

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	iii
RÉSUMÉ	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES TABLEAUX	vi
LISTE DES FIGURES	vii
LISTE DES ANNEXES	viii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1. Approche théorique de l'écologie des flux transversaux dans la biosphère	1
2. Les débris ligneux : Un cas de transfert transversal organique entre écosystèmes	3
RÉFÉRENCES	9
INTRODUCTION	15
AIRES D'ÉTUDE	19
MATÉRIEL ET MÉTHODE	22
RÉSULTATS	24
1. Structure du réservoir de DLG	24
2. Taux d'apport et temps de résidence des débris ligneux	29
DISCUSSION	35
1. Influence des feux sur les apports de DLG	35
2. Structure du réservoir de DLG	39
CONCLUSION	42
RÉFÉRENCES	43
CONCLUSION GÉNÉRALE	49
RÉFÉRENCES	51
ANNEXES	52

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Structure des réservoirs de débris ligneux des zones littorales des deux lacs étudiés. 25

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Modèle conceptuel des mécanismes d'apport et de constitution du réservoir de débris ligneux dans les zones littorales des lacs boréaux.	18
Figure 2 : Localisation des lacs d'étude au sein de la taïga québécoise.	20
Figure 3 : Distance à la rive et degré d'enfouissement des débris ligneux dans la zone littorale du lac I (a) et du lac II (b).	27
Figure 4 : Profondeur des DLG en fonction de la distance à la rive dans la zone littorale du lac I (a) et du lac II (b).	28
Figure 5 : Distribution de fréquence du nombre de cernes annuels de croissance dans les DLG au lac I (a) et au lac II (b).	30
Figure 6 : Période de vie des débris ligneux extrait des zones littorales du lac I (a) et du lac II (b).	32
Figure 7 : Proportion des différents états d'enfouissement des DLG dans les sédiments au lac I (a) et au lac II (b).	34

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Compilation des cernes diagnostiques observés au Lac I (391-2004 AD). 52

Introduction générale

1. Approche théorique de l'écologie des flux transversaux dans la biosphère

Le concept d'écosystème défini comme une unité spatiale homogène et fermée a permis de structurer l'étude de la complexité du milieu naturel. Cependant, la formulation progressive de théories fonctionnelles définissant les systèmes biologiques comme des entités capables de maintenir des structures trophiques, d'assurer un recyclage des nutriments et de produire des réponses adaptatives face aux perturbations naturelles, sont progressivement venues modifier cette perception (O'Neill 2001). L'insertion de notions d'instabilité a permis de percevoir les systèmes écologiques comme complexes et dynamiques (O'Neill 2001). Cette complexité est aussi expliquée par les multitudes de flux transversaux entre les écosystèmes (Polis & Hurd 1996 ; Polis *et al.* 1997 ; Nakano & Murakami 2001 ; Reiners & Driese 2001 ; Reiners & Driese 2003). Les entités propagées par ces flux peuvent être définies comme énergie, matière ou information en fonction de leurs impacts au sein des écosystèmes. De tels flux s'opèrent à des échelles spatiales et temporelles ainsi qu'à des intensités et fréquences variables (Reiners & Driese 2001 ; Reiners & Driese 2003).

Le concept de subsides allochtones décrit par Polis *et al.* (1997) est un bon exemple de flux transversaux entre les écosystèmes. Ces subsides allochtones représentent une ressource (proies, détritits, nutriments) qui provient d'un premier écosystème et qui est

utilisée par un organisme animal ou végétal dans un second écosystème (Polis *et al.* 1997). Ces ressources allochtones permettent souvent d'augmenter la productivité de l'écosystème récepteur (Polis & Hurd 1995 ; 1996 ; Polis *et al.* 1997 ; Huxel & McCann 1998 ; Huxel *et al.* 2002). Les effets des subsides allochtones peuvent être ascendants «Bottom-up forces», lorsqu'ils consistent en des nutriments utilisés par les végétaux pour accroître leur productivité, ou descendants «Top-down forces», quand ils consistent en une consommation de proies par un prédateur (Polis *et al.* 1997 ; Huxel & McCann 1998). Ces flux transversaux complexifient la dynamique trophique des systèmes (Polis & Strong 1996 ; Huxel *et al.* 2002 ; Knight *et al.* 2005) et peuvent même causer des phénomènes de dépendances réciproques entre écosystèmes à cause de pics de productivité asynchrones (Nakano & Murakami 2001). Par exemple, le carbone exogène d'origine terrestre peut s'avérer égal à la contribution du carbone endogène dans la productivité des systèmes lacustres en se transférant vers les niveaux trophiques supérieurs (Pace *et al.* 2004).

Les flux transversaux transitent par les interfaces écologiques entre les écosystèmes juxtaposés. Les différences de structure, de composition et de dynamique écologique entre les écosystèmes juxtaposés contrôlent leur perméabilité (Cadenasso *et al.* 2003 ; Strayer *et al.* 2003), c'est-à-dire la dynamique et l'intensité des flux à travers les interfaces (Wiens Crowford & Gosz 1985 ; Polis & Hurd 1996 ; Anderson & Polis 1999). A l'échelle du paysage, il est admis que le rapport périmètre / surface des écosystèmes détermine l'amplitude des échanges entre les habitats juxtaposés (Polis & Hurd 1995, 1996 ; Polis *et al.* 1997 ; Anderson & Wait 2001) et que leur niveau de stabilité détermine la nature des

processus d'échanges et les conditions écologiques locales (Strayer 2003). Quoi qu'il en soit, la compréhension actuelle du rôle de régulation des interfaces dans les flux transversaux est relativement limitée (Cadenasso *et al.* 2003).

2. Les débris ligneux : un cas de transfert transversal organique entre écosystèmes

Les écosystèmes lacustres sont composés d'habitats distincts, couplés par des processus biologiques, physiques et chimiques qui créent une dépendance réciproque entre les habitats benthiques des zones littorales et pélagiques (Schindler *et al.* 1996 ; Schindler & Scheuerell 2002 ; Vadeboncoeur *et al.* 2002 ; Vander Zanden & Vadeboncoeur 2002). Malgré la variabilité de la productivité primaire entre les lacs, due aux différences de taille, de profondeur et de statut trophique, le flux dominant d'énergie et de nutriments s'oriente généralement de la zone littorale (profondeur inférieure à 3 mètres ou éclairée jusqu'au fond) vers le milieu pélagique (Schindler & Scheuerell 2002 ; Vadeboncoeur *et al.* 2002 ; Vander Zanden & Vadeboncoeur 2002).

De la même manière, les zones littorales perçoivent du milieu forestier des débris variés, dont les débris ligneux grossiers (Schindler & Scheuerell 2002) qui représentent un flux majeur de matière organique susceptible de soutenir la productivité lacustre benthique et pélagique à long terme. L'intensité de ces apports dépend de la structure, de la

composition de la forêt riveraine et de la complexité du rivage (Schindler & Scheuerell 2002). La configuration du profil de la zone littorale semble aussi influencer la densité des débris ligneux et leur persistance dans la zone littorale (Guyette & Cole 1999).

Le rôle écologique des débris ligneux est à ce jour mieux connu au sein des cours d'eau qu'en milieu lacustre (Schindler & Scheuerell 2002). Ils y influencent la morphologie du lit, la productivité, la régulation hydraulique et la rétention de matière organique et minérale (Andrus *et al.* 1988 ; Mallory *et al.* 2000 ; Naiman *et al.* 2002). Le temps de résidence des débris ligneux au sein des cours d'eau peut fortement varier en fonction des taux d'immersion et de sédimentation, de la stabilité du lit, de la dynamique de sédimentation, de l'essence forestière et de la taille des débris ligneux ainsi que de la température de l'eau et du niveau d'activité biologique (Harmon *et al.* 1986 ; Maser & Sedell 1994 ; Mallory *et al.* 2000 ; Naiman *et al.* 2002). De plus, on sait que les empilements de débris ligneux forment des refuges qui augmentent le taux de survie des poissons, notamment en les protégeant contre les prédateurs terrestres et aquatiques. Par exemple, l'abondance de saumons juvéniles est fortement corrélée au volume de débris ligneux dans les rivières de Colombie-Britannique (Hartman *et al.* 1996). Il apparaît aussi que les débris ligneux grossiers semi-immergés forment un habitat transitoire entre milieux aquatiques et terrestres pour la micro-faune et les oiseaux (Naiman & Décamps 1997 ; Naiman *et al.* 2002).

Malgré tout, des connaissances concernant l'écologie des débris ligneux en milieu lacustre ont été acquises. Il a été proposé que le taux de fragmentation des très gros débris ligneux est relativement faible (Guyette & Cole 1999) et que les courants lacustres n'opèrent pas une redistribution majeure. Cependant, il semble que même avec une mobilité réduite, leur position peut varier suite à leur chute (Guyette & Cole 1999). L'exposition des rives au vent peut dans certains cas favoriser l'accumulation des débris ligneux sur des tronçons particuliers de rivage (Marburg *et al.* 2006).

La structure physique créée par les débris ligneux dans les lacs est importante, car elle joue un rôle écologique essentiel. Il semble que l'accumulation progressive des débris ligneux au sein des zones littorales, dû à un taux de décomposition très faible (Guyette & Cole 1999 ; Eronen *et al.* 2002 ; Helama *et al.* 2002), favorise l'édification d'une structure complexe au sein de l'habitat benthique, qui façonne la dynamique trophique lacustre (Carpenter & Kitchell 1993 ; Schindler & Scheuerell 2002 ; Sass *et al.* 2006). Des études ont montré que le retrait des débris ligneux supérieurs à 5 cm de diamètre de l'habitat benthique littoral avait pour conséquence une transformation de la relation prédateur - proie (Schindler *et al.* 2000 ; Walter & Kitchell 2001), du régime alimentaire et du taux de croissance des principales espèces de poisson (Schindler *et al.* 2000 ; Sass *et al.* 2006). Sass *et al.* (2006) ont montré que le retrait d'environ 75 % des débris ligneux de la zone littorale d'un petit lac du Wisconsin a provoqué, sur une période de 3 ans, une modification de la structure et de l'organisation trophique des communautés de poissons. Cependant, le niveau d'apports nécessaire pour soutenir l'organisation trophique n'est pas connu (Malburg *et al.*

2006). On a estimé que la survie d'environ 90 % de la richesse biotique des lacs pouvait dépendre directement ou indirectement de la zone littorale et de la stabilité des débris ligneux qui s'y trouvent (Misth & Gosselink 1986 ; James *et al.* 2000). Les débris ligneux grossiers sont non seulement une source externe de nutriments vitale pour l'organisation trophique lacustre, mais sont aussi des habitats pour les algues, les invertébrés (Merritt & Cummins 1978 ; Bowen *et al.* 1998) et les poissons qui y trouvent refuge, en plus de constituer des zones d'alimentation et de reproduction (Osenberg *et al.* 1988 ; Werner & Hall 1988 ; Savino & Stein 1989 ; Biro & Ridgway 1995). Les débris ligneux pourraient aussi influencer la dynamique sédimentaire des lacs (Vadeboncoeur *et al.* 2002).

L'abondance des débris ligneux au sein des zones littorales lacustres dépend du bilan entre les mécanismes d'apport et de retrait. Les phénomènes d'apport sont régis par des causes variées. Par exemple, les variations des plans d'eau sous contrôle climatique peuvent provoquer une mortalité massive des arbres riverains et leur transfert vers le milieu lacustre, comme ce fut le cas dans le nord du Québec durant les XV^{ème} et XVI^{ème} ainsi qu'aux XVIII^{ème} et XIX^{ème} siècles à travers l'action de la glace, des vagues et de la hausse des niveaux d'eau (Payette & Delwaide 1991 ; 2004). Ce phénomène a aussi été observé en Scandinavie (Almquist-Jacobson 1995) et dans le nord de la Finlande (Eronen *et al.* 1999), mais à des périodes différentes qu'en Amérique du Nord (Eronen & Zetterberg 1996). La fonte du pergélisol est aussi un facteur responsable de la déstabilisation des berges et du déracinement des arbres (Payette & Delwaide 2004). Le feu pourrait également représenter une perturbation capable de provoquer un apport massif de bois dans les lacs (Payette &

Delwaide 2004). Dans le nord du Québec, la fréquence et la taille des feux décroissent en progressant vers le nord et façonnent la structure du paysage en déterminant la densité de l'épinette noire (*Picea mariana*) (Payette *et al.* 1989). Dans la taïga, la période de rotation des feux est estimée à environ 100 ans (Payette *et al.* 1989 ; Parisien & Sirois 2003).

Quelques études ont montré une relation négative entre l'abondance des débris ligneux dans la zone littorale et le niveau de développement anthropique des rives (Christensen *et al.* 1996 ; Schindler & Scheuerell 2002 ; Sass *et al.* 2006 ; Marburg *et al.* 2006). L'exploitation forestière implique des effets similaires puisque aucun pin blanc (*Pinus strobus*) mature n'est tombé dans le lac Swan en Ontario durant le XIX^{ème} siècle suite à des événements de coupe (Guyette & Cole 1999).

