

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

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

PAR
PASCAL LAPOINTE

ÉPIDÉMIES DE LA TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE
AU NORD DU LAC-SAINT-JEAN À TRAVERS
LES ARBRES SUBFOSSILES

FÉVRIER 2013

RÉSUMÉ

Les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette représentent l'une des perturbations majeures des forêts du Québec. Les données dendrochronologiques des 450 dernières années ont révélé que les épidémies du 20^e siècle étaient plus sévères que celles des siècles précédents. De plus, il semble que les épidémies survenant au sud du Québec soient plus importantes que celles affectant les peuplements de la pessière à mousse. Bien que la dynamique récente soit bien connue sur l'ensemble du territoire, la variabilité naturelle à long terme des épidémies est pratiquement inconnue. L'objectif du projet est de construire une chronologie continue d'arbres vivants et enfouis afin d'y identifier des réductions de croissance amenées par l'insecte. Pour ce faire, la forêt en bordure de deux tourbières situées au nord du Lac-Saint-Jean dans la pessière à mousse a été échantillonnée afin de construire une chronologie d'arbres vivants. Les deux tourbières ont, quant à elles, été excavées afin de recueillir des troncs enfouis qui peuvent allonger la chronologie d'arbres vivants grâce à l'interdatation. Certains des échantillons prélevés dans les couches superficielles de la tourbe ont pu être insérés dans la chronologie permettant à celle-ci de s'étendre jusqu'en 1683. De nombreux arbres enfouis n'ont pu être interdatés avec les arbres vivants. Cependant, certains ont pu l'être entre eux pour ainsi former des chronologies flottantes. La majorité de ces chronologies ont été datés au ¹⁴C et proviennent de la période entre 500 à 1200 AD. À l'aide du logiciel OUTBREAK, des épidémies de l'insecte ont pu être identifiées sur les chronologies flottantes et sur celle comprenant des arbres vivants et enfouis. Les épidémies identifiées sur la chronologie d'arbres vivants et enfouis étaient peu sévères. Le climat, des peuplements moins susceptibles à la prolifération de l'insecte et le décalage phénologique entre les bourgeons de l'espèce hôte et l'éclosion des larves peuvent expliquer la faiblesse du signal enregistrée. Les réductions identifiées sur les chronologies flottantes datant de 500 à 1200 AD étaient, quant à elles, très sévères. Une fréquence de feu amenant une proportion plus importante de forêts matures pourrait causer la force du signal observée. Cependant, la méthode pourrait comprendre un biais. L'incapacité d'inclure dans les chronologies flottantes les arbres ne présentant pas de réduction lors de l'interdatation peut avoir causé une surévaluation des épidémies. Les résultats suggèrent toutefois que l'insecte est présent dans la pessière à mousse depuis 500 AD et que le feu, la sévérité des épidémies ainsi que la proportion de forêts matures ont varié au cours du temps.

REMERCIEMENTS

En premier lieu, je voudrais remercier mon directeur, Hubert Morin, de m'avoir laissé la chance de réaliser une étude aussi captivante. Il a été disponible, patient et d'un grand soutien tout au long de ma maîtrise. Malgré mes nombreuses questions, mes doutes et mes blagues douteuses, il est demeuré le pilier enthousiaste qui m'a permis de mener à terme ce projet.

Je ne pourrais pas laisser sous silence le travail énorme que Marie-Josée Tremblay a effectué à mes côtés. Elle a participé à toutes les étapes : cartographie, préparation du terrain, échantillonnage, travail de laboratoire et interdatation. Comme une mère, elle m'a montré la voie depuis le tout premier jour. Sans elle, je serais fort probablement encore à l'étape de préparer mon matériel pour ma première sortie terrain.

Je souhaite également remercier Cornelia Krause. Son expérience, sa patience et son extrême disponibilité ont été d'une grande aide lors de l'étape cruciale d'interdatation. Merci pour ta présence et pour ces merveilleuses chronologies. Je dois également souligner l'implication de Germain Savard, Lionel Navarro et Pascal Tremblay au niveau de la cartographie, ainsi que ceux qui m'ont aidé lors de l'échantillonnage, c'est-à-dire Camélia Dubois, Winna H. Landry, Kim Laforge et l'incroyable Jean-Guy Girard. Sans vous tous, ce projet n'aurait sans aucun doute pas été possible.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	ii
REMERCIEMENTS	iii
TABLE DES MATIÈRES	iv
LISTE DES TABLEAUX	vi
LISTE DES FIGURES	vii
1. INTRODUCTION	1
1.1 Objectifs	6
1.2 Hypothèses	7
2. MATÉRIELS ET MÉTHODES	8
2.1 Site d'étude.....	8
2.2 Sélection des tourbières.....	9
2.3 Échantillonnage.....	11
2.3.1 Arbres vivants.....	12
2.3.2 Arbres enfouies.....	13
2.4 Identification à l'espèce des échantillons.....	14
2.5 Analyses dendrochronologiques	14
2.6 Identification des épidémies.....	16
3. RÉSULTATS	18
3.1 Arbres vivants	19
3.1.1 Structures d'âge	19
3.1.2 Chronologie d'arbres vivants et enfouis d'épinette.....	21

3.2 Arbres enfouis	23
3.2.1 Distribution des arbres enfouis dans les deux tourbières	23
3.2.2 Chronologies flottantes d'épinette <i>sp.</i>	25
3.2.3 Périodicité des épidémies potentielles.....	31
4. DISCUSSION	33
4.1 Arbres vivants	33
4.1.1 Structures d'âge.....	33
4.1.2 Chronologie d'arbres vivants et enfouis d'épinette.....	35
4.1.2.1 Période 1973-1979 (période I).....	35
4.1.2.2 Périodes 1943-1948 et 1955-1959	36
4.1.2.3 Période 1908-1918 (période II).....	37
4.1.2.4 Période 1860-1872 (période III)	37
4.1.2.5 Période 1835-1849	38
4.1.2.6 Période 1809-1813	39
4.1.2.7 Période 1782-1799	39
4.1.2.8 Période 1719-1723	40
4.2 Arbres enfouis	40
5. CONCLUSION	43
6. RÉFÉRENCES	45

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 Résumé des différentes caractéristiques anatomiques permettant l'identification des espèces d'arbres subfossiles	14
Tableau 2 Résumé du nombre d'échantillons récoltés par espèce et retenus pour la formation de chronologies	18
Tableau 3 Relation entre le nombre de cernes des échantillons vivants et enfouis selon l'espèce	19
Tableau 4 Résumé des épidémies potentielles de la chronologie flottante d'épinette <i>sp.</i> (figure 7)	32

LISTE DES FIGURES

Figure 1 Localisation des tourbières à l'étude dans la partie septentrionale du Saguenay-Lac-Saint-Jean.....	9
Figure 2 Localisation du système de dix-neuf kettles prospectés à l'automne 2010. Les deux symboles rouges représentent les deux tourbières échantillonnées	11
Figure 3 Structure d'âge (classes de cinq ans) des épinettes noires échantillonnées en bordure du site 20 (âge minimum).....	20
Figure 4 Structure d'âge (classe de cinq ans) des épinettes noires et des pins gris échantillonnés en bordure du site 5 (âge minimum).....	21
Figure 5 A) Chronologie indicée d'épinette noire (corrélation : 0.491) regroupant des arbres vivants et enfouis dans la tourbe. B) Histogramme du pourcentage d'individus affectés par une réduction de croissance répondant aux critères de la TBE selon l'année. C) Nombre d'individus compris dans la chronologie. D) Zone ombragée représentant les épidémies connues de la TBE au sud du Québec (Boulanger <i>et al.</i> 2012 ; Krause, 1997).....	22
Figure 6 A) Distribution des échantillons enfouis récupérés dans les deux sites en fonction de la profondeur et de l'espèce. B) Lignes verticales représentant l'emplacement dans la tourbe des échantillons enfouis insérés dans les chronologies construites. C) Profondeurs (en cm) et âges (en AD) des échantillons datés au ¹⁴ C. D) Profondeur et âge de l'un des arbres les plus profonds	24
Figure 7 A) Chronologie flottante indicée d'épinette <i>sp.</i> (corrélation : 0.447) B) Histogramme du pourcentage d'individus affectés par une réduction de croissance répondant aux critères de la TBE selon l'année. C) Nombre d'individus inclus dans la chronologie	26
Figure 8 A) Chronologie flottante indicée d'épinette <i>sp.</i> (corrélation : 0.489) B) Histogramme du pourcentage d'individus affectés par une réduction de croissance répondant aux critères de la TBE selon l'année. C) Nombre d'individus inclus dans la chronologie	27
Figure 9 A) Chronologie flottante indicée d'épinette <i>sp.</i> (corrélation : 0.485) B) Histogramme du pourcentage d'individus affectés par une réduction de croissance répondant aux critères de la TBE selon l'année. C) Nombre d'individus inclus dans la chronologie.	28

Figure 10 A) Chronologie flottante indicée d'épinette *sp.* (corrélation : 0.487) B) Histogramme du pourcentage d'individus affectés par une réduction de croissance répondant aux critères de la TBE selon l'année. C) Nombre d'individus inclus dans la chronologie. 29

Figure 11 Emplacement approximatif dans le temps des chronologies d'épinettes indicées ayant des échantillons datés au ^{14}C . A) Origines en AD des échantillons datés au ^{14}C . B) Profondeurs auxquelles les échantillons datés ont été récupérés. C) Chronologies flottantes ou d'arbres vivants et enfouis. En gris: période couverte dans les chronologies par les échantillons envoyés pour la datation au ^{14}C 30

Figure 12 Répartition du nombre d'épinettes subfossiles selon leur profondeur et leur interdatation. Des échantillons récoltés en dehors des sites 5 et 20 sont inclus (figure 6) 31

1. INTRODUCTION

La forêt boréale du Québec a été façonnée par un historique de perturbations d'ordre biotique (épidémies d'insectes, maladies, etc.) et abiotique (feu, vent, etc.). Ces facteurs de changements du paysage forestier agissent conjointement sur le développement de structures diversifiées au niveau de la composition et de la succession des forêts (Bergeron *et al.* 1998; Gauthier *et al.* 2008a). Outre ces facteurs naturels, diverses pressions sociales et économiques reliées aux demandes anthropiques grandissantes en matériel ligneux ont une grande influence sur les écosystèmes. Ainsi, à long terme, des pratiques sylvicoles dommageables pour les écosystèmes peuvent réduire les bénéfices pouvant être retirés de l'exploitation forestière. Il est donc important d'adopter des méthodes incluant des enjeux écologiques pouvant assurer la pérennité de la ressource (Gauthier *et al.* 2008b).

L'aménagement écosystémique fait sa marque à travers le Canada depuis quelques années en basant ses pratiques sur le respect des exigences reliées aux enjeux économique, social et écologique entourant l'exploitation forestière. L'aménagement écosystémique tend à optimiser l'exploitation forestière tout en intégrant des concepts visant à assurer le maintien des fonctions des écosystèmes en minimisant les écarts entre les paysages aménagés et naturels (Gauthier *et al.* 2008a). Pour y parvenir, il est important de comprendre l'importance qu'ont eues les perturbations, non seulement dans un passé contemporain, mais également à des époques plus lointaines reculant jusqu'au début de l'Holocène (Simard *et al.* 2006). En effet, en basant les pratiques actuelles exclusivement sur des processus écologiques récents, il est risqué d'adopter

des usages s'éloignant de la dynamique naturelle à long terme des écosystèmes (Vaillancourt *et al.* 2008).

L'étude des cernes de croissances formés annuellement par les arbres situés dans des régions tempérées représente un moyen efficace afin de déterminer le régime des perturbations passées. En effet, les cernes représentent une banque d'information importante enregistrant les variations de croissance amenées, par exemple, par les facteurs climatiques ou par les épidémies d'insectes. Cependant, cette méthode est limitée par l'âge des arbres. En effet, excepté sous certaines conditions, il est rare de pouvoir remonter à plus de 400 ans d'histoire pour les essences occupant l'est de l'Amérique du Nord (Arseneault 2010; Boulanger et Arseneault 2004; Delwaide et Filion 1999; Simard *et al.* 2002). Certaines techniques ont donc été développées afin de surmonter cette lacune. Outre l'utilisation du pollen, de matériel provenant de vieux bâtiments (Boulanger et Arseneault 2004; Krause 1997) et de macrorestes (Arseneault et Filion 2001), les arbres fossiles démontrent un potentiel élevé permettant l'étude de périodes anciennes (Arseneault 2010; Arseneault et Payette 1997a; Arseneault et Payette 1997b; Delwaide et Filion 1999; Simard 2003).

Ces troncs que l'on retrouve dans des conditions anaérobiques et acides peuvent être conservés durant des millénaires, étant écartés des processus de décomposition microbienne s'accomplissant dans la portion superficielle des sols. Les milieux dans lesquels ces conditions se retrouvent se situent généralement dans des sols organiques et minéraux, ainsi que dans l'eau (Delwaide et Filion 1999). Les tourbières, caractérisées par un terrain mal drainé, où la tourbe se forme plus qu'elle ne se décompose (Payette

2001), représentent un substrat propice à abriter des archives écologiques bien conservées (Arseneault 2010; Arseneault et Payette 1997a; Arseneault et Payette 1997b; Delwaide et Filion 1999; Filion et Quinty 1993; Simard 2003).

