



Comment la défoliation de la tordeuse des bourgeons de l'épinette façonne-t-elle les traits hydrauliques et anatomiques des conifères boréaux ?

Par Clara Devautour

Mémoire présenté à l'Université du Québec à Chicoutimi en vue de l'obtention du grade de Maître ès sciences (M. Sc.) en Ressources Renouvelables

Québec, Canada

© Clara Devautour, 2025

RÉSUMÉ

La tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clemens), TBE) est un insecte ravageur qui s'attaque à plusieurs espèces de conifères, dont le sapin baumier et les épinettes. La défoliation par la TBE entraîne à long terme une perte graduelle des aiguilles, affectant ainsi plusieurs processus physiologiques chez les arbres défoliés, notamment la croissance radiale, drastiquement réduite lors d'une épidémie sévère, les traits hydrauliques et anatomiques du xylème. Une meilleure connaissance des causes affectant le dépérissement et la mortalité des espèces touchées est nécessaire. L'objectif général de cette étude est d'évaluer l'impact de la défoliation sur la vulnérabilité des essences hôtes de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Les objectifs spécifiques sont de caractériser les traits hydrauliques, anatomiques et de croissance des trois conifères sous défoliation.

Un total de 190 arbres matures a été échantillonné dans 32 sites défoliés par la TBE dans la région de Saguenay-Lac-Saint-Jean au cours de l'année 2022 pour analyser (1) la perte de conductivité hydraulique et (2) l'anatomie du xylème sous défoliation. Des courbes de perte de conductivité hydraulique de la tige ont été générées à l'aide du CAVITRON, déterminant le potentiel hydrique induisant une perte de 50% de la conductivité de la tige (P_{50}) et ont permis de calculer la marge de sécurité hydraulique à différents niveaux de défoliation pour chaque essence. Les traits anatomiques des branches (largeur des parois, largeur du lumen, diamètre cellulaire) ont été caractérisés à partir de coupes minces colorées à la safranine et mesurés à partir du logiciel WinCell™. La défoliation a été estimée sur les années 2019 – 2022, à partir des branches récoltées pour les mesures d'anatomie. Une description écologique des sites a été réalisée au cours de l'été 2023, comprenant une caractérisation du milieu physique et du peuplement.

Nous avons identifié un effet significatif des espèces sur le P_{50} . L'épinette noire était l'espèce avec le P_{50} le plus négatif, démontrant une meilleure résistance à la cavitation du xylème par rapport aux autres espèces. De plus, le sapin baumier et l'épinette blanche avait une marge de sécurité hydraulique positive, mais plus étroite par rapport à l'épinette noire, ce qui peut augmenter le risque de cavitation entraînant la mortalité. Aussi, des mesures du diamètre hydraulique des trachéides et de l'épaisseur des parois cellulaires ont été réalisées pour déterminer les modifications occasionnées par la défoliation sur les caractéristiques anatomiques du bois. Le sapin baumier a présenté une épaisseur de paroi plus mince par rapport aux épinettes. Ainsi, le rapport lumen/paroi était plus petit pour le sapin baumier que pour les épinettes. La défoliation a été plus forte pour les années 2019 et 2020 et a diminué en 2021 et 2022 pour toutes les essences avec des pourcentages de défoliation pour le sapin baumier et l'épinette blanche situés entre 55% et 49 % et entre 9% et 22,2% pour l'épinette noire. Nos résultats issus des modèles Random Forest ont démontré que plusieurs variables, dont l'essence, la défoliation et certains traits hydrauliques, contribuaient à expliquer les valeurs de P_{12} et de P_{50} mesurées. Cette étude a réussi à démontrer comment la défoliation par la TBE modifiait les traits anatomiques des espèces étudiées, tels que le diamètre des trachéides et l'épaisseur des parois. Ces modifications augmentent la vulnérabilité des espèces à la cavitation. Par conséquent, des événements de défoliation, associés à des périodes de fortes sécheresses, peuvent engendrer une mortalité à grande échelle dans les peuplements.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	i
TABLE DES MATIÈRES	ii
LISTE DES TABLEAUX	iv
LISTE DES FIGURES	v
LISTE DES SIGLES ET LISTE DES ABRÉVIATIONS	vii
REMERCIEMENTS	viii
INTRODUCTION	1
Contexte et problématique	1
La forêt boréale et la tordeuse des bourgeons de l'épinette	1
Changement climatique et dynamique des épidémies	3
Anatomie et transport de l'eau chez les conifères	3
Conséquences des défoliations sur le transport de l'eau, les traits hydrauliques et anatomiques	5
Objectifs et hypothèses	6
CHAPITRE 1	8
MATÉRIELS ET MÉTHODES	8
1.1 La zone d'étude	8
1.2 Campagnes d'échantillonnage	9
1.3 Mesures de la défoliation, de la cavitation et du potentiel hydrique minimum	11
1.3.1 Mesure de la défoliation	11
1.3.2 Mesure de la cavitation et du potentiel hydrique	12
1.3.3 Mesure du potentiel hydrique de mi-journée	14
1.3.4 Analyse quantitative des cellules	15
1.3.5 Caractérisation écologique	17
1.4 Calculs des traits de vulnérabilité et l'architecture hydrauliques	20
1.4.1 Traits de vulnérabilité hydraulique	20
1.4.2 Traits de l'architecture hydraulique du bois	21
1.4.3 Analyses statistiques intégratives de l'ensemble des variables	22
CHAPITRE 2	24
RÉSULTATS	24
2.1 Caractérisation écologique des sites	24
2.1.1 Caractérisation des peuplements et défoliation	24
2.1.2 Description de sites selon la végétation potentielle	28
2.2 Cavitation du xylème	33
2.2.1 Perte de conductivité hydraulique	33
2.2.2 Marge de sécurité hydraulique	35
2.3 Caractéristiques anatomiques	36
2.3.1 Séparation des espèces selon les traits anatomiques, hydrauliques et de croissance	36
2.3.2 Relations entre les sites, la défoliation, les traits hydrauliques et la croissance	41

2.3.3 Variables explicatives des traits hydrauliques et anatomiques	43
CHAPITRE 3	46
DISCUSSION.....	46
3.1 Impact de la défoliation sur la vulnérabilité du xylème à la cavitation	46
3.2 Influence des facteurs de site sur la vulnérabilité à la défoliation.....	49
3.3 Effet de la défoliation sur l'anatomie des essences	52
CONCLUSION	55
LISTE DES RÉFÉRENCES	57
ANNEXE.....	63
ANNEXE 1 : Légende des types écologiques de nos sites d'étude.	63
ANNEXE 2 : Légende des dépôts de surface.....	65

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1 : Campagnes d'échantillonnage.....	9
Tableau 1.2 : Côte de défoliation pour l'identification de la vulnérabilité des arbres marchands et des gaules dans chaque placette et sous-placette.	18
Tableau 2.1 : Résultats des Analyses de la Variance à un facteur (ANOVA à un facteur) comparant la pression du xylème induisant une perte de conductivité hydraulique à 12% et 50% (P_{12} et P_{50}), et la marge de sécurité hydraulique (MSH, MPa) chez le sapin baumier, l'épinette blanche et l'épinette noire.	34
Tableau 2.2 : Coefficient de corrélation (r, Pearson) entre les variables discriminantes canoniques (Can1 et Can2) et les variables anatomiques du bois initial et du bois final [diamètre du lumen (μm), diamètre cellulaire (μm), largeur des parois (μm) et ratio lumen/paroi], les traits de l'architecture (efficacité) hydraulique [diamètre hydraulique (μm), conductivité hydraulique ($\text{kg.m.MPa}^{-1}.\text{s}^{-1}$) et conductivité potentielle ($\text{kg.m}^{-1}.\text{MPa}^{-1}.\text{s}^{-1}$)] et les traits de vulnérabilité hydraulique (P_{12} , P_{50} , et marge de sécurité hydraulique, MSH, MPa). Les corrélations significatives (indiquées en gras) ont été calculées avec un seuil de significativité $r = 10,15011$ en fonction du nombre de degrés de liberté $n = 169$	39
Tableau 2.3 : Statistiques multivariées et approximations F.	40

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 : Localisation des sites d'étude (Carte ArcGIS-Pro) (© Clara Devautour, 2022).....	8
Figure 1.2 : Implantation des placettes. Les lignes parallèles avec les arbres numérotés de 1 à 5 représentent le transect (arbres-études), le cercle représente la délimitation de la placette de 400 m ² et la ligne située entre l'arbre 3 et l'arbre central représente la distance parcourue pour l'établissement de la placette (13 mètres) (© Clara Devautour, 2024).	10
Figure 1.3 : Illustration des différentes classes de défoliation inspirée de celle de Piene (1981) (© Clara Devautour, 2025).	12
Figure 1.4 : Préparation des branches avant l'analyse au CAVITRON (© Clara Devautour, 2022).	13
Figure 1.5 : (A) Le CAVITRON, appareil de mesure permettant la caractérisation de la tolérance à la sécheresse des plantes par l'évaluation de leurs traits hydrauliques. (B) L'axe central de rotation de la centrifugeuse permet de simuler une sécheresse par la force centrifuge qui est exercée. Une caméra et un accès pour la mise en eau y sont installés. (C) Le positionnement de la branche à l'intérieur du CAVITRON (© Sylvain Delzon, 2015).	14
Figure 1.6 : (A) File de cellules avant analyse. (B) Cellules analysées sur le logiciel Wincell. (C) Mesures prises sur Wincell où b et e représentent la longueur du lumen, a+c et d+f représentent l'épaisseur des parois (a+c pour le lumen b et d+f pour le lumen e), b+a+c représentent la longueur d'une cellule et e+d+f représentent la longueur d'une autre cellule (© Clara Devautour, 2024).....	16
Figure 2.1 : (A) Densité de tiges à l'hectare des différentes essences inventoriées dans les sites échantillonnés, classifiées en gaule et en arbre (tige·ha ⁻¹). (B) Surface terrière des différentes essences inventoriées dans les sites échantillonnés, pour les arbres (m ² ·ha ⁻¹). (Autres : autres espèces dont BOJ : bouleau jaune; ERR : érable à sucre; MEL : mélèze laricin; PIB : pin blanc; PIG : pin gris; BOP ; bouleau à papier, EPB : épinette blanche; EPN : épinette noire; PET : peuplier faux-tremble; SAB : sapin baumier).....	25
Figure 2.2 : (A) Hauteur moyenne des arbres (m). (B) Âge moyen des arbres (année). (C) DHP moyen des arbres (cm). (D) Fréquence (n) des essences dans l'ensemble des sites.	26
Figure 2.3 : Pourcentage de défoliation moyenne des pousses au cours des 4 années (2019, 2020, 2021, 2022). Pour chacune des années, des lettres similaires indiquent une absence de différence statistique entre les espèces (P>0.05), tandis que des lettres différentes indiquent une différence statistique dans la défoliation entre les espèces (P<0.05).	27
Figure 2.4 : Caractéristiques des sites où les mesures hydrauliques et anatomiques ont été réalisées selon les végétations potentielles des sites. (A) Surface terrière moyenne (m ² ·ha ⁻¹). (B) Densité moyenne (tige·ha ⁻¹). (C) Hauteur moyenne des arbres (m). (D) Âge moyen des arbres (année). (E) Diamètre à hauteur de poitrine (DHP, cm) moyen. (F) Pourcentage de pierrosité moyenne (%). (G) Épaisseur moyenne de l'humus (cm). (H) Fréquence des sites (n) classée dans 3 types de végétations potentielles (MS1 : sapinière à bouleau jaune ; MS2 : sapinière à bouleau blanc ou bouleau à papier ; RS2 : sapinière à épinette noire).	30
Figure 2.5 : Fréquence des gaules et des arbres défoliés (n), identifiés selon une côte de défoliation (0-3 = 0 à 24% ; 4-6 = 25 à 69% ; 7-8 = 70% à 89% ; 9-10 = 90 à 100%) selon les végétations potentielles et les essences.....	32
Figure 2.6 : Courbes de vulnérabilité représentant la perte de conductivité hydraulique (%) en fonction de la pression du xylème (MPa) selon les trois essences à l'étude.	34

- Figure 2.7 : Marge de sécurité hydraulique (MSH, MPa) exprimée en fonction de la perte de conductivité hydraulique induisant 50% de cavitation (P_{50} , MPa) pour les trois essences à l'étude. 35
- Figure 2.8 : Box plots illustrant les valeurs des traits anatomiques du bois de l'épinette blanche (EPB), de l'épinette noire (EPN) et du sapin baumier (SAB) séparés en bois initial et en bois final. Les traits anatomiques représentés sont le diamètre du lumen (μm), diamètre cellulaire (μm), largeur des parois (μm) et ratio lumen/paroi..... 37
- Figure 2.9 : Box plots illustrant les valeurs des traits de l'architecture (haut) et de vulnérabilité hydrauliques (bas) de l'épinette blanche (EPB), de l'épinette noire (EPN) et du sapin baumier (SAB). Les traits de l'architecture hydraulique représentés sont le diamètre hydraulique (μm), la conductivité hydraulique ($\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$) et la conductivité potentielle ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$) alors que les traits de vulnérabilité hydraulique sont le P_{50} , le P_{12} et marge de sécurité (MPa)..... 38
- Figure 2.10 : Analyse discriminante canonique séparant le sapin baumier (ronds violets), l'épinette noire (ronds noirs) et blanche (ronds gris) en utilisant une combinaison de traits anatomiques du bois initial et du bois final [diamètre du lumen (μm), diamètre cellulaire (μm), largeur des parois (μm) et ratio lumen/paroi], les traits de l'architecture (efficacité) hydraulique [diamètre hydraulique (μm), conductivité hydraulique ($\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$) et conductivité potentielle ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)] et les traits de vulnérabilité hydraulique (P_{12} , P_{50} , et marge de sécurité hydraulique, MPa). 40
- Figure 2.11 : Analyses en composantes principales (ACP). Les flèches grises représentent les variables des traits hydrauliques, anatomiques, de croissance et des caractéristiques des sites. Les points de couleurs représentent les essences à l'étude (violet : sapin baumier ; gris : épinette blanche ; noir : épinette noire). D, densité ; Def_2019, défoliation de 2019 ; Def_2020, défoliation de 2020 ; Def_2021, défoliation de 2021 ; Def_2022, défoliation de 2022 ; DHP, diamètre à hauteur de poitrine ; D_h , diamètre hydraulique ; EHum, épaisseur du humus ; G, surface terrière ; H, hauteur ; Incl_pent, inclinaison de la pente ; K_h , conductivité hydraulique ; K_p , conductivité potentielle ; MSH, marge de sécurité hydraulique ; P_{12} , perte de conductivité hydraulique à 12% ; P_{50} , conductivité hydraulique à 50% ; Pier, pourcentage de pierrosité. ... 42
- Figure 2.12 : (A) Modèle *Random Forest* de la perte de conductivité hydraulique à 12% de cavitation (P_{12}). (B) Modèle *Random Forest* de la perte de conductivité hydraulique à 50% de cavitation (P_{50}). (C) Modèle *Random Forest* de la marge de sécurité hydraulique. (D) Modèle *Random Forest* du diamètre hydraulique. Def_2022, défoliation de 2022 ; Def_2021, défoliation de 2021 ; Def_2020, défoliation de 2020 ; Def_2019, défoliation de 2019 ; D_h , diamètre hydraulique ; K_h , conductivité hydraulique ; K_p , conductivité potentielle ; MSH, marge de sécurité hydraulique ; P_{12} , perte de conductivité hydraulique à 12% ; P_{50} , perte de conductivité hydraulique à 50% ; Sol, dépôts de surface du sol. 45

LISTE DES SIGLES ET LISTE DES ABRÉVIATIONS

A : Âge (année)
D : Densité (tiges·ha⁻¹)
Def_2019 : pourcentage de défoliation de 2019
Def_2020 : pourcentage de défoliation de 2020
Def_2021 : pourcentage de défoliation de 2021
Def_2022 : pourcentage de défoliation de 2022
D_h : Diamètre hydraulique (μm)
DHP : Diamètre à hauteur de poitrine (cm)
EHum : Épaisseur de l'humus (cm)
G : Surface terrière (m²·ha⁻¹)
H : Hauteur (m)
Incl_pent : Inclinaison de la pente
K_h : Conductivité hydraulique (kg·m·MPa⁻¹·s⁻¹)
K_p : Conductivité potentielle (kg⁻¹·m⁻¹·MPa⁻¹·s⁻¹)
MSH : Marge de sécurité hydraulique (MPa)
P₁₂ : Pourcentage de perte de conductivité hydraulique à 12% de cavitation (MPa)
P₅₀ : Pourcentage de perte de conductivité hydraulique à 50% de cavitation (MPa)
PLC : perte de conductivité hydraulique (%)
Pier : pourcentage de pierrosité (%)

CAN : Analyse discriminante canonique
EPB : Épinette blanche (*Picea glauca* (Moench), Voss)
EPN : Épinette noire (*Picea mariana* B.S.P. (Mill.))
MS1 : Végétation potentielle de la sapinière à bouleau jaune
MS2 : Végétation potentielle de la sapinière à bouleau blanc
n : Fréquence
APC : Analyse en composante principale
RF : Random Forest
RS2 : Végétation potentielle de la sapinière à épinette noire
SAB : Sapin baumier (*Abies balsamea*, (L.) Mill.)
TBE : Tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clemens))

REMERCIEMENTS

Je suis très reconnaissante d'avoir réalisé ce beau projet de recherche dans le laboratoire EcoTer et je tiens particulièrement à remercier ma directrice de recherche, Annie Deslauriers et ma co-directrice de recherche, Lorena Balducci qui m'ont été d'un grand soutien tout au long de ma maîtrise. Elles m'ont permis de prendre confiance en moi, m'ont soutenu pendant les périodes de doutes et de stress et m'ont guidé vers la réussite de cette maîtrise.

Je tiens à remercier Sylvain Delzon et Gaëlle Capdeville, chercheur et technicienne de l'INRAE UMR BIOGECO de l'Université de Bordeaux en France, qui m'ont permis de réaliser mon stage au sein de leur laboratoire. Ils m'ont été d'une grande aide dans les analyses de cavitation.

Je tiens également à remercier François Gionest qui m'a été d'une grande aide sur le terrain et qui m'a permis d'en apprendre davantage sur la forêt boréale. Je remercie Stéphane Tremblay, chercheur à la Direction de la Recherche Forestière (DRF) du Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts (MRNF) du Québec, qui m'a offert une formation sur le terrain et qui m'a conseillé sur les méthodes d'échantillonnage. De même, je remercie les étudiants qui m'ont accompagné sur le terrain et aidé dans les relevés des données et les échantillonnages : Gabriel Desbiens, Régis Lemire, Thomas Cazimajou, Gabrielle Langlois, Pierre-Yves Normandin et Bijay Pandeya. Enfin, je remercie Jasmin Bergeron, également de la DRF du Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts du Québec, qui m'a été d'une grande aide dans l'interprétation des données de dépôts de surface.

Je tiens à remercier le personnel du laboratoire EcoTer, Valérie Néron, qui m'a aidé en laboratoire pour la manipulation de mes échantillons et qui n'a cessé de m'encourager, ainsi que Catherine Tremblay, qui a été présente pour répondre à mes besoins et à mes questions. Je remercie Germain Savard, qui m'a aidé dans tout ce qui concerne l'administratif. Également, je remercie Rosario Guzman Marin et Hannah McNulty qui m'ont aidé dans l'utilisation des logiciels d'anatomie et dans l'exploitation de mes données d'anatomie.

Je remercie également Vincent Lecours, professeur et chercheur à l'UQAC, qui m'a appris les bases de la cartographie.

Je tiens à remercier l'organisme de la SOPFIM (Société de Protection des Forêts contre les Insectes et Maladies) et le personnel de la SEPAQ (Société des Établissements de Plein Air du Québec) du Parc national de la Pointe-Taillon et du Parc national des Monts-Valin pour l'accessibilité des sites et l'autorisation à la cueillette d'échantillons. Enfin, je tiens particulièrement à remercier le Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts du Québec qui a subventionné mon projet de maîtrise, compris dans le grand projet : « *Modélisation de l'ouverture des bourgeons des conifères boréaux : optimisation des arrosages et prédiction de la sévérité des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette* ». Ainsi que le projet d'Hubert Morin « *Diversité forestière : clé de la résistance La diversité forestière boréale : clé de la résistance des peuplements à la sécheresse et aux contraintes édaphiques* » pour le partage des ressources.

J'aimerais terminer par remercier ma famille et tout particulièrement ma maman, qui, m'a permis de réaliser un de mes plus grand rêve, venir étudier au Canada. Durant les moments de doutes, elle m'a soutenu, motivée et encouragée à aller de l'avant et tout faire pour donner le meilleur de moi-même, je lui en serai éternellement reconnaissante. Enfin, je remercie mon copain pour son aide précieuse et son soutien.

INTRODUCTION

Contexte et problématique

La forêt boréale et la tordeuse des bourgeons de l'épinette

La forêt boréale est vulnérable à diverses perturbations, qu'elles soient abiotiques, comme les feux de forêt et la sécheresse, ou biotiques, telles que les épidémies d'insectes (Simard *et al.* 2006; Quentin *et al.* 2012). Parmi celles-ci, les perturbations biotiques, en particulier celles causées par les insectes, modifient considérablement la dynamique des écosystèmes boréaux (Leduc 2013), principalement en raison d'épidémies de longue durée. Le déclenchement et la sévérité de ces épidémies sont étroitement liés au climat, qui influence directement la dynamique des populations d'insectes (Pureswaran *et al.* 2015). En retour, la défoliation qui en résulte affecte la capacité des arbres à investir dans leurs réserves et leurs composés de défense, les rendant plus vulnérables à la mortalité (Deslauriers *et al.* 2015b).