Il a été démontré que le temps de persistance des débris ligneux exposés sur le fond d'un petit lac en Ontario est d'une période d'environ 1000 ans (Guyette & Cole 1999). A ce jour, aucune mesure précise du taux de recouvrement des débris ligneux par les sédiments n'a été réalisé en milieu lacustre. Dans le contexte lotique, le recouvrement sédimentaire multiplie leur temps de persistance en les préservant de la décomposition par des microorganismes anaérobies (Arseneault *et al.* 2007 ; Naiman *et al.* 2002). On sait néanmoins que leur temps de résidence est d'au moins 7500 ans dans les sédiments de zones littorales lacustres dans la toundra forestière au nord de la Finlande (Eronen & Zetterberg 1996 ; Eronen *et al.* 2002 ; Helama *et al.* 2002).

Devant le rôle écologique important des débris ligneux dans le milieu lacustre, il apparaît essentiel de documenter les causes de leurs transferts et leur temps de persistance dans l'eau. Aucune information concernant l'agencement général des réservoirs de DLG formés dans les zones littorales des lacs nord boréaux du Québec n'est aujourd'hui disponible. Les objectifs de cette étude sont (i) d'utiliser la dendrochronologie pour documenter les mécanismes d'apport et de retrait qui déterminent l'abondance et le temps de résidence des DLG dans la zone littorale de deux lacs de la taïga québécoise, (ii) de décrire la structure (densité, taille, forme, enfouissement, agencement des spécimens) du réservoir de DLG, (iii) d'évaluer le potentiel de ces lacs à fournir du matériel pour la construction de séries dendrochronologiques millénaires.

Références

Almquist-Jacobson, H. (1995): Lake-level fluctuations at Ljustjärnen, central Sweden and their implications for the Holocene climate of Scandinavia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 118: 269-290.

Anderson, W.B. & Polis, G.A. (1999): Nutrient fluxes from water to land: seabirds affect plant nutrient status on the Gulf of California Islands. *Oecologia*. 118: 324-332.

Anderson, W.B. & Wait, D.A. (2001): Subsidized island biogeography hypothesis : another new twist on an old theory. *Ecology Letters*. 4: 289-291.

Andrus, C.W., Long, B.A. & Froehlich, H.A. (1988): Woody debris and its contribution to pool formation in a coastal stream 50 years after logging. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 45: 2080-2086.

Arseneault, D. (2007): Asynchronous forest-stream coupling in a fire-prone boreal landscape: insights from woody debris. *Journal of Ecology*. 95: 789-801.

Biro, P.A. & Ridgway, M.S. (1995): Individual variation in foraging movements in a lake population of young-of-the-year brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Behaviour*. 132: 57-74.

Bowen, K.L., Kaushik, N.K. & Gordon, A.M. (1998): Macroinvertebrate communities and biofilm chlorophyll on submerged woody debris in two Canadian oligotrophic lakes. *Archiv für Hydrobiologie*. 141: 257-281.

Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., Weathers, K.C., Bell, S.S., Benning, T.L., Carreiro, M.M. & Dawson, T.E. (2003): An interdisciplinary and synthetic approach to ecological boundaries. *BioScience*. 53: 717-722.

Carpenter, S.R. & Kitchell, J.F. (1993): *The trophic cascade in lakes*. Cambridge University Press, Cambridge, England.

Christensen D.L., Herwig, B.R., Schindler, D.E. & Carpenter, S.R. (1996): Impacts of lakeshore residential development on coarse woody debris in north temperate lakes. *Ecological Application*. 6: 1143-1149.

Eronen, M. & Zetterberg, P. (1996): Holocene treeline oscillations, dendrochronology and palaeoclimate. Special Issue: ESF Project. *European Palaeoclimate and Man*. 13: 127-134.

Eronen, M. & Zetterberg, P. (1996): Climatic changes in northern Europe since late glacial times, with special reference to dendroclimatological studies in northern Finnish Lapland. *Geophysica*. 32: 35-60.

Eronen, M., Hyvärinen, H. & Zetterberg, P. (1999): Holocene humidity changes in northern Finnish Lapland inferred from lake sediments and submerged scots pines dated by tree-rings. *The Holocene*. 9: 569-580.

Eronen, M., Zetterberg, P., Briffa, K.R., Lindholm, M., Meriläinen, J. & Timonen, M. (2002): The supra-long scots pine tree-ring record for Finnish lapland: Part 1, chronology construction and initial inferences. *The Holocene*. 12: 673-680.

Guyette, R.P. & Cole, W.G. (1999): Age characteristics of coarse woody debris (*Pinus strobus*) in a lake littoral zone. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 56: 496-505.

Harmon, M. E., Franklin, J.F., Swanson, F.J.; Sollins, P. Gregory, S.V. & Lattin, J.D. (1986): Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*. 15: 133-302.

Hartman, G. F., Scrivener, J.C. & Miles, M.J. (1996): Impacts of logging in carnation creek, a high-energy coastal stream in British Columbia, and their implication for restoring fish habitat. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 53: 237-251.

Helama, S., Lindholm, M., Timonen, M., Meriläinen, J. & Eronen M. (2002): The supra-long scots pine tree-ring record for Finnish lapland: Part 2, interannual to centennial variability in summer temperatures for 7500 years. *The Holocene*. 12: 681-687.

Huxel, G.R. & McCann, K. (1998): Food web stability: the influence of trophic flows across habitats. *American Naturalist*. 152: 460-469.

Huxel, G., McCann, K. & Polis, G.A. (2002): Effects of partitioning allochthonous and autochthonous resources on food web stability. *Ecological Research*. 17: 419-432.

James, M.R., Hawes, I., Weatherhead, M., Stanger, M. & Gibbs, M. (2000): Carbon flow in the littoral food web of an oligotrophic lake. *Hydrobiologia*. 441: 93-106.

Knight, T.M., McCoy, M.W., Chase, J.M., McCoy, K.A. & Holt, R.D. (2005): Trophic cascades across ecosystems. *Nature*. 437: 880-883.

Mallory, E.C., Ridgway, M.S., Andrew, M.G. & Narinder, K. Kaushik (2000): Distribution of woody debris in a small headwater lake, central Ontario, Canada. *Archiv für Hydrobiologie*. 148: 587-606.

Marburg, A.E., Turner, M.G. & Kratz, T.K. (2006): Natural and anthropogenic variation in coarse wood among and within lakes. *Journal of Ecology*. 94: 558-568.

Maser, C. & Sedell, J.R. (1994): From the forest to the sea. The ecology of wood in streams, rivers, estuaries, and oceans. St. Lucie Press, Delray Beach, Fla.

Merritt, R.W. & Cummins, K.W. (1978): An introduction to the aquatic insects of North America. Third Edition.

Mistch, W.J. & Gosselink, J.G. (1986): Wetlands. Van Nostrand Reinhold, New York.

Naiman, R.J. & Décamps, H. (1997): The ecology of interfaces. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 28: 621-658.

Naiman, R.J., Ballian, E.V., Bartz, K.K., Bilby, R.E. & Latterell, J.J. (2002): Dead wood dynamics in stream ecosystems. General Technical Report PSW-GTR-USDA. Forest Service. 181: 23-48.

Nakano, S. & Murakami, M. (2001): Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 98: 166-170.

O'Neill, R.V. (2001): Is it time to bury the ecosystem concept? *Ecology*. 82: 3275-3284.

Osenberg, C.W., Werner, E.E. & Mittelbach, C.G. (1988): Growth patterns in bluegill (*Lepomis macrochirus*) and pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) sunfish: environmental variation and the importance of ontogenetic niche shifts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 45: 17-26.

Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., Hodgson, J.R., Van de Bogert, M.C., Bade, B.L., Kritzberg, E.S. & Bastviken, D. (2004): Whole-lake carbon-13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs. *Nature*. 427: 240-243.

Parisien, M.-A. & Sirois, L. (2003): Distribution and dynamics of tree species across a fire frequency gradient in the James Bay region of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. 33: 243-256.

Payette, S. & Delwaide, A. (1991): Variations séculaires du niveau d'eau dans le bassin de la rivière Boniface (Québec nordique): une analyse dendroécologique. *Géographie physique et Quaternaire*. 45: 59-67.

Payette, S. & Delwaide, A. (2004): Dynamics of subarctic wetland forests over the past 1500 years. *Ecological Monographs*. 74: 373-391.

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

Polis, G.A., Anderson, W.B. & Holt, R.D. (1997): Toward an integration of landscape and food web ecology: The dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 28: 289-316.

Polis, G.A. & Hurd, S.D. (1995): Extraordinary high spider densities on islands: flow of energy from the marine to terrestrial food webs and the absence of predation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 92: 4382-4386.

Polis, G.A. & Strong, D.R. (1996): Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*. 147: 813-846.

Polis G.A. & Hurd S.D. (1996): Linking marine and terrestrial food webs : Allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *American Naturalist*. 147: 396-423.

Prigogine, I. (1996). *La fin des certitudes*. Editions Odile Jacob.

Reiners, W.A. & Driese, K.L. (2001): The propagation of ecological influences through heterogeneous environmental space. *BioScience*. 51: 939-950.

Reiners, W.A. & Driese, K.L. (2003): Transport of ecology, information, and material through the biosphere. *Annual Review of Environment and Resources*. 28: 107-135.

Sass, G.G., Kitchell, J.F., Carpenter, S.R., Hrabik, T.R., Marburg, A.E. & Turner, M.G. (2006): Fish community and food web responses to a whole-lake removal of coarse woody habitats. *Fisheries*. 31: 321-330.

Savino, J.R. & Stein, R.A. (1989): Behavior of fish predators and their prey: habitat choice between open water and dense vegetation. *Environmental Biology of Fishes*. 24: 287-293.

Schindler, D.E. & Scheuerell, M.D. (2002): Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos*. 98: 177-189.

Schindler, D.E., Carpenter, S.R. & Cottingham, K.L. (1996): Food web structure and littoral zone coupling to pelagic trophic cascades. – In: Polis, G.A. and Winemiller, K.O., *Food Webs: integration of patterns and dynamics*. Chapman & Hall 96-105.

Schindler, D.E., Geib, S.I., & Williams, M.R. (2000): Patterns of fish growth along a residential development gradient in north temperate lakes. *Ecosystems*. 3: 229-237.

Strayer, D.L., Power, M.E., Fagan, W.F. Pickett, S.T.A. & Belnap, J. (2003): A classification of ecological boundaries. *Bioscience*. 53: 723-729.

Vadeboncoeur, Y., Vander Zanden, M.J. & Lodge, D.M. (2002): Putting the lake back together: Reintegrating benthic pathways into lake food web models. *BioScience*. 52: 44-54.

Vander Zanden, M.J. & Vadeboncoeur, Y. (2002): Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology*. 83: 2152-2161.

Walter, C. & Kitchell, J. (2001): Cultivation/depensation effects on juvenile survival and recruitment: implications for the theory of fishing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 58: 39-50.

Werner, E.E. & Hall, D.J. (1988): Ontogenic habitat shifts in bluegill: the foraging rate-predation risk trade-off. *Ecology*. 69: 1352-1366.

Wiens, J.A., Crawford, S. & Gosz, J.R. (1985): Boundary dynamics: a conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos*. 45: 421-427.

Introduction

Le recrutement de débris ligneux grossiers (diamètre maximal de plus de 5 cm ; ci-après DLG) dans les écosystèmes aquatiques représente un flux majeur de matière organique allochtone susceptible de structurer les habitats aquatiques et d'influencer leur fonctionnement à long terme (Harmon et 1986, Maser & Sedell 1994, Schindler & Scheuerell 2002). Le gros de nos connaissances sur le réservoir de DLG aquatiques provient d'études réalisées en milieu lotique. On sait que les DLG y forment des empilements variés qui influencent les courants, le bilan sédimentaire et la morphologie des cours d'eau (Mallory *et al.* 2000 ; Naiman *et al.* 2002). De plus, les DLG forment un substrat important pour l'épixylon (bactéries hétérotrophes et microalgues) et plusieurs invertébrés à la base des réseaux trophiques (Harmon *et al.* 1986 ; Maser & Sedell 1994 ; James *et al.* 2000). La consommation de l'épixylon par les invertébrés et autres animaux permet le transfert de carbone vers les niveaux trophiques supérieurs en convertissant les productions algales et bactériennes hétérotrophes en biomasse animale (James *et al.* 2000). La présence des DLG dans les écosystèmes aquatiques est d'autant plus importante qu'ils s'accumulent dans l'eau ou les sédiments durant de longues périodes à cause d'un taux de décomposition très lent (Leuschner 1992 ; Guyette & Cole 1999 ; Guyette *et al.* 2002 ; Eronen *et al.* 2002 ; Arseneault *et al.* 2007). Ces DLG lacustres ont d'ailleurs permis la confection de séries dendrochronologiques plurimillénaires (Eronen *et al.* 2002) reconnues comme étant parmi les meilleurs indicateurs de résolution annuelle sur le climat holocène (Eronen & Zetterberg 1996 ; Eronen *et al.* 1999).

