





**UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI**

**COMMENT COMBINER DES ARBRES SUBFOSSILES ET  
VIVANTS POUR CONSTRUIRE DE LONGUES SÉRIES  
DENDROCHRONOLOGIQUES NON BIAISÉES ?**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© **JULIA AUTIN**

**Juillet 2013**



**Composition du jury :**

**Robert Schneider, président du jury, Université du Québec à Rimouski**

**Dominique Arseneault, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**Yves Bégin, codirecteur de recherche, INRS Eau Terre Environnement**

**Christian Bégin, examinateur externe, Ressources Naturelles Canada, Commission  
Géologique du Canada**

Dépôt initial le 22 avril 2013

Dépôt final le 9 juillet 2013



UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.



*Je dédie ce mémoire à mon  
père qui a su éveiller ma curiosité  
scientifique et m'apprendre le goût de  
l'effort par les sentiers parfois  
escarpés de nos randonnées  
estivales...*



## ***REMERCIEMENTS***

Je remercie chaleureusement mon directeur, Dominique Arseneault, qui m'a confié ce travail de recherche fascinant et m'a fourni l'opportunité de m'immerger dans une démarche scientifique complète et extrêmement enrichissante. Je lui suis infiniment reconnaissante pour sa disponibilité, sa patience pédagogique et son encadrement avec lequel j'ai tant apprécié travailler. Je remercie mon collègue, Fabio Gennaretti, pour le prêt de ses données sur les échantillons subfossiles. Fabio aura été d'une aide, d'un soutien et d'une complicité fort appréciés (on se souviendra de « *l'ours sur ta tête* »...). Je remercie aussi mon co-directeur, Yves Bégin, ainsi que l'équipe du projet ARCHIVES. Que le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie, Hydro-Québec, Ouranos, ArcticNet et le Centre d'Études Nordiques soient également remerciés pour le financement accordé à ce projet.

Je remercie enfin ma famille, pour le soutien et les encouragements qu'elle m'a apportés dans les moments plus difficiles que comporte indéniablement un tel projet. Merci aussi pour votre regard extérieur, votre aide et vos efforts pour comprendre ce sur quoi a porté ce travail !



## **RÉSUMÉ**

La présente étude vise à apporter un éclairage méthodologique sur la construction des longues séries dendrochronologiques combinant des arbres subfossiles puisés dans des lacs et des arbres riverains vivants à des fins de reconstitutions climatiques. L'objectif principal est de vérifier si la hauteur d'échantillonnage influence le patron de croissance des épinettes noires (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.) riveraines, et si oui, de voir comment ce phénomène peut introduire des biais dans les longues séries dendrochronologiques standardisées avec l'approche RCS. Comme l'approche RCS présuppose que la croissance ne varie pas avec la hauteur et que les subfossiles correspondent à des hauteurs de tiges variées, alors une variation du patron de croissance avec la hauteur pourrait invalider l'approche RCS chez les subfossiles. Des analyses de tiges détaillées ont été réalisées sur des arbres riverains vivants en bordure de trois lacs afin de caractériser la croissance en fonction de la hauteur. Nous avons aussi prélevé des arbres subfossiles dans ces lacs afin de vérifier l'homogénéité des patrons de croissance entre les arbres subfossiles et vivants. Les résultats indiquent que le patron de croissance des arbres riverains varie systématiquement avec la hauteur d'échantillonnage. Cependant, comme le patron de croissance moyen pour toutes les hauteurs de tiges des arbres riverains correspond au patron moyen pour tous les subfossiles, on a pu déterminer que les différentes hauteurs de tiges sont représentées au hasard parmi les subfossiles. Ainsi, on a pu simuler la propagation des biais liés à la hauteur dans des séries RCS comprenant des subfossiles de hauteur aléatoires et des vivants de hauteurs connues (80 cm et 400 cm). Les simulations montrent que les biais s'annulent dans la portion composée uniquement de subfossiles alors que l'ajout d'arbres vivants en fin de série introduit un biais dont la forme et l'ampleur dépendent de la hauteur d'échantillonnage sur les tiges. Cette hauteur étant connue, le biais des vivants peut être corrigé, mais sans que le biais total (vivants plus morts) ne soit complètement annulé. Ces résultats impliquent que plusieurs séries RCS construites en combinant des subfossiles sans souche et des vivants pourraient comporter des biais méthodologiques importants.

*Mots clés* : longues séries dendrochronologiques, arbres subfossiles, arbres vivants, hauteur d'échantillonnage, biais méthodologiques, forêt boréale, *Picea mariana*, Québec nordique, standardisation RCS.



## ***ABSTRACT***

This study aimed to bring a methodological enlightenment about the construction of long dendrochronological series combining subfossil from lakes and riparian living trees for climate reconstructions. The main goal is to verify if the sampling height has an influence on the growth pattern of riparian black spruces (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.), and if so, to see how this phenomenon can introduce biases in RCS standardized long dendrochronological series. As the RCS method assumes the growth not to be varying with height and that subfossil trees come from varying stem heights, a growth pattern variation with height could invalidate the RCS approach with subfossil trees. Detailed stem analysis were realised on riparian living trees from three lakes in order to characterize the height-dependent growth. We also sampled subfossil trees from the same lakes to verify the growth pattern homogeneity between subfossil and living trees. Results show that the growth pattern of the riparian trees systematically varies with sampling height. However, the mean growth pattern from all stem heights of riparian trees corresponds to the mean pattern of subfossil samples, so we could identify that the different stem heights are randomly represented among the subfossil trees. Knowing that, we could simulate the propagation of biases due to sampling height in RCS series including subfossil samples from random heights and living trees from known height (80 cm and 400 cm). Simulations show that biases become null in the only-subfossil part whereas the addition of living trees in the end part of a series introduces biases whose form and size depend on the height of sampling on the stems. This height being known, biases can be corrected, but total bias (living plus dead trees) is not completely canceled. These results mean that several RCS series built with subfossil and living trees could include major methodological biases.

*Keyword* : long dendrochronological series, subfossil trees, living trees, sampling height, methodological bias, boreal forest, *Picea mariana*, nordic Quebec, RCS standardization.



## *TABLE DES MATIÈRES*

<b>REMERCIEMENTS.....</b>	<b>IX</b>
<b>RÉSUMÉ.....</b>	<b>XI</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>XIII</b>
<b>TABLE DES MATIÈRES .....</b>	<b>XV</b>
<b>LISTE DES FIGURES.....</b>	<b>XVII</b>
<b>LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....</b>	<b>XIX</b>
<b>INTRODUCTION .....</b>	<b>1</b>
<b>CHAPITRE 1 MATERIEL ET METHODE.....</b>	<b>9</b>
<b>1.1 REGION D'ETUDE.....</b>	<b>9</b>
<b>1.2 METHODE .....</b>	<b>11</b>
<b>CHAPITRE 2 RESULTATS .....</b>	<b>17</b>
<b>CHAPITRE 3 DISCUSSION .....</b>	<b>27</b>
<b>CONCLUSION.....</b>	<b>33</b>
<b>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....</b>	<b>35</b>
<b>ANNEXES.....</b>	<b>45</b>



## ***LISTE DES FIGURES***

Figure 1 : Influence de la juxtaposition de spécimens morts et vivants sur l'âge cambial moyen des échantillons d'une longue série dendrochronologique.....	7
Figure 2 : Localisation des trois sites d'étude, L1, L20 et L12 .....	9
Figure 3 : Photographies illustrant les vieilles forêts riveraines aux sites L1, L20 et L12 ....	11
Figure 4 : Courbes de décroissance moyennes de la largeur des cernes pour les trois sites et intervalles de confiance à 95% pour les hauteurs médianes de chaque tiers des arbres : 720 cm ; 440 cm ; 160 cm.....	18
Figure 5 : Variation de la croissance des épinettes noires riveraines en fonction de la hauteur sur les tiges.....	19
Figure 6 : CDAC de toutes les hauteurs des arbres riverains moyennées à travers les trois sites et CDAC de tous les subfossiles moyennées à travers les trois lacs .....	20
Figure 7 : Biais attribuable à la variation de la croissance en fonction de la hauteur de provenance des échantillons dans les tiges d'une série RCS composée d'arbres subfossiles et vivants .....	23
Figure 8 : Ampleur du biais final selon le nombre d'itérations moyennées.....	24
Figure 9 : Relations entre le biais moyen, la réplication et l'âge cambial moyen des vivants échantillonnés à une hauteur de 80 cm et des subfossiles pour une itération représentative.....	25

Figure 10 : Relation entre le biais total, la réplication et l'âge cambial moyen des vivants non corrigés ou corrigés échantillonnés à une hauteur de 400 cm et des subfossiles pour une itération représentative ..... 26

## ***LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES***

- CDAC** Courbe de croissance en fonction de l'âge cambial.
- RCS** Regional curve standardization - Standardisation par la courbe régionale.



## INTRODUCTION

La température moyenne annuelle du globe a augmenté de 4°C à 7°C entre le dernier maximum glaciaire (il y a environ 20 000 ans) et le début de l'Holocène (il y a 10 000 ans) (IPCC 2007a) pour s'établir autour de 15°C depuis l'Antiquité (environ 4000 ans BP) (Gassmann 1996). La température planétaire a ensuite diminué de 0,5°C pendant le Petit Âge Glaciaire (entre 1500 et 1850), mais a rapidement augmenté depuis la fin du 19<sup>ème</sup> siècle. Les données instrumentales indiquent une augmentation de 1°C entre 1856 et 1998 (Jones, Osborn & Briffa 1999) et de 0,74°C entre 1906 et 2005 (IPCC 2007a) suggérant une accélération de la tendance au réchauffement (IPCC 2007a). Cette évolution des températures terrestres représente une perturbation de grande ampleur qui pourrait avoir des conséquences majeures sur la dynamique des écosystèmes (Turner *et al.* 1998 ; Frelich 2002 ; Weltzin *et al.* 2003) et sur l'organisation des sociétés humaines (IPCC 2007a).

Afin de limiter l'impact des activités humaines sur le climat et pour préserver l'équilibre et le bon fonctionnement des écosystèmes, il est important de comprendre l'origine, les causes et les conséquences des événements climatiques du dernier millénaire. En particulier, il est important de savoir si le réchauffement des températures enregistrées ces dernières décennies est d'amplitude et de rapidité comparables aux variations climatiques de même durée survenues au cours des derniers mille ans.

Pour retracer les changements climatiques du dernier millénaire, on utilise souvent la dendrochronologie car à cette échelle de temps c'est une approche qui permet d'analyser les variations climatiques avec une résolution annuelle (Fritts 1976 ; Schweingruber & Briffa 1996). La dendrochronologie permet d'extraire et d'analyser les signaux climatiques contenus dans les séries annuelles de croissance des arbres, car la largeur des cernes de

croissance et la densité du bois sont influencées par des facteurs environnementaux comme la température et les précipitations (Fritts 1976). De plus, on peut établir des séries dendrochronologiques millénaires par interdatation des patrons de croissance radiale de plusieurs arbres, comparés deux à deux (Fritts 1976). Cette interdatation se fait en corrélant la variabilité interannuelle des largeurs de cernes des séries de croissance radiale des arbres au sein d'une région homogène sous des conditions similaires (Fritts 1976). Lorsque l'on a accès à des échantillons ayant été conservés pendant des centaines ou des milliers d'années, ou encore si on peut utiliser des espèces très longévives, des séries de quelques millénaires peuvent être construites (Arseneault 2010). La capacité des longues séries dendrochronologiques à enregistrer les variations climatiques multi-centenaires a été démontrée, notamment par les reconstitutions climatiques de Briffa (2000) et Esper, Cook & Schweingruber (2002).

Dans les forêts boréales, la longueur des séries dendrochronologiques est principalement contrainte par la durée de vie limitée des arbres, la fréquence des perturbations, naturelles ou anthropiques, et la décomposition relativement rapide du bois mort. Pour construire de longues séries dendrochronologiques dans ce contexte, il est donc nécessaire d'avoir accès à des échantillons conservés sous des conditions anaérobiques dans des tourbières, des lacs ou des lits fluviaux. Par exemple, une analyse dendrochronologique détaillée des gros débris ligneux de lacs de la taïga du Québec a permis de construire une série dendrochronologique allant de l'an 676 à l'an 2008 après J.-C. (Arseneault *et al.* 2013). En Laponie finlandaise les gros débris ligneux conservés dans les sédiments de lacs combinés à des échantillons provenant de bois de constructions anciennes ont permis de construire une série longue de 7000 ans (Eronen, Hyvärinen & Zetterberg 1999 ; Eronen *et al.* 2002), tandis que D'Arrigo *et al.* (2009) ont utilisé des subfossiles conservés dans les lits fluviaux de rivières du nord-ouest du Canada pour construire une série millénaire. En utilisant également des subfossiles et des échantillons d'arbres vivants, D'Arrigo, Wilson & Jacoby (2006) ont produit une longue série nord hémisphérique de 1250 ans permettant de comparer les variations climatiques survenues au cours du dernier millénaire. Des longues séries produites à partir de subfossiles d'épinette

noire (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.) conservés dans des tourbières subarctiques au Québec (Arseneault & Payette 1997a ; Payette & Delwaide 2004) ont permis de montrer l'influence des variations climatiques des deux derniers millénaires sur la dynamique forestière à proximité de la limite nordique de répartition des arbres.