La tordeuse des bourgeons de l'épinette [TBE, *Choristoneura fumiferana* (Clemens)] est une espèce indigène de la forêt boréale, considérée comme l'insecte le plus dévastateur des sapinières et des pessières (Morin *et al.* 2008). Cet insecte se retrouve dans toutes les provinces canadiennes, de la Colombie-Britannique à Terre-Neuve-et-Labrador (Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs 2016). En raison de sa récurrence cyclique et de son importance géographique, cet insecte influence la dynamique des écosystèmes forestiers, en modifiant la croissance, la structure et la composition des forêts (Simard *et al.* 2006; Morin *et al.* 2008). Le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) et l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) sont les principales essences hôtes de la TBE et se nourrit principalement des bourgeons et du feuillage de l'année en cours, situés à la cime des conifères, et ce, durant plusieurs années consécutives (MacLean 2016). Cette consommation répétée entraîne une perte importante de volume des ressources ligneuses, une diminution significative de la croissance et une augmentation de la mortalité des conifères boréaux. Des épisodes de défoliation sévères surviennent tous les 30 à 40 ans et peuvent conduire à la mort des arbres sur une période de 5 à 10 ans (Pureswaran *et al.*

2015). Ces épidémies peuvent provoquer une mortalité d'environ 50 % des arbres (Bergeron *et al.* 1995) avec des pertes de volume variant entre 32% et 48 % (Ostaff et MacLean 1995).

L'épidémie actuelle a débuté en 2006, sur la côte nord du fleuve Saint-Laurent et s'est étendue sur une très vaste superficie vers l'ouest, jusqu'en Abitibi et en Ontario. En 2019, plus de 9,6 millions d'hectares de forêts ont été ravagés à l'échelle provinciale (Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts 2023). Une augmentation marquée de la superficie défoliée a été observée en 2020, atteignant 13,5 millions d'hectares, puis en 2021, avec 12,2 millions d'hectares touchés. Ces deux années ont connu la plus grande défoliation enregistrée depuis 1992 (Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts 2023). En 2022, 9,1 millions d'hectares de forêts ont été défoliés et en 2023, près de 10,5 millions d'hectares ont été affectés (Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts 2023).

Considérant l'importance économique et sociale de l'industrie forestière dans la région du Saguenay Lac-Saint-Jean, les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette figurent parmi les principales préoccupations des organismes de protection des forêts, des ministères, des industriels forestiers et des usagers de la forêt. Ces épidémies ont d'ailleurs des incidences notables sur la physiologie des conifères (Deslauriers *et al.* 2015b; Bouzidi *et al.* 2019). Elles jouent un rôle significatif dans le cycle du carbone, avec des pertes estimées à 2,87 t C.ha⁻¹ (Deslauriers *et al.* 2023). Les infestations induisent des modifications physiologiques importantes chez les arbres, telles qu'une diminution de l'accumulation des réserves en glucides non structuraux (Deslauriers *et al.* 2015b) et une susceptibilité accrue au stress hydrique (Bouzidi *et al.* 2019), se traduisant par une perte de croissance et de vigueur (Grandpré *et al.* 2019). Ces modifications physiologiques peuvent conduire à des épisodes de mortalité plus sévère, en particulier avec l'augmentation de la fréquence des événements climatiques extrêmes (Grandpré *et al.* 2019). Il est donc primordial d'approfondir les connaissances sur les impacts de la TBE sur la physiologie de l'arbre, notamment ceux pouvant mener à la mortalité des essences affectées en forêt boréale, soit le sapin et l'épinette. Ces connaissances permettront d'améliorer les stratégies de gestion forestière.

Changement climatique et dynamique des épidémies

Le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) et l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) sont les principales essences hôtes de la TBE. Les peuplements matures de sapin dans l'est du Canada sont les plus vulnérables à la défoliation (Morin *et al.* 2008), tandis que les pessières noires sont généralement les moins affectées (Morin *et al.* 2008). Cependant, des études antérieures ont démontré qu'au cours des quatre dernières épidémies, la TBE s'était bien établie dans divers types de peuplements forestiers, entraînant d'importantes réductions de croissance chez l'épinette noire. Selon Pureswaran *et al.* (2015), cet établissement dans les pessières noires pourrait s'expliquer par l'effet des changements climatiques. En effet, les changements climatiques modifient la dynamique des interactions entre les insectes et les plantes (Deslauriers *et al.* 2023), influencent la fréquence des épidémies et élargissent l'aire de répartition de la TBE (Pureswaran *et al.* 2015; Despland 2018; Deslauriers *et al.* 2023). À mesure que le climat change, la TBE migre vers le nord, où les conditions deviennent plus favorables à son développement, atteignant ainsi des zones forestières dominées par l'épinette noire (Figure 1) (Pureswaran *et al.* 2015).

Les changements climatiques affectent le développement des larves de tordeuse des bourgeons de l'épinette, en perturbant les différents stades d'alimentation sur les pousses en croissance (Fuentetaja *et al.* 2017).

Anatomie et transport de l'eau chez les conifères

Le transport de l'eau chez les plantes s'effectue le long du continuum sol – plante – atmosphère. L'écoulement de masse de l'eau vers l'atmosphère s'effectue à travers le système de conduction des plantes, c'est-à-dire le xylème. En coupe transversale, le xylème des conifères est homoxylé, c'est-à-dire qu'il est formé uniquement de trachéides, mortes à maturité, ainsi que de parenchyme de rayon (Payette et Filion 2018). À maturité, les trachéides du xylème sont constituées uniquement d'un lumen et de parois cellulodiques secondaires (Hacke *et al.* 2004). Afin d'optimiser le transport de l'eau, les trachéides se chevauchent, et les ponctuations forment des voies de

passage où la résistance à l'écoulement est plus faible que celle des parois secondaires (Payette et Filion 2018). L'écoulement de l'eau est très sensible au diamètre des conduits du xylème et à la surface conductrice de l'aubier (Puchi *et al.* 2020). La fonctionnalité des trachéides dépend principalement de leur taille : le transport de l'eau est assuré par de larges trachéides du bois initial alors que le support mécanique est assuré par les trachéides étroites du bois final (Chave *et al.* 2009).

Le transport de l'eau sur de longues distances dans le xylème s'effectue en réponse à un gradient de tension. Ce gradient de tension de l'eau entre les racines et l'atmosphère est défini par le potentiel hydrique du xylème, représenté par le symbole grec Psi (Ψ_w). La différence de potentiel hydrique entre les racines vers l'atmosphère entraîne le mouvement de l'eau à travers la plante. Plus la tension exercée sur la colonne d'eau du xylème est élevée, plus le potentiel hydrique devient négatif (Taiz *et al.* 2015), ce qui diminue la conductivité hydraulique. Ce phénomène se produit notamment lorsque la transpiration est forte durant la journée, ou en période de sécheresse (Grossiord *et al.* 2020). A contrario, lorsque les arbres sont bien hydratés, le potentiel hydrique revient à des valeurs proches de la normale. Chez l'épinette noire, le potentiel hydrique du xylème mesuré à midi est d'environ -1,46 MPa (Pepin *et al.* 2002), mais peut descendre jusqu'à -2 MPa (Lamhamedi et Bernier 1994). Une tension excessive dans la colonne d'eau peut mener au phénomène de cavitation (McDowell *et al.* 2008; Brodribb *et al.* 2010).

La cavitation correspond à l'infiltration de bulles d'air exprimée par la rupture de la colonne d'eau qui se propage dans le xylème, le tissu conducteur des arbres (Ponomarenko *et al.* 2014). Elle est considérée comme une défaillance du système hydraulique du xylème, car elle réduit la capacité des arbres à transporter l'eau jusqu'aux feuilles. En effet, la cavitation provoque l'embolie des trachéides, entraînant ainsi la dessiccation des tissus végétaux (Balducci *et al.* 2015). La cavitation est décrite par des courbes sigmoïdales représentant l'évolution du taux d'embolie, ou de la perte de conductivité hydraulique, en fonction de la tension dans le xylème (Tyree et Sperry 1989). Ces courbes permettent ainsi d'estimer le seuil critique de perte de conductivité hydraulique à 50%, nommé P_{50} (Brodribb et Cochard 2008; Delzon et Cochard 2014). La cavitation du xylème limite grandement le transport de l'eau, la transpiration et l'assimilation du carbone via la photosynthèse, ce qui affecte la croissance radiale (Balducci *et al.* 2013). Ainsi, l'anatomie du xylème et le

phénomène de la cavitation jouent un rôle essentiel dans le transport de l'eau et la régulation de la conductivité hydraulique (Delzon *et al.* 2010; Balducci *et al.* 2013).

En effet, les arbres dont les trachéides présentent un diamètre plus large ont tendance à offrir une résistance plus faible à l'écoulement de l'eau, ce qui les rend plus vulnérables à la cavitation (Chave *et al.* 2009; Hacke *et al.* 2009). Chez ces arbres, la cavitation entraîne une perte de conductivité hydraulique plus importante que chez ceux dont les trachéides sont de plus petit diamètre (Hacke *et al.* 2009). Les essences les plus résistantes à la cavitation présentent une conductivité hydraulique du xylème plus faible (i.e. plus négative) et un diamètre des trachéides réduit. Ces espèces possèdent également des parois conductrices plus épaisses et une densité des trachéides plus élevée (Hacke et Sperry 2001; Maherali *et al.* 2006; Rossi *et al.* 2009).

Conséquences des défoliations sur le transport de l'eau, les traits hydrauliques et anatomiques

À ce jour, très peu d'études ont permis de documenter les relations entre la cavitation et les traits hydrauliques du xylème au cours d'une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette. Toutefois, il est connu que la défoliation induit des conditions de stress comparables au stress hydrique : qu'elle soit sévère ou modérée, elle engendre une diminution du potentiel hydrique des arbres (Balducci *et al.* 2020). Cette diminution du potentiel hydrique est particulièrement prononcée lors de la phase d'alimentation des larves sur le nouveau feuillage en croissance. Bouzidi *et al.* (2019) ont émis l'hypothèse selon laquelle les dommages aux nouvelles feuilles pourraient entraîner une entrée d'air, provoquant la formation de cavitations dans les rameaux. La perte d'une portion importante du feuillage pourrait également limiter la transpiration, et par conséquent l'absorption de l'eau, réduisant le potentiel hydrique à des valeurs encore plus négatives (Balducci *et al.* 2020). Sous l'effet de la défoliation, le xylème serait soumis à de plus fortes tensions, augmentant la susceptibilité des arbres aux pertes de conductivité hydraulique.

Les traits hydrauliques du xylème (i.e. dimension des parois et du lumen des trachéides) sont définis au moment de la formation du bois (Payette et Filion 2018). Les caractéristiques du bois résultent de la division du cambium, l'expansion cellulaire et de la production de parois secondaires

(Giovannelli *et al.* 2007). La division des cellules du cambium vasculaire et l'expansion des trachéides nouvellement formées sont des processus très sensibles à l'état hydrique des arbres (Rossi *et al.* 2009; Balducci *et al.* 2013). La croissance radiale du xylème nécessite le maintien d'une pression de turgescence cellulaire élevée, et dépend étroitement des relations arbre-eau ainsi que du bilan carbone (Giovannelli *et al.* 2007; Balducci *et al.* 2013).

Les traits du xylème pourraient donc être affectés lors d'une défoliation via deux mécanismes principaux : (1) une diminution du statut hydrique (Bouzidi *et al.* 2019; Balducci *et al.* 2020), et (2) une diminution des réserves en carbone (Fierravanti *et al.* 2019; Deslauriers *et al.* 2023). Paixao *et al.* (2019) ont démontré que la défoliation causée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette réduit la croissance radiale annuelle et entraîne des modifications des caractéristiques cellulaires du bois final, avec des répercussions sur la densité et la qualité du bois des arbres. La densité du bois des conifères dépend fortement des caractéristiques des trachéides et est influencée par les conditions environnementales. Ce paramètre est considéré comme un trait fonctionnel important pour le stockage du carbone structurel et le transport de l'eau (Chave *et al.* 2009).

Il est essentiel de comprendre le fonctionnement hydraulique des arbres dans un contexte de défoliation causée par les insectes, afin de mieux évaluer les risques de cavitation à l'échelle du peuplement. Cette connaissance permettrait de mettre en place des mesures de protection adaptées aux écosystèmes forestiers (Herbette *et al.* 2015), en ciblant les peuplements plus vulnérables, que ce soit dans le cadre de la lutte (arrosage) ou de la récupération de bois (aménagement).

Objectifs et hypothèses

L'objectif général de cette étude est d'évaluer l'impact de la défoliation sur la vulnérabilité des essences hôtes de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans le but de prédire le dépérissement des arbres dans un contexte épidémique dans la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Les objectifs spécifiques consistent à : (1) déterminer, à l'échelle de l'arbre, l'effet de la défoliation sur la vulnérabilité du xylème à la cavitation et les modifications anatomiques du xylème associées, pour trois essences de conifères : le sapin baumier, l'épinette blanche et l'épinette noire; (2) identifier, à l'échelle du peuplement, les caractéristiques écologiques associées à la vulnérabilité observée à

l'échelle de l'arbre, en utilisant les changements des traits hydrauliques prédictifs (cavitation et anatomie), les variables de structure du peuplement et les indices de dépérissements du peuplement (défoliation).

L'hypothèse de l'objectif (1) de l'étude est que la défoliation induira des modifications dans l'anatomie du xylème des branches, altérant la structure du xylème et réduisant le transport de l'eau et de la sève. Un seuil critique de cavitation pourrait être identifié chez les essences plus vulnérables à la défoliation. L'hypothèse de l'objectif (2) est que les caractéristiques des sites jouent un rôle important dans le dépérissement des peuplements forestiers défoliés.

CHAPITRE 1

MATÉRIELS ET MÉTHODES

1.1 La zone d'étude

L'étude a été réalisée dans la forêt boréale naturelle de la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean, Québec, Canada. Un total de 32 sites a été échantillonné (Figure 1.1) dans les domaines bioclimatiques de la sapinière à bouleau jaune, la sapinière à bouleau blanc et la sapinière à épinette noire dans la région forestière du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Trois essences de conifères, affectées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clemens)), ont été étudiées, dont le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) et l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss).

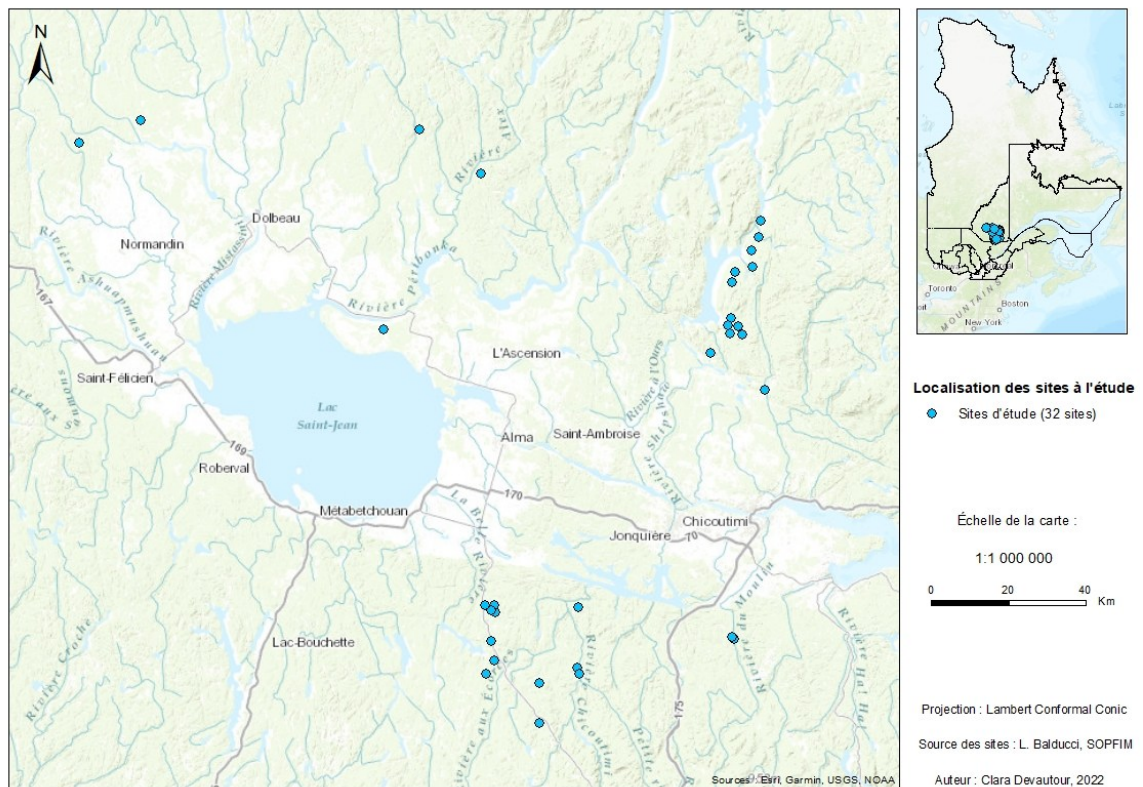


Figure 1.1 : Localisation des sites d'étude (Carte ArcGIS-Pro) (© Clara Devautour, 2022).

1.2 Campagnes d'échantillonnage

Trois campagnes d'échantillonnage ont été réalisées dans l'ensemble des sites d'étude (Tableau 1.1). Le sapin baumier et l'épinette blanche ont été étudiées dans 13 sites et l'épinette noire a été étudiée dans 12 sites parmi les 32 sites à l'étude. Une branche par arbre a été échantillonnée.

Lors de ces campagnes, les données provenaient soit d'un transect linéaire comprenant 5 arbres matures (DHP – hauteur moyenne), soit des placettes circulaires de 400 m² (Figure 1.2). Néanmoins, les deux types (placettes et transects) étaient adjacents pour une meilleure représentativité des sites, assurant ainsi une homogénéité des données recueillies.

Tableau 1.1 : Campagnes d'échantillonnage.

No.	Date	Échantillonnage	Mesures visées
1	Juin – août 2022	Transect : Récolte de branches (N=190) au niveau de la cime de chaque arbre (N=5) dans les transects (N=32)	<ul style="list-style-type: none">• Analyses de cavitation• Mesure de la défoliation• Mesure du potentiel hydrique foliaire de mi-journée (Ψ_{min})• Mesure de la conductivité hydraulique
2	Octobre 2022	Transects : Récolte de branches (N=190) au niveau de la cime de chaque arbre (N=5) dans les transects (N=32)	<ul style="list-style-type: none">• Caractéristiques cellulaires du bois• Analyse du diamètre hydraulique des cellules• Mesure de l'épaisseur des parois
3	Juin – juillet 2023	Placettes : Implantation de placettes de 400m ² pour une caractérisation des sites (N=32)	<ul style="list-style-type: none">• Types écologiques• Caractérisation du milieu : conditions édaphiques et topographiques• Caractérisation des peuplements

Une première campagne a été réalisée au cours de la saison de croissance 2022, entre juin et juillet pour les analyses de cavitation et une mesure de la défoliation. Pour chaque essence

présente dans un site spécifique, des branches de cinq arbres ont été récoltées le long d'un transect (Figure 1.2). Un nombre total de 190 branches ont été récoltées. Une deuxième campagne a été effectuée avant la période de dormance des conifères pour la détermination de l'anatomie sur des branches prélevées à la même hauteur que précédemment, sur les arbres des transects (Tableau 1.1, Figure 1.2). Au cours du mois d'octobre 2022, un total de 190 échantillons de branches a été prélevé sur le terrain. La troisième campagne a eu lieu de juin à juillet 2023, au cours de laquelle une caractérisation écologique des sites a été réalisée dans des placettes de 400 m² (Tableau 1.1, Figure 1.2). La caractérisation du milieu physique a été effectuée et les conditions édaphiques (type de dépôt de surface, épaisseur de l'humus, texture à 30 centimètres de profondeur, classe de drainage, type de pierrosité et pourcentage de pierrosité) et les caractéristiques topographiques (exposition, inclinaison, forme et situation de la pente) ont été identifiées à l'aide des Normes techniques de l'inventaire forestier du Québec (Ministère des ressources naturelles et des forêts *et al.* 2022). De même, une caractérisation du peuplement a été réalisée, dans laquelle ont été répertoriés la hauteur et l'âge des arbres, le diamètre à hauteur de poitrine (DHP), la densité du peuplement et la sévérité de la défoliation dans les différents sites.

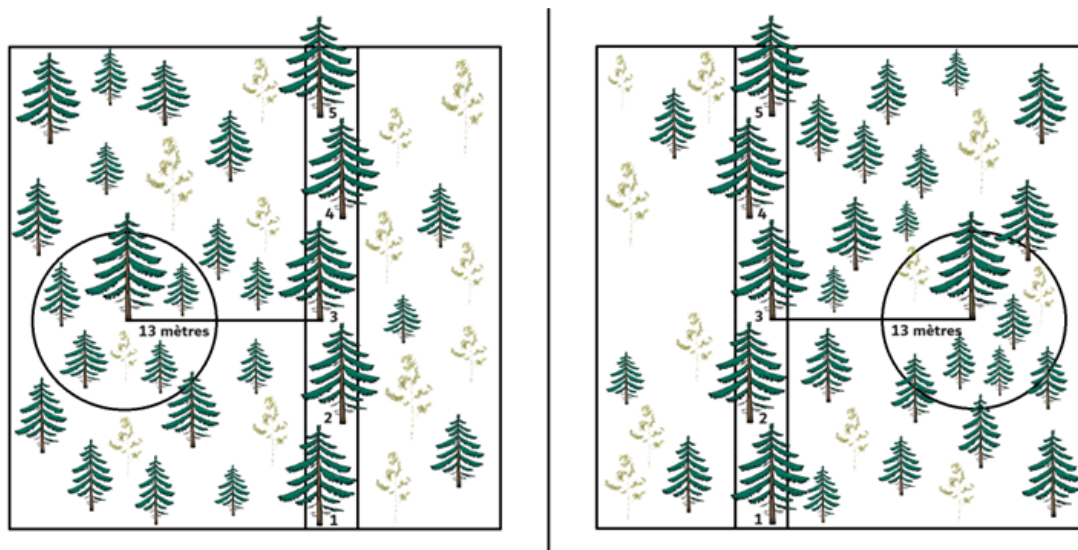


Figure 1.2 : Implantation des placettes. Les lignes parallèles avec les arbres numérotés de 1 à 5 représentent le transect (arbres-études), le cercle représente la délimitation de la placette de 400 m² et la ligne située entre l'arbre 3 et l'arbre central représente la distance parcourue pour l'établissement de la placette (13 mètres) (© Clara Devautour, 2024).

1.3 Mesures de la défoliation, de la cavitation et du potentiel hydrique minimum

1.3.1 Mesure de la défoliation

Pour les mesures de la défoliation et de la cavitation, des branches de plus de 40 cm ont été récoltées à l'aide d'une perche télescopique de longue portée au niveau de la cime des arbres et ont été entreposées dans un endroit frais afin d'éviter toute influence du rayonnement solaire.