De manière assez surprenante, le rôle écologique du réservoir de DLG est beaucoup moins bien documenté pour les lacs que pour les cours d'eau, même si on reconnaît généralement qu'ils y jouent un rôle écologique important (Christensen *et al.* 1996 ; Schindler & Scheuerell 2002 ; Sass *et al.* 2006 ; Marburg *et al.* 2006). Des études isolées suggèrent que les DLG de lacs servent de support au développement de communautés diversifiées d'invertébrés (Bowen *et al.* 1998 ; Glaz *et al.* 2008). Les DLG lacustres influenceraient aussi la structure et l'organisation trophique des communautés piscicoles ainsi que le régime alimentaire et le taux de croissance des principales espèces de poissons en conditionnant les relations prédateur - proie (Schindler *et al.* 2000 ; Walter & Kitchell 2001 ; Sass *et al.* 2006). Les lacs sont des écosystèmes qui intègrent plusieurs sous-systèmes interdépendants d'un point de vue énergétique et la zone littorale abrite à ce titre des habitats aux productions primaire et secondaire élevées (Blumenshine *et al.* 1997 ; James *et al.* 2000 ; Vadeboncoeur *et al.* 2002). On peut donc anticiper que l'influence des DLG se répercute au-delà de la zone littorale, dans les zones pélagique et profonde, notamment dans les petits lacs qui affichent un rapport périmètre : volume élevé, et dans ceux qui présentent une sinuosité prononcée du rivage (Schindler & Scheuerell 2002).

Les mécanismes qui influencent le transfert de bois à travers l'interface forêt-lac, le devenir du bois dans l'eau, ou les conséquences écologiques de ces phénomènes, n'ont presque pas été documentés. Dans la zone boréale en particulier, où il existe une abondance

de petits lacs et plusieurs millions de kilomètres d'interface forêt-lac, peu d'études se sont intéressées aux transferts de DLG dans les lacs. La documentation relative aux environnements lotiques suggère que l'abondance des DLG aquatiques représente le bilan des mécanismes d'apport et de retrait (Figure 1). Le rythme et l'intensité des apports dépendent de la structure et de la composition de la forêt riveraine ainsi que de la fréquence et de la sévérité des perturbations (feux, épidémies, coupes forestières, etc) qui génèrent massivement du bois mort et activent les processus de rétablissement de la forêt riveraine (Hedman *et al.* 1996, Dahlström *et al.* 2005, Arseneault *et al.* 2007, Glaz *et al.* 2008). Les retraits dépendent de la vitesse de décomposition du bois relativement au taux de sédimentation (Arseneault *et al.* 2007). Si la sédimentation est plus rapide que la décomposition, le réservoir de DLG comprend une composante enfouie qui s'amplifie avec le temps pendant des millénaires (Eronen *et al.* 2002).

Considérant que le Nord de la forêt boréale nord-américaine se caractérise par un cycle de feux de cimes d'environ 100 ans (Payette *et al.* 1989, Parisien & Sirois 2003), et que le rétablissement après feu des forêts s'opère sur une période de temps comparable (Morneau & Payette 1989), on pose l'hypothèse que le rythme et l'intensité des apports de DLG dans les lacs sont fortement influencés par la fréquence des feux. Les objectifs de cette étude sont (i) d'utiliser la dendrochronologie pour documenter les mécanismes d'apport et de retrait qui déterminent l'abondance et le temps de résidence des DLG dans la zone littorale de deux lacs de la taïga québécoise, (ii) de décrire la structure (densité, taille, forme, enfouissement, agencement des spécimens) du réservoir de DLG, (iii) d'évaluer le

potentiel de ces lacs à fournir du matériel pour la construction de séries dendrochronologiques millénaires.

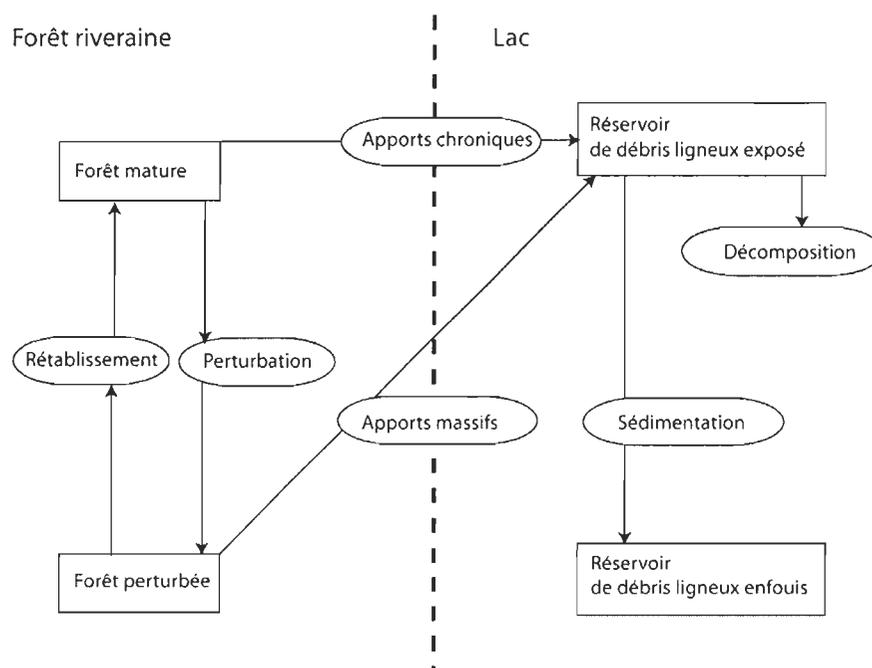


Figure 1. Modèle conceptuel des mécanismes d'apport et de constitution du réservoir de débris ligneux dans les zones littorales des lacs boréaux. Les rectangles représentent les différents réservoirs de matériel ligneux. Les ovales représentent les mécanismes de transfert entre les différents réservoirs de DLG.

Aire d'étude

La région d'étude se situe dans la zone de taïga au centre-nord de la forêt boréale du Québec autour de 53° 53' de latitude N et 72° 22' de longitude O (Figure 2). Elle est caractérisée par un climat continental froid de type subarctique. Les saisons très contrastées sont caractérisées par des étés doux et courts et par de longs hivers rigoureux. La température moyenne annuelle est de -4°C, alors que celle de juillet est de 14°C et celle de janvier -23°C, avec des extrêmes pouvant atteindre -50°C. La période sans gel s'étend sur une période de 75 jours en moyenne de la fin juin à septembre. Les lacs sont nombreux et commencent à geler vers la mi-octobre pour dégeler vers la fin du mois de mai (Environnement Canada 2007). La moyenne annuelle des précipitations se chiffre à 765 mm, dont 33% sous forme de neige du début octobre à la fin mars. Les vents accentuent ou adoucissent la rigueur du climat hivernal selon leur provenance (respectivement nord-ouest ou sud-ouest).

Les sols de cette région sont principalement des sols podzoliques, de faible fertilité et déficients en éléments nutritifs (Lehoux 1975). La végétation est dominée par la pessière à lichens. Les peuplements d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) abondent et sont pour la plupart des formations jeunes issues de feux récents. Dans le secteur des lacs d'étude le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) atteint sa limite orientale de répartition. Le mélèze laricin (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch) est aussi présent, notamment dans les

tourbières minérotrophes. Les arbustes dominants sont *Alnus viridis* ssp. *Crispa* (Ait.) Turrill, *Salix planifolia* Pursh. et *Betula glandulosa* Michx.

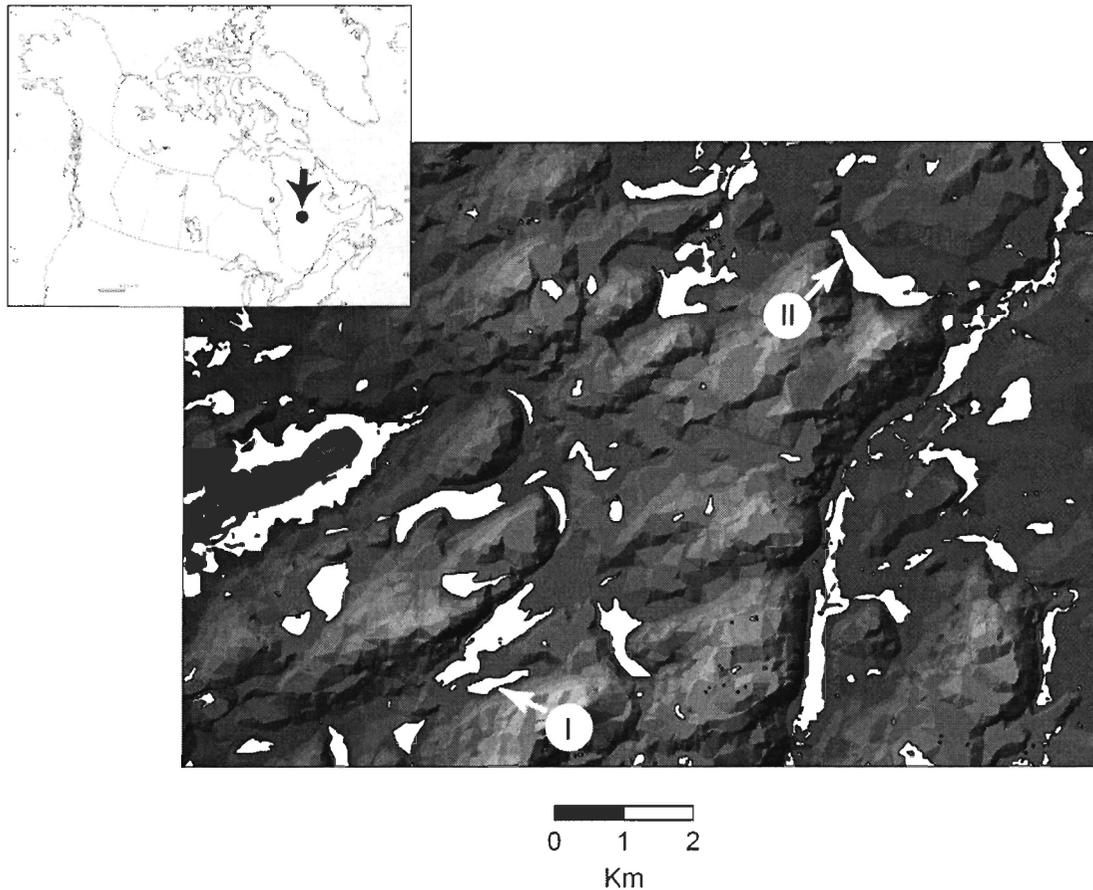


Figure 2. Localisation des lacs d'étude (I,II) au sein de la taïga québécoise. Les flèches pointent vers les rives échantillonnées; exposée au Nord - Ouest pour le lac I et au Nord - Est pour le lac II.

Deux lacs distants de 8 km ont été retenus pour cette étude (Figure 2). Les lacs sélectionnés devaient présenter une interface abrupte entre un milieu bien drainé et une forêt riveraine mature dont les arbres se situaient à moins de deux mètres de la rive, ainsi

que de nombreux DLG dans la zone littorale. Le lac I se situe au $53^{\circ} 51' 47''$ N et $72^{\circ} 24' 53''$ O et le lac II au $53^{\circ} 55' 13''$ N et $72^{\circ} 20' 06''$ O. Les deux lacs présentent un environnement riverain similaire (forêt mature d'épinette noire sur dépôt de till en pente modérée), mais se distinguent quant à l'environnement lacustre. D'abord, le lac I (superficie de 13,4 ha) est plus petit que le lac II (52,1 ha). Ensuite, le lac I présente un fond de lac en pente douce menant à une profondeur maximale d'environ 3 m, par opposition à une pente plus prononcée menant à une profondeur maximale de plus de 20 m au lac II. À cause de la faible pente et de la faible profondeur, la zone littorale du lac I comprend des sédiments fins à forte teneur organique à partir d'une profondeur d'environ 50 cm, alors que la zone littorale du lac II comprend des sédiments sableux compacts jusqu'à une profondeur d'environ 3 mètres. L'interface forêt - lac des deux sites est caractérisée par une sinuosité relativement faible et une rupture abrupte entre les deux écosystèmes malgré une zone de marnage soumise à une érosion récurrente plus large au lac II d'environ 1 mètre. Un feu survenu en 2002 a épargné la majeure partie de la forêt riveraine au lac I sauf une mince bande (environ 10 m de large) où le feu est venu jusqu'à la rive du lac. À cause de l'occurrence récente de ce feu (les arbres morts sont encore debout) et de sa faible sévérité (moins de 10 arbres tués à moins de 10 mètres du lac), cet incendie n'a vraisemblablement pas affecté les apports de DLG dans le lac.

Matériel et méthode

Les DLG provenant de la forêt riveraine ont été prélevés exhaustivement sur des tronçons de la zone littorale de chacun des deux lacs d'étude. Au total, 230 mètres répartis en deux tronçons de 140 mètres et 90 mètres de longueur et séparés par une falaise ont été échantillonnés au lac I. Le premier tronçon se caractérise par un fond de lac à pente faible et régulière jusqu'à une profondeur maximale d'environ 1 m alors que le second comprend un talus d'environ 1 m de dénivelé à 4-5 mètres de distance à la rive. Un tronçon unique de 280 mètres a été échantillonné au lac II. L'ensemble des DLG jonchant le fond des lacs ou enfouis partiellement ou complètement dans les 10 premiers centimètres des sédiments a été prélevé par un plongeur le long de chacun des tronçons retenus. On a systématiquement noté leur profondeur dans l'eau, leur distance à la rive, ainsi que leur degré d'enfouissement dans les sédiments (complètement enfouis, partiellement enfouis, complètement exposé). Ces spécimens ont été portés sur la rive où on a décrit leur forme (présence d'un système racinaire, tronc droit ou courbé), mesuré leur longueur et leur diamètre maximum, décrit l'état de leur surface (lisse ou érodée) et recherché d'éventuelles traces de feu sur les troncs ou les branches. La limite des feux récents dans les forêts riveraines a été décrite.

