

Le développement d'une pressière à épinette blanche et à lichens sur la côte en émergence rapide de la Baie d'Hudson au Québec subarctique

Development of a lichen-white spruce stand along the rapidly emerging coast of Hudson Bay in subarctic Québec

Die Entwicklung eines Fichtenwalds mit Weißfichte und Flechten entlang der schnell auftauchenden Küste der Hudson Bay im subarktischen Québec

Brigitte Ricard et Yves Bégin

Volume 53, numéro 3, 1999

URI : <https://id.erudit.org/iderudit/004863ar>

[Aller au sommaire du numéro](#)

Éditeur(s)

Les Presses de l'Université de Montréal

ISSN

0705-7199 (imprimé)

1492-143X (numérique)

[Découvrir la revue](#)

Citer cet article

Ricard, B. & Bégin, Y. (1999). Le développement d'une pressière à épinette blanche et à lichens sur la côte en émergence rapide de la Baie d'Hudson au Québec subarctique. *Géographie physique et Quaternaire*, 53(3), 351-364.

Résumé de l'article

Le développement et la croissance d'une population côtière d'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss) ont été étudiés sur le littoral en émergence du détroit de Manitousuk situé sur la côte est de la baie d'Hudson. Cette région subit un relèvement glacio-isostatique à un taux des plus élevés au monde (1,2 à 1,5 m/siècle). La recherche vise à déterminer la relation entre le développement d'une frange d'arbustes et l'expansion de l'épinette blanche et à mettre en évidence les changements environnementaux survenus au cours du dernier siècle et menant à une population forestière ouverte. La colonisation des rivages par l'épinette blanche est sous l'étroite dépendance de l'établissement préalable d'une frange arbustive. Les arbustes forment une bande étroite dans la zone suprariveraine encore humide, alimentée par le drainage hypodermique des terres avoisinantes. En hiver, ils retiennent la neige poudrée par le vent et protègent ainsi du froid les semis d'épinette blanche qui s'y établissent en abondance. Avec l'émergence des terres, la nappe phréatique s'abaisse et la frange d'arbustes hygrophiles se déplace vers le plan d'eau. La dégradation des arbustes change le régime d'accumulation de la neige au sol à l'emplacement des épinettes préétablies. Seules les épinettes les plus développées, qui avaient initialement une croissance rapide, survivent. Il en résulte une population clairsemée en milieu très exposé, qui n'a de possibilité d'expansion que derrière les buttes de pergélisol et les plages soulevées où s'accumule la neige. Les étapes du processus de colonisation sont mises en évidence par la distribution des arbustes et des arbres selon leur âge, par l'élongation et l'accroissement radial de l'épinette blanche et les macrofossiles identifiables laissés depuis la fin du XIXe siècle.

LE DÉVELOPPEMENT D'UNE PESSIÈRE À ÉPINETTE BLANCHE ET À LICHENS SUR LA CÔTE EN ÉMERSION RAPIDE DE LA BAIE D'HUDSON AU QUÉBEC SUBARCTIQUE

Brigitte RICARD et Yves BÉGIN*, Centre d'études nordiques, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4.

RÉSUMÉ Le développement et la croissance d'une population côtière d'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss) ont été étudiés sur le littoral en émergence du détroit de Manitounuk situé sur la côte est de la baie d'Hudson. Cette région subit un relèvement glacio-isostatique à un taux des plus élevés au monde (1,2 à 1,5 m/siècle). La recherche vise à déterminer la relation entre le développement d'une frange d'arbustes et l'expansion de l'épinette blanche et à mettre en évidence les changements environnementaux survenus au cours du dernier siècle et menant à une population forestière ouverte. La colonisation des rivages par l'épinette blanche est sous l'étroite dépendance de l'établissement préalable d'une frange arbustive. Les arbustes forment une bande étroite dans la zone supralittorale encore humide, alimentée par le drainage hypodermique des terres avoisinantes. En hiver, ils retiennent la neige poudrée par le vent et protègent ainsi du froid les semis d'épinette blanche qui s'y établissent en abondance. Avec l'émergence des terres, la nappe phréatique s'abaisse et la frange d'arbustes hygrophiles se déplace vers le plan d'eau. La dégradation des arbustes change le régime d'accumulation de la neige au sol à l'emplacement des épinettes préétablies. Seules les épinettes les plus développées, qui avaient initialement une croissance rapide, survivent. Il en résulte une population clairsemée en milieu très exposé, qui n'a de possibilité d'expansion que derrière les buttes de pergélisol et les plages soulevées où s'accumule la neige. Les étapes du processus de colonisation sont mises en évidence par la distribution des arbustes et des arbres selon leur âge, par l'élongation et l'accroissement radial de l'épinette blanche et les macrofossiles identifiables laissés depuis la fin du XIX^e siècle.

ABSTRACT *Development of a lichen-white spruce stand along the rapidly emerging coast of Hudson Bay in subarctic Québec.* Population structure and tree growth of a white spruce stand (*Picea glauca* [Moench] Voss) were studied along the emerging coastline of Manitounuk Strait on the east coast of Hudson Bay. Isostatic rebound in this area is still one of the most rapid in the world (1.2 to 1.5 m/century). The study aimed to determine the relation between the development of a shoreline shrub fringe and the expansion of white spruce and to decipher the environmental changes that led to a scattered tree population over the last century. The colonization of the raised shore by white spruce is closely dependent on the earlier development of a dense shrub fringe. The shrubs form a narrow strip just above the tidal flat, where the substrate is maintained moist by the seepage of ground water from adjacent lands. In winter, shrubs collect the wind-blown snow and protect the abundant white spruce seedlings locally. With the rapid land emergence, the watertable is lowered and the hygrophilous shrub fringe displaces slowly seaward. The degradation of shrubs change the snowpack depth at the position of the formerly established spruces. Only the most vigorous saplings survive. A scattered population withstand this severely exposed environment. Its only possibility for further expansion is behind permafrost mounds that soon develop on surfaces exposed to the wind and behind raised beach ridges. The raised topography favours the accumulation of snow behind obstacles and white spruce takes advantage of such protected sites to expand. The steps of the colonization process are highlighted by the distribution of shrubs and trees according to their age, the white spruce shoot elongation rates and tree-ring widths, and the recent vegetation changes indicated by the plant macrofossil remains since the end of the 19th century.

ZUSAMMENFASSUNG *Die Entwicklung eines Fichtenwalds mit Weißfichte und Flechten entlang der schnell auftauchenden Küste der Hudson Bay im subarktischen Québec.* Die Entwicklung und das Wachstum einer Küsten-Population von Weißfichten (*Picea glauca* [Moench] Voss) wurde an der Auftauchküste der Meeresenge von Manitounuk an der Ostküste der Hudson Bay studiert. Dieses Gebiet erfährt eine der stärksten glazial-isostatischen Anhebungen der Welt (1,2 bis 1,5 m/Jahrhundert). Die Untersuchung möchte die Beziehung zwischen der Entwicklung eines Saums von Büschen entlang der Küste und der Ausdehnung der Weißfichte bestimmen und die Umweltveränderungen während des letzten Jahrhunderts, die zu einer offenen Waldpopulation geführt haben, darlegen. Die Bewachung der Ufer durch Weißfichte ist direkt abhängig von der ihr vorausgehenden Ansiedlung eines Saums von Büschen. Die Büsche bilden ein schmales Band oberhalb des Watts, wo durch Grundwassereinsickern von den angrenzenden Böden die Feuchtigkeit erhalten wird. Im Winter halten die Büsche den vom Wind pulverisierten Schnee zurück und schützen so die Saaten der Weißfichten, die sich hier massenhaft ansiedeln, vor der Kälte. Mit der Anhebung der Böden sinkt der Grundwasserspiegel und der Saum hygrophiler Büsche wandert seewärts. Die Degradierung der Büsche verändert die Bodenschnee-Akkumulationsverhältnisse da, wo die Fichten schon etabliert sind. Nur die entwickeltsten Fichten, die zu Beginn schnell gewachsen sind, überleben. Das führt zu einer spärlichen Population in sehr exponiertem Milieu, die sich nur da, wo der Schnee sich ansammelt, hinter den Dauerfrost-Hügeln und den erhöhten Küsten entwickeln kann. Man kann die Etappen des Bewachungs-Prozesses an der Verteilung der Büsche und Bäume entsprechend ihrem Alter erkennen, an der Längsstreckung der Weißfichte und der Verbreiterung ihres Durchmessers und an den identifizierbaren Makrofossilien seit dem Ende des 19. Jahrhunderts.

INTRODUCTION

À l'est de la baie d'Hudson, l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss) occupe une bande côtière d'une largeur d'environ 50 km rétrécissant vers le nord. Comme l'épinette noire (*Picea mariana* Mill. BSP) à sa limite nordique, l'épinette blanche à sa limite maritime forme des populations monospécifiques dont la densité est sous l'étroite dépendance du climat. Depuis le début du XX^e siècle, dans le Nord du Québec, les conditions climatiques auraient été propices à la croissance des arbres et au développement des forêts conifériennes, comme en témoignent l'amélioration de la croissance de l'épinette noire en limite d'aire (Payette *et al.*, 1985), l'expansion de la limite maritime des arbres (Lesco-Sinclair et Payette, 1995) et la densification récente des forêts qui se sont établies dans la période plutôt défavorable du Petit Âge glaciaire (Payette et Filion, 1985). Les formations ouvertes ou clairsemées à la limite maritime de l'épinette blanche ne se densifieraient qu'au cours de périodes prolongées de climat estival favorable. Dans ce contexte, l'effet du climat sur la structure et la répartition des forêts apparaît déterminant. À sa limite nord, l'épinette blanche adopte des formes anormales (port asymétrique, formes polycalles, troncs irréguliers) sous l'effet de la fréquente mortalité d'axes en réponse à l'exposition au vent et au froid (Payette, 1974 ; Scott *et al.*, 1987, 1993). Ces formes sont moins fréquentes chez les arbres apparus au XX^e siècle, soit dans des conditions climatiques moins rigoureuses. Sur la côte est de la baie d'Hudson, l'épinette blanche exhibe un port dressé et monopodial qui suggère des conditions de croissance plutôt favorables. Il semble y avoir une inadéquation entre ces formes au tronc régulier sous des conditions de forte exposition au vent et la densité extrêmement faible des formations qui ne présentent pas vraiment de strate de régénération (quelques rares plantules aux formes rabougries). La présente étude propose une interprétation du développement initial de ces peuplements pour expliquer ce faciès forestier particulier.