Deux mesures de défoliation ont été estimées pour chaque essence, une première mesure de défoliation à l'échelle de la branche (1.3.1 Mesure de la défoliation) et une seconde à l'échelle de l'arbre (*voir à la section*, 1.3.5. Caractérisation écologique).

Pour chaque branche, une estimation visuelle du pourcentage de défoliation a été réalisée pour les pousses de l'année 2022, puis rétrospectivement pour les pousses de chaque année précédente jusqu'en 2019. Cette évaluation a été effectuée à l'aide de la charte de la figure 1.3 (Piene 1981)], qui illustre le pourcentage d'aiguilles à différents niveaux de défoliation. Chaque branche a été sélectionnée minutieusement lorsque des signes visuels montraient une défoliation causée par un insecte et non par une défoliation naturelle des arbres. Sur chaque branche, l'ensemble des pousses de chaque classe d'âge a été évalué individuellement selon l'approche du comptage des pousses de MacLean et Lidstone (1982), en tenant ainsi compte des six classes de défoliation et en estimant globalement le pourcentage d'aiguilles restantes (Figure 1.3).

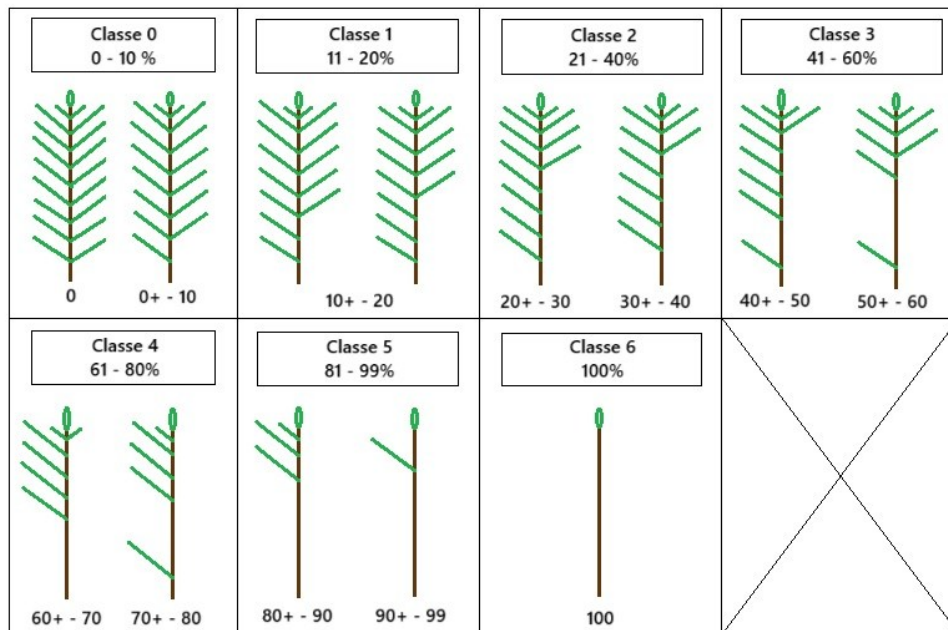


Figure 1.3 : Illustration des différentes classes de défoliation inspirée de celle de Piene (1981) (© Clara Devautour, 2025).

1.3.2 Mesure de la cavitation et du potentiel hydrique

Les échantillons de branches, sur lesquelles la défoliation par la TBE a été mesurée, ont été dépourvus de leurs aiguilles et de leurs branches latérales afin d'éviter toute transpiration et risque de cavitation induite par la technique d'échantillonnage. Ensuite, celles-ci ont été acheminées au laboratoire « CAVIPLACE » du département des sciences biologiques de l'INRAE UMR-BIOGECO de l'Université de Bordeaux (France).

En laboratoire, avant chaque mesure de cavitation, l'écorce et les ramifications de chaque branche ont été retirées à l'aide d'un scalpel afin de faciliter l'accès à l'eau dans les trachéides des échantillons (Figure 1.4). Les branches de 40 centimètres de longueur, avec un diamètre maximal sous écorce d'un centimètre, ont été retenues pour l'analyse. Les branches ayant un diamètre inférieur à 3 millimètres et avec un axe longitudinal majeur de 45° ont été exclues de la mesure. Les mesures au CAVITRON ont été réalisées entre le 04 juillet et le 29 juillet 2022.



Figure 1.4 : Préparation des branches avant l'analyse au CAVITRON (© Clara Devautour, 2022).

La cavitation du xylème a été mesurée sur les branches de sapin baumier, d'épinette noire et d'épinette blanche avec la technique du CAVITRON (Figure 1.5 A-B-C). Cet instrument permet de caractériser la tolérance à la sécheresse des plantes en mesurant la conductivité hydraulique d'une branche sous pression négative (Delzon *et al.* 2010). Cette méthode de mesure permet de rapidement construire une courbe de vulnérabilité (30 minutes en moyenne par branche). Par sa force centrifuge, le CAVITRON (Figure 1.5) simule une perte de la conductivité hydraulique en créant une cavitation ou une entrée d'air caractérisée par une embolie progressive dans le xylème (Delzon *et al.* 2010).

La force centrifuge met sous pression négative une branche pour induire une embolie du xylème (Alder *et al.* 1996; Holbrook et Zwieniecki 1999). La force centrifuge est augmentée durant la mesure, ce qui permet de déterminer la perte de conductivité hydraulique graduelle de l'échantillon. Le CAVITRON permet donc de réaliser plusieurs mesures à différentes vitesses, générant des pressions négatives entre $-0,8$ et -5 MPa. Cela a permis de construire des courbes de vulnérabilité à la cavitation. Une courbe de vulnérabilité à la cavitation a été réalisée pour chaque branche (N=169).

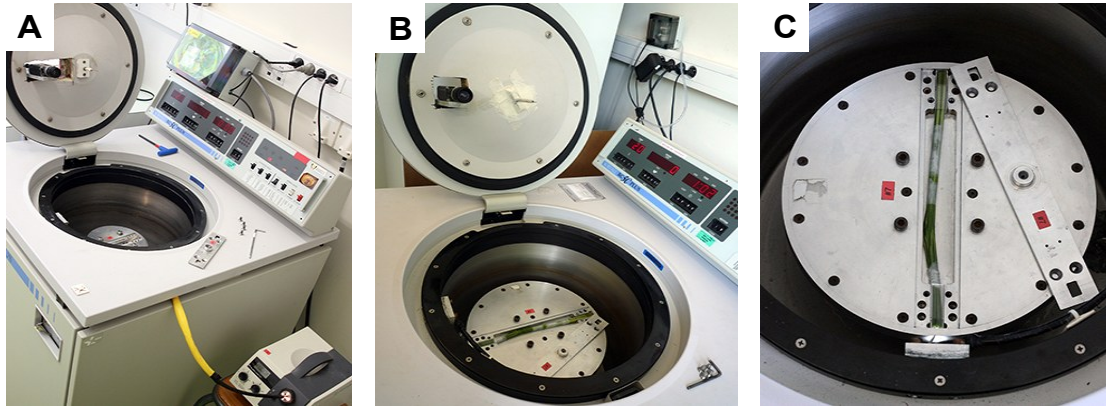


Figure 1.5 : (A) Le CAVITRON, appareil de mesure permettant la caractérisation de la tolérance à la sécheresse des plantes par l'évaluation de leurs traits hydrauliques. (B) L'axe central de rotation de la centrifugeuse permet de simuler une sécheresse par la force centrifuge qui est exercée. Une caméra et un accès pour la mise en eau y sont installés. (C) Le positionnement de la branche à l'intérieur du CAVITRON (© Sylvain Delzon, 2015).

1.3.3 Mesure du potentiel hydrique de mi-journée

Parallèlement aux mesures de cavitation, le potentiel hydrique foliaire de midi ($\psi_{mi-journée}$) a été mesuré à mi-journée sur le terrain, sur des branches défoliées de 10-15 cm pour chaque arbre de chaque site à l'étude à l'aide d'une chambre à pression (PMS instrument, Albany, OR, USA). Trois répétitions des mesures ont été effectuées en 2022, exclusivement lors de journées ensoleillées précédées de deux jours consécutifs sans précipitations, afin de minimiser l'influence de l'humidité sur les résultats (Tableau 1.1).

Les courbes de vulnérabilité et les mesures du potentiel hydrique foliaire des arbres permettent de calculer deux traits hydrauliques : le P_{12} , défini comme le potentiel hydrique induisant 12% de perte de conductivité hydraulique (le point d'entrée de l'air à l'intérieur du xylème de la branche) et le P_{50} , le potentiel hydrique induisant 50% de perte de conductivité hydraulique (le seuil critique de défaillance du système vasculaire de l'arbre).

1.3.4 Analyse quantitative des cellules

Pour la caractérisation anatomique, 190 branches supplémentaires ont été récoltées selon la même méthode utilisée pour la cavitation (Tableau 1.1). Au niveau des branches, le cerne de croissance de l'année 2021 a été analysé afin de comparer l'anatomie du xylème à la perte de conductivité mesurée par cavitation. En effet, lors de la récolte des branches en juin et juillet 2022, le cerne de croissance 2022 était encore en formation.

À l'aide d'un préparateur de tissus (Leica TP1020), des sections de branches ont été plongées successivement dans de l'éthanol (70 à 100%), du SafeClear et de la paraffine à 65°C. L'éthanol et le SafeClear ont pour fonction de déshydrater les échantillons pour finalement remplir le lumen des cellules du xylème et les parois de paraffine (Rossi 2006; Deslauriers *et al.* 2015a). Les échantillons ont ensuite été inclus dans de la paraffine formant des blocs (Leica EG1150 H) destinés à la réalisation de coupes minces de 7 µm au moyen d'un microtome à rotation semi-automatique (Leica RM2255). Ces coupes permettent de mesurer les caractéristiques anatomiques du bois (Rossi 2006; Deslauriers *et al.* 2015a).

À la suite de ces coupes, un processus de déparaffinage a été réalisé et les échantillons ont été colorés avec de la safranine (1%). Des images du cerne de croissance 2021 ont été capturées (Leica DM4000 B) en grossissement 20×, comprenant 10 à 15 rangées de cellules, du bois initial jusqu'au bois final (Figure 1.6 A). Par la suite, les images ont été analysées à l'aide du logiciel Wincell (Wincell, Regent Instruments Inc., Canada), conçu pour les cellules du bois (Figure 1.6 B). Ce logiciel permet de mesurer les caractéristiques cellulaires du bois telles que le diamètre radial du lumen et de la cellule (µm) et l'épaisseur des parois (µm).

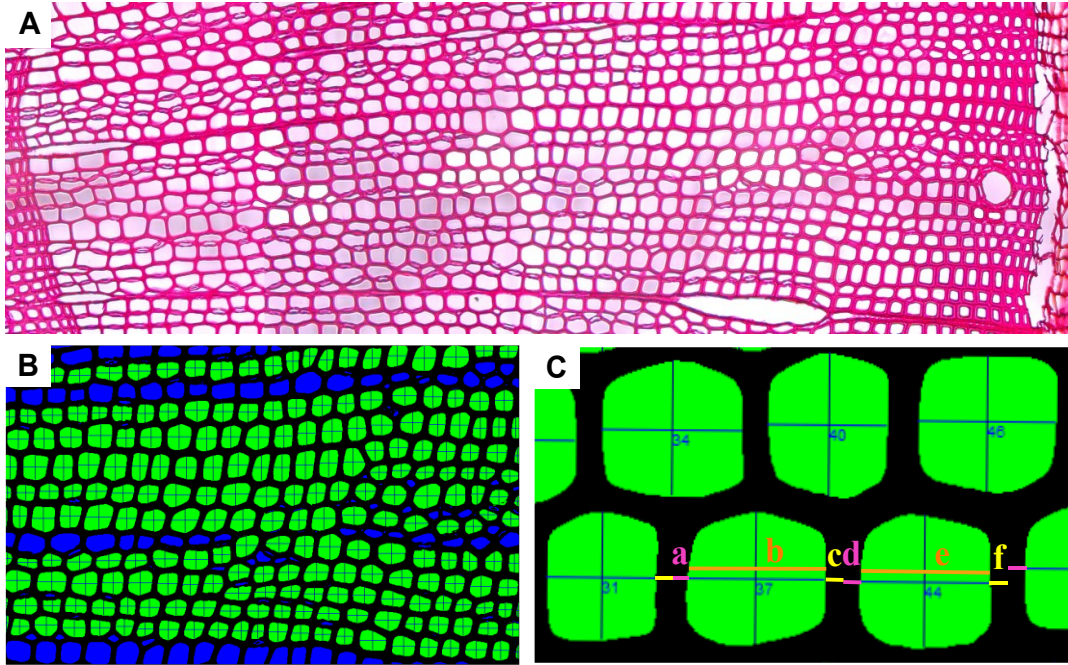


Figure 1.6 : (A) File de cellules avant analyse. (B) Cellules analysées sur le logiciel Wincell. (C) Mesures prises sur Wincell où b et e représentent la longueur du lumen, a+c et d+f représentent l'épaisseur des parois (a+c pour le lumen b et d+f pour le lumen e), b+a+c représentent la longueur d'une cellule et e+d+f représentent la longueur d'une autre cellule (© Clara Devautour, 2024).

Les files de cellules débutent du bois initial et se terminent au bois final (Figure 1.6 A). Le logiciel Wincell mesure l'épaisseur des parois entre deux cellules voisines ainsi que le lumen des cellules (Figure 1.6 C, b,e). La mesure des parois est ensuite divisée en deux pour produire deux demi-parois, de chaque côté du lumen (a, c, d et f) (Wincell2019a, for wood cell analysis, Regent Instruments, Inc.). À l'aide des mesures du lumen et des parois, les mesures cellulaires ont été classifiées en bois initial et en bois final selon Denne (1989) :

$$0|1 = \begin{cases} 0 & \text{si } 2 \times \left(\frac{a+c}{2}\right) < b \\ 1 & \text{si } 2 \times \left(\frac{a+c}{2}\right) \geq b \end{cases}$$

où 0 caractérise les trachéides du bois initial et 1 caractérise les trachéides du bois final.

1.3.5 Caractérisation écologique

L'implantation d'une placette temporaire de 11,28 mètres de rayon (400 mètres carrés) a été effectuée dans 32 sites en juin et juillet 2023. Chaque site, étant composé d'un transect de 5 arbres pour les mesures de cavitation, de défoliation et de potentiel hydrique (Figure 1.2), une placette circulaire a été implantée à partir du troisième arbre à l'étude présent dans chaque transect pour effectuer la caractérisation du milieu. Le premier arbre à 13 mètres (à gauche ou à droite) du troisième arbre du transect a été déterminé comme le centre de la placette circulaire (Figure 1.2). La localisation de la placette (à gauche ou à droite du transect linéaire) a été déterminée de manière que la même densité de la canopée, la même composition du peuplement et l'accessibilité de la forêt soit représentative des sites (Figure 1.2). Ensuite, la délimitation a été réalisée par le marquage des arbres par un trait vertical immédiatement à l'extérieur de la placette. Certaines placettes ont requis l'établissement d'une sous-placette concentrique de 5,64 mètres pour le dénombrement des gaules, lorsqu'elles étaient supérieures à 10 dans 100 m² (Ministère des ressources naturelles et des forêts *et al.* 2022).

Dans chaque placette, les arbres marchands d'essences commerciales, dont le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) était supérieur à 9 centimètres, et les gaules d'essences commerciales, dont le DHP était supérieur à 1,1 centimètre et inférieur à 9 centimètres, ont été dénombrés. Le dénombrement a été effectué par essence et classe de DHP dans l'ensemble de la placette de 400 m² (Ministère des ressources naturelles et des forêts *et al.* 2022). Pour chaque arbre dénombré (marchands et gaules) dans les placettes, un code d'état, de dégradation et une côte de défoliation à l'échelle de l'arbre (Tableau 1.2) ont été désignés. Tous les codes suivaient les normes de relevés du ministère (Ministère des ressources naturelles et des forêts *et al.* 2022). Par la suite, trois arbres de l'essence dominante ont été aléatoirement choisis à l'intérieur de la placette. Pour chacun de ces arbres, le diamètre à hauteur de poitrine (DHP), la hauteur totale, l'âge et le pourcentage de défoliation ont été mesurés. Pour la détermination de l'âge des arbres, une carotte a été récoltée à un mètre au-dessus du plus haut niveau du sol et les cernes de croissance ont été dénombrés après sablage, sous un microscope binoculaire (Ministère des ressources naturelles et des forêts *et al.* 2022).

Tableau 1.2 : Côte de défoliation pour l'identification de la vulnérabilité des arbres marchands et des gaules dans chaque placette et sous-placette.

Côte de défoliation	Pourcentage de défoliation (%)
0	0
3	1 à 24
4	25 à 49
5	50 à 59
6	60 à 69
7	70 à 79
8	80 à 89
9	90 à 99
10	100

À l'échelle du peuplement, une estimation du pourcentage de défoliation a été effectuée pour estimer la vulnérabilité des essences à la défoliation et identifier les caractéristiques des sites qui pourraient influencer la sévérité des défoliations. Une côte de défoliation a été mis en place pour faciliter l'estimation du pourcentage de défoliation (Tableau 2.1). Par exemple, un arbre marchand ou une gaule ayant subi des défoliations entre 50 et 59% aura une côte de défoliation de 5 (Tableau 2.1). La mise en place d'une côte de défoliation pour chaque arbre a pour objectif de minimiser les erreurs dans l'estimation de la sévérité des défoliations par la TBE.

À l'aide de ces mesures, la densité (D) des arbres de chaque placette de 400 m² a été calculée et rapportée à l'hectare (ha) selon :

$$Densité (tiges \cdot ha^{-1}) = \frac{\text{Nombre d'arbres} \times 10\,000}{400}$$

La densité a été calculée en séparant les gaules des arbres matures. Aussi la densité des espèces hôtes de la tordeuse (sapin et épinettes) a aussi été calculé à l'aide de la même formule. Par la suite, la surface terrière (G) de chaque arbre mature (*i*) a été calculée et rapportée pour chacun des sites (*n*), à l'hectare (ha) :

$$Surface\ terrière\ (m^2 \cdot ha^{-1}) = \frac{\sum_i^n \pi \left(\frac{DHP}{2} \right)^2 \times 10\,000}{400}$$

La caractérisation des stations a comporté une caractérisation du milieu physique et une caractérisation du peuplement. Pour la caractérisation du milieu physique, les conditions édaphiques ont été identifiées. Sur le terrain, le type de dépôt de surface, l'épaisseur de l'humus, la texture à 30 centimètres de profondeur, la classe de drainage, le type et le pourcentage de pierrosité ont été évalués. Pour ces aspects, une sonde pédologique a été utilisée pour la réalisation de quatre pédons d'environ 30 centimètres de diamètre et d'une profondeur supérieure à 75 centimètres où étaient visibles les horizons A, B et C dans les quatre points cardinaux (Ministère des ressources naturelles et des forêts *et al.* 2022). De même, les caractéristiques topographiques, dont l'exposition, l'inclinaison, la forme et la situation de la pente ont été relevées. La caractérisation du peuplement, relative aux arbres, a également été effectuée, où la hauteur et l'âge des arbres, le diamètre à hauteur de poitrine (DHP), la densité du peuplement et la sévérité de la défoliation dans les différents sites ont été répertoriés (Ministère des ressources naturelles et des forêts *et al.* 2022).

Le type écologique, l'unité de base du système hiérarchique de la classification écologique du territoire du Québec, qui nous renseigne sur la végétation courante et potentielle, et sur le milieu physique, a été déterminé pour chaque site à l'étude. Des *Guides de reconnaissance des types écologiques* spécifiques à chaque site ont été employés. Les guides utilisés se réfèrent aux régions écologiques suivantes : 4d,e (Blouin et Berger 2003), 5b,c,d (Blouin *et al.* 2008) et 5e,f (Blouin et Berger 2004). Ces guides répertorient l'ensemble des informations nécessaires à la détermination du type écologique sous forme de clés d'identification du milieu physique (drainage, texture et épaisseur du sol), des dépôts de surface, du couvert arborescent et des groupes d'espèces indicatrices du type forestier et des végétations potentielles (Blouin et Berger 2004). Un inventaire du

couvert végétal présent dans les placettes a été réalisé à l'aide de la petite flore forestière du Québec (Leblanc *et al.* 1990) et associé avec les conditions topographiques et édaphiques mesurées. La caractérisation du milieu physique a permis de montrer que les sites étudiés étaient majoritairement composés d'un dépôt de till (1A), un mélange de sable, d'argile et de matériaux grossiers, peu profonds sur la roche. Ce type de dépôt de surface a représenté un indicateur majeur dans la détermination du type écologique, influençant le développement d'un couvert végétal favorable à ce type de sol.

1.4 Calculs des traits de vulnérabilité et l'architecture hydrauliques

1.4.1 Traits de vulnérabilité hydraulique

Deux traits hydrauliques ont été calculés à partir des courbes de perte de conductivité hydraulique (PLC) : le P_{12} [potentiel hydrique induisant 12% de perte de conductivité hydraulique (MPa)], aussi indiqué comme point d'entrée d'une bulle d'air dans le xylème ; le P_{50} [potentiel hydrique induisant 50% de perte de conductivité hydraulique (MPa)]. Ces traits permettent de percevoir l'évolution de la cavitation dans le xylème de la branche en fonction de la pression hydrostatique exercée à différentes pressions (Delzon *et al.* 2010).

Pour chaque branche, des courbes de perte de conductivité hydraulique (courbes de vulnérabilité) (PLC, %) en fonction de la pression (MPa) ont été réalisées en utilisant une régression de type logistique non linéaire dans JMP Pro version 16. Les valeurs de P_{12} et de P_{50} ont été obtenues à partir de l'équation suivante (Delzon *et al.* 2010) :

$$PLC = \frac{100}{\left[1 + \exp\left(\frac{S}{25} * (P_x - P_{50})\right)\right]}$$

où, le P_{50} (MPa) est le potentiel hydrique qui induit 50% de perte de conductivité hydraulique, S (%
MPa⁻¹) est la pente de la courbe de vulnérabilité au point d'inflexion et P_x est la pression du xylème (MPa).

