

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

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

PAR
BORIS LUSZCZYNSKI
Bachelier ès sciences (B.Sc.)

CROISSANCE DES BRANCHES ET DES TIGES D'ÉPINETTE NOIRE : EFFET DE LA
TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE
ET DE L'ÉCLAIRCIE COMMERCIALE



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

La forêt Québécoise est sujette à deux types de perturbation. Les perturbations naturelles telles les épidémies de Tordeuse des bourgeons de l'épinette et les perturbations anthropiques telle l'éclaircie commerciale. Ces deux types de perturbation présentent des conséquences pouvant être majeures sur la croissance des parties aériennes. L'objectif principal de cette recherche fut de reconstruire dans le temps et dans l'espace l'effet d'une épidémie de Tordeuse des bourgeons de l'épinette sur l'accroissement radial, en longueur et en volume au niveau des parties aériennes de l'arbre. Au niveau de l'étude des effets encourus par l'éclaircie commerciale, l'objectif fut de décrire la croissance des tiges et des branches d'une épinette noire provenant de peuplements ayant subi une éclaircie commerciale à la fin des années 90. Afin d'étudier les effets de la défoliation et de l'éclaircie commerciale des épinettes noires, 10 sites éclaircis et 8 sites non éclaircis servant de témoins ont été sélectionnés entre le 47°N et le 49°N de latitude et entre le 70°O et le 72°O de longitude. Pour l'étude de l'effet de l'épidémie de TBE, l'analyse s'est concentrée sur la dernière épidémie de TBE connue dans la région du Saguenay-lac-Saint-Jean ayant eu lieu au cours des années 70. L'évolution spatio-temporelle a montré que les branches présentaient une réduction de croissance en premier au cours d'une épidémie de TBE. L'accroissement en longueur des branches fut le paramètre étudié le plus affecté. De plus la réduction de croissance en longueur des branches survenait 1 à 2 ans plus tôt que celle de l'accroissement radial. Au niveau des tiges les résultats indiquèrent un délai de réduction de l'accroissement radial entre la cime et la base de l'arbre. La première réduction de l'accroissement radial se faisait 1 à 2 ans plus tôt au niveau de la cime par rapport à la base de l'arbre. En ce qui concerne l'étude des effets de l'éclaircie commerciale, cette dernière ne montra pas de résultats probants sur l'augmentation de croissance des branches aussi bien pour l'accroissement radial qu'en longueur et volume. L'accroissement en volume fut l'un des paramètres ayant augmenté de croissance de façon conséquente peu de temps après traitement.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tout particulièrement Madame Krause, Cornelia, qui fut ma directrice de maîtrise. Son soutien, sa gentillesse, sa patience furent des qualités que tout étudiant aspire à vivre auprès d'un directeur de maîtrise et/ou doctorat. Ce projet me tenant à cœur n'aurait pu se concrétiser sans la bienveillance de Pierre-Yves Plourdes pour son aide, ses conseils tout au long de ma progression. Manon Vincent pour son aide, et ses conseils précieux. Sans oublier Mireille Boulianne qui me fut de la plus grande aide au cours de l'analyse de tige ainsi que lors de l'échantillonnage. Germain Savard sans qui l'apport technique n'aurait pu se faire. Tous les étudiants m'ayant aidé sur le terrain tel qu'Émilie Pamerleau, Audrey Lemay, Émilie Bouchard, Maxime Blackburn, et Charles-Augustin Déry-Bouchard.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	II
REMERCIEMENTS.....	III
TABLE DES MATIÈRES.....	IV
LISTE DES TABLEAUX.....	VII
LISTE DES FIGURES.....	VIII
INTRODUCTION.....	1
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	6
• Aire d'étude.....	7
• Description des sites.....	9
• Échantillonnage.....	11
• Analyse dendrochronologique.....	11
<i>Croissance radiale des tiges</i>	11
<i>Croissance radiale des branches</i>	11
<i>Interdatation</i>	12
<i>Standardisation</i>	12
• Méthode de mesure de l'accroissement en longueur.....	13
<i>Branche non affectée par la TBE</i>	13
<i>Branche affectée par la TBE</i>	15
• Méthode de mesure de l'accroissement en hauteur.....	17
<i>Tige</i>	17
• Méthode de mesure de l'accroissement en volume.....	17
<i>Tige</i>	17
<i>Branche</i>	18
• Analyse.....	19
<i>Division</i>	19
<i>Détermination de la réduction de croissance suite à une épidémie de TBE</i>	19
<i>Détermination de l'augmentation de croissance suite à une éclaircie commerciale</i>	19
<i>Regroupement des sites</i>	20
• Analyse statistique.....	20
RÉSULTATS.....	21

• Effets de la dernière épidémie de TBE sur les parties aériennes d'une	
épinette noire	22
<i>Chronologies</i>	26
<i>Tige</i>	26
<i>Branche</i>	26
<i>Analyse de variance à un facteur des trois types d'accroissement sur</i>	
<i>les tiges et les branches</i>	29
<i>Analyse de variance à un facteur des trois types d'accroissement sur</i>	
<i>les parties aériennes au niveau d'un site</i>	31
<i>Tige</i>	31
<i>Branche</i>	31
<i>Analyse temporelle de la croissance radiale le long de la tige</i>	35
<i>Analyse temporelle de la croissance radiale, en longueur et en volume</i>	
<i>des branches</i>	37
<i>Évolution spatio-temporelle d'une épidémie de TBE</i>	39
• Effets d'une éclaircie commerciale sur les parties aériennes d'une	
épinette noire	42
<i>Ensemble des sites-Tiges</i>	42
<i>Chronologie et analyse de variance</i>	42
<i>Test de Tuckey-Kramer</i>	43
<i>Ensemble des sites-Branches</i>	44
<i>Chronologie et analyse de variance</i>	44
<i>Test de Tuckey-Kramer</i>	45
DISCUSSION	50
• Effets de la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette	51
<i>Réduction de croissance au niveau des branches</i>	51
<i>Relations entre la branche et la tige</i>	53
<i>Au niveau de la tige</i>	55
• Effets de l'éclaircie commerciale	57
<i>Tiges</i>	57
<i>Branches</i>	57
CONCLUSION	59
RÉFÉRENCES	62

ANNEXES 1	71
Relevé de végétation et pourcentage de recouvrement des strates muscinales, herbacées et arbustives	71
ANNEXES 2	75
Courbes moyennes de l'accroissement radial, en longueur et en volume de 1970 à 1990	75
ANNEXES 3	85
Courbes moyennes de l'accroissement radial, en longueur et en volume de 1990 à 2008	85

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Localisation des sites d'éclaircie commerciale et leurs témoins non éclaircis (n=18). Les deux premières lettres identifient la localisation, la lettre N signifie non éclairci et les numéros 1 à 10, la liste des dix sites éclaircis.....8
- Figure 2.** Schéma d'une branche non affectée par la Tordeuse des bourgeons de l'épinette14
- Figure 3.** Schéma d'une branche affectée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette.....16
- Figure 4.** Méthode de calcul pour évaluer l'accroissement en hauteur et en volume annuellement d'une tige.....18
- Figure 5.** Courbes moyennes regroupant tous les arbres et les branches de l'accroissement radial, en hauteur et en volume, associées respectivement à une courbe correspondant à un seul arbre et une seule branche fortement affectée par la TBE en fonction du temps.....28
- Figure 6.** Courbes moyennes de l'accroissement radial, en longueur et en volume des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires des sites LC7+LC7N. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés. Pour les branches N = nombre de branches analysées.....34
- Figure 7.** Évolution spatio-temporelle d'une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette sur les différentes parties aériennes, selon l'accroissement radial, en longueur et en volume.....41
- Figure 8.** Courbes moyennes regroupant tous les arbres et les branches éclaircis et non éclaircis, selon les trois types d'accroissement en fonction du temps. Note : la flèche indique le moment de l'éclaircie commerciale.....46

Figure 9. Courbes moyennes de l'accroissement radial, en longueur et en volume des tiges éclaircies et non éclaircies en fonction des années. N représente le nombre d'individus analysés. Le trait correspond à l'année du traitement.....48

Figure 10. Courbes moyennes de l'accroissement radial, en longueur et en volume des branches éclaircies et non éclaircies en fonction des années. N représente le nombre de branches analysées. Le trait correspond à l'année du traitement et est ici à titre indicatif.....49

Figure 11: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site HEB9. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.....76

Figure 12: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LA10 et LAN. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.....77

Figure 13: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LB5 et LBN. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.....78

Figure 14: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LC6. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.....79

Figure 15: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LC8 et LC8N. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.....80

Figure 16: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges en fonction des années pour les épinettes noires du site LJ1 et LJN. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.....81

Figure 17: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site MV3 et MV3N. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.....82

Figure 18: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site MV4 et MV4N. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.....83

Figure 19: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site SL2 et SLN. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.....84

Figure 20: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site HEB9. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.....88

Figure 21: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LA10. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.....89

Figure 22: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LAN. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches

analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement, ici il est à titre indicatif.....90

Figure 23: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LB5. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.....91

Figure 24: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LBN. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement, ici il est à titre indicatif.....92

Figure 25: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LC7. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.....93

Figure 26: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LC7N. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement, ici il est à titre indicatif.....94

Figure 27: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LC6. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.....95

Figure 28: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LC8. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.....96

Figure 29: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LC8N. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement, ici il est à titre indicatif.....97

Figure 30: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LJ1. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.....98

Figure 31: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LJN. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement, ici il est à titre indicatif.....99

Figure 32: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site MV3. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.....100

Figure 33: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site MV3N. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement, ici il est à titre indicatif.....101

Figure 34: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site MV4. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.....102

Figure 35: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site MV4N. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement, ici il est à titre indicatif.....103

Figure 36: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site SL2. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.....104

Figure 37: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site SLN. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement, ici il est à titre indicatif.....105

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Caractéristiques des sites d'échantillonnage (18); du sol : type de drainage, épaisseur des horizons; des six arbres sélectionnés sur les sites (écarts-types entre parenthèse).....	10
Tableau 2. Dénombrement des tiges avec réduction de croissance d'au moins 40% au cours de la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette selon les trois paramètres (largeur, hauteur et volume). Tous les sites sont regroupés avec leur homologue non éclairci excepté pour LC6 et HEB9 n'ayant pas de site non éclairci alloué.....	23
Tableau 3. Dénombrement des branches avec réduction de croissance d'au moins 40% au cours de la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette selon les trois paramètres (largeur, longueur et volume). Tous les sites sont regroupés avec leur homologue non éclairci excepté pour LC6 et HEB9 n'ayant pas de site non éclairci alloué.....	25
Tableau 4. Analyse de variance à un facteur de l'accroissement radial, en longueur et en volume pour les tiges et les branches de chaque site.....	30
Tableau 5. Analyse de variance à un facteur de l'accroissement radial, en longueur et en volume pour les tiges et branches d'un même site (LC7T+LC7N).....	33
Tableau 6. Dénombrement d'individus ayant un délai de réduction de croissance en fonction de la hauteur.....	36
Tableau 7. Dénombrement d'individus ayant un délai de réduction de croissance au niveau des branches en fonction de la hauteur.....	38
Tableau 8. Analyse de variance de l'accroissement radial, en longueur et en volume pour les tiges et branches des sites éclaircis et non éclaircis.....	47

Tableau 9: Pourcentage de recouvrement des espèces de la strate muscinale sur les sites d'échantillonnage (n=15).....	72
Tableau 10 : Pourcentage de recouvrement des espèces de la strate herbacée sur les sites d'échantillonnage (n=15).....	73
Tableau 11 : Pourcentage de recouvrement des espèces de la strate arbustive sur les sites d'échantillonnage (n=15).....	74
Tableau 12 : Analyse de variance à un facteur de l'accroissement radial, en hauteur et en volume pour les tiges de chaque site.....	86
Tableau 13 : Analyse de variance à un facteur de l'accroissement radial, en longueur et en volume pour les branches de chaque site.....	87

INTRODUCTION

La distribution de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.)), espèce indigène d'Amérique du Nord, s'étend de Terre-Neuve au Nord-Est des États-Unis, jusqu'en Alaska, mais c'est sur les terres publiques du Québec que l'on retrouve les plus grandes forêts d'épinettes noires (Gagnon *et al.*, 1998). Elle fait partie des espèces commerciales majeures du Canada (Ruel *et al.*, 2004), notamment à l'Est du pays, où elle a une très grande importance économique (Doucet, 1990). En effet, cette espèce est prisée pour les propriétés mécaniques que procure sa fibre pour le bois de construction et le bois d'œuvre (Alteyrac *et al.*, 2006). De part ces dernières propriétés, elle est sujette aux traitements sylvicoles dont notamment l'éclaircie commerciale.

L'éclaircie commerciale vise à récolter dans un peuplement équié n'ayant pas encore atteint l'âge d'exploitabilité, soit des tiges marchandes de faible valeur, soit une fraction de tiges nuisant aux arbres de bonne qualité. Elle a pour but d'accroître la croissance en diminuant la compétition entre les tiges restantes, et en augmentant la quantité de lumière atteignant le feuillage des arbres (e.g, Larson, 1969). Avec l'augmentation de la croissance des tiges résiduelles, l'éclaircie commerciale a également comme avantage de réduire les coûts de récolte et de façonnage, puisque les tiges résiduelles sont de plus grande dimension (Jozsa et Middleton, 1997).

L'éclaircie commerciale entraîne des effets sur la croissance de la tige. L'accroissement en diamètre sera d'ailleurs augmenté, en particulier à cause de la suppression de certains compétiteurs (Mayor et Rodà, 1993). Il a été montré que plus l'intensité de l'éclaircie était importante, plus le diamètre des tiges croissait (Sonderman et Rast, 1988; Mäkinen et Isomäki, 2004a).

Pour ce qui est de l'accroissement en hauteur, différents patrons de croissance furent observés. Certains auteurs ont quant à eux observé une augmentation de la croissance en hauteur des tiges après une éclaircie précommerciale pour l'épinette noire (Burns *et al.*, 1996; Brissette *et al.*, 1999) alors que d'autres n'ont observé aucune augmentation de croissance après éclaircie précommerciale pour le sapin baumier et le pin gris (Pothier, 2001; Vézina et Doucet, 1969; Morris *et al.*, 1994), sachant que les conditions des sites n'étaient pas les mêmes. De plus, en étudiant le pin sylvestre, Mäkinen et Isomäki (2004a) observent qu'après éclaircie, l'accroissement en hauteur diminue en réduisant la compétition. Ces mêmes auteurs pensent que l'accroissement en hauteur pourrait agir

indépendamment de la densité mais serait dû à la qualité du sol et donc l'éclaircie n'aurait pas d'effets directs sur la croissance en hauteur des tiges.

Tout comme pour l'accroissement en hauteur, les résultats diffèrent selon les auteurs pour ce qui relève de l'accroissement en volume après une éclaircie. Une augmentation de l'accroissement en volume fut observée sur des pins Douglass après traitement par Curtis et Marshall (2002) et Stinson (1999). Piene (1981), pour le sapin baumier ainsi que Lavigne *et al.* (1987) pour l'épinette noire, ont montré que l'éclaircie entraînait une augmentation de la croissance en volume des tiges restantes.

Pour ce qui est des branches, certains auteurs pour l'éclaircie précommerciale (Fahvlik *et al.*, 2005; Ruha et Varmola, 1997) et pour l'éclaircie commerciale (Gary, 1978) ont montré que les branches augmentaient de taille après traitement. Weiskittel *et al.* (2007) en examinant l'impact de différents traitements sylvicoles ont clairement montré que les éclaircies précommerciales et commerciales influençaient la croissance des branches de pins Douglass. Cependant, ils constatèrent que les patrons de croissance radiale des branches étaient hautement corrélés avec la croissance de la tige pendant différents traitements sylvicoles. Bien que la compréhension soit incomplète, la croissance radiale des branches semble être influencée plus par la lumière, les facteurs de régulation de croissance, que par l'eau et par la respiration (Kozlowski et Pallardy, 1997). Le développement des branches dépend de plusieurs facteurs environnementaux et écophysologiques, comme la luminosité à travers la cime vivante, aussi bien que de la disponibilité en eau et en nutriments (Lanner 1971, 1976).

Autre que les facteurs environnementaux et écophysologiques, la compétition entre les arbres, affecte la croissance des branches, ainsi que leur mortalité et leurs propriétés (Valentine *et al.*, 1994; Mäkinen 1999a) tout en affectant aussi la croissance des tiges aussi bien en largeur qu'en hauteur (Mäkinen 1999b).

Bien que l'épinette noire soit sujette aux traitements sylvicoles, elle est néanmoins aussi soumise aux perturbations naturelles telles que les épidémies de Tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) (*Choristobeura fumiferana* (Clem.)). Cette dernière est un insecte indigène de l'Est de l'Amérique du nord (Blais 1983b). Bien que le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) soit son hôte principal observé, la TBE affecte aussi l'épinette

blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss.) et l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill) B.SP.) (Blais, 1962; Greenbank 1963). Les épidémies de TBE représentent après les feux, la plus importante perturbation affectant les forêts boréales dans l'Est Canadien (Morin et Laprise, 1990). D'après Morris (1963) et Blais (1985) ce défoliateur est l'un des plus importants des écosystèmes forestiers de l'Amérique du Nord. En effet, la dernière épidémie, qui a sévi entre 1974 et 1988, a dévasté plus de 55 000 000 ha de forêt, détruisant entre 139 et 238 millions de m³ d'épinettes et de sapins baumiers, soit l'équivalent de dix années de coupe forestière intensive (Morin, 1998). De plus, ces épidémies se produisent de manière récurrente depuis des siècles (Blais 1962, 1965, 1983b; Krause 1997). Au cours du XX^{ème} siècle, trois importantes épidémies ont sévi (Blais 1983a, 1984; Morin et Laprise 1990). Ce défoliateur consomme les aiguilles de l'année, excepté durant une épidémie sévère où la TBE va se mettre à consommer des aiguilles plus âgées. Ceci peut avoir son importance car les aiguilles plus âgées fournissent la plus grande partie des assimilats pour la croissance des pousses de l'année au début de la saison de croissance (Loach et Little, 1973; Kozlowski, 1992).

Lors d'une épidémie de TBE, la destruction des bourgeons terminaux entraîne une réduction de croissance en hauteur pour les tiges et en longueur pour les branches. De manière générale, cet accroissement cesse durant les périodes de défoliation sévère (MacLean 1985). De plus la perte de surface foliaire occasionnée par la défoliation entraîne une réduction de croissance radiale. La défoliation sévère causée par l'attaque de la TBE entraîne un ralentissement typique de la croissance chez les arbres hôtes (Blais 1962). Piene (1980) en étudiant le sapin baumier a démontré qu'au cours d'une année où la défoliation était sévère, une réduction de 20% de l'accroissement en volume survenait la première année et de 25 à 56% au cours de la deuxième année.

Des travaux de divers chercheurs ont démontré que la réduction de croissance causée par la défoliation ne se faisait pas de manière simultanée entre la cime et la base de l'arbre. En effet quelques auteurs ont remarqué que la réduction de l'accroissement radial à hauteur de poitrine se répercutait deux à quatre années après défoliation (Belyea 1952; Webb 1955; Blais 1958). La réduction de l'accroissement radial se produit tout d'abord au niveau de la partie supérieure de la cime vivante. La base de la tige subit une réduction de croissance radiale mais uniquement quelques années plus tard. Ces résultats furent d'ailleurs appuyés par ceux de Stark et Cook, (1957), Piene (1980, 1989), Krause et Morin

(1995a) et Krause *et al.* (2003). Bien que la TBE affecte non seulement les branches mais aussi les tiges, à ce jour et à notre connaissance aucune étude ne s'est portée directement sur les liens existants entre la tige et les branches au cours d'une épidémie sévère de TBE.

Dans l'étude présentée par ce mémoire, les effets de l'épidémie de TBE et de l'éclaircie commerciale ont été traités séparément. Ici l'étude s'est basée sur des épinettes noires ayant subi non seulement la dernière épidémie de TBE mais également une éclaircie commerciale au cours de la deuxième moitié des années 90.

Dans un premier temps, pour l'étude des effets de la dernière épidémie de TBE, l'objectif principal de cette recherche fut de reconstruire, dans le temps et dans l'espace, l'effet d'une épidémie de TBE au niveau des parties aériennes d'une épinette noire. Cette reconstruction a eu pour but de créer une évolution spatio-temporelle. Les hypothèses établies étaient que la TBE affectait non seulement la tige mais également les branches sur les trois paramètres que sont l'accroissement radial, en longueur et en volume. La TBE allait affecter de façon plus importante les branches en raison de la défoliation directe de ces dernières par rapport aux tiges sur les trois paramètres. D'après la littérature énoncée, on émet l'hypothèse qu'il y a un délai au cours du temps de la réduction de croissance entre les branches et la tige, mais également entre la cime et la base de la tige.

Pour l'étude de l'effet d'une éclaircie commerciale, l'objectif principal fut de décrire la croissance des tiges et des branches d'une épinette noire (*Picea mariana* (Mill.)) et d'observer l'évolution spatio-temporelle d'une éclaircie commerciale. Sachant qu'au cours d'une éclaircie, il y a une diminution de la compétition et une augmentation de la quantité de lumière les hypothèses étaient qu'après éclaircie commerciale, les tiges mais également les branches allaient augmenter de croissance sur les paramètres étudiés qui sont l'accroissement radial, en longueur et en volume. Cette augmentation de croissance sera plus prononcée au niveau des branches qu'au niveau des tiges car l'accès à la lumière favorisera le développement de la masse photosynthétique et par le fait même la croissance de cette partie.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Aire d'étude

La zone d'étude se concentre dans la région du Saguenay lac Saint-Jean entre le 47°N et 49°N de latitude et entre 70°O et 72°O de longitude. 10 sites traités par l'éclaircie commerciale ont été choisis (Figure 1). Pour chaque site éclairci, un site non éclairci a été sélectionné servant de témoin sauf exceptions où nous avons 2 sites témoins pour 4 sites ayant été éclaircis puisque HEB9 et LC6 n'ayant pas de sites non éclaircis leur étant associés.

Les sites d'échantillonnage ont été choisis à l'aide du logiciel *MapInfo professional* (MapInfo corporation 2003) à partir de cartes écoforestières du Ministère des Ressources Naturelles, qui proviennent de la base nationale de données topographiques développées par *Géomatique Canada* (2007).

Les sites sélectionnés devaient être traités par l'éclaircie commerciale. De plus cette dernière devait avoir été faite entre 1996 et 1998 inclus afin d'avoir un recul de 10 ans avant et après traitement. Des sites non éclaircis ont été sélectionnés aux alentours de ceux qui furent éclaircis et ayant tous les mêmes caractéristiques (dépôt, drainage, pente) afin qu'une comparaison puisse se faire dans les meilleures conditions objectives. (Tableau 1).

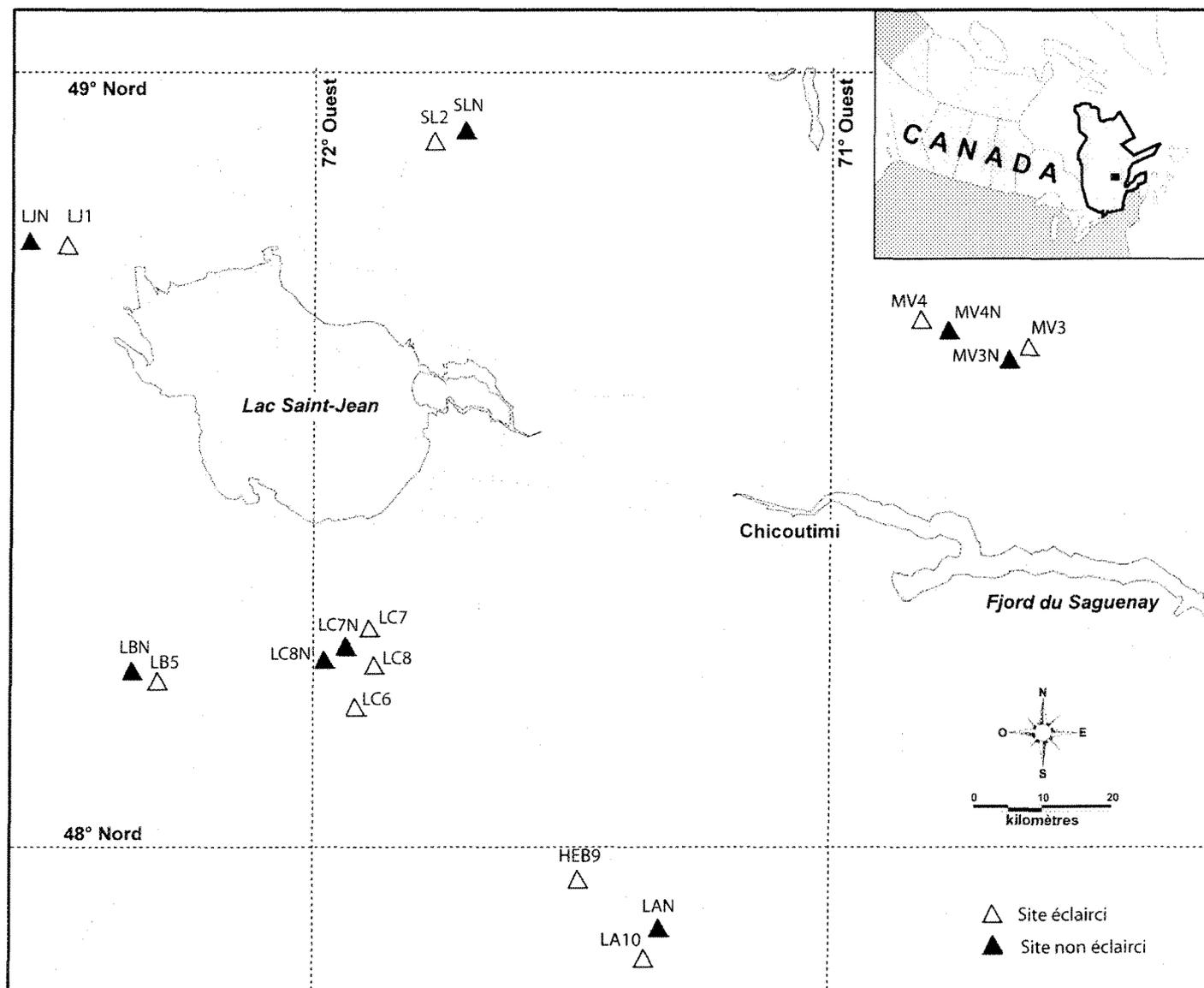


Figure 1 : Localisation des sites d'éclaircie commerciale et des sites non éclaircis (n=18). Les deux premières lettres identifient la localisation, la lettre N signifie non éclaircis et les numéros 1 à 10 la liste des dix sites éclaircis.

Description des sites

Au niveau de chaque site, une parcelle de 400 m² a été délimitée. Plusieurs descriptions ont été faites dont une caractérisation de la végétation et du sol. La mesure du diamètre à la poitrine ainsi que la hauteur des arbres a été faite sur tous les individus contenus au sein de cette parcelle de 400 m². La strate arbustive était dominée par des semis d'épinettes noires et des éricacées comme *Vaccinium myrtilloides*, *Kalmia angustifolia*, *Gaulthera hispidula* (Annexe 1). La strate muscinale était dominée pour l'ensemble des sites par quatre espèces : *Pleurozium shreberi*, *Polytrichum sp*, *Sphagnum sp*, *Ptilium cristacastrensis* et *Hylocomium splendens* (Annexe 2). Enfin, le couvert herbacé était dominé pour l'ensemble des sites par *Cornus canadensis* (Annexe 3).

L'altitude entre les sites variait de 170m à 753m. La plupart des sites présentaient un drainage modéré à très bon, excepté pour les deux sites LC6 et LAN qui ont été classé mauvais (Tableau 1). Un humus de type Mor a été identifié pour l'ensemble des sites sauf pour quatre sites dont trois ayant un humus de type Organique et l'autre de type Moder. L'épaisseur de l'humus variait de 0,5 à 50 cm et l'épaisseur de l'horizon Ae variait de 0,5 à 37 cm (Tableau 1). Celle de l'horizon B variait de 3 à 30,5 cm.

La surface terrière d'un peuplement, étant la surface que représenteraient tous les troncs des arbres d'un hectare de la forêt que l'on aurait coupé à 1,30 mètre de hauteur, variait de 17,47 à 55,93 m²/ha (Tableau 1). Le DHP (diamètre à hauteur de poitrine) moyen passait de 12,68 cm pour le site LJM à 20,97 pour le site LC8N. La hauteur moyenne passait de 10,37m pour le site LA10 à 17,87m pour le site LC6 (Tableau 1).

Tableau 1 : Caractéristiques des sites d'échantillonnage (18); du sol : type de drainage, épaisseur des horizons; des six arbres sélectionnés sur les sites (écarts-types entre parenthèse).

Site	Latitude (N)	Longitude (W)	Altitude (m)	Drainage	Type D'humus	Épaisseur des horizons			Surface terrière (m ² /ha)	DHP (cm)	Hauteur (m)
						Humus	Ae	B			
						(cm)	(cm)	(cm)			
LJ1	N48.98258	W72.73819	N/D	Bon	Mor	8	7	15	22,54	13,83 (2,58)	12,73 (1,53)
LJN	N48.9832	W72.7405	N/D	Modé	Mor	9	6	23	32,75	12,68 (2,5)	13,43 (1,32)
SL2	N48.87358	W71.74710	170	TB	Mor	10	7	3	26,95	19,67 (4,16)	16,85 (3,13)
SLN	N48.87436	W71.74749	171	Bon	Mor	1	0,5	6,5	34,29	15,82 (5,56)	15 (2,78)
MV3	N48.47380	W70.21330	631	Bon	Moll	19	11	25	29,24	16,82 (3,04)	12,89 (1,72)
MV3N	N48.47402	W70.21312	603	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D
MV4	N48.46517	W70.33058	683	Bon	Org	3	5	25	25,5	17,79 (2,89)	13,46 (1,62)
MV4N	N48.46454	W70.32530	657	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D
LB5	N48.03511	W72.33159	N/D	Modé	Mor	5	3	30,5	29,04	17,45 (3,18)	16,06 (1,75)
LBN	N48.03228	W72.33396	388	Bon	Mor	0,5	2,5	10	18,63	15,21 (4,34)	10,2 (2,44)
LC6	N48.08172	W71.52465	342	Mauv	Org	6	N/D	N/D	31,98	19,11 (3,7)	17,87 (3,05)
LC7	N48.08569	W71.52001	347	bon	Mod	10	37	N/D	28,03	15,8 (3,18)	15,29 (2,17)
LC7N	N48.08413	W71.52515	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D
LC8	N48.14309	W71.87864	326	Bon	Mor	3	N/D	N/D	27,45	17,78 (4,17)	15,51 (3,17)
LC8N	N48.14271	W71.87809	376	Bon	Mor	1	8	10	36,27	20,97 (4,76)	16,56 (2,71)
HEB9	N47.88718	W71.46424	N/D	TB	Mor	3	10	15	24,64	16,29 (3,68)	11,28 (1,93)
LA10	N47.51195	W71.18099	753	Bon	Mor	10	13	9	17,47	14,72 (2,41)	10,37 (1,16)
LAN	N47.51497	W71.19085	369	Mauv	Org	50	N/D	N/D	55,93	15,98 (3,43)	13,18 (1,8)
site EC	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	26,28	16,92 (3,29)	14,23 (2,12)
site NEC	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	35,57	16,13 (4,1)	13,67 (2,21)

Note : Surf. T. = surface terrière du site, DHP = diamètre moyen à 1.3 m (tous les arbres de la parcelle d'échantillonnage), Hauteur = hauteur des arbres sélectionnés (n = 6) Drainage : Type de drainage du sol; Ae : Horizon Ae; B: Horizon B, N/D = Données non disponibles. Mod=Moder, Org=Organique, Mauv= Mauvais, Modé= Modéré, TB= Très bien Le nom du site suivi de N indique que le site n'a pas subi d'éclaircie. EC= éclairci, NEC= non éclairci

Échantillonnage

Au total 84 tiges et 486 branches ont été récoltées à raison de 6 branches par tige. Au niveau des branches, 6 ont été sélectionnées de manière équidistante le long de la cime vivante, afin d'étudier l'évolution annuelle de la croissance radiale et en longueur. Sur les 84 tiges, des rondelles ont été prélevées aux hauteurs suivantes : 0 m, 0,5 m, 1 m, 1,3 m, 2 m, et à tous les mètres jusqu'au niveau de la cime, afin qu'une analyse de tige puisse être effectuée.

Analyse dendrochronologique

Croissance radiale des tiges

Chaque rondelle fut séchée et finement sablée. La largeur des cernes de croissance a été mesurée le long de quatre rayons perpendiculaires pour les rondelles de 0 m, 0,5 m, 1 m, 1,3 m, et 2 m. Deux rayons opposés ont été utilisés pour les rondelles situées au-delà de 2 mètres. La mesure s'est faite avec deux appareils qui sont Windendro (Guay *et al.*, 1992) et Henson, lorsqu'il y avait de très petits cernes au sein de certaines rondelles (précision de 0,01mm).

Croissance radiale des branches

Une rondelle de base de chaque branche a été coupée et préparée pour l'analyse des cernes de croissance à l'aide d'une lame de rasoir. De la craie a été appliquée afin d'augmenter le contraste entre les cernes de croissance. La croissance lente et la présence de bois de compression exigeait l'utilisation de l'appareil manuel de Henson avec l'aide d'un binoculaire de fort grossissement. La largeur des cernes de croissance a été mesurée le long d'un rayon sur les rondelles de base de toutes les branches, pour éviter le plus possible la présence de bois de compression mais aussi afin d'avoir tous les cernes de croissance en cas de présence de cernes discontinus.

