

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES

PAR

SONIA SIMARD

B. Sc. Biologie

LES ÉPIDÉMIES DE TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE À

TRAVERS LES ARBRES SUBFOSSILES

Décembre 2003



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

Des périodes épidémiques provoquées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) (TBE) ont eu lieu de façon récurrente dans l'est de l'Amérique de Nord depuis les trois derniers siècles. La TBE est un insecte défoliateur s'attaquant principalement au sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) mais aussi à d'autres espèces telles l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) et l'épinette noire (*Picea mariana* Mill B.S.P.). La longévité des arbres limite l'étude des perturbations provoquées par cet insecte dans un passé plus lointain. C'est pourquoi des sections de tronc ont été récoltées dans une forêt vivante et dans une tourbière adjacente dans le but de retracer les épidémies de tordeuses passées. Des analyses dendrochronologiques ont été effectuées sur chaque individu récolté, soit sur 141 sapins et épinettes vivants et morts hors sol, de même que sur 138 sapins, épinettes et mélèzes enfouis dans la tourbière. Des analyses anatomiques ont été effectuées pour identifier l'espèce des arbres retrouvés dans la tourbière. Lors de périodes épidémiques, l'insecte laisse une signature particulière dans les cernes de croissance des arbres affectés, soit une réduction importante de la largeur de ces cernes pour un période d'au moins 5 ans avec très peu de variation de croissance entre ces années. À partir de cette signature, une chronologie d'environ 300 ans pour le sapin et une autre pour l'épinette noire ont pu être construites (1700-2001), de même que 2 chronologies flottantes, datant d'une époque antérieure à 1700 mais non définie, à partir d'épinettes sp. enfouies, d'environ 160 et 190 ans chacune. Le succès d'interdatation chez les arbres enfouis fut cependant très faible, moins de 18% des individus ayant été utilisés. La présence de réductions de croissance importantes a été un facteur déterminant pour le succès d'interdatation. Ces réductions ont pu être provoquées par la TBE. Pour extraire l'information reliée aux épidémies, le programme OUTBREAK a été utilisé. Les résultats obtenus montrent une récurrence épidémique pour les trois derniers siècles se situant autour de 32 ans,

telle que déjà mentionnée dans la documentation scientifique. L'établissement des deux chronologies flottantes suggère une périodicité semblable chez les arbres enfouis. Cette périodicité synchrone au cycle entomologique de l'espèce constitue un indice supportant l'hypothèse de la présence de la tordeuse à des niveaux épidémiques dans le passé. Cette recherche a permis de retourner dans un passé beaucoup plus lointain et d'apporter des informations nouvelles concernant l'activité de la tordeuse.

REMERCIEMENTS

Beaucoup de gens croisent notre chemin, très peu, cependant, auront une véritable influence sur le cours de notre existence. Merci à Cornelia Krause, ma directrice de recherche, de m'avoir transmis sa passion pour la recherche et fait découvrir le merveilleux monde végétal. Merci aussi à Cornelia ainsi qu'à Hubert Morin, co-directeur de recherche, d'avoir été présents et de m'avoir prodigué de judicieux conseils tout au long de ce projet.

Je tiens à remercier particulièrement Jean-Guy Girard, sans qui je serais probablement encore en train de creuser, pour son aide indispensable sur le terrain, ainsi que tous ceux qui ont participé à l'échantillonnage, sans oublier les gens du laboratoire d'écologie végétale de l'UQAC qui m'ont aidé d'une manière ou d'une autre.

Merci à François Girard pour son soutien, sa présence et sa compréhension dans les bons comme dans les moins bons moments.

Ce projet n'aurait pu être possible sans la participation financière du Consortium de Recherche sur la Forêt Boréale Commerciale et de la Fondation de l'Université du Québec à Chicoutimi.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	II
REMERCIEMENTS	IV
TABLE DES MATIÈRES.....	V
LISTE DES FIGURES	VII
LISTE DES TABLEAUX.....	VIII
INTRODUCTION	1
OBJECTIFS.....	7
MATÉRIEL ET MÉTHODES	8
DESCRIPTION DU SITE	9
MÉTHODES	13
<i>Échantillonnage de la forêt vivante</i>	<i>13</i>
<i>Échantillonnage des troncs morts hors sol.....</i>	<i>14</i>
<i>Échantillonnage des troncs d'arbres enfouis</i>	<i>15</i>
<i>Analyses anatomiques.....</i>	<i>16</i>
<i>Analyses dendrochronologiques.....</i>	<i>17</i>
RÉSULTATS.....	23
ARBRES VIVANTS.....	25
<i>Identification des espèces et structure d'âge</i>	<i>25</i>
<i>Analyses dendrochronologiques</i>	<i>27</i>
ARBRES ENFOUIS	32
<i>Identification des espèces</i>	<i>32</i>
<i>Distribution des arbres enfouis dans la tourbière</i>	<i>33</i>
<i>Analyses dendrochronologiques</i>	<i>36</i>

DISCUSSION	41
COMPOSITION DES ESPÈCES DANS LE TEMPS	42
TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE.....	46
CONCLUSION	56
RÉFÉRENCES.....	59

LISTE DES FIGURES

FIGURE 1. Localisation de la tourbière à l'étude dans les Monts-Valin	10
FIGURE 2. Structure d'âge (classe de 5 ans) des épinettes noires et sapins baumiers présents dans la parcelle étudiée (âge minimal)	27
FIGURE 3. A) Chronologie indicée de sapin baumier (<i>Abies balsamea</i>). B) Histogramme du pourcentage d'individus montrant une réduction de croissance supérieure à 1,28 écart-type pour une année donnée. Les chiffres au-dessus de la chronologie indiquent le pourcentage d'individus présentant le maximum de réduction de croissance pendant la même année. C) Nombre d'individus constituant la chronologie à chaque année.	29
FIGURE 4. A) Chronologie indicée de l'épinette noire (<i>Picea mariana</i>). B) Histogramme du pourcentage d'individus montrant une réduction de croissance supérieur à 1,28 écart-type pour une année donnée. Les chiffres au-dessus de la chronologie indiquent le pourcentage d'individus présentant le maximum de réduction de croissance pendant la même année. C) Nombre d'individus constituant la chronologie à chaque année.	31
FIGURE 5. Distribution des arbres enfouis dans la tourbière. La localisation des échantillons ayant servi à la construction des deux chronologies flottantes est indiquée par les lignes verticales grises.	34
FIGURE 6. Accumulation de la tourbe dans la tourbière à l'étude selon les dates ^{14}C obtenues par la méthode AMS dans une étude antérieure.	35
FIGURE 7. Datation chronologique des épinettes de la tourbière. a) Composition de la chronologie des épinettes vivantes b) et c) Composition des chronologies flottantes d'épinettes. Ces chronologies n'ont aucun chevauchement entre elles ni avec les arbres vivants et n'ont pas été situées dans le temps.	36
FIGURE 8. A) Chronologie A indicée de l'épinette (<i>Picea sp.</i>). B) Histogramme du pourcentage d'individus montrant une réduction de croissance supérieure à 1,28 écart type pour une année donnée. C) Nombre d'individus constituant la chronologie à chaque année.	38
FIGURE 9. A) Chronologie B indicée de l'épinette (<i>Picea sp.</i>). B) Histogramme du pourcentage d'individus montrant une réduction de croissance supérieure à 1,28 écart type pour une année donnée. C) Nombre d'individus constituant la chronologie à chaque année.	39

LISTE DES TABLEAUX

TABLEAU 1. Résumé des principales caractéristiques anatomiques permettant la différenciation des espèces retrouvées dans la tourbière, à l'exception du bouleau blanc.....	16
TABLEAU 2. Tableau récapitulatif du nombre d'arbres échantillonnés, interdatés et retenus, par catégorie, pour l'établissement des chronologies.....	24
TABLEAU 3. Comparaison du nombre de cernes de croissance des arbres vivants et enfouis.....	25
TABLEAU 4. Résumé des périodes épidémiques des chronologies A et B.	40

INTRODUCTION

Différentes perturbations, d'ordre climatique ou autres, ont contribué à modeler les paysages que l'on connaît aujourd'hui dans la forêt boréale au Québec. Pour le Saguenay-Lac-Saint-Jean, région située au cœur de cette forêt, elle constitue un des principaux moteurs économiques. Plusieurs communautés dépendent de la ressource forestière pour assurer leur développement socio-économique. Il s'avère donc essentiel de bien comprendre les perturbations naturelles influençant la dynamique de nos forêts de façon à les prévoir pour les générations futures.

Les arbres des régions tempérées forment normalement des cernes de croissance annuellement qui ont la capacité d'enregistrer les conditions du milieu comme, par exemple, les variations climatiques, ou encore les perturbations induites par les insectes. Les cernes annuels de croissance constituent donc une banque d'information importante concernant les événements environnementaux passés. La longévité des arbres limite toutefois la longueur possible des retours dans le temps. Les espèces ayant la plus grande longévité dans l'est de l'Amérique du Nord sont le thuya occidental (400-900 ans) (Archambault et Bergeron, 1992), la pruche de l'est (800-900 ans) (Godman et Lancaster, 1990) et l'épinette noire (200-250 ans) (Viereck et Johnston, 1990), mais les très vieux arbres sont plutôt rares et ne sont retrouvés que dans des conditions exceptionnelles de conservation (Delwaide et Filion, 1999). Différentes méthodes

alternatives offrent la possibilité de retourner dans un passé plus lointain. L'utilisation de matériel provenant de vieux bâtiments permet de faire un retour dans le temps (Krause, 1997) mais il est aussi possible d'avoir recours aux arbres fossiles (Arseneault et Payette, 1997). Ces arbres conservés dans des milieux tourbeux anaérobiques sont peu affectés par la décomposition et constituent des témoins du passé.

Les analyses polliniques et dendrochronologiques constituent des méthodes de lecture des archives écologiques d'une région forestière (Vergne, 1999). Le bois peut ainsi être préservé durant des milliers d'années enfouis dans la tourbe suite à différents mécanismes d'entourbement d'un site. Les milieux terrestres autant que les plans d'eaux peuvent subir le phénomène d'entourbement à un moment ou un autre de leur existence. On parle de paludification lorsque l'on réfère à l'entourbement des milieux terrestres et de comblement pour les milieux aquatiques (Payette, 2001). Les deux mécanismes se produisent de manière différentes mais dépendent du même élément clé, soit un bilan hydrique positif correspondant à un surplus d'eau dans le sol. Ce dernier est généralement relié au climat.

Les tourbières ont fait l'objet d'études intensives au Québec mais plus particulièrement en Europe (Gagnon et Payette, 1981; Arsenault et Payette, 1997; Pilcher et al., 1977; Briffa et al., 1990; Chambers et al., 1997). L'utilisation de

mérafossiles ligneux a procuré, jusqu'à maintenant, des renseignements importants sur l'évolution des tourbières, sur la structure des forêts d'où ils provenaient ou encore sur les changements climatiques au cours de l'Holocène.

Outre le feu, un des principaux facteurs de perturbation dans la partie méridionale de la forêt coniférière est la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* [Clem.]), notamment dans l'aire de la sapinière à bouleau blanc (De Grandpré et al., 1996). Toutefois, son impact peut se faire ressentir aussi loin qu'au 53^e parallèle nord et peut-être même au-delà en zone boréale au Québec (Levasseur, 2000).

La tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) est un insecte indigène aux forêts de conifères du nord qui, pendant plusieurs années, peut demeurer à des niveaux de populations endémiques puis, sous l'action de conditions favorables, atteindre des niveaux épidémiques (Graham et Orr, 1940). Malgré le nom qui lui est attribué, l'épinette n'est pas son hôte privilégié, quoiqu'elle puisse être grandement affectée par l'insecte. Le sapin baumier (*Abies balsamea* [L.] Mill.) demeure d'abord et avant tout l'espèce cible de la TBE. Quelques années de défoliation sévère suffisent à faire mourir son hôte de prédilection (MacLean, 1984). D'autres espèces, comme l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss.), l'épinette rouge (*Picea rubens* Sarg.), l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill] BSP.) et le mélèze laricin (*Larix laricina* Du Roi [Koch]) entrent aussi dans la diète

de la TBE (Martineau, 1985). La présence de sapin ne semble toutefois pas être essentielle pour qu'il y ait développement des populations de tordeuses à des niveaux épidémiques (Levasseur, 2000).

La tordeuse des bourgeons de l'épinette joue un rôle important dans la dynamique forestière. Elle contribue, de la même façon que d'autres perturbations naturelles à modeler la composition des paysages forestiers (Kneeshaw et Bergeron, 1999). Le sapin baumier, une espèce tolérante à l'ombre, peut vivre très longtemps sous couvert. Cette espèce profitera d'une ouverture de la canopée forestière causée par la TBE pour effectuer une explosion de croissance.

Il a été démontré que la TBE a ravagé périodiquement les peuplements d'épinettes et de sapins de l'est de l'Amérique du Nord au cours des 200 à 300 dernières années (Blais, 1983; Krause, 1997). Toutefois, il semblerait que l'étendue et la sévérité des épidémies aient augmenté au cours du 20^e siècle (Blais, 1965; Jardon, 2001). La plus grande importance des peuplements de sapins pourrait expliquer, du moins en partie, cette augmentation de fréquence (Blais, 1965; De Grandpré et al., 1996). Plusieurs hypothèses ont été émises pour tenter d'expliquer l'expansion de ces peuplements. Notons, entre autres, la modification des pratiques sylvicoles de même qu'un contrôle accru des feux de forêt qui favoriserait le sapin baumier au détriment des autres espèces résineuses (Blais, 1983). Au Québec, les épidémies de TBE affectent des millions d'hectares

de forêt (55 M pour la dernière épidémie (Blais, 1983)), réduisant le volume de bois sur pied et ralentissant la croissance forestière (Jardon, 2001). L'impact des épidémies pour l'industrie forestière et les communautés vivant de cette industrie est évidemment lourd de conséquences.

Ainsi, cette recherche vise à vérifier, à l'aide des méga fossiles ligneux récupérés dans une tourbière, la présence et l'impact de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans le temps. L'âge de la tourbière à l'étude établi par datation au radiocarbone est évalué à environ 5 085 ans années calendaires avant l'actuel (beta-159831).

OBJECTIFS

Dans un contexte d'utilisation des mégafossiles ligneux enfouis dans une tourbière pour reconstruire la dynamique des peuplements forestiers de la région, ce projet avait comme objectifs :

1. Construire de longues chronologies pour deux espèces arborescentes, soit le sapin baumier et l'épinette noire;
2. Caractériser les périodes de croissance ainsi que les causes ayant induit les variations de cette croissance (climat, épidémies d'insectes, feux, etc.).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

DESCRIPTION DU SITE

Le site à l'étude est situé dans les Monts-Valin (48° 54' 06.96" N et 70° 36' 34.47" W), à environ 100 km au nord de Chicoutimi dans la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean (figure 1), à une altitude de 645 m au-dessus du niveau de la mer. Selon Saucier et al. (1998), le site appartient au domaine de la sapinière à bouleau blanc de l'est de la forêt boréale continue, dans la région écologique du Massif du mont Valin. Du point de vue géologique, le territoire appartient au Bouclier Canadien, province tectonique de Grenville, laquelle est caractérisée par des roches ayant subi un métamorphisme marqué, de même que de grands complexes d'anorthosite (Camiré et al., 1996). Le dépôt de surface entourant la tourbière, d'origine glaciaire, est composé de till indifférencié d'une épaisseur moyenne de plus de 1 mètre.

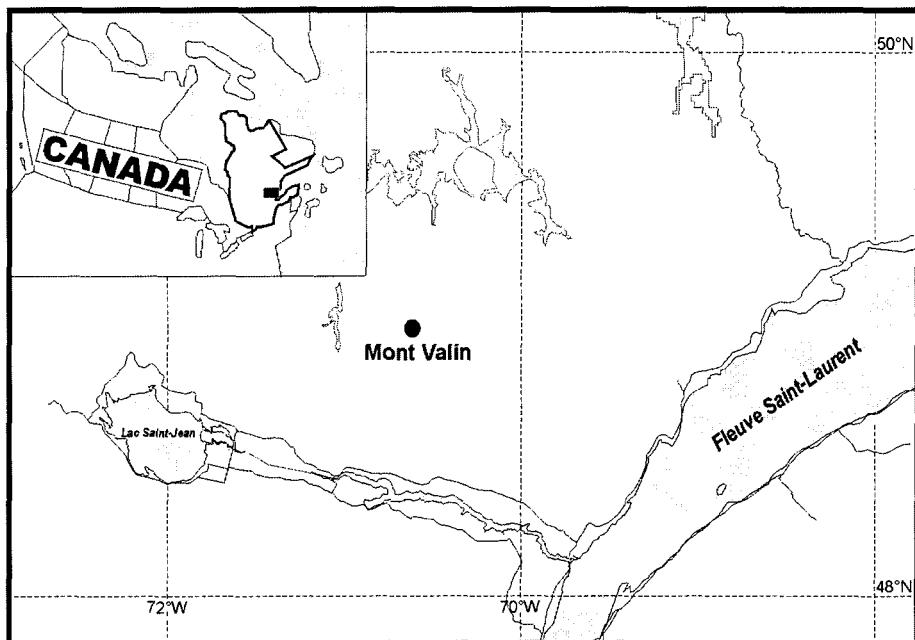


Figure 1 Localisation de la tourbière à l'étude dans les Monts-Valin.

Aucune station météorologique n'est située près du site à l'étude. Toutefois, de façon générale, la sapinière à bouleau blanc jouit d'une température moyenne annuelle variant de 0°C à 1°C. Les précipitations annuelles sont généralement inférieures à 1 000 mm. La saison de croissance est relativement courte, de 140 à 160 jours (De Grandpré et al., 1996). Pour fin de comparaison, les valeurs moyennes enregistrées à la station météorologique de Bagotville (48°20' N et 71° 00' W, 159m) située à environ 120 km plus au sud du site d'étude indiquent une température moyenne annuelle de 2,2°C et des précipitations annuelles se situant autour de 930 mm entre 1942 et 1990 (Environnement Canada, 1993).

Le site sélectionné est une tourbière ombrotrophe dont certaines sections répondent davantage aux critères de minérotrophie. Les tourbières ombrotrophes, souvent appelées « bog », sont des milieux où seuls les précipitations et les végétaux en voie de décomposition et d'humification fournissent les sels minéraux à la végétation environnante (Payette, 2001). Elles sont généralement dominées par les sphaignes et quelques espèces d'éricacée. Les tourbières minérotrophes, aussi connues sous l'appellation de « fen », renferment une végétation beaucoup plus diversifiée se développant en conditions humides. L'apport en éléments minéraux est assuré grâce à la circulation libre de l'eau provenant de sites adjacents (Payette, 2001).

Un inventaire des petites tourbières dans la région des Monts-Valin a été effectué en premier lieu dans le cadre d'une autre étude. Les tourbières recherchées devaient répondre à des critères particuliers, l'objectif étant de retracer le signal de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans le temps à travers les fèces de cette dernière. Les tourbières devaient être de superficie restreinte de façon à être bien entourées de forêt et ainsi capter le signal désiré, soit la pluie de crottin lors de périodes épidémiques. De plus, la superficie réduite permettait aux arbres situés en bordure de tomber dans la tourbe et de se conserver. La présence de sapin baumier en bordure était un critère essentiel puisque cette essence est l'hôte privilégié de la tordeuse. Le choix du site pour la présente étude, parmi les tourbières caractérisées lors de l'autre étude, a été basé

sur la présence abondante de troncs d'arbres enfouis détectés lors de travaux antérieurs. Les tourbières étant des milieux acides anaérobiques, les arbres enfouis dispersés dans la tourbe ont été préservés grâce à une décomposition lente du bois. De plus, le site était entouré de peuplements d'épinettes noires, de sapins et de quelques épinettes blanches âgées (plus de 200 ans) permettant plus facilement l'interdatation avec les arbres enfouis.

MÉTHODES

L'échantillonnage du territoire a été divisé en trois parties : l'échantillonnage de la forêt vivante, des troncs d'arbres morts hors sol et finalement, des troncs enfouis. La forêt vivante a été échantillonnée afin de documenter l'impact de la tordeuse sur le territoire au cours des trois derniers siècles, de même que pour la construction de longues chronologies en combinant par interdatation les séries obtenues d'arbres vivants et celles d'arbres morts.

Échantillonnage de la forêt vivante

La forêt actuelle en bordure de la tourbière était composée d'épinettes noires, de sapins baumiers, d'épinettes blanches et de quelques bouleaux blancs épars. Quelques petits mélèzes ont été observés à la surface de la tourbière. Une parcelle de 20m X 20m à partir de la limite forêt-tourbière a été délimitée dans un secteur représentatif. L'épinette noire dominait la strate arborescente supérieure (hauteur maximale de 19 mètres) tandis que le sapin baumier était retrouvé en proportion plus élevée dans la strate arborescente inférieure de même que dans la strate arbustive inférieure. Bien que présents à proximité de la parcelle, aucun bouleau blanc ou épinette blanche n'y ont été dénombrés. Tous les arbres, sapin et épinette, ont été récoltés. Une section transversale a été prélevée à la base de chaque tronc ayant un diamètre de 4cm et plus. Des relevés de végétation de la

strate arbustive de même que le pourcentage de recouvrement de la strate ligneuse présente dans la parcelle de 20m X 20m ont été effectués. La régénération de sapin et d'épinette noire (diamètre < 4cm) présente dans la parcelle a été récoltée en entier.

En plus des arbres vivants, une dizaine d'arbres morts mais encore sur pieds à l'intérieur de la parcelle ont aussi été échantillonnés. Une section a été récoltée à la base de chaque tronc.

Échantillonnage des troncs morts hors sol

Des échantillons d'environ une vingtaine d'arbres morts couchés au sol dans la tourbière mais non encore enfouis ont aussi été récueillis. Une rondelle a été récoltée le plus près de la base de l'arbre, c'est-à-dire à l'endroit où le diamètre était le plus important où juste au-dessus du système racinaire lorsqu'il était présent. La préservation de ce type d'échantillon s'est avérée cependant parfois déficiente. Le contact avec l'oxygène de l'air ambiant et l'action des insectes xylophages ont contribué à diminuer rapidement la qualité du bois. Dépendamment du temps écoulé depuis la mort des individus, les échantillons étaient plus ou moins intéressants à cause de la lecture difficile des cernes de croissance.

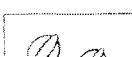
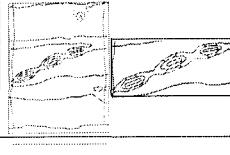
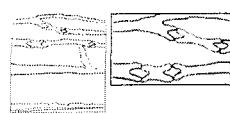
Échantillonnage des troncs d'arbres enfouis

Des transects d'environ un mètre de largeur par plusieurs mètres de longueur ont été creusés aux abords de la tourbière de façon à évaluer l'endroit présentant le plus de potentiel en matière d'arbres enfouis. Une fois ce site trouvé, les premières couches de tourbe ont été successivement enlevées à la pelle puis à l'aide d'une mini excavatrice. Une pompe à eau a été employée pour retirer l'excédent d'eau qui s'accumulait dans la fosse. Chaque tronc ou portion de tronc retrouvé a été numéroté puis cartographié à l'aide d'une station totale. Une partie de la surface de même que le sol minéral à différents endroits de la partie excavée ont aussi été cartographiés. Les sections complètes des troncs retrouvés dans la tourbe ont été rapportées au laboratoire. Ceux des feuillus ont volontairement été laissés sur place. Ils étaient facilement reconnaissables du fait que leur bois était excessivement fragile et qu'il passait d'une couleur blanche à bleu-vert lorsque mis en contact avec l'air. Il aurait été très difficile de construire des chronologies avec ces arbres étant donné le faible nombre observé et l'état de conservation du bois. La conservation des arbres récoltés a été assurée par la congélation. Pour les analyses, une rondelle a été prise à l'endroit où le diamètre était le plus grand. Lorsqu'il était impossible de voir une différence de grosseur entre les deux extrémités, chacune d'elle a été échantillonnée et analysée.

