

Université du Québec

Mémoire de recherche  
présenté à  
l'Université du Québec à Chicoutimi  
comme exigence partielle de la  
maîtrise en Ressources renouvelables

par  
Marie-Christine Dubé  
B.Sc. en Biologie

**Effet d'une épidémie de la tordeuse des bourgeons  
de l'épinette sur la croissance de la tige  
et le développement racinaire des semis de sapin  
dans des sapinières boréales**

mai 1999



### Mise en garde/Advice

Afin de rendre accessible au plus grand nombre le résultat des travaux de recherche menés par ses étudiants gradués et dans l'esprit des règles qui régissent le dépôt et la diffusion des mémoires et thèses produits dans cette Institution, **l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** est fière de rendre accessible une version complète et gratuite de cette œuvre.

Motivated by a desire to make the results of its graduate students' research accessible to all, and in accordance with the rules governing the acceptance and diffusion of dissertations and theses in this Institution, the **Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** is proud to make a complete version of this work available at no cost to the reader.

L'auteur conserve néanmoins la propriété du droit d'auteur qui protège ce mémoire ou cette thèse. Ni le mémoire ou la thèse ni des extraits substantiels de ceux-ci ne peuvent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

The author retains ownership of the copyright of this dissertation or thesis. Neither the dissertation or thesis, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

## RÉSUMÉ

### Effet d'une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur la croissance de la tige et le développement racinaire des semis de sapin dans des sapinières boréales

Dans la forêt boréale du nord du Saguenay–Lac-St-Jean, la dynamique des sapinières boréales est contrôlée, entre deux feux destructeurs, par les ouvertures du milieu causées par la mortalité des sapins défoliés par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE). Ce sont les banques de semis de Sapin baumier présents en sous-bois au moment de l'épidémie qui assurent la régénération de ces peuplements. L'hypothèse posée dans le cadre de cette étude est que l'ouverture du milieu causée par la défoliation provoque une reprise de croissance des semis préétablis et l'initiation d'un nouveau réseau de racines adventives. Afin de décrire l'effet des plus récentes épidémies de la TBE, plus particulièrement de la dernière (1974-1988), sur la croissance caulinaire et la formation des racines adventives des semis de Sapin baumier, des analyses dendrochronologiques ont été effectuées sur 24 sapins adultes et 62 semis. Les échantillons ont été récoltés dans deux sapinières vierges de la forêt boréale (au nord de la rivière Saguenay (Val04) et au nord du Lac-St-Jean (Lib24)). Les structures d'âge des semis et de leurs racines ont été caractérisées. Des courbes de croissance en hauteur de la tige ont été réalisées pour les semis, et des courbes de croissance radiale caulinaire ont été effectuées tant pour les adultes que pour la régénération. Trois années repères ont été retenues pour caractériser les périodes épidémiques, soit le début du ralentissement de croissance, la plus faible croissance et la reprise de la croissance, et ont été comparées entre les cohortes et les sites. Les sapins adultes sont apparus en moyenne au milieu du XIX<sup>e</sup> siècle (Lib24: 1851; Val04: 1846), et étaient tous présents avant l'épidémie du début du siècle (1909-1923). La régénération de sapin est apparue entre 1916 et 1972. Les semis ont été divisés en deux cohortes, soit celle des vieux semis, apparus avant l'épidémie du milieu du siècle (1944-1953), et celle des jeunes semis. Les courbes de croissance radiale montrent trois périodes de croissance défavorables directement reliées aux trois épidémies du XX<sup>e</sup> siècle. Lors de ces épidémies, les trois phénomènes marquant la croissance des sapins se sont généralement produits, chez les semis, simultanément, ou au maximum deux ans avant ceux des adultes. Lors de la dernière épidémie, les jeunes semis enregistraient généralement leur plus faible croissance radiale et leur reprise un an avant celle des adultes. Les événements marquant la croissance en hauteur semblent s'être produits un à trois ans avant ceux qui ont marqué la croissance radiale. Cependant, ce délai pourrait être plus court, car la méthode utilisée pour évaluer l'accroissement en hauteur est moins précise que celle utilisée pour mesurer l'accroissement radial. Les résultats de la présente étude suggèrent une relation entre la survie des semis et la formation de racines adventives lors d'une épidémie de la TBE. La majorité des racines adventives de 5 mm de diamètre et plus ont été produites pendant la dernière épidémie, et la formation de la proportion restante est reliée à l'épidémie de 1944-1953. Le début des défoliations sévères, estimé à 1973 au plus tard, coïncide avec l'augmentation marquée de la production des racines adventives au Val04. L'augmentation soudaine de la production de racines adventives précède la reprise de croissance radiale caulinaire chez les semis. Les processus qui permettent le développement des racines adventives chez les semis de sapins alors même que la tige est le plus affectée par l'épidémie restent à être élucidés.

## REMERCIEMENTS

Mes remerciements sincères à mon directeur de recherche Dr. Hubert Morin, professeur à l'Université du Québec à Chicoutimi, pour son encadrement. Je tiens également à souligner ma gratitude envers Dr. Cornelia Krause et Germain Savard, travaillant tous deux au laboratoire d'écologie végétale de l'UQAC, ainsi qu'à Nathalie Fantin et Caroline Girard, étudiantes à l'UQAC, pour leur assistance technique. L'appui financier du Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale a été fort apprécié.

## TABLE DES MATIÈRES

Résumé.....	ii
Remerciements .....	iii
Table des matières .....	iv
Liste des figures .....	vi
Liste des tableaux.....	vii
Chapitre I : Introduction.....	1
Chapitre II : Région étudiée .....	6
Chapitre III : Matériel et méthodes .....	9
3.1 Récolte des échantillons sur le terrain.....	9
3.2 Préparation des échantillons, mesures et analyses en laboratoire..	10
3.2.1 Sapins baumiers adultes.....	10
3.2.2 Régénération	
a) Croissance en hauteur.....	11
b) Croissance radiale.....	12
3.2.3 Racines de la régénération.....	13
Chapitre IV : Résultats.....	14
4.1 Caractéristiques des peuplements de Sapin baumier échantillonnés	
.....	14
4.2 Validation de l'interdatation .....	15
4.3 Croissance radiale caulinaire des adultes .....	16
4.4 Structures d'âge de la régénération (semis préétablis).....	18
4.5 Croissance caulinaire de la régénération .....	20
4.5.1 Croissance en hauteur .....	20
4.5.2 Croissance radiale.....	24

4.6	Années repères de la croissance caulinaire lors de la dernière épidémie .....	28
4.7	Apparition des racines de la régénération.....	31
Chapitre V : Discussion .....		35
5.1	Caractéristiques des adultes dans les sapinières échantillonnées....	35
5.2	Caractéristiques des semis dans les sapinières échantillonnées en relation avec les structures d'âge .....	36
5.3	Croissance radiale des adultes .....	39
5.4	Croissance caulinaire des semis.....	40
5.5	Racines de la régénération.....	43
<b>Bibliographie</b> .....		<b>49</b>

## LISTE DES FIGURES

Figure 1: Localisation des sites d'étude.....	8
Figure 2: Croissance radiale standardisée et effectif des adultes .....	17
Figure 3: Structure d'âge et fréquence cumulative de la régénération .....	19
Figure 4: Croissance en hauteur cumulative de la régénération pour les vieux et les jeunes semis .....	21
Figure 5: Accroissement annuel courant en hauteur de la régénération .....	22
Figure 6: Croissance radiale cumulée de la régénération pour les vieux et les jeunes semis .....	25
Figure 7: Croissance radiale standardisée de la régénération.....	26
Figure 8: Fréquence des années de faible croissance radiale de la tige pour la régénération.....	29
Figure 9: Structure d'âge des racines de la régénération.....	32
Figure 10: Structure d'âge des racines par rapport à l'année de plus faible croissance de la tige (0) de chaque semis de la régénération lors de la dernière épidémie .....	34

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Caractéristiques des sapinières étudiées (modifié de Morin et Laprise, 1997).....	15
Tableau 2: Indices de corrélation des courbes de croissance radiale analysées grâce au test COFECHA .....	16
Tableau 3: Années repères de la croissance caulinaire de la régénération et des adultes lors de la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (H=croissance en hauteur, R=croissance radiale).....	30



## CHAPITRE I

### INTRODUCTION

La forêt boréale canadienne fait partie d'une large bande de forêts nordiques principalement constituées de conifères. Ces forêts décrivent, sous le cercle polaire, une aire touchant la Scandinavie, la Russie et l'Amérique du Nord. La zone boréale québécoise (Payette, 1992) couvre une superficie de près de 1 185 500 km<sup>2</sup> et s'étend du 47<sup>e</sup> au 58<sup>e</sup> degré de latitude Nord, ce qui comprend 78 % de la superficie totale de la province (O.I.F.Q., 1996). La prédominance de quelques espèces de conifères, l'Épinette noire [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.] en particulier, confère au premier abord une apparence relativement uniforme à la forêt boréale québécoise. Toutefois, après une observation plus détaillée tenant compte de divers facteurs écologiques (climat, topographie, sol, perturbations d'origines naturelle et humaine, histoire postglaciaire...), il est possible de distinguer une grande variabilité dans la composition du paysage forestier. La forêt boréale québécoise forme donc une mosaïque de peuplements forestiers d'âge, de composition et de structure floristiques relativement diversifiés. Cette diversité reflète le dynamisme particulier de la forêt boréale québécoise dont le renouvellement est lié aux perturbations de grande envergure telles que les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette [*Choristoneura fumiferana* (Clem.)], les chablis et les feux (O.I.F.Q., 1996). Le paysage observé présente donc la gamme entière des communautés établies après l'une de ces perturbations majeures. Les peuplements y sont souvent équiennes (Ress. nat. Canada, 1997) et monospécifiques.

La récurrence des feux de forêt et des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette aurait favorisé, historiquement, l'Épinette noire au

détriment du Sapin baumier [*Abies balsamea* (L.) Mill.]. La survie des sapins est en péril lorsque se succèdent des épidémies de tordeuse et des feux de grande superficie. En de pareils cas, il reste souvent trop peu de semenciers matures vivants pour assurer le remplacement des peuplements d'origine. Malgré la vulnérabilité de l'espèce tant au feu qu'aux épidémies de la tordeuse, la proportion relative des Sapins baumier aurait augmenté dans les dernières décennies. Les causes de ce phénomène seraient 1) les coupes d'essences résineuses pionnières se régénérant en sapin et en épinette, 2) le contrôle des feux de forêt, 3) l'utilisation d'insecticides pour lutter contre les épidémies, 4) le dépérissement du bouleau de 1940 à 1950, 5) des changements d'ordre climatique (augmentation des précipitations) et 6) les épidémies du diprion et du dendroctone de l'épinette qui ont détruit, de 1930 à 1940, environ 65% du volume d'Épinette blanche en Gaspésie (O.I.F.Q., 1996; Blais, 1984, 1983). De pair avec les facteurs mentionnés plus haut, la relative rareté des incendies forestiers dans ce secteur du Québec (O.I.F.Q., 1996) contribue probablement au maintien des populations actuelles de sapin. L'est du Québec se prête donc bien à l'étude de la régénération des sapinières suite aux épidémies.

La stratégie de reproduction privilégiée par le Sapin baumier, suite à une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, est basée sur une banque de semis plutôt que sur les graines (Osawa, 1994). Les banques de semis assurent également la régénération des sapinières suite aux chablis de grande envergure (Morin, 1990) et aux coupes (Hatcher, 1964). La formation d'une telle banque est possible grâce à la capacité des semis de s'établir sous leur propre couvert ou sous celui de l'épinette (Doucet, 1988). De plus, on sait qu'une banque de graines est presque impossible à constituer car les graines de sapin ne sont viables, au sol ou dans le sol, qu'un an tout au plus, et que les cônes se désagrègent dès l'automne (Morin, 1986). La

banque de semis peut se former et croître lentement pendant plus de 20 ans avant que ne se produise un événement qui crée une ouverture du milieu tel qu'un chablis ou une épidémie de la tordeuse (Morin, 1990). L'avantage de ce mode de régénération, par rapport à celui d'autres espèces colonisatrices, est que le sapin est déjà installé sur les lieux au moment de la perturbation (Morin, 1986). Le résultat de ce type de régénération est un patron de régénération cyclique, dans lequel les adultes d'un peuplement sont remplacés par leur propre progéniture (Maclean, 1984; Morin 1990, 1994).

Lors d'une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, il semble que tout soit mis en oeuvre pour que les semis de sapin puissent assurer la régénération des sapinières. Malgré que les mécanismes n'en soient pas vraiment élucidés, la survie des semis de sapin sous le couvert forestier est meilleure que celle des sapins dominants (MacLean et Piene, 1994; Reams, 1988; Miller, 1977). Bauce *et al.* (1994) ont trouvé que des variations de la qualité du feuillage des sapins reliées à l'âge de ceux-ci, peuvent expliquer la performance accrue des larves de la tordeuse se nourrissant sur les sapins de 70 ans comparativement aux sapins de 30 ans. Plus exactement, l'augmentation de l'âge du feuillage aurait un effet positif sur les chenilles du sixième stade larvaire, stade auquel la chenille est la plus dévastatrice (Miller, 1977), dû à l'amélioration du taux relatif de consommation du feuillage (Bauce *et al.*, 1994). En période épidémique, le haut taux de survie des semis, jumelé à leur capacité de croissance rapide en milieu ouvert, compense pour la perte de semence chez les semenciers survivants. Cette perte est causée par le mode de nutrition des chenilles de la tordeuse, qui se nourrissent dès le printemps non seulement des nouvelles aiguilles, mais aussi des strobiles staminés du sapin lorsqu'ils sont présents (Rose et Lindquist, 1994). En conséquence, les semenciers de sapin voient leur possibilité de produire des graines presque totalement anéantie.