Une des difficultés les plus importantes en dendroclimatologie est l'extraction du signal climatique contenu dans les séries de croissance radiale des arbres. Ce signal est en effet presque toujours entremêlé avec des signaux biologiques dont le plus important est une décroissance généralisée de la largeur des cernes à partir du centre vers l'extérieur des troncs (Fritts 1976 ; Nicault, Bégin & Guiot 2010). L'approche classique (Fritts 1976 ; Nicault *et al.* 2010) utilisée pour résoudre ce problème consiste à ajuster un modèle mathématique sur chaque série de croissance individuelle (modèle exponentiel négatif, régression linéaire, spline, etc.) et à calculer un indice de croissance sans dimension par division ou par soustraction des données brutes par le modèle. La chronologie finale est ensuite obtenue en faisant la moyenne des indices de croissance de toutes les séries individuelles. Cette approche présente cependant l'inconvénient important d'éliminer les basses fréquences d'origine climatique qui sont entremêlées aux basses fréquences biologiques (Esper, Cook & Schweingruber 2002). Pourtant, l'un des principaux objectifs visés par le développement de longues chronologies est justement l'analyse des tendances à long terme.

Une des seules méthodes actuellement utilisées pour éliminer le signal associé à l'âge des arbres sans affecter le signal climatique de basse fréquence est la méthode de standardisation RCS (Regional Curve Standardization) (Briffa *et al.* 1992). Cette approche consiste à déterminer un modèle mathématique qui décrit la décroissance moyenne de la largeur des cernes en fonction de l'âge cambial pour l'ensemble des individus dans un site ou une région. L'âge cambial correspond au rang de chaque cerne à partir du centre de l'arbre. C'est un indice de l'âge de la tige qui a produit chaque cerne à une hauteur donnée sur un arbre, quelle que soit l'année calendaire de la formation de ce cerne. Ce modèle mathématique est déterminé par un ajustement sur la moyenne des courbes de décroissance

en fonction de l'âge cambial (ci-après CDAC) de tous les individus. Chaque courbe de croissance individuelle est ensuite standardisée par division ou soustraction relativement à la courbe moyenne de décroissance décrite par le modèle mathématique, de manière à obtenir un indice de croissance. Les indices de croissance sont réalignés selon l'échelle calendaire et moyennés entre les individus pour produire une chronologie indicée (Cook *et al.* 1995 ; Arseneault et Payette 1997a). Les principales conditions d'application de cette approche sont que : 1-les arbres utilisés ont poussé sous des conditions environnementales uniformes, excluant le climat (Esper, Cook & Schweingruber 2002 ; Helama *et al.* 2005c) ; 2-il faut disposer d'un grand nombre d'échantillons (Esper, Cook & Schweingruber 2002) ; 3-les arbres utilisés pour ajuster le modèle de décroissance en fonction de l'âge cambial sont répartis uniformément à travers la période de temps sous analyse (par exemple le dernier millénaire) (Helama *et al.* 2005c).

Une fois les longues séries dendrochronologiques construites et standardisées pour extraire le signal climatique, les reconstitutions dendroclimatiques sont généralement faites en deux étapes : la calibration et la reconstitution. La calibration permet d'établir une corrélation entre des variables climatiques enregistrées de manière instrumentale et les indices de croissance. Les variables climatiques qui expliquent le mieux les variations de croissance des cernes peuvent être identifiées par fonction de réponse (Fritts 1976 ; Guiot & Nicault 2010). Une partie des données instrumentales peut être mise à part pour réaliser une vérification indépendante de la calibration. Par la suite les variables climatiques sont reconstituées à partir des séries de croissance, pour les périodes antérieures aux enregistrements instrumentaux.

Ce type de reconstruction repose sur la prémisse que la relation entre la largeur des cernes et le climat est constante dans le temps (Fritts 1976 ; Briffa *et al.* 1996). Récemment, plusieurs études ont examiné la prémisse que la relation cerne-climat est constante et plusieurs causes de non-constance ont été identifiées, principalement pour les trois ou quatre dernières décennies, souvent pour des sites de hautes latitudes nord hémisphériques. Par exemple, dans l'ouest de l'Amérique du Nord, D'Arrigo *et al.* (2004) ont mis en

évidence que le déclin de la croissance des cernes est lié aux moyennes de températures estivales qui augmentent au-delà d'une valeur optimale. Au même endroit, Szeicz & MacDonald (1995) ont observé une variation de la réponse de croissance au climat selon l'âge des individus pour l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss), proposant ainsi une cause physiologique de non-constance de la relation cerne-climat. Carrer & Urbinati (2004) ont observé un phénomène semblable pour le mélèze d'Europe (*Larix decidua* Mill.) et le pin cembro (*Pinus cembra* L.). L'étude de Vaganov *et al.* (1999) suggère qu'un décalage de la période de fonte des neiges en Sibérie subarctique influence la corrélation entre la croissance des cernes et les températures estivales. Liepert (2002) propose que la baisse des radiations solaires perçues à l'échelle planétaire et disponibles pour la photosynthèse entraîne une moins bonne croissance des arbres ces dernières décennies, en particulier sous des hautes latitudes. Bien que ces études et plusieurs autres semblables se rapportent à une gamme étendue de contextes, elles ont été regroupées sous l'appellation de "problème de divergence", parce qu'elles illustrent toutes des situations pour lesquelles, dans leur partie récente, les séries de croissance des arbres divergent des données instrumentales supposées expliquer la croissance.

De la même manière, la combinaison des arbres subfossiles et des arbres vivants au sein des longues séries dendrochronologiques pourrait résulter en la création de séries dans lesquelles la relation cerne-climat n'est pas stable. Les séries millénaires établies avec des espèces à courte longévité sont presque toujours constituées d'un assemblage d'échantillons provenant de troncs subfossiles et d'arbres vivants, formant respectivement les portions anciennes et récentes des séries. Mais malgré l'importance des longues chronologies dans les reconstitutions millénaires des températures (IPCC 2007a), on n'a jamais vérifié si la combinaison de deux types d'échantillons entraînait des biais méthodologiques. Il est d'autant plus important de s'intéresser à la combinaison des arbres vivants avec les subfossiles que les reconstitutions climatiques sont faites à partir de la calibration des mesures instrumentales de la température sur les portions récentes des longues séries dendrochronologiques, puis de l'extrapolation des températures passées non enregistrées sur la partie ancienne (Mann, Bradley & Hughes 1998 ; Helama *et al.* 2009).

Un premier biais potentiel concerne la hauteur de prélèvement des échantillons sur les tiges. Les cernes des spécimens vivants sont habituellement mesurés sur des échantillons prélevés dans la partie basale des arbres pour maximiser la longueur des séries individuelles de cernes et le recoupement avec les subfossiles. Au contraire, comme les subfossiles correspondent souvent à des portions de tiges incomplètes, on ne connaît pas la hauteur d'échantillonnage. Les longues séries construites dans cette situation comportent donc une partie récente correspondant à des cernes de croissance mesurés dans la partie basale des arbres et une partie ancienne correspondant à des cernes provenant de plus haut sur les tiges, mais à une hauteur inconnue. Si la hauteur de prélèvement des échantillons sur les tiges influence l'enregistrement du signal climatique dans les cernes des arbres, alors les chronologies construites à partir des deux types d'échantillons comportent des biais méthodologiques qu'il faut évaluer et corriger.

Un second biais potentiel concerne l'âge cambial moyen des longues chronologies. Ce problème d'âge cambial ne s'applique pas seulement aux longues chronologies, mais à toutes les chronologies basées sur des arbres qui ont vieilli en même temps, ce qui est généralement le cas pour les chronologies entièrement composées d'arbres vivants. Comme les subfossiles n'ont généralement pas vécu de manière synchrone, l'âge cambial est légèrement décalé entre les individus de sorte que l'âge cambial moyen est approximativement constant si le nombre d'échantillons est élevé (Figure 1). En revanche, comme de nouveaux arbres ne sont pas continuellement ajoutés dans la partie récente des chronologies, l'âge cambial moyen augmente progressivement. Comme plusieurs études dans différents contextes (Sceicz & McDonald 1994, 1995 ; Carrer & Urbinati 2004) ont montré que la réponse des arbres au climat varie en fonction de l'âge des individus, on peut se demander si l'augmentation finale de l'âge cambial ne biaise pas les reconstitutions dendroclimatiques.

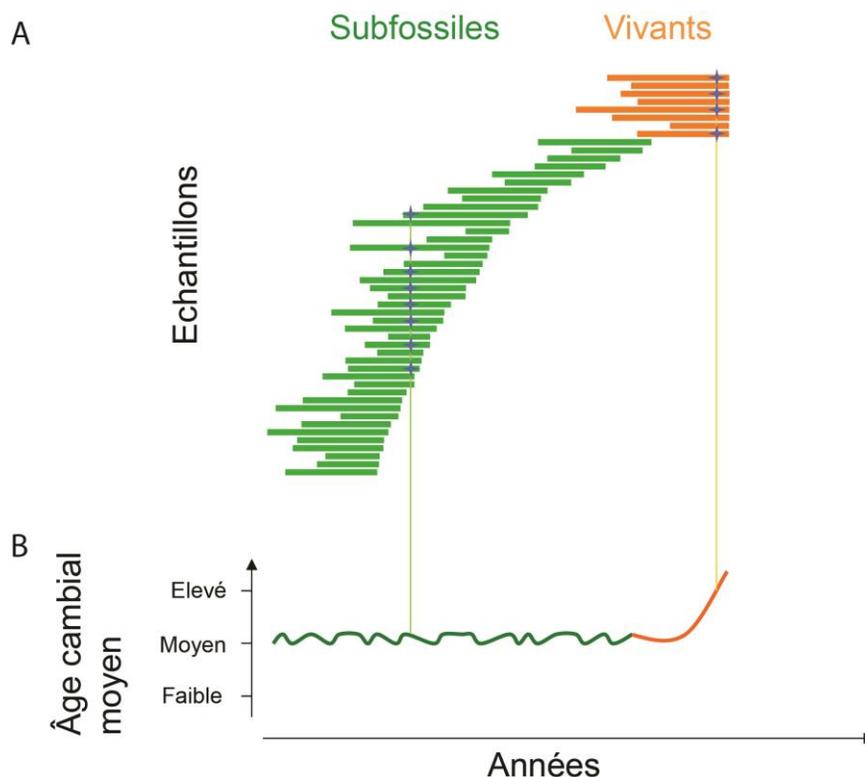


Figure 1 : Influence de la juxtaposition de spécimens morts et vivants sur l'âge cambial moyen des échantillons d'une longue série dendrochronologique. A: période de vie des subfossiles (barres vertes) et des vivants (barres orange). B: âge cambial moyen de la chronologie correspondante

Une solution au problème d'âge cambial consisterait à ajouter de nouveaux arbres vivants de plus en plus jeunes à la fin des chronologies. Cependant, on peut penser que les portions de troncs subfossiles qui sont recrutées et préservées dans un milieu de conservation adéquat (lac, tourbe, alluvion, etc.) ne constituent pas un échantillon aléatoire de la forêt qui borde ce gisement de bois. Par exemple, on peut avancer que seuls les arbres riverains qui atteignent une taille minimale et qui penchent vers un lac ou vers une tourbière peuvent générer un subfossile dans ces milieux (Arseneault *et al.* 2013). Ces individus riverains sont possiblement soumis à des conditions de croissance particulières qu'il serait difficile d'identifier chez les jeunes individus.

L'objectif général de cette recherche est de contribuer à développer une méthodologie rigoureuse permettant d'uniformiser les longues séries dendrochronologiques composées d'arbres vivants riverains et de subfossiles de lacs, afin que les données soient homogènes dans le temps. Le premier objectif spécifique est de réaliser des analyses de tiges détaillées (i.e. échantillonner des arbres à des hauteurs successives régulièrement espacées) sur des arbres vivants, éventuellement susceptibles d'alimenter des gisements de subfossiles dans des lacs. Ce type d'analyse a déjà été utilisé en dendrochronologie (Payette *et al.* 1994 ; Pereg & Payette 1998) pour décrire les stades de développement de l'épinette noire à sa limite de répartition au Québec subarctique. On cherche à vérifier l'hypothèse que la croissance varie selon la hauteur de prélèvement des échantillons sur les tiges. Si le signal varie, alors un deuxième objectif consistera à déterminer s'il existe une hauteur pour laquelle le biais de croissance est minimisé et où les arbres vivants devraient être échantillonnés. Un troisième objectif consistera à réaliser une expérience de simulation pour voir comment les biais causés par la croissance variable selon la hauteur des individus se propagent dans les chronologies moyennes.