Pour estimer le point d'entrée de l'air (P_{12}), l'équation de Domec et Gartner, 2001 a été utilisée (Domec et Gartner 2001):

$$P_{12} = \left(P_{50} + \frac{50}{S} \right)$$

La marge de sécurité hydraulique (MSH, MPa) a été calculée comme la différence entre le potentiel hydrique foliaire minimal (Ψ_{min}) mesuré à mi-journée en conditions naturelles et le potentiel hydrique Ψ_i induisant une perte de conductivité hydraulique de 50 % (P_{50}) (Cochard *et al.* 2013; Balducci *et al.* 2020).

$$MSH = \Psi_{min} - \Psi_{50}$$

La marge de sécurité hydraulique permet de comprendre la résistance des arbres au stress et leur vulnérabilité à l'embolie du xylème qui pourrait compromettre la circulation de l'eau, menant à une perte de croissance voire à la mort des arbres si le stress persiste.

1.4.2 Traits de l'architecture hydraulique du bois

À partir des mesures de la dimension des cellules du xylème, trois traits fonctionnels de l'architecture hydraulique du bois ont été calculés, le diamètre hydraulique (D_h , μm) et, en termes d'efficacité hydraulique, la conductivité hydraulique (K_h , $\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$) et la conductivité potentielle (K_p , $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$) selon Zimmermann *et al.* (2021).

Le diamètre hydraulique (D_h) a été calculé selon la formule :

$$D_h = \frac{\sum_{n=1}^N d_n^5}{\sum_{n=1}^N d_n^4}$$

où d_n est le diamètre (μm) de la cellule n qui équilibre les diamètres hydrauliques des cellules individuelles en fonction de la conductivité hydraulique.

La conductivité hydraulique (K_h , $\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$) a été calculée selon la formule obtenue à partir de la loi de Hagen-Poiseuille (Zimmermann *et al.* 2021) :

$$K_h = \frac{\pi \times \rho \times \sum d^4}{(128 \times \eta)}$$

où η est la viscosité ($1,002 \times 10^{-9}$ MPa), ρ est la densité de l'eau ($998,2 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-3}$), toutes deux à 20°C et 128 est la constante provenant de la loi de Poiseuille qui explique le débit volumique d'un fluide visqueux à travers un tuyau cylindrique.

La conductivité potentielle (K_p , $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$) a été déterminée en fonction de la conductivité hydraulique selon :

$$K_p = \frac{K_h}{A}$$

où A (m^2) est l'aire de la surface cellulaire mesurée par WinCell.

1.4.3 Analyses statistiques intégratives de l'ensemble des variables

Pour comparer les pourcentages de défoliation entre les essences, une analyse de la variance (ANOVA) a été utilisée pour chaque année d'observation. La procédure MIXED du logiciel SAS a été utilisée, avec le facteur essence fixe et site et arbres comme facteurs aléatoires.

Afin d'évaluer l'impact de l'essence sur la perte de conductivité hydraulique à 12%, à 50% et la marge de sécurité hydraulique (MSH), trois modèles d'Analyse de la Variance (ANOVA) à un facteur ont été réalisés. L'essence a été considérée comme un facteur fixe, l'arbre et le site en facteur aléatoire. Lorsque l'effet de l'ANOVA était significatif, le test post-hoc de Tukey HSD a été réalisé pour comparer les moyennes des essences entre elles. Les prémices du test ANOVA, l'homoscédasticité ainsi que la normalité des résidus ont été vérifiées. L'homoscédasticité des résidus a été confirmée graphiquement et à l'aide du test de Bartlett. Par la suite, une régression linéaire a été réalisée pour évaluer la relation existante entre la marge de sécurité hydraulique (MSH) et la perte de conductivité hydraulique à 50% de cavitation pour les trois essences à l'étude.

Pour comprendre les relations entre les caractéristiques des sites [épaisseur de l'humus (EHum), densité des arbres et des gaules (D), surface terrière des arbres (G), diamètre à hauteur de poitrine (DHP), hauteur (H), inclinaison de la pente (Incl_pent) et pierrosité (Pier)], les quatre années de défoliation [défoliation de 2019 (Def_2019), défoliation de 2020 (Def_2020), défoliation de 2021 (Def_2021), défoliation de 2022 (Def_2022)], les caractéristiques anatomiques [diamètre hydraulique (D_h), conductivité hydraulique (K_h) et conductivité potentielle (K_p)], ainsi que les traits de vulnérabilité hydraulique [perte de conductivité hydraulique à 12% (P_{12}) et à 50% (P_{50}) et marge de sécurité hydraulique (MSH)], une analyse en composante principale (ACP) a été réalisée avec la procédure Proc PRINCOMP (SAS). Pour évaluer l'importance relative des variables, incluant le type de dépôts de surface, influençant le diamètre hydraulique (D_h) et les traits de vulnérabilité hydrauliques, des analyses Random Forest (ou Forêt d'arbres de décision) (RF) ont été quantifiées en utilisant le package R rf. L'importance relative de chaque variable a été standardisée à 100%. Le nombre des arbres a été fixé à 1000 (Breiman 2001).

Pour évaluer les différences entre les essences en fonction de leurs caractéristiques morphologiques et hydrauliques, une analyse canonique discriminante (Proc CANDISC, SAS) a été réalisée à l'aide de la statistique Wilks'Lambda. Des moyennes des attributs des essences ont été calculées pour illustrer leurs variations à travers les essences.

CHAPITRE 2

RÉSULTATS

2.1 Caractérisation écologique des sites

2.1.1 Caractérisation des peuplements et défoliation

Parmi les trois essences étudiées, le sapin baumier est l'essence la plus dominante des sites à l'étude (Figure 2.1 et 2.2). Cette dominance est expliquée par la situation géographique de la zone d'étude qui est localisée dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc, à bouleau jaune et à épinette noire. Le sapin baumier présente une densité d'arbres de 479,7 tiges·ha⁻¹, une densité de gaules de 423,4 tiges·ha⁻¹ (Figure 2.1 A) et une surface terrière de 9,1 m²·ha⁻¹ (Figure 2.1 B). En moyenne, les arbres sont âgés de 37,27 ans (Figure 2.2 B), dont la hauteur est de 12,95 m (Figure 2.2 A) et le DHP de 153,43 cm (Figure 2.2 C).

L'épinette noire est la deuxième essence qui domine la canopée de la zone d'étude (Figure 2.2 D), avec une densité d'arbres de 307 tiges·ha⁻¹ (Figure 2.1 A). Sa densité de gaules est faible avec une densité de 160,9 tiges·ha⁻¹ (Figure 2.1 A), néanmoins sa surface au sol d'arbres est importante avec une surface terrière de 6 m²·ha⁻¹ (Figure 2.1 B). L'épinette noire est l'essence la plus mature des sites (46,3 ans) (Figure 2.2 B), dont le DHP moyen des arbres est égal à 197,1 cm (Figure 2.2 C) et la hauteur moyenne est égale à 14,95 m (Figure 2.2 A).

Quant à l'épinette blanche, elle est présente en moins grande quantité que les deux précédentes essences (Figure 2.2 D), même si sa densité en gaule et en arbres est tout de même importante avec 243 tiges·ha⁻¹ (Figure 2.1 A). Elle couvre une surface au sol moins importante que le sapin baumier, l'épinette noire et les autres essences réunies ensemble, avec une surface terrière de 4,1 m²·ha⁻¹ (Figure 2.1 B). Elle représente l'essence la plus jeune parmi les sites à l'étude, avec des arbres dont l'âge moyen est de 29,38 ans (Figure 2.2 B) et possède des arbres de plus petites tailles, dont la hauteur moyenne est de 10,58 m (Figure 2.2 A). Le DHP moyen des arbres d'épinette blanche est néanmoins très similaire avec les arbres de sapin baumier, avec une valeur de 153,37 cm (Figure 2.2 C).

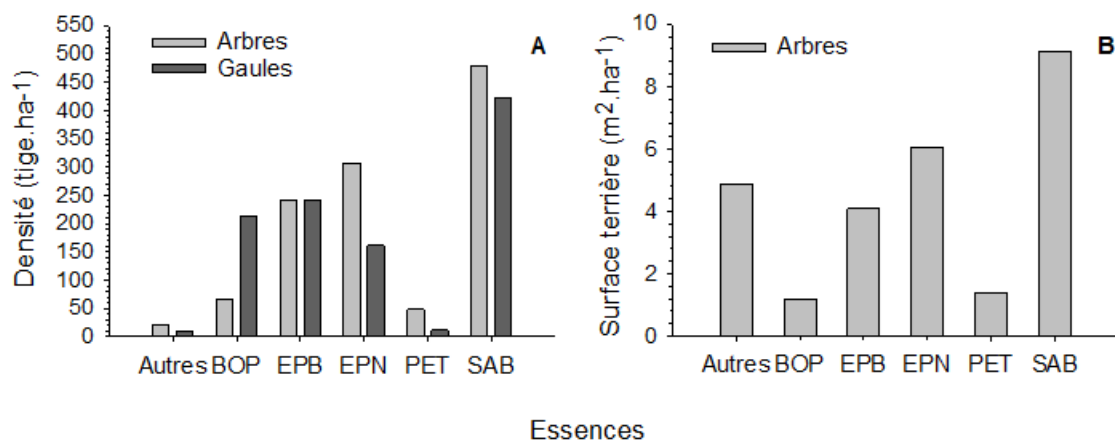


Figure 2.1 : **(A)** Densité de tiges à l'hectare des différentes essences inventoriées dans les sites échantillonnés, classifiées en gaule et en arbre (tige.ha⁻¹). **(B)** Surface terrière des différentes essences inventoriées dans les sites échantillonnés, pour les arbres (m².ha⁻¹). (Autres : autres espèces dont BOJ : bouleau jaune; ERR : érable à sucre; MEL : mélèze laricin; PIB : pin blanc; PIG : pin gris; BOP ; bouleau à papier, EPB : épinette blanche; EPN : épinette noire; PET : peuplier faux-tremble; SAB : sapin baumier).

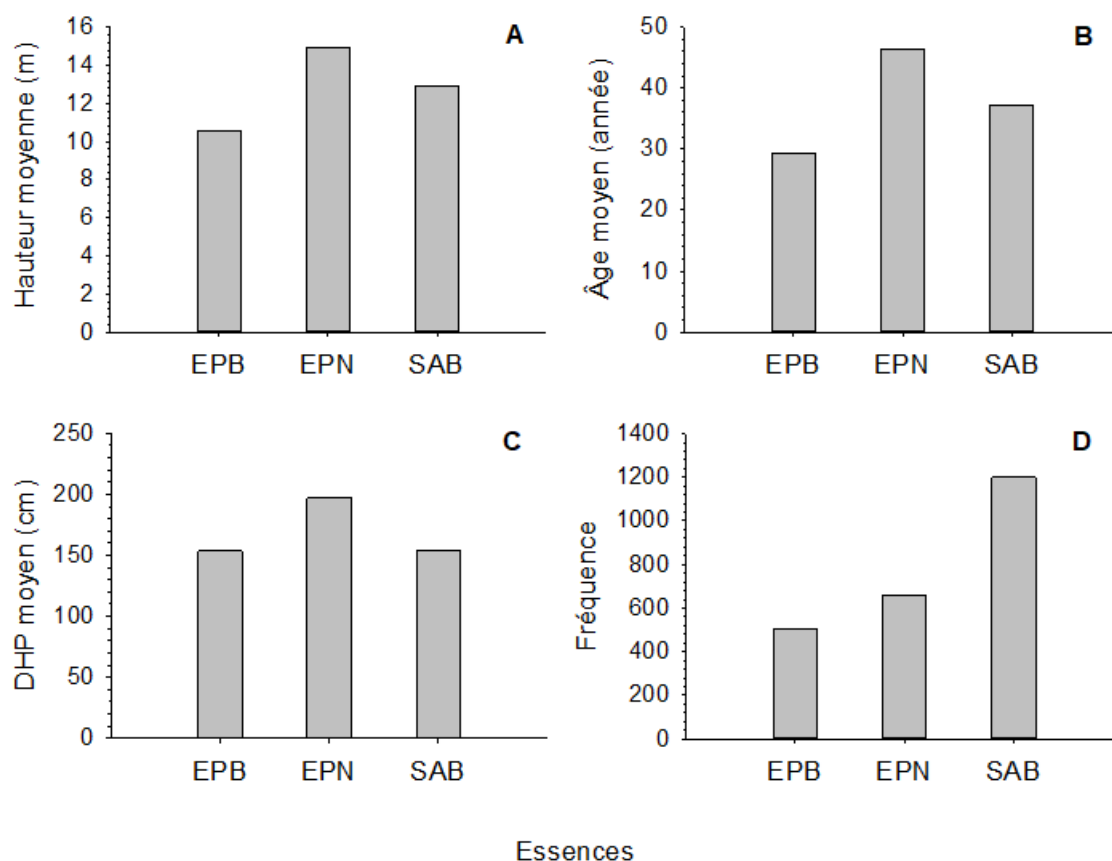


Figure 2.2 : (A) Hauteur moyenne des arbres (m). (B) Âge moyen des arbres (année). (C) DHP moyen des arbres (cm). (D) Fréquence (n) des essences dans l'ensemble des sites.

À l'échelle de la branche, quatre années de défoliations ont été estimées pour chaque essence, de 2019 à 2022 (Figure 2.3). Les arbres ont subi d'importantes défoliations entre 2019 et 2020, avec des pourcentages de défoliations relativement élevés chez le sapin baumier et l'épinette blanche.

Le pourcentage de défoliation est statistiquement similaire entre le sapin baumier et l'épinette blanche pour chaque année d'observation ($P > 0.05$) et statistiquement différente de l'épinette noire ($P < 0.05$) (Figure 2.3). Le pourcentage de défoliation était significativement plus élevé chez le sapin baumier et l'épinette blanche par rapport à l'épinette noire (Figure 2.3). L'épinette noire présentait le pourcentage de défoliation significativement moins sévère au cours des quatre années d'observation.

L'estimation de la défoliation a montré des niveaux de défoliation plus élevés en 2019 et en 2020, particulièrement chez le sapin baumier et l'épinette blanche (Figure 2.3). En 2019, l'épinette blanche a subi un pourcentage de défoliation des branches de 55,1% et le sapin baumier, un pourcentage de défoliation de 49,4% (Figure 2.3). En 2020, le sapin baumier et l'épinette blanche ont été similairement impactés par la TBE, avec une légère augmentation de la défoliation chez le sapin baumier (54,3%) et une défoliation de 52,4% chez l'épinette blanche. Au cours de l'année 2021, une diminution drastique de la défoliation a été observée pour les deux essences : l'épinette blanche a subi une défoliation de 26,6%, soit deux fois moins de défoliation que l'année précédente, et le sapin baumier a subi une défoliation de 35,6% soit une diminution de 18,7%. En 2022, le sapin baumier a subi 21,8% de défoliation, soit une défoliation 13,8% moins importante que l'année précédente. L'épinette blanche a connu une légère diminution avec 25% de défoliation de la pousse annuelle. L'épinette noire, quant à elle, a été faiblement défoliée au cours des 4 dernières années dans les sites à l'étude, avec des pourcentages de défoliation fluctuant entre 9% et 22,2% (Figure 2.3).

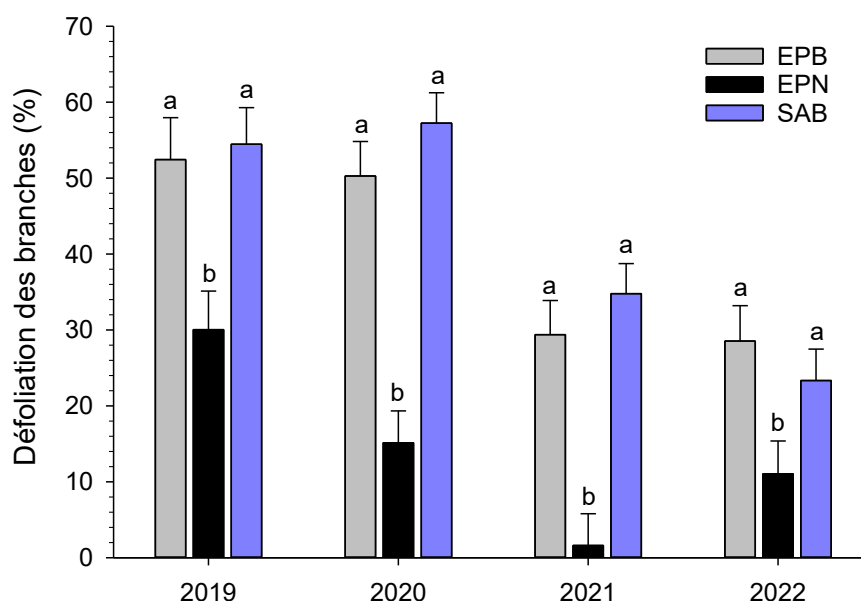


Figure 2.3 : Pourcentage de défoliation moyenne des pousses au cours des 4 années (2019, 2020, 2021, 2022). Pour chacune des années, des lettres similaires indiquent une absence de différence statistique entre les espèces ($P > 0.05$), tandis que des lettres différentes indiquent une différence statistique dans la défoliation entre les espèces ($P < 0.05$).

2.1.2 Description de sites selon la végétation potentielle

Un total de trois végétations potentielles sont représentées dans l'ensemble de nos sites à l'étude : la sapinière à épinette noire (RS2), la sapinière à bouleau jaune (MS1) et la sapinière à bouleau blanc ou bouleau à papier (MS2) (Annexe 1). Les différentes variables analysées ont permis de mettre en évidence des différences entre les sapinières à bouleau jaune et à bouleau blanc *versus* la sapinière à épinette noire (Figure 2.4).

Les sites à l'étude, appartenant à la végétation potentielle de la sapinière à épinette noire (RS2), ont révélé qu'en 2023, les arbres présentaient en moyenne la surface terrière et la densité d'arbres les plus faibles parmi les trois végétations potentielles, avec une surface terrière de $4,24 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ (Figure 2.4 A) et une densité de $182,8 \text{ tiges} \cdot \text{ha}^{-1}$ (Figure 2.4 B). Les arbres se trouvant dans la sapinière à épinette noire sont des arbres de plus grandes tailles ($12,66 \text{ m}$) (Figure 2.4 C), plus matures ($37,66 \text{ ans}$) (Figure 2.4 D), ayant un diamètre du tronc (DHP) plus important ($173,69 \text{ cm}$) (Figure 2.4 E). La sapinière à épinette noire est caractérisée par des sols où la présence de roches est en faible quantité, avec un pourcentage moyen de $19,33\%$ de pierrosité (Figure 2.4 F) et où l'épaisseur moyenne de l'humus est particulièrement élevée, avec une valeur de $12,75 \text{ cm}$ (Figure 2.4 G).

Les sites à l'étude, caractérisés par la végétation potentielle de la sapinière à bouleau jaune (MS1) ont permis de mettre en évidence que les arbres possédaient en moyenne la surface terrière et la densité d'arbres les plus élevées parmi les trois végétations potentielles, avec une surface terrière des arbres égale à $5,62 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ (Figure 2.4 A) et une densité d'arbres égale à $321,25 \text{ tiges} \cdot \text{ha}^{-1}$ (Figure 2.4 B). La densité des gaules était très faible, comptabilisant en moyenne $137,5 \text{ tiges} \cdot \text{ha}^{-1}$ (Figure 2.4 B). L'épaisseur de l'humus était relativement faible dans les sites de sapinière à bouleau jaune, égale à $6,06 \text{ cm}$ (Figure 2.4 G), avec une importante présence de roches ($29,38\%$) (Figure 2.4 F) et des arbres de plus petites tailles ($9,34 \text{ m}$) comparativement aux deux autres végétations potentielles (Figure 2.4 C).

Enfin, les sites à l'étude, caractérisés par la végétation potentielle de la sapinière à bouleau blanc (MS2) étaient majoritairement caractérisés par les gaules ayant une densité plus importante que celles présentes dans la végétation potentielle de la sapinière à épinette noire, avec une valeur

de 201,49 tiges·ha⁻¹ (Figure 2.4 B). Les arbres possèdent une densité plus faible en comparaison à la sapinière à bouleau jaune, mais sont néanmoins plus élevés à la sapinière à épinette noire, avec une valeur de 202,08 tiges·ha⁻¹ (Figure 2.4 B). La surface terrière est similaire entre la sapinière à bouleau blanc (4,55 m²·ha⁻¹) et la sapinière à épinette noire (4,24 m²·ha⁻¹), elle se différencie de la sapinière à bouleau jaune (5,62 m²·ha⁻¹) (Figure 2.4 A). Les sols présentent une épaisseur d'humus égale à 8,48 cm (Figure 2.4 G), dont le pourcentage de pierrosité est de 26,09% (Figure 2.4 F) et où les arbres ont une hauteur moyenne de 12,27 m (Figure 2.4 C).