La forêt du nord de la région du Saguenay—Lac-St-Jean comprend des sapinières pures de superficie relativement petite qui ont été sévèrement atteintes par la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Celle-ci a sévi de 1974 à 1988 et a été précédée au cours de ce siècle de deux autres épidémies, soit celles de 1944 à 1953 et de 1909 à 1923 (Morin, 1994). L'épidémie de 1944 a été moins intense que les deux autres (Morin, 1994). Les travaux de Morin (1994) sur les sapins matures ont démontré que la dynamique des sapinières vierges de la région est contrôlée, entre deux feux destructeurs, par les ouvertures du milieu causées par la mortalité des sapins défoliés par la tordeuse en périodes épidémiques. Bien que quelques études de la dynamique des populations et de la régénération des forêts boréales suite aux épidémies de la tordeuse aient été effectuées, les conditions nécessaires à l'établissement des banques de semis de Sapin baumier ne sont pas tout à fait élucidées (Morin et Laprise, 1997). Le rôle que jouent les racines adventives dans la survie des banques de semis en période épidémique, en particulier, a été peu considéré et les travaux concernant ce sujet ne comprennent généralement que des arbres dominants et codominants (Krause et Morin, 1995). L'hypothèse posée dans le cadre de la présente étude est que l'ouverture du milieu causée par la défoliation provoque une reprise de croissance des semis préétablis et l'initiation d'un nouveau réseau de racines adventives. Cette étude vise donc à décrire l'effet des plus récentes épidémies, plus particulièrement la dernière, sur la croissance caulinaire et la formation des racines adventives des semis de Sapin baumier. Pour identifier le début des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, nous avons utilisé le début du ralentissement de croissance repéré sur les courbes de croissance des adultes, car il correspond à l'ouverture du milieu créée par la défoliation. Les structures d'âge des semis et de leurs racines ont été caractérisées. Des courbes de croissance en

hauteur de la tige ont été réalisées pour les semis, et des courbes de croissance radiale caulinaire ont été effectuées tant pour les adultes que pour la régénération. Les résultats obtenus pour la croissance radiale ont été comparés entre les adultes et les semis.

## CHAPITRE II

### RÉGION ÉTUDIÉE

La région étudiée se situe dans le nord-est de la forêt boréale québécoise dans la région du Saguenay—Lac-Saint-Jean. Deux sites ont été sélectionnés parmi ceux déjà étudiés par Morin (1994): l'un à proximité du Lac Libéral (Lib24) et l'autre dans les Monts Valin (Val04) (fig. 1). Les sites de la présente étude ont été retenus car ils répondent aux critères suivants: 1) ils sont constitués de sapinières vierges, 2) les arbres adultes formant le couvert forestier ont presque tous été détruits lors de la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette et 3) la régénération y est abondante et presque entièrement composée de Sapin baumier. Les coordonnées géographiques sont respectivement de (49° 58' 57" N; 72° 30' 30" O) pour le Lib24, et (48° 51' 47" N; 70° 38' 06" O) pour le Val04.

Selon la carte des régions écologiques de Thibeault (1985), les deux sites choisis sont situés dans la zone coniférienne de la forêt boréale. Plus précisément, le site du Lac Libéral se trouve dans le domaine de la Pessière noire à sapin et mousses (région écologique 11a) tandis que celui des Monts Valin se situe dans le domaine de la Sapinière à Bouleau blanc (8f). Les peuplements d'Épinette noire sont prédominants dans les deux territoires. Toutefois, les quadrats ont été délimités dans des sapinières presque pures. La régénération de ces sapinières avait une hauteur moyenne approximative de 3 m et était établie avant la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Quelques rares arbres de taille beaucoup plus grande étaient vivants. Parmi ceux-ci se trouvaient, au site Val04, trois Sapins baumiers et, au site Lib24, deux Épinettes blanches ayant survécu à l'épidémie de 1974-88 ainsi qu'à des épidémies antérieures. Dans chacun des

sites, il y avait également un Bouleau blanc vivant. Le sol, de type podzolique sur till, était parfois abondamment recouvert de sphaignes. Les sapinières choisies n'ont jamais fait l'objet de coupes ou d'arrosages aux insecticides et sont protégées depuis peu contre le feu. Les épidémies ayant sévi dans ces endroits au cours du XX<sup>e</sup> siècle ont eu lieu de 1974 à 1988, de 1944 à 1953, et de 1909 à 1923 (Morin et Laprise, 1990).

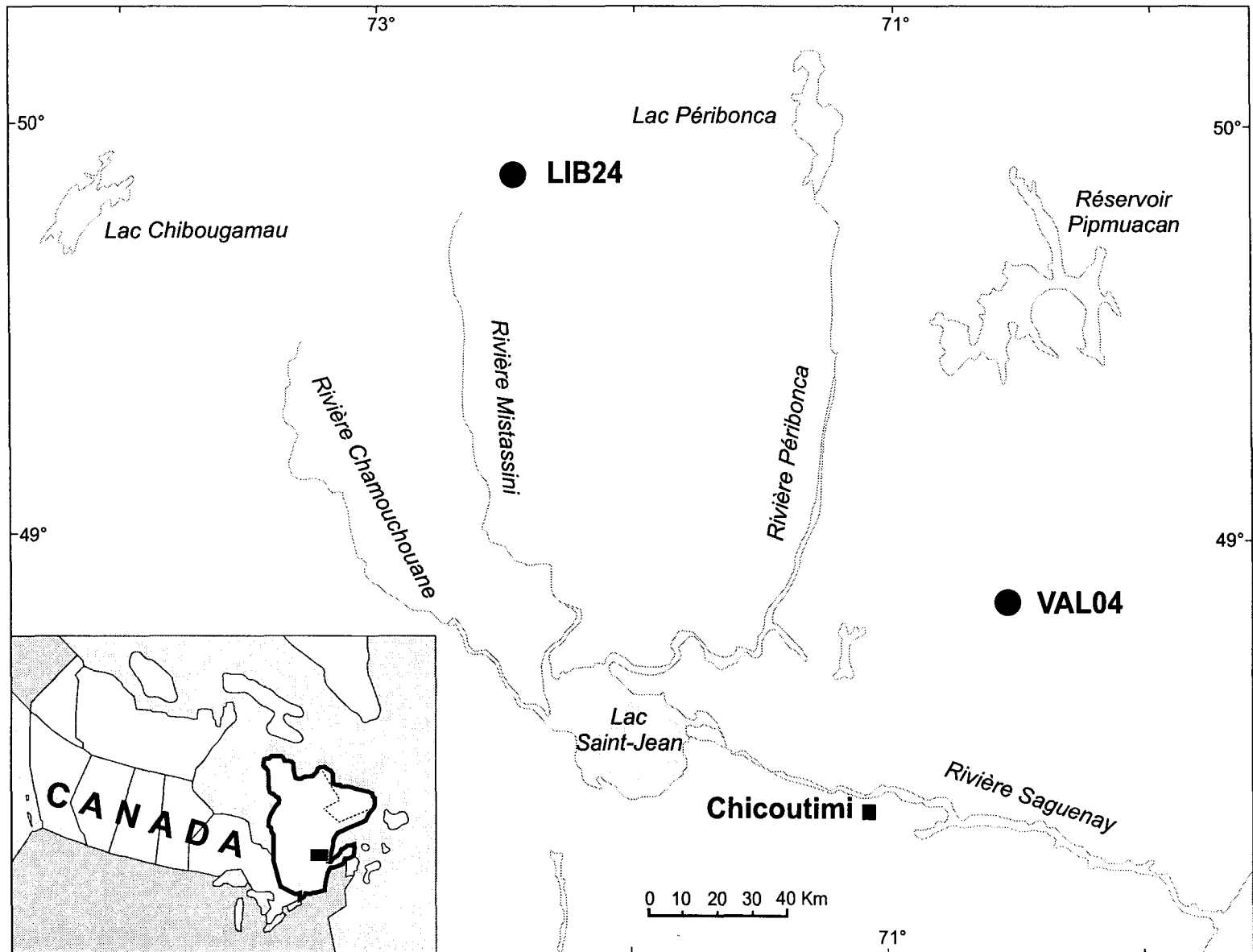


Fig.1: Localisation des sites d'étude



## CHAPITRE III

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

#### 3.1 Récolte des échantillons sur le terrain

La récolte des échantillons s'est effectuée en octobre 1994 au Lib24 et en août 1995 au Val04. Dans chacun des sites, un quadrat de 100 m<sup>2</sup> a été délimité dans un site homogène représentatif. Les sites sont composés d'une strate dominante plutôt clairsemée, dans laquelle la plupart des arbres sur pied sont morts, accompagnée d'une régénération abondante. Des sections transversales ont été prélevées au niveau du sol à la base des arbres de la strate dominante (27 arbres au Lib24 et 14 au Val04). Ces arbres seront ci-après nommés arbres adultes ou matures, bien qu'il soit possible que des arbres matures soient présents dans la strate de la régénération. Au Lib24, par souci d'éviter d'interférer avec des études en cours dans une parcelle voisine sur la pluie de graines, des carottes, au lieu de sections transversales, ont été prélevées sur les adultes. Le DHP et l'état (mort ou vivant) des arbres adultes ainsi que l'orientation et la pente des quadrats ont été notés sur le terrain. Les semis (avec leur système racinaire) ont été dégagés à la pelle et déracinés à la main dans un transect de 2 m x 10 m, lui-même divisé en quadrats de 2 m x 2 m. Un total d'environ 600 semis a ainsi été récolté (175 au Lib24 et plus de 400 au Val04, dont 170 et 406 sapins respectivement dans chacun des sites). Comme il était impossible d'analyser les tiges et les racines de tous ces semis, un sous-échantillonnage aléatoire a ensuite été effectué à l'intérieur de ces quadrats de 4 m<sup>2</sup>. L'échantillonnage a été fait de façon subjective afin qu'il contienne une quantité représentative d'individus de toutes les tailles exceptés

ceux dont le diamètre à la base était plus petit que 3 cm. Seulement des semis de sapin ont été retenus. Nous avons ainsi obtenu, pour le Lib24, 29 semis dont la hauteur variait de 143,5 cm à 450,3 cm de hauteur et, pour le Val04, 33 semis de 152,4 cm à 624,2 cm.

## 3.2 Préparation des échantillons, mesures et analyses en laboratoire

### 3.2.1 Sapins baumiers adultes

Les Sapins adultes dont les sections transversales étaient dans un état satisfaisant, c'est-à-dire dont le degré de décomposition permettait la lecture des cernes jusqu'à la moelle, ont fait l'objet d'une analyse de la croissance radiale de la tige (16/23 au Lib24 et 12/12 au Val04).

Les échantillons des adultes - carottes et sections transversales - ont été séchés et finement poncés. Les cernes de croissance annuelle ont été mesurés sur deux rayons opposés lorsque cela était possible, grâce au micromètre Henson ( $\pm 0,01$  mm). Les courbes de croissance radiale obtenues ont été interdatées entre elles et avec des courbes provenant d'autres études effectuées dans les mêmes régions (Krause et Morin, 1995). Les courbes interdatées ont ensuite été validées par le test COFECHA (Grissino-Mayer *et al.*, 1997). Les courbes retenues (Lib24: n=16; Val04, n=8) ont été indicées en ramenant les données brutes autour d'une ligne horizontale passant par la moyenne (programme ARSTAN (Grissino-Mayer *et al.*, 1997)). Cette méthode de standardisation relativement simple a l'avantage de diminuer les différences de croissance entre les arbres de tailles différentes, sans éliminer les tendances importantes en rapport avec les épidémies.

Lorsque les courbes de croissance des adultes ont été situées le plus correctement possible dans le temps, grâce à l'interdatation, les dates de

mortalité ont pu être obtenues. Pour les besoins de cette étude, la date de mortalité des sapins étudiés a été définie comme étant l'année suivant celle de la production du dernier cerne de croissance, à la base de l'arbre pour les sections transversales, et à 30 cm de hauteur pour les carottes.

Les repères suivants, indiquant la réaction des adultes aux épidémies de la tordeuse, ont été notés: 1- l'année du début du ralentissement de croissance, définie comme étant l'année précédant la première chute de croissance radiale importante due à une épidémie de la tordeuse connue, 2- l'année de plus faible croissance, et enfin 3- l'année de reprise de croissance, qui suit l'année de plus faible croissance.

### 3.2.2 Régénération (semis préétablis)

#### a) Croissance en hauteur

Partant de l'apex, la tige était coupée à chaque cicatrice de bourgeon terminal jusqu'à ce que le nombre de cicatrices ne corresponde plus au nombre de cernes de croissance, le dernier étant plus élevé que le premier. Puis, partant de la dernière section "correspondante", la tige a été sectionnée à chaque 5 à 10 cm environ, jusqu'à quelques centimètres sous la plus haute racine adventive. L'endroit à la base de l'arbre où le plus de cernes étaient présents était recherché afin de déterminer un âge minimal pour les semis.

Malgré l'exactitude des données de croissance annuelle obtenues par la mesure de la pousse entre les cicatrices de bourgeon terminal, cette méthode ne s'appliquait en général que pour les 15 dernières années de la vie des semis. Afin d'élaborer des courbes de croissance cumulative et d'accroissement annuel en hauteur comparables à celles issues des mesures de la croissance radiale, il a fallu avoir recours à l'interpolation de Carmean (Carmean, 1972).

Les repères utilisés pour décrire les réactions aux épidémies enregistrées dans la tige sont les mêmes pour les semis que pour les adultes: 1- l'année du début du ralentissement de croissance, 2- l'année de plus faible croissance, et enfin 3- l'année de reprise de croissance. Les repères définis grâce aux courbes d'accroissement en hauteur étaient cependant moins fiables que ceux définis grâce aux courbes de croissance radiale. Ceci sera expliqué dans le chapitre IV (section 4.5.1).

#### b) Croissance radiale

Les sections transversales servant à l'analyse de la croissance radiale de la tige ont été prélevées plus bas que sur les adultes, soit juste au dessus de la plus haute racine adventive. Le reste de l'analyse des semis s'est déroulé essentiellement de la même manière que pour les adultes. Toutefois, ces courbes ont de plus été confrontées à celles des adultes, et les semis ont été divisés en deux cohortes différentes (vieux ou jeunes semis). Les semis s'interdatant bien ont été utilisés pour créer une courbe référence moyenne pour chacune des deux cohortes de chaque site (Lib24: n=28 semis, 14 vieux et 14 jeunes; Val04, n=33, 13 vieux et 20 jeunes).

Les courbes interdatées ont également été validées par le test COFECHA (Grissino-Mayer *et al.*, 1997). Un semis (les deux rayons) du Lib24 et deux rayons provenant de deux semis différents du Val04 ont été rejetés suite à cette vérification. Ces quatre courbes ont ensuite été indicées grâce au programme ARSTAN (Grissino-Mayer *et al.*, 1997), selon la méthode décrite plus haut.

