

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DES ÉPIDÉMIES DE LA TORDEUSE DES
BOURGEONS DE L'ÉPINETTE DANS LA PESSIÈRE À MOUSSES AU COURS XX^{ÈME}
SIÈCLE

PAR
LIONEL NAVARRO
B.SC.

MÉMOIRE PRÉSENTÉ
À L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI
COMME EXIGENCE PARTIELLE DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES
RENOUVELABLES

JUILLET 2013

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES.....	2
TABLE DES FIGURES	2
TABLE DES TABLEAUX	2
RÉSUMÉ	3
REMERCIEMENTS.....	4
INTRODUCTION.....	5
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	8
Aire et sites à l'étude	8
Analyse dendrochronologique.....	9
Analyse spatio-temporelle	11
RÉSULTATS	14
Dendrochronologie	14
Analyse spatiale	15
Analyse temporelle	18
DISCUSSION	19
Caractéristiques des épidémies	19
Résilience de la pessière à mousses.....	23
Limites de l'étude.....	24
CONCLUSION.....	26
RÉFÉRENCES.....	27

TABLE DES FIGURES

Figure 1 : Localisation des sites échantillonnés et nombre d'arbres par site.	35
Figure 2 : Épidémies connues dans la littérature.....	38
Figure 3 : Exemple de chronologie.....	38
Figure 4 : Fréquence de sites affectés (scénario 2) et écarts moyens de croissance par année.....	40
Figure 5 : Autocorrélogrammes par année et par site.....	40
Figure 6 : Indicateurs locaux d'association spatiale.....	41
Figure 7 : Cartographie de l'épidémie 3 (1912-1919).	42
Figure 8 : Cartographie de l'épidémie 2 (1933-1946).	43
Figure 9 : Cartographie de l'épidémie 1 (1973-1980).	44
Figure 10 : Analyse de tendance de l'émergence des épidémies.....	45

TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Caractéristiques des sites retenus.....	36
Tableau 2 : Bases de données utilisées et leur provenance.	37

RÉSUMÉ

À l'aide de données dendrochronologiques provenant d'une dizaine de bases de données différentes, et réparties sur 35 sites d'épinettes noires au travers de la pessière à mousse, nous avons étudié la dynamique spatio-temporelle des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Chroristoneura fumiferana*). Les périodes épidémiques ont été identifiées à l'aide d'une interprétation multicritères prenant en compte l'indice de croissance, le pourcentage d'arbres affectés ainsi qu'un algorithme de somme cumulée (CUSUM chart). Les données ont été cartographiées et soumises à un test d'autocorrélation spatiale (global et local). Nous avons ainsi identifié deux épidémies au cours du XXe siècle qui présentent une emprise significative sur le domaine de la pessière mousses. Parmi ces deux épidémies, la première a émergé dans la zone en 1904 pour atteindre un maximum autour de 1914 et semble avoir progressé du sud vers le nord, appuyant ainsi l'hypothèse d'un débordement des épidémies en provenance des sapinières plus au sud. La deuxième quant à elle présente une emprise plus importante ainsi qu'une structure spatiale plus marquée, notamment à l'échelle régionale. De plus, les premières réductions de croissances attribuées à la tordeuse des bourgeons de l'épinette ont été enregistrées au nord-est de la zone ce qui suppose une dynamique d'émergence propre à la pessière à mousses pour cette épidémie. Enfin, la différence d'impact enregistrée entre les deux épidémies suggère un déplacement vers le nord de la zone propice au développement des épidémies, et donc une plus grande susceptibilité de la pessière à mousses.

REMERCIEMENTS

Je tiens premièrement à remercier mon directeur de maîtrise, monsieur Hubert Morin pour son aide et ses conseils avisés tout au long de mon projet. Je voudrais également remercier Marie-Josée Tremblay, Udayalakshmi Vepakomma, Cornélia Krause et Daniel Kneeshaw pour leur aide plus que précieuse dans la réalisation et l'interprétation des séries dendrochronologiques. Je remercie également Jean-Guy Girard pour son indispensable présence sur le terrain ainsi que pour son travail de préparation des échantillons, Igor Drobychev et Louis De Grandpré pour m'avoir gentiment permis d'utiliser leurs données, ainsi que toutes les personnes des laboratoires d'écologie et d'ailleurs pour leur soutien, autant sur le plan académique, que moral ou festif.

Enfin, j'aimerais remercier Valérie Bergeron et Delphine Navarro qui ont toujours supporté mon humeur vacillante tout au long de ces deux années.

Ce projet a été possible grâce à la participation financière du conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG).

INTRODUCTION

La tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clemens)) représente le principal ravageur des forêts conifériennes de l'Amérique du Nord (Hardy et al., 1983 ; Fleming, 2000 ; Fleming et al., 2002). Au Canada, plus de 90% des forêts d'épinettes et de sapins sont touchées et plus de 50% du décroissement annuel attribuable aux insectes peut être imputé à cette perturbation (Hall et Moody, 1994). Alors que les conséquences de la défoliation restent modérées dans les provinces de l'Ouest, au Québec elles constituent un manque à gagner important pour l'industrie forestière que ce soit sous la forme d'un haut niveau de mortalité ou d'un retard de croissance.

Adoptée en mars 2010, la loi sur l'aménagement durable du territoire forestier amène le concept d'aménagement écosystémique. Ce dernier vise à «assurer le maintien de la biodiversité et la viabilité des écosystèmes en diminuant les écarts entre la forêt aménagée et la forêt naturelle» (ministère des Ressources naturelles et de la Faune).

C'est dans ce contexte dominé par le double enjeu de l'aménagement et de la rentabilité du secteur forestier qu'il est nécessaire de mieux comprendre la dynamique des peuplements qui composent la mosaïque forestière et par conséquent, l'ensemble des facteurs qui l'influencent. Parmi ces facteurs, les perturbations naturelles (Nappi A., En préparation) et notamment les épidémies d'insectes forestiers jouent un rôle primordial (Hardy et al., 1983 ; Fleming, 2000 ; Fleming et al., 2002).

Cependant, la majeure partie des études qui concernent la TBE (tordeuse des bourgeons de l'épinette) se concentre sur sa relation avec son hôte primaire, le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.). Ces études ont permis de mettre en évidence une périodicité des épidémies allant de 29 à 34 ans (Jardon et al., 2003 ; Royama, 1984 ; Royama, 1992) et une mortalité des arbres hôtes après trois ou quatre années de défoliation sévère (MacLean, 1984 ; Bergeron et al., 1995 ; Morris, 1963). Chez les hôtes secondaires, on retrouve des mortalités de têtes et de branches accompagnées de réductions de croissance pouvant aller jusqu'à 75% (Hennigar et al., 2008). Dans le cas de l'épinette noire (*Picea mariana* Mill. BSP), cette résistance apparente à la défoliation

semble être le résultat d'un asynchronisme phénologique entre l'insecte et son hôte (Volney et Fleming, 2000 ; Volney et Fleming, 2007). En effet, les bourgeons de l'épinette noire déboussant 13 jours plus tard que ceux du sapin baumier, seraient protégés des dommages causés par l'insecte (Greenbank, 1963 ; Nealis et Régnière, 2004). Les peuplements purs d'épinette noire aux latitudes plus élevées, dans des domaines où le sapin se fait plus rare, seraient ainsi protégés à la fois par leur phénologie, mais aussi par leur situation. En effet, bien que l'insecte soit connu pour atteindre des latitudes importantes correspondant à la répartition du sapin baumier (Harvey, 1985 ; Payette, 1993 ; Levasseur, 2000), sa performance est moindre sur l'épinette noire, notamment dans des situations où un été trop froid, ou trop court, empêche les oeufs d'éclore, brisant ainsi le cycle annuel de l'insecte (Régnière, 2009). Ainsi on peut penser qu'il est peu probable d'observer des foyers épidémiques spécifiques dans la pessière à mousse.

Cependant, dans un contexte de changement climatique, plusieurs études s'intéressent à l'impact du climat et de sa modification sur l'épidémiologie de l'insecte (Logan et al., 2003 ; Candau, 2005 ; Gray, 2008). En effet, les modèles prédisent une augmentation de la température de 1,1 à 6,4 °C à la fin du siècle. On s'attend à ce que cette augmentation soit plus importante dans les régions nordiques et accompagnée par une hausse des précipitations (GIEC, 2007). Ces changements devraient avoir un impact significatif sur la sévérité, la fréquence et la distribution spatiale des épidémies de la TBE (Logan et al., 2003 ; Gray, 2008). On peut effectivement s'attendre à une modification de la phénologie de l'hôte, mais aussi de l'insecte. On assisterait ainsi à une précocité des stades larvaires, une entrée dans les stades adultes plus rapides ainsi qu'un allongement de la durée de vol et donc une emprise spatiale plus grande (Menéndez, 2007). Gray (2008) montre notamment que l'on peut s'attendre à des épidémies futures plus longues de six ans et plus sévères de 15%. Certains de ses scénarios indiquent même une montée plus au nord de la « portée » des épidémies de TBE (Régnière, 2009). Nous pouvons donc avancer l'hypothèse que la dynamique spatiale de l'insecte change dans le temps et que ce changement est plus important au nord.

Il est donc primordial de bien connaître la dynamique de l'insecte dans la pessière afin de pouvoir appréhender ces changements et d'affiner les modèles déjà existants. Cependant, les relevés

aériens de défoliation réalisés annuellement depuis les années 60 ne permettent pas une telle approche. Même si ces derniers ont permis de mieux connaître la répartition spatiale de l'insecte au cours de la dernière épidémie et de détecter l'émergence de niveaux de défoliation importants depuis le début des années 2000, ils ne permettent pas d'appréhender la dynamique spatiale des épidémies précédentes, et se limitent à la détection des niveaux de défoliation du sapin baumier. Ce manque est en partie comblé par l'apport de la dendrochronologie. Bien qu'il ne s'agisse que d'une mesure indirecte de l'action de l'insecte, l'étude des épidémies par la réduction des cernes de croissance est fréquemment réalisée à de multiples échelles et peut permettre d'identifier des patrons spatio-temporels pour plusieurs épidémies (Jardon, 2001).

L'objectif de cette étude consiste donc à mettre en évidence la dynamique spatiale et temporelle de l'insecte dans la pessière à mousses à l'aide de données dendrochronologiques. Nous posons ainsi l'hypothèse que les épidémies connues au sud du Québec seraient synchrones avec celles présentes dans le domaine de la pessière. Il s'agirait donc d'un débordement des épidémies connues dans les peuplements de sapin et non d'épidémies issues de cette zone et possédant leur propre dynamique. Les années d'émergences devraient être plus tardive pour les sites au nord que pour ceux situés au sud de la zone, et les réductions de croissance observées sur l'épinette noire devraient être plus faibles que celles observées sur le sapin baumier à cause d'une moins bonne performance de l'insecte sur cette espèce. Nous posons également l'hypothèse d'un changement de la dynamique de l'insecte au cours du siècle lié à la modification progressive du climat dans la zone d'étude.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Aire et sites à l'étude

Cette étude a été effectuée dans l'ensemble du domaine de la pessière à mousse du Québec. Située entre 49 et 53° de latitude nord et entre 57 et 79° de longitude ouest, cette zone couvre 412 400 km² et constitue ainsi le plus grand domaine bioclimatique au Québec (Fig. 1a). Les paysages y sont relativement uniformes et essentiellement composés de peuplements monospécifiques d'épinettes noires. Ces derniers sont concurrencés dans la partie ouest par le pin gris (*Pinus Banksiana* (Lamb.)), mieux adapté aux feux de forêts, très présents dans cette zone. On y trouve également le sapin baumier comme espèce compagne ainsi que certaines espèces de feuillus (bouleau blanc, peuplier faux-tremble ou encore peuplier baumier) qui s'y retrouvent dans la limite nord de leur distribution (Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, 2003).

Les données de base proviennent d'un ensemble de dix études dendrochronologiques réalisées dans ce domaine bioclimatique. Ces dernières ont été fournies par le Laboratoire d'écologie végétale et animale de l'UQAC, mais aussi par l'UQAT, le service canadien des forêts et le ministère des Ressources naturelles (Tab. 2). Ces données constituent un corpus d'une centaine de sites répartis dans toute la pessière à mousses.

Un échantillonnage a été effectué afin de combler le manque de données dans la région de la Côte-Nord. À cette occasion, six peuplements innéquiennes d'épinettes noires ont été identifiés dans le secteur de Port-Cartier et autour de la rivière Manicouagan le long de la route 389. Dans chacun de ces sites, une rondelle a été prélevée à la base des 20 arbres dominants ou co-dominants. Cette sélection nous a permis de nous assurer d'avoir des séries d'une longueur satisfaisante. Les mesures du diamètre à hauteur de poitrine et de la hauteur de chaque tige, un relevé de la végétation ainsi qu'une description du sol ont été réalisés. L'ensemble de ces paramètres nous a permis de nous assurer de l'homogénéité des échantillons et du caractère mésique de l'ensemble des sites.