La présence de sols bien drainés en périphérie de dépressions renfermant le site en voie d'entourbement sont les principaux facteurs physiologiques influençant l'abondance de troncs prisonniers de la tourbe (Delwaide et Filion 1999; Filion et Quinty 1993). Ces caractéristiques se retrouvent régulièrement dans les tourbières développées à l'intérieur de kettles. Ces fosses sont fréquentes en Amérique du Nord (Booth 2004) et elles sont des dépôts glaciaires qui proviennent de la fonte de blocs de glace demeurés emprisonnés dans le sol lors de la déglaciation (Brais *et al.* 2009; Ehlers 1983). Par leur géomorphologie, ces dépressions présentent un potentiel élevé d'enfouissement de matériel témoin d'époques lointaines (Lamentowicz *et al.* 2008). En effet, au cours du temps, chaque génération d'arbres enregistre des variations au niveau de ses cernes de croissance causées par exemple par les insectes ou le climat (Boulanger et Arseneault 2004; Delwaide et Filion 1999; Simard *et al.* 2002). Comme l'entourbement d'un milieu est continu, de nombreuses générations d'arbres peuvent se succéder autour du site et choir dans la tourbe lors de leur mort. Sur plusieurs millénaires, une importante accumulation d'arbres subfossiles dans l'ensemble du profil vertical de la tourbe est possible. Ainsi, si l'apport d'arbres est constant, l'ensemble des arbres peut fournir une chronologie continue permettant de retracer divers événements ayant affecté la région au cours du temps. L'étude des tourbières et du matériel qu'elles renferment a permis à la communauté scientifique de répertorier une banque d'information considérable couvrant l'évolution des tourbières, la dynamique des forêts

et le régime des changements climatiques lors de l'Holocène (Arseneault et Filion 2001 ; Arseneault et Payette 1997b ; Gagnon et Payette 1981 ; Leuschner *et al.* 2002 ; Payette 2001 ; Simard 2003; Simard *et al.* 2006).

Outre le régime des feux, les épidémies d'insectes représentent une composante importante de la dynamique naturelle des peuplements de la forêt boréale au Québec, en particulier, la tordeuse des bourgeons de l'épinette (nommé ci-après TBE) (*Choristoneura fumiferana* Clem.) (Boulanger et Arseneault 2004; Jardon 2001; Johnson *et al.* 2003; Morin et Laprise 1990). Cet insecte défoliateur a fait l'objet de maintes études dendrochronologiques et paléoécologiques afin de reconstruire son historique d'infestation (Blais 1954; Boulanger *et al.* 2012; Boulanger et Arseneault 2004; Krause 1997; Morin et Laprise 1990; Simard *et al.* 2002; Simard *et al.* 2006). Les épidémies de la TBE s'étendent à l'échelle des forêts boréales canadiennes, cependant, c'est dans les provinces de l'Est, c'est-à-dire le Québec, l'Ontario et les provinces maritimes, qu'elles ont le plus d'impacts écologiques et économiques (MacLean et MacKinnon 1997; Morin 1998b; Morin *et al.* 2008). Pour ces régions, les épidémies de la TBE peuvent représenter des perturbations de plus grande importance que les feux de forêts au niveau de la perte de matière ligneuse. En effet, lors de la dernière épidémie (1974-1988), l'aire d'infestation s'est étendue sur un territoire atteignant 32 millions d'hectares pour le Québec, 19 millions d'hectares pour l'Ontario et 3.5 millions d'hectares pour le Nouveau-Brunswick (Ministère des Ressources Naturelles 2013). Pour le Québec seulement, on a enregistré une perte de volume d'épinettes et de sapins oscillant entre 139 et 238 millions de mètres cubes (Boulet *et al.* 1996).

Contrairement au nom qui lui est attribué, les hôtes privilégiés de ce phytophage sont le sapin baumier (*Abies balsamea* [L.] Mill.) et l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss.), tandis que les épinettes noires (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.) et rouges (*Picea rubens* Sarg.) demeurent moins touchées par l'insecte. Le sapin baumier, plus particulièrement chez les peuplements matures, constitue l'essence la plus vulnérable et affectée par l'insecte qui cause la mortalité d'un nombre considérable d'arbres en période épidémique (MacLean 1980; MacLean et MacKinnon 1997). Toutefois, l'impact de ce Lépidoptère sur l'épinette noire n'est pas à négliger (Morin 1998a; Morin *et al.* 2010). En effet, les fluctuations périodiques des populations de la TBE de niveaux endémiques à épidémiques sous des conditions favorables causent également de nombreux dommages chez les épinettes. Suite à plusieurs années de défoliation intense, de fortes réductions de croissance de même que la mort d'arbres affectés sont couramment observées (Morin *et al.* 2008; Morin *et al.* 2010; Royama 1984; Simard *et al.* 2006).

Les données dendrochronologiques portant sur les 450 dernières années ont établi que les épidémies de la TBE surviennent à intervalles réguliers de 25 à 40 ans (Blais 1983a; Boulanger et Arseneault 2004; Jardon *et al.* 2003; Krause 1997; Morin *et al.* 2010; Royama 1984). Les deux derniers siècles ont été chacun caractérisés par trois épidémies affectant l'ensemble du territoire. Toutefois, deux particulièrement sévères sont survenues au début et à la fin du XXe siècle. Ces dernières ont adopté un patron de dispersion synchronisé et rapide sur l'ensemble du territoire comparativement à celles plus locales ayant sévi au cours du XIXe siècle et au milieu du XXe siècle (Johnson *et al.* 2003; Morin 1998a). Aussi, les analyses paléoécologiques effectuées à l'aide de

fèces et de capsules céphaliques de la TBE montrent qu'il y a une variation de l'abondance de macrofossiles dans le temps permettant d'avancer l'hypothèse que les épidémies sévères comme celles du XXe siècle auraient été rares durant l'Holocène (Simard *et al.* 2002; Simard *et al.* 2006).

Bien que des épidémies de la TBE aient été identifiées à l'intérieur de la pessière à mousse, elles semblent avoir été moins sévères que celles survenues dans les forêts au Sud du Québec. Un climat moins propice à la prolifération de l'insecte dans la pessière semble l'une des principales causes de cette différence (Régnière *et al.* 2012). De plus, sur l'ensemble du territoire, la variabilité temporelle à long terme des épidémies de l'insecte est inconnue. Il est donc impératif d'approfondir les connaissances plutôt superficielles du régime des épidémies de cet insecte à long terme. Ceci permettra d'éviter l'application de pratiques basées sur des phénomènes récents pouvant être influencés par l'activité anthropique s'écartant de la variabilité naturelle des forêts (Gauthier *et al.* 2008b; Swetnam *et al.* 1985).

1.1 OBJECTIFS

Cette étude représente une partie d'un projet s'inscrivant dans le cadre de la mise en œuvre de l'aménagement écosystémique au Québec. L'objectif principal de ce dernier est la caractérisation de la variabilité temporelle des perturbations affectant les peuplements forestiers dominés par l'épinette noire et le sapin baumier au Nord du Lac-Saint-Jean. Plus précisément, l'objectif de ce travail est de répertorier la présence d'épidémies de la TBE dans les derniers siècles et tout au long de l'Holocène tel

qu'enregistrées par des réductions de largeur de cernes d'arbres vivants et enfouis dans les tourbières formées dans des kettles. Par la suite, il sera possible d'identifier des périodes où l'activité de l'insecte a été plus ou moins importante.

1.2 HYPOTHÈSES

Les hypothèses retenues sont que les épidémies du 20^e siècle seront plus faciles à identifier que celles ayant sévi lors des siècles précédant. La périodicité des épidémies, quant à elle, devrait être similaire, c'est-à-dire trois épidémies par siècle séparées de 25 à 40 ans. Les informations recueillies permettront d'atteindre l'objectif ultime du projet global qui est de traduire les connaissances obtenues en cibles de structure d'âge, de composition en espèce et de répartition spatiale utiles dans l'élaboration de stratégies d'aménagement des forêts.

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1 SITE D'ÉTUDE

Le site d'étude (Figure 1) se situe à l'intérieur du sous-domaine bioclimatique de la pessière noire à mousse de l'Ouest et il appartient à la région écologique 6eT (Coteaux de la rivière Nestaocano). Les tourbières échantillonnées se retrouvent sur un territoire affecté par les épidémies de la TBE (Jardon *et al.* 2003), soit au nord du 50^e parallèle, dans la région administrative 02 (Saguenay-Lac-Saint-Jean), à environ 150 km au nord de Girardville (49° 0' 0" Nord et 72° 33' 0" Ouest), et dans le secteur du camp Jean-Charles. Ce secteur se situe sur le Bouclier canadien et plus précisément sur la Province tectonique de Grenville qui est caractérisée par de grands complexes d'anorthosite et des roches ayant subi un métamorphisme marqué (Brais *et al.* 2009; Payette et Bouchard 2001). Le site à l'étude est caractérisé par un sol sec mésique-xérique avec une faible inclinaison (4-8 %), tandis que les dépôts de surface sont de type fluvio-glaciaire juxta-glaciaire constitués de moraines, d'eskers et de plaines d'épandage (Payette et Bouchard 2001).

Aucune station météorologique n'est érigée près du site à l'étude. Cependant, à titre de comparaison, la température moyenne annuelle a varié de -1,8°C à 1,7°C, tandis que les précipitations annuelles ont oscillé entre 886,9 mm et 961,3 mm selon les données recueillies par quatre stations météorologiques de 1971 à 2000 (Bonnard: 50° 40' 0" Nord et 71° 3' 0" Ouest; Mistassini: 48° 51' 0" Nord et 72° 12' 0" Ouest;

Chapais 2: 48° 47' 0" Nord et 74° 51' 0" Ouest; Albanel: 48° 53' 0" Nord et 72° 27' 0" Ouest) (Anonyme 2010).

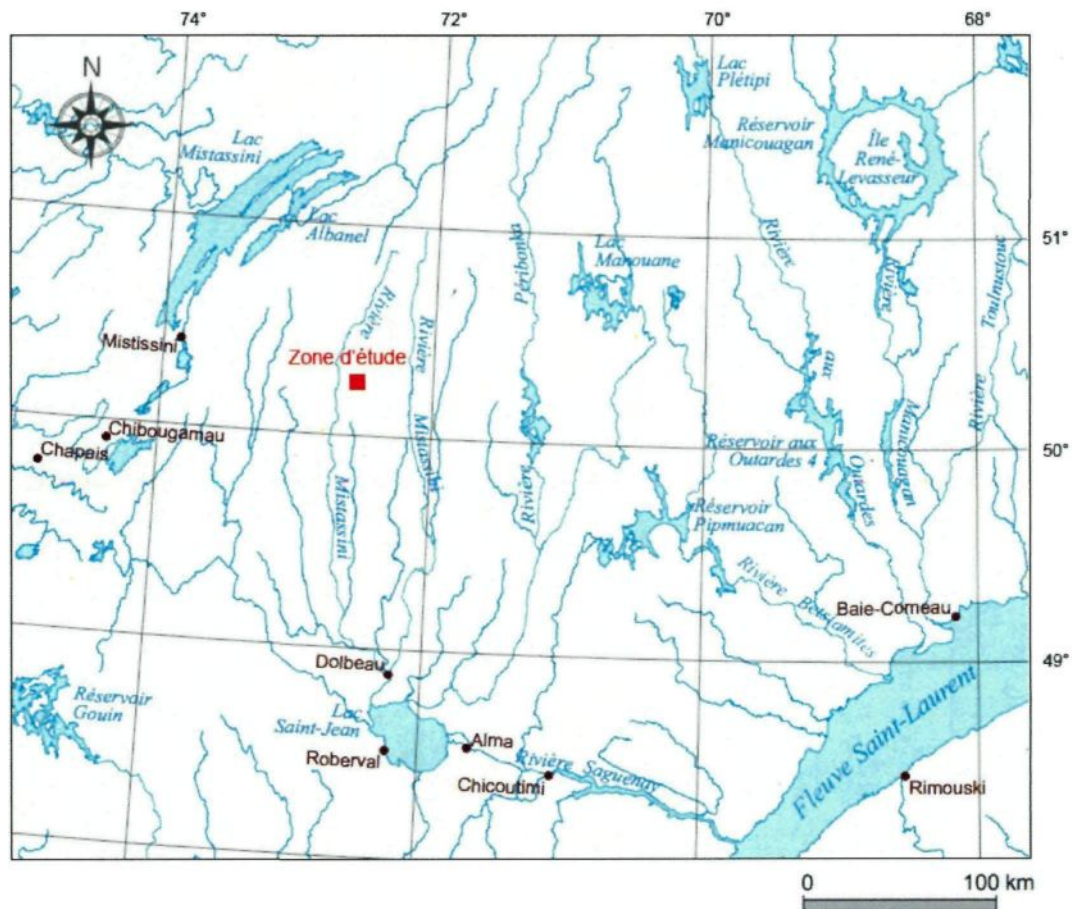


Figure 1 Localisation des tourbières à l'étude dans la partie septentrionale du Saguenay-Lac-Saint-Jean.