L'année du début du ralentissement de croissance, l'année de plus faible croissance, et l'année de reprise de croissance ont également été notées pour la

croissance radiale de la tige des semis. Les années de plus faible croissance radiale des semis ont été compilées sous forme d'histogramme de fréquence.

### 3.2.3 Racines de la régénération

Le système racinaire des semis était presque entièrement composé de racines adventives, et les racines choisies pour la présente étude étaient toutes adventives. Seulement les racines de plus de 5 mm de diamètre ont été retenues, car en deçà de cette dimension, la lecture devenait plus difficile et moins précise. Le nombre de racines de plus de 5 mm de diamètre s'étant développé sur un semis dépassait parfois dix. Sur chacun des semis, un maximum de 10 racines était prélevé au hasard. Celles-ci ont été coupées le plus près possible de la tige, puis poncées finement. L'âge minimal des racines des semis a été obtenu par le décompte des cernes de croissance annuels au binoculaire non pas au point d'origine de la racine sur la tige, mais à l'endroit sur la racine où la coupe avait été effectuée. Cette méthode de détermination de l'âge des racines est aussi précise que si l'on avait déterminé l'âge à partir du point d'origine de la racine, point visible au binoculaire sur un cerne de croissance bien précis et datable de la tige. Elle a cependant l'avantage d'être plus simple et plus rapide. (Des vérifications ont été faites pour savoir si les deux méthodes d'évaluation de l'âge étaient aussi valables l'une que l'autre.)

## CHAPITRE IV RÉSULTATS

### 4.1 Caractéristiques des peuplements de Sapin baumier échantillonnés

Les peuplements échantillonnés ont déjà fait l'objet de plusieurs études par H. Morin et D. Laprise. Le tableau 1, tiré de Morin et Laprise (1997), indique que les sapins adultes des peuplements des sites 4b (n=32 vivants, 47 morts), nommé Lib24 dans la présente étude, et 3a (n=44 vivants, 33 morts), nommé ici Val04, étaient relativement âgés puisque leur année moyenne de germination était, dans l'ordre, 1883 et 1868. Les structures d'âge unimodales de ces peuplements sont associées à leur régénération suite à la dernière épidémie de tordeuse du XIX<sup>e</sup> siècle et à la première épidémie du XX<sup>e</sup> siècle. C'est toutefois la dernière épidémie qui a réellement permis aux semis de prendre leur essor. La densité et la surface terrière des adultes étaient semblables dans les deux sites, les sapins composant la très grande majorité de la strate arborescente. La densité des semis (DHP < 2,5 cm), par contre, variait d'un site à l'autre et était plus élevée au Val04. Leur année moyenne de germination était 1971 (Lib24) et 1973 (Val04) (non-interdatés). La mortalité totale des sapins était élevée et comparable dans les deux sites (64 % au Lib24, 69 % au Val04), alors que la mortalité après 1974 différait (30 % au Lib24, 18 % au Val04). La majorité des sapins adultes sont morts entre 1960 et 1980 environ, quelques individus ayant péri entre 1935 et 1960, et entre 1980 et 1988 (Morin et Laprise, 1997).

Tableau 1: Caractéristiques des sapinières étudiées (modifié de Morin et Laprise, 1997)

Site		4b (Lib24)	3a (Val04)
Année moyenne de germination <sup>1</sup>		1883	1868
Épidémies de TBE qui ont donné naissance au peuplement		1880-1900 1909-1923	1880-1900 1909-1923
Distribution de l'âge des adultes <sup>2</sup>		unimodale	unimodale
Densité (tiges/ha)	Totale	2 475	2 750
	SAB	2 325	2 600
Surface terrière des SAB <sup>3</sup> (m <sup>2</sup> /h)	Vivants et morts	76	87
	Vivants	36	40
Régénération	Densité (semis/h)	48 400	180 000
	Année moyenne de germination	1971	1973
Mortalité du SAB <sup>3</sup> (%)	Totale	64	69
	Après 1974	30	18

<sup>1</sup> sections de tige prises au niveau du sol

<sup>2</sup> 4b (Lib24): n=32 vivants, 47 morts; 3a (Val04): n=44 vivants, 33 morts

<sup>3</sup> SAB=Sapin baumier

#### 4.2 Validation de l'interdatation par le test COFECHA

Les courbes de croissance radiales des Sapins baumiers interdatées visuellement ont été vérifiées grâce au test COFECHA (Grissino-Mayer *et al.*, 1997). Les indices de corrélations obtenus étaient relativement élevés (tabl. 2) et ont permis de conclure à la validité des interdatations effectuées.

Tableau 2: Indices de corrélation des courbes de croissance radiale analysées grâce au test COFECHA.

Site	Cohorte	Indice de corrélation
Lib24	adultes	0,621
	vieux semis	0,482
	jeunes semis	0,529
Val04	adultes	0,660
	vieux semis	0,471
	jeunes semis	0,496

#### 4.3 Croissance radiale caulinaire des adultes

Les courbes de croissance radiale moyenne des Sapins baumiers adultes (fig.2) montrent trois périodes défavorables directement reliées aux dernières épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette de la région, tel qu'identifiées par Morin et Laprise (1990). Les années marquant le début d'un ralentissement de croissance associées aux épidémies étaient 1911, 1947 et 1973 au site Lib24; et 1911, 1948 et 1975 au site Val04. Les années de plus faible croissance suivant ces ralentissements étaient 1914, 1952, et 1977-1979 au Lib24; et 1914, 1952 et 1978 au Val04. Les adultes ont ensuite connu une reprise de croissance l'année suivant celle de la plus faible croissance. La reprise de croissance des adultes a été moins nette que celle des semis lors de la dernière épidémie, dû aux mortalités subies. Au Lib24, par exemple, il y a



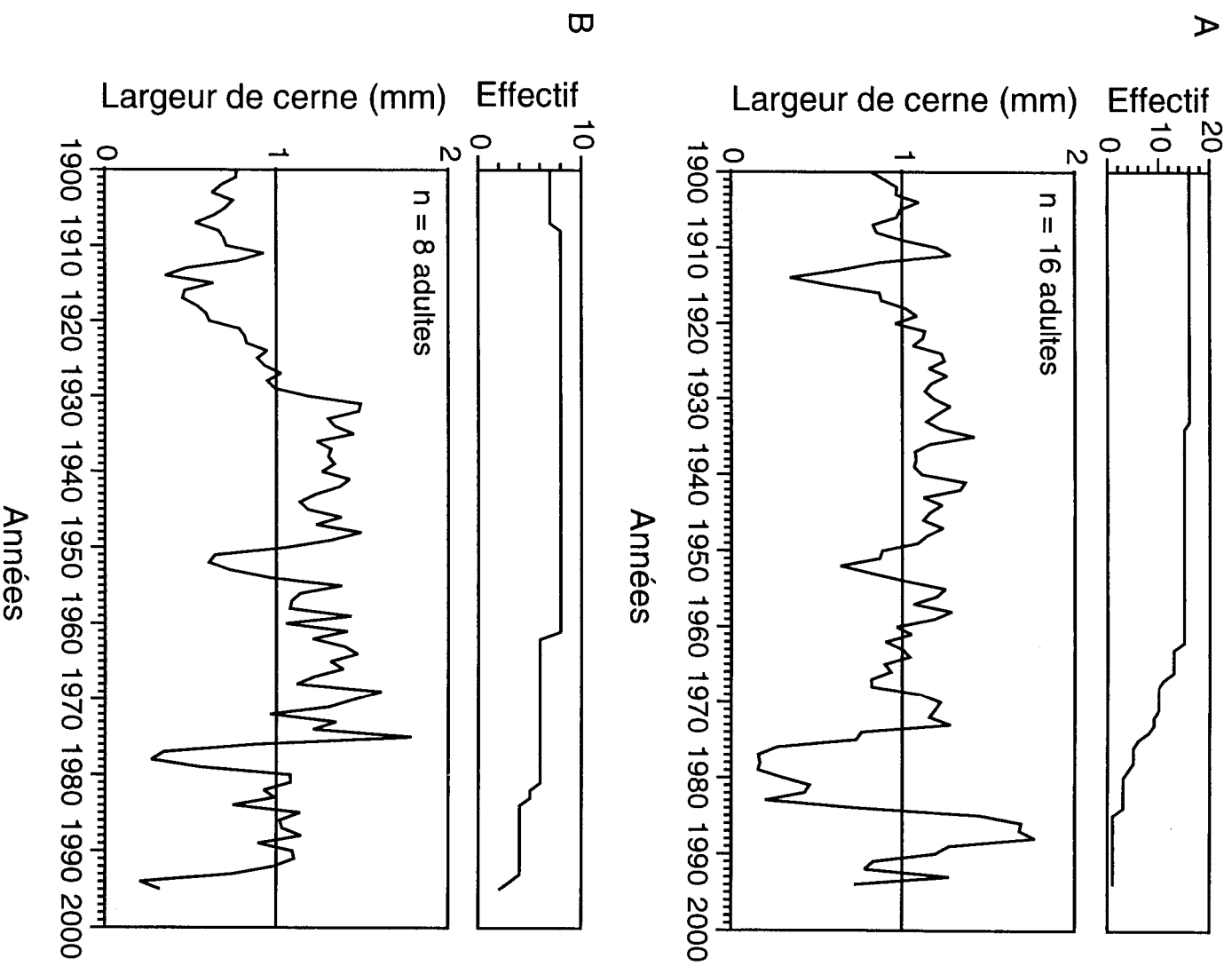


Fig. 2: Croissance radiale standardisée et effectif des adultes  
A-Lib24, B-Va104

eu une chute de croissance en 1983, plus légère que celle de 1979, qui est attribuée au déclin de croissance de deux adultes morts en 1984 ainsi qu'à une chute de croissance ponctuelle chez le seul survivant au moment de la récolte.

Les courbes de l'effectif des échantillons de la figure 2 confirment certaines données du tableau 1, dont les données ont été tirées de l'étude de Morin et Laprise (1997). On peut voir que les sapins adultes échantillonnés étaient presque tous apparus avant 1900, et qu'ils ont subi une forte mortalité peu de temps avant et pendant la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Les dates estimées pour la germination de ces arbres s'étendent de 1795 à 1898 (moyenne: 1847) au Lib24 et de 1826 à 1908 (moyenne: 1867) au Val04. Les dates de mortalité, quant à elles, s'étendent de 1962 à 1985 au Lib24 et de 1962 à 1995 au Val04. Parmi les sapins adultes interdatés, plusieurs ont vécu quelques années durant cette épidémie. Toutefois, au moment de la récolte, il n'y avait qu'un survivant au site Lib24, et deux au site Val04 (fig.2).

#### 4.4 Structures d'âge de la régénération (semis préétablis)

La structure d'âge des semis échantillonnés et interdatés (fig.3) montre qu'ils étaient tous établis avant l'épidémie de 1974 à 1988. De façon globale, l'âge estimé des semis préétablis variait entre 23 et 78 ans au Lib24 et entre 33 et 80 ans au Val04. Leur année moyenne de germination était 1950 (Lib24) et 1949 (Val04). On remarque l'existence de deux cohortes selon que les semis sont apparus avant ou après l'épidémie de 1944-53. Le point de repère choisi pour scinder les deux cohortes a été l'année de plus faible croissance des adultes lors de l'épidémie du milieu du siècle (1952). Ces deux cohortes sont nommées respectivement vieux et jeunes semis. Les vieux semis

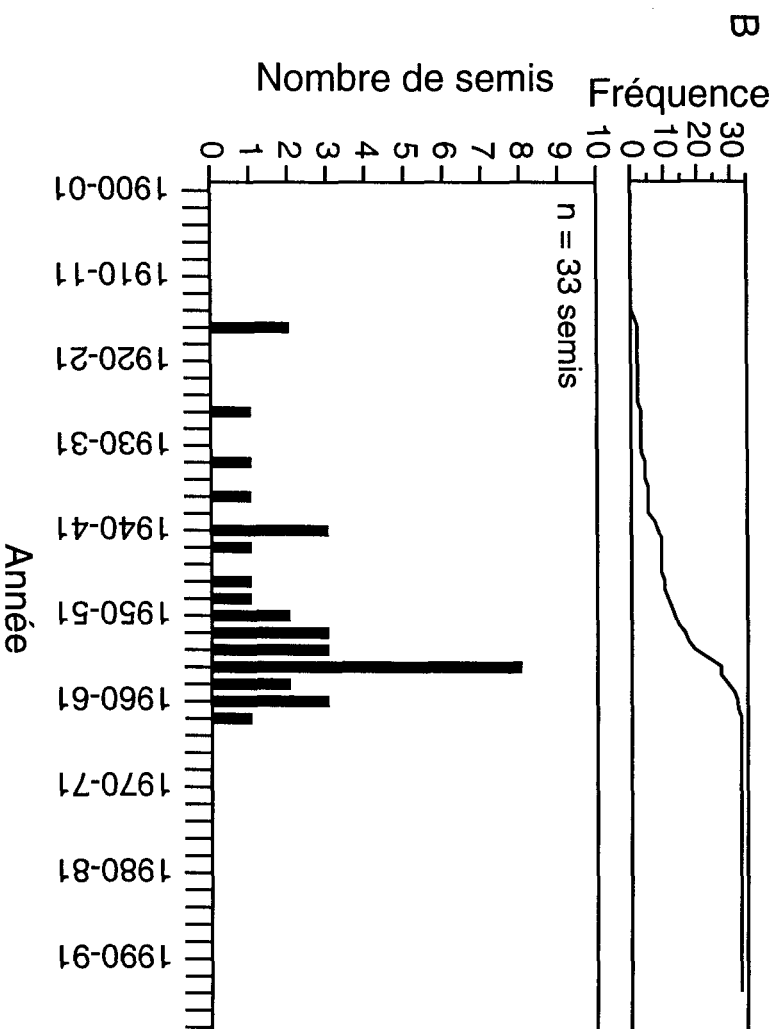
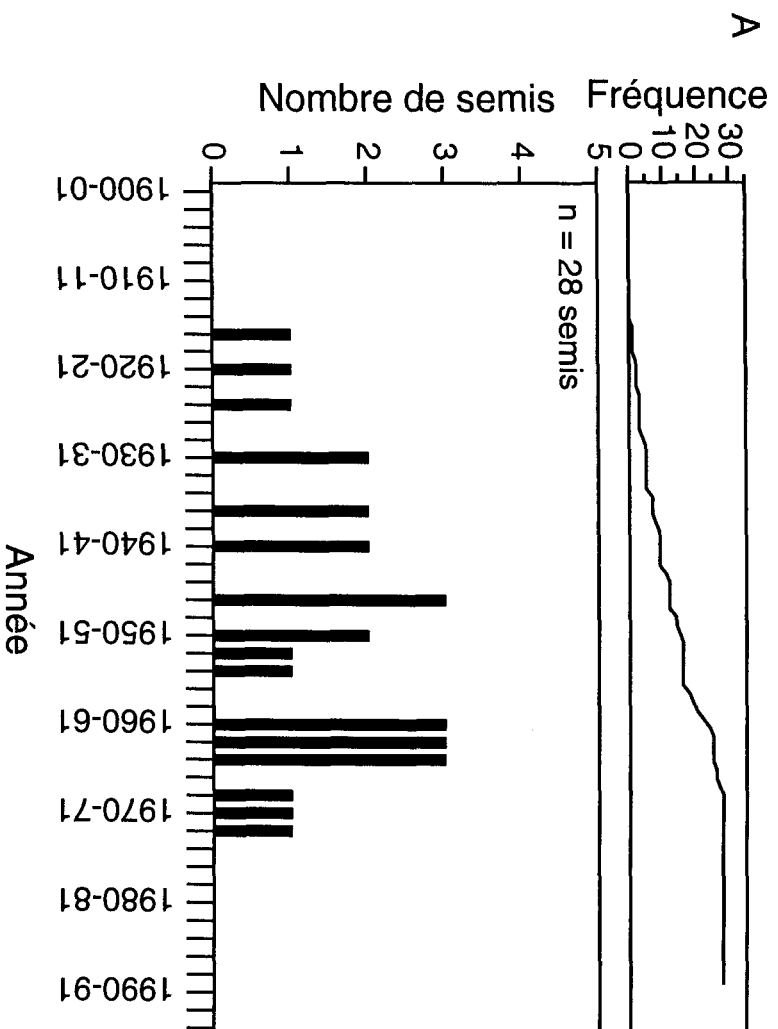