# CHAPITRE 1

## MATERIEL ET METHODE

### 1.1 REGION D'ETUDE

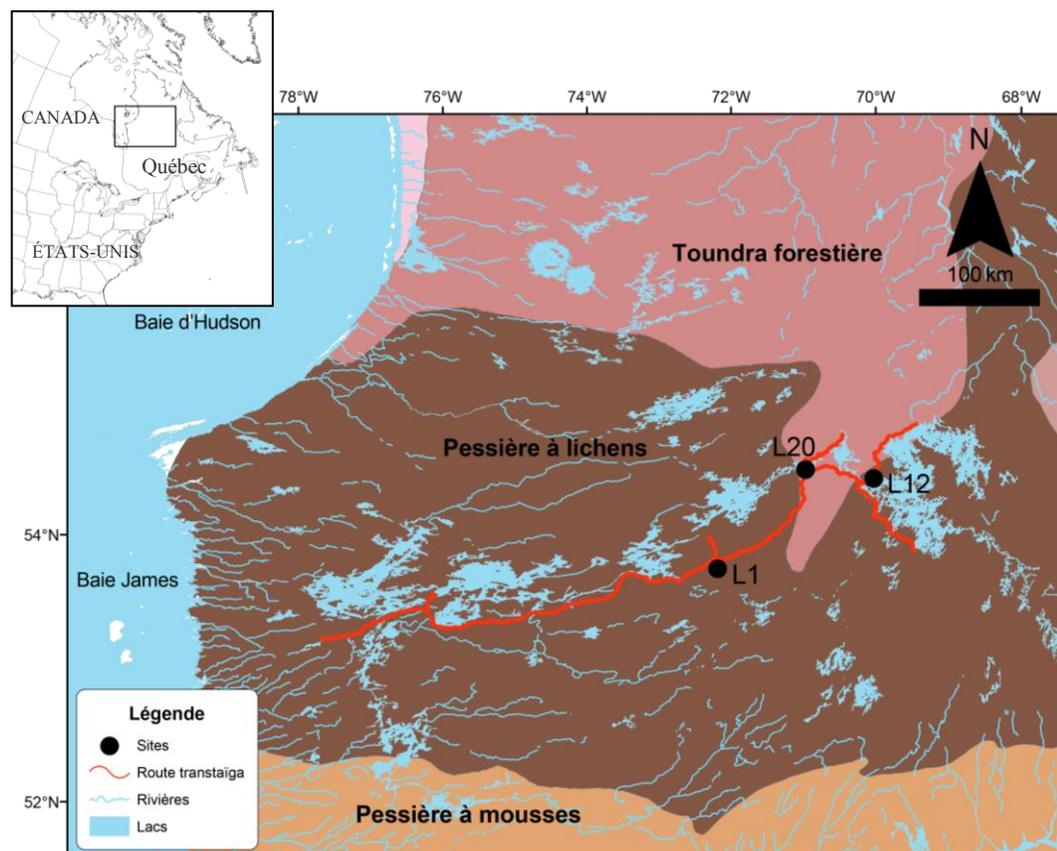


Figure 2 : Localisation des trois sites d'étude, L1, L20 et L12, au sein de la taïga québécoise

La région d'étude se situe dans la taïga du centre du Québec (Figure 2). Le climat y est de type continental froid subarctique. Les saisons sont très contrastées entre les étés doux et courts (moyenne de 14°C en juillet) et les hivers longs et rigoureux (moyenne de -23°C en janvier). La température moyenne annuelle est de -4°C. La période sans gel dure

en moyenne 75 jours, de fin juin à septembre. La moyenne des précipitations annuelles est de 765 mm dont 33% tombent sous forme de neige du début octobre à la fin mars (Environnement Canada 2013). Les lacs sont très nombreux et commencent à geler vers la mi-octobre pour dégeler vers la fin du mois de mai. Les sols de la région sont principalement podzoliques, faiblement fertiles et pauvres en éléments nutritifs (Lehoux 1975). Les pessières à lichens dominent mais le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) est aussi présent occasionnellement, principalement dans les vieilles forêts à structure irrégulière. Le mélèze laricin (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch) est régulièrement présent dans les tourbières minérotrophes, tandis que le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) atteint sa limite orientale de répartition à proximité de la limite occidentale de notre région d'étude.

Les lacs (L1 [13 ha], L12 [43 ha] et L20 [35 ha]) ont été sélectionnés parmi les sites échantillonnés dans un projet connexe qui vise la construction de longues séries dendrochronologiques à partir de subfossiles immergés. Les sites d'échantillonnages sont inclus dans un réseau de quelques lacs connus pour être propices à la construction de longues séries dendrochronologiques d'épinette noire (Arseneault *et al.* 2013). Les trois lacs ont été retenus pour leurs situations géographiques aux extrémités et au centre de ce réseau. Tous ces lacs se caractérisent par une vieille forêt riveraine présentant une interface forêt-lac abrupte et abritée des vents dominants, des conditions qui sont propices à l'apport dans l'eau des arbres riverains après leur mort (Figure 3). Dans chaque site, un talus d'au moins 1 m de profondeur à moins de 5 m de la rive, divise la zone littorale en portions supérieure et inférieure. Cette configuration particulière permet l'accumulation et la conservation de nombreux débris ligneux dans la zone littorale inférieure, sous la zone d'action des vagues et des glaces. Dans les trois sites, la forêt riveraine est très âgée, comme en témoignent les vieux clones d'épinette noire, les nombreux chicots et débris ligneux et la présence de sapin baumier, une espèce qui se régénère mal après-feu (Ilisson & Chen 2009). Quelques mélèzes laricins sont également présents par endroits. Les portions de rive échantillonnées semblent avoir eu un développement homogène et ne comportent aucun indice de perturbations au cours des derniers trois cent ans (Arseneault *et al.* 2013).

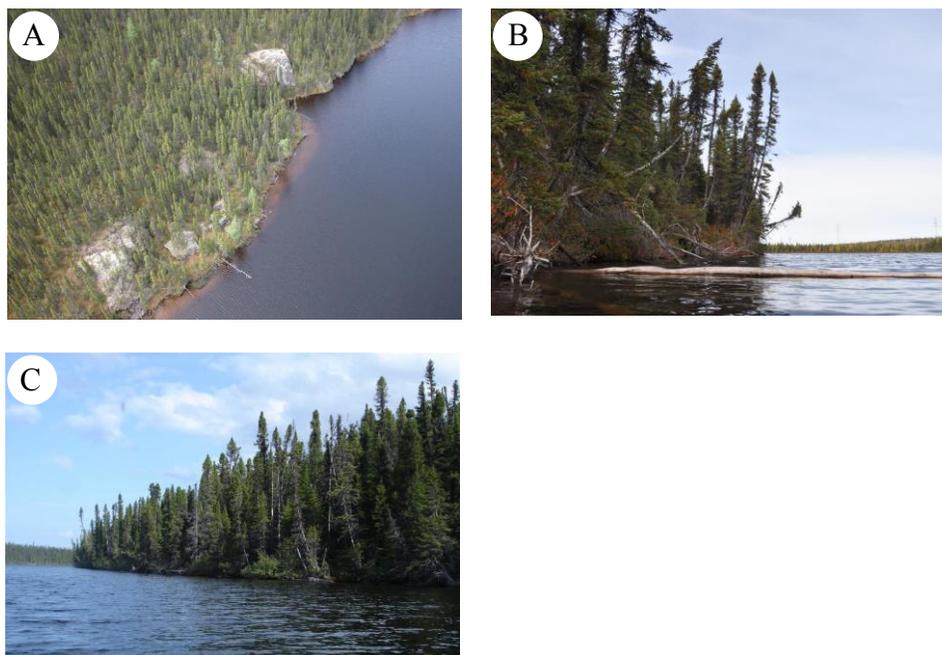


Figure 3 : Photographies illustrant les vieilles forêts riveraines et les interfaces riveraines abruptes aux sites L1 (A), L20 (B) et L12 (C). © Dominique Arseneault

## 1.2 METHODE

L'échantillonnage a été réalisé entre mai et septembre 2010. À chacun des trois sites d'étude, cinq épinettes noires riveraines vivantes ont été prélevées en s'assurant qu'elles aient un fort potentiel à générer de futurs subfossiles dans l'eau. Les critères suivants ont été retenus pour définir de tels arbres : (i) chaque arbre devait être suffisamment grand pour que sa portion apicale puisse éventuellement tomber dans l'eau dans la zone littorale inférieure et ainsi être à l'abri des glaces et des vagues. (ii) La portion apicale susceptible d'atteindre la zone littorale inférieure devait pouvoir contenir au moins 80 cernes annuels de croissance, de sorte que le subfossile correspondant pourrait éventuellement être interdaté avec une série dendrochronologique de référence (Arseneault *et al.* 2013) ; (iii) chaque arbre devait pencher vers le lac au moins légèrement, perpendiculairement à la rive ou éventuellement de côté ; (iv) les formes de croissance atypiques (têtes multiples, défilement

irrégulier du tronc) ainsi que les déformations trop importantes (e.g. blessures de porcs-épics) ont été évitées afin d'exclure les perturbations non climatiques évidentes qui pourraient avoir influencé le patron de croissance ; (v) aucun arbre de diamètre égal ou supérieur ne devait gêner la chute éventuelle dans l'eau de l'arbre sélectionné. Chacun des quinze arbres a été débité en sections transversales coupées tous les 40 centimètres, de sa base jusqu'à la hauteur maximale correspondant au diamètre de tige de 3 cm. Lorsqu'à partir d'une certaine hauteur l'arbre présentait deux tiges nous avons échantillonné toutes les tiges de diamètre maximal supérieur ou égal à 3 cm. La hauteur totale de chaque arbre a été mesurée.

En vue de vérifier si les arbres riverains et les subfossiles forment un groupe homogène quant à leurs CDAC respectives, comme le requiert l'approche RCS, des subfossiles ont été prélevés dans les lacs L1 (n = 194), L20 (n=256) et L12 (n=225). Les subfossiles ont été prélevés systématiquement dans la zone littorale inférieure selon l'approche décrite dans Arseneault *et al.* (2013). Comme ces subfossiles n'ont pas de souche, leur hauteur sur les tiges d'origine est inconnue. Une seule section transversale de tronc a été prélevée au diamètre maximal sur chaque subfossile.

Après séchage lent à température ambiante, les sections transversales des vivants et des subfossiles ont été poncées finement et numérisées à 6400 ppp (points par pouce) pour que la largeur des cernes annuels soit mesurée à l'écran d'un ordinateur à l'aide du logiciel OSM (SCIEM 2002) le long de deux rayons espacés d'au moins 90°. Les rayons des vivants ont été choisis de la même manière que chez les subfossiles, c'est-à-dire là où les cernes sont les plus lisibles et où il y a le moins de bois de réaction possible (Delwaide & Filion 2010). Les deux rayons de chaque échantillon ont été interdatés entre eux à l'aide du programme PAST4 (SCIEM 2012) pour détecter les éventuelles erreurs de mesure, puis les largeurs de cernes ont été moyennées par échantillon.

Chez les vivants, pour chaque hauteur de prélèvement sur la tige, on a aligné toutes les séries selon l'âge cambial des cernes et moyenné les 5 arbres de chaque site afin d'obtenir une CDAC moyenne locale par hauteur de tige. Les CDAC par hauteur ont été

comparées entre les sites pour voir si les intervalles de confiance des moyennes se chevauchaient. Comme les intervalles de confiance se chevauchaient très largement et que les CDAC par hauteur étaient presque identiques entre les sites (Figure 4), on a établi une CDAC régionale moyenne en moyennant les 3 sites pour chaque hauteur. Les CDAC régionales par hauteur de tronc ont été lissées à l'aide d'une *spline* cubique de flexibilité décroissante selon l'âge cambial, selon l'approche de Melvin *et al.* (2007) en utilisant un paramètre de flexibilité égal à l'âge cambial plus une valeur constante de 15 (Figure 5A). On a finalement construit une CDAC régionale moyenne en moyennant les courbes régionales lissées de toutes les hauteurs (Figure 5A).

Pour vérifier si les CDAC varient entre les hauteurs de prélèvement sur les tiges, les CDAC régionales par hauteur ont été comparées entre les hauteurs, ainsi qu'avec la CDAC régionale moyenne de toutes les hauteurs. Comme les CDAC par hauteurs varient systématiquement entre les hauteurs (voir les résultats), on a planifié une expérience de simulation pour voir comment le biais généré par les différences de croissance entre les hauteurs de tige se propage dans une série RCS construite à partir de subfossiles puisés dans la zone riveraine de lacs.

