

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

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

**PAR
FRANCOIS GIONEST
Bachelier ès sciences (B.Sc.)**

**RELATIONS TEMPORELLES ENTRE DES DONNÉES DE
DÉFOLIATION PAR LA TORDEUSE DES BOURGEONS DE
L'ÉPINETTE (*Choristoneura fumiferana*) ET LA CROISSANCE DU
SAPIN BAUMIER (*Abies balsamea*).**

AVRIL 1999



Mise en garde/Advice

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

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

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

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

RÉSUMÉ

L'étude porte sur les effets de la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur la croissance du sapin baumier. L'objectif principal est de comparer des données de défoliation précises avec la croissance du sapin baumier. Les trois objectifs spécifiques de cette étude sont de déceler la présence de réductions de l'accroissement radial tout au long de la tige, d'établir le lien entre les données de défoliation, l'accroissement radial et la formation des trachéides de bois final et de comparer la croissance de la cime avec les données de défoliation. Les données de défoliation annuelles appartenant au Service canadien des forêts ont été utilisées à cet égard. Vingt sapins ont été échantillonnés dans quatre stations d'échantillons permanentes localisées dans la province du Nouveau-Brunswick, incluant deux peuplements matures et deux peuplement immatures. Des sections ont été prélevées à tous les mètres sur la tige et cinq cimes ont été conservées parmi les vingt arbres. - Les cernes de croissance ont été mesurés et les trachéides du bois final ont été dénombrés sur chacune des sections. De plus, l'accroissement radial, le nombre de pousses par branches, la longueur des pousses et la croissance en hauteur ont été évalués sur les cimes conservées. Les résultats indiquent qu'il y a un délai entre la première réduction de l'accroissement radial à la cime et la première réduction dans la partie inférieure du tronc, pour la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Le délai est variable selon le degré de maturité des peuplements étudiés. Chez les arbres immatures, il est très faible ou absent, alors qu'il est de une ou deux années chez les arbres plus âgés. Le délai atteint sa valeur maximale aux hauteurs relatives de 5 à 30 % chez les immatures et 5 à 65 % chez les matures. L'étude de la formation des trachéides du bois final indique qu'il y a une réduction perceptible une année avant la première réduction de la largeur des cernes de croissance. Les données de défoliation par secteur ont permis de vérifier que la croissance des peuplements matures est affectée dès le début de l'épidémie alors que celle des immatures est affectée une à deux années plus tard. Ce projet de recherche permet une meilleure compréhension des effets de la défoliation par la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur la croissance du sapin baumier.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mes directeurs de recherche, Cornelia Krause et Hubert Morin pour le soutien qu'ils m'ont apporté lors de ce travail. Je remercie également Monsieur David MacLean du Service canadien des forêts pour m'avoir permis d'échantillonner à l'intérieur des placettes d'échantillon permanentes ainsi que pour m'avoir fourni les données de défoliation. Je souligne aussi le travail de Mike Landry et Yves Jardon qui ont été d'une aide inestimable sur le terrain, ainsi que le travail d'Annie Plourde qui a lu et corrigé le texte d'une version préliminaire de ce travail. Finalement, cette étude n'aurait pas été possible sans le soutien financier du Centre d'excellence du Canada sur la gestion durable des forêts et du Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	ii
REMERCIEMENTS.....	iii
TABLE DES MATIÈRES.....	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
LISTE DES FIGURES.....	viii
CHAPITRE I. INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE II. REVUE DE LA LITTÉRATURE.....	5
2.1 La tordeuse des bourgeons de l'épinette.....	6
2.1.1 Le cycle biologique.....	6
2.1.2 Les épidémies.....	8
2.2 Les effets de la défoliation sur le sapin baumier.....	9
2.2.1 Les pertes de croissance.....	9
2.2.2 La mortalité.....	13
CHAPITRE III. AIRE D'ÉTUDE.....	14
CHAPITRE IV. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	19
4.1 Choix des peuplements.....	20
4.2 Échantillonnage.....	21
4.3 Données de défoliation.....	22
4.4 Données climatiques.....	24
4.5 Méthodes de mesure.....	25
4.5.1 Cernes de croissance.....	25
4.5.2 Trachéïdes.....	26

4.5.3 Cimes.....	28
4.6 Traitement des données.....	30
4.6.1 Interdatation et vérification.....	30
4.6.2 Regroupement des données.....	31
4.6.3 Standardisation.....	33
4.6.4 Calcul des réductions de croissance.....	34
CHAPITRE V. RÉSULTATS.....	35
5.1 Accroissement radial.....	36
5.1.1 Hauteur de poitrine.....	36
5.1.2 Le climat.....	38
5.1.3 Analyse de tige.....	40
5.1.4 Les données de défoliation.....	44
5.1.4.1 Défoliation courante.....	44
5.1.4.2 Défoliation par secteur.....	46
5.2 Les trachéides du bois final.....	51
5.2.1 Analyse de tige.....	51
5.3 Les cimes.....	55
CHAPITRE VI. DISCUSSION.....	59
6.1 Les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.....	60
6.2 Les effets de la dernière épidémie sur la croissance de la tige.....	62
6.2.1 Accroissement radial.....	62
6.2.2 Bois final.....	65
6.3 Les données de défoliation et la croissance de la tige.....	67
6.4 Les cimes.....	70
CHAPITRE VII. CONCLUSION.....	73

RÉFÉRENCES.....	77
ANNEXES.....	93
Annexe I.....	94
Annexe II.....	113

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1:

Paramètres de localisation et description de l'échantillonnage des quatre peuplements étudiés.....	17
---	----

LISTE DES FIGURES

Figure 1:	
Localisation des quatre stations d'échantillon permanentes.....	16
Figure 2:	
Classes utilisées pour déterminer la défoliation courante.....	23
Figure 3:	
Représentation schématique de la limite entre le bois initial et le bois final sur un ceme de croissance.....	27
Figure 4:	
Architecture des pousses annuelles sur une branche formée en 1991.....	29
Figure 5:	
Mode de regroupement des données utilisé pour l'analyse de tige des sapins baumiers.....	32

Figure 6:

Accroissement radial moyen indicé à hauteur de poitrine (courbes) et réductions de plus de 40 % par rapport à la moyenne des dix années précédentes (bâtons) pour les quatre stations de sapins baumiers étudiées..... 37

Figure 7:

Comparaison entre (a) la température moyenne pour les mois de juin, juillet et août, (b) la somme des précipitations pour la même période et (c) l'accroissement radial indicé à 1,3 mètre pour les cinq sapins baumiers de la station 1-25..... 39

Figure 8:

Accroissement radial indicé (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 2,7 mètres), (c) au second tiers (2,7 à 5,3 mètres), (d) au troisième tiers (5,3 à 8 mètres) et (e) à la cime (8 mètres) pour le sapin baumier 1-25C13 41

Figure 9:

Délai moyen entre la première réduction de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes à la cime (année zéro) et à différentes hauteurs relatives sur la tige pour la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette pour cinq sapins baumiers des quatre stations étudiées..... 42

Figure 10:

Comparaison entre la défoliation courante par arbre (échelle des ordonnées inversée) et l'accroissement radial indicé à la cime pour un sapin baumier de chacune des stations étudiées..... 45

Figure 11:

Comparaison entre la défoliation par secteur (échelle des ordonnées inversée) et l'accroissement radial indicé de cinq sapins baumiers par station (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la croissance moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base et (b) à la cime pour les quatre stations à l'étude..... 47

Figure 12:

Comparaison entre la défoliation par secteur au début de la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette et les réductions de l'accroissement radial de plus de 40 % selon la croissance moyenne des cinq années précédentes à différentes hauteurs pour les 20 sapins baumiers étudiés..... 48

Figure 13:

Comparaison entre l'accroissement radial moyen et le nombre de trachéides du bois final indicés à 1,3 mètre pour les quatre stations de sapins baumiers étudiées..... 52

Figure 14:

Réductions relatives de l'accroissement selon la moyenne des cinq années précédentes lors de la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette pour les quatre stations de sapins baumiers étudiées..... 53

Figure 15:

Comparaison entre la défoliation (estimé par secteur et par arbre) et la croissance indicée de la cime pour (a) l'accroissement radial à la base de la cime, (b) le nombre de pousses par branche, (c) la longueur des pousses et (d) l'accroissement en hauteur pour le sapin baumier 1-25C06 56

Figure 16:

Comparaison entre la défoliation (estimé par secteur et par arbre) et la croissance indicée de la cime pour (a) l'accroissement radial à la base de la cime, (b) le nombre de pousses par branche, (c) la longueur des pousses et (d) l'accroissement en hauteur pour le sapin baumier 5-512A20

..... 58

CHAPITRE I
INTRODUCTION

1. Introduction

La dynamique de la forêt boréale est influencée périodiquement par deux principales perturbations naturelles qui sont les feux (Cogbill 1985) et les épidémies d'insectes (MacLean 1984 ; Baskerville 1986). Parmi les insectes nuisibles, il y a la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.), un défoliateur important indigène à l'Amérique du Nord (Morris 1963 ; Blais 1985). Lorsqu'elle est au stade larvaire, la tordeuse se nourrit des aiguilles et des bourgeons du sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et de l'épinette (*Picea* sp.) (Blais 1985). De nombreuses études ont démontré que les sapinières sont soumises cycliquement aux attaques de cet insecte (Blais 1965 ; Rowe 1972 ; Baskerville 1975, 1986 ; Hardy *et al.* 1983 ; MacLean 1984 ; Lynch et Witter 1985). Durant le 20^{ième} siècle, trois épidémies majeures ont fait des ravages importants (Blais 1983, 1984 ; Morin et Laprise 1990). La défoliation des peuplements de sapin baumier par cet insecte entraîne un ralentissement typique de l'accroissement radial (Blais 1962) et se termine dans plusieurs cas par la mortalité des arbres défoliés lors d'épidémies prolongées (Blais 1965). Les pertes de forêts marchandes pour la dernière épidémie, qui a sévi de 1974 à 1980, sont évaluées à 55 millions d'hectares pour l'est du Canada (Blais 1985).

Certaines études ont démontré que le ralentissement de la croissance causé par la défoliation ne se produit pas simultanément à la cime et à la base de l'arbre. L'examen des cernes de croissance à différentes hauteurs sur la tige montre que la réduction de l'accroissement radial se produit premièrement dans

la partie haute de la cime et atteint la base de la tige quelques années plus tard (Stark et Cook 1957 ; Piene 1980, 1989 ; Solomon et Drowsler 1990 ; Krause et Morin 1995b). De plus, il semble y avoir une diminution du nombre de trachéides formées dans le bois final de la cime un an avant la première année de réduction de l'accroissement radial (Krause et Morin 1995b).

Jusqu'à présent, les différentes études sur la croissance du sapin baumier ont été comparées à des cartographies générales de défoliation plus ou moins précises (Brown 1970 ; Hardy *et al.* 1986, Kettela 1983). Ces cartographies donnent une estimation approximative du niveau de la défoliation annuelle pour de grands secteurs. L'existence de données de défoliation spécifiques pour des sites et des arbres en particulier permettrait de déterminer avec plus de précision la période initiale des épidémies et de faire le lien avec les variations de croissance causées par ces dernières.

Cette étude a pour principal objectif de faire une comparaison entre des données de défoliation précises et la croissance du sapin baumier. Les données de défoliation estimées annuellement par le Service canadien des forêts du Nouveau-Brunswick, qui sont les plus précises disponibles au Canada, seront utilisées à cette fin. L'hypothèse posée pour cette recherche est qu'il y a une réduction du nombre de trachéides du bois final l'année où débute l'épidémie, suivie d'une réduction de la largeur des cernes de croissance à la cime l'année suivante et d'une réduction de la largeur des cernes à la base deux à trois ans plus tard.

Les objectifs spécifiques de cette étude sont: 1- déceler la présence de réductions de l'accroissement radial tout au long de la tige ; 2- établir le lien entre les données de défoliation, l'accroissement radial et la formation des trachéides de bois final et 3- comparer la croissance de la cime avec les données de défoliation.

CHAPITRE II
REVUE DE LA LITTÉRATURE

2. Revue de la littérature

2.1 La tordeuse des bourgeons de l'épinette

2.1.1 Le cycle biologique

La tordeuse des bourgeons de l'épinette est un insecte défoliateur indigène à l'Amérique du Nord (Morris 1963). Le sapin baumier en est l'hôte principal, mais l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss.) et l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) sont aussi affectées par cet insecte (Blais 1962 ; Greenbank 1963). La tordeuse a une aire de distribution qui comprend les régions forestières du Saint-Laurent et des Grands Lacs, acadiennes et boréale (Rowe 1959). Ce territoire s'étend de Terre-Neuve à la Nouvelle-Écosse et de la Nouvelle-Angleterre jusqu'au nord de l'Alberta et dans les territoires du Nord-Ouest et du Yukon (Stehr 1967).

Selon Martineau (1985), le cycle biologique de la tordeuse des bourgeons de l'épinette est relativement simple dans l'est du pays où il comporte une génération par année alors que dans les régions situées à des altitudes plus élevées de l'Ouest canadien, ce cycle s'étale sur deux ans. Dans l'est du Canada, le papillon émerge en juillet et il est présent jusqu'au début du mois de septembre. Les femelles déposent leurs oeufs sur les aiguilles, de préférence sur les pousses exposées aux rayons du soleil. Ils sont groupés à la surface de l'aiguille, en masse de dix à vingt, adossés les uns aux autres à la façon des tuiles d'un toit. L'incubation dure de sept à dix jours. Dès son éclosion, la

chenille néonate se dirige vers l'intérieur de la cime à la recherche d'un endroit propice pour l'hiver, comme les infractuosités de l'écorce, les lichens ou les cupules des fleurs staminées. Une fois installée, la chenille se tisse un abri en soie et, après une première mue, elle tombe en léthargie pour l'hiver.

Toujours selon Martineau (1985), la chenille rebrousse chemin et se dirige vers l'extérieur de la cime en quête de nourriture dès les premiers jours de printemps. Elle recherche les fleurs staminées de l'année; en leur absence, elle mine des vieilles aiguilles pour subsister jusqu'à l'ouverture des bourgeons végétatifs. À ce moment, la tordeuse des bourgeons de l'épinette s'attaque aux jeunes aiguilles en train de se développer. Quand les pousses ont atteint une certaine taille, la chenille se réfugie à l'intérieur d'un abri qu'elle fabrique en reliant deux pousses voisines avec un fil de soie. De cette façon, elle peut se nourrir en toute sécurité. Lorsqu'elle est dérangée, elle abandonne son abri en se laissant tomber au bout d'un fil de soie qu'elle tisse au fur et à mesure de sa descente. Elle s'installe alors à un niveau plus bas sur la cime ou se laisse transporter par le vent. Lorsque le nouveau feuillage devient rare, la chenille se nourrit de vieux feuillage. Elle se transforme en chrysalide vers la fin du mois de juin ou le début de juillet. Elle s'installe dans la cime, entre les aiguilles mortes et les déchets, retenue par des fils de soie ou encore elle s'attache à un support par l'extrémité de son abdomen. Les papillons éclosent après environ dix jours. L'exuvie de la chrysalide reste en place pendant un certain temps avant d'être emportée par le vent ou désagrégée par les intempéries.

2.1.2 Les épidémies

Les forêts de sapin baumier ont été endommagées périodiquement au cours du dernier siècle par des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Blais 1965 ; Rowe 1972 ; Baskerville 1975, 1986 ; Hardy *et al.* 1983 ; MacLean 1984 ; Lynch et Witter 1985). C'est un phénomène naturel résultant de la co-évolution d'un système plante-insecte (Blais 1985). La nature récurrente et l'importance de cet insecte, qui est un facteur majeur influençant l'évolution de la forêt, a été spécialement reconnu dans les régions de l'Atlantique (Flieger 1954 ; Morris 1958). Les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette se produisent lorsque certaines conditions environnementales sont présentes. Certaines études mentionnent qu'elles pourraient être le résultat de plusieurs étés secs consécutifs (Greenbank 1956,1957 ; Pilon et Blais 1961) quelquefois associées à des printemps et des automnes secs (Wellington *et al.* 1950 ; Ives 1974). La présence de grandes étendues de peuplements matures de sapins et d'épinettes où le sapin est l'espèce dominante favoriserait aussi les épidémies (Mott 1963 ; Blais 1968). Les grandes périodes épidémiques ont en général débuté en 1910, 1940 et 1970, et ont affectés respectivement 10, 25 et 57 millions d'hectares de forêt (Blais 1983). Cependant, il existe des ressemblances et des différences dans le comportement des épidémies qui varient d'une région à l'autre (Blais 1984).

2.2 Les effets de la défoliation sur le sapin baumier

2.2.1 Les pertes de croissance

L'accroissement annuel du volume, qui a été étudié à plusieurs reprises et comparé à des relevés aériens de défoliation, est très affecté lors d'une épidémie. Une année où la défoliation est de type sévère (plus de 70 % du territoire atteint) cause une réduction d'accroissement du volume de 20 % la première année (Piene 1980), 25-56 % la seconde (Batzer 1973 ; Baskerville et MacLean 1979 ; Piene 1980) et 75-90 % avec une année additionnelle de défoliation (Batzer 1973 ; Baskerville et MacLean 1979). Kleinschmidt *et al.* (1980) suggèrent que la réduction de l'accroissement en volume est de seulement 5 % la première année alors que Pederson (1981) évalue la chute à 15 %. Archambault (1983) a démontré qu'il y avait un délai de une ou deux années entre la première année de défoliation sévère et la première année de réduction de l'accroissement en volume pour trois peuplements étudiés. Cette étude mentionne aussi que l'accroissement annuel continue de diminuer pendant une à deux années lorsque quelques années de défoliation sévère sont suivies par une période de défoliation légère ou modérée. Cependant, une autre étude démontre que la défoliation manuelle de jeunes sapins (33 % du feuillage, 66, 90, 100 et 100 % + Bourgeons) cause des réductions de l'accroissement en volume respectives la première année de 6-8, 13-22, 34-38, 40-46 et 56-61 % (Piene et Little 1990). À l'échelle du peuplement, les sapins immatures atteignent en moyenne seulement 60 % de l'accroissement de volume potentiel qu'ils

auraient obtenus sans attaque par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Baskerville et MacLean 1979).

L'accroissement radial, qui est un paramètre essentiel pour le calcul de l'accroissement du volume, est aussi très affecté par les épidémies. La défoliation sévère causée par l'attaque d'insectes comme la tordeuse des bourgeons de l'épinette entraîne un ralentissement typique de la croissance chez les arbres hôtes (Blais 1962). Cependant, la réduction de l'accroissement radial à hauteur de poitrine, causée par la défoliation, est perceptible seulement à partir de la seconde à la quatrième année de défoliation sévère (Belyea 1952 ; Webb 1955 ; Blais 1958). L'examen des cernes de croissance à différentes hauteurs sur la tige montre que la réduction apparaît premièrement dans la partie haute de la cime et atteint la base de la tige une à deux années plus tard (Turner 1952 ; Stark et Cook 1957 ; Piene 1980, 1989 ; Krause et Morin 1995a). Une faible réduction de l'accroissement radial survient dans la cime des sapins baumiers durant la première année de défoliation alors qu'après trois ans, une réduction substantielle est perçue à hauteur de poitrine (Solomon 1985). Les réductions de croissance qui résultent de la défoliation sont plus intenses sur la partie de tige située au milieu de la cime et deviennent moins prononcées près de la base des arbres (Mott *et al.* 1957 ; Williams 1967 ; Piene 1980). En effet, l'accroissement radial montre une forte relation avec la quantité de feuillage et sa distribution dans la cime (Honer 1971).

Il semble que la réduction du nombre de trachéides de bois final soit un meilleur indicateur de la première année d'une épidémie que la réduction de la

largeur des cernes de croissance. Une étude récente a montré qu'il y a une réduction du nombre de trachéides de bois final une année avant la réduction de la largeur des cernes pour les deux dernières épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Krause et Morin 1995b). Ce phénomène a été observé au niveau de la cime chez plus de 95 % des sapins baumiers et des épinettes noires échantillonnés. Des études similaires produites sur d'autres espèces viennent appuyer ces résultats. Jardon *et al.* (1994) ont démontré que la première année d'infestation par la tenthrède du mélèze (*Pristiphora erichsonii* (HTg.)) cause une réduction du nombre de trachéides de bois final chez le mélèze laricin (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch). Weber (1995) a démontré qu'il y a réduction de la densité et de la largeur du bois final dès la première année de défoliation du mélèze d'Europe (*Larix decidua*) dans les Alpes par la tordeuse du mélèze (*Zeiraphera diniana*). Gross (1992) a détecté que la réduction du bois final chez le pin gris (*Pinus divaricata* (Ait.) Dumont.) commence dès la première année de défoliation, mais que la largeur des cernes est réduite plus tard pour une attaque par la tordeuse du pin gris (*Choristoneura pinus pinus* Free.). Le délai s'explique par le fait que la formation du bois initial est dépendante principalement des réserves entreposées par l'arbre au cours de l'année précédente, alors que la formation du bois final est dépendante de la production photosynthétique de l'année en cours (Schweingruber 1987, 1993). La sensibilité du bois final face à un stress comme la défoliation par un insecte en fait un excellent repère pour identifier l'année initiale du début d'une épidémie. D'un autre côté, la réduction de la largeur des cernes et du nombre de trachéides de bois final montrent une réduction simultanée face à un stress environnemental comme le climat ou la pollution (Athari 1981 ; Krause et Eckstein 1992).

L'accroissement de la hauteur est un autre facteur qui est affecté durant une épidémie de la tordeuse. En général, elle cesse durant les périodes de sévère défoliation (MacLean 1985). Une perte de croissance moyenne de trois à quatre mètres pour une période de 20 ans a été détectée suite à l'épidémie des années 1950 dans des peuplements immatures du Nouveau-Brunswick (Baskerville et MacLean 1979). Ces pertes de croissance s'expliquent par la destruction de la pousse terminale des arbres hôtes (Van Sicle *et al.* 1983).

La croissance au niveau de la cime, c'est-à-dire la partie haute de l'arbre, est très affectée lors d'une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Les populations denses de larves peuvent détruire toutes les pousses de l'année et une partie des vieilles classes d'âge de feuillage (Bakuzis et Hansen 1965). La destruction du feuillage courant est suivie par la consommation des aiguilles des vieilles classes d'âge durant les épidémies sévères (MacLean et Ostaff 1989 ; Piene 1989). Cependant, la tordeuse préfère le feuillage courant de l'année (Coulson et Witter 1984), mais elle se nourrira de l'ensemble du feuillage si l'épidémie persiste (Piene 1980). Belyea (1952) a observé qu'une période de défoliation sévère résulte en changements structuraux dans la cime. Les effets de la défoliation causent la formation de branches adventives sur des sapins jeunes et matures (Batzler 1973). Le développement des bourgeons adventifs serait un mécanisme permettant à l'arbre de compenser les pertes encourues par la consommation des aiguilles.

En général, une épidémie affecte la croissance à plusieurs niveaux. La consommation du feuillage entraîne des réductions de croissance pour le volume, la largeur des cernes, le nombre de trachéides de bois final, la hauteur et la cime.

2.2.2 La mortalité

La mortalité est généralement importante dans les sapinières touchées par les épidémies. La mortalité des peuplements de sapin baumier matures débute après quatre à cinq années de défoliation sévère (MacLean 1984) et montre une relation avec la défoliation cumulative (Blais 1958 ; Batzer 1973 ; MacLean et Ostaff 1989). Les effets soutenus de la défoliation causent la mortalité d'une certaine proportion du peuplement alors que les arbres plus vigoureux et plus résistants peuvent survivre (Craighead 1925 ; Morris 1946 ; Blais 1958 ; MacLean 1979 ; Montgomery *et al.* 1982). Une analyse indique que les taux de mortalité, suite à une épidémie, sont de 85 % dans les peuplements de sapin baumier matures, 42 % dans les peuplements immatures, 36 % dans les peuplements d'épinettes matures et 13 % dans les peuplements immatures (MacLean 1980). Finalement, les taux de mortalité en période épidémique peuvent varier en fonction de la composition du peuplement (Bergeron *et al.* 1995).

CHAPITRE III
AIRE D'ÉTUDE

3. Aire d'étude

Les quatre peuplements étudiés sont localisées au nord du Nouveau-Brunswick (comtés de Restigouche et de Northumberland), dans le quadrilatère 46°40' à 47°47' de latitude Nord et 66°34' à 68°55' de longitude Ouest (Figure 1 et Tableau 1). L'altitude varie de 245 à 455 mètres selon les sites. Ce secteur chevauche la région forestière des Grands lacs et du St-Laurent ainsi que la région forestière acadienne et est représenté par les sections forestières L.6 et A.2 (Rowe 1972). Le secteur à l'étude correspond à la région physiographique des Appalaches alors que le profil du sol est caractéristique d'un podzol humo-ferrique avec des phases de grande pierrosité ou d'affleurements rocheux (Ministère de l'énergie des mines et des ressources du Canada, 1973).

Selon Zelany *et al.* (1989), la région est dominée par le sapin baumier qui se retrouve en forêt mixte avec l'érable rouge (*Acer rubrum* L.), le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton), le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.), l'épinette blanche et l'épinette noire. Le mélèze laricin et le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.) sont présents dans les sites humides, alors que le peuplier baumier (*Populus balsamifera* L.) et le frêne noir (*Fraxinus nigra* Marsh.) se retrouvent en milieu riverain. Le cerisier de virginie (*Prunus virginiana* L.) et le sorbier d'Amérique (*Sorbus americana* Marsh.) sont présents occasionnellement au sein des peuplements mélangés matures.

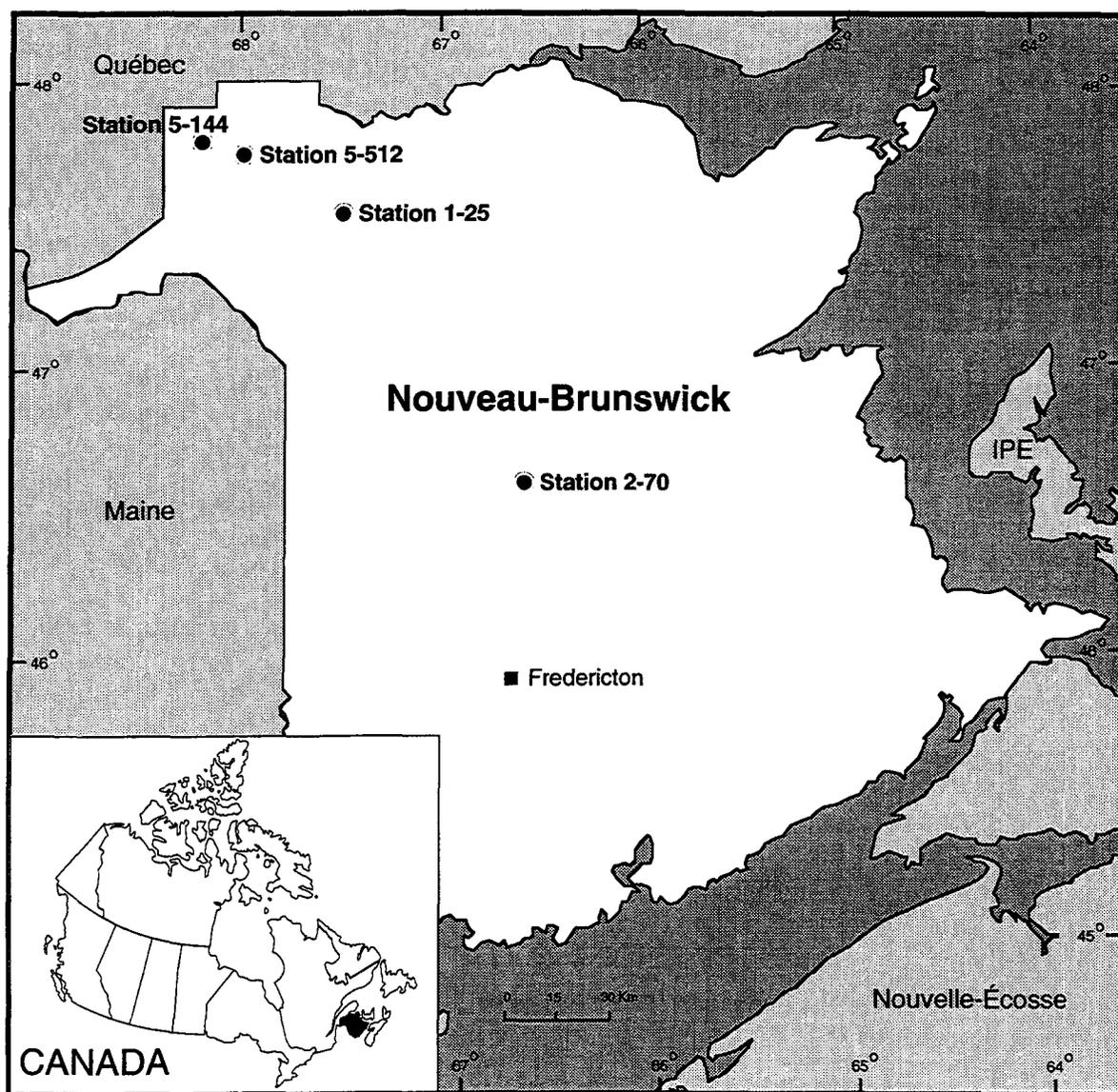


Figure 1: Localisation des quatre stations d'échantillon permanentes.

Tableau 1: Paramètres de localisation et description de l'échantillonnage des quatre peuplements étudiés.