La nature même des sources de données étant très variée (mémoires de maîtrises, thèses de doctorats, projets de recherches ou études gouvernementales) et avec des objectifs différents de ceux qui guident cette étude, il a d'abord été nécessaire d'établir des critères de sélection. Nous avons d'abord trié les données à l'intérieur de chaque site afin de ne garder que les mesures interdatées réalisées sur des rondelles de base d'épinette noire. Nous avons ensuite décidé de ne conserver que les sites étant inclus à l'intérieur des limites de la pessière à mousses et d'agréger tous les sites dont la distance était inférieure à dix kilomètres afin de permettre une analyse à l'échelle supra-régionale. Le centroïde de chacun des groupes de sites agrégés a été utilisé pour géoréférencer les 35 sites résultants de cette opération (Fig. 1b et Tab.1). Nous considérons que cette généralisation, bien que réduisant le signal des épidémies locales, nous permet de conforter notre interprétation des épidémies à l'échelle de la pessière à mousses en augmentant le nombre d'arbres par site. L'ensemble des sites ainsi conservés présente un minimum de neuf arbres/site dont les chronologies couvrent au minimum le XXe siècle. Le projet compte un total de 1 314 arbres répartis sur environ 300 000 km² (Fig. 1b et Tab. 1).

Analyse dendrochronologique

Après leur période de séchage, les rondelles échantillonnées sur le terrain ont été sablées avec des papiers de grain 80, 220 et 400 (Blais, 1962 ; Swetnam *et al.*, 1985) et les cernes ont été comptés à l'aide d'une loupe binoculaire. Ces derniers ont ensuite été mesurés à l'aide d'un scanneur et du logiciel Windendro (Guay *et al.*, 1992) (précision de 0.1mm) ou d'une table dendrométrique et du logiciel TSAPWIN (Rinn, 2003) (précision de 0,01mm).

Les mesures brutes ont ensuite été interdatées visuellement à l'aide d'une table lumineuse et confirmées avec le logiciel COFECHA (Holmes, 1983). Cette étape permet de s'assurer de la cohérence des séries entre elles et de l'absence de cernes manquants ou discontinus.

Une fois récolté et rassemblé dans la base de données, l'ensemble des mesures de chaque arbre est ensuite standardisé avec ARSTAN (Cook et Holmes, 1986) afin de transformer les

largeurs de cernes échantillonnés en indice de dimension uniforme. Cette standardisation permet de s'affranchir des composantes non stationnaires que l'on considère comme du bruit pour notre étude. Il est ainsi possible de comparer entre eux des arbres de taille et de provenance différentes. La fonction exponentielle négative nous a permis de réduire l'effet de la croissance juvénile. L'ensemble des courbes ainsi obtenues est ajusté grâce à une fonction spline cubique de 50 ans, ce qui nous permet de réduire l'impact des variations de moyennes fréquences associées au climat. Cette fonction ne conserve que 1% de la variance à 157,71 ans, et 99% à 15,84 ans. Ainsi, cette standardisation nous permet de faire ressortir davantage les variations de hautes fréquences à l'échelle desquelles s'observent les épidémies (Speer, 2010).

Les chronologies standardisées ont été soumises au logiciel OUTBREAK (Holmes et Swetnam, 1994) afin d'identifier les épidémies. Pour cela nous avons défini comme épidémie légère toutes les phases de réduction de croissance radiale supérieures à 5 ans qui ont atteint ou dépassé un écart type de 1, et comme épidémie modérée à sévère les réductions de la même durée minimale qui atteignent ou dépassent 1,28 écart type. OUTBREAK permet également de retirer le signal environnemental en corrigeant les séries à l'aide de chronologies d'arbres non hôtes (pin gris ou cèdre), mais la situation géographique et la taille de notre échantillonnage ne nous permettaient pas d'obtenir de telles chronologies. En plus des périodes épidémiques pour les chronologies maitresses, le logiciel nous permet également d'obtenir un pourcentage annuel d'arbres qui valident les critères épidémiques.

Dans notre cas, le nombre d'arbres par site étant très variable et relativement faible pour certains sites, le pourcentage d'arbres affectés peut représenter un biais à l'interprétation. Nous avons donc calculé un indice de confiance pour ce dernier d'après une loi binomiale de paramètres «n» (nombre d'arbres analysés) et «p» (proportion d'arbres affectés) (Scherrer, 1984). Ce calcul est effectué à l'aide de la fonction «qbinom» du logiciel d'analyse statistique R.

Afin de permettre une interprétation la plus précise possible, nous avons utilisé un algorithme

de sommes cumulées qui permet d'identifier des séquences de réduction cumulées en « nettoyant » le bruit lié aux reprises partielles ou passagères. Cette méthode consiste à calculer une somme cumulée des écarts à la moyenne. On obtient ainsi un graphique sur lequel il est possible d'interpréter les périodes épidémiques en fonction de la pente de la courbe, des différentes phases observables et de leurs principaux points d'inflexion (Vepakomma *et al*, en préparation). Cet algorithme a été calculé pour l'ensemble des courbes de croissance à l'aide du logiciel d'analyse statistique R.

Afin d'écarter le maximum de bruit possible, nous avons défini l'année d'émergence selon trois scénarios différents. Ainsi, le premier scénario, le plus conservateur, tient compte de la courbe de croissance indiquée, la courbe des écarts cumulés et le pourcentage d'arbres affectés. Nous avons également considéré dans notre interprétation la forme typique en « U » ou en « V » des réductions de croissance liées à la TBE ainsi que le synchronisme relatif avec les périodes connues dans la littérature. Les réductions de croissance devaient durer au moins 5 ans et atteindre ou dépasser 1 écart type. Nous avons également retenu un scénario plus inclusif qui prend en compte les mêmes critères que le précédent, mais abaisse la limite de l'écart à atteindre à 0.8. Enfin, un troisième scénario a été testé pour ne prendre en compte que le pourcentage d'arbres affectés auquel on a imposé un seuil de détection de 50%. Bien que subjective, cette approche se base sur une certaine diversité de critères qui nous permet d'effectuer l'interprétation la plus juste des périodes épidémiques.

Analyse spatio-temporelle

Les données épidémiques par année (pourcentage d'arbres affectés et écart type de l'indice de croissance) sont soumises à un test d'autocorrélation spatiale afin d'en extraire la structure spatiale et d'en évaluer la significativité. Tobler (1970), dans sa première loi de la géographie, nous indique que toute chose est liée à toute autre, mais que les choses les plus proches le sont encore plus. Il s'agit donc ici d'analyser la corrélation entre les données et leur voisinage à différentes échelles. Nous avons donc utilisé l'indice de Moran afin de mesurer cette ressemblance entre les différents sites voisins (Moran, 1950 ; Cliff et Ord,

1981 ; Cliff et Ord, 1970 ; Oliveau, 2010). Pour ce faire, nous avons réalisé un autocorrélogramme par année épidémique afin de considérer un voisinage variable et d'identifier à partir de quelle distance l'influence des voisins devient négligeable. Ces mesures ont été obtenues avec le logiciel géoDa (Anselin, 2003), la pseudosignificativité des mesures a été évaluée avec 999 permutations et la significativité a été considérée si inférieure à 0.05.

Les mesures d'autocorrélation spatiales sont connues pour être sensibles aux valeurs extrêmes (Oliveau, 2010), notamment lorsque ces dernières se concentrent dans l'espace sous forme de hotspots. Il est donc nécessaire de réaliser une analyse désagrégée de l'autocorrélation. Il s'agit de décomposer localement la structure spatiale précédemment mesurée à l'aide des indicateurs locaux d'association spatiale (LISA). Ces derniers permettent d'estimer le rôle de chaque site dans le calcul de l'autocorrélation globale et d'identifier des zones de significativité particulières (Anselin, 1995 ; Getis et Ord, 1992 ; Ord et Getis, 1995). Ces mesures ont été réalisées à l'aide de GéoDa pour un voisinage de 150 km, la pseudosignificativité a été obtenue à la suite de 999 permutations et nous avons considéré un $\alpha < 0.05$.

Afin d'identifier les patrons spatiaux liés aux épidémies, nous avons cartographié l'écart type de la réduction de croissance ainsi que le pourcentage d'arbres affectés de chaque année du XXe siècle. Étant donné le faible nombre de sites et les valeurs d'autocorrélation obtenue, il s'est avéré difficile de réaliser une modélisation variographique satisfaisante. Nous nous sommes donc tournés vers une méthode déterministe d'interpolation pondérée par l'inverse de la distance. Ainsi chaque pixel de la grille est estimé par la moyenne de ses douze voisins les plus proches, pondérée par l'inverse de leur distance au point estimé élevé à la puissance 2. Cette opération a été réalisée à l'aide de l'extension «Spatial Statistics» disponible dans la suite ArcGIS 10 (McCoy et Johnston, 2001). Ne pouvant présenter ici un corpus cartographique couvrant l'ensemble du siècle, nous présenterons uniquement les années présentant des caractéristiques épidémiques.

Enfin, nous nous sommes servis de la première année de l'épidémie afin de caractériser un éventuel patron d'émergence. Pour cela, nous avons réalisé une analyse de surface de tendance. Ce type d'interpolation permet d'extraire une tendance générale dans un jeu de données à l'aide d'un ajustement polynomial. Dans notre cas, les tendances recherchées ont été extraites à l'aide d'un polynôme quadratique (d'ordre 2). L'ordre du polynôme utilisé a été choisi suite à l'analyse de la validation croisée des données obtenues et un test de F nous a permis de nous assurer de la significativité des tendances observées. Nous avons également analysé la répartition des résidus et vérifié que l'autocorrélation éventuellement présente avait bien été retirée par la tendance (Legendre et Fortin, 1989).

RÉSULTATS

Dendrochronologie

L'analyse des chronologies obtenues a permis de mettre en évidence les trois périodes épidémiques connues dans la sapinière au cours du XXe siècle (Fig. 2). Les deux premières épidémies se distinguent cependant de la dernière par une importance moins grande, autant en ce qui concerne le pourcentage de sites affectés que l'intensité de la réduction de croissance (Fig. 4).

Les épidémies identifiées dans les chronologies d'épinette noire présentent, en général, un pourcentage d'arbres affectés moins important que sur les peuplements de sapin baumier étudiés antérieurement (Jardon, 2001 ; Boulanger et Arseneault, 2004 ; Boulanger et al., 2012). Des épisodes épidémiques sont cependant enregistrés aux mêmes périodes et présentent des réductions de croissance d'un niveau significatif (Fig. 2 et 4).

On remarque que le fait d'ajouter les CUSUM charts à l'identification des épidémies permet de pallier certains biais d'interprétation. Par exemple sur la figure 3 on note que la détection effectuée par OUTBREAK ne tient compte que de la deuxième phase de l'épidémie du début du siècle. Cette erreur est induite par une reprise de croissance passagère en 1919, ainsi qu'en 1923. Lorsque l'on regarde la courbe du CUSUM charts ainsi que le pourcentage d'arbres affectés, on remarque cependant que cette période fait partie d'une phase épidémique plus large, initiée en 1905.

L'épidémie 3 (≈1902-1925) est enregistrée sur 24 sites soit 69% de l'échantillonnage. On compte 23 années entre le premier et le dernier site qui enregistre l'épidémie. Cette amplitude est en réalité caractérisée par trois phases épidémiques. La première est très concentrée entre 1904 et 1910, elle est caractérisée par une année de forte réduction de croissance en 1907,. La seconde est marquée par des années d'émergences beaucoup plus tardives et dispersées dans le temps (entre 1910 et 1923), ainsi que par un cerne caractéristique des épidémies de tordeuses en 1914. Enfin la dernière phase, d'intensité moindre s'étend de 1923 à 1930. (Fig. 4).

L'épidémie du milieu du siècle, quand à elle, est enregistrée sur un pourcentage de sites encore moins important, et ce, avec une intensité relativement faible (Fig. 4 et 8). En effet, des réductions de croissance attribuées à cette période épidémique sont observées sur 14 sites seulement dont 11 sont considérées dans un scénario inclusif qui abaisse la limite de détection à 0.8 écart type de croissance. De plus, la dispersion temporelle des années d'émergence est relativement importante et ne présente pas de concentration autour d'une année particulière. En effet, la première réduction de croissance assimilable à l'activité de l'insecte est enregistrée en 1933 alors que la plus tardive commence en 1961 (Fig. 4). Ces réductions sont cependant très faibles et asynchrones d'un site à l'autre, il est donc risqué d'attribuer l'ensemble de ces réductions à l'activité de la TBE.

Enfin, la dernière période épidémique du siècle ($\approx 1969-1980$) semble être celle qui a le plus gros impact sur le domaine de la pessière à mousses (Fig. 4). En effet, cette dernière a touché 79% des sites échantillonnés dans le scénario inclusif (0.8ET) (Fig. 4). L'émergence de l'épidémie se concentre sur une période de 7 ans avec une forte concentration autour des années 1971 et 1974. 35% des cas montrent une résurgence de l'épidémie qui se caractérise par des réductions de croissance tardives à la fin des années 80 (e.g. Fig. 3, Fig. 4). Cependant, ces dernières n'atteignent que très rarement le seuil épidémique fixé.

Analyse spatiale

Ne pouvant présenter ici un corpus de cartes pour l'ensemble du siècle, nous présenterons uniquement les résultats concernant les périodes allant de 1912 à 1919, de 1942 à 1949 et de 1973 à 1980. Le choix de ces périodes a été fait pour faire ressortir les patrons spatiaux les plus représentatifs. Nous avons donc cartographié la période où l'épidémie est la plus perceptible à l'échelle de la pessière à mousses et non la période épidémique au complet.

