

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

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

PAR
BRUNO POTELLE
Bachelier ès arts

POTENTIEL DE L'ANALYSE DES MACRORESTES POUR DÉTECTER LES
ÉPIDÉMIES DE LA TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE DANS DES
SOLS DE SAPINIÈRES BORÉALES

Août 1995



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'analyse des macrorestes de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) dans des sols provenant de quatre sapinières boréales d'âge et de structure différents a permis de décrire la distribution en profondeur des évidences d'anciennes épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. L'échantillonnage s'est fait au nord du lac Saint-Jean, où plusieurs études sur la dynamique des sapinières ont été réalisées. Vingt-huit profils de sols de 400 cm² ont été récoltés jusqu'au sol minéral (10 à 20 cm de profondeur). Pour chaque profil, un sous-échantillon de 100 cm² a été coupé en minces tranches d'environ 5 mm d'épaisseur et chacune des tranches a été tamisées sous une fine douche d'eau et examinées pour la présence de macrorestes en fonction de la profondeur. Quelques fragments d'enveloppes de chrysalide ont été extraits des sols, mais les macrorestes les mieux conservés dans l'humus et les plus abondants sont les résidus de digestion de la larve. Les concentrations de ces résidus sont localisés à des profondeurs spécifiques qui correspondent à des concentrations de graines d'espèces pionnières de la banque de graines du sol. À titre d'hypothèse, nous suggérons que cette correspondance dans le profil de sol est le reflet de la récurrence des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Des indices laissent croire que le sol n'a pas été remanié de façon importante et qu'il enregistre les perturbations lors de la mise en place de la matière organique. À l'aide de la dynamique récente des sites établie d'après les structures d'âges et les courbes de croissance des arbres pour chacun des sites, ainsi que de la distribution verticale des graines de *Rubus idaeus*, on propose une explication de la répartition des déjections des larves dans le profil de l'humus des sapinières. Les déjections sont classés en trois types et chaque type correspond à des profondeurs spécifiques en rapport avec les épidémies de 1914, 1952 et 1974. Ce projet de recherche constitue le début d'un programme plus global sur l'analyse des macrorestes de

la tordeuse des bourgeons de l'épinette et la compréhension de la dynamique des sapinières.

REMERCIEMENTS

Mes premiers remerciements s'adressent tout d'abord à mon directeur de recherche, le Dr Hubert Morin, pour les précieux et pertinents conseils ainsi que son appui sans limites qu'il m'a offert au cours de cette recherche. Je remercie également M. Alayn Larouche du laboratoire de palynologie de l'Université de Montréal qui, lors d'un stage dans son laboratoire, a contribué à l'élaboration de la technique d'extraction et à l'identification de certains spécimens. Je suis reconnaissant aussi à Mme France Ida Jean et M. François-Xavier Garneau du laboratoire d'analyse et de séparation des essences végétales pour avoir effectué toute les analyses chromatographiques nécessaires à cette étude. Je ne voudrais pas oublier Mme Johanne Delisle du centre forestier des Laurentides et M. Éric Bauce de la faculté de foresterie et de géomatique de l'Université Laval qui ont bien voulu fournir les spécimens pour les analyses.

Je désire exprimer ma reconnaissance envers Annie Lessard, Sonia Lemieux, Sandra Beaudet et Pierre Bossé qui ont participé aux récoltes des échantillons et des données sur le terrain ainsi qu'aux analyses en laboratoire. Finalement, j'aimerais remercier Nathalie Thibault pour avoir lu et corrigé une version préliminaire de ce texte.

Ces travaux ont pu être réalisés grâce au support financier et logistique du Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale.

TABLE DES MATIERES

RÉSUMÉ	ii
REMERCIEMENTS	iv
TABLE DES MATIERES	v
LISTE DES TABLEAUX	viii
LISTE DES FIGURES	ix
CHAPITRE I. INTRODUCTION	1
CHAPITRE II. LOCALISATION ET DESCRIPTION DE LA RÉGION ÉTUDIÉE	8
2.1 Situation géographique	9
2.2 Géomorphologie	9
2.3 Végétation	9
2.4 Climat	11
2.5 Perturbations	11
CHAPITRE III. MATÉRIEL ET MÉTHODES	13
3.1 Choix des sites	14
3.2 Végétation de surface	15
3.3 Récolte des profils de sols	16
3.4 Traitement des profils de sols	17
3.5 Extraction et dénombrement	18
3.6 Classification des données	19
3.6.1 Uniformisation des données	19
3.6.2 Classes de profondeur	20
3.7 Identification des pièces macrofossiles	21

3.7.1 Description morphologique	22
3.7.2 Chromatographie en phase gazeuse	22
CHAPITRE IV. RÉSULTATS	24
4.1 Sols des sites	25
4.2 Végétation	25
4.3 Pièces macrofossiles	27
4.3.1 Évidences directes	27
4.3.1.1 Déjections	27
4.3.1.2 Enveloppes de chrysalide	30
4.3.1.3 Capsules céphaliques	30
4.3.2 Évidences indirectes	30
4.3.2.1 Aiguilles de sapin	31
4.4 Identification des déjections	32
4.4.1 Description morphologique	32
4.4.2 Analyse chromatographique	33
4.5 Distribution verticale des pièces macrofossiles	35
4.5.1 Déjections et enveloppes de chrysalide	37
4.5.2 Sites pris séparément	39
CHAPITRE V. DISCUSSION	44
5.1 Sols des sites	45
5.1.1 Pédofaune	45
5.1.2 Chronoséquence	46
5.1.3 Charbons de bois	47
5.2 Pièces enfouies	48
5.2.1 Déjections	49

5.2.2 Enveloppes de chrysalide	50
5.3 Analyses des composés de déjection	51
5.4 Distribution verticale des pièces	53
5.5 Relation entre le type, l'abondance des déjections, la banque de graines des sols et les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette	55
CHAPITRE VI. CONCLUSION	66
RÉFÉRENCES	69
ANNEXE 1	77
ANNEXE 2	78
ANNEXE 3	79
ANNEXE 4	80

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Microstratification typique d'un humus forestier au lac Libéral	26
Tableau 2. Relevé floristique des strates herbacées, arbustives et arborescentes du site Lib 21	28
Tableau 3. Indices de temps de rétention des analyses chromatographiques pour les aiguilles de sapin baumier et les déjections de la tordeuse des bourgeons de l'épinette provenant de sources diverses	34
Tableau 4. Importance des principaux produits présents dans les analyses chromatographiques de sources diverses	36

LISTE DES FIGURES

Figure 1.	Localisation de la région étudiée	10
Figure 2.	Résidus de digestion de larves de tordeuse des bourgeons de l'épinette extraits de l'humus	29
Figure 3.	Distribution des résidus de digestion et des chrysalides en fonction de la profondeur	38
Figure 4.	Distribution des déjections et des chrysalides en fonction de la profondeur dans le site Lib 20	40
Figure 5.	Distribution des déjections et des chrysalides en fonction de la profondeur dans le site Lib 21	41
Figure 6.	Distribution des déjections et des chrysalides en fonction de la profondeur dans le site Lib 23	42
Figure 7.	Distribution des déjections et des chrysalides en fonction de la profondeur dans le site Lib 24	43
Figure 8.	Distribution verticale des déjections versus les graines de <i>Rubus idaeus</i> en fonction de la profondeur dans le site Lib 20	57
Figure 9.	Distribution verticale des déjections versus les graines de <i>Rubus idaeus</i> en fonction de la profondeur dans le site Lib 21	58
Figure 10.	Distribution verticale des déjections versus les graines de <i>Rubus idaeus</i> en fonction de la profondeur dans le site Lib 23	59

Figure 11. Distribution verticale des déjections versus les graines de <i>Rubus idaeus</i> en fonction de la profondeur dans le site Lib 24	60
---	----

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

La tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) est un insecte forestier indigène de l'est de l'Amérique du Nord (Blais, 1983). C'est l'insecte forestier le plus important en Amérique du Nord; il a un impact économique sur plus de 60 millions ha de forêts (Mattson *et al.*, 1988). Plus de 2 000 références sont répertoriées dans la bibliographie le concernant (McKnight *et al.*, 1987). Les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sont considérées comme le plus grand fléau pour les forêts conifériennes (Hudack, 1991) et tout particulièrement pour les peuplements de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill), son hôte de prédilection (Blais, 1961; Prentice, 1965).

Les fluctuations des populations de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans le temps sont très importantes et l'insecte atteint dans certaines conditions des niveaux épidémiques. Les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sont des perturbations naturelles qui constituent un élément important de la dynamique des sapinières (MacLean, 1984; Ostaff et MacLean, 1989; Ruel et Huot, 1993; Morin, 1994). En période épidémique, cet insecte entraîne, par sa défoliation, une diminution de la croissance et de la productivité, ainsi qu'une mortalité parfois considérable des arbres dans les peuplements de sapins et d'épinettes (MacLean, 1984; Blais, 1984, 1985). La mort des arbres matures engendre un phénomène de renouvellement permettant à la régénération préétablie de sapins et d'épinettes de remplacer l'étage dominant tué au moment de l'épidémie (Baskerville,

1975; MacLean, 1984). Des épidémies sévères de la tordeuse des bourgeons de l'épinette se sont produites en Amérique du Nord depuis des siècles et peut-être des millénaires (Blais, 1965). Plusieurs études au nord du lac Saint-Jean et ailleurs font état de la dynamique des sapinières en relation avec les épidémies (MacLean, 1984; Morin et Laprise, 1990; Morin, 1994).

Les données relatives aux perturbations ayant affecté les écosystèmes forestiers avant les dernières décennies deviennent fragmentaires plus on remonte dans le temps. Cela est vrai en particulier pour les populations d'insectes défoliateurs des forêts (Davis et Hoskins, 1980). Il y a peu de données sur les épidémies qui se sont produites durant la première moitié du siècle; les épidémies qui ont précédé ce siècle étaient pratiquement inconnues avant que les études des cernes de croissance ne révèlent leur existence dans certaines régions de l'est du Canada et du nord-est des États-Unis (Blais, 1960). Ainsi, l'historique des invasions de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) pour les 200 ou 300 dernières années dans neuf régions de l'est du Canada suggère que les invasions se sont produites plus fréquemment au XXe siècle qu'auparavant. Dans ces régions, 21 invasions ont eu lieu au cours des 80 dernières années comparativement à 9 au cours des cent années précédentes (Blais, 1981, 1983). Les raisons pour lesquelles les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette se sont produites plus fréquemment dans ce siècle par rapport au précédent et qu'elles

sont devenues plus étendues et plus sévères seraient liées apparemment aux changements dans l'écosystème forestier résultant des actions de l'homme (Blais, 1983).

L'approche dendrochronologique pour la reconstitution des épidémies est limitée par l'âge des arbres hôtes et est sujette à des difficultés d'interprétation puisque plusieurs facteurs influencent la croissance des arbres (Davis and Hoskins, 1980). La compréhension du système forêt-insecte serait grandement améliorée par des études plus étendues des variations des épidémies dans le temps. Cependant, la rareté des évidences directes limite grandement les études à long terme. Cette difficulté peut être partiellement résolue par l'utilisation de données paléoécologiques (David and Hoskins, 1980). Dans les sols, il existe des données paléoécologiques qui remontent jusqu'à plusieurs centaines d'années (Gagnon et Payette, 1981; Grime, 1989; Ibarzabal, 1994). Ces sols contiennent aussi les restes d'insectes (Frey, 1964) ou des évidences de leur passage.

L'étude de restes d'insectes fossilisés est une science bien établie (Buckland et Coope, 1991). Elle procure des informations principalement sur les changements climatiques survenus dans le passé. Ces études se font principalement à l'aide de macrorestes fossiles de coléoptères. Cet insecte possède une structure morphologique qui se conserve très bien dans les sols (Coope, 1977). Les perturbations naturelles peuvent aussi laisser des traces dans le sol. La majorité des travaux porte sur les charbons de bois comme

vestige d'un feu. Cet élément est un excellent marqueur; grâce au carbone 14, il est possible de retracer approximativement la date de la perturbation (Bussi res, 1992).

Dans le milieu forestier, peu de chercheurs se sont pench s sur les traces que peuvent laisser les perturbations naturelles dans le sol. Les restes d'insectes nuisibles ont  t  not s auparavant dans le mat riel Quaternaire (Davis 1981), mais peu d' tudes se sont pench es sur les fluctuations des populations d'insectes nuisibles et celles des populations h tes de l'insecte. Anderson *et al.* (1986) ont tent  de faire le lien entre la dynamique des populations de microl pidopt res et les changements dans la composition de la v g tation. Le site d' chantillonnage  tait un milieu lacustre (lac de 34 ha). Les donn es recueillies fournissaient des informations sur une tr s grande  chelle de temps (10 000 ans BP). Cependant, on ne pouvait observer clairement la relation entre les d foliateurs et la v g tation. Davis *et al.* (1980) ont r alis  des recherches sur la faisabilit  de reconstruire les anciennes  pid mies d'insectes forestiers d foliateurs   partir de s diments de lac. Ces  tudes mettaient surtout l'emphase sur les capsules c phaliques de *Choristoneura* et les autres microl pidopt res qui s'y trouvaient. L'identification des capsules c phaliques demande une familiarisation avec les structures des parties anatomiques des familles de l pidopt re. M me avec ces connaissances, l'identification  tait difficilement r alisable puisque les capsules c phaliques extraites des s diments avaient perdu beaucoup de leur couleur naturelle et

semblaient plus transparentes que les spécimens de référence. De plus, plusieurs capsules céphaliques étaient incomplètes. Huit capsules céphaliques de *Choristoneura* ont été identifiées dans les 296 cm de sédiments du lac Upper South Branch Pond. Étant donné le nombre restreint de capsules céphaliques extraites et les difficultés d'identification, ils n'ont pas réussi à identifier distinctement les anciennes épidémies. Ils suggèrent d'utiliser une plus grande surface d'échantillonnage et de raffiner l'identification taxonomique des espèces pour les capsules céphaliques de larves de *Tortricinea*.

Une des particularités de notre étude est principalement le milieu dans lequel l'échantillonnage fut réalisé. La conservation des macrorestes dans l'humus forestier est moins bonne que dans les dépôts lacustres; mais l'apport de preuves du passage de l'insecte est bien plus grand et direct. Il s'agit d'une méthode qui doit permettre d'explorer une source de données paléoécologiques complémentaires à celles que fournit l'analyse des cernes de croissance. Généralement, des sols podzoliques se développent sous le couvert du sapin baumier (Rowe, 1972). L'humus du sol possède une valeur de pH très faible (acide) et, en zone boréale, l'humus reste frais pratiquement toute l'année. Ces caractéristiques favorisent un ralentissement des processus d'humidification et l'on peut observer une bonne microstratification de l'humus puisque peu de bioturbation affectent ces sols (Beyer et Irmeler, 1991). Nous posons l'hypothèse que des pièces pouvant fournir des indices d'anciennes épidémies de la

tordeuse des bourgeons de l'épinette y sont conservées. Les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette seraient représentées dans le profil du sol par une augmentation de certains macrorestes.

L'objectif de ce travail était, premièrement, d'identifier des restes macroscopiques indiquant des évidences directes ou indirectes d'anciennes épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans la stratigraphie des sols, et deuxièmement, de voir si ces macrorestes formaient des couches identifiables pouvant être reliées à des événements ayant influencé la stratigraphie.

Les évidences directes représentent des restes de la larve et de l'enveloppe de chrysalide ou des résidus de digestion que l'on peut relier à la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Les évidences indirectes sont des indices potentiels d'une épidémie laissant croire une défoliation sévère des arbres. Ces indices peuvent provenir en grande partie de l'abondance des aiguilles de conifères ou des ramifications des branches dans certaines couches de la stratigraphie du sol.

Ce projet original de recherche constitue le début d'un programme plus global sur l'analyse des macrorestes de la tordeuse des bourgeons de l'épinette et la compréhension de la dynamique des sapinières.

CHAPITRE 2

LOCALISATION ET DESCRIPTION DE LA RÉGION ÉTUDIÉE

2.1 Situation géographique

La région étudiée se situe à environ 120 kilomètres au nord du lac Saint-Jean, près du lac Libéral (Kamushemuahushkatsh) ($49^{\circ} 49' N$; $72^{\circ} 36' O$) (figure 1). Selon la classification de Rowe (1972), le territoire fait partie de la région forestière de Chibougamau-Natasquan (B.1b) de la forêt boréale. D'après la carte des régions écologiques de Thibault (1987), cette région se situe dans le domaine de la pessière noire à mousses de la zone boréale (12b).

2.2 Géomorphologie

Le relief est ondulé à montagneux et l'altitude varie entre 300 et 500 mètres. Toute la région repose généralement sur des roches cristallines d'âge précambrien. Les dépôts de surface sont principalement des tills. Des podzols humo-ferriques se développent de façon typique dans les matériaux de surface, surtout sous couvert d'arbrisseaux et d'épinettes, ainsi que des podzols ferro-humiques assez fertiles sur les tills plus riches et couverts de sapins baumiers (Rowe, 1972).