Interdatation

L'interdatation a été uniquement appliquée sur la mesure de la croissance radiale au niveau de la tige. Les mesures ont été vérifiées selon la méthode décrite par Stokes et Smiley (1968) et Fritts (1976). Dans un premier temps, les quatre/deux rayons d'une même rondelle ont été interdatés entre eux, puis une moyenne pour chaque rondelle fut calculée pour ensuite interdater entre elles, les rondelles de différentes hauteurs d'un même arbre. Finalement, une moyenne fut calculée pour chaque arbre permettant ainsi l'interdatation entre les arbres d'un même site et aussi entre les sites. Ces données ont été vérifiées grâce au programme statistique de corrélation COFECHA (Holmes, 1983). Ce programme détecte statistiquement les erreurs de mesure ou d'interdatation et propose certaines possibilités de correction. Les problèmes détectés étaient corrigés dans la base de données.

Pour les branches, les mesures en largeur des cernes n'ont pas été interdatées, car les séries étaient trop courtes et qu'il y avait peu de variations entre les cernes de croissance.

Standardisation

ARSTAN (Cook et Holmes, 1986) est un des principaux programmes utilisé en dendrochronologie, car il permet de comparer des courbes de croissances d'arbres d'un même site et de sites différents (Swetnam *et al.*, 1995) et fut celui utilisé pour standardiser les données de cette étude. Une double standardisation a été réalisée. La première fut d'appliquer une fonction linéaire ou une fonction exponentielle négative, et la seconde une moyenne mobile de 50 ans. Cette dernière a permis d'éliminer les tendances de croissance à long terme mais de conserver les variations à court terme (Swetnam *et al.*, 1995). L'application de cette double standardisation résulte en une chronologie standard sur laquelle les valeurs mesurées ont été converties en valeurs indicées sans dimension. L'autocorrélation a été laissée dans les données pour garder l'effet cumulatif des perturbations naturelles (épidémie de TBE) et anthropique (éclaircie commerciale).

Méthode de mesure de l'accroissement en longueur

Branche non affectée par la TBE

Il faut savoir qu'une branche est constituée de plusieurs pousses apicales séparées une à une par une cicatrice foliaire. Chaque année la branche va former une pousse apicale (Pa) d'une certaine longueur et pour chaque pousse apicale correspond un cerne de croissance. Normalement le nombre de cernes de croissance présents au niveau d'une section de la branche correspond au nombre de pousses apicales présentes en amont de cette section (Figure 2).

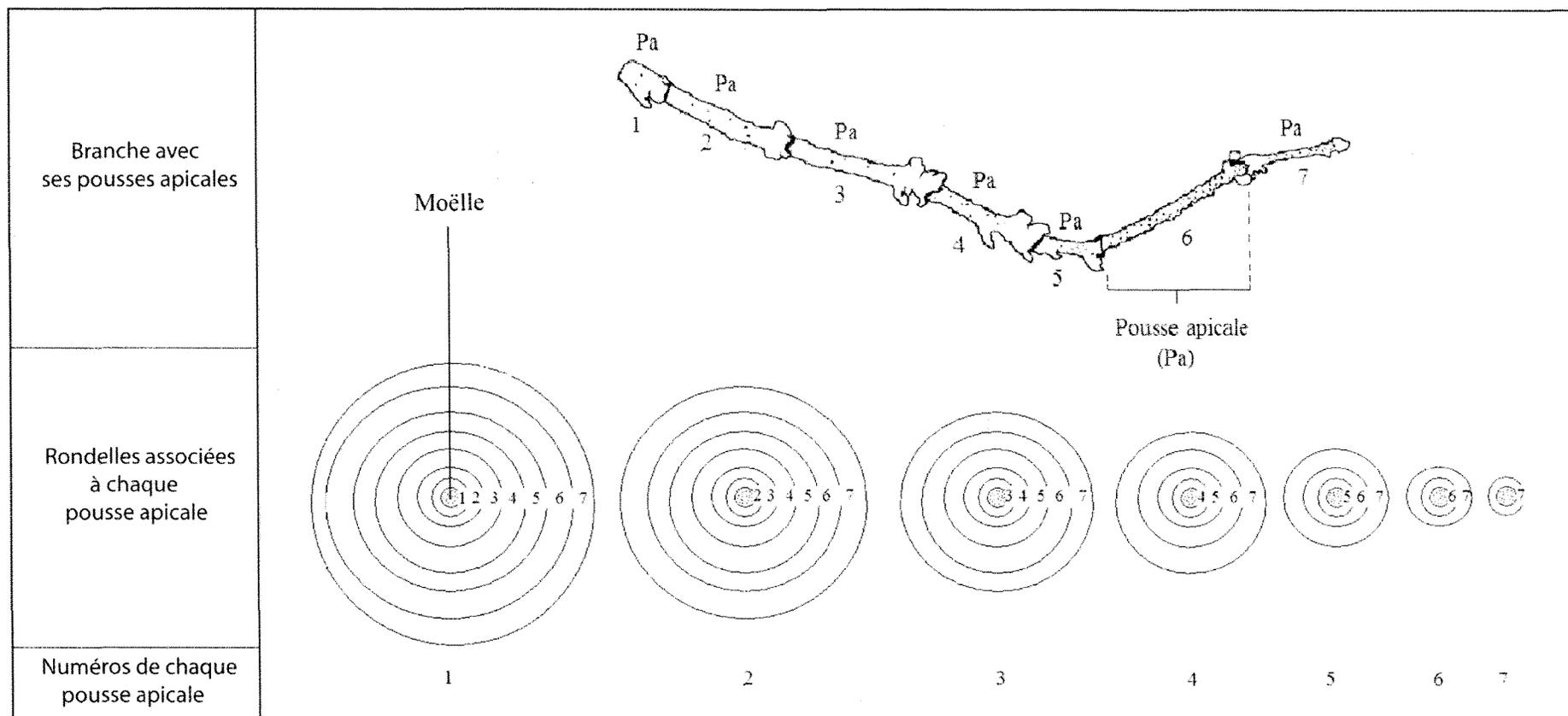


Figure 2: Schéma d'une branche non affectée par la Tordeuse des bourgeons de l'épinette.

Branche affectée par la TBE

Pour évaluer l'accroissement en longueur des branches, un dénombrement à l'œil nu des cicatrices foliaires ainsi que la mesure de la distance entre chacune d'entre elles, furent effectués, ce qui a permis d'attribuer une valeur de croissance en longueur pour chaque année. Cependant, certaines branches présentent des perturbations. C'est-à-dire, des zones où les cicatrices foliaires sont difficilement détectables. Dans ce cas, sachant que chaque cerne de croissance correspond à une cicatrice foliaire, il faut donc compter le nombre de cernes en amont et en aval de la zone affectée. La différence entre le nombre de cernes avant et après la perturbation indiquera le nombre exact de pousses apicales non visibles à l'œil nu présentes au niveau de la perturbation. Afin d'obtenir tout de même une valeur annuelle d'accroissement longitudinal, l'étape se procède de la manière suivante, en divisant la différence entre le nombre de cernes avant la zone affectée et le nombre de cernes après la zones affectée par la distance sur laquelle ils sont présents, par la formule suivante (figure 3):

$$\text{Longueur d'une Pa} = \frac{\text{Nb Pa}}{\text{Longueur zone affectée}}$$

Avec :

$$\text{Nb Pa} = (\text{Nombre cernes avant zone affectée}) - (\text{Nombre cernes après zone affectée})$$

Cependant cette méthodologie sous évalue l'impact de la TBE sur la croissance des branches. Il y aurait pu avoir des cernes de croissance absents au niveau des sections des branches au moment de la période épidémique tout comme cela peut s'observer au sein des tiges.

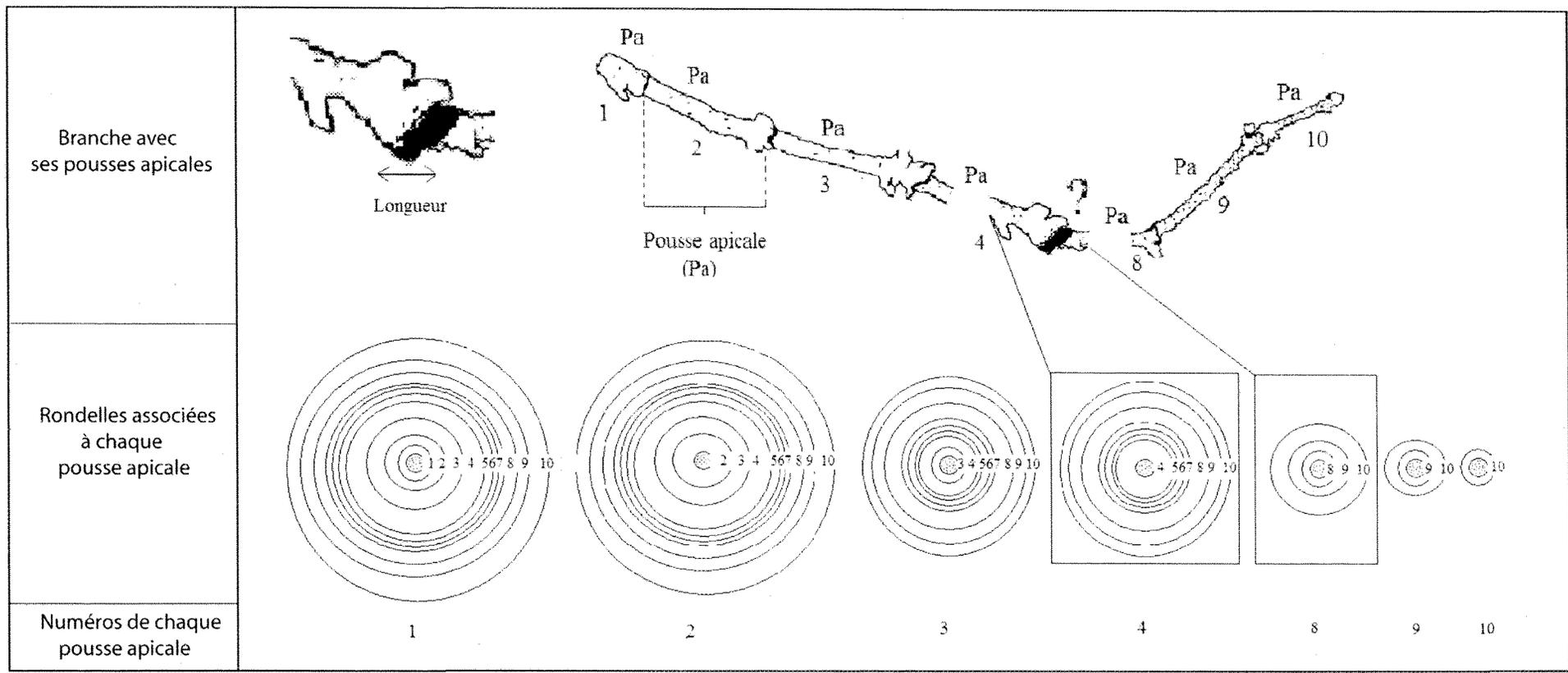


Figure 3: Schéma d'une branche affectée par la Tordeuse des bourgeons de l'épinette.

Méthode de mesure de l'accroissement en hauteur

Tige

Pour évaluer l'accroissement en hauteur des tiges, la méthode de Carmean (1972) a été utilisée. Cette méthode est la plus précise à partir d'une analyse de tige pour estimer la hauteur H_{ij} d'un arbre à un âge donné t_{ij} , en admettant que l'accroissement en hauteur est constant (Dyer et Bailey 1987). L'accroissement annuel est obtenu grâce à la formule suivante :

$$H_{ij} = h_i + \left[\frac{h_{i+1} - h_i}{2(r_i - r_{i+1})} \right] + (j-1) \left[\frac{h_{i+1} - h_i}{r_i - r_{i+1}} \right]$$

$$t_{ij} = n - r_i + j$$

h_i est la hauteur à une section donnée i .

r_i est le nombre de cernes de croissance à une section donnée i

j est le cerne associé à un accroissement en hauteur

La hauteur a été estimée à chaque âge grâce à l'étude de l'accroissement radial des cernes annuels sur des sections de 100 cm tout le long de la tige (figure 4).

Méthode de mesure de l'accroissement en volume

Tige

Pour évaluer l'accroissement annuel en volume. La formule suivante fut utilisée.

$$V = \frac{\pi \cdot h}{3} (a^2 + ab + b^2)$$

Où V : volume d'un segment de 100 cm.

a : rayon le plus haut.

b : rayon le plus bas.

h : hauteur du cône tronqué.

La tige est divisée en sections tronquées. Cette formule est applicable sur des cônes tronqués (Van Laar et Akça, 2007).

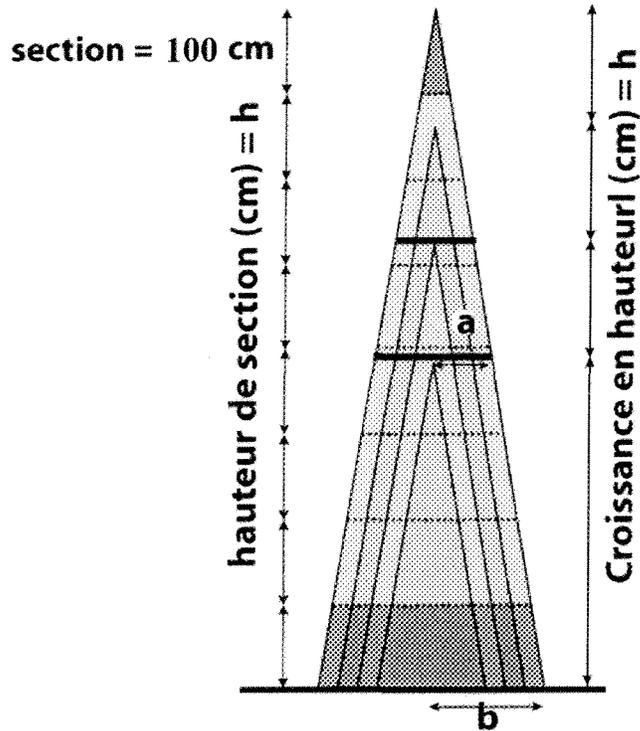


Figure 4: Méthode de calcul pour évaluer l'accroissement en hauteur et en volume annuel d'une tige.

Branche

Pour l'accroissement en volume des branches, le calcul s'est fait à partir des données de l'accroissement en longueur et en largeur des pousses apicales avec la formule de cône suivante, car uniquement une rondelle à la base de la branche a été prélevée et analysée :

$$V = \pi r^2 l$$

Où V : volume d'une pousse apicale.

r : rayon de la pousse apicale.

l : longueur de la pousse apicale.

Analyse

Division

Afin de pouvoir observer la réaction de la tige en fonction de sa hauteur, les données concernant la croissance de la tige ont été regroupées en 3 parties. La partie inférieure allant de 0 à 4 mètres, la partie moyenne allant de 5 à 9 mètres et la partie supérieure regroupant toutes les données se trouvant au-delà de 10 mètres.

Détermination de la réduction de croissance suite à une épidémie de TBE

L'étude s'est basée sur la méthode de Schweingruber *et al.* (1986), stipulant qu'une réduction de plus de 40% en fonction de la moyenne des années précédentes indique une réduction significative de la croissance des conifères. Ainsi toutes les données de croissance en largeur, longueur et en volume des branches et tiges ont été traitées de la sorte. Pour ce faire une calibration de 5 ans (1970 à 1975) avant les années épidémiques fut mise en place. D'après Morin (1998) l'épidémie de TBE a commencé autour de 1975 dans la région du Saguenay Lac Saint-Jean. La réduction d'accroissement a été estimée pour chaque année à partir de 1975 en fonction de cette moyenne.

Une tige était considérée affectée par l'épidémie lorsque 3 années consécutives présentaient une réduction de croissance de 40% de la croissance radiale par rapport à la calibration de 5 ans avant les années épidémiques. La même méthodologie fut utilisée pour les branches.

Détermination de l'augmentation de croissance suite à une éclaircie commerciale

La méthode de Schweingruber *et al.* (1986) fut également utilisée pour l'estimation de l'augmentation de croissance après éclaircie commerciale où une moyenne de 5 années avant traitement fut établie permettant la comparaison annuellement après ce dernier. Lorsque les branches et les tiges, en fonction des trois paramètres étudiés, présentaient une augmentation de croissance de 40% et plus en fonction de la moyenne des 5 années avant traitement, l'effet de l'éclaircie commerciale était considéré.

Regroupement des sites

Pour étudier l'effet de l'épidémie de TBE, les sites traités et non traités furent regroupés par secteur d'étude. Chaque site éclairci était associé à un site non éclairci sauf pour deux sites éclaircis, HEB9 et LC6 n'ayant pas de sites non éclaircis leur étant associés. Ce regroupement fut fait car au moment de l'épidémie de TBE, l'éclaircie commerciale n'était pas encore réalisée. Ainsi aucune distinction ne fut faite entre les arbres issus de sites éclaircis de ceux issus de sites non éclaircis.

Analyses statistiques

Une analyse de variance à un facteur fut réalisée afin de comparer chaque année de la période épidémique avec la calibration. Pour l'éclaircie commerciale la même analyse a été faite avec la calibration des 5 années avant le traitement. Une autre analyse de variance a été effectuée afin que chaque année soit comparée les unes aux autres. Cette dernière fut appuyée d'un test de Tuckey-Kramer. Les analyses statistiques furent les mêmes, aussi bien pour l'étude de l'épidémie de TBE que pour l'étude de l'effet d'une éclaircie commerciale. Ces analyses ont été réalisées avec le logiciel JMP 7 développé par SAS Institute (2003).

RÉSULTATS

Effet de la dernière épidémie de Tordeuse de bourgeons de l'épinette sur les parties aériennes d'une épinette noire

Pour étudier l'effet de la TBE, une tige était considérée affectée par l'épidémie lorsqu'il y avait une diminution de -40% et plus par rapport à la moyenne des 5 années avant épidémie et que cette diminution était observée sur au moins 3 années consécutives. La dernière épidémie de TBE a affecté un nombre important d'individus ayant été récoltés dans les 10 sites d'éclaircies commerciales et les 8 sites non éclaircis. Les sites éclaircis et non éclaircis respectifs ont été analysé ensemble pour l'étude de l'effet de la TBE. Cependant, le nombre d'arbre ayant été touché par l'épidémie de TBE varie d'un site à l'autre (Tableau 2). Au niveau de l'accroissement radial le site LJ1 et son témoin LJN parmi leurs 9 tiges seulement 2 ont subi une réduction de croissance radiale au cours de la période épidémique (Tableau 2a). Alors que d'autres sites, tels que MV3, MV4, LC8, LA10 et leurs témoins respectifs, ont vu tous leurs individus affectés par l'épidémie de TBE. En regroupant les 84 tiges, 82% furent affectées par la TBE. Pour l'accroissement en longueur, les individus ont été beaucoup moins affectés par la TBE (Tableau 2b). Pour certains sites tels que MV4, HEB9, LA10 et leurs témoins, aucun individu ne dépasse le seuil de réduction de 40% au cours de la période épidémique. Seuls 22,6% des épinettes noires présentent une réduction de croissance au niveau de leur hauteur pendant la période épidémique (Tableau 2b). En ce qui concerne l'accroissement en volume, la moitié des individus a présenté des diminutions de croissance avec des variabilités entre les sites (Tableau 2c).

Tableau 2 : Dénombrement des tiges avec réduction de croissance d'au moins 40% au cours de la dernière épidémie de Tordeuse des bourgeons de l'épinette selon les trois paramètres (largeur, hauteur et volume). Tous les sites sont regroupés avec leur homologue non éclairci excepté pour LC6 et HEB9 n'ayant pas de site non éclairci alloué.

Site	Nb tiges	Nb tiges affectées par la TBE
a) Croissance radiale		
LJ1+LJN	9	2
SL2+SLN	9	6
MV3+MV3N	9	9
MV4+MV4N	9	9
LB5+LBN	9	7
LC6	6	5
LC7+LC7N	9	7
LC8+LC8N	9	9
HEB9	6	6
LA10+LAN	9	9
total	84	69
%		82% (total tiges)
b) Croissance en longueur		
LJ1+LJN	6	2
SL2+SLN	9	2
MV3+MV3N	9	3
MV4+MV4N	6	0
LB5+LBN	9	4
LC6	6	0
LC7+LC7N	9	2
LC8+LC8N	9	1
HEB9	6	0
LA10+LAN	9	5
total	84	19
%		23% (total tiges)
c) Croissance en volume		
LJ1+LJN	6	4
SL2+SLN	9	3
MV3+MV3N	9	5
MV4+MV4N	6	6
LB5+LBN	9	2
LC6	6	6
LC7+LC7N	9	2
LC8+LC8N	9	6
HEB9	6	9
LA10+LAN	9	1
total	84	44
%		52% (total tiges)

L'épidémie a aussi affecté la croissance des branches sur les paramètres largeur, longueur et volume. Cependant le nombre de branches par arbre ayant été affecté par l'épidémie varie d'un site à l'autre. Ici, seules les branches assez âgées ont pu servir pour l'analyse de l'épidémie de TBE, ce qui représente 133 branches au total. La croissance en longueur a été le paramètre le plus touché avec 76% des branches, alors que pour la croissance en largeur et la croissance en volume respectivement 69% et seulement 26% des branches sont affectées (Tableau 3).

Tableau 3 : Dénombrement des branches avec réduction d'au moins 40% au cours de la dernière épidémie de Tordeuse des bourgeons de l'épinette selon les trois paramètres (largeur, longueur et volume). Tous les sites sont regroupés avec leur homologue non éclairci excepté pour LC6 et HEB9 n'ayant pas de site non éclairci alloué.

Site	Nb branches	Nb de branches Affectées
a) Croissance radiale		
LJ1+LJN	2	2
SL2+SLN	13	7
MV3+NV3N	14	13
MV4+MV4N	19	17
LB5+LBN	24	12
LC6	13	10
LC7+LC7N	9	6
LC8+LC8N	21	14
HEB9	8	4
LA10 + LAN	10	7
Total	133	92
%		69% (total branches)
b) Croissance en longueur		
LJ1+LJN	2	2
SL2+SLN	13	11
MV3+NV3N	14	10
MV4+MV4N	19	11
LB5+LBN	24	18
LC6	13	12
LC7+LC7N	9	9
LC8+LC8N	21	14
HEB9	8	6
LA10 + LAN	10	8
Total	133	101
%		76% (total branches)
c) Croissance en volume		
LJ1+LJN	2	1
SL2+SLN	13	
MV3+NV3N	14	3
MV4+MV4N	19	14
LB5+LBN	24	4
LC6	13	6
LC7+LC7N	9	1
LC8+LC8N	21	3
HEB9	8	
LA10 + LAN	10	3
Total	133	35
%		26% (total branches)

Chronologies

La figure 5 permet d'illustrer la variabilité et l'intensité de la défoliation de la TBE sur un individu par rapport à l'ensemble des données.

Tige

Pour ce qui est de la courbe moyenne indicée de l'accroissement radial regroupant tous les arbres de tous les sites (Figure 5 a), cette dernière montre une légère diminution à partir de 1975, date du début de l'épidémie de TBE (Morin et Laprise 1990). Cette diminution, bien qu'elle soit mineure, se poursuit tout de même jusque dans le milieu des années 80. Mais lorsque l'on compare cette courbe avec celle d'un individu particulièrement affecté, ce dernier présente une réduction de croissance drastique à partir de 1975 pour atteindre sa valeur la plus faible en 1978. La croissance ensuite reprend et atteint son niveau de croissance antérieur à l'épidémie en 1985.

La courbe moyenne indicée de l'accroissement longitudinal regroupant tous les arbres de tous les sites (Figure 5 b) ne montre pas de diminution de croissance au cours de la période épidémique. Même si la croissance en hauteur de notre individu affecté par la TBE est très faible, une diminution durant la période de défoliation n'est pas visible.

Finalement la courbe moyenne indicée de l'accroissement volumique regroupant tous les arbres de tous les sites (figure 5 c) dénote une diminution de croissance à partir de 1975, qui se prolonge jusqu'en 1983. Mais lorsque l'on compare cette courbe avec celle de l'individu affecté, ce dernier présente une réduction de croissance importante au cours de la période épidémique. Sa croissance diminue drastiquement à partir de 1975 jusqu'à être quasi nulle en 1978. À partir de 1978 sa croissance reprend pour reprendre son niveau de croissance avant épidémie autour de 1986. Au niveau des tiges, une grande variabilité subsiste au sein des sites étudiés.

Branche

La courbe moyenne indicée regroupant toutes les branches de l'accroissement radial (Figure 5 d), ne montre aucune diminution au niveau de la période épidémique, alors que la courbe représentant une seule branche fortement affectée montre une forte diminution de croissance au cours de la période épidémique et même après. De plus cette diminution drastique de croissance débute en 1974 pour se prolonger jusqu'à la fin des années 80.

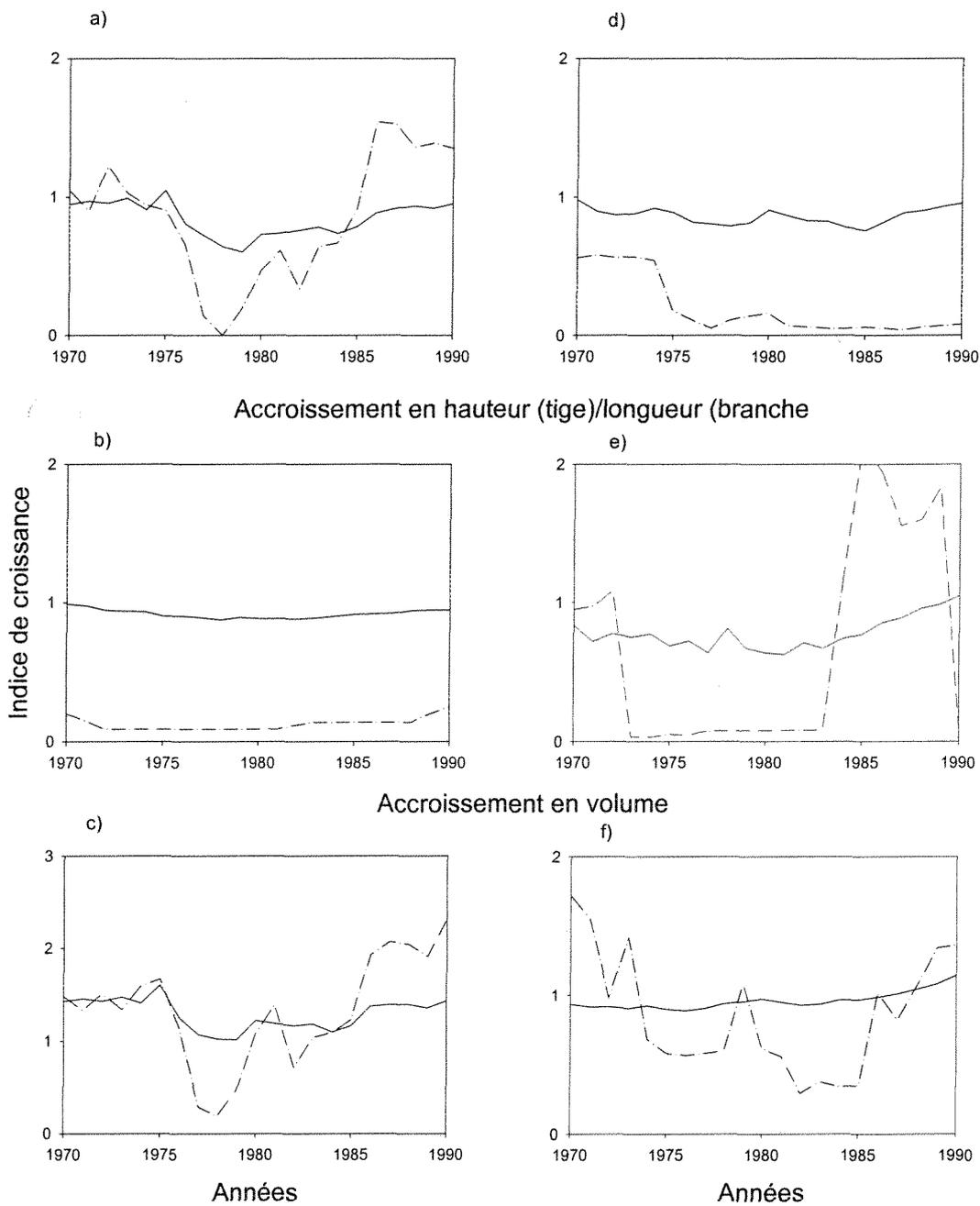
Pour ce qui est de la courbe moyenne indiquée regroupant toutes les branches de l'accroissement en longueur (Figure 5 e), encore une fois, aucune réduction de croissance n'est apparente, alors qu'au niveau d'une branche affectée, cette dernière montre une diminution de croissance commençant à partir de 1972 pour se prolonger jusqu'au début des années 80.

Finalement la courbe moyenne regroupant toutes les branches de l'accroissement annuel en volume (Figure 1 f), ne présente pas de réduction de croissance au cours de la période épidémique, alors que la croissance en volume d'une seule branche affectée a diminué fortement à partir de 1973 pour se prolonger jusqu'en 1985.

TIGES

BRANCHES

Accroissement radial



— Courbe représentant soit tous les individus, soit toutes les branches.
 - - - Courbe représentant soit un seul individu, soit une seule branche.

Figure 5 : Courbes moyennes regroupant tous les arbres et les branches de l'accroissement radial annuel, en hauteur et en volume, associées respectivement à une courbe correspondant à un seul arbre et une seule branche fortement affectée par la TBE en fonction du temps.

Analyse de variance à un facteur des trois types d'accroissement sur les tiges et les branches

L'analyse de variance s'est faite sur la comparaison de la moyenne des 5 années avant l'épidémie (1970 à 1974) avec chaque année individuelle de 1976 à 1985. L'analyse a été réalisée à partir des moyennes par site. Le niveau de confiance fut établi à 95% correspondant à un seuil de signification de 5%.

L'analyse de variance à un facteur pour l'accroissement radial des tiges montre que 9 sites sur 10, soit 90 % des sites présentent des diminutions de croissance significatives au moins une année au cours de la période épidémique (tableau 4). Quant aux branches, 4 sites présentent une diminution de croissance radiale au cours de la période épidémique excepté.

L'analyse de variance pour l'accroissement en hauteur des tiges a fait ressortir que 5 sites sur 10 présentent des réductions de croissance significatives entre 1970 et 1990 (tableau 4). Quant aux branches, 4 sites présentent des réductions de croissance au cours de la période épidémique de manière.

En ce qui concerne l'analyse de variance pour l'accroissement volumique (tableau 4) 9 sites à l'étude ont présenté une réduction de croissance en volume significative au cours de la période épidémique, alors que pour les branches, 7 sites démontrent une réduction de croissance significative.

Tableau 4 : Analyse de variance à un facteur de l'accroissement radial, en longueur et en volume pour les tiges et les branches de chaque site.

Site	Partie	Source	a) Accroissement radial				b) Accroissement en longueur				c) Accroissement en volume			
			DI	MS	F Ratio	Prob > F	dl	MS	F Ratio	Prob > F	dl	MS	F Ratio	Prob > F
LJ1+LJN	Tige	années	15	0.120036	6.4048	<.0001	15	0.301014	4.8202	<.0001	15	0.277448	7.2805	<.0001
	Branche	années	15	0.203644	1.5434	0.1992	15	0.859764	0.9008	0.5779	15	0.004088	8.5398	<.0001
SL2+SLN	Tige	années	15	0.064661	4.1938	<.0001	15	0.113683	1.2874	0.2194	15	0.09313	1.5172	0.1083
	Branche	années	15	0.13046	1.0545	0.4018	15	0.392376	0.9945	0.4625	N/D	N/D	N/D	N/D
MV3+MV3N	Tige	années	15	0.018132	1.4976	0.1154	15	0.24677	1.3128	0.2038	15	0.354895	7.3578	<.0001
	Branche	années	15	0.293579	2.1938	0.0076	15	0.481971	1.167	0.2997	15	0.271625	1.1375	0.325
MV4+MV4N	Tige	années	15	0.342328	7.3838	<.0001	15	0.342203	4.7405	<.0001	15	0.796353	13.694	<.0001
	Branche	années	15	0.614696	3.5839	<.0001	15	0.606844	1.0231	0.431	15	0.757919	4.6898	<.0001
LB5+LBN	Tige	années	15	0.254815	6.6917	<.0001	15	0.036778	0.3218	0.9923	15	0.713887	13.3215	<.0001
	Branche	années	15	0.136903	1.0624	0.3905	15	1.62239	3.7334	<.0001	15	1.04157	2.9598	0.0002
LC6	Tige	années	15	0.208109	4.0976	<.0001	15	0.176359	1.6162	0.078	15	0.544268	3.968	<.0001
	Branche	années	15	0.199039	1.1204	0.339	15	1.20546	4.9082	<.0001	15	0.111981	0.6695	0.8118
LC7+LC7N	Tige	années	15	0.601669	4.4792	<.0001	15	0.119273	1.4934	0.1168	15	1.49323	7.2299	<.0001
	Branche	années	15	0.110589	0.8519	0.6187	15	0.534369	1.1957	0.2832	15	0.810831	5.3921	<.0001
LC8+LC8N	Tige	années	15	0.334145	4.831	<.0001	15	0.101092	1.166	0.3152	15	0.459306	4.8714	<.0001
	Branche	années	15	0.127165	0.8598	0.61	15	0.549092	1.5476	0.096	15	0.327519	2.0884	0.0143
HEB9	Tige	années	15	0.576271	17.7685	<.0001	15	0.942668	5.9306	<.0001	15	1.1259	22.0116	<.0001
	Branche	années	15	0.424361	3.4242	0.0001	15	0.194464	0.7667	0.7104	15	0.576271	11.802	<.0001
LA10+LAN	Tige	années	15	0.6535	24.6894	<.0001	15	0.394886	6.3884	<.0001	7	1.14652	13.2038	<.0001
	Branche	années	15	0.172159	0.9302	0.5324	15	0.680014	1.5594	0.0923	15	0.537497	1.7989	0.0413

Note : N/D = Données non disponibles

Analyse de variance à un facteur des trois types d'accroissement sur les parties aériennes au niveau d'un site

Le test de Tuckey-Kramer permet d'analyser indépendamment les années l'une de l'autre tout en évaluant laquelle est significativement différentes des autres de 1970 à 1990.