L'analyse de la structuration globale des données dans l'espace, présentée ici sous forme d'une série d'autocorrélogrammes donne des résultats relativement faibles. En effet, on observe la présence d'une structure spatiale significative à l'échelle du domaine bioclimatique lors de

certaines années (1912, 1917, 1974, 1975 et 1977) et dans le cas de l'écart de croissance surtout. Ces structures sont caractérisées par un niveau d'autocorrélation qui diminue avec la distance entre voisins (Fig. 5). Les valeurs observées au niveau de l'écart de croissance sont ainsi relativement bien corrélées dans un voisinage de 150 km et moins. La dépendance des sites à leurs voisins baisse progressivement pour atteindre une indépendance relative autour de 400 km. L'indice de Moran, autour de 0.2, est trop faible pour démontrer une structuration spatiale forte entre les différents niveaux de voisinage. Dans l'ensemble, la quasi-totalité des figures présente un niveau d'autocorrélation faible, stagnant et non significatif.

Cette absence ne signifie pas qu'il est impossible de trouver de l'autocorrélation à une échelle inférieure. La pente relativement faible observée sur les autocorrélogrammes peut être le signe d'une organisation régionale plus marquée (Jardon, 2001).

En effet, si l'on décompose ces résultats par site, on peut remarquer la présence de regroupements présentant des valeurs similaires (ou dissimilaires) à leur voisinage (Fig. 6). Ainsi, au début du siècle on observe que les regroupements de sites présentant des valeurs faibles se situent quasiment tous en dessous du 51^e parallèle (sauf pour 1912). On observe également une tendance aux valeurs faibles au nord du Lac-Saint-Jean avant 1917 (Fig. 6a). L'analyse des indices locaux d'association spatiale pour la dernière épidémie du siècle suppose, quant à elle, une diffusion. En effet, on observe un groupement de valeurs plus faibles qui migre d'est en ouest entre 1973 et 1975, et d'ouest en est de 1975 à 1980. On note enfin des groupements de valeurs plus fortes assimilables à des reprises de croissances au centre et à l'ouest du Québec pour les années 1975 à 1977 (Fig. 6b).

En ce qui concerne la première épidémie du siècle, les deux premières phases présentent une distribution spatiale similaire. On remarque que les sites les plus affectés se situent essentiellement dans la partie sud de la pessière à mousse. Bien que les années 1906 et 1907 présentent des réductions de croissances importantes, ce n'est réellement qu'autours de 1914 que cette épidémie enregistre un impact significatif dans la zone d'étude, avec une réduction de croissance moyenne qui dépasse la valeur seuil de 1 écart type. On remarque que ces écarts sont

très concentrés autour de quelques sites au nord du Lac-Saint-Jean pour les années 1914 et 1915 (Fig. 7a). Il s'agit du maximum de l'épidémie dans le domaine bioclimatique. Si l'on regarde le pourcentage d'arbres affectés, on remarque une différenciation significative entre la partie nord et la partie sud de la pessière. On constate ainsi que durant l'ensemble de la période, la plupart des sites au sud de la zone présente entre 50 et 80% d'arbres affectés par des réductions d'au moins 5 ans et atteignant ou dépassant 1 écart-type (épidémie faible à modérée) (Fig. 7c). La proportion des arbres affectés par une réduction atteignant ou dépassant un écart-type de 1.28 (épidémie sévère) est cependant nettement moins importante et beaucoup plus locale (Fig. 7b). En effet, on note une persistance de fortes proportions d'arbres affectés par une épidémie sévère sur quelques sites au nord du Lac-Saint-Jean, mais même si le phénomène est persistant, on ne peut pas observer de diffusion ou de propagation.

Pour ce qui est du milieu du siècle on peut observer des pourcentages d'arbres affectés par des réductions de croissance faible avoisinant les 80% (Fig. 8b). Il serait cependant très risqué de les attribuer à la TBE. En effet, les sites affectés ne présentent pas de dynamique particulière et semblent très dispersés dans la zone d'étude, de plus ce genre de signal ne persiste jamais plus de deux ou trois années consécutives. Nous n'observons pas de sites affectés par une épidémie sévère dans cette période et les écarts de croissance sont relativement faibles. Le signal enregistré peut donc être produit par une tout autre source que la TBE.

La dernière épidémie du siècle présente l'emprise la plus importante sur la pessière à mousses. En effet, entre 1974 et 1978, la quasi-totalité de la zone d'étude présentait au minimum 50% d'arbres affectés par une épidémie sévère (Fig. 9b). La réduction de croissance moyenne qui en résulte est, quant à elle, relativement localisée. On note une forte réduction de croissance en 1974 ainsi qu'une reprise importante en 1975. Cette dernière n'est cependant observée qu'au niveau de la moyenne des écarts de croissance de chaque arbres (Fig. 9a), Il n'y a donc pas de variation dans le nombre d'arbres affectés, la reprise se concentre sur les arbres épargnés par la TBE. La réduction de croissance se poursuit ensuite de 1976 à 1979 avec une concentration plus élevée et un impact plus important pour les sites au sud de la zone. On note également une diffusion de la zone la plus impactée du nord de l'Abitibi au sud de la Côte- Nord (Fig. 9). La

différence de l'emprise spatiale entre les épidémies faibles et sévères (Fig. 9b et 9c) est nettement moins importante que pour l'épidémie 3 (1912-1919), ce qui dénote à la fois un impact plus fort ainsi qu'une émergence plus rapide. L'épidémie semble avoir atteint un seuil important plus rapidement pour la période des années 70 que pour celle des années 10.

Analyse temporelle

Pour ce qui est de l'analyse temporelle, les résultats obtenus avec chacun des trois scénarios de détection de l'émergence de l'épidémie étant similaires nous présentons ici les résultats du scénario le plus inclusif (scénario 2).

La distribution des années d'émergence de l'épidémie 3 (\approx 1902-1925) présente un gradient sud/nord (Fig. 10a3). Cependant, cette structure n'est pas significative à l'échelle suprarégionale (Fig. 10d3). L'analyse de surface de tendance montre une diffusion simultanée de l'est et de l'ouest de la zone vers le nord (Fig. 10a3). Bien que cette tendance soit fortement significative, elle ne permet pas de retirer la totalité de l'autocorrélation spatiale. Lorsque l'on regarde les pourcentages d'arbres affectés (Fig. 7c), on observe que les sites les plus touchés se situent au sud du 51^e parallèle et que la zone caractérisée par une émergence tardive est beaucoup moins impactée. La propagation de l'épidémie a été plus rapide à atteindre le sud de la pessière et plus lente à atteindre le nord.

L'épidémie 1 (\approx 1968-1981), quant à elle, présente une émergence sur 7 années dont la structure spatiale forme un gradient nord-est/sud-ouest très significatif (Fig. 10a1). Le corrélogramme affiche une diminution progressive de l'autocorrélation en fonction du voisinage et les sites dans un voisinage inférieur à 200 km présentent un indice de Moran entre 0.4 et 0.5 (Fig. 10d1). L'analyse de tendance permet d'extraire ce gradient (Fig. 10b1). La distribution des résidus (valeur prédite - valeur mesurée) ne présente plus de structure significative puisque cette dernière a été entièrement extraite par l'analyse de tendance (Fig. 10e1).

DISCUSSION

Caractéristiques des épidémies

Les résultats nous ont permis de mettre en évidence trois épidémies dans le domaine de la pessière à mousses au XXème siècle (Fig. 2). On ne peut cependant pas identifier de structure spatiale au niveau de l'intensité et de l'écart de croissance moyen, du moins, pas à l'échelle du domaine bioclimatique. On enregistre tout de même une dynamique à une échelle plus régionale, et cette dynamique semble différente entre le nord et le sud de la zone, et ce pour deux des épidémies enregistrées (la première et la dernière). Il semble donc que l'on atteigne, dans la pessière à mousses, une limite des épidémies détectables par les méthodes de la dendrochronologie. D'une part, les épidémies de TBE impactent de manière moins importante la croissance de l'épinette noire, et d'autre part, les réductions de croissances sont noyées dans le bruit provoqué par les autres signaux enregistrés dans la chronologie. Le signal que l'on retrouve dans les chronologies d'épinette noire est donc beaucoup plus faible et difficile à interpréter que celui obtenu sur des chronologies de sapin.

Épidémie 3 (1902-1924)

Cette épidémie est connue pour avoir eu un impact majeur au Québec, on estime entre 360 et 540 millions de m³ de bois mort attribuable à cette épidémie (Boulet et al., 1996). Dans la pessière on observe une disparité spatio-temporelle dans la dynamique de l'insecte. On peut ainsi distinguer les parties au nord et au sud du 51e parallèle. La grande différence entre le pourcentage d'arbres affectés par une épidémie faible et une épidémie sévère nous laisse à penser qu'au-delà de cette limite les niveaux de défoliation sont trop faibles pour permettre une réduction de croissance significative (Fig. 7b et c). Cependant nous avons détecté des épidémies sur les chronologies des sites au nord du 51e parallèle, mais ces dernières étaient en général plus tardives. Ainsi, six sites sur huit présentaient une année d'émergence allant de 1911 à 1924. Ces épidémies étaient également beaucoup plus faibles que dans la partie sud de la pessière, ce qui induit une difficulté à associer l'ensemble des réductions de croissances à l'activité de la TBE.

On peut tout de même supposer qu'il y ait eu trois phases épidémiques distinctes (Fig. 4). On observe tout d'abord des réductions de croissances relativement faibles (inférieures à 1ET) entre 1906 et 1909. Bien que la majorité des sites au sud du 51e parallèle aient enregistré ces réductions, on observe une intensité légèrement plus importante en périphérie de la zone d'étude, au nord de l'Abitibi et au sud de la Côte-Nord. C'est cependant au début des années 10 que l'impact de l'épidémie sur les chronologies se fait ressentir de manière plus importante, atteignant un maximum de réduction de croissance en 1914 au nord du lac Saint-Jean (Fig. 7). Enfin la dernière phase de l'épidémie est plus tardive et concerne les sites les plus au nord, l'intensité des réductions de croissance est quand à elle bien moins importante que pour les deux phases précédentes.

Il semble donc que cette infestation soit le résultat d'un débordement de la sapinière. Les données temporelles viennent, quand à elles,, conforter cette hypothèse puisqu'elles montrent que les sites au sud de la zone ont satisfait les critères épidémiques beaucoup plus tôt que ceux situés au nord. Ainsi, en quatre ans seulement, la quasi-totalité des sites au sud du 51e parallèle était atteinte, à l'exception d'un site au nord des monts Valin, probablement protégé par son altitude ou par la composition des peuplements voisins (Fig. 10a3).

L'obtention d'un patron d'émergence simultanée du sud-ouest et du sud-est vers le nord peut être biaisé par le nombre limité de sites à l'ouest du 76e degré longitude ouest. On peut également penser qu'un signal d'épidémie plus local constitue un bruit dans cette analyse, notamment dans le nord où l'intensité des réductions de croissance est relativement faible.

Le patron observé pour cette épidémie semble pourtant correspondre à celui observé par Jardon (2001) dans la sapinière avec une deuxième vague dans les années 20. Elle avait également été caractérisée par une virulence particulièrement forte et une vitesse de propagation très rapide lors de la première vague. Dans notre cas, on remarque un grand nombre de sites présentant une année d'émergence autour des années 1904 et 1905. Ce cas d'une très forte année d'émergence a également été observé par Jardon pour l'année 1910. Cependant, les critères de détection étant différents, il semble hasardeux d'en déduire que les sites au nord ont connu des épidémies plus tôt, d'autant plus que les pics épidémiques correspondent. On peut penser que le climat a un

rôle important à jouer dans la synchronisation de ces sites. En effet, on sait que les populations d'insectes sont régulées par des forces biologiques telles que le niveau de population des prédateurs et des parasitoïdes (Huber et al., 1996) ou la quantité d'arbres matures dans le peuplement, notamment la proportion de sapins baumier et d'épinettes blanches (Blais, 1985, Bergeron et al., 1995). Ces facteurs ne peuvent influencer une épidémie que de manière locale et une synchronisation de l'émergence des épidémies à l'échelle suprarégionale ne peut être que le fruit de conditions climatiques favorables (Pilon et Blais, 1961). Ce phénomène aussi connu sous le nom d'effet Moran est réputé pour être le mécanisme dominant de synchronisation des épidémies à l'échelle régionale (>100km) (Peltonen et al., 2002 ; Williams et Liebhold, 2000 ; Royama et al., 2005) et décroissant progressivement à l'échelle supra-régionale (Peltonen et al., 2002 ; Candau et al., 1998 ; Gray et al., 2000).

Épidémie 2 (1933-1946)

La dynamique enregistrée lors de cette épidémie semble très locale et les niveaux de réductions de croissance très faibles, voir inexistant, de sorte que l'information est probablement «brouillée» par les autres signaux enregistrés dans les chronologies (Fig. 8).

Une étude de Amouch (Amouch, 2007) a par ailleurs montré qu'un niveau de défoliation sévère pendant au moins 3 années consécutives était nécessaire pour enregistrer une perte en volume significative chez l'épinette noire. Ainsi il est probable que des épidémies légères aient atteint la pessière à mousses sans pour autant produire de réduction du cerne de croissance.

Nous supposons également que l'utilisation de chronologies d'arbres non hôtes tels que le pin gris nous auraient permis de détecter ces réductions de croissances.

