats actuels (Graham 1988). Toutefois, la paléoécologie révèle que ce qu'il est possible d'observer aujourd'hui sur le terrain n'est qu'une seule image d'un film qui se déroule trop lentement pour que l'on puisse en être conscient. La cible visée par la biologie de la conservation est donc une cible mouvante, et il devient donc nécessaire, afin de concrétiser les objectifs à long terme inhérents à la conservation des espèces, de planifier les réseaux d'aires protégées en fonction de ce caractère changeant des habitats et du climats, par conséquent aussi des populations, communautés, écosystèmes et paysages. Cette prise de conscience constitue un apport important de la paléoécologie à la biologie de la conservation (Graham 1988). Une telle planification des aires de conservation pourrait être accomplie à l'aide de corridors permettant les migrations, autant latitudinales qu'altitudinales (Delcourt et Delcourt 1998) et aussi potentiellement en incluant un certain nombre de réserves flottantes dans le réseau d'aires protégées. De plus, si on considère le caractère relativement changeant des communautés à travers les époques, il serait peut-être pertinent, comme le suggèrent Hunter *et al.* (1988), d'appliquer l'approche du filtre brut à un niveau hiérarchique supérieur en planifiant les réseaux d'aires de conservation

d'avantage en fonction des attributs physiques des habitats plutôt qu'en fonction de la distribution géographique des communautés actuelles. De plus, cette planification devrait considérer aussi protéger les habitats potentiels futurs pour les populations à risque, avec des corridors permettant aux populations actuelles d'y migrer (Delcourt et Delcourt 1998).

Il reste à démontrer qu'une telle approche puisse être mise en application. En effet, une telle planification demande le rassemblement de plusieurs conditions dont la plus évidente semble être l'intérêt que peut manifester une société de planifier en fonction d'objectifs somme toute relativement abstraits et dont les répercussions ne seront certainement pas perceptibles avant plusieurs décennies. Un défi pour nos sociétés modernes! Malgré tout, la paléoécologie demeure un outil disponible permettant d'ajouter une meilleure perspective à long terme et, par conséquent, un caractère plus durable à la planification des réseaux d'aires protégées.

5. Les « obstacles » à prévoir en paléo

5.1 Les imprécisions inhérentes aux méthodes paléoécologiques

Une des particularités de la paléoécologie est l'utilisation quasi-exclusive de données indirectes (*proxy data*). En effet, que ce soit en ce qui concerne les communautés végétales ou animales, le climat ou d'autres phénomènes environnementaux, il est la plupart du temps nécessaire de faire appel à des traceurs indirects qui serviront d'indicateurs puisque les phénomènes en question ne peuvent plus être mesurés directement. Les communautés végétales passées peuvent ainsi être reconstituées à l'aide

du pollen et parfois à l'aide de macrofossiles, le passage des feu avec l'aide de la présence de fragments de charbon, les paléoclimats avec l'aide de l'étude de la croissance des arbres ou avec l'aide de bulles de gaz emprisonnées dans les glaciers, etc... La qualité des indicateurs disponibles peut varier grandement entre les phénomènes étudiés et aussi d'une situation à l'autre. Des progrès méthodologiques importants ont toutefois été effectués au cours des dernières années en paléoécologie et touchent principalement aux aspects suivant (Birks 1996): 1- La quantification des phénomènes 2- Les méthodes statistiques (tests d'hypothèse) 3- L'identification (taxonomie des grains de pollen, macrofossiles, fragments de charbon etc...) 4- Précision des échelles spatiales 5- Résolution temporelle 6- Précision de l'évaluation des variables environnementales. Malgré ces améliorations, il s'agira toujours de données indirectes, reflétant de façon imparfaite les phénomènes étudiés à travers des patrons de variation temporelle et à partir desquels sont inférés les processus dynamiques. Une certaine imprécision est généralement inhérente aux données indirectes. Par exemple, en palynologie, il sera probablement toujours difficile de distinguer quelques individus situés à proximité du lieu d'échantillonnage d'un grand nombre d'individus situés dans un périmètre plus grand. De plus, et en ce qui concerne toutes les méthodes paléoécologiques impliquant des particules (grains de pollen, fragments de charbon, macrofossiles...), donc la quasi-totalité des études paléoécologiques appliquées aux sciences forestières, il faudra donc toujours composer avec certain nombre de facteurs comportant un part d'imprécision.

Ces principaux facteurs étant :

5.1.1 Le transport des particules

Quelle est la zone représentée par le traceur indirect utilisé? Encore là, des progrès considérables ont été fait récemment concernant cet aspect, notamment en palynologie avec le raffinement des modèles statistiques servant à déterminer la source d'origine des grains de pollen (Sugita 1994; Calcote 1995) ou en anthracologie à l'aide d'études empiriques faites à partir d'incendies naturels (Blackford 2000) ou de brûlage dirigés (Ohlson et Tryterud 2000). De telles avancées méthodologiques permettent de mieux préciser les échelles spatiales représentées par les différents traceurs disponibles et permettent par le fait même de mieux orienter la stratégie d'échantillonnage selon les objectifs visés par l'étude. Toutefois, il restera probablement toujours des situations où le chercheur sera en quelque sorte prisonnier des échelles spatiales imposées par les traceurs disponibles. Il s'agit sans aucun doute d'une contrainte imposée par les méthodes utilisées en paléoécologie comparativement aux études traitant des écosystèmes actuels où il est beaucoup plus facile de cibler l'échelle spatiale appropriée quelle qu'elle soit.