Ces simulations reposent sur une propriété importante qui émerge de la comparaison des CDAC entre les arbres riverains et les subfossiles des trois lacs. Comme la CDAC régionale moyenne de toutes les hauteurs des arbres riverains est identique à la CDAC régionale des subfossiles des trois lacs (Figure 6), on en déduit que : i-les échantillons prélevés sur les subfossiles correspondent à une sélection aléatoire de hauteurs de tronc sur les arbres riverains dont ils proviennent ; ii-comme il existe une CDAC régionale qui est la même pour l'ensemble des subfossiles d'un lac que pour l'ensemble des hauteurs d'arbres riverains, alors si on connaît la hauteur de provenance d'une CDAC sur une tige, il est possible de déterminer le biais méthodologique qui est causé par l'inclusion de cette CDAC dans une série RCS. Le biais causé par une CDAC de chaque hauteur a donc été calculé en divisant la CDAC régionale lissée par hauteur par la CDAC régionale moyenne lissée de toutes les hauteurs (Figure 5B). Ce biais correspond à celui qui serait introduit dans une

séries RCS construite en divisant chaque courbe individuelle d'une hauteur donnée par la CDAC régionale et varie selon la même échelle d'unités qu'une série RCS moyenne qui serait construite à partir de plusieurs échantillons.

Pour examiner comment les biais causés par la hauteur de provenance des échantillons se propagent dans les chronologies RCS moyennes, on a simulé la construction de longues séries RCS en générant sur mille ans des subfossiles fictifs décalés de 5 ans par le dernier cerne (Annexe 1). Cette densité de subfossiles correspond au nombre de spécimens qu'il est possible d'interdater pour les meilleurs lacs de la taïga du Québec (i.e. 200 subfossiles interdatés sur le dernier millénaire; Arseneault *et al.* 2013). Comme les subfossiles représentent des hauteurs de tiges aléatoires, on a simulé des subfossiles correspondant à des hauteurs choisies au hasard entre 0 et 880 cm. Connaissant la hauteur de provenance de chaque subfossile simulé, on connaît également le biais méthodologique qui serait introduit par chacun d'entre eux dans la construction d'une courbe RCS (Figure 5B). Un total de 25 arbres vivants ont été ajoutés aux simulations selon deux scénarios de base, selon qu'ils proviennent d'une hauteur de 80 cm ou d'une hauteur de 400 cm sur les arbres riverains. La hauteur de 80 cm vise à reproduire un échantillonnage conventionnel qui cherche à maximiser le nombre de cernes contenu dans les échantillons tout en minimisant l'influence des racines sur la croissance à la base de l'arbre. La hauteur de 400 cm est celle dont la CDAC présente le plus faible biais d'ensemble par rapport à la moyenne des hauteurs (Figure 5B). Puisque le biais correspondant à chaque hauteur est connu, on a considéré un troisième scénario dans lequel des arbres riverains échantillonnés à 400 cm seraient tous corrigés par addition de la valeur du biais correspondant et présenteraient un biais nul pour toute leur durée de vie.

Le tirage aléatoire de 200 hauteurs pour les subfossiles a été réitéré 20 fois et pour chaque scénario (vivants échantillonnés à 80 cm et à 400 cm non corrigés, et vivants échantillonnés à 400 cm corrigés), les mêmes combinaisons de hauteurs aléatoires ont été utilisées afin de pouvoir comparer uniquement la jonction entre subfossiles et vivants selon le scénario. Dans chaque itération la durée de vie de chaque subfossile a été déterminée par

la longueur de la CDAC correspondant à la hauteur tirée, alors que la durée de vie de chaque vivant correspondait à la longueur réelle des 15 arbres vivants échantillonnés à la hauteur de 80 ou 400 cm, plus 10 longueurs choisies au hasard parmi la plage de variabilité des 15 existants. Les CDAC des vivants ont été tronquées de dix cernes au début pour éviter le fort pic de croissance difficile à modéliser en début de série. Pour l'ensemble des séries de vivants et de subfossiles composant chaque itération de chaque scénario, le biais méthodologique total qui résulterait de la construction d'une série RCS a été calculé en additionnant les biais associés à toutes les séries individuelles. On a aussi comparé la contribution des subfossiles et des vivants au biais total et examiné la relation entre le biais total et l'âge cambial moyen des individus composant une itération jugée représentative. Le biais moyen des 20 itérations a été comparé entre les trois scénarios.



## CHAPITRE 2

### RESULTATS

Contrairement à une prémisses de base de l'approche RCS, la variation systématique de la CDAC entre les hauteurs de tige (Figure 5A) indique qu'il n'existe pas une CDAC unique qui serait la même pour tous les échantillons de tiges vivantes ou subfossiles, quelle que soit leur hauteur de provenance sur les tiges. Les CDAC ont une forme en cloche pour les hauteurs basses (Figure 4A), un pic de croissance élevé suivi d'une décroissance rapide pour les hauteurs moyennes (Figure 4B) et un pic de croissance un peu moins important suivi d'une décroissance plus rapide pour les hauteurs les plus élevées (Figure 4C). La CDAC moyenne de toutes les hauteurs (Figure 5A) diffère de celle de chacune des hauteurs. Le pic de croissance initial ressemble aux courbes moyennes des plus grandes hauteurs, mais la décroissance qui suit est plus progressive. Cependant, la CDAC moyenne de toutes les hauteurs est identique à la CDAC de tous les subfossiles des trois lacs (Figure 6), indiquant que les échantillons qui ont été pris sur les subfossiles correspondent à un échantillonnage aléatoire des hauteurs de tiges (entre 0 et 880 cm) sur les arbres qui ont générés les subfossiles.

La variabilité des CDAC en fonction des hauteurs de tiges implique que chaque série individuelle utilisée pour construire une courbe RCS introduit un biais méthodologique dont la forme et l'ampleur selon l'âge cambial dépendent de la hauteur correspondante sur les tiges (Figure 5B). Les biais négatifs se concentrent au début et à la fin des séries pour des hauteurs inférieures à 160 cm et à la fin des séries plus hautes. Les biais positifs se concentrent au centre des séries pour les hauteurs inférieures à 160 cm et au début des séries plus hautes.

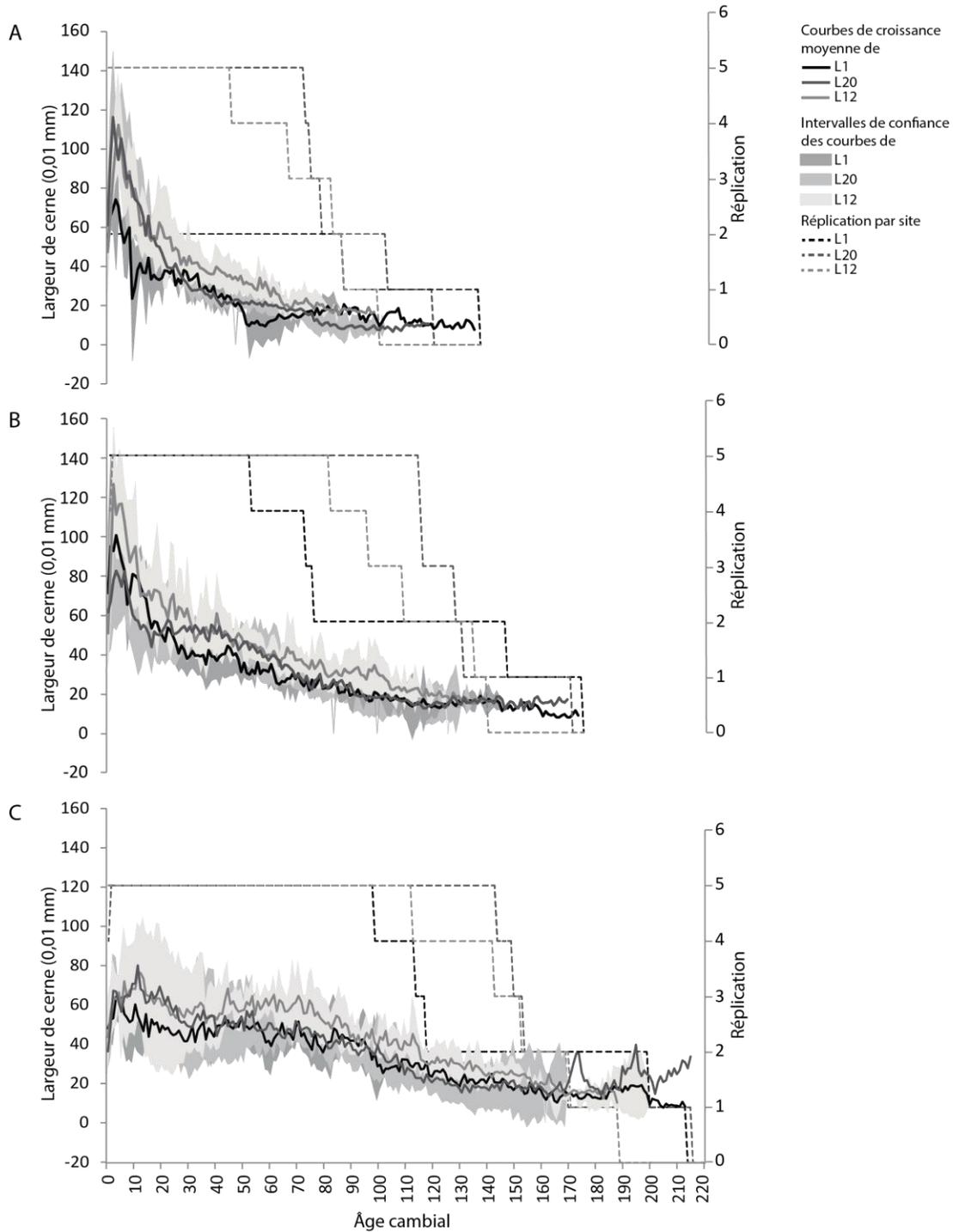


Figure 4 : Courbes de décroissance moyennes de la largeur des cernes pour les trois sites et intervalles de confiance à 95% pour les hauteurs médianes de chaque tiers des arbres : 720 cm (A); 440 cm (B); 160 cm (C)

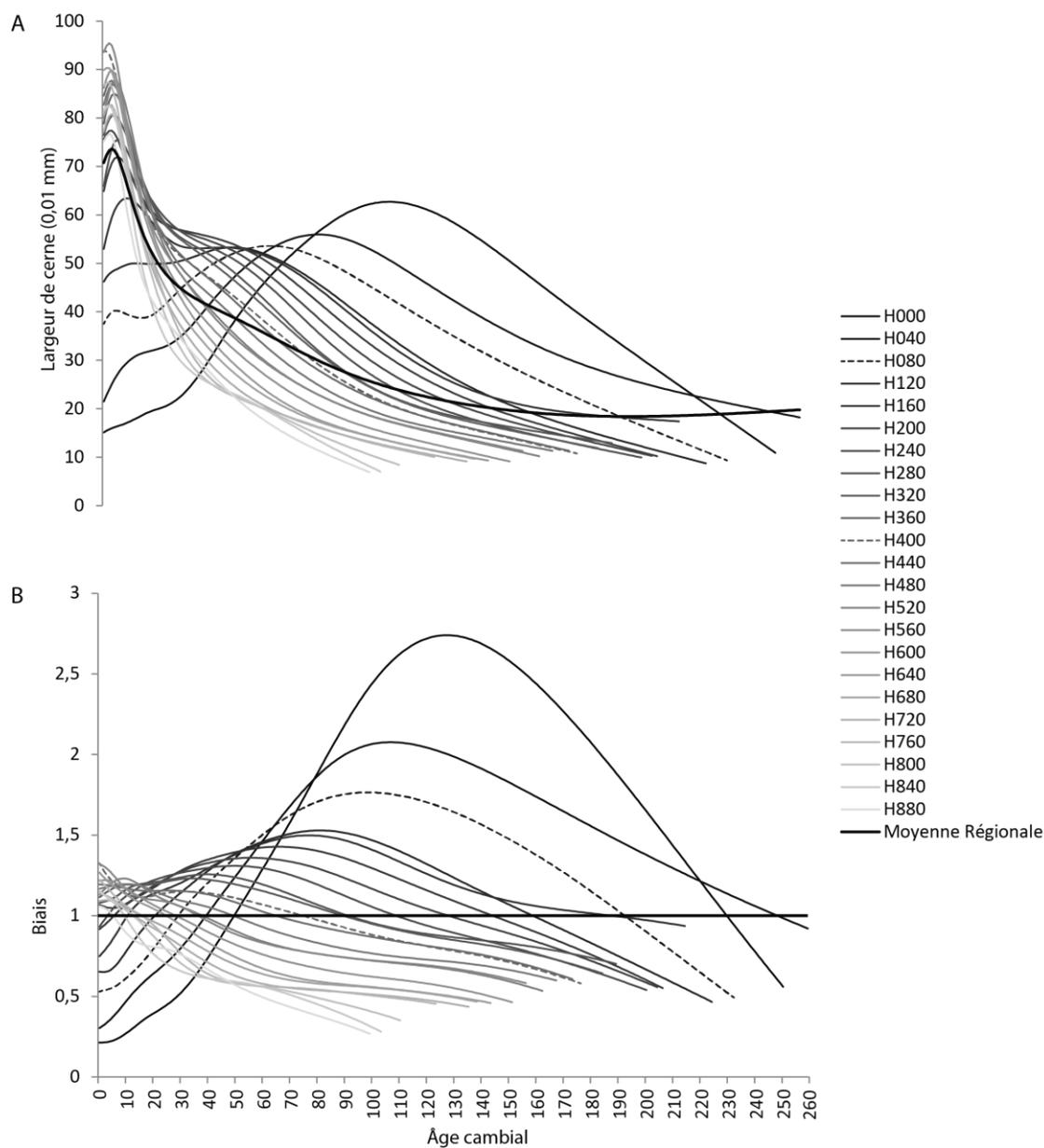


Figure 5 : Variation de la croissance des épinettes noires riveraines en fonction de la hauteur sur les tiges. A : Courbe de décroissance de la largeur des cerne en fonction de l'âge cambial (CDAC) pour les hauteurs successives espacées de 40 cm; B : Biais méthodologique introduit par une CDAC en fonction de sa hauteur lorsqu'elle est ajoutée à une chronologie RCS. Une valeur de 1 correspond à un biais nul, une valeur inférieure à 1 à un biais négatif et une valeur supérieure à 1 à un biais positif. Les biais sont calculés en divisant la CDAC de chaque hauteur par la moyenne régionale des CDAC et sont représentés selon la même échelle verticale que la chronologie RCS moyenne qui serait construite à partir de ces séries