La côte est de la baie d'Hudson est encore soumise à un relèvement glacio-isostatique du continent parmi les plus rapides au monde (1,2 à 1,5 m/siècle) (Allard et Tremblay, 1983 ; Bégin *et al.*, 1993). Le retrait de la mer sur les rivages en pente douce libère de vastes espaces (bande de terre atteignant deux mètres de largeur par an) pour l'établissement d'une succession végétale primaire. Derrière un marais intertidal et une herbaçaie occupant la limite des pleines mers supérieures, l'épinette blanche colonise le rivage émergé dans une frange dense d'arbustes. Au-delà de cette zone de colonisation massive, une vaste lichénaie ponctuée d'arbres de plus grande taille et sans strate de régénération domine de vastes étendues relativement planes qui n'ont jamais été incendiées. Ce paysage domine une bande côtière d'une largeur de moins de 5 km, sur plus de 200 km du 54° au 56°N. La colonisation de l'épinette blanche dans cette bande s'est donc produite en majeure partie depuis le début du Petit Âge glaciaire, soit initialement dans des conditions climatiques rigoureuses (Payette *et al.*, 1985). Le réchauffement du climat survenu vers 1850-1880 correspond à la tendance hémisphérique (Jones, 1994 ; Parker *et*

al., 1994). Malgré les effets bénéfiques de ce réchauffement sur la croissance des arbres et la densification des forêts, la persistance de peuplements clairsemés d'épinette blanche sur la côte tend à démontrer que des conditions rigoureuses y prévalent ou encore que les peuplements ont hérité d'un faciès attribuable à des périodes antérieures plutôt défavorables à leur densification. Nous avons formulé l'hypothèse selon laquelle les conditions climatiques favorables du XX^e siècle auraient dû contribuer au développement d'une forêt dans la mesure où les terres émergées depuis le début du siècle présentent les mêmes conditions écologiques que les terres émergées avant cette date. Or, le maintien d'une forêt ouverte semble attester du contraire. L'objectif de cette étude est donc de déterminer les facteurs ou la suite de processus à l'origine de ce maintien de l'ouverture des forêts en tirant exemple du front de colonisation maritime au cours du dernier siècle.

DESCRIPTION DE LA RÉGION D'ÉTUDE

L'étude a été menée sur la rive continentale du détroit de Manitounuk (55°37'N, 77°11'W) au sud-est de la baie d'Hudson, soit à environ 55 km au nord-est du village de Whapmagostui-Kuujuarapik, au Québec nordique (fig. 1). Cette région se caractérise par deux grands ensembles géologiques : l'assise continentale granito-gneissique d'âge archéen (2,5 à 2,6 milliards d'années) et les cuestas volcanosédimentaires d'âge protérozoïque (0,8 à 1,6 milliards d'années) qui forment les îles Manitounuk (Cailleux et Hamelin, 1969). La déglaciation de la côte est estimée à il y a environ 8000 ans (Hillaire-Marcel, 1981). Le front de l'inlandsis entre la région de Kuujuarapik et le lac Guillaume-Delisle (fig. 1) aurait reculé, d'après Hillaire-Marcel (1976), à un taux d'environ 150 m/an. La transgression marine de Tyrrell a suivi immédiatement et a laissé d'épaisses couches de limons près des rivages actuels. Elle a atteint des niveaux aujourd'hui perchés à une altitude de 300 m (Fairbridge et Hillaire-Marcel, 1977). L'emplacement de ces plages soulevées indique l'ampleur du relèvement glacio-isostatique dans la région. D'après les courbes d'émersion d'Hillaire-Marcel (1976) et d'Allard et Tremblay (1983), les îles Manitounuk ont émergé il y a environ 6000 ans. Depuis 3000 ans, le taux d'émersion se maintient autour de 1 à 2 cm/an (Allard et Tremblay, 1983). Il est estimé à 1,2-1,5 m par siècle selon une analyse dendrochronologique couvrant les derniers siècles (Bégin *et al.*, 1993) et une étude du déplacement du trait de côte depuis les années 1950 à l'aide de photographies aériennes multitudes (Beaulieu, 1997).

Le climat de la région est de type subarctique, quoiqu'il ait certaines caractéristiques arctiques (Wilson, 1968, 1971) sous l'influence de la baie d'Hudson. Étant couverte de glace dès la fin de décembre ou au début de janvier (outre quelques pollinies entre les îles et à la jonction entre les baies d'Hudson et de James), la baie acquiert donc les propriétés d'une surface continentale favorisant une circulation anticyclonique. La période sans glace a plutôt un caractère maritime, marqué par des pluies abondantes et de fréquents brouillards (Plamondon-Bouchard, 1975). À Kuujuarapik

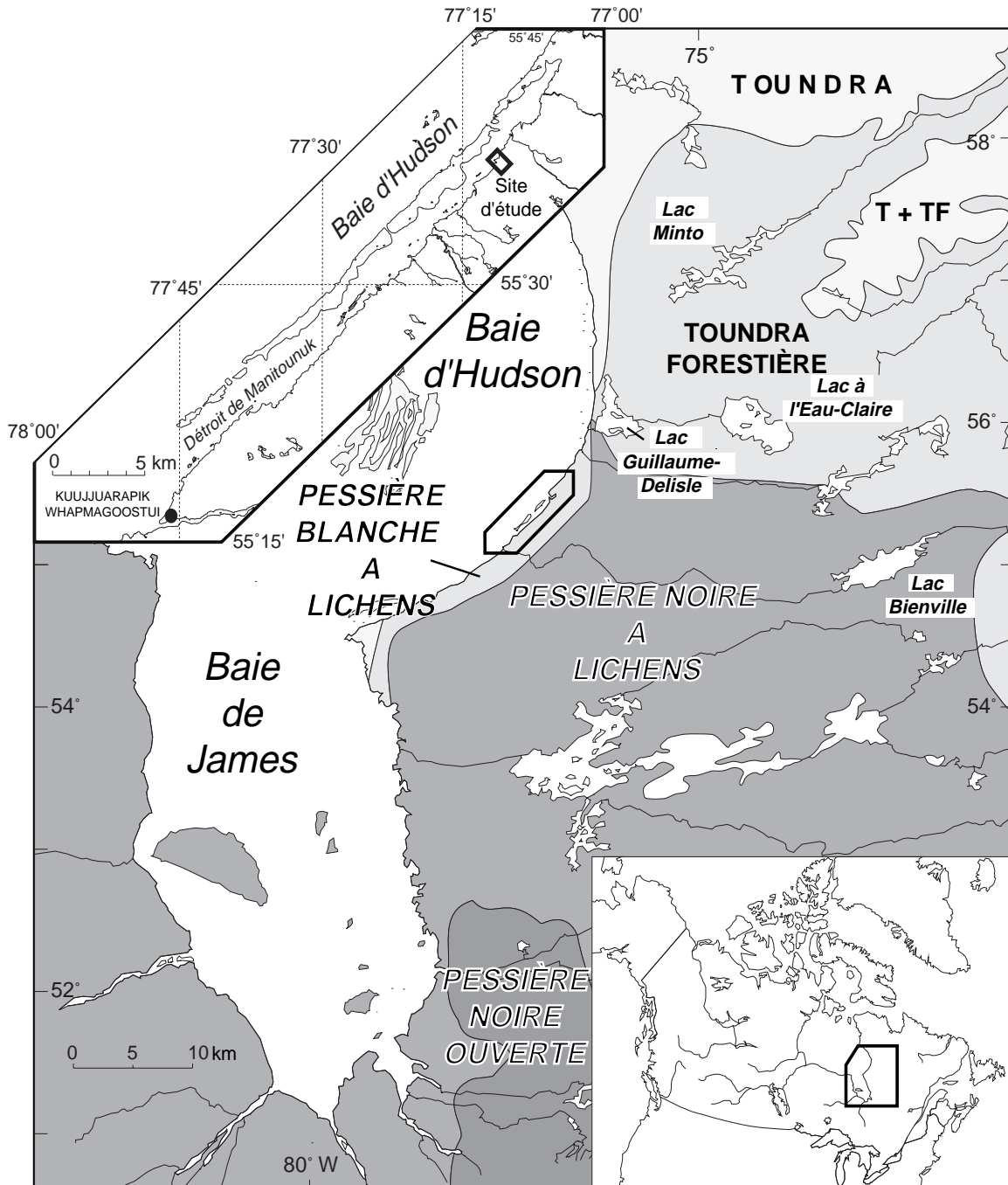


FIGURE 1. Localisation de la région d'étude.

Location of the study site.

(station climatologique la plus rapprochée de la région d'étude), la température moyenne annuelle de l'air mesurée sur 30 ans était de $-5,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ (période de 1960 à 1990) (Roche et Allard, 1996). La température moyenne du mois le plus froid (janvier) est de $-22,8\text{ }^{\circ}\text{C}$, tandis que celle du mois le plus chaud (août) est de $10,6\text{ }^{\circ}\text{C}$. Le gel survient dès septembre ; les jours de gel se chiffrent à 243, soit les deux tiers de l'année (Wilson, 1971). Selon la classification d'Allard et Seguin (1987), le secteur de Kuujuarapik se situe

dans la zone de pergélisol discontinu et dispersé. Dans ce secteur, le pergélisol peut atteindre des profondeurs de 15 à 20 m (Allard *et al.*, 1996). Le total des précipitations annuelles est de l'ordre de 663 mm dont 40 % tombent sous forme de neige (Wilson, 1968). C'est surtout en novembre et en décembre que tombe la neige, soit en moyenne 60 % des précipitations solides annuelles. Les vents dominants sont de l'ouest, donc de la baie. Ils déplacent la neige sur de grandes distances sur la glace et la redistribuent sur la côte

en fonction de la topographie et des structures végétales en place (Payette et Lagarec, 1972 ; Filion et Payette, 1976).

La rigueur du climat côtier est une variable fondamentale pour la compréhension des processus écologiques. Au plan phytogéographique, la région fait partie de la sous-zone forestière de la toundra forestière, mais plus particulièrement du domaine écoclimatique maritime dominé par l'épinette blanche (Payette, 1983 ; Payette et Filion, 1975). La présence de l'épinette blanche en milieu côtier serait apparemment reliée à une meilleure tolérance que les autres espèces arborescentes aux conditions d'humidité excessive accompagnant les fréquents brouillards maritimes (Payette, 1975, 1976). Son confinement à la côte pourrait aussi être relié à une moindre fréquence des feux qu'à l'intérieur des terres. L'épinette blanche colonise les rivages récemment émergés surtout dans les secteurs à l'abri des îles de l'arc de la côte est de la baie d'Hudson. Ailleurs, les rivages sont soumis à une intense activité géomorphologique (Beaulieu, 1997). Dans le détroit de Manitounuk, la présence des îles diminue l'amplitude des vagues et ne permet pas le développement de poussées glacielles côtières. Les sédiments marins sont peu remaniés et forment de vastes estrans et une basse terrasse en pente douce et régulière.