5.1.2 La préservation du matériel

Comment le matériel étudié se préserve-t-il à travers le temps? Les grains de pollen sont très difficilement décomposables et peuvent être préservés presque indéfiniment dans les milieux non-oxydants. Des reconstitutions palynologiques ont été faites pour l'ensemble du Quaternaire et même parfois pour le Tertiaire. Toutefois, certains type de pollen peuvent être plus fragiles que d'autre et être de moins en moins représentés à mesure que le temps passe. Havinga (1967) s'est en effet aperçu qu'il y avait une

disparition sélective des grains de pollen du genre *Quercus* dans certains podzols. En ce qui a trait aux macrofossiles, une variabilité beaucoup plus grande existe au niveau de la durée de la préservation des différentes structures pouvant être représentées. Certaines structures anatomiques sont beaucoup plus facilement décomposables que d'autres et on retrouve cette même variabilité entre les différentes espèces. De plus, la plupart des macrofossiles ne sont souvent bien représentés que très près du lieu où ils ont été produits, ce qui limite passablement la portée des analyses macrofossiles en forêt par exemple puisque le temps de résidence de la matière organique est souvent relativement court (Andersen 1986). Les fragments de charbon sont considérés comme chimiquement inertes, mais semblent sensibles à certains agents physiques tels que le gel-dégel et potentiellement l'action des racines et radicelles (Carcaillet et Talon 1996), principalement sur les fragments macroscopiques, essentiels pour les reconstitutions de l'histoire des feux à l'échelle locale. De telles reconstitutions anthracologiques sur l'ensemble de l'Holocène sont toutefois courantes, mais il reste que plusieurs questions persistent quand à la préservation du charbon dans les sols minces typiques de plusieurs types de forêts bien ou modérément bien drainées, où le gel-dégel peut fragmenter les plus gros fragments.

5.1.3 La perturbation du substrat par les agents physiques et biologiques

Une grande proportion des études paléoécologiques ont recours à des traceurs ayant conservé une stratigraphie permettant l'élaboration facile d'une chronologie, les événements les plus récents étant représentés près de la surface, les plus anciens étant représentés plus en profondeur. Ceci constitue évidemment un avantage indéniable

lorsque venu le temps de bien déterminer de façon relative ou absolue les échelles temporelles et la chronologie des événements détectés à l'aide du traceur utilisé. Certains traceurs, comme les sédiments lacustres laminés, ont une stratigraphie si stable qu'il permettent parfois la datation absolue sans avoir recours à une méthode de datation indépendante comme les méthodes basés sur les ratios isotopiques (^{14}C , ^{210}Pb , ^{137}Cs , etc...) puisque chaque année est représenté par une mince couche de sédiments identifiable visuellement. Les stratigraphies bien définies et des taux d'accumulation relativement constants permettent l'élaboration d'une chronologie avec un minimum de datations puisqu'il est possible d'interpoler l'échelle temporelle entre les différentes datations effectuées. Il arrive parfois que les traceurs étudiés ne possèdent pas une stratigraphie bien définie, cela semble particulièrement le cas chez les sols bien drainés. Cela a été observé dans des sols des Alpes (Carcaillet et Talon 1996), dans la toundra forestière québécoise (Payette et Gagnon 1985) et dans les sols forestiers d'Australie (Hopkins *et al.* 1993) où les fragments de charbons ne semblaient pas être enfouis selon une stratigraphie bien définie. L'influence des agents biologiques semble être négligeable dans les régions boréales, où les agents physiques comme dans le cas les dépôts éoliens, le colluvionnement (Payette et Gagnon, 1985; Payette et Filion 1993) et probablement aussi la translocation provoquent l'enfouissement des fragments. Toutefois, l'activité de la pédofaune accrue à mesure qu'on se rapproche de l'équateur fait probablement augmenter l'influence relative de celle-ci au niveau de l'enfouissement et du brassage du matériel pouvant être utilisé à des fins paléoécologiques.

5.1.4 Les datations

L'élaboration d'une chronologie indépendante, effectuée à l'aide de datations (par exemple : ^{14}C , ^{210}Pb , ^{137}Cs) constitue une autre source d'imprécisions souvent relativement importantes. L'imprécision associée à ces méthodes varie entre plusieurs dizaines à plusieurs centaines d'années, dépendamment des méthodes et des échelles temporelles impliquées (Geyh et Schleicher 1990). La datation au radiocarbone (^{14}C), dont l'usage est certainement la plus répandue en raison de sa polyvalence et de sa portée, n'échappent pas à cette règle. Il s'agit clairement du compromis à faire lorsqu'il devient nécessaire de passer des méthodes dendrochronologiques, précises à l'année près mais d'une portée limitée, aux méthodes de datation comme le radiocarbone, dont la portée couvre les 50 000 dernières années. De plus, cette imprécision associée directement à la méthode de datation n'inclut pas l'imprécision associée au choix du matériel et à la contamination de celui-ci. En effet, une attention particulière doit être portée au choix du matériel, qui doit être représentatif et contemporain à l'événement que l'on souhaite dater, et au traitement de celui-ci afin que du carbone plus ancien ou plus récent contaminant l'échantillon ne vienne pas interférer dans les analyses. Il est souvent impossible d'éliminer toute source d'erreurs et certaines méthodes doivent même souvent être écartées puisque invalides dans certaines conditions. De plus, comme ce type de datation est la plupart du temps très coûteux, il est souvent nécessaire d'interpoler la majeure partie de la chronologie à partir de quelques échantillons datés. Et comme les taux d'accumulation varient souvent de façon non-négligeable dans les profils étudiés, cela constitue une source d'imprécision supplémentaire.