Tige

Pour montrer la variabilité qui a été observée entre les sites, mais également à l'intérieur de chaque site, les données du site LC7+LC7N sont présentées plus en détail pour les paramètres de croissance radiale, en longueur et en volume.

Au niveau des tiges, seuls les paramètres largeur et volume présentent des différences significatives au cours du temps (Tableau 5). Au niveau de l'accroissement radial des tiges, il y a une diminution de croissance à partir de 1975, qui dure jusqu'en 1985 (Figure 6 a). Les déviations standards associées à chaque année, ainsi que le test de Tuckey-Kramer montrent que l'indice de croissance de 1975 est significativement différent des indices de croissance des années 1979 à 1984 incluses.

Au niveau de l'accroissement en volume des tiges, une diminution de croissance débute à partir de 1975 (Figure 6c). L'analyse de variance montre qu'il existe des différences significatives au cours du temps (Tableau 5). En effet une augmentation de la variabilité de croissance débute à partir de 1986, l'analyse statistique indique que les indices de croissance des années 1986 à 1990 sont significativement différents de ceux des années 1970, 1972, 1974, 1976, 1978 à 1984 (Figure 6, c).

Il n'y a aucune différences significatives pour l'analyse de variance en hauteur des tiges ne montre aucunes différences significatives (Tableau 5, Figure 6b), c'est-à-dire qu'il n'y a pas de variations interannuelles et que les variations de croissance ne sont pas assez importantes pour que le test puisse détecter des différences significatives entre les indices de croissance.

Branches

Au niveau des branches, le tableau de l'analyse de variance montre que seul le paramètre volume est significatif (Tableau 5). En effet une certaine augmentation de croissance survient à partir de 1972 et qui durera jusqu'en 1990 (Figure 6, f). Le test de Tuckey-Kramer montre que les indices de croissance des années 1972 à 1979 sont significativement différentes de ceux des années 1980 à 1990. Les paramètres largeur et

longueur ne montrent quant à eux aucunes différences significatives (Tableau 5), malgré la présence de certaines variations (Figure 6, d, e). On peut tout de même observer qu'au niveau de l'accroissement en longueur des branches, de grandes variabilités de croissance sont présentes au cours du temps (Figure 6, e).

Il est à noter que tous les sites furent analysés de la même façon et sont présentés en annexes (Annexe 2).

Tableau 5: Analyse de variance à un facteur de l'accroissement radial, en longueur et en volume pour les tiges et branches d'un même site (LC7+LC7N).

Paramètres	Site	Partie	Source	dl	MS	F Ratio	Prob > F
Largeur	LC7+LC7N	Tige	Années	20	0.533	4.537	<.0001
		Branche	Années	20	0.100	0.804	0.7064
Longueur	LC7+LC7N	Tige	Années	20	0.094	1.358	0.1502
		Branche	Années	20	0.572	1.248	0.2228
Volume	LC7+LC7N	Tige	Années	20	1.199	6.725	<.0001
		Branche	Années	20	0.914	6.396	<.0001

TIGES

BRANCHES

Accroissement radial

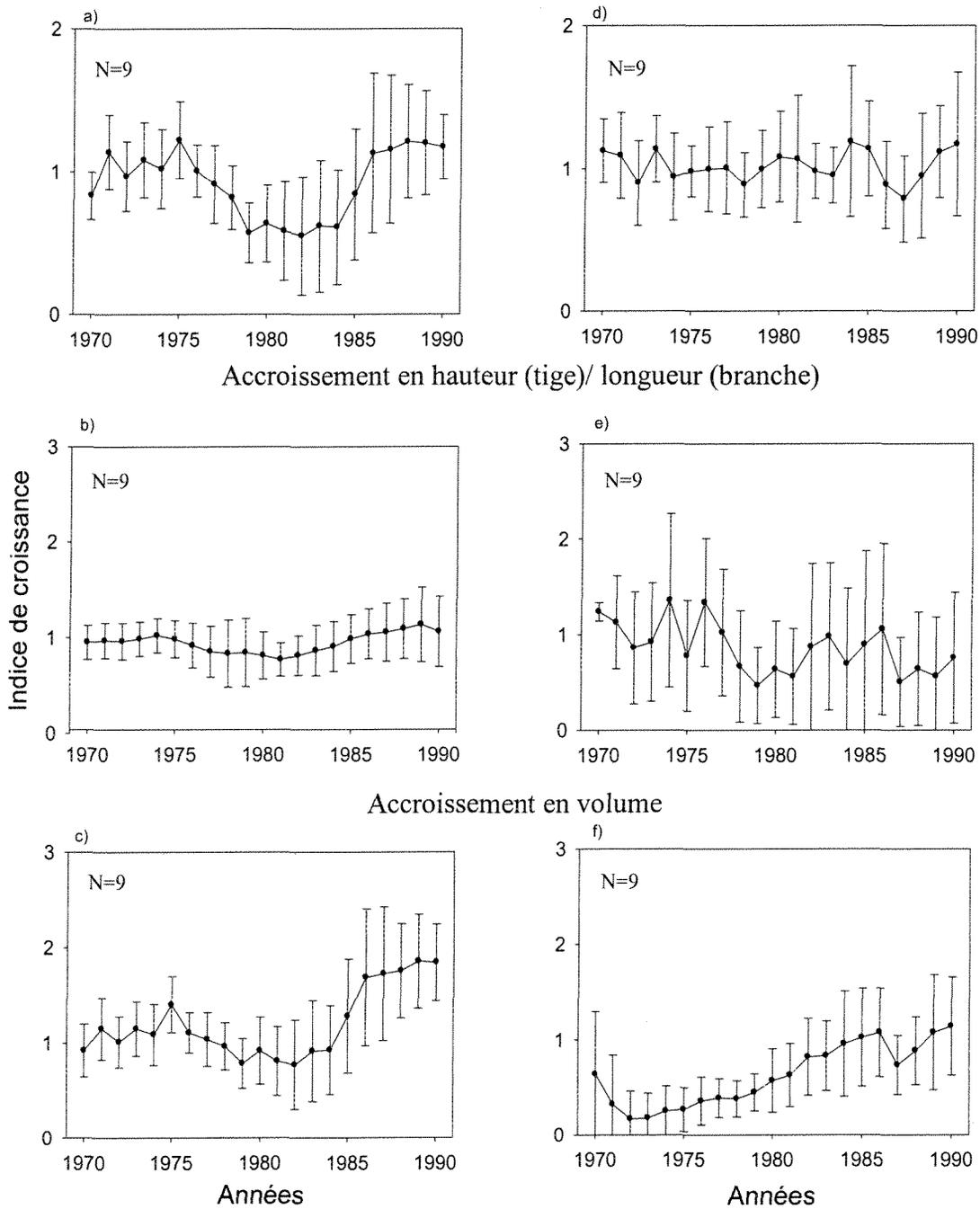


Figure 6: Courbes moyennes de l'accroissement radial, en longueur et en volume des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires des sites LC7+LC7N. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés. Pour les branches N= nombre de branches analysées.

Analyse temporelle de la croissance radiale le long de la tige

Suite à l'étude réalisée site par site, il est encore difficile de pouvoir élaborer une évolution spatio-temporelle entre les branches et les tiges. Il y a une certaine variation entre les sites mais également au sein même d'un site entre les arbres. Tous n'ont pas subi la même intensité de l'épidémie de TBE. Pour une analyse spatio-temporelle, l'analyse individu par individu, en regardant les branches et les tiges, a été réalisée. Dans cette partie, l'observation s'est basée sur les valeurs brutes, afin de ne pas perdre le signal de l'épidémie de TBE. La hauteur de chaque individu a été divisée en trois tiers. En fonction de la hauteur de chaque individu, un délai dans le temps de diminution de croissance de 40% dû à l'épidémie de TBE a été observé et mis en évidence (Tableau 6). Ce délai dans le temps est appelé « décalage ». En d'autres termes, chez un individu, avec présence de décalage une diminution de croissance commençait plus tôt dans le temps au niveau d'une partie de l'arbre alors que l'autre partie n'enregistrait pas encore de réduction de croissance.

Sur le total d'individus, 82% des épinettes noires enregistraient une réduction de 40% et plus causée par la défoliation de la TBE. De ce pourcentage, 37% présentaient des décalages de réduction de croissance. La majorité des épinettes noires qui présentaient un délai de réduction de croissance radiale en présentaient une d'abord au niveau de la cime de l'arbre avant d'être répertoriée à la base de celui-ci (32% des 37%) et seulement 5% des 37% des individus avaient des réductions de croissance débutant au niveau des parties inférieures.

Tableau 6 : Dénombrement d'individus ayant un délai de réduction de croissance en fonction de la hauteur.

Site	Nb tiges	Nb tiges affectées	Nb tiges avec décalage	0-4m vers 10m et plus	10m et plus vers 0-4m
LJ1+LJN	9	2			
SL2+SLN	9	6	3		3
MV3+NV3N	9	9	7		7
MV4+MV4N	9	9	5		5
LB5+LBN	9	7	1		1
LC6	6	5	3		3
LC7+LC7N	9	7	4		4
LC8+LC8N	9	9	4	3	1
HEB9	6	6			
LA10 + LAN	9	9	4	1	3
total	84	69	31	4	27
%	100%	82%	37%	5%	32%
% Tiges affectées			45%	6%	39%
% Tiges délai				13%	87%

Note : Décalage : lorsque les réductions de croissance sont asynchrones en fonction de la hauteur de la tige. 0-4m vers 10m et plus : lorsque la réduction de croissance débute au niveau de 0-4m. 10m et plus vers 0-4m: lorsque la réduction de croissance débute au niveau de 5-9m et 10m et plus.

Analyse temporelle de la croissance radiale, en longueur et en volume des branches

Au niveau des branches, les trois paramètres, largeur, longueur et volume ont été observés pour toutes les branches (Tableau 7).

Au niveau de l'accroissement radial (Tableau 7a), 92 branches, sur un total de 133, ont une réduction de croissance au cours de la période épidémique. 20 tiges sur 84 présentent des années d'affectations différentes au sein de leurs branches. Sur ces 20 individus 13 présentent une réduction de croissance plus tôt dans le temps au niveau des branches situées en bas étages, alors que cette réduction de croissance n'était pas encore visible au niveau des branches situées en amont. Les 7 individus restants présentent une réduction de croissance débutant d'abord au niveau des branches situées aux étages supérieurs, alors que cette réduction n'est pas encore visible au niveau des branches situées en bas étages.

Au niveau de l'accroissement en longueur (Tableau 7b), sur un total de 133 branches, 101 ont une réduction de croissance au cours de la période épidémique. 23 tiges sur 84 présentent des années d'affectations différentes au sein de leurs branches. Sur ces 23 individus 17 ont une réduction de croissance plus tôt dans le temps au niveau des branches situées en bas étages. Alors que les 4 individus restants, ont une réduction de croissance débutant d'abord au niveau des branches situées aux étages supérieurs.

Enfin au niveau de l'accroissement en volume (Tableau 7c), sur le total des 133 branches, 35 présentent une réduction de croissance au cours de la période épidémique. Seulement 5 tiges ont des années d'affectations différentes au sein de leurs branches.

Tableau 7 : Dénombrement d'individus ayant un délai de réduction de croissance au niveau des branches en fonction de la hauteur.

Site	Nb branches	Nb de branches affectées	Nb délai	1 vers 3	3 vers 1
a) Accroissement radial					
LJ1+LJN	2	2			
SL2+SLN	13	7	2	2	
MV3+MV3N	14	13	3	3	
MV4+MV4N	19	17	7	2	5
LB5+LBN	24	12	1		1
LC6	13	10	3	3	
LC7+LC7N	9	6	1	1	
LC8+LC8N	21	14	2	1	1
HEB9	8	4			
LA10+LAN	10	7	1	1	
total	133	92	20	13	7
% total des branches		69%	24%		
% de délai				65%	35%
b) Accroissement en longueur					
LJ1+LJN	2	2			
SL2+SLN	13	11	1		1
MV3+MV3N	14	10	3	3	
MV4+MV4N	19	11	2	2	
LB5+LBN	24	18	6	4	2
LC6	13	12	3	3	
LC7+LC7N	9	9	2	2	
LC8+LC8N	21	14	4	3	1
HEB9	8	6	2		
LA10+LAN	10	8			
total	133	101	23	17	4
% total des branches		76%	27%		
% de délai				74%	17%
c) Accroissement en volume					
LJ1+LJN	2	1			
SL2+SLN	13				
MV3+MV3N	14	3			
MV4+MV4N	19	14	2	1	1
LB5+LBN	24	4	1	1	
LC6	13	6	2	2	
LC7+LC7N	9	1			
LC8+LC8N	21	3			
HEB9	8				
LA10+LAN	10	3			
total	133	35	5	4	1
% total des branches		26%	6%		
% de délai				80%	20%

Note : Délai : lorsque les réductions de croissance sont asynchrones en fonction de la hauteur des branches au niveau d'un même individu. 1 vers 3 : lorsque la réduction de croissance débute au niveau des branches 1 et 2. 3 vers 1 : lorsque la réduction de croissance débute au niveau des branches 3.

Pour la reconstruction dans le temps et dans l'espace de l'effet de la TBE sur les parties aériennes de l'épinette noire, les 10 arbres les plus affectés ont été sélectionnés. Cette sélection s'est basée sur l'accroissement radial, longitudinal et volumique pour les branches et les tiges au cours de la dernière épidémie de TBE connue. Une évolution spatio-temporelle a été réalisée en fonction des tiges, des branches, du temps, mais aussi en fonction de l'accroissement annuel des 3 paramètres étudiés. Pour cela il a fallu compter à quel moment, les tiges et les branches diminuaient de croissance de 40% et plus, par rapport à la calibration faite sur les cinq années avant la période épidémique (Figure 7). À partir de ce point, afin de mettre en place l'évolution spatio-temporelle, des pourcentages ont été réalisés. Pour chaque partie de l'arbre lorsque moins de 50% étaient affectées, cette partie a été hachurée, et lorsque plus de 50% étaient affectées, cette dernière a été colorée.

Au niveau de l'accroissement radial, les branches sont les premières dont la croissance fut réduite par la TBE. Plus souvent la branche 1 était la première branche vivante à avoir eu une réduction de croissance 1 an avant que la cime ait une réduction de croissance. Alors que les branches 2, 3 ainsi que la cime présentent une réduction de croissance la même année. Au niveau uniquement de la tige un délai dans le temps de 2 ans est observé entre la cime et la base de l'arbre. C'est-à-dire que la réduction de croissance radiale débute en premier au niveau de la cime alors que les parties inférieures de la tige n'ont pas encore de réduction de croissance.

Au niveau l'accroissement en hauteur pour les tiges et en longueur pour les branches, les branches ont enregistré des réductions de croissance en premier. De plus, la réduction de croissance en longueur des branches commence plus tôt dans le temps et débute au niveau des branches en bas étage. Au niveau des tiges, l'accroissement en hauteur réduit de croissance deux ans après que les branches aient une réduction de croissance, et un délai dans le temps de 3 ans subsiste au niveau de la tige entre la cime et 5-9m.

Enfin pour l'accroissement en volume des branches et des tiges, il n'est autre que la résultante de la longueur et de la largeur. En d'autres termes pour que l'accroissement en volume montre une certaine diminution, il faut au préalable que l'accroissement en longueur et en largeur aient tous deux également une diminution de croissance probante en même temps. Les branches sont les premières à avoir eu une réduction de croissance en

volume. Comme pour l'accroissement radial et longitudinal, la branche 1 est la toute première partie de l'arbre à être réduite et ensuite l'année suivante la branche 2 subit les effets de la TBE. Un délai de 2 ans s'observe entre la branche 1 et la cime en ce qui concerne la répercussion de l'épidémie de TBE. Au niveau de la partie supérieure de la tige, l'accroissement en volume est affecté en premier et un délai de 2 ans s'observe entre la partie supérieure et la partie moyenne.

Les branches ont des réductions de croissance en premier suite à l'épidémie de la TBE. La réduction de croissance liée à la TBE se répercute ensuite au niveau de la tige, en débutant d'abord au niveau de la partie supérieure de l'arbre pour finalement se propager le long de celui-ci.

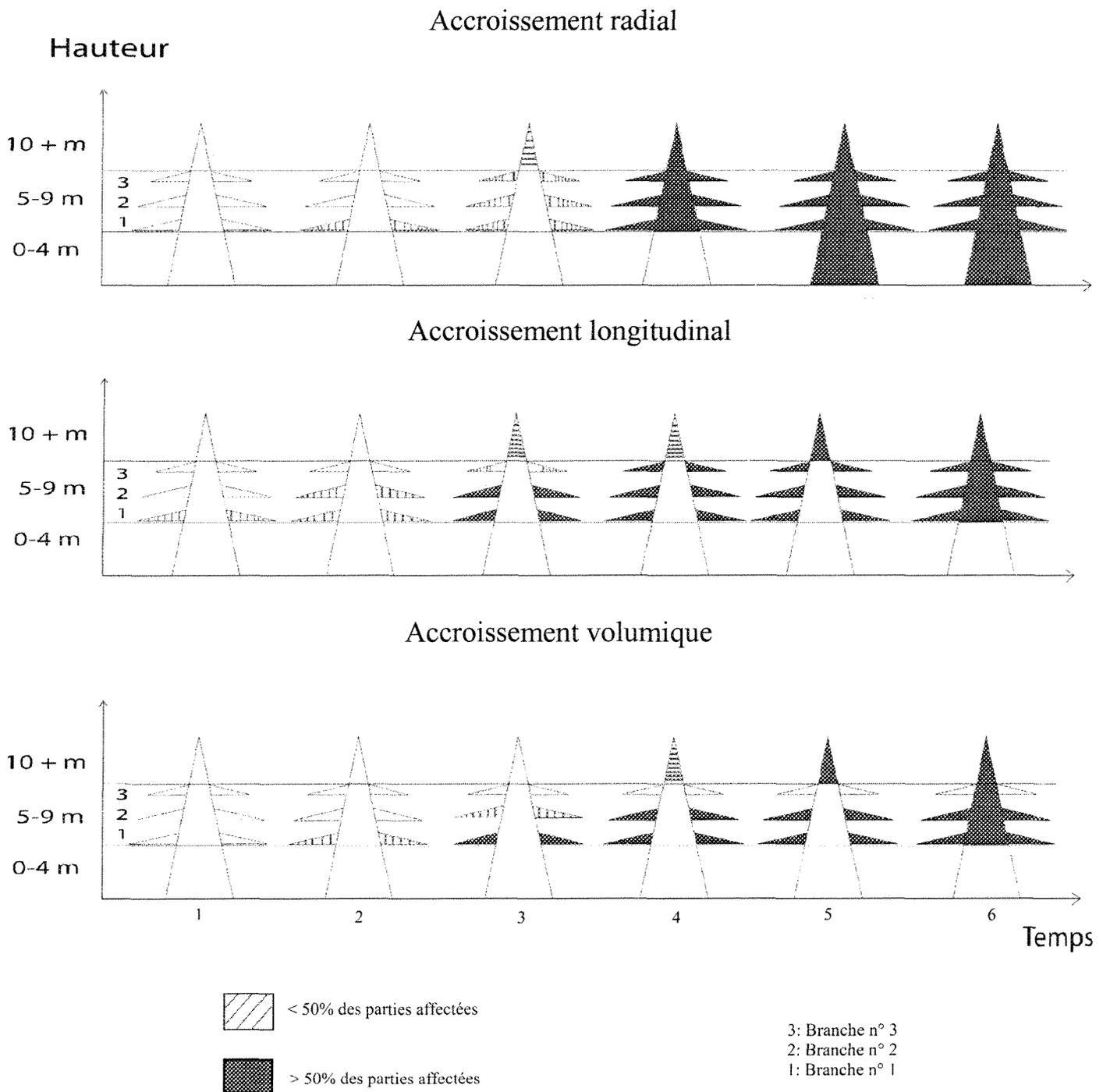


Figure 7 : Évolution spatio-temporelle d'une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette sur les différentes parties aériennes, selon l'accroissement radial, en longueur et en volume.

Effets d'une éclaircie commerciale sur les parties aériennes d'une épinette noire

Ensemble des sites-Tiges

Chronologies et analyse de variance

L'éclaircie commerciale a eu des effets sur la croissance des tiges d'épinettes noires. Les courbes standardisées de l'accroissement radial des tiges éclaircies et non traitées présentent le même patron de croissance, avec une légère augmentation de croissance au cours du temps avec une diminution de croissance autour de 2002 (Figure 8a). L'accroissement en hauteur pour les tiges traitées augmente légèrement après l'année du traitement. Les tiges non traitées quant à elles augmentent de croissance continuellement jusqu'en 2002, pour ensuite diminuer de croissance jusqu'en 2005 (Figure 8b)

Enfin au niveau de l'accroissement en volume des tiges, les traitées ont une augmentation de croissance après la date du traitement alors que les tiges non traitées ne présentent pas d'augmentation de croissance, bien qu'il y ait certaines variations de croissance au cours du temps (Figure 8c)

Une analyse de variance a été réalisée sur les trois types d'accroissement au niveau des tiges. En considérant que l'éclaircie commerciale agit sur les 5 premières années après traitement, pour voir s'il y a eu un effet, les 5 années après traitement ont été comparées par rapport à la moyenne de croissance des 5 années avant traitement (Tableau 8).

Pour l'accroissement radial, au niveau des tiges traitées, l'augmentation après traitement est significative, et l'est également pour les tiges non traitées (Tableau 8).

Pour l'accroissement en hauteur, l'analyse de variance montre qu'il n'y a aucunes variations de croissance significatives dans les 5 années suivant le traitement aussi bien pour les tiges traitées que les tiges non traitées (Tableau 8).

Enfin pour l'accroissement en volume, l'augmentation de croissance après la date du traitement pour les tiges traitées est significative alors que pour les tiges non traitées l'analyse de variance montre que l'augmentation de croissance n'est pas significative au cours des 5 années après traitement (Tableau 8).

Test de Tuckey-Kramer

Le test de Tuckey-Kramer a été réalisé sur une période de 17 ans, comparant chacune des années entre elles afin d'observer la variation de croissance qui pouvait exister entre les années (Figure 9)

Bien que le tableau d'analyse de variance indique que l'accroissement radial des tiges éclaircies présente une augmentation significative au cours des 5 années après traitement par rapport à la moyenne des 5 années avant le traitement, d'après le test de Tuckey-Kramer la dixième année est la seule dont l'indice de croissance est significativement différent de tous les autres. Au niveau des tiges non traitées, l'indice de croissance au cours du temps augmente légèrement pour atteindre son pic à l'année 10 et qui est significativement différent de tous les autres indices de croissance (Figure 9a, d).

L'accroissement en hauteur des tiges traitées présente très peu de variations au cours du temps. Une certaine augmentation de croissance débute à partir de l'année 8, cette augmentation sera significativement différente à partir de la 11^{ème} année. Au niveau des tiges non traitées, très peu de variations sont visibles (Figure 9b, e).

Enfin pour l'accroissement en volume des tiges traitées, il ya une augmentation seulement 2 ans après la date du traitement pour se prolonger pendant encore 9 ans. Cette augmentation de croissance ne commence à être significative que 6 ans après traitement. Au niveau des tiges non traitées, aucune année n'est détectée pour être notée comme significativement différente (Figure 9, c, d).

Ensemble des sites-Branches

Chronologies et analyse de variance

Pour l'accroissement radial, les branches, aussi bien celles provenant de sites traités que non traités, présentent le même patron de croissance. La croissance suit une augmentation constante au cours du temps. L'éclaircie commerciale ne semble pas avoir eu un effet sur l'augmentation de croissance des branches issues de sites traités (Figure 8 d)

Pour l'accroissement en longueur, les branches aussi bien celles provenant de sites traités que de sites non traités, présentent le même patron de croissance avec une diminution à partir de 2004 (Figure 8 e).

Enfin pour l'accroissement en volume, les branches, aussi bien celles issues de sites traités que de sites non traités, présentent le même patron de croissance. Une augmentation de croissance débute bien avant la date du traitement. Cette augmentation de croissance continue après traitement pour atteindre un plateau au cours des années 2000 pour les branches issues de sites non-traités et 2002 pour celles issues de sites traités (Figure 8f).

Comme pour les tiges, une analyse de variance a été réalisée sur les trois types d'accroissement au niveau des branches. Une comparaison de la moyenne des 5 années avant traitement avec les 5 années après traitement a été réalisée (Tableau 8).

Pour l'accroissement radial, l'analyse de variance montre aussi bien les sites traités que de sites non traités que la comparaison entre la moyenne des 5 années avant le traitement avec les 5 années après traitement est significative (Tableau 8).

Pour l'accroissement en longueur seules les branches issues de sites traités présentent une augmentation de croissance significative 5 ans après traitement par rapport à la moyenne des 5 années avant (Tableau 8).

Enfin pour l'accroissement en volume des branches, l'augmentation de croissance est significative au cours des 5 années après traitement par rapport à la moyenne des 5 années avant traitement (Tableau 8).

Test de Tuckey-Kramer

Comme pour les tiges, le test de Tuckey-Kramer a été réalisé sur le même principe (Figure 10). Les figures 9 et 10 sont présentées avec une échelle relative afin d'observer l'évolution spatio-temporelle de l'éclaircie commerciale et permet de voir combien d'années après traitement l'éclaircie commerciale a fait effet.

L'accroissement radial des branches issues de sites traités augmente significativement seulement 9 ans après traitement. Au niveau des branches de sites non traités, il y a une augmentation de croissance continue qui devient significative à partir de la 9^{ème} année (Figure 10a, d).

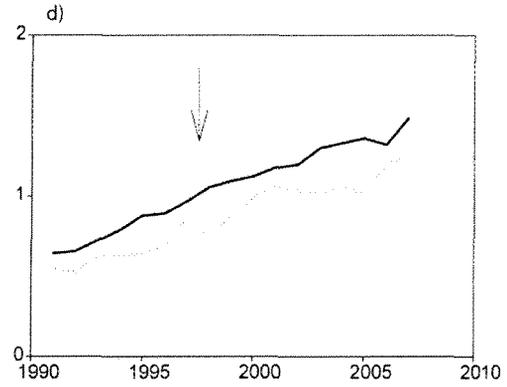
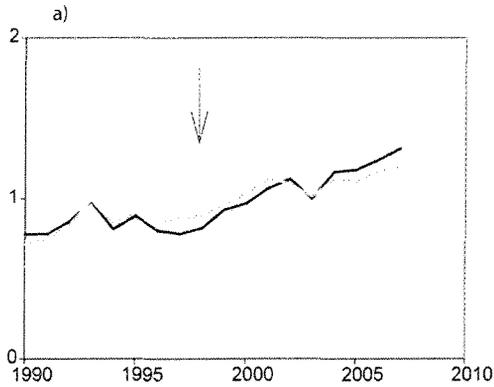
L'accroissement en longueur des branches ne change pas significativement au cours du temps. À partir de la cinquième année après traitement, il y a une diminution de croissance rendant l'indice de croissance de la dixième année significativement différent de ceux des années 2 à 8 après traitement. Pour les branches de sites non traités l'accroissement en longueur ne présente pas de variations importantes de croissance avant et après traitement. Cependant, une diminution de la croissance arrive à partir de la sixième année après traitement, rendant l'indice de croissance de la dixième année significativement différent de ceux des années -1, -3, +2, à +6 (Figure 10b, e).

Au niveau de l'accroissement en volume arbres éclaircis, il y a une légère augmentation de croissance durant la période de calibration qui atteint un seuil significatif à partir de la première année après le traitement. Pour les branches de sites non traités l'accroissement en volume présente le même patron que les arbres éclaircis et cette augmentation de croissance devient significative à partir de la 2^{ème} année après la date du traitement (Figure 10c, f).

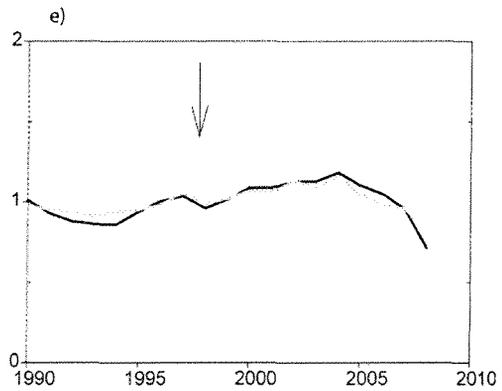
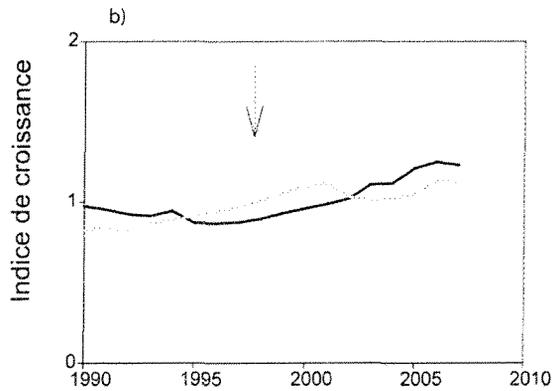
TIGES

BRANCHES

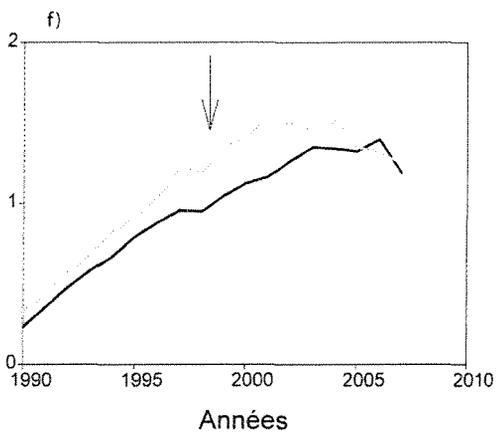
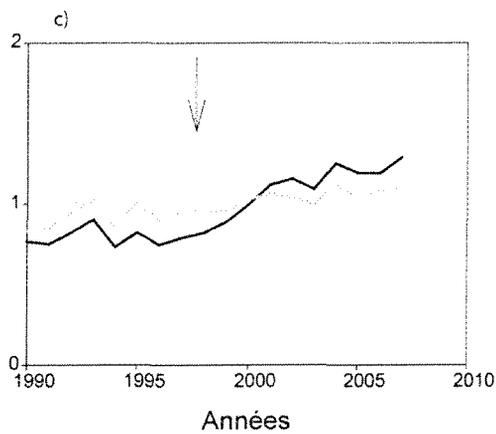
Accroissement radial



Accroissement en hauteur (tige)/ longueur (branche)



Accroissement en volume



Courbe standardisée regroupant soit tous les individus soit toutes les branches traités
 Courbe standardisée regroupant soit tous les individus soit toutes les branches non traités

Figure 8 : Courbes moyennes regroupant tous les arbres et les branches éclaircis et non éclaircis, selon les trois types d'accroissement en fonction du temps. Note : la flèche indique le moment de l'éclaircie commerciale.

Tableau 8 : Analyse de variance de l'accroissement radial, en longueur et en volume pour les tiges et branches des sites éclaircis et non éclaircis.