MÉTHODES

Un site représentatif des secteurs protégés à topographie uniforme a été choisi dans la partie nord du détroit de Manitounuk (fig. 1). Le site ne porte aucune trace de perturbation sur le substrat et la végétation. La pente légère fait face aux vents dominants. Tous les types structuraux de la végétation côtière s'y retrouvent (herbaciaie, suivie d'une arbustaie dense et d'une pessière ouverte donnant sur une forêt dense à environ un kilomètre du littoral).

Deux objectifs ont guidé l'analyse de la dynamique des populations d'épinette blanche : 1) la détermination du rôle actuel et passé de la frange arbustive dans l'établissement de l'épinette et 2) l'influence des conditions climatiques locales dans l'élongation, la croissance radiale et l'évolution des formes de croissance de l'épinette.

ANALYSE DE LA STRUCTURE DES POPULATIONS ARBORESCENTES ET ARBUSTIVES ET DES ASSEMBLAGES SUBFOSSILES

Le rôle des arbustes dans la dynamique des populations d'épinette blanche est étudié au moyen de structures d'âge. L'échantillonnage a été réalisé dans une bande couvrant 790 m². Il s'agit d'un quadrat de 10 m par 35 m, perpendiculaire à la rive et élargi à 20 m vers l'intérieur des terres pour englober davantage d'épinettes âgées. Les épinettes de plus d'un mètre de hauteur ont été cartographiées à l'aide d'un théodolite au laser, mais toutes les plantules et les gaulis ont été recensés exhaustivement (n = 196). Les individus de moins de 1,5 m de hauteur ont été prélevés en entier. Les plus gros arbres inclus dans le quadrat (n = 16) présentaient un tronc droit sans irrégularité. Ils ont tous été échantillonnés au collet (sections transversales ou carottes) et à 30 cm

du sol dans le but de déceler, par l'analyse comparée des cernes aux deux positions, tout cerne manquant à la partie basale de l'arbre. Les cernes annuels de croissance ont été dénombrés sous une loupe binoculaire (grossissement de 16x à 40x) pour établir la structure d'âge du peuplement.

L'échantillonnage de la frange arbustive située tout près de la plage a été réalisé dans un sous-quadrat de 4 m x 4 m. Tous les individus dont la tige principale était dans le quadrat ont été prélevés. Les arbustes ont été sectionnés à la base des branches principales au niveau du collet. L'âge des sections a été déterminé par le dénombrement des cernes. On a distingué l'âge des arbustes tel qu'établi par graines (âge au collet ou encore de la plus vieille tige) et l'âge des tiges de chacun des individus (tous étaient polycalles).

Afin de vérifier si une frange arbustive était présente lors de l'établissement des premières épinettes, des échantillons de l'horizon organique de surface ont été prélevés dans chaque étage de végétation (partie inférieure de l'arbustaie, interface arbustaie-lichénaie et lichénaie). Les assemblages floristiques subactuels ont été déterminés par l'identification des macrorestes à la base de l'humus. Le volume des sédiments n'a pas été pris en considération. Les échantillons organiques (80-120 cm³) ont été d'abord humectés dans une solution de KOH 5 % pendant quelques heures, puis portés à ébullition durant deux à trois minutes. Le résidu a été lavé à faible jet d'eau en utilisant une série de tamis de mailles 4,75 mm, 2 mm, 425 µm. On a conservé la fraction tamisée à l'état humide. Dans un plat de pétrie, on a procédé à l'identification des restes végétaux tels que les graines, les feuilles, les rameaux et les tiges sous une loupe binoculaire à des grossissements de 10x à 40x. Pour l'identification des bryophytes, les feuilles ont été placées entre lame et lamelle et ont été examinées à l'aide d'un microscope optique à un grossissement de 50x à 100x. Parfois, l'état de décomposition avancée des macrorestes rendait difficile l'identification des taxons. Dans ces cas, l'identification a été limitée aux genres, lorsque possible. Les lichens n'ont pu être identifiés dans les macrorestes, car ils ne se conservent pas. On a ensuite comparé les assemblages subactuels à la flore actuelle. L'absence d'un taxon dans les macrorestes ne signifie pas que l'espèce n'était pas présente sur le terrain, mais seulement qu'elle n'a pas été trouvée à l'emplacement du prélèvement. Leur présence est toutefois fort indicatrice. L'horizon minéral sous-jacent a été prélevé pour déterminer le taux de salinité du sol à l'aide d'un réfractomètre.

MESURE DE L'ÉLONGATION ET DE LA CROISSANCE RADIALE

La mesure de la largeur des cernes annuels de croissance a été réalisée sur deux rayons opposés (sur les sections transversales ou les deux carottes prélevées à 30 cm et non au collet pour éviter les irrégularités basales du tronc) à l'aide d'un micromètre de type Velmex (précision de 0,002 mm) installé sous une loupe binoculaire et relié à un ordinateur permettant la saisie automatique des données. Des séries indicées à l'aide d'un modèle linéaire, selon la méthode proposée par Fritts (1976), ont servi à produire une courbe moyenne pour chacun des arbres et des gaulis. Les courbes moyennes sont construites à l'aide des individus

âgés d'au moins 30 ans et dont les séries de mesures des cernes sont hautement corrélées entre elles. Deux courbes moyennes de référence, l'une pour les jeunes arbres, l'autre pour les individus matures ont été dressées. Étant donné que les séries sont de courte durée, au lieu d'avoir recours à une analyse de corrélation, un indice arithmétique a été utilisé pour comparer les séries entre elles. Il s'agit d'un coefficient de concordance (Gleichläufigkeit ; Schweingruber, 1988) exprimant le pourcentage de variations qui vont dans le même sens entre les intervalles des courbes prises deux à deux. Le seuil retenu pour inclure les séries individuelles dans la chronologie moyenne est de 60 % (c'est-à-dire, la série individuelle doit partager 60 % de variations communes avec la moyenne des autres). Les cernes diagnostiques (cernes pâles, de gel, étroits et larges) ont été repérés sur les sections transversales afin de confirmer la datation des cernes et dans le but de détecter des indications de réactions à des événements climatiques passés.

Dans le but de comparer la croissance de l'épinette dans les deux groupes d'âge (gaulis de l'arbustaie et arbres matures de la lichénaie) au-dessous et au-dessus de l'interface neige-air moyenne, une analyse de tige (Fayle, 1973) a été réalisée sur seize gaules sélectionnés au hasard et sur deux épinettes matures choisies arbitrairement en raison de leur forme en bougeoir jugée typique des arbres de la lichénaie. Les anomalies morphologiques des tiges (mort du bourgeon apical, reprise par un bourgeon latéral, cicatrices), lorsque détectées, ont été datées. Les cernes ont été mesurés sur chacune des sections pour établir un profil de tige moyen, basé sur les sections de même âge cambial des individus. Dans tous les cas, deux rayons (est-ouest) ont été mesurés pour tenir compte de l'orientation des vents dominants pouvant influencer la symétrie du développement des tiges. Les résultats de l'analyse dendrochronologique sont analysés en

comparaison avec les données climatologiques de la station de Kuujjuarapik (fig. 1).

RÉSULTATS

RÉPARTITION ET STRUCTURE DES POPULATIONS D'ÉPINETTE BLANCHE

L'épinette blanche forme deux groupements, l'un établi au sein de la frange arbustive actuelle et l'autre dans la lichénaie (fig. 2). Entre l'arbustaie et la lichénaie, à l'emplacement d'une plage sableuse soulevée, une bande de 11 m est dépourvue d'arbres et d'arbustes. La densité de l'épinette dans le premier groupe est de 30 individus au 100 m² près du rivage et croît jusqu'à une distance de 35 m pour atteindre 105/100 m². Le deuxième groupe est moins dense (11 individus au 100 m²), mais il est composé d'arbres de plus de trois mètres de hauteur sans strate de régénération. La distribution spatiale de l'épinette selon l'âge suit la pente du rivage. En effet, les individus les plus âgés se trouvent à une distance de plus de 50 m de la limite supérieure de l'estran, tandis que les jeunes arbres se concentrent à l'intérieur des 35 premiers mètres près de l'eau. Ils forment ainsi deux cohortes, l'une établie à la fin du XIX^e siècle et au début du XX^e et l'autre apparue dans les trois dernières décennies. L'âge des premiers arrivants indique l'âge minimal des déplacements du front de colonisation (fig. 3). Sous réserve d'un échantillonnage plus poussé, les deux cohortes exhibent des taux différents de déplacement vers l'eau. Les individus établis depuis 1960 ont gagné un terrain couvrant une distance de 20 m vers le rivage actuel, ce qui équivaut à un déplacement altitudinal de 40 cm (taux maximal de colonisation estimé : horizontal 1 m/an, vertical 2 cm/an). La cohorte plus ancienne aurait connu un dépla-

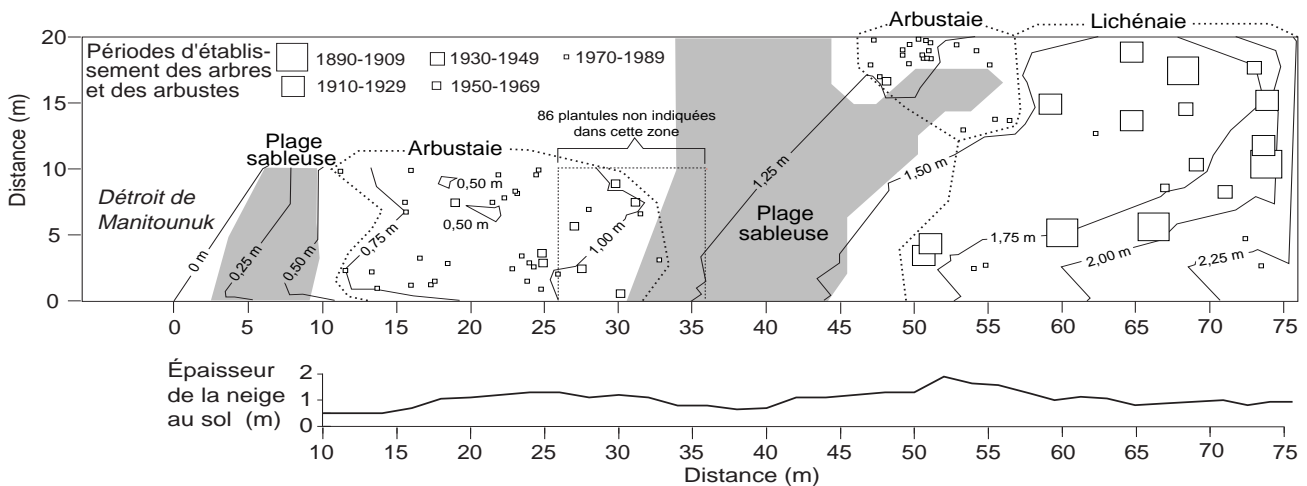


FIGURE 2. Distribution de l'épinette blanche selon l'âge. Les carrés blancs localisent les épinettes blanches selon leur période d'établissement (classes de taille des symboles). Entre 26 et 36 m de distance du rivage, 86 plantules ont été recensées, mais non cartographiées. L'épaisseur de la neige au sol, tel que mesurée en avril 1996, est aussi indiquée.