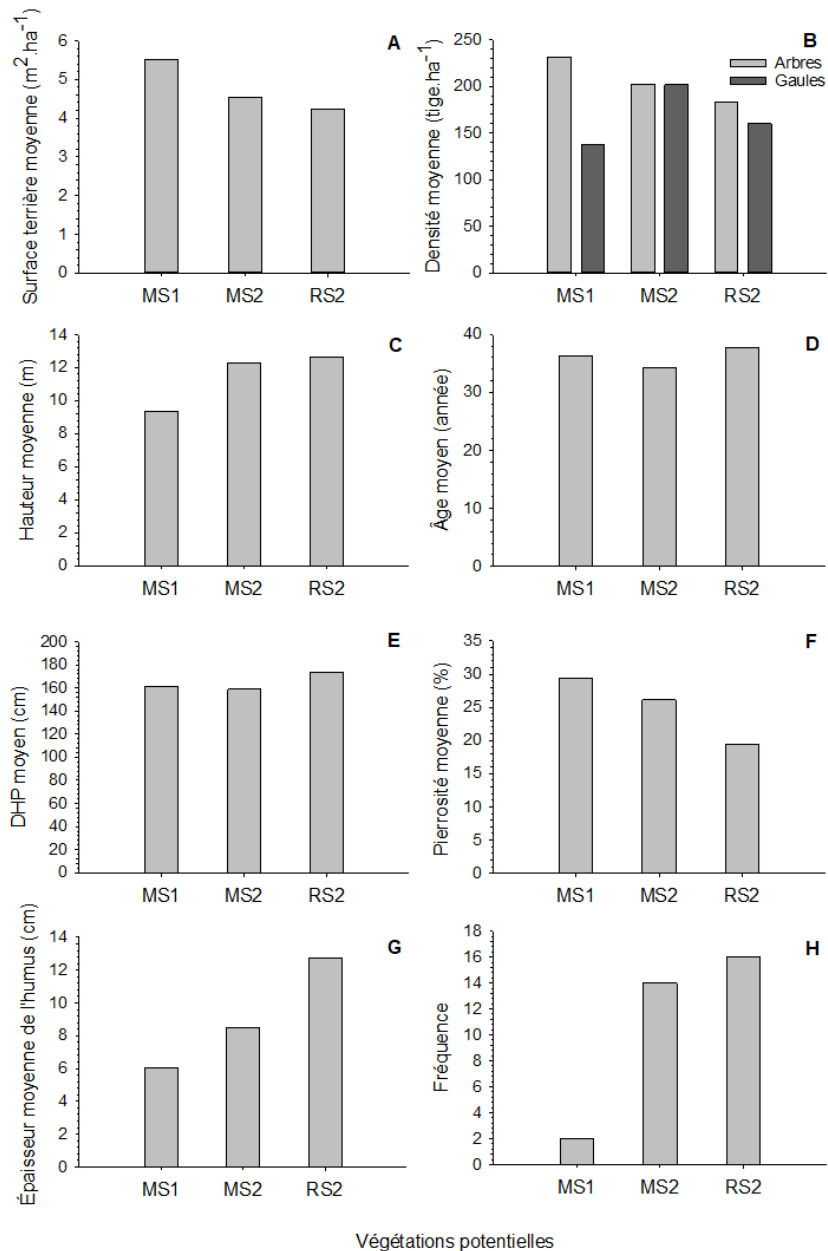


Figure 2.4 : Caractéristiques des sites où les mesures hydrauliques et anatomiques ont été réalisées selon les végétation potentielles des sites. **(A)** Surface terrière moyenne ($m^2 \cdot ha^{-1}$). **(B)** Densité moyenne (tige $\cdot ha^{-1}$). **(C)** Hauteur moyenne des arbres (m). **(D)** Âge moyen des arbres (année). **(E)** Diamètre à hauteur de poitrine (DHP, cm) moyen. **(F)** Pourcentage de pierrosité moyenne (%). **(G)** Épaisseur moyenne de l'humus (cm). **(H)** Fréquence des sites (n) classée dans 3 types de végétations potentielles (MS1 : sapinière à bouleau jaune ; MS2 : sapinière à bouleau blanc ou bouleau à papier ; RS2 : sapinière à épinette noire).

À l'échelle du peuplement, l'estimation de la défoliation selon la côte de défoliation a mis en évidence que les types de végétations potentielles de la sapinière à bouleau blanc (MS2) et de la sapinière à épinette noire (RS2) ont été plus sévèrement défoliés par la tordeuse des bourgeons de l'épinette, tandis que la sapinière à bouleau jaune (MS1) a été la moins défoliée (Figure 2.5).

La sapinière à bouleau blanc a été sévèrement touchée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette avec un total de 24 gaules et 52 arbres défoliés entre 25% et 69% (côte de défoliation 4-6), une gaule et deux arbres défoliés à plus de 70% (côte 7-8), dont un arbre défolié à plus de 90% (côte 9-10) (Figure 2.5). Toutefois, un total de 280 gaules et 624 arbres ont été très peu, voire pas défoliés, avec une côte de défoliation de 0-3, soit un pourcentage de défoliation situé entre 0 % et 24% (Figure 2.5). La sapinière à épinette noire est le type de végétation le plus présent dans les sites à l'étude (Figure 2.4 H). La sapinière à épinette noire a également été sévèrement défoliée, avec un total de 11 gaules et 5 arbres ayant subi des défoliations graves, comprises entre 70% et 100% (côte 7-8 et 9-10) et un total de 17 gaules et 33 arbres ayant subi des défoliations comprises entre 25% et 69% (côte 4-6). Toutefois, 350 gaules et 671 arbres ont subi des défoliations ne dépassant pas 25% (Figure 2.5).

Parmi les trois types de végétations potentielles, la sapinière à bouleau jaune (MS1) est celle qui est la moins défoliée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Figure 2.5). Elle est la végétation potentielle la moins présente dans les sites d'étude (Figure 2.4 H). Un total de 27 gaules et 94 arbres ont subi des défoliations comprises entre 0% et 24% (côte 0-3). Des défoliations plus sévères, comprises entre 25% et 69%, ont été dénombrées sur une gaule et trois arbres (côte 4-6) (Figure 2.5).

Le sapin baumier était l'essence la plus dominante dans les sites qui ont été étudiés (Figure 2.2 D). Parmi les 32 sites à l'étude, 426 gaules et 622 arbres de sapin baumier ont été dénombrés. Parmi les gaules, 33 ont subi des défoliations importantes, supérieures à 25% (côte 4-6), dont 3 d'entre elles ont subi des défoliations graves, supérieures à 70% et une gaule ayant été défoliée à 100% (côte 7-8 ; 9-10) (Figure 2.5). Parmi les arbres, 54 ont subi des défoliations situées entre 25% et 69% (côte 4-6) (Figure 2.5).

À l'échelle du peuplement, l'épinette blanche était la moins présente dans les sites à l'étude. Parmi les 67 gaules d'épinette blanche dénombrées, 12 d'entre elles ont subi des défoliations situées entre 25% et 69 % (côte 4-6) et 7 ayant subi des défoliations situées entre 70% et 89% (côte 7-8) (Figure 2.5). Parmi les 338 arbres dénombrés, 36 d'entre eux ont subi des défoliations situées entre 25% et 69% (côte 4-6) et 5 ayant subi des défoliations situées entre 70% et 89% (côte 7-8) (Figure 2.5). L'épinette noire a été l'essence la moins affectée par la défoliation, avec seulement 2 gaules identifiées comme étant défoliées à plus de 70% (côte 7-8) et 1 arbre défolié entre 25% et 69% (côte 4-6) (Figure 2.5).

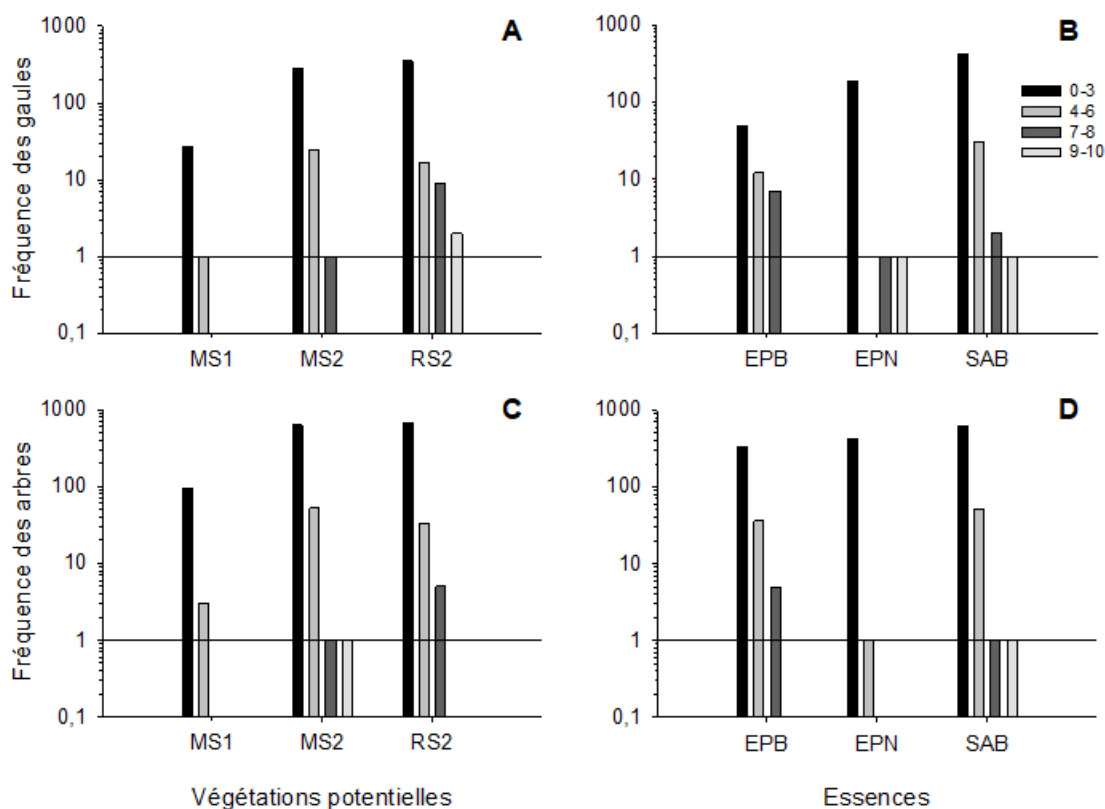


Figure 2.5 : Fréquence des gaules et des arbres défoliés (n), identifiés selon une côte de défoliation (0-3 = 0 à 24% ; 4-6 = 25 à 69% ; 7-8 = 70% à 89% ; 9-10 = 90 à 100%) selon les végétations potentielles et les essences.

2.2 Cavitation du xylème

2.2.1 Perte de conductivité hydraulique

Les courbes de vulnérabilité de chaque essence suivent un patron sigmoïdal (Figure 2.6). Chez les trois essences, la perte de conductivité hydraulique augmente de façon exponentielle à mesure que la pression du xylème diminue. Le point d'inflexion à partir duquel la perte de conductivité hydraulique cesse d'augmenter exponentiellement et se stabilise représente le P_{50} , soit la perte de conductivité hydraulique à 50%. Les courbes de vulnérabilité permettent aussi de calculer le P_{12} , soit le potentiel hydrique induisant 12% de perte de conductivité hydraulique (Figure 2.6).

Un effet hautement significatif de l'essence a été observé sur la résistance à la cavitation, en prenant en compte la perte de conductivité à 12% et 50% (P_{12} et P_{50} , Tableau 2.1). La perte de conductivité hydraulique à 12% de cavitation (P_{12}) était statistiquement similaire entre le sapin baumier et l'épinette blanche avec des valeurs allant de -2,74 et -2,81 MPa, respectivement. Les P_{12} de ces deux dernières essences étaient statistiquement différentes du P_{12} de l'épinette noire, avec une valeur de -3,23 MPa (Tableau 2.1). Lorsque les pertes de conductivité hydraulique à 50% (P_{50}) sont comparées, des différences significatives ont été constatées entre les trois essences. La valeur de P_{50} du sapin baumier était égale à -3,19 MPa avec la pente la plus forte parmi les trois essences (Figure 2.6, Tableau 2.1). La P_{50} de l'épinette blanche était statistiquement moins négative que l'épinette noire avec une valeur de -3,47 MPa. L'épinette noire, avec une valeur de $P_{50} = -3,82$ MPa, démontrait une pente la plus faible parmi les trois courbes de vulnérabilité (Figure 2.6). La vulnérabilité à la cavitation du sapin baumier, observée au niveau de la perte de conductivité hydraulique à 12% (P_{12}) et à 50% (P_{50}) est significativement plus importante que les autres essences, avec des valeurs moins négatives de $P_{12} = -2,74$ MPa et de $P_{50} = -3,19$ MPa comparativement aux autres essences (Tableau 2.1).

Tableau 2.1 : Résultats des Analyses de la Variance à un facteur (ANOVA à un facteur) comparant la pression du xylème induisant une perte de conductivité hydraulique à 12% et 50% (P_{12} et P_{50}), et la marge de sécurité hydraulique (MSH, MPa) chez le sapin baumier, l'épinette blanche et l'épinette noire.

Essences	P_{12} (MPa)	P_{50} (MPa)	MSH (MPa)
Sapin baumier	-2,74 ^a	-3,19 ^a	1,62 ^b
Épinette blanche	-2,81 ^a	-3,47 ^b	1,74 ^b
Épinette noire	-3,23 ^b	-3,82 ^c	2,05 ^a

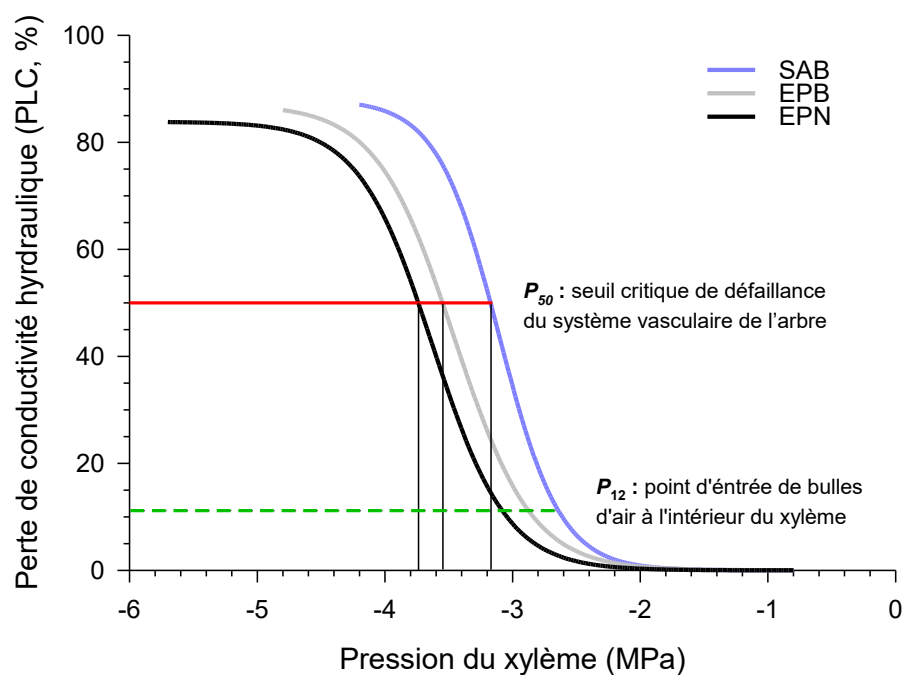


Figure 2.6 : Courbes de vulnérabilité représentant la perte de conductivité hydraulique (%) en fonction de la pression du xylème (MPa) selon les trois essences à l'étude.

2.2.2 Marge de sécurité hydraulique

Une diminution de la marge de sécurité hydraulique (MSH) en fonction du P_{50} (potentiel hydrique induisant 50% de perte de conductivité hydraulique) a été observée chez le sapin baumier, l'épinette blanche et l'épinette noire (Figure 2.7). En d'autres termes, plus la perte de conductivité à 50% survient à un potentiel hydrique négatif, plus la marge de sécurité hydraulique sera grande. La marge de sécurité hydraulique chez le sapin baumier et l'épinette blanche est plus petite par rapport à l'épinette noire (Tableau 2.1 et Figure 2.7). Le sapin baumier possède la marge de sécurité hydraulique la plus faible (MSH, 1,62 MPa) et diminue avec l'augmentation du P_{50} , s'approchant du point de cavitation (Figure 2.7). De même, l'épinette blanche s'approche du point de cavitation avec une diminution drastique de la MSH (MSH, 1,74 MPa) (Tableau 2.1 et Figure 2.7). L'épinette blanche atteint son point de cavitation plus rapidement après le sapin baumier avec une valeur $P_{50} = -3,47$ MPa (Figure 2.6), bien que la marge de sécurité hydraulique de l'épinette blanche soit statistiquement similaire à celle du sapin baumier, avec des valeurs de 1,74 MPa versus 1,62 MPa, respectivement (Tableau 2.1). Quant à l'épinette noire, la marge de sécurité hydraulique est statistiquement plus grande qu'aux autres essences (MSH, 2,05 MPa) (Tableau 2.1 et Figure 2.7).

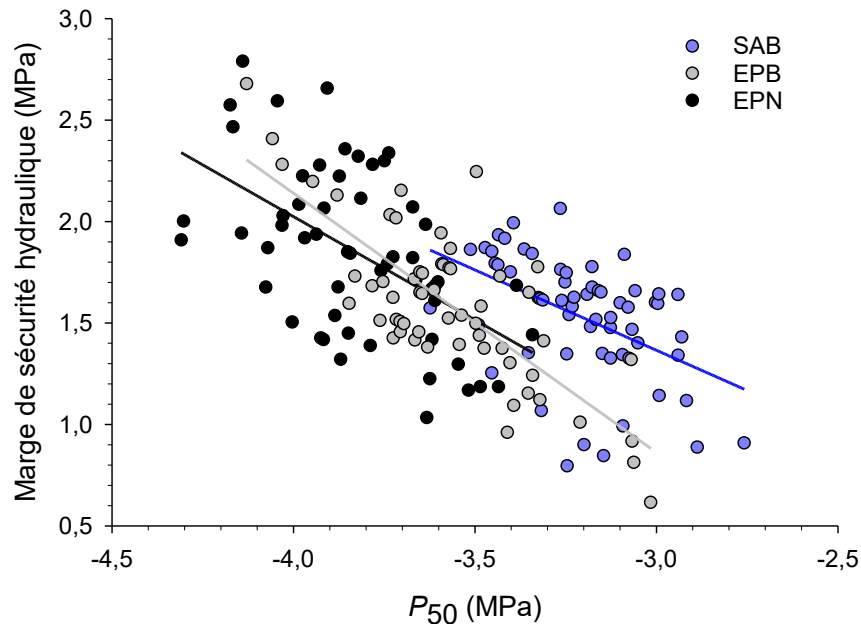


Figure 2.7 : Marge de sécurité hydraulique (MSH, MPa) exprimée en fonction de la perte de conductivité hydraulique induisant 50% de cavitation (P_{50} , MPa) pour les trois essences à l'étude.

2.3 Caractéristiques anatomiques

2.3.1 Séparation des espèces selon les traits anatomiques, hydrauliques et de croissance

Les traits anatomiques de croissance et hydraulique diffèrent entre les espèces hôtes de la TBE (Wilds' $\lambda = 0.20$, $F=13.45$, $P<0.0001$, Tableau 2.3 et Figure 2.11). L'axe canonique 1 (Can 1) a séparé le sapin baumier (valeurs positives) des deux espèces d'épinette (valeurs négatives) tandis que l'axe canonique a séparé l'épinette blanche (valeurs positives) de l'épinette noire (valeurs négatives) (Figure 2.11).

La dimension canonique 1 (Can1) est fortement et positivement influencée par le P_{50} , suivi par le P_{12} (Tableau 2.2). Les variables hydrauliques P_{12} et P_{50} sont les traits qui ont le plus séparé le sapin des épinettes avec de fortes corrélations avec l'axe Can 1, surtout pour le P_{50} , avec une corrélation de $r=0.93$. Le pourcentage de perte de conductivité hydraulique à 12% et 50% montre des différences significatives entre le sapin baumier, l'épinette blanche et l'épinette noire, le sapin baumier étant plus rapidement sensible à la cavitation avec un P_{50} moyen $=-3,19$ MPa (Figure 2.11 ; Tableau 2.1). L'épinette noire apparaît comme l'essence la plus résistante à la cavitation, fonctionnant à des tensions du xylème plus négatives ($P_{50}=-3,82$ MPa) (Figure 2.11 ; Tableau 2.1). Les variables des traits anatomiques du bois final sont toutes corrélées négativement avec la variable discriminante Can1 indiquant des valeurs plus élevées chez les épinettes noires et blanches (Tableau 2.2). Les deux variables anatomiques qui discriminent le plus le sapin des épinettes sont le diamètre du lumen ($r=-0.393$, Tableau 2.2) et le ratio lumen paroi ($r=-0.489$). Pour les traits de croissance, seule la conductivité potentielle a séparé le sapin des deux espèces d'épinette, avec une faible corrélation de 0.204, démontrant des valeurs plus élevées chez le sapin baumier (K_p sapin baumier = 23 > K_p épinettes = 2,90 K_p , $\text{kg}^{-1} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$).

Les deux dimensions canoniques Can1 et Can2 sont négativement corrélées avec la marge de sécurité hydraulique, indiquant l'existence d'une relation inverse avec les facteurs de Can1 et Can2 indiquant des valeurs similaires entre le sapin ($\text{MSH}=-0,356$) et les épinettes ($\text{MSH}=-0,343$) (Tableau 2.2). Chez le sapin baumier, la marge de sécurité hydraulique est plus étroite, elle diminue

avec la défoliation avec une valeur moyenne de 1,65 MPa (Figure 2.11), quant à l'épinette noire, elle possède la marge de sécurité hydraulique la plus forte (MSH=1,85 MPa) (Figure 2.11).

Quant à la séparation entre les deux espèces d'épinette (Can2), l'ensemble des variables montre une corrélation avec l'axe 2 sauf la conductivité potentielle. Les traits permettant de discriminer l'épinette noire de l'épinette blanche sont les traits anatomiques du bois initial (diamètre cellulaire, $r=0.699$) et du bois final (diamètre du lumen, de la cellule et l'épaisseur des parois avec des corrélations > 0.650 , la conductivité hydraulique et la P_{12} $r=0,446$) (Figure 2.11 ; Tableau 2.2).

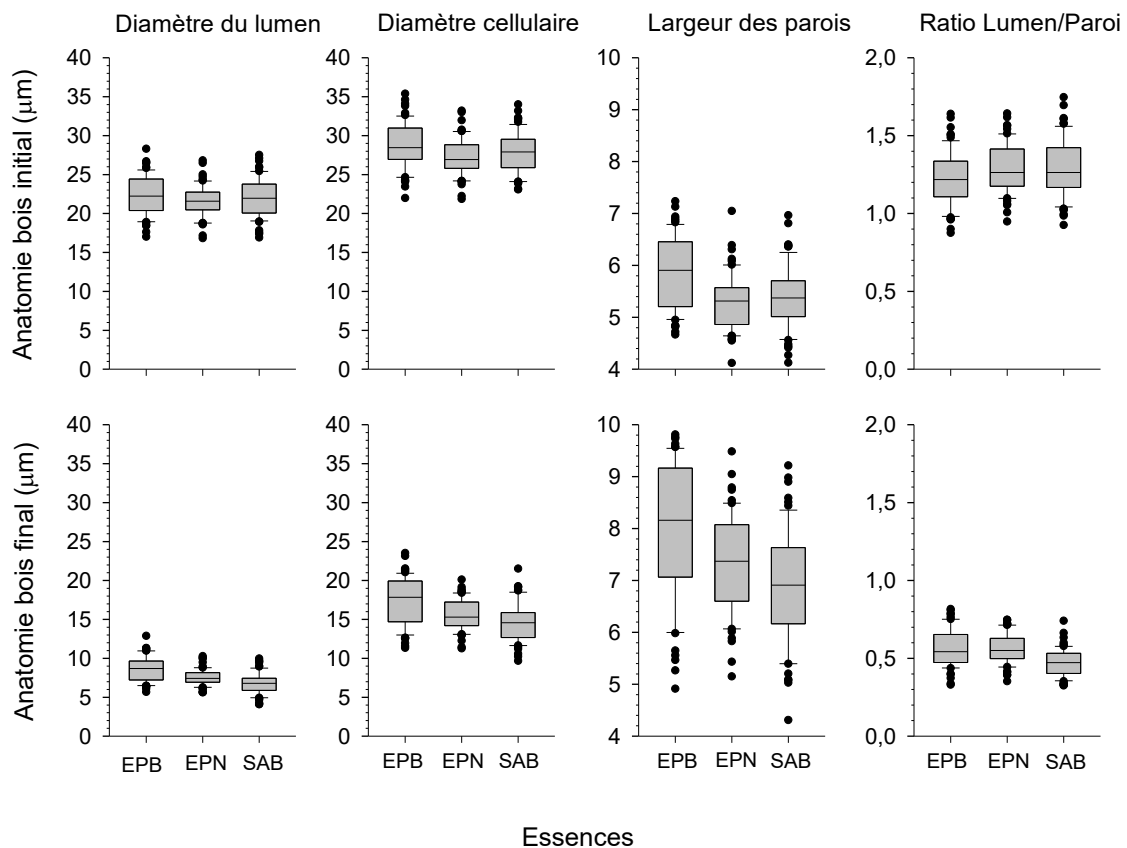


Figure 2.8 : Box plots illustrant les valeurs des traits anatomiques du bois de l'épinette blanche (EPB), de l'épinette noire (EPN) et du sapin baumier (SAB) séparés en bois initial et en bois final. Les traits anatomiques représentés sont le diamètre du lumen (μm), diamètre cellulaire (μm), largeur des parois (μm) et ratio lumen/paroi.

