

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

**VULNÉRABILITÉ DU SAPIN BAUMIER
AUX ATTAQUES DE LA TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE
EN FONCTION DE L'ÂGE DES PEUPELEMENTS APRÈS FEU**

**MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE DE LA
MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT**

**PAR
PIERRE-Y. PLOURDE**

JUIN 1994





BIBLIOTHÈQUE

Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans Depositum, site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous.

L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre. Il est donc interdit de reproduire ou de publier en totalité ou en partie ce document sans l'autorisation de l'auteur.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	iv
LISTE DES FIGURES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
RÉSUMÉ	viii
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I RÉGION ÉTUDIÉE	4
CHAPITRE II MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	8
2.1 Récolte des échantillons	8
2.2 Analyses dendrochronologiques.....	9
2.2.1 Interdatation	9
2.2.2 Analyse de la croissance.....	12
2.3 Analyses des données.....	14
2.3.1 Mortalité	14
2.4 Analyses statistiques	15
2.4.1 Mortalité	15
2.4.2 Croissance	17
2.4.3 Données climatiques.....	17
CHAPITRE III RÉSULTATS.....	19
3.1 Patrons temporels	19
3.1.1 Patrons de croissance	19
3.1.2 Patrons de mortalité	29

3.2 Effets des caractéristiques dendrométriques.....	33
3.2.1 Patrons de croissance	33
3.2.2 Patrons de mortalité	38
3.2.3 Patrons temporels.....	40
3.3 Effets des facteurs liés aux peuplements.....	47
3.3.1 Patrons de croissance	47
3.3.2 Patrons de mortalité	50
3.3.3 Variables explicatives	51
CHAPITRE IV	
DISCUSSION.....	56
4.1 Sévérité de l'épidémie.....	56
4.2 Patrons temporels	58
4.3 Effets de l'âge et de la taille des individus	60
4.4 Effets des peuplements.....	61
CONCLUSION.....	63
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	64

REMERCIEMENTS

J'aimerais adresser mes sincères remerciements à mes codirecteurs Yves Bergeron et Hubert Morin pour leurs judicieux conseils, leur patience proverbiale et la confiance qu'ils ont manifesté à mon égard en me confiant la réalisation de ce projet. Sans leur encadrement il eut été difficile de conduire le navire à bon port.

Merci à toute l'équipe du Groupe de Recherche en Écologie Forestière (GREF) de l'Université du Québec à Montréal pour leur précieuse aide aussi bien au laboratoire que lors des diverses pérégrinations autour du Lac Duparquet et en particulier aux cadets de la forêt Danielle Charron, M. Sc., France Conciatori, tech. amén. faun. et André Banville, biol. Je suis également très reconnaissant à Alain Leduc dont la collaboration a été indispensable à la réalisation des analyses statistiques.

Remerciements aussi à tous les membres du Groupe de Recherche en Productivité Végétale (GRPV) de l'Université du Québec à Chicoutimi pour leur aide, accueil et disponibilité lors de mon stage à leur laboratoire et en particulier à Germain Savard, ing. f., Danielle Laprise, M. Sc. et Steven Bouchard, biol.

Je tiens à remercier aussi Réjean Gagnon et Daniel Lord qui, en collaboration avec Hubert Morin m'ont accordé la permission de continuer à utiliser leurs équipements de laboratoire après la fin de mon stage. Un merci spécial à Cornelia Krause, ma compagne, pour son soutien de tous les instants.

Ce projet n'aurait pas été possible sans le soutien financier du Fond de Développement Académique du Réseau de l'Université du Québec (FODAR), le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Science (FCAR) et le Ministère des Forêts du Québec.

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1.1	Localisation des peuplements après feu étudiés	5
3.1	Chronologies indexées des sapins baumiers dans les différents peuplements	20
3.2	Histogrammes de fréquences des débuts de réduction de croissance dans chaque peuplement	25
3.3	Histogrammes de fréquences des premières reprises de croissance dans chaque peuplement	26
3.4	Pourcentages de réduction de croissance dans chaque peuplement	27
3.5	Histogrammes de fréquences des années de plus faible croissance dans chaque peuplement	28
3.6	Distribution des arbres morts par année dans chaque peuplement	31
3.7	Courbes cumulées relatives de mortalité dans chaque peuplement	32
3.8	Distribution des individus par classe d'âge dans chaque peuplement	52
3.9	Distribution des individus par classe de dhp dans chaque peuplement	53

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
2.1	Caractéristiques des peuplements de sapin baumier dans les différents peuplements après feu	10
2.2	Composition dans les différents peuplements après feu étudiés	11
3.1	Différences entre les taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et regroupés) dans chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie pour les différents peuplements	21
3.2	Coefficients de corrélation entre les indices de croissance (survivants, morts et regroupés), la fréquence d'arbres morts (nb) et les données climatiques mesurées au début de l'épidémie et dans l'année précédente	30
3.3	Différences entre les taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et regroupés) dans les différentes classes d'âge pour chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie	34
3.4	Différences entre les taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et regroupés) dans les différentes classes de dhp pour chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie	36
3.5	Différences entre les taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et regroupés) dans les différentes classes de hauteur pour chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie	37
3.6	Mortalité du sapin baumier en relation avec l'âge, le dhp et la hauteur des arbres	39

3.7	Différences entre les taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et regroupés) et chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie pour les différentes classes d'âge	41
3.8	Différences entre les taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et regroupés) et chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie pour les différentes classes de dhp	43
3.9	Différences entre les taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et les deux regroupés) et chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie pour les différentes classes de hauteur	46
3.10	Différences entre les taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et les deux regroupés) dans les différents peuplements pour chacune des périodes de croissance de l'épidémie	48
3.11	Baisses de croissance résiduelles dans les différents peuplements après l'élimination des variables associées aux arbres	50
3.12	Taux de mortalité globaux par peuplement	51
3.13	Mortalité résiduelle dans les différents peuplements après l'élimination des variables associées aux arbres	54
3.14	Variables explicatives incluses dans le modèle sans l'effet de l'âge des arbres	54
3.15	Variables explicatives incluses dans le modèle sans l'effet du dhp des arbres	55
3.16	Résultats des corrélations de Spearman entre les variables explicatives et les baisses de croissance résiduelles	55

RÉSUMÉ

Les données recueillies sur la croissance et la mortalité du sapin baumier dans huit peuplements établis après feu (représentant un gradient successional de 230 ans), de composition variable (résineuse, feuillue et mixte), ont permis d'évaluer l'impact de la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans la région du Lac Duparquet en Abitibi. Les patrons temporels et spatiaux des effets de l'infestation ont été documentés en fonction des caractéristiques des arbres et des peuplements.