Distribution of white spruce according to tree age. White squares indicate the position of spruces according to their establishment period (symbol sizes). Between 26 and 36 m from shoreline, 86 seedlings were counted but not mapped. Snowpack depth as measured in April 1996 is also indicated.

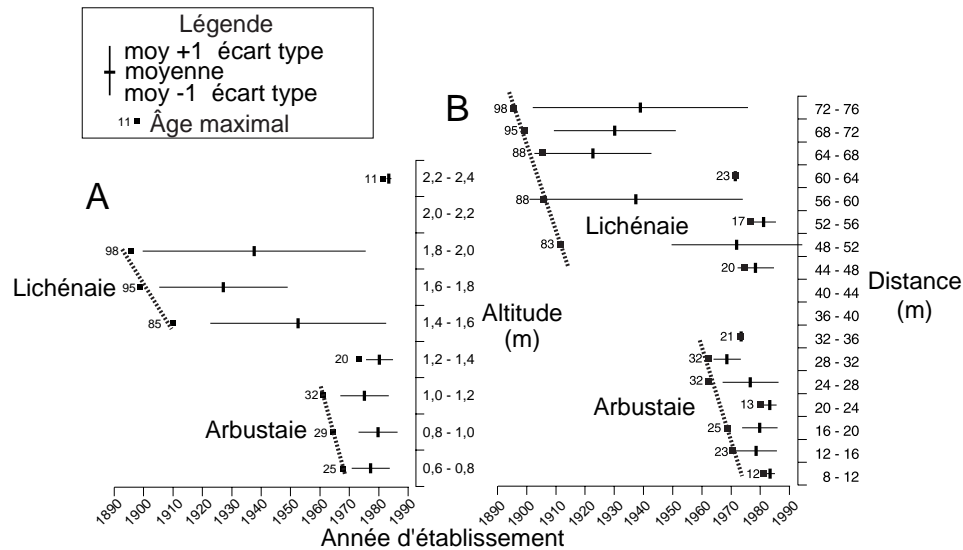


FIGURE 3. Distribution de l'épinette blanche selon l'âge moyen en fonction de l'altitude par rapport aux plaines mers supérieures (A) et de la distance par rapport à la limite des plus hautes eaux (B). Les droites représentent une approximation des taux de déplacement du front de colonisation basée sur la position des plus vieux individus établis dans les deux groupes d'épinettes (dans l'arbustaie et dans la lichénaie).

Position of white spruce according to age. A) Position in altitude above high-tide mark; B) distance to water edge. The dotted lines represent the approximate rate of the colonization front displacement based on the earlier pioneer trees established in the lichen and the shrub zones.

cement horizontal de 24 m entre 1890 et 1910 (moyenne de 1,6 m/an) et de 40 cm en altitude (2,6 cm/an). En moyenne, pour l'ensemble du peuplement, le déplacement horizontal aurait été de 0,7 m/an et vertical de 2,4 cm/an. Ces taux simplifient certainement une réalité plus complexe, mais ils fournissent tout de même une indication sur le rythme probable de déplacement du front de colonisation. Un échantillonnage plus étendu permettrait de mieux évaluer le taux de retrait de la mer qui permet la colonisation végétale et ainsi d'atteindre les estimations de Bégin *et al.*, (1993) qui stipulent que le relèvement isostatique moyen du XX^e siècle est de l'ordre de 1,2 à 1,5 m/100 ans. La complexité des déplacements du front de colonisation tient surtout du fait que le peuplement est composé véritablement de deux cohortes, tel que le soulignent les âges moyens à la figure 3. Hormis la dominance d'une cohorte établie entre 1965 et 1987, la structure d'âge du peuplement indique la présence d'individus depuis la fin du XIX^e siècle (fig. 4A). Elle montre une lacune à l'emplacement des cohortes des années 1951 à 1961. Malgré un relevé méticuleux, considérant au décimètre près les moindres plantules, il n'y a pas eu de régénération depuis 1988 (échantillonnage réalisé en 1996). Dans l'arbustaie, on trouve les plantules récentes d'épinettes. Or, la vigueur de cette expansion arbustive semble dépendre du substrat, celles-ci réussissant moins bien à s'installer et à croître sur les cordons de plage comme c'est le cas à la limite inférieure du site étudié (fig. 2). C'est d'ailleurs sur ces plages que la couche de neige au sol est la plus mince.

STRUCTURE DES POPULATIONS ARBUSTIVES

La frange arbustive qui abrite la plus récente cohorte d'épinette blanche se compose des trois espèces ligneuses suivantes en ordre d'importance : *Salix glauca* (n = 70), *Betula glandulosa* (n = 33) et *Ledum groenlandicum* (n = 13). D'après l'âge des plus vieux individus en place, il semble que *Salix* et *Betula* soient les premiers arrivants

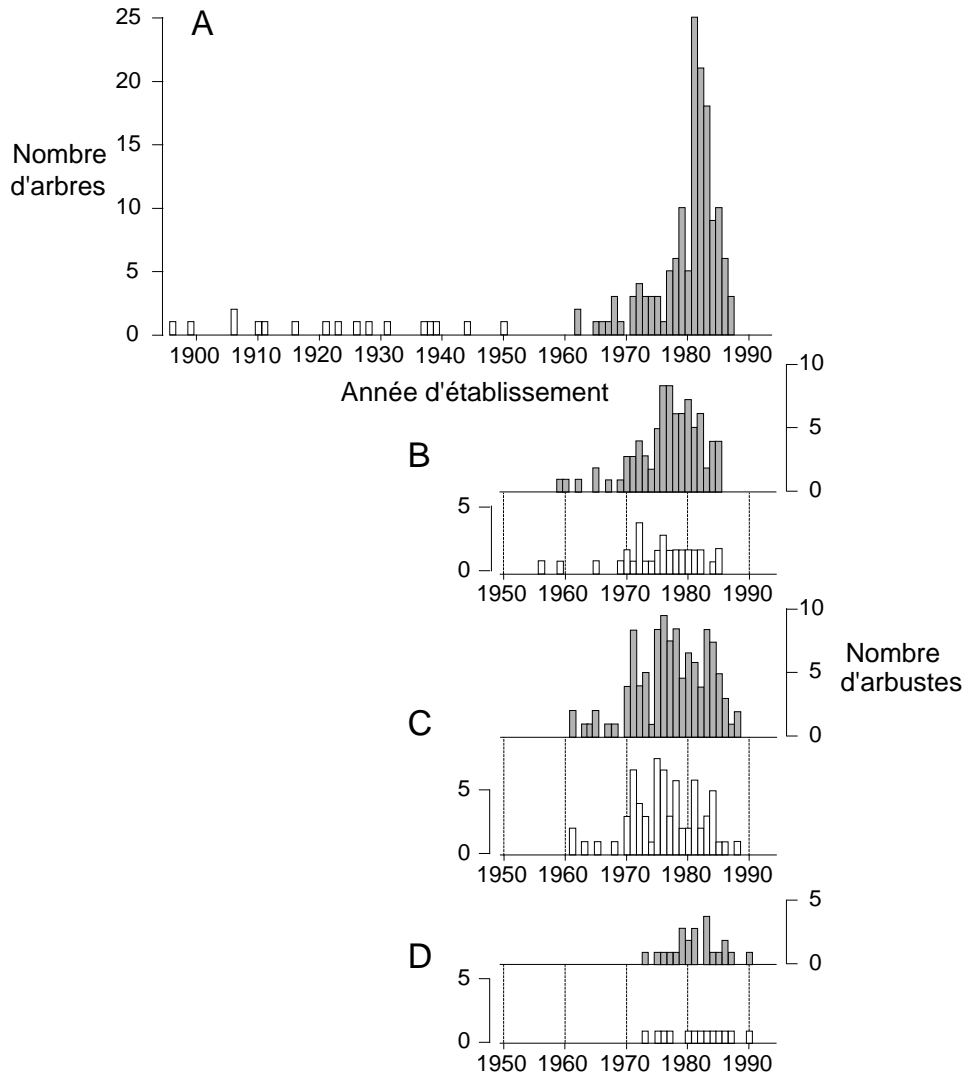
(1956-1961), suivis de loin par *Ledum* (1973), beaucoup moins abondant (fig. 4B, C et D). La densification des individus polycauls a rapidement suivi leur établissement (âge des tiges, fig. 4), mais tout développement semble inhibé depuis 1990, à la fois l'établissement de nouveaux arbustes et leur multiplication végétative par l'ajout de nouvelles tiges basales. Toute expansion vers l'eau de la frange arbustive se ferait sur un cordon de plage sableuse (distance de 5 à 10 m de la limite des plaines mers supérieures, fig. 2) dont l'épaisseur croît vers l'estran. La marge intérieure de la frange d'arbustes est faite de vieux arbustes comportant beaucoup de branches mortes, peu de grosses tiges vivantes, mais d'abondantes petites tiges basales nouvellement formées (>4 ans). La cohabitation d'une cohorte massive d'épinette blanche à l'emplacement de la frange arbustive incite à mettre leurs structures d'âge en comparaison (fig. 4A). Vers la fin de la période d'établissement des arbustes, soit vers 1981, l'expansion du front de colonisation de l'épinette blanche semble s'être intensifiée jusqu'à ce qu'il atteigne la position occupée par la plage sableuse.