Analyses anatomiques

L'identification à l'espèce de chaque mégafosse ligneux récupéré a été effectuée. Cette identification a été rendue possible grâce aux caractéristiques anatomiques propres à chacune des espèces arborescentes. Cette étape a permis de documenter la nature du couvert forestier dans le passé. Pour en arriver à une identification fiable, les caractéristiques anatomiques suivantes, selon différents plan de coupe, ont été étudiées (figure 2) (Hoadley, 1990 ; Schweingruber, 1982):

Tableau 1 Résumé des principales caractéristiques anatomiques permettant la différenciation des espèces retrouvées dans la tourbière, à l'exception du bouleau blanc.

Canaux résinifères	Transition b. initial/b. final	Ponctuations (Champs de croisement)	Ponctuations (Trachéides de rayon)	Parois (Parenchyme de rayon)	Espèce
Absents	Lente	 Taxodioides	Trachéides de rayon absents	Nodulaires	Sapin baumier <i>Abies balsamea</i>
Absents	Habituellement modérée	 Taxodioides	Trachéides de rayon absents	Lisses	Cèdre blanc <i>Thuja occidentalis</i>
Présents (petits)	Abrupte	 Picéoides		—	Mélèze laricin <i>Larix laricina</i>
Présents (petits)	Modérée	 Picéoides		—	Épinette sp. <i>Picea</i> sp.

Il est à noter qu'aucun critère anatomique fiable ne permet de discriminer les différentes espèces du genre *Picea* entre elles. C'est pourquoi l'identification, dans ce cas précis, n'a été effectuée qu'au niveau du genre. En ce qui concerne les arbres vivants, l'espèce a été notée lors de l'échantillonnage.

Analyses dendrochronologiques

Les sections récoltées à partir des arbres vivants et morts hors sol ont été séchées puis finement poncées. Les méthodes classiques en dendrochronologie ont été appliquées pour la préparation, la mesure (précision de 0,01 mm) et la datation des échantillons (Stokes and Smiley, 1968; Swetnam et al., 1985). En ce qui concerne les arbres enfouis, ils ont été gardés au congélateur afin d'assurer leur conservation. Étant donné l'impossibilité d'utiliser le papier sablé avec ces derniers, celui-ci fut remplacé par des lames de rasoir de même que de la craie pour augmenter la résolution des cernes de croissance. Au moins deux rayons par échantillon, mort ou vivant, ont été préparés et mesurés.

Les séries temporelles brutes individuelles ont été interdatées sur une table lumineuse. L'interdatation est le procédé par lequel les valeurs recueillies lors de la mesure des cernes de croissance des échantillons sont datées dans le temps. Cette étape permet de retracer certaines erreurs techniques et de détecter les cernes discontinus ou absents (Swetnam et al., 1985). Les deux rayons des

chaque arbre ont d'abord été interdatés entre eux, puis les arbres vivants ensemble, les arbres morts hors sols et, enfin, les arbres enfouis. Les courbes de croissances des arbres morts de toutes catégories ont finalement été regardées contre les arbres vivants pour trouver un recouplement possible dans le temps. La vérification de l'étape d'interdatation a été assurée par le programme COFECHA (Holmes, 1983). Celui-ci produit une chronologie maîtresse à partir de la moyenne de la largeur des cernes de croissance des individus d'un même groupe puis indique les problèmes de mesure potentiels en se basant sur la corrélation des individus obtenue par rapport à la chronologie préalablement construite. Des changements ont été apportés ou les échantillons problématiques rejetés après vérification lorsque le programme relevait des irrégularités d'interdatation. Les données retenues, c'est-à-dire celles présentant les meilleures corrélations entre-elles, ont par la suite été standardisées à l'aide du logiciel ARSTAN (Cook, 1985). La standardisation permet de retirer les tendances reliées à l'âge et stabilise la variance de telle sorte qu'elle est approximativement la même à travers toute la longueur des séries temporelles. Cette étape permet la comparaison des arbres entre eux malgré les différences d'âge, de taille et de provenance. Le programme ARSTAN construit une chronologie de croissance radiale indicée pour l'ensemble des arbres sélectionnés. L'extraction des tendances a été faite en deux étapes. Tout d'abord, une régression linéaire ou une fonction exponentielle négative a été appliquée à chaque série, selon le cas, suivi d'une fonction spline cubique (cubic smoothing spline). Chaque valeur mesurée des séries a été divisée par la valeur

de la courbe ajustée à celles-ci pour produire les courbes de croissance indicées. Une fonction spline cubique ayant une fréquence de réponse de 50% à 50 ans a été utilisée. Les courbes de croissance indicées calculées avec une fonction spline de cette flexibilité retiennent plus de 90% de la variance des séries originales pour une période ≤ 30 ans. Cela signifie que presque tous les changements affectant la largeur des cernes se produisant sur une période de moins de trois décennies ont été préservés dans les courbes de croissance indicées. Ainsi, la plupart des effets généralement à court terme des épidémies de TBE ont été retenus dans les courbes indicées. De plus, lors du traitement des données de croissance, l'autocorrélation a aussi été conservée pour préserver les réductions de croissance associées à la TBE. L'autocorrélation réfère à la corrélation existante entre la valeur de mesure d'une année par rapport aux années passées et suivantes. La sélection des individus pour la construction des chronologies d'arbres enfouis s'est fait à partir de deux critères principaux, soit la localisation des individus à une profondeur similaire et une excellente corrélation (supérieure à 0,40) entre leur patron de croissance respectif. Les sapins et mélèzes retrouvés à l'intérieur de la tourbière n'ont pu être interdatés avec certitude, un des deux critères de sélection, ou encore les deux, n'ayant pu être atteints. En conséquence, les mégafossiles d'épinettes étaient les seuls en nombre suffisant pour permettre la construction de telles chronologies.

La croissance des sapins présents dans la parcelle d'échantillonnage a été comparée à celle des épinettes par une analyse de corrélation effectuée à l'aide du programme MATRIX dans le but de vérifier la similitude des patrons de croissance entre les deux espèces. La période de temps sélectionnée pour l'analyse de corrélation, soit entre 1870-2001, a été choisie de façon à s'assurer que tous les individus étaient représentés pour la comparaison.

La localisation des périodes épidémiques a été effectuée à l'aide du programme OUTBREAK puis de façon visuelle sur les courbes de croissance. Ce programme permet de vérifier l'occurrence des épidémies selon des critères de durée et d'importance des réductions de croissance détectées. Chaque individu inclus dans les chronologies indiquées des sapins et épinettes vivantes a été évalué de cette façon. Par la suite, les réductions de croissance de tous les autres individus non inclus dans les chronologies mais datés ont aussi été examinées pour vérifier s'ils présentaient les mêmes périodes de réduction de croissance. Le même traitement a été appliqué pour évaluer les périodes de réduction de croissance des épinettes composant les chronologies flottantes. Les critères suivants ont été vérifiés :

- La durée de la réduction de croissance doit être au minimum de 5 ans;
- La chute de croissance maximale doit dépasser 1,28 écart type de la chronologie corrigée ou 1 écart type pour les épidémies mineures;

- Le patron de la chute de croissance forme un U ou un V;
- Les chronologies brutes montrent une forte reprise de croissance perceptible après la chute.

Ces critères ont été tirés de l'étude de Jardon (2001) sur l'analyse temporelle et spatiale des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec dans laquelle il a démontré l'efficacité de ces derniers pour mettre en évidence les différentes périodes épidémiques au cours des derniers siècles.

Lors d'un projet de recherche antérieur, des échantillons de matières végétales (feuilles, graines et bouts de bois de résineux) ont été récoltés à différentes profondeurs de la tourbière, soit à environ 25m du site excavé, pour obtenir des dates au radiocarbone (Simard, en prep.). Tout d'abord, des échantillons ont été pris à la base pour connaître l'âge approximatif de sa formation, à 90 cm pour connaître la date de réduction du nombre de macrorestes d'arbres, à 57 cm pour situer la transition ombratrophe-minérotrophe et à 37 cm pour avoir une date intermédiaire entre l'époque contemporaine et celle de transition de la tourbière. La méthode sélectionnée fut celle dites « Accelerator Mass Spectrometry » ou AMS du laboratoire Beta Analytic, inc., Miami. Elle a l'avantage de nécessiter très peu de matériel pour une datation précise. Les âges radiocarbone obtenus ont, par la suite, été calibrés (Stuiver et al., 1998 ; Talma et

Vogel, 1993). La calibration permet de convertir les âges BP (BP signifiant avant 1950 considéré comme l'actuel) en années calendaires.

RÉSULTATS

L'analyse anatomique et dendrochronologique a été fait sur un total de 272 échantillons mais, de façon générale, en considérant toutes les catégories d'arbres échantillonnés (vivants, morts ou enfouis), très peu ont contribué à l'élaboration des chronologies finales, soit environ 30 à 35% (tableau 2). Cependant, toutes espèces et catégories confondues, un pourcentage plus important d'individus ont pu être interdatés, soit environ 63%. Le succès d'interdatation chez les arbres enfouis uniquement fut très faible. Seulement 23 échantillons sur les 131 identifiés anatomiquement, soit moins de 18%, ont pu être utilisés pour former des chronologies nouvelles ou encore s'ajouter à celles des arbres vivants.

Tableau 2 Tableau récapitulatif du nombre d'arbres échantillonnés, interdatés et retenus, par catégorie, pour l'établissement des chronologies.

Arbres		Sapin baumier <i>Abies balsamea</i>	Épinette sp. <i>Picea sp.</i>	Autres
	Totaux (n)	72	186	14
	Vivants (n)	53	63	0
	Morts hors sol (n)	5	20	0
	Enfouis (n)	14	103	14
	Interdatés (%)	86	54	0
	Chronologies (%)	29	35	0

De plus, une grande différence au niveau du nombre de cernes de croissance a été observée entre les arbres vivants et ceux enfouis utilisés pour l'élaboration des chronologies (tableau 3). Cette différence a aussi été observée chez les arbres non utilisés dans les chronologies. Les arbres vivants, en général, possédaient un nombre moyen de cernes de croissance beaucoup plus élevé que les arbres enfouis.

Tableau 3 Comparaison du nombre de cernes de croissance des arbres vivants et enfouis.

		Nombre de cernes		
Arbres		Moyen	Minimal	Maximal
	Vivants	139	41	245
	Enfouis	69	39	126

ARBRES VIVANTS

Identification des espèces et structure d'âge

La forêt située en bordure de la tourbière est classée, selon les normes d'inventaire forestier, comme étant une pessière, c'est-à-dire que l'épinette noire occupe au moins 75% de la surface terrière de la partie résineuse. Au total, 116 individus ont été récoltés à l'intérieur de la parcelle de 20m X 20m située à l'intérieur de la forêt vivante. De ce nombre, 63 étaient des épinettes noires et 53

des sapins baumiers. Aucune autre espèce arborescente n'a été observée dans la parcelle. Toutefois, des épinettes blanches et quelques bouleaux blancs se trouvaient à proximité du secteur d'étude de même que certains petits mélèzes, situés à l'intérieur même de la tourbière.