L'épidémie a couvert la période de 1970 à 1987 et s'est caractérisée par l'occurrence de deux vagues de défoliation successives: une première réduction de croissance est survenue suivant le début de l'infestation en 1970 jusqu'en 1974 et la seconde, significativement plus sévère, en 1981. Il n'y a pas eu de différence au niveau de l'impact initial des peuplements tel qu'enregistré par les baisses de croissance synchrones au début de l'épidémie pour tous les peuplements. Au fur et à mesure que l'épidémie a progressé ces réductions de croissance ont été de plus en plus fortes.

Les dommages observés ont présenté toutefois une grande variabilité entre les peuplements. La mortalité a été élevée dans tous les sites (taux moyen de 50%) mais elle a affecté plus fortement les vieux peuplements après feu avec un taux de mortalité de plus de 70%. La mortalité maximale est survenue en 1982. Les individus de diamètre intermédiaire (10-19,9cm) ont été les plus affectés et ont influencé les différents patrons de mortalité dans ces peuplements. La contribution la plus significative est cependant attribuable au pourcentage de surface terrière totale en sapin baumier qui explique 86,2% de ces variations.

Pour comprendre un peu mieux l'évolution temporelle de l'épidémie, les données climatiques synthèses de huit stations météorologiques régionales ont été examinées. Les moyennes de température mesurées au mois de juin pour la période épidémique de 1970 à 1987 se sont avérées positivement corrélées ($R=0,475$; $p=0,0464$) avec la fréquence globale d'arbres morts présents dans chacune de ces mêmes années. Elles auraient contribué à l'émergence et au maintien des populations de la tordeuse des bourgeons de l'épinette pendant l'épidémie.

La dernière infestation de la tordeuse des bourgeons de l'épinette s'est étendue à toutes les forêts, mêmes celles où la composition et l'âge auraient pu les rendre moins vulnérables.

Mots-clés: *Tordeuse des bourgeons de l'épinette (Choristoneura fumiferana); sapin baumier (Abies balsamea); épidémie; vulnérabilité; croissance et mortalité; dendrochronologie; feu et succession.*

INTRODUCTION

La connaissance des perturbations naturelles qui touchent les régions forestières est essentielle à la compréhension de la dynamique des peuplements qui les caractérisent. Les épidémies cycliques de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) sont une des principales perturbations écologiques affectant le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) (Morin et Laprise 1990), l'espèce la plus vulnérable aux dommages causés par cet insecte (Greenbank 1963). Les insectes défoliateurs du genre *Choristoneura* sont les ravageurs les plus destructifs en Amérique du Nord (Fellin, Shearer et Carlson 1983).

L'intensité de la défoliation au cours d'une épidémie est déterminée par le nombre d'insectes qui fluctue d'une année à l'autre (Blais 1985a). Il existe plusieurs facteurs qui influencent les populations d'insectes. Quelques-uns sont imprévisibles comme la température, les facteurs de contrôle naturels (parasites, prédateurs), l'immigration de populations (Greenbank, Schaefer et Rainey 1980) et peuvent changer sur de courtes périodes. Certains autres sont prévisibles comme la composition de la forêt, l'âge et les caractéristiques des peuplements et des sites et le climat régional (Blais et Archambault 1982).

Les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette se caractérisent par une absence de périodicité, c'est-à-dire une irrégularité dans leur récurrence, ce qui empêche de les prévoir avec exactitude (Blais 1964). Ces invasions sont cependant directement reliées à la dynamique de la forêt, laquelle s'exprime en termes de variations périodiques de sa composition et de son âge (Maclean 1980). La dynamique d'une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Hardy, Mainville et Schmitt 1983) et les patrons de dommages qui sont observés (Blais 1983a; Maclean 1985) présentent la plupart du temps des différences d'une région à l'autre.

L'interaction qui existe entre la forêt et les populations de la tordeuse des bourgeons de l'épinette s'exprime généralement à l'aide du concept de vulnérabilité qui est la probabilité de dommages en termes de mortalité et de croissance résultant (d'une attaque de la tordeuse des bourgeons de l'épinette) (Morris 1958; Maclean 1980; Witter 1983). Lorsque l'on veut mesurer le degré de vulnérabilité relatif des sapins d'une forêt donnée, la prise en considération des facteurs prévisibles est moins complexe que l'analyse des facteurs imprévisibles (Blais et Archambault 1982). Au cours des années, les systèmes proposés d'évaluation de la vulnérabilité du sapin baumier aux attaques de la tordeuse ont intégré ces éléments. Des études ont souligné l'importance de variables comme le niveau de représentation des espèces-hôtes (composition) (Swaine et Craighead 1924; Westveld 1954; Blais 1958, 1965, 1968, 1981, 1983b; Balch 1959; Batzer 1969; Van Raalte 1972; Baskerville 1975; Brown, Knight et Dimond 1976; Maclean 1979, 1980, 1982; Mott 1980; Blais et Archambault 1982; Raske et Alvo 1986; Maclean et Ostaff 1989) et la densité et la vigueur des peuplements (Craighead 1925; Balch 1946, 1959; McLintock 1948; Morris et Bishop 1951; Crook, Vézina et Hardy 1979; Turner 1952; Bean et Batzer 1956; Maclean 1980; Batzer et Hastings 1981; Lynch, Witter et Olson 1983; Carlson *et al.* 1985; Hadley et Veblen 1993). D'autres auteurs ont insisté sur les caractéristiques écologiques des stations (Seymour 1980; Witter, Ostaff et Montgomery 1984; Lynch et Witter 1985; Hix *et al.* 1987; Archambault *et al.* 1990; Dupont, Bélanger et Bousquet 1991).

Ces travaux ont été pour la plupart conduits dans des sapinières pures ou des peuplements constitués presque entièrement d'espèces-hôtes. Le sapin baumier et l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss.) sont les deux principaux hôtes de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Brown 1970; Kettela 1983).