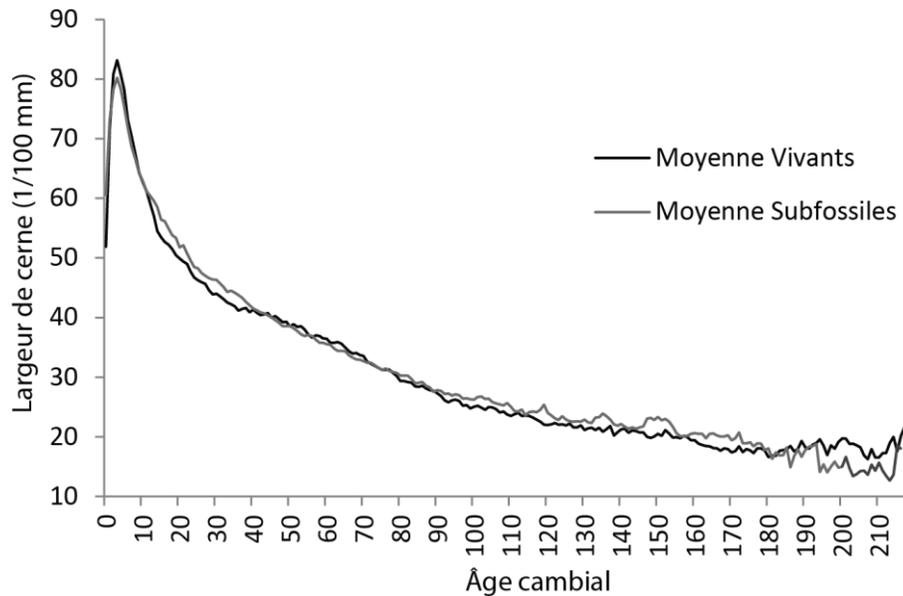


Figure 6 : CDAC de toutes les hauteurs des arbres riverains moyennées à travers les trois sites et CDAC de tous les subfossiles, également moyennées à travers les trois lacs

Nos simulations permettent de quantifier les interactions entre les biais causés par les séries individuelles qui composeraient une série RCS. Pour la séquence temporelle composée uniquement de subfossiles (années de simulation 1000 à 1750 environ), et qui est identique pour les trois scénarios, le biais total pour chaque itération oscille principalement entre 0,900 et 1,100, mais avec certaines itérations en dehors de ces limites comme l'itération 4 avec un biais minimum de 0,839 en l'an 1640 et l'itération 17 avec un biais maximum de 1,173 en l'an 1376 (Figure 7). La moyenne des 20 itérations pour la partie composée uniquement de subfossiles est presque constante, avec une variabilité de faible ampleur autour d'un biais moyen nul (i.e. autour de 1). L'ampleur du biais moyen de toutes les simulations change peu lorsque l'on réduit le nombre d'itérations jusqu'à 5 itérations (Figure 8).

Cependant, un biais moyen persiste dans les simulations pour la période de chevauchement des subfossiles et des vivants, peu importe le scénario considéré ou le nombre d'itérations moyennées. La transition entre les arbres subfossiles et vivants débute

en l'an 1778 lorsque les vivants sont pris à 80 cm et en l'an 1834 lorsque les vivants sont pris à 400 cm de hauteur. L'ajout d'arbres vivants non corrigés échantillonnés à 80 cm (scénario 1 ; Figure 7A) entraîne une augmentation du biais positif (i.e.  $>1$ ) dans la partie finale des longues séries. Le biais positif atteint un pic de 1,337 en 1956 pour la simulation 11 avant de redescendre à 1,158 en fin de simulation. Lorsque les arbres vivants ajoutés aux longues séries simulées sont pris à la hauteur de 400 cm, sans être corrigés (scénario 2 ; Figure 7.B.), le biais moyen des 20 itérations augmente négativement de 1,007 en 1834 à 0,839 en 2000. Le biais négatif maximum atteint une valeur de 0,805 en l'an 1869 de l'itération 15. Lorsque les arbres vivants proviennent d'une hauteur de 400 cm et qu'ils sont corrigés (scénario 3 ; Figure 7C), la période comportant les arbres vivants montre un biais total qui suit une courbe en cloche inversée avec un biais qui augmente négativement de 0,999 en 1834 jusqu'à 0,880 en 1910 pour ensuite augmenter positivement jusqu'à 1,000 en 2000. Le biais négatif maximum est atteint en 1869 pour la simulation 15 avec une valeur de 0,786. L'amplitude de variation du biais moyen pour la hauteur 400 cm avec des échantillons vivants corrigés reste dans la plage de variabilité des valeurs de biais des 20 itérations. Même si le biais est négativement plus grand entre 1835 et 1957 qu'avec des vivants non corrigés (Figure 7B et 7C).

On a choisi l'itération 16 comme itération représentative (itération pour laquelle le biais moyen oscille autour de 1, sans variation majeure, c'est-à-dire que les biais introduit individuellement s'annulent) pour montrer comment le biais simulé moyen à la jonction entre les arbres subfossiles et vivants est lié à la réplification et à l'âge cambial moyen dans les trois scénarios (Figures 9 et 10). L'échantillonnage de 25 arbres vivants à 400 cm plutôt qu'à 80 cm stabilise l'âge cambial moyen dans la portion finale de la longue chronologie (Figure 10D). De même la réplification totale est plus homogène tout au long de la série lorsque 25 échantillons sont pris à 400 cm car on diminue l'ampleur du pic de réplification causé par l'ajout massif de vivants. Cependant, un biais moyen persiste, même après correction des vivants car la partie finale des CDAC est systématiquement biaisée négativement (Figure 5B), et que comme l'ajout des subfossiles cesse en fin de série, le biais moyen devient de plus en plus négatif à mesure qu'augmente l'âge cambial moyen

des subfossiles les plus récents (Figure 10). L'ajout des vivant, corrigés ou non, en fin de série compense de plus en plus le biais négatif des subfossiles à mesure que ceux-ci deviennent de moins en moins nombreux (Figure 8A et 8B)

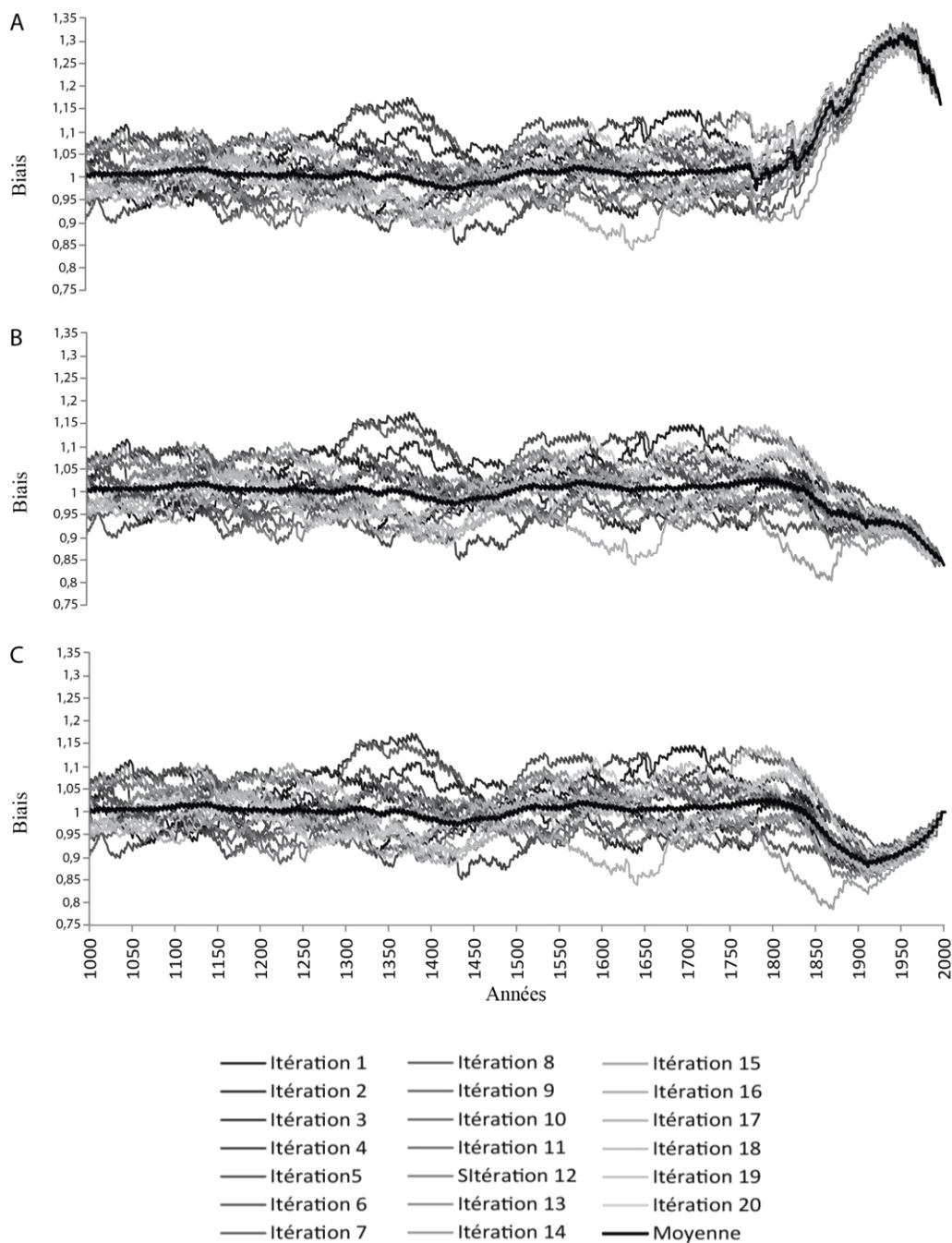


Figure 7 : Biais attribuable à la variation de la croissance en fonction de la hauteur de provenance des échantillons dans les tiges d'une série RCS composée d'arbres subfossiles et vivants. Trois scénarios sont considérés, selon que les subfossiles sont combinés à des vivants non corrigés échantillonnés à 80 (A) ou à 400 cm (B), ou bien à des vivants corrigés échantillonnés à 400 cm (C)

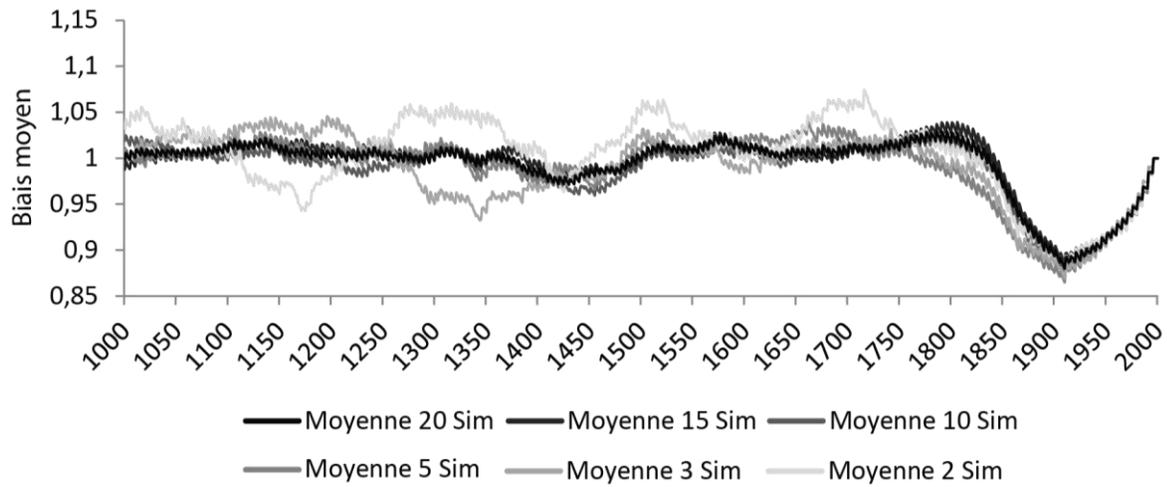


Figure 8 : Ampleur du biais final selon le nombre d'itérations moyennées. Les courbes représentent le biais moyen par simulation, moyenné sur 2, 3, 5, 10 ou 15 simulations choisies aléatoirement sur les 20 réalisées