2.2 SÉLECTION DES TOURBIÈRES

Un système de 19 tourbières formées à l'intérieur de kettles a été identifié permettant d'en sélectionner deux (S05 et S20 dans la figure 2) présentant cinq critères favorisant la conservation de matériaux ligneux enfouis utiles à cette étude. (1) Les

tourbières devaient être de dimension réduite (< 70 m de diamètre) et (2) formées à l'intérieur de dépressions caractéristiques des kettles, de façon à permettre aux arbres situés en surplomb de tomber dans la tourbe. (3) La présence d'essences hôtes de la TBE en périphérie des sites était primordiale. (4) Les tourbières devaient contenir des troncs dans l'ensemble de leur profil vertical, favorisant ainsi la construction de chronologies continues tirées de ce matériel enfouis. Enfin, (5) l'accessibilité des tourbières avec la mini excavatrice servant à extirper les troncs fut également un critère important.

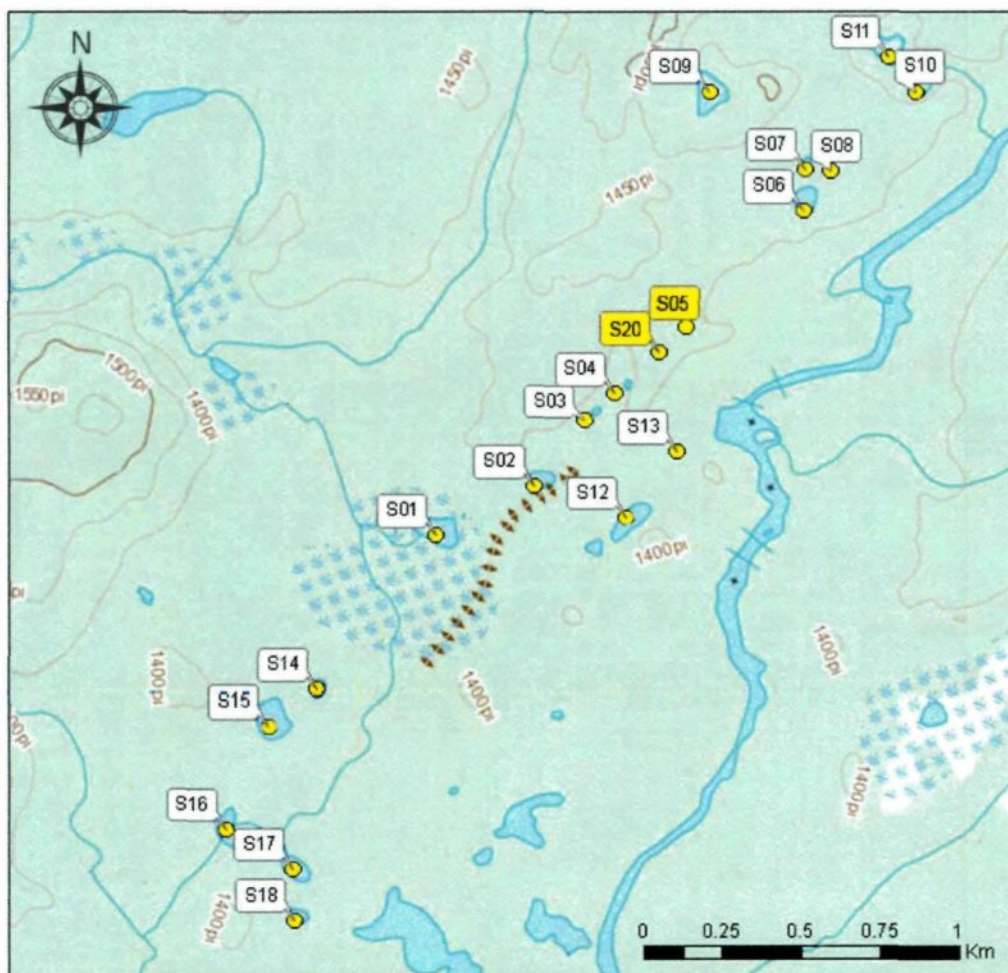


Figure 2 Localisation du système de dix-neuf kettles prospectés à l'automne 2010. Les sites 05 et 20 représentent les deux tourbières échantillonnées.

2.3 ÉCHANTILLONNAGE

L'échantillonnage s'est effectué en trois temps: (1) l'échantillonnage de la forêt vivante, (2) de troncs enfouis à l'intérieur des deux tourbières à l'aide d'une mini-excavatrice et (3) de troncs enfouies à la surface des autres tourbières. En effet, suite à l'analyse des rondelles recueillies la première année, une troisième expédition a été effectuée afin de récolter davantage d'arbres récemment enfouis pour améliorer la

représentation des années intermédiaires situées entre l'âge de la forêt actuelle et l'âge des arbres enfouis. L'information ainsi recueillie améliore les chances de construire une chronologie continue formée grâce aux séries obtenues d'arbres vivants et enfouis.

2.3.1 ARBRES VIVANTS

La forêt actuelle en périphérie des tourbières (Site 5 et site 20) à l'étude est composée de deux peuplements, l'un constitué essentiellement d'épinettes noires et le second de 75 % de pin gris (*Pinus banksiana*) et de 25 % d'épinettes noires. Une parcelle (Q1S5) de 20 m x 20 m a été érigée aux alentours du site 5 dans un secteur représentatif du peuplement d'épinettes noires tandis qu'une parcelle (Q2S5) de 20 m X 10 m a été délimitée à l'intérieur du peuplement constitué majoritairement de pins gris. Une placette (Q1S20) de 20 m X 10 m a également été délimitée aux abords de l'autre tourbière (site 20) située à l'intérieur du peuplement de pin gris et d'épinette noire pour tenir compte de la présence d'un grand nombre de cicatrices de feu sur les deux essences. Dans chacune des trois parcelles, une section transversale a été prélevée à la base de tous les troncs ayant un diamètre de neuf centimètres et plus afin d'établir la structure d'âge du peuplement. Ceci permet d'identifier des perturbations comme le feu qui ont pu affectés les arbres dans les dernières décennies et qui donc peuvent avoir affectés le peuplement au cours de l'holocène. Cinq arbres ont également été échantillonnés en dehors des parcelles. Ces échantillons ont été prélevés, car ils semblaient plus âgés que les arbres recueillis à l'intérieur des quadrats. Ils permettent de remonter plus loin dans le temps lors de l'élaboration des chronologies.

2.3.2 ARBRES ENFOUIS




Comme la tourbière du site 20 était de dimension réduite (≈ 30 m de diamètre), l'ensemble de la tourbe a été excavé, excepté au centre compte tenu de la présence d'eau. Pour le site 5, une tourbière plus imposante (≈ 70 m de diamètre), l'importante quantité d'eau sur la totalité de sa surface a rendu difficile voir même précaire la circulation avec la mini-excavatrice. Alors, seulement la moitié de sa circonférence a été échantillonnée. Les deux sites présentaient les caractéristiques de tourbières ombrotrophes, c'est-à-dire dominées par des sphaignes et des éricacées sans circulation d'eau libre avec les territoires adjacents (Payette 2001). Lors de l'excavation, les couches de tourbes étaient extraites une à une à l'aide d'une mini-excavatrice et lorsqu'un tronc ou une portion de tronc était retrouvé, des pelles servaient à enlever l'excédant de tourbes. Ce dernier était ensuite identifié et cartographié à l'aide d'une station totale. Lorsqu'il était possible de différencier un endroit sur le tronc où le diamètre était plus élevé, une partie transversale y était tronçonnée pour avoir le plus de cernes possibles par échantillon. Toutefois, s'il était impossible de faire un tel discernement, les deux extrémités de l'échantillon étaient prélevées. Les échantillons ainsi recueillis ont ensuite été amenés au laboratoire. Des fragments de troncs recueillis à différentes profondeurs ont également été extraits afin d'obtenir des dates au radiocarbone (Beta Analytic, inc, Miami). Elles ont permis de compiler des informations sur l'origine temporelle de certains échantillons. Les données radiocarbones en BP (avant 1950) ont ensuite été calibrées afin d'obtenir des dates en année calendaires. La calibration s'effectue à l'aide du programme "Pretoria Calibration Procedure" qui utilise des courbes de référence construites à partir

d'échantillons de chêne, de séquoia et de feu dont l'origine connue s'étend jusqu'à 12 000 BP (Stuiver *et al.* 1998; Talma et Vogel 1993).

2.4 IDENTIFICATION À L'ESPÈCE DES ÉCHANTILLONS

Chaque échantillon analysé a tout d'abord été identifié à l'espèce grâce à divers critères anatomiques qui leurs sont propres sous différents plans de coupe. Ces caractéristiques permettent d'observer l'évolution des arbres ayant dominé la tourbière depuis sa formation (tableau 1) (Hoadley 1990; Schweigruber 1982). Cependant, il est important de spécifier que ce type d'identification ne permet pas de différencier à l'espèce les individus du genre *Picea*.

Tableau 1 Résumé des différentes caractéristiques anatomiques permettant l'identification des espèces d'arbres subfossiles.

Diamètre des canaux résinifère	Transition b. initial/b. final	Ponctuations (Champs de croisement)	Espèces
Large	Graduelle	 Fenestriiformes	Pin gris <i>Pinus banksiana</i>
Petits	Abrupte	 Picéoides	Mélèze laricin <i>Larix laricina</i>
Petits	Graduelle	 Picéoides	Épinette sp. <i>Picea sp.</i>

2.5 ANALYSES DENDROCHRONOLOGIQUES

Les échantillons prélevés de la forêt actuelle ont été séchés et poncés. Les méthodes d'analyses classiques en dendrochronologie concernant leur préparation, leur mesure (précision de 0,01 mm) et leur datation ont été appliquées (Stokes et Smiley

1996; Swetnam *et al.* 1985). Étant donné l'état de décomposition avancée de certaines sections d'arbres enfouis, leur conservation a été assurée par réfrigération à 4°C et leur préparation a été effectuée à l'aide d'une lame de rasoir et de la craie. Ceci permettant d'augmenter la définition des cernes. Pour les troncs en bon état, ils ont été séchés et poncés de la même façon que les rondelles d'arbres vivants. Deux rayons ou plus ont été préparés et mesurés sur chacune des rondelles enfouies ou non.

Les rayons de chaque échantillon vivants ou enfouis ont été visuellement interdatés entre eux sur une table lumineuse pour former des moyennes. L'interdatation qui est vérifiée à l'aide du logiciel COFECHA (Holmes 1983) est le processus permettant de dater les courbes de croissance obtenues suite à la mesure des cernes. Il assure également la justesse des manipulations par la mise en évidence d'erreurs techniques ou de cernes discontinus et manquants (Swetnam *et al.* 1985). Elle est grandement aidée par la présence de cernes repères chez les échantillons. Ces cernes sont provoqués par des phénomènes extérieurs comme les épidémies sévères, les sécheresses ou les feux amenant le développement de structures ou de patrons de croissance particuliers (Schweingruber 1989). Pour les épidémies de la TBE, l'aspect du patron de croissance est marqué par une réduction de croissance qui prend la forme d'un U ou d'un V (Jadon 2001). Toutes les moyennes des arbres vivants sont ensuite interdatés entre elles afin de construire une chronologie. Les arbres enfouis dans les couches superficielles de la tourbe sont par la suite interdatés avec celle-ci pour en accroître l'étendue et la représentativité. Lorsqu'un recoupement dans le temps n'est pas possible, les échantillons enfouis à des profondeurs similaires ont été interdatés ensemble pour élaborer des chronologies flottantes. Toutes les chronologies

individuelles sont ensuite standardisées avec le logiciel ARSTAN (Cook 1985). Les tendances reliées à l'âge, la taille et à la provenance des individus sont alors écartées pour en stabiliser la variance. ARSTAN procède en deux étapes. Premièrement, par la réalisation d'une régression linéaire ou d'une fonction exponentielle négative sur chaque série, pour ensuite accomplir une fonction spline cubique. Une fréquence de réponse de 50 ans à 50 % a été utilisée (Jardon 2001; Swetnam *et al.* 1985). Ceci permet de conserver plus de 90 % de la variance de la série pour une période de plus ou moins 30 ans largement suffisant pour détecter les épidémies de la TBE. Il est important de noter que l'autocorrélation a aussi été maintenue. Ce paramètre qui concerne la corrélation entre la mesure d'un cerne par rapport aux années suivantes et aux précédentes permet de conserver les réductions de croissance reliées à la TBE. La sélection des individus servant à construire la chronologie se faisait à partir de deux critères, c'est-à-dire la position des individus à une profondeur similaire du profil vertical ainsi qu'une corrélation élevée.

2.6 IDENTIFICATION DES ÉPIDÉMIES

La localisation des épidémies de la TBE sur les courbes de croissance indicées a été réalisée à l'aide du logiciel OUTBREAK. Ce logiciel permet la détection de périodes épidémiques selon divers critères de durée et de sévérité de la réduction de croissance (Jardon 2001). Ce procédé a été appliqué sur l'ensemble des chronologies flottantes ou d'arbres vivants afin d'observer si elles présentaient des réductions de croissance.