5.1.5 La paléoécologie – Une entreprise de longue haleine

C'est bien connu, les analyses paléoécologiques sont fastidieuses. L'analyse palynologique complète d'un seul profil de tourbe ou de sédiments peut prendre à une personne déjà hautement qualifiée plusieurs semaines ou même plusieurs mois. Ceci a souvent pour conséquence qu'il devienne inévitable de devoir faire des sacrifices au niveau de la résolution, mais surtout sur le nombre de réplicats. En effet, il n'est pas rare qu'une étude entière base ses conclusions sur l'analyse d'un très petit nombre de réplicats, voire même d'un seul échantillon. Cela peut être suffisant dans le cas où l'étude se veut simplement descriptive, mais lorsque venu le temps d'inférer les processus à la source des patrons observés, les études les plus concluantes sont la plupart du temps une synthèse de plusieurs études individuelles ayant chacune demandé une somme de travail déjà considérable. En plus des coûts associés aux ressources humaines nécessaires aux analyses paléoécologiques, des frais supplémentaires importants doivent être prévus pour les datations ou pour d'autres méthodes analytiques, des frais dépassant souvent plusieurs dizaines de milliers de dollars.

5.2 Inférer des processus à partir des patrons observés

Toutes les sources d'imprécision qui viennent d'être mentionnées, et certainement un bon nombre d'autres qui ont été omises volontairement ou non, doivent être considérées lorsque venu le temps d'interpréter les patrons mis en évidence suites aux analyses paléoécologiques. Il s'agit d'un défi important pour tous paléoécologistes de faire la part

entre ce que est clairement révélé par les analyses et ce qui est simplement suggéré, soit en raison d'une trop grande imprécision ou par de simples coïncidences. Un débat important s'anime depuis quelques années au sein de la discipline de l'histoire environnementale (Cronon 1990; 1992; White 1990; Bowman 2001), discipline apparentée à la paléoécologie. Le débat porte sur le rôle du discours narratif et sur son influence sur les messages transmis par les études. Je serais porté à croire que ce débat est pertinent dans le contexte de la paléoécologie où on tente de traduire une chronologie d'événements en une « histoire » avec des liens de causalité (processus). L'interprétation des chronologies d'événements disponibles peut facilement être l'objet de biais découlant des convictions du chercheur ou de la communauté scientifique en général.. De tels biais sont souvent inévitables quel que soit le domaine d'étude, mais la paléoécologie est probablement particulièrement sujette à ce type de problème en raison de la grande incertitude découlant de l'utilisation de données indirectes affublées d'une bonne part d'imprécision. Afin d'établir un cadre de travail permettant de bien identifier les liens de causalité et d'objectiver l'interprétation des patrons observés dans les données paléoécologiques, Bowman (2001) suggère l'utilisation des critères de causalité de Bradford-Hill, provenant du domaine de l'épidémiologie (Hill et Hill 1991). Ces neuf critères sont les suivants : 1- Il doit y avoir une relation statistique évidente entre les variables en cause. 2- Le même phénomène peut être observé à partir d'autres études et à partir d'autres populations statistiques. 3- La relation entre les variables en cause semble spécifique. 4- La relation causale est possible et logique en tenant compte des délais temporels observés. 5- Il y a une relation systématique entre les ordres de grandeur de la variable indépendante et de la variable réponse. 6- La relation causale est biologiquement

possible et logique en tenant compte des connaissances actuelles. 7- Les preuves supportant la relation causale sont cohérentes avec les connaissances actuelles. 8- La relation causale est supportée par des études expérimentales. 9- Il y a des parallèles possibles avec des situations analogues. L'application de tous ces critères constituerait certainement une situation idéale probablement plus difficile à mettre en pratique en paléoécologie qu'en épidémiologie, en raison des multiples sources d'incertitudes énumérée plus tôt dans le texte, mais il s'agit tout de même probablement de balises à suivre, permettant aussi de juger de la solidité des théories pouvant émerger d'études paléoécologiques. Bowman (2001) termine en affirmant que les écologistes, de façon générale, auraient avantage à apprendre à raconter de meilleures « histoires » sans que celles-ci ne camouflent les incertitudes entourant leur propos pour autant, l'incertitude entourant les résultats obtenus faisant partie intégrante des résultats de l'étude.

Par ailleurs, l'amélioration constante des fondements théoriques sous-jacents aux méthodes paléoécologiques utilisées, notamment en ce qui concerne le transport des grains de pollen (cf. Sugita 1994; Calcote 1995), mais aussi en ce qui a trait à l'utilisation des isotopes stables, permet de mieux quantifier les différents phénomènes étudiés (Davis 1994), ce qui pourrait permettre une utilisation plus extensive des méthodes statistiques plus couramment utilisées en écologie numérique. Cela permettrait d'abord une meilleure description des patrons observés, plus quantitative, mais permettrait par le fait même de tester des hypothèses plus spécifiques pouvant éventuellement mieux mettre en évidence les processus écologiques à la base de ces patrons.