Épidémie 1 (1968-1981)

Cette épidémie est reconnue pour être l'une des plus sévères, des plus synchrones et la mieux documentée (Morin et al., 2008 ; Morin et Laprise, 1990). Sa dynamique dans la pessière semble avoir été très différente de celle du début du siècle. Tout d'abord, au niveau de son emprise spatiale, elle semble avoir atteint la quasi-totalité des sites à l'étude, et bien que les peuplements d'épinettes soient connus pour être moins sensibles à la TBE, de nombreux sites ont enregistré un

impact important. Même si les études portant sur le domaine de la pessière à mousses restent trop peu nombreuses pour soutenir l'hypothèse d'un changement dans la dynamique spatiale de l'insecte au XXe siècle, nos résultats vont dans ce sens. Il semble en effet que les sites à l'étude aient enregistré un impact beaucoup plus important de la dernière épidémie par rapport à celle des années 10, pourtant réputée d'intensité semblable dans la sapinière. On peut noter que son émergence est également très différente du patron observé au début du siècle. Ici encore on observe une propagation rapide, mais on n'observe pas, comme lors de l'épidémie précédente, de zones d'émergence plus tardives, le patron est plus homogène (Fig. 4).

On remarque aussi que les premiers sites affectés se situent au nord-est, ce qui ne va pas dans le sens de l'hypothèse d'un débordement des épidémies en provenance de la sapinière. Il semble au contraire que la dynamique d'émergence soit propre à la pessière à mousses. On sait par ailleurs que la partie au nord de la pessière à mousses est caractérisée par des volumes de sapins et d'épinettes supérieurs à 80 m³/ha et que la partie à l'est concentre les plus grosses proportions de sapins (de 20 à 40%) (Gray et MacKinnon, 2006). De plus, ces peuplements forment de vastes ensembles de résineux matures (Direction de l'aménagement des forêts, 1982). Ainsi la partie nord-est supporte les peuplements les plus susceptibles, ce qui peut expliquer le fait que ces peuplements ont été les premiers à présenter des signes d'épidémies.

Là encore, la très grande synchronisation des années d'émergence d'un site à l'autre, et notamment autour de 1970-1971 et 1974 (Fig. 4) peut être assimilée à un effet du climat.

On peut aussi citer l'effet lié à la très forte production de fleurs staminées observée chez le sapin et l'épinette pour les années 1973 et 1974 (Blais, 1985). Il a été démontré que les jeunes larves préfèrent se nourrir sur les bourgeons contenant une fleur staminé, et que les larves qui se sont nourrit de pollen ont un avantage de développement. Cet effet aurait ainsi favorisé des conditions propices dans une grande partie des peuplements susceptible d'être atteinte par des épidémies de TBE.

On observe des similitudes entre cette dynamique et celle observée sur les relevés de défoliation (Hardy et al, 1987). Il faut cependant être très prudent lorsque l'on compare nos données à ces

relevés de défoliation. En effet, les survols ayant servi à leur élaboration ont été réalisés de la dernière semaine de juin à la mi-juillet. Cette période est propice à l'évaluation des niveaux de défoliation du sapin baumier, mais sous-estime probablement les dégâts dans la pessière à mousses. En effet, les bourgeons de l'épinette noire débouillant 2 semaines plus tard, les dégâts sur ces peuplements ne sont probablement pas encore visibles au moment du survol. De plus, ces inventaires se limitent aux domaines de la sapinière, là où les épidémies sont plus virulentes. Notre zone se situe à l'extrémité nord des relevés de défoliation et n'est pas entièrement couverte. On remarque cependant, là encore, une forte propagation de l'épidémie en 1974, notamment dans la pessière à mousses. On remarque aussi que cette propagation s'étend à l'est de la zone au sud de la Côte-Nord et au nord du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Il est donc possible que notre méthode, étant plus sensible, et mieux adaptée aux peuplements d'épinette noire, détecte des seuils épidémiques plus tôt. Cependant la zone d'émergence correspond à ce que nous enregistrons, tout comme le pic de l'épidémie. On remarque également que des zones défoliées sont enregistrées dans la pessière jusqu'en 1979, ce qui correspond aussi aux données enregistrées dans nos chronologies.

Enfin, il est difficile d'interpréter les réductions de croissances tardives observées au cours des années 1990 (e.g. Fig. 3). Il est possible que ces réductions soient associées à une reprise des populations d'insectes dans un secteur en particulier (ici au nord-est de la pessière). Cependant, le nombre de sites concernés semble trop élevé pour refléter une dynamique locale et le manque de connaissance sur les épidémies de TBE dans les peuplements d'épinette noire à cette latitude ne nous permet pas une interprétation précise. Il est également possible, dans la mesure où ces réductions n'ont pas été corrigées à l'aide de chronologies non hôtes, qu'il s'agisse d'une circonstance climatique particulière à cette région (sécheresse, été tardif ou trop long, etc.).

Résilience de la pessière à mousses

Les résultats démontrent également une plus grande emprise spatiale des épidémies de la fin du siècle qui atteignent des niveaux d'intensité et des latitudes plus élevés que celles du début du siècle. Bien que nous n'ayons que très peu d'études de cas dans le domaine de la pessière, on sait

que dans la sapinière ces deux épidémies ont eu un impact relativement similaire (Boulet et al., 1996 ; Jardon, 2001). On peut ainsi supposer qu'une modification de la zone propice à l'insecte est survenue au XXe siècle. Certaines études basées sur des modèles prédictifs soutiennent l'hypothèse d'un glissement des épidémies vers le nord lié à l'augmentation des températures (Gray, 2008 ; Régnière, 2009 ; Régnière et al., 2012). On peut également noter que les zones d'émergence épidémique observées depuis le début des années 2000 sont situées plus au nord que celles observées par les études précédentes. On retrouve ainsi un des principaux foyers d'émergence entre Baie-Comeau et Sept-Îles, entre 49 et 51 degrés de latitude nord ainsi qu'au nord du Lac-Saint-Jean. Nos résultats appuient le fait que la pessière représente une zone d'émergence de plus en plus favorable pour les épidémies de la TBE.

Limites de l'étude

Il est cependant important de mettre en exergue les limites inhérentes à l'étude afin de tempérer les résultats et leur interprétation. En effet, dans la mesure où cette étude représente un premier essai dans le domaine de l'analyse spatiale des épidémies de TBE dans le domaine de la pessière à mousses, il nous semble important de prendre en compte les limites qui y sont inhérentes afin d'orienter les prochaines études vers des résultats plus précis.

Tout d'abord, en ce qui concerne les limites propres au domaine de la dendrochronologie, on peut noter que l'échantillonnage effectué n'est constitué que d'arbres survivants et n'inclut donc pas les cas de mortalités antérieures. De plus, le nombre d'arbres par chronologie diminue lorsque l'on remonte dans le temps, diminuant ainsi la fiabilité de la chronologie. Dans notre cas cette limite ne pose que peu de problèmes dans la mesure où nous avons restreint notre analyse aux épidémies du XXe siècle pour lesquels le nombre d'arbres est relativement stable. Ensuite, les courbes indicées contiennent un signal autre que celui de la TBE (climatique ou environnemental) qui est considéré comme du bruit et que nous n'avons pu retirer. Cette limite est contrôlée en partie par le fait que l'on observe une bonne corrélation des données temporelles entre les sites (Fig. 4), mais aussi entre notre étude et plusieurs autres observations indépendantes (Jardon, 2001 ; Levasseur, 2000 ; Gray et al., 2000, etc.) (Fig. 2). Enfin, le fait que la dendrochronologie soit

une mesure indirecte de la défoliation pose deux autres problèmes. On observe tout d'abord un décalage de 3 à 5 ans entre le début de la défoliation et le début de la réduction du cerne de croissance à la base de la tige (Krause et al., 2003), il est donc important de considérer ce décalage, notamment lorsqu'il s'agit de comparer ces données avec des mesures directes telles que les relevés de défoliation. Enfin, une épidémie sévère à un instant « t » a un effet significatif sur le peuplement et donc sur sa capacité à enregistrer une épidémie à un instant « t+1 », réduisant ainsi le nombre d'arbres matures sensibles à la défoliation, ou encore à un instant « t-1 » en supprimant les arbres ayant enregistré les épidémies précédentes.

Les caractéristiques de l'échantillonnage comportent également des biais à prendre en considération. Tout d'abord, chaque étude ayant des objectifs différents, le nombre d'arbres par site est très variable. Cet effet est amplifié par le processus d'agrégation. En effet, bien que nous ayons augmenté le nombre moyen d'arbres par site, nous avons également augmenté les écarts entre ces derniers (Fig. 1b). Ici, l'utilisation des indices de confiance pour le pourcentage d'arbres affectés nous a permis de contrôler en partie les difficultés liées à l'interprétation de ces disparités. Mais le principal biais lié à l'analyse spatiale reste celui de la répartition des échantillons dont l'homogénéité est fortement limitée par des contraintes techniques, notamment au niveau de leur accessibilité. Ainsi, la partie ouest de la zone est moins représentée dans l'échantillonnage en raison de sa difficulté d'accès.

CONCLUSION

Bien que préliminaire, ce type d'analyse spatiale nous a permis d'identifier, dans les chronologies, 3 épidémies au cours du XXe siècle. Cependant, l'épidémie du milieu du siècle n'ayant pas été détectée à l'échelle suprarégionale, nous avons comparé l'épidémie des années 10 et celle des années 70. Ces dernières ont présenté des patrons bien différents. En effet, la première (1902-1924), plutôt faible ne présentait une diffusion du sud vers le nord avec un pic épidémique très synchrone avec la sapinière, nous laissant penser à un débordement des populations du sud vers la pessière. La dernière quant à elle s'est démarquée par sa virulence ainsi que par une émergence plus hâtive dans le nord-est de la pessière. Même si cela n'exclut pas la possibilité d'un débordement des populations du sud, il semble tout de même qu'il existe, lors de cette épidémie, une dynamique propre aux peuplements d'épinette noire de la zone. De plus, la comparaison des niveaux d'infestation entre cette épidémie et celle des années 10 nous laisse à penser qu'il existe au cours du XXème siècle un déplacement au nord des zones propices au développement d'épidémies.

Il serait très intéressant de confronter ces hypothèses à d'autres études du même genre. Nous pensons en effet qu'il est important de multiplier ce type d'études afin de faire ressortir des patrons spatio-temporels cohérents.

Par ailleurs, bien que nos résultats aillent dans le sens d'un effet du changement climatique sur la susceptibilité des peuplements d'épinette noire aux épidémies de TBE, il serait intéressant d'intégrer aux analyses spatiales des données sur la température, l'humidité, les feux de forêt, etc. afin de mieux comprendre l'interaction entre l'insecte et le climat.

Enfin, nous pensons que la principale faiblesse de cette étude se situe dans le manque d'uniformité de l'échantillonnage utilisé. Nous recommandons donc la multiplication de chronologies d'épinette noire dans le but de mieux comprendre la dynamique de l'insecte dans des peuplements certes moins vulnérables, mais probablement de plus en plus susceptibles.

RÉFÉRENCES

- Amouch S., 2007. Explication de la variation de la perte en volume des pessières noires de la zone boréale après la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Québec
- Anselin, L., 2003. GeoDa 0.9 User's Guide. , University of Illinois, 115 p.
- Anselin L., 1995. Local Indicators of Spatial Association—LISA. *Geographical Analysis*, 27-2, p. 93-115
- Belisle A.C., Gauthier S., Cyr D., Bergeron Y. et Morin H., 2011. Fire regime and old-growth boreal forests in central quebec, Canada: An ecosystem management perspective. *Silva Fennica*, 45-5, p. 889-90
- Bergeron Y., Leduc A., Morin H. et Joyal C., 1995. Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. *Canadian journal of forest research* , 25-8, p. 1375-138
- Blais J.R., 1962. Collection and analysis of radial-growth data from trees for evidence of past Spruce Budworm outbreaks. *The Forestry Chronicle*, 38-4, p. 474-484
- Blais J.R., 1985. The ecology of the eastern spruce budworm: a review and discussion. P. 49-56, *CANUSA : Recent advances in spruce budworm research*
- Boulanger Y., Arseneault D., Bertrand P., Morin H., Jardon Y. et Dagneau C., 2012.
- Dendrochronological reconstruction of spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreaks in southern Quebec for the last 400 years. *Canadian Journal of Forest Research*, 42-7, p. 1264-1276
- Boulanger Y. et Arseneault D., 2004. Spruce budworm outbreaks in eastern Québec over the last 450 years. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, p. 1035-1043

- Boulet B., Chabot M., Dorais L., Dupont A. et Gagnon R. 1996. Entomologie forestière. Dans Manuel de foresterie. Édité par Bédard J.A. et Côté M. Les presses de l'université Laval, Québec QC. p. 985-101
- Candau J.N., Fleming R.A. et Hopkin A., 1998. Spatiotemporal patterns of large-scale defoliation caused the by spruce budworm in Ontario since 1941. Canadian. Journal of Forest Research, 28, p. 1733-1741
- Candau J.N.F.R., 2005. Landscape-scale spatial distribution of spruce budworm defoliation in relation to bioclimatic conditions. Canadian Journal of Forest Research, 35, p. 2218-2232
- Cliff A.D. et Ord J.K., 1981. Spatial processes : models & applications. Taylor & Francis, London, 266 p.
- Cliff A.D. et Ord K., 1970. Spatial Autocorrelation: A Review of Existing and New Measures with Applications. Economic Geogrphy, 46, p. 269-292
- Cook E.R. et Holmes R.L. 1986. User manual for program Arstan. Dans Tree-ring Chronologies of Western North America : California, Eastern Oregon and Northern Great Basin. Édité par Holmes R.L., Adams R.K. et Fritts H.C. University of Arizona, Tucson. Chronology Series VI. p. 50-65ld Resource Review, 12-3, p. 521-555
- Fleming R.A., Candau J.-N. et McAlpine R.S., 2002. Landscape-scale analysis of interactions between insect defoliation and forest fire in Central Canada. Climatic Change, 55-1, p. 251-272
- Getis A. et Ord J.K., 1992. The Analysis of Spatial Association by Use of Distance Statistics. Geographical Analysis, 24-3, p. 189-206
- GIEC, 2007. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. , 103 p.