Fig. 3: Structure d'âge et fréquence cumulative de la régénération  
A-Lib24, B-VaI04

constituaient 50 % de l'échantillon du Lib24 et 39,4 % de celui du Val04. Les semis qui se sont installés pendant l'épidémie de 1944-1953 représentaient 21,4 % de l'échantillon au Lib 24 et 21,2 % au Val04. Aucun semis n'est apparu avant l'épidémie de 1909-1923, et la proportion de ceux qui sont apparus avant cette épidémie était de 7,1 % au Lib24 et de 6 % au Val04. Les vieux semis sont apparus entre 1917 et 1951 (moyenne: 1934) au Lib24, et entre 1916 et 1951 (moyenne: 1934) au Val04. Les jeunes semis sont apparus entre 1953 et 1972 (moyenne: 1963) au Lib24, sur une période de temps plus longue que ceux du Val04, qui sont apparus entre 1952 et 1963 (moyenne: 1958). Les âges moyens des vieux et des jeunes semis sont respectivement de 61 et 32 ans au Lib24, et de 62 et 38 ans au Val04.

#### 4.5 Croissance caulinaire de la régénération

##### 4.5.1 Croissance en hauteur

La croissance en hauteur de la régénération (fig.4) montre une reprise à partir de 1978 à 1980 environ, pour les deux cohortes dans les deux sites. Avant la reprise, la cohorte des jeunes semis croît au ralenti. Les vieux semis, quant à eux, connaissent deux périodes de croissance ralentie, entrecoupées d'une faible et graduelle augmentation de la croissance de 1950 à 1968 environ (fig.4 et 5A,C).

La courbe d'accroissement annuel courant du Lib24 (fig.5A) montre, lors de la dernière épidémie, une chute de croissance en hauteur qui pourrait sembler débuter en 1968 mais qui, en réalité, a commencé en 1971. L'année 1968 a été rejetée comme repère car son écart-type est grand et ne correspond aucunement aux fluctuations de croissance, plus fiables, décelées dans la croissance radiale (fig.7). Pour les jeunes semis du même site, la croissance

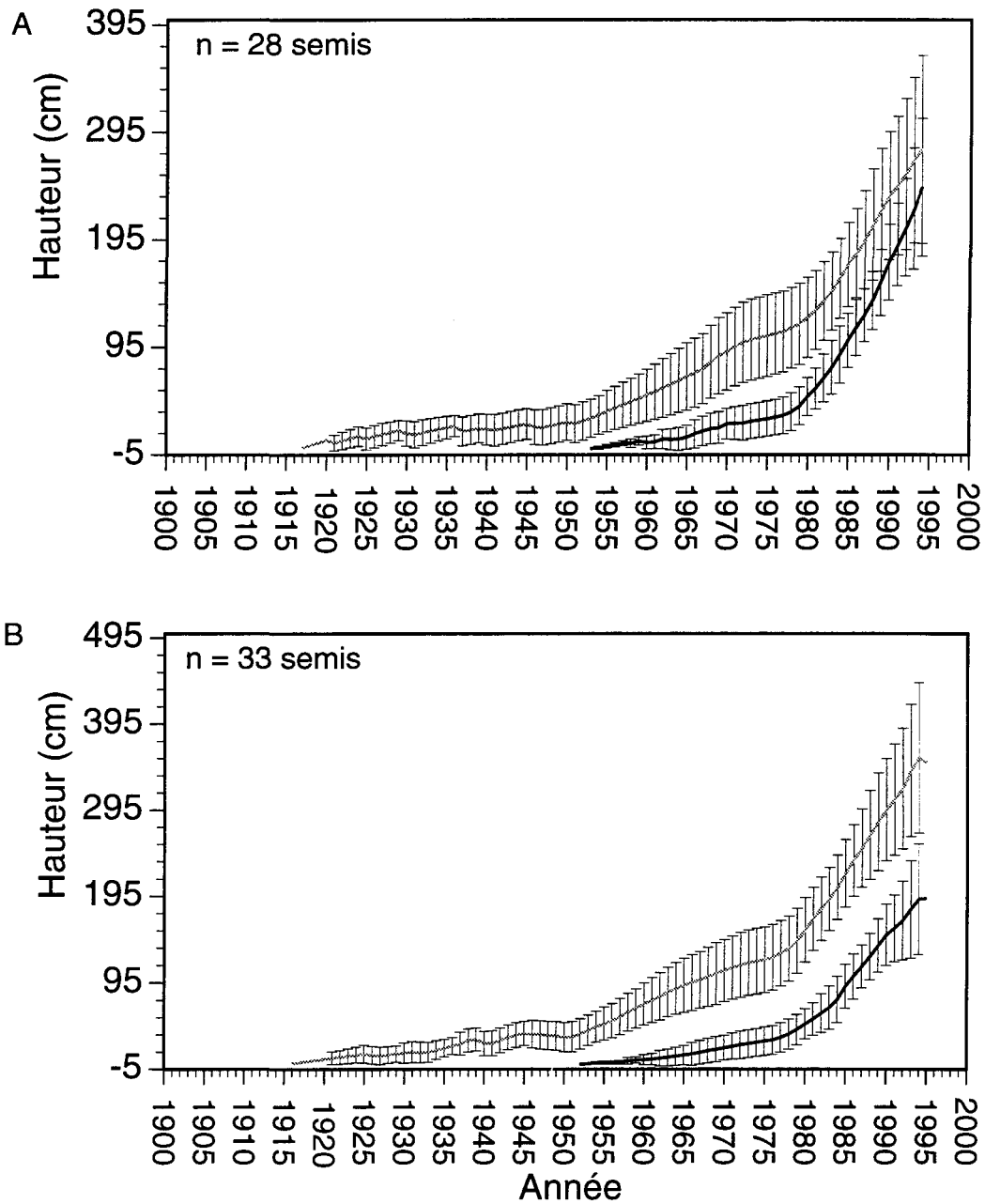


Fig. 4: Croissance en hauteur cumulative de la régénération pour les vieux et les jeunes semis  
A-Lib24, B-Val04

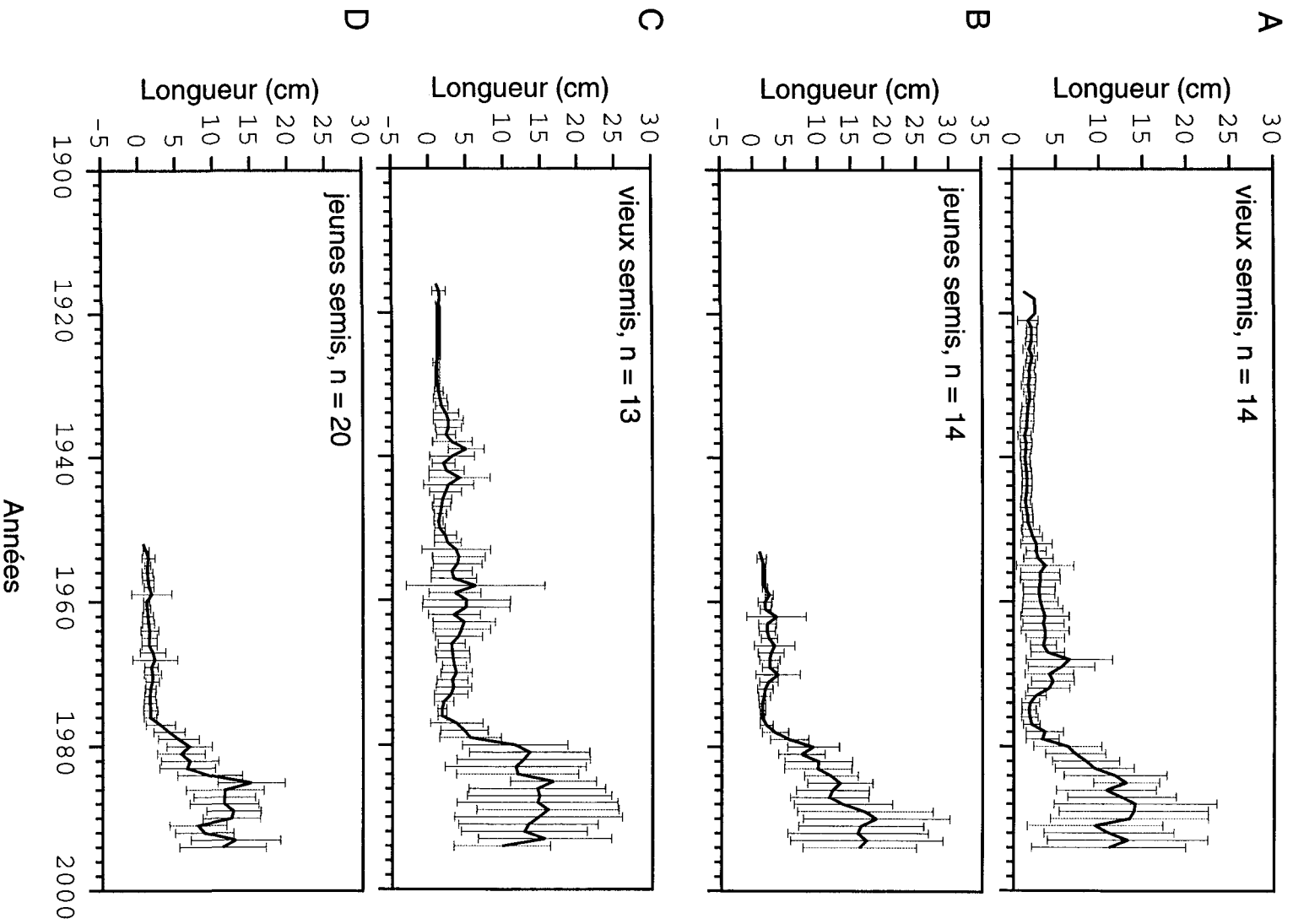


Fig. 5: Accroissement annuel courant en hauteur de la régénération A,B-Lib24; C,D-Va104

commence à ralentir en 1970 (fig.5B). Une chute de croissance a commencé chez les vieux semis du Val04 en 1972, ainsi qu'en 1943 (un an avant le début de la chute de croissance de l'épidémie du milieu du siècle évaluée par Morin (1994) pour des arbres dominants et codominants). On ne distingue pas de chute de croissance reliée à l'épidémie du milieu du siècle pour les vieux semis du Lib24. L'année 1940 aurait pu, en apparence, être choisie comme année indicatrice du début de la chute de croissance pour les vieux semis du Val04, mais cette tendance n'était pas aussi représentative de la croissance des arbres échantillonnés que celle qui s'était produite en 1943 et ne correspondait à aucune épidémie connue. La cohorte des jeunes semis du Val04 ne semble pas avoir connu de chute marquée, sa croissance en hauteur ayant toujours été faible avant 1976 (fig.5D). Les années marquant le plus faible accroissement annuel en hauteur sont 1975 et 1976 pour les vieux et les jeunes semis du Lib24 respectivement (fig.5A,B), et 1949 et 1976 pour les vieux semis du Val04 (fig.5C). Étant donné qu'il n'y a pas d'année où la croissance en hauteur a été plus faible sur la courbe moyenne des jeunes semis du Val04, l'année précédant l'augmentation marquée de l'accroissement en hauteur, soit 1976, servira de repère correspondant à la croissance la plus faible (fig.5D).

Contrairement aux sapins adultes, les semis ont eu la chance de connaître une réelle reprise de croissance après la dernière épidémie puisqu'ils étaient tous vivants. La première année de reprise de croissance en hauteur est 1978 pour les vieux semis du Lib24, et 1977 pour les jeunes semis du même site ainsi que les semis du Val04 (fig.5). De plus, lors de l'épidémie de 1944-1953, les vieux semis du Val04 ont connu une reprise de croissance à partir de 1950 (fig.5C).

Puisque les sections de tige utilisées pour déterminer l'âge des semis à différentes hauteurs étaient généralement de 5 à 10 cm de longueur, les

croissances annuelles inférieures à 5 cm, quoique détectées, n'ont pas pu être différenciées avec précision. Pour cette raison, les années repères des courbes de croissance en hauteur sont considérées moins précises que celles des courbes de croissance radiale. Bien qu'il faille se référer à ces dernières pour plus de précision, les courbes de croissance en hauteur démontrent une tendance selon laquelle l'enregistrement des événements qui marquent une épidémie dans la tige du sapin se produit plus tôt chez les semis que chez les adultes.