La structure d'âge des sapins et épinettes d'un diamètre de 4 cm et plus à hauteur de poitrine (DHP) prélevés à l'intérieur de la parcelle couvre une période de 200 ans (figure 2). L'âge de chaque individu a été évalué à la base de l'arbre, à l'interface tige-sol. Il est connu que l'interface tige-racine peut s'être enfouie avec le temps. L'âge attribué aux arbres des différentes espèces doit donc être interprété comme étant un âge minimal. L'établissement des arbres a, en réalité, eu lieu plus tôt dans le temps.

En considérant l'âge à l'interface tige-sol, la structure d'âge des sapins et des épinettes semble être étalée dans le temps. Toutefois, un pourcentage plus important d'individus, soit 58% des épinettes sont retrouvées dans le premier siècle (1750-1850) couvert par l'étude. En ce qui concerne les sapins, l'inverse est observé. Près de 90% des individus sont retrouvés entre 1850-1950. Plus spécifiquement, la plus grande concentration d'individus est observée entre les années 1890-1900, soit 32% de tous les sapins.

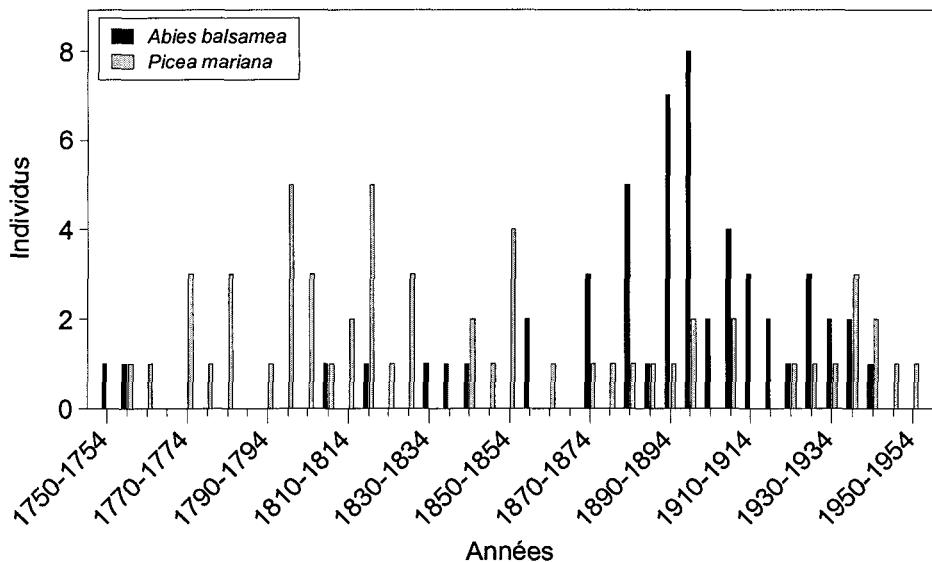


Figure 2 Structure d'âge (classe de 5 ans) des épinettes noires et sapins baumiers présents dans la parcelle étudiée (âge minimal).

Analyses dendrochronologiques

Tous les sapins et épinettes provenant de la forêt vivante ont subi le processus d'interdatation. Comme l'objectif était d'établir une courbe de croissance représentative de la moyenne des individus présents dans le milieu, uniquement ceux possédant une corrélation entre eux supérieure à 0,40 ont été retenus pour l'établissement de la chronologie de chaque espèce. Cependant, quelques individus ayant une corrélation légèrement plus faible mais supérieure à 0,33 (corrélation minimale dans l'intervalle de confiance de 99% = 0,3281) ont été retenus puisqu'ils permettaient d'allonger la chronologie vers le passé. Les individus ayant une croissance ne répondant pas aux facteurs environnementaux comme les autres ont été exclus. La chronologie indiquée de sapin baumier

constituée de 35 rayons provenant de 21 individus couvre une période allant de 1751 à 2001 (figure 3). Celle de l'épinette noire, constituée de 77 rayons provenant de 48 individus (35 arbres vivants, 8 arbres morts hors sol et 5 arbres enfouis) s'étend de 1718 à 2001 (figure 4).

La croissance des individus a été caractérisée par des périodes de réduction importante. Les périodes où la chute maximale dépasse 1,28 écart type de la moyenne des sapins pour une période minimale de 5 ans se situent entre 1974-1980, 1944-1953, 1920-1929, 1812-1825, 1787-1798 et 1758-1767 (figure 3). Aucune réduction abrupte supplémentaire pouvant correspondre à une épidémie mineure, soit une réduction minimale d'un écart type, n'est observée chez le sapin.

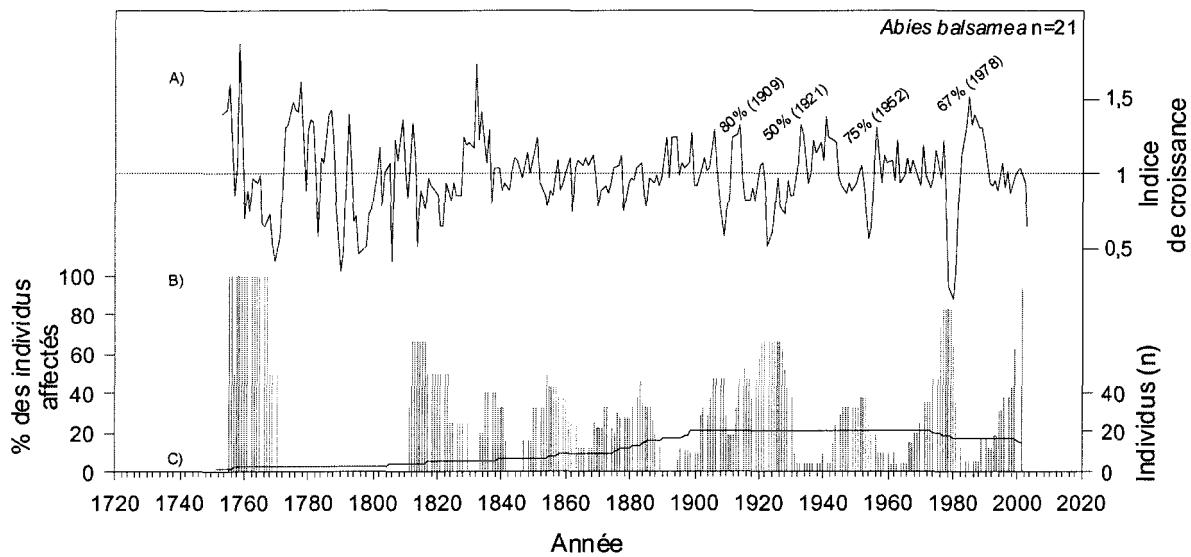


Figure 3 A) Chronologie indicée de sapin baumier (*Abies balsamea*). B) Histogramme du pourcentage d'individus montrant une réduction de croissance supérieure à 1,28 écart-type pour une année donnée. Les chiffres au-dessus de la chronologie indiquent le pourcentage d'individus présentant le maximum de réduction de croissance pendant la même année. C) Nombre d'individus constituant la chronologie à chaque année.

Pour la période de 1974-1980, près de 90% des sapins constituant la chronologie ont été affectés. De ce nombre, 67% présentaient le maximum de réduction de croissance la même année, soit en 1978. Pour le groupe des sapins (incluant les individus interdatés mais exclus de la chronologie), 77% montraient cette période de réduction et 50% de ceux-ci atteignaient le maximum en 1978. Entre 1944-1953, 40% des sapins inclus dans la chronologie ont subi une réduction de croissance importante et 75% de ces derniers ont atteint le maximum de perte de croissance en 1952. Pour tous les sapins échantillonnés et datés, 45% présentaient cette période, 1952 étant l'année de plus faible croissance pour 65% d'entre eux. Pour la période 1920-1929, 67% des sapins de la chronologie ont subi une perte de croissance entre 1920-1929, l'année ayant la plus faible

croissance étant située en 1921. Globalement, 65% des sapins datés ont démontré une perte de croissance pour cette période et le maximum fut atteint en 1921 par 41% de ces derniers.

D'autres périodes de faible croissance ont été identifiées par le programme OUTBREAK entre 1812-1825, 1787-1798 et 1758-1767. Toutefois, la chronologie durant ces périodes est plus faiblement représentée, soit moins de 10 individus présents.

En ce qui concerne l'épinette noire, les périodes dépassant 1,28 écart type pour une période minimale de 5 ans chez la moyenne des individus se situent entre 1976-1980, 1943-1953, 1759-1767 et 1722-1730. Des périodes de réductions de croissance correspondant à un écart type sont observées entre 1913-1922 et 1787-1795 (figure 4).

La période épidémique la plus récente, entre 1976-1980, fut enregistrée chez plus de 80% des individus inclus dans la chronologie d'épinette noire, 40% de ceux-ci ayant la plus forte réduction de croissance en 1978. Par comparaison, 79% de toutes les épinettes échantillonnées et datées présentaient aussi cette période de réduction et 47% de ces dernières atteignaient le minimum en 1978. Près de 70% des arbres de la chronologie présentent une réduction de croissance importante entre 1943-1953. De cette fraction, 68% ont eu la plus faible

croissance en 1952. Près de 60% des épinettes en général possèdent cette période de réduction de croissance. L'année 1952 est celle présentant la plus faible croissance pour 55% de tous les arbres affectés. En ce qui concerne la période de 1913-1922, l'impact de la TBE semble avoir été plus faible chez les épinettes puisque la réduction de croissance n'est détectée par le programme OUTBREAK qu'à partir du critère correspondant à un écart type. Par contre, près de 70% des épinettes présentent cette période de plus faible croissance, le maximum étant atteint par 32% de ces individus en 1917. Elle est aussi observée chez près de 60% de toutes les épinettes datées, 34% de ces 60% ayant eu la plus faible croissance en 1914.

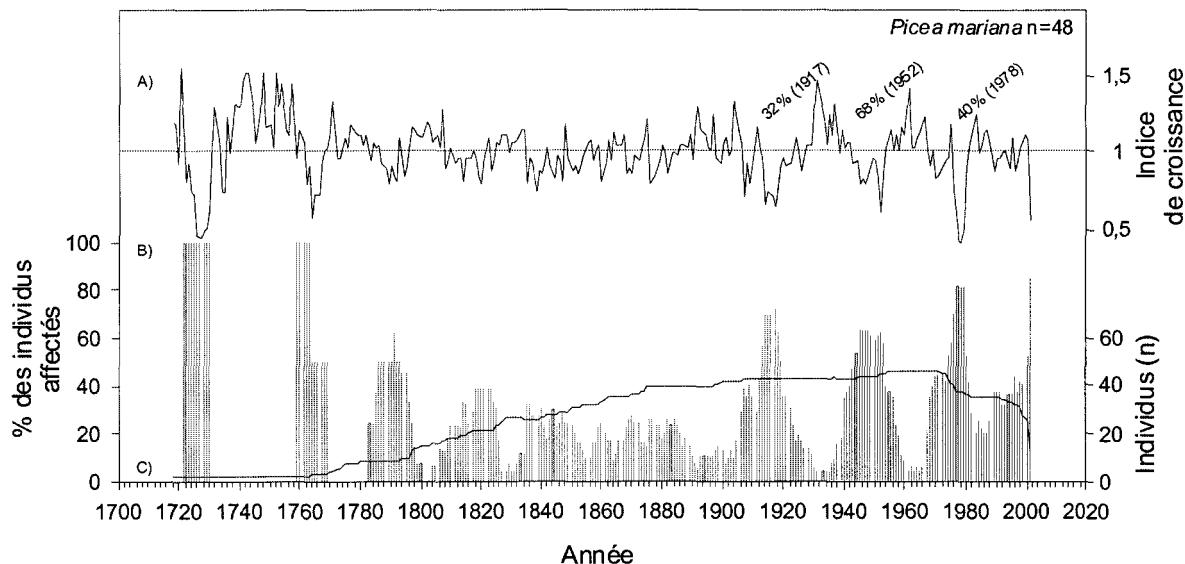


Figure 4 A) Chronologie indicée de l'épinette noire (*Picea mariana*). B) Histogramme du pourcentage d'individus montrant une réduction de croissance supérieur à 1,28 écart-type pour une année donnée. Les chiffres au-dessus de la chronologie indiquent le pourcentage d'individus présentant le maximum de réduction de croissance pendant la même année. C) Nombre d'individus constituant la chronologie à chaque année.