2.3 Végétation

Les forêts de la région sont surtout peuplées de conifères; le sapin abonde sur les flancs des collines et en d'autres stations écologiques humides et bien drainées, tandis que l'épinette noire prédomine sur les plateaux au sol mince et sur les terres à mauvais

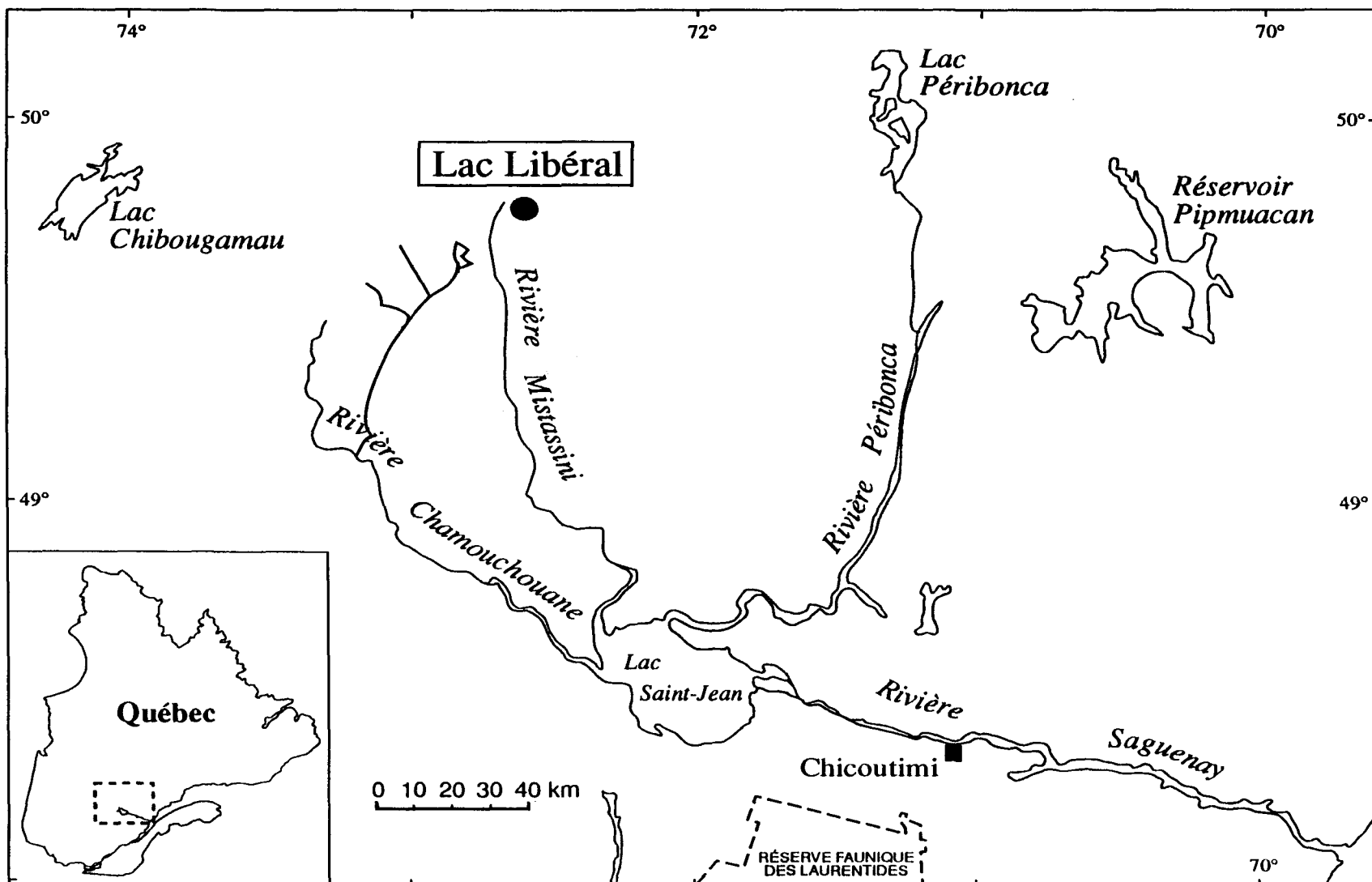


Figure 1: Localisation de la région étudiée

drainage (Rowe, 1972). Le secteur à l'étude est dominé par des peuplements d'épinette noire et l'on y retrouve de vastes îlots de sapin baumier sur les terrains généralement plus accidentés. La végétation de ces sapinières se compare à celle des sapinières de la zone de la sapinière à bouleau blanc (Grandtner, 1966).

2.4 Climat

Les données climatiques pour cette région proviennent de la station météorologique de Chibougamau, située sensiblement à la même latitude et un peu à l'ouest de la région étudiée ($49^{\circ} 46' \text{ N}$; $74^{\circ} 32' \text{ O}$) et à une altitude similaire (387,1 mètres). La température moyenne annuelle se situe autour de $-0,7^{\circ} \text{ C}$ avec des moyennes mensuelles variant de $-19,4^{\circ} \text{ C}$ en janvier à $15,8^{\circ} \text{ C}$ en juillet. Les précipitations sont réparties tout au cours de l'année, avec une moyenne annuelle de 65,1 cm sous forme de pluie et de 356,6 cm sous forme de neige (Environnement Canada, 1992).

2.5 Perturbations

Les feux de forêt sont fréquents dans la région malgré les interventions de la société de protection contre les feux du Québec. Des opérations de récolte forestières dans des peuplements vierges ont été menées au cours des dix dernières années mais les sites étudiés n'ont pas subi de coupes forestières et n'ont pas été protégés des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Ce secteur fut affecté par

les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette qui ont sévi durant le siècle présent et aussi le XIXe siècle. Les épidémies connues d'après l'analyse dendrochronologique ont débuté vers 1974, 1944, 1909 et, possiblement 1876 et 1832 (Morin et Laprise, 1990; Morin, 1994).

CHAPITRE 3

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le chapitre des méthodes se subdivise en quatre parties. La première partie touche le choix des sites et la végétation actuelle. La deuxième partie traite de la récolte et du traitement des échantillons. La troisième partie concerne l'extraction et la classification des pièces macrofossiles. La quatrième partie décrit les techniques utilisées pour identifier les pièces extraites.

3.1 Choix des sites

Une sélection de sites a d'abord été réalisée. Des analyses préliminaires d'échantillons de sols récoltés dans divers sites forestiers ont été nécessaires pour cibler le milieu le plus propice pour notre étude. Les peuplements de sapin baumier constituent un bon environnement parce que le sapin est l'espèce de prédilection de la tordeuse des bourgeons de l'épinette et les pièces pouvant fournir des indices d'épidémies sont peu transportées par le vent. Dans un premier temps, nous avons travaillé avec l'humus des sapinières. Étant donné que l'humus des sapinières boréales est caractérisé par son acidité, son faible taux de décomposition et que l'on peut y retrouver une bonne stratigraphie du matériel (Howard et Howard, 1980; Beyer et Irmeler, 1991; Ibarzabal, 1994), il est plausible d'y observer des évidences directes et indirectes d'anciennes épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

Dans la forêt, les sols sont soumis aux processus de décomposition et avec le temps, ils se dégradent. Pour décrire les

anciennes épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans les sols, il est nécessaire de considérer le temps écoulé depuis la dernière perturbation majeure ayant permis la régénération du peuplement. Quatre sites ayant des caractéristiques biophysiques semblables et qui ont été affectés par des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette durant les XXe et XIXe siècles furent retenus pour notre étude. Nous nous sommes servi des groupes définis par Morin (1994) pour le choix des sapinières (annexe 2). Nous avons sélectionné deux sapinières à structure d'âge unimodale. Ces populations équiennes se sont régénérées à partir de sapins préétablis suite à une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette ayant rapidement défolié les arbres et causé des ouvertures. La première s'est installée entre 1815 et 1850 (Lib 23), l'autre entre 1875 et 1900 (Lib 24). Deux autres sapinières à structure d'âge bimodale ont été choisies. Ces populations inéquiennes sont associées à deux épidémies. Quelques arbres se sont régénérés suite à une première épidémie, mais l'épidémie suivante fut suffisamment sévère pour causer une défoliation importante et de la mortalité permettant l'émergence d'une deuxième cohorte. Les arbres de la première sapinière se sont installés entre 1890 et 1910 et entre 1918 et 1957 (Lib 20); ceux de la seconde se sont installés entre 1830 et 1890 et entre 1890 et 1930 (Lib 21).

3.2 Végétation de surface

Il était important de connaître la composition floristique des strates arborescentes et arbustives. Ce sont principalement ces étages qui sont vulnérables aux attaques de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. La composition a été répertoriée dans une parcelle de 10 m x 10 m dans le Lib 21. Le relevé comprenait une évaluation de l'abondance des différentes espèces présentes par strates selon les classes de recouvrement suivantes: <1%(+), 1-5%(1), 6-25%(2), 26-50%(3), 51-75%(4), 76-100%(5) (Braun-Blanquet, 1965). Des relevés des strates herbacées et muscinales étaient également à notre disposition (Morin, 1994).

3.3 Récolte des profils de sols

L'échantillonnage fut réalisé au début du mois de novembre 1993, un peu après les premières neiges. Le sol gelé facilita l'échantillonnage en évitant des problèmes de compaction de la partie supérieure des profils. Nous avons récolté 32 profils de sols au total dans les quatre sites. Le profil de sol signifie, dans notre étude, l'accumulation de la matière organique de la surface jusqu'au sol minéral. Dans chacun des sites sélectionnés, une place-échantillon rectangulaire de 200 m² (10 x 20 mètres) fut délimitée. Dans chacun des quadrats, 8 profils de sols ont été prélevés le long de deux transects. Le sol avait été préalablement sondé le long des transects afin d'échantillonner aux endroits où l'humus atteignait une épaisseur maximale. Chaque profil de sol a été récolté en prenant soin de ne pas

modifier sa stratigraphie. L'humus a été coupé à l'aide d'une scie d'élagage et d'une plaque de bois délimitant la surface d'échantillonnage (20 x 20 cm). Par la suite, les échantillons ont été enveloppés soigneusement dans du papier aluminium pour faciliter le transport et ont été congelés à leur arrivée au laboratoire durant environ un mois. Quatre échantillons provenant du Lib 24 ont été rejetés de l'échantillonnage parce qu'ils contenaient une trop grande proportion de bois en décomposition.

3.4 Traitement des profils de sols

Un sous-échantillon mesurant 10 cm x 10 cm a été extrait de chaque profil de sol gelé à l'aide d'une scie à ruban. Chaque sous-échantillon a été coupé à tous les 5 mm pour l'analyse en fonction de la profondeur (Bradshaw, 1992). Les tranches de sol ont été placées individuellement dans des sacs identifiés et gardés congelés.

Le volume de chaque étage des sous-échantillons fut mesuré par déplacement d'eau. Cette mesure nous renseigne sur le volume d'espace vide servant à déterminer la porosité du sol. La porosité est exprimée par le rapport du volume d'espace vide sur le volume apparent (volume théorique) (Métro, 1975).

Pour mieux observer les pièces macrofossiles pertinentes pour cette étude, chaque tranche de sol fut lavée et tamisée sous une fine douche d'eau dans une série de cinq tamis dont la taille des mailles variait de 4,76 à 0,125 mm (Larouche, 1979). L'analyse du matériel

dont la taille était inférieure à 0,5 mm et supérieure à 2 mm a été abandonnée après le tamisage d'un site complet puisque aucun macroreste pertinent n'avait été observé. Le matériel qui s'était déposé dans les tamis de 1 mm et 0,5 mm (mailles) a été transféré dans des récipients à fond perméable. L'excédant d'eau fut absorbée et les récipients furent observés systématiquement sous une loupe binoculaire à un grossissement de 6 à 12x selon la finesse et la clarté du matériel observé.

3.5 Extraction et dénombrement des macrorestes

Au cours des analyses préliminaires, on a cherché à évaluer quelles pièces macrofossiles pouvaient fournir le plus d'indices d'épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette pour notre étude. Ces pièces devaient se retrouver en grand nombre dans le sol. Les restes d'insectes apportent une preuve directe de leur passage. Cependant, dans les analyses préliminaires, la présence en faible quantité de ces pièces dans les sols et les difficultés liées à l'identification des restes fragmentés et partiellement décomposés n'ont pas permis de les utiliser comme marqueur fiable dans l'humus. Par contre, dans les mêmes sols, d'autres évidences de la présence de la tordeuse des bourgeons de l'épinette se trouvaient en grand nombre. Les résidus de digestion de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (crottins) sont des structures qui, en période épidémique, tombent au sol comme une fine pluie.

D'autres indices indirectes, comme les aiguilles de sapin, n'ont pas été retenus parce qu'ils étaient trop décomposés en profondeur. Avec les fragments de chrysalides, les déjections furent les pièces les plus fiables pour cette étude. Ces pièces ont été dénombrées et, selon le cas, extraites pour des analyses ultérieures.

3.6 Classification des données

La transformation des données s'est avérée nécessaire pour l'obtention d'une meilleure visualisation de l'ensemble des résultats obtenus.

3.6.1 Uniformisation des données

Les données de pièces macrofossiles recueillies ont été compilées pour chaque étage de chacun des sous-échantillons. Afin de faciliter la comparaison entre les étages de volumes différents, une standardisation des données fut effectuée dans l'intention d'obtenir une correspondance pour un volume équivalent. Par exemple, si l'on prélève 21 pièces macrofossiles dans un étage de 30 centimètres cubes. Par la règle de trois, on présume que l'on aurait extrait 14 pièces macrofossiles pour un volume de 20 centimètres cubes. Cette standardisation permet d'établir des tableaux de concentration des pièces macrofossiles le long des profils d'humus pour un volume de 20 centimètres cubes par étage de matière organique (5 mm d'épaisseur).

3.6.2 Les classes de profondeur

L'épaisseur de la matière organique varie d'un site à l'autre et à l'intérieur d'un même site. Pour des fins de comparaison entre l'humus de profondeur différente, nous avons classé les données dans des classes de profondeur relative (Ibarzabal, 1994). La profondeur relative est un pourcentage de profondeur comparable d'un sol à l'autre en assumant avoir 100% du profil organique entre la surface et l'horizon Ae. Les données de chacun des sous-échantillons sont attribuées aux classes de profondeur correspondant à leur profondeur relative selon la grille à la page suivante.

Par exemple, un sous-échantillon pris à 9 centimètres de la surface dans un échantillon de 14 centimètres d'épaisseur est situé dans la treizième classe de profondeur puisque les 9 premiers centimètres représentent 64,3 % du profil de ce sol.

<u>Profondeurs relatives (%)</u>	<u>Classes de profondeur</u>
0,1 - 5	1
5,1 - 10	2
10,1 - 15	3
15,1 - 20	4
20,1 - 25	5
25,1 - 30	6
30,1 - 35	7
35,1 - 40	8
40,1 - 45	9
45,1 - 50	10
50,1 - 55	11
55,1 - 60	12
60,1 - 65	13
65,1 - 70	14
70,1 - 75	15
75,1 - 80	16
80,1 - 85	17
85,1 - 90	18
90,1 - 95	19
95,1 - 100	20

3.7 Identification des pièces macrofossiles rencontrées

La nature des pièces macrofossiles rencontrées dans les sols analysés a été authentifiée en les comparant avec une collection de référence et à l'aide d'analyses morphologiques, anatomiques et chimiques.

3.7.1 Description morphologique comparée des déjections

Les structures morphologiques composant les déjections macrofossiles ont été comparées avec des spécimens de référence. Ces pièces témoins sont des résidus de digestion provenant de larves élevées en laboratoire sur feuillage naturel (*Abies balsamea*) (fournis par le Centre de Foresterie des Laurentides) et aussi des déjections recueillies lors de la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette par M. Éric Bauce dans la forêt Montmorency. De plus, à l'aide d'un binoculaire à très grand grossissement et surtout, grâce au microscope, nous avons comparé l'anatomie des déjections macrofossiles avec les spécimens de référence.

3.7.2 Chromatographie en phase gazeuse

Plus les pièces sont en profondeur, plus la décomposition est avancée. Il en va de même pour les déjections rencontrées dans les strates inférieures de l'humus forestier. Les analyses morphologiques n'ont pu aider à détecter les structures altérées par le temps. Nous avons cherché une autre méthode pour effectuer un rapprochement entre les pièces enfouies et les témoins. Les analyses chimiques des composantes de déjections enfouies offraient de bonnes possibilités d'identification.

Nous nous sommes servis de la chromatographie en phase gazeuse pour essayer de connaître l'origine des déjections fossiles.

Cette technique permet de connaître les composantes d'un mélange gazeux. Les pièces sont incorporées à un solvant (hexane ou éthanol) puis agitées durant une nuit (15 heures). Les substances chimiques contenues dans les pièces sont dissoutes dans le solvant. Le solvant est légèrement réduit afin d'obtenir des concentrations plus grandes des composantes. Le mélange est injecté dans un appareil de chromatographie où un gaz vecteur transporte le mélange dans la colonne de séparation vers le système de détection. L'appareil chromatographique effectue la séparation, l'identification et le dosage des constituants de nos mélanges. Cette technique devait nous permettre de connaître les substances composant les déjections fossiles rencontrées et celles des déjections témoins, ainsi que certains composés chimiques des aiguilles de sapin.

CHAPITRE 4

RÉSULTATS

4.1 Sols des sites

L'épaisseur de la matière organique variait d'un site à l'autre, et aussi à l'intérieur d'un même site. En général, les échantillons de sols récoltés mesuraient entre 10 et 20 cm de profondeur et étaient suivis d'un premier horizon minéral (Ae). La matière organique qui composait le sol était de plus en plus décomposée à mesure que la profondeur augmentait. Ce phénomène rendait les pièces macrofossiles difficilement reconnaissables en profondeur. La diminution de la taille des particules a entraîné une réduction de la porosité avec la profondeur. Cette relation entre la porosité de la matière organique et la profondeur pour les sites échantillonnés est présentée à l'annexe 1 (Ibarzabal, 1994). La décomposition de la matière organique le long du profil amenait aussi une microstratification de l'humus. Le tableau 1 présente les couches organiques d'un humus de nos échantillons. La pédofaune était pratiquement inexistante dans les échantillons analysés.