La particularité de notre étude réside dans le fait que les forêts de la région du Lac Duparquet en Abitibi, au sud-ouest de la forêt boréale, ont été fortement affectées par les feux (Bergeron 1991; Bergeron et Dansereau 1993) qui ont engendré une mosaïque de peuplements d'âges et de compositions diverses (Bergeron et Dubuc 1989).

L'impact de la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au début des années 70 (Morin, Laprise et Bergeron 1993), l'une des trois majeures à être survenue au 20^è siècle (Blais 1985), a été évalué en fonction de la composition et de l'âge des peuplements après feu. Les peuplements issus de la dynamique naturelle de cet écosystème ont été comparés pour mesurer leur degré de vulnérabilité aux attaques de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

Notre étude visait à documenter le patron temporel et spatial des effets de la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Lac Duparquet (1970-87). Nous cherchions plus spécifiquement à répondre aux questions suivantes: I. quel a été le patron temporel de chute de croissance et de mortalité durant l'épidémie ? et II. en quoi ce patron a-t-il été influencé par les caractéristiques des peuplements ?.

Ce projet s'est inscrit dans le cadre d'une étude plus globale réalisée par le Groupe de Recherche en Écologie Forestière (GREF) de l'Université du Québec à Montréal visant la connaissance de la dynamique de la sapinière boréale au Lac Duparquet en Abitibi à partir de l'étude des interactions entre le régime de perturbations, la composition et la dynamique des peuplements forestiers.

CHAPITRE I

RÉGION ÉTUDIÉE

Le territoire à l'étude est localisé sur les berges du Lac Duparquet dans le nord-ouest québécois, en Abitibi, à proximité de la frontière ontarienne (Figure 1.1). Le Lac Duparquet est drainé vers le nord par le Lac Abitibi jusqu'à la Baie de James. La région environnante de l'aire d'étude correspond à la portion nord de la ceinture d'argile du Québec et de l'Ontario, une vaste région physiographique qui a été créée par des dépôts glacio-lacustres laissés après l'extension post-Wisconsinienne maximale des lacs glaciaires Barlow et Ojibway (Vincent et Hardy 1977). Les dépôts de till lavés et érodés sont caractéristiques des sommets et flancs des collines de faible élévation (400 m maximum) qui sont intercalés à l'intérieur d'un paysage généralement uniforme et plat (Bergeron *et al.* 1982; Bergeron et Dansereau 1993).

La station météorologique la plus proche est située à Lasarre, à 35 km au nord du Lac Duparquet. Elle indique une température annuelle moyenne de 0,6°C et des précipitations annuelles totales basses avec une moyenne de 822,7 mm. Les précipitations en eau sont distribuées inégalement et surviennent principalement pendant l'été. La période sans gel est de 64 jours en moyenne quoique des gelées puissent se produire à n'importe quel moment pendant la saison de croissance (Environment Canada 1982).

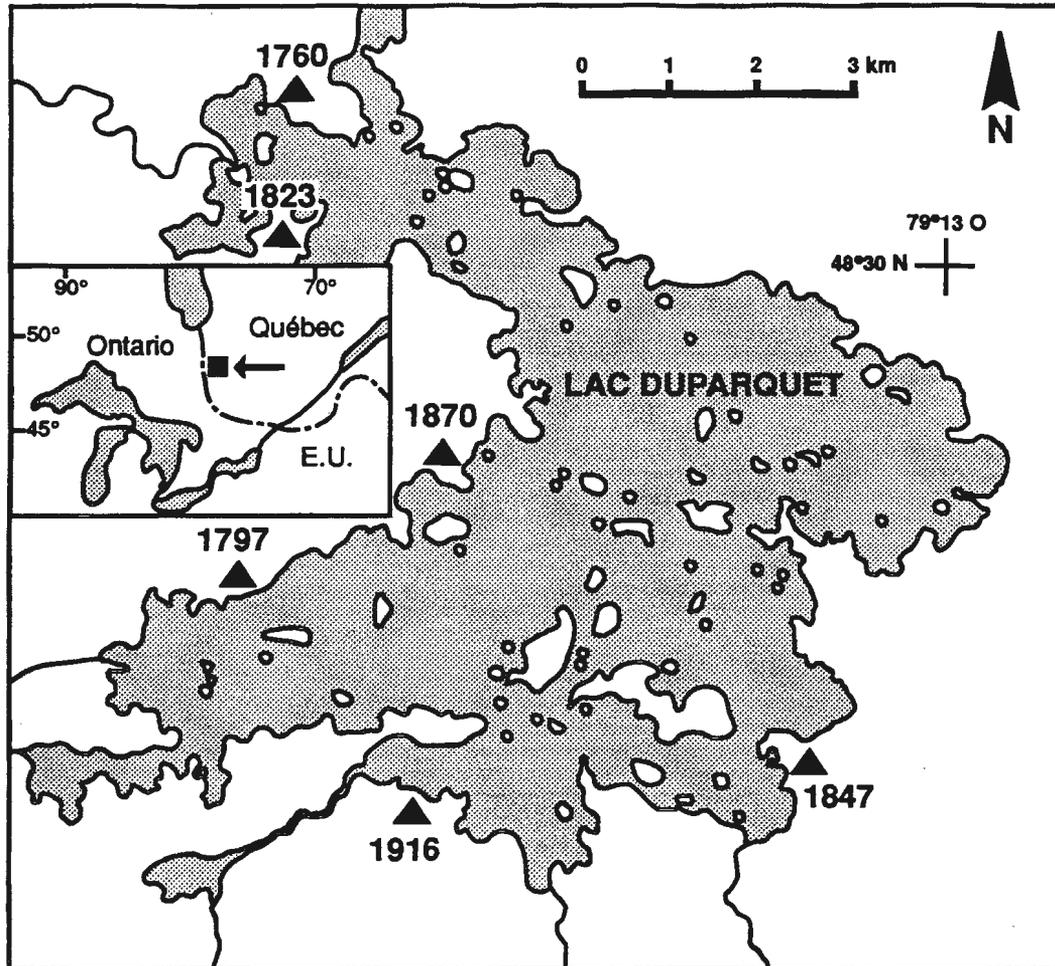


Figure 1.1 Localisation des peuplements après feu étudiés (▲)

La région fait partie de la limite sud de la forêt boréale, dans la section forestière *Missinaibi-Cabonga* (B. 7) (Rowe 1972). Selon la classification écoclimatique décrite par Thibault en 1987, elle correspond à la région écologique des *Basses-terres d'Amos* (8c1) laquelle appartient au domaine de la sapinière à bouleau blanc.