Station	Localistaion	Espèces végétales présentes	Sapin	Statut social	Hauteur (m)	DHP (cm)	Cime
5-144 Immature Restigouche	47°47'N 68°08'O 245 m	sapin baumier épinette blanche érable rouge clintonie boréale lycopodes	B08	codominant	14,3	13,0	
			B11	codominant	12,9	11,6	
			B12	codominant	12,6	10,8	*
			B14	codominant	12,2	9,5	
			B16	supprimé	11,1	8,1	
1-25 Immature (intermédiaire) Restigouche	47°37'N 67°28'O 260 m	sapin baumier épinette blanche bouleau blanc noisetier à long bec violette	A03	codominant	16,4	15,2	
			A07	supprimé	12,9	11,4	
			C06	dominant	20,8	34,0	*
			C10	supprimé	11,6	12,5	
			C13	codominant	14,2	15,7	*
2-70 Mature Northumberland	46°40'N 66°34'O 425 m	sapin baumier bouleau blanc érable rouge comouiller du Canada maïanthème du Canada	A01	codominant	17,7	18,3	
			A04	dominant	22,4	31,4	
			A09	codominant	17,5	19,8	
			A10	codominant	19,5	21,5	
			A14	codominant	19,7	20,9	
5-512 Mature Restigouche	47°46'N 67°55'O 455 m	sapin baumier maïanthème du Canada lycopodes	A10	codominant	16,8	16,5	*
			A14	dominant	20,9	19,9	
			A20	codominant	17,9	18,1	*
			B08	codominant	18,3	18,0	
			B09	codominant	16,9	15,0	

DHP

Diamètre à hauteur de poitrine

*

Cime conservée

Le climat régional (Station Kedgwick 47°39'N 67°21'O) est caractérisé par une température moyenne annuelle de 2,0°C, avec des moyennes mensuelles variant de -14,1°C en janvier à 16,8°C en juillet (Environnement Canada 1993). Les moyennes annuelles de précipitation sont de 691 mm sous forme de pluie et de 300 mm sous forme de neige.

CHAPITRE IV
MATÉRIEL ET MÉTHODES

4. Matériel et méthodes

4.1 Choix des peuplements

Les quatre sites retenus pour cette étude ont été choisis parmi les 135 stations d'échantillon permanentes du Service canadien des forêts du Nouveau-Brunswick (CSF) (MacLean et MacKinnon 1996). Les stations ont été installées entre les années 1975 et 1979 dans le but d'obtenir des données précises de défoliation et de pouvoir les comparer à la croissance et la mortalité. Pour répondre aux besoins spécifiques de cette étude, les quatre stations ont été sélectionnées selon deux critères principaux. Premièrement, le sapin baumier devait être l'essence principale du peuplement. En second lieu, l'échantillonnage devait inclure deux peuplements matures et deux immatures. La distinction entre les peuplements matures et immatures a été évaluée par le CSF à partir de l'âge mesuré à hauteur de poitrine. Certaines stations ont été exclues de la sélection car elles étaient localisées dans les limites d'un parc ou simplement parce que le nombre de sapins disponibles était insuffisant.

4.2 Échantillonnage

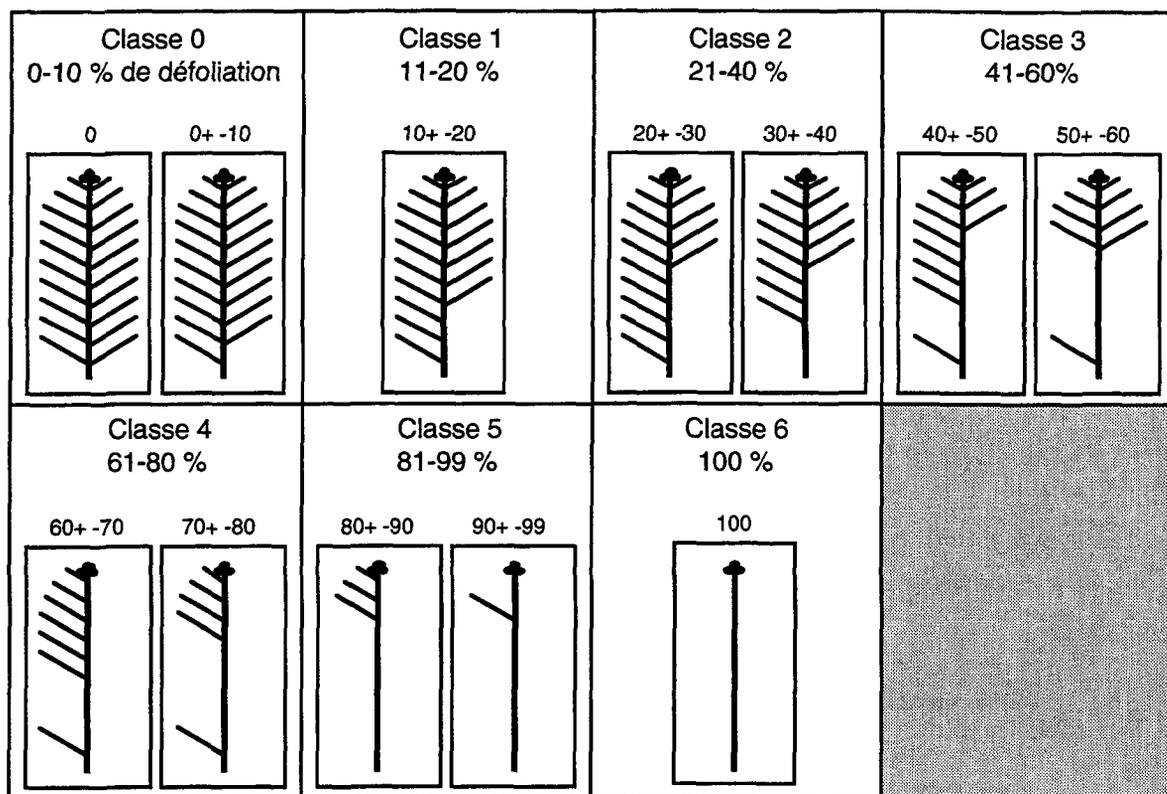
L'échantillonnage a eu lieu en juin 1996. Au total, 20 sapins baumiers ont été choisis selon un échantillonnage non aléatoire au jugé, à raison de cinq arbres par station. Les gestionnaires des stations ont limité l'échantillonnage à quelques arbres bien précis afin de ne pas nuire à l'équilibre du milieu étudié et à la poursuite de leurs études. Cependant, les arbres ont été choisis de manière à bien représenter la strate arborescente. En raison du faible nombre d'échantillons et de l'échantillonnage pratiqué de manière subjective, le travail suivant utilisera davantage la forme descriptive que la forme statistique. Les 20 sapins choisis ont été coupés et ébranchés à l'aide d'une scie à chaîne. Des sections de trois centimètres d'épaisseur ont été prélevées à tous les mètres de la base vers la cime. D'autres sections ont été coupées à 0,3 mètre, 0,6 mètre et 1,3 mètre. Cinq cimes ont été choisies parmi les 20 arbres échantillonnés. Dans le cadre de ce travail, la cime est considérée comme étant la tige et le feuillage inclus au niveau des 3 à 4 derniers mètres de l'arbre. La description des stations et des sapins baumiers échantillonnés est présentée au tableau 1. Les deux stations matures avaient au moment de l'échantillonnage un âge approximatif de 75 ans (hauteur de poitrine), alors que les stations immatures 5-144 et 1-25 avaient respectivement 35 et 55 ans. C'est pour cette raison que la station 1-25 a été qualifiée d'immature intermédiaire.

4.3 Données de défoliation

Les données de défoliation par la tordeuse des bourgeons de l'épinette, appartenant au Service canadien des forêts de l'Atlantique, sont un outil essentiel à la réalisation de cette étude. Elles sont utilisées dans ce travail pour les comparer avec la croissance du sapin baumier. Les détails de la méthode d'estimation de la défoliation sont présentés par MacLean et Erdle (1986). Les niveaux de défoliation courante et cumulative ont été estimés annuellement de 1984 à 1995 dans chacune des stations d'échantillon permanentes pour chacun des arbres présents, incluant ceux échantillonnés pour ce travail. La défoliation courante a été estimée, à l'aide de lunettes d'approche, en observant le feuillage de la cime formé l'année même; le technicien choisissait entre sept classes qui sont 0-10, 11-20, 21-40, 41-60, 61-80, 81-99, ou 100 % (figure 2). Il a été démontré que cette méthode est précise à plus ou moins 10 % (MacLean et Lidstone 1982). La défoliation cumulative a été mesurée simultanément sur les mêmes arbres. Il s'agit d'un estimé de la défoliation globale pour les sept dernières années de croissance. Le technicien choisissait entre sept classes de défoliation qui sont 0, 1-10, 11-25, 26-50, 51-75, 76-90, ou 91-100 %.

La défoliation a aussi été évaluée, depuis 1968, sur de grands secteurs à l'aide de photos aériennes par le Département des ressources naturelle et de l'énergie du Nouveau-Brunswick (Carter et Lavigne 1993). L'étude de la défoliation se fait durant la première ou la deuxième semaine suivant la consommation du feuillage par la tordeuse des bourgeons de l'épinette. À ce moment, une coloration brun-rouge distincte apparaît sur le feuillage sec. Les

secteurs possédant cette caractéristiques étaient évaluées selon la superficie de la zone défoliée en quatre classes : nulle (0 à 10 %), légère (11 à 30 %), modéré (31 à 70 %), sévère (71 à 100 %).



MacLean et Erdle (1986)

Figure 2: Classes utilisées pour déterminer la défoliation courante.

4.4 Données climatiques

Les données climatiques sont utilisées dans cette étude afin de s'assurer que les variations de croissance observées ne sont pas seulement causées directement par le climat. Cette analyse peu poussée indique de façon simple que les réductions de l'accroissement peuvent aussi être causées par des facteurs externes comme la présence d'insectes défoliateurs ou autres. Les données de températures et de précipitations proviennent de la station météorologique de Kedgwick au Nouveau-Brunswick (47°39'N 67°21'O). Cette dernière a été choisie car elle est localisée à proximité de l'ensemble des stations d'échantillon permanentes étudiées et à seulement six kilomètres de la station 1-25. La proximité entre les deux facilite la comparaison entre la croissance et les données climatiques.

Environnement Canada (1993) présente une description des grandes lignes de la méthode utilisée pour mesurer les paramètres météorologiques. La prise de données se fait depuis 1931 dans ce secteur. Cependant, plusieurs périodes au cours de ces années n'ont pas été mesurées. La période de 1931 à 1964 se caractérise par plusieurs années où des données sont manquantes alors qu'après 1964, elles sont en général complètes.

Les données ont été regroupées, pour cette étude, afin de faciliter l'interprétation. Pour chaque année, une moyenne mensuelle de la température et des précipitations totales a été calculée pour les mois de juin, juillet et août. Ces trois mois ont été retenus car ils correspondent à la période importante de

croissance de la végétation. En effet, deux études produites au Nouveau-Brunswick ont démontré que l'activité cambiale débute en avril ou mai et se termine en septembre (Sundberg *et al.* 1987 ; Mellerowicz *et al.* 1992). Finalement, des taux de synchronisme ont été calculés entre la courbe d'accroissement radial et les courbes climatiques. Le taux de synchronisme correspond au pourcentage de variations annuelles similaires entre les deux courbes (positives ou négatives).

4.5 Méthodes de mesure

4.5.1 Cernes de croissance

Les sections échantillonnées ont été séchées et finement sablées à l'aide d'une sableuse rotative. Trois types de papier étaient successivement utilisés, soit les papiers à grain 80, 220 et 400. Cette opération visait à augmenter la visibilité des cernes de croissance et à observer leur infrastructure. Quatre rayons perpendiculaires, de l'écorce au coeur, ont été tracés sur chacune des sections et l'âge a été déterminé à l'aide d'une loupe binoculaire à un grossissement de 10 X. Les cernes de croissance ont été mesurés sur les quatre rayons de chacune des sections en utilisant le micromètre manuel Henson et le système d'analyse de tige Macdendro TM qui donnent une précision de 0,01 mm (Guay *et al.* 1992).

4.5.2 Trachéides

Le nombre de trachéides du bois final a été compté sur un rayon de chacune des sections. Le rayon choisi devait être exempt de bois de réaction et devait être représentatif de la croissance moyenne de la section. Les trachéides du bois final de chaque cerne ont été comptées sous une loupe binoculaire à grossissement 100 X. La transition entre le bois initial et final peut être graduelle ou abrupte (Schweingruber 1988). Pour cette étude, la délimitation entre les deux types de bois s'est fait selon trois critères. En premier lieu, la transition du bois initial en bois final se produit lorsque les trachéides atteignent 50 % de la taille des premières trachéides du bois initial (Krause et Morin 1995b). De plus, l'augmentation de l'épaisseur de la paroi cellulaire et la variation de la couleur du bois aident aussi à fixer la limite (Krause et Morin 1995b). La figure 3 montre la délimitation entre les deux types de bois sur un cerne de croissance.

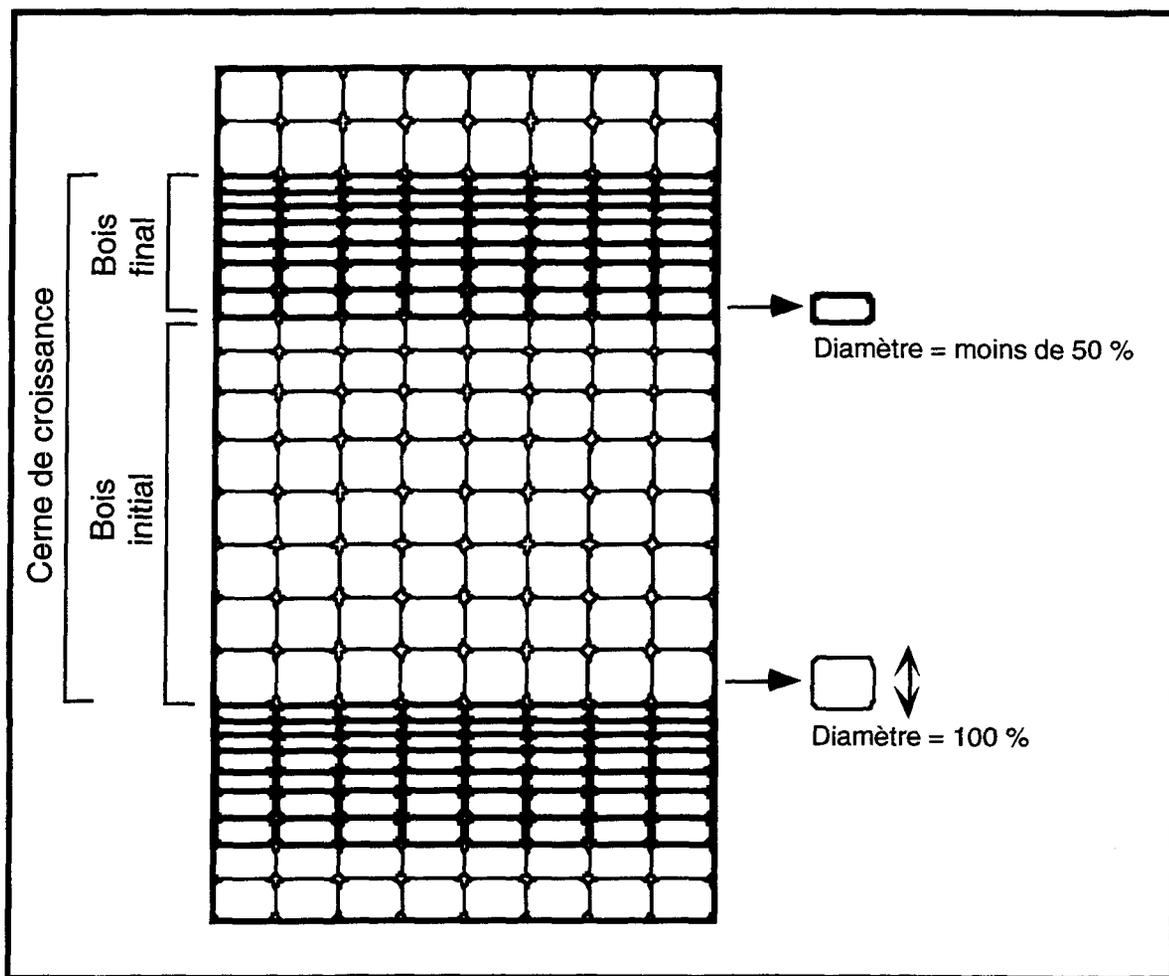


Figure 3: Représentation schématique de la limite entre le bois initial et le bois final sur un cerne de croissance.

4.5.3 Cimes

En premier lieu, l'accroissement annuel en hauteur a été mesurée sur la tige principale de la cime. Par la suite, chacune des branches de premier ordre de la cime a été localisée graphiquement et identifiée selon son année de formation par décompte des cicatrices des bourgeons terminaux et par la lecture du nombre de cernes de croissance sur la tige principale près du point d'insertion de la branche. Afin de faciliter le travail, chacune des branches a été coupée à sa base et analysée individuellement. À titre d'exemple, une branche formée en 1991 sur la tige principale est présentée à la figure 4. Les pousses annuelles de chacune des branches ont été coupées et regroupées par année de formation. À chaque fois, le nombre de pousses par branche était noté. L'année de formation des pousses était identifiée en procédant au décompte des cicatrices de bourgeons terminaux et en observant l'aspect de la pousse. L'aspect de la pousse varie d'une année à l'autre, mais est similaire pour les pousses d'une même année. La présence de petites aiguilles, grandes aiguilles, cônes, strobiles mâles et longueur relative sont des facteurs qui aident à identifier l'année de formation. La présence de ces caractéristiques spécifiques facilitaient l'identification des années où il y a eu formation de pousses adventives et des années sans développement du bourgeon. La longueur des pousses en millimètre a été mesurée pour chacune des années. La totalité des branches récoltées sur le terrain ont été mesurées, à l'exception de celles brisées lors du transport et des manipulations.

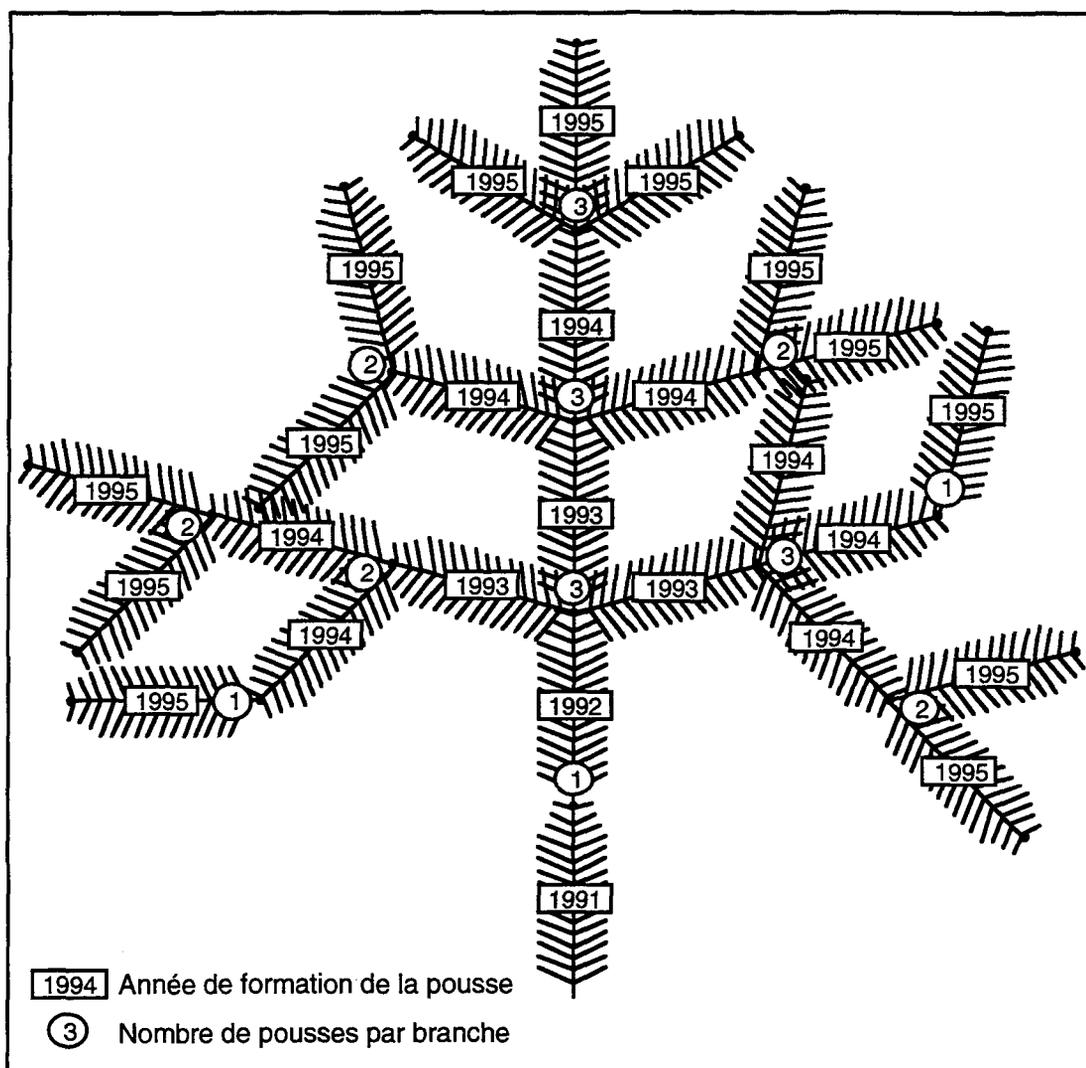


Figure 4: Architecture des pousses annuelles sur une branche formée en 1991.

4.6 Traitement des données

4.6.1 Interdatation et vérification

Les mesures de la largeur des cernes de croissance et le nombre de trachéides du bois final ont été traités lors de cette étape. En premier lieu, les données mesurées sur chacun des rayons ont été reproduites graphiquement sur du papier mince. La superposition de ces graphiques, sur une table lumineuse, permet l'interdatation des courbes de croissance (Stokes et Smiley 1968; Fritts 1976; Baillie 1982, 1995). Il s'agit de comparer les variations inter-annuelles de chaque courbe de croissance entre elles afin de déceler la présence d'erreurs, de cernes absents ou incomplets. L'interdatation s'est faite en quatre étapes: 1) entre les quatre rayons d'une même section (seulement pour les cernes de croissance), 2) entre les différentes hauteurs de la tige, 3) entre les arbres d'un même site et 4) entre les sites. La valeur zéro a été ajoutée aux données lorsqu'il y avait des cernes absents ou discontinus. Finalement, les données ont été vérifiées à l'aide du programme statistique de corrélation COFECHA, qui permet de détecter les erreurs de mesure ou les erreurs d'interdatation (Holmes 1983). Les problèmes détectés ont été évalués et corrigés dans la base de données. Les paramètres mesurés sur les cimes (longueur des pousses, nombre de pousses par branche et accroissement en hauteur) n'ont pas été interdatés et vérifiés, car les séries étaient trop courtes.

4.6.2 Regroupement des données

Quelques données ont été regroupées afin de faciliter la compréhension des variations de croissance à différents niveaux sur la tige. Ce regroupement permet de diviser les arbres en trois parties distinctes qui étaient incluses entre la base et le sommet de l'arbre lors de l'année 1970 (figure 5). Cette démarche est utilisée pour visualiser les effets de l'épidémie ayant débutée pendant les années 1970 sur ces trois parties. La partie supérieure de l'arbre est inutile pour les analyses car elle n'a pas subi entièrement les effets de la dernière épidémie. L'année 1970 est utilisée comme limite parce qu'elle permet d'obtenir 5 années de croissance de référence avant le début de l'épidémie qui a débuté vers l'année 1975. De plus, une section à la base de la tige et une à la cime ont été analysées individuellement afin d'avoir plus de précisions sur les variations de croissance. Il est impossible de savoir quelles proportions de la tige étaient situées au niveau du houppier, puisque la longueur de ce dernier en 1970 est inconnue. Finalement, les données ont en général été traitées par arbre afin d'éviter de faire des moyennes par site avec des sections de même hauteur relative, mais de hauteur réelle complètement différente. Cependant, des groupements ont été faits par site avec la section à la cime et celle à la base, en considérant qu'il est possible de faire des moyennes avec les extrémités des arbres.

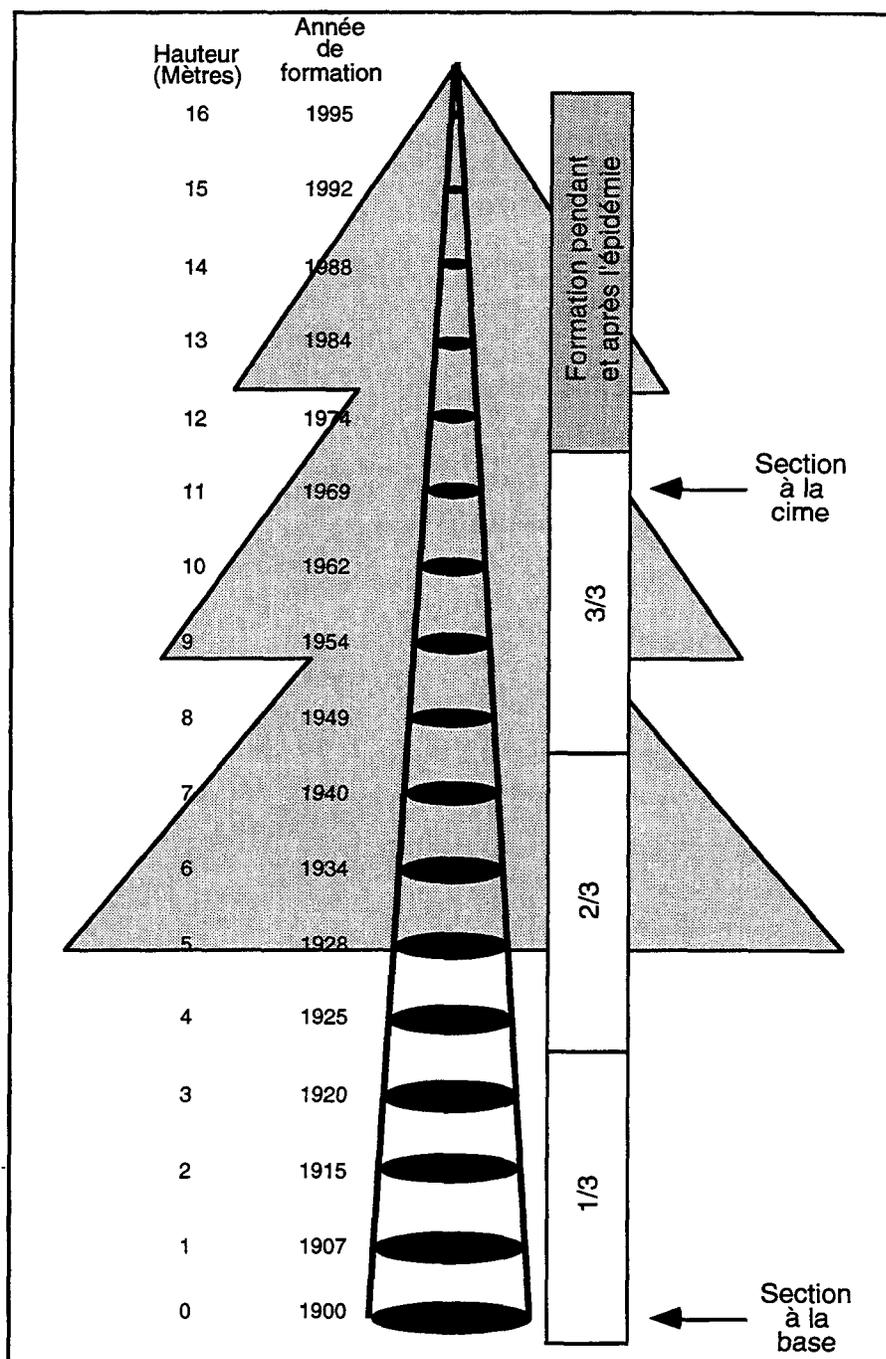


Figure 5: Mode de regroupement des données utilisé pour l'analyse de tige des sapins baumiers.

4.6.3 Standardisation

Les séries de données indicées pour les paramètres mesurés ont été calculées à l'aide du programme ARSTAN (Cook et Holmes 1986). Le programme transforme les données à deux reprises, selon le patron de croissance, pour éliminer en grande partie les variations de croissance de basse fréquence pour mettre en relief les fluctuations de haute fréquence (Fritts 1976; Cook et Kairiukstis 1990). La standardisation est utilisée afin de pouvoir comparer des courbes de croissance d'arbres et de sections différentes. La première transformation implique une fonction exponentielle négative ou une fonction linéaire, et la seconde implique une moyenne mobile de 66 ans. Le traitement résulte en une chronologie standard qui est une transformation des valeurs mesurées en valeurs indicées sans dimension dont la moyenne oscille autour de 1. Ces valeurs sont obtenues par le rapport des valeurs d'accroissement divisées par les valeurs prédites par la fonction exponentielle ou linéaire. Les valeurs mesurées au niveau de la cime (longueur des pousses, nombre de pousses par branche et accroissement en hauteur) ont été indicées simplement à partir d'une régression linéaire. Il est impossible de standardiser ces données selon la méthode standard en raison de la faible longueur des séries.

4.6.4 Calcul des réductions de croissance

Les pourcentages de réduction de la largeur des cernes indicée et du nombre de trachéides de bois final indicé associés à la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette ont été calculés à différentes hauteurs sur les arbres. Dans le cadre de cette étude, la réduction d'accroissement a été estimée pour chaque année à partir de 1975 par la différence relative de l'accroissement indicé avec la moyenne de l'accroissement des cinq années qui ont précédé la période épidémique, soit de 1970 à 1974. Selon Schweingruber *et al.* (1986), une réduction de plus de 40 % en fonction de la moyenne des années précédentes est considérée comme un changement abrupt et significatif dans la croissance des conifères. Finalement, l'épidémie du milieu du siècle a aussi été étudiée sur les sections à hauteur de poitrine. Cependant, la réduction d'accroissement moyen a été calculée, pour cette période, à partir de l'année 1952 en relation avec les années qui ont précédé l'épidémie (1942 à 1951).

CHAPITRE V
RÉSULTATS

5. Résultats

5.1 Accroissement radial

5.1.1 Hauteur de poitrine

L'étude détaillée des variations annuelles de l'accroissement radial à hauteur de poitrine pour les quatre stations à l'étude a permis la détection de fortes périodes de réduction. Les courbes qui sont présentées selon la technique standard indiquent que les données des stations de sapins immatures 5-144 et immatures intermédiaires 1-25 se distribuent respectivement jusqu'aux années 1960 et 1940 (figure 6). Des chutes de croissance de plus de 40 % sont survenues entre 1977 et 1978 pour la première station (5-144) et entre 1976 et 1979 pour la seconde (1-25). L'accroissement radial indiqué à hauteur de poitrine pour les deux stations matures (2-70 et 5-512) remonte respectivement jusqu'aux années 1920 et 1923. Trois périodes de réduction de croissance de plus de 40 % sont survenues pour la station 2-70. Elles sont présentes entre 1955 et 1957, 1965 et 1966 et en 1976. Pour la station 5-512, deux périodes de réduction de croissance ont été identifiées. La première s'est produite entre 1954 et 1959 alors que la seconde est survenue entre 1977 et 1989.