4.2 Végétation

La surface du sol était occupée principalement par les mousses hypnacées (40 à 80% de recouvrement). Les espèces dominantes étaient *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. et *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G.. La composition de la végétation arborescente était caractérisée principalement par *Abies balsamea* et en plus faible densité, *Picea glauca* (Moench) Voss., *Betula papyrifera* Marsh ainsi

Tableau 1

Microstratification typique d'un humus forestier au lac Libéral, caractère qualitatif des couches (+++ = dominant dans la couche considérée; ++ = abondant, mais non dominant; + = présent, mais peu abondant)

Couches	Épaisseur	Transition	Mousse	Aiguilles
L ₁	2 cm	Floue	++ Vivante	+++ Entières
L ₂	3 cm		+++ Morte	++ Entières
F	4 cm	Nette	++ ou + Morte	++ Fragments
H	3 cm	Nette		+ Fragments
Ae				

que quelques *Picea mariana*. Les courbes de croissance et les structures d'âge d'*Abies balsamea* pour les sites échantillonnés sont présentées à l'annexe 2 (Morin, 1994). En sous étage, la densité de la végétation est plus faible. Le tableau 2 présente les espèces des strates herbacées, arbustives et arborescentes retrouvées dans le site Lib 21 et leurs classes de recouvrement respectives. Le site du Lib 21 est représentatif de l'ensemble des sites échantillonnés. On peut retrouver les données de végétation pour les autres sites dans Ibarzabal (1994).

4.3 Pièces macrofossiles

Les pièces macrofossiles recherchées constituaient des évidences directes ou indirectes d'une possible épidémie selon le lien qu'ils pouvaient avoir avec la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

4.3.1 Évidences directes

Les pièces ayant un lien direct avec les épidémies sont les enveloppes de chrysalide, les capsules céphaliques et les déjections de larve. Elles fournissaient à elles seules des preuves du passage de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. À la figure 2, on peut voir un échantillon typique de déjections de larves de la tordeuse des bourgeons de l'épinette extrait de l'humus des sapinières (type 1).

4.3.1.1 Déjections

Les déjections sont les pièces les plus abondantes dans nos sols. On les retrouve dans tous les échantillons et elles sont souvent

Tableau 2

Relevé floristique des strates herbacées, arbustives et arborescentes du site Lib
21

Strates	Espèces	Classes de recouvrement
arborescente	<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	4
	<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	1
	<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss.	1
	<i>Picea mariana</i> (Mill.) BSP.	+
arbustive	<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	3
	<i>Acer spicatum</i> Lam.	1
	<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	1
herbacée	<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	2
	<i>Amélanchier</i> sp.	+
	<i>Aralia nudicaulis</i> L.	1
	<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	+
	<i>Clintonia borealis</i> (Ait.) Raf.	1
	<i>Coptis groenlandica</i> (Oeder) Fern.	1
	<i>Cornus canadensis</i> L.	1
	<i>Gaultheria hispidula</i> (L.) Mühl	1
	<i>Kalmia angustifolia</i> L.	+
	<i>Ledum groenlandicum</i> Retzius	+
	<i>Maïenthemum canadense</i> Desf.	1
	<i>Oxalis montana</i> Raf.	+
	<i>Trientalis borealis</i> Raf.	+
	<i>Vaccinium</i> sp.	1

Classes de recouvrement: < 1% (+), 1-5% (1), 6-25% (2), 26-50% (3), 51-75% (4), 76-100% (5).

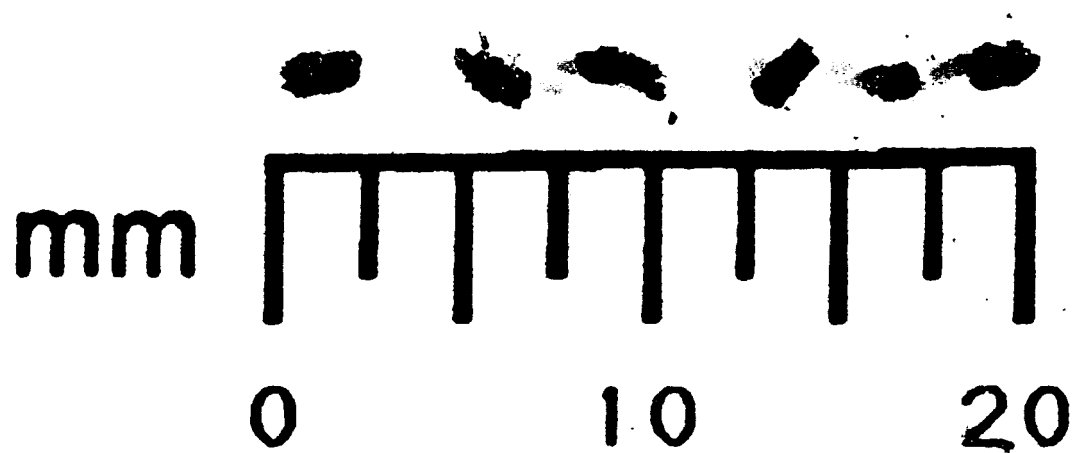


Figure 2: Résidus de digestion de larves de tordeuse des bourgeons de l'épinette extraits de l'humus.

omniprésentes le long du profil. Ce sont des cylindres organiques que l'insecte évacue suite à l'ingestion et la digestion du feuillage. Cette matière fécale est composée principalement de morceaux d'aiguilles de conifère qui forment de petites crottes cohésives. Les déjections les plus enfouies sont friables et présentes des structures morphologiques qui semblent altérées.

4.3.1.2 Enveloppes de chrysalide

Les enveloppes de chrysalide ont été peu rencontrées lors de l'analyse des sols. Ces pièces sont grandement fragmentées et difficilement observables compte tenu de la taille des fragments. Nous avons trouvé huit fragments d'enveloppes de chrysalide dans l'ensemble des échantillons. Les niveaux où on les retrouve varient d'un site à l'autre.

4.3.1.3 Capsules céphaliques

Les capsules céphaliques de larve de tordeuse étaient assez rares dans les échantillons. L'identification à l'espèce de ces capsules céphaliques n'a pas été possible. Leur petite taille ainsi que la déformation et la fragmentation dans l'humus ont rendu l'identification difficilement réalisable. Pour toutes ces raisons nous ne les avons pas retenues lors des analyses.

4.3.2 Évidences indirectes

Les évidences indirectes sont des indices comme des aiguilles de sapin (mangées ou non) ou des ramifications de branches qui, suite à une défoliation sévère de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, peuvent se retrouver en plus grande abondance dans certaines couches du sol.

4.3.2.1 Aiguilles de sapin

Les aiguilles de sapin dans le sol pouvaient fournir des indices indirects d'une possible épidémie. En effet, une augmentation du nombre d'aiguilles dans la stratigraphie du sol et des aiguilles mangées à moitié pouvaient avoir un lien avec une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

Dans l'humus forestier, les aiguilles de sapin ne se conservent pas intactes longtemps. Vers la surface, là où les aiguilles sont moins décomposées, on a observé quelques "broutures" caractéristiques attribuables à la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Les aiguilles ne formaient pas de couches caractéristiques dans l'humus. Il est probable que les aiguilles sont en majorité mangées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette et c'est pour cette raison que l'on n'en retrouverait pas plus en période épidémique. En descendant dans le sol, les aiguilles sont rapidement fragmentées et attaquées par les processus de décomposition (tableau 1). Par conséquent, nous avons abandonné le dénombrement des aiguilles après un site analysé. Elles

ne fournissaient pas d'information pertinente pour l'étude puisque le dénombrement était difficilement réalisable en profondeur.

4.4 Identification des déjections enfouies

4.4.1 Description morphologique

Lors de l'analyse des échantillons de sol, les déjections ont été classées en trois classes selon l'état apparent des pièces au moment de l'extraction. Nous les avons appelées type 1, 2 et 3 selon leur ressemblance morphologique avec les déjections témoins de tordeuse des bourgeons de l'épinette (texture, couleur, forme et grosseur). Le type 1 étant celui qui avait le plus de ressemblance et le type 3 celui qui différait le plus. Le type 1 avait une forme et une grosseur approximativement identique aux pièces de référence ainsi qu'une texture et une couleur semblable. Le type 2 avait une couleur un peu plus foncée et présentait une texture un peu plus lisse que le type 1. Le type 3 possède les mêmes caractéristiques que le type 2 mais en plus la forme et la grosseur variaient; les déjections semblaient plus allongées et parfois plus grosses.

Par la suite, elles ont aussi été comparées à des spécimens de référence en utilisant une loupe binoculaire et un microscope. Dans cette comparaison nous cherchions des points morphologiques ou anatomiques qui auraient pu être communs. Les déjections de type 1 présentaient de nombreuses similitudes avec les déjections de tordeuse des bourgeons de l'épinette. On pouvait observer les

structures des stomates dans les fragments d'aiguilles des résidus de digestion. Les structures des déjections de type 2 et 3 semblaient plus altérées par le temps. Nous n'avons pu faire un rapprochement satisfaisant entre ces pièces et les spécimens de référence au niveau anatomique.

4.4.2 Analyse chromatographique en phase gazeuse

Il est donc apparu important de chercher une méthode permettant d'en connaître plus sur l'origine des résidus de digestion extraits des sols. Les analyses chromatographiques ont révélé qu'une multitude de produits étaient présents dans les aiguilles de sapin, ainsi que dans les déjections de tordeuse des bourgeons de l'épinette provenant d'élevage en laboratoire (Centre Forestier des Laurentides), de la dernière épidémie (forêt Montmorency) et des déjections enfouies de types 2 et 3. Le tableau 3 présente les indices de temps de rétention dans l'appareil chromatographique des produits contenus dans les échantillons. Pour les aiguilles de sapin baumier, seuls les produits correspondant à d'autres produits dans les autres échantillons analysés sont indiqués. Tous les autres produits décelés dans les échantillons sont indiqués avec leur indice de temps de rétention et parfois le nom du produit correspondant quand il a été possible de l'identifier. Dans ce tableau, on remarque que le nombre de produits présents dans les déjections diminue plus les déjections sont vieilles ou enfouies. L'appareil chromatographique a détecté 9 produits

Tableau 3

Indices de temps de rétention des analyses chromatographiques pour les aiguilles de sapin baumier et les déjections de la tordeuse des bourgeons de l'épinette provenant de différentes sources.

Produits identifiables	Aiguilles de sapin baumier	Déjections de tbe en élevage (CFL)	Déjections de tbe de la dernière épidémie	Déjections enfouies Type 2	Déjections enfouies Type 3
	934	935			
α -pinène	943	942			
		954			
camphène	956	957	957	957	957
	965	965	966	966	965
sabinène	975	974	974	974	974
β -pinène	982	979			
maltol	1020	1116	1122		
limonène	1035				
	1150	1151			
acétate bornyle	1293	1295			
	1335		1334		
	1358		1356		
	1568		1567		
	1587	1586			
	1663		1663		
	1717		1714		
	1794	1799			
	1827	1828			
	1849	1848	1848		
	1935			1940	
phtalate	1966	1965	1965	1965	1965
			2050		
	2059		2058		
	2110	2108			
			2118		
	2144	2145			
	2171			2174	
	2216		2216		
				2227	2226
	2263		2261		2259
	2288		2289		
	2333			2337	2336
	2396		2399		
	2400			2400	2400

composant les déjections enfouies de type 2, et 8 produits pour le type 3.

La surface et le pourcentage de recouvrement sur le graphique de chromatographie des produits les plus fréquemment rencontrés dans les analyses sont présentés au tableau 4. Cette représentation permet de comparer les variations de certains produits appartenant à différentes sources selon deux paramètres: la surface absolue de recouvrement sur le graphique de chromatographie ou l'importance relative du produit par rapport à l'ensemble des produits détectés par l'appareil chromatographique. Le premier s'avère important puisqu'il permet des comparaisons avec les autres échantillons tandis que le deuxième paramètre permet de voir l'importance relative des produits à l'intérieur de l'échantillon. On constate que la quantité des produits diminue plus les déjections sont vieilles ou enfouies (type 2 et 3). Deux produits caractéristiques du sapin, le camphène et le sabinène, ainsi qu'un produit que l'on n'a pas réussi à identifier étaient présents dans les déjections enfouies de type 2 et 3.

4.5 Distribution verticale des pièces enfouies

Les résultats des dénombrements des déjections par profil de sol est présenté à l'annexe 4. Ce sont les résultats de base qui ont ensuite été transformés pour les regrouper par sites et en classes de profondeur.

Tableau 4

Importance relative des principaux produits présents dans les analyses chromatographiques de diverses sources.

Produits		α-pinène	camphène		sabinène	β-pinène	maltol	acétate bornyle
Indice de temps de rétention		943	957	965	975	982	1123	1293
Sources								
Aiguilles de sapin baumier	Surface	7263,1	7236,4	88,66	49,84	53430	3322,9	33333
	%	4,56	4,52	0,06	0,03	33,54	2,09	20,92
Déjections récentes de la tbe en laboratoire (CFL)	Surface	28,68	41,47	48,38	142,33	64,99	12,96	49,05
	%	1,85	2,68	3,12	9,19	4,2	0,84	3167
Déjections de la dernière épidémie de la tbe	Surface		19,38	21,95	68,42		1863	
	%		0,51	0,57	1,78		48,56	
Déjections enfouies Type 2 (Lib)	Surface		16,06	15,21	60,15			
	%		1,38	1,31	5,15			
Déjections enfouies Type 3 (Lib)	Surface		13,2	13,48	55,92			
	%		1,42	1,46	6,03			

4.5.1 Déjections et enveloppes de chrysalide

La distribution verticale dans le profil organique du sol des déjections et des enveloppes de chrysalide est présentée à la figures 3. Les trois types de déjections sont représentés pour l'ensemble des sites. Il y a un léger chevauchement des types de résidu de digestion, mais en général on constate qu'ils occupent des zones bien spécifiques. Les fragments d'enveloppes de chrysalide sont représentés par des flèches correspondant à la profondeur relative où ils ont été trouvés.

Cette figure représente bien le patron général de la variabilité des effectifs le long des profils d'humus échantillonnés. On peut la diviser en quatre grandes zones. De la surface à la sixième classe, les effectifs croissent de façon linéaire. Presque toutes les déjections de type 1 se situent dans cette zone et l'on retrouve aussi un fragment de chrysalide. La deuxième zone, qui s'étend jusqu'à la 11e classe, est la zone où il y a la plus grande concentration de résidus de digestion et on y retrouve surtout des déjections de type 2. Il y a aussi quatre fragments de chrysalide dans trois classes adjacentes. De la 12^e à la 15^e classe, la troisième zone présente la plus faible densité de résidus de digestion, à l'exception de la première zone, et nous avons extrait trois fragments de chrysalide dans trois classes adjacentes. La dernière zone regroupe les cinq dernières classes et est composée presque exclusivement de déjections de type 3.

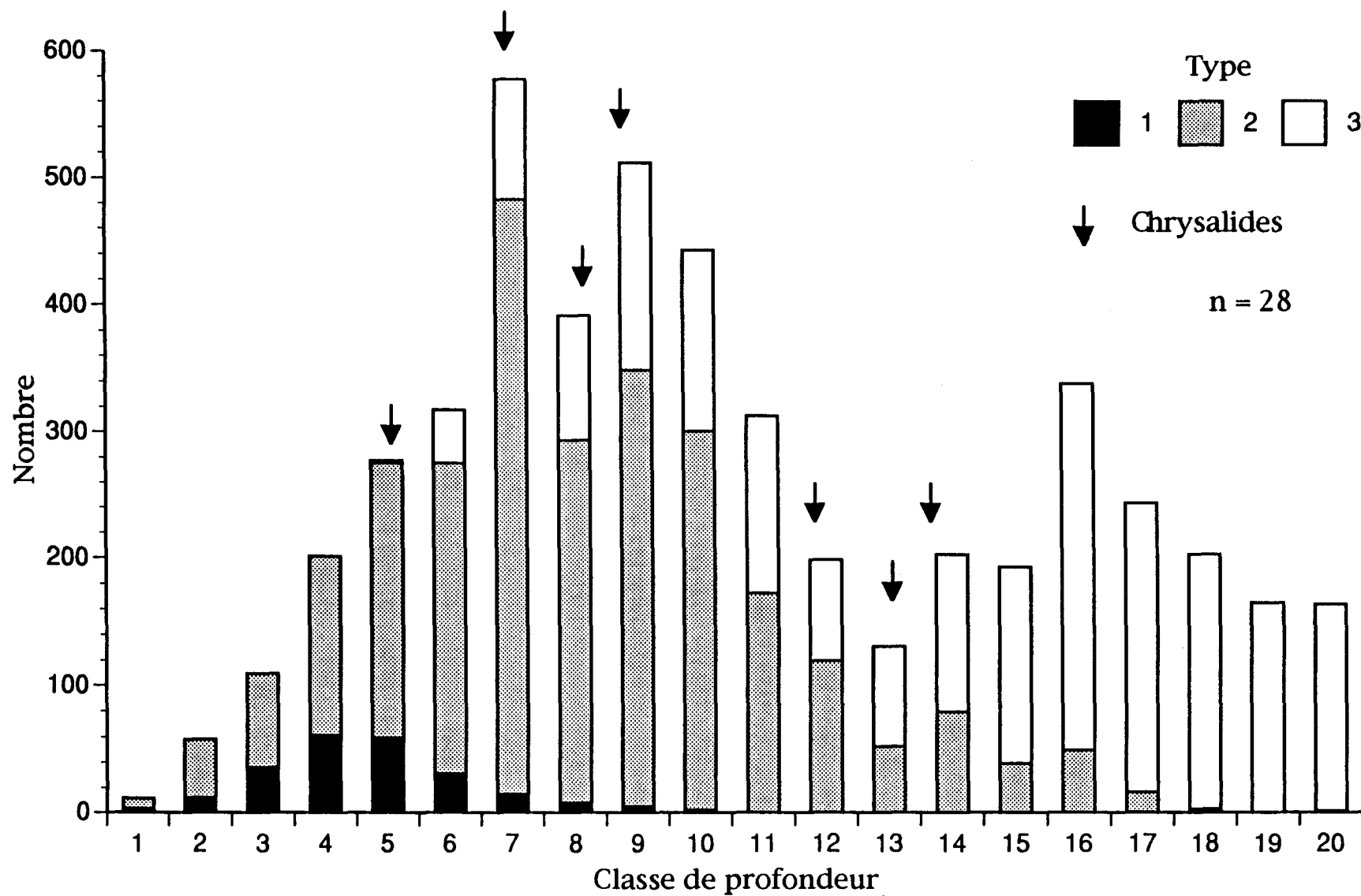


Figure 3: Distribution des résidus de digestion et des chrysalides en fonction de la profondeur

4.5.2 Sites pris séparément

Les concentrations et les profondeurs relatives des types de déjection varient d'un site à l'autre, les figure 4, 5, 6 et 7 présentent les sites séparément avec les trois types de déjections et les enveloppes de chrysalide.