Pour les chronologies flottantes, certains des critères n'ont pas été utilisés, alors les réductions identifiées sont considérées comme des épidémies potentielles. Les critères suivants ont été utilisés (Jardon 2001):

- La réduction de croissance doit être d'une durée minimale de 5 ans ;
- Le maximum de réduction de croissance doit dépasser de 1,28 écart-type la croissance moyenne pour les épidémies sévères et 1 écart-type pour les faibles ;
- La portion de la chute de croissance sur le patron de la courbe doit avoir la forme d'un U ou d'un V ;
- Une forte reprise de croissance est visible suite à la chute.

3. RÉSULTATS

Un total de 133 échantillons a été récolté à l'intérieur des parcelles ou en bordure des tourbières. Ce nombre comprend 74 épinettes noires de même que 48 pins gris et 11 mélèzes laricins. Les mêmes trois espèces ont été prélevées dans les tourbières. Des 260 arbres subfossiles échantillonnés, l'épinette a été le genre le plus récolté représentant plus de 64 % de ce nombre et, malgré la faible quantité de mélèzes lors de l'échantillonnage de la forêt actuelle, 31 ont été identifiés dans les arbres subfossiles. Par ailleurs, 77 rondelles enfouies n'ont pu être mesurées dû à leur nombre de cernes insuffisant ou à leur état de décomposition avancée, tandis que 56 n'ont pu être introduites dans des chronologies flottantes. C'est donc dire que 127 rondelles enfouies ont pu être interdatées entre elles ou avec les chronologies d'arbres vivants d'épinettes, de pins gris ou de mélèze (résultats non présentés pour le pin gris et le mélèze) (tableau 2).

Tableau 2 Résumé du nombre d'échantillons récoltés par espèce et retenus pour la formation de chronologies.

	Épinette sp. <i>Picea sp.</i>	Pin gris <i>Pinus banksiana</i>	Mélèze laricin <i>Larix laricina</i>
Vivants (n)	74	48	11
Enfouis (n)	167	62	31
Interdatés avec le présent (n)	15	4	0
Chronologies flottantes (n)	75	16	17

Les arbres subfossiles des trois essences, utilisés ou non dans les chronologies, ont présenté, en moyenne, un nombre inférieur de cernes comparé aux rondelles de la forêt actuelle. De plus, le nombre moyen de cernes des échantillons de mélèzes enfouis était plus élevée que pour les deux autres espèces retrouvées dans la tourbe (tableau 3).

Tableau 3 Relation entre le nombre de cernes des échantillons vivants et enfouis selon l'espèce.

		Nbre de cernes		
		Minimum	Moyen	Maximum
Vivants	Épinette noire	68	141	214
	Pin gris	87	128	160
	Mélèze laricin	82	144	198
Enfouis	Épinette sp.	24	75	158
	Pin gris	28	64	129
	Mélèze laricin	36	97	162

3.1 ARBRES VIVANTS

3.1.1 STRUCTURES D'ÂGE

La structure d'âge construite à partir d'épinettes noires vivantes en bordure du Site 20 s'étend sur une période de 114 ans (figure 3). Tandis que celle provenant des arbres du site 5 couvre 74 ans (figure 4). Un total de 37 arbres a été tronçonné pour le site 20 et ils suggèrent l'existence de deux cohortes. La plus récente qui comprend plus de 56 % des échantillons s'est établie dans les deux décennies suivant 1855, tandis que

la plus ancienne, ne contenant que cinq arbres, provient de vétérans datant de la fin du 18^e siècle et du début du 19^e siècle.

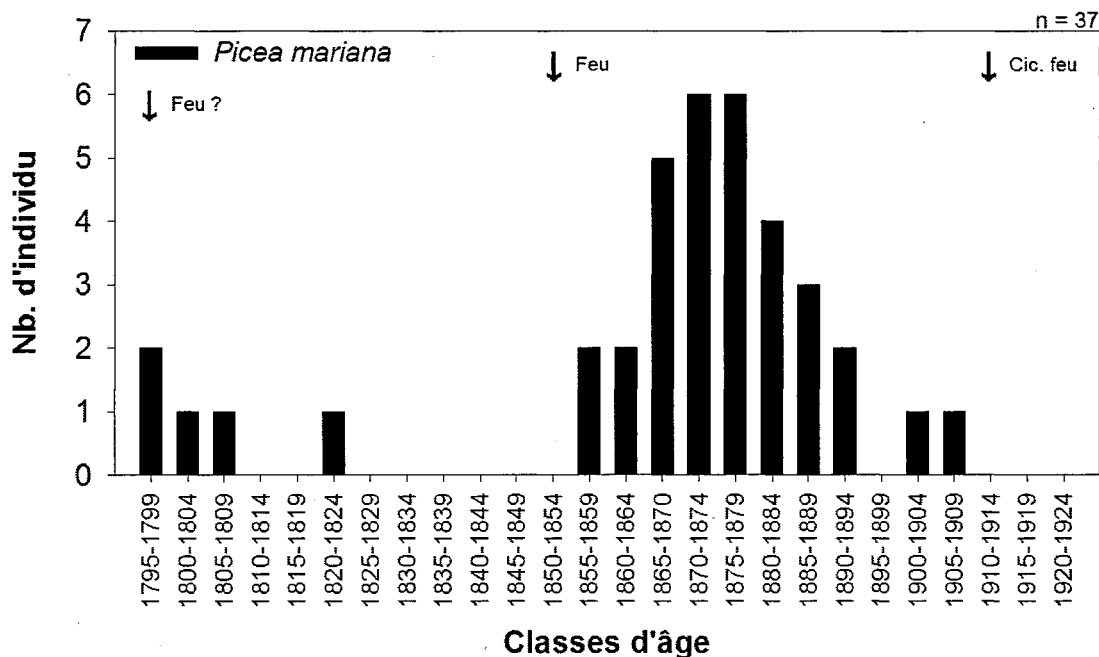


Figure 3 Structure d'âge (classes de cinq ans) des épinettes noires échantillonnées en bordure du site 20 (âge minimum).

Tout comme les échantillons du site 20 (figure 3), l'ensemble ($n = 66$) des rondelles du site 5 datant du 19^e siècle ont présenté une cicatrice de feu au cerne formé en 1915 (figure 4). Suivant cet incendie, une cohorte de plus de 39 % de pins gris s'est régénérée. Une autre cohorte comprend la majorité des pins (plus de 58 %) et provient des années situées entre 1850 et 1870. Pour les épinettes noires, à l'instar du pin gris, un bon nombre d'arbres (plus de 64 %) remontent aux années situées entre 1850 et 1870. Toutefois, une proportion importante (plus de 35 %) d'échantillons s'est établie de 1870 à 1889 donnant un patron plus étendu dans le temps que celui du pin gris.

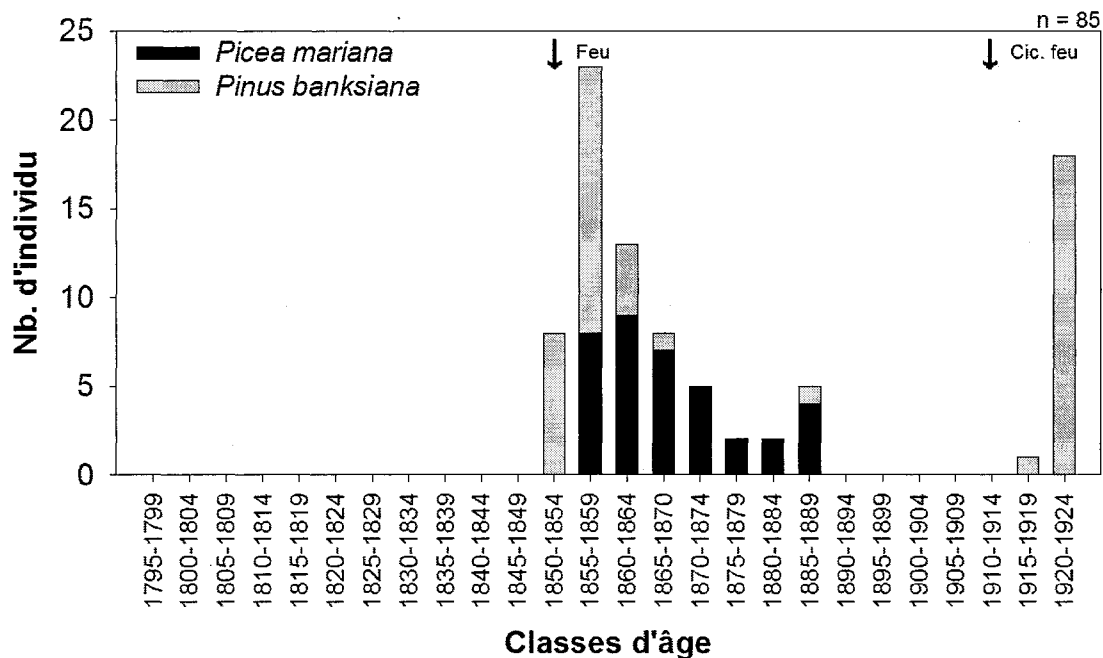


Figure 4 Structure d'âge (classe de cinq ans) des épinettes noires et des pins gris échantillonnés en bordure du site 5 (âge minimum).

3.1.2 CHRONOLOGIE D'ABRES VIVANTS ET ENFOUIS D'ÉPINETTE

La chronologie indiquée d'épinettes noires s'étend de 1683 à 2010 (figure 5). Elle contient 74 rondelles provenant de la forêt vivante (de 1797 à 2010) et 15 d'arbres enfouis dans les 40 premiers centimètres de la tourbe (1683 à 2010). Les zones ombragées représentent les périodes épidémiques connues de la TBE tirées de Boulanger *et al.* (2012), une étude réalisée au nord de la forêt tempérée du Québec. La période située entre 1835 et 1841 été répertoriée par Krause (1997) au Saguenay-Lac-Saint-Jean.

Des réductions de croissance répondant aux critères liés aux épidémies fortes de la TBE ont pu être identifiées (figure 5). Ces périodes de cinq ans minimum dont le

maximum de réduction dépasse de 1,28 écart type la croissance moyenne se situent entre 1908-1918 (période II) et 1719-1723. Des réductions de croissance supplémentaires correspondant aux critères d'épidémies faibles (maximum de réduction dépassant un écart type de la moyenne) sont situées entre 1973-1979 (période I), 1860-1872 (période III) et 1782-1799. D'autres réductions possiblement associés à des épidémies auraient frappé la région entre 1955-1959, 1943-1948, 1835-1849, 1809-1813 et 1764-1770, mais aucune n'a affiché une réduction de croissance qui répondait aux critères d'épidémie forte ou faible. Les flèches représentent les feux identifiés précédemment dans les structures d'âge (figures 4 et 5).

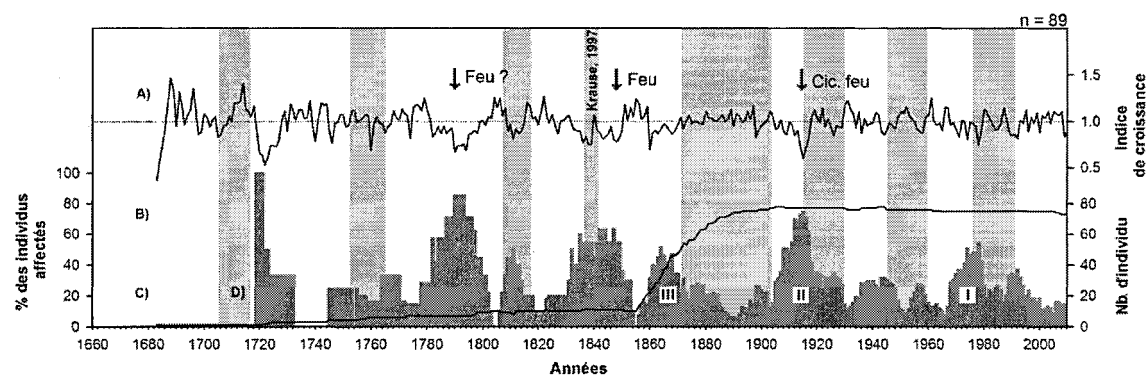


Figure 5 A) Chronologie indicée d'épinette noire (corrélation : 0.491) regroupant des arbres vivants et enfouis dans la tourbe. B) Histogramme du pourcentage d'individus affectés par une réduction de croissance répondant aux critères de la TBE selon l'année. C) Nombre d'individus compris dans la chronologie. D) Zone ombragée représentant les épidémies connues de la TBE au sud du Québec (Boulanger *et al.* 2012 ; Krause, 1997).

Lors de la période II, déterminée comme étant une épidémie potentielle forte, 74 % des 78 échantillons ont été affectés par une réduction de croissance. De ce nombre, 28 ont connu leur baisse la plus importante lors de l'incendie de 1915 et 10 en 1914. Entre 1719 et 1723, seulement un arbre sur deux a connu des réductions de leur croissance radiale.

