

LES GRAINS DE POLLEN, des témoins de l'histoire du couvert végétal



Par Martin Lavoie

Professeur agrégé
Département de géographie et
Centre d'études nordiques,
Université Laval

Chaque année, du printemps à l'automne, les plantes supérieures (phanérogames) produisent d'énormes quantités de grains de pollen pour assurer leur reproduction. Toutefois, la grande majorité des grains n'atteindront jamais le stigmate des fleurs. Ils tomberont sur le sol et ne seront pas fécondés. Lorsqu'ils se déposent au sein de milieux pauvres en oxygène, comme les lacs et les tourbières où la décomposition est lente, les grains de pollen s'incorporent aux sédiments qui s'accumulent année après année. Les cellules du grain de pollen sont détruites au cours de la fossilisation, mais pas son enveloppe qui est très résistante à la dégradation. Cette enveloppe est ainsi préservée pendant plusieurs milliers d'années. Les grains de pollen qui se déposent à une époque donnée reflètent donc en partie la végétation de l'époque en question. Les grains de pollen sont ainsi des témoins uniques de l'histoire, de la composition et de la dynamique de la végétation au cours des siècles et des millénaires. Ils livrent aussi de précieuses informations sur les conditions environnementales passées. Bien qu'ils fassent rager plusieurs personnes durant la saison estivale en raison des allergies, ils peuvent nous aider à prédire l'évolution des écosystèmes durant les prochaines décennies en fonction des modifications du climat en cours et anticipées.

La palynologie, les grains de pollen et l'analyse pollinique

Le mot " palynologie " vient du grec *palynos* qui signifie " poussière ". La palynologie est la science qui a pour objet d'étude les grains de pollen. Le pollen est produit dans l'étamine de la fleur et est constitué d'une ou de plusieurs cellules végétatives et d'une cellule reproductrice contenant les spermatozoïdes. La production pollinique est variable d'une espèce à l'autre et d'une année à l'autre. Elle dépend de divers facteurs, comme l'âge de l'individu, son rythme de floraison et les conditions climatiques. Le pollen des plantes anémogames est dispersé par le vent, souvent sur de grandes distances, alors que le transport du pollen des plantes entomophiles est assuré par les insectes sur de plus courtes distances. Les spores sont aussi l'objet d'étude par les palynologues. Il s'agit des cellules de reproduction des plantes inférieures, comme les algues, les champignons, les fougères, les mousses et les hépatiques. Les grains de pollen ont une membrane externe appelée exine. Elle protège la cellule végétative et la cellule reproductrice qui sont toutes deux fragiles. L'exine est extrêmement résistante à la décomposition en raison de sa composition : la sporopolléine. De plus, l'exine présente des caractéristiques qui permettent l'identification du grain de pollen au microscope. Cette

Martin Lavoie est paléoécologiste au Centre d'études nordiques (CEN) et professeur au Département de géographie de l'Université Laval. Il s'intéresse particulièrement à la paléoécologie, mais c'est un peu par hasard qu'il s'y est destiné. À la fin de son baccalauréat en géologie à l'Université de Montréal, il a décidé de suivre un cours de palynologie pour acquérir les crédits d'un cours optionnel. Le cours et son professeur, Pierre J.H. Richard, devenu une source d'inspiration, l'ont motivé à poursuivre dans ce domaine au niveau des études graduées. C'en était fait de son orientation professionnelle. Il a dès lors opté pour une maîtrise dans ce champ d'étude, alors qu'il n'en avait que très peu de connaissances. Son projet de maîtrise portait sur la tourbière du parc de Frontenac. Cette première année de maîtrise fut ensuite transformée en doctorat, pendant lequel il élargit le nombre de sites d'étude et précisa son objet. Il travailla alors sur la reconstitution des conditions climatiques du sud du Québec au cours des 10 000 dernières années sous l'angle des précipitations. Puis, il fit un stage postdoctoral au CEN où il s'ingénia à reconstituer l'histoire postglaciaire de la végétation de l'île d'Anticosti. Avec ce bagage, il partit trois ans à Marseille où on l'attendait comme professeur-chercheur en paléoécologie. Enfin, il entra en poste à l'Université Laval en 2004 à titre de professeur.