Le site Lib 20 (figure 4) est peu représentatif des déjections de surface. Les résidus de digestion sont apparus à partir de la cinquième classe et elles sont toutes de type 2 ou 3. On a recensé aussi trois fragments d'enveloppe de chrysalide. La figure 5 présente les déjections du site Lib 21. On constate que la séquence des pièces ressemble un peu au patron de l'ensemble des sites. C'est le site où l'on retrouve le plus de fragments de chrysalide, c'est-à-dire quatre fragments dont trois dans des classes adjacentes. Le site du Lib 23 (figure 6), comme celui du Lib 21, nous fournit plusieurs déjections de type 1 comparativement aux autres sites, et plusieurs de type 2. Cependant, ce site présentait peu de déjections de type 3 à la base de l'humus. Un fragment d'enveloppe de chrysalide a été extrait. Finalement, le site du Lib 24 (figure 7) est un peu moins représentatif que les autres parce qu'on a analysé quatre échantillons comparativement à huit pour les autres sites. La majorité des déjections sont de type 2 et elles sont presque toutes situées entre la troisième et la dixième classe de profondeur.

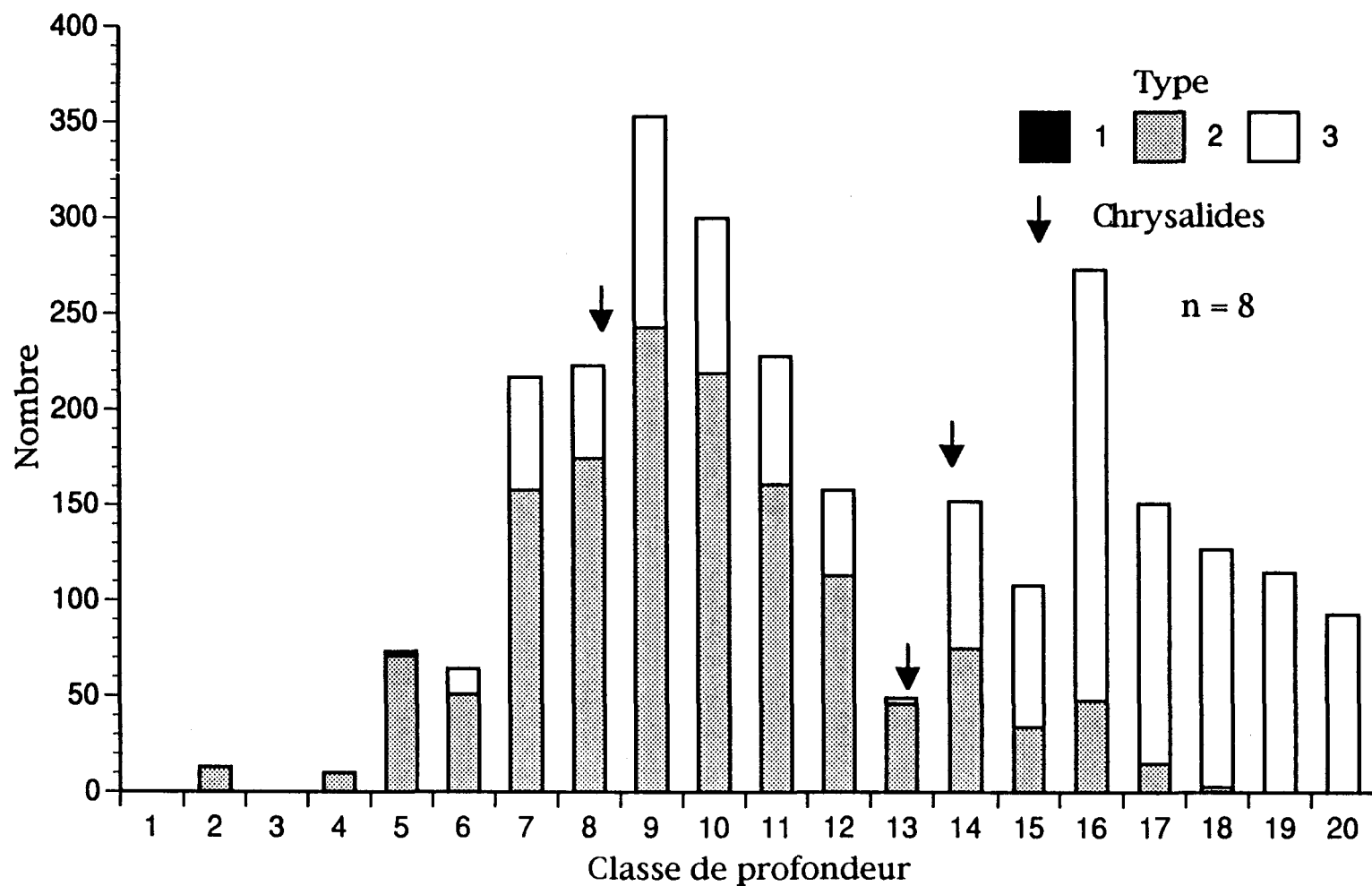


Figure 4: Distribution des déjections et des chrysalides en fonction de la profondeur dans le site Lib 20

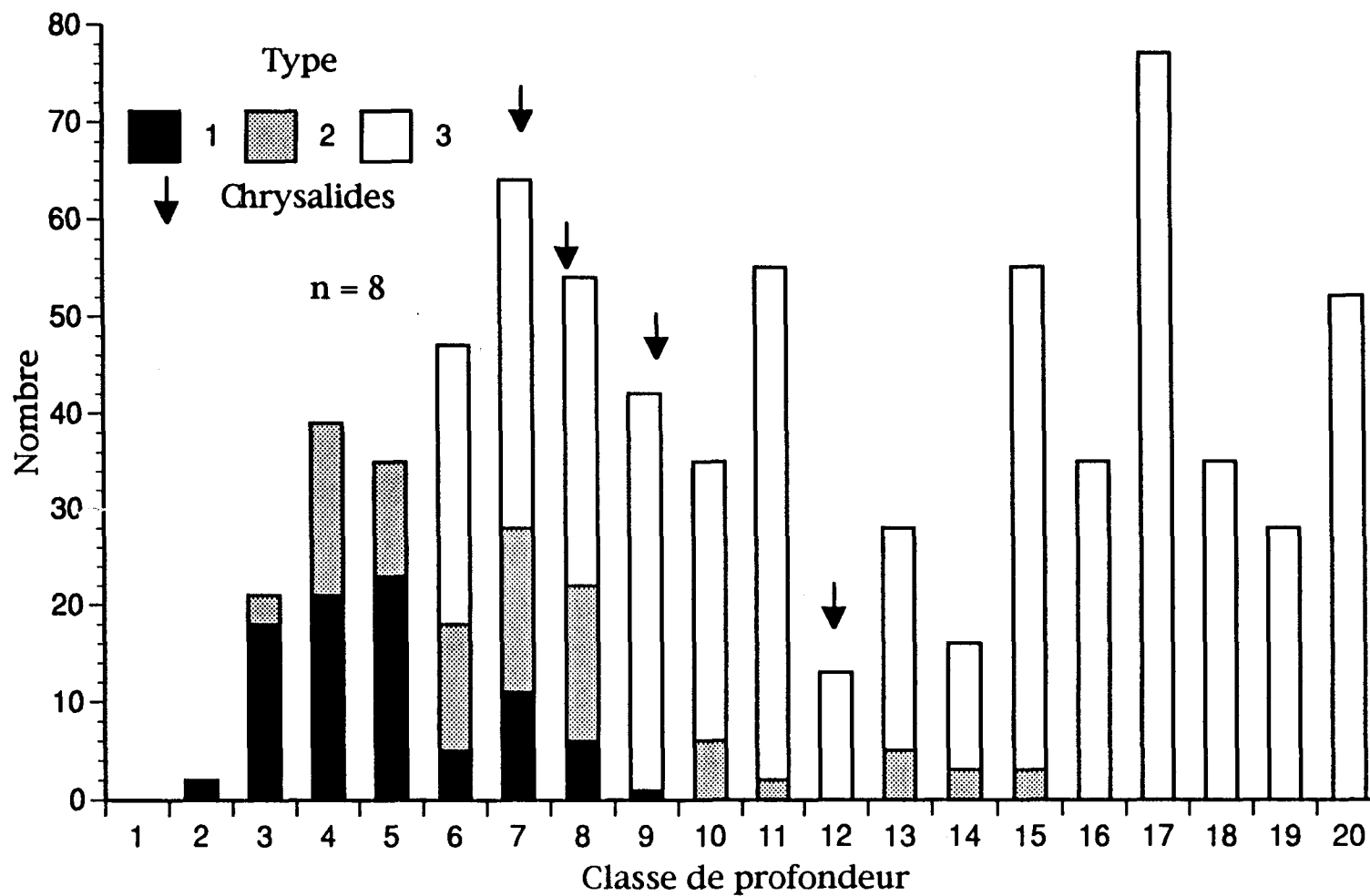


Figure 5: Distribution des déjections et des chrysalides en fonction de la profondeur dans le site Lib 21

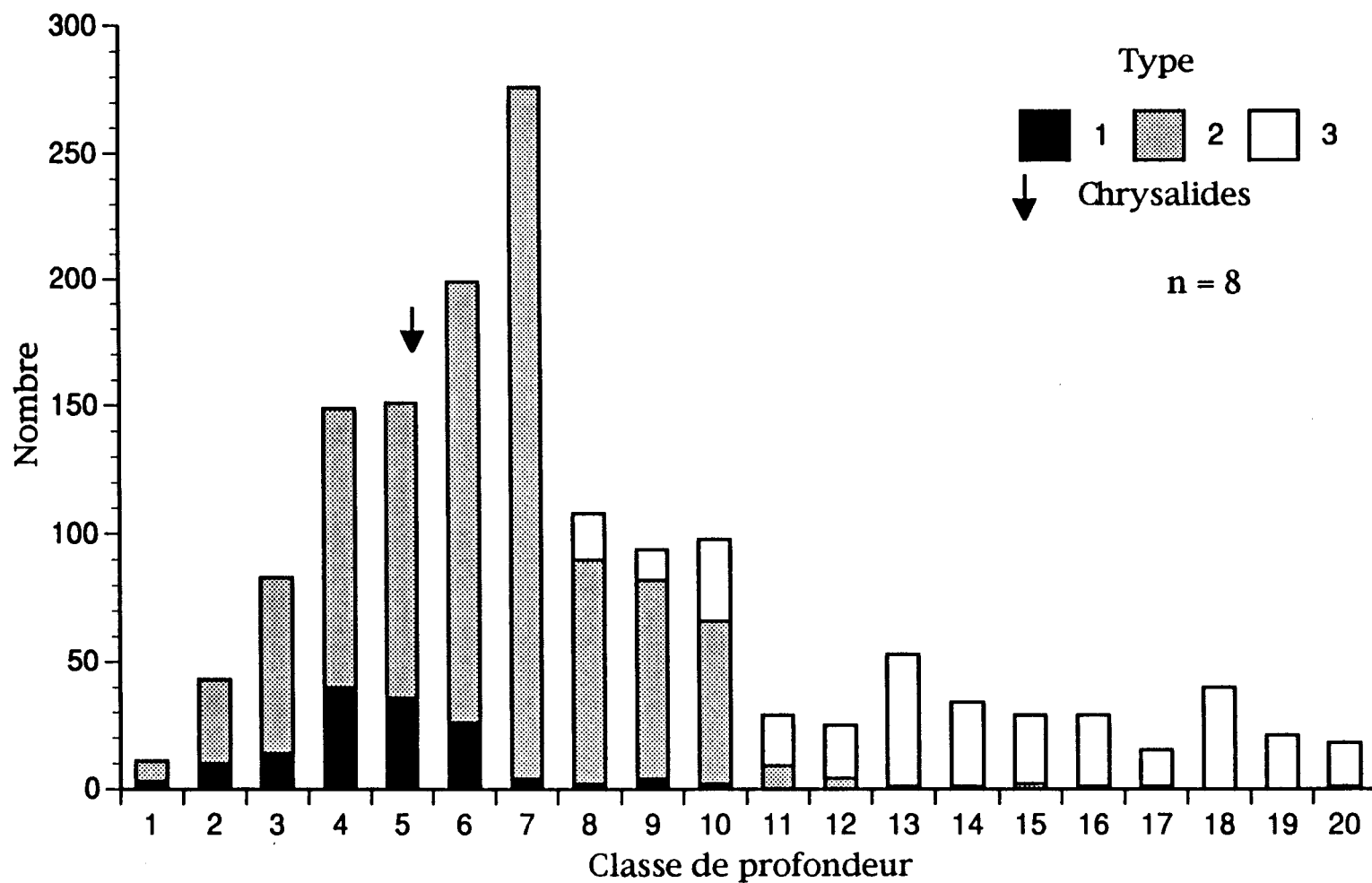


Figure 6: Distribution des déjections et des chrysalides en fonction de la profondeur dans le site Lib 23

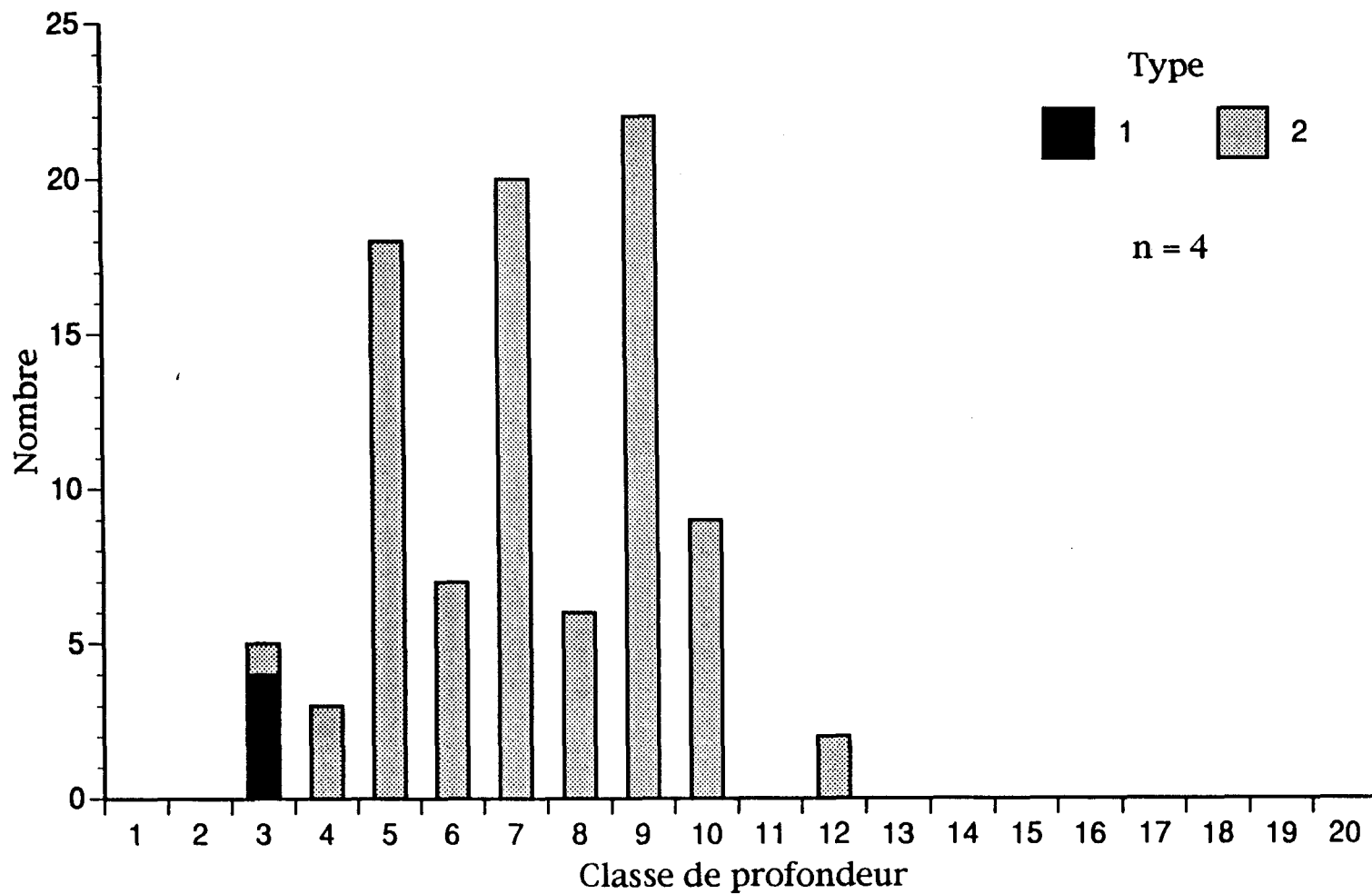


Figure 7: Distribution des déjections en fonction de la profondeur dans le site Lib 24

CHAPITRE 5

DISCUSSION

Dans la littérature, les travaux traitant de macrofossiles de lépidoptères ont utilisé des échantillons de dépôt lacustre (Anderson *et al.*, 1986; Davis et Hoskins, 1980). Les seules pièces que l'on a observées dans les sédiments de lacs sont les capsules céphaliques et l'identification de celles-ci a été difficile. D'autre part, peu d'études portent sur la présence de macrofossiles de lépidoptère dans les sols forestiers. Ce fut la particularité de notre étude; les sols de sapinières offrent potentiellement beaucoup d'indices d'anciennes épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

5.1 Sols des sites

5.1.1 Pédofaune

Peu d'études macrofossiles en fonction de la profondeur ont été réalisées en forêt coniférienne. C'est qu'on présume souvent que les sols forestiers sont brassés par la faune et la pédofaune (Harper, 1977; Pickett et McDonnell, 1989; Thompson, 1992). Cependant, certains chercheurs ont constaté la pauvreté en invertébrés dans les sols d'humus brut et de nature tourbeuse (Dickinson et Maggs, 1974; Molodova, 1976; Bachelier, 1978). D'après Beyer et Irmeler (1991), les bioturbations sont pratiquement absentes des podzols sous des forêts d'épinette. Howard et Howard (1980) mentionnent que peu de vers de terre sont observés dans les podzols et que ceci peut être expliqué par la faible quantité de nutriments dans le substrat et la faible valeur de pH. D'autre part, Ibarzabal (1994) rapporte que les graines dans le sol

ont démontré une répartition verticale qui leur est propre dans tous les échantillons de sols de sapinières analysés et que ce phénomène ne correspond pas à une distribution aléatoire, caractéristique d'un sol remanié. Quelques indices viennent appuyer cette dernière observation et nous laissent croire que les sols forestiers que nous avons étudiés sont peu remaniés. Premièrement, l'observation d'une altération progressive des résidus de digestion suggère que le sol n'a pas été remanié de façon importante et deuxièmement, ce phénomène est confirmé par la nette délimitation des différents horizons d'humus (tableau 1) et leur entreposage compact sans particules minérales.