Accroissement radial						
Partie	Traitement	Source	dl	MS	F Ratio	Prob > F
Tige	EC	Années	6	1.47371	10.1473	<.0001
	N	Années	6	0.228835	2.5659	0.0214
Branche	EC	Années	6	7.21681	28.4695	<.0001
	N	Années	6	1.73709	6.2148	<.0001

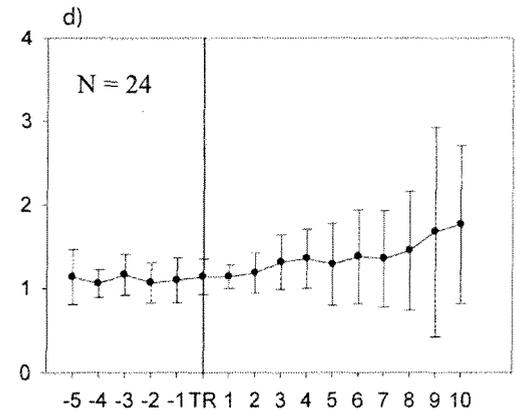
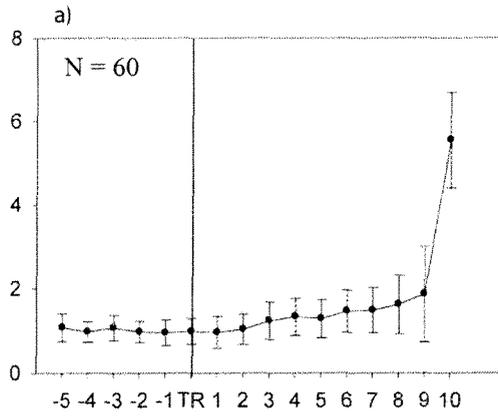
Accroissement en hauteur (tige)/ longueur (branche)						
Partie	Traitement	Source	dl	MS	F Ratio	Prob > F
Tige	EC	Années	6	0.143466	1.2615	0.274
	N	Années	6	0.053986	0.2647	0.9526
Branche	EC	Années	6	2.71901	13.79	<.0001
	N	Années	6	0.258648	1.4038	0.211

Accroissement en volume						
Partie	Traitement	Source	dl	MS	F Ratio	Prob > F
Tige	EC	Années	6	4.81872	19.9292	<.0001
	T	Années	6	0.274226	0.5584	0.7629
Branche	EC	Années	6	30.5422	77.6095	<.0001
	N	Années	6	12.1243	19.5871	<.0001

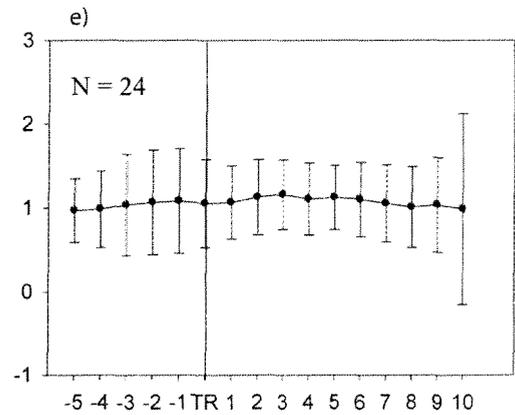
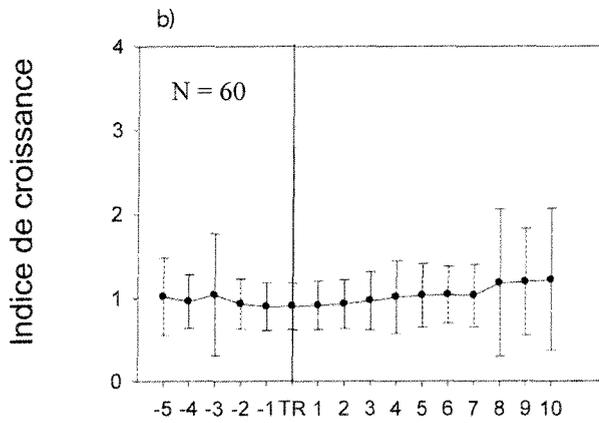
TIGES TRAITÉES

TIGES NON TRAITÉES

Accroissement radial



Accroissement en hauteur (tige)



Accroissement en volume

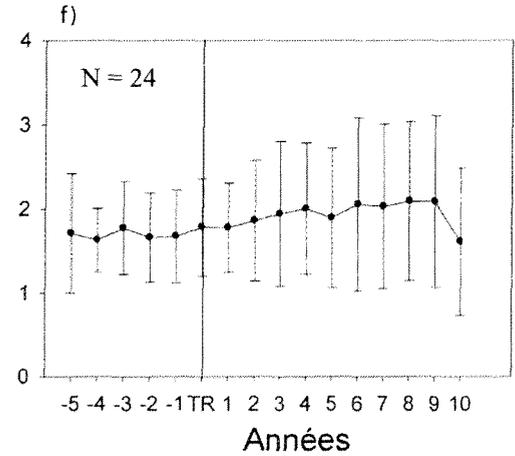
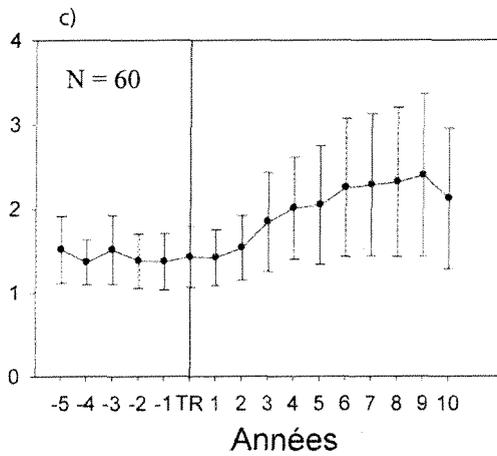


Figure 9: Courbes moyennes de l'accroissement radial, en longueur et en volume des tiges éclaircies et non éclaircies en fonction des années. N représente le nombre d'individus analysés. Le trait noir correspond à l'année du traitement.

BRANCHES TRAITÉES

BRANCHES NON TRAITÉES

Accroissement radial

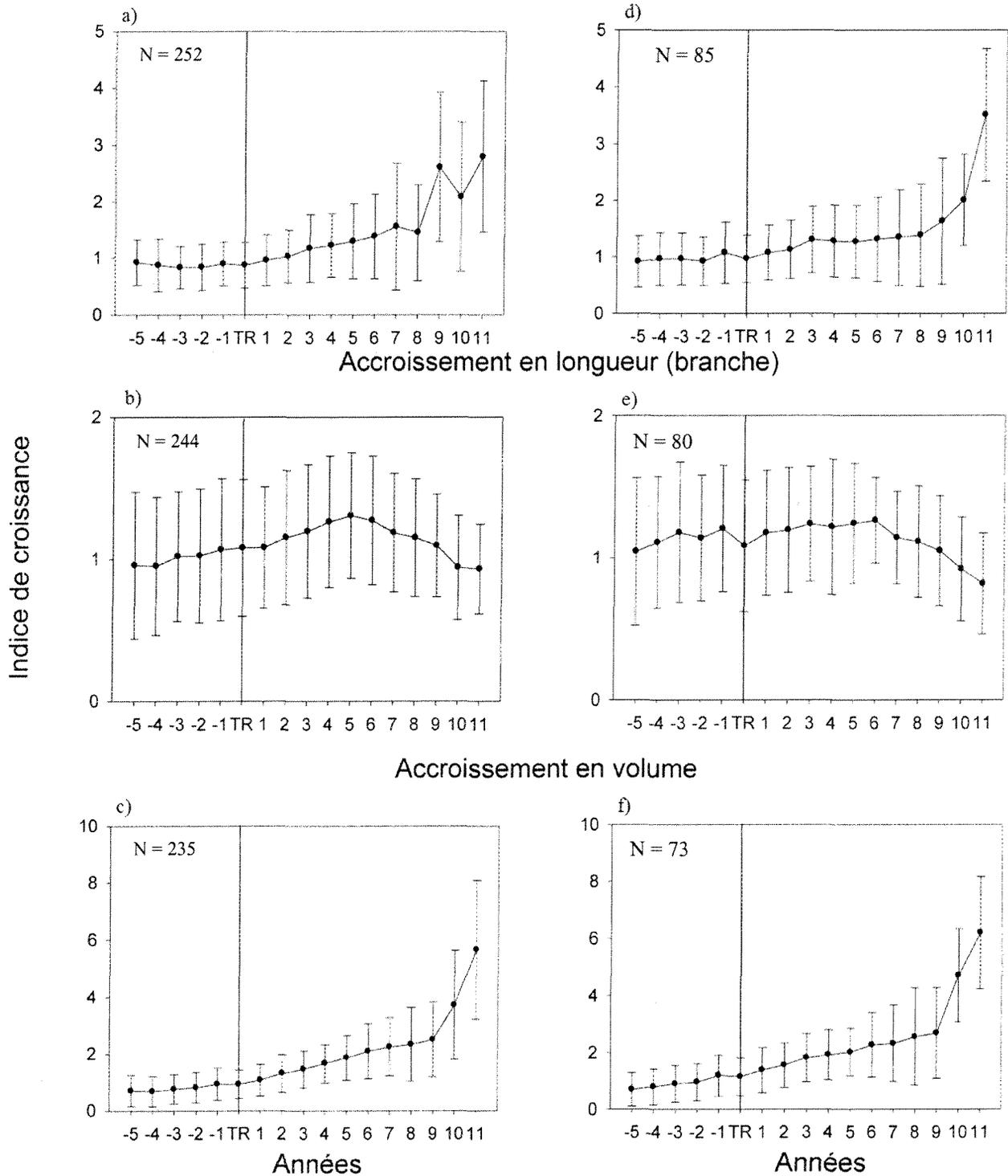


Figure 10: Courbes moyennes de l'accroissement radial, en longueur et en volume des branches éclaircies et non éclaircies en fonction des années. N représente le nombre d'individus analysés. Le trait noir correspond à l'année du traitement et est ici à titre indicatif.

DISCUSSION

Effets de la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette

Des réductions de croissance ont été observées au niveau des tiges et des branches échantillonnées. L'étude dendrochronologique a révélé que ces réductions de croissance sont survenues au cours de la dernière période épidémique connue de la TBE dans la région du Saguenay Lac Saint-Jean (Morin et Laprise, 1990). L'étude met en évidence que l'épidémie de TBE a réduit l'accroissement durant près d'une quinzaine d'années ce qui corrobore les observations de Boulanger et Arseneault (2003), d'une durée entre 5 et 25 ans.

Réduction de croissance au niveau des branches

Les résultats obtenus ont permis d'observer une évolution spatio-temporelle de l'impact de la défoliation causée par la TBE au sein d'épinettes noires (Figure 6). Les réductions de croissance étaient visibles 1 à 2 ans plus tôt au niveau des branches par rapport aux tiges. Les branches sont donc les premières parties de l'arbre à avoir subi des réductions de croissance.

Régnière et Fletcher (1983) ont montré que les larves de stade 3 se dirigeaient vers l'apex des branches pour aller se nourrir des bourgeons terminaux au printemps. Les bourgeons terminaux sont responsables de la croissance en longueur puisqu'ils sont le point de départ de la nouvelle pousse aussi bien au niveau des branches qu'au niveau des tiges. Ceci explique en partie la réduction de croissance observée en premier, au niveau de la longueur. Ainsi, il est probable que les TBE mangent les bourgeons en premier.

Kozlowski et Winget (1964) ont montré que la suppression des aiguilles âgées de 1 an provoquait une réduction de croissance en longueur des pousses l'année suivante. Ceci appuie les résultats obtenus par O'Neil (1962) et Kulman (1965) ayant rapporté que la défoliation artificielle des aiguilles âgées de 1 an de *Pinus resinosa*, *Pinus banksiana* et *Pinus silvestris* engendrait une réduction de croissance significative sur l'élongation des nouvelles pousses une année après la défoliation. Plusieurs études attestent de ceci en ayant montré que les aiguilles de 1 an semblent être les sources d'hydrate de carbone pour l'élongation des pousses au début de la saison de croissance (Clausen et Kozlowski, 1967; Dickman et Kozlowski, 1968; Gordon et Larson, 1970). De plus, les aiguilles âgées de 1 an fournissent principalement les ressources nécessaires à l'expansion des nouvelles aiguilles de par leur activité photosynthétique (Deslaurier, 2000). Une fois que les nouvelles aiguilles sont formées, la croissance de la nouvelle pousse devient autosuffisante, car ces

dernières présentent une photosynthèse assez efficace (Little, 1974). De plus Ericsson (1978) a montré qu'une fois la croissance des nouvelles pousses terminée, les aiguilles de l'année exportaient leurs hydrates de carbones vers les branches, tiges et racines. Hors les larves de stade 4, 5 et 6 de la TBE se nourrissent des nouvelles aiguilles au cours du mois juin (Naveen et Wu, 2008). Cependant à ce moment les aiguilles ne sont pas complètement formées et ne possèdent pas un bilan photosynthétique suffisant, puisqu'elles le seront complètement au courant du mois de juillet (Ericsson, 1978). Par conséquent, les ressources exportées par les aiguilles âgées de 1 an s'alloueraient uniquement aux nouvelles aiguilles ayant été défoliées pour les reformer. Cette allocation de carbone se ferait au détriment de la formation de la nouvelle pousse.

Lorsque l'épidémie devient sévère, les larves après avoir défolié une bonne partie des nouvelles aiguilles, se nourrissent de celles âgées de 1 an (Carisey et Bauce, 1997). Au cours de la défoliation affectant les aiguilles âgées de 1 an, les sucres produits par les aiguilles âgées de 2 ans sont relocalisés pour reformer les aiguilles (Ericsson, 1980). Les aiguilles non seulement de 1 an mais également de 2 ans ont aussi les ressources nécessaires pour la formation du bois initial (Deslaurier, 2000). Donc, les ressources des aiguilles âgées de 1 et 2 ans n'étant plus disponibles pour la formation du bois initial, la croissance radiale des branches s'en retrouverait affectée l'année suivante. D'où le délai de 1 à 2 ans pouvant être observé entre la réduction de croissance en longueur et en largeur d'une branche au cours d'une épidémie de TBE.

Bien qu'un délai de 1 à 2 ans soit observé entre la réduction de croissance en longueur et en largeur au niveau de la branche, les résultats tendent à montrer un retard dans le temps de réduction de croissance de 1 à 2 ans en fonction de l'étagement. Il semble que plus la branche se situe dans les étages inférieurs de la cime vivante, plus sa réduction de croissance débute plus tôt dans le temps.

Les branches échantillonnées en 2007 et 2008 se situaient au niveau de la partie inférieure et moyenne de la cime vivante. Hors en prenant en considération la croissance de l'arbre au cours des 30 dernières années, les branches échantillonnées se situeraient probablement au moment de la dernière épidémie de TBE au niveau de la partie moyenne et supérieure de la cime vivante.

Régnière *et al.* (1989), en étudiant les densités de population de TBE à travers l'étagement de sapins baumier et d'épinette blanches, ont clairement découvert que les larves de deuxième stade étaient concentrées au niveau de la partie moyenne de la cime

vivante, alors que les larves des stades 3, 4 et 5 se retrouvaient plus au niveau de la partie supérieure de la cime verte. Carisey et Bauce (1997), de leur côté, suggèrent que les larves de tordeuse des bourgeons de l'épinette sont plus spécifiquement présentes au niveau de la partie moyenne de la cime vivante. De plus ces derniers ont étudié le développement larvaire en fonction de l'alimentation. Leurs résultats ont montré que le passage au stade larvaire suivant, pour les larves consommant des aiguilles de 1 an au niveau de la partie moyenne de la cime vivante survenait plus rapidement (2 jours plus tôt) comparativement aux larves ayant été nourries par de nouvelles aiguilles situées au niveau de la partie inférieure de la cime. De plus ils stipulent que la pose des œufs se ferait préférentiellement au niveau de la partie moyenne de la cime vivante. Outre ce phénomène, Leyva *et al.* (2000) ont montré que la tordeuse occidentale de l'épinette (*Choristoneura occidentalis*) (Freeman) avait une préférence pour les pousses plus longues lors de la ponte. Les TBE vont par ailleurs éviter de pondre non seulement sur des branches déjà défoliées, mais aussi à proximité d'œufs pondus par leurs semblables (Leyva *et al.*, 2003). Par conséquent, ce lépidoptère pondrait ses œufs au niveau des étages un peu plus supérieurs n'ayant pas été encore perturbés. La ponte se faisant à la fin du mois de juillet et au début du mois d'août (Morris, 1963), à une période de l'année où les pousses ont terminé leur croissance en longueur, les dommages au niveau de la croissance en longueur sont déjà causés par la défoliation survenue au cours du mois de juin. La nouvelle génération qui surviendra, agira l'été suivant. Cette chronologie de phénomènes semble expliquer le délai dans le temps de la réduction de croissance au niveau des branches, en fonction de l'étagement.

Relations entre la branche et la tige

L'évolution spatio-temporelle a montré que l'accroissement en longueur des branches a diminué 1 à 2 ans avant l'accroissement radial. Hors ce phénomène survient avant que la tige présente des réductions de croissance. Cependant il y a très peu d'études autour des relations existantes entre les branches et les tiges et aussi au sujet de l'allocation du carbone.

Les mécanismes d'allocation du carbone chez les arbres sont contrôlés par les relations sources-puits (Kozłowski, 1992). Les sources sont en fait les lieux de réserve en hydrates de carbone et les produits de la photosynthèse (Kramer et Kozłowski, 1979) d'ailleurs, la partie foliaire constitue la source principale (Riedacker *et al.*, 1993). Les puits, quant à eux, sont les lieux de consommation des hydrates de carbonés, comme le

développement de certains organes, la respiration, la sécrétion, et les mécanismes de résistance à certains stress (Bory et Clair-Maczulajtys, 1991).

D'après Li *et al.* (2002), l'accessibilité aux hydrates de carbone influence la croissance et la défoliation chez les pins et induit une réduction de la concentration en hydrates de carbone (Långström *et al.*, 1990) ce qui entraîne une réduction de croissance (Honkanen *et al.*, 1999). De plus, sachant que l'amidon est le principal composé d'hydrate de carbone (Webb, 1981), sa concentration diminue sous les effets d'une défoliation (Webb et Karchesy, 1977; Webb, 1981).

Walcroft *et al.* (2001) en étudiant l'allocation d'hydrate de carbone sur des *Pinus radiata* en fonction de la luminosité ont montré qu'au cours de la première année, les arbres ombragés compensent la perte causée par le manque de luminosité en augmentant l'allocation d'hydrate de carbone dédié à la croissance des branches. Ceci appuie les travaux de King (1997) qui trouva que chez les jeunes *Abies amabilis* ayant eu une croissance à l'ombre, ceux-ci présentaient une allocation des réserves plus importante vers les branches plutôt que vers la tige comparativement à ceux ayant eu une croissance sur des emplacements ensoleillés. Il y aurait donc un mécanisme qui permettrait d'augmenter la surface foliaire. Mais ces derniers ne mentionnent pas si cette allocation fut principalement destinée vers le rameau principal de la branche, ou plutôt vers les rameaux latéraux de la branche. Ayant uniquement étudié l'effet de la TBE sur le rameau principal de la branche et ayant observé une réduction de croissance à ce niveau, les résultats suggèrent que s'il y a allocation d'hydrates de carbone vers les branches au cours d'une défoliation, cette dernière sera destinée au développement des rameaux latéraux. D'après Ericsson *et al.* (1980), plusieurs études ont montré que le délai de réponse entre la défoliation et la réduction de croissance en diamètre des tiges est plus important lorsque ce sont les aiguilles de l'année qui sont défoliées. Ceci impliquerait le fait que les assimilats des aiguilles de l'année seraient alloués à la tige. Hors cette translocation se fera lorsque la pousse apicale annuelle de la branche sera terminée puisque la croissance de la nouvelle pousse se fait avec les ressources des aiguilles formées de l'année (Little, 1974). Ericsson (1980) propose même l'hypothèse qu'au cours d'une défoliation, le développement de nouvelles pousses au niveau des branches serait primordial pour l'arbre, afin de garder l'équilibre puits/source pour sa croissance normale. Les rameaux latéraux au niveau des branches seraient privilégiés d'après lui. En s'appuyant sur l'hypothèse apportée par Ericsson, le rameau principal de la branche est l'endroit le plus affecté au cours d'une défoliation. L'arbre afin de compenser la perte de sa surface foliaire, privilégierait la croissance des rameaux

latéraux des branches. Ceci se ferait au détriment de la croissance de sa tige. Mais cette allocation de ressources aux rameaux latéraux se ferait au détriment du rameau principal provoquant l'observation faite de la diminution de croissance drastique et constante du rameau principal au cours de la période épidémique.

Au niveau de la tige

De fortes réductions de croissance radiale sont présentes sur la majorité des tiges d'épinettes noires analysées. Ces réductions de croissances ont duré entre 1976 et 1985. Hors il s'avère dans la présente étude qu'un délai de réduction de croissance fut observé, avec une réduction de croissance débutant au niveau de la cime avant d'être détectée au niveau du tiers inférieur de l'arbre. Ce délai pouvant varier de 0 à 3 ans. De nombreux auteurs ont auparavant déjà décrits ce phénomène (Mott *et al.*, 1957; Stark et Cook, 1957; Blais, 1958; Ericsson *et al.*, 1980; Maclean, 1985; Piene, 1989; Krause et Morin, 1995b; Krause *et al.*, 2003) avec des hypothèses variées pour expliquer ce délai.

Les larves de TBE vont se nourrir des aiguilles de l'année (Archambault, 1983; Maclean, 1981; Mott *et al.*, 1957; Piene, 1980). Ceci a pour effet de diminuer la surface foliaire; et par conséquent la photosynthèse s'en retrouve affectée, diminuant la production de sucres et d'amidon. En effet Webb et Karchesy (1977) en étudiant la défoliation causée par la lymantride; lépidoptère pouvant se rapprocher à la TBE ont montré qu'elle provoquait une diminution des réserves de sucres au niveau des racines, des branches et aiguilles du pin douglas. Ils ont aussi montré que plus le niveau de défoliation était élevé, plus les réserves en sucres étaient faibles. Si on considère que les sucres et amidons sont les pré-requis pour assurer la croissance radiale des arbres, une diminution de ces derniers entrainerait une réduction de cette croissance. D'ailleurs il est très intéressant de noter que Parker et Houston (1971) démontrèrent qu'il y avait un effet direct de cette diminution des réserves en sucres et amidons sur la croissance de la cime des arbres. L'observation de ce délai serait dû au fait que les réserves entreposées au niveau des racines et à la base de l'arbre seraient attribuées à la formation des cernes de croissance au niveau de la partie inférieure de la tige au moment d'une épidémie (Ericsson *et al.*, 1980; Warin et Schlesinger 1985; Krause et Morin 1995a). Une autre hypothèse amenée par d'autres auteurs prétend que le délai pourrait être expliqué par le fait que l'arbre en cours de défoliation va prioriser la reconstitution de son feuillage plutôt que la formation de ses cernes de croissance, afin

de rétablir l'équilibre photosynthèse/respiration (Ericsson *et al.*, 1990; Waring et Schlesinger 1985; Piene 1989).

Effets de l'éclaircie commerciale

Tiges

L'éclaircie commerciale a accéléré la croissance des tiges d'épinettes noires au niveau de l'accroissement radial et en volume. Plusieurs auteurs pour différentes espèces ont également observé un effet de l'éclaircie commerciale sur l'accroissement radial (Pape, 1999; Aussenac et Granier, 1988), de même que sur la croissance en volume des tiges (Curtis et Marshall, 2002; Stinson, 1999). Ceci s'explique par le fait que la diminution de la compétition et l'augmentation de l'espacement entre les arbres entraînent un développement de la croissance plus en diamètre qu'en hauteur.

Quant à la croissance en hauteur (Figure 8), cette dernière n'a pas été affectée par l'éclaircie commerciale. Bien qu'ils aient pour la plupart travaillé sur des éclaircies précommerciales, certains auteurs n'ont également pas trouvé d'augmentation de croissance en hauteur des tiges après traitement (Vézina et Doucet, 1969; Harrington et Reukema, 1983; Ker, 1987; Barbour *et al.*, 1994; Morris *et al.*, 1994). Mäkinen et Isomäki (2004a) ont par ailleurs trouvé que plus l'intensité de l'éclaircie était importante plus l'accroissement en hauteur des tiges diminuait. L'espacement créé par l'éclaircie entraîne une diminution de la compétition pour la lumière entre les arbres restants, ce qui par conséquent conduit à une stagnation de l'accroissement en hauteur car l'accroissement radial est privilégié (Pothier, 2001).

Branches

Au niveau des branches, l'éclaircie commerciale ne semble pas avoir eu d'effets sur l'augmentation des différents accroissements sur le plan radial, en longueur, et en volume des branches. En effet ces dernières en fonction des trois types d'accroissement présentent aussi bien pour les branches issues de sites traités que de sites non traités les mêmes patrons de croissance. Il se peut que les éclaircies commerciales pratiquées sur les sites à l'étude soient de faible intensité, et aucune influence tangible sur la croissance a été observée. Les éclaircies commerciales ne semblent pas avoir suffisamment ouvert la canopée, permettant ainsi à la lumière de pénétrer au niveau des bas étages de l'arbre et ainsi agir sur l'augmentation de croissance des branches. Il est à noter que l'étude sur les conditions de croissance en diamètre des branches n'est pas totalement comprise et que le diamètre des branches serait en fait plus influencé par les conditions de luminosité, des régulateurs de croissance, du potentiel hydrique, ainsi que des capacités de respiration (Kozłowski et

Pallardy 1997). De plus Mäkinen (2002) a montré que la luminosité apparaissait comme le facteur premier pour l'accroissement en largeur des branches et que finalement la compétition entre les arbres influençait très peu l'accroissement radial de ces dernières. De plus Mäkinen et Hein (2006) ont démontré que plus la densité d'arbres par ha diminuait, plus les branches augmentaient de croissance en largeur. Mais encore Weiskittel *et al.* (2007) suggèrent qu'un arbre recevant plus de luminosité tend à augmenter la croissance radiale de ses branches. Ce qui est cohérent avec ce qu'affirment Mäkinen et Hein (2006) en disant qu'une forte compétition entre les arbres engendrerait des branches plus petites. Cependant Mäkinen (1999a) remarqua que les effets provoqués par la diminution de la densité du peuplement sur l'accroissement radial des branches étaient plus apparent au niveau de la partie moyenne et inférieure de la cime verte. Mäkinen et Hein (2006) ainsi que Mäkinen *et al.* (2001) ont remarqué que l'augmentation de la vigueur et de la croissance d'un arbre augmentait le nombre de nouvelles branches. Ceci n'a pas été étudié, mais il aurait été intéressant de voir s'il y a eu effectivement une augmentation du nombre de branches par verticilles après traitement. Cela aurait en partie pu expliquer l'observation faite sur la faible augmentation de croissance des branches peu de temps après le traitement, puisque les ressources sembleraient plus allouées à la formation de nouvelles branches plutôt qu'à l'augmentation en croissance des branches déjà existantes. D'après Lanner (1971,1976) ainsi que Gross et Pham-Nguyen (1987), le développement des branches repose sur plusieurs facteurs environnementaux et écophysologiques et que de ce fait elles furent influencées par différents facteurs ayant eu lieu au cours de cette période.

Une autre hypothèse peut être amenée. Il convient de noter que ces sites éclaircis ont essuyé vingt ans plus tôt une sévère épidémie de TBE. Pothier (1998) amène l'idée que la mortalité encourue par l'épidémie se compare à une auto-éclaircie, ayant donc eu lieu au cours de la fin des années 80, soit peu de temps avant les opérations de traitement sylvicoles. Ceci peut expliquer l'augmentation de croissance des branches mais également des tiges aussi bien au niveau des sites éclaircis que ceux non éclaircis. Mais cela n'a été évalué dans ce travail.

CONCLUSION

L'étude a permis de décrire l'évolution spatio-temporelle d'une épidémie de TBE sur les branches et tiges d'épinettes noires dans la région du Saguenay Lac-Sant-Jean. Nos hypothèses ont été confirmées, les tiges étaient affectées au niveau de leur accroissement radial alors que les branches l'étaient plus au niveau de leur accroissement en longueur. Les réductions de croissance causées par la TBE ont débuté au niveau des branches et ce fut l'accroissement en longueur qui a été réduit en premier. Des réductions de croissance ont débuté sur les branches situées en bas étages plus tôt dans le temps avant d'être observées au niveau des branches des étages supérieurs. Ces branches se situaient au moment de l'épidémie au niveau de la partie supérieure de l'arbre. Au niveau de la tige la diminution de l'accroissement s'est fait en premier au niveau de la cime pour ensuite se prolonger au cours du temps au niveau de la partie inférieure.

L'hypothèse de départ qui était que les branches allaient être stimulées par l'éclaircie commerciale a été rejeté, car l'augmentation de croissance débuta avant le traitement. Cependant au niveau des tiges l'éclaircie commerciale a accéléré l'augmentation de croissance radiale et en volume. L'explication de l'auto-éclaircie suite à la mortalité survenue au cours de l'épidémie reste à ce jour la plus adéquate bien que l'épinette noire ne soit pas particulièrement sujette à la mortalité au cours d'une épidémie de TBE.

Les deux études ont été conduites séparément et on ne peut négliger l'effet de l'épidémie de TBE ayant pu influencer ceux de l'éclaircie commerciale. L'étude de l'influence d'une sévère épidémie de TBE sur les effets d'une éclaircie commerciale serait intéressante et compléterait cette étude tout en apportant plus de clarté sur la compréhension de la croissance des arbres.

La méthodologie d'échantillonnage des branches a présenté quelques lacunes. Bien qu'elles aient été échantillonnées de manière équidistante l'une de l'autre le long de la cime verte, seules les trois premières branches situées au niveau des étages inférieurs étaient assez âgées pour permettre l'étude de la dernière épidémie de TBE. Une méthodologie plus adéquate serait de privilégier l'étude sur le tiers inférieur de la cime verte ayant des branches suffisamment âgées pour l'étude d'une épidémie de TBE. Pour l'échantillonnage des branches il faudrait noter avec précision la hauteur, l'orientation en fonction des quatre points cardinaux, l'angle d'insertion par rapport au tronc, mais aussi d'étudier

l'enselement de chaque branche et de les dénombrer au sein d'un verticille. En effet les terpènes de l'arbre hôte ont une action bénéfique au niveau de la ponte des TBE (Grant *et al.*, 2007). Hors la production de monoterpènes est liée à l'intensité de l'enselement, (Gleizes *et al.*, 1980; Gershezou et Croteau, 1991) et augmente avec celui-ci (Wang et Lincoln, 2004). Donc l'enselement aurait une influence sur l'invasion d'une branche par la TBE. Mais une trop forte concentration de monoterpènes agirait négativement sur la croissance des larves du 6^{ème} stade (Bauce *et al.*, 1994). Aucune littérature n'a encore traité en détail, l'effet des monoterpènes sur la croissance des larves des premiers stades. Ceci pourrait d'ailleurs en partie expliquer la grande variabilité présente au sein des résultats en ce qui concerne l'affectation des branches. Outre ce phénomène, le nombre de branches par verticille pourrait également avoir un impact au niveau de la variabilité d'affectation des branches car ceci pourrait indiquer quel est le nombre de branches disponibles à une certaine hauteur à une certaine année pour les TBE. Il faudrait échantillonner des branches avant, pendant et après épidémie, sur le même individu, et ensuite dix ans plus tard étudier l'arbre dans son entier.

RÉFÉRENCES

- ALTEYRAC, J., CLOUTIER, A., et ZHANG, S.Y. 2006. Characterization of juvenile wood to mature wood transition age in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) at different stand densities and sampling heights. *Wood Sci. Technol.* **40** (2) : 124-138.
- ARCHAMBAULT, L. 1983. Impact of defoliation caused by the spruce budworm on volume growth in three fir stands. *Can. For. Serv. Res. Notes*, **3** :17-19.
- AUSSENAC, G., et GRANIER, A. 1988. Effects of thinning on water stress and growth in Douglas-fir. *Can. J. For. Res.* vol. **18** : 100-105.
- BELYEA, R. M. 1952. Death and deterioration of balsam fir weakened by spruce budworm defoliation in Ontario. Part II. An assessment of the role of associated insect species in the death of severely weakened trees. *J. For.* **50** : 729-738.
- BARBOUR, R.J., FAYLE, D.C.F., CHAURET, G., COOK, J., KARSH, M.B., et RAN, S. 1994. Breast-height relative density and radial growth in mature jack pine (*Pinus banksiana*) for 38 years after thinning. *Can. J. For. Res.* **24**: 2439-2447.
- BAUCE, E., CRÉPIN, M., et CARISEY, N. 1994. Spruce budworm growth, development and food utilization on young and old balsam fir trees. *Oecologia*. **97**: 499-507.
- BLAIS, J. R. 1958. Effects of defoliation by spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) on radial growth at breast height of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) and white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss.). *For. Chron.* **34** : 39-47.
- BLAIS, J. R. 1962. Collection and analysis of radial growth data from trees for evidence of past spruce budworm outbreaks. *For. Chron.* **38** : 474-484.
- BLAIS, J. R. 1965. Spruce budworm outbreaks in the past three centuries in the Laurentide Park, Québec. *For. Sci.* **11**: 130-138.
- BLAIS, J. R. 1983a. Trends in frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in Eastern Canada. *Can. J. For. Res.* **13**: 539-547.
- BLAIS, J. R. 1983b. Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* **13** : 539-547.
- 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. *Revue d'Entomologie du Québec*. **29**: 27-39.
- BLAIS, J. R. 1985. Epidemiology of the spruce budworm in western Ontario: a discussion. *For. Chron.* **61**: 494-498.
- BORY, G. et CLAIR-MACZULAJTYS, D. 1991. Les métabolites de réserves : un outil de perception de la physiologie de l'arbre entier. *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides*. p 102. 489 pp.
- BOULANGER, Y., et ARSENEAULT, D. 2003. Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. *Can. J. For. Res.* **34** : 1035-1043.