En résumé, les deux stations de sapins matures ont subi une première période de chute de l'accroissement radial au milieu des années 1950. La seconde période de réduction, qui a débuté vers le milieu des années 1970, a affecté la croissance des sapins des quatre stations.

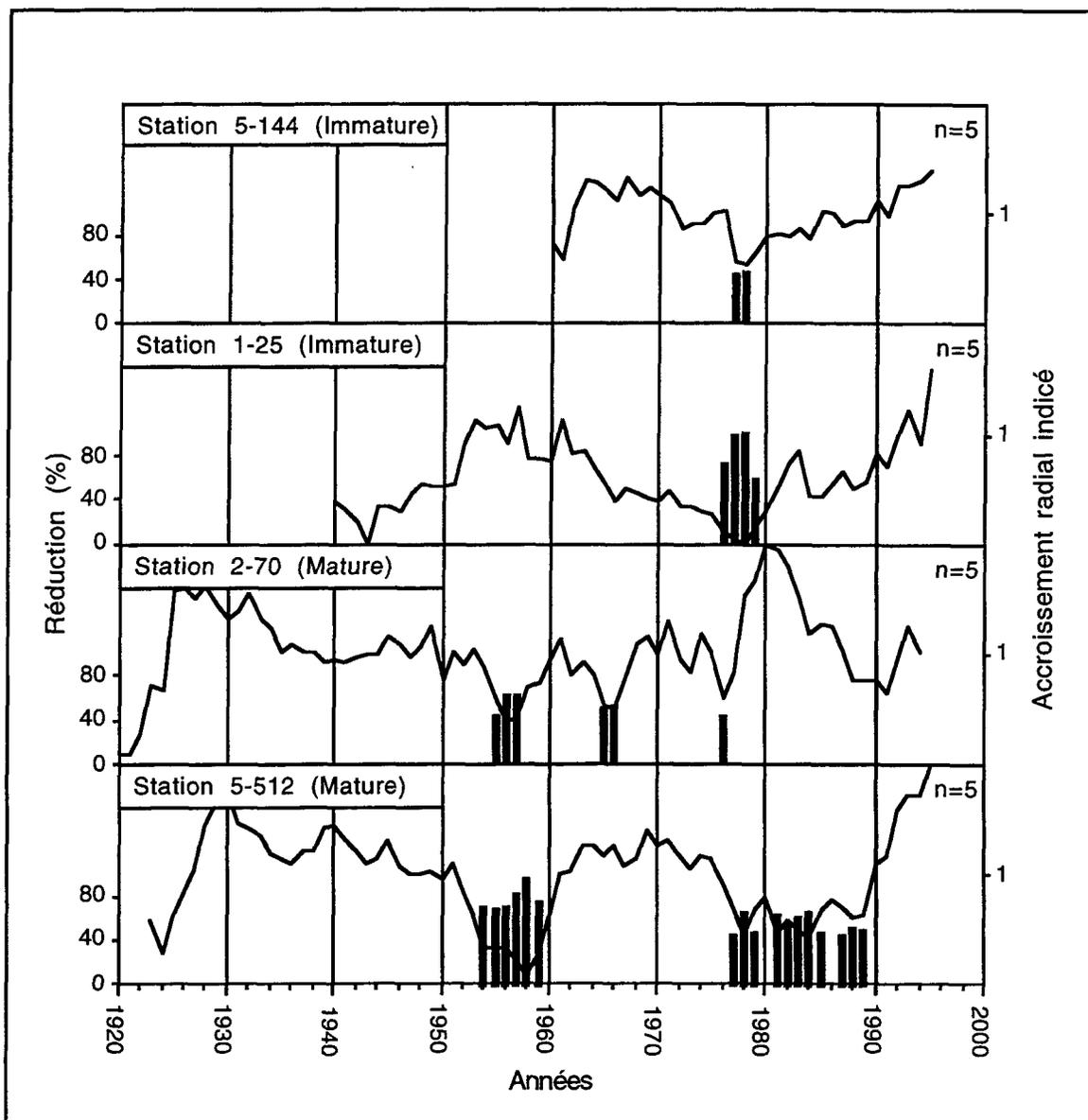


Figure 6: Accroissement radial moyen indicé à hauteur de poitrine (courbes) et réductions de plus de 40 % par rapport à la moyenne des dix années précédentes (bâtons) pour les quatre stations de sapins baumiers étudiées.

5.1.2 Le climat

L'analyse du climat est présentée dans cette section afin de vérifier si les chutes de croissance observées au milieu des années 1970 ne sont pas causées par des variations de la température ou des précipitations. Une comparaison entre le climat et l'accroissement radial à 1,3 mètre pour la station 1-25 est présentée à la figure 7. Les données climatiques pour l'année 1976 et 1989 n'ont pas été mesurées. La courbe annuelle de la température pour la période estivale est variable, oscillant annuellement entre 13°C et 18°C. Une relation inverse est identifiée entre la température et l'accroissement radial avec un taux de synchronisme des variations de seulement 54 %. Le faible synchronisme entre les courbes indique que la température estivale de l'année courante n'est pas très déterminante pour la croissance. Contrairement à la température, le taux estival des précipitations présente une relation un peu plus étroite avec la croissance. Le synchronisme des variations atteint 65 %. La courbe annuelle des précipitations pour la période estivale présente des variations périodiques stables entre 189 et 442 millimètres. Une chute de l'accroissement radial est enregistrée simultanément avec la baisse des précipitations mesurée entre 1965 et 1969. De plus, la légère diminution des précipitations pour la période de 1974 à 1979 se produit simultanément avec la chute de l'accroissement radial de 1976 à 1978.

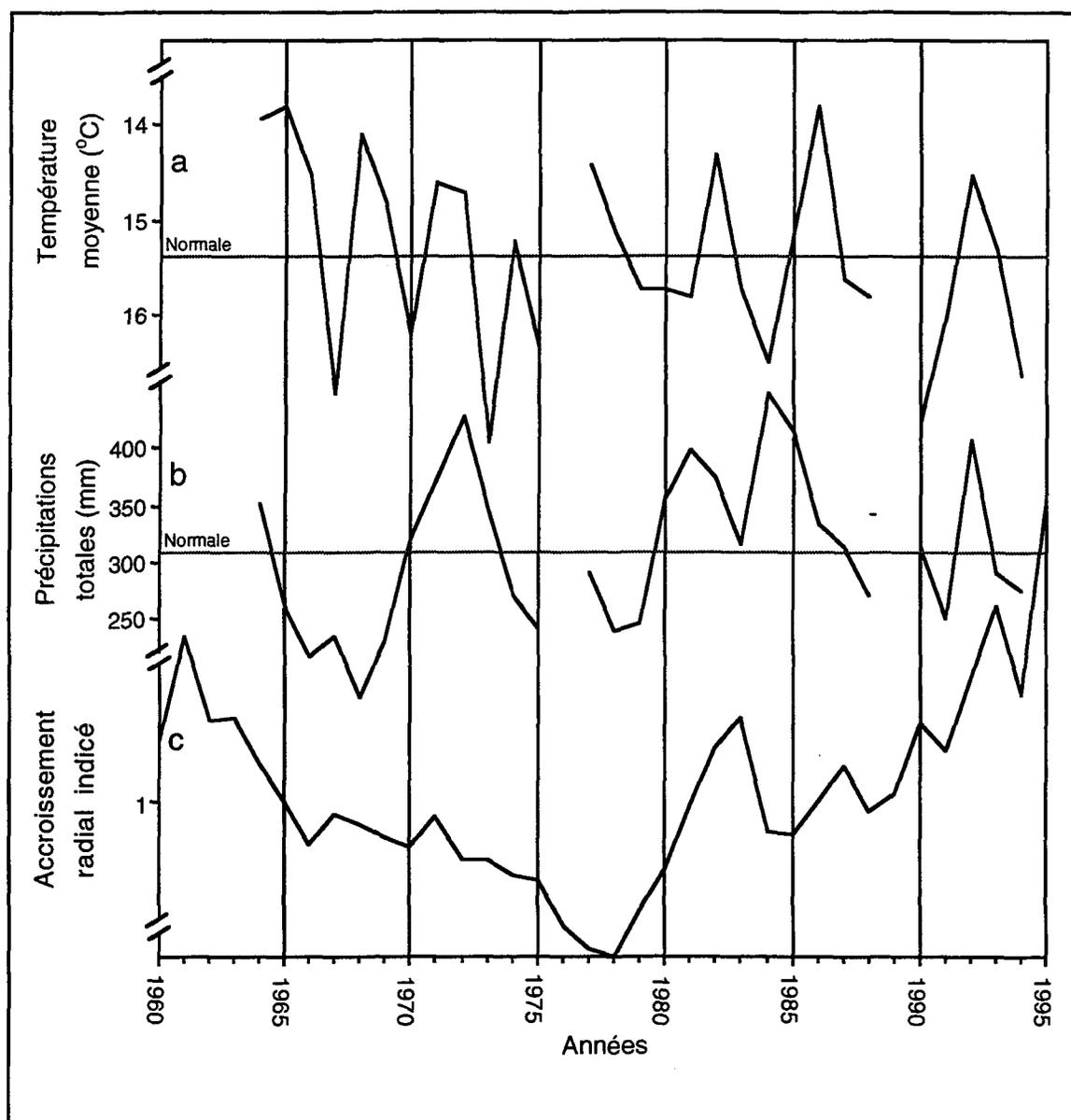


Figure 7: Comparaison entre (a) la température moyenne pour les mois de juin, juillet et août, (b) la somme des précipitations pour la même période et (c) l'accroissement radial indicé à 1,3 mètre pour les cinq sapins baumiers de la station 1-25.

5.1.3 Analyse de tige

La chute d'accroissement radial enregistrée au cours des années 1970 a été analysée à différentes hauteurs sur la tige de chacun des 20 sapins étudiés. L'exemple d'un de ces sapins est décrit plus en détail afin de visualiser les réductions de croissance pour un seul arbre (figure 8). Les courbes d'accroissement de l'arbre 1-25C13 sont présentées à titre d'exemple, puisque cet arbre est représentatif de la tendance générale. Les autres analyses de tige sont présentées à l'annexe I. L'exemple qui est présenté indique que le sapin baumier immature intermédiaire 1-25C13 a subi sa première chute de l'accroissement radial à la cime en 1974 (figure 8). Cette réduction est enregistrée en 1975 au dernier tiers, au second tiers et au premier tiers tandis qu'elle apparaît seulement en 1976 à la base, c'est-à-dire deux ans après la première réduction à la cime. Cependant, les analyses de tiges seront maintenant décrites par station d'étude afin d'avoir une vision plus globale des effets de la dernière épidémie sur la croissance.

En général, les sapins immatures de la station 5-144, qui sont les plus jeunes arbres analysés, ont subi leur première chute de l'accroissement radial à toutes les hauteurs en 1977 (annexe I). Le délai moyen (cinq arbres) entre la première réduction de l'accroissement radial de plus de 40 % à la cime et à la base est de 0,2 an (figure 9). Le délai est plus élevé (0,5 à 1 an) pour les hauteurs relatives de 5 à 20 %. Pour la station immature intermédiaire (1-25), la première chute de l'accroissement radial est présente à la cime en 1974 ou 1975 (figure 8 et annexe I). Il y a un délai progressif de la cime vers la base, où la

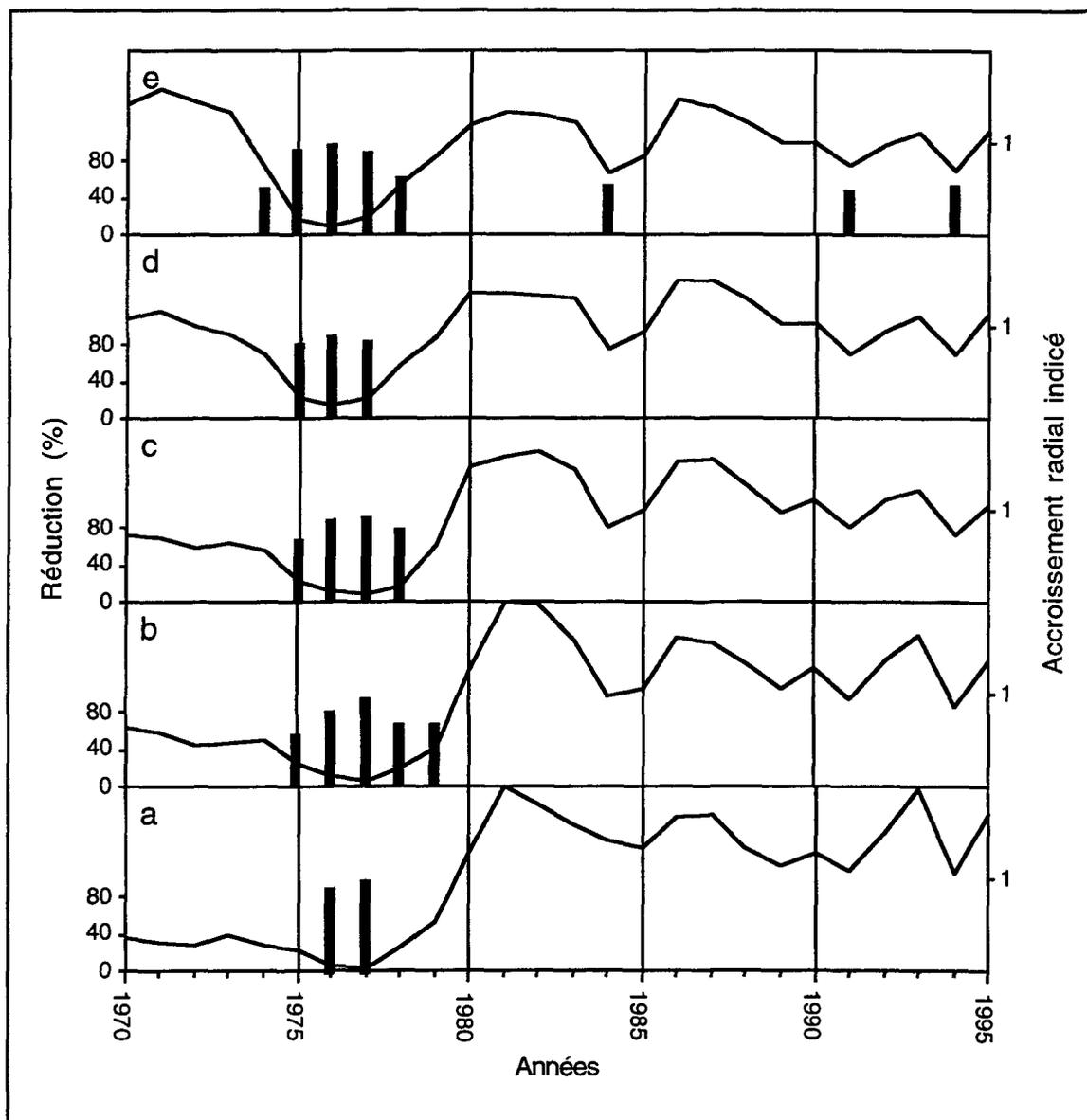


Figure 8: Accroissement radial indicé (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 2,7 mètres), (c) au second tiers (2,7 à 5,3 mètres), (d) au troisième tiers (5,3 à 8 mètres) et (e) à la cime (8 mètres) pour le sapin baumier 1-25C13.

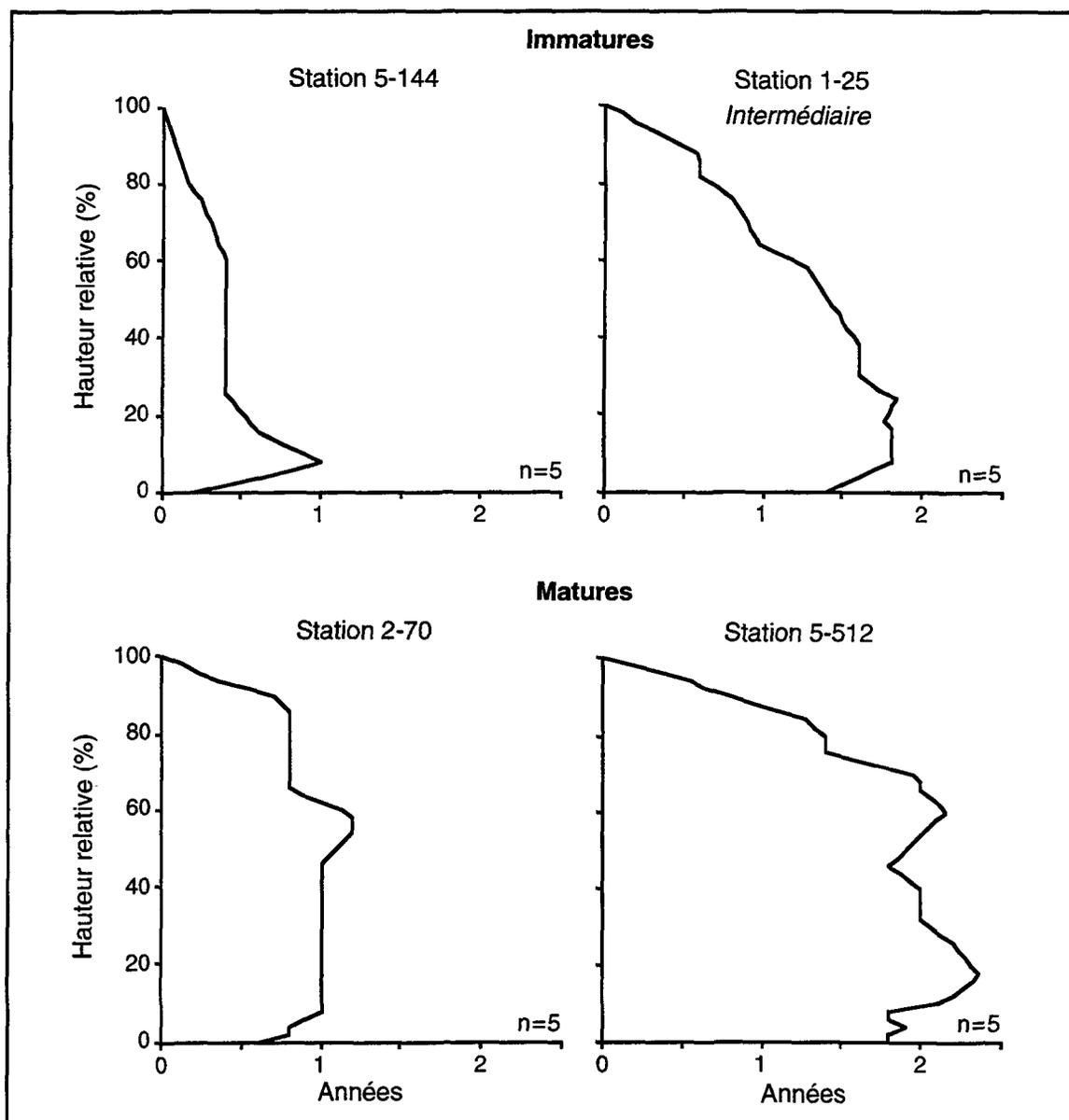


Figure 9: Délai moyen entre la première réduction de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes à la cime (année zéro) et à différentes hauteurs relatives sur la tige pour la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette pour cinq sapins baumiers des quatre stations étudiées.

première réduction est enregistrée en 1976. Le délai moyen entre la première réduction de l'accroissement radial à la cime et à la base est de 1,4 an, alors que le délai est le plus fort (1,5 à 1,8 an) pour les hauteurs relatives de 5 à 40 % (figure 9).

Les sapins matures de la station 2-70 sont caractérisés par une première chute de l'accroissement radial à la cime en 1975 (annexe I). Il y a un délai progressif de la cime vers la base où la première réduction est enregistrée en 1975 ou 1976. Le délai moyen entre la première réduction de l'accroissement radial à la cime et à la base est de 0,6 an, alors que le délai est le plus fort (1 an) pour les hauteurs relatives de 5 à 60 % (figure 9). Pour la station mature 5-512, la première chute de l'accroissement radial à la cime est présente en 1975 (annexe I). Il y a un délai progressif de la cime vers la base où la première réduction est enregistrée en 1977. Le délai moyen entre la première réduction de l'accroissement radial à la cime et à la base est de 1,8 an, alors que le délai est le plus fort (deux ans) pour les hauteurs relatives de 5 à 70 % (figure 9).

En général, il y a un délai entre la première réduction de l'accroissement radial à la cime et à la base (figure 8 et annexe 1). Ce délai varie entre une et deux années à l'exception de la station de sapins immatures 5-144 qui l'enregistre faiblement. Le plus long délai entre la première réduction à la cime et le reste de la tige est perceptible à une hauteur relative variant en moyenne de 5 à 30 % pour les immatures et de 5 à 65 % chez les matures (figure 9).

5.1.4 Les données de défoliation

5.1.4.1 Défoliation courante

Il est difficile de comparer la défoliation courante avec l'accroissement radial des sapins pour l'ensemble des stations (figure 10). Les exemples présentés indiquent une faible variabilité de l'accroissement radial après l'année 1980, avec l'absence de réductions importantes. La présence de réductions importantes est essentielle afin de faire une comparaison avec les données de défoliation courante. Pour cette raison, les données de défoliation courante par arbre sont exclues de la comparaison avec la croissance de la tige. L'étude des effets de la défoliation sur l'accroissement sera faite à partir des données de défoliation par secteur (tirées à partir de photos aériennes) qui couvrent la dernière épidémie de la tordeuse. Ces données sont plus générales, mais elles permettent d'avoir un bon aperçu de la défoliation du territoire pour une période où les réductions d'accroissement radial étaient importantes.

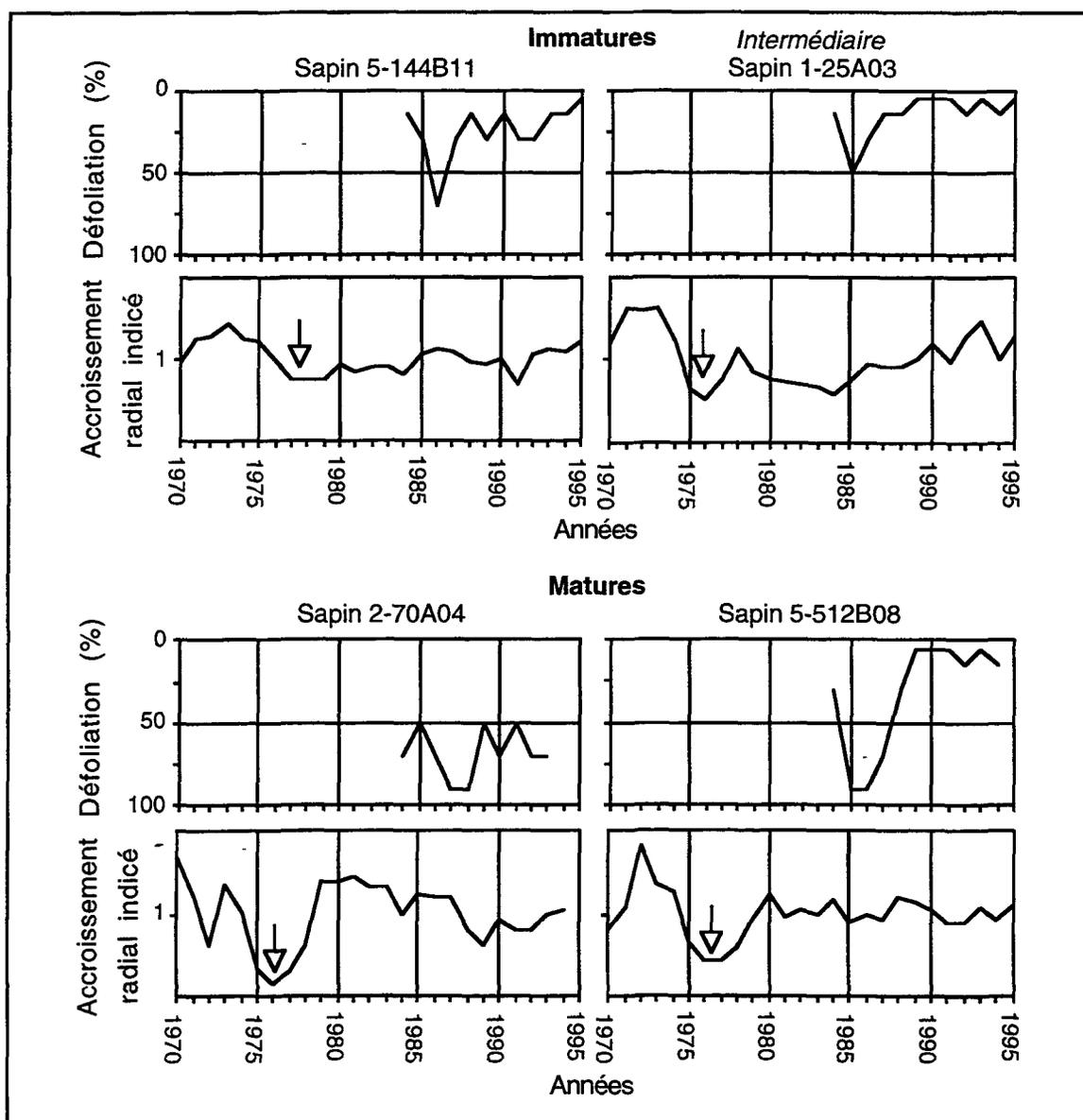


Figure 10: Comparaison entre la défoliation courante par arbre (échelle des ordonnées inversée) et l'accroissement radial indicé à la cime pour un sapin baumier de chacune des stations étudiées. (flèche = réduction de l'accroissement radial causée par une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette)

5.1.4.2 Défoliation par secteur

La station 5-144, qui est occupée par des sapins baumiers immatures, a été perturbée par une période de défoliation légère en 1974 et sévère de 1975 à 1977 (figure 11). Une défoliation de type légère correspond à 15 % du territoire affecté, modérée 50 % et sévère 85 %. Les années 1975 à 1977 sont considérées comme étant la période épidémique. Selon la moyenne de la croissance de cinq sapins, une chute de l'accroissement radial de plus de 40 % est observée simultanément à la cime et à la base en 1977.- Les réductions surviennent deux ans après le début de l'épidémie. Cette observation est valable pour trois arbres de cette station. Les deux autres (5-144B08 et 5-144B14) ont réagi à la cime dès 1976 (figure 12).

La station immature intermédiaire (1-25) a subi une période de défoliation légère en 1971, modérée en 1972 et sévère de 1973 à 1976 (figure 11). Une forte chute de l'accroissement radial est observée à la cime en 1974 et à la base en 1976 pour une moyenne de cinq sapins. La réduction de croissance à la cime survient un an après le début de l'épidémie alors que la base est affectée seulement trois ans plus tard. Cette observation est variable d'un arbre à l'autre (figure 12). La première réduction à la cime est enregistrée en 1974 pour trois sapins et en 1975 pour les deux autres. La première réduction à la base est visible en 1975 pour un sapin et en 1976 pour les quatre autres.

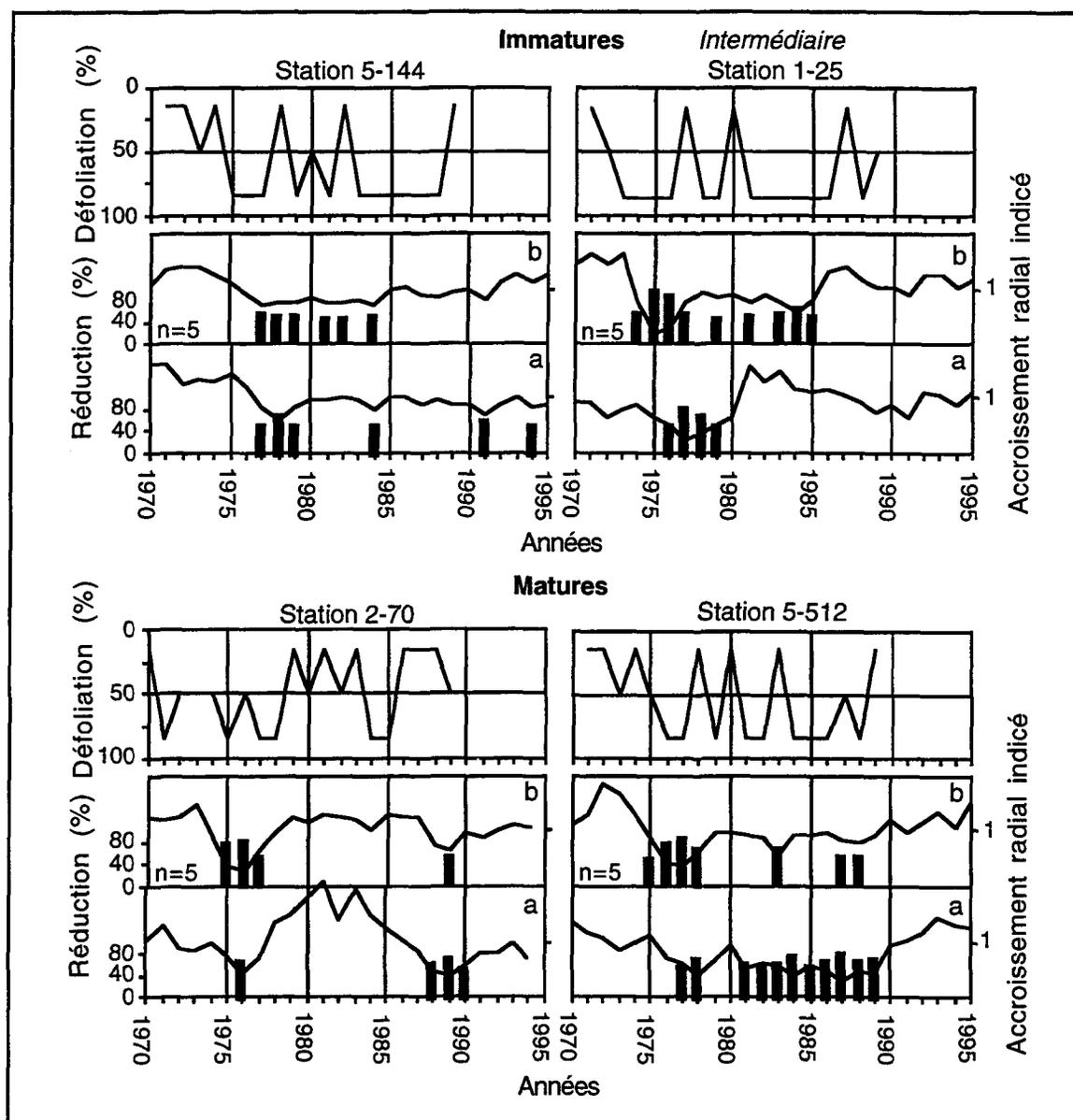


Figure 11: Comparaison entre la défoliation par secteur (échelle des ordonnées inversée) et l'accroissement radial indicé de cinq sapins baumiers par station (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la croissance moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base et (b) à la cime pour les quatre stations à l'étude.