L'ensemble du territoire est relativement vierge. Le feu et les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette seraient les deux perturbations majeures responsables de la composition de la végétation (Bergeron 1991).

Les feux, adjacents les uns aux autres, sont inclus dans un territoire d'environ 100 km² et ont couvert un territoire d'au moins 100 ha. Leur présence dans la région remonte à la fin de la dernière glaciation (8000 B. P.) (Terasmae et Weeks 1979). La reconstitution historique des régimes de feux au cours des 300 dernières années a été réalisée par Bergeron (1991) et Dansereau et Bergeron (1993).

Les perturbations associées à la coupe forestière n'auraient pas affecté la région jusqu'à l'arrivée des colons dans le milieu des années 1940 (Dansereau et Bergeron 1993) et c'est seulement en 1978 que de vastes coupes à blanc ont affecté la partie ouest de la région étudiée (Harvey et Bergeron 1989).

La végétation de la région étudiée se caractérise par la présence du sapin baumier, l'espèce dominante, et également par une proportion importante d'épinette noire (*Picea mariana* Mill. BSP), d'épinette blanche et de bouleau blanc (*Betula papyrifera* (Marsh.)). Des peuplements d'espèces pionnières telles que le pin gris (*Pinus banksiana* (Lamb.)) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* (Michx.)) occupent de larges superficies suite aux perturbations par le feu (Bergeron et Bouchard 1984).

La composition en essence des différents peuplements montre une transition claire des peuplements feuillus dominants dans les jeunes sites après feu à des peuplements de conifères mixtes et conifères dominants dans les vieux sites après feu (Bergeron et Dansereau 1993). Ces patterns de succession sont principalement associés au remplacement d'espèces de feuillus intolérants à l'ombre comme le peuplier faux-tremble et le bouleau blanc par des conifères plus tolérants à l'ombre tels que le sapin baumier, l'épinette noire, l'épinette blanche et le cèdre blanc (*Thuja occidentalis* L.).

Au cours du 20^e siècle, trois périodes épidémiques ont affecté les forêts du Lac Duparquet: de 1970 à 1987, de 1930 à 1950 et de 1919 à 1929. Ces épidémies ont eu un effet marquant sur les populations de sapins baumiers dans la région. Les cohortes de sapins présentes lors de la dernière épidémie étaient issues des survivants et de la banque de semis présente suivant l'épidémie qui est survenue entre 1930 et 1950 (Morin, Laprise et Bergeron 1993).

Les conditions abiotiques rencontrées dans chacun des sites étaient grandement comparables. Très peu de variations ont été observées au niveau de l'épaisseur de la matière organique, de la topographie ou de la pente entre les stations (De Grandpré, Gagnon et Bergeron 1993). Les différents sites étudiés étaient caractérisés par des conditions mésiques sur des dépôts argileux (Béland *et al.* 1992).

CHAPITRE II

MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 Récolte des échantillons

Les quadrats choisis étaient situés dans des peuplements régénérés après de vieux feux (1760, 1797 et 1823) à prédominance de sapin baumier et de cèdre blanc; on y retrouvait également des peuplements mixtes régénérés après des feux plus jeunes (1847, 1870 et 1916) dominés par le sapin baumier, le bouleau à papier, le peuplier faux-tremble et l'épinette blanche. D'autres peuplements plus jeunes (1944 et 1964) ont été échantillonnés mais la faible quantité de sapins ne permettait pas d'étudier leur vulnérabilité à la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

La détermination des années de feux a été réalisée à partir de l'analyse de cicatrices de feux sur des arbres survivants et de l'examen de l'âge des peuplements après feu (Bergeron et Gagnon 1987; Diotte et Bergeron 1989; Bergeron et Dubuc 1989; Archambault et Bergeron 1992; Bergeron et Brisson 1990; Bergeron 1991; Dansereau et Bergeron 1993).

Les échantillons de sapin baumier ont été récoltés au cours de trois étés successifs en 1989, 1990 et 1991. A l'intérieur des surfaces délimitées par un feu, les emplacements des quadrats de 400 m² ont été choisis sur la base des conditions abiotiques, caractérisées par des conditions mésiques sur des dépôts argileux et par la composition forestière spécifique représentant la succession naturelle des peuplements après feu (Bergeron et Dubuc 1989).

Des sections transversales du tronc des arbres (> 5 cm) et des gaulis (1 à 5 cm) de sapins survivants et morts (debouts et couchés) à différentes hauteurs (0 à 2 m), ont été prélevées pour analyse en laboratoire.

Le diamètre à hauteur de poitrine (dhp) et la hauteur des individus ont aussi été notés. La composition et les caractéristiques dendrométriques des différents peuplements sont illustrées dans les tableaux 2.1 et 2.2.

2.2. Analyses dendrochronologiques

2.2.1. Interdatation

Suivant les techniques dendrochronologiques standards (Blais 1962; Stokes et Smiley 1968; Swetnam, Thompson et Sutherland 1985; Morin et Payette 1986; Schweingruber 1989; Morin et Laprise 1990; Morin et Gagnon 1990; Archambault et Bergeron 1992), le compte et la mesure de la largeur des anneaux de croissance des individus échantillonnés ont été effectués à l'aide d'un micromètre Henson (précision 0,01 mm) jumelé à un programme d'enregistrement des mesures des cernes de croissance.

Lorsque l'état de la section le permettait, deux rayons étaient mesurés par échantillon. Ces mesures ont été transposées graphiquement pour permettre l'interdatation des arbres (Douglass 1939; Fritts 1976; Wigley, Jones et Briffa 1987; Cook et Kariukstis 1990). Les différentes séries de cernes de croissance annuels ont été transformées en échelle logarithmique pour diminuer les variations associées aux grands cernes et augmenter celles des petits cernes de croissance (Schweingruber 1989) facilitant l'étape d'interdatation. L'interdatation des arbres a été validée (Veblen *et al.* 1991; Yamagushi et Allen 1992) avec le programme COFECHA (Holmes 1983, 1992; Holmes, Adams et Fritts 1986).