ÉLONGATION DE L'ÉPINETTE BLANCHE

Le taux d'élongation annuelle des tiges des épinettes établies dans la frange arbustive augmente sensiblement avec l'âge (fig. 5A), mais aussi avec la densification de la masse des tiges des arbustes qui les entourent (fig. 4B, C et D). Les épinettes entourées d'arbustes moribonds présentent aussi des signes de dégradation. Cela se produit surtout à l'interface entre l'arbustaie et la lichénaie. Les épinettes ont d'abord eu une phase initiale d'élongation rapide, mais leur croissance au-dessus des arbustes (correspondant à la surface nivale moyenne) est soulignée par un fléchissement de leur taux de croissance apicale (fig. 5B). Le séjour de la cime des gaules à l'interface neige-air semble ainsi une étape cruciale influençant la survie de l'épinette. Bien que l'élongation soit synchrone dans

FIGURE 4. Structure d'âge des arbres et des arbustes. A) *Picea glauca*. Les bâtonnets tramés indiquent les épinettes établies dans l'arbustaie, les bâtonnets blancs correspondant à celles de la lichénaie. Les autres histogrammes représentent la structure d'âge des arbustes, B) *Betula glandulosa*, C) *Salix glauca* et D) *Ledum groenlandicum*. Chez les trois espèces, l'âge au collet est indiqué par des bâtonnets blancs et l'âge de l'ensemble des tiges (tous les arbustes étant polycaulaux) par des bâtonnets tramés.

Shrub and tree age structures. A) Picea glauca. The gray bars indicate the spruces in the shrub zone. The white ones show the spruces belonging to the lichen zone. The other histograms represent the shrub age structures. B) Betula glandulosa, C) Salix glauca and D) Ledum groenlandicum. For each species the diagram in gray corresponds to the basal stem age structure. The age of the shrubs as determined at the collar position is showed in white.



l'arbustaie et la lichénaie, le taux moyen d'élongation à la même période d'âge cambial des individus appartenant aux deux zones diffère 25 mm/an (1,52 et 1,27 cm/an dans les deux zones, respectivement).

DÉVELOPPEMENT DES TIGES PAR RAPPORT AU MILIEU ENVIRONNANT

Le profil de trois jeunes tiges d'épinette blanche révèle que, peu importe leur forme de croissance, elles montrent une croissance faible au cours des premières phases d'établissement. Celle-ci s'améliore rapidement vers l'âge de 10 ou 15 ans (fig. 6). Par ailleurs, le développement des tiges est symétrique (largeur des cernes uniforme selon les rayons). Plus de la moitié des jeunes épinettes blanches ont un port régulier sans perte de dominance apicale visible. Ce sont probablement tous des individus bien couverts de neige lors d'hivers caractérisés par des précipitations « moyennes » (exemple donné à la fig. 6A). En général, le taux de croissance (radiale et apicale) augmente jusqu'à ce que le gaulis atteigne la hauteur des arbustes (correspondant à

l'épaisseur modale de la neige au sol). La croissance au-dessus du couvert arbustif (qui indique la hauteur de la neige) est critique ; l'exposition au froid intense et à l'abrasion par les cristaux de neige soufflés par le vent peut tuer le bourgeon apical ou une partie de la cime. La réaction de l'arbre est de produire un relais apical à partir de l'éclosion d'un bourgeon latéral situé directement sous la partie morte ou d'une branche préexistante. L'exemple présenté à la figure 6B est celui d'une branche qui a repris, en 1991, la dominance apicale d'une cime dépérissante à une hauteur de 80 cm. La figure 6C montre une cime morte à l'âge de sept ans en 1991 (hauteur : 70 cm) et qui fut remplacée par une branche existant depuis 1982, mais dont la croissance a été grandement stimulée. Les anomalies de croissance semblent apparaître avec un certain synchronisme suggérant des conditions épisodiquement défavorables. Par exemple, le faible enneigement de l'hiver 1991 a occasionné la mortalité apicale d'environ le tiers des tiges ayant atteint la hauteur des arbustes. La hauteur des cimes mortes varie de 40 cm à 1,4 m, bien qu'elles présentent une distribution bimodale (fig. 7). L'un des modes correspond aux gaulis

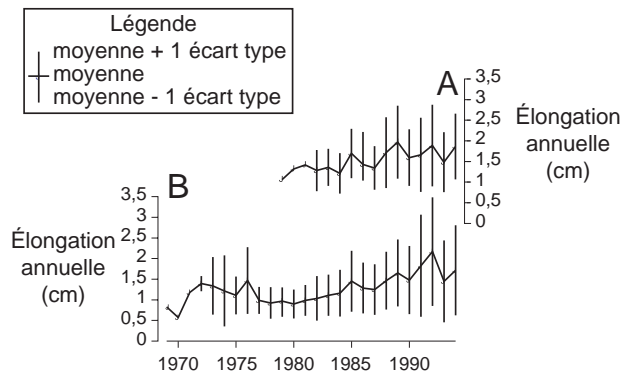


FIGURE 5. Élongation de l'épinette blanche. Les diagrammes présentent l'élongation moyenne annuelle des gaullis installés dans l'arbustiaie (A, n = 17) et à la marge de la lichénaie (B, n = 13).

Elongation of white spruce. The diagrams show the average yearly elongation rate of spruce saplings in the shrub zone (A, n = 17) and in the lichen zone (B, n = 13).

situés en marge de la lichénaie (50-59 cm), là où l'enneigement est moindre qu'au milieu de la frange arbustive où se trouvent les individus qui ont rapidement atteint la hauteur des arbustes (deuxième mode à 100-109 cm). Les tiges dépassant le couvert de neige (tel qu'observé en avril 1996, fig. 2) sont rares ; les parties émergentes présentent toutes une perte foliaire massive (cime dégarnie, le feuillage restant étant en grande partie roussi). Ainsi, le développement des tiges semble tributaire de l'ambiance créée par la structure de végétation en place.

La proportion d'arbres matures ayant un port normal et relativement symétrique avec une seule cime est curieusement élevée (8/16 individus), malgré les conditions rigoureuses d'exposition. Cela laisse présager que ce sont surtout les gaullis qui ne présentent pas de perte de dominance apicale qui subsistent dans la lichénaie. L'autre moitié du peuplement épars accuse une mortalité de cime, mais parfois bien au-delà de l'interface neige-air. Ces arbres exhibent tous une forme de croissance en bougeoir (Payette, 1974 ; Lavoie et Payette, 1992) avec une base surramifiée comportant une masse foliaire particulièrement abondante (d'une hauteur variant de 18 cm à 90 cm). Le tronc est dégarni de branches au-dessus de ce feuillage. Les branches mortes attachées aux tiges sont rares. Par ailleurs, plusieurs individus matures portaient des cônes à leur cime. Bien que la reproduction sexuée ne semble pas privilégiée dans cet environnement limitatif, un individu possédait 45 strobiles femelles et un autre 179. Les deux arbres matures dont le profil de tige est présenté à la figure 8 appartiennent aux deux groupes ci-haut mentionnés, soit les arbres sans perte de dominance apicale (fig. 8A) et ceux présentant une mortalité d'axe (fig. 8B). Malgré cette différence, les deux tiges montrent un patron de croissance similaire. Avant 1930, la croissance radiale est faible sous les 50 cm et accompagne une élongation lente de la tige en bas âge (<10 ans chez l'arbre A et <30 ans chez l'arbre B). Après cette période de croissance lente, le passage de l'interface neige-air ne semble pas avoir touché l'arbre A, au contraire de l'arbre B qui

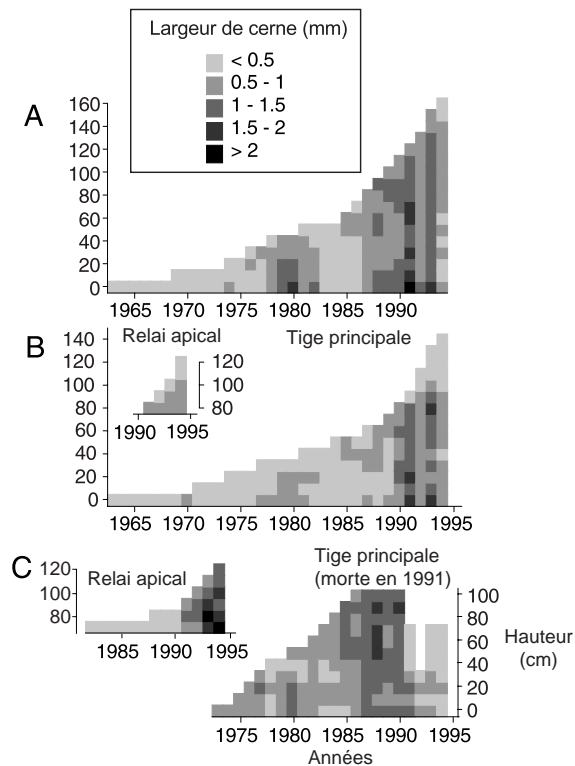


FIGURE 6. Profil longitudinal de trois jeunes tiges d'épinette blanche occupant la frange arbustive. La tige A a un port régulier sans reprise apicale, au contraire des tiges B et C.

Stem profiles of three spruce saplings in the shrub zone. Shoot A has a regular habit without loss of apical dominance. Shoots B and C indicates new leading shoots following apical death of the main stem.

montre une élongation de l'axe principal particulièrement lente, jusqu'à ce qu'il ait atteint une hauteur d'environ 80 cm. Les deux arbres présentent des cernes larges sur une bonne partie de la tige entre 1940 et 1970, ce qui est conforme à d'autres observations ailleurs dans la zone subarctique (Pereg et Payette, 1998 ; Boivin et Bégin, 1997). L'arbre B accuse une mortalité de cime en 1960, dont la dominance est reprise par une branche périapicale préexistante. Sa croissance demeure faible toutefois, si bien qu'une nouvelle cime se développera en 1969. Bien que la période de suppression initiale puisse avoir été plus longue chez certains arbres aujourd'hui matures que chez les gaullis actuels, le patron de développement des tiges est similaire, surtout en ce qui concerne le développement difficile de l'épinette lorsque les individus atteignent une hauteur correspondant à l'emplacement de l'interface neige-air.

ASSEMBLAGES DES MACRORESTES VÉGÉTAUX SUBACTUELS

Le but de l'analyse des macrorestes de la base de l'humus est principalement de vérifier si la toposéquence végétale actuelle exprime la succession par suite de l'émergence du rivage. Le cortège floristique regroupe 43 taxons, dont 24 espèces de plantes vasculaires et 10 bryophytes (tabl. I). Les assemblages subfossiles sont comparés à la liste des taxons actuellement en place. Les échantillons ana-

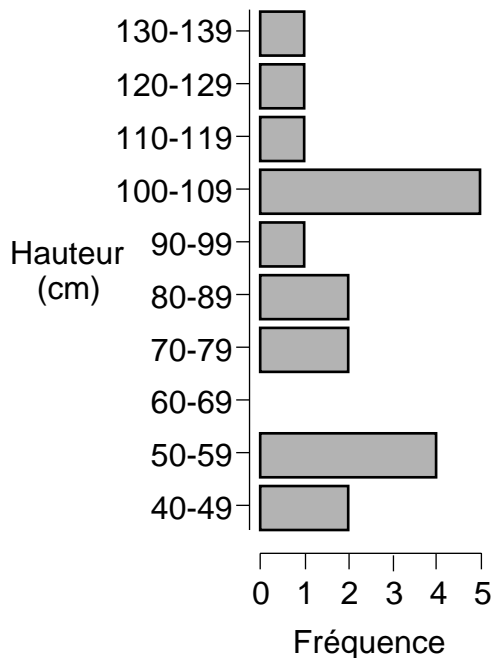


FIGURE 7. Fréquence des gaullis occupant l'arbustaie et la marge de la lichénaie, selon la hauteur des cimes mortes.