Une section transversale de tronc a été prélevée au diamètre maximal de chaque DLG et finement poncée pour détermination, par dendrochronologie, de la période de vie des arbres correspondants. Les espèces (épinette noire, mélèze laricin) ont été identifiées par

l'anatomie du bois (Hoadley, 1990). Pour chaque échantillon, deux rayons ont été numérisés à 4800 dpi afin de mesurer la largeur des cernes annuels de croissance grâce au logiciel OSM (SCIEM 2002). L'interdatation des échantillons s'est effectuée avec la moyenne des deux rayons grâce au logiciel PAST4 (SCIEM 2004) en utilisant en plus COFECHA (Holmes 1983) comme outil de validation. Une série de cernes pâles (Filion *et al.* 1986) a été développée pour les sites d'étude afin d'aider à l'interdatation (Annexe A : Compilation des cernes diagnostiques observés au Lac I (391-2004 AD)). Une première série flottante a été calée précisément sur l'échelle calendaire (859 AD – 1238 AD) par interdatation avec des séries de référence de largeur des cernes et de cernes pâles provenant de la région de Radisson (D. Arseneault, données non publiées) et de la rivière Boniface (Arseneault & Payette 1997, 1998). Une deuxième série flottante n'a pu être calée sur l'échelle calendaire et a été datée au radiocarbone, à partir de 4 cernes de croissance prélevés au centre d'un échantillon, par la méthode AMS au laboratoire de radiochronologie du Centre d'études nordiques de l'université Laval. La date 14C obtenue a été calibrée sur l'échelle calendaire grâce au programme CALIB 5.10 (Reimers *et al.* 2004).

Résultats

1. Structure du réservoir de DLG

Au total, 427 spécimens ont été extraits de la zone littorale du lac I, comparativement à 263 au lac II. La densité totale de DLG par mètre linéaire de rivage était plus forte au lac I (1,4/m) qu'au lac II (0,9/m ; Tableau 1). Les densités de DLG complètement exposés étaient également supérieures au lac I (1,1/m) qu'au lac II (0,7/m). Dans les deux lacs, une forte majorité des spécimens étaient des troncs droits sans souche, non connectés à la rive et qui correspondaient à la partie supérieure des arbres tombés dans l'eau. Bien que faibles dans les deux lacs, les proportions de spécimens connectés à la rive ou possédant un tronc courbé étaient significativement plus élevées dans le lac I que dans le lac II ($P < 0,001$; test exact de Fisher). En revanche, il n'existait aucune différence significative de l'abondance des spécimens possédant une souche entre les deux lacs ($P = 0,09$; test exact de Fisher).

Tableau 1. Structure des réservoirs de débris ligneux des zones littorales des deux lacs étudiés.

	Lac I	Lac II
Nombre de spécimens	427	263
Composition (% épinette : % mélèze)	96 : 4	91 : 9
Diamètre moyen (cm) (Moyenne + Ecart type)	6,4 ± 2,7	6,4 ± 2,6
Densité totale par m de rivage	1,4 ± 0,5	0,9 ± 0,4
Densité de spécimens exposés par m de rivage	1,0 ± 0,4	0,7 ± 0,3
Densité de spécimens semi exposés par m de rivage	0,1 ± 0,1	0,07 ± 0,1
Densité de spécimens enfouis par m de rivage	0,2 ± 0,1	0,05 ± 0,1
Pourcentage connecté à la rive	8,9	1,2
Pourcentage avec un tronc droit	91,3	97,1
Pourcentage avec un tronc courbé	8,6	2,8
Pourcentage avec souche	3,7	2,0

Dans les deux lacs, la majorité des DLG a été trouvée à moins de 12 mètres du rivage et moins de 2 mètres de profondeur (Figures 3 et 4) et la densité des DLG diminuait progressivement avec la distance au rivage. Contrairement au lac II, le lac I se caractérisait par une concentration très importante de DLG dans les 50 premiers centimètres du rivage, reflétant en partie la plus grande proportion de spécimens encore connectés à la rive (Tableau 1). De même, une plus grande variabilité de la profondeur des DLG au-delà de 4 à 5 mètres de distance du rivage au lac I qu'au lac II, reflétait la présence d'un talus dans le profil bathymétrique du deuxième tronçon au lac I (Figure 4). Des DLG ont été trouvés jusqu'à 23 mètres du rivage au lac II, comparativement à 15 mètres au lac I.

La nature différente de la dynamique sédimentaire littorale entre les lacs se répercute sur le degré d'enfouissement des DLG. Même si les DLG complètement exposés ou partiellement enfouis dominaient fortement dans les deux lacs, représentant ensemble respectivement 84 % et 94 % des spécimens dans les lacs I et II, on a trouvé une plus grande proportion de DLG complètement enfouis dans le lac I que dans le lac II (16 % vs 6 %). Plusieurs autres DLG complètement enfouis sous plus de 10 cm de sédiments ont été détectés dans le site I sans avoir été échantillonnés. Les spécimens partiellement enfouis représentaient 8 % des DLG dans chacun des sites. Dans les deux lacs, les spécimens complètement ou partiellement recouverts de sédiments apparaissaient en petit nombre aux alentours de 1,5 mètre du rivage, mais la plupart se trouvaient au-delà de 4 à 5 mètres de distance. Leur abondance relative augmentait avec la distance au rivage (Figure 3 et 4) et leurs densités les plus importantes étaient atteintes entre 4 et 12 mètres du rivage. Malgré une faible abondance, les DLG avec une surface lisse étaient plus nombreux au site I (7,6 % des spécimens) qu'au site II où ils étaient complètement absents.

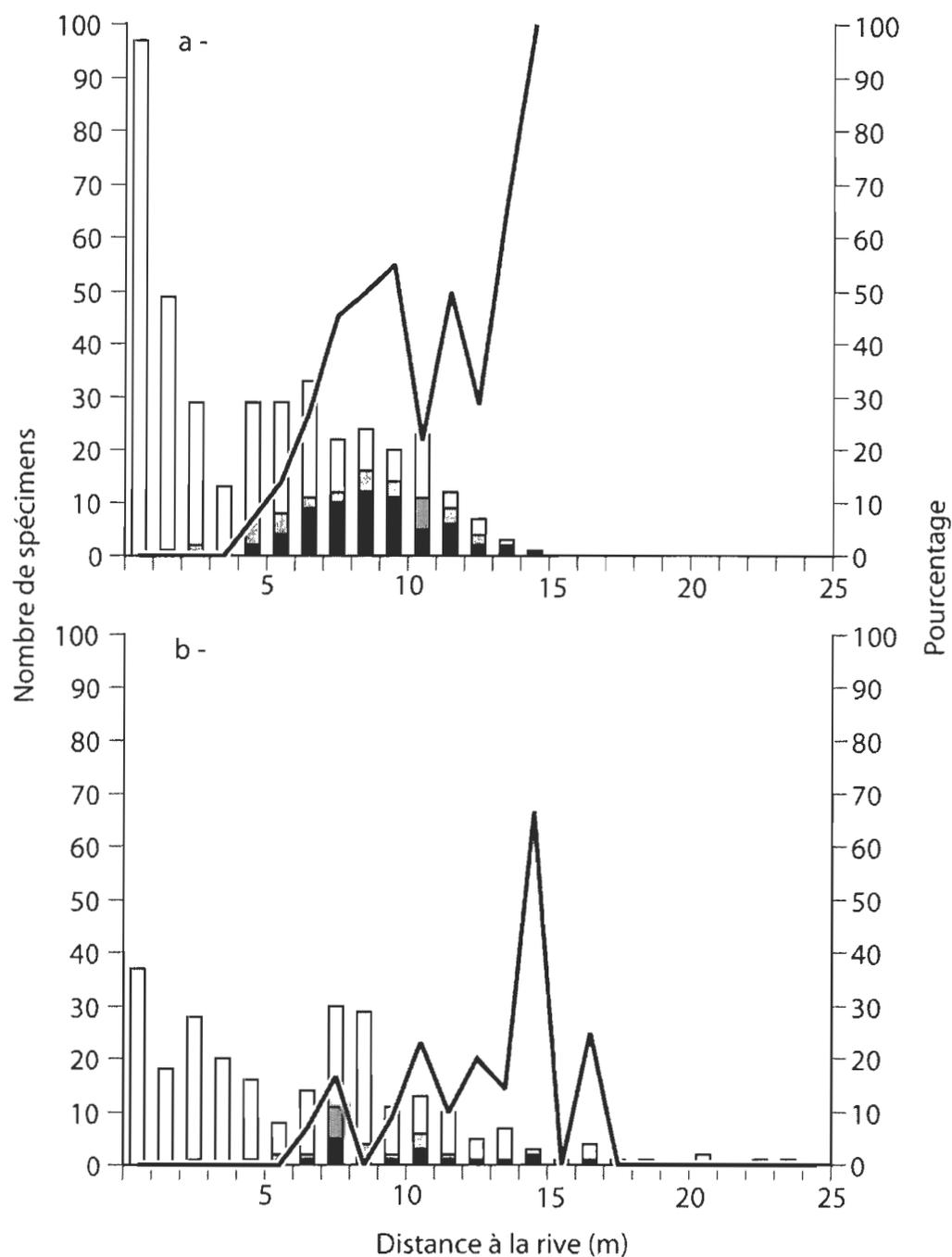


Figure 3. Distance à la rive et degré d'enfouissement des débris ligneux dans la zone littorale du lac I (a) et du lac II (b). Le noir, le gris et le blanc représentent respectivement les spécimens complètement, partiellement et non enfouis. Le trait continu représente le pourcentage de DLG complètement recouvert par les sédiments en fonction de la distance à la rive.

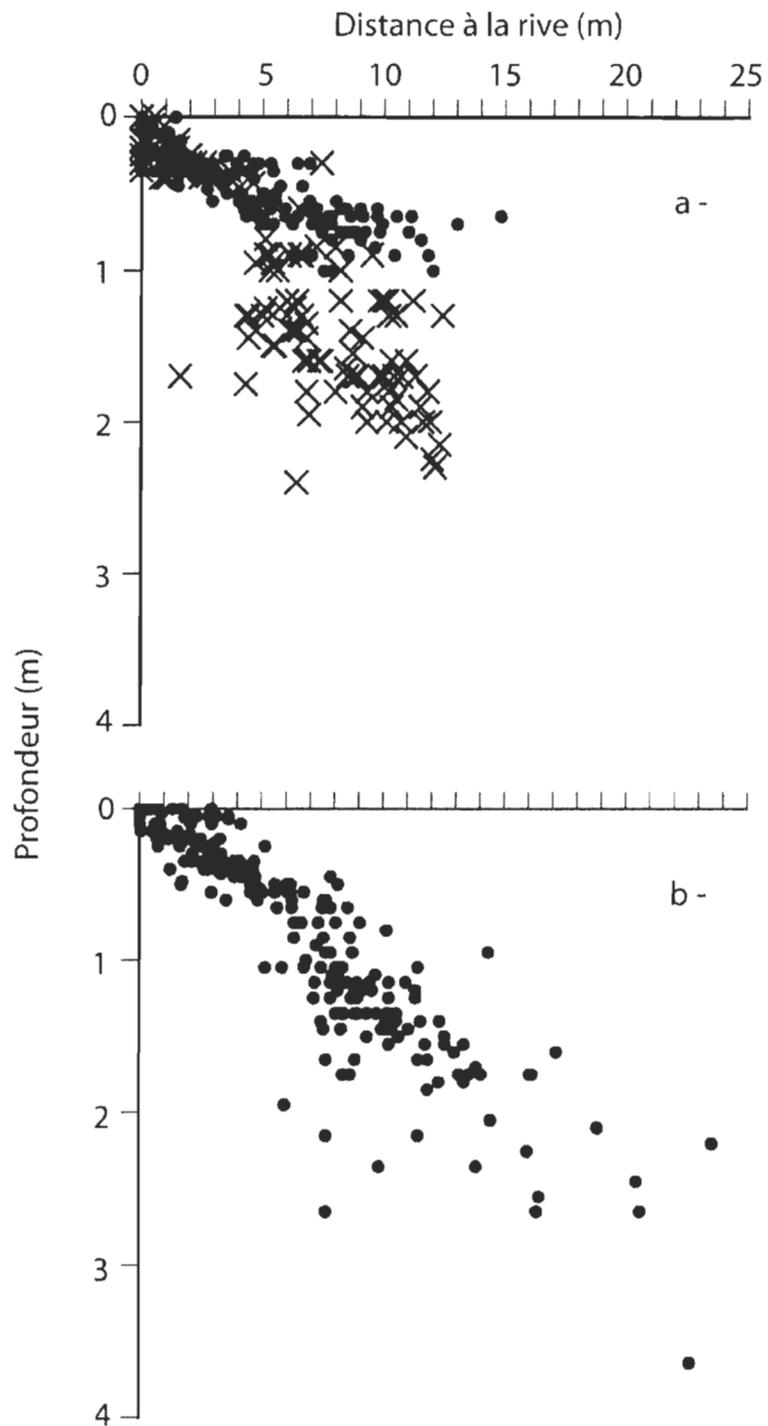


Figure 4. Profondeur des DLG en fonction de la distance à la rive dans la zone littorale du lac I (a) et du lac II (b). Les points et les croix représentent respectivement les spécimens du tronçon 1 et du tronçon 2 au lac I.