- BRISSETTE, J.C., FRANK, Jr., R.M., STONE, T.L., et SKRATT, T.A. 1999. Precommercial thinning in a northern conifer stand: 18-years results. *For. Chron.* **75** : 967-972.
- BURNS, J., PUETTMANN, K.J., et PERALA, D. 1996. Strip thinning and spacing increases tree growth of young black spruce. *North. J. Appl. For.* **13** : 68-72.
- CARISEY, N., et BAUCE, E. 1997. Balsam fir foliar chemistry in middle and lower crowns and spruce budworm growth, development, food and nitrogen utilization. *J. Chem. Ecol.* **23** : 1963-1978.
- CARMEAN, W. H. 1972. Site Index curves for Upland Oaks in the Central States. *For. Sci.* **18** : 109-120.
- CLAUSEN, J.J et KOZLOWSKI, T.T. 1967. Food resources for growth of *Pinus resinosa* shoots. *Adv. Fron. Plant Sc.* **18** : 23-32.
- COOK, E. R., et HOLMES, R. L. 1986. User manual for program Arstan. pp. 50-65. *Dans Tree-ring chronologies of Western North America. R. L. Holmes et al., Editeurs. California, Eastern Oregon and Northern Great Basin. Chronology Series VI. Tucson, Univ. of Arizona.*
- CURTIS, R. O., et MARSHALL, D. D. 2002. Levels-of-growing-stock cooperative study in Douglas-fir : report no. 14- Stampede Creek : 30-years results. *Research-Paper-Pacific-Northwest-Research-Station, USDA Forest Service.* 543 :77.
- DESLAURIERS, A. 2000. Patrons d'allocations du carbon et réponse aux changements de températures et de CO₂ chez les conifères. Synthèse présentée à l'Université du Québec à Montréal comme exigence du cours Synthèse Environnementale ENV9402, 47 pp.
- DICKMAN, D. I., et KOZLOWSKI, T.T. 1968. Mobilization by *Pinus resinosa* cones and shoots of ¹⁴C-photosynthate from needles of different ages. *Am. J. Bot.* **55** : 900-906.
- DOUCET, R. 1990. Long Term Development of Black spruce Advance Growth Released by Cutting. *In The Sylvic and Ecology of Boreal Spruces, 1989 IUFRO working Party 1.05-12, Newfoundland. Edited by TIYUS, B.D., LAVIGNE, M.B., NEWTON, P.F., et MEADES, M.J. For. Can. Nfld. For. Res. Cent. Inf. Rep. N-X-271. pp. 113-121.*
- DYER, M.E et BAILEY, R.L. 1987. A test of six methods for estimating true height. *For. Sci.* **33** (1) : 3-13.
- ERICSSON, A. 1978. Seasonal changes in translocation of ¹⁴C from different age-classes of needles on 20-year-old scots pine trees (*Pinus sylvestris*). *Physiol. Plant.* **43**: 351-358.
- ERICSSON, A. 1980. Some aspects of carbohydrate dynamics in Scots pine trees (*Pinus sylvestris* L.). Thesis, University of Umeå, Sweden.
- ERICSSON, A., LARSSON, S., et TENOW, O. 1980. Effects of early and late season defoliation on growth and carbohydrate dynamics in Scots pine. *J. Appl. Ecol.* **17**: 747-769.

- FAHLVIK, N., EKÖ, P. R., et PETTERSSON, N. 2005. Influence of precommercial thinning grade on branch diameter and crown ratio in *Pinus sylvestris* in southern Sweden. *Scand. J. For. Res.* **20** : 243-251.
- FRITTS, H. C. 1976. *Tree rings and climate*. Academic Press, London, New York.
- GAGNON, R., MORIN, H., LORD, D., KRAUSE, C., CLOUTIER, S., SAVARD, G., et POTVIN, J. 1998. Les forêts d'épinette noire au québec : Recherche, nouvelles connaissances et applications en aménagement. Mémoire présenté au Conseil régional de concertation et de développement dans le cadre des consultations sur la mise à jour du régime forestier québécois.
- GARY, L. 1978. The vertical distribution of needles and branchwood in thinned and unthinned 80-years-old lodgepole pine. *Northwest Sci.* **52** : 303-309.
- GERSHENZON, J., et CROTEAU, R. 1991. Terpenoids, pp. 165-219, in ROSENTHAL G. A. and BERENBAUM M. R. (eds.). *Herbivores : Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*, 2 E, Vol. I : The Chemical Participants. Academic Press, New York pp. 165-219.
- GLEIZES, M., PAULY, G., BERNARD-DAGAN, C., et JACQUES, R. 1980. Effects of light on terpene hydrocarbon synthesis in *Pinus pinaster*. *Physiol. Plant.* **50** : 16-20.
- GORDON, J. C., et LARSON, P. R. 1970. Redistribution of ¹⁴C-labelled reserve food in young red pines during shoot elongation. *For. Sci.* **16** : 14-20.
- GRANT, G.G., JIAN GUO, MACDONALD, L., et COPPENS, M.D. 2007. Oviposition response of spruce budworm (*Lepidoptera Tortricidae*) to host terpenes and green-leaf volatiles. *Can. Ent.* **4** : 564-575.
- GREENBANK, D.O. 1963. Host species and the spruce budworm. *Mem. Entomol. Soc. Can.*, **31** : 219-223.
- GROSS, K., et PHAM-NGUYEN, T. 1987. The influence of constant longterm water stress on net photosynthesis and growth of young spruces (*Picea abies* (L.) Karst) and Douglas firs (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) in the field (in German with English summary). *Forstwiss Centralbl* **106** : 7-26.
- GUAY, R., GAGNON, R., et MORIN, H. 1992. A new automatic and interactive tree ring measurement system based on line scan camera. *For. Chron.* **68**: 138-141.
- HARRINGTON, C.A., et REUKEMA, D.L. 1983. Initial shock and long-term stand development following thinning in a Douglas-fir plantation. *For. Sci.* **29** : 33-46.
- HOLMES, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in treering dating and measurement. *Tree-Ring Bull.*, **43** : 69-78.
- HONKANEN, T., HAUKIOJA, E., et KITUNEN, V. 1999. Responses of *Pinus sylvestris* branches to simulated herbivory are modified by tree sink/source dynamics and external resources. *Func. Ecol.* **13** : 126-14.

- JOZSA, L. A., et MIDDLETON, G. R. 1997. Les caractéristiques déterminant la qualité du bois : nature et conséquences pratiques. In. Forintek Canada corp., Sainte-Foy.
- KER, M.F., 1987. Effects of spacing on balsam fir: 25-year results from Green River spacing trials. In Proceeding of the precommercial thinning workshop, Fredericton, N.B., Can. For. Serv., Maritime region, pp. 58-75.
- KING, D. A. 1997. Branch growth and biomass allocation in *A. amabilis* saplings in contrasting light environments. *Tree Physiol.* **17** : 251-258.
- KOZLOWSKI, T. T. 1992. Carbohydrate sources and sinks. *Bot. Rev.* **58** : 107-222.
- KOZLOWSKI, T. T., et PALLARDY, S. G. 1997. Physiology of woody plants. Academic Press, San Diego, CA.
- KOZLOWSKI, T. T., et WINGET, C. H. 1964. The Role of Reserves in Leaves, Branches, Stems, and Roots on Shoot Growth of Red Pine. *Am. J. Bot.* **51** : 522-529.
- KRAMER, P. J., et KOZLOWSKI, T. T. 1979. Physiology of Woody Plants. Academic Press, New York.
- KRAUSE, C. 1997. The use of dendrochronological material from buildings to get information about past spruce budworm outbreaks. *Can. J. For. Res.* **27**: 69-75.
- 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** : 23-31.
- KRAUSE, C, et MORIN, H. 1995a. Impact of spruce budworm defoliation on the number of latewood tracheids in balsam fir and black spruce. *Can. J. For. Res.* **25**: 2029-2034.
- KRAUSE, C, et MORIN, H. 1995b. Changes in radial increment in stems and roots of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) after defoliation by spruce budworm. *For. Chron.* **6**: 747-754.
- KULMAN, H.M. 1965. Effects of artificial defoliation of pine on subsequent shoot and needle growth. *For. Sci.* **11** : 90-98.
- LÅNGSTRÖM, B., TENOW, O., ERICSSON, A., HELLQVIST, C., et LARSSON, S. 1990. Effects of shoot pruning on stem growth, needle biomass, and dynamics of carbohydrates and nitrogen in Scots pine as related to season and tree age. *Can. J. For. Res.* **20** : 514-523.
- LANNER, R.M. 1971. Shoot growth pattern of loblolly pine. *For. Sci.* **17** : 486-487.
- LANNER, R.M. 1976. Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth potential. In :CANNELL, M.G.R., LAST, F.T. (eds). *Tree physiology and yield improvement*. Academic Press, London, pp 223-243.

- LAVIGNE, M.B., DONELLY, J.G et VAN NOSTRAND, R.S. 1987. A spacinf trial in a precommercially thinned stand of black spruce at North Pond : Stemwood production during the first five years after thinning. Information Report N-X-262, Newfoundland Forestry Centre, St John's, N.F.
- LARSON, P.R. 1969. Wood formation and teh concept of the wood quality. Bull. Yale School For. **74** : 1-54.
- LEYVA, K.J., CLANCY, K.M., et PRICE, P.W. 2000. Oviposition preference and larval performance of the western spruce budworm (*Lepidoptera : Tortricidae*) En. Ent. **29** : 281-289.
- LEYVA, K.J., CLANCY, K.M., et PRICE, P.W. 2003. Oviposition strategies employed by the western spruce budworm : tests of predictions from the phylogenetic constraints hypothesis. Agri. For. Ent. **5** : 9-16.
- LITTLE, S. 1974. Effects of fire on temperate forests:northeastern United States.In: KOZLOWSKI,T.T.;AHLGREN,C.E. Fire and ecosystems.New York,NY:Academic Press:251-277. New York,NY: Academic Press: 251-277.
- LI, M.H., HOCH, G., et KÖRNER, C. 2002. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. Trees. **16** : 331-337.
- LOACH, K., LITTLE, C. H. A. 1973. Production, storage, and use of photosynthate during shoot elongation in balsam fir (*Abies balsamea*). Can. J. Bot. **51** : 1161-1168.
- MACLEAN, D. A. 1981. Impact of defoliation by spruce budworm populations on radial and volume growth of balsam fir: a review of present knowledge. Mitt. Forstl.Dundes.Wien. **142**: 293-306.
- MACLEAN, D. A. 1985. Effects of spruce budworm outbreaks on forest growth and yield, pp. 148-175. *Dans* Recent advances in spruce budworms research. Proc. CANUSA Spruce Budworms Research Symp. 16-20, Sept., 1984, Bangor, C. J. Sanders, R. W. Stark, E. J. Mullins et J. Murphy, *Éditeur*. Can. For. Sen/., Ottawa, Ont.
- MÄKINEN, H. 1999a. Effect of stand density on radial growth of branches of Scots pine in southern and central Finland. Can. J. For. Res. **29** : 1216-1224.
- MÄKINEN, H. 1999b. Growth, suppression, death, and self-pruning of branches of Scots pine in southern and central Finland. Can. J. For. Res. **29** : 585-594.
- MÄKINEN, H. 2002. Effect of stand density on the branch development of silver birch (*Betula pendula* Roth.) in central Finland. Trees Struct. Funct. **16** : 346-353.
- MÄKINEN, H., et HEIN, S. 2006. Effect of wide spacing on increment and branch properties of young Norway spruce. Eur. J. For. Res. **125** : 239-248.
- MÄKINEN, H., et ISOMÄKI, A. 2004a. Thinning intensity and growth of Scots pine stands in Finland. For. Ecol. Manage. **201** : 311-325.

- MÄKINEN, H., SARANPÄÄ, P., et LINDER, S. 2001. Effect of nutrient optimization on branch characteristics in *Picea abies*. *Scand. J. For. Res.* **16** : 354-362.
- MAPINFO CORPORATION. 2003. MapInfo Professionnal Version 7.5. MapInfo Corporation, Troy, USA.
- MAYOR, X., et RODÀ, F. 1993. Growth response of holm-oak (*Quercus ilex*) to commercial thinning in the Montseny mountains (NE Spain). *An. Sci For.* **50** : 247-256.
- Ministère des Ressources naturelles du Québec. 2003. La tordeuse des bourgeons de l'épinette. Biologie, hôtes et comportement. Fiche descriptive.
- MORIN, H., et LAPRISE, D. 1990. Histoire récente des épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du Lac Saint-Jean (Québec) : une analyse dendrochronologique. *Can. J. For. Res.* **20**: 1-8.
- MORIN, H. 1998. Importance et évolution des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'est du Canada: l'apport de la dendrochronologie. *Géographie physique et Quaternaire.* **52** : 237-244.
- MORRIS, R. F. 1963. The dynamics of epidemic spruce budworm populations. *Mem. Entom. Soc. Can.* No. 31.
- MORRIS, D.M., BOWLING, C., et HILLS, S.C. 1994. Growth and form responses to pre-commercial thinning regimes in aerially seeded jack pine stands : 5TH YEAR RESULTS. *For. Chron.* **70** : 780-787.
- MOTT, D.G., et NAIRN, L.D., and COOK, J.A. 1957. Radial growth in forest trees and effects of insect defoliation. *For. Sci.* **3** : 286-304.
- NAVEEN, K. V., et WU, J. 2008. Modeling Spruce Budworm Population Revisited : Impact of Physiological Structure on Outbreak Control. *Bull. Math. Bio.* **70** : 769-784.
- O'NEIL, L.C. 1962. Some effects of artificial defoliation on the growth of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) *Can. J. Bot.* **40** : 273-280.
- PAPE, R. 1999. Influence of Thinning and Tree Diameter Class on the Developpment of Basic Density and Annual Ring Width in *Picea abies*. *Scand. J. For. Res.* **14** : 27-37.
- PARKER, J. et HOUSTON, D.R. 1971. Effects of repeated defoliation on root and root collar extractives of sugar maple trees. *For. Sci.* **17** : 91-95.
- PIENE, H. 1980. Effects of insect defoliation on growth and foliar nutrients on young balsam fir. *For. Sci.* **26** : 665-673.
- PIENE, H. 1981. Early growth responses to operational spacing in young balsam fir stands on the Cape Breton Highlands, Nova Scotia. *Can. For. Serv. Marit. For. Res. Cent. Inf. Rep. M-X-125.*
- PIENE, H. 1989. Spruce budworm defoliation and growth loss in young balsam fir : recovery of growth in spaced stands. *Can. J. For. Res.* **19** : 1616-1624.

- POTHIER, D., 1998. Développement de sapinières éclaircies exposées à une épidémie de tordeuse de bourgeons de l'épinette. *Forest. Chron.* **74** : 91-99.
- POTHIER, D. 2001. Twenty-year results of precommercial thinning in a balsam fir stand. *For. Ecol. Manage.* **168** : 177-186.
- RÉGNIÈRE, J., et FLETCHER, R.M. 1983. Direct measurement of spruce budworm (*Lepidoptera : Tortricidae*) larval dispersal in forest stand. *Environ. Entomol.* **12** : 1532-1538.
- REGNIERE, J., LYSYK, T.J., et AUGER, M. 1989. Population density estimation of spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem) (*Lepidoptera : Tortricidae*) on balsam fir and white spruce from 45-cm mid-crown branch tips. *Can. Ent.* **121** : 267-281.
- RIEDACKER, A., DREYER, E., PAFADNAM, C., JOLY, H., et BORY, G. 1993. *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides.* p.102.
- RUEL, J.C., HORVATH, R., UNG, C.H., et MUNSON, A. 2004. Comparing height growth and biomass production of black spruce trees in logged and burned stands. *For. Ecol. Manage.* **193** : 371-384.
- RUHA, T., et VARMOLA, M. 1997. Precommercial thinning in naturally regenerated Scots pine stands in northern Finland. *Silva Fennica.* **31** : 401-415.
- SAS Institute Inc., 2003. JMPin® version 5.1: Statistics and graphic guide. SAS Institute Inc., Cary, N.C., 101 P.
- SCHWEINGRUBER, F.H., ALBRECHT, H., BECK, M., HESSEL, J., JOOS, K., KELLER, D., KONTIC, R., LANGE, K., NIEDERER, M., NIPPEL, C., SPANG, S., SPINNLER, A., STEINER, B., et WINKLER-SEIFERT, A. 1986. Abrupte Zuwachsschwankungen in Jahrringabfolgen als ökologische Indikatoren. *Dendrochronologia* **4** : 125-183.
- SONDERMAN, D.L., et RAST, E.D. 1988. Effect of thinning on mixed-oak stem quality. Research paper northeastern forest experiment station vol. NE-618. 6 p.
- STARK, R. W. et COOK, J. A. 1957. The effects of defoliation by the lodgepole needle miner. *For. Sci.* **3**: 376-396.
- STINSON, S.D., 1999. 50 years of low thinning in second growth Douglas-fir. *Forest. Chron.* **75** : 401-405.
- STOKES, M.A., et SMILEY, T.L. 1968. An introduction to tree-ring dating. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA : 73 pp.
- SWETNAM, T.W., WICKMAN, B.E., PAUL, H.G., et BAISAN, C.H. 1995. Historical patterns of western spruce budworm and Douglas-fir tussock moth outbreaks in the northern Blue Mountains, Oregon, since AD. 1700. Res. Pap. PNW-RP-484. Portland, Oregon. U.S. Dep. Agric, For, Sen/., Pacific Northwest Research Station. 27 p.

- VALENTINE, H.T., LUDLOW, et A.R, FURNIVAL, GM. 1994. Modeling crown rise in even-aged stands of Sitka spruce or loblolly pine. *For. Ecol. Manage.* **69** : 189-197.
- VAN LAAR, A., et AKÇA, A. 2007. *Forest Mensuration*. 2nd ed., 383p.
- VÉZINA, P.E., et DOUCET, R. 1969. L'effet d'une éclaircie sur la croissance quinquennale d'un peuplement de sapin baumier âgé de 15 ans. *Nat. Can.* **96** : 225-242.
- WALCROFT, A.S., WHITEHEAD, D., KELLIHER, F.M, ARNETH, A et SILVESTER, W.B. 2001. The effects of long-term, partial shading on growth and photosynthesis in *Pinus Radiata* D. Don Trees. *For. Eco. Manage.* **163** : 151-163.
- WANG, M., et LINCOLN, D. E. 2004. Effects of light intensity and artificial wounding on monoterpene production in *Myrica arifera* from two different ecological habitats. *Can. J. Bot.* **82** : 1501-1508.
- WARING, R. H., et SCHLESINGER, W. H. 1985. *Forest Ecosystems, Concepts and Management*. Academic Press, New York, USA.
- WEBB, F. E. 1955. Biological assesment of aerial forest spraying against the spruce budworm in New Brunswick. I. Timing of operations. *For. Chron.* 31: 342-352.
- WEBB, W. L. 1981. Relation of starch content to conifer mortality and growth loss after defoliation by the Douglas-fir TUSSOCK MOTH. *For. Sci.* **27** :224-232.
- WEBB, W. L. et KARCHESY, J. J. 1977. Starch content of Douglas-fir defoliated by the tussock moth. *Can. J. For. Res* **7** : 186-188.
- WEISKITTEL, A.R., MAGUIRE, D.A, et MONSERUD, R.A. 2007. Response of branch growth and mortality to silvicultural treatments in coastal Douglas-fir plantations : Implications for predicting tree growth. *For. Ecol. Manage.* **251** : 182-194.

ANNEXE 1

**RELEVÉ DE VÉGÉTATION ET POURCENTAGE DE RECOUVREMENT DES
STRATES MUSCINALES, HERBACÉES ET ARBUSTIVES.**

Tableau 9 : pourcentage de recouvrement des espèces de la strate muscinale sur les sites d'échantillonnage (n=15)

Site	<i>Pleurozium shreberi</i>	<i>Polytrichum sp</i>	<i>Sphagnum sp</i>	<i>Ptilium cristacastrensis</i>	<i>Hylocomium splendens</i>	<i>Dicranum sp</i>	<i>Cladina mitis</i>	<i>Dryopteris disjuncta</i>
LBEC95	68%	7%	8%					
LBTEM	17%	4,5%	13%	1%	2%	1%		
LCEC96	32%	1%	32%	≤ 5%	13%			
LCEC98-1	10%	7%	9%		67,5			
LCEC98-2	25%	2%	40%	12,5%				10%
LCTEM	32%	1%		6%				
SLEC97	60,5%	1,5%	1%		3%			
SLTEM	37%	2%		3%		1%		
LJEC96	54%			2%				
LJTEM	56%			19%				
HEB95-2	3%		32%	1%	11,5%			
LAEC98	15,5%	13%			17,5%	3%		
LATEM	14,5%		51%	3%		2%		
MVEC97	72%					5%		
MVEC98	40%	5%	2%	2%	20,5%		2%	

Note : ≤ 5% : Pourcentage de recouvrement inférieur à 5%.

Tableau 10 : pourcentage de recouvrement des espèces de la strate herbacée sur les sites d'échantillonnage (n=15)

Site	<i>Cornus canadensis</i>	<i>Maiantheme canadense</i>	<i>Linnaea borealis</i>	<i>Coptis groenlandica</i>	<i>Clintonia borealis</i>	<i>Trientalis borealis</i>	<i>Aralia nudicaulis</i>	<i>Oxalis montana</i>
LB5	34,12%							
LB5N	3%	1%		1%			1%	
LC6	2%	1%	16,75%					
LC7	11,66%							
LC8	31,25%		5,5%	3%		2,5%		≤1%
LCN	5,5%	6,3%	3%		≤1%			
SL2	1,66%	3%			3%			
SL2N	5%	5,66%	2%	13%	13%	3%	3%	
LJ1	7%							
LJ1N								
HEB9	3%							
LA10								
LA10	7,5%							
N								
MV3								
MV4				≤1%				

Note : ≤1% : Pourcentage de recouvrement inférieur à 1%.

Tableau 11 : pourcentage de recouvrement des espèces de la strate arbustive sur les sites d'échantillonnage (n=15)

Site	<i>Picea mariana</i>	<i>Vaccinium myrtilloides</i>	<i>Kalmia angustifolia</i>	<i>Gaulthera hispidula</i>	<i>Vaccinium angustifolium</i>	<i>Lycopodium obscurum</i>	<i>Ledum groenlandicum</i>	<i>Rubus chamaemorus</i>
LB5			25,5%		30,5%		≤1%	
LB5N	1%	3%	16,75%				16,75%	
LC6	≤1%	7%	2,5%					
LC7	20%	10%	5,33%	53,33%				
LC8	1,33%	10%		6%				
LCN	31,33%	6,33%	≤1%					
SL2	21,16%	12,16%	8%					
SL2N	1%	1%				3%		
LJ1	1%	7%	21,75%	1%	3%			
LJ1N		1%	3%					
HEB9	8%	≤1%						
LA10	60,5%			21,75%				
LA10N				26,25%				8,5%
MV3	3%							
MV4	1%			47,5%				

Note : ≤1% : Pourcentage de recouvrement inférieur à 1%.

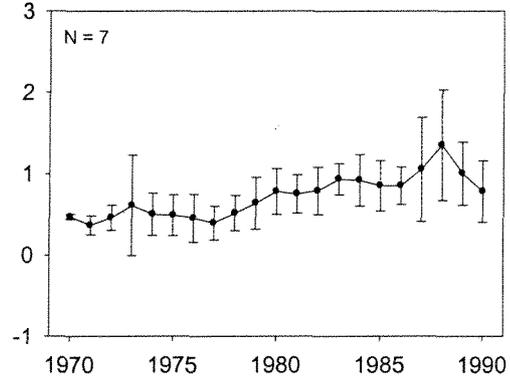
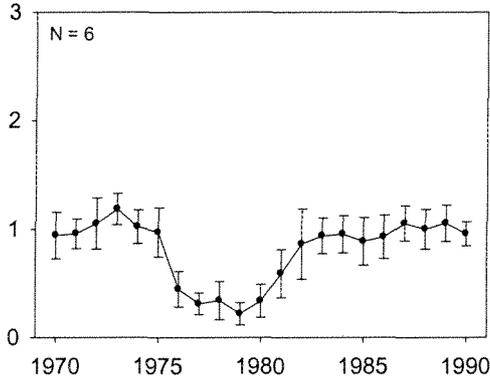
ANNEXE 2

**COURBES MOYENNES DE L'ACCROISSEMENT RADIAL, EN LONGUEUR ET
EN VOLUME DE 1970 À 1990**

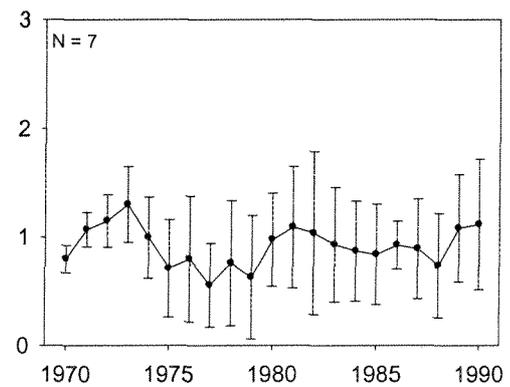
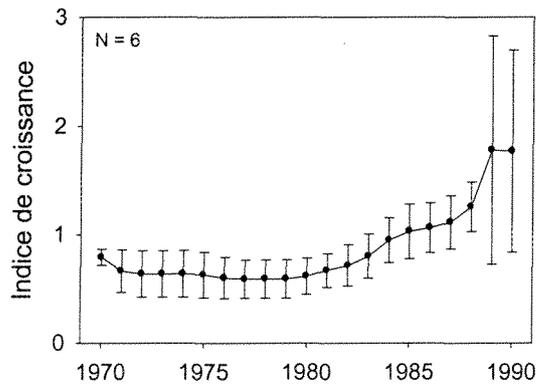
TIGES

BRANCHES

Accroissement radial



Accroissement en hauteur (tige)/ longueur (branche)



Accroissement en volume

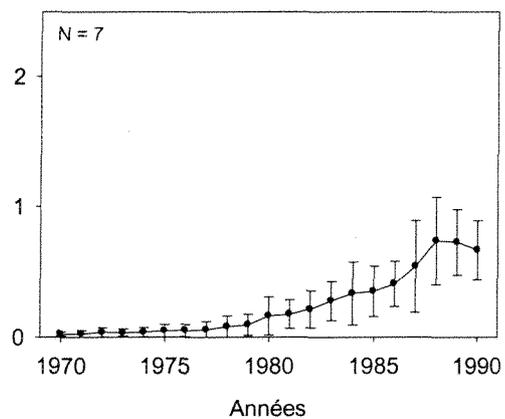
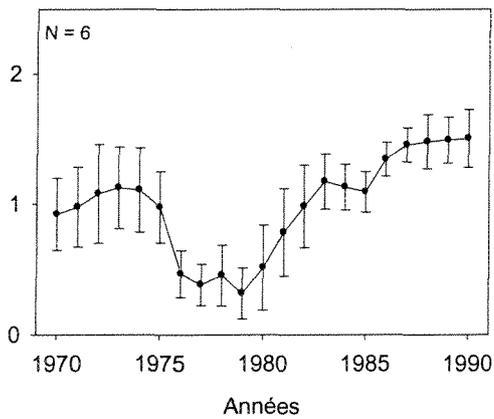
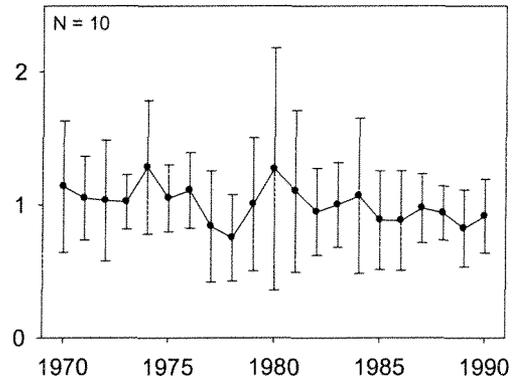
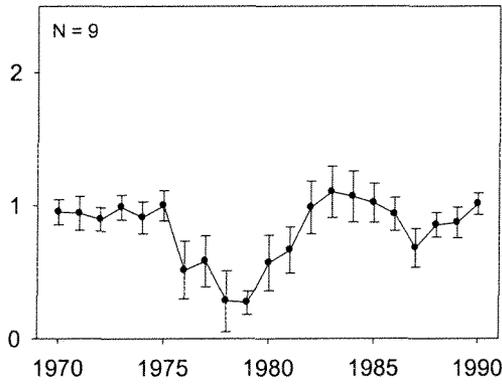


Figure 11 : Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site HEB9. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.

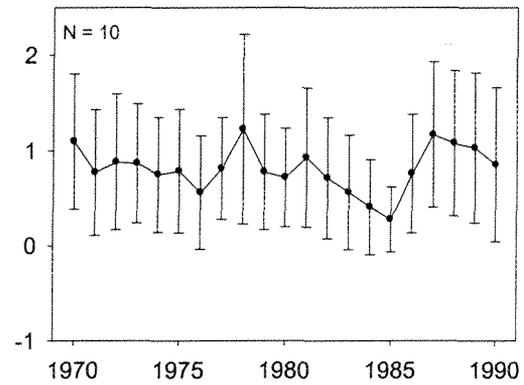
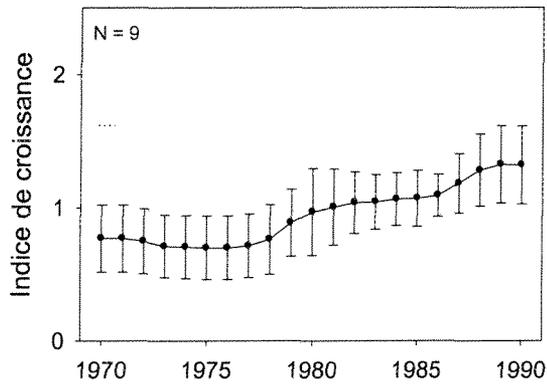
TIGES

BRANCHES

Accroissement radial



Accroissement en hauteur (tige)/ longueur(branche)



Accroissement en volume

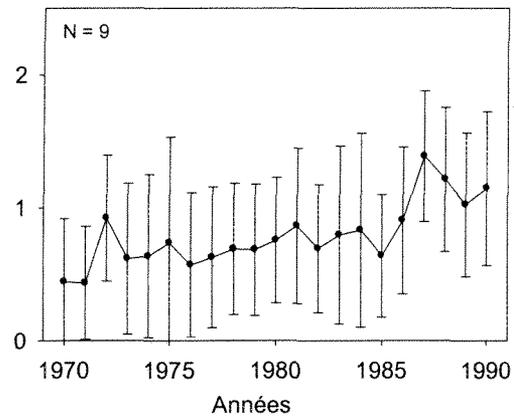
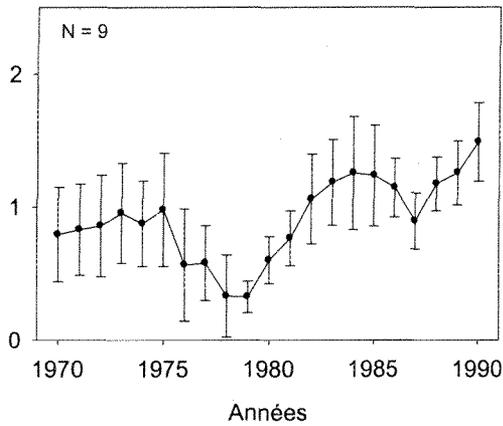
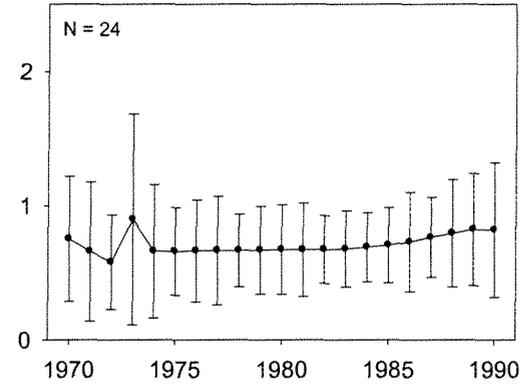
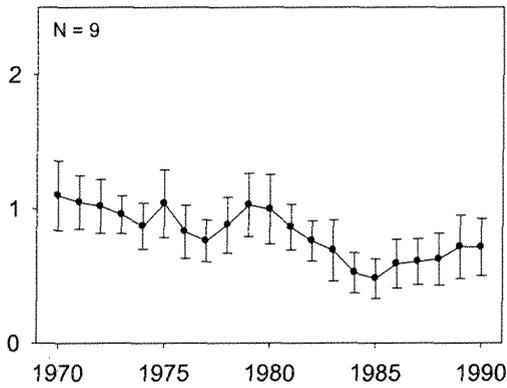


Figure 12: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LA10 et LAN. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.

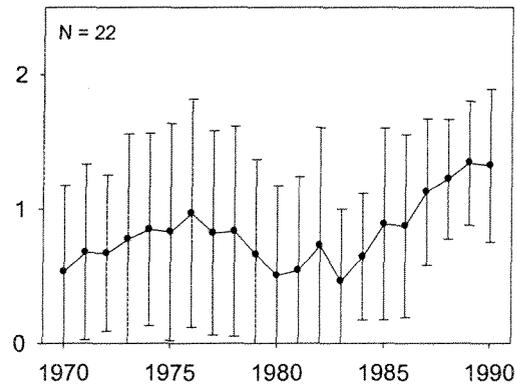
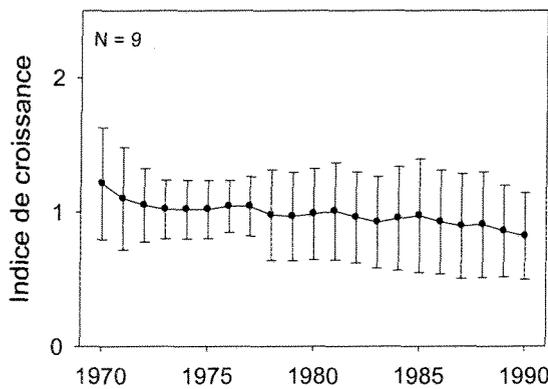
TIGES

BRANCHES

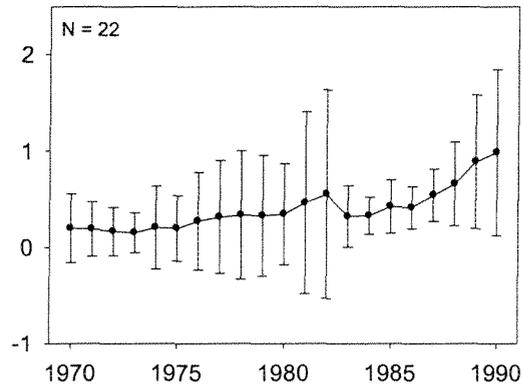
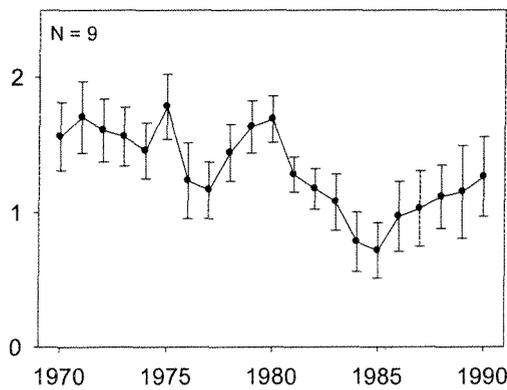
Accroissement radial



Accroissement en hauteur (tige)/ longueur (branche)



Accroissement en volume



Années

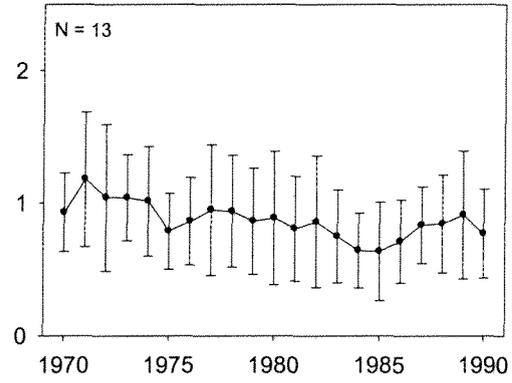
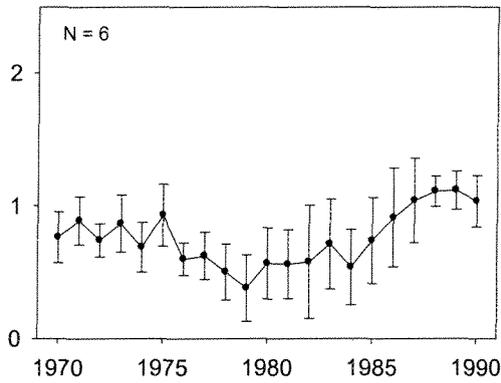
Années

Figure 13: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LB5 et LBN. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.