Cet intérêt pour les processus naturels est présent chez lui depuis l'enfance. À cette époque, il préférait encore la géomorphologie dont les phénomènes l'impressionnaient. C'est bel et bien en découvrant la palynologie à l'université qu'il détermina néanmoins sa véritable voie. Il espère certes que ses étudiants soient animés d'une telle passion : la réussite de ses élèves est ce qui lui tient le plus à cœur. Il participe d'ailleurs à plusieurs projets dans le Nord du Québec, notamment à Radisson, auxquels ses étudiants sont conviés aussi. Ensemble, ils tentent de reconstituer l'histoire des feux, de la végétation et du climat de cette région. Ils sondent, entre autres, les lacs, font de la prospection et reviennent à Québec, les bras chargés de trésors fort particuliers. Nous avons discuté avec lui de ces précieuses archives et de ce qui se trame autour d'elles du côté de la recherche.

identification du grain repose, entre autres, sur sa forme, sa taille, son ornementation (présence d'épines, de verrues, de baccules, etc.) et l'arrangement de ses ouvertures (pores, sillons) si elles sont présentes. Les ouvertures sont des trous ou des amincissements de l'exine qui permettent le passage du tube pollinique lors de la fécondation. Si le pollen ne possède pas d'ouverture (comme par exemple chez le mélèze), le grain se déchire lors de la fécondation pour laisser passer le tube pollinique. La taille des grains de pollen est variable d'une espèce à l'autre; elle est généralement comprise entre dix et deux cents microns.

Palynologie : science des grains de pollen

Analyse pollinique : méthode permettant de reconstituer l'histoire du couvert végétal passé à l'aide des grains de pollen et des spores conservés dans les sédiments.

L'analyse pollinique consiste à identifier et à dénombrer les grains de pollen et les spores contenus dans un échantillon donné. Cet échantillon est le plus souvent un sédiment (boue lacustre, tourbe), mais il peut aussi s'agir d'un échantillon d'eau ou d'air, de miel, de sol ou de glace. L'analyse pollinique repose sur trois principaux fondements : *i*) le pollen est produit en quantités énormes et dispersé par le vent pour assurer la reproduction des plantes anémogames, *ii*) le pollen se conserve indéfiniment dans des milieux pauvres en oxygène comme les lacs et les tourbières et *iii*) les grains de pollen peuvent être attribués à la plante productrice au niveau de la famille, du genre et parfois même de l'espèce.

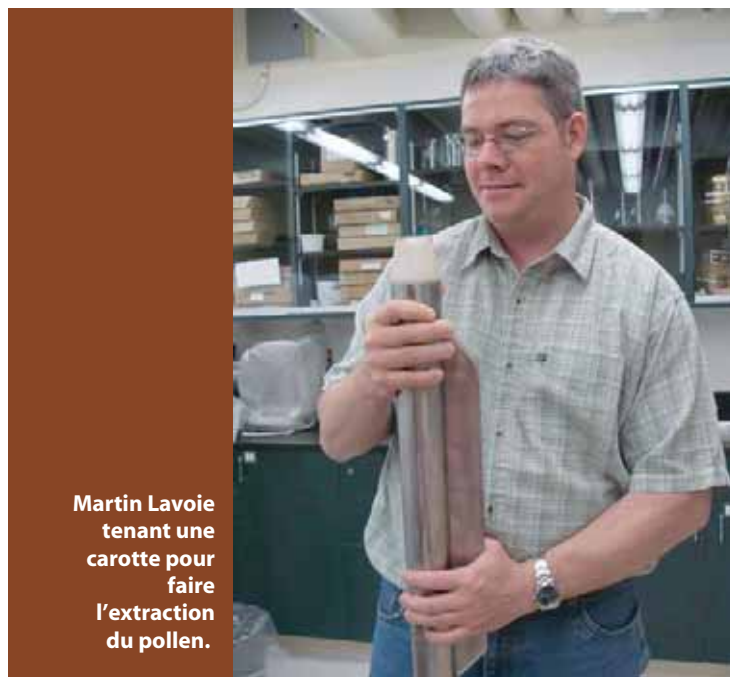


Extrait
d'une
carotte à
Radisson.