Tableau 2.1
Caractéristiques dendrométriques des sapins
baumiers dans les différents peuplements après feu

Date du feu	n	Moyenne	Écart-type	Min	Max	%* Interdatation
Age						
1760	59	59,66 ^b	16,90	31	126	74,68
1797	40	60,00 ^b	27,66	27	151	88,89
1823	51	70,75 ^a	23,86	23	120	94,44
1847	82	52,95 ^{bc}	14,19	23	118	90,11
1870	71	48,20 ^c	13,16	26	91	53,79
1916	62	55,34 ^b	10,38	27	70	96,88
Total	365	56,78	18,70	23	151	79,28

(Anova; Tukey (df=359; p=0,0001));

Dhp						
1760	81	10,39 ^a	7,14	1,5	30,3	
1797	60	7,28 ^{ab}	3,90	1,0	18,3	
1823	73	8,06 ^{ab}	6,28	1,1	23,1	
1847	91	6,64 ^b	3,40	1,0	15,5	
1870	154	5,26 ^c	4,37	1,0	27,2	
1916	73	6,04 ^{bc}	3,88	1,0	18,5	
Total	532	7,00	5,21	1,0	30,3	

(Anova; Tukey (df=526; p=0,0001));

Hauteur						
1760	80	10,02 ^a	5,87	1,30	20,06	
1797	57	6,64 ^{bc}	3,44	1,50	17,72	
1823	69	6,17 ^{bc}	4,23	1,38	15,65	
1847	89	7,18 ^{ab}	3,65	1,80	18,50	
1870	155	5,61 ^c	3,58	0,50	20,40	
1916	68	5,56 ^{bc}	3,25	1,55	14,40	
Total	518	6,74	4,32	0,50	20,40	

(Anova; Tukey (df=512; p=0,0001));

Les lettres semblables ne diffèrent pas significativement entre elles

*Nombre d'échantillons interdatés en fonction du nombre total analysé

Tableau 2.2
Composition dans les différents peuplements après feu étudiés

Date du feu	Espèces	Surface terrière*							
		Nombre de tiges*			Valeurs absolues			Pourcentage	
		s	md	mc	s	md	mc	Hôtes	Non-Hôtes
1760	Aba	25	53	4	0,553	0,448	0,074	40,94	-
	Bpa	1	0	-	0,093	0,000	-	-	3,54
	Pgl	3	0	-	0,228	0,000	-	8,68	-
	Ptr	2	0	-	0,193	0,000	-	-	7,35
	Toc	50	35	-	0,933	0,104	-	-	39,49
1797	Aba	10	34	14	0,032	0,196	0,917	48,11	-
	Bpa	13	0	-	0,661	0,000	-	-	27,77
	Pgl	3	0	-	0,060	0,000	-	2,52	-
	Ptr	0	0	-	0,000	0,000	-	-	0,00
	Toc	57	5	-	0,506	0,008	-	-	21,60
1823	Aba	39	33	1	0,100	0,486	0,138	42,17	-
	Bpa	9	0	-	0,262	0,000	-	-	15,26
	Pgl	2	0	-	0,118	0,000	-	6,87	-
	Ptr	21	2	-	0,524	0,006	-	-	30,87
	Toc	51	0	-	0,083	0,000	-	-	4,83
1847	Aba	46	25	18	0,190	0,190	0,592	38,68	-
	Bpa	10	0	-	0,210	0,096	-	-	12,18
	Pgl	1	0	-	0,415	0,000	-	16,51	-
	Ptr	23	5	-	0,624	0,196	-	-	32,63
	Toc	0	0	-	0,000	0,000	-	-	0,00
1870	Aba	75	70	3	0,158	0,392	0,045	31,07	-
	Bpa	8	1	-	0,044	0,011	-	-	2,87
	Pgl	10	0	-	0,203	0,000	-	10,60	-
	Ptr	67	9	-	1,015	0,030	-	-	54,57
	Toc	8	3	-	0,015	0,002	-	-	0,89
1916	Aba	42	19	8	0,126	0,087	0,500	30,69	-
	Bpa	19	4	-	0,158	0,017	-	-	7,53
	Pgl	22	1	-	0,183	0,000	-	7,88	-
	Ptr	18	3	-	1,216	0,036	-	-	53,90
	Toc	0	0	-	0,000	0,000	-	-	0,00

* quadrat de 400 m²

s=survivants; md=morts debout; mc=morts couchés;
Aba=Abies balsamea; Bpa=Betula papyrifera; Pgl=Picea glauca;
Ptr=Populus tremuloïdes; Toc=Thuja occidentalis;

Pour chaque série (patron de croissance), le programme repère les segments de croissance qui sont faiblement ou hautement corrélés avec une chronologie maîtresse (moyenne de toutes les séries). Il indique par la suite, suivant cette analyse, quelles sont les meilleures positions des séries à partir des coefficients de corrélation qu'il a calculés.

Dans cette étude, 365 sapins baumiers (589 séries de cernes) ont été interdatés sur 461 individus, ce qui représente un pourcentage d'interdatation de 79,3%. Plus de la moitié des arbres 58,1% (212) étaient morts. De ce nombre, 121 sections provenaient de la base du tronc (0 mètre). Les 91 autres ont été prélevées à différentes hauteurs (0,4, 1 et 2 mètres) en raison du mauvais état des échantillons. Il y a 30,7% (65/212) des arbres morts qui présentaient une année de mortalité minimum (pourtour de la section brisé (sans écorce)) et 6,1% (13/212) qui avaient une année de naissance minimum (carie du coeur de la section).

2. 2. 2 Analyse de la croissance

Les chronologies ont été utilisées pour déterminer le moment et la réponse de croissance relative des arbres (fréquences de reprises et de chutes de croissance) suivant les changements dans la canopée dus à la défoliation ou à la mortalité (Hadley et Veblen 1993).

Pour rendre comparable la croissance (une réduction ou une reprise) entre un gros et un petit arbre, toutes les séries de cernes ont été indexées avec le programme ARSTAN (Cook 1985; Holmes, Adams et Fritts 1986; Holmes 1992). L'indexation des courbes transforme les mesures des cernes en indice de croissance, permettant d'amenuiser les effets de facteurs autres que les épidémies (site, âge de l'arbre) ayant influencé la croissance radiale des arbres (Fritts 1976; Graybill 1982; Hughes *et al.* 1982).

Les chronologies par peuplement ont été compilées à partir de courbes individuelles indexées avec une ligne horizontale. Cette méthode facilite la détection des taux de croissance moyens, tels que ceux associés aux perturbations majeures dans la canopée, incluant la défoliation ou la mort de l'arbre (Veblen *et al.* 1991).