- Gray D.R., 2008. The relationship between climate and outbreak characteristics of the spruce budworm in eastern Canada. *Climatic change*, 87, p. 361-383
- Gray D.R., Régnière J. et Boulet B., 2000. Analysis and use of historical patterns of spruce budworm defoliation to forecast outbreak patterns in Quebec. *Forest Ecology and Management*, 127-1-3, p. 217-231
- Gray D.R. et MacKinnon W.E., 2006. Outbreak patterns of the spruce budworm and their impacts in Canada. *Forestry Chronicle*, 82-4, p. 550-561
- Greenbank D.O., 1963. Host species and the spruce budworm. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 95-S31, p. 219-223
- Guay R., Gagnon R. et Morin H., 1992. A new automatic and interactive tree-ring measurement system based on a line scan camera. *Forestry Chronicle*, 68-1, p. 138-141
- Hall, J.P., Moody, B.H., 1994. Décroissement causé par les insectes et les maladies des arbres au Canada de 1982 à 1987. Rapport d'information ST-X-8, Ressources Naturelles Canada
- Hardy Y., Mainville M. et Schmitt D.M., 1987. Atlas de la défoliation causée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans le nord-est de l'Amérique du Nord de 1938 à 1980. Gouvernement du Canada, Service canadien des forêts, 54 p.
- Hardy Y., Lafond A. et Hamel L., 1983. The epidemiology of the current spruce budworm outbreak in Quebec. *Forest science*, 29-4, p. 715-725
- Harvey G.T., 1985. The taxonomy of the Coniferophagous *Choristoneura* (Lepidoptera: Tortricidae): A review. P. 16-48, CANUSA: Recent advances in spruce budworm research

- Hennigar C.R., MacLean D.A., Quiring D.T. et Kershaw J.A., 2008. Differences in spruce budworm defoliation among balsam fir and white, red, and black spruce. *Forest science*, 54, p. 158-16
- Hofgaard A., Tardif J. et Bergeron Y., 1999. Dendroclimatic response of *Picea mariana* and *Pinus banksiana* along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 29-9, p. 1333-1346
- Holmes, R.L., Swetnam, T.W., 1994. Dendrochronology program library : program OUTBREAK user' s manual, University of Arizona, 5 p.
- Holmes R.L., 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 43, 8 p.
- Jardon Y., 2001. Analyses temporelles et spatiales des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. , UQAM, Montréal, 158 p.
- Jardon Y., Morin H. et Dutilleul P., 2003. Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, p. 1947-1961
- Krause C., Gionest F., Morin H. et MacLean D.A., 2003. Temporal relations between defoliation caused by spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) and growth of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.). *Dendrochronologia*, 21-1, p. 23-3
- Legendre P. et Fortin M.J., 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Plant Ecology*, 80-2, p.107-138
- Levasseur V., 2000. Analyse dendroécologique de l'impact de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*choristoneura fumiferana*) suivant un gradient latitudinal en zone boréale au Québec. Mémoire de maîtrise, UQAC, Chicoutimi, 86 p.
- Logan J.A., Régnière J. et Powell J.A., 2003. Assessing the Impacts of Global Warming on Forest Pest Dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1-3, p. 130-137

- MacLean D.A., 1984. Effects of Spruce Budworm outbreaks on the productivity and stability of Balsam Fir forests. *The Forestry Chronicle*, 60-5, p. 273-279
- McCoy J. et Johnston K., 2001. Using ArcGIS spatial analyst : GIS by ESRI. Esri Press, Redlands, CA, 232 p.
- Menéndez R., 2007. How are insects responding to global warming? *Tijdschrift voor Entomologie*, 150-2, p. 355-365
- Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, 2003. Types de végétation et domaines bioclimatiques au Québec, en ligne, consulté le 21 mars 2011, <http://www.mrn.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissances-inventaire-zones-carte.jsp#pessiereMousses>
- Moran P.A.P., 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika*, 37, p. 17-23
- Morin H., Laprise D., Simard A.A. et Amouch S. 2008. Régime des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'Est de l'Amérique du Nord. Dans *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Édité par Gauthier S., Vaillancourt M.A., Leduc A., De Grandpré L., Kneeshaw D., Morin H., Drapeau P. et Bergeron Y. Les presses de l'Université du Québec. p. 165-192
- Morin H., Laprise D. et Bergeron Y., 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 23, p. 1497-1506.
- Morin H. et Laprise D., 1990. Dendrochronology of spruce budworm outbreaks North of Lac-Saint-Jean (Quebec). *Canadian Journal of Forest Research*, 20-1, p. 1-8
- Morris R.F., 1963. The Dynamics of Epidemic Spruce Budworm Populations. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 31, p. 1-12
- Nappi A. En préparation. Intégration des perturbations naturelles. Fascicule 1.5 Dans Bureau du forestier en chef Manuel de détermination des possibilités forestières 2013-2018.

- Nealis V. et Régnière J., 2004. Insect host relationships influencing disturbance by the spruce budworm in a boreal mixedwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, p. 1870-1882
- Oliveau S., 2010. Autocorrélation spatiale : leçons du changement d'échelle. *Espace géographique*, 1, p. 51-64
- Ord J.K. et Getis A., 1995. Local Spatial Autocorrelation Statistics: Distributional Issues and an Application. *Geographical Analysis*, 27-4, p. 286-306
- Payette S., 1993. The range limit of boreal tree species in Québec-Labrador: an ecological and palaeoecological interpretation . *Review of Paleobotany and Palynology*, 79, p. 7-30
- Peltonen M., Liebhold A.M., Bjørnstad O.N. et Williams D.W., 2002. Spatial synchrony in forest insect outbreaks: roles of regional stochasticity and dispersal. *Ecology*, 83-11, p. 3120-3129
- Pérignon S., 2006. Dynamique de trouées de vieux peuplements résineux de la Côte-Nord, Québec. Mémoire de maîtrise, UQAM, 107 p.
- Pilon J.G. et Blais J.R., 1961. Weather and Outbreaks of the Spruce Budworm in the Province of Quebec from 1939 to 1956. *Can Entomol The Canadian Entomologist*, 93-2, p. 118-123
- Régnière J., 2009. Prédire la répartition continentale des insectes à partir de leur physiologie. *Unasylva*, 60, p. 37-42
- Régnière J., St-Amant R. et Duval P., 2012. Predicting insect distributions under climate change from physiological responses: spruce budworm as an example. *Biological Invasions*, 14-8, p. 1571-1586
- Rinn F., 2003. TSAP-Win User Reference Manual., Heidelberg.

- Royama T., 1984. Dynamics of the Spruce Budworm *Choristoneura fumiferana*. Ecological Monographs, 54-4, 33 p.
- Royama T., 1992. Analytical population dynamics. Chapman & Hall, 371 p.
- Royama T., MacKinnon W.E., Kettela E.G., Carter N.E. et Hartling L., 2005. Analysis of spruce budworm outbreak cycles in New Brunswick, Canada, since 1952. Ecology, 86, p. 1212-1224
- Scherrer B. 1984. Théorie statistique de l'estimation: Intervalles de confiance des paramètres des séries statistiques simples. Dans Biostatistique. G. Morin, Boucherville Québec. 850 p.
- Speer J.H., 2010. Fundamentals of Tree-Ring research. The university of Arizona Press, Tucson, 333 p.
- Swetnam T.W., Thompson M.A. et Sutherland E.K., 1985. Using dendrochronology to measure radial growth of defoliated trees. Agriculture Handbook, 639, 39 p.
- Tobler W.R., 1970. A Computer Movie Simulating Urban Growth in the Detroit Region. Economic Geography, 46, p. 234-240
- Tremblay M.J., 2009. Dynamique et croissance de vieux peuplements d'épinettes noires (*Picea mariana*) entre les 51^{ème} et 52^{ème} degrés de latitude nord au Québec.. Mémoire de maîtrise, UQAC, Chicoutimi, 78 p.
- Vepakomma U., Morin H., Navarro L. et Kneeshaw D. En préparation. Occurrence, frequency and extent of spruce budworm - a simple method using change points of cumulative shifts in tree ring width
- Volney W.J.A. et Fleming R.A., 2000. Climate change and impacts of boreal forest insects. Agriculture, Ecosystems and Environment, 82, p. 283-294

Volney W.J.A. et Fleming R.A., 2007. Spruce budworm (*Choristoneura* spp.) biotype reactions to forest and climate characteristics. *Global Change Biology*, 13-8, p. 1630-1643

Williams D.W. et Liebhold A.M., 2000. Spatial synchrony of spruce budworm outbreak in eastern north america. *Ecology*, 81-10, p. 2753-2766

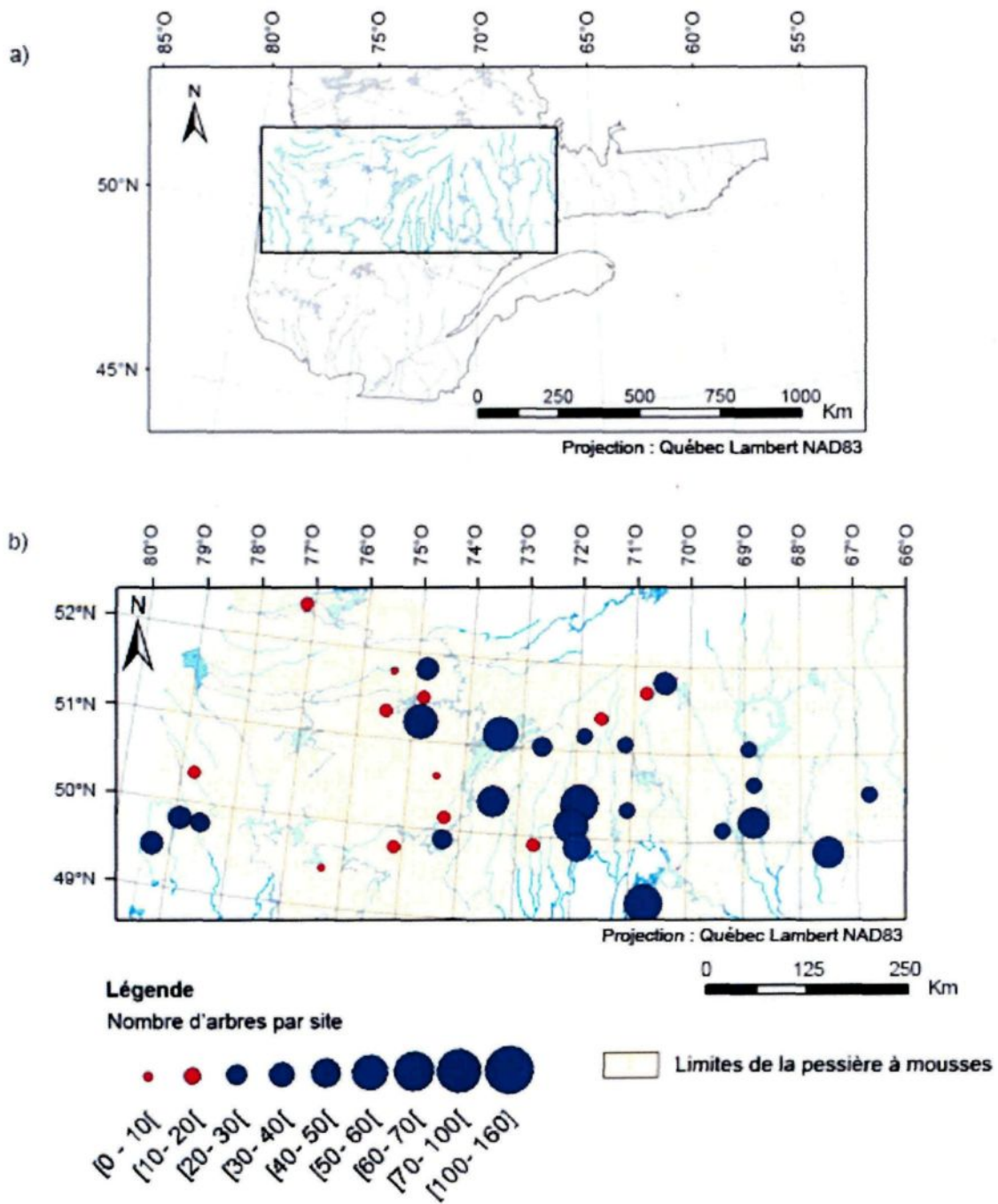


Figure 1 : Localisation des sites échantillonnés et nombre d'arbres par site.