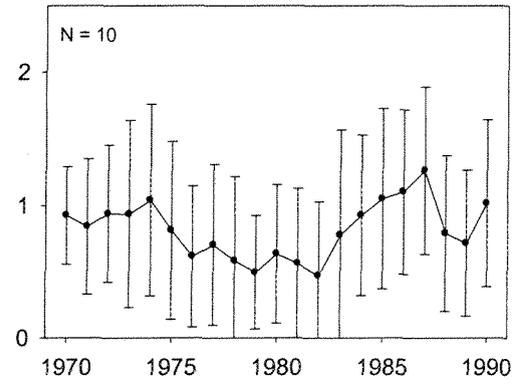
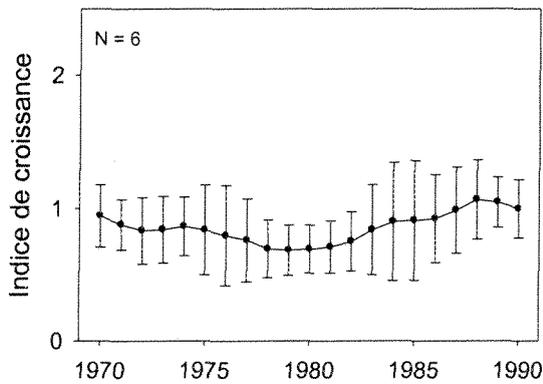
TIGES

BRANCHES

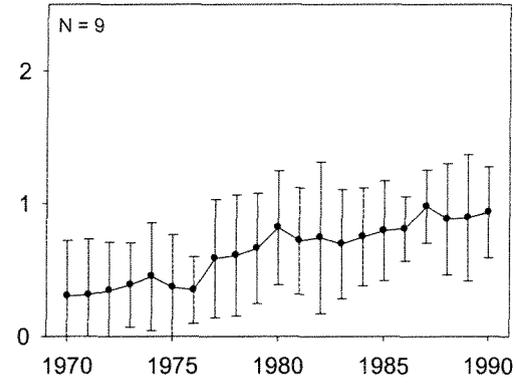
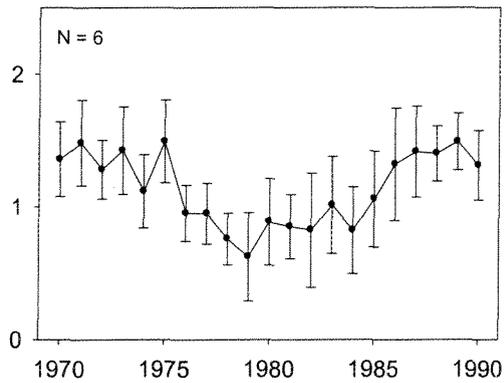
Accroissement radial



Accroissement en hauteur (tige)/ longueur (branche)



Accroissement en volume



Années

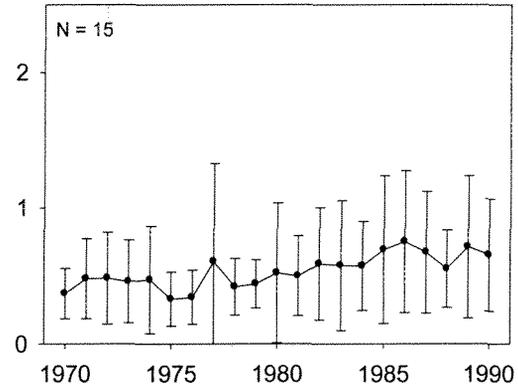
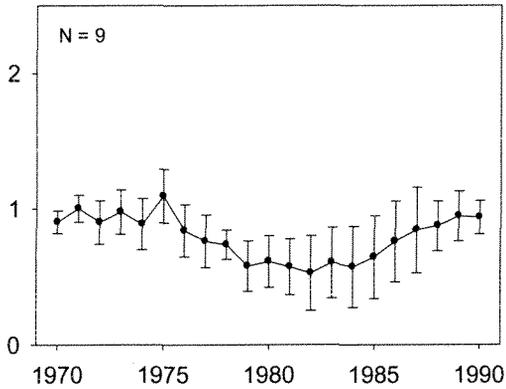
Années

Figure 14: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LC6. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.

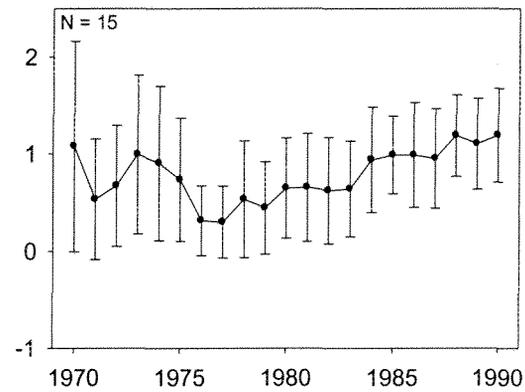
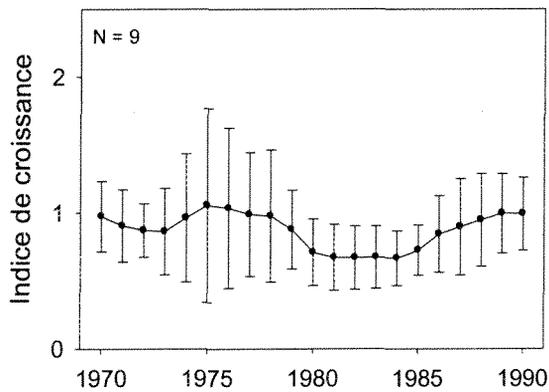
TIGES

BRANCHES

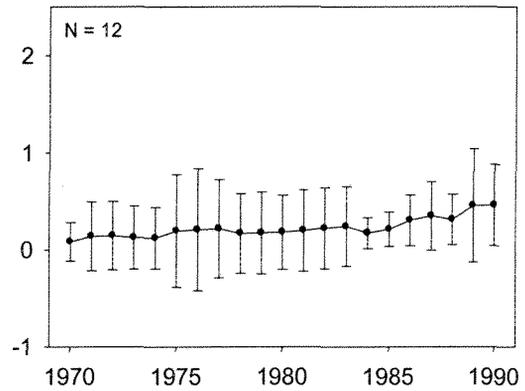
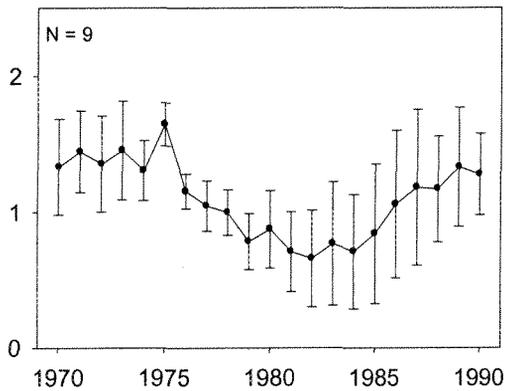
Accroissement radial



Accroissement en hauteur (tige)/ longueur (branche)



Accroissement en volume



Années

Années

Figure 15: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LC8 et LC8N. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.

TIGES

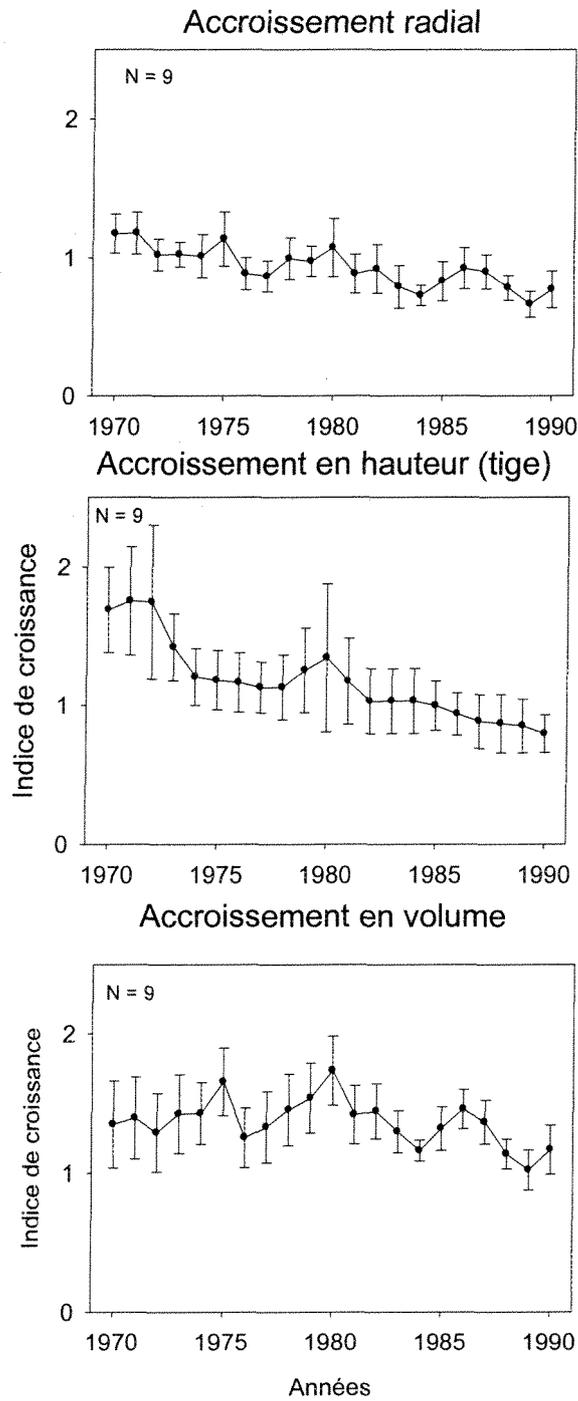
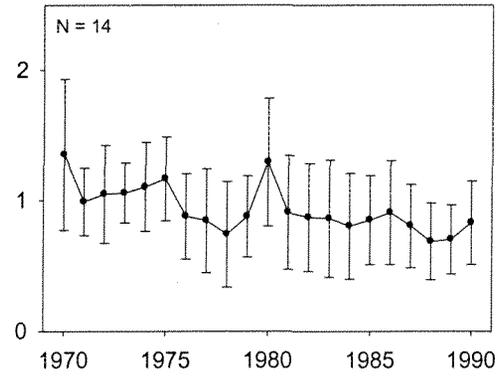
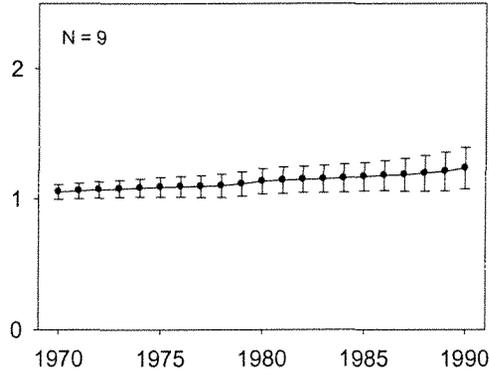


Figure 16: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges en fonction des années pour les épinettes noires du site LJ1 et LJN. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches, elles ne furent pas assez âgées pour l'analyse.

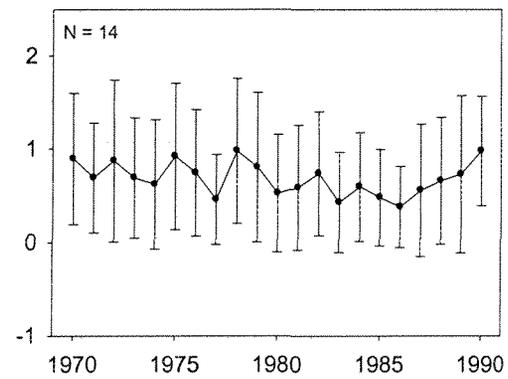
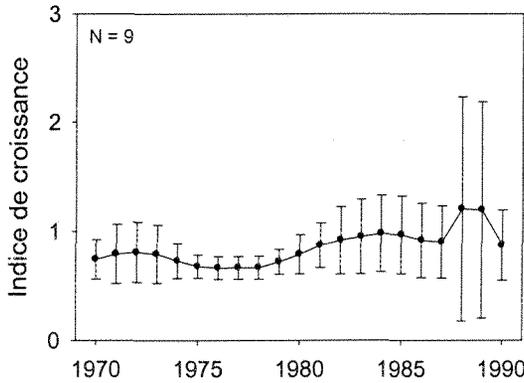
TIGES

BRANCHES

Accroissement radial



Accroissement en hauteur (tige)/ longueur (branche)



Accroissement en volume

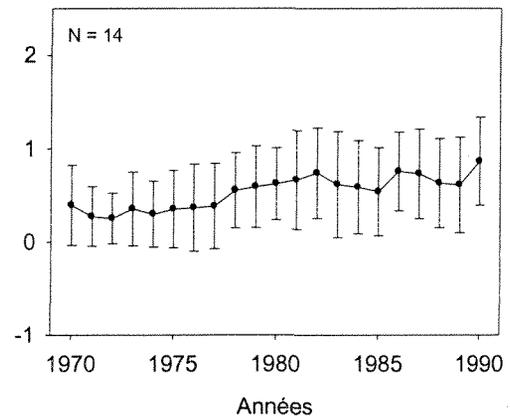
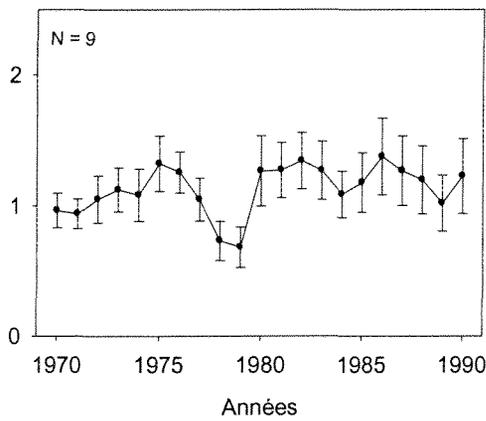
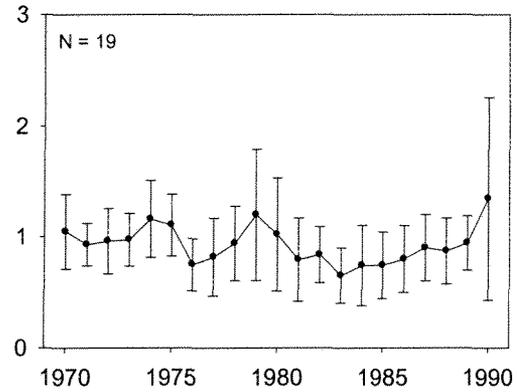
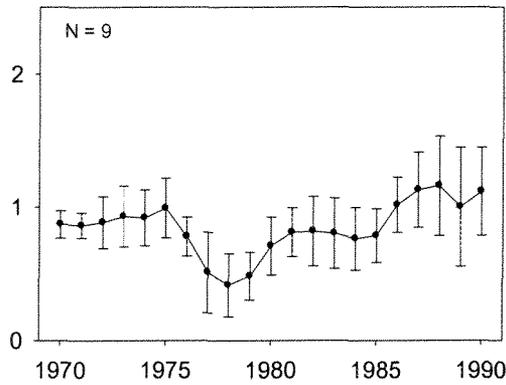


Figure 17: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site MV3 et MV3N. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.

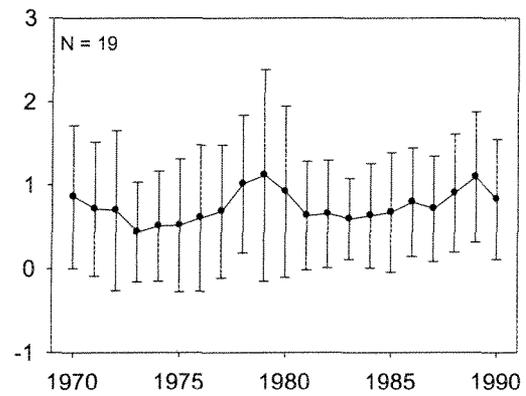
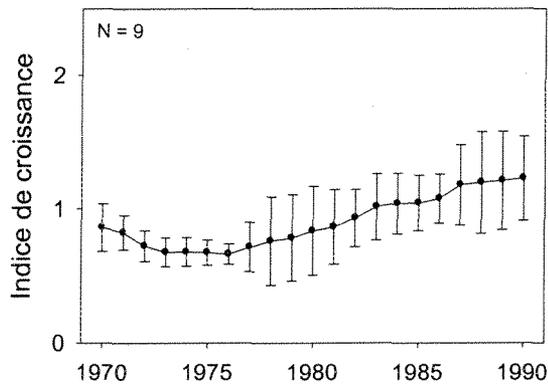
TIGES

BRANCHES

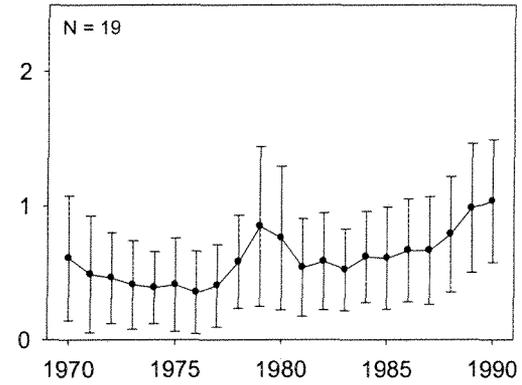
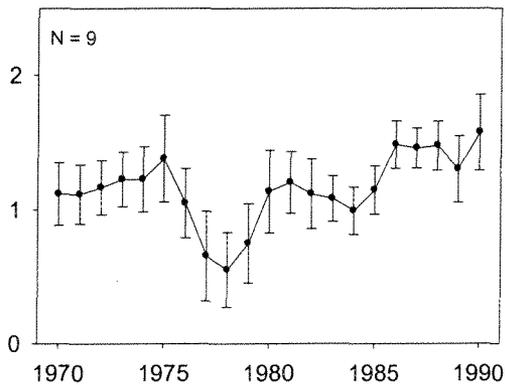
Accroissement radial



Accroissement en hauteur (tige)/ longueur (branche)



Accroissement en volume



Années

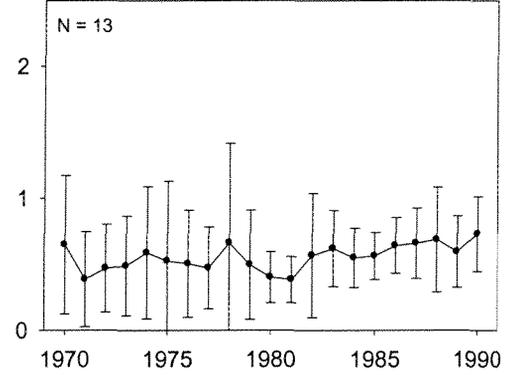
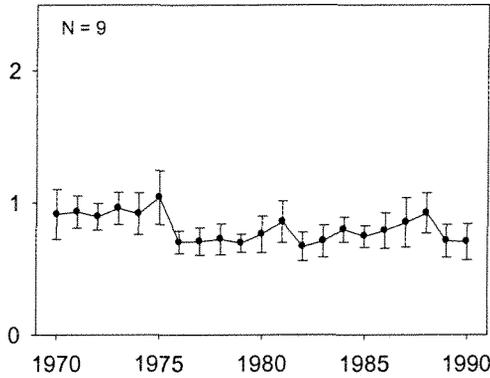
Années

Figure 18: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site MV4 et MV4N. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.

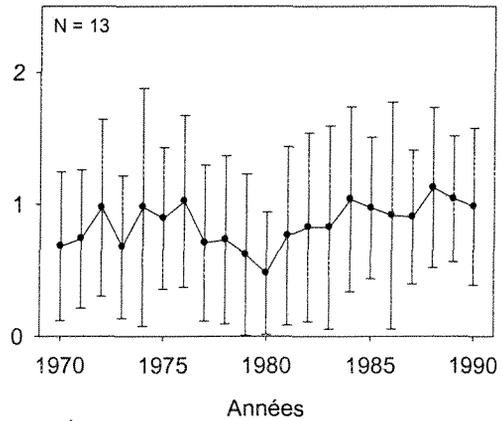
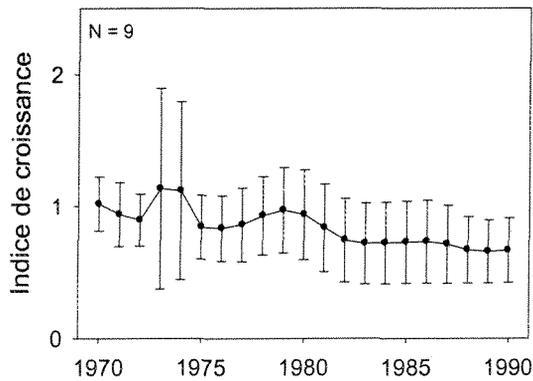
TIGES

BRANCHES

Accroissement radial



Accroissement en hauteur (tige)/ longueur (branche)



Accroissement en volume

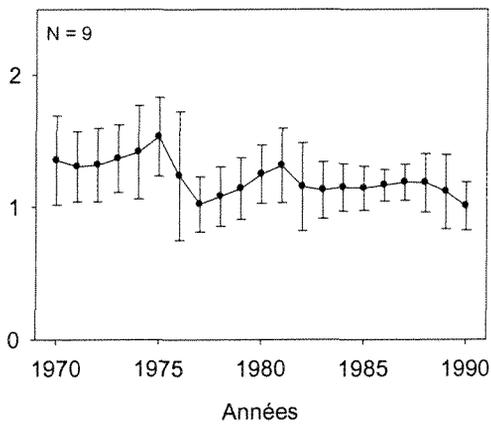


Figure 19: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site SL2 et SLN. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site.

ANNEXE 3

**COURBES MOYENNES DE L'ACCROISSEMENT RADIAL, EN LONGUEUR ET
EN VOLUME DE 1990 À 2008**

Tableau 12 : Analyse de variance à un facteur de l'accroissement radial, en longueur et en volume pour les tiges de chaque site.

Site	Partie	Source	a) Accroissement radial				b) Accroissement en hauteur				c) Accroissement en volume			
			dl	MS	F Ratio	Prob > F	dl	MS	F Ratio	Prob > F	dl	MS	F Ratio	Prob > F
LJ1 + LJN	Tige	Années	15	155.10	1.0601	0.4061	15	0.078	2.7783	0.0017	15	0.748	4.8046	<.0001
		Années	15	0.175	2.6387	0.0104	15	0.032	1.3099	0.2527	15	0.051	1.0908	0.4017
SL2 + SLN	Tige	Années	14	1.992	5.8831	<.0001	14	0.403	0.9003	0.5618	14	0.454	1.8038	0.0535
		Années	14	1.245	1.8464	0.0778	14	0.35	2.6696	0.0118	14	0.097	0.2104	0.9983
MV3 + MV3N	Tige	Années	15	0.394	2.0171	0.0238	15	0.133	1.2536	0.2516	15	2.702	11.815	<.0001
		Années	15	0.13	5.6007	<.0001	15	0.049	1.2381	0.2957	15	0.673	12.813	<.0001
MV4 + MV4N	Tige	Années	14	1.365	6.5313	<.0001	14	0.098	0.8306	0.6343	14	2.104	4.6376	<.0001
		Années	14	0.134	1.6123	0.1846	14	0.358	0.9189	0.55	14	0.36	1.5202	0.1635
LB5 + LBN	Tige	Années	16	0.262	0.8243	0.6551	16	0.148	0.5279	0.9252	16	0.116	0.6107	0.8671
		Années	16	0.1	1.0517	0.4331	16	0.093	0.8531	0.6222	16	0.282	3.7458	0.0006
LC6	Tige	Années	14	1.493	3.1097	0.0008	14	0.059	1.7885	0.0561	14	0.379	4.2432	<.0001
LC7 + LC7N	Tige	Années	15	0.323	3.2288	0.0003	15	0.162	2.8746	0.0012	15	1.099	5.9366	<.0001
		Années	15	0.122	7.2401	<.0001	15	0.037	1.094	0.3992	15	0.135	2.0632	0.042
LC8 + LC8N	Tige	Années	15	0.521	1.6007	0.0921	15	0.114	1.4257	0.1558	15	0.491	5.6063	<.0001
		Années	15	0.713	1.5729	0.1379	15	0.21	0.4196	0.9616	15	0.032	0.3089	0.9907
HEB9	Tige	Années	16	0.186	6.3401	<.0001	16	0.603	0.6507	0.8329	16	1.771	8.4192	<.0001
LA10 + LAN	Tige	Années	14	0.723	31.6142	<.0001	14	0.163	1.3518	0.1988	14	5.133	54.0745	<.0001
		Années	14	0.389	7.88	<.0001	14	0.015	0.0863	1	14	1.855	13.1775	<.0001

Tableau 13 : Analyse de variance à un facteur de l'accroissement radial, en longueur et en volume pour les branches de chaque site.

		a) Accroissement radial					b) Accroissement en longueur					c) Accroissement en volume			
Site	Partie	Source	dl	MS	F Ratio	Prob > F	dl	MS	F Ratio	Prob > F	dl	MS	F Ratio	Prob > F	
LJ1 + LJN	Branche	Années	15	4.538	14.3554	<.0001	15	0.392	1.4498	0.1273	15	26.556	30.0817	<.0001	
		Années	15	1.248	6.2028	<.0001	15	0.068	1.0681	0.4015	15	5.277	8.4339	<.0001	
SL2 + SLN	Branche	Années	14	10.015	23.2382	<.0001	14	0.624	2.798	0.0006	14	7.89	12.8528	<.0001	
		Années	14	0.34	1.6436	0.0826	14	0.046	1.3088	0.2224	14	6.615	15.068	<.0001	
MV3 + MV3N	Branche	Années	15	2.93	5.6882	<.0001	15	0.962	4.2016	<.0001	15	10.764	24.3497	<.0001	
		Années	15	0.304	2.457	0.0057	15	0.158	5.0693	<.0001	15	1.816	4.7193	0.0001	
MV4 + MV4N	Branche	Années	14	1.184	4.4194	<.0001	14	1.618	5.3545	<.0001	14	12.255	24.8268	<.0001	
		Années	14	0.59	2.0621	0.0151	14	0.263	1.9802	0.0207	14	1.405	6.3271	<.0001	
LB5 + LBN	Branche	Années	16	8.386	17.765	<.0001	16	0.268	2.4488	0.0017	16	37.709	32.2792	<.0001	
		Années	16	5.214	9.1837	<.0001	16	0.338	1.8463	0.0292	16	21.961	17.0822	<.0001	
LC6	Branche	Années	14	1.887	2.6597	0.001	14	0.348	1.4425	0.1301	14	3.938	11.5249	<.0001	
LC7 + LC7N	Branche	Années	15	0.652	3.0789	<.0001	15	0.55	3.288	<.0001	15	2.913	11.6059	<.0001	
		Années	15	0.671	1.8376	0.0329	15	0.135	1.3225	0.193	15	0.668	1.8549	0.0308	
LC8 + LC8N	Branche	Années	15	4.971	12.9353	<.0001	15	0.493	2.8393	0.0003	15	30.029	29.649	<.0001	
		Années	15	5.265	8.4378	<.0001	15	0.118	0.6683	0.8118	15	19.334	12.6015	<.0001	
HEB9	Branche	Années	16	6.052	18.1454	<.0001	16	0.056	0.6842	0.8097	16	31.741	42.4605	<.0001	
LA10 + LAN	Branche	Années	14	157.746	1.3669	0.167	14	0.698	5.1529	<.0001	14	1.288	5.0102	<.0001	
		Années	14	0.189	1.1699	0.301	14	0.339	0.8556	0.608	14	3.528	3.8367	<.0001	

TIGES

BRANCHES

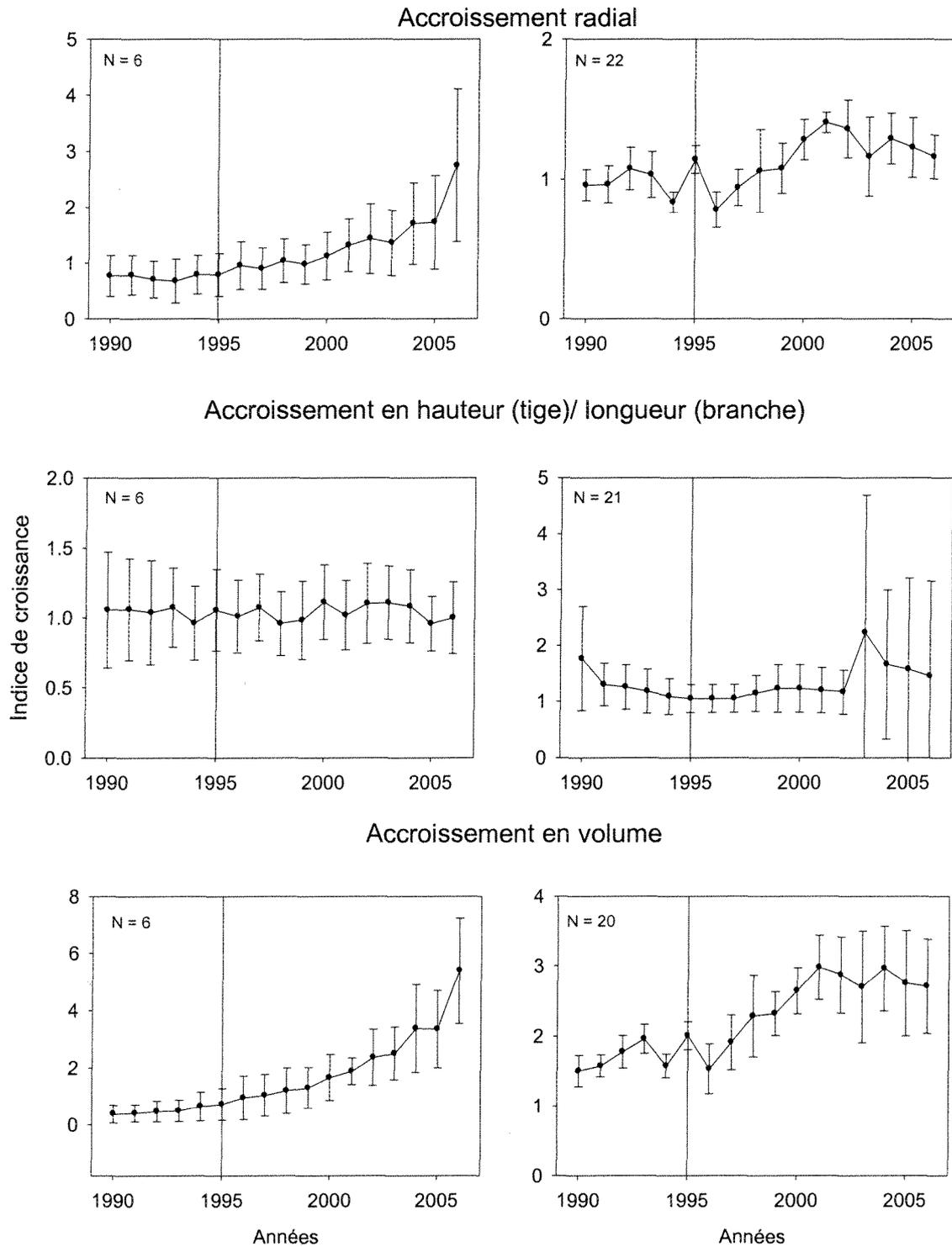


Figure 20: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site HEB9. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.