La mesure des chutes et des reprises de croissance associées au passage de l'insecte a été réalisée en comparant l'indice de croissance moyen (moyenne de tous les arbres dans l'analyse) pour chaque année de l'épidémie avec la moyenne des indices de croissance moyens avant l'épidémie (1960 à 1969) en indiquant le pourcentage de réduction ou de reprise selon le cas.

Pour avoir une meilleure idée de l'impact de l'épidémie sur la croissance radiale des échantillons, les années avec une réduction de croissance, les années de plus faible croissance et les années avec une reprise de croissance ont été notées pour chaque sapin (Morin et Laprise 1990). Une réduction de croissance a été définie comme une chute abrupte de croissance supérieure à 40% dans la largeur d'un cerne et qui s'est maintenue sur une période de cinq années ou plus (Schweingruber *et al.* 1986) lorsque comparée avec la moyenne des dix années (1960-69) avant l'épidémie. Une reprise de croissance a été identifiée comme celle correspondant à une augmentation de largeur de cerne de 250% en comparaison avec la moyenne des cinq années précédentes (Veblen *et al.* 1991).

La compilation de ces données a été réalisée à l'aide d'histogrammes de fréquences à partir de la méthode proposée par Shroder (1978), en calculant le ratio du nombre d'arbres présentant une des réponses (réduction ou reprise de croissance et années de plus faible croissance) sur le nombre total d'échantillons présents cette année.

2. 3. Analyse des données

2. 3. 1. Mortalité

Le terme mortalité se réfère dans notre étude à la date de production du dernier cerne de croissance sur les sections de sapin.

Les problèmes associés avec l'état de la section (tour brisé et carie du cœur) n'ont affecté que les calculs avec la variable âge. En effet, une différence de plusieurs années dans la détermination de l'âge de l'arbre (naissance et mortalité) peut modifier de façon importante l'interprétation des résultats. Pour tenter de remédier à ce problème, nous avons effectué deux analyses séparées avec la variable âge. Les résultats de mortalité par classes d'âge ont été produits: 1. avec tous les individus sans égard à l'état de l'échantillon et 2. seulement avec les arbres en bon état. La même tendance a été observée dans les deux groupes. Nous avons donc traité tous les individus.

Les valeurs des dhp et des hauteurs des individus qui n'ont pas été interdatés ont quand même été utilisées dans les analyses. Exception faite de la hauteur de quelques sapins morts couchés, qui dans certains cas, étaient cassés en plusieurs sections.

Les données ont été regroupées suivant les caractéristiques des arbres et des peuplements pour montrer les effets respectifs de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur ces variables. Les facteurs liés aux arbres (âge, dhp et hauteur) ont une influence sur la réponse du peuplement au passage de l'insecte. Pour bien cerner l'effet global de l'insecte, il est important de voir s'il persiste un effet du peuplement lorsque l'on a extrait l'effet des variables liées aux arbres.

2. 3. 1. 1. Caractéristiques des arbres

La compilation des données a été réalisée dans un premier temps selon différentes classes d'âge, de dhp et de hauteur des arbres, pour voir l'incidence de l'épidémie au niveau de ces paramètres. Les différentes classes ont été déterminées en favorisant le regroupement d'effectifs pour avoir une représentativité suffisante dans chacune d'elles. Les données dans chaque classe ont été utilisées pour calculer un taux de mortalité global exprimé à partir du ratio de sapins morts sur le nombre total de sapins (morts et survivants) pour chacun des peuplements.

2. 3. 1. 2. Caractéristiques des peuplements

La distribution générale de la mortalité (nombre d'arbres morts par année) pour la dernière épidémie 1970-87 (Morin, Laprise et Bergeron 1993) a été calculée pour les différents peuplements. Nous nous sommes servis du même ratio que précédemment pour évaluer les taux de mortalité propres à chacun.

2. 4. Analyses statistiques

La comparaison des moyennes d'âge, de dhp et de hauteur entre les différents peuplements a été réalisée après avoir utilisé la transformation logarithmique pour normaliser la distribution de ces variables (Sokal et Rohlf 1984).

2. 4. 1. Mortalité

Les analyses statistiques ont été réalisées à deux niveaux. Dans un premier temps, des tableaux de contingence (Legendre et Legendre 1984), basés sur la distribution des arbres morts et survivants en fonction des variables associées aux arbres (âge, dhp, hauteur) ont servi pour faire des analyses univariées. Ces analyses ont été réalisées afin de déterminer si la fréquence de la mortalité a été indépendante par rapport aux classes des trois variables descriptives pour l'ensemble des peuplements.

Ces variables ont été divisées en quatre classes de la façon suivante: 14-29, 30-44, 45-60 et >60 ans pour l'âge, 1-4,9, 5-9,9, 10-19,9 et >20 cm pour le dhp et <1,9, 2-4,9, 5-9,9 et >10 m pour la hauteur respectivement. En présence d'un test significatif, il a été possible d'identifier les cellules du tableau responsables pour le chi carré significatif en calculant le rapport de la fréquence observée moins la fréquence attendue, au carré, sur la fréquence attendue (SAS Institute 1985).

Dans un deuxième temps, l'effet significatif des variables associées aux arbres issues du test d'indépendance a pu être extrait pour chacun des sites de la façon suivante. A partir des taux de mortalité observés (ratio morts / survivants et morts) et de la distribution des arbres dans chacune des classes de variables, un taux de mortalité estimé a été calculé. En multipliant le taux de mortalité dans une classe donnée avec la fréquence totale d'arbres présent dans cette même classe on obtient alors un taux de mortalité pondéré pour cette classe. La sommation des différents taux de mortalité pondérés par classe nous donne un taux de mortalité pondéré global par site. En soustrayant les taux de mortalité observés de ceux pondérés globaux nous obtenons un taux de mortalité résiduel sans l'effet des variables âge, dhp ou hauteur pour chacun des sites.

Les taux de mortalité résiduels ont été ensuite utilisés pour les analyses avec les variables explicatives au niveau des caractéristiques des peuplements (composition et âge du site). Les relations avec la mortalité résiduelle par peuplement ont été évaluées à partir d'une analyse de régression multiple pas à pas pour construire un modèle multifactoriel. Nous avons examiné les variables définissant le mieux la composition des peuplements soit la surface terrière en sapin et en espèces-hôtes, et la proportion en pourcentage du nombre de tiges par quadrat (400 m²) pour également le sapin et les espèces-hôtes. L'âge du site après feu a complété l'analyse. Les variables exprimées en pourcentage ont été normalisées avec la transformation arcsin (Sokal et Rohlf 1984).