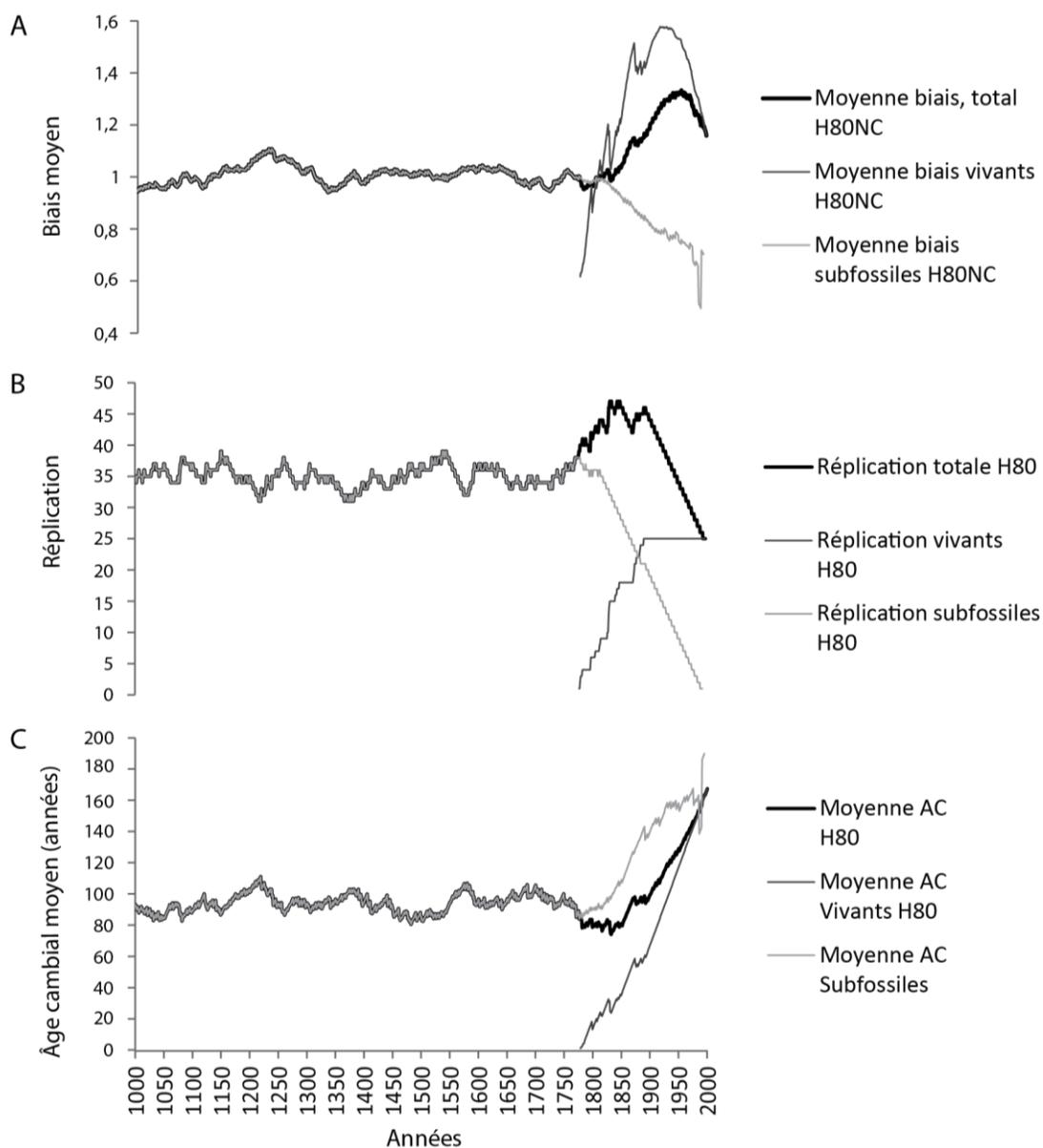


Figure 9 : Relations entre le biais moyen (A), la réplication (B) et l'âge cambial moyen (C) des vivants échantillonnés à une hauteur de 80 cm et des subfossiles pour une itération représentative (itération 16)

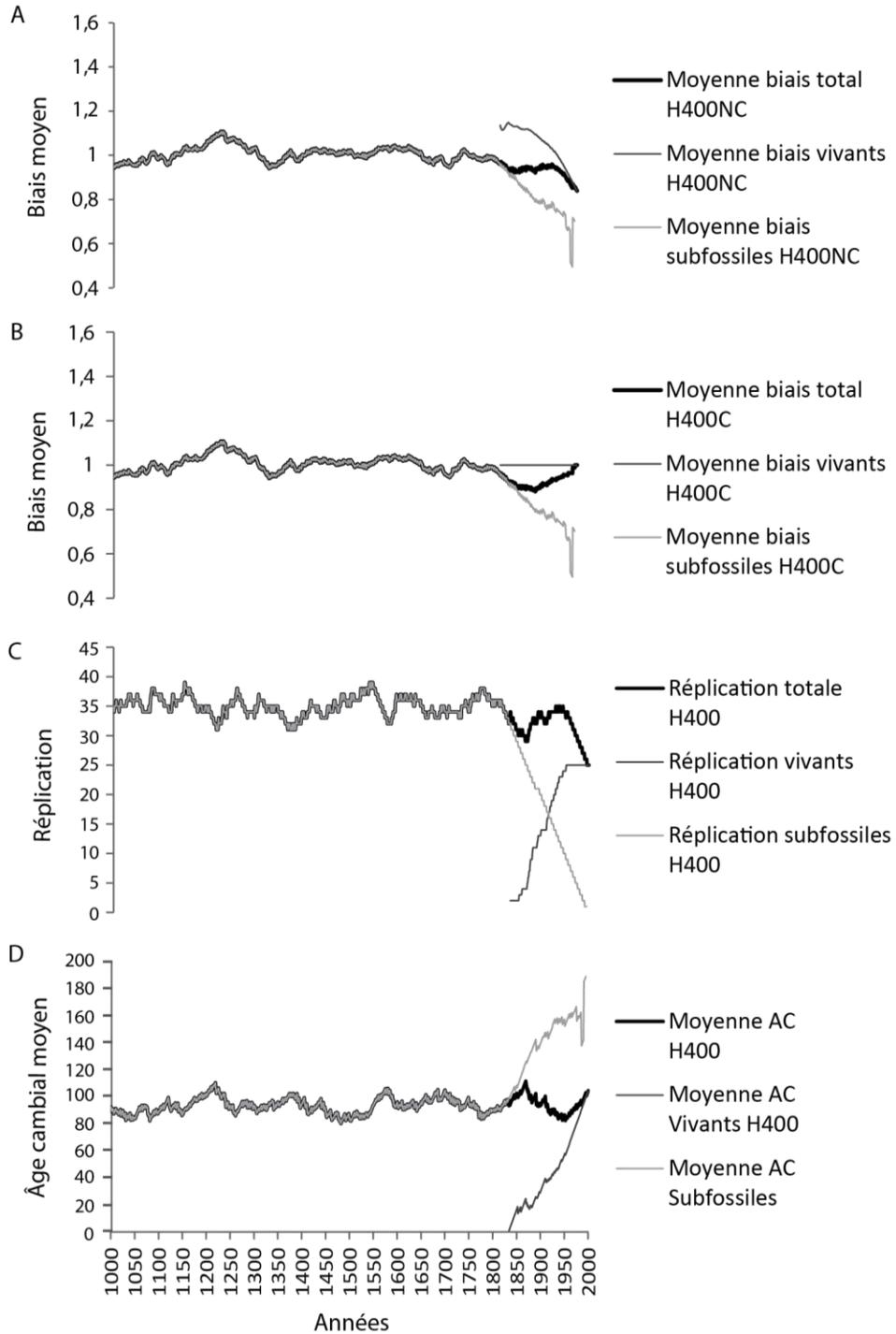


Figure 10 : Relation entre le biais total (A, B), la réplication (C) et l'âge cambial moyen (D) des vivants non corrigés (A) ou corrigés (B) échantillonnés à une hauteur de 400 cm et des subfossiles pour une itération représentative (itération 16)

## CHAPITRE 3

### DISCUSSION

Les analyses de tige (Annexe 2) et les courbes de croissance moyenne par hauteur réalisées dans cette étude permettent d'affirmer que le patron biologique de décroissance de la largeur des cernes varie systématiquement en fonction de la hauteur à laquelle il est mesuré sur les tiges d'épinettes noires riveraines. Ce phénomène est dû en partie à la mauvaise croissance des épinettes dans leurs 100 premières années de vie, lorsqu'elles ont une hauteur inférieure à 400 cm. Nous pensons que ce patron reflète l'âge avancé des forêts que nous avons échantillonnées. En effet, la construction de longues séries dendrochronologiques dans le nord de la forêt boréale requiert la sélection de sites où les incendies ont été particulièrement rares et où les forêts riveraines sont très vieilles et ont développé une structure irrégulière (Arseneault *et al.* 2013). Ces forêts se caractérisent généralement par une multiplication végétative importante par marcottage des épinettes en raison du tapis de sphaignes présent au sol (Black & Bliss 1980 ; Morneau & Payette 1989). On peut donc penser que plusieurs des individus échantillonnés dans notre étude sont issus de marcottes. Or la croissance des marcottes est typiquement mauvaise dans les premières années de formation, pendant la période de séparation du plant mère, car ce dernier conserve un accès prioritaire aux ressources (Boily & Doucet 1993; Paquin *et al.* 1999). De plus, dans ces vieilles forêts, les jeunes arbres, qu'ils proviennent de marcottes ou non, sont soumis à une forte compétition pour l'accès aux ressources, jusqu'à ce qu'ils surpassent les couches de végétation qui les dominent (Lieffers, Stadt & Navratil 1996). Au dessus de 400 cm de hauteur, après avoir été libérées de ces contraintes influençant leur croissance juvénile, les épinettes présentent un patron typique de décroissance régulière de la largeur des cernes pour toute la série d'âge cambial. Cette décroissance, également identifiée chez d'autres espèces de conifères comme *Pinus banksiana* (Hoffer & Tardif 2009) ou *Pseudotsuga menziesii* (Fritts 1976), reflète probablement la progression

géométrique de la circonférence des cernes à mesure que le diamètre des arbres augmente (Fritts 1976 ; Cook *et al.* 1990) et pourrait traduire les changements de compétition pour l'accès aux ressources à mesure que la couronne des arbres progresse vers la canopée (Phipps 2005). De plus, l'âge cambial est connu pour influencer la croissance et les dimensions cellulaires du bois (Schweingruber 1988).

Les longues séries dendrochronologiques sont très utiles pour reconstituer les variations climatiques de basses fréquences (Briffa 2000 ; Esper, Cook & Schweingruber 2002). Cependant plusieurs études ont souligné que les approches méthodologiques traditionnelles ne permettent pas de conserver les signaux de basses fréquences d'origine climatique lorsque l'on standardise les données pour éliminer les signaux biologiques entremêlés au signal climatique (Cook & Kairiukstis 1990 ; Esper, Cook & Schweingruber 2002). L'approche RCS permet de solutionner ce problème, mais est sensible à plusieurs biais potentiels (Briffa & Melvin 2011 ; Esper *et al.* 2003). Par exemple, la courbe de croissance régionale doit exclure l'effet des perturbations écologiques (e.g. les incendies forestiers) qui peuvent influencer la croissance des arbres. Les arbres utilisés doivent également avoir des caractéristiques biologiques de croissance similaires et avoir poussé sous des conditions édaphiques semblables. La présence de basses fréquences climatiques plus longues que la longueur totale des chronologies peut également biaiser la courbe régionale (Briffa & Melvin 2011). De plus, les séries de cernes incluses dans la courbe régionale doivent être distribuées uniformément sur toute la période de temps couverte par une chronologie pour éviter de surreprésenter le signal climatique d'une période particulière (Esper *et al.* 2003). Enfin l'absence de la moelle et des premiers cernes de croissance dans un trop grand nombre d'échantillons pourrait modifier la forme de la courbe régionale et ainsi biaiser les séries d'indices (Biondi & Qeadan 2008).