TIGES

BRANCHES

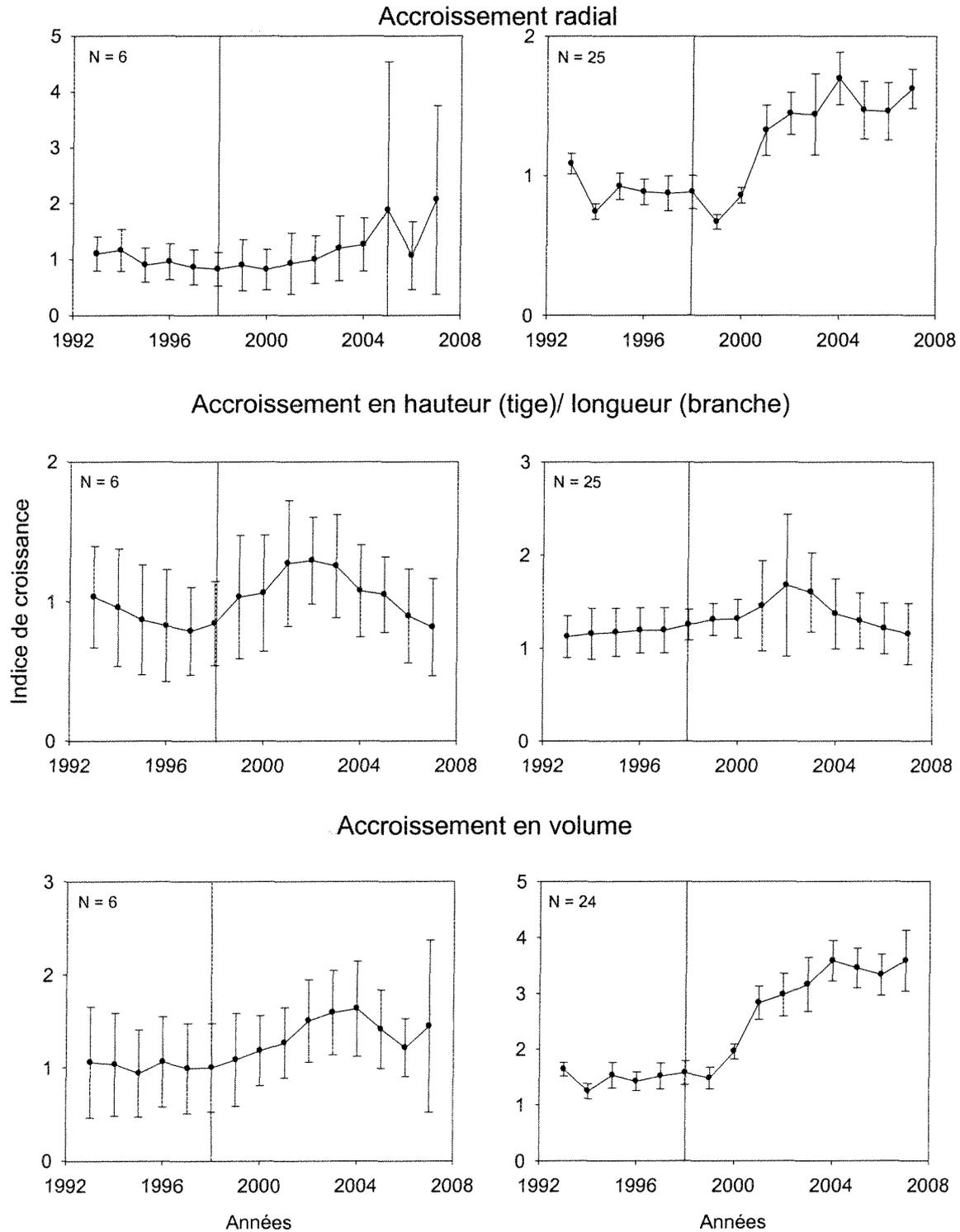


Figure 21: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LA10. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.

TIGES

BRANCHES

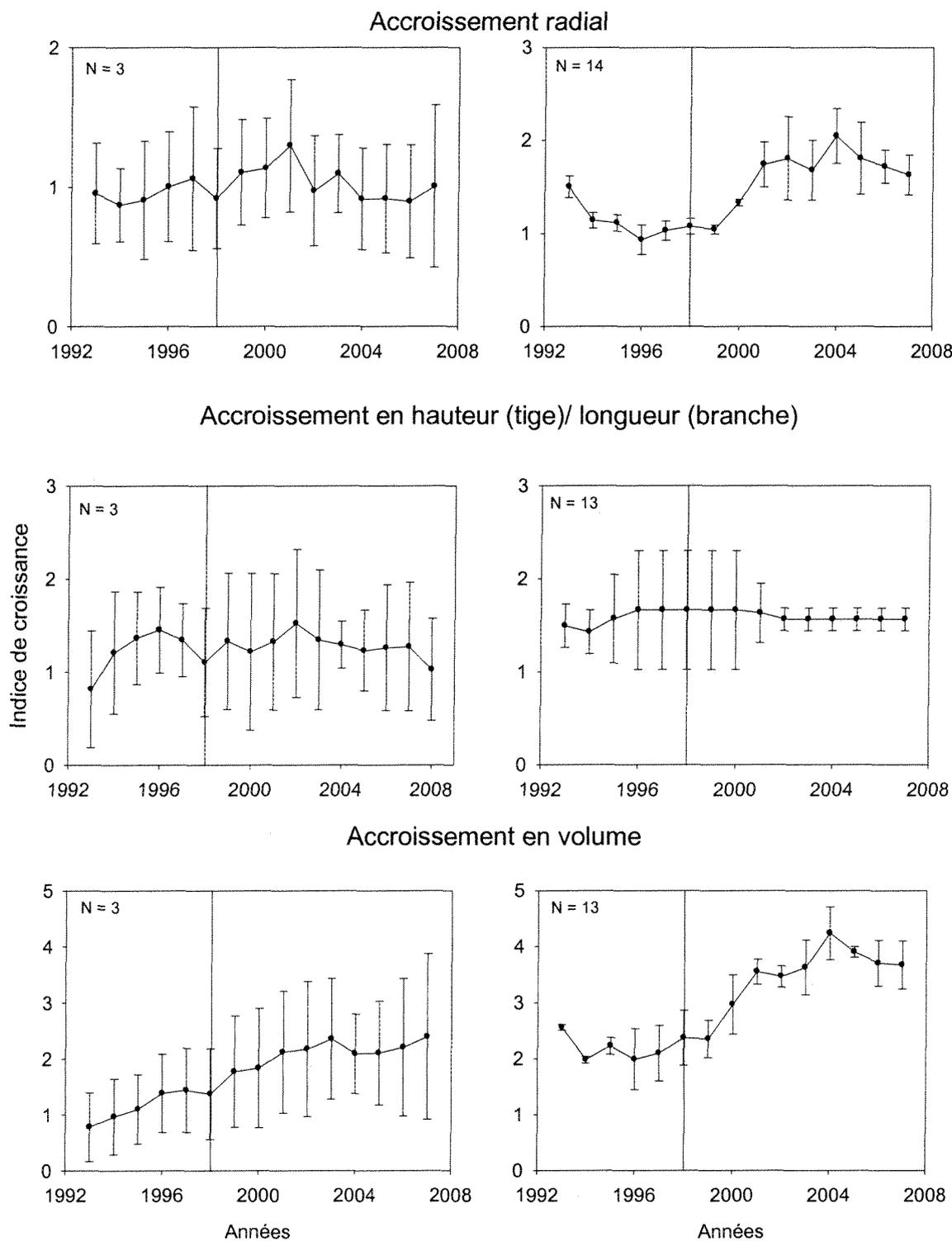


Figure 22: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LAN. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement, ici il est à titre indicatif.

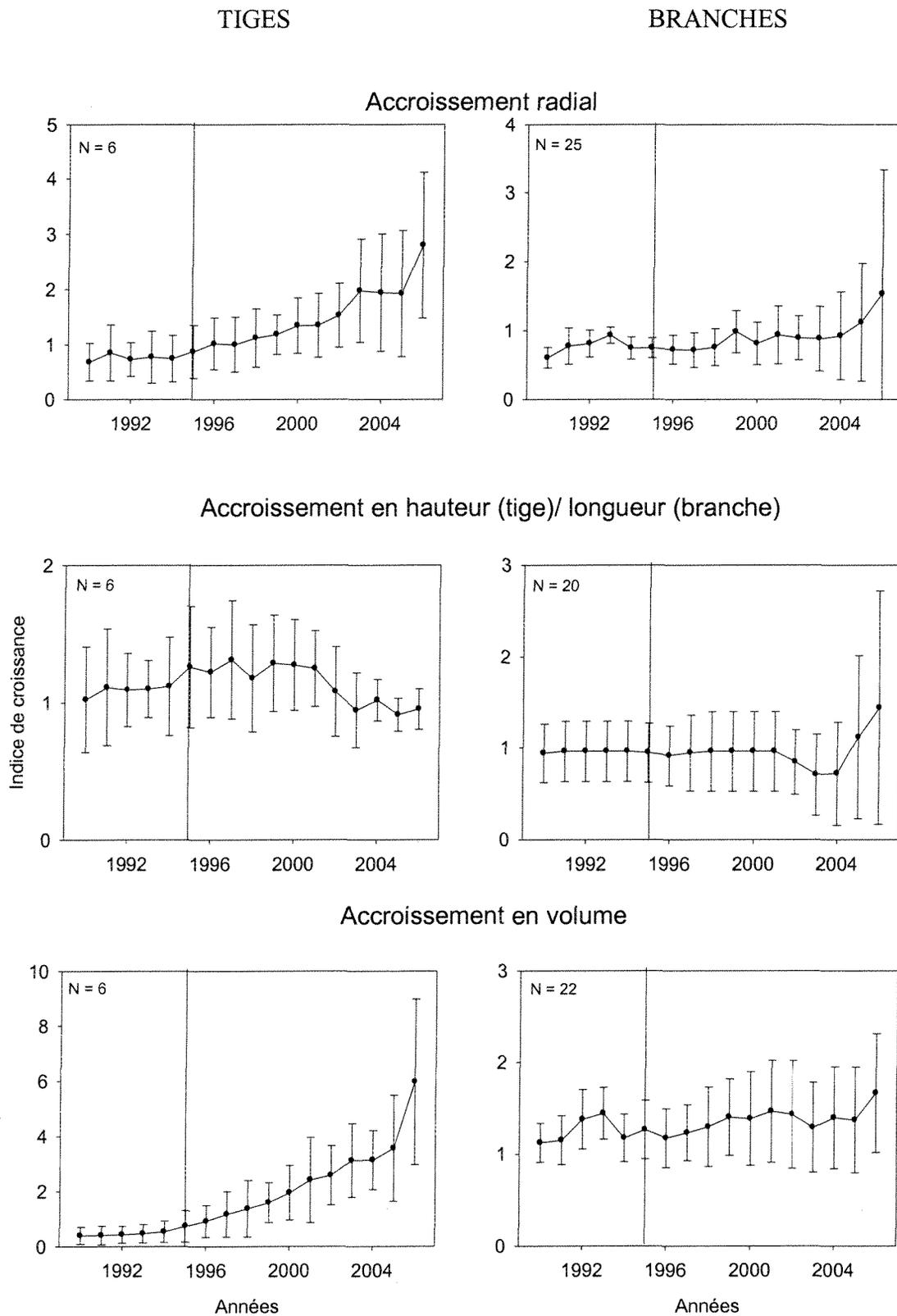


Figure 23: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LB5. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.

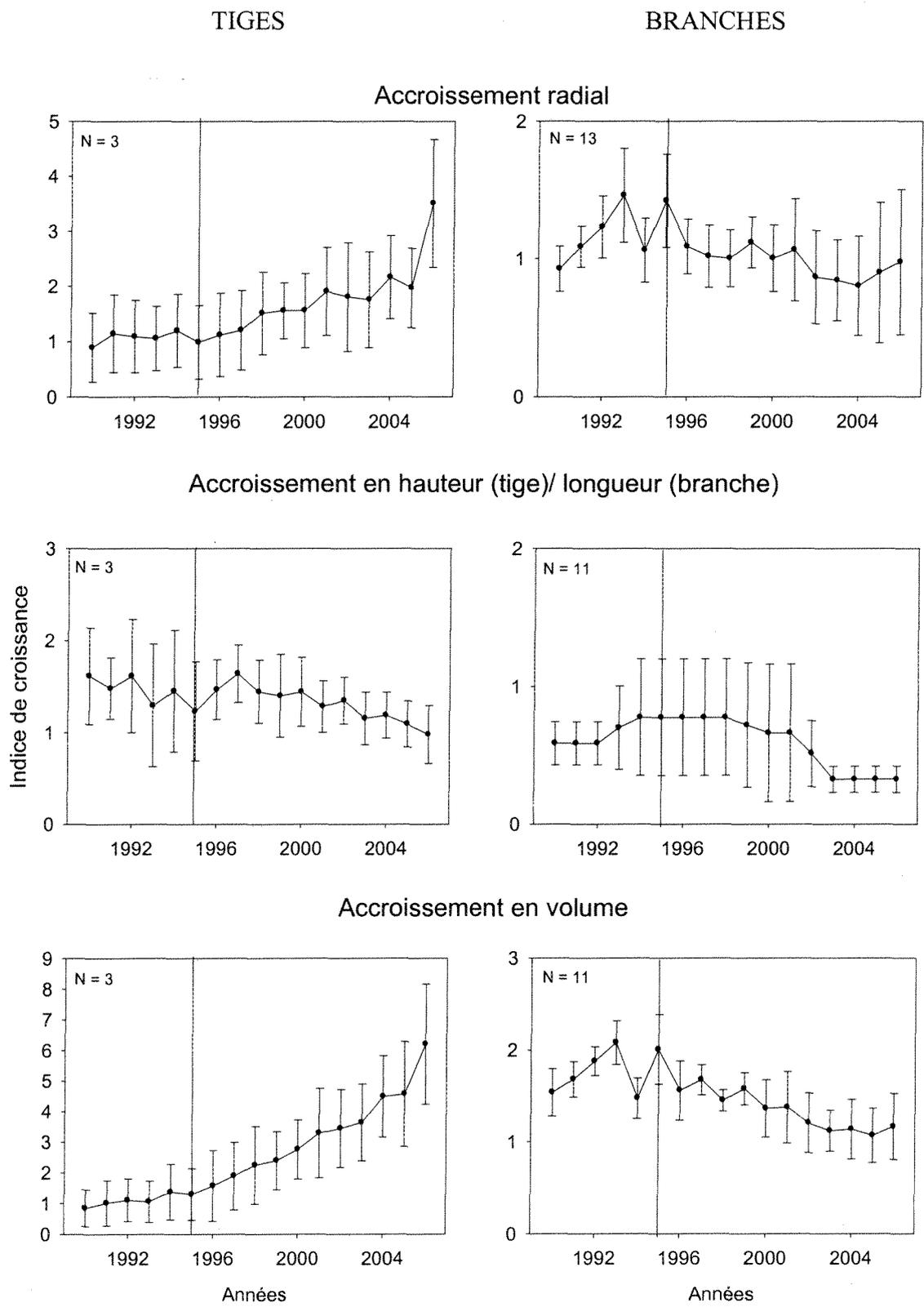


Figure 24: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LBN. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement, ici il est à titre indicatif.

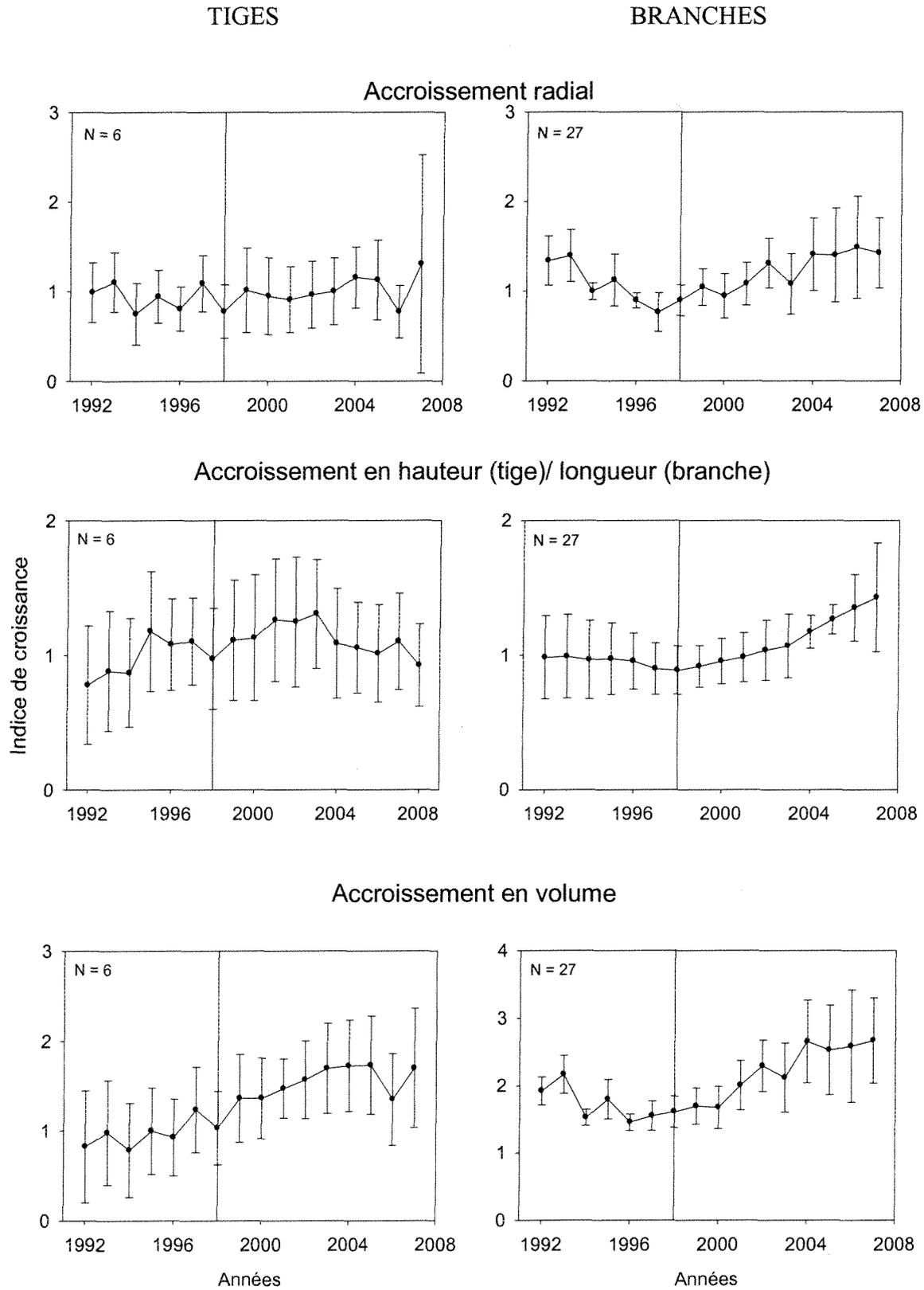
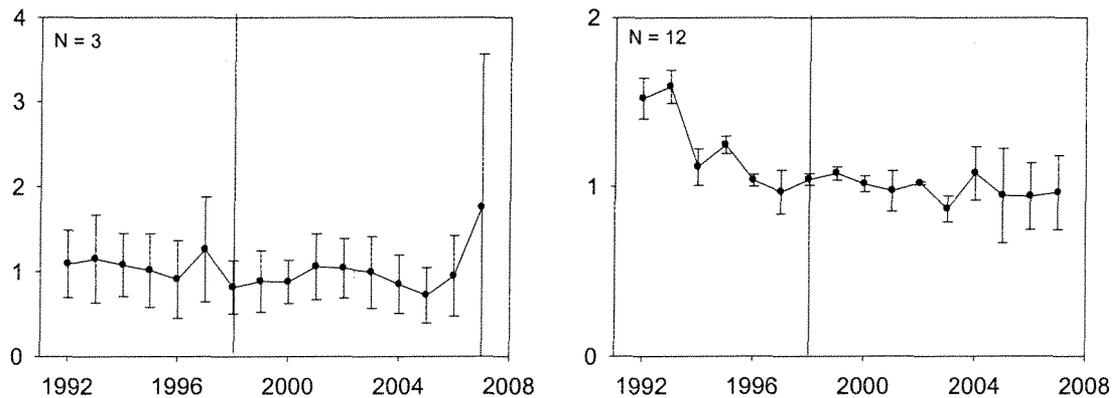


Figure 25: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LC7. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.

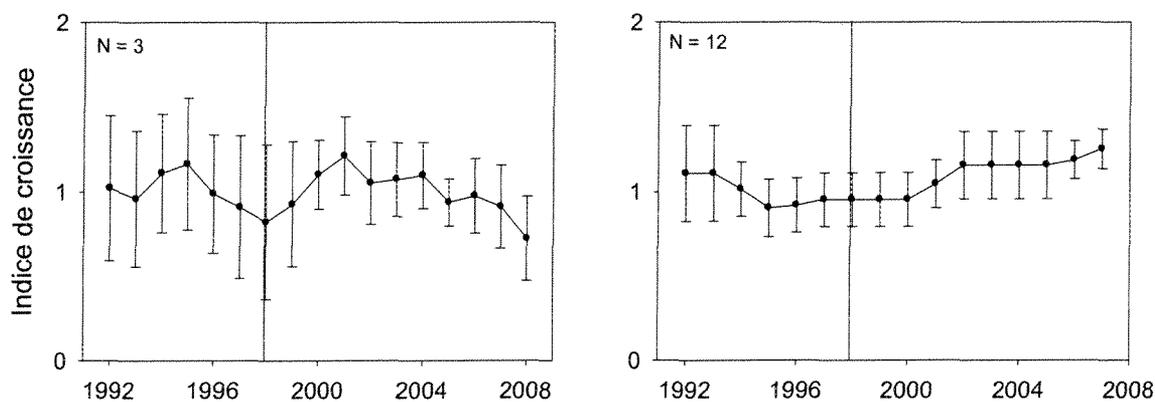
TIGES

BRANCHES

Accroissement radial



Accroissement en hauteur (tige)/ longueur (branche)



Accroissement en volume

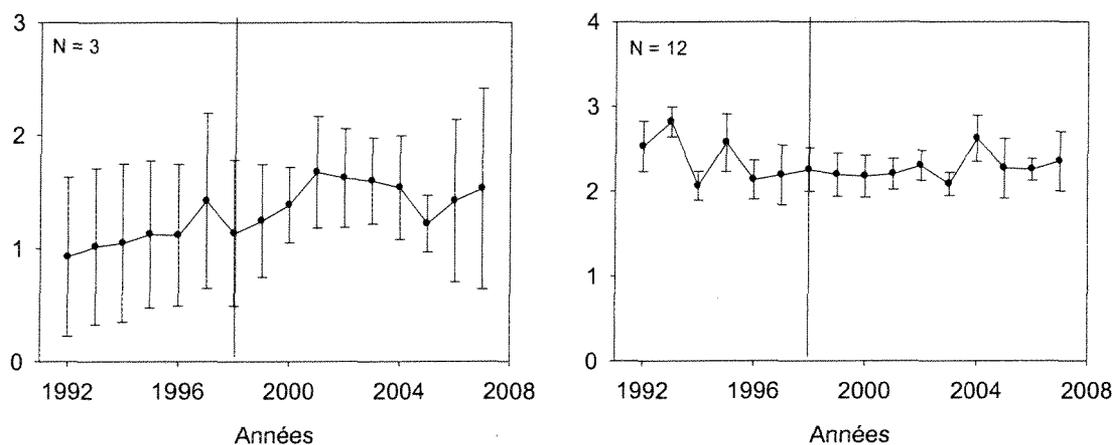


Figure 26: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LC7N. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement, ici il est à titre indicatif.

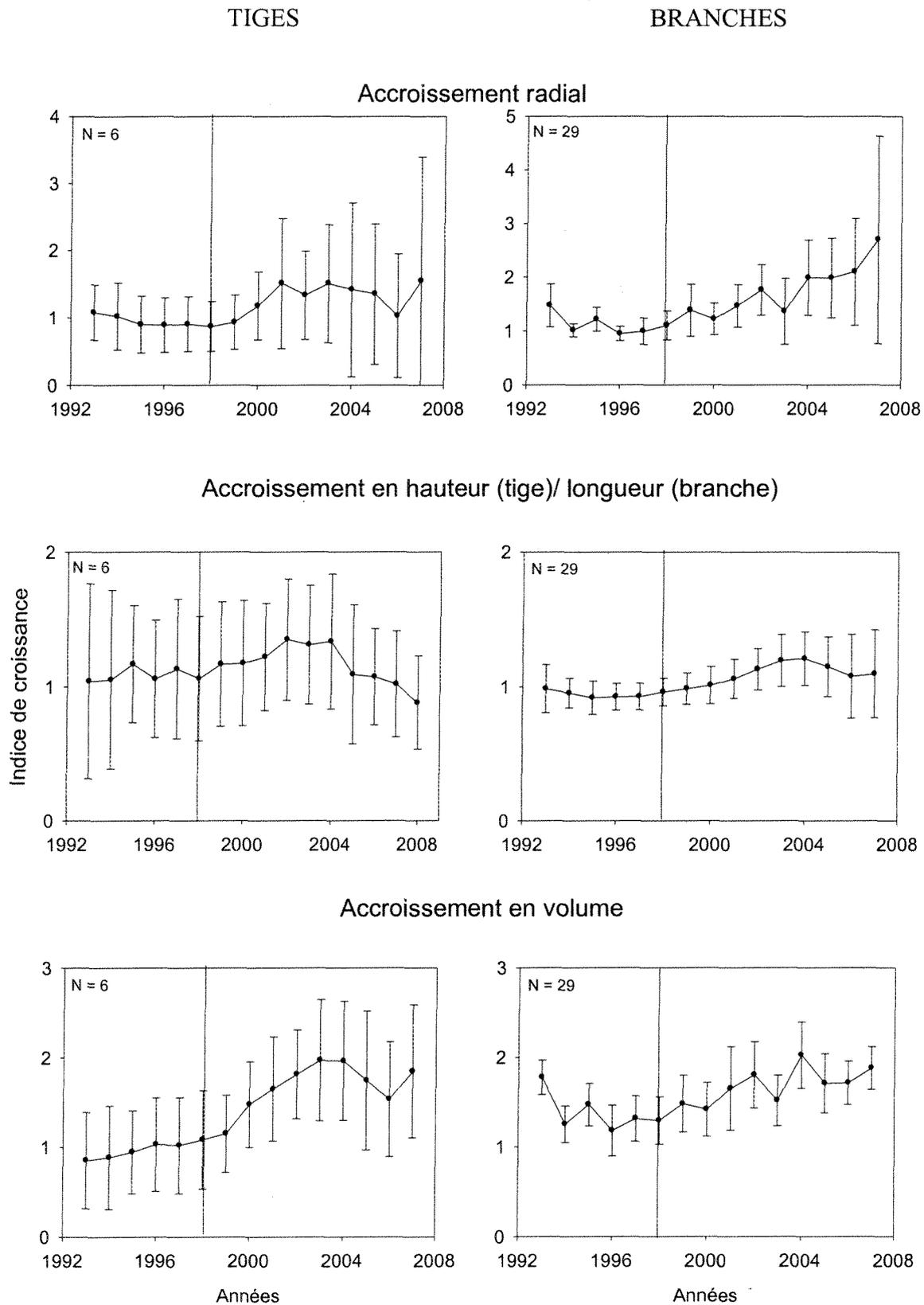
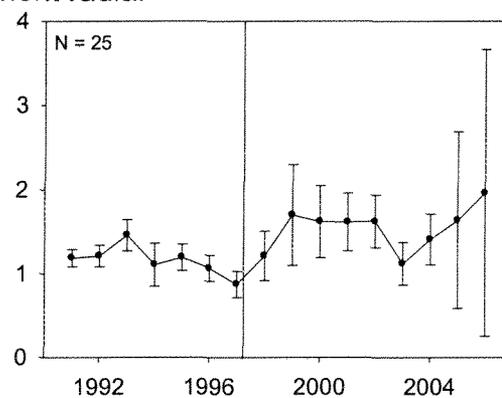
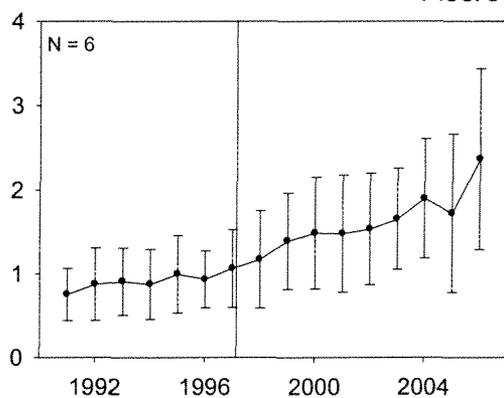


Figure 27: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LC6. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.

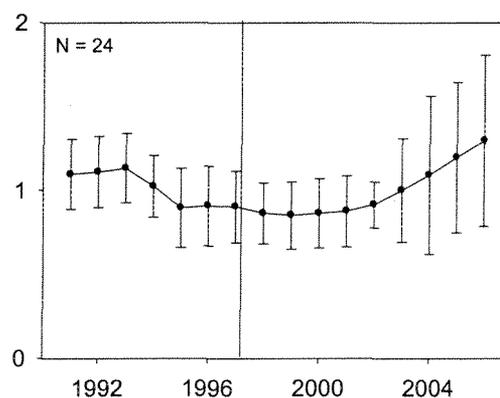
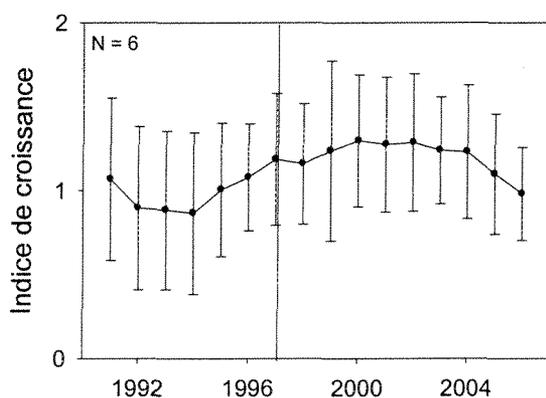
TIGES

BRANCHES

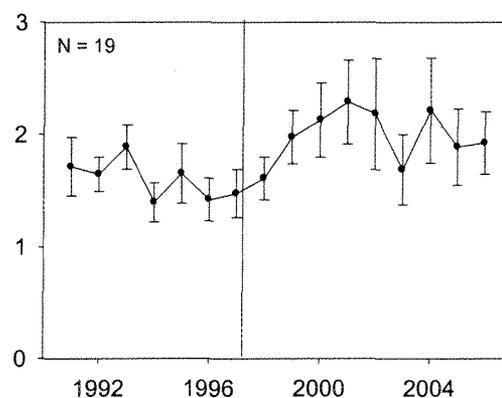
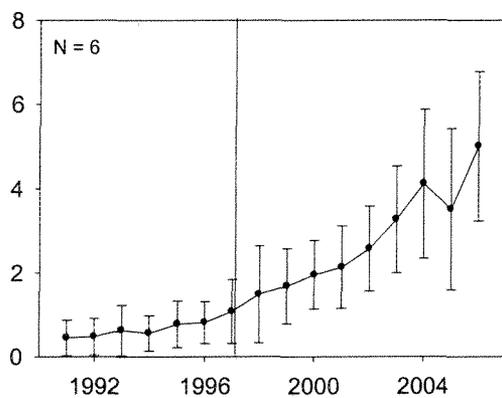
Accroissement radial



Accroissement en hauteur (tige)/ longueur (branche)



Accroissement en volume



Années

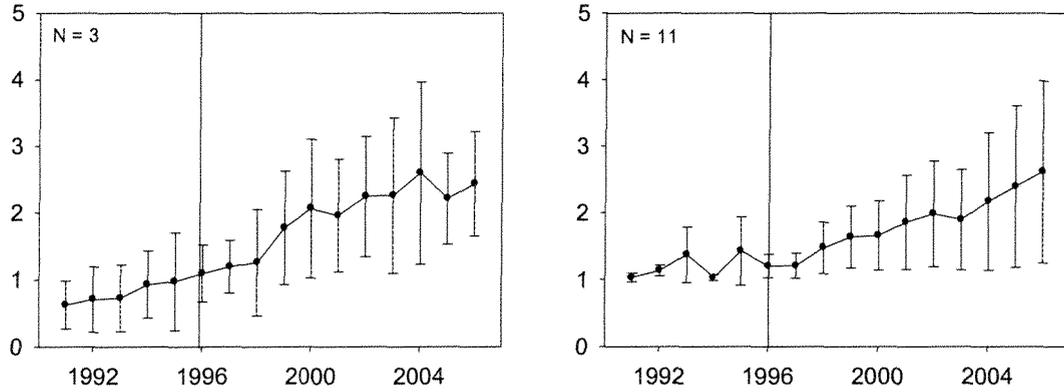
Années

Figure 28: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LC8. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.