6. Conclusion

Considérée il y a quelques années comme une discipline un peu marginale ayant peu d'impacts pratiques, la paléoécologie semble prendre une place de plus en plus importante dans l'étude de la dynamique de plusieurs écosystèmes. En effet, la compréhension de plusieurs processus écologiques et de plusieurs enjeux environnementaux n'est souvent pas possible sans la considération d'une perspective historique (Willis 1993; Davis 1994; Foster 2000). La conscientisation qui s'est opérée aux cours des deux dernières décennies en ce qui a trait aux changements climatiques a certainement été le principal moteur d'une plus grande intégration de la perspective temporelle apportée par la paléoécologie vers l'écologie et les autres sciences environnementales. La paléoécologie a en effet contribué grandement à illustrer la nature changeante de la dynamique de tous les écosystèmes de la biosphère. Comme les changements climatiques à venir s'annoncent exceptionnellement importants, même à l'échelle d'une seule rotation forestière, nous devons absolument tenter d'anticiper les impacts de ceux-ci sur la dynamique des écosystèmes forestiers. En effet, que l'on soit préoccupés seulement par les apports socio-économiques de la forêt ou aussi par la préservation de l'intégrité écologique de celles-ci à travers nos aménagements, il est en effet primordial, dans un contexte d'aménagement durable, de tenter de prévoir quels seront les effets des changements climatiques sur leur dynamique. La paléoécologie aura sans contredit contribué à une meilleure compréhension des interactions entre la dynamique naturelle des forêts avec le climat.

De plus, les phénomènes étudiés par les sciences forestières se produisent souvent à des échelles temporelles telles que leur étude nécessite des observations sur de longues périodes de temps. La dendrochronologie est certes un outil d'une valeur inestimable pour les sciences forestières, mais sa portée est parfois insuffisante. Il devient donc parfois nécessaire de compromettre la haute résolution temporelle de la dendrochronologie afin de pouvoir augmenter la portée temporelle de nos observations. Étant donné les échelles temporelles impliquées dans certains de ces processus écologiques, processus qui n'appartiennent pas toujours exclusivement au passé mais qui sont toujours en quelque sorte actifs, il est parfois préférable de parler d'écologie faisant appel à des méthodes paléoécologiques et non de paléoécologie pure et dure. L'étude des attributs et processus propre aux forêts anciennes nous apparaît comme un exemple d'aspect important qui n'a pas encore été beaucoup étudié et où la paléoécologie, ou du moins les méthodes paléoécologiques, peuvent être d'une grande utilité.

La paléoécologie nous informe sur le fait que les forêts n'ont pas toujours été ce qu'elles sont maintenant, qu'elles n'ont pas toujours été soumises aux mêmes régimes de perturbations, et suggère que leur dynamique sera appelée à changer en fonction des changements environnementaux auxquels elles seront exposées (incluant l'influence de l'humain). La paléoécologie montre aussi que les écosystèmes forestiers sont peut-être plus malléables et plus résilients aux changements que ce que les plus craintifs d'entre nous le pensent. Est-ce que cela veut dire que nous pouvons sans réfléchir en modifier la dynamique sans qu'il y ait trop d'impacts puisque, de toute façon, elle sera appelée à être

modifiée? Répondre dans l'affirmative à cette question serait à notre avis fort imprudent. En effet, on ne peut pas changer drastiquement la dynamique d'un système complexe comme la forêt sans risquer de le faire basculer dans un état imprévisible (perte de diversité biologique, perte de productivité). Toutefois, la paléoécologie définit un cadre de référence à l'intérieur duquel la forêt a évolué au cours des millénaires. En tentant de viser, par nos aménagements, quelque part à l'intérieur de ce cadre, mais aussi en tentant de minimiser la vitesse des changements environnementaux auxquels les écosystèmes forestiers font face, il devrait être possible d'en assurer la pérennité.

En plus de permettre l'identification et la compréhension de certains attributs et processus clés que nous devrions viser à préserver à travers nos aménagements, l'apport probablement le plus important de la paléoécologie est d'avoir su placer les écosystèmes forestiers dans un contexte changeant à l'échelle des siècles et des millénaires. À travers nos aménagements, il ne s'agit donc pas seulement de préserver certains attributs et processus, mais aussi de faire en sorte que la forêt puisse réagir aux changements environnementaux inévitables sans nécessairement basculer dans un état possiblement moins conciliable avec le rôle socio-économique que nous souhaitons lui attribuer. Le principal apport de la paléoécologie à la gestion de nos forêts est donc davantage conceptuel que pratique. En effet, la paléoécologie encouragerait une gestion à plus long terme, où le terme « durable » prendrait encore plus de sens. En d'autres mots, il s'agirait d'appliquer l'approche du filtre brut à un niveau hiérarchique supérieur, où on ne viserait plus qu'à préserver la majorité des attributs et processus que l'on peut observer actuellement, mais où, en plus de cela, on viserait à permettre que la dynamique naturelle

des écosystèmes forestiers puissent être modifiée « en douceur », sans que ceux-ci ne passent drastiquement d'un état à un autre. Ce genre de changement drastique ne serait pas du tout souhaitable, d'abord parce qu'ils seraient probablement accompagnés d'une perte de diversité biologique, mais aussi parce que nos planifications forestières et nos projections actuelles de ce que la forêt peut nous offrir dans l'avenir (matière ligneuse, contribution aux grands cycles géochimiques comme par exemple le cycle du carbone, maintien de la qualité de l'eau, chasse, pêche etc...) perdraient beaucoup de leur valeur.