Pour les épidémies potentielles caractérisées par une réduction de croissance moins prononcée, 55 % des 75 échantillons présents pour la période I ont été affectés. Seize de ces rondelles ont connu leur réduction la plus intense en 1978 et 14 en 1974. De plus, visuellement sur la figure, il semble y avoir une deuxième vague suivant cette épidémie de 1989 à 1993, mais elle n'a pas atteint les standards nécessaires pour être considérées comme tel (-0,7 d'écart type). Pour la période III, 39 % des 54 rondelles ont connu une chute de croissance. Une dernière réduction a été identifiée de 1782 à 1799 et 67 % des neuf arbres présents ont été touchés.

3.2 ARBRES ENFOUIS

3.2.1 DISTRIBUTION DES ARBRES ENFOUIS DANS LES TOURBIÈRES

Chacune des tourbières contenait des troncs sur l'ensemble de leur profil vertical (figure 6). Toutefois, pour le site 20, davantage de troncs ont été prélevés et la majorité de ceux-ci se situaient dans les 70 premiers centimètres. La conservation des échantillons était relativement bonne, et ce, même pour ceux profondément enfouis dans le site 20. Comme le site 5 est moins profond, la majorité des troncs se retrouvent très près de la surface.

Dix échantillons d'arbres subfossiles ont été datés au ^{14}C (les dates utilisées ont été corrigées de BP à AD, car cela sied davantage aux graphiques de dendrochronologie) (Beta Analytic, inc, Miami) (figure 6C; D). Deux d'entre eux, récupérés à 29 et 9 cm de profondeur et interdaté avec les arbres vivants (figure 5), datent, respectivement, de

1680 à 1730 AD et de 1690 à 1730 AD. Cinq des rondelles envoyées pour la datation au ^{14}C proviennent de quatre chronologies flottantes d'épinettes (figures 7; 8; 9; 10). L'une date de 1040 à 1110 AD (43 cm; figure 8), tandis que deux autres, insérées au sein d'une même chronologie flottantes (figure 7), proviennent de 660 à 780 AD (44 cm) et de 1020 à 1160 AD (60 cm). Un quatrième échantillon date de 720 à 740 AD (48 cm; figure 10), tandis que l'arbre inclus dans la chronologie la plus profonde (60 cm; figure 9) date de 550 à 650 AD. Un des arbres les plus profonds (150 cm) a également été daté (figure 6D) de 250 à 410 AD.

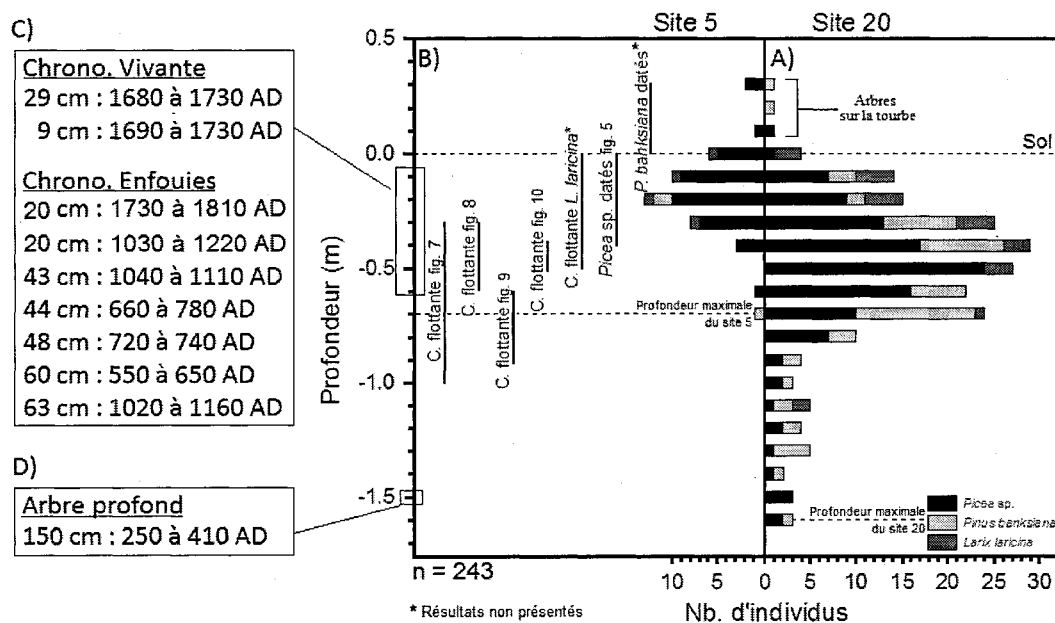


Figure 6 A) Distribution des échantillons enfouis récupérés dans les deux sites en fonction de la profondeur et de l'espèce. B) Lignes verticales représentant l'emplacement dans la tourbe des échantillons enfouis insérés dans les chronologies construites. C) Profondeurs (en cm) et âges (en AD) des échantillons datés au ^{14}C . D) Profondeur et âge de l'un des arbres les plus profonds.

3.2.2 CHRONOLOGIES FLOTTANTES D'ÉPINETTE *SP.*

Les chronologies enfouies ont subi les mêmes traitements que celles des arbres vivants au niveau de la standardisation et des critères d'identification des épidémies. Il n'a pas été possible d'interdater ces séries dendrochronologiques avec celle des arbres vivants. Les années en abscisse sont donc fictives. L'an zéro est le premier cerne de l'arbre le plus âgé et l'année à la fin de la chronologie représente le dernier cerne de l'arbre le plus récent.

La plus longue chronologie d'épinette enfouie s'étend sur 384 années (figure 7) et comprend un total de 44 arbres retrouvés entre 0,3 et 1 mètre de profondeur (figure 6). Des périodes de réduction de croissance, répondant aux mêmes critères que ceux utilisés pour la chronologie datée concernant la TBE, ont pu être identifiés. Les années situées entre 311-316 (période I), 239-251 (période III), 201-215 (période IV), 168-178 (période V) et 32-42 (période VII) ont atteint le niveau d'épidémie forte, tandis que celles localisées entre 278-289 (période II) et 130-140 (période VI) ont atteint le niveau d'épidémie faible. Des périodes de réductions potentielles ont affecté la région entre 336-347, 230-235, 103-107 et 71-78, mais elles n'ont pas atteint les critères fixés (respectivement -0,874; -0,962; -0,765 et -0,571 d'écart type).

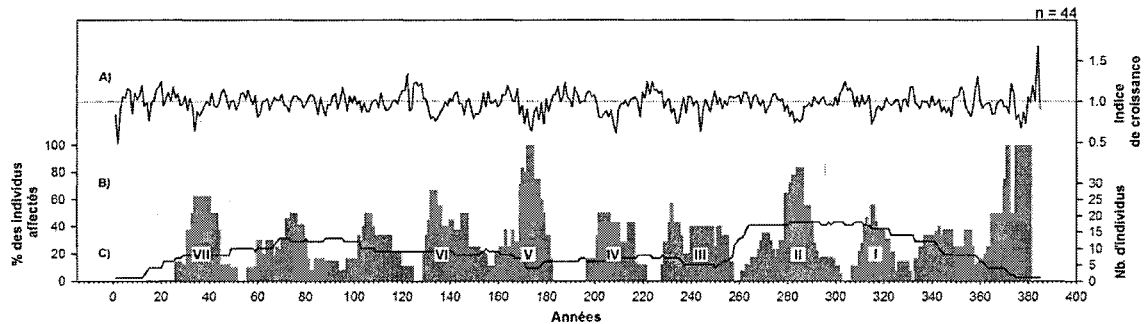


Figure 7 A) Chronologie flottante indicée d'épinette *sp.* (corrélation : 0.447) B) Histogramme du pourcentage d'individus affectés par une réduction de croissance répondant aux critères de la TBE selon l'année. C) Nombre d'individus inclus dans la chronologie.

Pour la période I, elle a atteint 53 % des 17 arbres de la chronologie, tout comme la période III, qui en a affecté 40 %. Lors de la période IV, c'est 43 % des sept rondelles qui l'ont été. Pour la période V, 71 % des sept arbres ont été touchés, tandis que, lors de la période VII, 62 % des huit arbres inclus dans la chronologie ont présenté une réduction de croissance. Du côté des épidémies potentielles de faible intensité, la période II a atteint 83 % des 18 arbres présents à cette époque et 60 % des dix rondelles de la période VI ont été touchées par une épidémie potentielle.

La seconde chronologie d'épinettes enfouies comprend 216 années (figure 8) avec un total de 9 arbres retrouvés entre 0,3 et 0,6 mètre de profondeur (figure 6). Cinq périodes de réduction de croissance fortes ont été identifiées: 207 à 213 (période I), 158 à 164 (période III), 74 à 80 (période VI), 39 à 46 (période VII) et 16 à 20 (période VIII). Trois autres périodes de croissance faibles se situent: de 181 à 187 (période II), 132 à 142 (période IV) et 88 à 92 (période V).

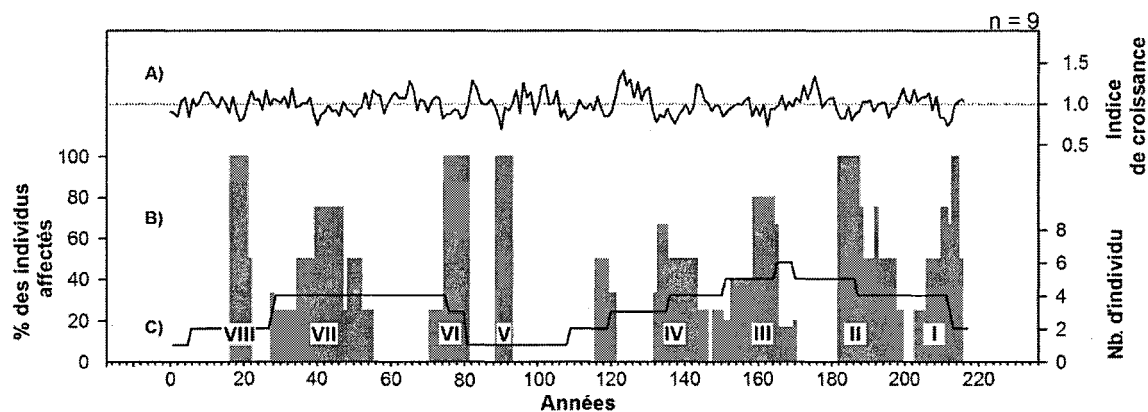


Figure 8 A) Chronologie flottante indicée d'épinette *sp.* (corrélation : 0.489) B) Histogramme du pourcentage d'individus affectés par une réduction de croissance répondant aux critères de la TBE selon l'année. C) Nombre d'individus inclus dans la chronologie.

Une troisième chronologie flottante couvrant 99 années (figure 9) a été construite à l'aide de quatre échantillons retrouvés de 0,6 à 0,9 m de profondeur (figure 6). Trois épidémies potentielles ont été décelées: de 79 à 91 (période I), 50 à 59 (période II) et 12 à 22 (période III). Tandis que la période I a atteint le niveau d'épidémie forte, les réductions de croissance caractérisant les périodes II et III ont plutôt été perçues comme faibles.

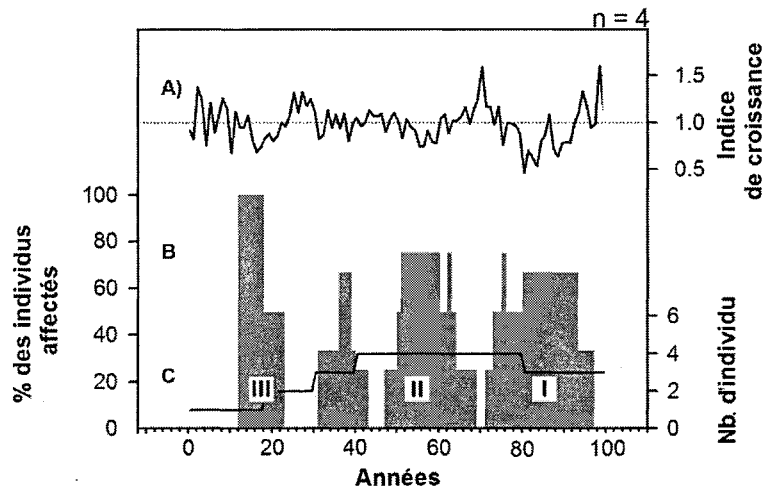


Figure 9 A) Chronologie flottante indicée d'épinette *sp.* (corrélation : 0.485) B) Histogramme du pourcentage d'individus affectés par une réduction de croissance répondant aux critères de la TBE selon l'année. C) Nombre d'individus inclus dans la chronologie.

La dernière chronologie flottante s'étend sur 100 années (figure 10). Seulement trois échantillons retrouvés de 0,4 à 0,5 m de profondeur (figure 6) ont servi à la construire. Quatre réductions de croissance ont été identifiées: de 93 à 100 (période I), 30 à 37 (période III), 17 à 23 (période IV) et 73 à 85 (période II). Les périodes I, III et IV ont atteint le niveau de forte tandis que la période IV de faible.