	Années						Années							
	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1972	1973	1974	1975	1976	1977		
Sapins immatures	Défoliation	Légère	Modérée	Légère	Sévère	Sévère	Sévère	Défoliation	Modérée	Sévère	Sévère	Sévère	Sévère	Légère
	5-144B08							1-25A03						
	5-144B11							1-25A07						
	5-144B12							1-25C06						
	5-144B14							1-25C10						
	5-144B16							1-25C13						
Sapins matures	Années	1972	1973	1974	1975	1976	1977	Années	1972	1973	1974	1975	1976	1977
	Défoliation	Modérée	Modérée	Modérée	Sévère	Modérée	Sévère	Défoliation	Légère	Modérée	Légère	Modérée	Sévère	Sévère
	2-70A01							5-512A10						
	2-70A04							5-512A14						
	2-70A09							5-512A20						
	2-70A10							5-512B08						
2-70A14							5-512B09							
		Accroissement radial normal Accroissement radial réduit (40 % et plus)						— Cime — 2/3 — 1/3 — Base						

Figure 12: Comparaison entre la défoliation par secteur au début de la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette et les réductions de l'accroissement radial de plus de 40 % selon la croissance moyenne des cinq années précédentes à différentes hauteurs pour les 20 sapins baumiers étudiés.

La station 2-70, qui est occupée par des sapins baumiers matures, a été perturbée par une période de défoliation sévère en 1971, modérée de 1972 à 1974, sévère en 1975, modérée en 1976 et sévère de 1977 à 1978 (figure 11). Ces données suggèrent la présence d'une épidémie entre 1975 et 1978. Les premières chutes de l'accroissement radial de plus de 40 % pour cinq sapins sont observées à la cime en 1975 et à la base en 1976. La réduction de croissance à la cime survient dès la première année de défoliation sévère alors que la réduction à la base survient l'année suivante. Cette observation peut varier légèrement d'un arbre à l'autre (figure 12). La première réduction à la base est perceptible en 1975 pour deux sapins et en 1976 pour les deux autres. Le sapin 2-70A10 n'a pas été affecté à la base.

La seconde station mature à l'étude (5-512), a subi une période de défoliation légère en 1974, modérée en 1975 et sévère de 1976 à 1977 (figure 11). Les années 1975 à 1977 sont considérées comme étant la période d'épidémie. L'accroissement radial moyen est affecté en 1975 à la cime et en 1977 à la base. La réduction à la cime survient dès que la défoliation est modérée alors que la réduction à la base se produit seulement deux ans plus tard. Cette observation est variable d'un arbre à l'autre (figure 12). La première réduction à la cime est enregistrée en 1975 pour quatre sapins et en 1976 pour l'autre. La première réduction à la base est visible en 1976 pour deux sapins et en 1977 pour un sapin. Les sapin 5-512B08 et 5-512B09 ont réagi à la base seulement en 1978, mais cette année n'est pas présentée sur la figure.

En résumé, les peuplements de sapins matures sont affectés par une réduction de l'accroissement radial à la cime dès la première année d'une période de défoliation de type sévère ou modérée. Par contre, les arbres immatures réagissent une à deux années plus tard. La réduction de croissance enregistrée à la base se produit une à deux années après la première réduction à la cime sauf pour les sapins immatures du site 5-144 où elle survient en général la même année.

5.2 Les trachéides du bois final

Il semble y avoir une relation variable entre le nombre de trachéides de bois final et l'accroissement radial à 1,3 mètre pour chacune des stations (figure 13). Cependant, la relation semble beaucoup plus forte lorsqu'il y a d'importantes réductions de croissance. Les variations annuelles de croissance ont une plus grande amplitude pour les cernes de croissance que pour les trachéides de bois final.

5.2.1 Analyse de tige

Les sapins baumiers de la station immature 5-144 ont été affectés par une réduction de la largeur des cernes de plus de 40 % à la cime et à la base en 1977 (figure 14). Aucune réduction franchissant le seuil limite de 40 % ne se présente à cette station pour le nombre de trachéides du bois final. Par contre, les réductions sont à leur plus haut niveau à la cime en 1976.

Pour les sapins de la station immature intermédiaire 1-25, la première réduction de la largeur des cernes de plus de 40 % à la cime est survenue en 1974. Cette réduction apparaît la même année avec environ 25 % pour les trachéides du bois final. Cependant, ce n'est qu'en 1975 que la réduction franchit le seuil limite de 40 %. À la base, la réduction de la largeur des cernes est présente en 1976 alors que c'est en 1977 pour le nombre de trachéides du bois final.

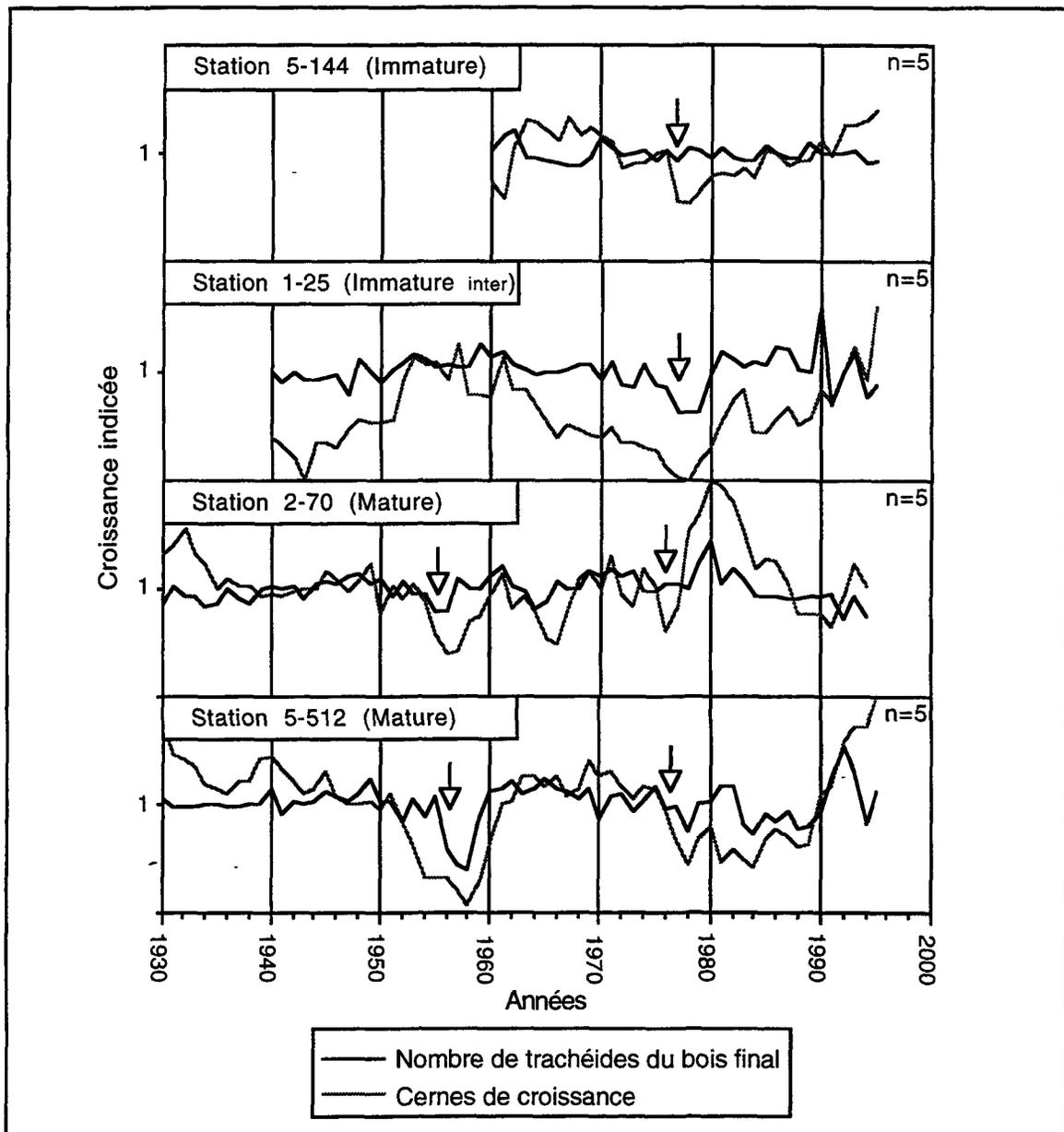


Figure 13: Comparaison entre l'accroissement radial moyen et le nombre de trachéides du bois final indicé à 1,3 mètre pour les quatre stations de sapins baumiers étudiées. (flèche = réduction de croissance causée par une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette)

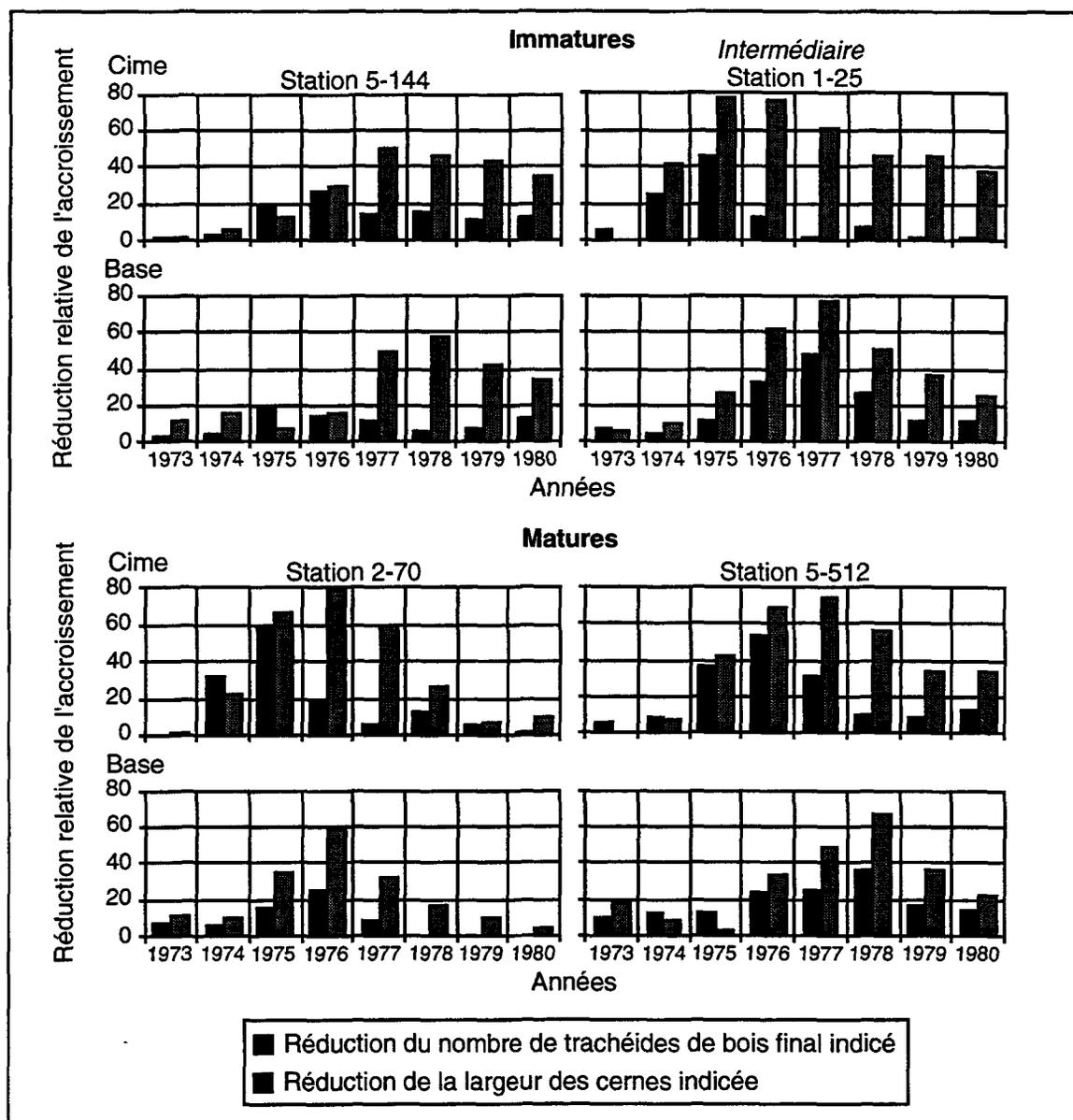


Figure 14: Réductions relatives de l'accroissement selon la moyenne des cinq années précédentes lors de la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette pour les quatre stations de sapins baumiers étudiées.

Les sapins baumiers de la station mature 2-70 ont subi une première réduction de la largeur des cernes à la cime en 1975. Cette réduction apparaît la même année pour le nombre de trachéides du bois final. Cependant, une réduction de 30 % (sous le seuil limite) du nombre de trachéides se produit en 1974. À la base, la largeur des cernes est réduite en 1976 alors que la réduction du nombre de trachéides la plus élevée se produit la même année.

Pour les sapins de la station mature (5-512), la réduction de la largeur des cernes à la cime se produit en 1975. Cette réduction apparaît la même année avec environ 38 % pour le nombre de trachéides de bois final. À la base, la réduction de la largeur des cernes se produit en 1977 alors que la réduction du nombre de trachéides atteint sa valeur la plus élevée en 1978.

En résumé, la première réduction de la largeur des cernes et du nombre de trachéides du bois final apparaissent la même année à la cime. Par contre, les stations 2-70 et 5-144 indiquent des réductions du nombre de trachéides qui se produisent un an plus tôt mais qui ne franchissent pas le seuil limite de 40 %. En regardant le patron général des réductions pour l'ensemble des stations, c'est-à-dire en ne tenant pas compte de la limite de 40 %, il semble que la défoliation a un effet sur le bois final un an avant la largeur des cernes sur la section la plus haute de l'arbre. À la base de la tige, il est difficile de relier les deux types de croissance, car le nombre de trachéides présente rarement une réduction importante.

5.3 Les cimes

Les variations annuelles des valeurs indicées de la largeur des cernes à la base de la cime, du nombre de pousses par branche, de la longueur des pousses et de l'accroissement en hauteur montrent certaines similitudes pour la cime du sapin baumier 1-25C06 (figure 15). Par exemple, une forte chute de croissance est commune aux quatre paramètres en 1982 et 1983. Cependant, la réduction est déjà perceptible en 1981 pour l'accroissement en hauteur. Cette réduction de croissance correspond au début d'une période de défoliation sévère, pour le secteur, qui a débuté en 1981. Il y a par la suite reprise rapide de la croissance pour la hauteur, la longueur des pousses, le nombre de pousses par branche et, à partir de 1985, pour la largeur des cernes. Une seconde chute de croissance plutôt faible survient en 1986 pour l'accroissement en hauteur et la longueur des pousses, et en 1987 pour le nombre de pousses par branche et la largeur des cernes. Les réductions correspondent à une forte période de défoliation courante ayant durée de 1986 à 1988 pour ce sapin. Finalement, des réductions communes sont présentes en 1991 et en 1994, mais ne présentent pas de lien avec la défoliation courante.

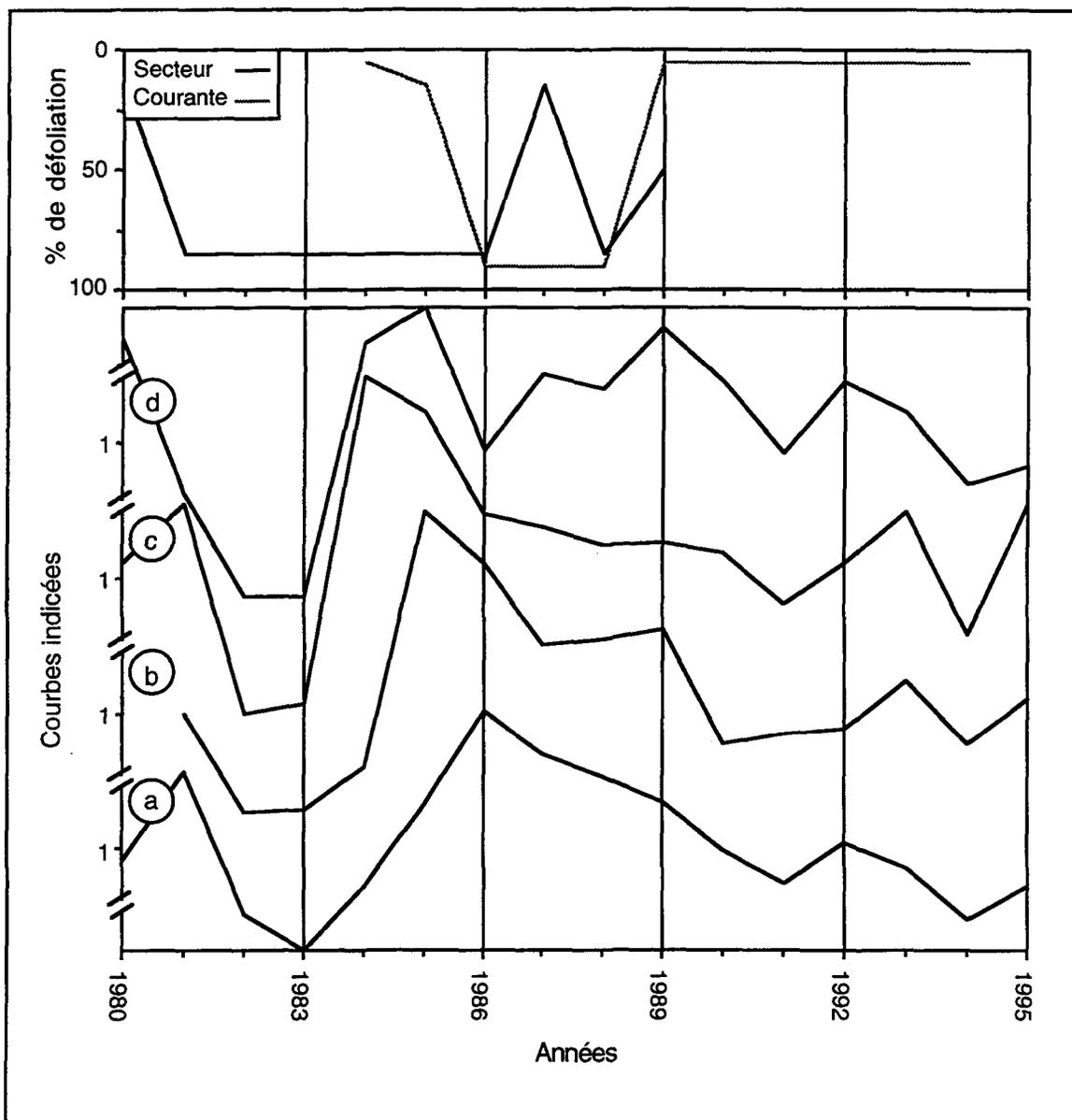


Figure 15: Comparaison entre la défoliation (estimé par secteur et par arbre) et la croissance indiquée de la cime pour (a) l'accroissement radial à la base de la cime, (b) le nombre de pousses par branche, (c) la longueur des pousses et (d) l'accroissement en hauteur pour le sapin baumier 1-25C06.

Les résultats observés au niveau de la cime du sapin baumier 5-512A20 indiquent que les patrons de croissance sont semblables pour la largeur des cernes, le nombre de pousses par branche, la longueur des pousses et l'accroissement hauteur (figure 16). L'année 1982 est caractérisée par la présence d'une réduction de croissance commune aux quatre paramètres. Cette réduction survient pendant une période de défoliation sévère qui était présente de 1981 à 1982. Après l'année 1982, le synchronisme entre les patrons de croissance des quatre paramètres demeure variable jusqu'en 1990 et devient similaire par la suite. Il est difficile d'identifier des liens précis entre la défoliation et la croissance après l'année 1982. La difficulté est causée par la faible longueur des séries de données à comparer et par l'absence de période soutenues de défoliation très fortes.

Les résultats des trois autres cimes étudiées sont présentés à l'annexe I. Ces trois cimes ne présentent pas de lien avec la défoliation et les variations inter-annuelles sont en général très faibles. De plus, deux des trois cimes ne sont pas très âgées. Cependant, les patrons de croissance de la largeur des cernes, du nombre de pousses par branche, de la longueur des pousses et de l'accroissement en hauteur sont semblables avec quelques exceptions.

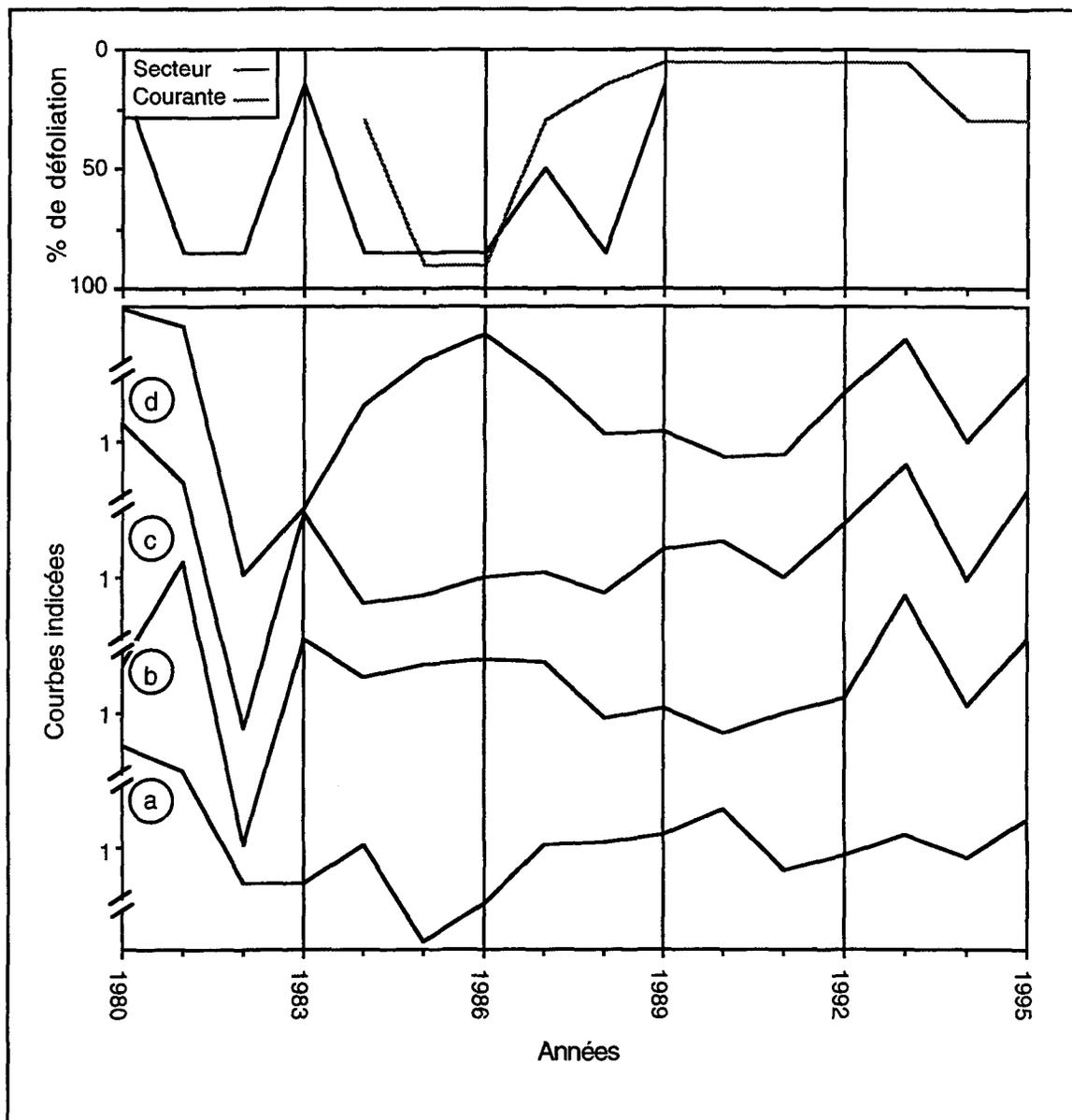


Figure 16: Comparaison entre la défoliation (estimé par secteur et par arbre) et la croissance indicée de la cime pour (a) l'accroissement radial à la base de la cime, (b) le nombre de pousses par branche, (c) la longueur des pousses et (d) l'accroissement en hauteur pour le sapin baumier 5-512A20.

CHAPITRE VI
DISCUSSION

6. Discussion

6.1 Les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette

Des signes révélateurs indiquant le passage d'épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette ont été observés sur les arbres analysés. Les sapins baumiers du secteur à l'étude ont été touchés par deux périodes de réduction de l'accroissement radial depuis 1920 (figure 6). La première réduction a débuté au milieu des années 1950 alors que la seconde s'est produite au milieu des années 1970. Ces chutes de l'accroissement radial correspondent aux périodes d'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette identifiées sur des cartographies historiques de la défoliation (Brown 1970 ; Kettela 1983) et décrites plus en détail par Blais (1983).

Les premières réductions de croissance franchissant le seuil de signification ont débuté respectivement en 1954 et 1955 pour les stations de sapins baumiers matures 5-512 et 2-70. Ces résultats correspondent aux observations de Blais (1977), qui indiquent que le secteur nord du Nouveau-Brunswick a été touché par une épidémie de 1949 à 1958. Les sapins de la station 2-70, qui est la seule localisée au centre du Nouveau-Brunswick, ont subi une seconde chute de croissance en 1965 et 1966. Cette diminution de croissance correspondrait aux effets d'un foyer d'infestation qui a persisté sur le centre de la province pendant plusieurs années, suite à l'épidémie des années 1950 (Blais 1977). Ce foyer s'est par la suite répandu sur l'ensemble du territoire du Nouveau-Brunswick pour atteindre un niveau élevé à partir de 1973. Cette

augmentation de la densité de la population de tordeuse correspond à la période initiale de la dernière épidémie (Blais 1983). Elle a causé de fortes réductions de croissance entre 1976 et 1979 sur les quatre stations à l'étude.

L'accroissement radial, la température et les précipitations estivales ont été comparées afin de s'assurer que le climat n'est pas le seul responsable des variations de croissance (figure 7). L'analyse a été faite à partir d'une seule station météo car c'était celle qui était le plus proche des sites étudiés. Les autres étaient dans certains cas trop éloignés tandis que dans d'autres cas, la quantité de données manquantes était trop importante. Cette analyse est peu poussée et n'a été faite que pour vérifier la tendance générale. L'analyse des données indique l'absence de corrélation entre les variations de croissance et les fluctuations interannuelles de la température et des précipitations estivales. Cette analyse n'a pas permis de mettre en cause directement le climat pour expliquer les patrons de croissance. Une faible diminution des précipitations présente entre 1973 et 1979 (juin à août) se produit simultanément avec la réduction de l'accroissement radial qui a été identifiée à une épidémie. La forte réduction de croissance ne peut être directement reliée à la diminution des précipitations qui est beaucoup trop faible pour causer un impact aussi important sur la croissance. Cependant, plusieurs auteurs suggèrent que les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette seraient le résultat d'une période de sécheresse (Wellington et al. 1950 ; Greenbank 1956 ; Pilon et Blais 1961 ; Ives 1974). Les données météorologiques mensuelles ne permettent pas d'identifier les périodes de sécheresses de quelques jours, mais indiquent tout de même des étés avec moins de précipitations que la normale. Ces étés plus arides

pourraient avoir causé l'accroissement de la population de tordeuse. Les étés chauds et secs favorisent la floraison du sapin baumier dans les années suivantes (Greenbank 1963), ce qui semble être une condition favorable au développement de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Blais 1985). L'augmentation de la population de cet insecte défoliateur serait responsable des réductions de croissance observées dans les années 1970. Les réductions dépassent de loin les variations observées pour les autres années.

6.2 Les effets de la dernière épidémie sur la croissance de la tige

6.2.1 Accroissement radial

Les 20 sapins analysés montrent des signes de la présence de la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette avec de fortes réductions de croissance présentes entre 1976 et 1979 à hauteur de poitrine (figure 6). Cependant, un délai est observé de la cime vers la base (figure 8 et figure 9). La réduction débute dans la cime et progresse avec un délai variant de zéro à deux ans jusqu'à la base. Cette observation correspond aux résultats décrits par quelques auteurs (Mott *et al.* 1957 ; Stark et Cook 1957 ; Blais 1958 ; Ericsson *et al.* 1980 ; MacLean 1985 ; Piene 1989 ; Krause et Morin 1995b).

La consommation des aiguilles de l'année courante par la tordeuse des bourgeons de l'épinette, qui entraîne une diminution importante de la quantité de feuillage, cause une réduction de la production de sucre et d'amidon (Parker et

Houston 1971 ; Wargo *et al.* 1972), et a un effet direct sur la croissance au niveau de la cime. À ce moment, les réductions de la largeur des cernes à la base de la tige ne sont pas visibles alors qu'elles sont présentes dans la partie haute de la cime (Bailey 1925 ; Mott *et al.* 1957 ; Stark et Cook 1957 ; Blais 1958 ; Ericsson *et al.* 1980 ; Piene 1989). Cette observation suggère que les réserves entreposées dans les racines et à la base de l'arbre (Ericsson *et al.* 1980 ; Waring et Schlesinger 1985) sont utilisées pour la production des cernes de croissance dans la partie inférieure de la tige au début d'une épidémie. En effet, une forte réduction des réserves d'amidon au niveau racinaire a été identifiée suite à une période de défoliation chez *Acer saccharum* Marsh (Parker et Houston 1971 ; Wargo *et al.* 1972). Selon Krause et Morin (1995a), les réserves d'amidon au niveau racinaire et à la base de la tige sont probablement suffisantes pour la formation normale des cernes pendant une ou deux années dans la partie inférieure de la tige. De plus, certains auteurs expliquent le délai par un mécanisme selon lequel la production des aiguilles a priorité sur la croissance de la tige lorsque les ressources sont peu abondantes (Ericsson *et al.* 1980 ; Waring et Schlesinger 1985 ; Piene 1989). La reconstitution du feuillage serait plus prioritaire que la formation des cernes de croissance, pour permettre de rétablir le bilan photosynthèse / respiration de l'arbre.