5.1.2 Chronoséquence

On sait que les tourbières peuvent contenir une chronoséquence de la végétation et des événements passés par une accumulation constante de matériel organique non décomposé, lorsqu'il n'y a pas eu de perturbations qui mélangent les couches. Cette absence de décomposition est généralement attribuée à des sols froids, acides et privés d'oxygène. La forêt coniférienne est reconnue pour ses sols acides et ses longs hivers. De plus, l'humus est caractérisé par une porosité moyenne à faible, donc peu aéré (annexe 1). La décomposition devrait y être au ralentie et il est possible d'envisager de reconstituer une partie de l'historique des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette à l'aide de ce matériel.

Malgré un certain ralentissement des processus pédogénétiques, la décomposition est présente dans les sites. Elle crée une diminution de la taille des particules du sol en relation avec la profondeur. Cette diminution engendre une compaction du matériel et le sol devient de moins en moins poreux (annexe 1). Les espaces vides sont remplis par les particules de sol et l'on retrouve plus de matière organique dans un centimètre d'épaisseur en profondeur que dans un centimètre d'épaisseur en surface. On est donc en présence d'une échelle temporelle qui est de plus en plus compressée vers la base. Il apparaît difficile de connaître l'âge du sol à tous les centimètres, même si l'on connaît le taux d'accumulation de la matière organique.

5.1.3 Charbons de bois

Les particules de charbons de bois sont relativement inertes dans le processus d'humification (Paul *et al.*, 1964; Geyh *et al.*, 1971). Elles tendent à se concentrer à la base de l'horizon organique, au contact de l'horizon minéral (Bussi res, 1992). Donc, les charbons de bois constitueraient les particules les plus anciennes des sols  tudi s. La datation de charbons de bois r colt s sur les sites  tudi s a r v l  la pr sence de feux au cours du dernier mill naire (Ibarzabal, 1994). Pour trois de ces sites, ces feux seraient survenus il y a environ 500   600 ans B.P., alors qu'il s'agirait d'un  v nement relativement plus r cent dans le site lib 20 (annexe 3). Cependant, les dates carbone 14 fournies   l'annexe 2 sur valuent l' ge r el du feu et du sol. En effet, la

formation de charbons de bois nécessite la combustion de bois mort au moment de la perturbation. De plus, le charbon étant relativement inerte, il peut demeurer à l'interface de l'humus et du sol minéral longtemps, de sorte que ces dates donnent une idée de la période de temps maximale que couvrent les échantillons.

5.2 Pièces enfouies

Le sapin ne compte pas beaucoup d'ennemis parmi les insectes, trois insectes défoliateurs autre que la tordeuse s'attaquent aussi au sapin dans l'est du Canada; l'arpenreuse de la pruche (*Lambdina fiscellaria fiscellaria* [Guen.]) qui sévit surtout dans les régions avoisinant le golfe du Saint-Laurent, la tordeuse à tête noire de l'épinette (*Acleris variana* [Fern.]) qui n'a produit jusqu'ici des invasions généralisées que dans l'est du Québec, et le diprion du sapin (*Neodiprion abietis* [Harr.]) qui apparaît ordinairement en association avec la tordeuse des bourgeons de l'épinette ou la tordeuse à tête noire de l'épinette (Martineau, 1985; Rose et Linqvist, 1985). Ces insectes sont susceptibles d'être retrouvés dans les sapinières, mais l'on ne connaît pas de foyers d'infestations qui ont sévit dans la région à l'étude.

Les autres espèces de *Choristoneura* n'entrent pas en compétition avec la tordeuse des bourgeons de l'épinette puisqu'elles n'ont pas la même espèce cible. La plupart des autres espèces de *Choristoneura* s'attaquent au feuillus sauf la tordeuse du pin gris (*Choristoneura*

pinus pinus Free.) qui a une préférence pour le pin gris. La tordeuse du pin gris est une proche parente de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, la séparation des deux espèces présente de grande difficultés. La ressemblance entre la tordeuse du pin gris et la tordeuse des bourgeons de l'épinette se constate non seulement dans leur morphologie externe mais aussi par leur cycle évolutif et leurs moeurs. Toutefois, au Québec, seules des infestations locales et de courtes durée ont été signalées, et seulement depuis 1969 (Martineau, 1985). Il est donc peu probable que les résidus de digestion de cet insecte se retrouve en abondance dans le sol des sapinières étudiées.

5.2.1 Déjections

Au printemps, en période épidémique, des milliers de larve de tordeuse des bourgeons de l'épinette émergent de l'hibernation. Ces larves se nourrissent alors de l'élongation des pousses de l'année du sapin (Gagnon et Chabot, 1988). Rose et Blais (1954) rapportent que les larves sont suspendues par des fils de soie et plusieurs sont emportées par les courants d'air. La surface d'un petit lac de quatre milles carré (10 km²) était couvert de larves à une densité estimée de 100 larves par pied carré de surface (environ 900/m²). Un tel nombre de larves affamées dans de telles conditions crée alors une fine pluie de déjections qui est éparpillée sur le sol un peu au gré du vent. Il n'est donc pas étonnant que les résidus de digestion de la larve de la tordeuse des bourgeons de l'épinette se retrouvent en abondance dans le profil de sol et que, de toutes les pièces enfouies recueillies, ce sont

les déjections qui offrent le meilleur potentiel pour une reconstitution des épidémies dans l'humus.

5.2.2 Enveloppes de chrysalide

L'enveloppe chrysalidale est bien moins susceptible de se trouver en grand nombre dans le sol. En effet, le cycle annuel de la tordeuse des bourgeons de l'épinette permet de produire une seule enveloppe de chrysalide issue de la métamorphose de l'insecte. Tandis que les déjections de larves sont produites en grand nombre chaque jour durant les stades larvaires de l'insecte. Les enveloppes de chrysalide se conservent moins bien que l'on imaginait; une fois tombées au sol, elles se fragmentent probablement trop rapidement avant d'être incorporées au sol. D'autre part, les fragments sont difficilement discernables dans le matériel observé. Ces pièces demeurent tout de même de bons indicateurs du passage de l'insecte. Une des solutions pour l'utilisation de ces pièces à des fins de reconstitution serait probablement l'utilisation d'une surface d'échantillonnage plus grande afin de pouvoir recueillir un plus grand nombre de pièces pertinentes et ainsi obtenir une meilleure représentation pour l'ensemble des sites. Car, à l'instar de l'échantillonnage dans les dépôts lacustres, où les pièces se concentrent dans le fond des bassins (Anderson *et al.*, 1986), les pièces macrofossiles recherchées dans l'humus sont plutôt dispersées aléatoirement sous les arbres affectés par la tordeuse des bourgeons

de l'épinette. Cependant, plus on augmente la surface d'échantillonnage, plus le travail d'analyse des sols devient laborieux.

5.3 Analyse des composés de déjection

Les analyses morphologiques ont permis de classer les déjections en trois types. Les déjections du premier type semblent très bien conservées puisque certaines structures anatomiques des composés de déjections sont très bien observables. Les deux dernières classes de déjection sont situées plus profondément dans le sol et, comme aucune structure anatomique n'était reconnaissable, elles ont été soumises à des analyses chimiques.

Les études portant sur la composition des déjections de tordeuse des bourgeons de l'épinette sont plutôt rares. Quelques travaux font ressortir les éléments nutritifs, les phénols et les tannins contenus dans les déjections de tordeuse des bourgeons de l'épinette (Mattson *et al.*, 1991; Bauce, 1994). Ces travaux traitent principalement des préférences alimentaires de l'insecte et de leurs influences sur la croissance, le développement et la digestion ou l'absorption des éléments nutritifs. Les analyses chromatographiques ont permis pour leur part d'en découvrir un peu plus sur la composition chimique des déjections enfouies. Cependant, une recherche plus poussée portant sur l'identification des pièces macrofossiles serait nécessaire pour mettre au point une technique fiable et adéquate. D'autres techniques pour l'identification ont été envisagées. Les tests d'ADN auraient pu s'avérer

efficaces, mais la faible quantité de résidus de digestion disponible ne permettait pas de se prêter à ces analyses dans le cadre de cette étude.

Même si les analyses chromatographiques en phase gazeuse n'ont pas dévoilé un grand nombre de produits composant les déjections enfouies, elles ont révélé la présence de trois produits présents aussi dans les aiguilles de sapin baumier. Le camphène et le sabinène sont les deux produits qui ont pu être identifiés à l'aide des indices de temps de rétention dans l'appareil chromatographique. Le tableau 3 montre un quatrième produit présent dans toutes les analyses. Il s'agit du phtalate, un contaminant provenant probablement des composantes plastiques des contenants servant à entreposer les échantillons.

Un autre produit trouvé dans les analyses a soulevé des interrogations. Dans les déjections récoltées lors de la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, le maltol représentait près de la moitié de la composition des déjections alors qu'il vaut moins de un pour cent dans les analyses de déjections récentes d'élevage en laboratoire. Malgré les recherches, l'origine de la sur-représentation de ce produit n'a pu être connue. Sauf cette exception, la concentration des produits présents dans les déjections analysées diminue graduellement des déjections récentes de tordeuse des bourgeons de l'épinette en passant par les déjections récoltées au moment de la dernière épidémie jusqu'aux déjections enfouies en profondeur. Ces observations laissent croire que certains produits

composant les déjections sont probablement volatiles et/ou solubles et que les années passées dans les sols ont favorisé leur lessivage.

Les analyses chromatographiques en phase gazeuse peuvent être des outils d'identification fiables si l'on respecte les limites de cette technique. Premièrement, afin d'obtenir de bons résultats, il faut une quantité suffisante de déjections pour permettre au solvant de dissoudre un maximum de produits et d'avoir de plus grandes concentrations de ces produits. Dans notre cas, un plus grand nombre de déjections enfouies aurait peut-être permis à l'appareil chromatographique de détecter plus de produits. Deuxièmement, si les déjections enfouies ont séjourné très longtemps dans le sol, il est possible que l'appareil chromatographique détecte très peu de produits dans les déjections. L'analyse chromatographique suggère que les déjections sont bien celles de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Elle vient appuyer les analyses morphologiques et anatomiques mais elles ne s'est pas avéré un moyen d'identification fiable à 100% dans le cadre de cette étude.

5.4 Distribution verticale des pièces enfouies

Il est difficile de déterminer de façon précise l'âge des concentrations de pièces enfouies reliées à la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Bussièrès (1992) mentionne que le sol peut accumuler 400 à 600 années de matière organique. Si l'on admet cette hypothèse, un seul étage d'un sous-échantillon (0,5 cm d'épaisseur) ou une seule

classe de profondeur pourrait possiblement contenir les traces de plus d'une épidémie. La récurrence des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette serait alors trop grande pour que l'on puisse discerner les épidémies les unes des autres dans ce type de sol.

L'omniprésence des déjections tout le long du profil des sols laisse croire que la tordeuse des bourgeons de l'épinette serait présente en dehors des périodes épidémiques. Il est possible que la population de la tordeuse des bourgeons de l'épinette reste à un niveau endémique entre les épidémies et qu'elle contribue continuellement à l'apport de déjections au sol. Cependant, cet apport doit être minime par rapport à celui en période épidémique. Cette omniprésence peut aussi être expliquée en partie par les différents taux de migration des pièces dans le sol. On remarque que le volume total de la première couche est inférieur au volume prélevé (annexe 1). Ceci est dû à l'importance très grande des vides dans cette couche formée essentiellement de mousse. Il s'agit d'un milieu très aéré (Ponge, 1984). Il est possible que certaines déjections tombant au sol restent à la surface et que d'autres se faufilent dans la mousse et migrent plus profondément dans le sol.

Le faible nombre de déjections recueillies en profondeur dans certains sites serait expliqué en partie par le fait que les déjections étaient extrêmement friables vers la base de l'humus et tout particulièrement l'humus ayant une bonne épaisseur. Une partie de ces

déjections aurait pu être écrasée lors des manipulations de triage et de tamisage.

5.5 Relation entre le type, l'abondance des déjections, la banque de graines des sols et les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette

Le *Rubus idaeus* apparaît généralement lors d'ouvertures de la canopée. Cette espèce croît rapidement après l'ouverture du milieu lors d'une perturbation. Ostaff et MacLean (1989), ainsi que Morin et Laprise (1990), ont constaté la présence de cette espèce dans leurs inventaires de la végétation des milieux infestés par la tordeuse des bourgeons de l'épinette. La faculté de germer dans les sols peu brassés, mais bien éclairés, permet au *Rubus idaeus* d'envahir les milieux affectés par les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. On sait cependant que le *Rubus idaeus* disparaît de la végétation de surface quelques années après l'épidémie. L'absence de *Rubus idaeus* en dehors des périodes épidémiques laisse croire que sa contribution au réservoir de graines se produit principalement durant la période épidémique et post-épidémique. Ibarzabal (1994) suggère que la récurrence des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette peut expliquer l'omniprésence de graines de *Rubus idaeus* le long du profil.

Si on admet cette hypothèse, il serait alors plausible d'établir un lien entre la distribution verticale des déjections dans le sol et la

distribution verticale de graines de *Rubus idaeus* dans les mêmes sites. Ce sont tous deux des indices rapportant la présence d'un même événement passé. Les figures 8 à 11 présentent les histogrammes de concentration de graines et de déjections pour les mêmes sites. À des fins de comparaison, les classes de profondeur de la distribution verticale des déjections ont été regroupées en classe de 1 cm pour obtenir la même échelle de classe de profondeur que la distribution verticale des graines de *Rubus idaeus*.

Prenons comme exemple le site du Lib 21 (figure 9). La distribution verticale des déjections présente un patron de distribution formant grossièrement deux cloches. Les maximums de déjections par classes sont atteints dans les classes quatre et neuf. Si on admet que ces classes représentent une épidémie assez sévère ou plusieurs épidémies pouvant causer l'ouverture de la canopée, alors il est vraisemblable que le *Rubus idaeus* ait pu envahir le milieu et générer une banque de graines au sol. Cette banque de graines de *Rubus idaeus* devrait alors être située dans les classes supérieures adjacentes aux classes où ont été localisées les épidémies potentielles. Dans le site du Lib 21, les graines de *Rubus idaeus* sont présentes dans les classes trois, sept et huit. Ce sont les classes supérieures immédiates des maximums de déjections.