#### 4.5.2 Croissance radiale

Les courbes de croissance radiale cumulée (fig.6) montrent bien la reprise de croissance qui a débuté entre 1978 et 1980 environ, lors de la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Avant la reprise, la cohorte des jeunes semis croît au ralenti. Les tendances de la courbe de croissance radiale cumulée des vieux semis du Lib24 ont une similitude avec les courbes de croissance en hauteur. En effet, ces semis connaissent deux périodes de croissance ralentie entrecoupées d'une légère et graduelle augmentation de la croissance entre les deux dernières épidémies (de 1950 à 1974 environ) (fig.6A). Les vieux semis du Val04, cependant, ont un rythme de croissance radiale plus important de 1925 à 1951 (fig.6B).

On observe sur les courbes de croissance radiale annuelle (fig.7) que les vieux semis des deux sites ont subi un ralentissement de croissance débutant en 1975. Malgré qu'un début de chute de croissance soit représenté sur la courbe des vieux semis en 1970, cette tendance n'a pas été jugée, à l'examen des courbes de croissance individuelles de ces semis, assez représentative de la croissance de l'ensemble de la cohorte. L'accentuation du pic de croissance en



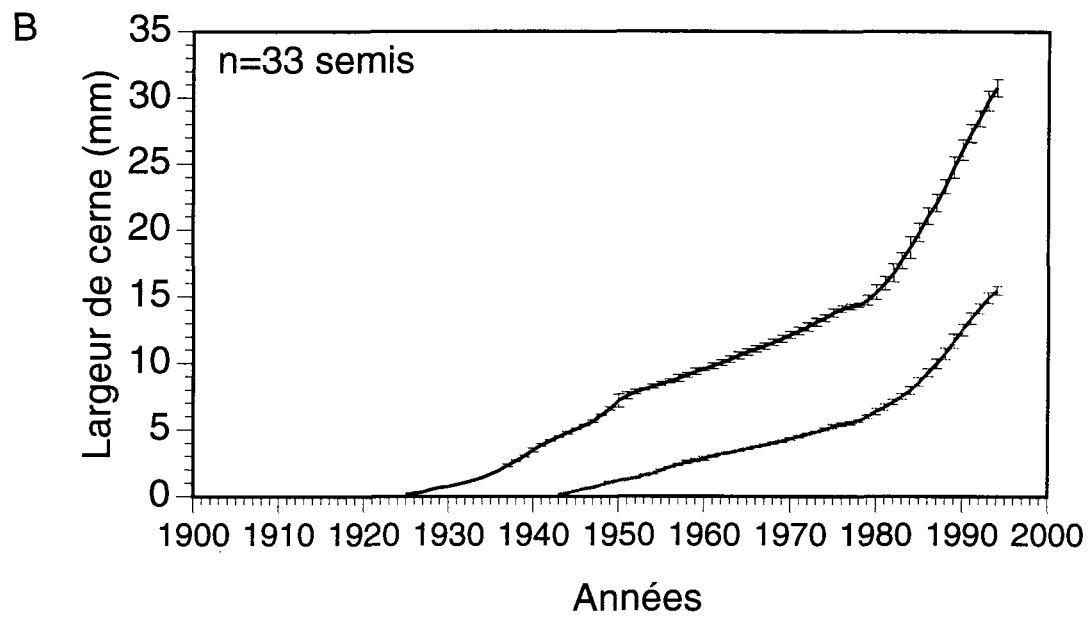
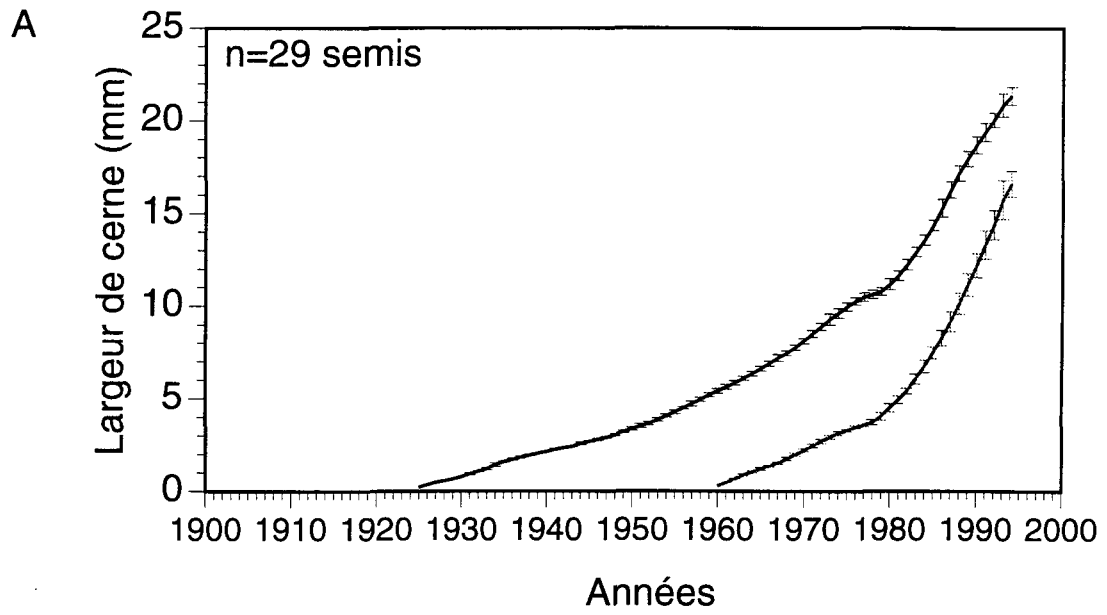


Fig. 6: Croissance radiale cumulée de la régénération pour les vieux et les jeunes semis  
A-Lib24, B-Val04

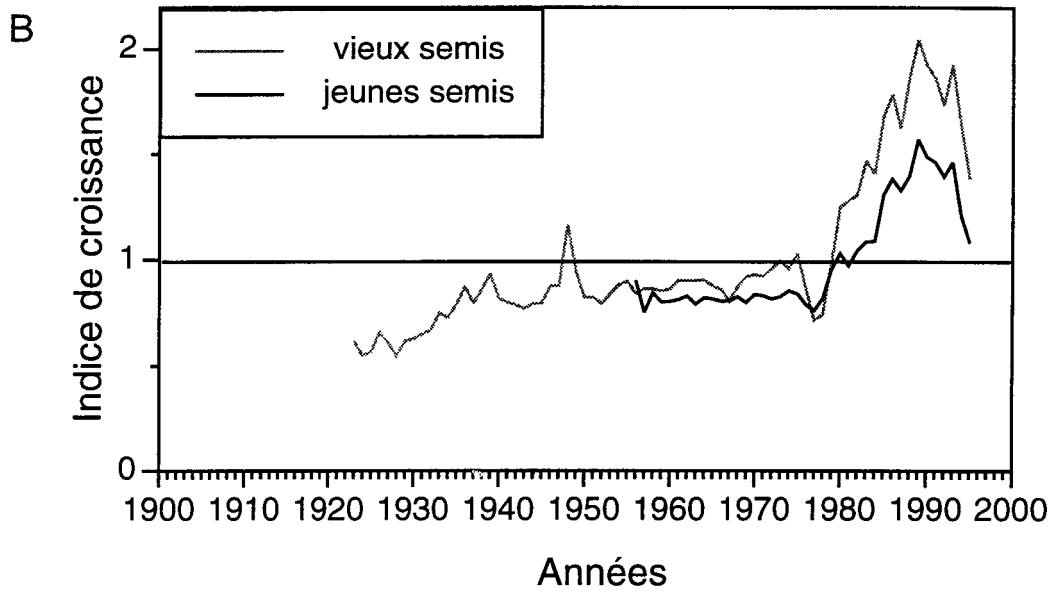
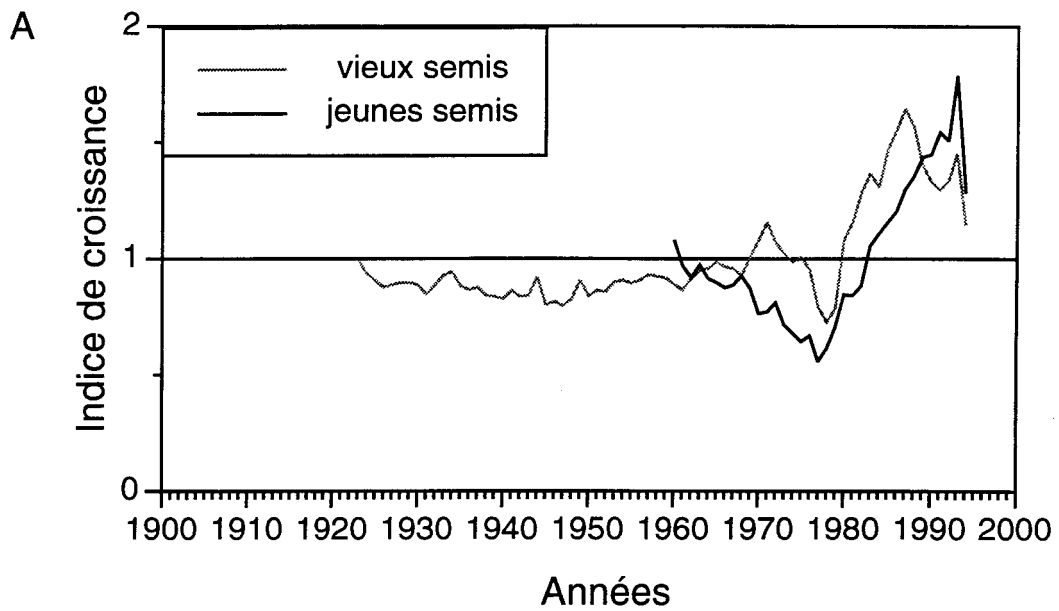


Fig. 7: Croissance radiale standardisée de la régénération  
A-Lib24, B-Val04

1970 est un effet à la fois de facteurs autres que l'épidémie et de la méthode de standardisation. Un ralentissement de croissance a aussi été détecté chez les jeunes semis, il était toutefois moins évident pour les jeunes semis du Lib24. En effet, une chute de croissance radiale se dessine nettement sur la courbe des vieux semis du Lib24 (fig.7A) et des semis du Val04 à partir de 1975 (fig.7B), tandis que la courbe des jeunes semis du Lib24 est en dents de scie et a une pente négative dans sa première portion (fig.7A). Néanmoins, plusieurs jeunes semis présentaient une chute de croissance radiale en 1976 spécifiquement, ou connaissaient des chutes de croissance relativement importantes entrecoupées d'augmentations de 1971 à 1976. L'année 1976 a donc été choisie comme année indicatrice la plus tardive du début de ce ralentissement de croissance chez les jeunes semis du Lib24. Les années de plus faible croissance de la dernière épidémie étaient 1978 et 1977 au Lib24 (vieux et jeunes semis respectivement), et 1977 au Val04. La reprise de croissance des semis a commencé l'année suivant celle de la plus faible croissance dans les deux sites (vieux semis: 1979 au Lib24, 1978 au Val04; jeunes semis, 1978).

Concernant l'épidémie du milieu du siècle, on peut observer un ralentissement de croissance qui lui est relié chez les vieux semis de chacun des sites. La croissance des vieux semis a commencé à ralentir en 1949 au Lib24 et en 1948 au Val04, a été à son plus faible en 1950-1952 et a repris en 1953. Cette reprise des années 50 est toutefois peu accentuée en comparaison avec celle des années 70. Suite à l'examen des courbes de croissance individuelles des semis, les fluctuations de croissance précédant les années repères choisies pour le début des chutes de croissance n'ont pas été jugées assez représentative de la croissance de l'ensemble de la cohorte. Elles sont attribuées à des facteurs autres que l'épidémie.

Comme la croissance radiale des semis présentée à la figure 7 est en valeurs indicées, les diamètres moyens à la base des semis (au dessus de la plus haute racine adventive) sont précisés afin de permettre une meilleure évaluation de leurs dimensions réelles (précision de  $\pm 1$  mm): Lib24: 3,78 cm pour les vieux semis et 3,02 cm pour les jeunes, Val04: 5,08 cm pour les vieux semis et 2,50 cm pour les jeunes.

En considérant les années de plus faible croissance radiale de l'ensemble des semis (fig.8), 1978 a été l'année marquante de la majorité des semis du Lib24 (15/28), suivie en importance de 1977 (9/28) et 1979 (8/28). Pour ce qui est du Val04, l'année où la plupart des semis ont subi cette plus faible croissance est 1977 (12/33), suivie de 1976, puis de 1978 (9/33).

#### 4.6 Années repères de la croissance caulinaire lors de la dernière épidémie

Le tableau 3 rassemble les années repères ayant marqué la croissance de la tige des sapins, adultes et semis, durant la dernière épidémie, afin de faciliter les comparaisons entre les sites, les cohortes et les types de croissance.

Pour ce qui est des années repères de la croissance en hauteur des semis, le début de ralentissement de croissance n'est pas synchrone entre les sites et les cohortes. Cependant, l'année de plus faible croissance et la reprise le sont au Val04 (1976 et 1977 respectivement). Au Lib24, les deux événements sont séparés d'un an (jeunes semis) ou de trois ans (vieux semis). Le début du ralentissement de croissance, la plus faible croissance, et la reprise de croissance en hauteur précèdent en général d'un an les mêmes événements au niveau de la croissance radiale des adultes et des semis.