Frequency distribution of spruce apical loss in the shrub zone and at its outer edge near the lichen zone.

lysés appartiennent à l'arbustaie, à l'interface arbustaie-lichénaie et à la lichénaie.

Comme ces rivages en émergence ont un jour été colonisés par les halophytes et les héliophytes, des éléments de la liste de taxons occupant l'herbaciaie littorale actuelle se retrouvent dans le cortège des plantes subactuelles. Dans l'arbustaie, la liste des taxons subactuels correspond sensiblement aux assemblages actuels, bien que certains arbustes soient peu représentés (*Ledum* et *Salix*). Cette zone est passée d'un cortège minimal de treize taxons subfossiles à huit dans l'arbustaie actuelle, ce qui témoigne d'un changement de végétation. À l'interface entre l'arbustaie et la lichénaie, les taxons de l'arbustaie ont perduré : principalement *Picea glauca*, *Betula glandulosa*, *Empetrum nigrum*, *Ledum groenlandicum*, *Dicranum* sp. et *Sphagnum nemoreum*. D'autres espèces présentes dans les assemblages subfossiles semblent avoir disparu ou sont moins représentées dans la végétation actuelle : *Rubus arcticus*, *Arenaria arctica*, *Carex trisperma*, *Juncus balticus*, *Drepanocladus* sp., *Polytrichum* sp. Par ailleurs, *Salix glauca*, *Lathyrus maritimus*, *Luzula* sp., *Dicranum acutifolium* et *Aulacomnium palustre* semblent être de nouveaux arrivants. En cette position du rivage, la richesse floristique est passée de 14 à 10 taxons. Dans la lichénaie, *Picea*, *Ledum groenlandicum*, *Carex* sp., *Dicranum* sp., *Pleurozium shreberi* et *Polytrichum* sp. ont persisté, alors que *Betula glandulosa*, *Empetrum nigrum*, *Achillea millefolium*, *Carex* sp., *Juncus balticus*, *Oryzopsis canadensis*, *Polytrichum strictum*, *Ptilidium* sp., *Sphagnum* sp. et *Gymnocolea inflata* semblent être disparus. *Vaccinium vitis-idaea*, *Pedicularis groenlandica* et *Dicranum spadicum* seraient arrivés récemment. Comme dans les autres zones, le cortège des taxons subfossiles est

plus riche que l'actuel (15 taxons contre 10), ce qui pourrait correspondre à la réalité dans la mesure où les restes qui témoignent de leur présence n'ont pas été transportés d'un étage de végétation à l'autre et que les plantes qu'ils représentent ont vécu au même moment.

DISCUSSION

Le développement des forêts ouvertes d'épinette blanche dépend du taux d'émergence des terres, de la capacité de multiplication des populations, de la facilitation de l'établissement des semis par la nucléation des populations arbustives, de la survie des plantules et des gaullis lors des étapes critiques de leur croissance en hauteur et de la survie des arbres au stade mature dans un environnement exposé.

L'émergence encore rapide des terres par suite du rétablissement de l'équilibre glacio-isostatique permet une succession primaire menant au développement d'écosystèmes forestiers ou toundriques gardant sensiblement les mêmes caractéristiques durant plusieurs centaines d'années. Le taux de colonisation des rivages émergés par les arbustes (von Mörs et Bégin, 1993) suivis des arbres (Bégin *et al.*, 1993 ; Grégoire et Bégin, 1993) épouse intimement la projection des taux d'émergence des terres appuyée de la datation au radiocarbone des paléorivages (Allard et Tremblay, 1983). Les travaux d'Ericson (1980, 1981) et de Cramer (1985) sur les rivages du golfe de Bothnie relatent le même phénomène successional menant à des populations denses d'*Alnus glutinosa*, malgré un taux d'émergence moindre (9 mm/an) qu'en Hudsonie (1,2 à 1,5 cm/an). La succession écologique des forêts tempérées du sud du golfe fait aussi l'objet des travaux de Svensson (1998), en Suède, et de Vartiainen (1980), en Finlande, portant sur la part relative des facteurs autogènes et allogènes dans la succession forestière primaire. La progression du front de colonisation est mesurée indirectement par l'âge des premiers arrivants le long de la pente riveraine. Dans le site étudié au détroit de Manitounuk, l'hétérogénéité du substrat le long de la pente semble avoir influencé cette progression. En effet, la mort des épinettes et des arbustes sur les crêtes de plages sableuses, des restes au sol attestant de leur présence, crée des lacunes dans la structure d'âge. Seules les cohortes établies de part et d'autre de ces crêtes de plages survivent. En marge de l'arbustaie actuelle, la colonisation récente semble ainsi limitée par l'effet barrière de ces sédiments sableux impropres à la colonisation arbustive. Vu du haut des airs, des bandes d'épinettes persistent en marge des crêtes de plages soulevées successives, là où les limons marins affleurent.

Les arbustes jouent un rôle majeur dans l'établissement de l'épinette. *Betula* et *Salix* s'établissent en premier sur les substrats humides, suivis de *Ledum*, soit à l'emplacement d'un important drainage hypodermique à la limite des plaines mers supérieures. La salinité des sols est de moins de 1 ‰, le lessivage étant rapide après l'émergence des terres. Le déplacement vers le bas de cette bande riveraine où la nappe phréatique affleure durant une bonne partie de l'été change les conditions de croissance des arbustes. La frange arbustive est ainsi composée d'un front d'expansion vers l'eau et

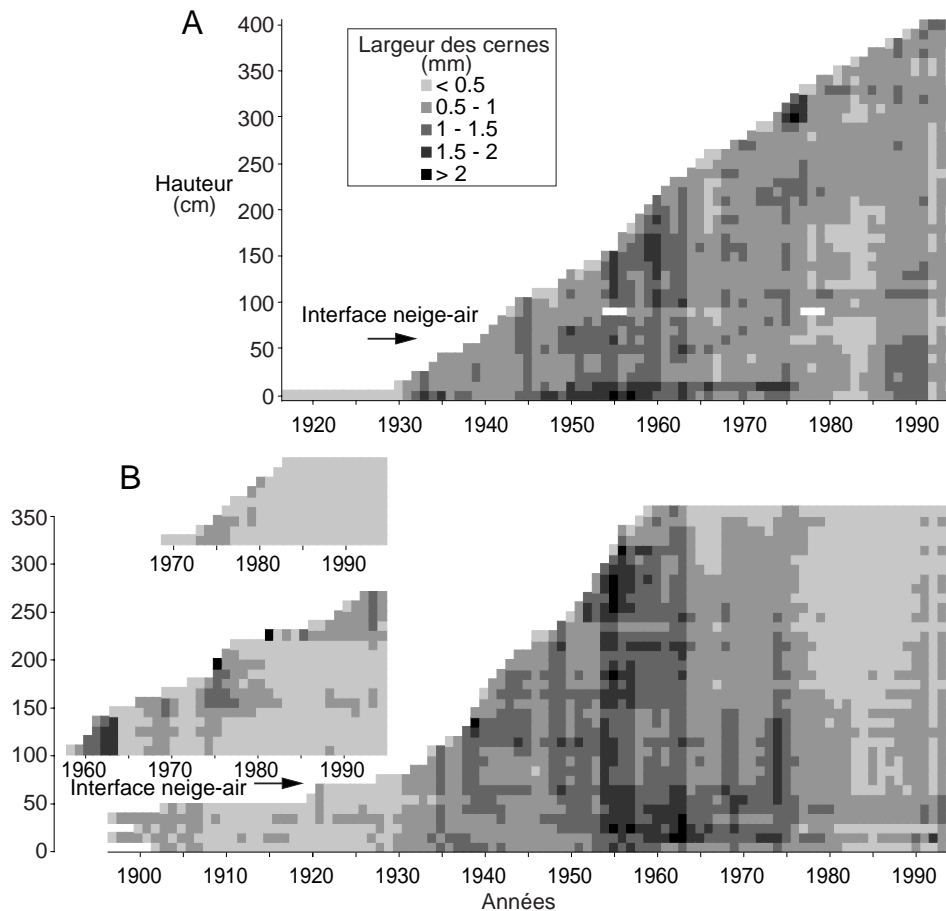


FIGURE 8. Profil longitudinal des tiges de deux arbres matures dans la lichénaie. L'exemple A est celui d'un bougeoir n'ayant apparemment accusé aucune mortalité apicale depuis son installation (âge : 78 ans). La tige B (âgée de 98 ans) montre une perte de dominance apicale en 1960. Une branche apparue en 1958 reprend la dominance. Sa croissance faible stimule le développement d'une nouvelle cime en 1969.

Stem profile of two mature trees in the lichen zone. Example A shows a tree that had never loose apical dominance (age: 78 yr). Stem B (age 98 yr) shows apical loss in 1960. A pre-existing branch (1958) took over the dominance. A new leading shoot added in 1969, the former having a very slow growth rate.

d'une bande de dépérissement interne. Entre les deux, les épinettes s'établissent massivement par semis. L'apport de matière organique et le surcimage protège les plantules de la dessiccation. Leur croissance initiale est toutefois lente. La protection procurée par les arbustes tient surtout à leur capacité à retenir la neige, qui, dès les premières précipitations, recouvre les semis et les protège du froid durant tout l'hiver. La croissance de l'épinette suit de près la densification des tiges des arbustes. Leur élévation est optimale peu après que les arbustes aient atteint leur densité.