2. Taux d'apport et temps de résidence des débris ligneux

Le succès de datation des DLG par dendrochronologie a été influencé par le nombre de cernes annuels de croissance dans les échantillons. Des taux de datation de 40 % (lac I) et 28 % (lac II) reflètent une plus forte proportion de spécimens comportant moins de 70 cernes annuels dans le lac II (50 % des spécimens) que dans le lac I (19 % des spécimens). Les distributions de fréquences des spécimens en fonction du nombre de cernes de croissance (Figure 5) étaient significativement différentes entre les deux sites (Test de Kolmogorov-Smirnov, $P < 0,001$). Les DLG comportaient une moyenne de 105 ± 40 cernes dans le lac I, comparativement à 74 ± 28 dans le lac II.

La datation des DLG indique que leur temps de résidence dans l'eau a varié fortement entre les deux lacs. Les échantillons interdatés couvrent une période de temps beaucoup plus longue au site I (859-1994 AD) qu'au site II (1477-1957 AD) (Figure 6). Ce contraste entre les sites est encore plus important en considérant une série flottante datée au radiocarbone par la méthode AMS (ULGAS-1066; 1695 ± 15 BP ; 323-407AD) et qui se situe autour de la période allant de 344-633 AD au site I. Trois des treize individus composant cette chronologie étaient complètement exposés, suggérant qu'ils ont résidé dans l'eau pendant plus de 1300 ans après leur mort. En comparaison, les échantillons du site II les plus anciens avaient un dernier cerne annuel de croissance se situant vers l'an 1600 AD, indiquant un temps de résidence dans l'eau d'environ 400 ans. Au lac I, il existe une relation significative mais faible entre l'âge des DLG et la distance à la rive ($R^2 =$

0,284 ; $P < 0,0001$). Aucune relation similaire n'a été détectée au lac II ($R^2 = 0,009$; $P = 0,43$).

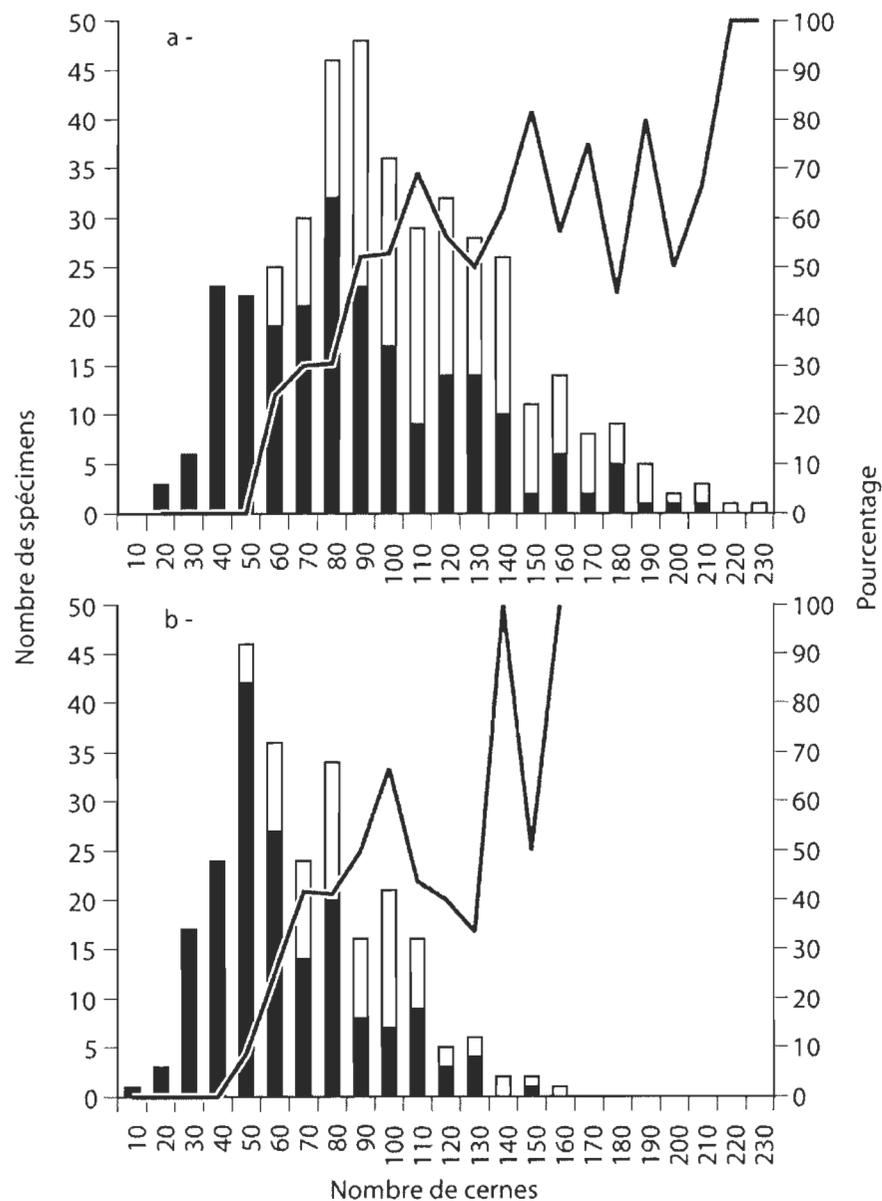


Figure 5. Distribution de fréquence du nombre de cernes annuels de croissance dans les DLG au lac I (a) et au lac II (b). Le noir et le blanc représentent respectivement le nombre de spécimens non-datés et datés en fonction du nombre de cernes de croissance. Le trait continu représente le pourcentage de spécimens datés.

L'historique des apports de DLG a également différencié entre les lacs, notamment en réponse à des histoires de feux différentes dans les forêts riveraines (Figure 6). Un seul feu semble avoir influencé les apports de DLG depuis l'an 860 AD au site I, où un DLG avec des charbons sur ses branches latérales indique un feu vers 1245 AD. Cet incendie a possiblement détruit une forte proportion de la forêt riveraine puisque aucun des arbres correspondant aux DLG interdatés n'aurait survécu au feu. Par la suite, après un délai d'environ 150 ans, le lac I s'est caractérisé par des apports continus et réguliers de DLG jusqu'à nos jours. Ce délai est un maximum et peut avoir été surestimé puisque plus de la moitié des échantillons récoltés n'ont pu être datés. Au lac II, des traces de charbons sur les branches de 16 DLG ont permis de dater un feu responsable d'un apport massif de bois dans l'eau aux alentours de l'an 1900 AD. De plus, des cicatrices prélevées sur des arbres riverains indiquent un autre feu en 1955 AD. La structure spatiale de la forêt actuelle (patrons de densité et de hauteur des tiges), de même que l'emplacement des arbres cicatrisés, suggèrent que ce feu a complètement détruit environ 50 % de la forêt riveraine. Le feu de 1955 n'a pas provoqué d'apports massifs de DLG, probablement parce qu'il est survenu trop rapidement après le feu de *ca* 1900, empêchant ainsi le développement d'arbres assez imposants pour générer de gros DLG.

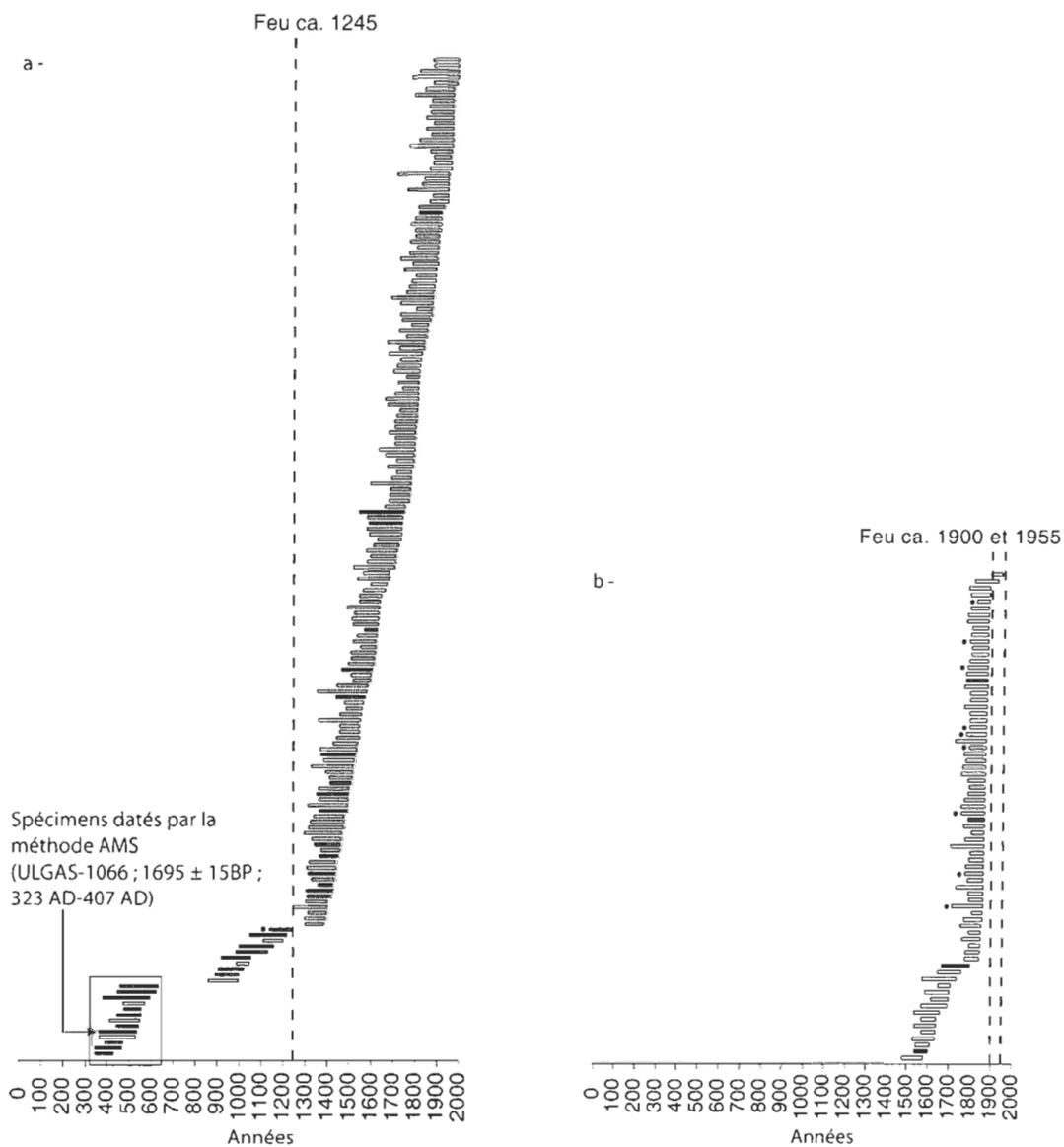


Figure 6. Période de vie des débris ligneux extraient des zones littorales du lac I (a) et du lac II (b). Les lignes pointillées verticales représentent les dates de feux déterminées à partir de débris ligneux calcinés (points noirs situés à gauche) ou de cicatrices sur des arbres riverains vivants. Le noir, le gris et le blanc représentent respectivement les DLG complètement, partiellement et non recouverts par les sédiments.

L'abondance relative des DLG recouverts de sédiments augmente progressivement avec le temps écoulé depuis la mort des arbres. Dans les deux lacs, moins de 15 % des arbres morts depuis moins de 500 ans sont enfouis complètement ou partiellement (Figure 7). En revanche, les arbres morts depuis plus de 700 ans au lac I sont partiellement ou complètement enfouis dans une proportion de plus de 68 %. Dans ce lac, une augmentation abrupte du taux d'enfouissement pourrait correspondre au feu de *ca* 1245 AD, car les arbres chutés avant le feu sont partiellement ou complètement enfouis dans une proportion de 68 % alors que les suivants le sont dans une proportion de 10 %. Au moins 67% des arbres morts depuis plus de 1500 ans sont complètement enfouis.