Les résultats de l'analyse pollinique d'une carotte sédimentaire prélevée dans un lac ou une tourbière sont présentés sous la forme d'un diagramme pollinique. La représentation en pourcentage de chaque taxon identifié dans chaque échantillon analysé (un échantillon correspond à une profondeur donnée, donc à une époque donnée) constitue le spectre pollinique. Généralement, un échantillon d'un volume de un centimètre cube de sédiments est suffisant pour établir un spectre pollinique, car un tel volume peut contenir jusqu'à deux ou trois millions de grains de pollen. La superposition verticale des spectres polliniques de la carotte sédimentaire, du spectre le plus ancien à la base de la carotte au spectre le plus récent au sommet, forme le diagramme pollinique. Celui-ci livre les variations d'abondance dans le temps des espèces végétales. Le contrôle chronologique est assuré par la datation au radiocarbone (^{14}C) des sédiments. Le diagramme livre certes des images de la végétation pour un lieu donné à différentes époques, mais il s'agit d'images "déformées" que le palynologue doit ensuite interpréter. En effet, les grains de pollen des espèces anémogames sont généralement abondants dans les sédiments. C'est le cas notamment du pin blanc et du bouleau. En revanche, les grains des plantes entomophiles sont généralement beaucoup plus rares ou même absents dans les sédiments. C'est le cas de plusieurs arbustes et herbes. L'analyse pollinique d'un site s'accompagne souvent de l'analyse macrofossile. Cette dernière consiste en l'identification de pièces végétales visibles à l'œil nu (graines, feuilles, bois, charbons de bois) préservées dans les sédiments. Les pièces macroscopiques n'étant pas dispersées sur de grandes distances par le vent, l'identification d'un macroreste fossile atteste de la présence de la plante émettrice près du site à l'étude. L'analyse pollinique et l'analyse macrofossile sont donc deux techniques paléobotaniques complémentaires : l'analyse pollinique livre des informations sur l'histoire du couvert végétal à l'échelle régionale, l'analyse macrofossile, elle, à l'échelle locale. Enfin, d'autres témoins

microfossiles des conditions environnementales passées sont aussi présents dans les sédiments, comme les diatomées, les chironomides, les thécamoebiens, etc. Ces témoins livrent des informations sur les anciens climats, les conditions chimiques de l'eau ou les fluctuations de la nappe phréatique dans les milieux humides. Les sédiments des lacs et des tourbières constituent donc de véritables archives biologiques et environnementales.

L'analyse pollinique permet de reconstituer les étapes ayant mené à la constitution du couvert végétal actuel. En outre, elle apporte des éléments de réponse à diverses questions : où étaient réfugiées les espèces lors de la dernière glaciation ? De quand date l'arrivée d'une espèce à un endroit donné ? À quelle vitesse les espèces ont-elles migré ? Certaines espèces furent-elles plus abondantes ou plus rares dans le passé ? Comment l'aire de répartition des espèces s'est-elle constituée au cours du temps ? Comment les plantes ont-elles réagi aux changements environnementaux passés ? Quel est le rôle de l'Homme dans la transformation des paysages ? En plus de répondre à ces questions, l'analyse pollinique a d'autres applications dans des domaines très variés, comme l'archéologie, l'aérobiologie ou même la criminologie.



Martin Lavoie
tenant une
carotte pour
faire
l'extraction
du pollen.