Il convient toutefois de mentionner que ce ne sont pas toutes les épidémies qui sont suffisamment sévères pour causer une forte mortalité dans les peuplements. S'il n'y pas une ouverture importante

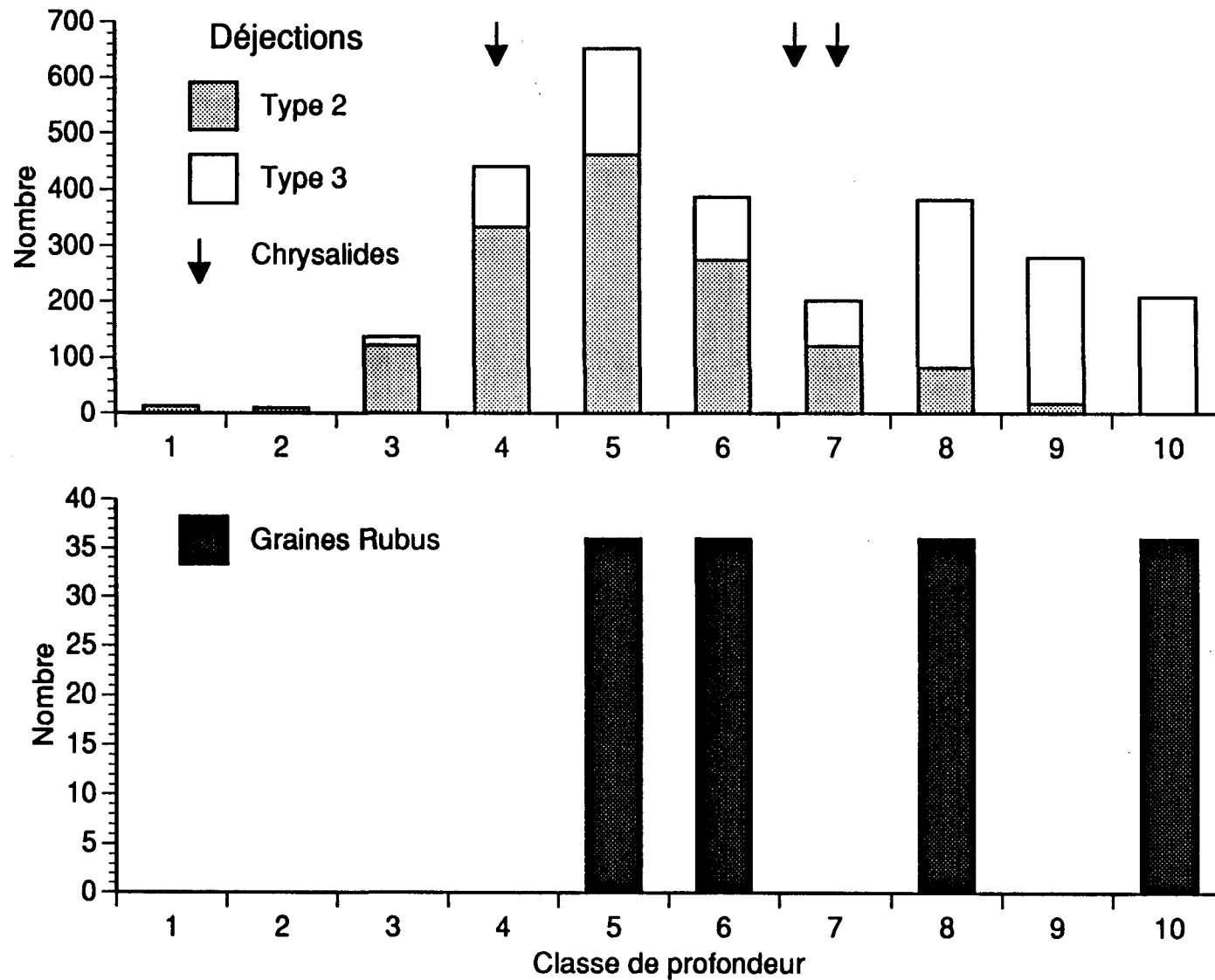


Figure 8: Distribution verticale des déjections versus les graines de *Rubus idaeus* en fonction de la profondeur dans le site Lib 20. (Graines de *Rubus idaeus* : Figure tirée de Ibarzabal (1994))

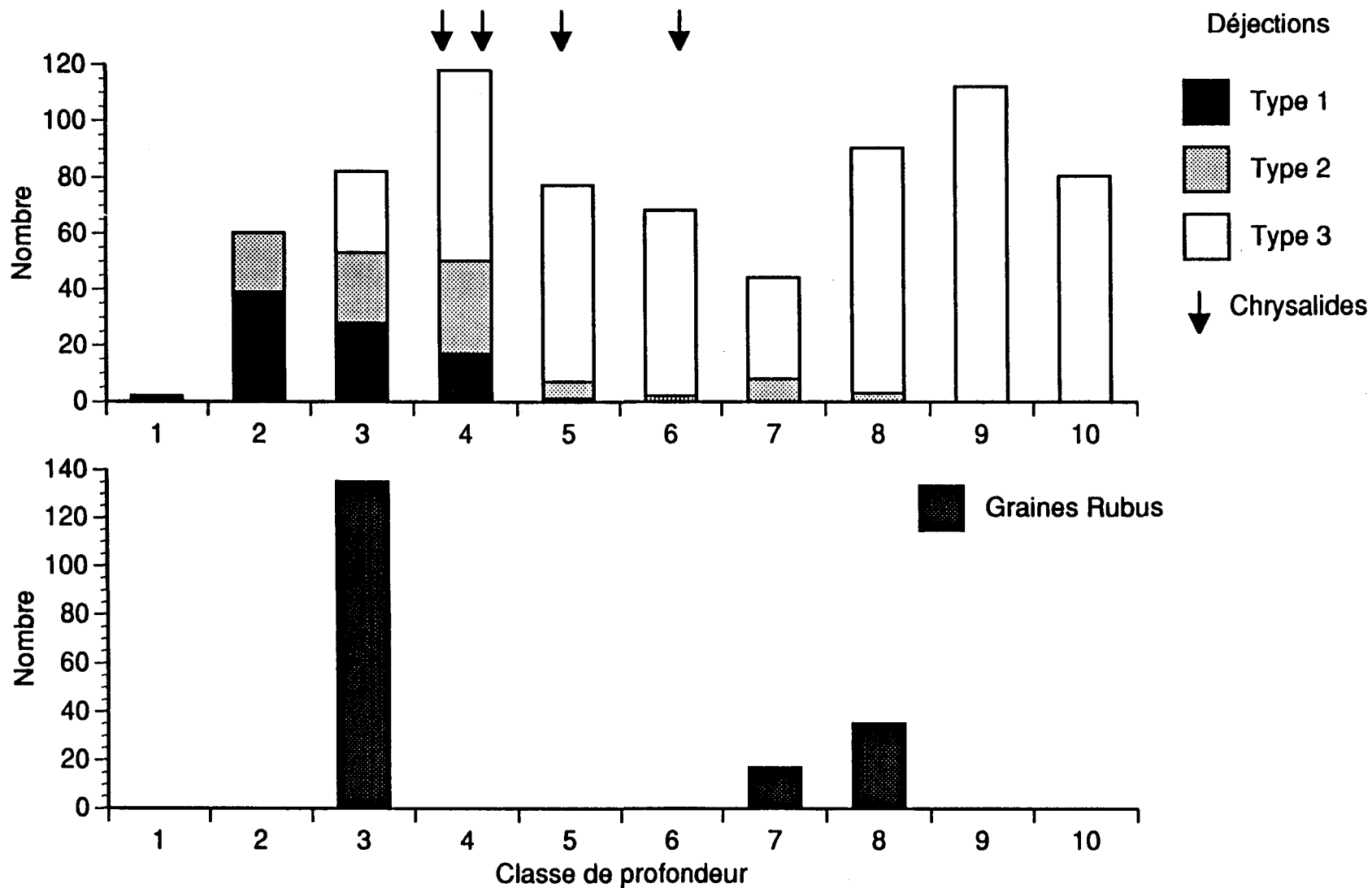


Figure 9: Distribution verticale des déjections versus les graines de *Rubus idaeus* en fonction de la profondeur dans le site Lib 21. (Graines de *Rubus idaeus* : Figure tirée de Ibarzabal (1994))

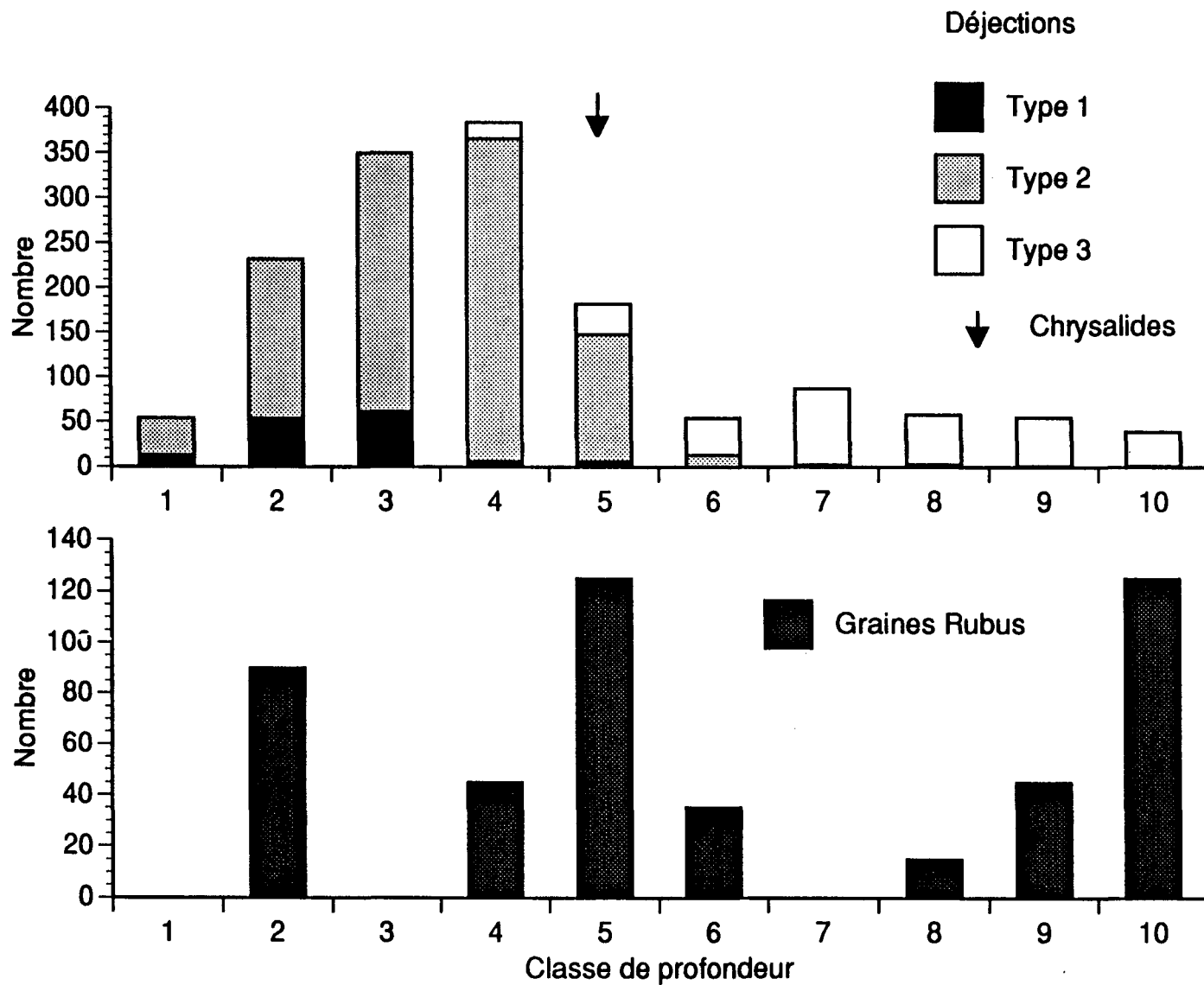


Figure 10: Distribution verticale des déjections versus les graines de *Rubus idaeus* en fonction de la profondeur dans le site Lib 23. (Graines de *Rubus Idaeus* : Figure tirée de Ibarzabal (1994))

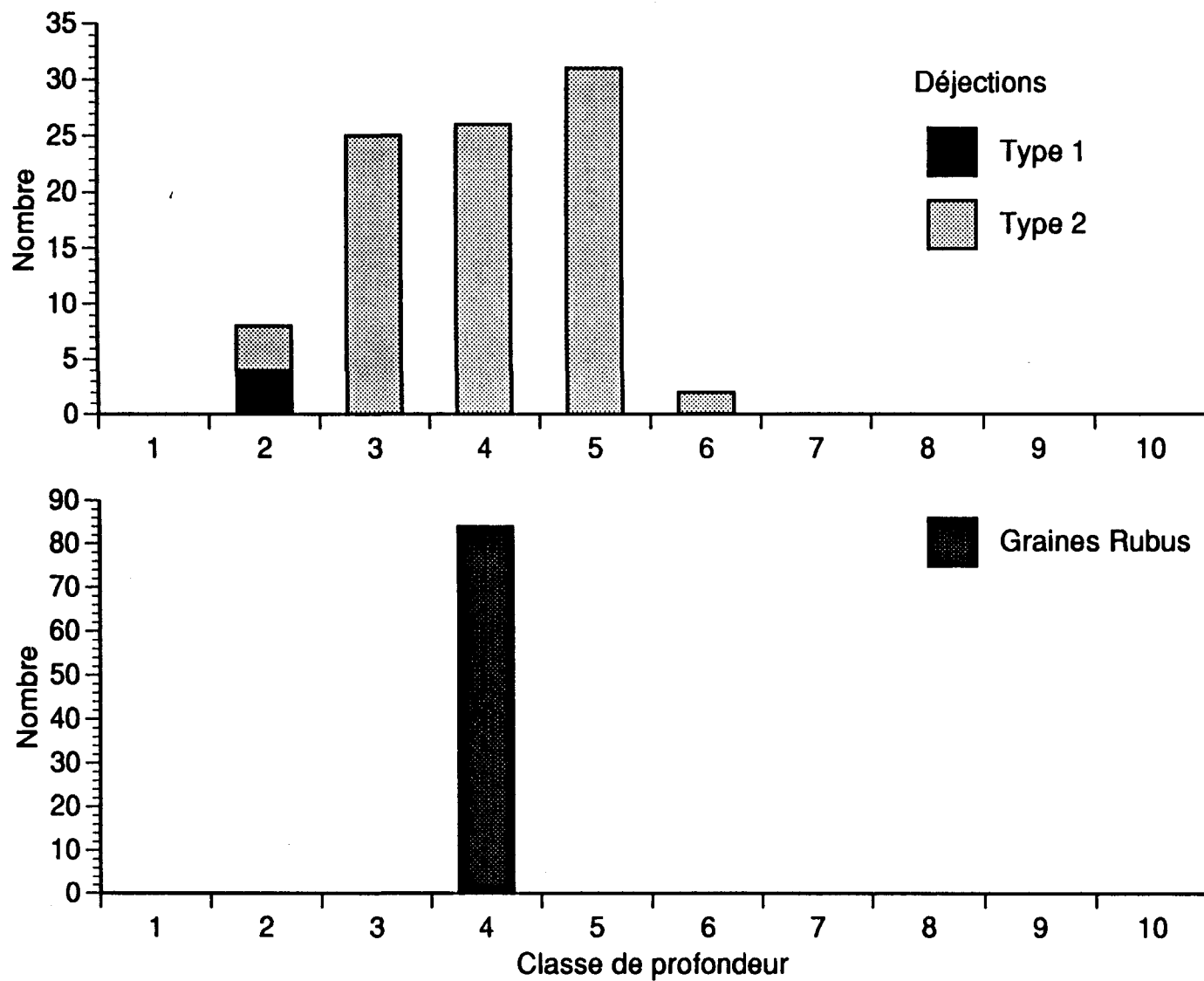


Figure 11: Distribution verticale des déjections versus les graines de *Rubus idaeus* en fonction de la profondeur dans le site Lib 24. (Graines de *Rubus idaeus* : Figure tirée de Ibarzabal (1994))

de la canopée ou s'il n'y avait pas de *Rubus* dans le site, on ne retrouvera pas de graines de *Rubus*.

L'analyse dendroécologique décrivant l'historique récent des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, réalisée à l'aide des courbes de croissance et des structures d'âge des populations arborescentes des quatre sites, montre la présence d'épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette débutant en 1974, 1946 et 1911 (annexe 2).

Les épidémies connues de la tordeuse des bourgeons de l'épinette ont affecté différemment les sites étudiés. Certains sites ont été moins affectés que d'autres par certaines de ces épidémies. Bauce (1994) mentionne que l'âge des sapins affecte significativement le développement de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Les tordeuses se nourrissant sur des arbres matures de 70 ans ont une plus faible mortalité, causent plus de défoliation et produisent plus de déjections que celles qui se nourrissent sur des arbres juvéniles de 30 ans (Bauce, 1994). En se servant de la dynamique récente des sites, établie d'après les structures d'âges et les courbes de croissances pour chacun des sites (annexe 2), ainsi que la distribution verticale des graines de *Rubus idaeus* dans le sol (figure 8 à 11), il est possible d'expliquer davantage la répartition des déjections dans le profil de sol.

Le Lib 20 est un peuplement inéquienne qui s'est installé au début du siècle et surtout dans les années 50. Ce site a été peu affecté au cours de la dernière épidémie (1974) et l'on a extrait peu de déjections dans les premières couches de la surface du sol. On suppose que l'augmentation de la densité des déjections dans le profil (déjections de type 2) qui atteint un maximum à la cinquième classe de profondeur concorderait avec l'épidémie de 1952. Cette épidémie a affecté sévèrement les arbres du site. Plusieurs arbres de la vieille cohorte sont morts et une ouverture du milieu a permis l'émergence d'une nouvelle cohorte. Cette ouverture aurait probablement facilité l'installation du *Rubus idaeus*. On remarque que la première concentration de graines de *Rubus idaeus* à partir de la surface coïncide approximativement avec la densité maximum des déjections dans le sol que l'on attribue à l'épidémie de 1952. L'autre augmentation dans la distribution des déjections aux alentours de la huitième classe de profondeur, composée principalement de déjections de type 3, correspondrait à l'épidémie de 1914. Une cohorte d'arbres est associée à cet événement et, comme pour l'épidémie de 1952, on retrouve une concentration de graine de *Rubus idaeus* correspondant à la même classe de profondeur. La concentration de graines de *Rubus idaeus* de la dixième classe correspondrait à une vieille épidémie non détectable par les déjections si l'on suppose que les graines de *Rubus* se conservent plus longtemps que les déjections à la base de l'humus.

Les arbres du Lib 21 proviennent principalement des épidémies survenues autour de 1876 et de 1914. L'épidémie de 1914 a causé assez de mortalité pour permettre l'émergence d'une nouvelle cohorte. Dans le profil de sol, on observe deux augmentations de la densité des déjections. La plus profonde dans le sol, composé de déjections de type 3, représenterait l'épidémie de 1914. On constate la présence de graines de *Rubus idaeus* correspondant à cette zone. Contrairement au Lib 20, l'épidémie de 1952 fut moins sévère. Le Lib 21 fut beaucoup plus affecté lors de la dernière épidémie. On retrouve aussi beaucoup plus de déjections vers la surface du sol, et principalement des déjections de type 1. L'autre concentration de graines de *Rubus idaeus* pourrait appartenir à la dernière épidémie puisqu'elle affecta plus sévèrement les arbres du site.

Le site du Lib 23 est constitué d'une population équienne de sapin qui s'est installée durant la première moitié du XIXe siècle. Il fut surtout affecté par les épidémies de 1974 et 1952 mais peu touché par celle de 1914. La majorité des déjections est située dans la première moitié du sol. Il est difficile de différencier les deux dernières épidémies. Avec l'aide de la distribution verticale des graines de *Rubus idaeus*, on peut distinguer la dernière épidémie aux environs de la deuxième classe de profondeur (déjections de type 1), et possiblement l'épidémie de 1952 vers la quatrième et cinquième classe de profondeur (type 2). Pour les autres épidémies, il est plus ardu d'établir des correspondances. Les graines de *Rubus idaeus* de la

dixième classe correspondraient à de plus vieilles épidémies mais les déjections sont trop peu nombreuses pour établir une correspondance.