Par ailleurs, les résultats indiquent certaines variations en ce qui a trait à la croissance pour les arbres matures et immatures (figure 9). Les arbres immatures de la station 5-144, qui mesuraient en moyenne 4,2 mètres au moment de l'épidémie, ne présentent qu'un faible délai (en moyenne 0,2 ans) entre la première réduction à la cime et à la base contrairement aux immatures

intermédiaires de la station 1-25, qui étaient deux fois plus grands (9,4 mètres). Chez ces arbres, le délai atteint en moyenne 1,4 an. Il atteint respectivement 0,6 et 1,8 an pour les deux stations matures où la taille des arbres était de 15,4 et 13,6 mètres. La hauteur des arbres ou leur degré de maturité semble un facteur déterminant face au délai. Les petits arbres ont généralement un feuillage qui se distribue de la cime jusqu'à la base alors que les arbres matures ont en général un feuillage se localisant surtout dans la partie haute de l'arbre, les branches inférieures étant mortes en raison de l'élagage naturel. Il est probable que la différence dans la distribution du feuillage entre les petits et les grands arbres soit un autre facteur important en ce qui a trait au délai. Les arbres ayant un feuillage distribué de la cime jusqu'à la base ont un accroissement radial affecté simultanément sur toute leur longueur, car la majeure partie de leur énergie disponible dans la tige est allouée à la reconstitution du feuillage. Par contre, il est probable que les arbres de petite taille aient plus de difficulté à contrer les effets de la défoliation en raison d'une moins grande quantité de réserves entreposées au niveau racinaire. Cependant, les arbres plus grands, ayant un feuillage distribué surtout dans la partie haute de la cime, présenteraient un délai plus important entre la première réduction d'accroissement radial à la cime et à la base. L'énergie disponible à la cime serait utilisée en majeure partie pour la reconstitution du feuillage. Dans la partie inférieure, où il y a absence de branches, l'énergie disponible est surtout utilisée pour la formation des cernes de croissance jusqu'à l'épuisement des réserves une ou deux années plus tard. Cette description concorde avec une autre observation qui indique que les hauteurs relatives sur la tige où le délai est le plus grand se localisent entre 5 à 30 % chez les immatures et 5 à 65 % chez les matures (figure 9). La zone de la

tige atteinte tardivement par les effets de la défoliation se localise beaucoup plus bas chez les immatures, car la zone sans branche est beaucoup moins importante. Le délai moins important à 0 mètre s'explique par la proximité du système racinaire qui alloue ses ressources énergétiques à la croissance de la tige (Krause et Morin 1995a). Il aurait été très intéressant de connaître la distribution exacte du feuillage où la taille du houppier de ces arbres au moment de la dernière épidémie. De cette manière, il serait possible de décrire avec précision l'effet de la taille du houppier sur les réductions de l'accroissement en période épidémique.

6.2.2 Bois final

Les analyses indiquent une relation entre le nombre de trachéides de bois final et la largeur des cernes de croissance à 1,3 mètre, principalement en période épidémique (figure 13). Cette observation suggère que la défoliation causée par les épidémies de tordeuse affecte non seulement la formation des cernes, mais aussi la formation du bois final. Ces résultats sont appuyés par les observations de Krause et Morin (1995b), dans le secteur nord du Lac-St-Jean.

Selon la figure 14, la dernière épidémie cause une réduction de croissance simultanée pour la formation du bois final et l'accroissement radial. Dans certains cas, la formation du bois final peut être affectée un an avant la première réduction de l'accroissement radial. Les sapins de la station 2-70 fournissent un bon exemple avec une forte chute de l'accroissement radial en

1975 précédée par une chute d'environ 30 % du nombre de trachéides de bois final en 1974. De plus, le patron général des réductions pour l'ensemble des stations, sans tenir compte de la limite de réduction de 40 %, semble indiquer que l'effet est perçu en premier sur le bois final. Krause et Morin (1995b) ont observé qu'il y avait réduction du nombre de trachéides dans le bois final un an avant la première réduction de la largeur des cernes à la cime pour des sapins baumiers et des épinettes noires âgés. Des recherches portant sur d'autres espèces d'insectes et d'arbres ont montré qu'une première année de défoliation entraîne une réduction du nombre de trachéides dans le bois final (Jardon *et al.* 1994 ; Gross 1992), suivie l'année d'après par une réduction de la largeur des cernes de croissance (Gross 1992). Ce délai serait expliqué par le fait que la formation du bois initial dépend principalement des réserves de croissance de la saison de croissance précédente, alors que le bois final dépend principalement de la production photosynthétique de l'année en cours (Schweingruber 1987, 1993). La réduction de croissance du bois final, quand elle est détectable, serait un signe précurseur indiquant le tout début d'une période de défoliation de type sévère.

La tendance du délai d'un an est observée dans les résultats de cette étude, mais le seuil limite de 40 % n'est pas atteint. Cette situation peut en premier lieu s'expliquer par la faible variabilité annuelle du nombre de trachéides de bois final (en moyenne 7 couches de cellules), par rapport à la largeur des cernes de croissance (figure 13). Le faible taux de variation annuel implique une plus faible probabilité d'atteindre le seuil limite de 40 %, même lorsque la diminution est facilement visible avec un examen visuel. En second lieu, la

différence d'âge des peuplements étudiés peut aussi avoir un impact. Les arbres étudiés par Krause et Morin (1995b) étaient approximativement deux fois plus âgés (environ 140 ans) que ceux présentés dans cette étude et ce, pour des hauteurs comparables. Le rythme de croissance différent entre les arbres des deux études peut être à l'origine des différences observées. Il est possible que la proportion entre le bois final et le bois initial soit différente dans les deux cas, causant alors une influence sur les résultats. Selon Schweingruber (1988), la proportion de bois final est plus importante chez les conifères des régions climatiquement favorables, comme le Nouveau-Brunswick, que dans les régions non-favorables. La différence entre les deux régions pourrait être à l'origine de la variation. Par contre, les arbres de la station 2-70, qui sont âgés en moyenne de 80 ans, indiquent des résultats similaires à ceux observés par Krause et Morin (1995b) (figure 14).

6.3 Les données de défoliation et la croissance de la tige

Les données de défoliation sont primordiales pour cette étude. Elles permettent d'avoir un aperçu beaucoup plus précis de l'intensité de la défoliation pour des secteurs (photo aériennes) et même pour des arbres en particulier (défoliation courante). Plusieurs études antérieures portent sur les effets des épidémies sur la croissance, mais bien peu ont utilisé des données de défoliation aussi précises.

En général, ces données ont été d'une grande utilité pour les analyses. Cependant, les valeurs annuelles de défoliation courante ont du être exclues de l'analyse avec la croissance de la tige. Bien qu'elles soient très précises, elles ne permettent pas de faire une comparaison adéquate avec la croissance. Les relevés de défoliation courante ont débutés en 1984, soit quelques années après la dernière épidémie. Pendant cette période, les valeurs de défoliation ont atteint des niveaux moins élevés qu'au cours de la dernière épidémie. Il ne semble pas y avoir d'évidence des effets de la défoliation courante sur l'accroissement radial à la cime de quatre sapins baumiers provenant de stations différentes (figure 10). Il est probable que les faibles niveaux de défoliation, suite à l'épidémie, causent seulement un effet minime sur la croissance. L'effet est probablement camouflé par les variations climatiques et la compétition entre les arbres. Les données de défoliation par secteur seront utilisées pour faire le lien avec la croissance. Ces données permettent d'obtenir un bon aperçu des niveaux de défoliation du territoire pour la dernière épidémie au complet.

Les valeurs de défoliation annuelle par secteur pour les quatre parcelles étudiées sont assez variables (figure 11.). Elles peuvent différer d'une station à l'autre. En général, des augmentations de la défoliation sont perceptibles entre 1973 et 1976 et correspondent à la période de la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette. D'autres réductions de croissance importantes sont visibles dans les années subséquentes. Cependant, les années où il y a augmentation de la défoliation (1973 à 1975) sont utilisées comme référence afin de déterminer la période initiale de l'épidémie. Les augmentations de la

défoliation qui sont présentes après l'épidémie demeurent difficilement analysables.

Les peuplements matures et immatures ont réagi différemment face aux effets de la défoliation causée par la dernière épidémie (figures 11 et figure 12). Les stations d'arbres matures enregistrent une réduction de la largeur des cernes de croissance à la cime dès l'année initiale de l'épidémie. D'un autre côté, les immatures réagissent à retardement face à une augmentation de la défoliation par secteur.

Les peuplements de sapins matures offrent des conditions favorables au développement de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, car ils produisent plus de strobiles staminées que les peuplements de sapins immatures (Blais 1985). Quelques études ont démontré que la présence des strobiles est très favorable au développement des larves (Bess 1946 ; Blais 1952 ; Greenbank 1963). Le développement spectaculaire de la dernière épidémie en 1973 et 1974 correspond avec une année où la production de strobiles avait été inhabituellement importante (Blais 1985). En 1982, il y a eu une grande production de strobiles chez le sapin et l'épinette au Québec et dans les Maritimes. Elle aurait causé une augmentation de la population de tordeuse (Benoit *et al.* 1983). De plus, Greenbank (1963) prétend que les peuplements matures offriraient un microclimat plus favorable au développement de la tordeuse que les jeunes peuplements, qui présenteraient des conditions plus fraîches et plus humides en raison de leur plus forte densité. La survie et le développement rapide de la population seraient favorisés à l'intérieur des

peuplements matures, ce qui expliquerait les fortes diminutions de croissance enregistrées à la cime dès la première année de l'épidémie. Finalement, MacLean (1984) décrit les jeunes sapins comme étant plus résistant et tolérant face à une épidémie de la tordeuse, ce qui pourrait également expliquer le retard des réductions de l'accroissement radial.

6.4 Les cimes

Quelques cimes ont été analysées en détail afin d'augmenter la précision de la description des effets de la défoliation sur la croissance. Cependant, l'analyse des données ne fournit malheureusement pas les résultats attendus. Le problème est causé par l'impossibilité d'étudier en détail les variations de croissance pour la dernière épidémie. Effectivement, les pousses formées au cours de la dernière épidémie se localisaient trop bas sur la tige et elles ont été englobées par l'accroissement radial avec le temps. L'englobement brouille la présence des cicatrices de bourgeon terminal. La visibilité de ces cicatrices est primordiale, car elle permet de localiser avec précision la limite entre deux pousses formées pendant des années successives. Pour cette raison, les cimes ont été étudiées en détail jusqu'en 1980 environ, ce qui correspond à la limite de visibilité des cicatrices. Quelques résultats intéressants sont observés sur deux des cinq cimes, soit les cimes des sapins 1-25C06 et 5-512A20.

Il semble y avoir un bon synchronisme annuel à la cime pour différents paramètres de croissance (figure 15 et figure 16). C'est le cas pour la largeur des

cernes, le nombre de pousses par branche, la longueur des pousses et l'accroissement en hauteur. Les cimes étudiées ont été formées suite à l'épidémie des années 1970. Après cette période, il y a eu des années avec des niveaux élevés de défoliation, mais qui n'ont pas eu un impact aussi marquant que la dernière épidémie sur les paramètres de la croissance.

Les données de défoliation courante et par secteur ont été retenues pour ce volet d'étude. Il est intéressant d'observer la chute de croissance qui survient suite à l'augmentation de la défoliation courante de 1981 (figure 15 et figure 16). Cette période de défoliation n'entraîne pas de pertes de croissance l'année même, excepté pour l'accroissement en hauteur de la cime 1-25C06. Il est probable que les pertes d'énergie, provoquées par la défoliation de 1981, n'aient pas été suffisantes pour réduire la croissance l'année même. Cependant, la croissance de l'année suivante a été très affectée par la diminution soutenue de la quantité d'énergie causée par la défoliation et fort probablement par la destruction d'une proportion de bourgeons apicaux au cours de l'année 1981. Par la suite, les deux cimes montrent une reprise de croissance plus rapide pour la hauteur, la longueur des pousses et le nombre de pousses par branche que pour la formation des cernes de croissance. La reconstruction du feuillage, suite à la défoliation, serait favorisée au détriment de la formation des cernes de croissance.

La comparaison entre la croissance mesurée sur les cimes et la défoliation courante ne permet pas d'établir des liens précis. Il y a des périodes de forte défoliation courante entre 1986 et 1988 pour le sapin 5-512A20 et en 1985 et

1986 pour le sapin 1-25C06. Ces années de défoliations ne sont pas reliées à des réductions importante de la croissance dans la cime (largeur des cernes, nombre de pousses par branche, longueur des pousses, accroissement en hauteur). Contrairement à la période post-épidémique, il est probable que la défoliation courante a atteint, pendant la dernière épidémie au milieu des années 1970, des niveaux soutenus de près de 100 % de défoliation pendant quelques années successives. Si une période de défoliation de cette ampleur était survenue à la fin des années 1980, il aurait été possible d'analyser avec beaucoup plus de précision les effets sur la croissance. Il serait intéressant d'étudier d'autres cimes pendant ou immédiatement après la prochaine épidémie. À ce moment, il sera beaucoup plus facile d'identifier adéquatement l'année de formation des pousses annuelles, les cicatrices de bourgeons terminaux étant faiblement englobées par l'accroissement radial. De plus, il serait important d'étudier la masse foliaire annuelle afin d'évaluer précisément le taux de défoliation.

CHAPITRE VII
CONCLUSION

7. Conclusion

Les résultats obtenus dans cette étude ont permis de vérifier certains aspects des effets de la défoliation par la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Premièrement, l'examen des cernes de croissance a permis de déceler la présence de deux périodes de réduction significatives de la croissance associées aux deux dernières épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette sur le secteur du Nouveau-Brunswick. En second lieu, les données ont permis d'identifier un délai entre la première réduction de l'accroissement radial à la cime et à la base pour la dernière épidémie. Troisièmement, l'étude détaillée de la formation des trachéides du bois final indique qu'il y aurait une réduction du nombre de trachéides du bois final perceptible une année avant la première réduction de la largeur des cernes de croissance à la cime au début d'une épidémie. La réduction du nombre de trachéides du bois final serait donc un signe avant-coureur d'une chute de l'accroissement radial en période épidémique.

Cette recherche a aussi permis de vérifier certaines connaissances et de découvrir de nouveaux aspects encore inconnus jusqu'à maintenant. D'abord, un délai a été observé dans l'enregistrement de la première réduction de croissance entre les parties supérieure et inférieure de la tige chez les arbres matures, ce délai étant moins marqué, voire absent, chez les arbres immatures. En second lieu, il a été impossible de comparer l'accroissement radial avec les données de défoliation courante qui ne remontaient pas assez loin dans le temps alors que les relevés de défoliation par secteur ont été d'une grande utilité.

Troisièmement, l'accroissement radial au niveau de la cime des sapins matures a été affectée dès qu'il y a eu augmentation de la défoliation par secteur lors de la dernière épidémie tandis que les immatures ont été affectés seulement une à deux années plus tard. Finalement, l'examen détaillé des cimes a permis de montrer que les variations de croissance annuelle présentaient un bon synchronisme pour différents paramètres. C'est le cas pour l'accroissement en hauteur, la longueur des pousses, le nombre de pousses par branche et la largeur des cernes de croissance. L'absence d'années où la défoliation courante était intense n'a pas permis de faire de comparaison adéquate avec la croissance.

Cette recherche a permis de faire un nouveau pas dans la compréhension des effets d'une épidémie sur la croissance. Cependant, il serait avantageux de produire d'autres études avec un nombre plus élevé d'échantillons. Un nombre plus élevé d'arbres analysés permettrait de préciser davantage la relation entre la défoliation et ses effets sur la croissance pour des arbres de différentes tailles. Il serait alors possible d'obtenir une meilleure idée du délai entre la première réduction de l'accroissement radial à la cime et à la base versus les données de défoliation. D'un autre côté, l'étude structurale des cimes devrait aussi être traitée. Cependant, il serait préférable d'étudier les cimes immédiatement après une épidémie afin d'éviter l'englobement par l'accroissement radial qui complique grandement la prise de données. Les niveaux de défoliation courante de la prochaine épidémie devront être suivis avec attention, non seulement dans les Maritimes, mais aussi dans les autres régions affectées. Un plus grand territoire et un plus grand nombre d'arbres suivis permettraient d'augmenter grandement nos connaissances des effets spatio-temporels causés sur la

croissance des arbres par le ravageur qu'est la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

RÉFÉRENCES

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.

ATHARI, S. 1981. Jahringausfall, ein meist unbeachtetes Problem bei Zuwachsuntersuchungen in rauchgeschädigten und gesunden Fichten. *Mitt. Forstl. Bundesversuchsanst. Wien* **139**: 7-27.

BAILEY, I. W. 1925. Notes on the 'spruce budworm' biocenose. II. Structural abnormalities in *Abies balsamea*. *Bot. Gaz.* **80**: 93-101.

BAILLIE, M. G. L. 1982. Tree ring dating and archaeology. London, Canberra, Croom Helm.

BAILLIE, M. G. L. 1995. A slice through time. London, B.T. Batsford Ltd.

BAKUZIS, E. V., et HANSEN, H. L. 1965. Balsam fir: a monographic review. Copp Clark Pub. Co. Ltd. Toronto. 445 p.

BASKERVILLE, G. L. 1975. Spruce budworm super silviculturalist. *For. Chron.* **51**: 138-140.

BASKERVILLE, G. L. 1986. Understanding forest management. *For. Chron.* **62**: 339-347.

BASKERVILLE, G. L., et MACLEAN, D. A. 1979. Budworm-caused mortality and 20-year recovery in immature balsam fir stands. Can. For. Serv., Marit. For. Res. Cent. Inf. Rep. M-X-102. 33 p.

BATZER, H. O. 1973. Defoliation by the spruce budworm stimulates epicormic shoots on balsam fir. Environmental Entomology. **2**: 727-728.

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.

BENOIT, P., LAFLAMME, G., BONNEAU, G., et PICHER, R. 1983. Insectes et maladies des arbres, Québec - 1982. For. Conserv. **49**: 2-23.

BERGERON, Y., LEDUC, A., MORIN, H. et JOYAL, C. 1995. Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. Can. J. For. Res. **25**: 1375-1384.

BESS, H. A. 1946. Staminate flowers and spruce budworm abundance. Can. Dep. Agric., Forest insect invest., Ottawa. Bi-Mon. Prog. Rep. 2(2).

BLAIS, J. R. 1952. The relationship of the spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) to the flowering condition of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.). Can. J. Zool. **30**: 1-29.

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. 1968. Regional variations in susceptibility of eastern North American forest to budworm attack based on history of outbreaks. *For. Chron.* **44**: 17-23.

BLAIS, J. R. 1977. Historique de la lutte contre la tordeuse. *Dans Annales de la société entomologique du Québec*. Volume 22. No 2. P. 145-149. Mai 1977.

BLAIS, J. R. 1983. Trends in 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.

BROWN, C. E. 1970. A cartographic representation of spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.), infestation in eastern Canada, 1909-1966. Can. For. Serv. Publ. 1263.

CARTER, N. E., et LAVIGNE, D. R. 1993. Protection spraying against spruce budworm in New Brunswick 1992. N.B. Department of natural Ressources and Energy, Fredericton, N.B.

COGBILL, C. V. 1985. Dynamics of the boreal forests of the Laurentian Highlands, Canada. *Can. J. For. Res.* **15**: 252-261.

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.

COOK, E. R., et KAIRIUKSTIS, W. G. 1990. Methods of dendrochronology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.

COULSON, R. N., et WITTER, J. A. 1984. Forest entomology: ecology and management. John Wiley and Sons. New York. pp. 327-336.

CRAIGHEAD, F. C. 1925. Relation between mortality of trees attacked by the spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) and previous growth. J. Agric. Res. **30**: 541-555.

ENVIRONNEMENT CANADA. 1993. Normales climatiques au Canada: 1961-1990, Provinces de l'Atlantique. Environnement Canada, Service de l'environnement atmosphérique, Ottawa, 105 p.

ERICSSON, A. 1978. Seasonal changes in translocation of ^{14}C from different age-classes of needles on 20-year-old scots pine trees (*Pinus silvestris*). Physiol. Plant. **43**: 351-358.

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.

FLIEGER, B. W. 1954. Forest protection from the spruce budworm in New-Brunswick. 84th Ann. Rept. Ent. Soc. Ont. for 1953. pp.9-16.

FRITTS, H. C. 1976. Tree rings and climate. Academic Press, London, New York.

GREENBANK, D. O. 1956. The role of climate and dispersal in the initiation of outbreaks of the spruce budworm in New-Brunswick. I. The role of climate. Can. J. Zool. **34**: 453-476.

GREENBANK, D. O. 1957. The role of climate and dispersal in the initiation of outbreaks of the spruce budworm in New-Brunswick. I. The role of dispersal. *Can. J. Zool.* **35**: 385-403.

GREENBANK, D. O. 1963. Host species and the spruce budworm. *Mem. Entomol. Soc. Can.* **31**: 219-223.

GROSS, H. L. 1992. Impact analysis for a jack pine budworm infestation in Ontario. *Can. J. For. Res.* **22**: 818-831.

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.

HARDY, Y. P., LAFOND, A., et HAMEL, L. 1983. The epidemiology of the current spruce budworm outbreak in Québec. *For. Sci.* **29**: 715-725.

HARDY, Y. P., MAINVILLE, M., et SCHMITT, D. M. 1986. An atlas of spruce budworm defoliation in eastern North America, 1938-80. U.S. Dep. Agric. Misc. Publ. 1449.

HOLMES, R. L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull.* **43**: 69-78.

HONER, T. G. 1971. Crown shape in open and forest grown balsam fir and black spruce. *Can. J. For. Res.* **1**: 203-207.

IVES, W. G. H. 1974. Weather and outbreaks of the spruce budworm. Can. For. Serv. Nor-X-118, 28 p.

JARDON, T., FILLION, L., et CLOUTIER, C. 1994. Tree-ring evidence for endemicity of larch sawfly in North America. Can. J. For. Res. **24**: 742-747.

KETTELA, E. G. 1983. Historique en cartes de la défoliation causée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'est de l'Amérique du Nord de 1967 à 1981. Can. For. Serv. Cent. Marit. Inf. Rep. DCP-X-14.

KLEINSCHMIDT, S. M., BASKERVILLE, G. L., et SOLOMON, D. S. 1980. Reduction of volume increment in fir-spruce stands due to defoliation by spruce budworm. University of New Brunswick. Fredericton. N. B. 37 p.

KRAUSE, C., et ECKSTEIN, D. 1992. Holzzuwachs an Ästen, Stamm und Wurzeln bei normaler und extremer Witterung. *Dans* Luftverunreinigungen und Waldschäden am Standort 'Postturm'. Edited by W. Michaelis and J. Bauch. Forstamt Farchau/Ratzeburg, GKSS92/E/100. pp. 215-242.

KRAUSE, C., et MORIN, H. 1995a. 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.

KRAUSE, C., et MORIN, H. 1995b. Impact of spruce budworm defoliation on the number of latewood tracheids in balsam fir and black spruce. *Can. J. For. Res.* **25**: 2029-2034.

LYNCH, A. M., et WITTER, J. A. 1985. Relationships between balsam fir mortality caused by the spruce budworm and stand, site, and soil variables in Michigan's Upper Peninsula. *Can. J. For. Res.* **15**: 141-147.

MACLEAN, D. A. 1979. Spruce budworm-caused balsam fir mortality on the Cape Breton Highlands 1974-1978. *Can. For. Serv., Marit. For. Res. Cent., Fredericton, N.B. Inf. Rep. M-X-97.*

MACLEAN, D. A. 1980. Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: a review and discussion. *For. Chron.* **56**: 213-221.

MACLEAN, D. A. 1984. Effects of spruce budworm outbreaks on the productivity and stability of balsam fir forests. *For. Chron.* **60**: 273-279.

MACLEAN, D. A. 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. Serv., Ottawa, Ont.*

MACLEAN, D. A., et ERDLE, T. A. 1986. Development of relationships between spruce budworm defoliation and forest stand increment in New Brunswick. *Dans* Environmental influences on tree and stand increment. D.S. Solomon et T.B. Brann, *Éditeur*. Maine Agric. Exp. Stn. Misc. Publ. 691. pp. 106-115.

MACLEAN, D. A., et LIDSTONE, R. G. 1982. Defoliation by spruce budworm: estimation by ocular and shoot-count methods and variability among branches, trees, and stand. *Can. J. For. Res.* **12**: 582-594.

MACLEAN, D. A., et MACKINNON, W. E. 1996. Accuracy of aerial sketch-mapping estimates of spruce budworm defoliation in New Brunswick. *Can. J. For. Res.* **26**: 2099-2108.

MACLEAN, D. A., et OSTAFF, D. P. 1989. Patterns of balsam fir mortality caused by an uncontrolled spruce budworm outbreak. *Can. J. For. Res.* **19**: 1087-1095.

MARTINEAU, R. 1985. Insectes nuisibles des forêts de l'est du Canada. Service Canadien des Forêts, Ministère des Approvisionnements et Services Canada, Ottawa et Éditions Marcel Broquet, La Prairie, 283 p.

MELLEROWICZ, E. J., COLEMAN, W. K., RIDING, R.T., et LITTLE, C. H. A. 1992. Periodicity of cambial activity in *Abies balsamea*. I. Effects of temperature and photoperiod on cambial dormancy and frost hardiness. *Physiol. plant.* **85**: 515-525.

MINISTÈRE DE L'ÉNERGIE, DES MINES ET DES RESSOURCES DU CANADA.
1973. L'Atlas national du Canada. 4^{ème} édition. Ottawa. Canada.

MONTGOMERY, B. A., SIMMONS, G. A., WITTER, J. A., et FLEXNER, J. L. 1982.
The spruce budworm handbook: a management guide for spruce-fir stands in the
Lake States. Michigan Cooperative Forest Pest Management Program, East
Lansing MI. Handbook 82-7. 35p.

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.

MORRIS, R. F. 1946. Green river project. Forest insect investigation. Can. Dept.
Agric. Bi-mon. Prog. Rep. **2 (3)**: 2.

MORRIS, R. F. 1958. A review of the important insects affecting the spruce-fir
forest in the Maritime Provinces. For. Chron. **34 (2)**: 159-189.

MORRIS, R. F. 1963. The dynamics of epidemic spruce budworm populations.
Mem. Entom. Soc. Can. No. 31.

MOTT, D. G. 1963. The forest and the spruce budworm. *Dans* The dynamics of
epidemic spruce budworm population. R. F. Morris, *Éditeur*. Mem. Entomol. Soc.
Can. **31**: 189-202.

MOTT, D. G., NAIRN, L. D. et COOK, J. A. 1957. Radial growth in forest trees and effect of insect defoliation. *For. Sci.* **3**: 286-304.

PARKER, J., HOUSTON, D. R. 1971. Effects of repeated defoliation on root and root collar extractives of sugar maple trees. *For. Sci.* **17**: 91-95.

PEDERSON, N. L. 1981. The effects of spruce budworm defoliation on growth characteristics of balsam fir. Thèse (B.Sc.F). Lakehead University, Thunder Bay. Ont. 30p.

PIENE, H. 1980. Effects of insect defoliation on growth and foliar nutrients on young balsam fir. *For. Sci.* **26**: 665-673.

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.

PIENE, H., et LITTLE, C. H. A. 1990. Spruce budworm defoliation and growth loss in young balsam fir: artificial defoliation of potted trees. *Can. J. For. Res.* **20**: 902-909.

PILON, J. G., et BLAIS, J. R. 1961. Weather and outbreaks of the spruce budworm in the province of Quebec from 1939 to 1956. *Can. Entomol.* **93**: 118-123.

ROWE, J. S. 1959. Forest regions of Canada. Can. Dep. N. Affairs Nat. Ressources, Forest. Br. Bull. 123. 71 pp.

ROWE, J. S. 1972. Les régions forestières du Canada. Serv. Can. For. Publ. 1300F.

SCHWEINGRUBER, F. H. 1987. Flächenhafte dendroklimatische Temperaturrekonstruktionen für Europa. *Naturwissenschaften*, **74**: 205-212.

SCHWEINGRUBER, F. H. 1988. Tree rings. Basics and applications of dendrochronology. Kluwer academic publishers. Holland.

SCHWEINGRUBER, F. H. 1993. Jahrringe und Umwelt Dendroökologie. Eidgen. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Birmensdorf.

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.

SOLOMON, D. S. 1985. Growth response of balsam fir defoliated by spruce budworm. pp. 105-111. *Dans* Proceeding: Spruce-fir management and spruce budworm. Society of american foresters region VI technican conference. U.S.D.A. For. Serv. Gen. Tech. Rep. NE-99.

SOLOMON, D. S., et DROWSLER, T. D. 1990. Balsam fir bole growth and foliage production in response to defoliation. *Dans* Forest growth response to environmental stress. R. K. DIXON, R. S. MELDAHL, G. A. RUARK, et W. G. WARREN, *Éditeurs*. Timber Press, Portland, Oreg. pp.410-415.

STARK, R. W. et COOK, J. A. 1957. The effects of defoliation by the lodgepole needle miner. *For. Sci.* **3**: 376-396.

STEHR, G. W. 1967. On coniferophagous species of *Choristoneura* (Lepidoptera: TORTRICIDAE) in North America II. Geographic distribution in accordance with forest regions. *Can. Ent.* **99**: 456-466.

STOKES, M. A., et SMILEY, T. L. 1968. An introduction to tree-ring dating. University of Chicago Press, Chicago, London.

SUNDBERG, B., LITTLE, C. H. A., RIDING, R.T., et SANDBERG, G. 1987. Levels of endogenous indole-3-acetic acid in the vascular cambium region of *Abies balsamea* trees during the activity-rest-quiescence transition. *Physiol. plant.* **71**: 163-170.

TURNER, K. B. 1952. The relation of mortality of balsam fir (*Abies balsamea* (L.)Mill.) caused by the spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.), to forest composition in the Algoma forest of Ontario. *Can. Dept. Agric., Publ.* 875.