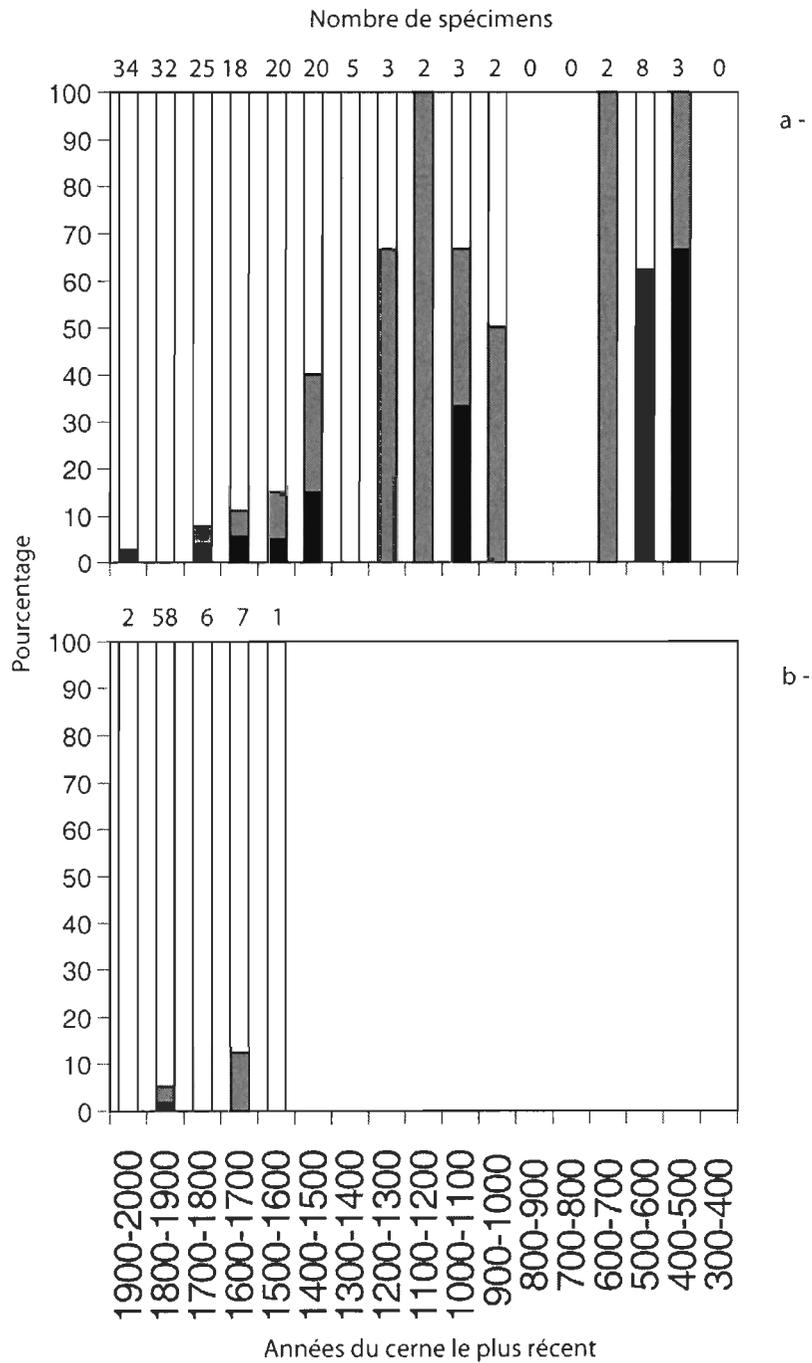


Figure 7. Proportion des différents états d'enfouissement des DLG dans les sédiments au lac I (a) et au lac II (b). Le noir, le gris et le blanc représentent respectivement le pourcentage de spécimens complètement, partiellement et non recouverts par les sédiments.

Discussion

1. Influence des feux sur les apports de DLG

Les réservoirs de DLG se sont développés de manière contrastée entre les deux lacs étudiés. Les datations par dendrochronologie suggèrent en effet que l'actuel réservoir de DLG complètement ou partiellement exposés au lac I s'est progressivement constitué au cours des derniers 1550 ans, comparativement aux derniers 400 ans au lac II. Cette différence est *a priori* très surprenante étant donné la durée de persistance très importante du bois dans l'eau des lacs nordiques (Guyette & Cole 1999) et la forte répliation de la série dendrochronologique de référence développée au lac I qui aurait dû permettre l'interdatation des spécimens de plus de 400 ans du lac II. De plus, la dynamique sédimentaire plus propice à l'enfouissement des arbres au lac I aurait dû y raccourcir le temps de résidence des débris exposés en comparaison du lac II, où l'enfouissement des arbres est rare.

Cette différence de l'âge des DLG entre les lacs reflète vraisemblablement des feux fréquents dans la forêt riveraine du lac II, qui auraient complètement empêché le recrutement de DLG ou défavorisé les apports des spécimens contenant un nombre suffisant de cernes annuels pour être interdatés par la dendrochronologie. Par exemple, des intervalles de 5 à 6 décennies entre le feu du début du XX^{ème} siècle et celui de 1955 et entre ce dernier et le moment de notre échantillonnage, ont vraisemblablement empêché le

recrutement de gros DLG dans la zone littorale du lac II au XX^{ème} siècle. De plus, un délai de 150 ans maximum a été nécessaire au lac I pour le rétablissement des apports chroniques de DLG après le feu survenu autour de 1245 AD. Comme la plupart des DLG trouvés dans les deux lacs étaient des troncs droits sans souche, ils correspondent à la partie supérieure des arbres tombés dans l'eau. Considérant le minimum d'environ 70 cernes annuels requis pour l'interdatation des tiges, ainsi que le temps nécessaire pour le développement d'arbres assez gros pour contenir ce nombre de cernes à une hauteur de tige correspondant à la distance aux lacs, on peut penser que les feux récurrents à des intervalles de moins de 100 ans ont généré peu de DLG pouvant être interdatés. À ce titre, le cycle de feu est estimé à 100 ans dans le nord de la forêt boréale (Payette *et al.* 1989 ; Parisien & Sirois 2003). Il est donc fortement probable que l'absence de DLG de plus de 400 ans parmi les spécimens interdatés au lac II, soit redevable à l'occurrence d'intervalles de feu courts avant 1600 AD, comme ce fut le cas au XX^{ème} siècle. Les DLG comportant peu de cernes étaient d'ailleurs beaucoup plus fréquents au lac II qu'au lac I (Figure 5). Ces nombreux DLG comportant peu de cernes annuels soulignent toutefois que de petits spécimens ont pu alimenter le réservoir de DLG au lac II avant 1600 AD et après 1900 AD. Une différence de productivité lacustre pourrait aussi justifier une assimilation trophique des DLG plus rapide au lac II. Combiné au faible taux d'enfouissement, ce phénomène pourrait avoir contribué à l'absence de DLG de plus de 400 ans en raccourcissant le temps de résidence du bois dans l'eau.

Cette différence de la fréquence des feux entre les sites a aussi déterminé le rythme des apports de DLG. Une forte majorité des DLG interdatés au lac II correspond à un seul épisode abrupt de recrutement massif suite au feu du début du XX^{ème} siècle. Cet épisode d'apports massifs a suivi une séquence d'apports chroniques à laquelle semble correspondre quelques spécimens entre 1600 AD et 1800 AD. Les apports massifs du début du XX^{ème} siècle pourraient donc être redevables autant à la sévérité du feu qu'au fait que la forêt incendiée était âgée de quelques siècles et qu'elle comportait des arbres riverains imposants. À l'opposé, les apports de DLG au lac I ont été marqués par un rythme lent et graduel, notamment durant une longue séquence d'apports chroniques entre 1400 AD et l'actuel, reflétant certainement un très long intervalle de feu dans la forêt riveraine. Pendant cette période, des feux ont pu se propager à proximité des lacs sans atteindre les arbres susceptibles de tomber dans l'eau. Deux autres séquences d'apports chroniques de 450 AD à 650 AD et de 1000 AD à 1245 AD ont aussi caractérisé ce site avant le feu de *ca* 1245. L'interruption abrupte des apports vers 650 AD pourrait correspondre à un feu, bien que l'on n'ait trouvé aucun charbon pour le confirmer.

La séquence d'apports chroniques entre l'an 1000 AD et l'an 1240 AD au lac I s'est caractérisée par un rythme d'apports beaucoup plus lent que toutes les autres séquences trouvées dans les deux lacs. Il est possible que cette période ait été caractérisée par une forêt riveraine ouverte, mal régénérée après le feu présumé autour de l'an 650 AD et générant en conséquence peu de DLG. Dans le nord de la forêt boréale, où l'épinette noire se régénère après feu par la libération massive des graines emmagasinées dans les cônes

avant feu (Zasada *et al.*, 1979 ; Johnson & Gutsell 1993), la densité des forêts dépend fortement du succès de la régénération, qui dépend à son tour de plusieurs facteurs comme une mauvaise qualité de la banque de graine (Grange 2005), un feu sévère détruisant les graines (Arseneault 2001), ou un substrat de germination défavorable (Zasada *et al.* 1992, Greene *et al.* 1999). Deux autres hypothèses peuvent être avancées, isolément ou conjointement, pour expliquer les faibles apports de la période de 1000 AD à 1245 AD. D'abord, le feu de ca 1245 a pu augmenter momentanément le taux de sédimentation (Figure 7), ce qui aurait limité l'accès aux spécimens antérieurs à cette époque durant l'échantillonnage. Ensuite, une série de référence moins bien répliquée a pu résulter en un succès de datation plus faible et causer une sous estimation du rythme des apports de DLG en comparaison de la période suivant l'an 1300 AD. Cependant, ces deux dernières hypothèses sont affaiblies par le fait que la série flottante plus ancienne (environ 340 AD-630 AD) présente un taux élevé d'apports alors que, si ces hypothèses étaient valides, elle devrait aussi se caractériser par des apports lents. De plus, une étude menée dans l'est du Canada tend à montrer que l'érosion des sols suite aux feux n'a pas d'impact significatif sur la sédimentation des lacs (Carcaillet *et al.* 2006).

Dans la présente étude, il n'a pas été possible d'échantillonner plusieurs lacs pour obtenir un portrait régional des mécanismes de transfert de DLG dans les plans d'eau à partir des forêts riveraines. Néanmoins, considérant un cycle de feux d'environ 100 ans (Payette *et al.* 1989), il est raisonnable de supposer que les sites représentatifs se caractérisent par des apports massifs et discontinus et que les longues séquences d'apports

chroniques, comme celle qui s'est produite au lac I, sont inhabituelles. Nous proposons que, dans un tel contexte de feux fréquents, des épisodes d'apports massifs contribuent d'avantage que les apports chroniques à la formation du réservoir de DLG et que ces derniers sont entrecoupés par des séquences d'apports nuls ou très faibles au gré des intervalles de feux.

2. Structure du réservoir de DLG

Dans notre étude, l'agencement des DLG dans la zone littorale des lacs reflète l'origine riveraine des arbres. Dans les deux lacs, on a observé une décroissance similaire du nombre de spécimens exposés avec l'augmentation de la distance à la rive, résultant en une abondance maximale à moins de 2 mètres de profondeur et moins de 15 mètres de distance de la rive. La faible relation entre l'âge des DLG et leur distance à la rive au lac I et l'absence de relation au lac II indique que le temps de séjour dans l'eau n'est pas un facteur qui explique bien la distance de déplacement des DLG depuis leur recrutement. Ceci est également souligné par une faible redistribution latérale au lac II où les DLG calcinés étaient groupés, vraisemblablement face à une zone riveraine touchée par le feu de 1900. Bien que l'on ne sache pas très bien comment les DLG se détachent de la rive et coulent au fond de l'eau, leur emplacement final dépend probablement du déplacement qu'ils subissent au moment de leur recrutement. De même, malgré une différence du rythme et de l'intensité des apports de DLG, la densité de spécimens exposés par mètre linéaire de rivage (0,8 à 1,1 par mètre) et leur diamètre maximum moyen (6,4 cm) étaient

similaires entre les deux sites. Comme l'historique des apports a différencié entre les sites, cette similarité indique que d'autres facteurs ont été impliqués dans la structuration du réservoir de DLG. La densité, la taille et le taux de croissance des arbres riverains sont probablement en cause.

Malgré que la grande majorité des débris ligneux soit des troncs droits sans souche aux deux lacs, un contact plus abrupt entre la forêt et le lac au site I explique probablement la fréquence plus élevée de spécimens aux troncs courbés de même qu'un plus grand nombre de DLG encore connectés à la rive ou à une souche. Alors qu'au lac I, le plan d'eau est directement en contact avec une platière organique, on trouve au lac II une mince bande riveraine soumise à une érosion récurrente comme l'indique l'absence de matériel fin au sein d'une zone de marnage plus large. Plusieurs causes peuvent être avancées pour expliquer la présence de cette zone de marnage, comme une fluctuation saisonnière des niveaux d'eau, une érosion par les courants et les vagues, une dessiccation par le vent et le soleil ainsi qu'un cycle de mouillage - séchage (Sylvester, 1974 ; Thorne, 1982 ; Lawson, 1985), plus important qu'au lac I. La superficie plus importante du lac II facilite sans doute la création de fortes vagues sous l'action du vent, bien que la rive échantillonnée soit à l'abri des vents dominants.

À l'inverse du réservoir de DLG exposés, la structure du réservoir complètement enfoui diffère fortement entre les deux sites, en raison de la faible abondance de spécimens

enfouis au site II. Cet enfouissement moins abondant au lac II résulte de la pente plus forte du fond du lac qui a favorisé l'accumulation des sédiments organique d'origine lacustre à une plus grande distance de la rive, au-delà de la zone d'abondance des DLG. Ces DLG enfouis ont potentiellement une influence moins importante que les DLG exposés sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes de la zone littorale des lacs. En revanche, ils contribuent à séquestrer du carbone terrigène en conservant des troncs à très long terme. (Guyette *et al.* 2008).

Des études menées en Fennoscandie ont montré que les DLG enfouis dans les sédiments lacustres peuvent se conserver pendant plusieurs millénaires (Eronen & Zetterberg 1996 ; Eronen *et al.* 2002). De tels DLG ont permis de construire de longues séries dendrochronologiques reconnues comme étant parmi les meilleurs indicateurs de résolution annuelle sur le climat holocène. Ces séries ont été intégrées dans un grand nombre de reconstitutions paléoclimatiques aux échelles régionale, continentale et hémisphérique (Eronen & Zetterberg 1996 ; Eronen *et al.* 1999 ; Eronen *et al.* 2002). Au lac I, de nombreux spécimens étaient enfouis sous plus de 10 centimètres de sédiments et n'ont pas été prélevés. Notre étude démontre donc que certains lacs de la forêt boréale nord-américaine possèdent un potentiel élevé pour la construction de longues séries dendrochronologiques. Les sites les plus intéressants à cet égard sont probablement ceux qui, comme le lac I, ont enregistré de longues séquences d'apports chroniques dans une zone littorale à taux de sédimentation élevé, une situation qui s'apparente à ce qui a été documenté en Finlande (Eronen *et al.* 2002).