Dans la présente étude, nous avons identifié un autre problème potentiel avec l'approche RCS lorsqu'elle est appliquée à des chronologies constituées d'arbres échantillonnés à des hauteurs variables sur les tiges. Bien que la CDAC semble être similaire entre les sites riverains si la hauteur de prélèvement des échantillons est constante,

la CDAC varie systématiquement avec la hauteur de tige. La CDAC moyenne d'une population d'échantillons n'est donc représentative d'aucune hauteur particulière si la hauteur de prélèvement varie entre les échantillons. La standardisation de chaque échantillon par la CDAC moyenne introduirait alors un biais dans la chronologie RCS correspondante. Cette situation se rencontre en particulier chez les longues chronologies construites à partir de troncs subfossiles parce que les hauteurs de provenance des subfossiles sont généralement variables et inconnues, étant donné que les échantillons sont prélevés sur des sections de troncs sans souche.

Cependant, la forte similarité entre la CDAC de la moyenne des hauteurs entre 0 et 880 cm sur les arbres riverains et la moyenne des subfossiles des trois lacs, indique que les subfossiles ont été recrutés et conservés dans ces lacs selon une représentation aléatoire des hauteurs de tiges. Les hauteurs de tiges sont représentées chez les subfossiles selon les mêmes proportions que si les échantillons avaient été sélectionnés au hasard entre 0 et 880 cm sur les arbres correspondants avant qu'ils ne tombent dans l'eau. On pense que deux principaux facteurs ont interagi pour faire varier la hauteur de tige correspondant à la base des subfossiles (là où ont été prélevés les échantillons) : 1- la distance au lac de l'emplacement des arbres dans la forêt riveraine ; 2- l'érosion par les vagues et les glaces de la portion basale des tiges reposant à faible profondeur après leur chute dans l'eau. Il a été démontré dans notre région d'étude que peu de subfossiles (ou leurs portions basales) persistent plus de 500 ans dans la zone littorale supérieure (à moins de 50 cm de profondeur et à moins de 5 m de la rive), comparativement à un temps de résidence pouvant atteindre plus d'un millénaire dans la zone littorale inférieure (Arseneault *et al.* 2013).

Quoi qu'il en soit, cette correspondance entre les CDAC des arbres riverains et des subfossiles, nous a permis de modéliser la propagation du biais RCS causé par la variabilité de hauteur d'échantillonnage des subfossiles. Même si on ne connaît pas la hauteur de tige correspondant à chaque subfossile, on a pu présumer que les subfossiles tombent dans l'eau à partir d'une hauteur déterminée au hasard entre 0 et 880 cm du sol. Ainsi, les simulations indiquent que les biais causés par les différents subfossiles tendent à s'annuler entre eux

dans la chronologie RCS finale, à la condition que cette dernière ait été développée à partir d'un nombre important d'échantillons et que ces derniers soient répartis uniformément dans le temps. En effet, comme la répartition des biais positifs et négatifs varie en fonction de l'âge cambial et de la hauteur, et que les subfossiles sont décalés dans le temps les uns par rapport aux autres, les biais s'annulent entre les subfossiles et les hauteurs. Notre expérience de simulation suggère que pour des lacs représentatifs (contenant environ 200 subfossiles sur le dernier millénaire), le biais total moyen des subfossiles équivaut à des indices de croissance RCS variant entre 0,840 et 1,173 (Figure 7) dans les différentes itérations. Comme une itération représente une chronologie RCS dans un site, et que les chronologies RCS construites avec des épinettes noires présentent généralement des indices de croissance qui varient entre 0,25 et 2,3 (Arseneault & Payette 1997a ; Esper, Cook & Schweingruber 2002), on en déduit que ce biais méthodologique est généralement peu important, tant que les subfossiles sont décalés dans le temps et que leur âge cambial moyen est stable. Nos simulations suggèrent aussi que des biais relativement importants peuvent persister localement dans certaines itérations (i.e. certains sites), au hasard du mélange des hauteurs des subfossiles, de sorte que plusieurs séries RCS locales devraient être moyennées pour éviter d'attribuer au climat ces fausses tendances. Nos simulations démontrent qu'avec cinq sites le biais moyen final est presque nul tant que la réplification des subfossiles est constante (Figure 8).

Un biais important persiste néanmoins à la fin de chaque chronologie RCS, en raison de la diminution progressive de la réplification des subfossiles, ce qui implique que les biais causés par la standardisation RCS de chaque série individuelle cessent de s'annuler. Étant donné que la relation entre le biais et l'âge cambial varie avec la hauteur d'échantillonnage, les spécimens vivants ajoutés aux subfossiles en fin de chronologie modifient le biais final des subfossiles selon un patron qui varie avec leur hauteur d'échantillonnage. Plus la CDAC d'une hauteur d'échantillonnage particulière diverge de la CDAC de la moyenne des hauteurs, plus les vivants modifient de manière importante le biais causé par la hauteur d'échantillonnage en fin de chronologie. Par exemple, nos simulations indiquent que si l'échantillonnage des spécimens vivants est réalisé à 80 cm du sol, selon l'approche

traditionnelle qui vise à maximiser la longueur des séries individuelles, alors ils biaisent la portion finale de la chronologie RCS correspondante de manière plus importante que si le même nombre de vivants est échantillonné à 400 cm. Dans la portion constituée uniquement de subfossiles, les indices RCS oscillent autour de 1 dans un intervalle compris entre 0,840 et 1,173, tandis que dans la partie constituée d'arbres vivants échantillonnés à 80 cm et non corrigés, le biais final monte progressivement de 1 jusqu'à une moyenne de 1,314 pour redescendre ensuite à 1,158 en toute fin de série. Lorsque les arbres vivants sont échantillonnés à 400 cm et non corrigés, le biais passe graduellement de valeurs proches de 1 à une valeur moyenne de 0,839 en toute fin de série.

Nous avons vérifié si ce biais final peut être éliminé ou atténué en corrigeant les séries d'arbres vivants pour leur hauteur d'échantillonnage qui est connue. Dans nos simulations, nous avons choisi de corriger les vivants prélevés à une hauteur de 400 cm pour laquelle la CDAC ressemble le plus à la CDAC de la moyenne des hauteurs (et de la moyenne des subfossiles), ce qui permet des corrections les plus conservatrices possibles. La hauteur de 400 cm présente aussi l'avantage de correspondre au niveau à partir duquel les CDAC affichent un patron régulier de décroissance suite à l'individualisation des marcottes et l'établissement des tiges dans la forêt. De plus, à une hauteur de 400 cm, les vieilles épinettes noires riveraines contiennent encore beaucoup de cernes et sont moins susceptibles d'avoir un cœur altéré par la décomposition ou de contenir beaucoup de bois de réaction, comme c'est souvent le cas à la base des arbres inclinés en bordure d'un plan d'eau (Bégin 2001). Quoi qu'il en soit, le biais final causé par la baisse de réplification des subfossiles ne peut pas être entièrement compensé en corrigeant les séries individuelles d'arbres vivants, étant donné que le biais des vivants corrigés est nul et que celui de la portion finale des subfossiles est négatif. Cependant, plus la diminution de réplification des subfossiles est compensée par des séries corrigées d'arbres vivants, plus le biais total tend vers zéro. Une solution possible serait donc de tronquer la fin des séries de subfossiles, à partir du moment où débute leur baisse de réplification, et de compenser par le plus grand nombre possible de séries vivantes corrigées.

À notre connaissance, ce biais méthodologique n'a jamais été considéré auparavant. Comme la décroissance géométrique de la largeur des cernes avec l'âge existe chez d'autres espèces de conifères que l'épinette noire, telles que *Larix decidua*, *Pinus cembra* et *Pinus sylvestris* (Grudd *et al.* 2002 ; Carrer & Urbinati 2004), et que la variation systématique de la CDAC selon la hauteur au sol a déjà été observée chez d'autres espèces comme *Pinus resinosa* Ait. (Payette & Delwaide 2010), on peut raisonnablement penser que le biais méthodologique mis en évidence dans la présente étude est aussi présent dans les séries RCS construites avec des subfossiles d'autres espèces que l'épinette noire. Il est notamment envisageable que le problème de divergence soulevé par de nombreuses études (Briffa *et al.* 1992, 1998b ; Büngten *et al.* 2006 ; D'Arrigo *et al.* 2008) ayant utilisé l'approche RCS avec des échantillons provenant de hauteur inconnues ou variables ait pu être confondu, ou au moins entremêlé, avec un problème de hauteur d'échantillonnage des arbres vivants combinés aux arbres morts.

## CONCLUSION

La présente étude a permis d'apporter un éclairage sur plusieurs aspects liés à la construction de longues séries dendrochronologiques combinant des arbres subfossiles et des arbres vivants. L'objectif principal de l'étude était de vérifier si la hauteur d'échantillonnage des arbres vivants avait une influence sur le patron de croissance, et si oui, de voir comment ce phénomène peut introduire des biais dans les longues séries dendrochronologiques standardisées avec l'approche RCS.

Premièrement, grâce à une analyse de tige détaillée, nous avons démontré que le patron de croissance radiale de l'épinette noire varie systématiquement avec la hauteur sur les tiges. Deuxièmement, après avoir démontré la variation du patron de croissance de l'épinette noire en fonction de la hauteur, nous avons développé une expérience de simulation pour voir comment ces différences se propagent dans une série RCS moyenne. Nous avons mis en évidence l'existence de biais méthodologiques systématiques lors de l'ajout de séries contemporaines en fin de longue série dendrochronologique. Ces biais variaient selon la hauteur de provenance des séries d'arbres vivants. La hauteur de 400 cm a été identifiée comme étant la plus proche de la courbe régionale, et celle pour laquelle le biais est minimum sans correction. Connaissant les biais associés à chaque hauteur, on a pu proposer une méthode de correction des arbres vivants pour atténuer le biais restant.

De plus amples recherches devraient être menées pour améliorer la correction des arbres vivants pour les combiner avec les arbres subfossiles prélevés dans les lacs. Il serait aussi très intéressant de vérifier si la ressemblance entre la courbe moyenne des subfossiles et la courbe moyenne de toutes les hauteurs pour les arbres vivants est généralisable à un plus grand nombre de situations et d'espèces. Nous recommandons vivement une telle vérification avant de construire une longue série dendroclimatique RCS combinant des arbres morts et des arbres vivants.



## ***RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES***

Arseneault D. **2010**. Les longues séries dendrochronologiques dans le nord-est de l'Amérique du nord : élaboration et interprétations. Pages 731-747. *Dans* [La dendroécologie : principes, méthodes et applications]. Édité par Payette S. & Filion L. *Presses de l'Université de Laval, Québec*. 765pp.

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

Arseneault D., Dy B., Gennaretti F., Autin J. & Bégin Y. **2013**. Developing millennial tree ring chronologies in the fire-prone North American boreal forest. *Journal of Quaternary Science*. DOI: 10.1002/jqs.2612.

Bégin Y. **2001**. Tree-Ring Dating of Extreme Lake Levels at the Subarctic–Boreal Interface. *Quaternary Research*. 55: 133-139.

Black, R.A., and Bliss, L.C. **1980**. Reproductive ecology of *Picea mariana* (Mill.) Bsp., at tree line near Inuvik, Northwest Territories, Canada. *Ecological Monographs*. 50: 331–354.

Biondi F. & Qeadan F. **2008**. A theory-driven approach to tree-ring standardisation: defining the biological trend from expected basal increment. *Tree-Ring Research*. 64: 81-96.

Boily J. & Doucet R. **1993**. Croissance juvénile de marcottes d'épinette noire en régénération après la récolte du couvert dominant. *Canadian Journal of Forest Research*. 23: 1396-1401.

Briffa K.R. **2000**. Annual climate variability in the Holocene: interpreting the message of ancient trees. *Quaternary Science Reviews*. 19: 87-105.

Briffa K.R. & Melvin T.M. **2011**. A Closer Look at Regional Curve Standardization of Tree-Ring Records: Justification of the Need, a Warning of Some Pitfalls, and Suggested Improvements in its Application. Pages 113-145. In [Dendroclimatology: Progress and Prospects]. M.K. Hughes, H.F. Diaz & T.W. Swetnam, editors. *Springer Verlag*. 368pp.

Briffa K.R., Jones P.D., Bartholin T.S., Eckstein D., Schweingruber F.H., Karlén W., Zetterberg P. & Eronen M. **1992**. Fennoscandian summers from A.D. 500: Temperature changes on short and long timescales. *Climate Dynamics*. 7: 111-119.

Briffa K.R., Jones P.D., Schweingruber F.H., Karlén W. & Shiyatov S.G. **1996**. Tree-Ring Variables as Proxy-Climate Indicators: Problems with Low-Frequency Signals. Pages

9-41. *Dans* [Climate Variations and Forcing Mechanisms of the Last 2000 Years].  
Édité par Jones P.D., Bradley R.S. & Jouzel J. *Springer-Verlag, Berlin*. 650pp.

Briffa K., Schweingruber F., Jones P., Osborn T., Harris I., Shiyatov S., Vaganov A. & Grudd H. **1998b**. Trees tell of past climates: but are they speaking less clearly today? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 353: 65–73.

Bünten U., Frank D.C., Schmidhalter M., Neuwirth B., Seifert M. & Esper J. **2006**. Growth/climate response shift in a long subalpine spruce chronology. *Trees*. 20: 99-110.