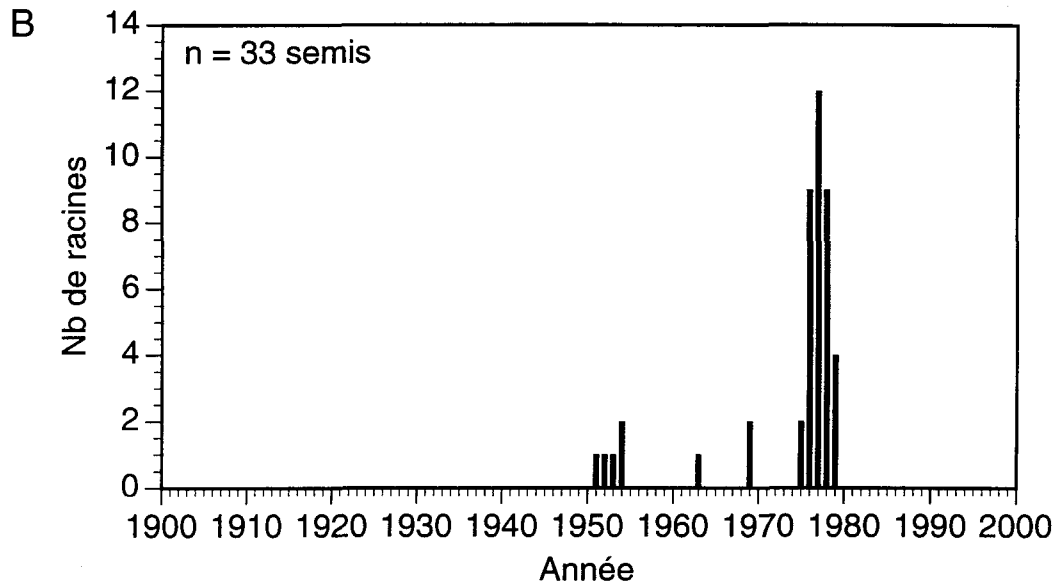
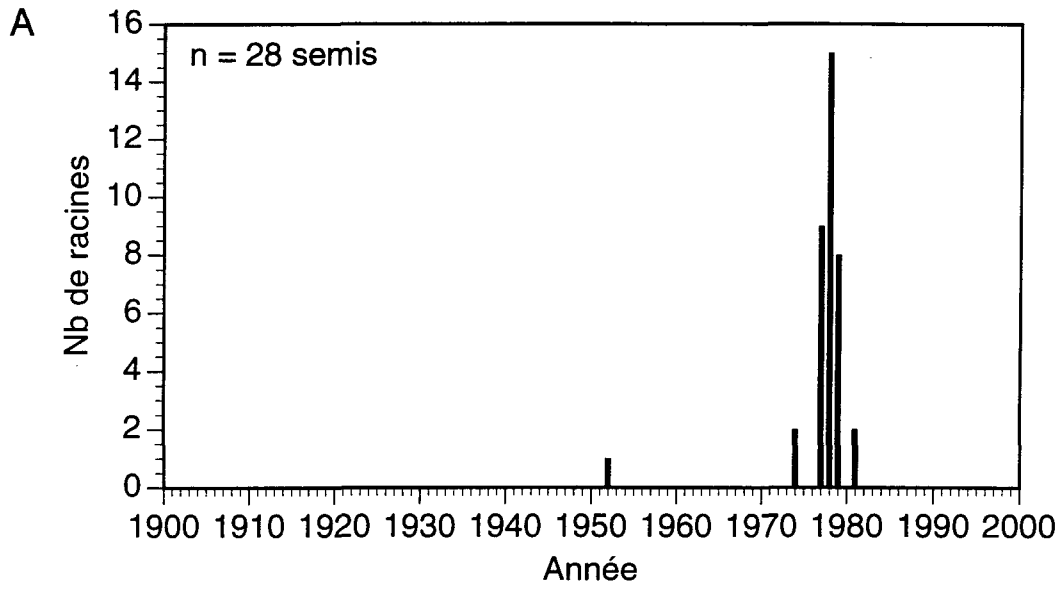


Fig. 8: Fréquence des années de faible croissance radiale de la tige pour la régénération A-Lib24, B-Val04

Tableau 3: Années repères de la croissance caulinaire de la régénération et des adultes lors de la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (H= croissance en hauteur, R= croissance radiale).

Site	Événement	Cohorte	Années repères										
			1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980
Lib24	début de ralentissement	adultes				R		(R)					
		vieux semis		H				R					
		jeunes semis	H						R**				
	plus faible croissance	adultes								R	R	R	
		vieux semis						H			R		
		jeunes semis							H	R			
	reprise	adultes											R
		vieux semis									H	R	
		jeunes semis								H	R		
Val04	début de ralentissement	adultes						R					
		vieux semis			H			R					
		jeunes semis*						R					
	plus faible croissance	adultes									R		
		vieux semis							H	R			
		jeunes semis							H	R			
	reprise	adultes										R	
		vieux semis								H	R		
		jeunes semis								H	R		

\* ne s'applique pas pour la croissance en hauteur

\*\* date approximative la plus tardive

Les années repères de la croissance radiale diffèrent pour le début du ralentissement entre les cohortes du Lib24, mais sont identiques au Val04 (1975). Les jeunes semis ont eu tendance à connaître leur plus faible croissance et effectuer une reprise plus tôt que les adultes, sauf au Lib 24, où la plus faible croissance des adultes s'étendait sur un période de trois ans. L'année de plus faible croissance des vieux semis s'est produite soit en même temps que celle les adultes (Lib24) soit en même temps que celle les jeunes semis (Val04). Toutefois, à l'instar des jeunes semis, la reprise s'est effectuée plus tôt chez les vieux semis que chez les adultes, même si le phénomène n'était pas nécessairement simultané entre les deux cohortes de semis du Lib24.

#### 4.7 Apparition des racines des semis

Les racines échantillonnées sur les semis étaient toutes des racines adventives. La plus grande partie de celles-ci ont été produites pendant la dernière épidémie. La figure 9 montre le nombre de racines produites à chaque année pour l'ensemble de la régénération de chaque site. La majorité des racines sont apparues de 1974 à 1988 (Lib24: 70,3 %, Val04: 73,1 %). Une part moins importante des racines se sont formées avant 1974 (Lib24: 21,2 %, Val04: 26,1 %), tandis que les racines apparues après 1988 représentaient la plus petite proportion de l'échantillon (Lib24: 8,5 %, Val04: 0,8 %). La proportion des racines apparues après 1988 aurait toutefois été plus grande si les racines plus petites, et par conséquent plus jeunes, avaient été incluses dans le calcul. Le nombre de racines a commencé à augmenter de façon importante en 1978 au Lib24 et de 1973 à 1975 au Val04, bien que,

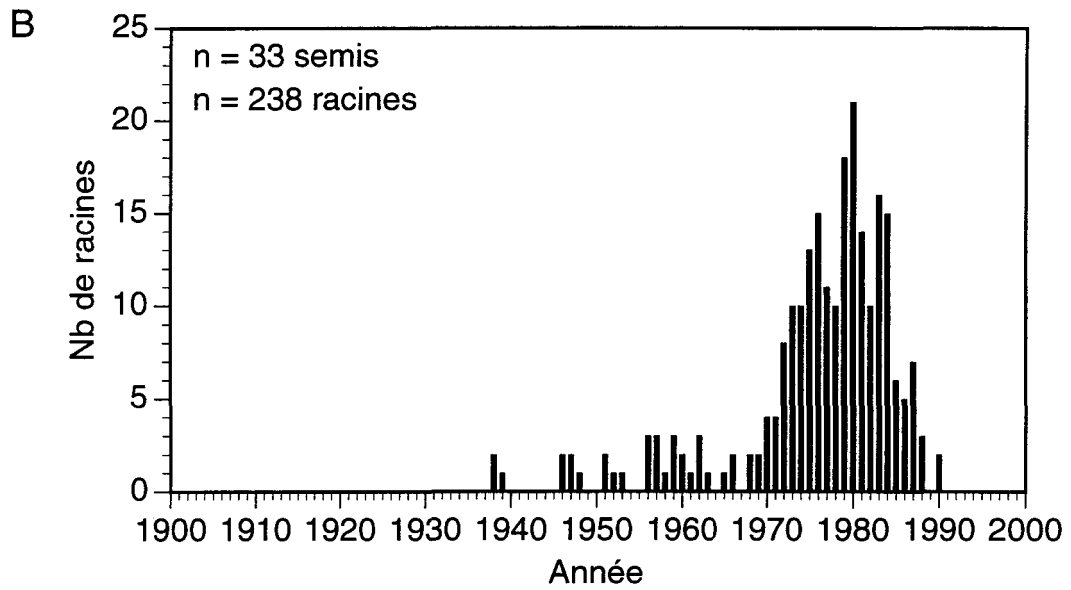
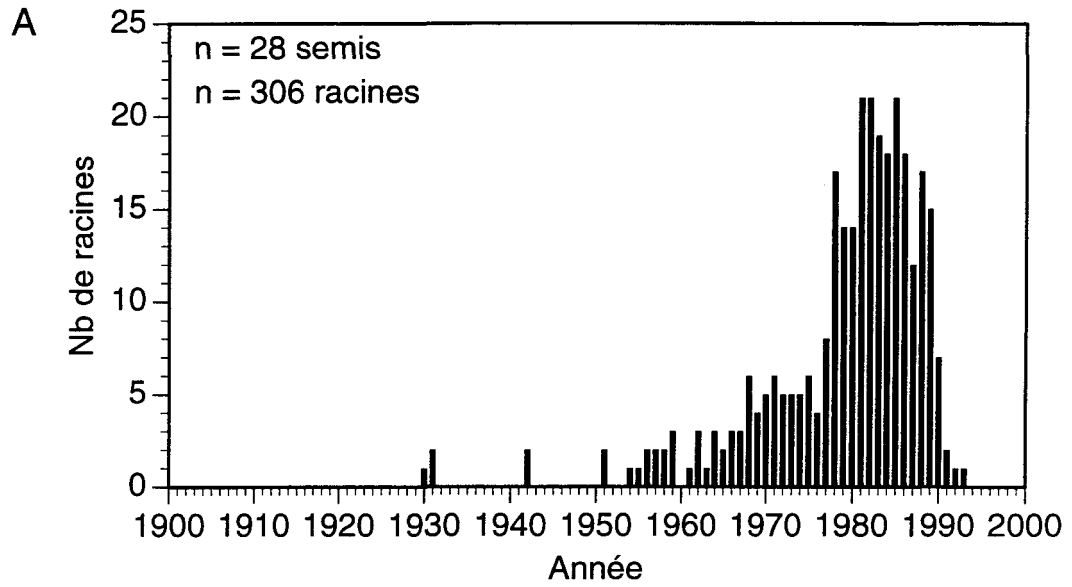


Fig. 9: Structure d'âge des racines de la régénération  
A-Lib24, B-Val04



pour ce site, l'augmentation soit moins abrupte que pour le site précédent (fig.9). De surcroît, on observe une légère augmentation du nombre de racines avant 1974, débutant environ en 1970 pour les deux sites.

La figure 10 permet de visualiser l'importance de la formation des racines par rapport à l'année de plus faible croissance de la tige de chaque semis lors de la dernière épidémie. Au Lib24, la majorité des racines se sont produites pendant et après l'année de plus faible croissance de la tige (année "0"), soit 8 % et 65 % respectivement, lors de la dernière épidémie pour chaque semis. Au Val04 cependant, une quantité moins importante de racines a été produite pendant et après l'année "0" (6 % et 51 %), quoique la proportion de racines produites après l'année "0" soit relativement importante (43 %). Plus de racines ont été formées avant l'année "0" chez les semis du Val04 que ceux du Lib24 (43 % vs 27 %).

La différence entre les figures 9 et 10 sont subtiles. L'importance de l'apparition des racines est un peu plus faible pendant la plus importante année de faible croissance de la régénération (fig.9) que pour l'année "0" (fig.10) de chacun des individus. Ceci s'explique par le fait que l'année "0" comprenne plusieurs années et, par conséquent, un plus grand nombre de racines. Par exemple, 5,6 % des racines sont apparues en 1978 par rapport à 8 % à l'année "0" au Lib24, et 4,6 % en 1977 par rapport à 6 % à l'année "0" au Val04. Les proportions de racines apparues avant et après la plus importante année de faible croissance (Lib24: 28,7 % avant 1978, 65,7 % après; Val04: 42 % avant 1977, 53,4 % après) ne varient également pas énormément en comparaison avec celles des racines formées avant et après l'année "0". Les années 1978 et 1977 sont donc de bonnes années pour indiquer la plus faible croissance radiale des sites Lib24 et Val04 respectivement.

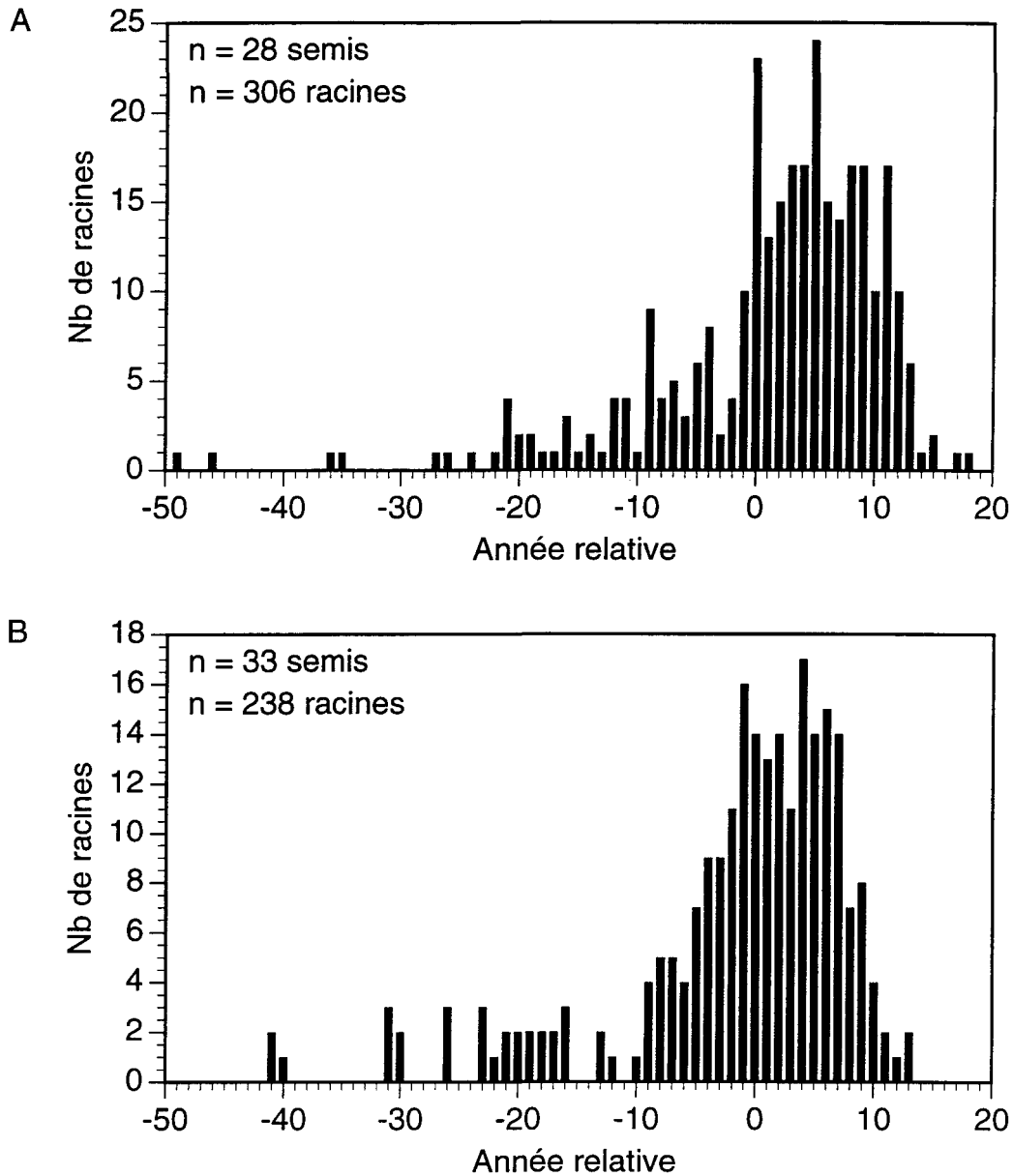


Fig. 10: Structure d'âge des racines par rapport à l'année de plus faible croissance de la tige (0) de chaque semis de la régénération lors de la dernière épidémie A-Lib24, B-Val04