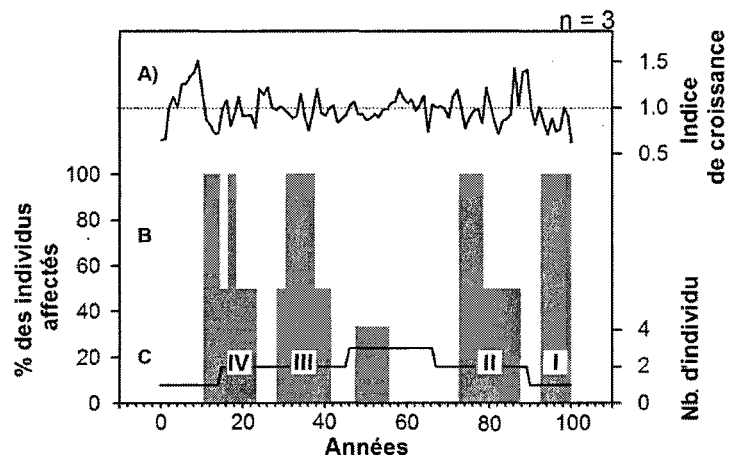


Figure 10 A) Chronologie flottante indicée d'épinette *sp.* (corrélacion : 0.487) B) Histogramme du pourcentage d'individus affectés par une réduction de croissance répondant aux critères de la TBE selon l'année. C) Nombre d'individus inclus dans la chronologie.

On retrouve quatre groupes d'arbres au niveau de l'interdatation des arbres subfossiles. L'un se retrouve en surface de la tourbe et est composé de troncs dont l'origine temporelle est connue grâce à leur interdatation avec les arbres vivants (figure 11). Un autre, renfermant des arbres datés au ^{14}C entre 550 et 1200 AD, comprend un grand nombre d'échantillons interdatés pour former des chronologies flottantes (figures 7, 8, 9, 10). Enfin, les deux derniers sont caractérisés par l'absence d'arbres interdatés et donc de chronologie flottante. L'un se situe entre 1200 et 1700 AD et l'autre contient tous les arbres retrouvés en deçà d'un mètre de profondeur. Malgré la présence d'un certain nombre d'arbre pouvant provenir de ces périodes, aucune chronologie flottante n'a pu être construite à partir de ceux-ci.

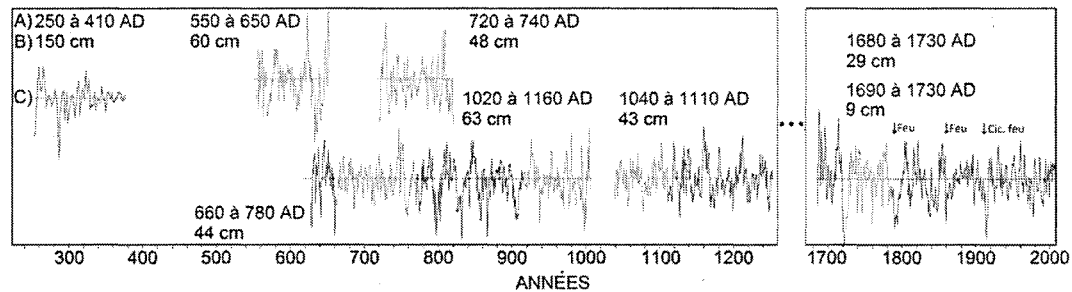


Figure 11 Emplacement approximatif dans le temps des chronologies d'épinettes indicées ayant des échantillons datés au ^{14}C . A) Origines en AD des échantillons datés au ^{14}C . B) Profondeurs auxquelles les échantillons datés ont été récupérés. C) Chronologies flottantes ou d'arbres vivants et enfouis. En gris: période couverte dans les chronologies par les échantillons envoyés pour la datation au ^{14}C .

Plus de 75 % des échantillons enfouis insérés dans des chronologies flottantes (gris foncé; figure 12) se retrouvent entre les profondeurs -0,4 et -0,8 m. De plus, la majorité (plus de 60 %) des rondelles écartées de l'interdatation malgré un nombre suffisant de cernes (> 50) (noir; figure 12) ont été observées entre 0,1 m au dessus du sol et 0,3 m de profondeur. Ensuite, la totalité des arbres datés avec les arbres vivants (gris pâle; figure 12) ont été récupérés en surface de la tourbe au-dessus de 0,4 m de profondeur. Concernant les rondelles qui ont présenté un nombre de cernes insuffisant (< 50) pour l'interdatation, la majorité, c'est-à-dire plus de 81 %, ont été trouvés au-dessus de 0,8 m de profondeur. Enfin, on remarque une diminution du nombre d'arbres récupérés à partir de 0,7 m de profondeur

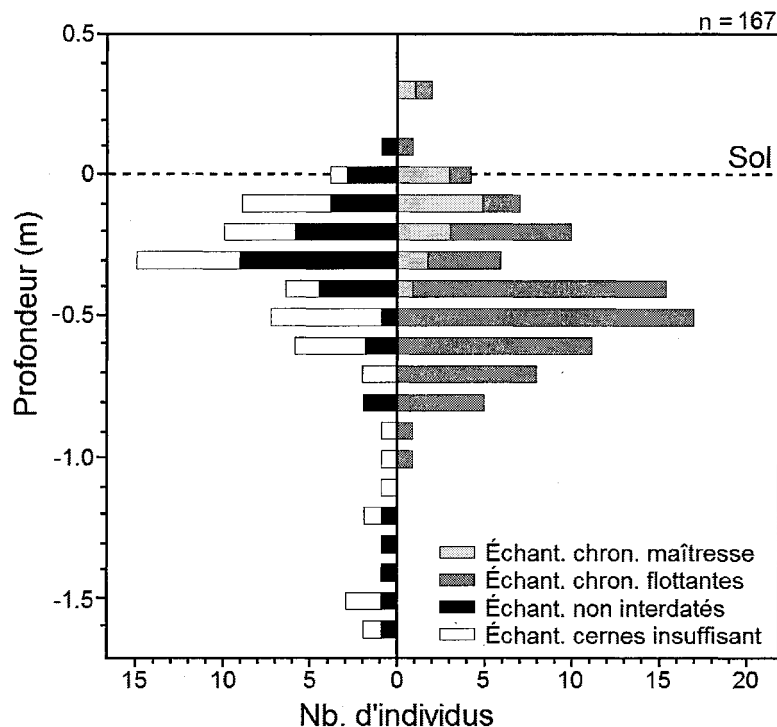


Figure 12 Répartition du nombre d'épinettes subfossiles selon leur profondeur et leur interdatation. Des échantillons récoltés en dehors des sites 5 et 20 sont inclus (figure 6).

3.2.3 PÉRIODICITÉ DES ÉPIDÉMIES POTENTIELLES

La périodicité des épidémies potentielles (tableau 4) a été calculée à partir de la figure 7, car elle représente la chronologie flottante construite la plus longue et comprenant le plus d'arbres. Malgré qu'elles n'aient pas été identifiées comme épidémiques (figure 7), les réductions de croissance marquant les années entre 336-347, 103-107 et 71-78 ont été incluses dans le calcul de périodicité. En effet, comme il y a augmentation du nombre d'arbres affectés par une réduction de croissance lors de ces périodes, elles sont possiblement associées à une hausse des populations de la TBE. Sur 384 années, la fréquence ou la période de temps entre la fin d'une épidémie et le début de la suivante est de 25 ans (tableau 4).

Tableau 4 Résumé des épidémies potentielles de la chronologie flottante d'épinette *sp.* (figure 7).

ÉPIDÉMIE POTENTIELLE	DURÉE (ANNÉE)	% D'INDIVIDUS AFFECTÉS	INTENSITÉ	PÉRIODE DE TEMPS ENTRE DEUX ÉPIDÉMIES (ANNÉE)
336-347	12	50%	-	336-I : 20
I	6	53%	Forte	I-II : 22
II	12	83%	Faible	II-III : 27
III	13	40%	Forte	III-IV : 24
IV	15	43%	Forte	IV-V : 23
V	11	71%	Forte	V-VI : 28
VI	11	60%	Faible	VI-107 : 23
103-107	5	50%	-	103-78 : 25
71-78	8	50%	-	71-VII : 29
VII	11	63%	Forte	

4. DISCUSSION

4.1 ARBRES VIVANTS

4.1.1 STRUCTURES D'ÂGE

La reproduction de l'épinette noire et du pin gris est grandement reliée aux incendies. Lorsqu'un tel phénomène dévaste une forêt constituée de ces deux essences, le déploiement d'une nouvelle cohorte est généralement observé si les graines sont viables. Les sites à l'étude, composés essentiellement de ces deux espèces, ont démontré des signes que le feu est une perturbation récurrente dans cette région. L'incendie de 1915 semble avoir ravagé une grande proportion de la région car, en plus d'avoir laissé des cicatrices sur un certain nombre d'arbres, une cohorte de pin gris en est issue (figure 4). L'établissement de cette cohorte semble avoir été un peu plus long qu'il est habituellement observé pour l'espèce. En général, la majorité des semis germent dès la première année suivant l'incendie (Greene *et al.* 1999; Greene et Johnson 1999; St-Pierre *et al.* 1992). Les arbres ont pris jusqu'à neuf ans pour s'établir (figure 4). Cependant, l'estimation de l'âge d'un arbre à l'aide d'un échantillon prélevé à la base du tronc le sous-estime. Il est reconnu que le collet est généralement enfoui dans le sol. Ainsi, un décalage dans le temps peut être observé et l'âge des échantillons doit être considéré comme un âge minimum (Desrochers et Gagnon 1997).

L'absence d'épinette noire dans la cohorte suivant 1915, pour les deux peuplements, est intéressante, car il y avait vraisemblablement des individus matures

sexuellement dans le peuplement. Lors d'une épidémie de la TBE, l'insecte peut s'attaquer aux strobiles, nuisant à la production et à la viabilité des graines (Payette *et al.* 2000). Alors, même si un peuplement fermé a atteint sa maturité sexuelle, une cohorte peut être compromise lorsqu'un incendie est précédé d'une épidémie (Côté 2001; Fortin 1999; Gagnon et Morin 2001; Payette *et al.* 2000). Il est reconnu que la TBE a ravagé la forêt boréale au début du 20^e siècle. Pour le nord du Lac-Saint-Jean, 1914 a régulièrement été identifié comme une année dont la sévérité de l'épidémie sur les épinettes était importante (Morin 1994). Alors, l'incidence d'une telle combinaison de facteurs sur le peuplement pourrait expliquer la régression de l'épinette noire établie suite à l'incendie de 1915.

Une seconde cohorte prend place au milieu du 19^e siècle (figure 4) et dû à la présence de pin gris qui dépend strictement du feu pour sa reproduction, elle provient probablement d'un incendie survenu autour de 1845. L'établissement des deux espèces est étendu dans le temps pour les mêmes raisons qu'énoncées précédemment. Cependant, comme le phénomène s'accroît avec l'âge et que ce sont des échantillons d'environ 160 ans, le patron d'établissement est particulièrement étendu. Pour ce qui est des cinq épinettes noires provenant de la fin du 18^e et du début du 19^e siècle (figure 3), elles pourraient provenir d'un feu, de marcottage ou d'une trouée dans la canopée. Lorsqu'il y a absence de feu sur une longue période, les populations d'épinettes noires vont se maintenir grâce au marcottage (enracinement de branches basses) et à d'autres éléments reliés à des dynamiques de trouées tels que les chablis et les épidémies d'insectes (TBE) (Gagnon et Morin 2001). Alors, comme il n'y a aucun indice pouvant assurer l'avènement d'un incendie, ces vétérans peuvent provenir de jeunes arbres ayant

profité d'une trouée dans la canopée afin de croître. Enfin, si un feu a bel et bien ravagé la région à la fin du 18^e siècle, les trois derniers incendies se seraient manifestés à intervalle d'environ 70 ans laissant peu de chance aux forêts de prendre de l'âge.

4.1.2 CHRONOLOGIE d'ARBRES VIVANTS ET ENFOUIS D'ÉPINETTE

4.1.2.1 Période 1973-1979 (période I)

Couvrant tout l'est de l'Amérique du Nord, cette épidémie est reconnue dans plusieurs études comme étant très sévère (Morin *et al.* 2008). De toutes celles connues, elle est la plus documentée en plus d'être l'une des plus vastes (Blais 1983a), longues et sévères (Blais 1983b). Au Québec, les pertes en volume de bois engendrées seraient de l'ordre de 139 000 m³ à 238 000 m³ (Boulet *et al.* 1996). La défoliation aurait débuté en 1974 dans la région au nord du Lac-Saint-Jean pour se terminer environ 14 ans plus tard (Morin et Laprise 1990). Bien qu'elle ait débuté dans la même période, les arbres échantillonnés n'ont pas présenté de chute de croissance aussi longue et sévère. La période épidémique, d'une durée de sept ans, a plutôt été identifiée comme faible avec, à l'instar de certaines études, un maximum de réduction de croissance en 1978. La faiblesse du signal enregistré peut être expliquée par divers facteurs. L'impact de la TBE se retrouve majoré dans un peuplement d'épinette noire lorsqu'il est mature et accompagné d'une proportion de 20 % de sapin baumier (Morin *et al.* 2008). Dans le site à l'étude, la fréquence de feu élevée ainsi que l'absence de l'espèce hôte privilégié de la TBE représentent donc une combinaison peu propice à l'avènement d'épidémies sévères de l'insecte. De plus, le climat à l'intérieur de la pessière à mousse (Régnière *et*

al. 2012) et le décalage entre l'ouverture des bourgeons de l'épinette noire et l'éclosion des larves de l'insecte nuisent à la prolifération de la TBE (Nealis et Régnière 2004). Le tout amenant un gradient de sévérité entre le sud et le nord du Québec.