La survie des plantules et des gaulis semble dépendre de leur exposition au vent et au froid hivernal. En effet, dès que l'épinette atteint une hauteur dépassant le couvert de neige, une perte foliaire massive s'ensuit par dessiccation. Ce phénomène est très bien rapporté dans les travaux portant sur l'origine des formes anormales des épinettes. L'abrasion par les cristaux de neige déplacés par le vent et la dessiccation par le froid causent la mort des cellules (Baig et Tranquillini, 1976, 1980 ; Colombo, 1994 ; Frey, 1983 ; Hadley et Smith, 1983, 1986, 1989). Cette dégradation de la cime est accentuée aussi par suite d'étés au cours desquels la somme d'unités thermiques nécessaires à l'aoûtement est minimal. En effet, Hadley et Smith (1989) ont montré qu'une cuticule trop mince sur les feuilles et les

bourgeons les rend davantage susceptibles à la dessiccation ou à l'abrasion nivale au cours de l'hiver suivant. La majorité des cimes dépassant la hauteur des arbustes étaient mortes (mort du bourgeon apical ou des dernières unités de croissance). Les seules tiges qui semblent résister sont celles ayant un abondant feuillage basal, comme en témoignent les épinettes en forme de bougeoirs occupant actuellement la lichénaie. Il est possible que la masse photosynthétique imposante de ces épinettes permettent un aoûtement adéquat et ainsi la survie hivernale des cimes exposées. Leur croissance rapide porte en quelques années le bourgeon apical annuel au-dessus de l'interface critique neige-air, le soustrayant ainsi aux stress létaux. Or, il semble qu'à la marge interne de l'arbustaire où les arbustes se dégradent, seules ces épinettes vigoureuses survivent. La réduction de l'épaisseur de la neige par la diminution de la capacité collectrice des arbustes en dégradation, abaisse aussi la zone critique et réduit d'autant la probabilité d'abrasion de la cime des épinettes environnantes. Les survivants sont donc épars. Au cours des deux dernières décennies, les enregistrements climatologiques (station de Kuujuaarapik) indiquent une diminution des précipitations nivales se soldant par une réduction de l'épaisseur moyenne de la neige au sol au début, comme à la fin

TABLEAU I

Végétation actuelle et macrorestes végétaux dans chacun des étages riverains

	Herbacaie actuelle	Arbustaie actuelle	Arbustaie subactuelle	Interface arbustaie-lichénaie actuelle	Interface arbustaie-lichénaie subactuelle	Lichénaie actuelle	Lichénaie subactuelle
Taxons vasculaires							
<u>Arbres</u>							
<i>Picea</i> sp.			gr fe		gr fe rm		gr fe
<i>Picea glauca</i>		X		X	gr	X	
<u>Arbustes</u>							
<i>Betula glandulosa</i>		X	gr	X	gr		gr fe
<i>Empetrum nigrum</i>			fe	X	gr		gr
<i>Ledum groenlandicum</i>		X		X	gr fe	X	fe
<i>Rubus arcticus</i>	X		gr		gr fe		
<i>Salix glauca</i>	X	X		X			
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>						X	
<u>Plantes herbacées</u>							
<i>Achillea millefolium</i>							gr
<i>Arenaria arctica</i>					gr		
<i>Arenaria peploides</i>	X						
<i>Armeria maritima</i>	X						
<i>Carex</i> sp.					gr	X	gr
<i>Carex lasiocarpa</i>			gr				
<i>Carex trisperma</i>			gr		gr		
<i>Cyperus</i> sp.			gr				
<i>Elymus arenarius</i>	X	X					
<i>Juncus balticus</i>	X		gr		gr		gr
<i>Lathyrus maritimus</i>	X			X			
<i>Ligusticum scothicum</i>	X						
<i>Luzula</i> sp.	X			X			
<i>Lycopodium annotinum</i>		X					
<i>Oryzopsis canadensis</i>	X						gr
<i>Pedicularis</i> sp.						X	
<i>Pedicularis groenlandica</i>						X	
<i>Pyrola</i> sp.	X						
<i>Scirpus</i> sp.							
<i>Scirpus validus</i>			gr				
<u>Bryophytes</u>							
<i>Aulacomnium palustre</i>					fe		
<i>Dicranum</i> sp.	X		fe		fe	X	fe
<i>Dicranum acutifolium</i>				X			
<i>Dicranum spadiceum</i>						X	
<i>Drepanocladus</i> sp.					fe		
<i>Drepanocladus fluitans</i>			fe				
<i>Drepanocladus revolvens</i>			fe				
<i>Gymnocolea inflata</i>						X	
<i>Pleurozium shreberi</i>		X	fe			X	fe
<i>Polytrichum</i> sp.		X			fe	X	fe
<i>Polytrichum strictum</i>							fe
<i>Ptilidium</i> sp.							fe
<i>Sphagnum</i> sp.					fe		fe
<i>Sphagnum nemoreum</i>				X			

X, taxon présent; gr, graine; fe, feuille; rm, rameau.

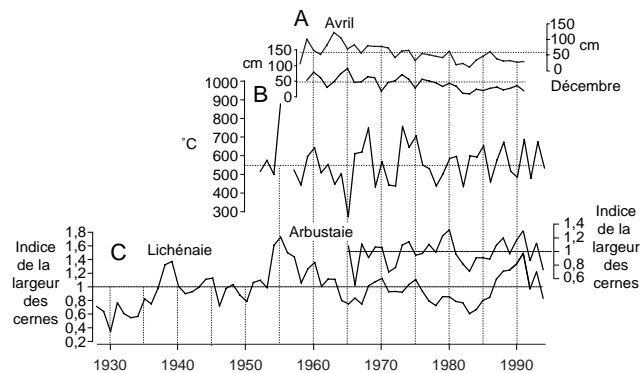


FIGURE 9. Conditions climatiques et croissance radiale de l'épinette. A) Épaisseur de la neige au sol en décembre et en avril du même hiver. B) Somme des degrés-jour de croissance au-dessus de 5 °C. C) Courbes de croissance radiale de l'épinette dans l'arbustaie ($n = 17$ gaulis) et la lichénaie ($n = 16$ arbres).

Spruce radial growth and climatic conditions: A) Snow depth in late December and late April in the same winter. B) Sum of growth degree-days above 5 °C. C) Radial growth curves of spruces in the shrub zone ($n = 17$ samplings, above curve) and in the lichen zone ($n = 16$ trees, below curve).

de l'hiver (fig. 9A). Dans un tel contexte, il est possible que les jeunes épinettes en marge de l'arbustaie aient eu un faible taux de survie, ne pouvant bénéficier de la protection d'une épaisse couche de neige au sol.

À l'emplacement de la lichénaie, les macrorestes arbustifs forment un lit dense à la base de l'humus attestant de la présence d'une arbustaie au moment de l'établissement des arbres. La survie des conifères dans la lichénaie aujourd'hui exposée tient à leur vigueur au stade de gaulis et à la surramification basilaire leur permettant, d'une part, de retenir la neige qui procure au feuillage une protection hivernale, et, d'autre part, de soutenir une masse foliaire suffisante pour assurer une croissance et une maturation suffisante des organes. Les arbres ont tous la forme de bougeoirs avec le tronc principal dégarni de branches. L'absence de cicatrice de mortalité de branche à la surface des troncs indique que celles-ci sont mortes en bas âge dès que la tige était exposée au-dessus du couvert de neige. Les rares arbres qui arrivent à s'installer de nos jours dans la lichénaie ont, dès le stade de gaulis, un tronc irrégulier, marqué par de multiples épisodes de mortalité d'axes et de reprise apicale. La frange arbustive initiale a donné aux arbres de la lichénaie une forme qui semble mésadaptée aux conditions actuelles de grande exposition aux éléments. Ce phénomène a été souligné par Ritchie (1957) qui a étudié une telle séquence de colonisation de l'épinette blanche au Manitoba. D'ailleurs, sur les collines lichéniques dévastées par le feu dans la région, l'épinette blanche adopte des formes rabougries tôt, en bas âge.

La présence de strobiles femelles matures dans les arbres de plus de 2 m de hauteur ne garantit pas la maturation des graines, mais la reproduction et la gaméto-génèse ne semblent pas être inhibées par l'exposition. Les travaux de Zasada *et al.* (1992) ont montré que la maturation des graines est fonction de la somme thermique dont

peuvent bénéficier les arbres. Il faudrait en moyenne de 670 à 700 degrés-jours de croissance ($DJC > 5$ °C) pour que l'épinette blanche produise des graines pouvant remplir les trois quarts des cavités embryonnaires (seuil de maturation propice à la germination). Les travaux portant sur l'épinette noire (Sirois, 1992 ; Sirois *et al.*, 1999) indiquent un seuil de 800 à 900 DJC. D'après les données climatologiques de Kuujuarapik, la moyenne de la somme thermique cumulée au cours des étés de 1952 à 1994 a été de 550 DJC (fig. 9B). Le seuil de 670 DJC n'a été atteint que de façon épisodique. L'abondance des semis dans l'arbustaie riveraine des Manitounuk indique un réservoir de graines suffisant pour assurer la régénération. Ces graines pourraient avoir été transportées par le vent en provenance de formations plus denses d'épinettes avoisinantes, dans lesquelles, la densité forestière permet une rétention de chaleur permettant de cumuler des DJC au-delà du seuil critique. Les semis sont d'ailleurs abondants dans ces formations.

La bonne croissance des arbres qui survivent aux stress hivernaux est garante de leur survie. En effet, après la période de surcimage assurée par les arbustes, seules les tiges à croissance rapide survivent. Une courbe dendrochronologique moyenne établie à partir des arbres de la lichénaie illustre la période initiale d'amélioration progressive de la croissance au cours de leur stade juvénile (soit les 30 premières années, correspondant à la longévité moyenne des arbustes) (fig. 9C). Dans la lichénaie, seuls quelques individus auront un tel patron de croissance stimulé par l'accroissement de leur masse foliaire et leur accès à la lumière. Les séries de la lichénaie, comme de l'arbustaie, indiquent que partout la croissance de l'épinette est stimulée par la somme thermique estivale (indice Gleichläufigkeit [G] : épinettes de l'arbustaie et $DJC = 69$ %, arbres de la lichénaie et $DJC = 74$ %). Or, depuis le début du siècle, l'expansion de l'épinette blanche vers l'eau se produirait dans des conditions thermiques nettement plus favorables que lors du XIX^e siècle (Payette et Fillion, 1985). Dans ce contexte, le maintien des bougeoirs aux tiges droites dans des conditions hivernales difficiles tient de la survie des gaulis les plus vigoureux, facilitée par la présence initiale des arbustes. Le faciès clairsemé du peuplement d'épinette dans la lichénaie, malgré une production suffisante de graines viables, serait le résultat de l'inhibition de la régénération par la mortalité des semis, là où la neige soufflée par le vent ne s'accumule pas suffisamment pour les isoler des stress thermiques.