Carrer M. & Urbinati C. **2004**. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra*. *Ecology*. 85: 730-740.

Cook E.R. & Kairiukstis L.A. (eds). **1990**. [Methods of Dendrochronology, Applications in Environmental Sciences]. *Kluwer Academic Press, Boston, Massachusetts*. 394pp.

Cook E.R., Briffa K.R., Shiyatov S. & Mazepa V. **1990**. Tree-Ring Standardization and Growth-Trend Estimation. Pages 104-123. *In* [Methods of Dendrochronology]. E. R. Cook & L. A. Kairiukstis, editors. *Kluwer Academic Press, Boston, Massachusetts*. 394pp.

Cook E.R., Briffa K.R., Meko D.M., Graybill D.A. & Funkhouser G. **1995**. The segment length curse in long tree-ring chronology development for paleoclimatic studies. *The Holocene*. 5: 229-237.

D'Arrigo R.D., Kaufmann R.K., Davi N., Jacoby G.C., Laskowski C., Myneni R.B. & Cherubini P. **2004**. Thresholds for warming-induced growth decline at elevational tree line in the Yukon Territory, Canada. *Global Biogeochemical Cycles*. 18: GB3021.

D'Arrigo R.D., Wilson R. & Jacoby G. **2006**. On the long-term context for late twentieth century warming. *Journal of Geophysical Research*. 111:D03103.

D'Arrigo R.D., Jacoby G., Buckley B., Sakulich J., Frank D., Wilson R., Curtis A. & Anchukaitis K. **2009**. Tree growth and inferred temperature variability at the North American Arctic treeline. *Global and Planetary Change*. 65: 71-82.

Delwaide A. & Filion L. **2010**. Échantillonnage et datation dendrochronologiques. Pages 167-197. Dans [La dendroécologie : principes, méthodes et applications]. Édité par Payette S. & Filion L. *Presses de l'Université de Laval, Québec*. 765pp.

Environnement Canada. **2013**. Normales et moyennes climatiques au Canada 1971-2000. Archives nationales d'information et de données climatologiques. URL : [http://www.climat.meteo.ec.gc.ca/climate\\_normals/index\\_f.html](http://www.climat.meteo.ec.gc.ca/climate_normals/index_f.html). Consulté le 20 mars 2013.

- 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 northern Finnish Lapland – Part 1: chronology construction and initial inferences. *The Holocene*.12: 673-680.
- Esper J., Cook E.R. & Schweingruber F.H. **2002**. Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability. *Science*. 295: 2250-2253.
- Esper J., Cook E.R., Krusic P.J. & Peters K. **2003**. Tests of the RCS method for preserving low-frequency variability in long tree-ring chronologies. *Tree-Ring Research*. 59: 81-98.
- Frelich L.E. **2002**. [Forest Dynamics and Disturbance Regimes: Studies from Temperate Evergreen-Deciduous Forests]. *Cambridge University Press, New York*. 280pp.
- Fritts H.C. **1976**. [Tree Rings and Climate]. *Academic Press, London*. 567pp.
- Gassmann F. **1996**. [Effet de serre : modèles et réalités]. *Georg, Genève*. 141pp.

- Grudd H., Briffa K.R., Karlén W., Bartholin T.S., Jones P.D. & Kromer B. **2002**. A 7400-year tree-ring chronology in northern Swedish Lapland: natural climatic variability expressed on annual to millennial timescales. *The Holocene*. 12: 657-665.
- Guiot J. & Nicault A. **2010**. Méthodes de dendroclimatologie à l'échelle continentale : fonctions de réponse et fonctions de transfert. Pages 229-253. Dans [La dendroécologie : principes, méthodes et applications]. Édité par Payette S. & Filion L. *Presses de l'Université de Laval, Québec*. 765pp.
- Helama S., Timonen M., Lindholm M., Meriläinen J. & Eronen M. **2005c**. Extracting long-period climate fluctuations from tree-ring chronologies over timescales of centuries to millennia. *International Journal of Climatology*. 25:1767-1779.
- Helama S., Makarenko N.G., Karimova L.M., Kruglun O.A., Timonen M., Holopainen J., Meriläinen J. & Fronen M. **2009**. Dendroclimatic transfer functions revisited: Little Ice Age and Medieval Warm Period summer temperatures reconstructed using artificial neural networks and linear algorithms. *Annales Geophysicae*. 27: 1097-1111.
- Hoffer M. & Tardif J.C. **2009**. False rings in jack pine and black spruce trees from eastern Manitoba as indicators of dry summers. *Canadian Journal of Forest Research*. 39: 1722-1736.

- Ilisson T. & Chen H.Y.H. **2009**. Response of six boreal tree species to stand replacing fire and clearcutting. *Ecosystems*. 12: 820-829.
- Intergovernmental Panel on Climate Change. **2007a**. Climate Change 2007 - The Physical Science Basis : Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the IPCC. *Cambridge University Press, Cambridge*. 996pp.
- Jones P.D., Osborn T.J. & Briffa K.R. **1999**. [Global, Monthly and Annual Temperature Anomalies, 1856-1998]. *University of East Anglia, Norwich*. 280pp.
- Lehoux, D. **1975**. [Description physique de la région de la Baie James]. *Environnement Canada, Service canadien de la faune*. Rapport technique. 21pp.
- Lieffers V.J., Stadt K.J. & Navratil S. **1996**. Age structure and growth of understory white spruce under aspen. *Canadian Journal of Forest Research*. 26: 1002-1007.
- Liepert B.G. **2002**. Observed reductions of surface solar radiation at sites in the United States and worldwide from 1961 to 1990. *Geophysical Research Letters*. 29: 1421.
- Mann M.E., Bradley R.S. & Hughes M.K. **1998**. Global-scale temperature patterns and climate forcing over the past six centuries. *Nature*. 392: 779-787.

- Melvin T.M., Briffa K.R., Nicobussi K. & Grabner M. **2007**. Time-varying response smoothing. *Dendrochronologia*. 25: 65-69.
- 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.
- Nicault A., Bégin Y. & Guiot J. **2010**. Standardisation des séries dendrochronologiques. *Dans* [La dendroécologie : Principes, méthodes et applications]. Pages 199-227. Édité par Payette S. & Filion L. *Presses de l'Université de Laval, Québec*. 765pp.
- Paquin R., Margolis R.A., Doucet R. & Coyea M.R. **1999**. Comparison of growth and physiology of layers and naturally established seedlings of black spruce in a boreal cutover in Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. 29: 1-8.
- Payette S. & Delwaide A. **2004**. Dynamics of subarctic wetland forests over the past 1500 years. *Ecological Monographs*. 74: 373-391.
- Payette S. & Delwaide A. **2010**. Analyse de tige. *Dans* [La dendroécologie : Principes, méthodes et applications]. Pages 255-281. Édité par Payette S. & Filion L. *Presses de l'Université de Laval, Québec*. 765pp.
- Payette S. Delwaide A., Morneau C. & Lavoie C. **1994**. Stem analysis of a long-lived black spruce clone at treeline. *Arctic and Alpine Research*. 26: 56-59.

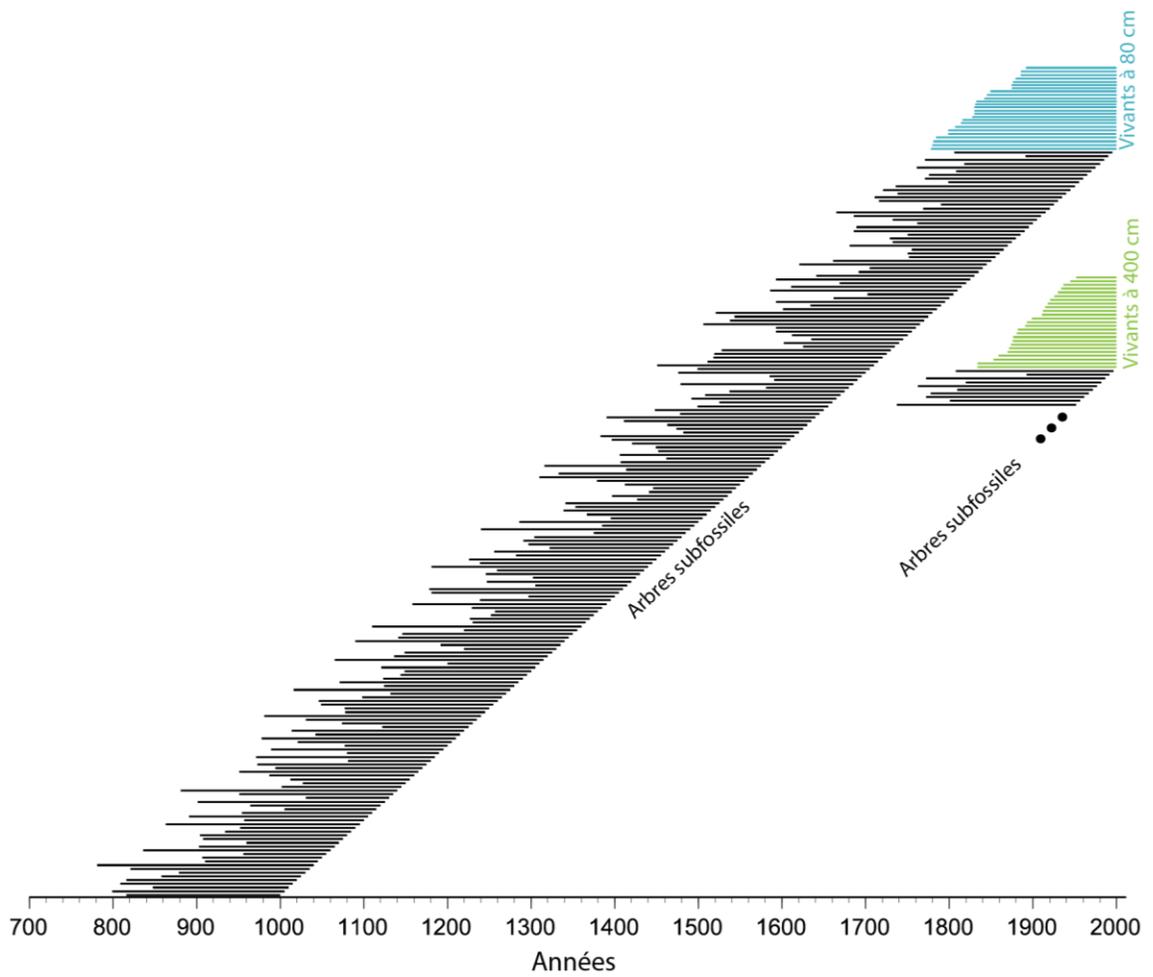
- Pereg D. & Payette S. **1998**. Development of black spruce growth forms at treeline. *Plant Ecology*. 138: 137-147.
- Phipps R.L. **2005**. Research report some geometric constraints on ring-width trend. *Tree-ring Research*. 61: 73-76.
- Sceicz J.M. & MacDonald G.M. **1994**. Age-dependant tree-ring growth-responses of sub-arctic white spruce to climate. *Canadian journal of forest research*. 24: 120-132.
- Sceicz J.M. & MacDonald G.M. **1995**. Dendroclimatic reconstruction of summer temperatures in Northwestern Canada since A.D. 1638 based on age-dependent modelling. *Quaternary Research*. 44: 257-266.
- Schweingruber F.H. **1988**. [Tree Rings Basic and Applications of Dendrochronology]. *Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands*. 276pp.
- Schweingruber F. H. & Briffa K. R. **1996**. Tree-Ring Density Networks for Climate Reconstruction. Pages 43-66. *Dans* [Climate Variations and Forcing Mechanisms of the Last 2000 Years]. Édité par Jones P.D., Bradley R.S. & Jouzel J. *Springer-Verlag, Berlin*. 650pp.
- Turner M.G., Baker W.L., Peterson C.J. & Peet R.K. **1998**. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems*. 1: 511–523.

Vaganov E.A., Hughes M.K., Kirilyanov A.V., Schweingruber F.H. & Silkin P.P. **1999**. Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia. *Nature*. 400: 149-151.

Weltzin J.F., Bridgham S.D., Pastor J., Chen J. & Harth C. **2003**. Potential effects of warming and drying on peatland plant community composition. *Global Change Biology*. 9:141-151.

## ANNEXES

Annexe 1 : Périodes de vie, sur l'échelle calendaire arbitraire, des échantillons simulés subfossiles et vivants pris à A-80 cm de hauteur et B-400 cm de hauteur



Annexe 2 : Cartographie de la croissance selon la hauteur et l'âge cambial pour une sélection arbitraire de six arbres parmi les quinze arbres échantillonnés pour l'étude, deux arbres pour chacun des trois sites. Chaque ligne représente une série individuelle pour une hauteur, les séries sont alignées selon l'âge cambial, et empilées selon la hauteur. Chaque pixel représente une largeur de cerne pour une année et pour une hauteur données, plus la couleur est foncée, plus le cerne est large