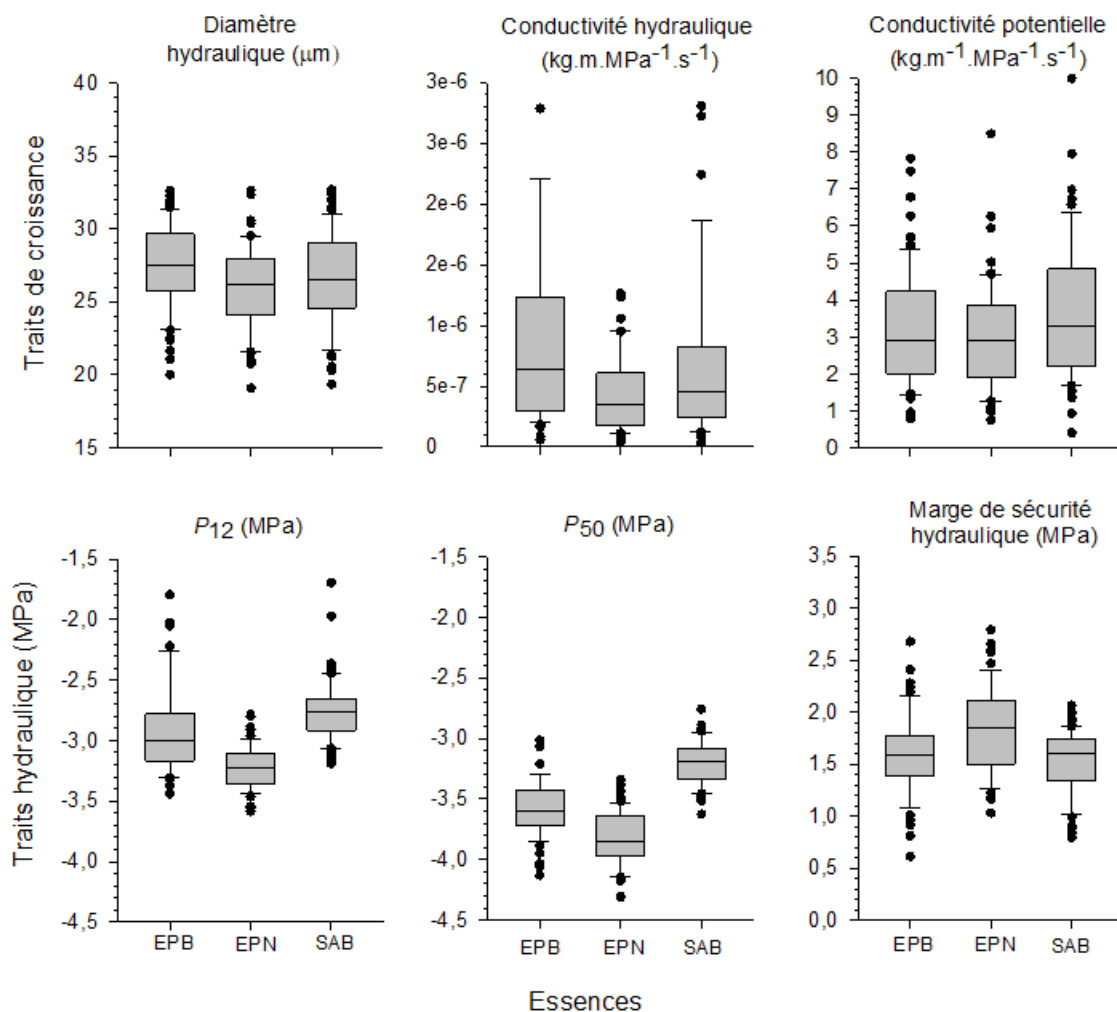


Figure 2.9 : Box plots illustrant les valeurs des traits de l'architecture (haut) et de vulnérabilité hydrauliques (bas) de l'épinette blanche (EPB), de l'épinette noire (EPN) et du sapin baumier (SAB). Les traits de l'architecture hydraulique représentés sont le diamètre hydraulique (μm), la conductivité hydraulique ($\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$) et la conductivité potentielle ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$) alors que les traits de vulnérabilité hydraulique sont le P_{50} , le P_{12} et marge de sécurité (MPa).

Tableau 2.2 : Coefficient de corrélation (r , Pearson) entre les variables discriminantes canoniques (Can1 et Can2) et les variables anatomiques du bois initial et du bois final [diamètre du lumen (μm), diamètre cellulaire (μm), largeur des parois (μm) et ratio lumen/paroi], les traits de l'architecture (efficacité) hydraulique [diamètre hydraulique (μm), conductivité hydraulique ($\text{kg.m.MPa}^{-1}.\text{s}^{-1}$) et conductivité potentielle ($\text{kg.m}^{-1}.\text{MPa}^{-1}.\text{s}^{-1}$)] et les traits de vulnérabilité hydraulique (P_{12} , P_{50} , et marge de sécurité hydraulique, MSH, MPa). Les corrélations significatives (indiquées en gras) ont été calculées avec un seuil de significativité $r = 10,15011$ en fonction du nombre de degrés de liberté $n = 169$.

Bois	Traits	Variables	Can1	Can2
Bois initial	Anatomiques	Diamètre du lumen	0,045	0,348
		Diamètre cellulaire	-0,098	0,699
		Largeur des parois	0,021	0,443
		Ratio lumen/paroi	0,14	-0,284
Bois final	Anatomiques	Diamètre du lumen	-0,393	0,685
		Diamètre cellulaire	-0,28	0,657
		Largeur des parois	-0,349	0,675
		Ratio lumen/paroi	-0,489	0,274
	Architecture	D_h	0,054	0,331
	hydraulique	K_h	0,043	0,474
		K_p	0,204	0,114
	Vulnérabilité hydraulique	P_{12}	0,592	0,446
		P_{50}	0,913	0,223
		MSH	-0,356	-0,343

Tableau 2.3 : Statistiques multivariées et approximations F.

S = 2 M = 5,5 N = 75,5					
Statistique	Valeur	Valeur F	Numéro DDL	DDL Res.	Pr > F
Wilks'	0,20	13,45	28	306	< 0,0001
Lambda					

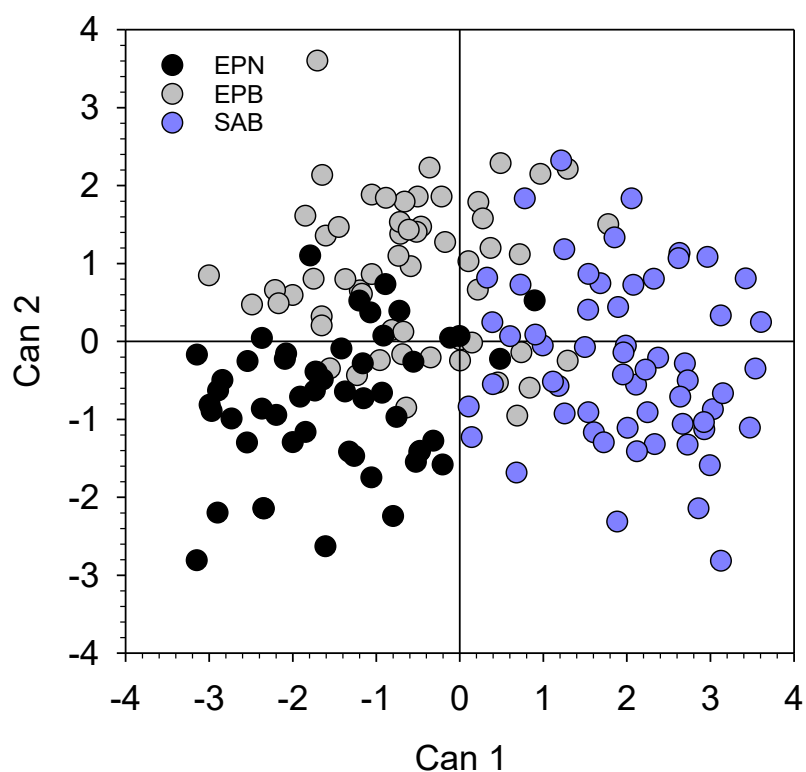


Figure 2.10 : Analyse discriminante canonique séparant le sapin baumier (ronds violets), l'épinette noire (ronds noirs) et blanche (ronds gris) en utilisant une combinaison de traits anatomiques du bois initial et du bois final [diamètre du lumen (μm), diamètre cellulaire (μm), largeur des parois (μm) et ratio lumen/paroi], les traits de l'architecture (efficacité) hydraulique [diamètre hydraulique (μm), conductivité hydraulique ($\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$) et conductivité potentielle ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)] et les traits de vulnérabilité hydraulique (P_{12} , P_{50} , et marge de sécurité hydraulique, MPa).

2.3.2 Relations entre les sites, la défoliation, les traits hydrauliques et la croissance

L'analyse en composantes principales (ACP) a été utilisée pour explorer les relations entre les caractéristiques des sites, les quatre années de défoliation, les traits hydrauliques ainsi que les caractéristiques anatomiques (Figure 2.11). Les deux axes de la ACP, CP1 et CP2, expliquent respectivement 21,7% et 16,2% de la variance totale des données.

L'axe CP1 est expliqué principalement par les traits hydrauliques (P_{12} , P_{50} et MSH), le DHP, suivi de la défoliation et des caractéristiques anatomiques. Le P_{12} et le P_{50} sont corrélés positivement avec CP1, tout en étant aussi fortement liés à la défoliation de 2020 (Def_2020). Inversement, la marge de sécurité hydraulique (MSH) est corrélée négativement avec CP1. L'axe CP1 a permis d'identifier que la marge de sécurité hydraulique était plus faible chez le sapin baumier et l'épinette blanche et même réduite avec des valeurs élevées de défoliation (Figure 2.11). L'axe CP1 a permis également de différencier l'épinette noire des autres essences, mettant en évidence que la marge de sécurité hydraulique (MSH) est fortement liée à la hauteur (H) et au DHP des arbres, principalement chez l'épinette noire. L'épinette noire était l'essence la plus mature des sites, avec des arbres dont le DHP et la hauteur étaient plus élevés.

L'axe CP2 est principalement influencé par la surface terrière (G), la densité du peuplement (D) et le pourcentage de pierrosité du site (Pier), suivi de la défoliation et des caractéristiques anatomiques. Les caractéristiques anatomiques (diamètre hydraulique (D_h), la conductivité hydraulique (K_h) et la conductivité potentielle (K_p), sont fortement liées à la défoliation courante (Def_2022) et celle de 2021 (Def_2021) et sont positivement liées à la pierrosité, la densité des arbres et l'inclinaison de la pente.

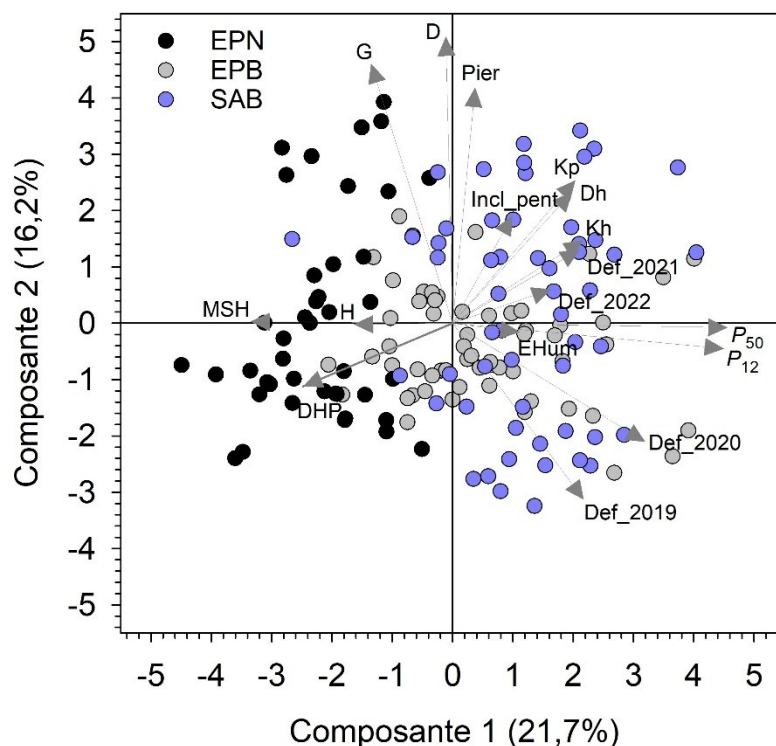


Figure 2.11 : Analyses en composantes principales (ACP). Les flèches grises représentent les variables des traits hydrauliques, anatomiques, de croissance et des caractéristiques des sites. Les points de couleurs représentent les essences à l'étude (violet : sapin baumier ; gris : épinette blanche ; noir : épinette noire). D, densité ; Def_2019, défoliation de 2019 ; Def_2020, défoliation de 2020 ; Def_2021, défoliation de 2021 ; Def_2022, défoliation de 2022 ; DHP, diamètre à hauteur de poitrine ; Dh, diamètre hydraulique ; EHum, épaisseur du humus ; G, surface terrière ; H, hauteur ; Incl_pent, inclinaison de la pente ; Kh, conductivité hydraulique ; Kp, conductivité potentielle ; MSH, marge de sécurité hydraulique ; P_{12} , perte de conductivité hydraulique à 12% ; P_{50} , conductivité hydraulique à 50% ; Pier, pourcentage de pierrosité.

2.3.3 Variables explicatives des traits hydrauliques et anatomiques

Quatre modèles *Random Forest* ont permis d'identifier l'importance des variables explicatives des traits hydrauliques (P_{12} , P_{50} , marge de sécurité hydraulique (MSH)) et du diamètre hydraulique (trait anatomique mis en évidence dans l'analyse précédente) (Figure 2.12).

Modèle Random Forest expliquant la perte de conductivité hydraulique à 12% (P_{12})

La variable P_{50} apparaît comme étant la plus influente avec un pourcentage d'explication de la variance de 36% (Figure 2.12 A). La P_{12} et le P_{50} sont fortement liés, considérant que le P_{12} est le point d'entrée de la bulle d'air à l'intérieur du xylème des branches et la P_{50} est le seuil critique de l'embolie du xylème à 50%. Plus l'entrée et la propagation des bulles d'air vont être importantes, plus les arbres vont atteindre rapidement le seuil de 50% de perte de conductivité hydraulique (Figure 2.6). La marge de sécurité hydraulique (MSH) est la 2^e variable la plus influente, avec un pourcentage d'explication de la variance de 17,5% (Figure 2.12 A). Plus le potentiel hydrique minimum mesuré durant l'été (ψ_{min}) va être négatif et proche du P_{12} et du P_{50} , plus la marge de sécurité hydraulique va être faible (Figure 2.12 A). Enfin, la défoliation de 2020 (Def_2020) est la 3^e variable qui explique la variance du P_{12} à 8%. Au cours de l'année 2020, les arbres ont subi un pourcentage de défoliation le plus élevée parmi les quatre années mesurées (Figure 2.3).

Modèle Random Forest de la perte de conductivité hydraulique à 50% (P_{50})

La perte de conductivité hydraulique à 12% (P_{12}) est la variable qui explique le mieux la variabilité du P_{50} avec un pourcentage d'explication de 34%, ce qui est cohérent avec les résultats du P_{12} mentionnés ci-haut (Figure 2.12 B). La variable prédictive de l'espèce est également une variable très influente avec un pourcentage d'explication du P_{50} de 21,5%, ce qui est cohérent avec les résultats de l'Analyse de la Variance à un facteur (Figure 2.12 B ; Figure 2.6). Ensuite, la marge de sécurité hydraulique apparaît comme la 3^e variable qui explique le mieux les résultats du P_{50} (Figure 2.12 B), avec un pourcentage d'explication de 17%. Plus le potentiel hydrique va être négatif,

s'approchant du P_{12} et du P_{50} , plus la marge de sécurité hydraulique va être faible. Enfin, le pourcentage de défoliation de l'année 2020 apparaît comme la quatrième variable en importance à expliquer la variation du P_{50} , avec un pourcentage d'explication de la variance de 8% (Figure 2.12 B). Au cours de 2020, les arbres ont subi un pourcentage de défoliation le plus élevée parmi les quatre années (Figure 2.2).

Modèle Random Forest de la marge de sécurité hydraulique (MSH)

Pour la marge de sécurité hydraulique (Figure 2.12 C), les deux variables les plus importantes sont le P_{12} et le P_{50} , qui dépassent chacune 20% d'explication de la variance. Comme mentionné précédemment, la MSH est calculée comme la différence entre le potentiel hydrique foliaire à midi et le potentiel hydrique induisant une perte de conductivité hydraulique de 50%. Les contributions de D_h , K_h , K_p et ainsi que des défoliations varient autour de 7%, respectivement. La défoliation qui se démarque est le pourcentage de défoliation de 2021, lorsqu'une diminution importante a été observée. En effet, la marge de sécurité hydraulique est plus grande avec un pourcentage de défoliation plus bas (2021 est la première année où il y a une baisse importante de défoliation).

Modèle Random Forest du diamètre hydraulique (D_h)

Pour le diamètre hydraulique (D_h) (Figure 2.12 D), la conductivité hydraulique (K_h) et la conductivité potentielle (K_p) apparaissent comme les deux principales variables qui expliquent la variance du D_h . Les autres variables démontrent une importance inférieure à 5% de la variance globale du modèle.

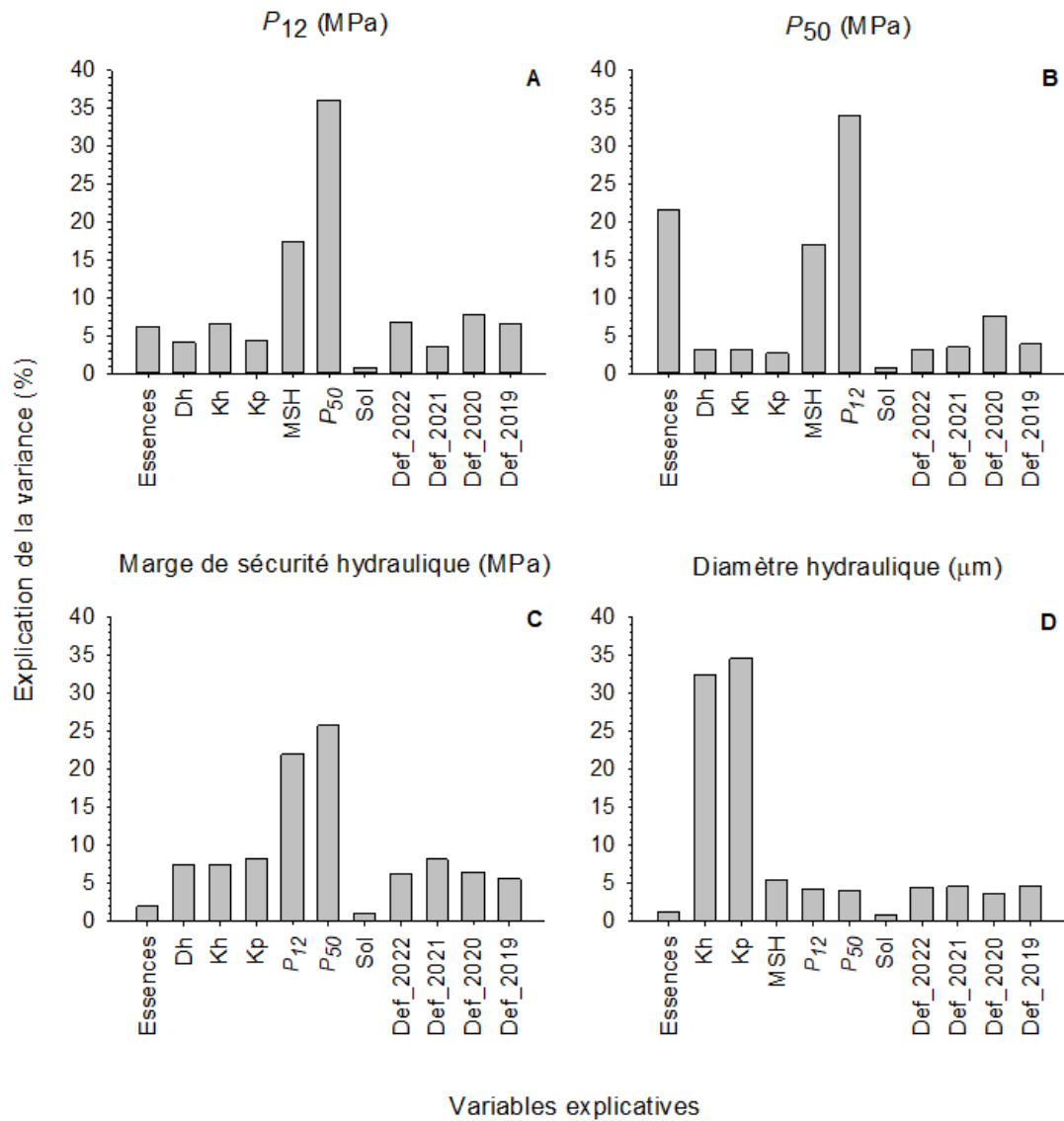


Figure 2.12 : (A) Modèle *Random Forest* de la perte de conductivité hydraulique à 12% de cavitation (P_{12}). (B) Modèle *Random Forest* de la perte de conductivité hydraulique à 50% de cavitation (P_{50}). (C) Modèle *Random Forest* de la marge de sécurité hydraulique. (D) Modèle *Random Forest* du diamètre hydraulique. Def_2022, défoliation de 2022 ; Def_2021, défoliation de 2021 ; Def_2020, défoliation de 2020 ; Def_2019, défoliation de 2019 ; Dh, diamètre hydraulique ; Kh, conductivité hydraulique ; Kp, conductivité potentielle ; MSH, marge de sécurité hydraulique ; P_{12} , perte de conductivité hydraulique à 12% ; P_{50} , perte de conductivité hydraulique à 50% ; Sol, dépôts de surface du sol.