Site	Projet(s) associé(s)	Nombre d'arbres	Début de la chronologie	Fin de la chronologie	Amplitude de la chronologie
BJ02	Maîtrise Valérie Lavasseur	9	1824	1996	172
BJ05	Maîtrise Valérie Lavasseur	9	1743	1996	253
ABI98P21023027	MRNQ-EPN-ABITIBI	9	1793	1998	205
CHIB01_CHIB02	Projet Fantin	10	1821	2000	179
CHIB07_CHIB08	Projet Fantin	10	1859	2000	141
C5S7c	Projet 51-52	10	1742	2003	261
C8S2	Projet 51-52	10	1783	2003	220
re6ev22p01_re6ev22p02_re6ev20p01	281MRNF	15	1748	1999	251
BJ03	Maîtrise Valérie Lavasseur	16	1806	1996	190
n17	Projet 51-52	17	1819	2007	188
s06	Projet 51-52	19	1786	2009	223
BJ08	Maîtrise Valérie Lavasseur	19	1808	1996	188
s13	Projet 51-52	20	1862	2009	147
COTN02_COTN03_COTN04_COTN05	Projet Fantin	20	1825	2002	177
C5S3_C1S1	Projet 51-52	20	1835	2004	169
NL2	Échantillonnage	20	1734	2011	277
NL5	Échantillonnage	20	1800	2011	211
NL4	Échantillonnage	20	1824	2011	187
C5S7_C2S1_C8S1	Projet 51-52	29	1732	2004	272
BJ01_CHIB03_re6ev25p01	Maîtrise Valérie Lavasseur, Projet Fantin et 281MRNF	30	1877	2000	123
T03_T06_T07	Projet 51-52	30	1745	2003	258
AH_C	Projet UQAT	31	1818	1994	176
ABT01_ABT02_ABT04_04FOPA_53FOPA_95FOPA	Projet Fantin et Projet UQAT	40	1800	2001	201
P48_C5S4c	Projet 51-52	41	1711	2003	292
50FOPA_18FOPA_ABT06_ABT08_ABT10	Projet Fantin et Projet UQAT	41	1719	2001	282
n07_n08	Projet 51-52	45	1867	2007	140
EES06B	Projet forêts primitives	50	1734	2009	275
NL1_NL3_NL6	Échantillonnage	60	1720	2011	291
s01_s03_s04	Projet 51-52	66	1817	2009	192
S02CR2_S03CR2_S06ABA_S07CR2	Projet Côte-Nord	69	1766	2000	234
n01_n11	Projet 51-52	71	1791	2008	217
EES01B_EES02B_re6ev02p01	Projet forêts primitives et 281MRNF	75	1714	2009	295
n03_n04_n10_n13	Projet 51-52	88	1847	2008	161
FPES1_FPEE1_EES03B_EES05B_re6ev01p01	Projet forêts primitives et 281MRNF	122	1700	2009	309
s11_s17_EE8_ES4_EE4	Projet 51-52 et Projet forêts surannées	153	1734	2007	273

Tableau 1 : Caractéristiques des sites retenus.

Projet	Année	Source	Objectifs	Nombre de sites retenus	Nombre d'arbres retenus
Maîtrise Valérie Levasseur	2000	Levasseur, 2000	Vérifier la présence de signes d'épidémie de TBE au nord du 50° parallèle et en faire la comparaison avec les régions méridionales	5	71
MNRQ-EPN- ABITIBI	1998	N/A	Caractériser la croissance dans les différentes classifications écologiques	3	9
Projet 51-52	2003	Tremblay, 2009	Évaluer le potentiel de croissance des peuplements entre le 51° et le 52° parallèles et déterminer les causes de l'ouverture du milieu.	28	506
Projet Fantin	2000	Morin <i>et al.</i> , 2008	Impact des épidémies de la TBE sur la croissance de l'épinette noire	15	75
281MRNF	1999	N/A	Caractériser la croissance dans les différentes classifications écologiques	6	30
Projet forêts surannées	2007	Morin <i>et al.</i> , 2008	Caractériser l'origine et la dynamique naturelle des peuplements et proposer des scénarios d'aménagement écosystémique.	3	109
Projet UQAT	1999	Hofgaard <i>et al.</i> , 1999	Caractériser les effets spatio-temporels des changements climatiques sur la croissance radiale de <i>Picea mariana</i> (Mill.) BSP et <i>Pinus banksiana</i> Lamb. selon un gradient latitudinal dans l'ouest du Québec	6	95
Projet Côte-Nord	2006	Pérignon, 2006	Examiner le régime de trouées selon la composition en espèces dans des vieux peuplements résineux de la Côte-Nord	4	69
Projet forêts primitives	2009	Belisle <i>et al.</i> , 2011	Caractérisation des perturbations (feu et TBE) et de leur impact sur les forêts primitives	7	230
Présente étude	2013	En préparation	Dynamique spatiale TBE	6	120

Tableau 2 : Bases de données utilisées et leur provenance.

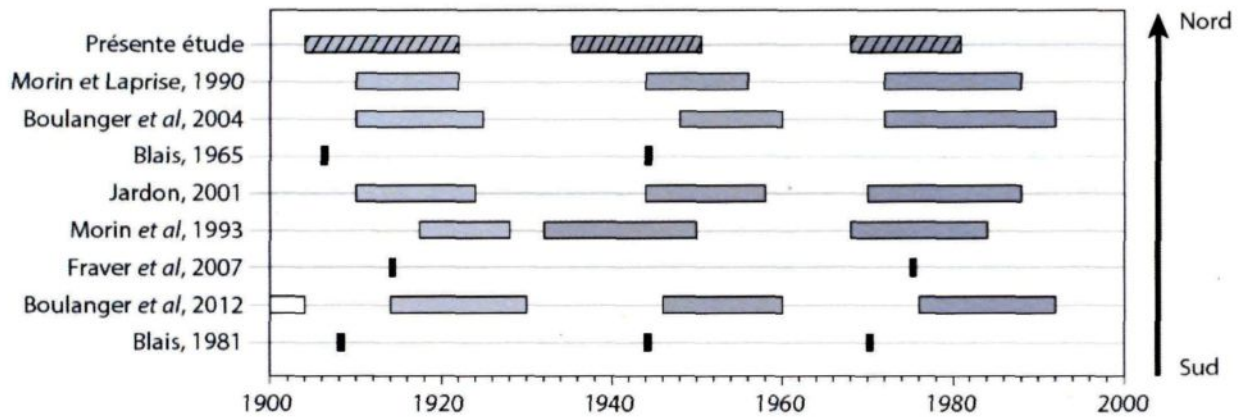


Figure 2 : Épidémies connues dans la littérature. Les épidémies symbolisées par un trait noir correspondent aux épidémies dont on ne connaît que la date d'émergence.

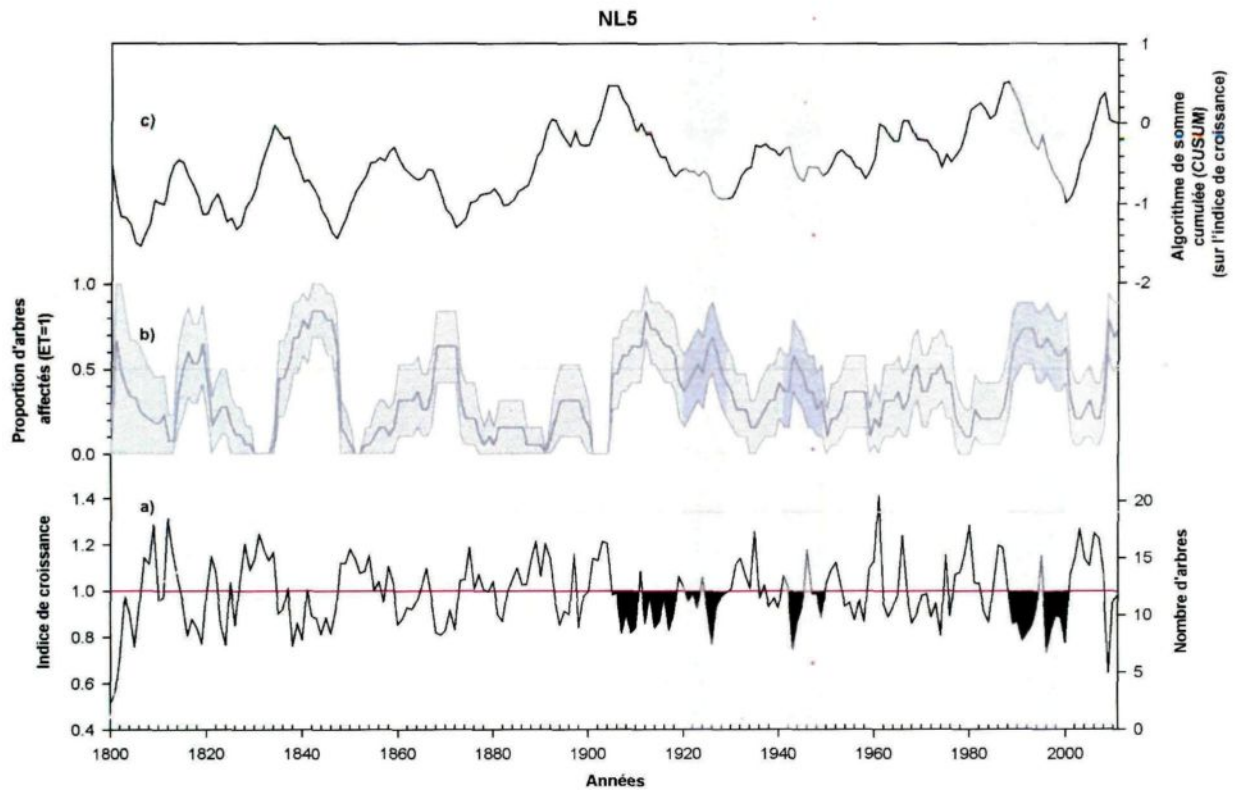


Figure 3 : Exemple de chronologie. Les zones grisées correspondent aux périodes épidémiques détectées à l'aide du logiciel OUTBREAK. Les zones noircies correspondent aux périodes définies comme épidémiques à la suite d'une interprétation basée sur l'indice de croissance (a), le pourcentage d'arbres affectés (b) ainsi que l'algorithme des sommes cumulées des écarts à la moyenne (CUSUM chart) (c).

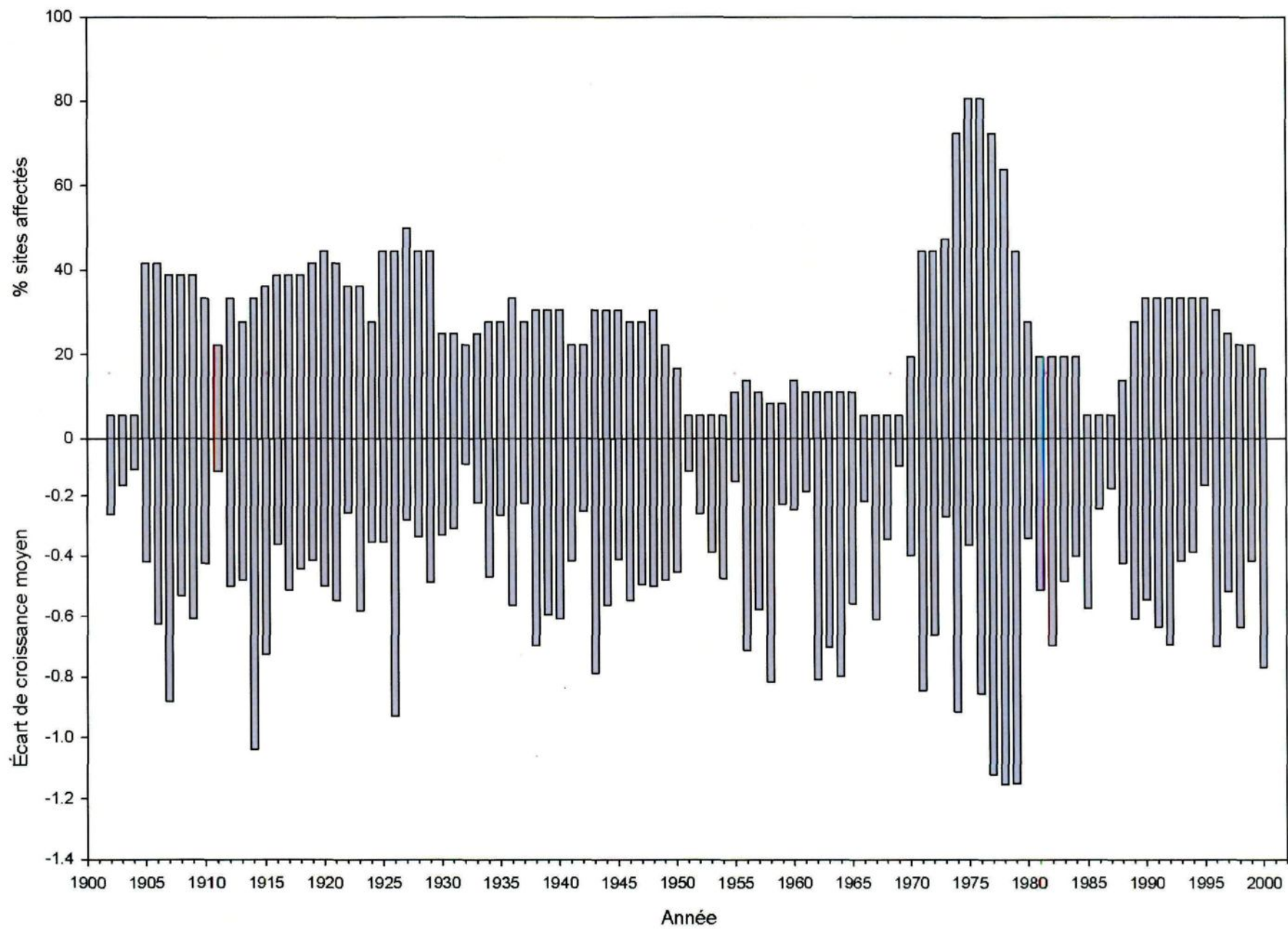


Figure 4 : Fréquence de sites affectés (scénario 2) et écarts moyens de croissance par année.