4.1.2.2 Période 1943-1948 et 1955-1959

Au Québec, l'épidémie du milieu du 20^e siècle aurait causé des pertes de l'ordre de 66 000 000 m³ à 180 000 000 m³ en volume de bois. Durant cette période, il a été reconnu dans plusieurs études et relevés d'insectes que des proportions épidémiques ont été atteintes dans la région du Saguenay-Lac-Jean dès 1946. Malgré cela, les réductions de croissance enregistrées sur les arbres échantillonnées (figure 5) n'ont pas été identifiées comme des épidémies. En revanche, bien que difficilement perceptible, il semble y avoir deux faibles vagues de réduction de croissance séparée par une reprise de croissance de 1936 à 1948 et 1955 à 1959. Ce type de patron a également été observé par Blais (1962; 1965) dans la Réserve faunique des Laurentides et au nord du Lac-Saint-Jean par Morin et Laprise (1990). Cependant, concernant cette étude, tout comme pour les rondelles analysées, le patron est moins net que pour la Réserve Faunique des Laurentides. Alors, le faible taux de réduction enregistré est probablement dû, encore une fois, à des peuplements peu propices aux épidémies de la TBE. Il se peut également que le site ait tout simplement échappé à l'épidémie. Jardon *et al.* (2003) ont observé que dû à une dynamique locale ou à une migration de l'insecte, la périodicité peut changer selon la région et que celle-ci peut être épargnée (Morin *et al.* 2008).

4.1.2.3 Période 1908-1918 (période II)

Les pertes en volume de bois estimées pour cette épidémie atteignent entre 360 000 000 m³ et 540 000 000 m³ au Québec. Elle serait reconnue comme étant la plus sévère période épidémique du dernier siècle. Selon la littérature, la défoliation aurait atteint la région étudiée vers 1909 avec un maximum de chute de croissance en 1914. Ceci va dans le même sens que les échantillons analysés qui l'exhibe dès 1908 en affichant un sommet de réduction la même année. En dépit qu'il ait été identifié précédemment que 1915 présentait une réduction plus importante que 1914, celle-ci ne peut être attribuée qu'à l'insecte. En effet, l'incendie qui s'est produit au cours de cette année peut avoir consumé une partie du feuillage des arbres, expliquant ainsi la forte chute de croissance observée en 1915.

4.1.2.4 Période 1860-1872 (période III)

Pour cette épidémie, des réductions de croissance ont été observées sur des espèces non hôtes de la TBE suggérant qu'elles étaient d'origine climatique (Blais 1965; Morin 1994; Morin et Laprise 1990). Toutefois, Morin (1994) affirme qu'il y a bien eu une réduction de croissance causée en partie par la TBE et qu'elle s'est produite pendant une période de sécheresse. Il ajoute également que cette épidémie aurait affecté le nord du Lac-Saint-Jean entre 1860 à 1890. Pour ce qui est des échantillons analysés, une période épidémique a bel et bien été identifiée, mais elle est classée comme faible. Sur les 54 rondelles insérées dans la chronologie à cette époque, 44 proviennent de la cohorte émanant du feu survenu au milieu du 19^e siècle. En les rendant moins

vulnérables, leur jeune âge (environ 20 ans) ne leur a peut-être pas permis de bien enregistrer le signal de l'insecte. Les arbres matures, plus vulnérables, auraient, quant à eux, bien pu révéler ce signal, mais ils ont possiblement succombé à la sévérité de celle de 1914 et au feu de 1915. Alors, bien que l'épidémie ait été qualifiée comme faible, son impact pourrait être sous-estimé.

4.1.2.5 Période 1835-1849

À l'aide de matériel provenant de vieux bâtiments, Krause (1997) a identifié une épidémie de 1835 à 1841 au Saguenay. Le même constat a été émis pour le centre de l'Ontario (Turner 1952), tandis qu'au centre du Québec, elle a été classée comme faible (Blais 1965; Morin *et al.* 1993; Morin et Laprise 1990). Quoique plus de la moitié des rondelles formant la chronologie à cette époque aient été affectées par une réduction de croissance, elle ne peut être identifiée comme une épidémie. Il est possible qu'une telle perturbation ait frappé la région à cette époque, mais que les feux du milieu du 19^e siècle et de 1915 aient tué les arbres matures susceptibles d'avoir enregistré le signal. L'analyse de troncs enfouis aurait pu fournir ces échantillons, mais, malgré un bon nombre d'arbres en surface, seulement un faible nombre ont pu être interdatés avec le présent. Dans ces conditions, il n'est pas possible d'affirmer qu'il y a bel et bien eu une épidémie, mais certains indices laissent croire que l'insecte était présent lors de cette période.

4.1.2.6 Période 1809-1813

Une épidémie a été identifiée pour cette période dans différentes régions. Tandis qu'elle a été documentée dans certaines parties de l'Ontario, ainsi qu'au sud et au centre du Québec, le Maine, les Maritimes et le Nouveau-Brunswick ont également présenté des signes d'épidémies (Blais 1965; 1968; 1983; Morin *et al.* 1993; Swaine et Craighead 1924; Turner 1952). Il est toutefois souligné que les espèces hôtes n'ont pas toutes été touchées par la même intensité et que le sud du Québec a été affecté plus sévèrement que le centre et le nord. Krause (1997) confirme la présence d'une épidémie pour la région du Saguenay lors de cette période, mais pour les échantillons analysés, il n'est pas possible d'émettre un tel constat. En effet, il semble y avoir une légère augmentation du nombre d'arbres affectés par la TBE, mais la réduction de croissance n'a pas atteint les standards pour être reconnue comme une épidémie.

4.1.2.7 Période 1782-1799

Durant cette période, peu d'études ont remarqué une chute de croissance reliée à la TBE. Simard (2003) observe néanmoins une réduction marquée dans les Monts-Valins au nord du Saguenay sur le sapin et une réduction modérée sur l'épinette. Comme la chronologie est faiblement représentée à cette époque, une épidémie n'a pu être confirmée (Simard 2003). Le même phénomène est constaté pour les échantillons analysés. En effet, une réduction de croissance est révélée sur l'épinette, mais le faible nombre d'échantillons ($n = 9$), ne permet pas de confirmer une épidémie. De plus,

comme il a été énoncé auparavant qu'un incendie pouvait avoir rasé la région à cette époque, la réduction est difficilement attribuable à l'insecte seulement.

4.1.2.8 Période 1719-1723

Bien qu'une épidémie ait frappé le Québec de 1710 à 1716, il n'est pas possible de relier cette réduction de croissance à la TBE. Le faible nombre d'échantillons touchés et composant la chronologie à cette époque rend précaire la confirmation d'une période épidémique.

4.2 ARBRES ENFOUIS

L'ensemble des arbres subfossiles récupérés (figure 6) suggère que les espèces arborescentes constituant la composition actuelle ainsi que le feu ont toujours été présents depuis la formation des deux tourbières. Bien que l'accumulation d'arbres semble avoir changé de rythme depuis l'époque correspondant à 0,7 mètre de profondeur, le genre épinette et le pin gris ont été retrouvés tout le long du profil vertical. Pour les mélèzes, en plus d'être en moins grande quantité, ils ont surtout été récupérés en surface. Vu la faible quantité de cette espèce dans les forêts actuelles et enfouies, on pense qu'elle n'a jamais été plus abondante qu'elle ne l'est présentement.

Malgré l'impossibilité de dater la chronologie d'épinette enfouie dans le temps, des périodes, considérées comme des épidémies potentielles, ont pu être identifiées. Comparativement à la chronologie d'arbres vivants et enfouis, les épinettes enfouies de

la figure 7 ont présenté des réductions de croissance à sévérité et fréquence élevée (tableau 4). En revanche, un certain nombre d'arbres subfossiles retrouvés à des profondeurs similaires (0,3 à 1 m) n'ont pu être inséré dans les chronologies flottantes. La majorité de ces rondelles présentaient peu de cernes ainsi qu'une croissance rarement marquée par des années repères, les rendant difficile à interdater (Schweingruber 1989). Alors, lors du processus d'interdatation, ces échantillons étaient généralement écartés. L'incapacité de les inclure dans les chronologies peut créer un certain biais. En effet, en incluant uniquement les rondelles ayant subi un signal clair généralement associé aux réductions causées par la TBE dans les chronologies flottantes, la sévérité peut être surévaluée.

Suite à la datation des échantillons au ^{14}C , la majorité des arbres formant les chronologies flottantes (figures 7, 8, 9 et 10) et retrouvée entre les profondeurs de 0,3 et 1 m semblent provenir de la même période (550 à 1200 AD) (figure 11). La croissance de ces arbres a été marquée par de nombreuses réductions de croissance (cernes repères). Tout en facilitant la construction de chronologies flottantes, ces réductions laissent croire que cette époque a été caractérisée par de sévères épidémies. Pour ce qui est de la période entre 1200 et 1700 AD, elle pourrait correspondre à certains arbres dans les 40 premiers centimètres (figure 12). En effet, un grand nombre de ces troncs n'ont pas été interdatés dû au manque de cernes ou à une croissance monotone sans cerne repère. Les arbres pourraient donc avoir vécu à une époque marquée par des épidémies moins sévères. Ce phénomène expliquerait l'absence de chronologie flottante dans cette période (figure 7).

Étant visiblement un facteur récurrent depuis la formation des deux tourbières, le feu pourrait expliquer les difficultés d'interdatation entre les différentes époques. Une période présentant un régime de feu à fréquence peu élevée serait caractérisée par une forêt constituée d'arbres matures plus susceptible d'enregistrer les épidémies. Le grand nombre de cernes ainsi que la présence de réductions de croissance marquées rendraient l'interdatation de ces arbres plus facile, comme observée pour la période 500 à 1200 AD (figure 11). Au contraire, pour une période de temps définie par une fréquence de feu élevée, la forêt serait peuplée en plus grande proportion d'arbres jeunes. Comme ceux-ci sont moins susceptibles d'enregistrer le signal épidémique, la construction de chronologies flottantes lors de l'interdatation serait plus difficile, comme pour les arbres datant de 1200 à 1700AD (figure 11). De plus, les feux peuvent engendrer des chronologies discontinues. Dans une étude paléoécologique réalisée dans le même secteur (Laforge, mémoire de M.Sc. En cours), un nombre élevé de charbon de bois ont été datés à environ 1240 AD et 1650 AD. Ces deux dates concordent avec la fin de la chronologie d'arbres vivants et enfouis (figure 5) ainsi qu'avec le début de la plus longue chronologie flottante (figure 7). Elles laissent, donc croire que le feu est la cause principale de l'absence d'arbres interdatés de 1200 à 1700 AD (figure 11) et qu'il nuit à la construction de chronologies millénaires continues.

5. CONCLUSION

La formation d'une série dendrochronologique d'épinette noire a permis de caractériser l'historique d'infestation de la TBE dans un secteur de la pessière à mousse pour les deux derniers siècles. Grâce à certains critères, des réductions de croissance présentes sur la courbe ont pu être identifiées comme dérivant de l'activité de l'insecte. Le signal épidémique enregistré a toutefois présenté un fort contraste comparativement aux épidémies sévères qui ravagent le Sud du Québec. Ce gradient de sévérité est attribué aux peuplements de la pessière qui sont moins susceptibles d'être atteints par les épidémies. Le climat (Régnière *et al.* 2012), le décalage phénologique entre l'insecte et l'épinette noire (Nealis et Régnière 2004) ainsi que la faible proportion de sabin baumier et la fréquence de feu élevée dans la pessière à mousses semblent être les causes de la faiblesse du signal enregistré.

Ces mêmes critères ont été utilisés pour des chronologies flottantes qui présentaient également des réductions. Ces réductions de la croissance radiale ont d'ailleurs atteint les standards d'épidémies sévères. Cette sévérité accrue pourrait indiquer une proportion plus élevée de peuplements matures susceptibles aux épidémies provoquée par une période dont la fréquence des feux est moins élevée. Quoiqu'elles puissent être surestimées, les réductions observées indiquent que l'insecte semble toujours avoir peuplé le territoire depuis la formation des tourbières échantillonnées. De plus, malgré qu'elle soit plus élevée que celle des arbres vivants analysés (25 ans), la périodicité des épidémies présentes sur les arbres subfossiles s'insère bien dans ce qui

est observé dans la littérature, c'est-à-dire entre 25 à 40 ans (Blais 1983; Boulanger et Arseneault 2004; Jardon *et al.* 2003; Krause 1997; Morin *et al.* 2010; Royama 1984).