Conclusion

L'utilisation de la dendrochronologie nous a permis de reconstituer la structuration progressive des réservoirs de débris ligneux dans les zones littorales de deux lacs de la taïga du Québec et de déterminer les intervalles de feux comme principal facteur de régulation des flux ligneux à l'interface forêt - lac. Deux reconstitutions paléoécologiques de respectivement 1550 ans pour le lac I et 430 ans pour le lac II ont été réalisées. Le réservoir de débris ligneux du lac II s'est majoritairement constitué par des phénomènes d'apports sporadiques massifs directement provoqués par des épisodes de feu. Une fréquence de feux élevée sur les rives a favorisé la présence de débris de petite taille et comportant peu de cernes annuels de croissance. Comparativement, le réservoir de débris ligneux du lac I s'est constitué par des mécanismes d'apports chroniques définis par des chutes d'arbres progressives lors d'intervalles de feux plus longs qu'au lac II. En influençant le niveau d'ouverture du couvert forestier riverain à long terme, les feux pourraient affecter la densité d'apport par unité de temps. Les sédiments fins organiques du lac I ont permis la constitution d'un stock de débris ligneux complètement enfouis susceptible de persister à très long terme. Au lac II, l'enfouissement des DLG ne représente qu'une faible proportion du réservoir car les sédiments s'accumulent plus loin de la rive, au delà de leur zone d'abondance.

Références

Arseneault, D. & Payette, S. (1997): Reconstruction of millennial forest dynamics from tree remains in a subarctic tree line peatland. *Ecology*. 78: 1873-1883.

Arseneault, D. & Payette, S. (1998): Chronologie des cernes pâles de l'épinette noire (*Picea mariana*) au Québec subarctique : de 706 à 1675 ap. J.-C. *Géographie physique et Quaternaire*. 52: 219-226.

Arseneault, D. (2001): Impact of fire behaviour on postfire forest development in a homogeneous boreal landscape. *Canadian Journal of Forest Research*. 31: 1367-1374.

Arseneault, D. (2007): Asynchronous forest-stream coupling in a fire-prone boreal landscape: insights from woody debris. *Journal of Ecology*. 95: 789-801.

Blumenshine, S.C., Vadeboncoeur, Y., Lodge, D.M., Cottingham, K.L. & Knight, S.E. (1997): Benthic-pelagic links: responses of benthos to water-column nutrient enrichment. *Journal of the North American Benthological Society*. 16: 466-479.

Bowen, K.L., Kaushik, N.K. & Gordon, A.M. (1998): Macroinvertebrate communities and biofilm chlorophyll on submerged woody debris in two Canadian oligotrophic lakes. *Archiv für Hydrobiologie*. 141: 257-281.

Carcaillet, C., Richard, P.J.H., Asnong, H., Capece, L. & Bergeron, Y. (2006): Fire and soil erosion history in east Canadian boreal and temperate forests. *Quaternary Science Reviews*. 25: 1499-1500.

Christensen, D.L.; Herwig, B.R., Schindler, D.E. & Carpenter, S.R. (1996): Impacts of lakeshore residential development on coarse woody debris in north temperate lakes. *Ecological Application*. 6: 1143-1149.

Dahlström, N., Jönsson, K. & Nilsson, C. (2005): Long-term dynamics of large woody debris in a managed boreal forest stream. *Forest Ecology and Management*. 210: 363-373.

Eronen, M., Hyvärinen, H. & Zetterberg, P. (1999): Holocene humidity changes in northern Finnish Lapland inferred from lake sediments and submerged scots pines dated by tree-rings. *The Holocene*. 9: 569-580.

Eronen, M. & Zetterberg, P. (1996): Holocene treeline oscillations, dendrochronology and palaeoclimate. Special Issue: ESF Project. *European Palaeoclimate and Man*. 13: 127-134.

Eronen, M. & Zetterberg, P. (1996): Climatic changes in northern Europe since late glacial times, with special reference to dendroclimatological studies in northern Finnish Lapland. *Geophysica*. 32: 35-60.

Eronen, M., Zetterberg, P., Briffa, K.R., Lindholm, M., Meriläinen, J. & Timonen M. (2002): The supra-long scots pine tree-ring record for Finnish lapland: Part 1, chronology construction and initial inferences. *The Holocene*. 12: 673-680.

Filion, L., Payette, S. Gauthier, L. & Boutin, Y. (1986): Light rings in subarctic conifers as a dendrochronological tool. *Quaternary Research*. 26: 272-279.

Grange, P. (2005): Régression post-incendiaire d'une pessière surannée dans le nord de la forêt boréale, Québec. Mémoire présenté à l'Université du Québec à Rimouski. Maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats.

Greene, D.F., Zasada, J.C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I. & Simard, M.J. (1999): A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*. 29: 824-839.

Guyette, R.P. & Cole, W.G. (1999): Age characteristics of coarse woody debris (*Pinus strobus*) in a lake littoral zone. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 56: 496-505.

Guyette, R.P., Dey, D.C. & Stambaugh M.C. (2008): The temporal distribution and carbon storage of large oak wood in streams and floodplain deposits. *Ecosystems*. 11: 643-653.

Guyette, R.P., Muzika, R.M., Dey, D.C. (2002): Dynamics of an anthropogenic fire regime. *Ecosystems*. 5: 472-486.

Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J. Sollins, P. Gregory, S.V. & Lattin, J.D. (1986): Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*. 15: 133-302.

Hedman, C.W., Van Lear, D.H. & Swank, W.T. (1996): In-stream large woody debris loading and riparian forest serai stage associations in the southern Appalachian Mountains. *Canadian Journal of Forest Research*. 26: 1218-1227.

Hoadley, R.B. (1990): Wood identification: accurate results with simple tools. Taunton Press, Newtown, CT.

Holmes, R.L. (1983): Computer assisted quality control. *Tree-ring Bulletin*. 43: 69-78.

James, M.R., Hawes, I., Weatherhead, M., Stanger, C. & Gibbs, M. (2000): Carbon flow in the littoral food web of an oligotrophic lake. *Hydrobiologia*. 441: 93-106.

Johnson, E.A. & Gutsell, S.L. (1993). Heat budget and fire behaviour associated with the opening of serotinous cones in two *Pinus* species. *Journal of Vegetation Science*. 4: 745-750.

Lawson, D.E. (1985): Erosion of northern reservoir shores, an analysis and application of pertinent literature. US Army Corps of Engineers, Cold Regions Research and Engineering Laboratory, National Technical Information Service (CRREL, Monograph 85-1), 207 p.

Lehoux, D. (1975): Description physique de la région de la Baie James. Environnement Canada, Service canadien de la faune. Rapport technique. pp : 21.

Leuschner, H.H. (1992): Subfossil trees. Inst. of Palynology and Quaternary Sciences, Univ. of Göttingen.

Mallory, E.C., Ridgway, M.S., Gordon, A.M. & Kaushik, N.K. (2000): Distribution of woody debris in a small headwater lake, central Ontario, Canada. *Archiv für Hydrobiologie*. 148: 587-606.

Marburg, A.E., Turner, M.G. & Kratz, T.K. (2006): Natural and anthropogenic variation in coarse wood among and within lakes. *Journal of Ecology*. 94: 558-568.

Maser, C. & Sedell, J.R. (1994): From the forest to the sea. The ecology of wood in streams, rivers, estuaries, and oceans. St. Lucie Press, Delray Beach, Fla.

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.

Naiman, R.J., Ballian, E.V., Bartz, K.K., Bilby, R.E. & Latterell, J.J. (2002): Dead wood dynamics in stream ecosystems. USDA Forest Service General Technical Report PSW-GTR. 181: 23-48.

Parisien, M.-A. & Sirois, L. (2003): Distribution and dynamics of tree species across a fire frequency gradient in the James Bay region of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. 33: 243-256.

Payette, S., Morneau, C., Sirois, L. & Despons, M. (1989): Recent fire history of the northern Québec Biomes. *Ecology*. 70: 656-673.

Reimers, P.J., Baillie M.G.L, Bard E., Bayliss, A., Beck, J.W., Bertrand, C.J.H., Blackwell, P.G., Buck, C.E., Burr, G.S.; Cutler, K.B., Damon, P.E., Edwards, R.L., Fairbanks, R.G., Friedrich, M., Guilderson, T.P., Hogg, A.H., Hughen, K.A., kromer, B, McCormac, G., Manning, S., Ransley, C.B., Reimer, R.W., Remmele, S., Southon, J.R., Stuiver, M., Talamo, S., Taylor, F.W., Van der Plicht, J., Weyhenmeyer, C.E. (2004): INTCAL04 terrestrial radiocarbon age calibration, 0-26 cal. kyr. B.P. Radiocarbon Vol. 46 N°3 2004 : 1029-1058.

Sass, G.G., Kitchell, J.F., Carpenter, S.R., Hrabik, T.R., Marburg, A.E. & Turner, M.G. (2006): Fish community and food web responses to a whole-lake removal of coarse woody habitats. Fisheries. 31: 321-330.

SCIEM. (2002): Past 32 Build 700 user manual. Vienna. Disponible sur [http:// www.SCIEM.com](http://www.SCIEM.com).

SCIEM. (2004): PAST 4. Personal analysis system for tree-ring research. Version 4. Instruction manual. 141 pp.

Schindler, D.E., Geib, S.I., & Williams, M.R. (2000): Patterns of fish growth along a residential developpement gradient in north temperate lakes. Ecosystems. 3: 229-237.

Schindler, D.E. & Scheuerell, M.D. (2002): Habitat coupling in lake ecosystems. Oikos. 98: 177-189.

Sylvester, R. (1974): Costal engineering II. Elsevier, Amsterdam, 338 p.

Thorne, C.R. (1982): Processes and mechanisms of river bank erosion, p. 227-259. In R.D. Hey, J.C. Bathurst et C.R. Thorne, edit., Gravel-bed rivers. John Wiley, Chichester.

Vadeboncoeur, Y., Vander Zanden, M.J. & Lodge, D.M. (2002): Putting the lake back together: Reintegrating benthic pathways into lake food web models. BioScience. 52: 44-54.

Walter, C. & Kitchell, J. (2001): Cultivation/depensation effects on juvenile survival and recruitment: implications for the theory of fishing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 58: 39-50.

Zasada J.C., Viereck, L.A. & Foote, M.J. (1979): Black spruce seedfall and seedling establishment. In *Ecological effects of the wickersham dome fire near Fairbanks, Alaska*. Éditeurs: L.A. Vireck, C.T. Dyrness. General technical report PNW-90. United States Forest Service, Portland, Oregon. P 42.

Zasada, J.C., Sharik, T.L., and Nygren, M. (1992): The reproductive process in boreal forest trees. In *systems analysis of the global boreal forest*. Edited by H.H. Shugart, R. Leemans, and G. Bonan. Cambridge University Press, Cambridge, England. PP. 85-125.

Conclusion générale

Cette étude a été menée sur deux lacs situés dans la région nord boréale du Québec et visait trois objectifs. Premièrement, définir les mécanismes d'apport et de retrait qui déterminent l'abondance et le temps de résidence des DLG dans l'eau des lacs. Deuxièmement, décrire la structure des réservoirs de DLG situés dans les zones littorales lacustres. Troisièmement, évaluer le potentiel des lacs nord - américains à fournir des réservoirs de débris ligneux pour développer de longues dendroséries.

Les DLG représentent un flux de matière transversal entre écosystèmes forestier et lacustre très important en région nord boréale du Québec. Nous avons documenté pour la première fois, la nature épisodique du flux de DLG à l'interface forêt - lac sous l'influence de la fréquence des incendies forestiers. L'utilisation de la dendrochronologie pour reconstituer la structuration progressive des stocks de DLG nous a permis de montrer que le cycle de feux estimé à environ 100 ans dans cette région (Payette *et al.* 1989 ; Parisien & Sirois 2003), représente le principal facteur de régulation des transferts de débris ligneux à l'interface forêt - lac au cours des siècles. Le réservoir de débris ligneux du lac II s'est majoritairement constitué par des phénomènes d'apports sporadiques massifs directement provoqués par des épisodes de feu. Des feux fréquents sur les rives ont favorisé la création de débris contenant peu de cernes annuels. Comparativement, le réservoir de débris ligneux du lac I s'est constitué par des mécanismes d'apports chroniques résultant d'intervalles de feux plus longs qu'au lac II. En influençant, le niveau d'ouverture du couvert forestier

riverain à long terme, les feux pourraient influencer sur le taux d'apport de DLG par unité de temps. Le réservoir du lac I se caractérise par des spécimens possédant un nombre de cernes de croissance supérieur qu'au lac II. Nous pensons que de façon générale, les flux de débris ligneux entre écosystèmes forestier et lacustre dans cette région sont principalement déterminés par des épisodes d'apports massifs provoqués par des feux relativement fréquents et que des séquences d'apports nuls ou très faibles se produisent lorsque la fréquence des feux est trop élevée.