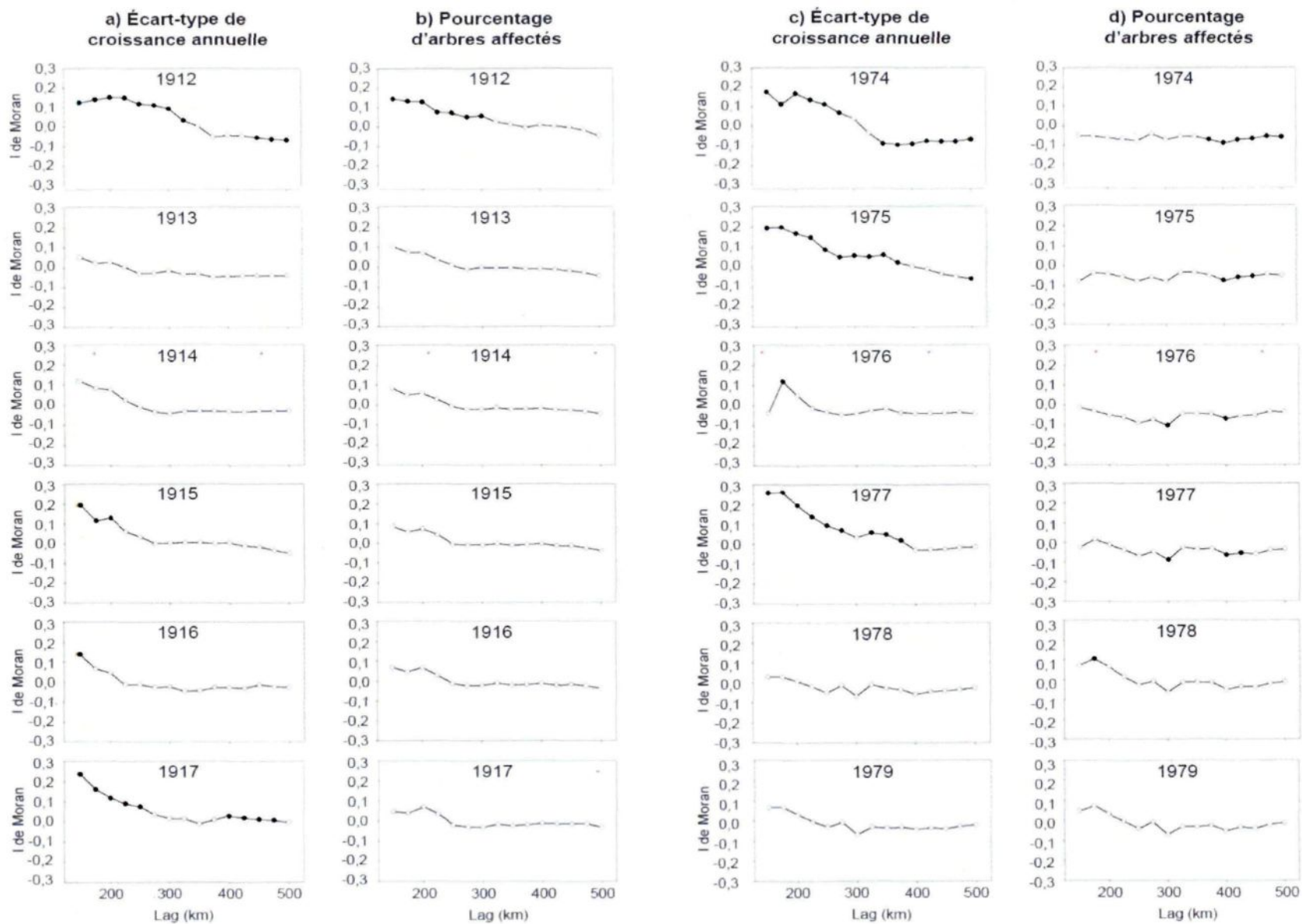


Figure 5 : Autocorrélogrammes par année et par site. Les points noirs indiquent une autocorrélation avec une probabilité <0.05% après 999 permutations. L'indice de Moran est compris entre 1 et -1.

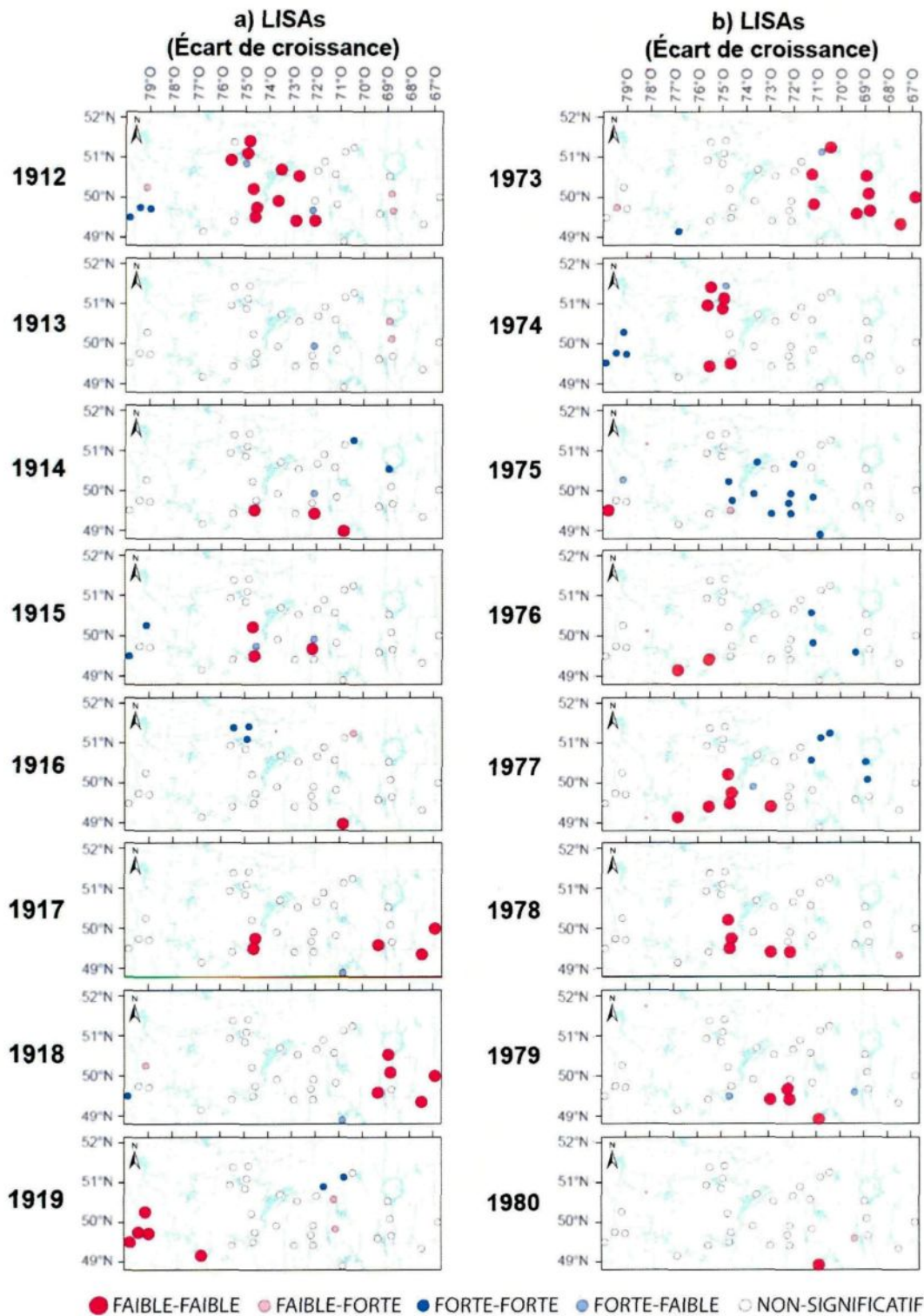


Figure 6 : Indicateurs locaux d'association spatiale. Les points rouges représentent des indices de croissance faible, les points bleus les indices de croissance forte. Les couleurs foncées représentent des valeurs dans un voisinage significativement similaire, les couleurs pâles des valeurs significativement différentes. Les points blancs représentent des valeurs non significatives. L'indice de significativité est obtenu après 999 permutations. Les points rouge foncé représentent les «hotspots» épidémiques et sont grossis afin d'être identifiés plus facilement.

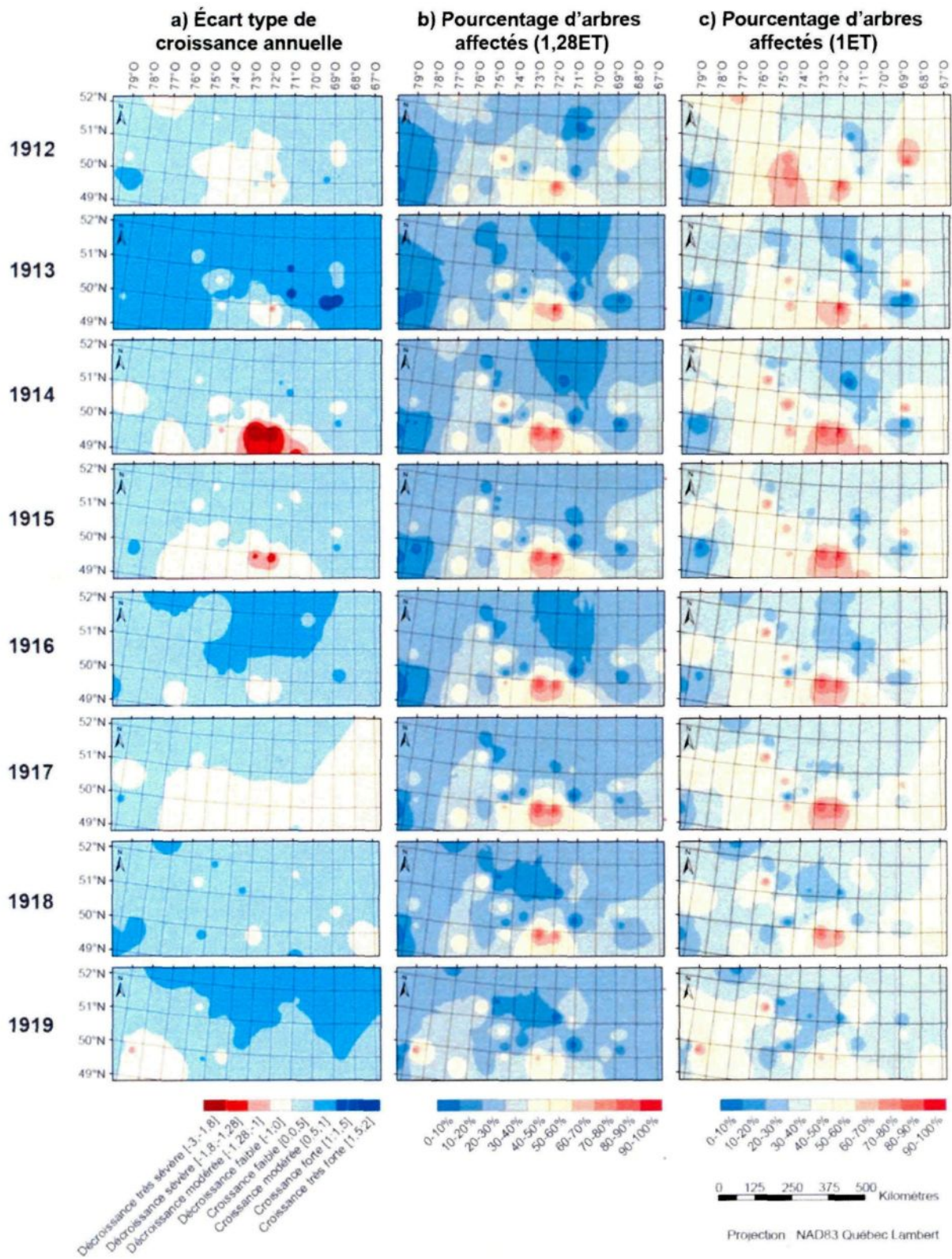


Figure 7 : Cartographie de l'épidémie 3 (1912-1919).