VAN SICKLE, G. A., ALFARO, R. I., et THOMSON, A. J. 1983. Douglas-fir height growth affected by western spruce budworm. *Can. J. For. Res.* **13**: 445-450.

WARGO, P., PARKER, J., et HOUSTON, D. R. 1972. Starch content in roots of defoliated sugar maple. *For. Sci.* **18**: 203-204.

WARING, R. H., et SCHLESINGER, W. H. 1985. *Forest Ecosystems, Concepts and Management*. Academic press, Orlando, San Diego, New York, Austin, Boston, London, Sydney, Tokyo, Toronto.

WEBB, F. E. 1955. Biological assessment of aerial forest spraying against the spruce budworm in New Brunswick. I. Timing of operations. *For. Chron.* **31**: 342-352.

WEBER, U. M. 1995. Ecological pattern of larch budmoth (*Zeiraphera diniana*) outbreaks in the Central Swiss Alps. *Dendrochronologia.* **13**: 11-31.

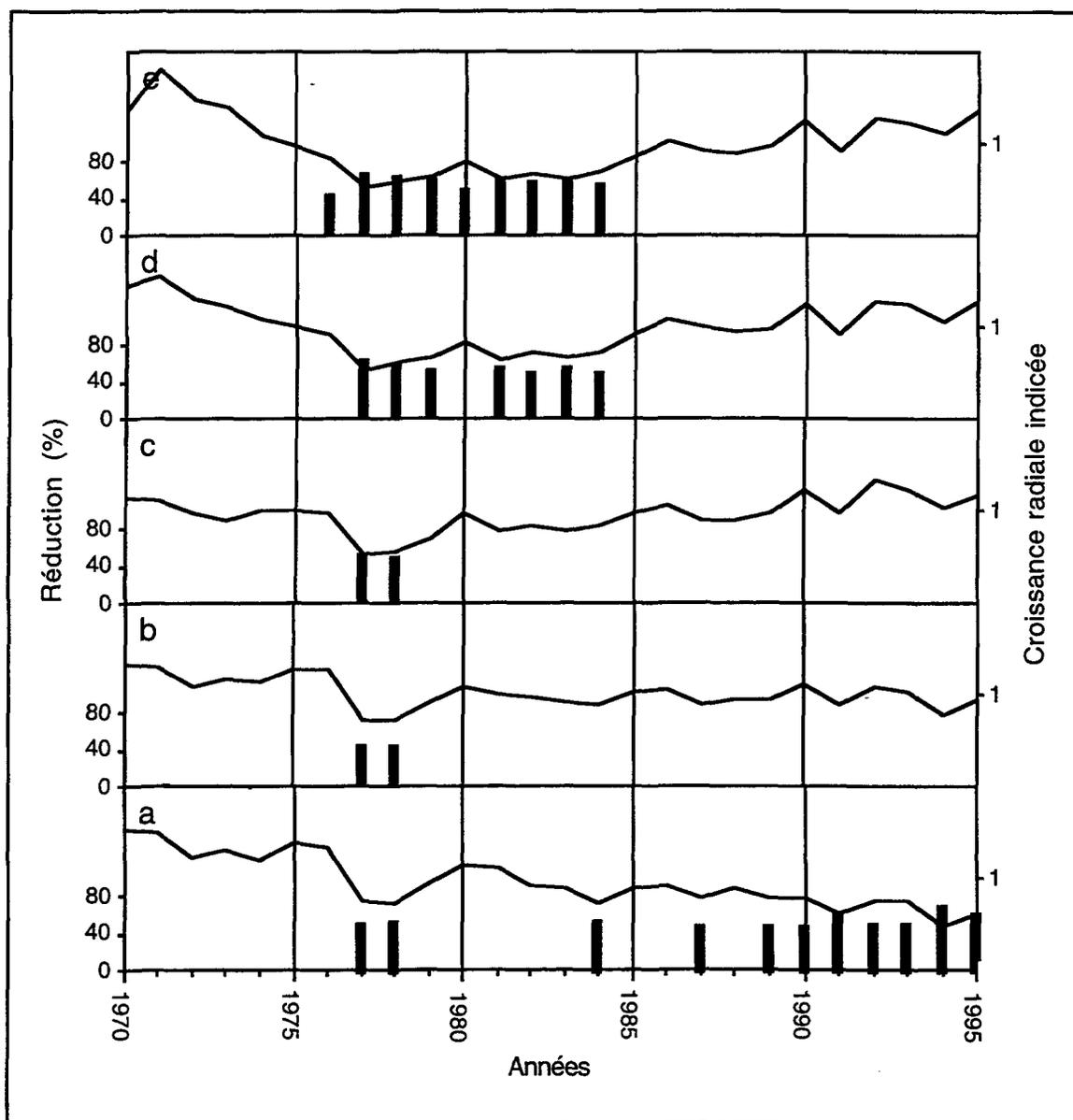
WELLINGTON, W. G., FETTES, J. J., TURNER, K. B., et BELEYEA, R. M. 1950. Physical and biological indicators of the development of outbreaks of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) and the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* Hbn. *Can. J. Zool.* **30**: 114-127.

WILLIAMS, C. B., Jr. 1967. Spruce budworm damage symptoms related to radial growth of grand fir, Douglas-fir and engelmann spruce. *For. Sci.* **13**: 274-285.

ZELAZNY, V. F., NG, T. T. M., HAYTER, M. G., BOWLING, C. L., et BEWICK, D. A.
1989. Field guide to forest site classification in New Brunswick. New Brunswick
Departement of Natural Ressources and Energy, Fredericton.

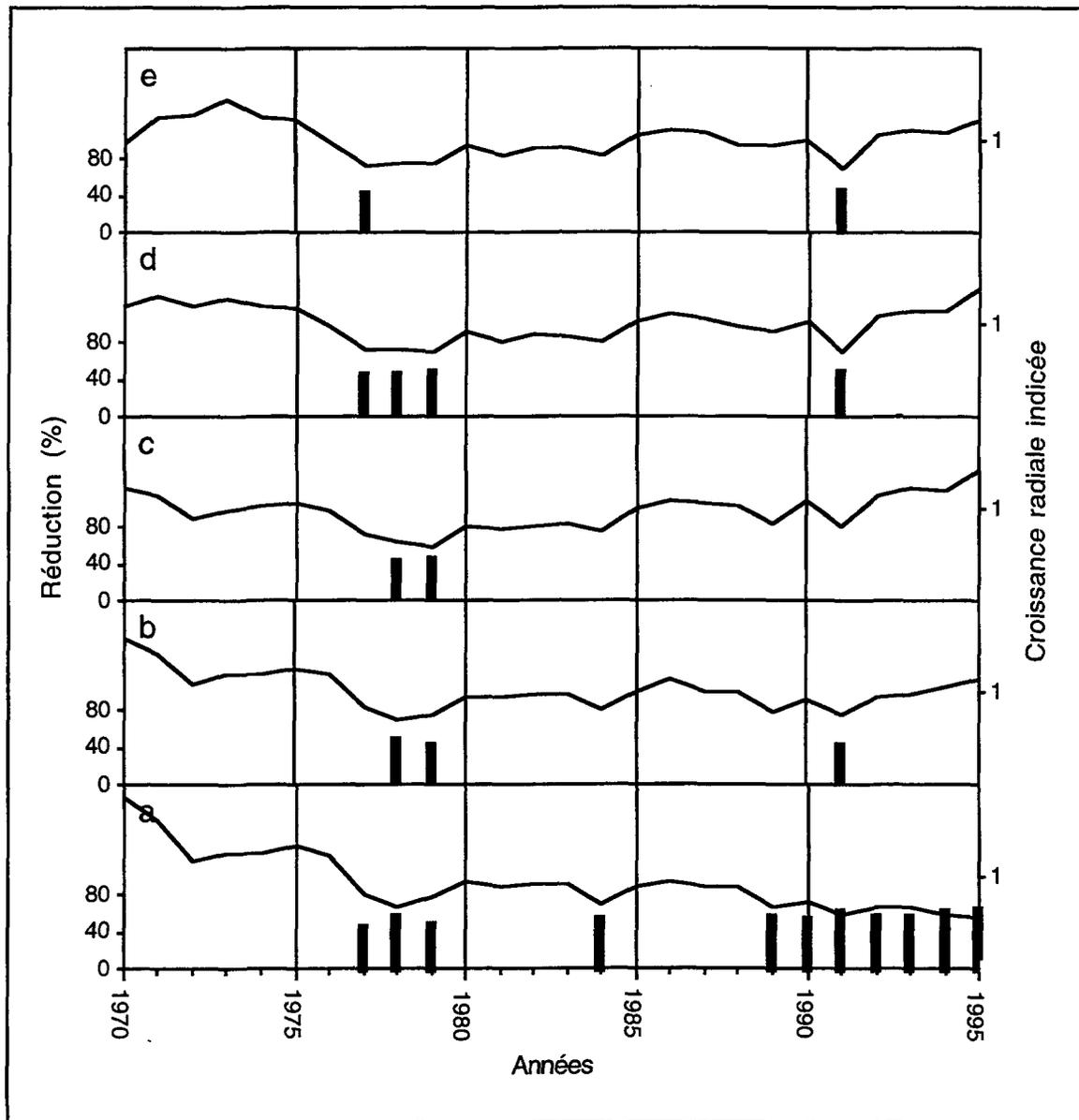
ANNEXES

ANNEXE I (1/19)



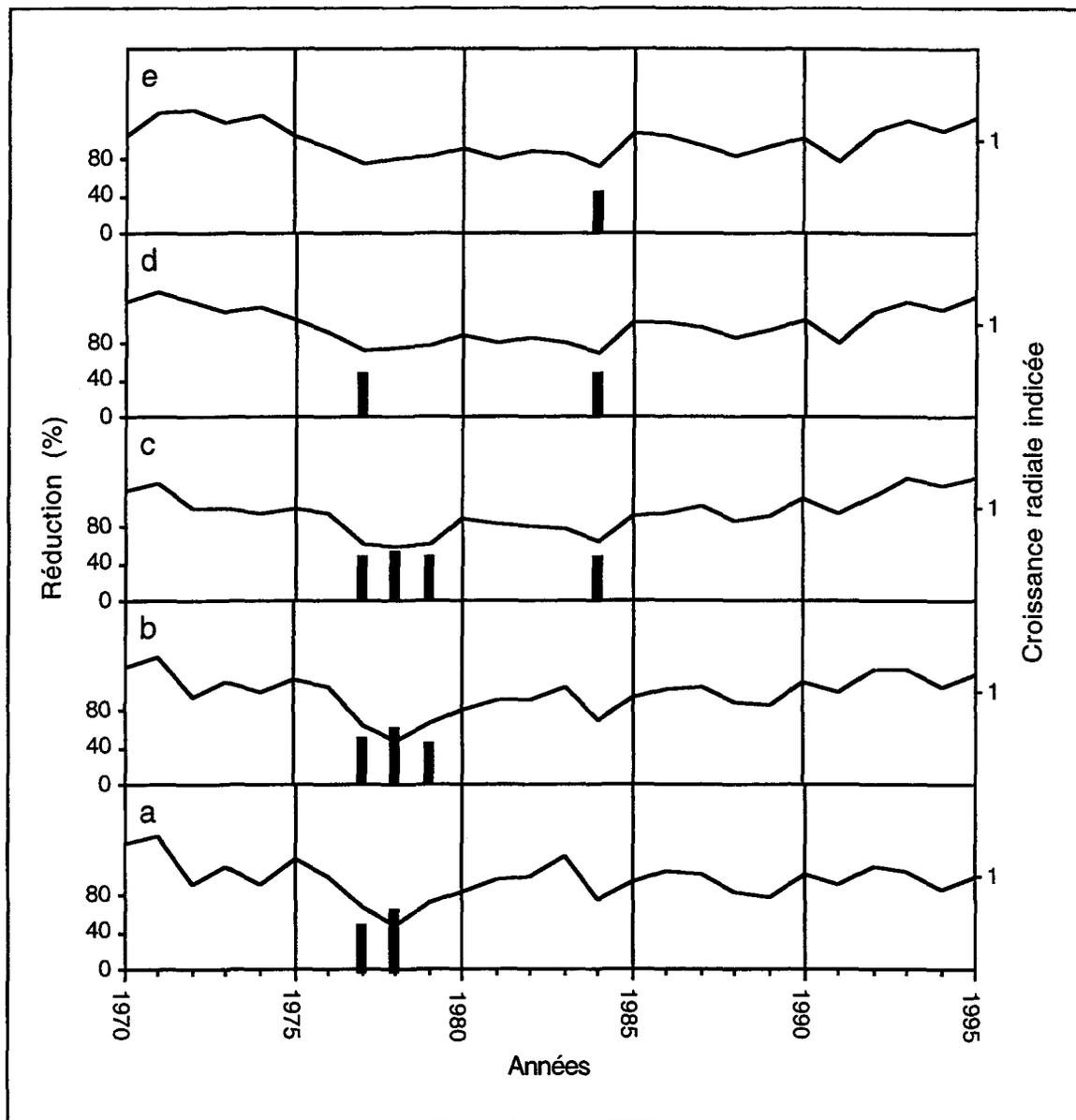
Accroissement radial indicé (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 1,3 mètre), (c) au second tiers (1,3 à 2,7 mètres), (d) au troisième tiers (2,7 à 4 mètres) et (e) à la cime (4 mètres) pour le sapin baumier 5-144B08.

ANNEXE I (2/19)



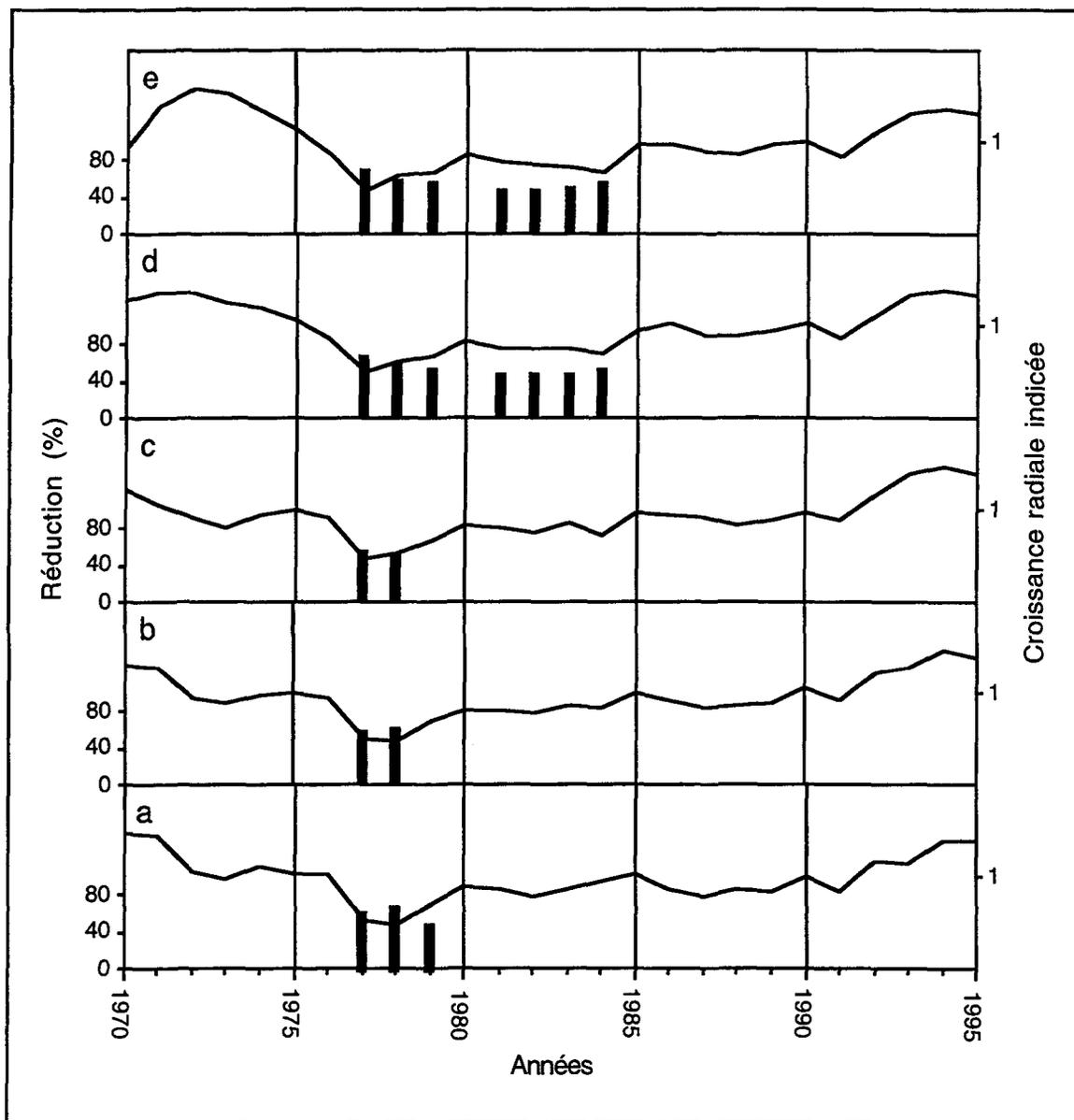
Accroissement radial indicé (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 1,7 mètre), (c) au second tiers (1,7 à 3,3 mètres), (d) au troisième tiers (3,3 à 5 mètres) et (e) à la cime (5 mètres) pour le sapin baumier 5-144B11.

ANNEXE I (3/19)



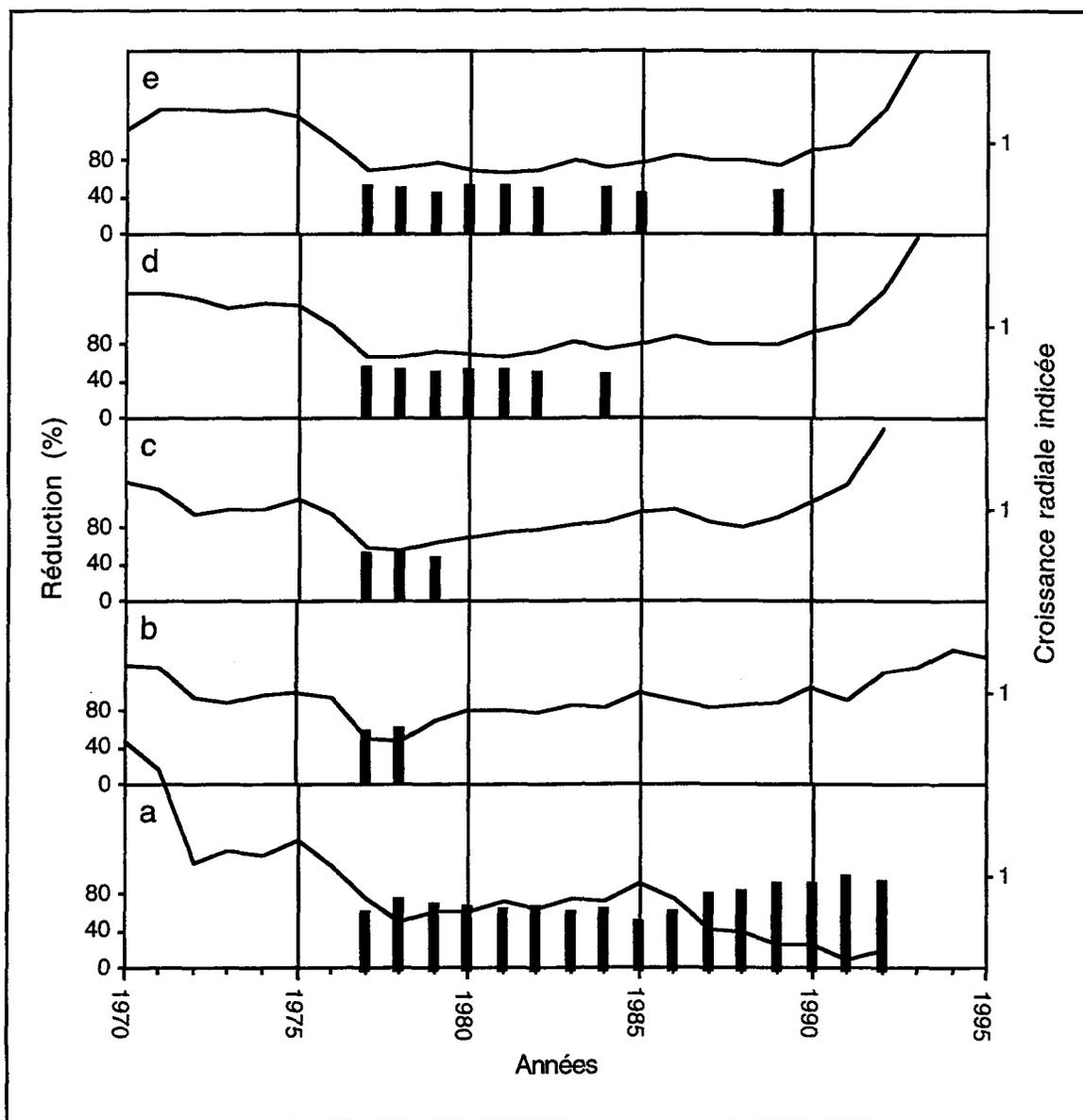
Accroissement radial indicé (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 1,3 mètre), (c) au second tiers (1,3 à 2,7 mètres), (d) au troisième tiers (2,7 à 4 mètres) et (e) à la cime (4 mètres) pour le sapin baumier 5-144B12.

ANNEXE I (4/19)



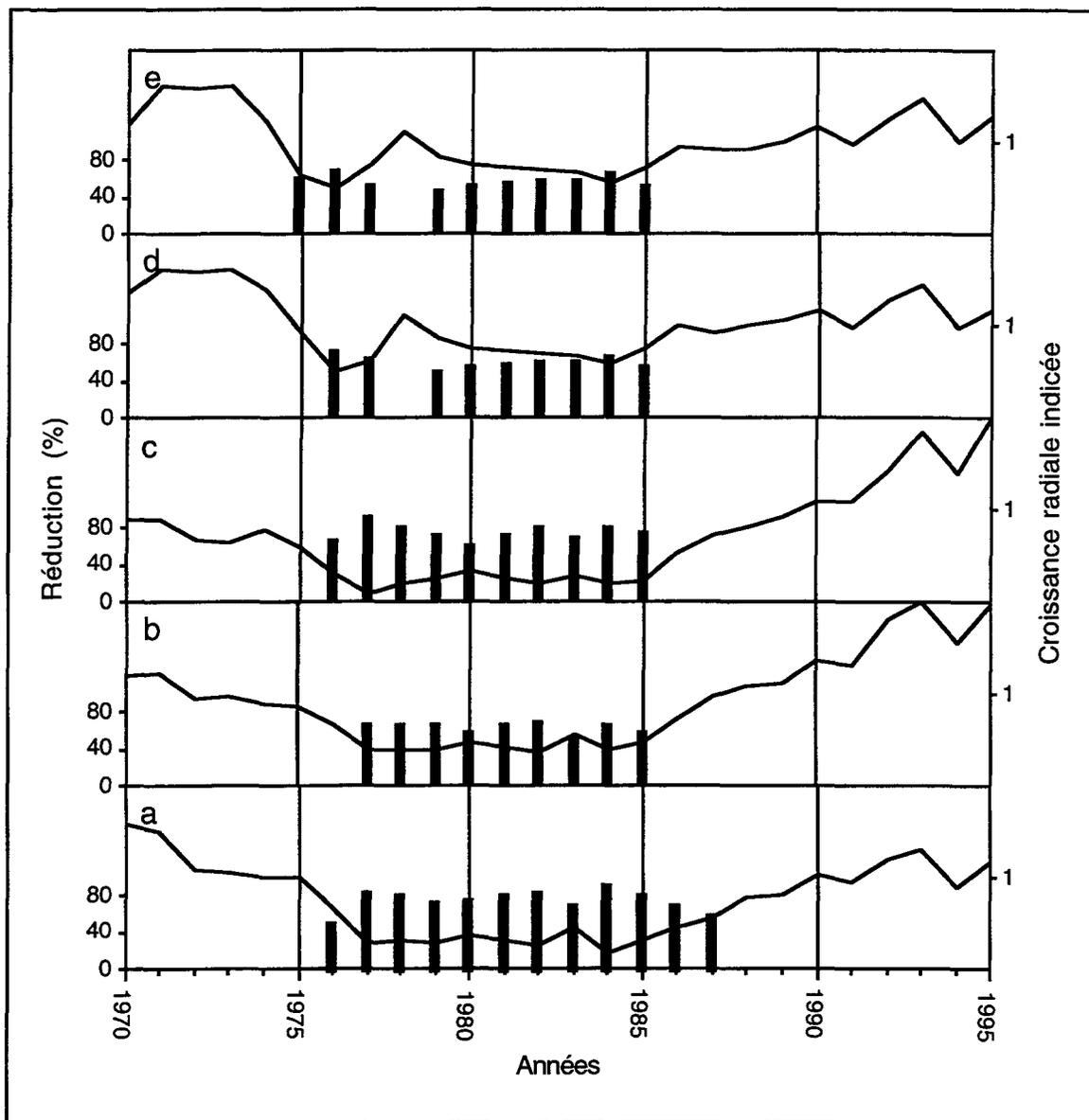
Accroissement radial indiqué (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 1,3 mètre), (c) au second tiers (1,3 à 2,7 mètres), (d) au troisième tiers (2,7 à 4 mètres) et (e) à la cime (4 mètres) pour le sapin baumier 5-144B14.

ANNEXE I (5/19)



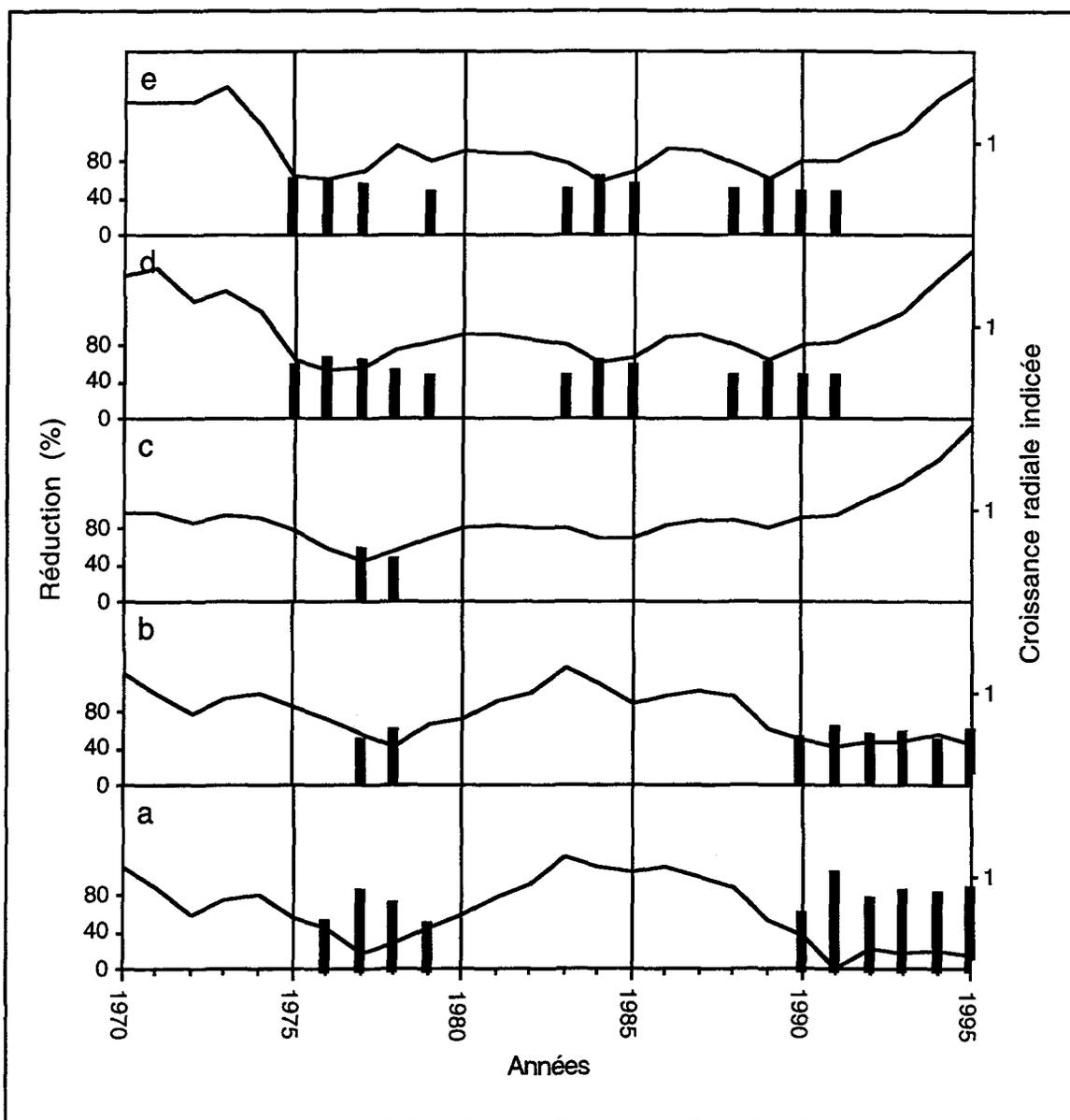
Accroissement radial indiqué (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 1,3 mètre), (c) au second tiers (1,3 à 2,7 mètres), (d) au troisième tiers (2,7 à 4 mètres) et (e) à la cime (4 mètres) pour le sapin baumier 5-144B16.