CHAPITRE 3

DISCUSSION

L'objectif général de cette étude était d'évaluer l'impact de la défoliation sur la vulnérabilité des essences hôte de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans le but de prédire le dépérissement des arbres dans un contexte épidémique dans la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Les objectifs spécifiques consistaient à : (1) déterminer, à l'échelle de l'arbre, l'effet de la défoliation sur la vulnérabilité du xylème à la cavitation et les modifications anatomiques du xylème associées, pour trois essences de conifères : le sapin baumier, l'épinette blanche et l'épinette noire; (2) identifier, à l'échelle du peuplement, les caractéristiques écologiques associées à la vulnérabilité observée à l'échelle de l'arbre, en utilisant les changements des traits hydrauliques prédictifs (cavitation et anatomie), les variables de structure du peuplement et les indices de dépérissements du peuplement (défoliation).

3.1 Impact de la défoliation sur la vulnérabilité du xylème à la cavitation

Nos résultats ont montré que la défoliation causée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) a affecté différemment les conifères boréaux. Par ordre de gravité des dommages observés, le sapin baumier et l'épinette blanche ont été les plus touchés, puis, en moindre mesure, l'épinette noire. Ces résultats suivent le schéma habituel, où le sapin baumier est considéré comme l'hôte préférentiel de la TBE, tandis que l'épinette noire est son hôte secondaire (Pureswaran *et al.* 2015). Bien que d'autres études aient suggéré que la défoliation et la mortalité seraient plus importantes chez le sapin baumier que l'épinette blanche (Hennigar *et al.* 2008), les niveaux de défoliation observés dans notre étude étaient statistiquement similaires entre les deux essences. Cela pourrait s'expliquer par leur capacité à soutenir favorablement le développement larvaire de la TBE, tel que suggéré par d'autres études (Lavallée et Hardy 1988; Berthiaume *et al.* 2020), confirmant ainsi leur une vulnérabilité similaire (Nealis et Régnière 2004). Ce gradient de réponse à la défoliation se reflète également au niveau de la vulnérabilité à la cavitation, pouvant ainsi accroître le risque de mortalité, surtout chez le sapin baumier.

Dans cette étude, deux niveaux d'estimation de la défoliation ont été réalisés : l'un à l'échelle de l'individu/peuplement, et l'autre à l'échelle de la branche. Les résultats obtenus se sont révélés cohérents entre ces deux échelles. À l'échelle de l'individu/peuplement, la défoliation du sapin baumier et de l'épinette blanche a été similaire au fil des années d'observation, de 2019 à 2022, avec des pourcentages variant entre 21,8% et 55,1%. En contexte de forêt mixte de conifères, il est connu que les différences de susceptibilité à la défoliation sont principalement déterminées par le niveau de synchronisme entre la phénologie de l'ouverture des bourgeons chez les conifères hôtes et celle du développement de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Nealis et Régnière 2004). En raison d'une phénologie similaire (Podadera *et al.* 2024), le sapin baumier et l'épinette blanche présentent une susceptibilité comparable à la défoliation. Cependant, à densité égale de TBE, le sapin baumier subit généralement une défoliation plus importante que l'épinette blanche (Nealis et Régnière 2004). Cela s'explique par le développement plus rapide des pousses annuelles de l'épinette blanche en début de saison, tel qu'observé dans une étude pancanadienne récente (Nealis et Régnière 2004; Podadera *et al.* 2024). Les dommages globaux sont ainsi plus importants sur les pousses à croissance plus lente et plus clairsemée du sapin baumier.

Quant à l'épinette noire, elle est considérée comme l'essence la moins vulnérable à la défoliation par la tordeuse des bourgeons de l'épinette, en raison d'un débourrement qui survient plus tardivement, généralement deux semaines plus tard que les deux autres essences (Podadera *et al.* 2024). Une indisponibilité de nourriture adéquate (i.e. au bon stade de débourrement) entraînerait une réduction de la densité de la TBE sur le feuillage de l'épinette noire (Nealis et Régnière 2004). Ces différences observées à l'échelle de l'arbre individuel (Nealis et Régnière 2004; Podadera *et al.* 2024) influencent ainsi l'ampleur de l'impact et de la perturbation à l'échelle du peuplement, comme il a été observé lors de la précédente épidémie des années '80-'90 (Nealis et Régnière 2004; Boulanger *et al.* 2016).

À l'échelle de la branche, les résultats des courbes de pertes de conductivité hydraulique ont révélé un effet hautement significatif pour les deux variables qui ont été étudiées : la valeur du P_{12} , représentant le potentiel hydrique induisant 12% de perte de conductivité hydraulique (point d'entrée de l'air dans le xylème des branches), et la valeur du P_{50} , correspondant au potentiel hydrique

induisant 50% de perte de conductivité hydraulique (seuil critique de l'embolie du xylème à 50%). Bien que le sapin baumier et l'épinette blanche atteignent une perte de conductivité hydraulique de 12% à un potentiel hydrique similaire (environ -2.8 MPa), une différence significative entre le sapin baumier et les deux essences d'épinettes a été observée à 50% de perte de conductivité. En effet, le sapin atteint le P_{50} à un potentiel hydrique de -3.19 MPa, tandis que ce potentiel est plus négatif chez les épinettes, soit -3.47 MPa pour l'épinette blanche et -3.82 MPa chez l'épinette noire. Par ailleurs, de récentes études ont montré que le sapin baumier maintient plus difficilement un équilibre hydrique lors d'un stress biotique : la fermeture des stomates, mécanisme essentiel à la régulation des pertes en eau, a lieu de façon tardive, ce qui compromet le maintien d'une conductivité hydraulique optimale (Bouzidi *et al.* 2019; Balducci *et al.* 2020). Un stress biotique, tel qu'un niveau plus élevé de défoliation, pourrait augmenter le risque de défaillance hydraulique, entraînant par la suite une vulnérabilité accrue à la mortalité. Nos résultats démontrent que l'épinette noire apparaît comme l'essence la plus résistante à la cavitation du xylème, car elle tolère des tensions hydriques plus négatives que les autres essences. À l'inverse, le sapin baumier figure comme l'essence la plus vulnérable à la cavitation.

Selon Cochard *et al.* (2013), la cavitation dans le xylème débute lorsque la marge de sécurité hydraulique a été franchie, normalement à la suite d'un stress hydrique prolongé. Une diminution de cette marge de sécurité, calculée à partir de la perte de conductivité hydraulique à 50%, a été observée chez le sapin baumier, l'épinette blanche et l'épinette noire. En d'autres termes, plus la perte de conductivité à 50% de cavitation se produit à un potentiel hydrique négatif, plus la marge de sécurité hydraulique est grande. Le sapin baumier et l'épinette blanche présentaient une marge de sécurité plus faible par rapport à l'épinette noire, démontrant ainsi un risque plus élevé de cavitation. Les valeurs étaient similaires entre le sapin baumier et l'épinette blanche, variant entre 1,62 et 1.74 MPa, mais significativement inférieures à celles de l'épinette noire (MSH de 2,05 MPa).

Nos résultats issus des modèles Random Forest ont démontré que plusieurs variables, dont l'essence, la défoliation et certains traits hydrauliques, contribuaient à expliquer les valeurs de P_{12} et de P_{50} mesurées. Les modèles ont démontré que l'essence était la variable expliquant le plus la variabilité retrouvée dans les valeurs de P_{12} et de P_{50} , suivie par l'année durant laquelle la défoliation

a été la plus sévère (soit 2020 dans nos sites d'étude). En absence de défoliation, des différences interspécifiques dans ces traits hydrauliques avaient déjà été documentées, notamment entre le sapin baumier et l'épinette noire (Balducci *et al.* 2015; Balducci *et al.* 2020). Nos résultats confirment ainsi la cohérence des seuils de dysfonctionnement hydraulique observés entre les essences. De plus, la défoliation s'est également révélée être une variable explicative importante pour la marge de sécurité hydraulique, avec une contribution variant entre 7 % et 10 % selon les années de défoliation. Un pourcentage de défoliation plus élevé était d'ailleurs fortement associé à des marges de sécurité hydraulique plus faibles, suggérant que l'action de défoliation réalisée par la TBE pourrait influencer le niveau de fonctionnalité du système hydraulique, tel qu'observé par Bouzidi *et al.* (2019). En effet, cette réduction est plutôt associée à de plus faibles potentiels hydriques mi-jour plutôt qu'à une diminution du P_{50} .

3.2 Influence des facteurs de site sur la vulnérabilité à la défoliation

Considérant le niveau de défoliation selon les caractéristiques du couvert forestier, les résultats obtenus chez le sapin baumier, l'essence la plus défoliée, étaient associés à une densité de tiges à l'hectare et une surface terrière les plus importantes. À cet effet, une étude récente effectuée sur la Côte-Nord a montré que la forte proportion de sapin baumier accroît le risque de mortalité, tandis que la configuration des peuplements dans le paysage amplifie le risque de défoliation (McNie *et al.* 2023). Dans les sites à l'étude, aucune mortalité n'a été observée, mais la dominance en sapin baumier dans le couvert forestier a possiblement rendu ces peuplements plus susceptibles à la défoliation. Ces résultats sont alignés avec les recherches récentes qui ont démontré qu'une présence plus importante de sapin baumier dans le paysage augmente le risque de défoliation et de mortalité des peuplements et que plus la présence d'épinette noire est importante, plus les peuplements sont résistants face aux épidémies (Bognounou *et al.* 2017; McNie *et al.* 2024).

Contrairement au sapin baumier, l'épinette blanche était moins présente dans les sites à l'étude. Même avec une surface terrière relativement faible, les niveaux de défoliation de l'épinette blanche étaient statistiquement similaires au sapin baumier et significativement plus élevés que l'épinette noire. Par ailleurs, une densité en gaules et en arbres équivalente a été observée chez

l'épinette blanche, ce qui suggère un fort potentiel de régénération de cette espèce malgré une surface terrière faible (Nealis et Régnière 2004). Quant à l'épinette noire, l'essence la moins défoliée, les relevés ont démontré une densité en arbres inférieure au sapin baumier et une densité des gaules inférieure à l'épinette blanche. Cependant, la surface terrière de l'épinette noire était supérieure à celle du sapin baumier et de l'épinette blanche, avec des arbres de plus grande taille, plus matures et un DHP plus élevé. Nealis et Régnière (2004) ont montré que l'épinette noire, caractérisée par des arbres de plus grande taille et un DHP plus élevé dans leur étude, est l'essence la moins touchée par la défoliation causée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

L'étude de la végétation potentielle et la détermination du type écologique ont permis de déterminer que la vulnérabilité des espèces à l'insecte peut s'expliquer par des facteurs à plus grande échelle dans le paysage (Nealis et Régnière 2004). La végétation potentielle de la sapinière à bouleau blanc et de la sapinière à épinette noire étaient les végétations potentielles les plus communes dans les sites étudiés. La sapinière à épinette noire était caractérisée par des arbres de plus grandes tailles, plus matures, mais dont la surface terrière et la densité des arbres étaient les plus faibles parmi les trois types de végétations potentielles étudiés. La sapinière à bouleau blanc était caractérisée par une densité des gaules et des arbres plus importante que celles présentes de la végétation de la sapinière à épinette noire, mais plus faible que la sapinière à bouleau jaune qui se distingue par une surface terrière et une densité des arbres les plus élevées parmi les trois types de végétations potentielles étudiés. En résumé, même lorsque la présence d'épinette noire était importante, le sapin baumier était l'essence la plus vulnérable, car plus favorable au développement de la TBE. En revanche, lorsque l'épinette blanche était présente en grande quantité, la tordeuse frappait les espèces de façon plus similaire dans le peuplement (Bognounou *et al.* 2017). La fragmentation du paysage est donc importante pour les relations trophiques entre la TBE et ses essences-hôtes (McNie *et al.* 2024).

De plus, les conditions de site (caractéristiques physiques du sol et topographie) exercent une influence sur la croissance et la répartition des essences le long d'une toposéquence (Körner 2003; Yilmaz *et al.* 2008; Grondin *et al.* 2023). L'analyse en composante principale démontre que les variables anatomiques (diamètre hydraulique (D_h), la conductivité hydraulique (K_h) et la conductivité

potentielle (K_p)) sont positivement liées aux facteurs de sites tels que la pierrosité, la densité des arbres et l'inclinaison de la pente. La pierrosité dans les sites peut avoir comme effet d'augmenter le taux de percolation de l'eau dans le sol, c'est-à-dire que l'eau, ne pouvant pas remonter en surface via les pores du sol, percole plus en profondeur (Yilmaz *et al.* 2008). La pierrosité pourrait concentrer le volume d'eau dans le sol, en raison de la présence de fractures susceptibles de retenir plus d'humidité et de la relâcher progressivement dans le temps (Preisler *et al.* 2019). Dans les sites à l'étude, il a été observé que le sapin baumier et l'épinette blanche étaient présents majoritairement dans les sites où la présence de roches était plus fréquente. A contrario, l'épinette noire était davantage présente dans les sites où la pierrosité était en faible quantité, ce qui est cohérent avec la performance de son système racinaire superficiel. Plusieurs études ont mis en évidence, les adaptations anatomiques des racines aux conditions du sol (Angélico *et al.* 2021; Li *et al.* 2022). Cependant, peu de connaissances existent sur le lien direct entre la pierrosité et l'efficacité de l'architecture hydraulique. Nous formulons l'hypothèse que la pierrosité, assurant un accès à l'eau plus stable et constant, pourrait réduire la nécessité de modifier les caractéristiques anatomiques, maintenant des diamètres hydrauliques larges qui favorisent un transport de l'eau efficace, mais moins sécuritaire face aux contraintes hydriques, comme on l'observe chez le sapin baumier et l'épinette blanche. Dans les conditions opposées, les arbres avec des diamètres hydrauliques petits pourraient assurer un transport de l'eau plus lent, cependant plus sécuritaire face aux stress, comme observé chez l'épinette noire.

Nos résultats indiquent que la densité des arbres a un effet sur les caractéristiques anatomiques. Il est connu qu'une diminution de la densité de peuplement a un effet positif sur le gain de croissance, cependant un accroissement rapide pourrait entraîner des caractéristiques anatomiques de moindre qualité. Ce changement sera plus marqué chez le sapin baumier que l'épinette noire (Lemay *et al.* 2016). Concernant l'influence de l'inclinaison de la pente sur les caractéristiques anatomiques, la formation du bois de compression chez les conifères est souvent associée à la présence de pentes fortes, en réponse au gravitropisme (Hughes 1965). Par ailleurs, dans les pentes abruptes, il est souvent observé un écoulement rapide de l'eau, qui peut réduire la disponibilité d'eau dans le sol et réduire la turgescence dans les tissus végétaux (Balducci *et al.*

2015), Dans ces conditions, les arbres avec de plus petits diamètres hydrauliques pourraient avoir une meilleure résistance à la cavitation. Par conséquent, les essences vulnérables aux stress liés à la cavitation seront ainsi plus sensibles à la défoliation.

3.3 Effet de la défoliation sur l'anatomie des essences

L'analyse discriminante canonique a mis en évidence que les caractéristiques des traits anatomiques du bois final étaient celles qui discriminaient le plus le sapin baumier des épinettes blanches et noires. Le diamètre du lumen et le ratio lumen paroi du bois final avaient des valeurs plus élevées chez les épinettes noires et blanches comparativement au sapin baumier. Selon l'analyse en composante principale, le sapin baumier était caractérisé par des diamètres hydrauliques larges et des conductivités potentielles plus élevées que les épinettes : ces traits pourraient donc expliquer une résistance à l'écoulement de l'eau plus faible, le rendant plus vulnérable à la cavitation (Hacke *et al.* 2009). En effet, ces traits sont aussi associés à des valeurs plus faibles de P_{50} et de P_{12} . Associé à une marge de sécurité plus faible, le sapin est donc plus propice à une perte de la conductivité hydraulique comparée aux essences d'épinettes étudiées. Ces dernières possèdent d'ailleurs un diamètre des trachéides plus étroit, des parois plus épaisses et une densité du xylème plus élevée (Balducci *et al.* 2015). Les traits hydrauliques du sapin baumier pourraient donc réduire la capacité de cette espèce à transporter l'eau jusqu'aux feuilles lorsque celle-ci est défoliée. Hacke et Jansen (2009) ont démontré que les trachéides peuvent modifier la relation entre les caractéristiques structurelles et fonctionnelles du xylème par une altération de la connectivité du xylème. Une plus grande connectivité du xylème signifie davantage de voies de transport de l'eau et donc une meilleure efficacité hydraulique (Hacke et Jansen 2009).

L'analyse canonique a également mis en évidence que l'épinette noire se différencie de l'épinette blanche par des valeurs élevées du diamètre cellulaire et du diamètre du lumen. Ces traits permettent de mettre en évidence une structure anatomique plus favorable de l'épinette noire au transport de l'eau, en maintenant une résistance accrue à la défaillance hydraulique, ce qui permet à cette essence de détenir la marge de sécurité hydraulique la plus grande parmi les trois essences étudiées (2 MPa) (Balducci *et al.* 2015).

L'analyse en composantes principales, dont l'axe CP2 a montré que les caractéristiques liées à l'architecture hydraulique telles que le diamètre hydraulique (D_h), la conductivité hydraulique (K_h) et la conductivité potentielle (K_p), sont positivement liées à la défoliation courante (Def_2022, c'est-à-dire l'année de la coupe des branches à l'automne) et celle de 2021 (Def_2021). Il est connu que la conductivité hydraulique (K_h) et la conductivité potentielle (K_p) sont des variables clés au maintien d'un bon fonctionnement hydraulique, que ce soit dans les conditions physiologiques optimales ou en situation de stress (Zimmermann *et al.* 2021). Cela signifie qu'une altération de l'architecture hydraulique peut être liée à une perte de performance fonctionnelle du système vasculaire (García-Cervigón *et al.* 2018). À cet effet, pour assurer une stabilité mécanique et un transport de l'eau efficace, les arbres doivent maintenir une proportion adéquate de bois initial et de bois final. Le bois initial, caractérisé par les cellules de grand diamètre et à parois fines, favorise une grande conductivité hydraulique, contribuant à l'approvisionnement et au transport de l'eau (Payette et Filion 2018). Or, en contexte de défoliation, cette architecture pourrait être modifiée. Parallèlement, lors de défoliations sévères, les arbres investissent une quantité de carbone moins importante dans les cellules du bois final, diminuant ainsi leur performance biomécanique (Deslauriers *et al.* 2015b; Paixao *et al.* 2019). Avant un événement de défoliation, les trachéides du bois initial et final chez le sapin baumier et l'épinette noire ont une épaisseur des parois cellulaires similaires (Paixao *et al.* 2019). Dans des conditions avant défoliation, ces deux espèces ont des différences anatomiques. Le sapin baumier a un rapport paroi/lumen plus petit que l'épinette noire et une densité plus faible; l'épinette noire possède une surface du lumen plus petite pour soutenir ses besoins de transport en eau (Paixao *et al.* 2019).

Chez l'épinette noire, la taille du lumen et la disponibilité en eau sont étroitement liées, la surface des trachéides augmente avec l'augmentation de la précipitation et l'épaisseur des parois diminue (Puchi *et al.* 2020). Au cours d'un stress hydrique, le sapin baumier subit une diminution du diamètre radial des trachéides du bois initial et une baisse du potentiel hydrique du xylème (Rossi *et al.* 2009). Cette diminution ralentit la croissance cellulaire et entraîne une fluctuation de densité dans les cernes de croissance (Rossi *et al.* 2009). Paixao *et al.* (2019) affirment qu'après épidémie, des changements dans l'épaisseur des parois cellulaires du bois final ont été observés. L'épinette noire

a rapidement atteint une diminution de la densité du bois final et de l'épaisseur de ses parois cellulaires, soit après une année de défoliation, contrairement au sapin baumier qui a connu une diminution de la densité du bois final trois années après le début de la défoliation. En effet, l'épinette noire est plus sensible à la perte de son feuillage (Paixao *et al.* 2019). Il a une réponse plus rapide au stress lié à la défoliation. Après trois années de défoliation consécutives, le sapin baumier et l'épinette noire ont connu une diminution de la surface du lumen et de la paroi cellulaire. Enfin, une diminution de la largeur des cernes et une réduction du nombre des trachéides du bois final ont été observées après trois années de défoliation pour le sapin baumier et quatre années pour l'épinette noire. Ces réponses face à la défoliation ont conduit les arbres à une diminution de la densité du bois.

On a observé des patrons similaires dans nos résultats. En effet, les valeurs des traits anatomiques du bois final ont montré un ratio paroi/lumen plus petit chez le sapin baumier que les autres essences. À la différence des résultats obtenus par Paixao *et al.* (2019), la surface du lumen est plus petite chez le sapin baumier, cependant ces résultats s'expliquent par la plus grande période de défoliation étudiée (i.e., depuis 2006). Nos résultats suggèrent que les variations anatomiques de l'architecture hydraulique pourraient refléter hâtivement l'effet de la défoliation dans les premières années, et ce, sans nécessairement attendre des impacts anatomiques plus importants.

CONCLUSION

Cette étude a permis de déterminer l'impact des défoliations de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur les traits hydrauliques, anatomiques et de croissance de trois essences de conifères boréaux, le sapin baumier, l'épinette blanche et l'épinette noire.