En résumé et de façon plus concrète, nous suggérons trois grandes étapes dans l'amélioration de notre gestion de la forêt, étapes que nos connaissances actuelles, acquises en partie à l'aide de la paléoécologie, permettent d'aborder. Toutes ces étapes devraient être abordées de front, mais sont énumérées en fonction d'un ordre décroissant d'urgence :

- 1- Il faut au plus vite s'assurer d'instaurer un réseau d'aires protégées adéquat.
Les grandes zones de forêts encore vierges sont de plus en plus rares dans la forêt d'intérêt commercial (Lee *et al.* 2003) et c'est ce qui rend cette tâche urgente. Nous croyons avoir démontré dans la section 4 de cet essai que la paléoécologie peut contribuer à l'élaboration d'un cadre de travail adéquat pour l'accomplissement de cette tâche.
- 2- Nous devons mettre en pratique des traitements sylvicoles plus variés permettant le maintien de la diversité des attributs et des processus définissant nos écosystèmes forestiers. La paléoécologie, de par les méthodes qui lui sont propre, permet l'étude de certains attributs et processus qui peuvent échapper

aux études écologiques plus classiques, notamment lorsque des échelles temporelles particulièrement grandes interviennent, comme c'est le cas en ce qui concerne les forêts anciennes. Presque tout le chemin reste à faire à ce niveau puisque nous en sommes toujours à viser une normalisation et un rajeunissement de la forêt où seule la production de matière ligneuse semble réellement importante.

- 3- De façon plus générale, et il s'agit là peut-être du plus grand défi, nous devons planifier à plus long terme tout en reconnaissant les incertitudes auxquelles nous faisons face. Malgré des outils de plus en plus nombreux et de plus en plus performants développés en partie à l'aide d'études paléoécologiques, il persistera toujours une certaine incertitude face à ce que l'avenir réserve à nos forêts. Notre première réaction face à cela devrait d'être prudent. Il faut faire en sorte que l'application, au moins dans une certaine mesure, du principe de précaution ne soit pas compromise par les multiples contraintes socio-économiques inévitables face auxquels il doit être possible de réagir rapidement. En pratique, il faudrait réussir à produire autant de bois, tout en protégeant plus de forêt, deux choses qui peuvent sembler difficiles à concilier. En effet, le défi est grand et demandera une grande part d'innovation. Certaines suggestions sont toutefois avancées comme par exemple l'idée de « sacrifier » certaines zones dont l'intégrité écologique a déjà été passablement affectée en y instaurant des pratiques d'aménagement intensif, ceci afin de permettre de relâcher la pression sur des zones que l'on protégerait ou que l'on aménagerait d'une manière plus « douce » (Bergeron

et al. 1999). Ce relâchement des pressions environnementales d'origines anthropiques permettrait probablement aux forêts de pouvoir mieux réagir aux modifications des autres pressions environnementales sur lesquelles nous aurons peu ou pas d'influence comme c'est le cas pour les changements climatiques.

La paléoécologie est donc à la fois un outil essentiel et limité, très utile à la compréhension et à la prévision des phénomènes se produisant à des échelles temporelles souvent négligées puisque dépassant de beaucoup la durée de la carrière d'un chercheur, la portée d'un plan quinquennal d'aménagement sylvicole, ou le mandat d'un parti politique. La forêt reste par contre « indifférente » à ces considérations et une meilleure harmonisation de nos aménagements avec sa dynamique naturelle commence peut-être par une meilleure prise en considération des échelles temporelles régissant cette dynamique.

7. Références

Andersen, S.T. 1986. Palaeoecological studies of terrestrial soils. *Dans* Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology. John Wiley & Sons, New York. pp. 165-177.

Angelstam, P.K. 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *Journal of Vegetation Science* 9: 593-602.

Archambault, S. et Bergeron, Y. 1992. An 802-year tree-ring chronology from the Quebec boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 647-682.

Attiwill, P.M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: The ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* 63: 247-300.

Bergeron, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology* 72: 1980-1992.

Bergeron, Y. 2000. Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* 81: 1500-1516.

Bergeron, Y. et Dubuc, M. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* 79: 51-63.

Bergeron, Y. et Flannigan, M.D. 1995. Predicting the effects of climate change on fire frequency in the southern Canadian boreal forest. *Water, Air, and Soil Pollution* 82: 437-444.

Bergeron, Y. et Gagnon, D. 1987. Age structure of red pine at the northern limit of the species range. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 129-137.

Bergeron, Y., et Harvey, B. 1997. Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: An approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec. *Forest Ecology and Management* 92: 235-242.

Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A., et Gauthier, S. 1999. Stratégie d'aménagement forestier qui s'inspire de la dynamique des perturbations naturelles: considérations à l'échelle du peuplement et de la forêt. *The Forestry Chronicle* 75: 55-61.

Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P., et Lesieur, D. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: Consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 384-391.

Bessie, W.C. et Johnson, E.A. 1995. The relative importance of fuels and weather on fire behavior in subalpine forests. *Ecology* 76: 747-762.

Bhiry, N. et Fillion, L. 1996. Mid-holocene hemlock decline in eastern North America linked with phytophagous insect activity. *Quaternary Research* 45: 312-320.

Birks, H.J.B. 1996. Contributions of Quaternary palaeoecology to nature conservation. *Journal of Vegetation Science* 7: 89-98.

Birks, H.J.B. et Birks, H.H. 1980. *Quaternary Palaeoecology*. Edward Arnold, London.

Blackford, J.J. 2000. Charcoal fragments in surface samples following a fire and the implications for interpretation of subfossil charcoal data. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 164: 33-42.