## CHAPITRE V

### DISCUSSION

#### 5.1 Caractéristiques des adultes dans les sapinières échantillonnés

Les échantillons de la présente étude ont été prélevés à proximité de deux parcelles étudiées par Morin et Laprise (1997). Ils font partie de la même population, mais ont toutefois germé plus tôt que ceux de l'étude mentionnée, soit en moyenne vers 1851 et 1846 contrairement à 1883 et 1868 aux sites Lib24 et Val04 respectivement. Une forte majorité des adultes de la présente étude (Lib24: 75 %, Val04: 88 %) sont apparus avant l'épidémie de 1880-1900. Tous étaient déjà présents avant l'épidémie de 1909-1923. Bien qu'il ne soit pas exclu que certains de ces sapins aient survécu à des épidémies antérieures à 1880, Morin (1994) ne fait pas mention d'éventuelles épidémies avant cette date. Une étude de Morin (1994) apporte des informations plus détaillées sur la période complète de germination des sites que nous avons étudiés: les adultes sont apparus de 1875 à 1900 au Lib24 et de 1850 à 1885 au Val04. Les résultats de la présente étude contrastent avec ces derniers car les adultes se sont installés sur des périodes plus longues, soit de 1795 à 1898 (Lib24) et de 1826 à 1908 (Val04). Les sapins adultes de cette étude, qui ont assuré une partie de la régénération du peuplement suite aux épidémies mentionnées, semblent donc généralement âgés comparativement à ceux de l'étude de Morin (1994).

La différence d'âge notée plus haut s'expliquerait par des variations entre les dates d'établissement à l'intérieur des peuplements. Les causes de celles-ci resteront probablement indéterminées mais les travaux de Morin (1994) nous

permettent de poser l'hypothèse que l'épidémie de 1880-1900 n'a pas été assez sévère pour causer, chez les arbres dominants, une mortalité telle que l'ensemble des semis en sous-étage puisse prendre de l'expansion et dominer le peuplement. Il est donc possible que l'origine des arbres dominants des peuplements de la présente étude soit associée à deux épidémies. Les feux ont eu peu d'impacts sur la région étudiée car aucun incendie majeur ne l'a affectée depuis plusieurs dizaines d'années (H. Morin, communication personnelle). Au Lib24 par exemple, la datation au carbone 14 des charbons de bois trouvés sur le site a révélé l'existence de feux de grande envergure il y a environ  $580 \pm 60$  ans (Ibarzabal, 1994).

Les dates de mortalité des adultes du Lib24, s'étalant de 1962 à 1985 sauf pour un individu mort en 1933, ressemblent à celles de l'étude de Morin et Laprise (1997). Celles des adultes du Val04, quant à elles, marquent un intervalle plus long, soit de 1962 à 1993. Cette période de temps marquée par la mortalité des adultes est plus longue que celle de 12 à 16 ans trouvée par Baskerville et MacLean (1979) (dans MacLean, 1980). La mortalité des adultes échantillonnés, attribuée surtout à l'épidémie de 1974-1988 mais aussi à la précédente, dépendrait de la quantité de Sapin baumier (MacLean, 1980; Morin et Laprise, 1997) telle qu'exprimée par la très grande proportion de surface terrière occupée par cette espèce dans les peuplements étudiés (tableau 1).

## 5.2 Caractéristiques des semis dans les sapinières échantillonnées en relation avec les structures d'âge

En ce qui concerne les semis, les dates moyennes de germination diffèrent beaucoup de celles obtenues par Morin et de Laprise (1997) pour les

du rôle des semis préétablis dans la régénération des sapinières. La germination de semis pendant l'épidémie de 1944-1953 dans les deux sites indique que l'apparition des semis dans le temps diffère selon l'intensité des épidémies. En effet, la dernière épidémie, qui a été plus sévère que celle de 1944-1953 (se référer à la courbe de la figure 2; voir aussi Morin, 1994), a créé des ouvertures plus importantes au niveau de la canopée. Cette épidémie a probablement entraîné plus de mortalité chez les arbres dominants et codominants que la précédente, créant les conditions propices à la régénération du site par les semis préétablis. Morin (1994), compare l'épidémie de 1944-1953 à celle de 1909-1923, qui a aussi été plus sévère que celle du milieu du siècle, et mentionne qu'une proportion beaucoup plus grande des structures d'âges ont été affectées par la tordeuse lors de l'épidémie du début du siècle. De plus, un pourcentage beaucoup plus élevé des arbres échantillonnés pour l'étude se sont développés suite à la mortalité résultant de cette épidémie. Sachant que l'impact d'une épidémie est lié à l'âge des peuplements (MacLean, 1980), Morin (1994) laisse entendre que le jeune âge des sapinières échantillonnées lors de l'épidémie de 1944-1953 (30-40 ans) expliquerait, du moins en partie, leur plus grande survie. Selon les résultats de la présente étude, cette survie plus importante des semis n'empêcherait pas à quelques nouveaux semis de s'établir ou de prendre de l'expansion.

La forte mortalité des adultes par rapport aux semis échantillonnés semble bien illustrer la dynamique habituelle des sapinières lors d'une épidémie. Selon une revue de sept études concernant l'épidémie du milieu du siècle faite par MacLean (1980), les peuplements matures hautement vulnérables ont en général souffert d'une mortalité de 70 % à 100 % tandis que les sapins immatures ont connu une mortalité de 30 % à 70 % à partir de 5 ou 6 ans après le début de l'épidémie. Il est probable que plusieurs semis de

la région étudiée aient effectivement connu une mortalité importante, mais celle-ci n'a pas été vérifiée dans le cadre de cette étude. Il aurait toutefois été intéressant et utile de connaître la proportion de la mortalité de sapins de toutes classes d'âge attribuable à la tordeuse, afin de pouvoir approfondir les liens existant entre cette mortalité et la croissance de la régénération préétablie.

### 5.3 Croissance radiale des adultes

Les années où la croissance radiale a été la plus faible chez les adultes, soit 1914, 1952, et 1977-1979 (Lib24) et 1978 (Val04) s'accordent avec les données de Morin (1994) pour les mêmes sites, et les patrons de croissance radiale de la présente étude sont très similaires à ceux de Krause et Morin (1995) sur des sites adjacents.

Les adultes du Lib24 ont connu une réduction de croissance moins abrupte que les adultes du Val04 lors des deux dernières épidémies de la tordeuse. En effet, peu après le début des ralentissements de croissance des adultes du Lib24, il y a eu un plateau après lequel la croissance radiale a continué à chuter. Ces "seconds débuts" de ralentissements de croissance se situent en 1951 et en 1975. Cette dernière date coïncide non seulement au début de chute de croissance des adultes du Val04, mais aussi à celui des vieux semis des deux sites lors de la dernière épidémie. Deux hypothèses concernant le Lib24 découlent de cette constatation: 1° les adultes de ce site ont été défoliés avant la régénération avec un court sursis (période pré-épidémique) suivi de l'épidémie proprement dite, qui s'est ensuite généralisée dans l'ensemble du peuplement, ou 2° les deux dernières épidémies n'ont débuté qu'en 1951 et en 1975. La première hypothèse nous a semblé la plus

réaliste car la concordance des dates des divers événements associés à la tordeuse entre les adultes est très forte. De plus, la plus faible mortalité des semis par rapport aux adultes (MacLean, 1980) laisse supposer une meilleure résistance des semis aux attaques de la tordeuse et expliquerait leur chute de croissance plus tardive lors des deux dernières épidémies.

Les sections prélevées à la base des sapins adultes permettent de dater approximativement le début des défoliations sévères, même si aucune observation n'a été effectuée pendant les épidémies dans les sites étudiés. Idéalement, la défoliation devrait être datée à partir de sections de tronc prélevées à la cime de sapins adultes, car les effets de la défoliation sur la croissance radiale sont plus sévèrement et rapidement enregistrés dans la tige et les branches de la couronne des arbres (Ericsson *et al.*, 1980; Piene, 1980). Selon les observations de Krause et Morin (1995), les sapins dominants et codominants enregistrent à leur base un rétrécissement important de la largeur des cernes de croissance, dû à la défoliation par la tordeuse, avec un retard de un ou deux ans par rapport à la couronne. En restant conservateurs, nous évaluerons donc le début des défoliations sévères dans la cime des adultes lors des épidémies de la tordeuse du XX<sup>e</sup> siècle dans les sites étudiés en 1910, 1946, et 1973.

#### 5.4 Croissance caulinaire des semis

Les semis des sapins étudiés ont été affectés par les deux dernières épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. La croissance caulinaire de la régénération, tant en hauteur que radiale, a connu grossièrement les mêmes variations que les adultes, soit un ralentissement de croissance suivi d'une reprise un an après l'année de plus faible croissance de la tige, sauf pour

les vieux semis du Lib24 qui ont repris leur croissance en hauteur trois ans après l'année de plus faible croissance.

L'ensemble des événements marquant la croissance en hauteur des semis lors de la dernière épidémie se serait effectué de 1 à 3 ans avant ceux de la croissance radiale. Ceci appuie l'idée que l'enregistrement de faibles croissances se fait un ou deux ans plus tôt dans la cime des sapins qu'à leur base (Krause et Morin, 1995), où ont été prélevées les sections transversales pour les mesures de croissance radiale. Cependant, il faut se rappeler que l'interpolation des données de croissance en hauteur a donné lieu à une certaine imprécision par rapport à la mesure de la croissance radiale. L'examen visuel des cicatrices de bourgeon terminal en laboratoire permettait de dater aisément la fin des périodes de faibles croissances en hauteur chez les semis car la croissance était vigoureuse de l'année de la reprise de croissance à l'année de la récolte. Les années de plus faible croissance - ou simplement d'arrêt de croissance - étaient cependant difficiles à identifier car les cicatrices correspondantes étaient parfois si rapprochées les unes des autres qu'elles devenaient indifférenciables. Sur quelques semis, il a toutefois été possible de vérifier que le nombre de cicatrices très rapprochées correspondait à une période de faible croissance plus courte que celle indiquée par les courbes interpolées de croissance en hauteur. L'interpolation surestimait donc la longueur de la pousse apicale lors des années de plus faible croissance et la sous-estimait lors des années de faible croissance moins extrêmes, les homogénéisant en une période de plus faible croissance plus étendue qu'elle ne l'avait été en réalité. Vu la sévérité de la dernière épidémie, la régénération a certainement connu des arrêts de croissance en hauteur, puisqu'une défoliation persistante résulte en une élimination de la croissance en hauteur pour plusieurs années (Baskerville et MacLean, 1979).



Dans leurs travaux, Baskerville et MacLean (1979) ont constaté que, malgré la récupération complète des cimes, les arbres-hôtes affectés étaient de 3 à 4 m moins hauts que les arbres-hôtes épargnés et ce, vingt ans après le début de l'épidémie. Si les plus faibles croissances ainsi que les arrêts de croissance en hauteur pouvaient être détectés plus aisément, le tracé des courbes de croissance en hauteur ressemblerait encore plus à celui des courbes de croissance radiale.

La comparaison de la croissance radiale des adultes et de la régénération indique que les réactions liées aux épidémies se sont généralement produites chez les semis simultanément ou, au maximum, deux ans avant celles des adultes. Concernant le début des ralentissements de croissance, ils sont synchrones entre les différentes cohortes du Val04. Ils peuvent aussi être considérés relativement synchrones pour le Lib24, même si les vieux semis ont débuté leur ralentissement de croissance deux ans après celui des adultes. Pour la dernière épidémie et celle du début du siècle, l'année du début de la réduction de croissance varie peu entre les sites et les cohortes. Elle peut donc être fixée à 1975 pour la dernière épidémie, et 1911 pour celle du début du siècle. Toutefois, pour ce qui est de l'épidémie du milieu du siècle, deux dates différentes seront choisies pour chacun des sites, soit 1947 au Lib24 et 1948 au Val04. Ces différences temporelles s'expliqueraient partiellement par l'intensité moindre de cette épidémie par rapport aux deux autres. De plus, nous posons l'hypothèse qu'il y a eu des mortalités occasionnant des trouées de superficie relativement petites dans la canopée au lieu d'un dégagement presque total lors de cette épidémie. Si tel est le cas, cette hypothèse pourrait expliquer la chute de croissance plus graduelle observée au Lib24 pendant l'épidémie du milieu du siècle.