L'analyse pollinique a pris son essor en 1916 quand un géologue suédois, Lennart von Post, présenta les principes de base, les fondements et le potentiel de cette technique pour les reconstitutions paléoenvironnementales, c'est-à-dire la reconstitution des environnements passés. Au Canada, les premiers travaux datent des années 1930 et furent réalisés par un autre suédois, Vaino Auer. Le premier diagramme pollinique daté par le radiocarbone au Québec a été effectué en 1954 par John Poztger et Albert Courtemanche. Avant 1970, nos connaissances sur l'histoire de la végétation au Canada étaient encore limitées, mais le Québec était cependant la province où les travaux étaient les plus nombreux. L'analyse pollinique au Québec a fait un pas de géant à partir des années 1970 grâce aux nombreux diagrammes polliniques du palynologue Pierre J.H. Richard, professeur à l'Université de Montréal. À ce jour, près de quatre cents diagrammes polliniques ont été réalisés au Québec. Les grands traits généraux de l'histoire postglaciaire de la végétation sont maintenant bien connus.

Onze associations forestières, une seule mission :

Éducation Sensibilisation Information



Il existe une association forestière dans votre région !



Consultez

ASSOCIATION FORESTIÈRE DE LA RIVE-SUD

www.afvsm.qc.ca/region.htm



Grain de pollen de sapin baumier



Grain de pollen de bouleau



Grain de pollen de graminée



Grain de pollen de hêtre



Grain de pollen de noyer

La végétation du Québec méridional : plus de 10 000 ans d'histoire

L'Amérique du Nord fut affectée à plusieurs reprises par les glaciations du Pléistocène (dernier 1,8 million d'années). Les glaciations sont survenues tous les 100 000 ans environ. Ces épisodes froids ont été entrecoupés de périodes plus chaudes d'une durée de 10 000 à 20 000 ans durant lesquelles la température était de régime tempéré : ce sont les interglaciaires. Nous sommes depuis 10 000 ans dans l'interglaciaire Holocène. Le Québec fut entièrement couvert de glace lors de la dernière glaciation nommée glaciation du Wisconsin. Lors du dernier maximum glaciaire, il y a environ 18 000 ans, l'inlandsis laurentidien atteignait, dans l'est de l'Amérique du Nord, la latitude de la ville de New York. Dans la région de la ville de Québec, les terres ont été libérées des glaces il y a environ 12 500 ans. C'est pourquoi les reconstitutions de l'histoire de la végétation du Québec méridional datent d'au plus 12 000 ans, plus souvent 10 000 ans, contrairement à d'autres régions plus au sud qui ne furent pas englacées et où il est possible de reconstituer l'histoire de la végétation sur de plus longues durées.

Si, au Québec, nos connaissances sur l'histoire de la végétation portent essentiellement sur l'interglaciaire Holocène, il est parfois possible d'obtenir une image du couvert végétal de l'interglaciaire qui a précédé la dernière glaciation, soit l'interglaciaire Sangamon (~127 000-115 000 ans avant nos jours). Les sédiments organiques datant de cette époque sont rares, car ils furent effacés par le passage des glaciers. Des sédiments datant de cette époque ont été trouvés aux îles de la Madeleine. Les travaux du palynologue Robert Mott de la Commission géologique du Canada ont montré que les îles étaient alors colonisées, entre autres, par le pin blanc et le chêne. Le climat de l'interglaciaire Sangamon était plus continental et plus chaud qu'aujourd'hui. En Europe, quelques séquences sédimentaires, notamment en France, sont très anciennes et autorisent des reconstitutions de la végétation et du climat sur plus de 400 000 ans, comme la séquence du Velay dans le Massif central. Ces séquences sédimentaires ont été étudiées par l'équipe de paléoécologistes de l'Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie à Marseille. Les nombreux travaux en Europe sur les longues séquences temporelles ont permis d'identifier trois principales régions où étaient réfugiées les espèces végétales pendant la dernière glaciation : le sud de l'Espagne, le sud de l'Italie et les Balkans. On estime que ces refuges étaient situés dans les régions montagneuses, sur les versants orientés vers le sud, entre 400 et 700 m d'altitude où les conditions n'étaient ni trop froides ni trop sèches. Ils furent le point de départ de la nouvelle migration des plantes vers le Nord à la fin de la glaciation. Les longues séquences ont aussi permis d'identifier

des modèles de dynamiques forestières très différents au cours des quatre derniers interglaciaires.