Bonan, G.B. et Hayden, B.P. 1990. Using a forest stand simulation model to examine the ecological and climatic significance of the late-Quaternary pine-spruce pollen zone in eastern Virginia USA. *Quaternary Research* 33: 204-218.

Boutron, C.F. 1995. Historical reconstruction of the Earth's past atmospheric environment from Greenland and Antarctic snow and ice cores. *Environmental Reviews* 3: 1-28.

Bowman, D.M.J.S. 2001. Future eating and country keeping: What role has environmental history in the management of biodiversity? *Journal of Biogeography* 28: 549-564.

Bradshaw, R. et Zackrisson, O. 1990. A two thousand year history of a northern Swedish boreal forest stand. *Journal of Vegetation Science* 1: 519-528.

Broecker, W.S. et van Donk, J. 1970. Insolation changes, ice volumes, and the O-18 record in deep-sea cores. *Reviews of Geophysics and Space Physics* 8: 169-197.

Calcote, R. 1995. Pollen source area and pollen productivity: Evidence from forest hollows. *Journal of Ecology* 83: 591-602.

Carcaillet, C. et Talon, B. 1996. Aspects taphonomiques de la stratigraphie et de la datation de charbons de bois dans les sols: exemples de quelques sols des Alpes. *Géographie physique et Quaternaire* 50: 233-244.

Carcaillet, C. et Richard, P.J.H. 2000. Holocene changes in seasonal precipitation highlighted by fire incidence in eastern Canada. *Climate Dynamics* 16: 549-559.

Carcaillet, C., Bergeron, Y., Richard, P.J.H., Frechette, B., Gauthier, S., et Prairie, Y.T. 2001. Change of fire frequency in the eastern Canadian boreal forests during the Holocene: Does vegetation composition or climate trigger the fire regime? *Journal of Ecology* 89: 930-946.

Carcaillet, C., Almquist, H., Asnong, H., Bradshaw, R.H.W., Carrion, J.S., Gaillard, M.J., Gajewski, K., Haas, J.N., Haberle, S.G., Hadorn, P., Muller, S.D., Richard, P.J.H., Richoz, I., Rosch, M., Goni, M.F.S., von, S.H., Stevenson, A.C., Talon, B., Tardy, C., Tinner, W., Tryterud, E., Wick, L., et Willis, K.J. 2002. Holocene biomass burning and global dynamics of the carbon cycle. *Chemosphere* 49: 845-863.

Coffey, D.L., et Warren, G.F. 1969. Inactivation of herbicides by activated carbon and other adsorbents. *Weed Science* 17: 16-19.

COHMAP Members. 1988. Climatic changes of the last 18000 years : observations and model simulations. *Science* 241: 1042-1052.

Conseil canadien des ministres de forêts. Critères et indicateurs de l'aménagement durable des forêts; Bilan national 2000 [online]. Conseil canadien des ministres des forêts. ©2000. Disponible à : http://www.ccmf.org/ci/pdf/ns2k/full_report_f.pdf [date de mise à jour non disponible, cité le 10 avril 2003]

Cowling, S.A., Sykes, M.T., et Bradshaw, R.H.W. 2001. Palaeovegetation-model comparisons, climate change and tree succession in Scandinavia over the past 1500 years. *Journal of Ecology* 89: 227-236.

Cronon, W. 1990. Modes of prophecy and production: placing nature in history. *The Journal of American History* 76: 1122-1131.

Cronon, W. 1992. A place for stories: Nature, History, and Narrative. *The Journal of American History* 78: 1347-1376.

Cyr, D., Bergeron, Y., Gauthier, S., et Larouche, A.C. Are the old-growth forests of the Clay Belt part of a fire regulated mosaic? Soumis au *Canadian Journal of Forest Research*.

Davis, M.B. 1981. Quaternary history and the stability of forest communities. *Dans Forest succession, concepts and application*, New York. pp. 132-153.

Davis, M.B. 1994. Ecology and paleoecology begin to merge. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 357-358.

De Grandpré, L., Morissette, J., et Gauthier, S. 2000. Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec. *Journal of Vegetation Science* 11: 791-800.

Delcourt, P.A. et Delcourt, H.R. 1998. Paleocological insights on conservation of biodiversity: A focus on species, ecosystems, and landscapes. *Ecological Applications* 8: 921-934.

Despons, M. et Payette, S. 1992. Recent dynamics of jack pine at its northern distribution limit in northern Quebec. *Canadian Journal of Botany* 70: 1157-1167.

Flannigan, M.D. et Bergeron, Y. 1998. Possible role of disturbance in shaping the northern distribution of *Pinus resinosa*. *Journal of Vegetation Science* 9: 477-482.

Flannigan, M.D., Bergeron, Y., Engelmark, O., et Wotton, B.M. 1998. Future wildfire in circumboreal forests in relation to global warming. *Journal of Vegetation Science* 9: 469-476.

Flannigan, M., Campbell, I., Wotton, M., Carcaillet, C., Richard, P., et Bergeron, Y. 2001. Future fire in Canada's boreal forest: Paleoecology results and general circulation model: Regional climate model simulations. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 854-864.

Foster, D.R. 1983. The history and pattern of fire in the boreal forest of southeastern Labrador (Canada). *Canadian Journal of Botany* 61: 2459-2471.

Foster, D.R. 1985. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (Black spruce)-*Pleurozium* forests of southeastern Labrador, Canada. *Journal of Ecology* 73: 517-534.