L'absence de réduction de croissance pour certaines périodes, ajoutée à l'incapacité d'interdater les arbres qui ont vécu à ces époques, laissent croire qu'une perturbation comme le feu peut avoir joué un rôle important au niveau de l'enregistrement du signal de l'insecte en amenant des peuplements plus jeunes. Afin de construire une chronologie millénaire continue, un secteur de recherche rarement frappé par le feu et avec une proportion suffisante de sapin baumier (20 %) serait à privilégier afin de répondre plus précisément aux objectifs. Cependant, l'ensemble des résultats indiquent que l'insecte est présent au moins depuis 500 AD et que la sévérité des épidémies, la fréquence des feux et la proportion de vieilles forêts semblent avoir variées au cours du temps.

6. RÉFÉRENCES

Anonyme. 2010. Normales et moyennes climatiques au Canada (1971-2000). [En ligne] <http://climate.weatheroffice.gc.ca/climate_normals/index_f.html > (Accédé le 06-04-2011).

Arseneault, D. 2010. Longues séries dendrochronologiques dans le nord-est de l'Amérique du Nord. Dans *La Dendroécologie*. Édité par S. Payette et Fillion L. Les Presses de l'Université Laval, Québec, Canada. pp. 731-747.

Arseneault, D. et Fillion, L. 2001. Les mégafossiles ligneux. Dans *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Édité par Payette, S. et Rochefort, L. Les Presses de l'Université Laval, Québec, Canada. pp. 327-340.

Arseneault, D. et Payette, S. 1997a. Landscape change following deforestation at the arctic tree line in Québec, Canada. *Ecology* 78(3): 693-706.

Arseneault, D. et Payette, S. 1997b. Reconstruction of millennial forest dynamics from tree remains in a subarctic tree line peatland. *Ecology* 78(6): 1873-1883.

Bergeron, Y., Engelmark, O., Harvey, B., Morin, H. and Sirois, L. 1998. Key issues in disturbance dynamics in boreal forests: introduction. *Journal of Vegetation Science* 9(4): 464-468.

Blais, J.R. 1954. The recurrence of spruce budworm infestations in the past century in the Lac Seul area of northwestern Ontario. *Ecology* 35(1): 62-71.

Blais, J.R. 1962. Collection and analysis of radial growth data from trees for evidence of past spruce budworm outbreaks. *Forestry Chronicle* 38(4): 474-484.

Blais, J.R. 1965. Spruce budworm outbreaks in the past three centuries in the Laurentide Park, Québec. *Forest Science* 11(2): 130-138.

Blais, J.R. 1968. Regional variation in susceptibility of eastern North America forests to budworm attack based on history of outbreaks. *Forestry Chronicle* 44(3):17-23.

Blais, J.R. 1983a. Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 13(4): 539-547.

Blais, J.R. 1983b. Les forêts de la Côte Nord au Québec sont-elles sujettes aux déprédations par la tordeuse? *Forestry Chronicle* 59(1): 17-20

Booth, R. 2004. Paleoecology and high-resolution paleohydrology of a kettle peatland in upper Michigan. *Quaternary Research* 61(1): 1-13.

Boulanger, Y. et Arseneault, D. 2004. Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. *Canadian Journal of Forest Research* 34(5): 1035-1043.

Boulanger, Y., Arseneault, D., Morin, H., Jardon, Y., Bertrand, P. et Dagneau, C. 2012. Dendrochronological reconstruction of spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreaks in southern Quebec for the last 400 years. *Canadian Journal of Forest Research* 42(7): 1264-1276.

Boulet, B., Chabot, M., Dorais, L., Dupont, A. et Gagnon, R. 1996. Entomologie forestière. Dans manuel de la foresterie. Sous la direction de Bédard, J.A. et Côté, M. Les Presses de l'Université Laval, Québec, pp. 1008-1043.

Brais, S., Bélanger, N., Camiré, C., Drouin, P., Paré, D., Robitaille, A., Brazeau, M. et Brown, J.-L. 2009. Géologie, dépôts de surface et sols forestiers. Dans Manuel de foresterie. Édité par Ordre des ingénieurs forestiers du Québec. Éditions MultiMondes, Québec. pp. 47-124.

Côté, D. 2001. Dynamique des landes forestières ouvertes du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi.

Cook, E.R. 1985. A time series analysis approach to tree ring standardisation. University of Arizona, Tucson.

Desrochers, A. et Gagnon, R. 1997. Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age? *Canadian Journal of Forest Research* 27(8): 1263-1267.

Delwaide, A. et Filion, L. 1999. Dendroséries du pin blanc et de la pruche de l'Est dans la région de Québec. *Géographie Physique et Quaternaire* 53(2): 265-275.

Ehlers, J. 1983. Glacial deposits in north-west Europe. A.A. Balkema.

Filion, L. et Quinty, F. 1993. Macrofossil and tree-ring evidence for long-term forest succession and midHolocene hemlock decline. *Quaternary Research* 40(1): 89-97.

Fortin, S. 1999. Expansion du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) dans le bassin de la rivière York en Gaspésie, Québec. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi. 67p.

Gagnon, R. et Morin, H. 2001. Les forêts d'épinette noire du Québec: dynamique, perturbations et biodiversité. *Naturaliste Canadien* 125(3): 26-35.

Gagnon, R. et Payette, S. 1981. Fluctuations holocènes de la limite des forêts de mélèzes, Rivière aux feuilles, Nouveau-Québec: une analyse macrofossile en milieu tourbeux. *Géographie Physique et Quaternaire* 35(1): 57-72.

Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Kneeshaw, D., Drapeau, P., De Grandpré, L., Claveau, Y. et Paré, D. 2008a. Aménagement forestier: Origines et fondements. Dans Aménagement écosystémique en forêt boréale. Édité par Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau P. et Bergeron Y. Les Presses de l'Université du Québec, Québec, Canada. pp. 13-40.

Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P. et Bergeron, Y. 2008b. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Les Presses de l'Université du Québec, Québec, Canada.

Greene, D.F. et Johnson, E.A. 1999. Modelling recruitment of *Populus tremuloides*, *Pinus banksiana* and *Picea mariana* following fire in the mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 29(4): 462-473.

Greene, D.F., Zasada, J.C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I. et Simard, M.-J. 1999. A review of regeneration dynamics of boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research* 29(6): 824-839.

Hoadley, R.B. 1990. Identifying wood: Accurate results with simple tools. The Taunton Press, Connecticut, United States.

Holmes, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-ring bulletin* 43(1): 69-78.

Jardon, Y. 2001. Analyses temporelles et spatiales des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. Université du Québec à Montréal, Montréal. p. 158.

Jardon, Y., Morin, H. et Dutilleul, P. 2003. Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 33(10): 1947-1961.

Johnson, E.A., Morin, H., Miyanishi, K., Gagnon, R. et Greene, D.F. 2003. A process approach to understanding disturbance and forest dynamics for sustainable forestry. In *Towards Sustainable Management of the Boreal Forest*. Édité par Burton, P.J., Messier, C., Smith, D.W. et Adamowicz, W.L. NRC Research Press, Ottawa, Ontario. pp. 261-306.

Krause, C. 1997. The use of dendrochronological material from buildings to get information about past spruce budworm outbreaks. *Canadian Journal of Forest Research* 27(1): 69-75.

Lamentowicz, M., Obremaska, M. et Mitchell, E. 2008. Autogenic succession, land-use change, and climatic influences on the Holocene development of a kettle-hole mire in Northern Poland. *Review of Palaeobotany and Palynology* 151(1-2): 21-40.

Leuschner, H.H., Sass-Klaassen, U., Jansma, E., Baillie, M.G.L. et Spurk, M. 2002. Subfossil European bog oaks: population dynamics and long-term growth depressions as indicators of changes in the Holocene Hydro-regime and climate. *The Holocene* 12(6): 695-706.

MacLean, D.A. 1980. Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: a review and discussion. *Forestry Chronicle* 56(5): 213-221

MacLean, D.A. et MacKinnon, W.E. 1997. Effects of stand and site characteristics on susceptibility and vulnerability of balsam fir and spruce to spruce budworm in New Brunswick. *Canadian Journal of Forest Research* 27(11): 1859-1871.

Ministère des Ressources Naturelles. 2013. La tordeuse des bourgeons de l'épinette. [En ligne] <<http://www.mrn.gouv.qc.ca/forets/fimaq/insectes/fimaq-insectes-insectes-tordeuse.jsp>> [Accédé le 14-02-2013].

Morin, H. 1994. Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the Boreal Zone of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 24(4): 730-741.

Morin, H. 1998a. Importance and evolution of spruce budworm outbreaks in Eastern Canada: The contribution of dendrochronology. *Géographie Physique et Quaternaire* 52(2): 237-244.

Morin, H. 1998b. Importance et évolution des épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette. *Géographie Physique et Quaternaire* 52(2): 237-244.

Morin, H., Jardon, Y. et Simard, S. 2010. Détection et reconstitution des épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) à l'aide de la dendrochronologie. Dans *La Dendroécologie*. Édité par Payette, S. et Filion, L. Les Presses de l'Université Laval, Québec, Canada. pp. 415-436.

Morin, H. et Laprise, D. 1990. Dendrochronology of spruce budworm outbreaks North of Lac-Saint-Jean (Quebec). *Canadian Journal of Forest Research* 20(1): 1-8.

Morin, H., Laprise, D. et Bergeron, Y. 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 23(8): 1497-1506.

Morin, H., Laprise, D., Simard, A.-A. et Amouch, A. 2008. Régime des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'Est de l'Amérique du Nord. Dans *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Édité par Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau P. et Bergeron Y. Les Presses de l'Université du Québec, Québec, Canada. pp. 165-192.

Nealis, V.G. et Régnière, J. 2004. Insect-host relationships influencing disturbance by the spruce budworm in a boreal mixedwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* 34(9): 1870-1882.

Payette, S. 2001. Principaux types de tourbières. Dans *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Édité par Payette, S. et Rochefort, L. Les Presses de l'Université Laval, Sainte-Foy, Québec, Canada. pp. 39-89.

Payette, S., Bhiry, N., Delwaide, A. et Simard, M. 2000. Origin of lichen woodland at its southern range limit in eastern Canada: the catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce-moss forest. *Canadian Journal of Forest Research* 30(2): 288-305.

Payette, S. et Bouchard, A. 2001. Le contexte physique et biogéographique. Dans *Écologie des Tourbières du Québec-Labrador*. Édité par Payette, S. et Rochefort, L. Les Presses de l'Université Laval, Sainte-Foy, Québec, Canada, pp. 9-38.

Régnière, J., St-Amant, R. et Duval, P. 2012. Predicting insect distributions under climate change from physiological responses: Spruce budworm as an example. *Biological Invasions* 14(8): 1571-1586.

Royama, T. 1984. Population-dynamics of spruce budworm *Choristoneura-fumiferana*. *Ecological Monographs* 54(4): 429-462.

Schweigruber, F.H. 1982. Anatomie microscopique du bois. 2ed. Kommissionsverlad, Teufen AR.

Schweingruber, F.H. 1989. Tree rings. Basics and applications of dendrochronology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 276p.

Simard, I., Morin, H. et Lavoie, C. 2006. A millennial-scale reconstruction of spruce budworm abundance in Saguenay, Quebec, Canada. *The Holocene* 16(1): 31-37.

Simard, I., Morin, H. et Potelle, B. 2002. A new paleoecological approach to reconstruct long-term history of spruce budworm outbreaks. *Canadian Journal of Forest Research* 32(3): 428-438.

Simard, S. 2003. Les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette à travers les arbres subfossiles. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi. 73p.

St-Pierre, H., Gagnon, R., et Bellefleur, P. 1992. Régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 22(4): 474-481.

Stokes, M.A. et Smiley, T.L. 1996. An introduction to tree-ring dating. University of Arizona Press.

Stuiver, M., Reimer, P.J., Bard, E., Beck, J.W, Burr, G.S., Hughen, K.A., Kromer, B., McCormac, G., Van der Plicht, J. et Spurk, M. 1998. INTCAL98 radiocarbon age calibration, 24,000-0 cal BP. *Radiocarbon*, 40(3): 1041-1083.

Swaine, J.M. et Craighead, F.C. 1924. Studies on the spruce budworm (*Cacoecia fumiferana* Clem.). Édité par Canada Department of Agriculture, Ottawa, Canada, pp. 44-45.

Swetnam, T.W., Thompson, M.A. et Sutherland, E.K. 1985. Spruce budworm Handbook: Using Dendrochronology to measure radial growth of defoliated trees. USDA Forest Service.

Talma, A.S. et Vogel, J.C. 1993. A simplified approach to calibrating ^{14}C dates. Radiocarbon 35 (2): 317-322.

Turner, K.B. 1952. The relation of mortality of balsam fir caused by spruce budworm to forest composition in the Algoma forest of Ontario. Canada Department of Agriculture. Publication 875.

Vaillancourt, M.-A., De Grandpré, L., Gauthier, S., Leduc, A., Kneeshaw, D., Claveau, Y. et Bergeron, Y. 2008. Comment les perturbations naturelles peuvent-elles constituer un guide pour l'aménagement forestier écosystémique? Dans Aménagement écosystémique en forêt boréale. Édité par Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau P. et Bergeron Y. Les Presses de l'Université du Québec, Québec, Canada. pp. 41-59.