ANNEXE I (6/19)



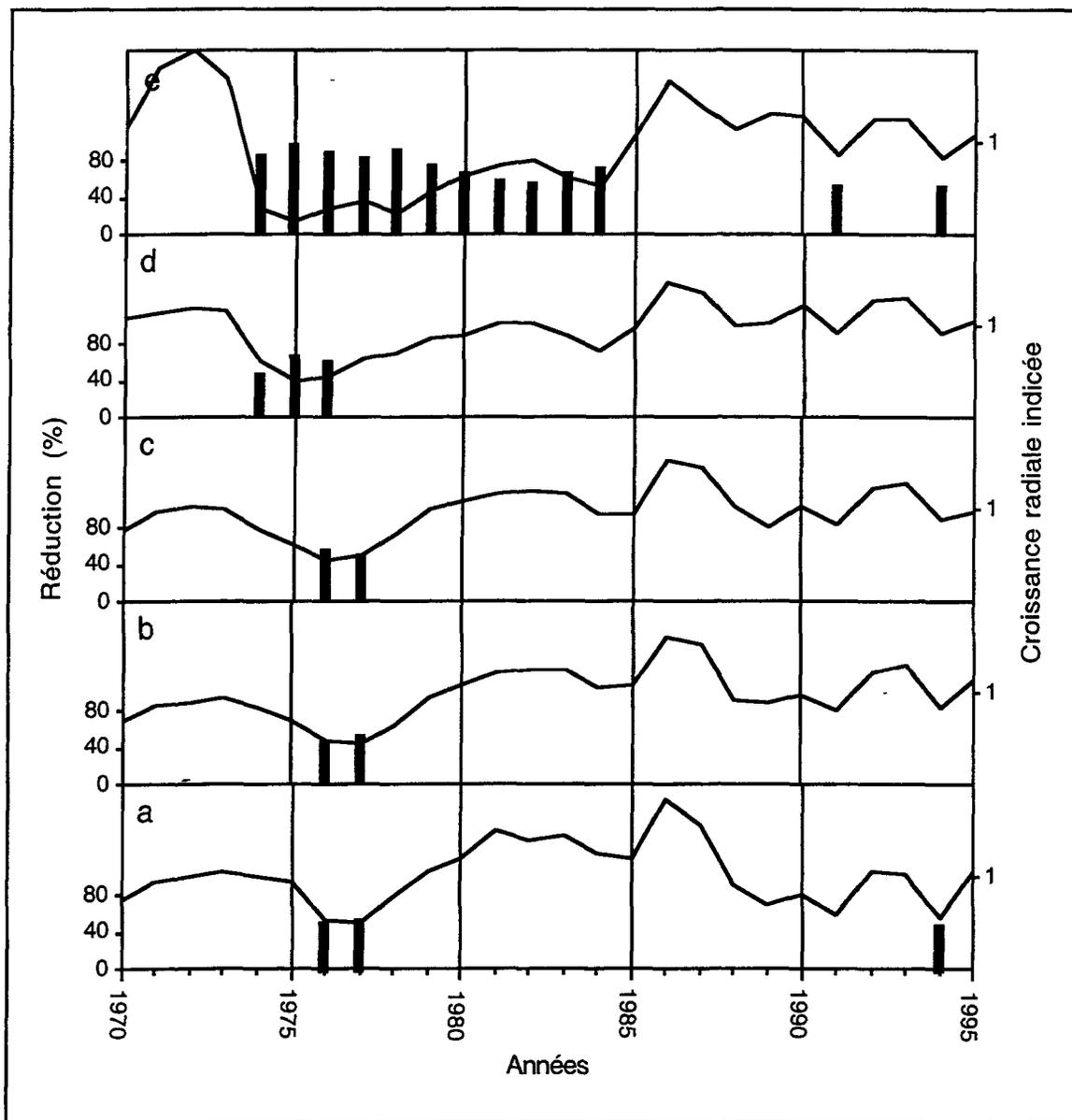
Accroissement radial indicé (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 2,3 mètres), (c) au second tiers (2,3 à 4,7 mètres), (d) au troisième tiers (4,7 à 7 mètres) et (e) à la cime (7 mètres) pour le sapin baumier 1-25A03.

ANNEXE I (7/19)



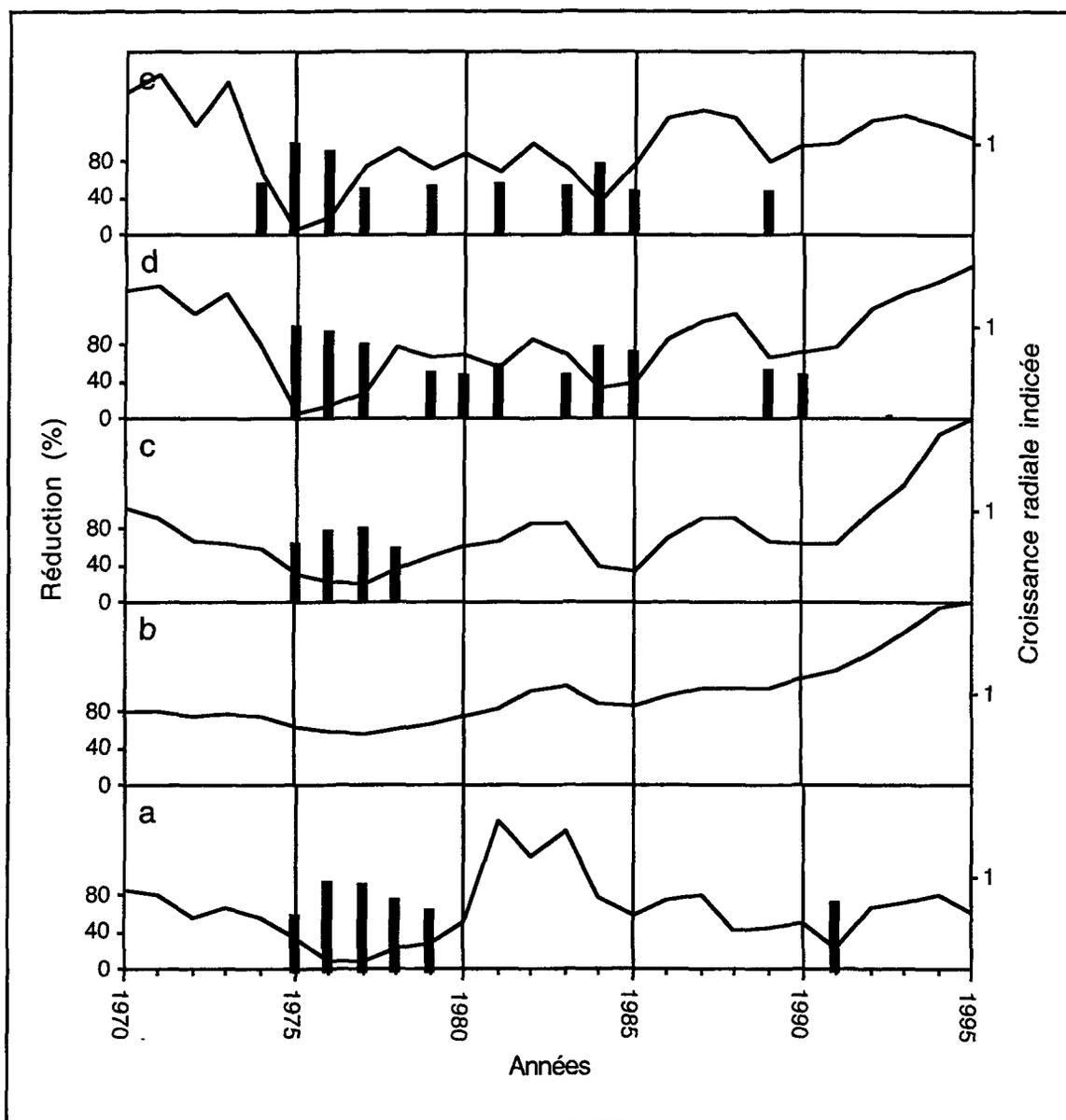
Accroissement radial indiqué (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 2,7 mètres), (c) au second tiers (2,7 à 5,3 mètres), (d) au troisième tiers (5,3 à 8 mètres) et (e) à la cime (8 mètres) pour le sapin baumier 1-25A07.

ANNEXE I (8/19)



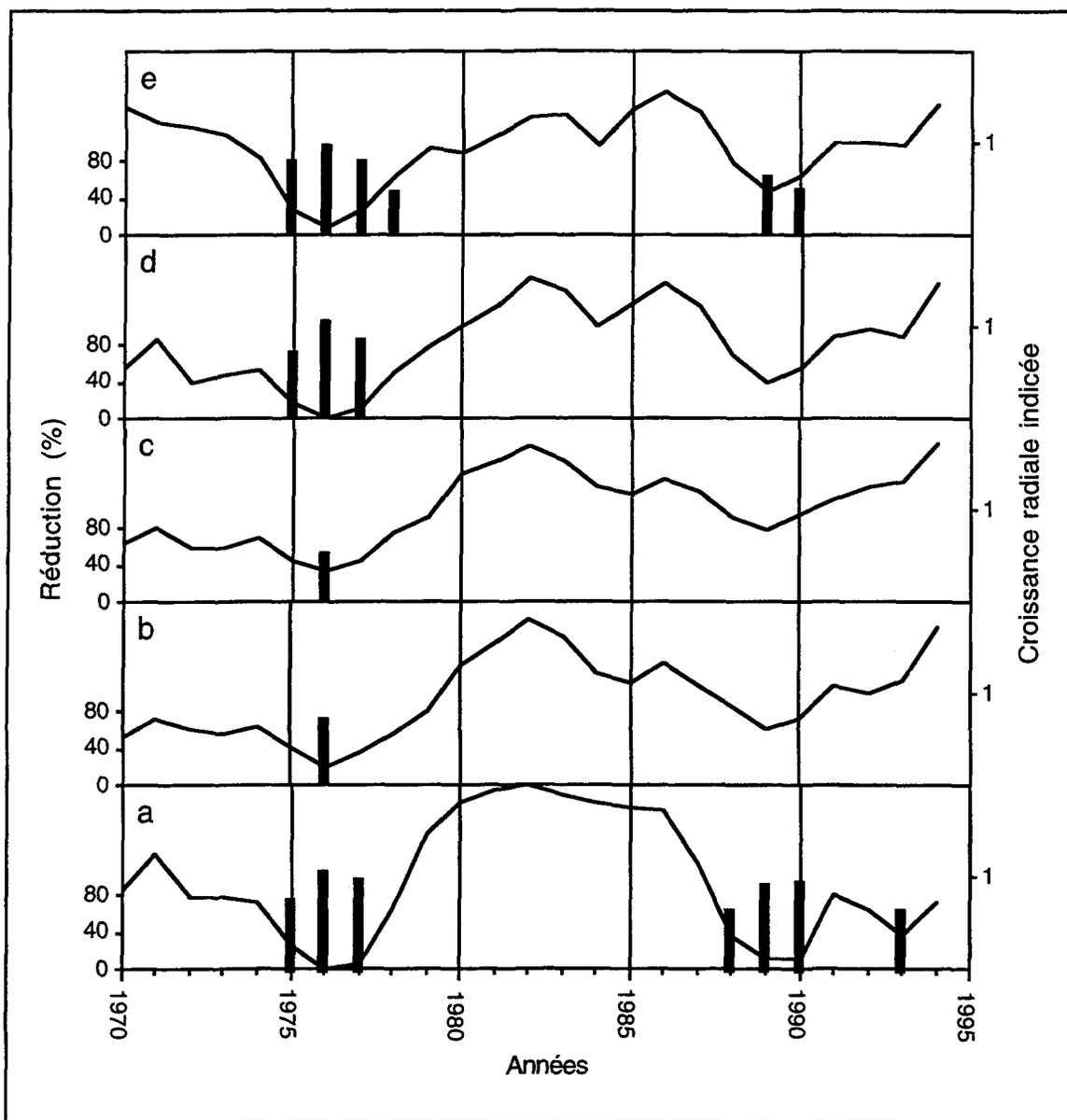
Accroissement radial indiqué (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 5,3 mètres), (c) au second tiers (5,3 à 10,7 mètres), (d) au troisième tiers (10,7 à 16 mètres) et (e) à la cime (16 mètres) pour le sapin baumier 1-25C06.

ANNEXE I (9/19)



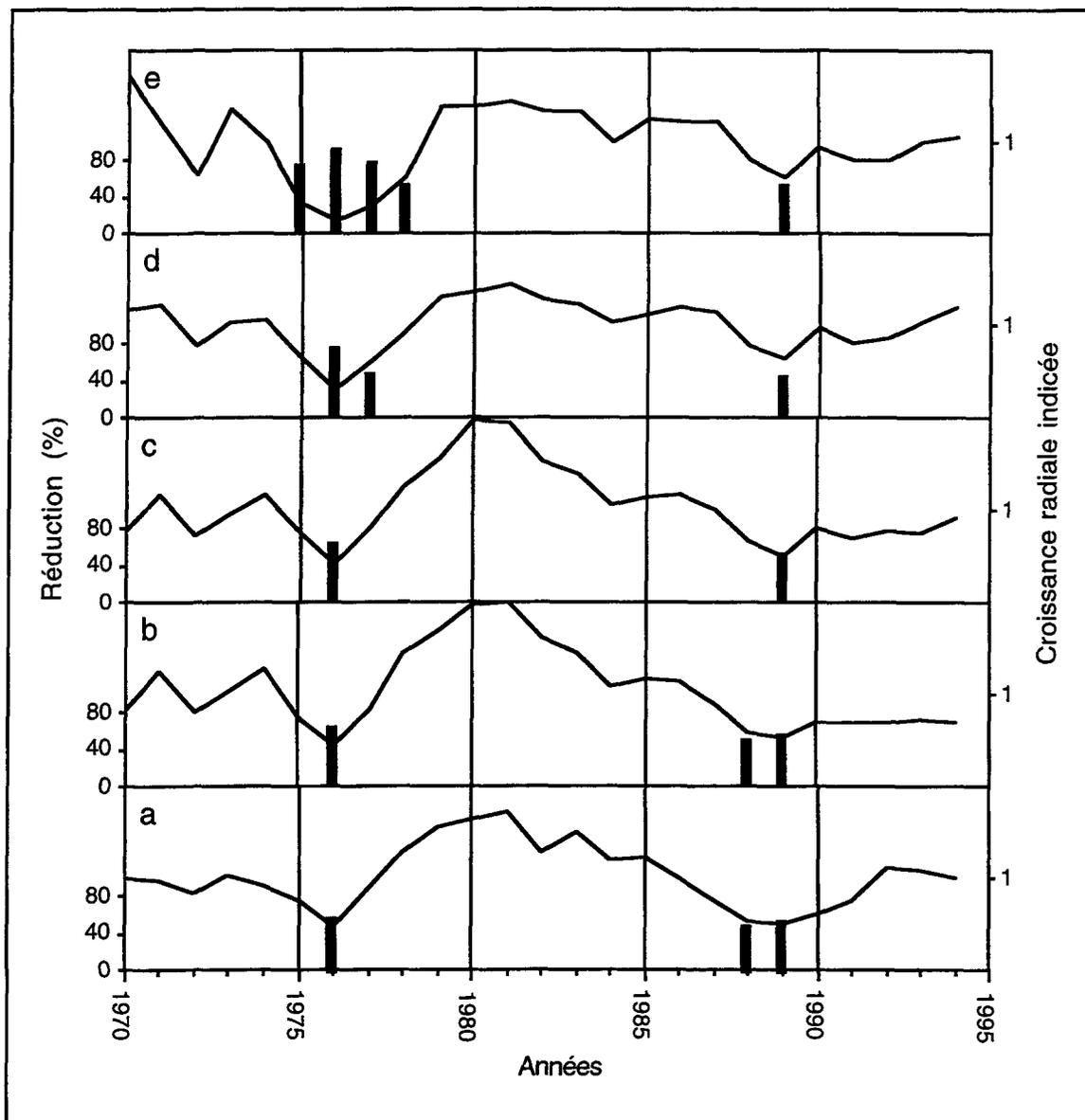
Accroissement radial indiqué (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 2,7 mètres), (c) au second tiers (2,7 à 5,3 mètres), (d) au troisième tiers (5,3 à 8 mètres) et (e) à la cime (8 mètres) pour le sapin baumier 1-25C10.

ANNEXE I (10/19)



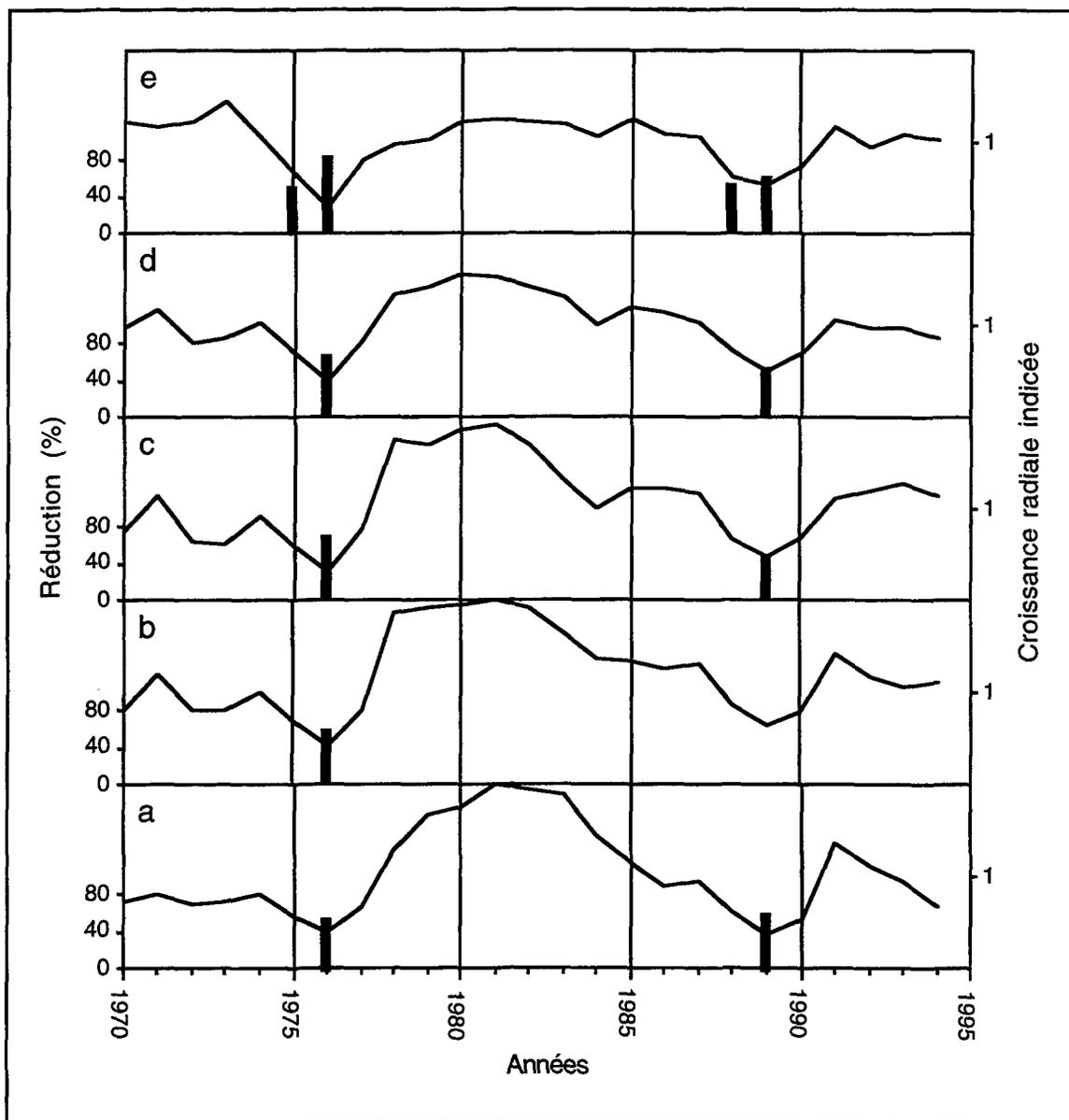
Accroissement radial indiqué (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 4,7 mètres), (c) au second tiers (4,7 à 9,3 mètres), (d) au troisième tiers (9,3 à 14 mètres) et (e) à la cime (14 mètres) pour le sapin baumier 2-70A01.

ANNEXE I (11/19)



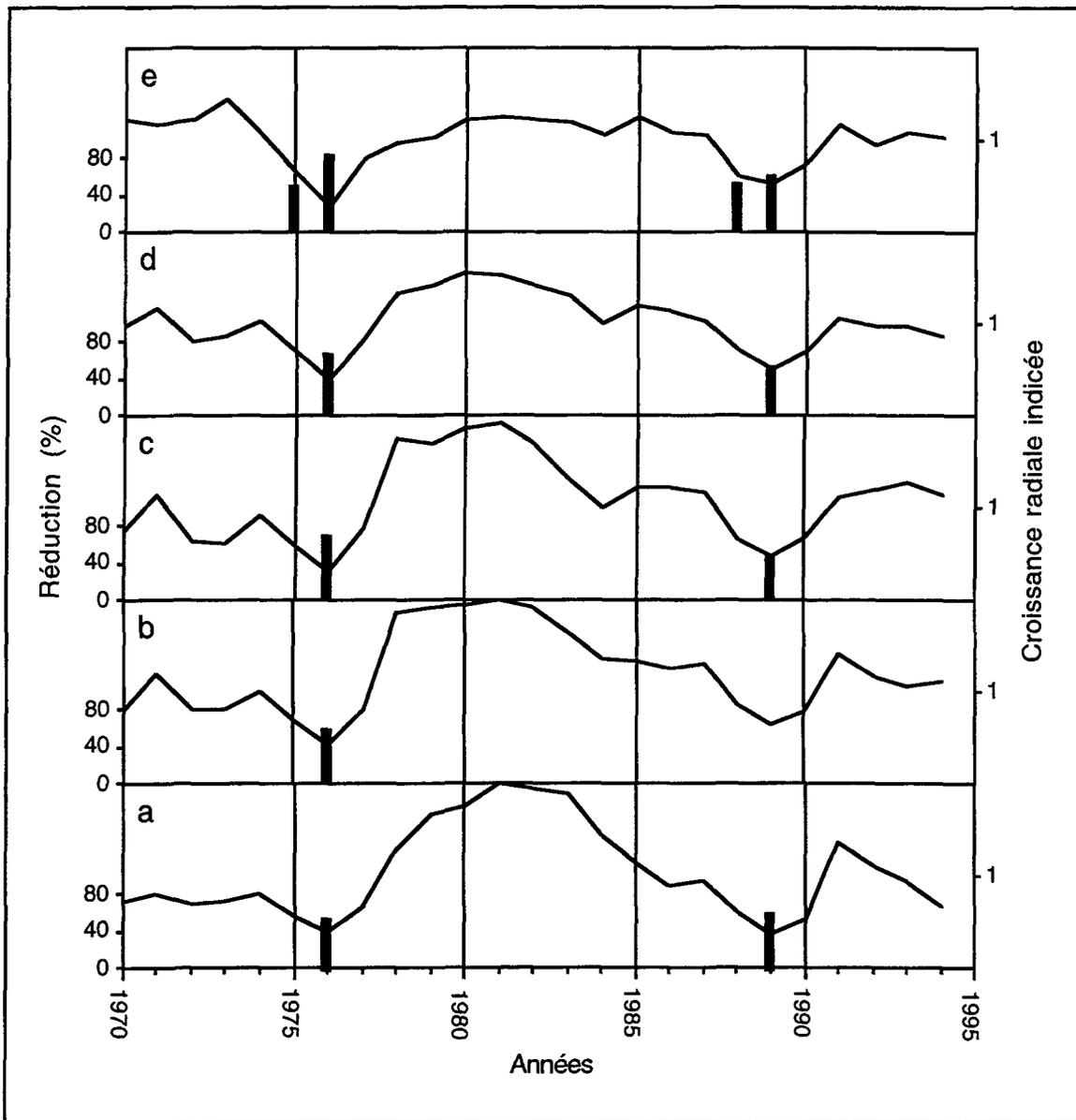
Accroissement radial indiqué (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 6,3 mètres), (c) au second tiers (6,3 à 12,7 mètres), (d) au troisième tiers (12,7 à 19 mètres) et (e) à la cime (19 mètres) pour le sapin baumier 2-70A04.

ANNEXE I (12/19)



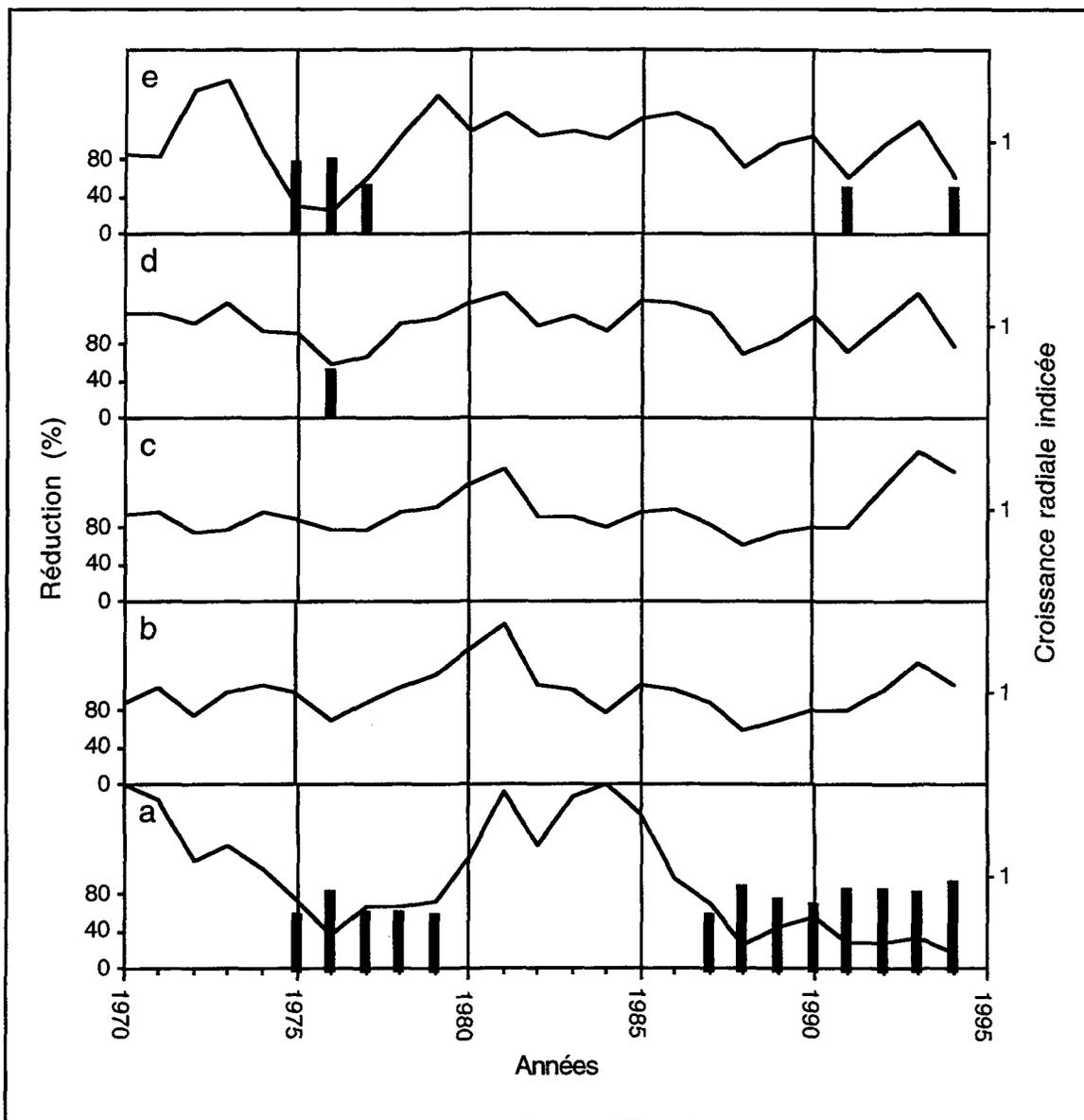
Accroissement radial indiqué (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 4,7 mètres), (c) au second tiers (4,7 à 9,3 mètres), (d) au troisième tiers (9,3 à 14 mètres) et (e) à la cime (14 mètres) pour le sapin baumier 2-70A09.

ANNEXE I (13/19)



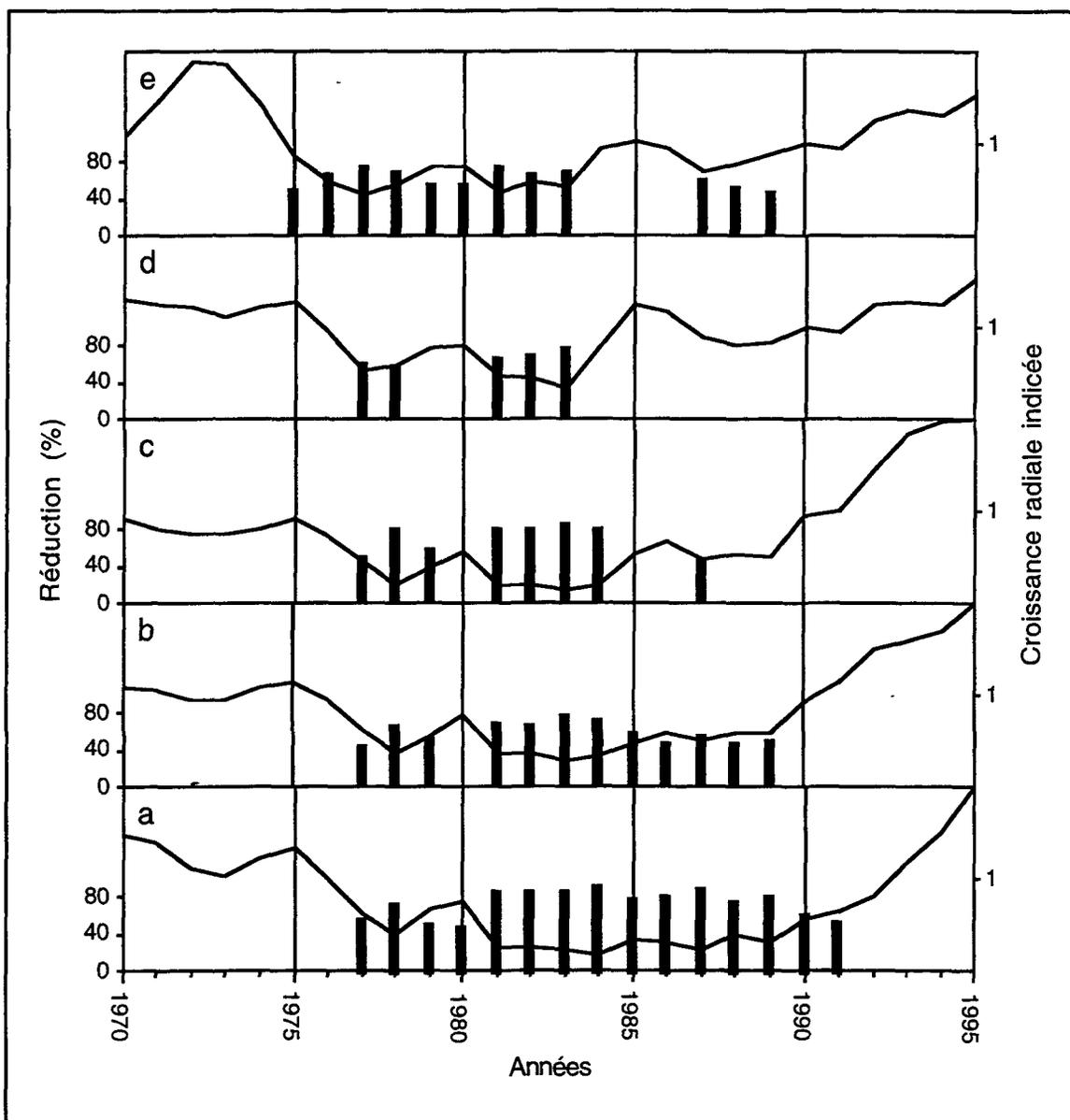
Accroissement radial indiqué (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 5 mètres), (c) au second tiers (5 à 10 mètres), (d) au troisième tiers (10 à 15 mètres) et (e) à la cime (15 mètres) pour le sapin baumier 2-70A10.