Les arbres du Lib 24 datent de l'épidémies survenues autour de 1876 et, comme le Lib 23, ce sont les deux dernières épidémies qui ont le plus affecté les arbres du site. L'ensemble des déjections se retrouve dans les six premières classes de profondeur. L'épidémie de 1952 se situerait aux alentours de la quatrième classe de profondeur (déjections de type 2) correspondant à la banque de graines de *Rubus idaeus* dans le sol. On ne retrouve pas d'autres indices d'épidémies dans les quatre dernières classes de profondeur. L'épidémie de 1974 serait représentée par les déjections de la deuxième classe (type 1). On ne retrouve pas de graines de *Rubus idaeus* dans cette classe et on n'en retrouve effectivement pas sur le terrain.

Ces observations suggèrent qu'en général les indices de la dernière épidémie se retrouvent dans les deuxième et troisième classes de profondeur pour les dix classes de profondeur relative. Ceux de l'épidémie de 1952 se situent dans les classes quatre, cinq et six, tandis que l'épidémie de 1914 correspondrait approximativement aux classes huit et neuf. On constate aussi que les résidus de digestion de type 1 correspondent souvent à la dernière épidémie et que les résidus de type 2 dominent les effectifs que l'on retrouve dans les classes que l'on a associées à l'épidémie de 1952. Quant au dernier type de déjections (type 3), il compose principalement les classes correspondant à l'épidémie de 1914. Il y a donc une bonne relation

entre le type de déjection et la date des épidémies. Cette relation serait expliquée en partie par la décomposition et la fossilisation des déjections dans l'humus qui s'accroissent avec la profondeur.

Selon ce scénario, on aurait un peu moins d'un siècle d'histoire des épidémies contenu dans les sols. Il ne semble pas possible de détecter l'épidémie survenue autour de 1876 dans ce type de sol. Les déjections ne se conserveraient pas assez longtemps pour que l'on puisse clairement observer des traces d'épidémie. L'humus ne présenterait donc pas une très longue chronoséquence. Alors comment expliquer que les dates carbone 14 fournies par les charbons de bois soient si âgées. En fait, elles surestimeraient l'âge de l'humus. La matière organique serait de plus en plus âgée de la surface vers le contact avec le minéral, où elle deviendrait subitement très âgée, provoquant une rupture de l'échelle temporelle le long du profil (Bussière, 1992). Ainsi, la majorité du profil de l'humus représenterait un peu plus d'un siècle d'histoire alors que l'humus bien décomposé, là où on ne retrouve plus de déjections parce qu'elles sont trop décomposées, et surtout, les charbons de bois au contact du sol minéral, seraient beaucoup plus âgés.

CHAPITRE 6

CONCLUSION

Les résultats obtenus dans cette étude confirment notre hypothèse de travail qui suggérait que les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sont représentées dans le profil de sol par des macrorestes. Ce travail a aussi permis d'identifier les pièces macrofossiles susceptibles de se retrouver dans la stratigraphie de l'humus. En effet, les résidus de digestion de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sont présents en grand nombre dans les sols et, dans une moindre mesure, quelques fragments d'enveloppes de chrysalide ont pu être identifiés.

Les analyses morphologiques, anatomiques et chimiques ont facilité l'identification des résidus de digestion. Cependant, davantage de recherches permettront de s'assurer de l'identification des résidus de digestion de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

Les courbes de croissance et les structures d'âge des populations arborescentes, ainsi que les connaissances sur le réservoir de graines des sols dont les analyses ont été réalisées dans les mêmes sites, sont des atouts importants pour cette étude. Il est possible d'établir des liens avec notre étude, ce qui a permis de mieux décrire la distribution verticale des déjections dans le sol et de montrer que l'humus des sols contient une chronoséquence plus courte que l'on présumait. Cependant, l'humus présente une chronoséquence fiable qui est le reflet de l'accumulation de la matière organique. Il est intéressant que l'on ait pu établir une correspondance entre le type de déjection, la

profondeur et la date des épidémies, malgré une compression de l'échelle temporelle vers la base de l'humus.

Ce projet est un pionnier dans l'application de cette méthode paléoécologique pour la reconstitution des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Dans le futur, la technique pourra être perfectionnée et inclure différents types de macrorestes et de sédiments. Les résultats de ces projets combinés avec les autres études sur la dynamique des sapinières amélioreront nos connaissances et notre compréhension des écosystèmes boréaux.

RÉFÉRENCES

- ANDERSON, R.S., DAVIS, R.B., MILLER, N.G., STUCKENRATH R. 1986. History of late- and post-glacial vegetation and disturbance around Upper South Branch Pond, northern Maine. *Can. J. Bot.* **64**: 1977-1986.
- BACHELIER, G. 1978. La faune des sols, son écologie et son action. Éditions de l'office de la recherche scientifique et technique outre-mer, 391 p.
- BAUCE, E, CREPIN, M ,CARISEY, N. 1994. Spruce budworm growth, development and food utilization on young and old balsam fir trees. *Oecologia* **97**: 499-507.
- BASKERVILLE, G.L., 1975. Spruce budworm; super silviculturist. *For. Chron.* **51**: 138-140.
- BEYER, L., IRMLER, U. 1991. The structure of humus and dynamic of litter decomposition on a Livisol and a Podzol under forest. *Pedologia* **35**: 368-380
- BLAIS, J.R. 1960. Spruce budworms outbreaks and the climax of the boreal forests in eastern North America. *Rép. Québec Soc. Prot. Plants* (1959): 69-75.
- BLAIS, J.R. 1961. Spruce budworms outbreaks in the lower St. Lawrence and Gaspé Region. *For. Chron.* **37**: 192-202.
- BLAIS, J.R. 1965. Spruce bubworm outbreaks in the past three centuries in the Laurentide Park, Quebec. *For. Sci.* **11(2)**: 130-138.

BLAIS, J.R. 1981. Recurrence of spruce budworm outbreaks for two hundred years in western Quebec. *For. Chron.* **57**: 273-275.

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. *Rev. d'ent. du Québec* **29(1)**: 27-33.

BLAIS, J.R. 1985. Répercussions des invasions de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur le sapin baumier et l'épinette blanche dans la réserve des Laurentides (Rapport d'étape). C.F.L., Ste-Foy, Qc., Rapp.Inf. LAU-X-68F, 16 p.

BLAIS, J.R. 1985. Epidemiology of the spruce budworm in western Ontario: A discussion. *For. Chron.* **61**: 494-498

BRADSHAW, R.H.W. 1992. Long-term climatic change, vegetation dynamics and the Holocene development of the birch forest - *Epirrata autumnata* system. *Doc. int. (dem. subv.)* 1-5.

BRAUN-BLANQUET, J. 1965. Plant sociology: the study of plant communities. Edité par Fueller, C.D. et H.S. Conrad, Hafner, London, 439 p. Cité dans Mueller-Dombois, D. et H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, New York, p.60

BUCKLAND, P.C., COOPE, G.R. 1991. A bibliography and literature review of Quaternary entomology. Collis Publications, Sheffield.

BUSSIERES, B., 1992. La déforestation subalpine au mont du lac à l'Empêche, Charlevoix, Québec. Thèse de doctorat, Université Laval, Québec.

COOPE, G.R. 1977. Quaternary Coleoptera as aids in the interpretation of environmental history. p. 55-68. Dans SHOTTON, F.W.(éditeur) British Quaternary studies: Recent advances. Clarendon Press, Oxford.

DAVIS, R.B., ET HOSKINS, B.R. 1980. Part I of a study of the feasibility of reconstructing past outbreaks of forest tree defoliating insects on the basis of insects remains in lake sediments, with emphasis on spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) and other microlepidoptera. Doc. int., University of Maine at Orono 1-21.

DAVIS, R.B., ANDERSON, R.S., ET HOSKINS, B.R. 1980. A new parameter for paleoecological reconstruction: Head capsules of forest-tree defoliator microlepidopterans in lake sediment. Biennial meeting abstracts and program (American Quaternary Association) 62.

DAVIS M.B. 1981. Outbreaks of forest pathogens in Quaternary history. Proc. IV int. palynol. Conf., Lucknow (1976-1977) 3: 216-228.

DICKINSON, C.H., MAGGS, G.H. 1974. Aspects of the decomposition of sphagnum leaves in an ombrophilous mire. New Phytol. 73(6):1249-1257.

ENVIRONNEMENT CANADA 1992. Sommaire météorologique mensuel, Chibougamau-Chapais, Serv. Envir. Atmos., Gouv. du Can., janvier-décembre 1992.

FREY, D.G. 1964. Remains of animals in Quaternary lake and bogs sediments and their interpretation. Arch. Hydrobiol. Beich. 2:1-114.

GAGNON, R., et PAYETTE, S. 1981. Fluctuations holocènes de la limite des forêts de mélèzes, rivière aux Feuilles, Nouveau-Québec: Une analyse macrofossile en milieu tourbeux. *Géog. phys. et quat.* **35(1)**: 57-72.

GAGNON, R., et CHABOT, M. 1988. Un système d'évaluation de la vulnérabilité des peuplements à la tordeuse des bourgeons de l'épinette: ses fondements, son implantation et son utilisation en aménagement forestier. *L'aubelle*, octobre-novembre, p. 7-14.

GEYH, M.A., BENZLER, J.H. ET ROESCHMANN, G. 1971. Problems of dating Pleistocene and Holocene soils by radiometrics methods. Dans: *paleopedology, Origin, Nature and dating of paleosols*. Editeur: Yaalon, D. H., International society Soil Science and Israel University Press, Jerusalem.

GRANDTNER, M.M. 1966. La végétation forestière du Québec méridional. Les Presses de l'Université Laval, Québec, 219 p.

GRIME, J.P. 1989. Seed banks in ecological perspective. Dans: *Ecology of soil seed banks*. Éditeurs: Leck, M.A., Parker, V.T. et Simpson, R.L. Academic Press Inc., San Diego. p xv-xxvii.

HARPER, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press Inc., New York.

HOWARD, D.M., HOWARD, P.J.A. 1980. Effect of species, source of litter, type of soil, and climate on litter decomposition. Microbial decomposition of tree and shrub leaf litter 3. *Oikos* **34**: 115-124.

HUDACK, J. 1991. Integrated Pest Management and the Eastern Spruce Bubworm. *For. Ecol. Manag.* **39**: 313-337.

IBARZABAL, J. 1994. Réservoir de graines des sols de sapinières boréales au nord du lac Saint-Jean. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, 72 p.

LAROUCHE, A. 1979. Étude comparée de l'histoire de la végétation postglaciaire par l'analyse pollinique et macrofossile des sédiments d'un lac et d'une tourbière du Québec. Thèse de maîtrise, Université Laval. Québec.

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

MARTINEAU, R. 1985. Les insectes nuisibles des forêts de l'est du Canada. Éditions Marcel Broquet Inc., 283 P.

MATTSON, J.W., SIMMONS, A.G. ET WITTER, A.J. 1988. The spruce budworm in Eastern North America. Dans: Dynamics of forest insect populations: patterns, causes, implications (Chapitre 16). A.A. Berryman ed., New York Plenum Press, p. 309-330.

MATTSON, J.W., HAACK, A.R., ROBERT, K.L. AND SCOTT, S.S. 1991. Considering the nutritional ecology of the spruce budworm in its management. *For. Ecol. Manage.* **39**:183-210.

MÉTRO, A. 1975. Terminologie forestière. Sciences forestières, Technologie, pratiques et produits forestiers. Association française des eaux et forêts. Conseil international de la langue française.

McKNIGHT, M.E., JENNINGS, D.T., HACKER, S.C. et KNIGHT, F.B. 1987. North American coniferophagous *Choristoneura*: A bibliography. *USDA Bibliogr. Lit. Agric.*, **59**: 580 p.

MOLODOVA, L.P. 1976. Pedozoological data for characterisation of soil types on the Southern Sakhalin. *Pedologia* 16(6):401-417.

MORIN, H. 1994. Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in boreal zone, Quebec. *Can.J. For. Res.* 24: 730-741.

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.

OSTAFF, D.P., et MacLEAN, D.A. 1989. Spruce budworm populations, defoliation, and changes in stand condition during an uncontrolled spruce budworm outbreak on Cape Breton Island, Nova Scotia. *Can. J. For. Res.* 19: 1077-1086.

PAUL, E.A., CAMPBELL, C.A., RENNIE, D.A. ET Mc CALLUM, K.J. 1964. Investigation on the dynamics of soils humus utilizing carbon dating techniques. *Transactions of the 8 th international congress of soil science* 8: 201-208.

PICKETT, S.T.A., McDONNELL, M.J. 1989. Seed banks dynamics in temperate deciduous forest. Dans: *Ecology of soil seed banks*. Éditeurs: Leck, M.A., Parker, V.T. et Simpson, R.L. Academic Press Inc., San Diego. p. 123-147.

PONGE, J.-F. 1984. Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. I.- La couche L1 d'un moder sous pin sylvestre. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 21(2):161-187.

PRENTICE, R.M. 1965. Forest lepidoptera of Canada. Volume 4: Microlepidoptera. Department of forestry of Canada Publication 1142: 546-840.

ROSE, A.H., BLAIS, J.R. 1954. A relation between April and May temperatures and spruce budworms larval emergence. Canadian Entomologist **86**: 174-177.

ROSE, A.H., LINQUIST, O.H. 1985. Insectes des épinettes, du sapin et de la pruche de l'est du Canada. Service canadien des forêts, 159p.

ROWE, J.S. 1972. Les régions forestières du Canada. Service canadien des forêts, publication numéro 1300F.

RUEL, J.C., HUOT, M. 1993. Impact de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) sur la régénération des sapinières après coupe à blanc. For. Chron. **69(2)**: 163-172.

THIBAUT, M. 1987. Les régions écologiques au Québec méridional. Deuxième approximation. Carte. Service de la recherche. Ministère de l'énergie et des ressources, Québec.

THOMPSON, K. 1992. The functional ecology of seed banks. Dans: Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. Éditeurs: Fenner, M. C.A.B. International, p. 231-528.

ANNEXES

ANNEXE 1

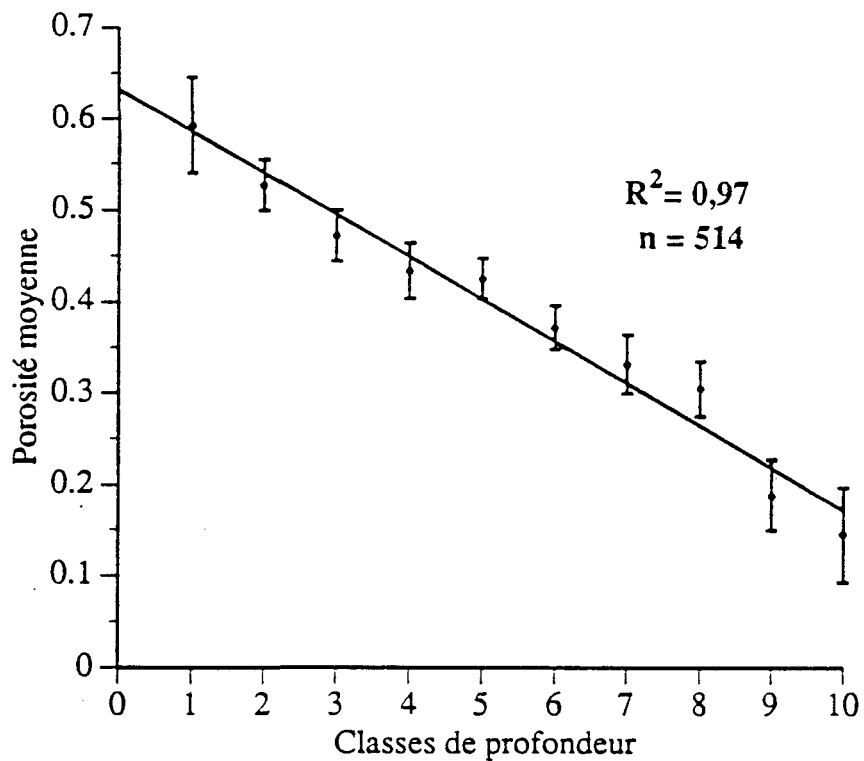
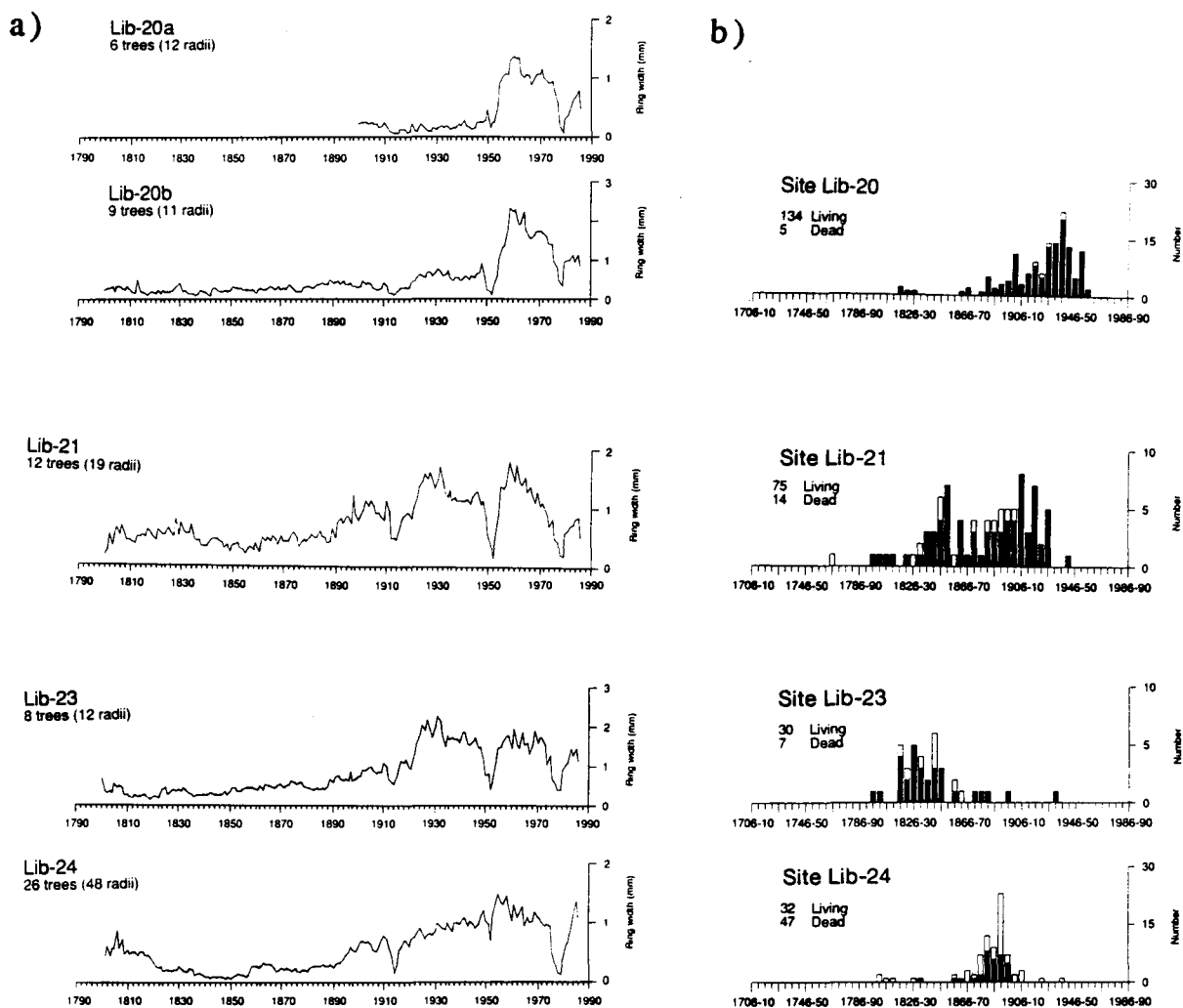


Figure tirée de Ibarzabal (1994) pour les mêmes sites du lac Libéral. Relation entre la porosité de la matière organique et les classes de profondeur.