Au Québec, l'histoire de la végétation comporte trois grandes étapes : *i*) une étape initiale sans arbres (étape non arborescente), *ii*) une étape de boisement (étape d'afforestation) et *iii*) une étape forestière. La durée de chacune des étapes, la composition et l'abondance des espèces peuvent être très variables d'une région à l'autre, même pour deux régions proches géographiquement. En effet, l'histoire de la végétation d'une région donnée dépend de divers facteurs, comme le contexte paléogéographique (e. g. retrait des glaces, barrières physiographiques, présence de lacs proglaciaires ou de mers postglaciaires, comme la mer De Champlain dans la vallée du Saint-Laurent), les conditions du climat (température, précipitations) qui ont fluctué au cours de l'Holocène, la localisation des refuges pendant le maximum glaciaire, le rythme et le mode de migration des espèces à partir de ces refuges, les perturbations écologiques naturelles (feux de forêt, épidémies d'insectes défoliateurs) ou encore l'action de l'Homme.

Anne-Marie au microscope effectuant l'analyse de grains de pollen.



Bien qu'elle n'ait pas eu lieu partout, l'étape initiale sans arbres est particulièrement bien exprimée à la base de quelques diagrammes polliniques du sud du Québec, notamment dans les régions déglacées très tôt comme en Montérégie. Vers 11 000 ans AA (avant aujourd'hui), l'inlandsis en retrait se situait dans les Basses-Laurentides. En raison de conditions environnementales encore très rigoureuses dues à la proximité du glacier et à la présence des eaux froides des mers postglaciaires, les premières régions libres des glaces furent alors colonisées par une végétation herbacée ou arbustive d'affinité arctique-alpine. Parmi les espèces caractéristiques, il y avait, entre autres, la dryade, l'oxyrie digyne, le saule herbacé et le bouleau nain. Le couvert végétal devait alors ressembler à la toundra du Québec nordique. La dryade a d'ailleurs donné son nom à un important refroidissement du climat survenu entre 11 000 et 10 000 ans AA, le Dryas récent, en raison de la présence de restes de cette plante dans les sédiments datant de cet épisode climatique. Les manifestations du Dryas récent se sont surtout fait sentir sur les façades océaniques dans les régions amphi-atlantiques (provinces maritimes, Europe de l'Ouest). La période initiale sans arbres est bien documentée au mont Saint-Hilaire dans les sédiments du lac Hertel étudiés par l'équipe de Pierre J.H. Richard, cette colline montérégienne formant alors un nunatak au sein de la mer De Champlain, ou encore au sommet de la colline de Covey en Montérégie. Ce ne sont pas toutes les régions qui furent caractérisées par cette période non arborescente. En Laurentie, par exemple, les terres d'abord ennoyées par la mer De Champlain ont été rapidement colonisées par les arbres. Dans la région de Québec, l'arrivée des premiers arbres sur les contreforts des Laurentides date d'environ 9400-9000 ans AA.

La troisième grande étape est celle de la fermeture des forêts. Vers 8000 ans AA, l'inlandsis en retrait est alors trop loin pour influencer la dynamique végétale du Québec méridional. Cette troisième étape se caractérise d'abord par la formation de forêts mixtes (sapinière à bouleau blanc, sapinière à bouleau jaune), ensuite par la formation des érablières. À partir d'environ 7500 ans AA, le climat est devenu plus chaud et plus humide : c'est l'Optimum climatique holocène, appelé aussi Hypsithermique. Ces conditions plus chaudes qu'aujourd'hui (d'environ 1 à 2 °C) ont perduré jusque vers 4000-3000 ans avant nos jours. Cette époque chaude est celle de l'arrivée et du déploiement des arbres thermophiles caractéristiques des érablières du sud du Québec, comme le tilleul, le noyer, la pruche ou le caryer. Les conditions plus clémentes et l'arrivée d'un cortège d'arbres caducifoliés ont eu pour conséquence de réduire la fréquence des feux de forêt. Certains arbres étaient alors plus abondants qu'aujourd'hui, notamment le pin blanc (vers 7000-5000 ans AA lors de la sapinière à bouleau jaune) et la pruche (vers 6500-5000 ans AA au sein des érablières). Le pin blanc a alors étendu son aire de répartition d'environ 70 km plus au nord de sa limite actuelle en Abitibi. Pour leur part, les populations de hêtre à grandes feuilles se sont développées un peu plus tard. La formation des premières érablières date d'environ 8000 ans AA en Montérégie et de 7000 ans dans la région de Québec. L'érable à sucre était néanmoins déjà présent avant ces dates. Des charbons de bois d'érable à sucre trouvés dans les sols d'une érablière dans la réserve écologique de Tantaré au nord de Québec montrent que cet arbre était présent au nord du Saint-Laurent entre 9400 et 9000 ans AA, très peu de temps après le retrait de la mer De Champlain. Encore une fois, la fermeture des forêts ne s'est pas produite partout de façon synchrone. Par exemple, elle fut