2. 4. 2. Croissance

Des analyses de variance ont été utilisées pour mesurer les différences entre les pourcentages de croissance des individus (survivants, morts et les deux regroupés) enregistrés dans les différents peuplements et les différentes classes d'âge, de dhp et de hauteur lors des trois périodes distinctes de croissance (1970 à 1974, 1975 à 1979 et 1980 à 1987) identifiées pendant l'épidémie. Les moyennes qui différaient significativement ont été traitées à l'aide d'un test de Tukey (1953).

L'effet significatif des variables issues du test d'indépendance a été extrait en utilisant la régression linéaire simple entre ces variables et leur pourcentage de croissance. Une analyse de variance à un critère, l'origine du feu, a été utilisée pour identifier les différences significatives parmi les taux de croissance résiduels enregistrés. Les comparaisons ont été traitées avec un test de Duncan. Les valeurs produites par cette analyse ont été mises en relation avec les variables explicatives au niveau des caractéristiques des peuplements à l'aide de corrélations de rang (Spearman). La période couverte par l'analyse s'est étendue de 1970 à 1985.

2. 4. 3. Données climatiques

L'influence de la température et du climat sur le contrôle de l'abondance des insectes forestiers a depuis longtemps été mise en cause (Martinat 1987). Ayant à notre disposition les données climatiques synthèses de huit stations météorologiques régionales (Abitibi-post, Duparquet, Lasarre, Amos, Cochrane, Iroquois Falls, Val St-Gilles et Val d'Or) (Tardif *et al.* 1993), nous avons examiné l'importance relative de ces variables dans l'évolution temporelle de l'épidémie. Des régressions linéaires simples ont été utilisées pour vérifier l'existence ou non de relations entre les données recueillies sur la croissance (indices de croissance des chronologies des individus survivants, morts et les deux regroupés) et la mortalité (fréquence totale d'arbres morts dans chacune des années de l'épidémie) dans les différents peuplements avec les données de température et de pluviométrie enregistrées dans l'année de l'épidémie.

Nous avons également considéré les données dans l'année avant l'infestation puisque l'émergence des populations de l'insecte est souvent influencée par les conditions climatiques de l'année précédente (Greenbank 1956).

Les analyses statistiques ont été réalisées à partir du progiciel SAS (SAS Institute 1985) en prenant la probabilité $p=0,05$ comme seuil de signification.

CHAPITRE III

RÉSULTATS

3. 1. Patrons temporels

3. 1. 1. Patrons de croissance

Les chronologies des sapins (1960 à 1990) de la figure 3.1 ont indiqué pour la période couverte par l'épidémie un ralentissement de la croissance en 1970 qui s'est poursuivi jusqu'en 1972. L'année 1973 a enregistré un faible signe de reprise de croissance suivi par une nouvelle chute qui a culminé en 1974. Cette période, qui s'est étendue de 1970 à 1974, correspondrait à une première vague de défoliation conséquente au début de l'infestation. On a observé par la suite de 1975 à 1977 une légère reprise de croissance avant d'assister à une petite baisse en 1978 et finalement à une abrupte chute en 1981. Cette dernière serait également associée à une seconde vague de défoliation. Le niveau de croissance dans les années subséquentes est demeuré très faible puis s'est manifesté une légère reprise vers la fin de l'épidémie, en 1987.

Les comparaisons des taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et les deux regroupés) dans chaque peuplement entre ces trois périodes de croissance distinctes sont illustrés dans le Tableau 3.1.