ANNEXE I (14/19)



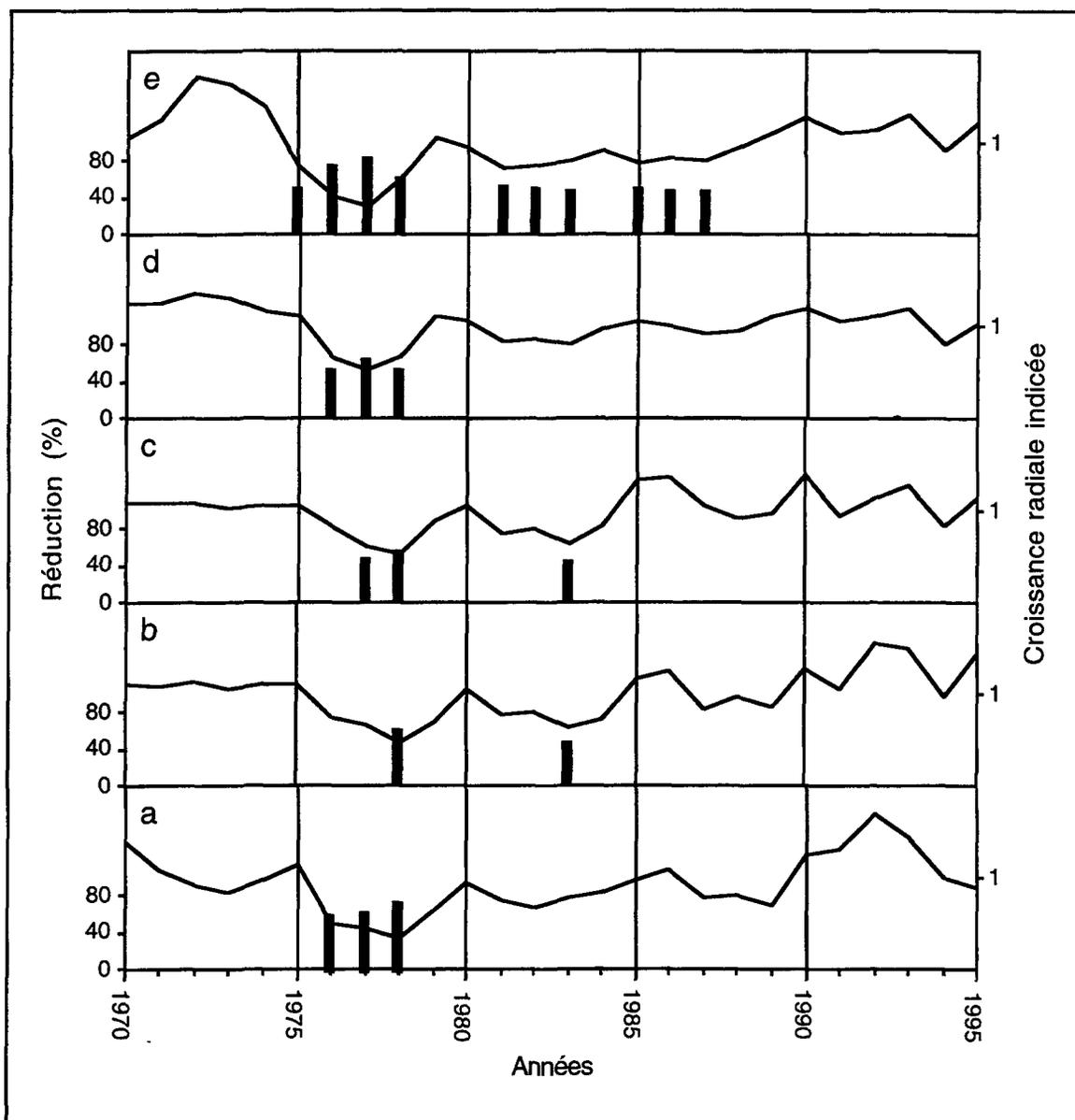
Accroissement radial indicé (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 5 mètres), (c) au second tiers (5 à 10 mètres), (d) au troisième tiers (10 à 15 mètres) et (e) à la cime (15 mètres) pour le sapin baumier 2-70A14.

ANNEXE I (15/19)



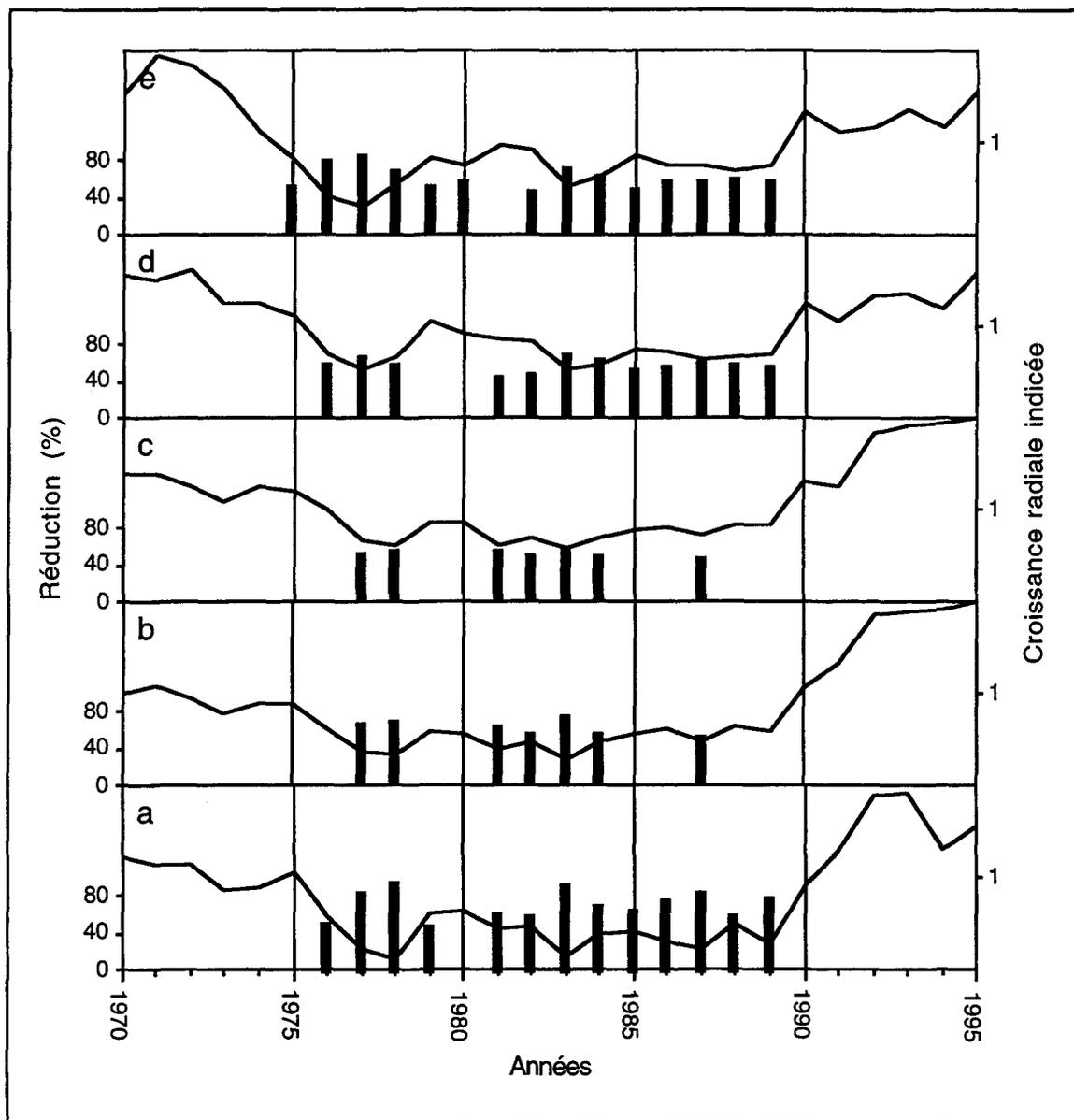
Accroissement radial indiqué (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 4,3 mètres), (c) au second tiers (4,3 à 8,7 mètres), (d) au troisième tiers (8,7 à 13 mètres) et (e) à la cime (13 mètres) pour le sapin baumier 5-512A10.

ANNEXE I (16/19)



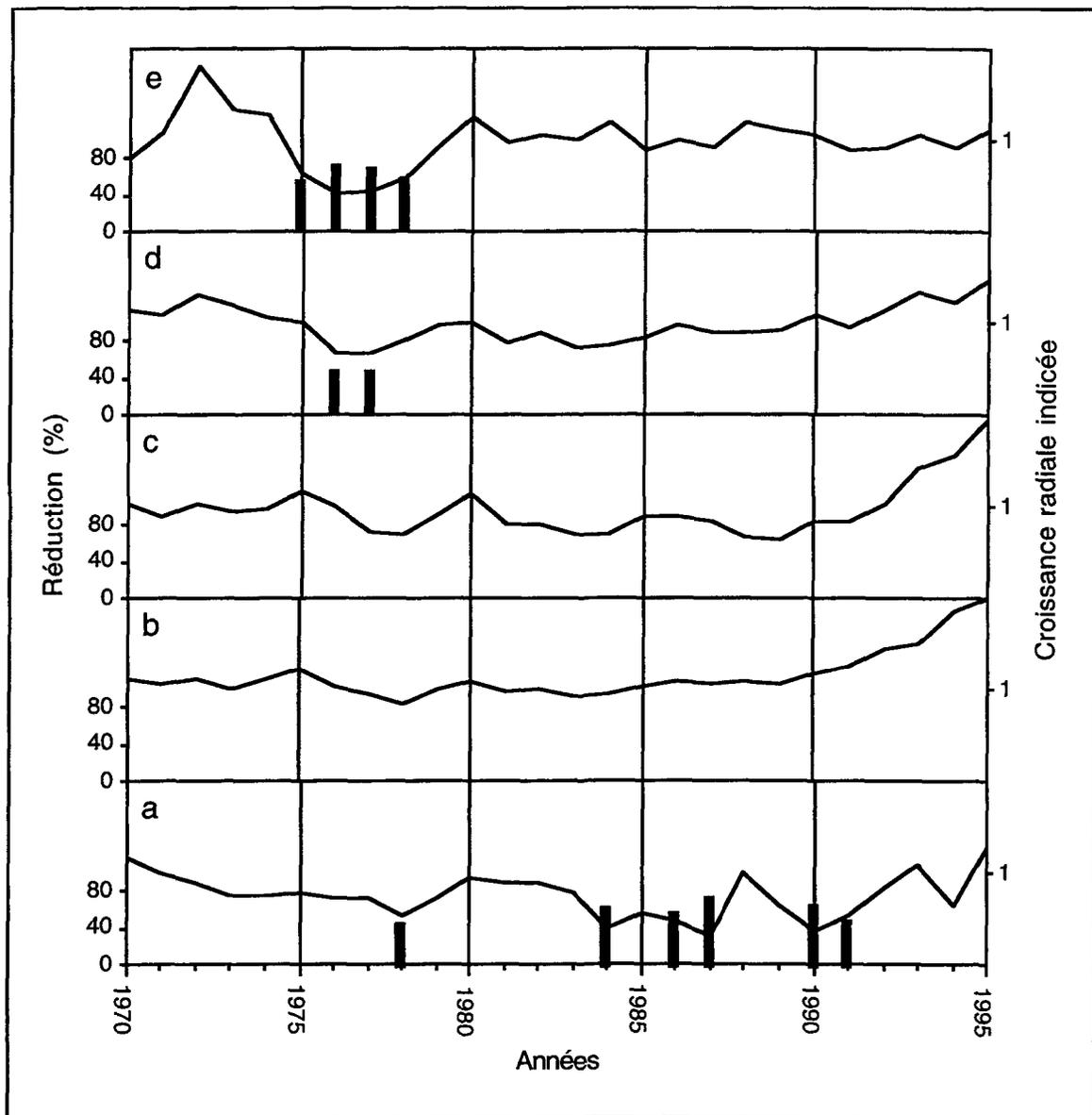
Accroissement radial indicé (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 5,3 mètres), (c) au second tiers (5,3 à 10,7 mètres), (d) au troisième tiers (10,7 à 16 mètres) et (e) à la cime (16 mètres) pour le sapin baumier 5-512A14.

ANNEXE I (17/19)



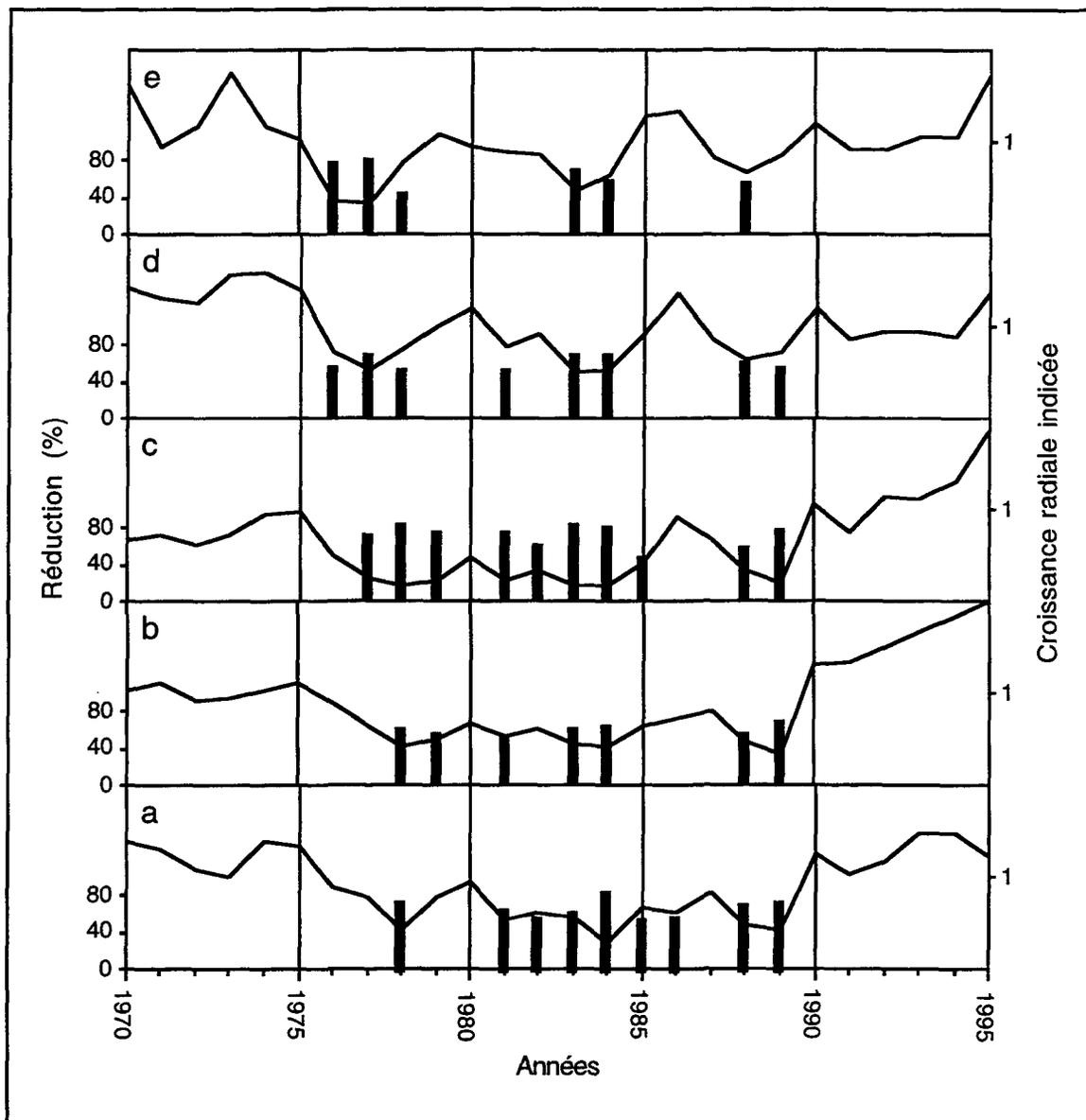
Accroissement radial indiqué (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 4,3 mètres), (c) au second tiers (4,3 à 8,7 mètres), (d) au troisième tiers (8,7 à 13 mètres) et (e) à la cime (13 mètres) pour le sapin baumier 5-512A20.

ANNEXE I (18/19)



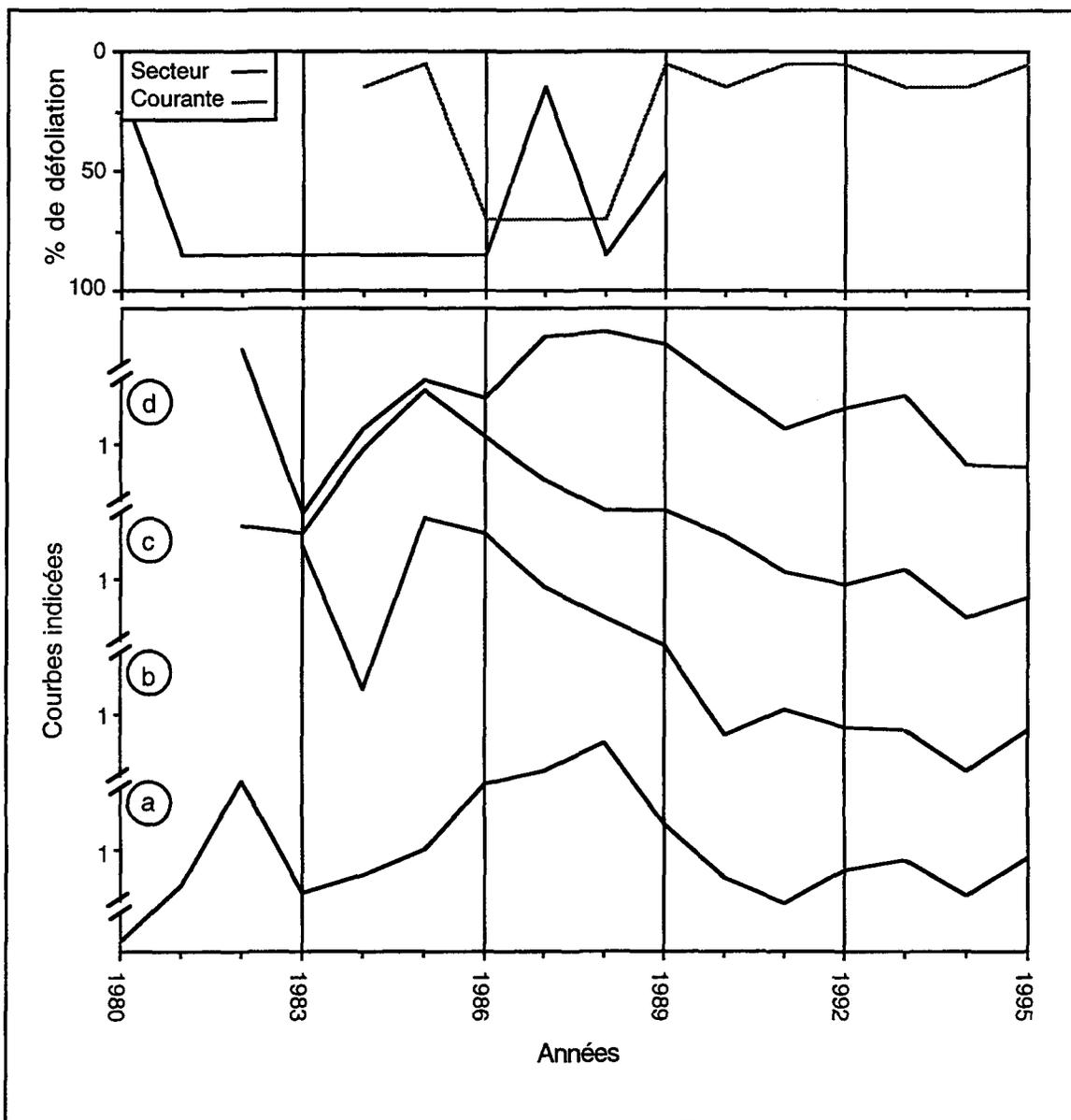
Accroissement radial indiqué (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 4,7 mètres), (c) au second tiers (4,7 à 9,3 mètres), (d) au troisième tiers (9,3 à 14 mètres) et (e) à la cime (14 mètres) pour le sapin baumier 5-512B08.

ANNEXE I (19/19)



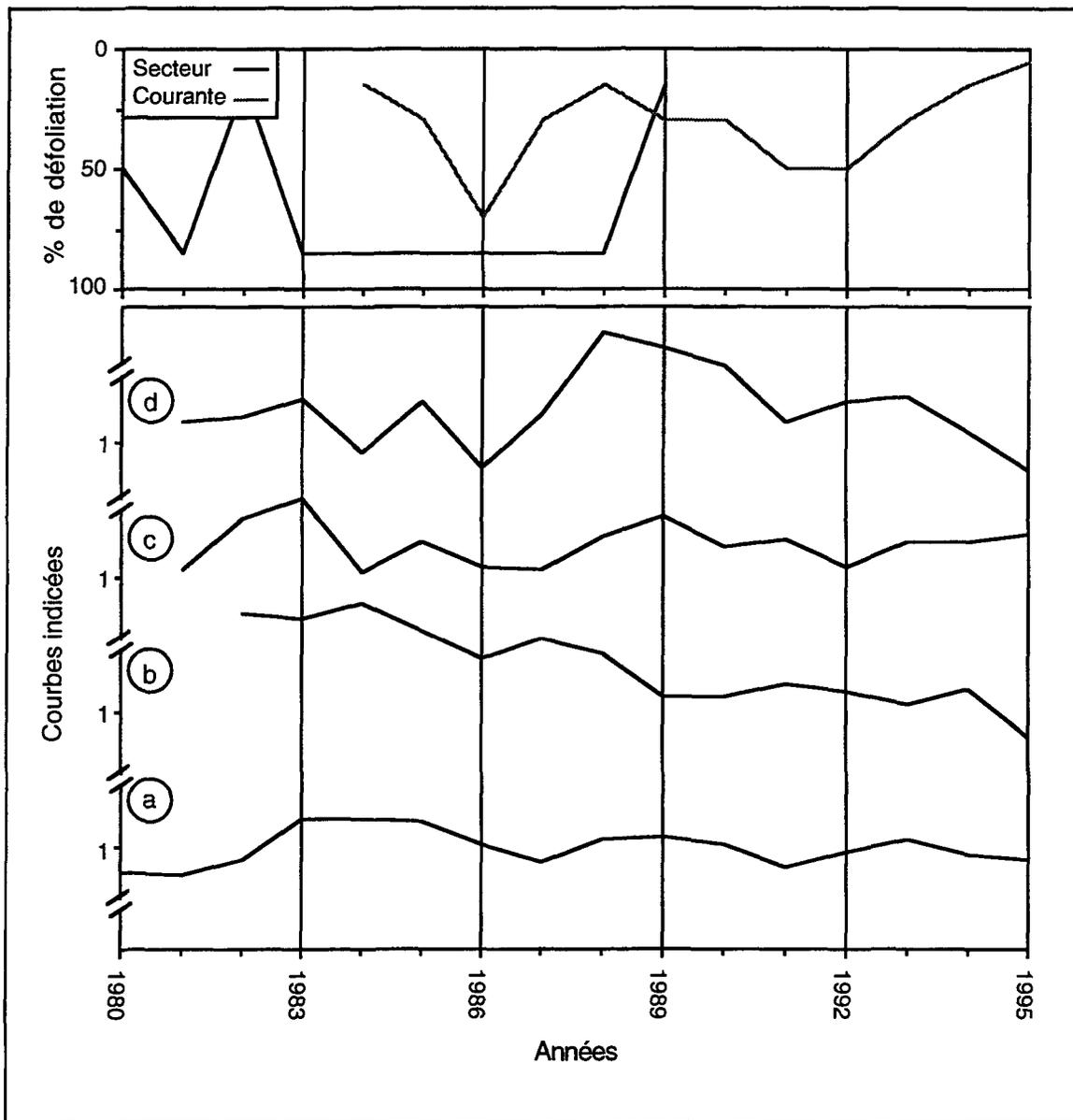
Accroissement radial indiqué (courbes) incluant les réductions de croissance de plus de 40 % selon la moyenne des cinq années précédentes (bâtons) (a) à la base (0 mètre), (b) au premier tiers (0 à 4 mètres), (c) au second tiers (4 à 8 mètres), (d) au troisième tiers (8 à 12 mètres) et (e) à la cime (12 mètres) pour le sapin baumier 5-512B09.

ANNEXE II (1/3)



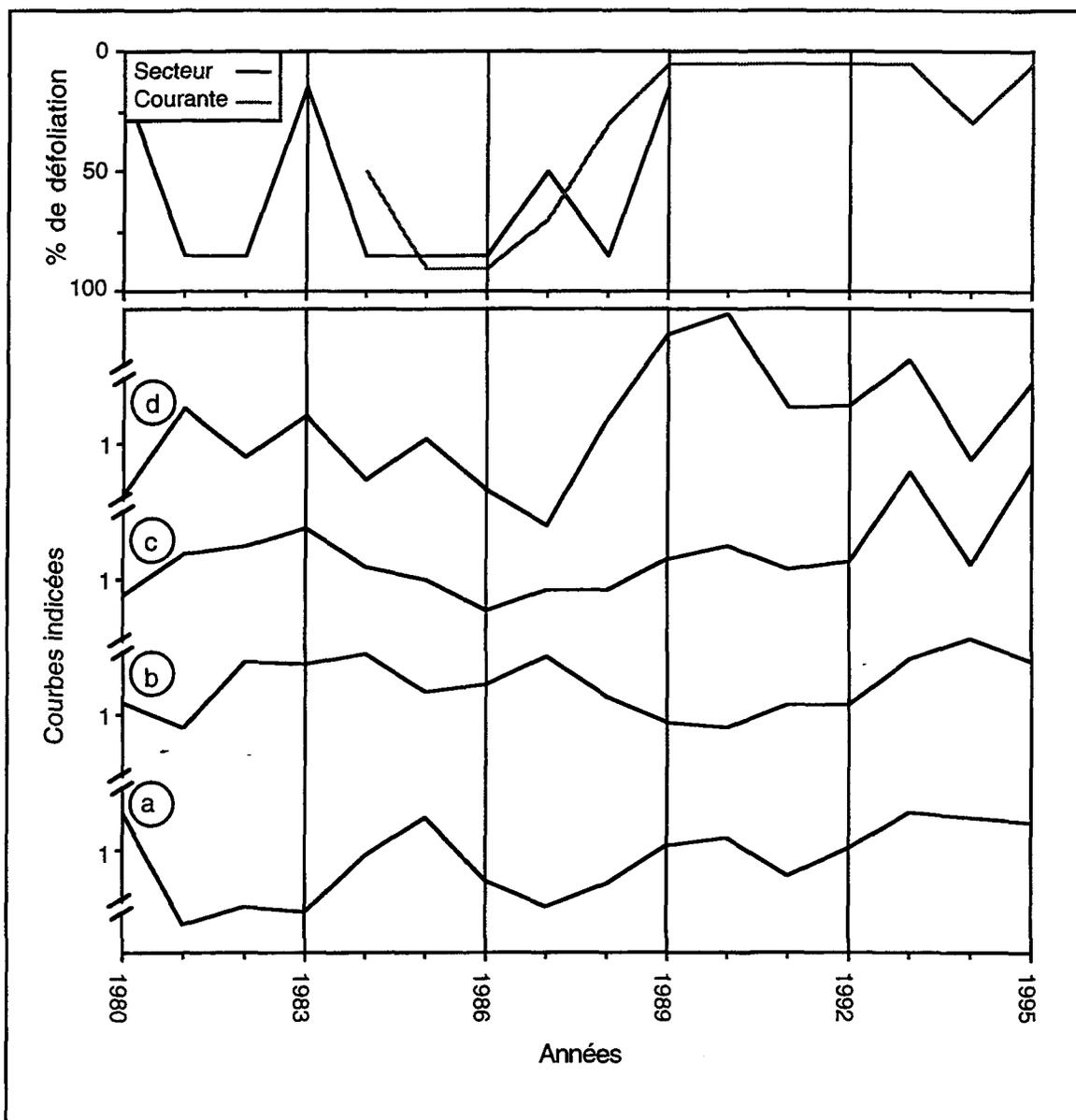
Comparaison entre la défoliation (estimé par secteur et par arbre) et la croissance indicée de la cime pour (a) l'accroissement radial à la base de la cime, (b) le nombre de pousses par branche, (c) la longueur des pousses et (d) l'accroissement en hauteur pour le sapin baumier 1-25C13.

ANNEXE II (2/3)



Comparaison entre la défoliation (estimé par secteur et par arbre) et la croissance indiquée de la cime pour (a) l'accroissement radial à la base de la cime, (b) le nombre de pousses par branche, (c) la longueur des pousses et (d) l'accroissement en hauteur pour le sapin baumier 5-144B12.

ANNEXE II (3/3)



Comparaison entre la défoliation (estimé par secteur et par arbre) et la croissance indicée de la cime pour (a) l'accroissement radial à la base de la cime, (b) le nombre de pousses par branche, (c) la longueur des pousses et (d) l'accroissement en hauteur pour le sapin baumier 5-512A10.