D'autres périodes de réduction de croissance entre 1787-1795, 1759-1767 et 1722-1730 ont été identifiées par le programme OUTBREAK. Toutefois, la croissance des arbres est plus faiblement représentée durant ces périodes dans la chronologie, soit moins de 10 individus présents. Il est quand même intéressant de noter que ces périodes soient synchrones avec le sapin.

Lors de périodes de stress intense, il arrive que les arbres cessent de former du bois en un endroit particulier ou sur la tige entière. Le pourcentage de cernes absents est très faible chez les épinettes et sapins étudiés, respectivement de 0,109% et 0,327%. Chez les épinettes, 8% de tous les cernes manquants ont été notés lors des périodes de réduction de croissance répertoriées. Tous ceux répertoriés chez les sapins l'ont été pendant les périodes de réduction de croissance importante, particulièrement aux années maximales de perte de croissance énumérées précédemment (1917, 1922, 1978). Toutefois, les deux espèces résineuses semblent réagir de façon similaire aux facteurs environnementaux, de par l'excellente corrélation d'une valeur de 0,791 entre les deux essences pour la période se situant entre 1870-2001.

ARBRES ENFOUIS

Identification des espèces

Au total, 141 pièces de bois ont été retirées de la tourbière sur une surface d'environ 20 mètres de longueur par 10 mètres de largeur, pour une profondeur

maximale d'environ 1,4 mètres jusqu'au sol minéral. Parmi les 141 pièces de bois récupérées, cinq différentes espèces ont été dénombrées. L'épinette (*Picea sp.*) est l'espèce la plus abondante avec ses 103 représentants. Le sapin baumier compte 14 individus, le mélèze laricin 11 et le thuya occidental 2 individus. Seulement un individu de feuillus, soit le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.) a été identifié. Neuf autres pièces de bois n'ont pu être identifiées parce qu'elles étaient trop décomposées pour permettre une identification fiable.

Distribution des arbres enfouis dans la tourbière

La stratigraphie des arbres enfouis dans la tourbière, dispersés plutôt uniformément sur le plan vertical, laisse présumer d'une accumulation de matériel constante et régulière (figure 5). La conservation des arbres fossiles était relativement bonne à travers tout le profil, excepté en ce qui concerne les arbres retrouvés immédiatement sous la surface de la tourbe où l'état de décomposition était souvent plus avancé.

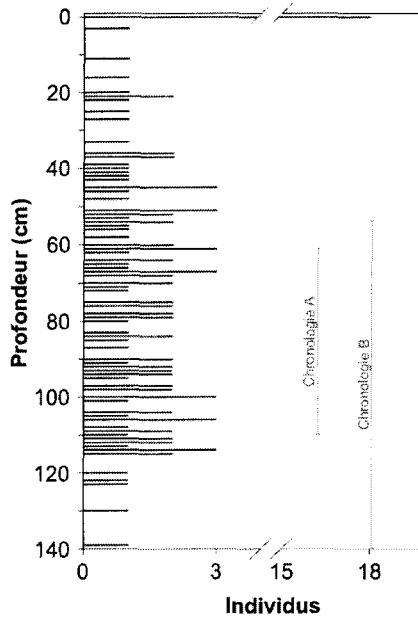


Figure 5 Distribution des arbres enfouis dans la tourbière. La localisation des échantillons ayant servi à la construction des deux chronologies flottantes est indiquée par les lignes verticales grises.

Des échantillons sélectionnés à différentes profondeurs, à une distance d'environ 25m du site excavé, ont été datés à l'aide du radiocarbone avec la méthode AMS, dans une étude antérieure. Ces dates sont présentées à titre indicatif (figure 6). Elles permettent d'avoir une idée de la vitesse d'entourbement du site dans le temps. La figure 6 suggèrent que, depuis la formation de la tourbière jusqu'à 1970 BP, le taux d'accumulation de tourbe semblait plutôt lent comparé à celui depuis 1970 BP jusqu'à nos jours. Il faut cependant être prudent dans l'interprétation de la courbe puisque la tourbe est toujours moins décomposée et fragmentée près de la surface qu'en profondeur. Ces données reflètent donc, en partie, cette compaction de la tourbe présumée.

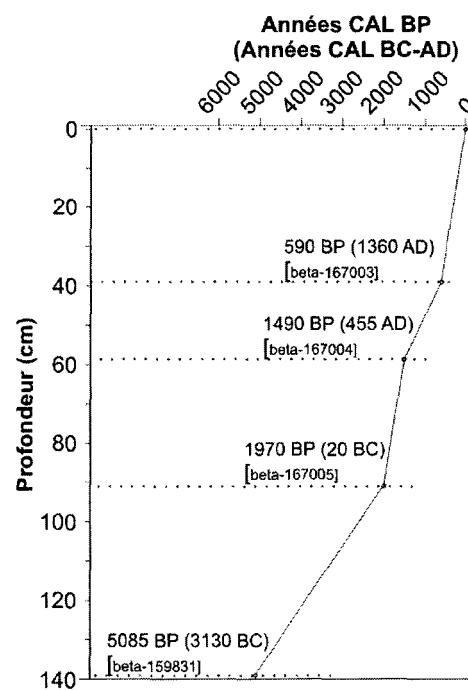


Figure 6 Accumulation de la tourbe dans la tourbière à l'étude selon les dates ^{14}C obtenues par la méthode AMS dans une étude antérieure.

Analyses dendrochronologiques

Tous les arbres fossiles récoltés dans la tourbière ont été analysés sur le plan anatomique mais aussi dendrochronologique. Deux chronologies flottantes, c'est-à-dire qui n'ont présentement encore aucun chevauchement dans le temps avec la chronologie des arbres vivants et entre elles, ont pu être construites à partir des épinettes seulement (figure 7).

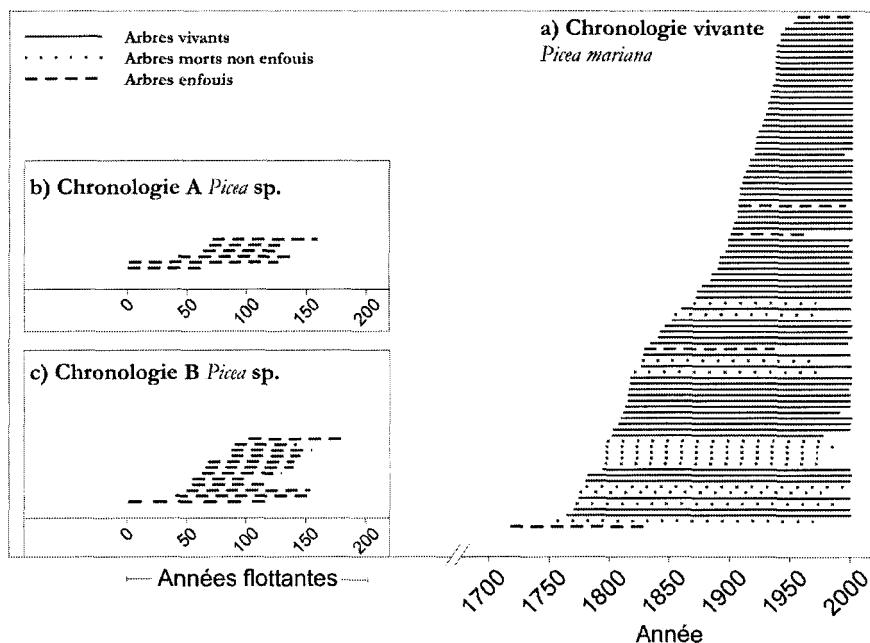


Figure 7 Datation chronologique des épinettes de la tourbière. a) Composition de la chronologie des épinettes vivantes b) et c) Composition des chronologies flottantes d'épinettes. Ces chronologies n'ont aucun chevauchement entre elles ni avec les arbres vivants et n'ont pas été situées dans le temps.

Les périodes de réduction de croissance potentiellement associées à la TBE chez les arbres fossiles ont été évaluées avec les mêmes critères que ceux utilisés pour les arbres provenant de la forêt actuelle.

Malgré que des arbres enfouis aient été retrouvés tout le long du profil vertical de la tourbière, beaucoup n'ont pu être interdatés. Certains parmi ceux retrouvés dans les 20 premiers centimètres ont pu être situés dans le temps grâce aux chronologies des arbres vivants. À partir d'environ 55cm jusqu'à la base de la tourbière, d'autres troncs ont été utilisés pour former des chronologies flottantes. Toutefois, aucun échantillon retiré entre les 20 et 55 premiers centimètres de tourbe n'a pu être interdaté malgré qu'ils possédaient un nombre suffisant de cernes pour espérer un succès.

La première chronologie flottante d'épinette, la chronologie A, est composée de 19 séries provenant de 6 individus et couvre une période de 159 ans (figure 8). Les individus composant cette chronologie ont été retrouvés à une profondeur se situant entre 0,61m et 1,10m, pour une profondeur moyenne d'environ 0,82m. La croissance des individus enfouis a été caractérisée par 4 périodes de croissance réduite : la période I, d'une durée de 9 ans correspond à une réduction de croissance supérieure à 1,28 écart type. Deux autres périodes d'une durée respective de 12 ans (période II) et 11 ans (période IV) ont été classifiées comme étant des épidémies mineures puisqu'elles répondent au critère de réduction de croissance d'au moins un écart type. La période III ne répond pas au critère de durée minimale de 5 ans mais présente par contre une réduction de croissance minimale de plus de 1,28 écart type. Cette période correspond probablement à une épidémie puisqu'elle possède visuellement les caractéristiques associées à la

TBE, soit une réduction en forme de « V » ou de « U » et peu de variations interannuelles. Cette réduction de croissance couvre une période de 13 ans.

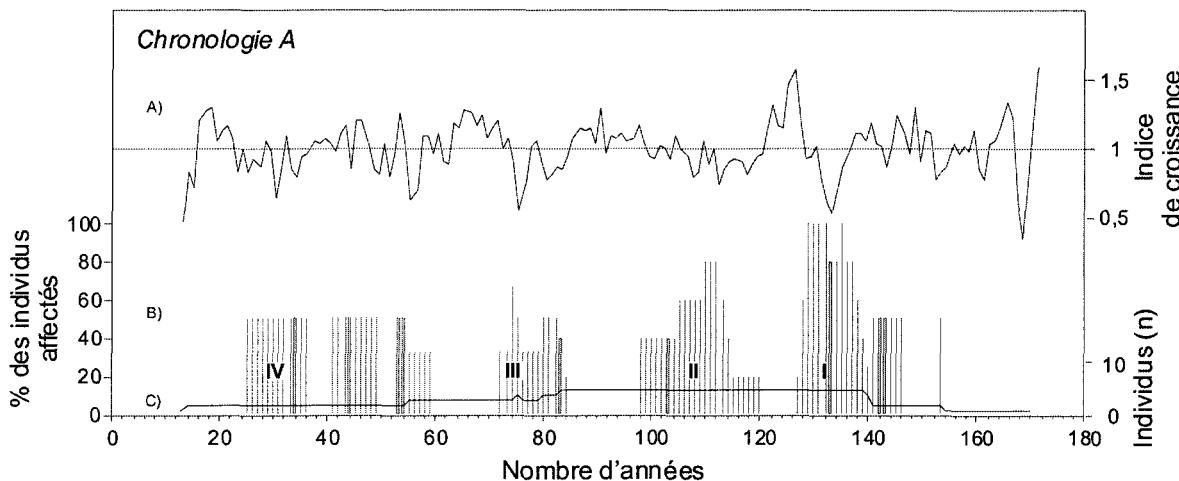


Figure 8 A) Chronologie A indicée de l'épinette (*Picea* sp.). B) Histogramme du pourcentage d'individus montrant une réduction de croissance supérieure à 1,28 écart type pour une année donnée. C) Nombre d'individus constituant la chronologie à chaque année.