Cette étude a permis d'estimer le temps de résidence maximum des DLG dans les zones littorales des lacs nord boréaux au Québec à au moins 1550 ans. Cependant, des débris ligneux recouverts sous plus de 10 cm de sédiments n'ont pas été échantillonnés au lac I, ce qui laisse penser qu'un stock de débris ligneux enfouis composé de spécimens plus vieux y est présent. Par conséquent, les lacs qui connaissent des apports chroniques de DLG et un dépôt de sédiments fins organiques dans la zone littorale, représentent un potentiel intéressant pour le développement de dendroséries multiséculaires en Amérique du Nord.

Références

Parisien, M.-A. & Sirois, L. (2003): Distribution and dynamics of tree species across a fire frequency gradient in the James Bay region of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. 33: 243-256.

Payette, S., Morneau, C., Sirois, L. & Despons, M. (1989): Recent fire history of the northern Québec Biomes. *Ecology*. 70: 656-673.

Annexes

Annexe 1: Compilation des cernes diagnostiques observés au Lac I. Série flottante datée au radiocarbone (291 ans / environ de 343 – 633 AD).

Année relative Année 0 = 343 AD	Nombre de cernes	Nombre de cernes pâles	Fréquence %	Classe de fréquence*
48	5	2	40	2
53	6	2	33	2
54	6	2	33	2
100	6	5	83	4
102	7	4	57	3
106	10	2	20	1
115	10	2	20	1
117	10	2	20	1
120	11	3	27	2
122	11	3	27	2
139	11	3	27	2
143	11	3	27	2
148	11	2	18	1
154	11	2	18	1
173	11	5	45	2
178	11	2	18	1
184	11	2	18	1
186	11	2	18	1
190	10	4	40	2
196	9	2	22	1
200	9	3	33	2
201	9	2	22	1
218	4	2	50	2
227	4	2	50	2

Annexe 1: Compilation des cernes diagnostiques observés au Lac I (859 – 2006 AD).

Année Échelle calendaire	Nombre de cernes	Nombre de cernes pâles	Fréquence %	Classe de fréquence*
870	1	1	100	4
873	1	1	100	4
880	1	1	100	4
885	1	1	100	4
890	1	1	100	4
895	2	1	50	2
900	2	1	50	2
903	2	1	50	2
905	3	1	33	2
906	3	1	33	2

*: 1: 1-25%; 2: 26-50%; 3: 51-75%; 4: 76-100%

Suite Annexe 1: Compilation des cernes diagnostiques observés au Lac I (859 – 2006 AD).

Année Échelle calendaire	Nombre de cernes	Nombre de cernes pâles	Fréquence %	Classe de fréquence*
909	3	1	33	2
917	3	1	33	2
922	4	2	50	2
937	4	3	75	3
940	4	2	50	2
945	4	3	75	3
950	4	3	75	3
961	4	3	75	3
963	4	2	50	2
965	4	1	25	1
991	5	2	40	2
994	5	2	40	2
998	4	3	75	3
1011	4	2	50	2
1031	3	3	100	4
1056	3	3	100	4
1061	3	3	100	4
1067	4	3	75	3
1071	4	3	75	3
1077	4	3	75	3
1085	5	5	100	4
1090	5	2	40	2
1097	6	2	33	2
1101	6	4	67	3
1104	6	6	100	4
1109	6	5	83	4
1111	7	2	29	2
1113	7	4	57	3
1115	7	3	43	2
1117	7	3	43	2
1119	7	3	43	2
1126	7	4	57	3
1131	6	3	50	2
1132	6	3	50	2
1133	6	3	50	2
1143	7	2	29	2
1149	7	2	29	2
1151	7	2	29	2
1157	6	4	67	3
1160	6	3	50	2
1171	7	2	29	2
1176	7	3	43	2

*: 1: 1-25%; 2: 26-50%; 3: 51-75%; 4: 76-100%

Suite Annexe 1: Compilation des cernes diagnostiques observés au Lac I (859 – 2006 AD).

Année Échelle calendaire	Nombre de cernes	Nombre de cernes pâles	Fréquence %	Classe de fréquence*
1177	7	4	57	3
1180	7	2	29	2
1184	7	2	29	2
1190	7	2	29	2
1192	7	3	43	2
1194	7	4	57	3
1198	7	2	29	2
1200	6	2	33	2
1201	6	2	33	2
1204	6	2	33	2
1251	3	1	33	2
1253	3	1	33	2
1255	3	2	67	3
1256	3	1	33	2
1257	3	1	33	2
1258	3	1	33	2
1260	3	1	33	2
1261	3	1	33	2
1263	3	1	33	2
1265	3	1	33	2
1267	3	1	33	2
1269	3	2	67	3
1271	3	1	33	2
1273	3	1	33	2
1275	3	2	67	3
1277	3	1	33	2
1280	3	1	33	2
1283	3	1	33	2
1285	3	1	33	2
1290	3	1	33	2
1291	3	1	33	2
1293	3	1	33	2
1294	3	1	33	2
1295	3	2	67	3
1296	4	1	25	1
1300	5	2	40	2
1309	9	7	78	4
1313	10	1	10	1
1316	14	6	43	2
1320	15	5	33	2
1321	15	1	7	1
1323	15	13	87	4

*: 1: 1-25%; 2: 26-50%; 3: 51-75%; 4: 76-100%

Suite Annexe 1: Compilation des cernes diagnostiques observés au Lac I (859 – 2006 AD).

Année Échelle calendaire	Nombre de cernes	Nombre de cernes pâles	Fréquence %	Classe de fréquence*
1325	15	1	7	1
1326	15	10	67	3
1329	16	4	25	1
1330	15	9	60	3
1331	16	2	13	1
1332	16	8	50	2
1333	16	3	19	1
1335	16	1	6	1
1339	17	10	59	3
1341	17	8	47	2
1344	17	8	47	2
1345	17	4	24	1
1348	18	5	28	2
1350	18	7	39	2
1351	20	3	15	1
1352	20	4	20	1
1355	21	9	43	2
1356	21	3	14	1
1357	22	2	9	1
1358	22	3	14	1
1360	23	4	17	1
1363	23	6	26	2
1364	23	3	13	1
1367	28	5	18	1
1369	27	18	67	3
1371	28	2	7	1
1373	28	8	29	2
1377	28	11	39	2
1379	28	6	21	1
1382	28	4	14	1
1384	28	6	21	1
1386	28	19	68	3
1388	28	14	50	2
1390	28	10	36	2
1392	28	7	25	1
1394	28	5	18	1
1396	28	4	14	1
1399	26	5	19	1
1402	26	6	23	1
1407	26	6	23	1
1410	27	8	30	2
1411	28	5	18	1

*: 1: 1-25%; 2: 26-50%; 3: 51-75%; 4: 76-100%

Suite Annexe 1: Compilation des cernes diagnostiques observés au Lac I (859 – 2006 AD).

Année Échelle calendaire	Nombre de cernes	Nombre de cernes pâles	Fréquence %	Classe de fréquence*
1415	29	3	10	1
1416	30	7	23	1
1417	31	3	10	1
1419	31	4	13	1
1423	31	4	13	1
1424	32	14	44	2
1426	30	4	13	1
1427	30	3	10	1
1428	30	3	10	1
1429	30	4	13	1
1433	28	13	46	2
1437	28	3	11	1
1438	28	5	18	1
1439	27	3	11	1
1444	30	14	47	2
1450	29	18	62	3
1453	28	12	43	2
1454	29	4	14	1
1455	30	9	30	2
1460	28	2	7	1
1462	28	11	39	2
1465	27	12	44	2
1466	28	15	54	3
1468	27	2	7	1
1469	27	7	26	2
1473	25	11	44	2
1474	25	3	12	1
1475	25	2	8	1
1476	25	3	12	1
1477	25	11	44	2
1480	25	17	68	3
1482	25	2	8	1
1483	24	3	13	1
1486	26	8	31	2
1492	27	15	56	3
1495	25	7	28	2
1500	23	9	39	2
1503	23	4	17	1
1509	26	2	8	1
1518	26	13	50	2
1528	25	4	16	1
1533	25	2	8	1

*: 1: 1-25%; 2: 26-50%; 3: 51-75%; 4: 76-100%

Suite Annexe 1: Compilation des cernes diagnostiques observés au Lac I (859 – 2006 AD).

Année Échelle calendaire	Nombre de cernes	Nombre de cernes pâles	Fréquence %	Classe de fréquence*
1537	23	6	26	2
1554	21	7	33	2
1566	22	7	32	2
1569	22	6	27	2
1573	21	7	33	2
1576	21	7	33	2
1587	25	17	68	3
1593	25	22	88	4
1598	26	3	12	1
1601	26	20	77	4
1602	25	8	32	2
1608	26	8	31	2
1609	26	3	12	1
1611	24	5	21	1
1619	22	5	23	1
1620	22	13	59	3
1638	19	2	11	1
1642	18	3	17	1
1648	17	6	35	2
1649	17	3	18	1
1652	17	4	24	1
1657	17	3	18	1
1659	17	2	12	1
1661	19	2	11	1
1676	20	4	20	1
1680	20	5	25	1
1684	20	3	15	1
1688	20	6	30	2
1694	21	3	14	1
1695	21	2	10	1
1699	22	4	18	1
1704	25	6	24	1
1708	24	9	38	2
1709	25	2	8	1
1711	25	3	12	1
1713	28	5	18	1
1716	29	9	31	2
1717	29	2	7	1
1718	30	2	7	1
1719	30	2	7	1
1721	30	2	7	1
1723	30	8	27	2

*: 1: 1-25%; 2: 26-50%; 3: 51-75%; 4: 76-100%

Suite Annexe 1: Compilation des cernes diagnostiques observés au Lac I (859 – 2006 AD).

Année Échelle calendaire	Nombre de cernes	Nombre de cernes pâles	Fréquence %	Classe de fréquence*
1726	30	7	23	1
1727	32	4	13	1
1733	33	7	21	1
1737	33	2	6	1
1738	33	6	18	1
1740	32	17	53	3
1741	32	2	6	1
1743	32	6	19	1
1745	33	2	6	1
1746	33	4	12	1
1748	33	11	33	2
1750	33	7	21	1
1752	32	3	9	1
1753	32	8	25	1
1755	34	19	56	3
1757	34	9	26	2
1759	34	7	21	1
1760	33	2	6	1
1764	33	10	30	2
1765	35	10	29	2
1767	35	3	9	1
1771	36	5	14	1
1772	36	4	11	1
1775	37	7	19	1
1783	37	15	41	2
1788	35	9	26	2
1792	34	10	29	2
1795	36	15	42	2
1798	33	7	21	2
1800	31	15	48	2
1803	32	2	6	1
1804	30	4	13	1
1806	30	9	30	2
1810	31	4	13	1
1816	27	24	89	4
1817	27	24	89	4
1819	27	15	56	3
1824	27	15	56	3
1826	28	8	29	2
1833	29	13	45	2
1836	30	6	20	1
1838	30	8	27	2

*: 1: 1-25%; 2: 26-50%; 3: 51-75%; 4: 76-100%

Suite Annexe 1: Compilation des cernes diagnostiques observés au Lac I (859 – 2006 AD).

Année Échelle calendaire	Nombre de cernes	Nombre de cernes pâles	Fréquence %	Classe de fréquence*
1839	30	11	37	2
1843	33	5	15	1
1845	33	2	6	1
1847	33	9	27	2
1849	33	2	6	1
1853	35	6	17	1
1855	35	14	40	2
1856	36	2	6	1
1860	40	9	23	1
1864	42	6	14	1
1865	41	6	15	1
1868	42	5	12	1
1869	42	5	12	1
1870	43	3	7	1
1871	43	4	9	1
1876	48	22	46	2
1879	49	7	14	1
1882	49	3	6	1
1883	50	9	18	1
1887	46	12	26	2
1889	47	8	17	1
1890	49	9	18	1
1893	49	7	14	1
1894	49	13	27	2
1895	47	4	9	1
1896	49	13	27	2
1900	50	7	14	1
1902	48	4	8	1
1905	46	17	37	2
1912	45	31	69	3
1914	44	2	5	1
1915	44	2	5	1
1918	45	27	60	3
1920	45	7	16	1
1923	46	28	61	3
1926	44	10	23	1
1927	44	2	5	1
1929	44	12	27	2
1930	44	2	5	1
1933	45	10	22	1
1934	45	13	29	2
1936	44	9	20	1

*: 1: 1-25%; 2: 26-50%; 3: 51-75%; 4: 76-100%

Suite Annexe 1: Compilation des cernes diagnostiques observés au Lac I (859 – 2006 AD).

Année Échelle calendaire	Nombre de cernes	Nombre de cernes pâles	Fréquence %	Classe de fréquence*
1943	43	6	14	1
1944	43	4	9	1
1947	42	14	33	2
1949	42	3	7	1
1956	38	18	47	2
1957	38	2	5	1
1960	37	4	11	1
1965	34	10	29	2
1966	32	2	6	1
1968	28	9	32	2
1969	28	4	14	1
1971	28	2	7	1
1974	28	5	18	1
1976	28	10	36	2
1977	28	3	11	1
1978	28	2	7	1
1980	28	3	11	1
1982	28	10	36	2
1983	28	2	7	1
1985	27	3	11	1
1989	27	2	7	1
1991	27	2	7	1
1992	27	3	11	1
1994	26	9	35	2
1996	25	3	12	1
1999	25	4	16	1
2003	25	2	8	1
2004	25	5	20	1

*: 1: 1-25%; 2: 26-50%; 3: 51-75%; 4: 76-100%