REMERCIEMENTS

Cet article est tiré d'un mémoire de maîtrise réalisé sous l'encadrement scientifique du Centre d'études nordiques (CEN) de l'Université Laval. L'auteure principale a bénéficié d'une bourse du Programme de formation scientifique dans le Nord du ministère des Affaires indiennes et du Nord canadien. Les auteurs remercient Sylvain Renaudin et Marie-Hélène Ruz pour leur aide lors des travaux de terrain, Luc Cournoyer pour ses conseils dans l'analyse dendrochronologique au CEN et Dominique Arseneault et un lecteur qui a souhaité garder l'anonymat pour leurs commentaires criti-

ques. L'analyse des macrorestes végétaux a été menée sous la supervision de Najat Bhiry (CEN et Département de géographie de l'Université Laval). Les commentaires de Luc Sirois (Université du Québec à Rimouski) et de Christian Bégin (Centre géoscientifique de Québec) sur le mémoire à l'origine de cet article ont été grandement appréciés.

RÉFÉRENCES

- Allard, M. et Seguin, M.K., 1987. Le pergélisol au Québec nordique, bilan et perspectives. *Géographie physique et Quaternaire*, 41 : 141-152.
- Allard, M. et Tremblay, G., 1983. La dynamique littorale des îles Manitounuk durant l'Holocène. *Zeitschrift für Geomorphologie*, 47 : 61-95.
- Allard, M., Caron, S. et Bégin, Y., 1996. Climatic and ecological controls on ice segregation and thermokarst : The case history of a permafrost plateau in northern Québec. *Permafrost and Periglacial Processes*, 7 : 207-227.
- Baig, M.N. et Tranquillini, W., 1976. Studies on upper timberline : Morphology and anatomy of Norway spruce (*Picea abies*) and stone pine (*Pinus cembra*) needles from various habitat conditions. *Canadian Journal of Botany*, 54 : 1622-1632.
- Baig, M.N. et Tranquillini, W., 1980. The effects of wind and temperature on cuticular transpiration of *Picea abies* and *Pinus cembra* and their significance in desiccation damage at treeline. *Oecologia*, 47 : 252-256.
- Beaulieu, N., 1997. Évolution d'un rivage subarctique soumis au relèvement glacio-isostatique, Détroit de Manitounuk, Hudsonie. Québec, Thèse de maîtrise, Université Laval, 165 p.
- Bégin, Y., Bérubé, D. et Grégoire, M., 1993. Downward migration of coastal conifers as a response to recent land emergence in eastern Hudson Bay, Québec. *Quaternary Research*, 40 : 81-88.
- Boivin, S. et Bégin, Y., 1997. Development of black spruce (*Picea mariana*) shoreline stand in relation to snow level variations at Lake Bienville in northern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 27 : 295-303.
- Cailleux, A. et Hamelin, L.-E., 1969. Poste-de-la-Baleine (Nouveau-Québec) : exemple de géomorphologie complexe. *Revue de géomorphologie dynamique*, 19 : 129-150.
- Colombo, S.J., 1994. Timing of cold temperature exposure affects root and shoot frost hardiness of *Picea mariana* container seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 9 : 52-59.
- Cramer, W., 1985. The effect of sea shore displacement on population age structure of coastal *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Holarctic Ecology*, 8 : 265-272.
- Ericson, L., 1980. The downward migration of plants on a rising Bothnian sea-shore. *Acta Phytogeographica Suecica*, 68 : 61-72.
- 1981. Aspects of shore vegetation of the Gulf of Bothnia. *Wahlenbergia*, 7 : 45-60.
- Fairbridge, R.W. et Hillaire-Marcel, C., 1977. An 8000-yr palaeoclimatic record of the 'Double-Hale' 45-yr solar cycle. *Nature*, 268 : 413-416.
- Fayle, D.C.F., 1973. Patterns of annual xylem increment integrated by contour presentation. *Canadian Journal of Forest Research*, 3 : 105-111.
- Filion, L. et Payette, S., 1976. La dynamique de l'enneigement en région hémiarctique, Poste-de-la-Baleine, Nouveau-Québec. *Cahiers de géographie de Québec*, 20 : 275-301.
- Frey, W., 1983. The influence of snow on growth and survival on planted trees. *Arctic and Alpine Research*, 15 : 241-251.
- Fritts, H.C., 1976. *Tree rings and climate*. Academic Press, London, 567 p.
- Grégoire, M. et Bégin, Y., 1993. The recent development of a mixed shrub conifer community on a rapidly emerging coast (Eastern Hudson Bay, subarctic Québec, Canada). *Journal of Coastal Research*, 9 : 924-933.
- Hadley, J.L. et Smith, W.K., 1983. Influence of wind exposure on needle desiccation and mortality for timberline conifers in Wyoming. *Arctic and Alpine Research*, 15 : 127-135.
- 1986. Wind effects on needles of timberline conifers : Season influence on mortality. *Ecology*, 67 : 12-19.
- 1989. Wind erosion of leaf surface wax in alpine timberland conifers. *Arctic and Alpine Research*, 21 : 392-398.
- Hillaire-Marcel, C., 1976. La déglaciation et le relèvement isostatique sur la côte est de la baie d'Hudson. *Cahiers de géographie de Québec*, 20 : 185-220.
- 1981. Continental ice complexes : Distinction between centres of outflow and centres of loading of the crust-example of the eastern Laurentide Ice-Sheet. *Zeitschrift für Geomorphologie*, 25 : 225-228.
- Jones, P.D., 1994. Hemispheric surface air temperature variations : A reanalysis and an update to 1993. *Journal of Climate*, 7 : 1794-1802.
- Lavoie, C. et Payette, S., 1992. Black spruce growth forms as a record of a changing winter environment at treeline, Québec, Canada. *Arctic and Alpine Research*, 24 : 40-49.
- Lescop-Sinclair, K. et Payette, S., 1995. Recent advance of the arctic treeline along the eastern coast of Hudson Bay. *Ecology*, 83 : 929-936.
- Parker, D.E., Jones, P.D., Bevan, A. et Folland, C.K., 1994. Interdecadal changes of surface temperature since the late 19th century. *Journal of Geophysical Research*, 99 : 14373-14399.
- Payette, S., 1974. Classification écologique des formes de croissance de *Picea glauca* (Moench) Voss et de *Picea mariana* (Mill.) BSP. en milieux subarctiques et subalpines. *Naturaliste canadien*, 101 : 893-903.
- 1975. La limite septentrionale des forêts sur la côte orientale de la baie d'Hudson, Nouveau-Québec. *Naturaliste Canadien*, 102 : 317-329.
- 1976. Les limites écologiques de la zone hémiarctique entre la mer d'Hudson et la baie d'Ungava, Nouveau-Québec. *Cahiers de géographie de Québec*, 20 : 347-364.
- 1983. The forest-tundra and the present tree-lines of the northern Québec-Labrador Peninsula. *Nordica*, 47 : 3-23.
- Payette, S. et Filion, L., 1975. Écologie de la limite septentrionale des forêts maritimes, baie d'Hudson, Nouveau-Québec. *Naturaliste Canadien*, 102 : 783-802.
- Payette, S. et Filion, L., 1985. White spruce expansion at the tree-line and recent climatic change. *Canadian Journal of Forest Research*, 15 : 241-251.
- Payette, S., Filion, L., Gauthier, L. et Boutin, Y., 1985. Secular climate change in old-growth tree-line vegetation of northern Québec. *Nature*, 31 : 135-138.
- Payette, S. et Lagarec, D., 1972. Observations sur les conditions d'enneigement à Poste-de-la-Baleine, Nouveau-Québec. *Cahiers de géographie de Québec*, 16 : 469-481.
- Pereg, D. et Payette, S., 1998. Development of black spruce growth forms at treeline. *Plant Ecology*, 138 : 137-147.
- Plamondon-Bouchard, M., 1975. Caractéristiques et fréquence des nuages bas à Poste-de-la-Baleine en 1969. *Cahiers de géographie de Québec*, 19 : 311-330.
- Ritchie, J., 1957. The vegetation of northern Manitoba II. A prairie on the Hudson Bay Lowlands. *Ecology*, 38 : 429-435.
- Roche, Y. et Allard, M., 1996. L'enneigement et la dynamique du pergélisol : exemple du détroit de Manitounuk, Québec nordique. *Géographie physique et Quaternaire*, 50 : 377-393.
- Schweingruber, F.H., 1988. *Tree rings : Basics and applications of dendrochronology*. Kluwer, Dordrecht, 276 p.
- Scott, P.A., Bentley, C.V., Fayle, D.C.F. et Hansell, R.I.C., 1987. Crown forms and shoot elongation of white spruce at the treeline, Churchill, Manitoba, Canada. *Arctic and Alpine Research*, 19 : 175-186.
- Scott, P.A., Hansell, R.I.C. et Erickson, W.R., 1993. Influences of wind and snow on northern tree-line environments at Churchill, Manitoba, Canada. *Arctic*, 46 : 316-323.
- Sirois, L. 1992. The transition between boreal forest and tundra. p. 297-315. *In* H.H. Shugart, R. Leeman and G.B. Bonan, édit., *A system analysis of the global boreal forest*. Cambridge University Press, 565 p.

- Sirois, L., Bégin, Y. et Parent, J., 1999. Female gametophyte and embryo development of black spruce along a shore-hinterland climatic gradient of a recently created reservoir, Northern Québec. *Canadian Journal of Botany*, 77: 61-69
- Svensson, J., 1998. Structure and dynamics of an old-growth conifer forest on the rising boreal coastline. *Metla*, Research papers 714, p. 55-61. *In Proceedings of a Nordic Symposium, Vaasa, Finland, Feb.10-11, 1998.*
- Vartiainen, T., 1980. Succession of island vegetation in the land uplift area of the northernmost Gulf of Bothnia, Finland. *Acta Botanica Fennica*, 115 : 1-105.
- Von Mörs, I. et Bégin, Y., 1993. Shoreline Shrub Population Expansion in Response to Recent Isostatic Rebound, Eastern Hudson Bay, Québec, Canada. *Arctic and Alpine Research*, 25 : 15-23.
- Wilson, C., 1968. Notes on the climate of Poste-de-la-Baleine, Québec. *Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, Nordicana*, 24, 93 p.
- 1971. *Le climat du Québec. Première partie : atlas climatique.* Environnement Canada, Service de l'Environnement atmosphérique, Ottawa, 82 p.
- Zasada, J.C., Foote, M.H., Deneke, F.J. et Paterson, H., 1978. Case history of an excellent white spruce cone and seed crop in interior Alaska : Cone and seed production, germination, and seed survival. *USDA forest service General Tech Report PNW-65.* Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, Portland, Oregon.