Lors de la période I, une réduction de croissance a été notée chez 100% des individus. De ceux-ci, 50% affichaient une réduction maximale la même année. Lors de la période II, 80% des individus ont enregistré une réduction de croissance. La période III est observée chez 60% des arbres inclus dans la chronologie. En ce qui concerne la période IV, 50% des individus ont enregistré cette réduction. La chronologie, à cet endroit, ne compte cependant que deux individus.

La seconde chronologie d'épinette, la chronologie B, est composée de 22 séries provenant de 11 individus et couvre une période de 191 ans (figure 9). Les

individus composant cette chronologie ont été retrouvés entre 0,53m et 1,40m, pour une profondeur moyenne d'environ 1m.

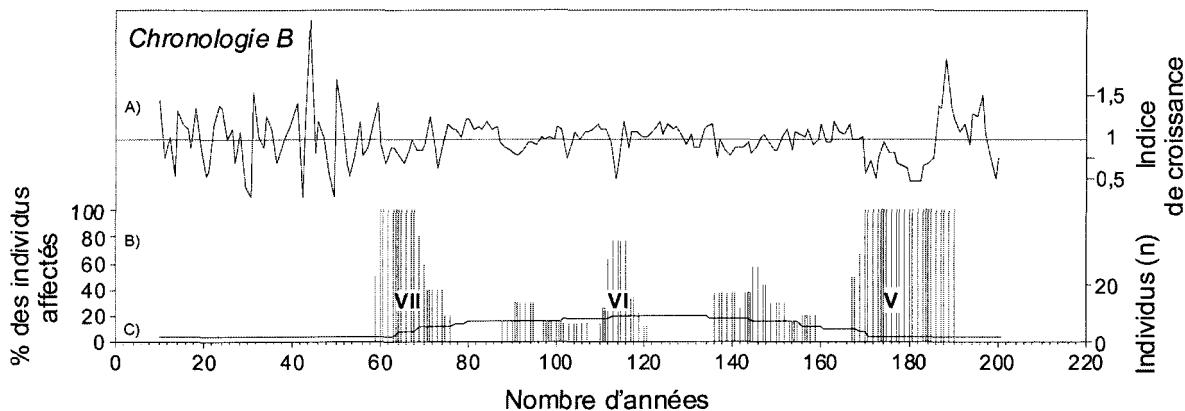


Figure 9 A) Chronologie B indicée de l'épinette (*Picea sp.*). B) Histogramme du pourcentage d'individus montrant une réduction de croissance supérieure à 1,28 écart type pour une année donnée. C) Nombre d'individus constituant la chronologie à chaque année.

Deux périodes de réduction de croissance ont été identifiées comme étant potentiellement causées par la TBE. La période VI couvre un épisode de 5 ans et la périodes VII, un épisode de 10 ans. À la période VI, 78% des arbres inclus dans la chronologie ont subit la première diminution de croissance importante et tous ont atteint le maximum de réduction la même année. Pour ce qui est de la période VII, tous les arbres inclus dans la chronologie à cette époque présentaient le même ralentissement de croissance. La chronologie est cependant très faiblement représentée dans cette section, soit seulement 2 individus. La période V n'est composée que d'un seul individu et ne reflète peut-être pas la croissance générale des arbres à cette période. Le tableau 4 résume les périodes épidémiques mises

en évidence par le programme OUTBREAK de même que de façon visuelle pour les deux chronologies flottantes.

Tableau 4 Résumé des périodes épidémiques des chronologies A et B.

Période	Durée (année)	% individus affectés	Intensité (écart type)	Intervalle de temps entre 2 épidémies (année)
Chronologie A	I	9	100%	Forte (1,28 écart type)
	II	12	80%	Faible (1 écart type)
	III	13	60%	Forte (1,28 écart type)
	IV	11	50%	Faible (1 écart type)
Chronologie B	V	24	100%	Faible (1 écart type)
	VI	5	78%	Forte (1,28 écart type)
	VII	10	100%	Forte (1,28 écart type)

DISCUSSION

COMPOSITION DES ESPÈCES DANS LE TEMPS

La forêt en place actuellement sur le site d'étude est composée majoritairement d'épinettes noires et de sapins baumiers. Aucun indice d'un feu majeur ayant pu affecter le patron d'installation des semis dans le peuplement depuis près de trois siècles n'a été observé sur le terrain. Le patron d'installation de la régénération d'épinette noire après feu est caractérisé par l'installation rapide des semis, dans un délai maximal de cinq ans après perturbation (St-Pierre et al., 1992). Toutefois, l'établissement de structures d'âge à partir d'arbres adultes donne des résultats plutôt mitigés. Il est maintenant connu que l'estimation de l'âge à la base de l'arbre chez les épinettes noires adultes sous-estime de façon importante l'âge réel de ces dernières à cause de la production de racines adventives (DesRochers et Gagnon, 1997). Ce phénomène s'amplifie avec l'âge des individus (Gagnon et Morin, 1990). Malgré un décalage dans le temps, une installation importante d'individus est généralement observée dans le passé à la suite d'un feu. Cela semble être le cas pour les épinettes, un plus grand nombre étant retrouvé entre 1770-1854 (figure 2). Il semble probable que ces individus se soient établis après un feu qui aurait eu lieu avant 1750. Les deux plus vieilles épinettes retrouvées pourraient potentiellement être des survivants, bien qu'elles ne montraient aucun indice du passage d'un feu. L'épinette noire se reproduit par graine, principalement après feu. Mais la reproduction végétative sous forme de

marcottes est très importante surtout dans les sites où la mousse s'accumule rapidement pour recouvrir les branches basses des semis et des jeunes arbres (Viereck et Johnson, 1990). Les individus retrouvés entre 1860-1954 pourraient provenir de la multiplication végétative, l'origine exacte des arbres étant difficile à établir chez ceux plus âgés.

L'évaluation exacte de l'âge chez le sapin est une tâche tout aussi difficile à accomplir que chez l'épinette noire, la production de racines adventives ayant été observée chez cette espèce (Parent et al., 2000). De plus, il a été démontré que les sapins poussant sous couvert pouvaient cesser de former des cernes de croissance pendant plusieurs années (Parent et al., 2002). En considérant toujours l'hypothèse d'un feu survenu avant 1750, il est possible que les deux individus observés entre 1750-1760 soient des survivants. Ces derniers auraient pu agir comme semencier et engendrer les sapins observés plus tard dans la structure d'âge.

Outre le feu, la tordeuse des bourgeons de l'épinette est un facteur de perturbation important en forêt boréale. Le sapin, hôte privilégié de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, est une espèce fortement affectée par cet insecte (MacLean, 1984 ; Morin et Laprise, 1990; Bergeron et al., 1995). Certains auteurs font mention d'une période épidémique entre 1870-1880 à quelques endroits au Québec, entre autre dans la région du Saguenay (Jardon, 2001 ; Krause, 1997).

Malgré que Jardon (2001) qualifie cette épidémie d'intensité faible à moyenne, l'hypothèse que le peuplement ait été affecté par la tordeuse à cette période est avancée. Elle serait parvenu à provoquer la mort d'individus adultes créant ainsi une ouverture de canopée favorable à la reprise de croissance des jeunes semis déjà en place à cette époque, expliquant le nombre élevé de sapins retrouvés entre 1880-1900 (Parent et al., 2000). Les individus retrouvés entre 1810-1874 auraient survécu à la tordeuse. Plusieurs d'entre eux démontrent d'ailleurs une forte réduction de croissance vers la fin des années 1860, début des années 1870.

Ces résultats suggèrent que les épidémies de tordeuse et possiblement le feu, deux perturbations majeures, ont possiblement influencé la dynamique de la forêt actuelle.

Pour les arbres enfouis, les caractéristiques anatomiques ont permis d'identifier 5 espèces parmi le lot de 141 pièces de bois récupérées dans la tourbière, soit l'épinette sp. (*Picea* sp.), le sapin baumier, le mélèze laricin, le thuya occidental et le bouleau à papier. La forêt actuelle entourant le site à l'étude est majoritairement composée de sapins baumiers et d'épinettes noires avec quelques vieilles épinettes blanches et quelques feuillus épars. La composition semble avoir varié légèrement en nombre d'espèce dans le temps. La tourbière est âgée approximativement de 5 085 ans Cal BP (Beta-159831) et a une profondeur d'environ 140cm. Entre 140 et 100cm, seulement des pièces de sapin et

d'épinette ont été récupérées. Dans les 25cm suivants, deux thuyas ont été retrouvés. C'est à partir de cette même profondeur et ce, jusqu'à la surface que des mélèzes sporadiques ont été récupérés. Une analyse macrofossile de la tourbière a été effectuée antérieurement lors d'une autre étude (Simard, en prép.). Selon les résultats de Simard, un changement de structure de la tourbière du statut minerotrophe vers un statut ombrótrope se serait produit il y a environ 1490 ans CAL BP. C'est à cette époque que les mousses brunes du genre *Drepanocladus* dominant la tourbière ont été remplacées par les sphagnes. De plus, à la même période, il y aurait disparition de la quasi totalité des bouleaux blancs, sapins et mélèzes, qui jusqu'alors étaient nombreux, de même qu'une réduction importante du nombre de macrorestes d'épinette noire. Contrairement à ce que les analyses macrofossiles suggèrent, beaucoup de sapins et épinettes enfouis ont été retrouvés tout le long du profil vertical de la tourbière suggérant qu'ils provenaient de la forêt environnante. Des épisodes de feux importants durant cette période ont aussi été démontrés par l'analyse macrofossile des charbons (Simard, en prep.).

De tous les feuillus rencontrés lors de l'excavation de la tourbière, beaucoup portaient des traces de dents de castor. Il est reconnu que parmi tous les agents déclencheurs de l'entourbement d'un site par paludification, l'activité du castor (*Castor canadensis* Kuhl) n'est pas à négliger (Payette, 2001). Le castor peut modifier les cours d'eau et provoquer un rehaussement de la nappe phréatique et entraîner la paludification des rives des petits bassins de drainage (Naiman et al.,

1988) et par le fait même, avoir un impact dans l'évolution de la végétation en modifiant le paysage.

TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE

Les arbres échantillonnés présentent plusieurs périodes de réduction de croissance synchrones avec celles répertoriées dans la littérature (Blais, 1965 ; Morin et Laprise, 1990 ; Morin et al., 1993 ; Krause, 1997 ; Jardon, 2001 ; etc.).

Période 1974-1980

Les chronologies de sapin et d'épinette montrent une forte réduction de croissance puis une reprise abrupte pour la période 1974-1980. La chute maximale de croissance se retrouve en 1978 chez plus de 85% des individus, toutes espèces confondues. Cette période épidémique a été recensée dans plusieurs études à travers le Québec (Blais, 1985 ; Morin et Laprise, 1990 ; Krause et Morin, 1995 ; Jardon, 2001). Le début et la fin de l'épidémie, de même que le maximum de chute de croissance diffèrent légèrement dépendamment du secteur d'étude. Il est toutefois clair que cette épidémie fut sévère et eu un impact important sur la croissance. Elle aurait causé des pertes forestières au Québec estimées entre 139 000 000 m³ à 238 000 000 m³ (Boulet et al., 1996). Selon Morin et Laprise (1990), l'épidémie aurait duré environ 14 ans et aurait entraîné la

mort d'une bonne partie des sapins matures dans la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean.