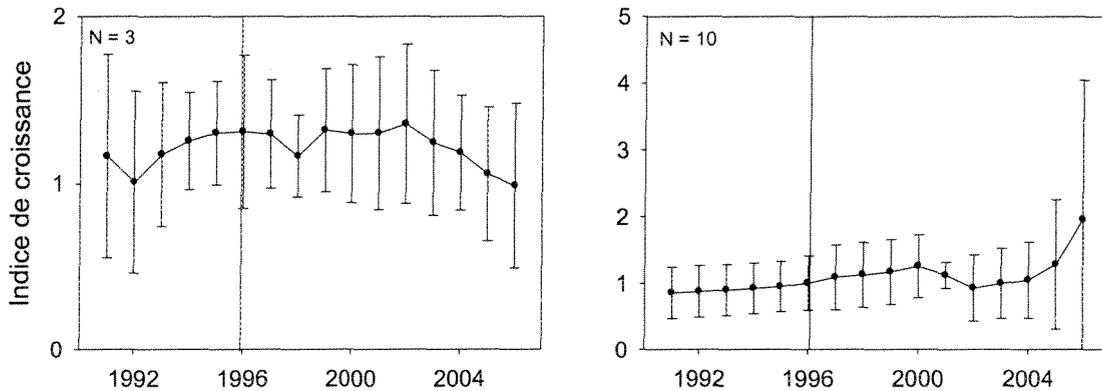
TIGES

BRANCHES

Accroissement radial



Accroissement en hauteur (tige)/ longueur (branche)



Accroissement en volume

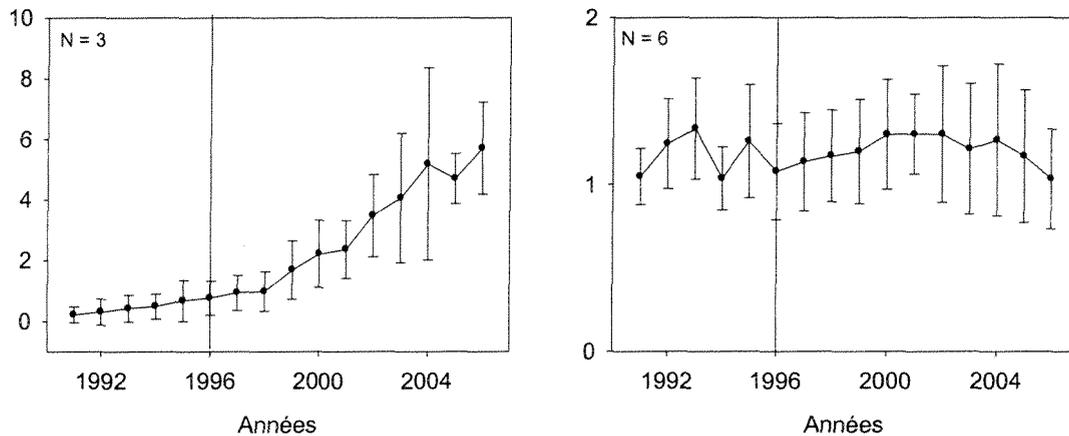


Figure 29: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LC8N. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement, ici il est à titre indicatif.

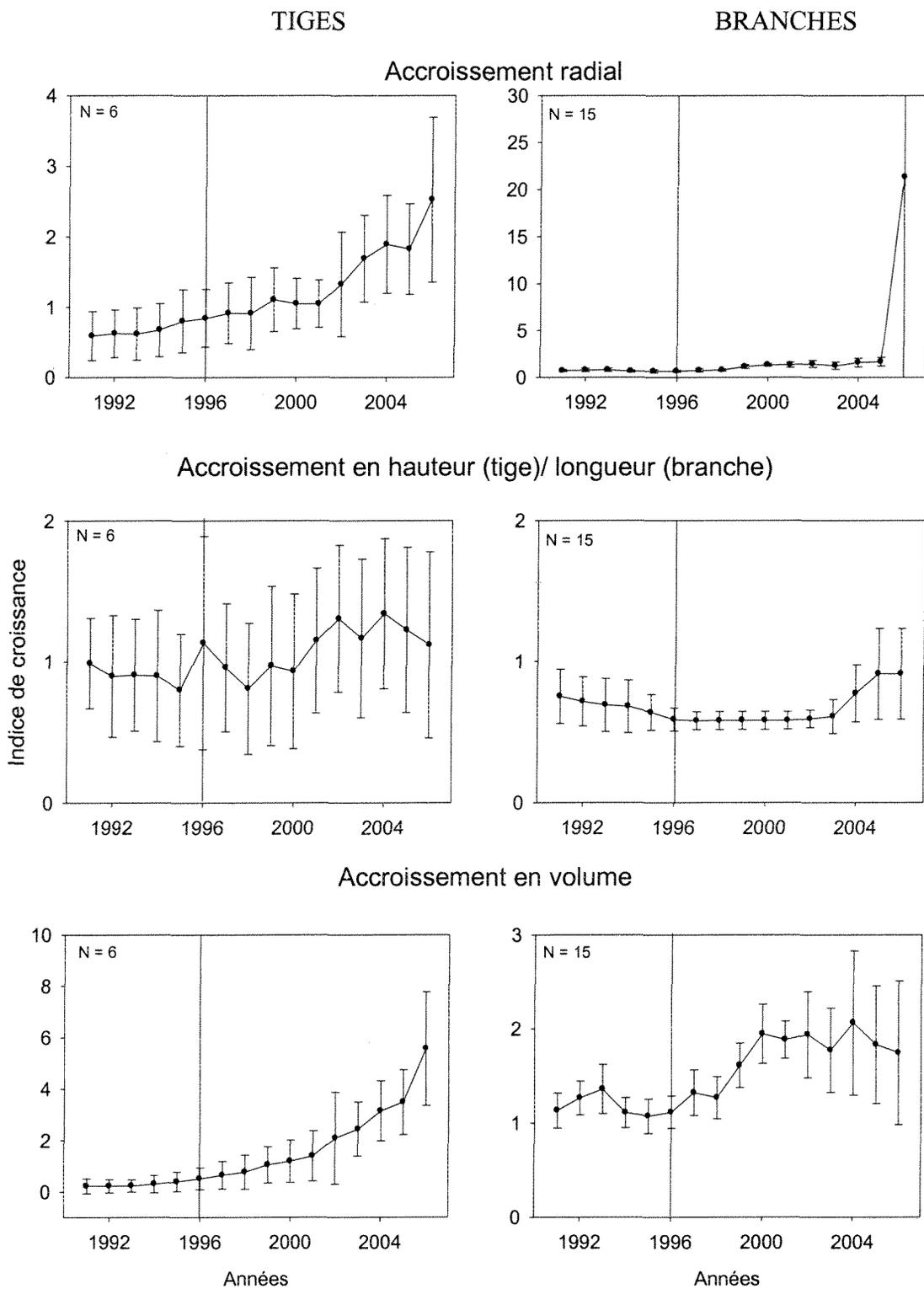
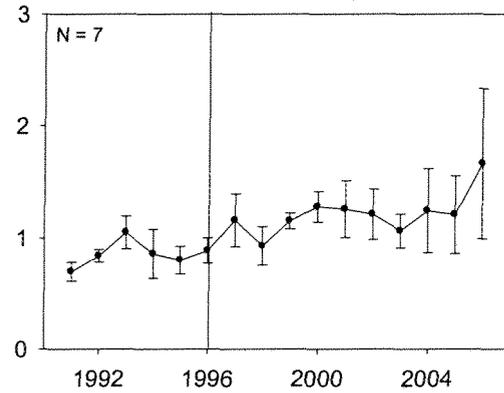
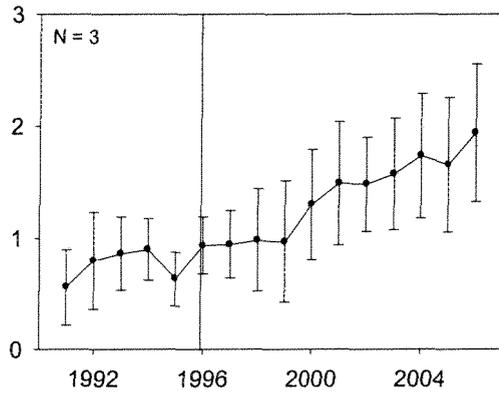


Figure 30: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site LJ1. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.

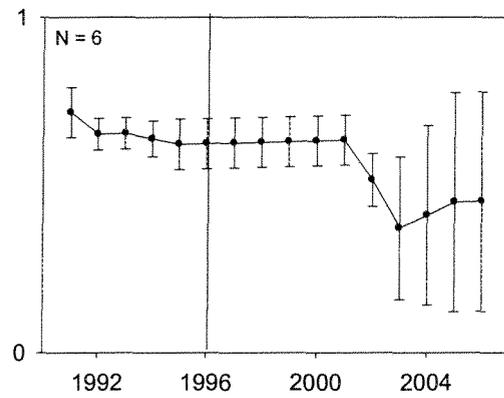
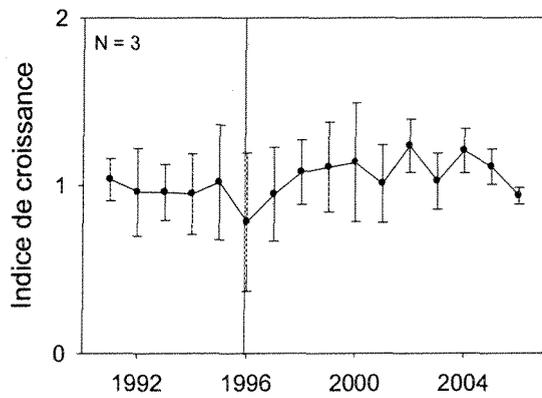
TIGES

BRANCHES

Accroissement radial



Accroissement en hauteur (tige)/ longueur (branche)



Accroissement en volume

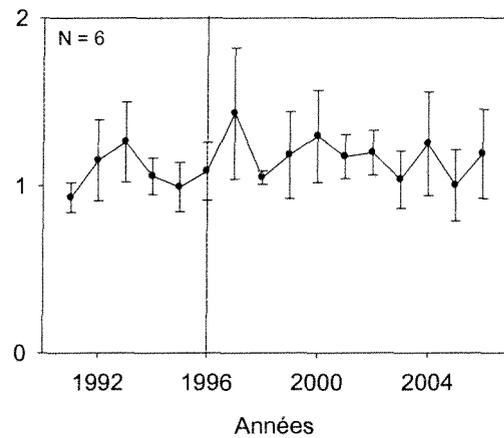
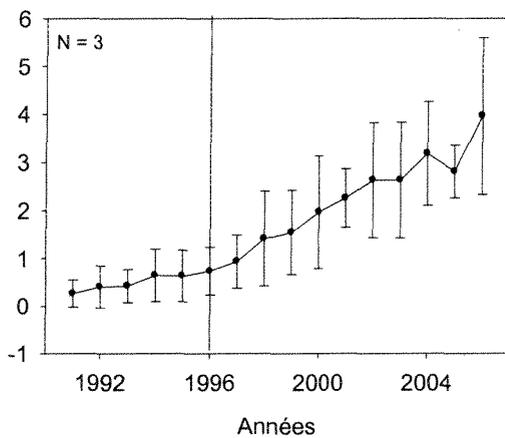


Figure 31: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site L/JN. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement, ici il est à titre indicatif.

TIGES

BRANCHES

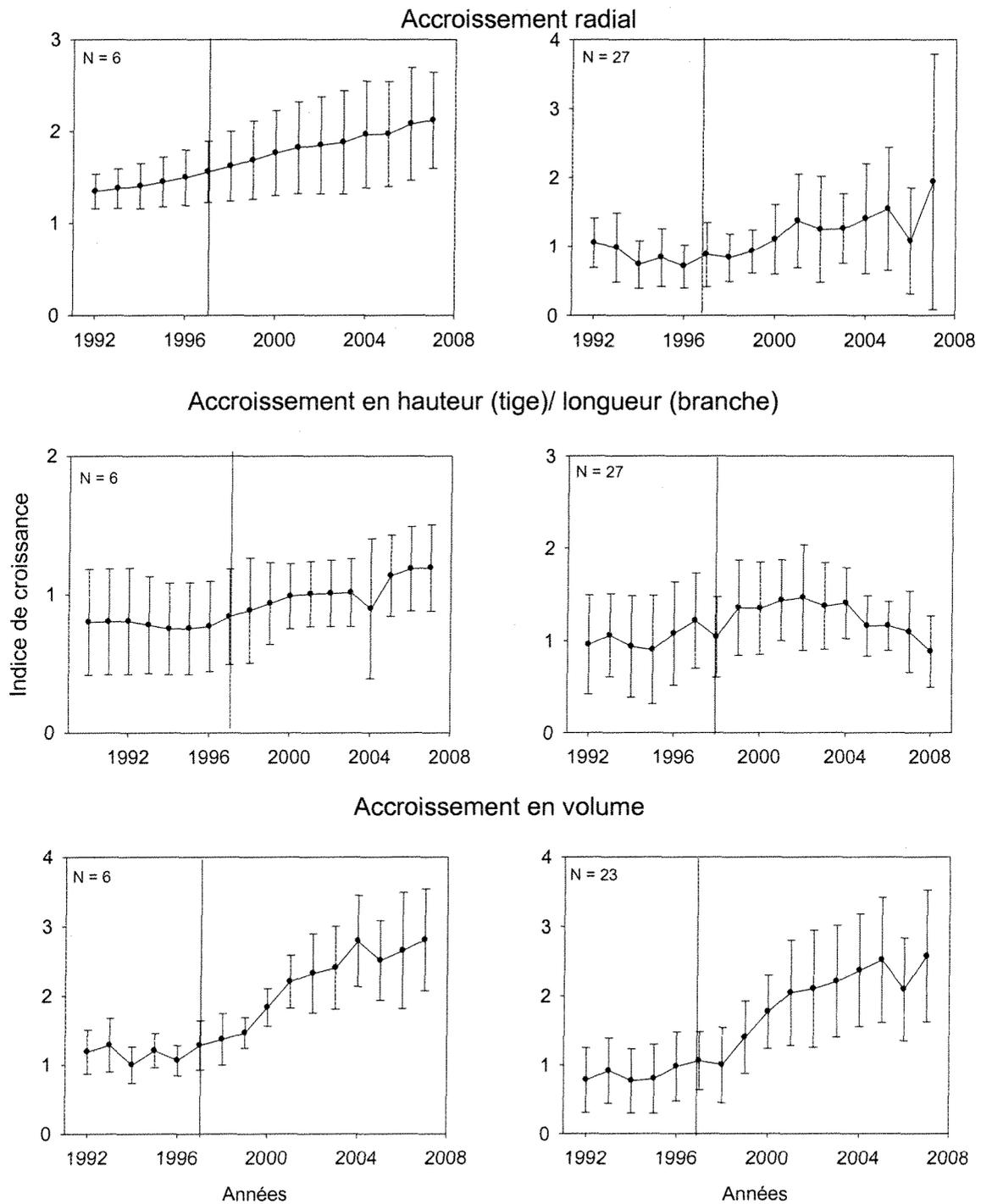
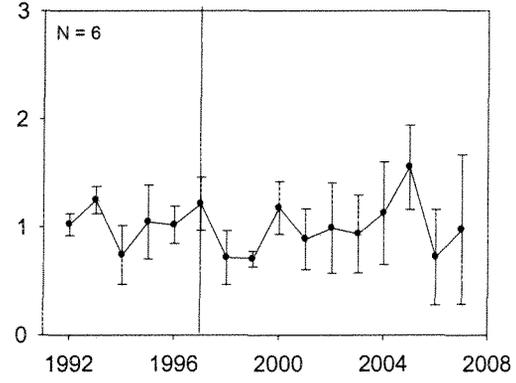
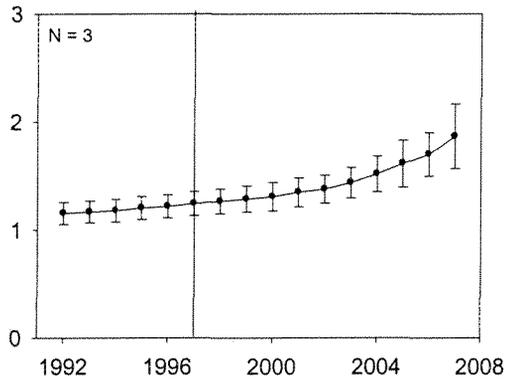


Figure 32: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site MV3. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.

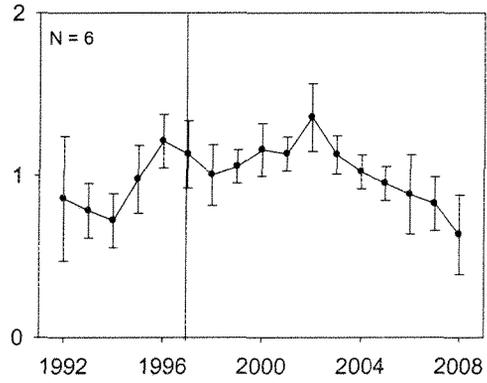
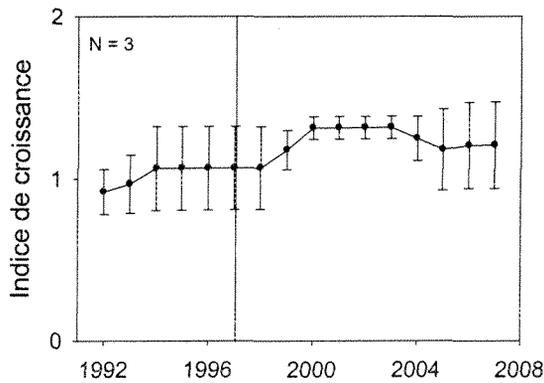
TIGES

BRANCHES

Accroissement radial



Accroissement en hauteur (tige)/ longueur (branche)



Accroissement en volume

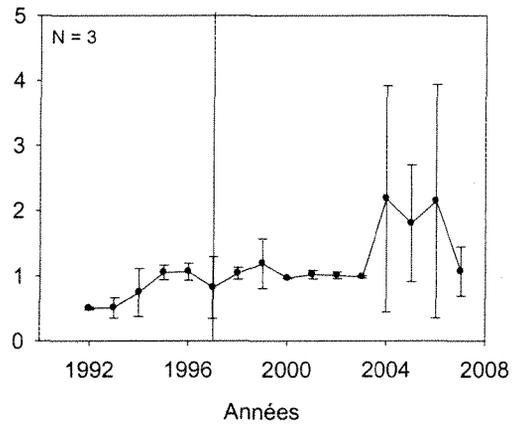
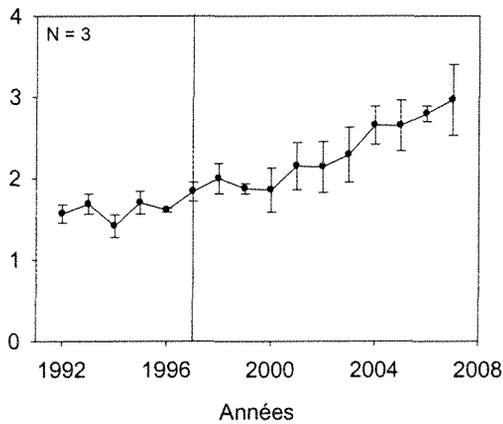
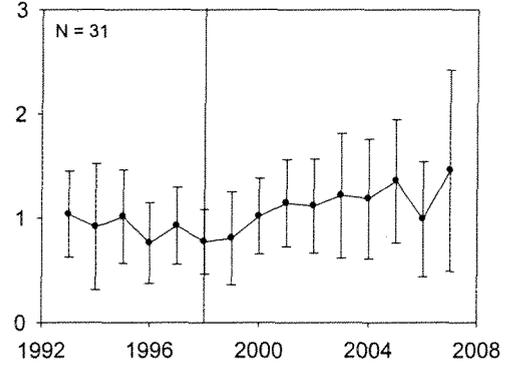
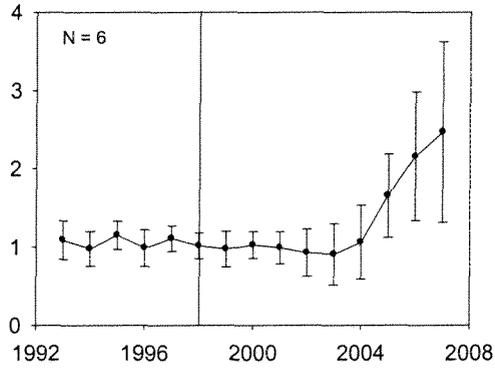


Figure 33: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site MV3N. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement, ici il est à titre indicatif.

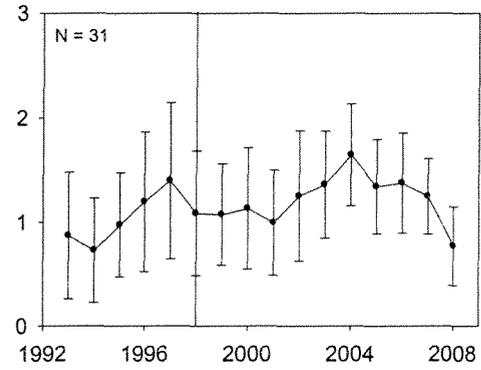
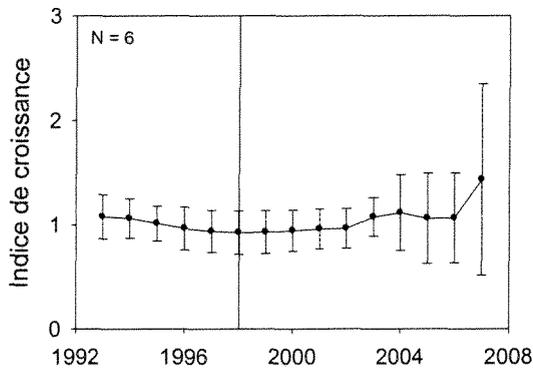
TIGES

BRANCHES

Accroissement radial



Accroissement en hauteur (tige)/ longueur (branche)



Accroissement en volume

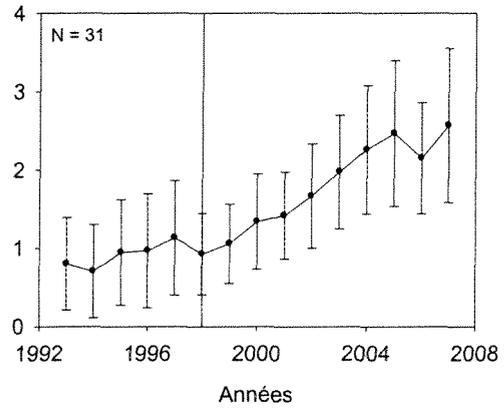
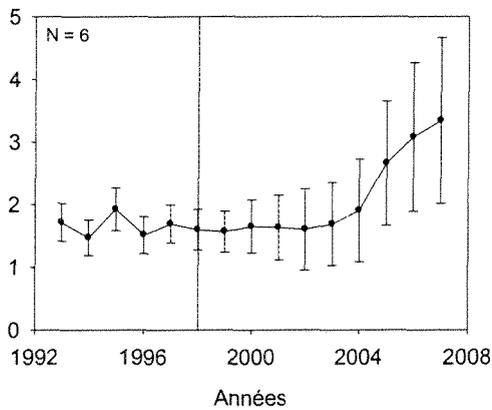


Figure 34: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site MV4. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.

TIGES

BRANCHES

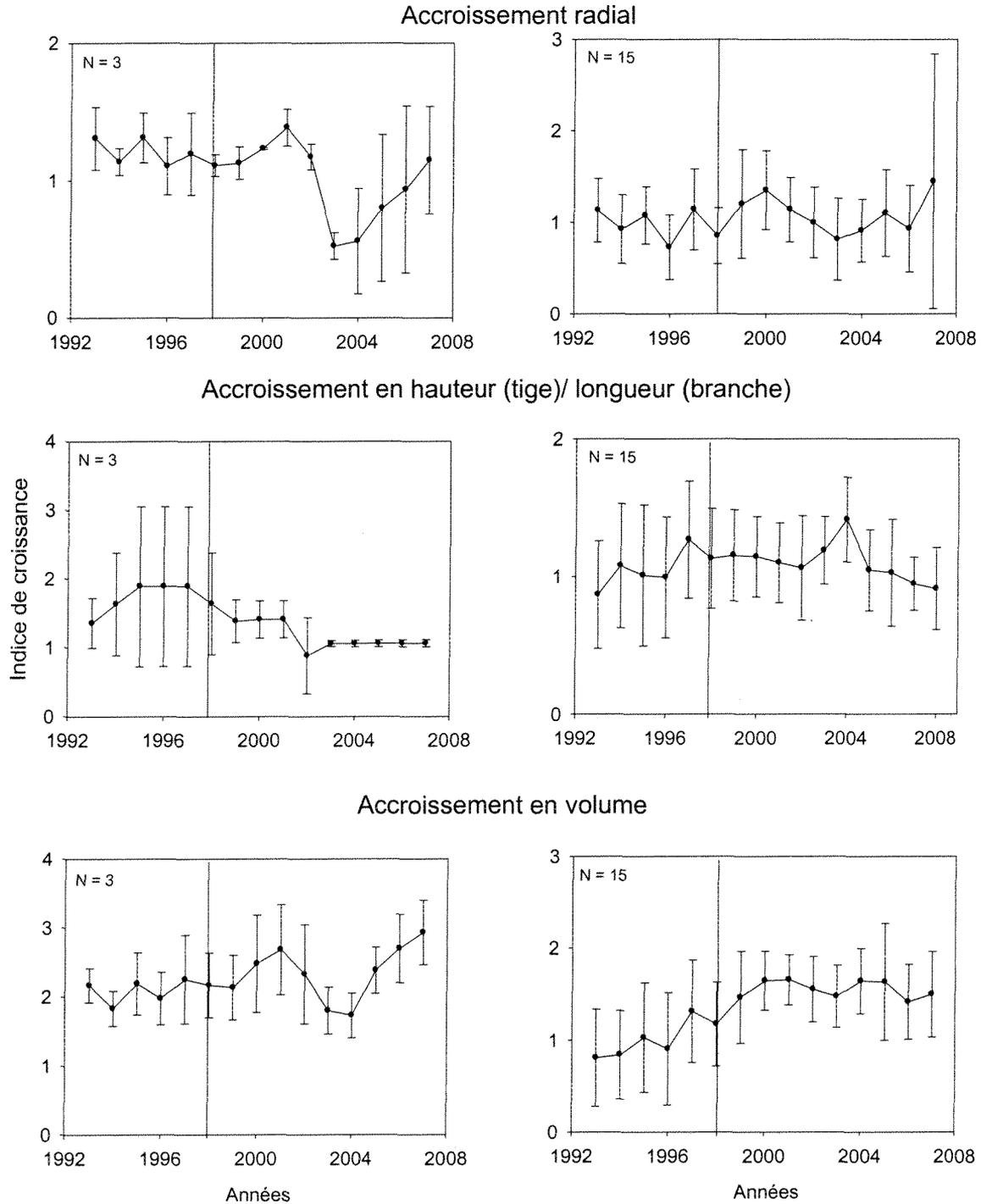


Figure 35: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site MV4N. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement, ici il est à titre indicatif.

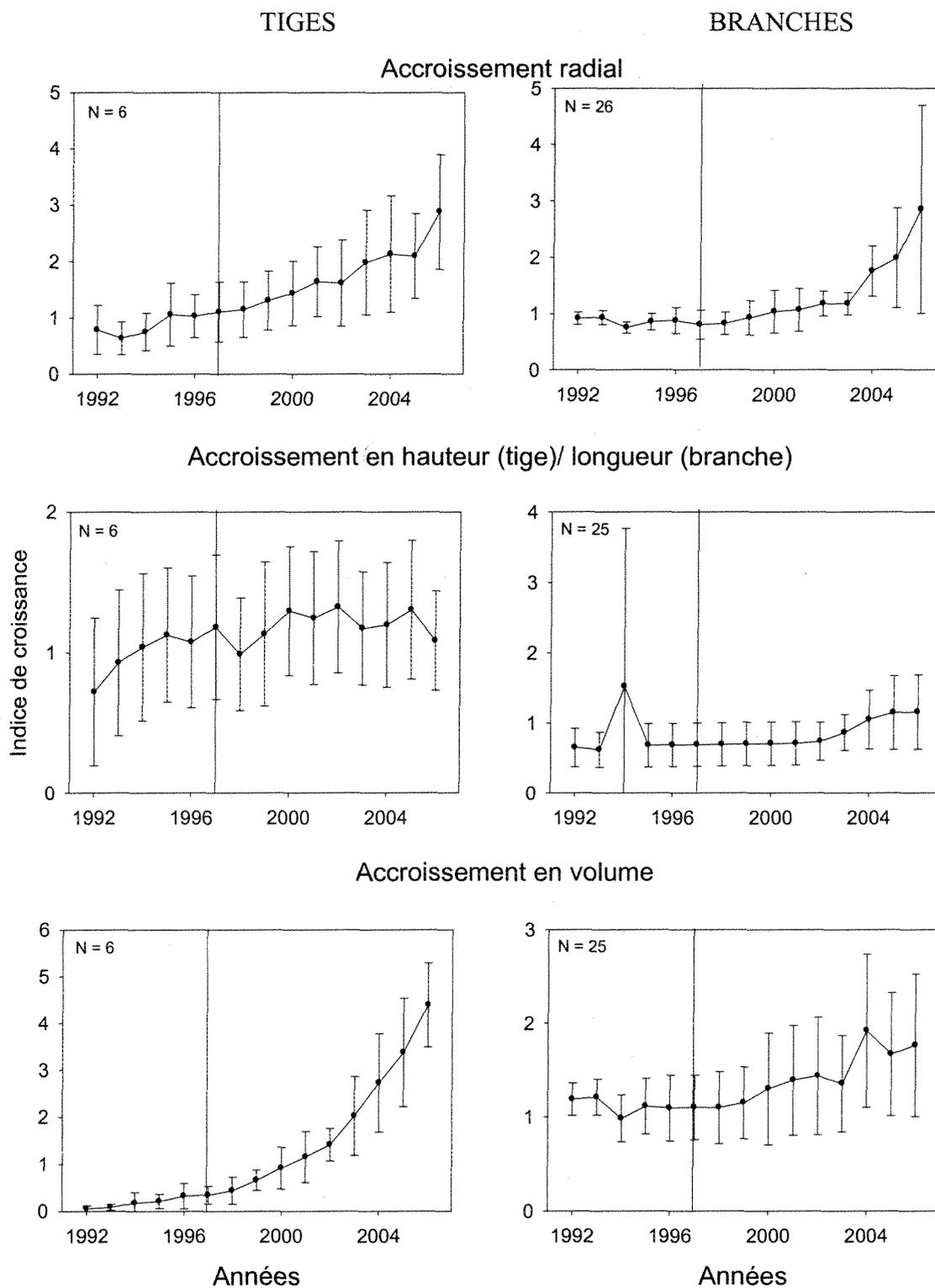


Figure 36: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site SL2. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement.

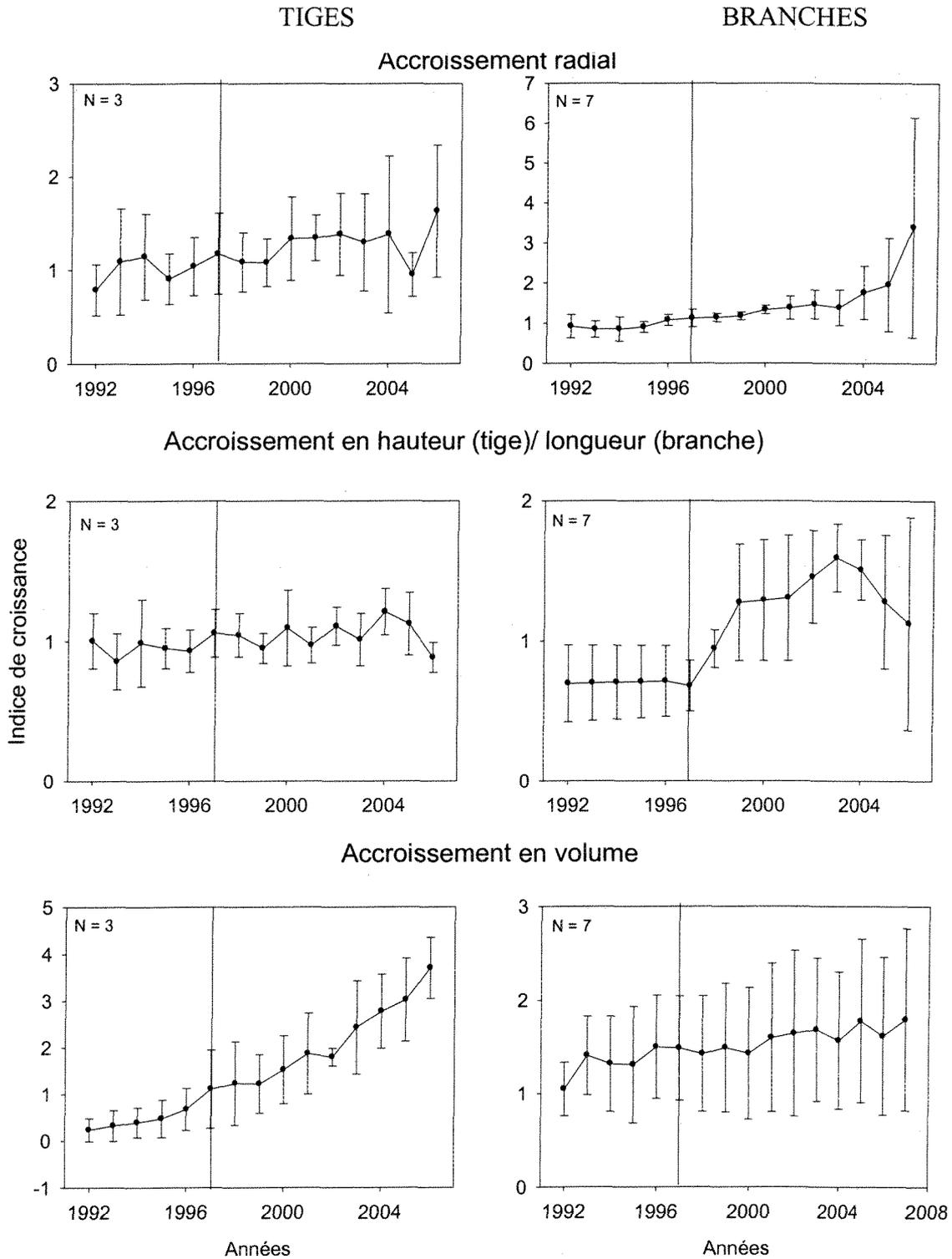


Figure 37: Courbe moyenne de l'accroissement radial, longitudinal et volumique des tiges et des branches en fonction des années pour les épinettes noires du site SLN. Pour les tiges N= nombre d'individus analysés pour le site. Pour les branches N= nombre de branches analysées pour le site. Le trait noir correspond à l'année du traitement, ici il est à titre indicatif.