Foster, D.R. 2000. From bobolinks to bears: Interjecting geographical history into ecological studies, environmental interpretation, and conservation planning. *Journal of Biogeography*. 27: 27-30.

Foster, D.R., Shoonmaker, P.K., et Pickett, S.T.A. 1990. Insights from paleoecology to community ecology. *Trends in ecology and evolution* 5: 119-122.

Franklin, J.F. 1993. Preserving biodiversity: species, ecosystems, or landscapes. *Ecological Applications* 3: 202-205.

Frelich, L.E. et Reich, P.B. 1995. Spatial patterns and succession in a Minnesota southern-boreal forest. *Ecological Monographs* 65: 325-346.

Gagnon, R. et Payette, S. 1985. Régression Holocène du couvert coniférien à la limite des forêts (Québec nordique). *Canadian Journal of Botany* 63: 1213-1225.

Galindo-Leal, C. et Bunnell, F.L. 1995. Ecosystem management: implications and opportunities of a new paradigm. *The Forestry Chronicle* 71: 601-606.

Gauthier, S., Leduc, A., et Bergeron, Y. 1996. Forest dynamics modeling under natural fire cycles: A tool to define natural mosaic diversity for forest management. *Environmental Monitoring and Assessment* 39: 417-434.

Gavin, D.G., Brubaker, L.B., et Lertzman, K. 2003. Holocene fire history of a coastal temperate rain forest based on soil charcoal radiocarbon dates. *Ecology* 84: 186-201.

Geyh, M.A. et Schleicher, H. 1990. Absolute age determination. Springer-Verlag ed. New York.

Lee, P., Aksenov, D., Laestadius, L., Nogueron, R., et Smith, W. 2003. Canada's large intact forest landscapes. Global Forest Watch Canada. Edmonton, Alberta.

Gould, S.J. 1976. Palaeontology plus ecology as palaeobiology. *Dans Theoretical Ecology, principles and applications*. Blackwell, Oxford.

Graham, R.W. 1988. The role of climatic change in the design of biological reserves: The paleoecological perspective for conservation biology. *Conservation Biology* 2: 391-394.

- Graham, R.W. et Lundelius, E.L. 1984. Coevolutionary disequilibrium. In Quaternary Extinctions. University of Arizona Press, Tucson. pp. 223-249.
- Grosse-Brauckmann, G. 1986. Analysis of vegetative plant macrofossils. *Dans* Handbook of holocene palaeoecology and palaeohydrology. John Wiley & Sons, Toronto. pp. 591-618.
- Havinga, A.J. 1967. Palynology and pollen preservation. *Review of Palaeobotany and Palynology* 2: 91-98.
- Heinrichs, M.L., Hebda, R.J., Walker, I.R., et Palmer, S.L. 2002. Postglacial paleoecology and inferred paleoclimate in the Engelmann spruce-subalpine fir forest of south-central British Columbia, Canada. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 184: 347-369.
- Hengeveld, R. 1982. Problems of scale in ecological research. Thèse, Université de Leiden.
- Hill, A.B. et Hill, L.D. 1991. Bradford Hill's principle of medical statistics. 12th ed. Edward Arnold, London.
- Holling, C.S. 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 447-502.
- Hopkins, M.S., Ash, J., Graham, A.W., Head, J., et Hewett, R.K. 1993. Charcoal evidence of the spatial extent of the Eucalyptus woodland expansions and rainforest contractions in North Queensland during the late Pleistocene. *Journal of Biogeography* 20: 357-372.
- Hunter, J.P. 1998. Paleoecology meets ecology on questions of scale. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 478-479.

Hunter, M.L.Jr., Jacobson, G.J.Jr., et Webb, T.I. 1988. Paleoecology and the coarse-filter approach to maintaining biological diversity. *Conservation Biology* 2: 375-385.

Intergovernmental Panel of Climate Change. *Climate Change 2001: Synthesis Report*. United Nations Environment Program. ©2001. Disponible à: <http://www.unep.ch/ipcc/pub/SYRtechsum.pdf> [date de mise à jour non disponible, cité le 18 avril 2003]

Jacobson, G.L.Jr. et Bradshaw, R.H.W. 1981. The selection of sites for paleovegetational studies. *Quaternary Research* 16: 80-96.

Jacobson, G.L.Jr., Webb III, T., et Grimm, E.C. 1987. Patterns and rates of vegetation change during the deglaciation of eastern North America. *Dans North America and adjacent oceans during the last deglaciation*. Geological Society of America, Boulder, Colorado. pp. 277-288.

Johnson, E.A. 1992. *Fire and vegetation dynamics: Studies from the North American boreal forest*. Cambridge University Press, New York.

Kirilenko, A.P., Belotelov, N.V., et Bogatyrev, B.G. 2000. Global model of vegetation migration: Incorporation of climatic variability. *Ecological Modelling* 132: 125-133.

LaMarche, V.C., Jr., et Stockton, C.W. 1974. Chronologies from temperature-sensitive bristlecone pines at upper treeline in western United States. *Tree-Ring Bulletin* 34: 21-45.

Larocque, I., Bergeron, Y., Campbell, I.D., et Bradshaw, R. 2000. Vegetation changes through time on islands of Lake Duparquet, Abitibi, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 179-190.

Larsen, C.P.S. 1997. Spatial and temporal variations in boreal forest fire frequency in northern Alberta. *Journal of Biogeography* 24: 663-673.