Période 1943-1953

Selon Pilon et Blais (1961), d'après des rapports de relevés d'insectes forestier (Forest Insect Survey reports), le nombre d'insectes aurait atteint des proportions épidémiques au Saguenay-Lac-Saint-Jean entre 1946 et 1949. Les sapins et épinettes du secteur des Monts-Valin présentent une réduction de croissance significative à partir de 1943 jusqu'en 1953, le maximum étant atteint en 1952 chez les deux espèces. Le patron de croissance (figures 3, 4) suggère une défoliation peut-être plus légère au départ, une faible reprise de croissance puis une défoliation sévère. Cette période de réduction de croissance sous forme de deux vagues de défoliation consécutive a aussi été observée par Blais (1962 ; 1965) dans la région du Parc des Laurentides et fut caractérisée comme très sévère. Morin et Laprise (1990) observent un patron semblable dans le nord du Lac Saint-Jean quoique les deux vagues de défoliation ne soient pas aussi nettes qu'en ce qui concerne la région du Parc des Laurentides. Jardon (2001) observe aussi cette période épidémique dans la sapinière à bouleau blanc de même que dans la pessière, la sapinière et l'érablière à bouleau jaune. Cependant, elle ne semble pas s'être produite, dans ces secteurs, en deux vagues comme dans les précédentes études. Cette épidémie aurait causé des pertes forestières au

Québec (1937-1958) de l'ordre de 66 000 000 m³ à 180 000 000 m³ (Boulet et al., 1996).

Période 1906-1929

Cette épidémie apparaît également sous forme de deux vagues de défoliation consécutives chez les deux espèces, la première débutant autour de 1907 jusqu'à 1910 chez l'épinette et autour de 1906 à 1909 chez le sapin. La deuxième vague se situe entre 1913-1922 chez l'épinette et 1920-1929 chez le sapin. La première vague épidémique n'a pu être décelée par le programme OUTBREAK puisqu'elle n'aurait durée que quatre ans, soit un ans de moins que les critères de sélection. Toutefois, près de 50% des sapins et 40% des épinettes présentent une réduction de croissance durant cette période. Le même patron de croissance est cependant observé dans le nord du Lac-Saint-Jean (Morin et Laprise, 1990) et la réserve des Laurentides (Blais, 1965). Des études antérieures effectuées au Nord du Lac-Saint-Jean ainsi que dans les Monts-Valin indiquent un maximum de réduction de croissance en 1914 (Morin, 1994). Chez les sapins à l'étude, ce maximum aurait plutôt été atteint en 1907 pour la première vague chez 80% des individus affectés, puis en 1921 pour la deuxième vague épidémique. Les épinettes atteignent leur maximum de réduction de croissance en 1907 chez 50% des individus affectés puis en 1914. Les pertes forestières causées par cette épidémie (1909-1920) au Québec sont estimées entre 360 000 000 m³ à

540 000 000 m³ (Boulet et al., 1996). Elle serait la plus importante des épidémies survenues au cours de ce siècle.

Périodes 1870-1880 et 1845-1868

Plusieurs auteurs, dans différentes régions du Québec et même à l'extérieur, attribuent une période épidémique à la TBE entre 1870 et 1880 (Blais, 1983 ; Morin, 1994 ; Krause, 1997 ; Jardon, 2001). Morin (1994) suggère même la possibilité d'un début d'épidémie vers 1860 s'échelonnant jusqu'en 1890 dans le nord du Lac St-Jean. Jardon (2001) mentionne aussi une période épidémique entre 1845 et 1867, précisant que Morin (1994) remarque aussi cette chute de croissance sans toutefois lui attribuer une cause. En ce qui concerne le site à l'étude, aucune réduction de croissance notable et caractéristique de la tordeuse n'est observée durant cette période sur les chronologies. Toutefois, ces périodes sont visibles sur l'histogramme du taux d'arbres ayant subi des réductions de croissance, autant chez le sapin que chez l'épinette. Il est donc possible que la TBE ait affecté les environs à cette époque mais de façon trop faible pour que les arbres enregistrent clairement le signal épidémique.

Période 1835-1841

Krause (1997), dans son étude dendrochronologique à partir d'échantillons provenant de bâtiments du Saguenay, confirme une période épidémique sévère

entre 1835-1841. Cette épidémie de TBE a aussi été classifiée sévère pour le centre de l'Ontario (Turner, 1952) et faible dans le centre du Québec (Blais, 1965 ; Morin et Laprise, 1990 ; Morin et al., 1993). Le pourcentage d'individus affectés d'une réduction de croissance supérieure à 1,28 écart-type atteint les 40% entre 1835-1838 chez les sapins. Toutefois, aucune épidémie n'a été mise en évidence par le programme OUTBREAK pour cette période puisqu'elle fut trop courte pour être décelée. Ce phénomène est moins marqué chez les épinettes quoique toutefois observé. Ce pourcentage d'individus affectés relativement élevé pourrait suggérer la présence de la tordeuse sur le territoire à un niveau cependant faible.

Période 1812-1825

Une période de réduction de croissance est observée chez les sapins du secteur d'étude entre 1812 et 1825. La croissance des épinettes a aussi été ralentie durant ces années mais de façon beaucoup moins importante. Cette période a déjà été observée par Blais (1965) à travers la réserve des Laurentides à partir de 1811 et associée à la TBE. Selon ce dernier, la réduction n'aurait duré que deux ou trois ans, indiquant que l'épidémie fut étendue mais de courte durée. Cette période de réduction de croissance dans les Monts-Valin semble avoir duré beaucoup plus longtemps. Krause (1997) observe aussi cette suppression de croissance entre 1810 et 1813, correspondant aux observations de Blais (1965) et à la présente étude. Il est difficile d'expliquer la durée prolongée de la présumée

épidémie dans les Monts-Valin. La faible représentativité des individus (n=4) dans la chronologie pourrait ne pas donner une image exacte des événements passés.

Période 1787-1798

Les quelques individus constituant la chronologies de sapins (n=3) présentent une réduction de croissance marquée pendant la période 1787-1798. Ce ralentissement est aussi observé chez les épinettes (n=12) mais de façon moins importante. Il est difficile d'associer cette réduction de croissance à la TBE puisque aucune étude ne fait mention d'une possible période épidémique. Comme les individus sont jeunes et faiblement représentés, cette période est spéculative.

Période 1758-1767

Cette période de faible croissance radiale est fortement exprimée dans les chronologies des deux espèces mais la prudence s'impose dans l'interprétation des résultats puisque les sapins et épinettes étaient jeunes à cette époque et peu représentés dans les chronologies. Toutefois, il est à noter que cette période fut reconnue comme une période épidémique pour le secteur du Nouveau Brunswick, du sud du Québec et du Saguenay (Blais, 1965 ; Krause, 1997). Il est possible que la tordeuse ait provoqué ces ralentissements de croissance.

ARBRES ENFOUIS

Tout comme chez les arbres vivants, les arbres enfouis présentent aussi des réductions de croissance importantes. Le traitement des données de croissance chez ces derniers (standardisation, critères de sélection des périodes épidémiques) a été le même que celui des arbres vivants. Les analyses dendrochronologiques des arbres subfossiles ont permis la construction de deux chronologies d'épinettes sp. de 159 ans et de 191 ans (figure 7). Ces chronologies ne présentent aucun chevauchement entre elles, malgré qu'il y ait superposition des plages de profondeur d'échantillonnage, ou encore avec celle des arbres vivants. Toutefois, chaque arbre analysé composant ces chronologies présente des réductions de croissance intéressantes qui pourraient être associées à la TBE (figure 8 et 9). Comme les critères utilisés pour identifier ces périodes sont les mêmes que ceux ayant servi à l'identification des périodes épidémiques retrouvées chez les arbres vivants, et que ces derniers ont permis de recenser la majorité des épidémies connues dans la documentation scientifique, cela suggère qu'ils sont efficaces pour la détection des épidémies passées.

Des quatre périodes identifiées sur la chronologie A, trois seront retenues pour l'analyse soit les périodes I, III et IV. Le patron de réduction de croissance de la période II ne correspond pas à celui habituellement associé aux épidémies de TBE où il y a généralement très peu de variations interannuelles durant la période

(Jardon, 2001). Sur la période de 159 ans couverte par la chronologie A, une période épidémique à tous les 53 ans, en moyenne, serait survenue. Il y a, en fait, 57 ans entre le début de la période I et le début de la période III, et 45 ans entre les périodes III et IV. Trois périodes ont été identifiées dans la chronologie B, soit les périodes V, VI et VII. En considérant ces périodes, il semblerait qu'une épidémie ait eu lieu tous les 63 ans. Il s'est écoulé 59 ans entre le début des périodes V et VI, et 49 ans entre celui des périodes VI et VII. Le patron de perte de croissance de la période VII ne semble pas caractéristique, comme la période II, de celui associé à la TBE. Il est toutefois difficile d'identifier la cause exacte de la réduction de croissance. La période V est aussi discutable puisqu'elle ne représente la croissance que d'un seul individu.

Les réductions de croissance semblent s'être produites de façon régulière durant les périodes couvertes par les deux chronologies flottantes d'épinettes. Le même phénomène a été observé pour les périodes épidémiques survenues au cours des deux derniers siècles, pour une récurrence épidémique d'environ 35 ans (Royama, 1984 ; Jardon, 2001). Les chronologies A et B établies à partir des arbres enfouis présentent une récurrence respective de 53 ans et 63 ans. Toutefois, lorsque la récurrence des réductions de croissance est calculée à partir des taux d'arbres affectés d'une réduction de croissance supérieure à 1,28 écart type (histogramme des figures 8 et 9), elle diminue à environ 32 ans. Le même phénomène est observé chez les arbres vivants (histogramme des figures 3 et 4).

Ce cycle régulier, de période comparable au cycle entomologique de la tordeuse, suggère une présence régulière de l'insecte à un niveau épidémique dans le passé. Cependant, l'intensité de la réponse des arbres après défoliation semble ne pas toujours avoir été suffisante à un endroit donné, expliquant l'absence ou presque d'enregistrement de réductions de croissance durant certaines périodes dans les chronologies.

Jardon (2001) a démontré que les épidémies du dernier siècle avaient été synchrones et de forte intensité sur tout le territoire du centre et de l'ouest du Québec. Ce synchronisme, pour les épidémies des deux siècles précédents était moins évident à travers la province. La tordeuse a toujours été présente mais jamais de façon aussi importante sur un vaste territoire. L'étude de Simard (en prep.) à partir de macrofossiles et de crottins de tordeuse suggère la même tendance. Ses analyses montrent des pics importants de crottin dans le dernier siècle puis d'autres vers 1490 années calendaires avant l'actuel (vers 55 cm de profondeur). Entre les deux, le niveau demeure faible mais constant. Ces résultats pourraient expliquer l'impossibilité d'interdater les arbres enfouis se situant entre les 20 et 55 premiers centimètres de tourbe, le signal épidémique étant trop faible pour être enregistré par les arbres. La croissance des arbres, lorsque retrouvés en conditions extrêmes (ex. : limite altitudinale ou latitudinale des arbres, désert, etc.), est très sensibles aux variations climatiques avec un bon synchronisme dans les variations annuelles de croissance (Schweingruber, 1989).

Les sapins et épinettes du site d'étude n'ayant pas été placés en condition extrême, leur croissance aura possiblement été plus variable et plus difficile à interdater sans années repères (Schweingruber, 1989). L'interdatation, sans événements marqueurs importants comme la TBE, devient alors difficile, spécialement lorsque le nombre de cernes de croissance des échantillons est peu élevé.