ANNEXE 2



Figures tirées de Morin (1994). a) Courbes de croissance moyenne d'*Abies balsamea* et b) structures d'âge d'*Abies balsamea* morts (blanc) et vivants (noir) des sites étudiés.

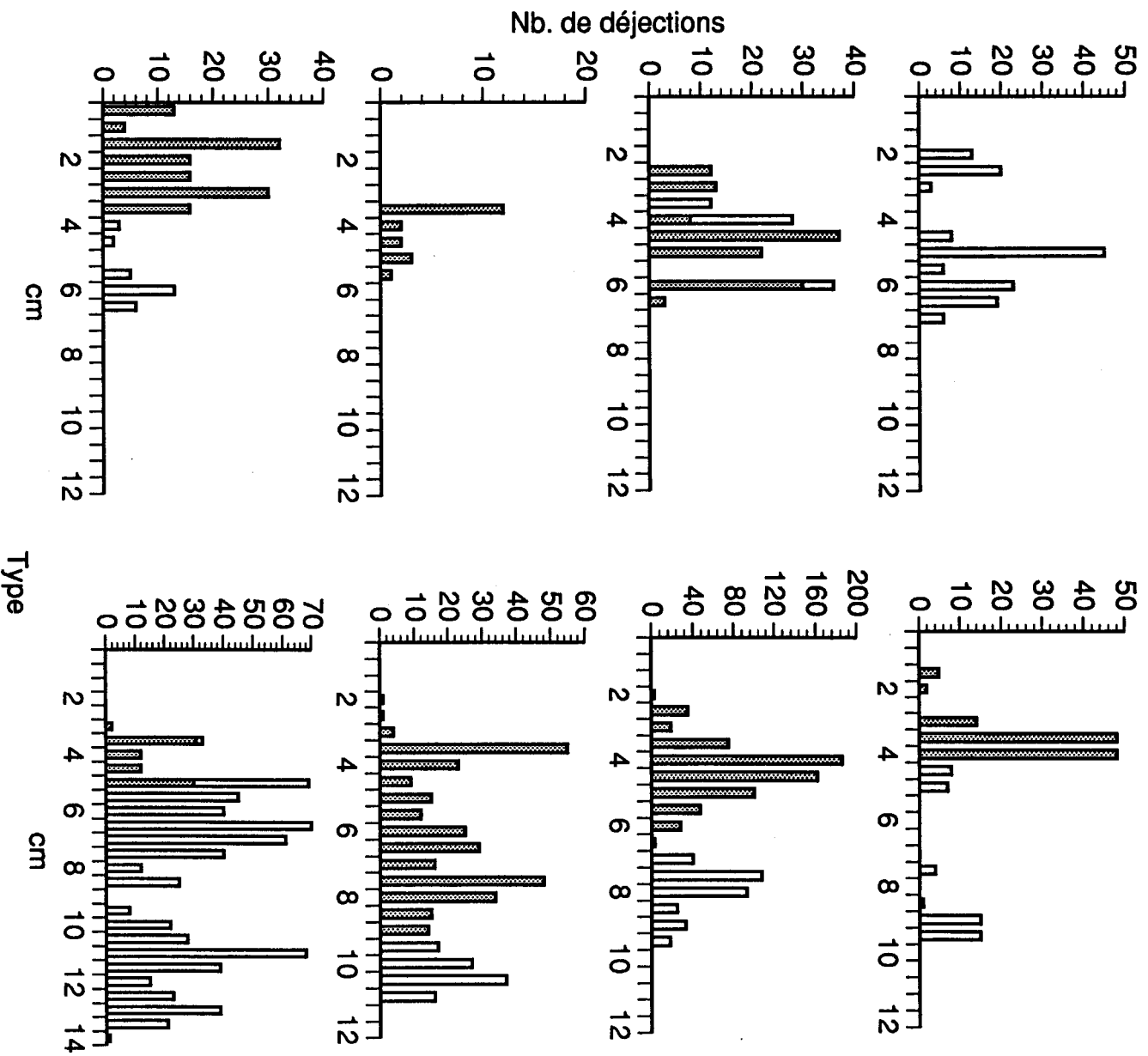
ANNEXE 3

Sites	Dates C-14*	No. du laboratoire
Lib20	120±50	Beta-57931
Lib21	690±80	Beta-57932
Lib23	510±80	Beta-57933
Lib24	580±60	Beta-57934

* Année radiocarbone avant 1950 A.D. L'erreur accordée à l'échantillon représente un écart-type (probabilité de 68%), basée sur la nature stochastique des procédés de désintégration radioactifs.

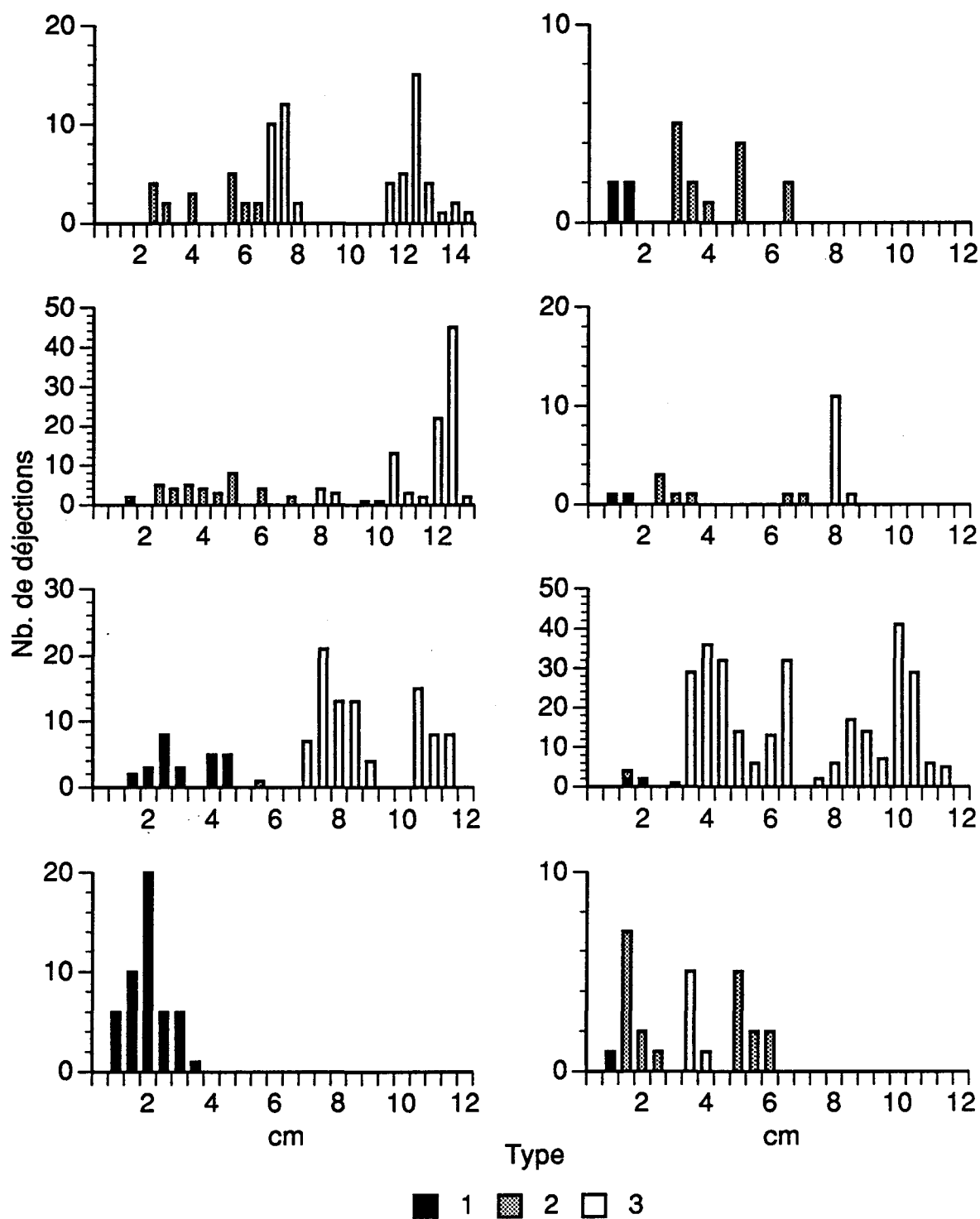
Tableau tirée de Ibarzabal (1994). Âge radiocarbone des charbons de bois récoltés dans les sols des sites échantillonnés.

ANNEXE 4a



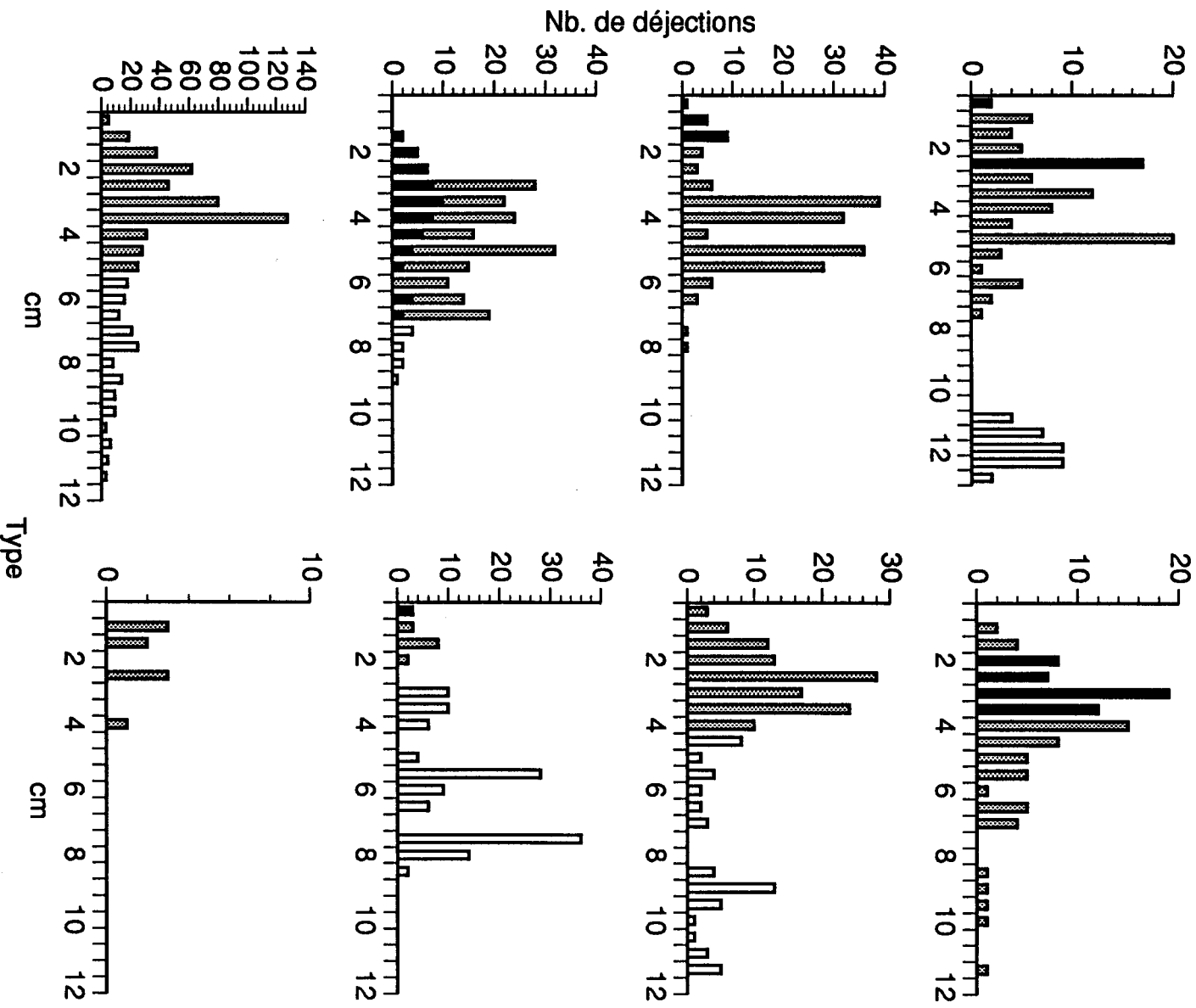
Distribution des résidus de digestion en fonction de la profondeur (cm) pour chaque profil de sol du site Lib 20

ANNEXE 4b



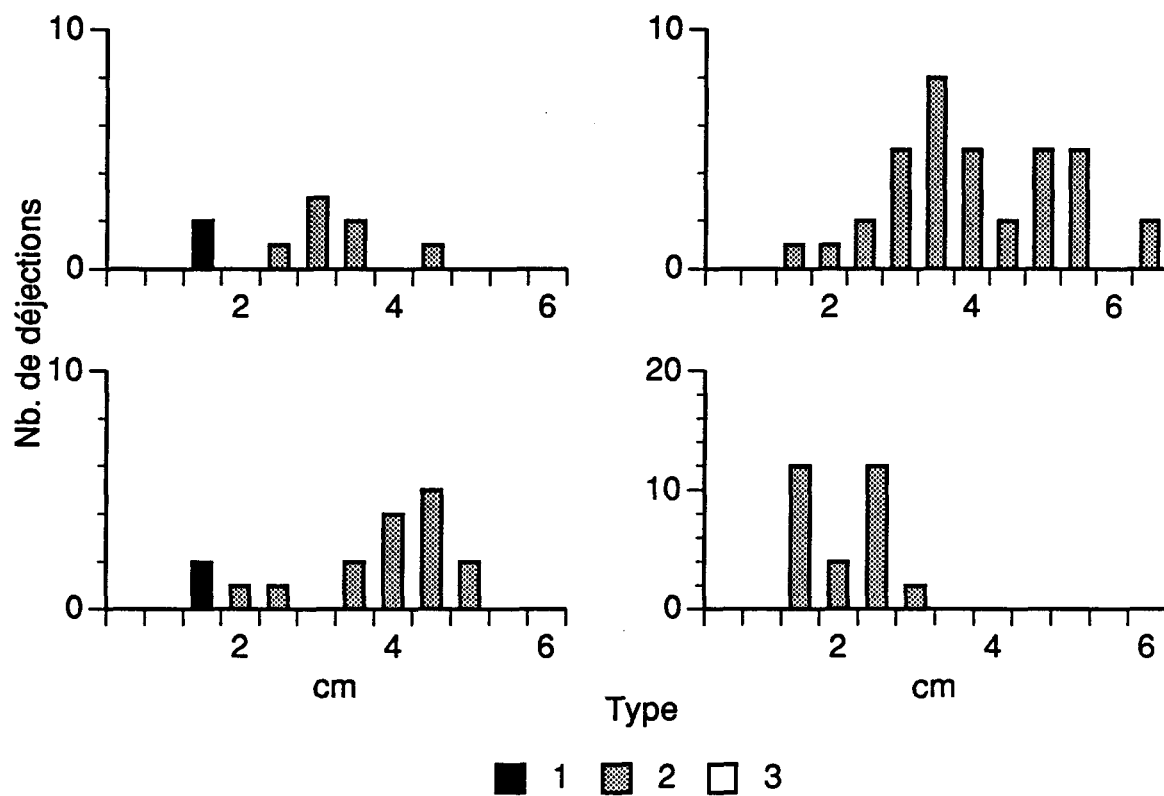
Distribution des résidus de digestion en fonction de la profondeur (cm) pour chaque profil de sol du site Lib 21

ANNEXE 4c



Distribution des résidus de digestion en fonction de la profondeur (cm) pour chaque profil de sol du site Lib 23

ANNEXE 4d



Distribution des résidus de digestion en fonction de la profondeur (cm) pour chaque profil de sol du site Lib 24