Tout en appuyant les travaux de Krause et Morin (1995) sur les délais d'enregistrement de réductions de croissance dans la tige chez les sapins dominants et codominants, une étude effectuée par F. Gionest (1999) apporte de nouvelles informations sur les sapins de la taille des semis de la présente étude. Les petits sapins enregistrent de faibles croissances radiales l'année même de la défoliation sur toute la tige. Ceci expliquerait la tendance des jeunes semis à connaître leur plus faible croissance radiale un an avant (Val04), ou dès la première année (Lib24) de réduction de croissance radiale importante chez les adultes. Ce prompt enregistrement des réductions de croissance serait peut-être causé par la présence de branches produisant du nouveau feuillage sur toute la longueur du tronc des petits sapins et par la défoliation sévère de toutes les branches (Gionest, 1999). Piene (1980) propose une hypothèse semblable sur les jeunes sapins. Cet auteur, qui a démontré la très grande vulnérabilité des jeunes sapins de 22 à 27 ans à la défoliation par la tordeuse, indiquait que la réduction de croissance était plus importante au milieu de la cime qu'à hauteur de poitrine. Il attribuait ce phénomène à la présence d'une proportion plus forte de feuillage de l'année dans la cime (Williams, 1967; dans Piene, 1980).

## 5.5 Racines des semis

Les travaux de Baskerville et MacLean (1979) indiquent que les semis de sapin qui sont capables de survivre à une épidémie intense de la tordeuse récupèrent remarquablement vite. Selon les mêmes auteurs, ce phénomène serait probablement relié à la réponse des petites racines. Les résultats de la présente étude suggèrent une relation entre la survie des semis lors d'une épidémie et la formation des racines adventives. En effet, la majorité (Lib24:

70,3 %, Val04: 73,1 %) des racines adventives ont été produites pendant la dernière épidémie. La formation d'une partie ou même de la totalité de la portion restante des racines est probablement liée à l'épidémie de 1944-1953. Selon une étude effectuée par Redmond lors de l'épidémie du milieu du siècle au Nouveau-Brunswick (1959), lorsque la totalité du nouveau feuillage des sapins était retiré par la tordeuse, la mortalité des petites racines dépassait rapidement les 75 %. De plus, lorsque la défoliation cessait ou diminuait, les sapins immatures initiaient immédiatement des nouvelles petites racines, mais ces arbres ne paraissaient pas pouvoir survivre à une seconde défoliation sévère entraînant la mort de ces racines (Redmond, 1959). La comparaison de la présente étude avec celle de Redmond (1959) aurait été souhaitable, mais est impossible car l'auteur ne précisait pas le diamètre des racines étudiées. Cette donnée semble d'ailleurs importante car, dans une étude menée par Thaler et Pages (1996), les racines avaient des taux de croissance différents selon leur diamètre apical.

La coïncidence presque parfaite entre le début des défoliations sévères, estimé à 1973 au plus tard, et l'augmentation marquée de la production de racines adventives au Val04 confirme l'importance du rôle des racines lors d'épidémie. De plus, il y a peut-être un mécanisme qui favorise la synchronicité des réactions entre les racines et la cime de l'arbre. Lors de la dernière épidémie, Morin et Krause (1995) ont constaté que les sapins dominants et codominants enregistraient des réductions de croissance radiale simultanément dans la cime et les racines au début de la défoliation sévère. Les réactions des racines de la régénération de la présente étude n'ont cependant pas la même synchronicité. L'augmentation soudaine de la production de racines adventives précéderait, plutôt, la reprise de croissance radiale de toute la tige chez les semis. Pour en arriver à cette conclusion, il

faut premièrement accepter comme prémisse que les jeunes sapins enregistrent des réductions de croissance l'année même de la défoliation sur toute la tige. Ensuite, l'on doit se rappeler que cette augmentation du nombre de racines se produit lorsque la base de la tige connaît des réductions de croissance radiale importantes. L'augmentation de la production de racines précéderait donc la reprise de croissance radiale tant à la base qu'à la cime de la tige chez les semis. Cette augmentation a même été accentuée lors la reprise de la croissance caulinaire au Lib24.

Bien qu'un lien clair existe entre la défoliation intense des semis de sapin et l'augmentation du nombre de racines adventives, la cause de ce phénomène reste à définir. Plusieurs facteurs peuvent entrer en jeu dans la régulation de la croissance et l'apparition des racines adventives, mais peu de travaux apportent des informations à ce sujet, surtout pour des semis du même âge que ceux de cette étude. Dans une expérience sur les tiges et les branches de Pins sylvestres d'environ 2 m, Ericsson *et al.* (1980) ont démontré que lorsque la défoliation était peu sévère, celle-ci pouvait être compensée en totalité ou en partie par le changement de la translocation des produits de photosynthèse (de l'année courante et/ou des réserves) et la production accrue d'hydrates de carbone. Lorsque la défoliation était sévère, ce mécanisme ne réussissait pas à compenser les effets de la défoliation (Ericsson *et al.*, 1980). Une expérience de ce type incluant les racines adventives a été menée par Piene et Little (1990). Des sapins baumiers âgés de 5 ans, ont subi différents traitements de défoliation pendant trois ans, les produits de la photosynthèse étaient utilisés pour rétablir la croissance de la tige aux dépens de la croissance des racines et des branches deux ans après la défoliation. Lors de la présente étude, le phénomène contraire semble s'être produit car les racines des semis se sont développées avant la base de leur tige. Nous retenons néanmoins des deux

études mentionnées plus haut que les réserves d'hydrates de carbone contrebalancent les pertes dues à la défoliation à l'intérieur de limites définies de niveaux de défoliation. Les parties de l'arbre qui recevront les produits de photosynthèse en priorité lors d'une défoliation intense dépend probablement de l'âge de l'individu, ou de un ou plusieurs facteurs inconnus pour le moment. Nous posons les hypothèses suivantes concernant les semis de sapin en période de forte épidémie: l'insuffisance des réserves serait un signal déclenchant la formation des racines chez certains semis; ces racines serviraient à palier d'urgence aux besoins nutritifs des jeunes sapins possédant un nombre d'aiguilles suffisant à leur survie ou capables d'en produire rapidement de nouvelles. En outre, la survie différentielle entre les semis au début d'une épidémie serait liée à la capacité de former des racines adventives. La formation des aiguilles et des racines pourrait être également prioritaire, ou la formation des racines se produirait dès que se soit constitué une quantité de feuillage suffisante pour supporter la formation rapide d'un nouveau réseau de racines.

Parmi les facteurs susceptibles d'influencer la survie et la production des racines au moment d'une épidémie, la grosseur des arbres a sans contredit de l'importance. En effet, selon Redmond (1959), les sapins matures sont moins capables d'initier de nouvelles petites racines après 4 ou 5 années consécutives de défoliation des nouvelles pousses, et les sapins surannés en sont incapables. Ces derniers peuvent tout de même produire une certaine quantité de feuillage avant de périr.

Un facteur supplémentaire pouvant régir l'apparition de racines adventives en période épidémique serait la diminution de la compétition pour les ressources du sol entre les systèmes racinaires d'arbres voisins. Cette diminution de la compétition surviendrait lorsque la mortalité commence à

frapper les arbres matures et que la canopée se dégage. Pendant cette période, les arbres morts, adultes pour la plupart, cessent d'être une source de compétition pour les survivants et ceux-ci peuvent puiser plus de ressources dans le sol qu'avant l'épidémie. De plus, la disponibilité accrue de lumière aux semis fournirait l'énergie nécessaire à assurer la photosynthèse dans les aiguilles épargnées et ainsi supporter de façon complémentaire l'augmentation du nombre de racines. Il est possible qu'une certaine proportion de semis meure avant que la croissance caulinaire des semis survivants ne reprenne. Cependant, les racines semblent peu affectées par la densité de semis puisque qu'elles ont été initiées en plus grand nombre presque en même temps que le début de la défoliation sévère dans l'un des deux sites d'étude, soit avant toute mortalité importante. Enfin, la cause de l'augmentation du nombre de racines pourrait être reliée à une augmentation du nombre de bourgeons latéraux formés l'année avant la reprise de croissance (Piene et Percy, 1984). Dans la présente étude, un lien entre les bourgeons latéraux et apicaux et les racines de la régénération est possible. En effet, les racines et, théoriquement, les parties de la tige portant des branches ont réagi pendant ou avant la plus faible croissance radiale de la tige.

En conclusion, nous suggérons que les semis qui réagissent à la défoliation en produisant plus de racines, et probablement aussi plus de bourgeons et feuillage, sont ceux qui survivent à une épidémie sévère et assurent la régénération des sapinières gravement affectées par la tordeuse. Étant donné la possibilité que la formation des racines soit aussi importante que celle du feuillage, d'autres investigations permettant d'approfondir les notions apportées par cette étude seraient souhaitables afin que soient mieux compris les mécanismes de régénération des sapinières boréales en périodes

épidémiques. Lors d'une prochaine épidémie, il serait souhaitable d'observer l'évolution de la défoliation et de la formation des branches, et d'analyser la croissance radiale caulinaire de la base à la cime de la tige et dans les racines des semis. Ceci aiderait à dater plus précisément les événements marquants de la croissance des semis de sapins ainsi qu'à à déceler plus d'indices sur la priorité accordée aux principales parties de l'anatomie des semis de sapin lors de l'allocation des ressources en période épidémique. Il serait également intéressant d'analyser l'effet de la taille des semis préétablis avant une épidémie sur la survie de ceux-ci et son lien avec la production de la biomasse souterraine et aérienne.

## BIBLIOGRAPHIE

- Baskerville, G. L. et D. A. MacLean. 1979. Budworm-caused mortality and 20-year recovery in immature balsam fir stands. Marit. For. Res. Cent, Fredericton, N.B. Inf. Rep. M-X-102.
- Bauce, É., M. Crépin, et N. Carisey. 1994. Spruce budworm growth, development and food utilisation on young and old balsam fir trees. *Oecologia*. 97: 499-507.
- Blais, J. R. 1984. Réflexions sur l'épidémiologie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette [*Choristoneura fumiferana* (Clem.)] suite à 40 années d'études. *Rev. Entomol. Qué.* 29: 27-34.
- Blais, J. R. 1983. Trends in frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreak in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 13: 539-547.
- Carmean, W. H. 1972. Site index curves for upland oaks in the central states. *For. Sci.* 18: 102-120.
- Doucet, R. 1988. La régénération préétablie dans les peuplements forestiers naturels au Québec. *For. Chron.* 64: 116-120.
- Ericsson, A., S. Larsson, et O. Tenow. 1980. Effects of early and late season defoliation on growth and carbohydrate dynamics in Scots pine. *J. Appl. Ecol.* 17: 747-769.
- Hatcher, R. J. 1964. Balsam fir advance growth after cutting in Québec. *For. Chron. mars*: 86-92.
- Ibarzabal, J. 1994. Réservoir de graines des sols de sapinières boréales au nord du Lac Saint-Jean. Mémoire M. Sc., Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Québec. 72 pp.



- Gionest, F. 1999. Relations temporelles entre des données de défoliation par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) et la croissance du Sapin baumier. Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Québec.
- Grissino-Mayer, H. D., R. L. Holmes et H. C. Fritts. 1997. ITRDB users manual. International tree-ring data bank program library, version 2.1.
- Krause, C., et H. Morin. 1995. Changes in radial increment in stems and roots of balsam fir [*Abies balsamea* (L.) Mill.] after defoliation by spruce budworm. *For. Chron.* vol. 71, no. 6: 747-754.
- MacLean, D. A. 1984. Effects of spruce budworm outbreaks on the productivity and stability of balsam fir forests. *For. Chron.* 60: 273-279.
- MacLean, D. A. 1980. Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: a review and discussion. *For. Chron.* Octobre: 213-221.
- MacLean, D. A. et H. Piene. 1995. Spatial and temporal patterns of balsam fir mortality in spaced and unspaced stands caused by spruce budworm defoliation. *Can. J. For. Res.* 25: 902-911.
- Miller, C. A. 1977. The feeding impact of spruce budworm on balsam fir. *Can. J. For. Res.* 7: 76-84.
- Morin, H. 1994. Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the Boreal Zone of Québec. *Can. J. For. Res.* 24: 730-741.
- Morin, H. 1990. Analyse dendroécologique d'une sapinière issue d'un chablis dans la zone boréale, Québec. *Can. J. For. Res.* 20: 1753-1758.

- Morin, H. 1986. La régénération de l'Épinette blanche dans les étages montagnard, subalpin et alpin au Mont Jacques Cartier, Québec. *Nat. Can.* 113: 347-354.
- Morin, H., et D. Laprise. 1997. Seedling bank dynamics in boreal balsam fir forests. *Can. J. For. Res.* 27: 1442-1451.
- Morin, H., et D. Laprise. 1990. Histoire récente des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du lac Saint-Jean (Québec): une analyse dendroécologique. *Can. J. For. Res.* 20: 1-8.
- Ordre des ingénieurs forestiers du Québec (O.I.F.Q.). 1996. Manuel de foresterie. Presses de l'Université Laval, Québec. 1428 pp.
- Osawa, A. 1994. Seedling response to forest canopy disturbance following a spruce budworm outbreak in Maine. *Can J. For. Res.* 24: 850-859.
- Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American Boreal forest, dans Shugart, H. H., R. Leemans et G. B. Bonan (édit.), *A systems analysis of the global Boreal forest*, p. 145-169, Cambridge University Press. Cambridge, New York, New York.
- Piène, H. 1980. Effects of insect defoliation on growth and foliar nutrients of young balsam fir. *Forest. Sci.* 26: 665-673.
- Piène, H. et C. H. A. Little. 1990. Spruce budworm defoliation and growth loss in young Balsam fir: artificial defoliation of potted trees. *Can. J. For. Res.* 20: 902-909.
- Redmond, D. R. 1959. Mortality of rootlets in Balsam fir defoliated by the spruce budworm. *For. Sc.* 5: 65-69.
- Reams, G. A. *et al.* 1988. A nonparametric model for balsam fir during a spruce budworm outbreak. *Can. J. For. Res.* 18: 787-793.

Ressources naturelles Canada, 1997. L'état des forêts au Canada, 1996-1997. Service canadien des forêts. 128 pp.

Rose, A. H. et O. H. Lindquist. 1994. Insectes des épinettes, du sapin et de la pruche de l'est du Canada. Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts. 159 pp.

Thaler, P. et L. Pages. 1996. Periodicity in the development of the root system of young rubber trees (*Hevea brasiliensis* Müell. Arg.): relationship with shoot development. *Plant, Cell & Environment*. 19: 56-64.

Thibeault, M. 1985. Les régions écologiques du Québec méridional. deuxième approximation. Ministère de l'énergie et des ressources. Bibliothèque nationale du Québec.