La conservation des arbres morts dans la tourbière à travers le temps s'est avérée parfois déficiente. La perte des parties extérieures du tronc a contribué à diminuer le nombre de cernes chez les arbres enfouis. Ce phénomène explique la grande différence observée entre le nombre moyen et maximal de cernes de croissance entre les arbres vivants et enfouis, celui des arbres vivants étant pratiquement le double du nombre de cernes des arbres enfouis. La perte de la partie extérieure des troncs a pu être un facteur limitant pour l'interdatation des individus. Ce fait, associé au faible pourcentage d'utilisation des arbres échantillonnés pour l'établissement des chronologies, soit moins de 20%, pourrait expliquer l'impossibilité d'établir une chronologie en continu avec celle du présent. Un effort d'échantillonnage plus important pourrait contourner cette difficulté. La faiblesse des épidémies de TBE depuis 455 CAL AD jusqu'au début du XX^{ième} siècle suggérée par Simard (en prep.) pourrait aussi avoir un impact important sur la possibilité d'interdater les individus de cette époque entre eux.

CONCLUSION

L'analyse dendrochronologique des arbres vivants et enfouis a permis de retracer l'activité passée de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans le secteur des Monts-Valin au Saguenay. Les chronologies obtenues à partir des épinettes noires et sapins baumiers vivants ont démontré la présence de l'insecte à un niveau épidémique, pendant les périodes déjà connues dans la documentation scientifique, depuis les trois derniers siècles dans le secteur à l'étude.

Différentes observations ont permis d'associer les réductions de croissance retrouvées dans les bois enfouis à la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Notons l'efficacité démontrée de la méthodologie employée pour détecter les épidémies déjà connues. Les caractéristiques visuelles, telles la forme de la réduction en « V » ou en « U » et la faible variation de croissance interannuelle lors de ces périodes de réduction, étaient des indices supplémentaires.

La récurrence épidémique de la tordeuse pour les trois derniers siècles se situe autour de 32 ans. L'établissement des deux chronologies flottantes suggère une périodicité semblable chez les arbres enfouis. Cette périodicité similaire constitue un indice de plus supportant l'hypothèse des réductions de croissance chez les arbres enfouis provoquées par la TBE.

Cette étude suggère, de plus, des variations importantes de l'impact des épidémies de tordeuses dans le temps de par l'absence quasi totale d'enregistrement de réductions de croissance lors de certaines périodes (entre 20 et 55cm de profondeur dans la tourbière au site excavé) chez les arbres enfouis. Ces variations avaient déjà été mises en évidence par l'étude de Jardon (2001) pour les trois derniers siècles. Toutefois, cette recherche a permis de retourner dans un passé beaucoup plus lointain et apporte des informations nouvelles concernant l'activité de la tordeuse. Des indices d'épidémies survenues avant les années 1700 ont ainsi pu être détectées.

RÉFÉRENCES

- Archambault, S et Y. Bergeron.** 1992. Discovery of a living 900 year-old northern white cedar, *thuja occidentalis*, in northwestern Quebec. Can. Field-Natur. 106 : 192-195.
- Arseneault, D. and S. Payette.** 1997. Reconstruction of millennial forest dynamics from tree remains in a subarctic tree line peatland. Ecology, 78 : 1873-1883.
- Bergeron, Y., A. Leduc, H. Morin et C. Joyal.** 1995. Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Québec. Can. J. For. Res. 25: 1375-1384.
- Blais, J.R.** 1962. Collection and analysis of radial growth data from trees for evidence of past spruce budworm outbreaks. For. Chron. 38 : 474-483.
- 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.** 1983. Trends in frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. Can. J. For. Res. 13: 539-547.
- Blais, J.R.** 1985. Répercussion 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). Gouvernement du Canada, Service Canadien des Forêts. 16 p.
- Boulet, B., M. Chabot, L. Dorais, A. Dupont et R. Gagnon.** 1996. Entomologie forestière. Pages 1009-1043 dans Manuel de foresterie. Ordre des ingénieurs forestiers du Québec. Les Presse de l'université Laval, Sainte-Foy, Québec. 1428 p.
- Briffa, K.R., T.S. Bartholin, D. Eckstein, P.D. Jones, W. Karlén, F.H. Schweingruber et P. Zetterberg.** 1990. A 1400-year tree-ring record of summer temperatures in Fennoscandia. Nature 346: 434-439.

- Camiré, C., S. Brais, M. Brazeau, J-L., Brown, D. Paré et A. Robitaille.** 1996. Géologie, dépôt de surface et sols forestiers. Pages 3-95 dans Manuel de foresterie. Ordres des ingénieurs forestiers du Québec. Les Presses de l'Université Laval, Sainte-Foy, Québec. 1428 p.
- Chambers, F.M., J.G.A. Lageard, G. Boswijk, P.A. Thomas, K.J. Edwards et J. Hillam.** 1997. Dating prehistoric bog-fires in northern England to calendar years by long-distance cross-matching of pine chronologies. *J. Quat. Sci.* 12: 253-256.
- Cook, E. R.** 1985. A time-series analysis approach to tree-ring standardisation. Ph. D. dissertation, Univ. of Arizona, Tucson.
- De Grandpré, L., Y. Bergeron, L. Bélanger et G. Lessard.** 1996. Domaine de la sapinière à bouleau blanc. Pages 208-222 dans Manuel de foresterie. Ordre des ingénieurs forestiers du Québec. Les Presse de l'université Laval, Sainte-Foy, Québec. 1428 p.
- Delwaide A. et L. Fillion.** 1999. Dendroséries du pin blanc (*Pinus strobus* L.) et de la pruche de l'est (*Tsuga canadensis* L. [Carr.]) dans la région de Québec. *Géogr. Phys. Quat.* 53 (2): 265-275.
- Desrochers, A. et R. Gagnon.** 1997. Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age? *Can. J. For. Res.* 27:1263-1267.
- Environnement Canada.** 1993. Normales climatiques au Canada: 1961-1990. Plublication du Programme climatologique canadien. Groupe Communication Canada, Ottawa. 157 p.
- Gagnon, R. et H. Morin.** 1990. Establishment period of black spruce (*Picea mariana*) after fire in Tree ring and Environment. Lund University, Department of Quaternary Geology, Proceedings of the International Dendrochronological Symposium (Lundqua report 34) p. 112-114.
- Gagnon, R. et S. Payette.** 1981. Fluctuations holocènes de la limite des forêts de mélèzes, Rivière aux Feuilles, Nouveau-Québec : une analyse macrofossile en milieu tourbeux. *Géogr. Phys. Quat.* 35: 57-72.

- Godman, R.M. and K. Lancaster.** 1990. Eastern Hemlock in Silvics of North America volume 1, conifers. Russell M. Burns and Barbara H. Honkala Editors. Agriculture Handbook 654. USDA Forest Service. Washington, DC.
- Graham, S.A. et L.W. Orr.** 1940. The spruce budworm in Minnesota. University of Minnesota, Agricultural Experiment Station. P. 1-27.
- Hoadley, R.B.** 1990. Identifying wood: Accurate results with simple tools. The Taunton Press, Connecticut. 223 p.
- Holmes, R.L.** 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-ring Bull.* 43: 69-78.
- Jardon, Y.** 2001. Analyses temporelles et spatiales des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. Thèse de doctorat, Université du Québec à Montréal. Montréal, Québec.
- Kneeshaw, D.D. et Y. Bergeron.** 1999. Spatial and temporal patterns of seedling and sapling recruitment within canopy gaps caused by spruce budworm. *Écoscience* 6: 214-222.
- Krause, C.** 1997. The use of dendrochronological material from buildings to get information about past spruce budworm outbreaks. *Can. J. For. Res.* 27: 69-75.
- Krause, C et H. Morin.** 1995. Changes in radial increment in stems and roots of balsam fir [*Abies balsamea* (L.) Mill.] after defoliation by spruce budworm. *For. Chron.* 71: 747-754.
- Levasseur, V.** 2000. Analyse dendroécologique de l'impact de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) suivant un gradient latitudinal en zone boréale au Québec. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi.
- MacLean, D.A.** 1984. Effects of spruce budworm outbreaks on the productivity and the stability of balsam fir forest. *For. Chron.* 60: 273-279.

- Martineau, R.** 1985. Insectes nuisibles des forêts de l'est du Canada. Éditions Marcel Broquet inc., LaPrairie. 283 p.
- Morin, H.** 1994. Dynamics of balsam fir forest in relation to spruce budworm outbreaks in the Boreal zone of Quebec. *Can. J. For. Res.* 24: 730-741.
- Morin, H. et D. Laprise.** 1990. Histoire récente des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du lac St-Jean (Québec): une analyse dendrochronologique. *Can. J. For. Res.* 20:1-8.
- Morin, H., D. Laprise et Y. Bergeron.** 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Québec. *Can. J. For. Res.* 23:1797-1506.
- Naiman, R.J., C.A. Johnston et J.C. Kelley.** 1988. Alteration of north American stream by beaver. *Bioscience* 38: 753-762.
- Parent, S., H. Morin et C. Messier.** 2002. Missing growth rings at the trunk base in suppressed balsam fir saplings. *Can. J. For. Res.* 32: 1776-1783.
- Parent, S., H. Morin et C. Messier.** 2000. Effects of adventitious roots on age determination in Balsam fir (*Abies balsamea*) regeneration. *Can. J. For. Res.* 30: 513-518.
- Payette, S.** 2001. Principaux types de tourbières. Pages 39-89 dans *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Sainte-Foy, Québec. 621 p.
- Pilcher, J.R., J. Hillam, M.G.L. Baillie et G.W. Pearson.** 1977. A long sub-fossil oak tree-ring chronology from the north of Ireland. *New Phytologist*, 79: 713-729.
- Pilon, J.G. et J.R. Blais.** 1961. Weather and outbreaks of the spruce budworm in the province of Quebec from 1939 to 1956. *Can. Entomol.* 93: 118-123.

- Royama, T.** 1984. Population dynamics of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana*. *Ecol. Monogr.* 54 : 429-462.
- Saucier, J.-P., J.-F. Bergeron, P. Grondin et A. Robitaille.** 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3e version) : un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des Ressources naturelles du Québec. Supplément de l'Aubelle, no 124, 12 p.
- Schweingruber, F.H.** 1982. Anatomie microscopique du bois, 2^{ième} Éditions. Kommissionsverlad, Teufen AR. 226 p.
- Schweingruber, F.H.** 1989. Tree rings. Basics and applications of dendrochronology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 276 p.
- Stokes, M.A. et T.L. Smiley.** 1968. An introduction to tree-ring dating. Univ. of Chicago Press., Chicago, London. 73 p.
- St-Pierre, H., R. Gagnon et P. Bellefleur.** 1992. Régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec. *Can. J. For. Res.* 22: 474-481.
- Stuiver, M., P.J. Reimer, E. Bard, J.W. Beck, G.S. Burr, K.A. Hughen, B. Kromer, G. McCormac, J. Van der Plicht et M. Spurk .** 1998. INTCAL98 radiocarbon age calibration, 24,000-0 cal BP. *Radiocarbon*, 40-3: 1041-1083.
- Swetnam, T.W., M.A. Thompson and E.K. Sutherland.** 1985. Spruce budworms handbook. Using dendrochronology to measure radial growth of defoliated trees. USDA Forest Service. Handbook n°639. 39 p.
- Talma, A.S. et J.C. Vogel.** 1993. A simplified approach to calibrating ¹⁴C dates. *Radiocarbon* 35-2: 317-322.
- Turner, K.B.** 1952. The relation of mortality of balsam fir caused by spruce budworm to forest composition in the Algoma forest of Ontario. *Can. Dep. Agric. Publ.* 875.

Vergne, V. 1999. La mise en place des paysages végétaux actuel : évolution Tertiaire et Quaternaire *dans* Les milieux forestiers, aspects géographiques. SEDES, Paris. 336 p.

Viereck, L. A. et W. F. Johnston. 1990. *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. Pages 227-237 *dans* Silvics of North America. Volume 1. Conifers. Agriculture handbook 654. Forest Service, US Dep. Agric. Washington, DC. 675 p.