Lavoie, C. et Payette, S. 1996. The long-term stability of the boreal forest limit in subarctic Quebec. *Ecology* 77: 1226-1233.

Lertzman, K., Gavin, D., Hallett, D., Brubaker, L., Lepofsky, D., et Mathewes, R. 2002. Long-term fire regime estimated from soil charcoal in coastal temperate rainforests. *Conservation Ecology* 6 : [Article en ligne: <http://www.consecol.org/vol6/iss2/art5>].

Makipaa, R., Karjalainen, T., Pussinen, A., et Kellomaki, S. 1999. Effects of climate change and nitrogen deposition on the carbon sequestration of a forest ecosystem in the boreal zone. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1490-1501.

Morin, H. 1990. Analyse dendroécologique d'une sapinière issue d'un chablis dans la zone boréale, Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 1753-1758.

Morin, H., Laprise, D., et Bergeron, Y. 1993. Chronology of spruce budworm outbreak near lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1497-1506.

Nilsson, M.-C. 1994. Separation of allelopathy and resources competition the boreal dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. *Oecologia* 98: 1-7.

Ohlson, M. et Tryterud, E. 2000. Interpretation of the charcoal record in forest soils: forest fires and their production and deposition of macroscopic charcoal. *The Holocene* 10: 519-525.

Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. In *A system analysis of the global boreal forest*. Cambridge University Press, New York. pp. 144-169.

Payette, S. et Filion, L. 1993. Origin and significance of subarctic patchy podzolic soils and paleosoils. *Arctic and Alpine Research* 25: 267-276.

Payette, S. et Gagnon, R. 1985. Late Holocene deforestation and tree regeneration in the forest-tundra of Quebec. *Nature* 313: 570-572.

Payette, S., Morneau, C., Sirois, L., et Despons, M. 1989. Recent fire history of the northern Quebec (Canada) biomes. *Ecology* 70: 656-673.

Peng, C.h. et Apps, M.J. 2000. Simulating global soil-CO₂ flux and its response to climate change. *Journal of Environmental Sciences (China)* 12: 257-265.

Peng, C. et Apps, M.J. 1999. Modelling the response of net primary productivity (NPP) of boreal forest ecosystems to changes in climate and fire disturbance regimes. *Ecological Modelling* 122: 175-193.

Peterson, G.D. 2000. Scaling ecological dynamics: Self-organization, hierarchical structure, and ecological resilience. *Climatic Change* 44: 291-309.

Prentice, I.C., Cramer, W.P., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserdu, R.A., et Solomon, A.M. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* 19: 117-134.

Richard, P.J.H. 1993. The origin and postglacial dynamics of the mixed forest in Quebec. *Review of Palaeobotany and Palynology* 79: 31-68.

Ritchie, J.C. 1987. *Postglacial vegetation of Canada*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Ruddiman, W.F., Raymo, M., et McIntyre, A. 1986. Matuyama 41,000 year cycles: North Atlantic Ocean and northern hemisphere ice sheets. *Earth and Planetary Science Letters* 80: 117-129.
- Simard, I., Morin, H., et Potelle, B. 2002. A new paleoecological approach to reconstruct long-term history of spruce budworm outbreaks. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 428-438.
- Solomon, A.M. et Bartlein, P.J. 1992. Past and future climate change: response by mixed deciduous forest exosystems in northern Michigan. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 1727-1738.
- Sugita, S. 1994. Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: Theory and method in patchy vegetation. *Journal of Ecology* 82: 881-897.
- Sykes, M.T. et Prentice, I.C. 1995. Boreal forest futures: Modelling the controls on tree species range limits and transient responses to climate change. *Water, Air, and Soil Pollution* 82: 415-428.
- Tchebakova, N.M., Monserud, R.A., Leemans, R., et Golovanov, S.V. 1993. A global vegetation model based on the climatological approach of Budyko. *Journal of Biogeography* 20: 129-144.
- Thompson, I.D., Flannigan, M.D., Wotton, B.M., et Suffling, R. 1998. The effects of climate change on landscape diversity: An example in Ontario Forests. *Environmental Monitoring and Assessment* 49: 213-233.
- Von Post, L. 1967. Forest tree pollen in South Swedish peat bog deposits. *Pollen Spores* 9: 375-401.
- Watson, R., Zinyowera, M.C., et Moss, R.H. (*Editeurs*). 1996. *Climate change 1995. Contributions of working group II to the second assessment report of the intergouvernemental panel of climate change.* Cambridge University Press, Cambridge.

Webb, T.I. 1987. The appearance and disappearance of major vegetational assemblages: long term vegetational dynamics in eastern North America. *Vegetatio* 69: 177-187.

Weber, M.G. et Flannigan, M.D. 1997. Canadian boreal forest ecosystem structure and function in a changing climate: impact on fire regime. *Environmental Reviews* 5: 145-166.

White, R. 1990. Environmental History, Ecology, and Meaning. *The Journal of American History* 76: 1111-1116.

Williams, J.W., Webb, T.I., Richard, P.H., et Newby, P. 2000. Late Quaternary biomes of Canada and the eastern United States. *Journal of Biogeography* 27: 585-607.

Willis, K.J. 1993. How old is ancient woodland? *Trends in Ecology and Evolution* 8: 427-428.

Zackrisson, O., Nilsson, M.C., et Wardle, D.A. 1996. Key ecological function of charcoal from wildlife in the boreal forest. *Oikos* 77: 10-19.