La première hypothèse de ce projet de recherche, qui mentionnait que « la défoliation induirait des modifications dans l'anatomie du xylème des branches, altérant la structure du xylème et réduisant le transport de l'eau et de la sève », a été confirmée. La seconde hypothèse de ce projet de recherche qui mentionnait que « les caractéristiques des sites jouent un rôle important dans le dépérissement des peuplements forestiers défoliés » a été plus complexe à démontrer et nécessiterait des recherches plus approfondies. Cette étude a permis de mettre en évidence que le sapin baumier et l'épinette blanche ont été les deux essences les plus vulnérables à la défoliation au cours de notre recherche dans la région de Saguenay-Lac-Saint-Jean de 2019 à 2022. Bien qu'étant l'espèce la plus défoliée, le sapin baumier présentait une sensibilité accrue à la cavitation avec un P_{12} et un P_{50} moins négatif que les autres espèces ainsi qu'une marge de sécurité hydraulique plus faible. Le sapin baumier maintenait difficilement un équilibre hydrique au cours d'un stress biotique, augmentant le risque d'une défaillance hydraulique dans l'arbre et entraînant une vulnérabilité accrue à la mortalité. La fonctionnalité des arbres à transporter l'eau jusqu'aux feuilles s'est vue réduite.

Des différences du bois initial et du bois final ont été observés entre les essences. L'épaisseur des parois cellulaires du bois initial était plus fine chez le sapin baumier, avec un diamètre des trachéides plus large. Également, la diminution de la largeur des cernes et du nombre de trachéides du bois final est survenue plus tôt chez le sapin baumier que chez les deux autres essences. L'épinette noire s'est démarquée des autres essences, montrant une meilleure résistance hydraulique, avec une structure anatomique favorable au transport de l'eau, corrélée positivement avec des arbres de plus grandes tailles et de plus grande maturité et par un débourrement tardif de ses nouvelles pousses, rendant la nourriture indisponible aux TBE en sortie d'hibernation. Elle détient la plus grande marge de sécurité hydraulique, faisant de cette essence, la moins vulnérable à l'embolie au cours d'une défoliation.

Des recherches supplémentaires dans la structure du peuplement et des caractéristiques des sites sont nécessaires pour nous guider dans la compréhension de la réponse des arbres aux stress liés aux insectes ravageurs. Associé à des périodes de fortes sécheresses, ces stress peuvent engendrer une mortalité à grande échelle dans les peuplements défoliés.

LISTE DES RÉFÉRENCES

- Alder NN, Sperry JS et Pockman WT. 1996. Root and stem xylem embolism, stomatal conductance, and leaf turgor in *Acer grandidentatum* populations along a soil moisture gradient. *Oecologia*, 105 : 293-301.
- Angélico TDS, Marcati CR, Rossi S, Da Silva MR et Sonsin-Oliveira J. 2021. Soil Effects on Stem Growth and Wood Anatomy of Tamboril Are Mediated by Tree Age. *Forests*, 12 : 1058.
- Balducci L, Deslauriers A, Giovannelli A, Rossi S et Rathgeber CBK. 2013. Effect of temperature and water deficit on cambial activity and woody ring features in *Picea mariana* saplings. *Tree Physiology*, 33 : 1006-1017.
- Balducci L, Deslauriers A, Giovannelli A, Beaulieu M, Delzon S, Rossi S et Rathgeber CBK. 2015. How do drought and warming influence survival and wood traits of *Picea mariana* saplings? *Journal of Experimental Botany*, 66 : 377-389.
- Balducci L, Fierravanti A, Rossi S, Delzon S, De Grandpré L, Kneeshaw DD et Deslauriers A. 2020. The paradox of defoliation: Declining tree water status with increasing soil water content. *Agricultural and Forest Meteorology*, 290 : 108025.
- Bergeron Y, Leduc A, Joyal C et Morin H. 1995. Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 25 : 1375-1384.
- Berthiaume R, Hébert C, Charest M, Dupont A et Baucé É. 2020. Host Tree Species Affects Spruce Budworm Winter Survival. *Environmental Entomology*, 49 : 496-501.
- Blouin J et Berger J-P. 2003. Guide de reconnaissance des types écologiques des régions écologiques 4d - hautes collines de Charlevoix et du Saguenay et 4e - plaine du lac Saint-Jean et du Saguenay. Ministère des ressources naturelles et des forêts, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, Division de la classification écologique et productivité des stations : Direction de la planification et des communications, Québec.
- Blouin J et Berger J-P. 2004. Guide de reconnaissance des types écologiques des régions écologiques 5e - Massif du lac Jacques-Cartier et 5f - Massif du Mont-Valin. Ministère des ressources naturelles et des forêts, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, Direction de la classification écologique et productivité des stations, Québec.
- Blouin J, Berger J-P, Landry Y et Saucier J-P. 2008. Guide de reconnaissance des types écologiques des régions écologiques 5b - Côteaux du réservoir Gouin, 5c - Collines du Haut-Saint-Maurice et 5d - Collines ceinturant le lac Saint-Jean. Division de la classification écologique et productivité des stations, Ministère des Ressources Naturelles, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers.
- Bognounou F, De Grandpré L, Pureswaran DS et Kneeshaw D. 2017. Temporal variation in plant neighborhood effects on the defoliation of primary and secondary hosts by an insect pest. *Ecosphere*, 8 : e01759.

Boulanger Y, Gray DR, Cooke BJ et De Grandpré L. 2016. Model-specification uncertainty in future forest pest outbreak. *Global Change Biology*, 22 : 1595-1607.

Bouzidi HA, Balducci L, Mackay J et Deslauriers A. 2019. Interactive effects of defoliation and water deficit on growth, water status, and mortality of black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.). *Annals of Forest Science*, 76 : 21.

Breiman L. 2001. Random Forests. *Machine Learning*, 45 : 5-32.

Brodribb TJ et Cochard H. 2008. Hydraulic Failure Defines the Recovery and Point of Death in Water-Stressed Conifers. *Plant Physiology*, 149 : 575-584.

Brodribb TJ, Bowman D, Nichols S, Delzon S et Burlett R. 2010. Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytologist*, 188 : 533-542.

Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG et Zanne AE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12 : 351-366.

Cochard H, Badel E, Herbette S, Delzon S, Choat B et Jansen S. 2013. Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: a critical review. *Journal of Experimental Botany*, 64 : 4779-4791.

Delzon S et Cochard H. 2014. Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. *New Phytologist*.

Delzon S, Douthe C, Sala A et Cochard H. 2010. Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding. *Plant, Cell and Environment*, 33 : 2101-2111.

Denne MP. 1989. Definition of Latewood According to Mork (1928). *IAWA Journal*, 10 : 59-62.

Deslauriers A, Rossi S et Liang E. 2015a. Collecting and processing wood microcores for monitoring xylogenesis.

Deslauriers A, Caron L et Rossi S. 2015b. Carbon allocation during defoliation: testing a defense-growth trade-off in balsam fir. *Frontiers in Plant Science*, 6.

Deslauriers A, Balducci L, Fierravanti A et Bouchard M. 2023. Changes in Water Status and Carbon Allocation in Conifers Subjected to Spruce Budworm Defoliation and Consequences for Tree Mortality and Forest Management. Dans : Girona MM, *et al.* éds. *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management*. Springer International Publishing, Cham, p. 249-269.

Despland E. 2018. Effects of phenological synchronization on caterpillar early-instar survival under a changing climate. *Canadian Journal of Forest Research*, 48 : 247-254.

Domec J-C et Gartner BL. 2001. Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. *Trees*, 15 : 204-214.

Fierravanti A, Rossi S, Kneeshaw D, De Grandpré L et Deslauriers A. 2019. Low Non-structural Carbon Accumulation in Spring Reduces Growth and Increases Mortality in Conifers Defoliated by Spruce Budworm. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2.

Fuentealba A, Sagne S, Pureswaran D, Bause É et Despland E. 2017. Defining the window of opportunity for feeding initiation by second-instar spruce budworm larvae. *Canadian Journal of Forest Research*, 48 : 285-291.

García-Cervigón AI, Olano JM, von Arx G et Fajardo A. 2018. Xylem adjusts to maintain efficiency across a steep precipitation gradient in two coexisting generalist species. *Annals of Botany*, 122 : 461-472.

Giovannelli A, Deslauriers A, Fragnelli G, Scaletti L, Castro G, Rossi S et Crivellaro A. 2007. Evaluation of drought response of two poplar clones (*Populus×canadensis* Mönch 'I-214' and *P. deltoides* Marsh. 'Dvina') through high resolution analysis of stem growth. *Journal of Experimental Botany*, 58 : 2673-2683.

Grandpré L, Kneeshaw DD, Perigon S, Boucher D, Marchand M, Pureswaran D et MP G. 2019. Adverse climatic periods precede and amplify defoliator-induced tree mortality in eastern boreal North America. *Journal of Ecology*, 107 : 452-467.

Grondin P, Brice M-H, Boulanger Y, Morneau C, Couillard P-L, Richard PJH, Chalumeau A et Poirier V. 2023. Ecological Classification in Forest Ecosystem Management: Links Between Current Practices and Future Climate Change in a Québec Case Study. Dans : Girona MM, *et al.* eds. *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management*. Springer International Publishing, Cham, p. 219-246.

Grossiord C, Buckley TN, Cernusak LA, Novick KA, Poulter B, Siegwolf RTW, Sperry JS et McDowell NG. 2020. Plant responses to rising vapor pressure deficit. *New Phytologist*, 226 : 1550-1566.

Hacke UG et Sperry JS. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 4 : 97-115.

Hacke UG et Jansen S. 2009. Embolism resistance of three boreal conifer species varies with pit structure. *New Phytologist*, 182 : 675-686.

Hacke UG, Sperry JS et Pittermann J. 2004. Analysis of circular bordered pit function II. Gymnosperm tracheids with torus-margo pit membranes. *American Journal of Botany*, 91 : 386-400.

Hacke UG, Jacobsen AL et Pratt RB. 2009. Xylem function of arid-land shrubs from California, USA: an ecological and evolutionary analysis. *Plant, Cell & Environment*, 32 : 1324-1333.

Hennigar CR, MacLean DA, Quiring DT et Kershaw JA, Jr. 2008. Differences in Spruce Budworm Defoliation among Balsam Fir and White, Red, and Black Spruce. *Forest science*, 54 : 158-166.

Herbette S, Barigah TS, Ameglio T et Cochard H, H. 2015. Architecture hydraulique et mécanismes de résistance à la sécheresse des arbres. séminaire GEA « l'arbre face à la sécheresse », 2015-04-08, Montpellier, France.

Holbrook NM et Zwieniecki MA. 1999. Embolism Repair and Xylem Tension: Do We Need a Miracle? *Plant Physiology*, 120 : 7–10.

Hughes F. 1965. Tension wood: a review of literature. : 179-186.

Körner C. 2003. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2nd Edition, Springer-Verlag, Berlin : 344.

Lamhamedi M et Bernier P. 1994. Ecophysiology and field performance of black spruce (*Picea mariana*): a review. *Ann For Sci*, 51 : 529-551.

Lavallée R et Hardy Y. 1988. Étude en laboratoire du développement du *Choristoneura fumiferana* sur l'*Abies balsamea*, le *Picea glauca* et le *Picea rubens*. *Phytoprotection*, 69 : 79-86.

Leblanc D, Rouleau R, Québec (Province) et Ministère des Ressources naturelles. 1990. Petite flore forestière du Québec. Les Publications du Québec, Québec.

Leduc A. 2013. Dix-huit ans de changements in situ du couvert forestier dans une chronoséquence de 249 ans de la forêt boréale mixte en Abitibi. mémoire de maîtrise en biologie, Université du Québec à Montréal.

Lemay A, Krause C, Achim A et Bégin J. 2016. Growth and wood quality of black spruce and balsam fir following careful logging around small merchantable stems (CLASS) in the boreal forest of Quebec, Canada. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 91 : 271-282.

Li T, Ren J, He W, Wang Y, Wen X, Wang X, Ye M, Chen G, Zhao K, Hou G, Li X et Fan C. 2022. Anatomical structure interpretation of the effect of soil environment on fine root function. *Frontiers in Plant Science*, Volume 13 - 2022.

MacLean DA. 2016. Impacts of insect outbreaks on tree mortality, productivity, and stand development. *The Canadian Entomologist*, 148 : S138-S159.

MacLean DA et Lidstone RG. 1982. Defoliation by spruce budworm: estimation by ocular and shoot-count methods and variability among branches, trees, and stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 12 : 582-594.

Maherali H, Moura CF, Caldeira MC, Willson CJ et Jackson RB. 2006. Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 29 : 571-583.

McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG et Yezpez EA. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178 : 719-739.

McNie P, Kneeshaw D et Filotas É. 2023. Landscape-scale patterns of eastern spruce budworm outbreak risk: Defoliation onset vs. tree mortality. *Ecosphere*, 14 : e4684.

McNie P, Kneeshaw D et Filotas É. 2024. Increased unpredictability in spruce budworm outbreaks following habitat loss and landscape fragmentation. *Ecological Modelling*, 491 : 110675.

Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs. 2016. Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2016. Version 1, Québec, Gouvernement du Québec, Direction de la protection des forêts : 16.

Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts. 2023. Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2023, Québec, gouvernement du Québec, Direction de la protection des forêts. : 34.

Ministère des ressources naturelles et des forêts, Secteur des forêts et Direction des inventaires forestiers. 2022. Norme d'inventaire écoforestier, placettes-échantillons permanentes, 5e inventaire, Normes Techniques.

Morin H, Laprise D, Simard A-A et Amouch S. 2008. Régime des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'Est de l'Amérique du Nord. *Aménagement écosystémique en forêt boréale* Edited by Gauthier S, Vaillancourt MA, Leduc A, Grandpré LD, Kneeshaw D, Morin H, Drapeau P, Bergeron Y Québec, Qc: Presses de l'Université du Québec : 165-192.

Nealis VG et Régnière J. 2004. Insect-host relationships influencing disturbance by the spruce budworm in a boreal mixedwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34 : 1870-1882.

Ostaff DP et MacLean DA. 1995. Patterns of balsam fir foliar production and growth in relation to defoliation by spruce budworm. *Canadian Journal of Forest Research*, 25 : 1128-1136.

Paixao C, Krause C, Morin H et Achim A. 2019. Wood quality of black spruce and balsam fir trees defoliated by spruce budworm: A case study in the boreal forest of Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management*, 437 : 201-210.

Payette S et Filion L. 2018. *La dendroécologie: Principes, méthodes et applications*. Presses de l'Université Laval.

Pepin S, Plamondon A et Britel A. 2002. Water relations of black spruce trees on a Peatland during wet and dry years. 22 : 225-233.

Piene H, MacLean, D.A., Wall, R.E.,. 1981. Effects of spruce budworm-caused defoliation on the growth of balsam fir : Experimental design and methodology, Maritimes Forest Research Centre, Canadian Forestry Service, Canada.

Podadera DS, Balducci L, Rossi S, Carteni F, Néron V, Saint-Amant R, Mazzoleni S, Régnière J, Moise ERD, Bowden JJ, Candau J-N, Dupont A, Amos-Binks L, Berthiaume R, Carleton D, Edwards S, Johns RC, McIntosh RL, Perreault P, Poniatowski B, Ross F, Undershultz M, Whitehouse C et Deslauriers A. 2024. Differential advances in budburst timing among black spruce, white spruce and balsam fir across Canada. *Agricultural and Forest Meteorology*, 349 : 109950.

Ponomarenko A, Vincent O, Pietriga A, Cochard H, Badel É et Marmottant P. 2014. Ultrasonic emissions reveal individual cavitation bubbles in water-stressed wood. *Journal of The Royal Society Interface*, 11 : 20140480.

Preisler Y, Tatarinov F, Grünzweig JM, Bert D, Ogée J, Wingate L, Rotenberg E, Rohatyn S, Her N, Moshe I, Klein T et Yakir D. 2019. Mortality versus survival in drought-affected Aleppo pine forest depends on the extent of rock cover and soil stoniness. *Functional Ecology*, 33 : 901-912.

Puchi PF, Castagneri D, Rossi S et Carrer M. 2020. Wood anatomical traits in black spruce reveal latent water constraints on the boreal forest. *Global Change Biology*, 26 : 1767-1777.

Pureswaran DS, De Grandpré L, Paré D, Taylor A, Barrette M, Morin H, Régnière J et Kneeshaw DD. 2015. Climate-induced changes in host tree–insect phenology may drive ecological state-shift in boreal forests. *Ecology*, 96 : 1480-1491.

Quentin AG, O'Grady AP, Beadle CL, Mohammed C et Pinkard EA. 2012. Interactive effects of water supply and defoliation on photosynthesis, plant water status and growth of *Eucalyptus globulus* Labill. *Tree Physiology*, 32 : 958-967.

Rossi S, Simard S, Rathgeber CBK, Deslauriers A et De Zan C. 2009. Effects of a 20-day-long dry period on cambial and apical meristem growth in *Abies balsamea* seedlings. *Trees*, 23 : 85-93.

Rossi S, Anfodillo, T., Menardi, R., 2006. Trephor : A new tool for sampling microcores from tree stems, . *IAWA Journal*, 27 : 89-97.

Simard I, Morin H et Lavoie C. 2006. A millennial-scale reconstruction of spruce budworm abundance in Saguenay, Québec, Canada. *The Holocene*, 16 : 31-37.

Taiz L, Zeiger E, Møller I et Murphy A. 2015. *Plant physiology and development*. Sunderland
Sinauer Associates Incorporated, 761 pp. p.

Tyree MT et Sperry JS. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual review of plant physiology and plant molecular biology*, 40 : 19-36.

Yilmaz M, Serdar B, Altun L et Usta A. 2008. Relationships between environmental variables and wood anatomy of *Quercus pontica* C. Koch (Fagaceae). *Fresenius Environmental Bulletin*, 17 : 902-910.

Zimmermann J, Link RM, Hauck M, Leuschner C et Schuldt B. 2021. 60-year record of stem xylem anatomy and related hydraulic modification under increased summer drought in ring- and diffuse-porous temperate broad-leaved tree species. *Trees*, 35 : 919-937.

ANNEXE

ANNEXE 1 : Légende des types écologiques de nos sites d'étude.

Code de la végétation potentielle	Code du milieu physique (premier caractère)	Code du milieu physique (second caractère)	Type écologique
MS1 (Sapinière à bouleau jaune)	1 (Dépôt de mince à épais, de texture grossière et de drainage xérique ou mésique)	/	MS11
	2 (Dépôt de mince à épais, de texture moyenne et de drainage mésique)	/	MS12
MS2 (Sapinière à bouleau blanc)	0 (Dépôt mince, de texture variée et de drainage xérique ou hydrique)	/	MS20
	1 (Dépôt de mince à épais, de texture grossière et de drainage xérique ou mésique)	/	MS21
	2 (Dépôt de mince à épais, de texture moyenne et de drainage mésique)	/	MS22
	3 (Dépôt de mince à épais, de texture fine et de drainage mésique)	/	MS23
RS2 (Sapinière à épinette noire)	0 (Dépôt mince, de texture variée et de drainage xérique ou hydrique)	P (Pierreux)	RS20-P
	1 (Dépôt de mince à épais, de texture grossière et de drainage xérique ou mésique)	/	RS21
	2 (Dépôt de mince à épais, de texture moyenne et de drainage mésique)	/	RS22

	5 (Dépôt de mince à épais, de texture moyenne et de drainage subhydrique)	S (Avec seepage)	RS25-S
	6 (Dépôt de mince à épais, de texture fine et de drainage subhydrique)	/	RS26

ANNEXE 2 : Légende des dépôts de surface.

Code	Type de dépôt	Description	Origine et morphologie
DÉPÔTS GLACIAIRES			
1A	Till indifférencié	Dépôts lâches ou compacts, sans triage, constitués d'une farine de roches et d'éléments variant d'anguleux à subanguleux. La granulométrie des sédiments peut varier de l'argile au bloc, selon les régions	Till mis en place à la base d'un glacier (till de fond), durant la progression glaciaire, ou à travers la glace stagnante, durant sa régression (till d'ablation).
DÉPÔTS FLUVIOGLACIAIRES			
2A	Dépôts juxtaglaciaires	Dépôts constitués de sable, de gravier, de cailloux, de pierres et, parfois, de blocs variant d'arrondis à subarrondis. Leur stratification est souvent déformée et formant une faille. La granulométrie des éléments varie considérablement selon les strates. Ces dépôts renferment fréquemment des poches de till.	Dépôts mis en place par l'eau de fonte, au contact d'un glacier en retrait. Ils ont souvent une topographie bosselée, parsemée de kettles.
2AT	Terrasse de Kame	(Même description que 2A)	La terrasse de Kame se forme par l'accumulation de sédiments abandonnés par les eaux de fonte entre le glacier et un versant de vallée. La topographie résiduelle montre une terrasse bosselée, accrochée au versant, et qui peut être parsemée de kettles et de kames.
2BD	Delta fluvioglaciaire	Dépôt principalement composé de sable et de gravier, triés et déposés en couches bien distinctes. Les accumulations peuvent	Dépôt mis en place à l'extrémité aval d'un cours d'eau fluvioglaciaire, dans un lac ou dans la mer. Sa surface est souvent plane.

		mesurer plusieurs dizaines de mètres d'épaisseur.	Vue des airs, elle a parfois une forme conique.
2BE	Épandage	(Même description que 2BD)	Dépôt mis en place le long d'un cours d'eau fluvioglaciaire. La surface généralement uniforme de l'épandage est entaillée d'anciens chenaux d'écoulement. Les terrasses fluvioglaciaires situées en bordure des rivières actuelles correspondent fréquemment à des épandages résiduels défoncés par l'érosion.
DÉPOTS MARINS			
5S	Marin (faciès d'eau profonde)	Dépôt constitué de sable et parfois de gravier, généralement bien trié.	Dépôt mis en place dans un milieu marin. Il s'agit parfois d'un dépôt remanié.
SUBSTRAT ROCHEUX			
R	Roc (substrat rocheux)	Formation de roches sédimentaires, cristallines ou métamorphiques, parfois recouverte d'une mince couche (< 25 cm) de matériau minéral ou organique. Le roc, qui occupe plus de 50 % de la surface peut avoir été désagrégré par gélifraction.	Substrat rocheux constitué de roches ignées, métamorphiques ou sédimentaires.