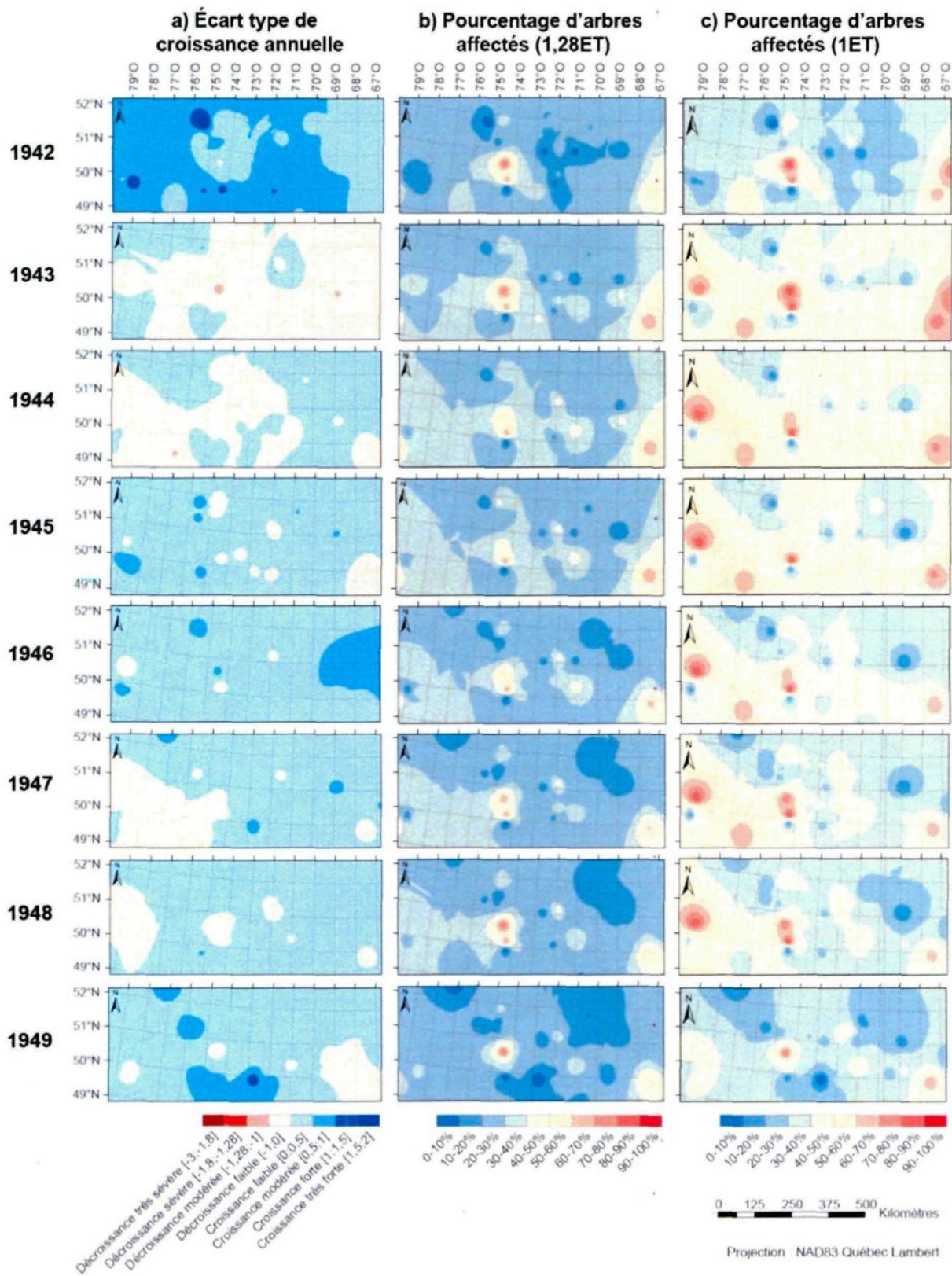


Figure 8 : Cartographie de l'épidémie 2 (1933-1946).

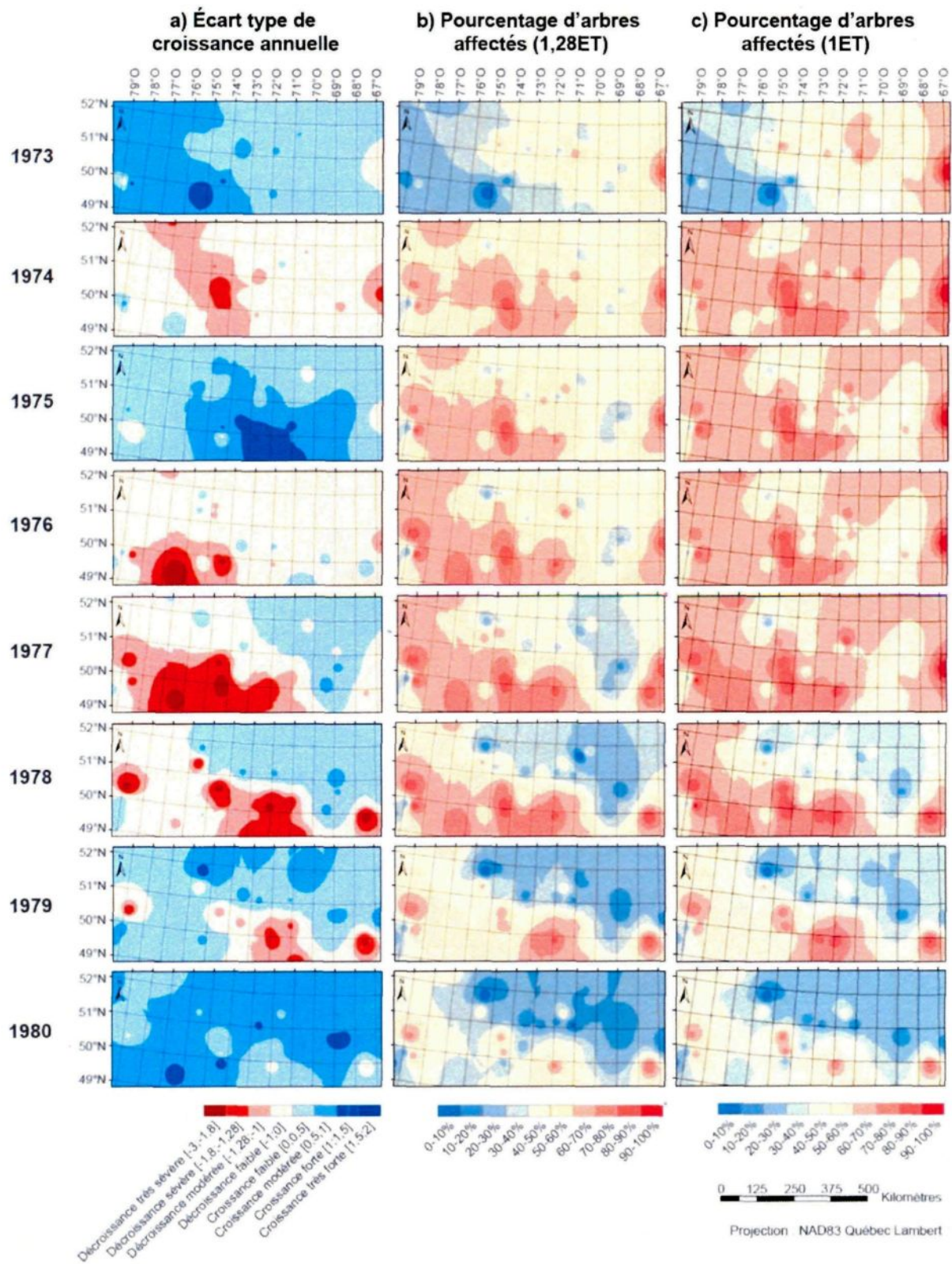
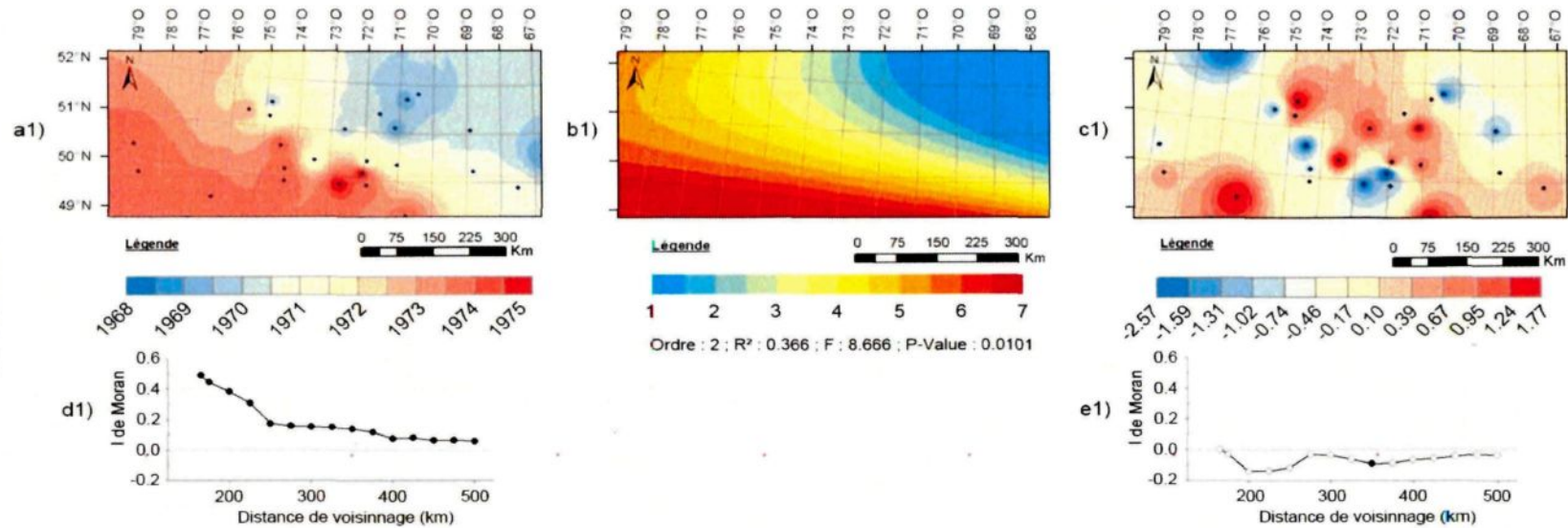


Figure 9 : Cartographie de l'épidémie 1 (1973-1980).

ÉPIDÉMIE 1



ÉPIDÉMIE 3

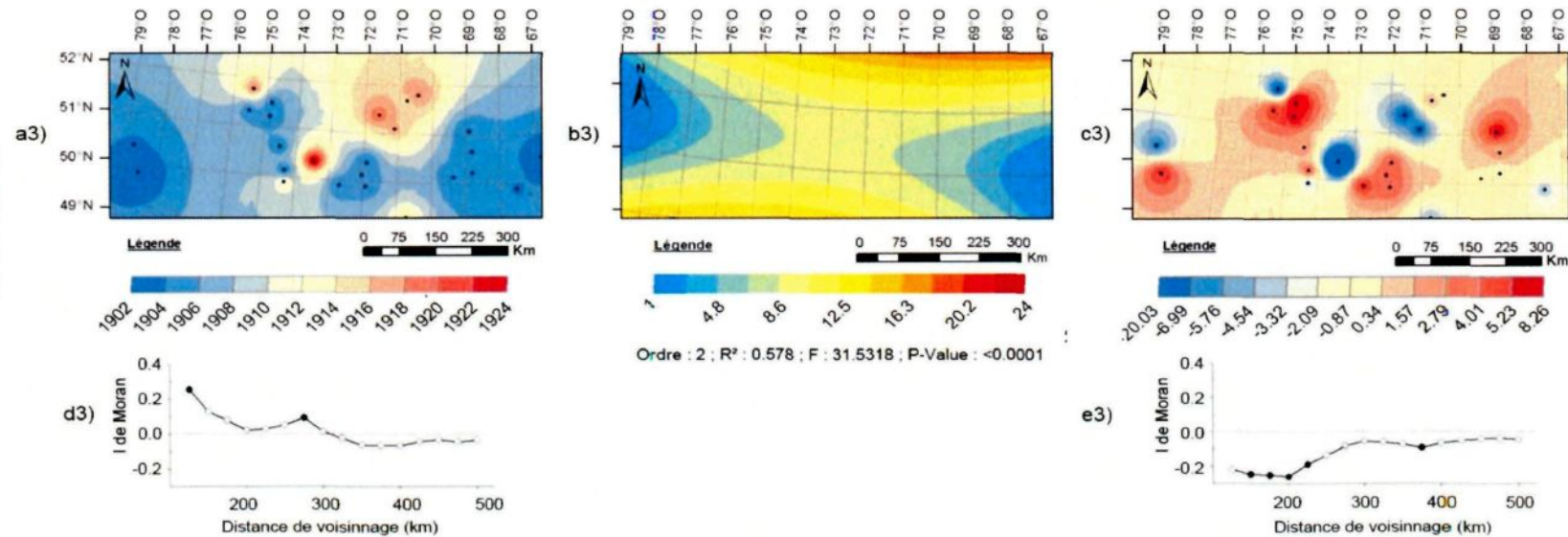


Figure 10 : Analyse de tendance de l'émergence des épidémies. a) Cartographie de l'année d'émergence. b) Analyse de tendance de surface. c) Résidus de l'analyse de tendance. d) Autocorrélogramme de l'année d'émergence. e) Autocorrélogramme des résidus.