particulièrement tardive à l'île d'Anticosti où les sapinières à épinette blanche, telles que nous les connaissons aujourd'hui, se sont formées il y a seulement 4000 ans, soit plus de 4500 ans après l'arrivée des premiers arbres sur l'île.

Vers 5000 ans AA, les limites actuelles des domaines bioclimatiques du sud du Québec sont généralement atteintes. Dans la région de la ville de Québec, l'érablière à tilleul est présente depuis au moins 4550 ans, d'après l'analyse pollinique de la tourbière de la Base de plein air de Sainte-Foy. Au cours des derniers millénaires, ce sont surtout des modifications dans l'abondance de certaines espèces qui surviendront. Le cas le plus notoire est celui du déclin de la pruche de l'Est vers 4800 ans avant nos jours. Abondantes entre 6000 et 5000 ans AA, les populations de pruches ont été grandement décimées dans l'ensemble de l'est de l'Amérique du Nord, et ce, de façon très rapide. Les travaux de Louise Filion et de Najat Bhiry du Département de géographie de l'Université Laval ont permis d'attribuer ce déclin à l'activité d'insectes défoliateurs, notamment l'arpenteuse de la pruche, grâce à la découverte, dans un dépôt de tourbe à Saint-Flavien-de-Lotbinière, d'aiguilles broutées et de restes fossiles (capsules céphaliques) de cet insecte. D'autres espèces arborescentes ont alors profité des espaces laissés disponibles par la pruche, notamment le hêtre, le chêne rouge et le bouleau jaune. Après quelques siècles, la pruche de l'Est a connu une nouvelle recrudescence sans toutefois redevenir aussi abondante qu'auparavant.

Après l'Optimum climatique, on note depuis environ 3000 ans un refroidissement du climat. Il s'agit du Néoglaciare, dont l'épisode le plus froid est le Petit Âge glaciaire survenu entre les années 1450 et 1850. Le Néoglaciare est notamment caractérisé par une légère augmentation des conifères boréaux et d'une nouvelle recrudescence des feux de forêt.

Les derniers siècles sont surtout marqués par l'empreinte des activités humaines. Dans l'ensemble des diagrammes polliniques du sud du Québec, l'abondance de la plupart des arbres diminue en raison, entre autres, du défrichement des terres pour l'agriculture. En revanche, on note l'apparition d'un cortège de nouvelles espèces, surtout herbacées, associées aux activités humaines : les plantes rudérales. Ce sont notamment l'herbe à poux, le plantain, l'oseille et le maïs. Les espèces rudérales constituent un repère stratigraphique et temporel : leur apparition dans les diagrammes indique l'installation de l'Homme dans la région du lac ou de la tourbière.

L'analyse pollinique permet une meilleure compréhension de l'évolution des écosystèmes sur une échelle de temps supérieure à celle de l'observation humaine. Comprendre le passé pour mieux prédire l'avenir des écosystèmes, voilà l'une des missions fondamentales de la palynologie et de l'analyse pollinique.



À gauche, Émilie Lessard, à droite, Andrée-Anne Pharand, étudiantes au baccalauréat en géographie.