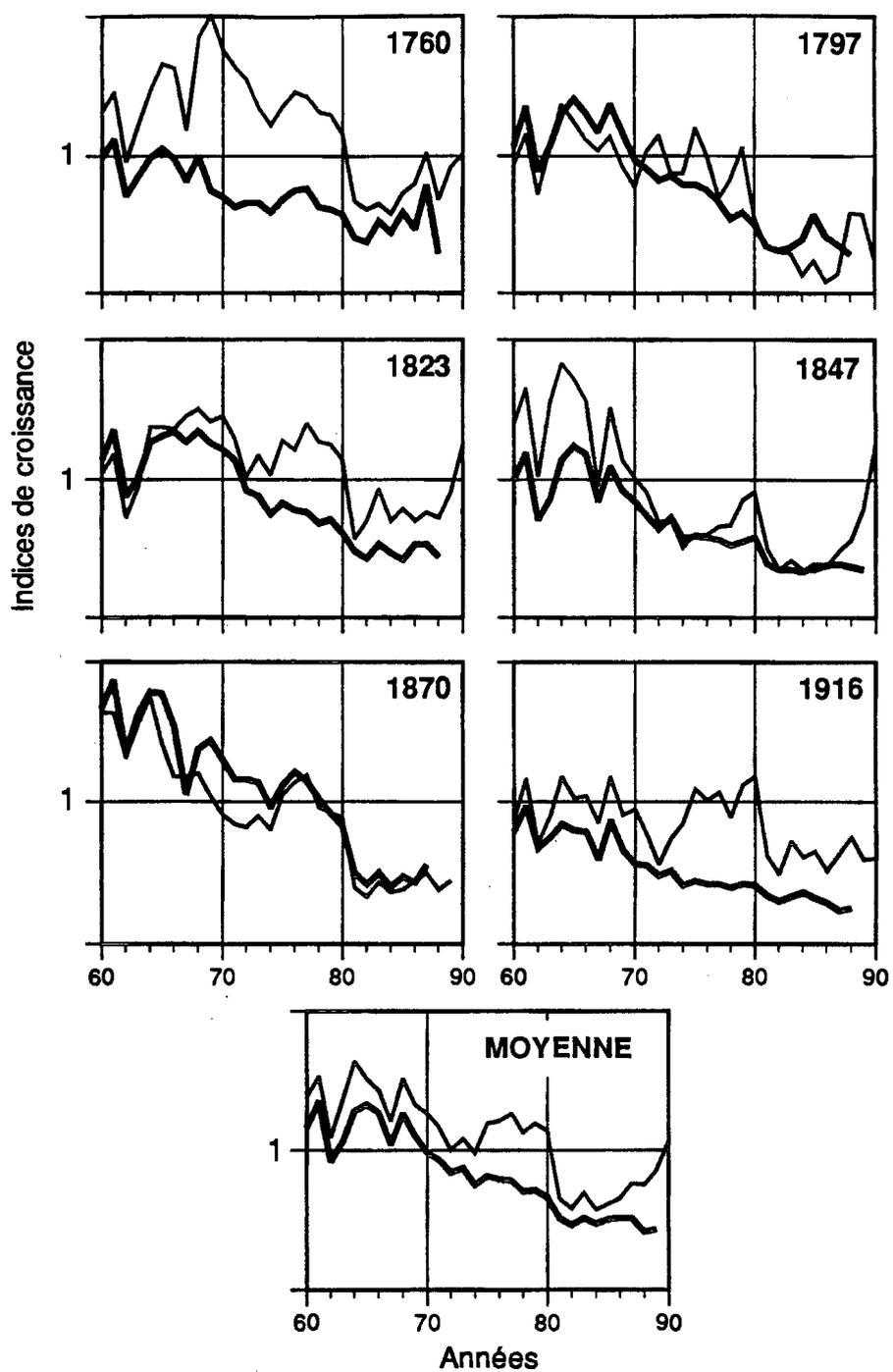


Figure 3.1 Chronologies indexées des sapins baumiers dans les différents peuplements. Le trait clair correspond aux survivants et le foncé aux morts.

Tableau 3.1

Différences entre les taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et regroupés) dans chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie pour les différents peuplements

Périodes	Survivants	Morts	Regroupés*
Peuplement de 1760			
1970-74	1,69 ^a	-30,03 ^{ab}	-13,23 ^a
1975-79	-7,10 ^a	-25,92 ^a	-11,99 ^a
1980-87	-47,43 ^b	-43,98 ^b	-39,48 ^b
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0001	p=0,0214	p=0,0001
Peuplement de 1797			
1970-74	-12,34 ^a	-30,03 ^a	-28,10 ^a
1975-79	-10,84 ^a	-45,05 ^b	-40,69 ^b
1980-87	-75,93 ^b	-67,00 ^c	-67,93 ^c
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0001	p=0,0001	p=0,0001
Peuplement de 1823			
1970-74	-3,57 ^a	-19,47 ^{ab}	-14,47 ^a
1975-79	3,89 ^a	-38,21 ^a	-22,98 ^a
1980-87	-36,28 ^b	-59,02 ^b	-47,46 ^b
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0001	p=0,0001	p=0,0001
Peuplement de 1847			
1970-74	-46,55 ^a	-30,97 ^a	-36,09 ^a
1975-79	-52,82 ^a	-44,94 ^b	-46,30 ^a
1980-87	-67,64 ^b	-61,29 ^c	-61,16 ^b
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0188	p=0,0001	p=0,0005
Peuplement de 1870			
1970-74	-38,56 ^a	-25,95 ^a	-29,25 ^a
1975-79	-24,32 ^a	-29,84 ^a	-24,26 ^a
1980-87	-47,43 ^b	-43,98 ^b	-39,48 ^b
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0001	p=0,0001	p=0,0001
Peuplement de 1916			
1970-74	-21,26 ^{ab}	-35,06 ^a	-29,21 ^a
1975-79	5,39 ^a	-45,93 ^b	-14,78 ^a
1980-87	-31,21 ^b	-58,28 ^c	-32,13 ^a
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0079	p=0,0001	p=0,0721

Les lettres semblables ne diffèrent pas significativement entre elles

*Calculs avec les survivants et les morts ensemble

Une tendance générale y est clairement identifiable dans tous les peuplements: la seconde période de défoliation qui a couvert la période de 1980 à 1987 a été significativement plus sévère que les périodes précédentes chez tous les individus (survivants, morts et regroupés). On peut observer également que, à l'exception des peuplements de 1847 et 1870, les taux de croissance des arbres morts sont nettement plus faibles. La période de 1975 à 1979 qui a été identifiée comme une légère reprise de croissance sur les chronologies ne se présente pas de façon aussi manifeste lorsque l'on consulte les pourcentages de croissance des différents individus. Les données des arbres survivants indiquent son occurrence sur quatre des six peuplements soit ceux de 1797, 1823, 1870 et 1916. Les arbres morts l'indiquent dans le seul peuplement de 1760 alors que les calculs avec les survivants et les morts regroupés la révèlent dans les peuplements de 1760, 1870 et 1916.

L'examen plus en profondeur des différentes données propres à chaque peuplement a donné les résultats suivants:

Peuplement de 1760

Des différences significatives ont été enregistrées chez les survivants (Anova, $p=0,0001$), les morts (Anova, $p=0,0214$) et les regroupés (Anova, $p=0,0001$). Les taux de croissance les plus faibles ont tout été notés pendant la seconde période de défoliation (1980-87) avec $-47,43\%$ chez les survivants, $-43,98\%$ chez les morts et $-39,48\%$ chez les regroupés.

Peuplement de 1797

Les taux de croissance ont été significativement différents chez les survivants (Anova, $p=0,0001$), les morts (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0001$). La seconde période de défoliation a affecté plus sévèrement les survivants avec un pourcentage de croissance moyen de $-75,93\%$, les morts avec $-67,00\%$ et les regroupés avec $-67,93\%$.

Peuplement de 1823

On note dans ce peuplement également des différences significatives entre les taux de croissance moyens observés dans chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie chez les survivants (Anova, $p=0,0001$), les morts (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0001$). Les pourcentages de croissance moyens ont été d'environ -36,28% chez les survivants, -59,02% chez les morts et -47,46% chez les regroupés.

Peuplement de 1847

Des différences significatives, attribuables à la seconde période de défoliation, ont été enregistrées aussi dans ce peuplement. C'est le cas chez les survivants (Anova, $p=0,0188$), les morts (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0005$). La croissance a été plus faible lors de la seconde période de défoliation chez les survivants, les morts et les regroupés avec des taux de croissance moyens d'environ -67,64%, -61,29% et -61,16%.

Peuplement de 1870

On a retrouvé également dans ce peuplement la tendance générale observée dans les autres peuplements. La croissance a été significativement différente d'une période à l'autre chez les survivants (Anova, $p=0,0001$), les morts (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0001$). Les valeurs de croissance les plus faibles ont été -47,43%, -43,98% et -39,48% chez les survivants, les morts et les regroupés respectivement.

Peuplement de 1916

Les taux de croissance moyens ont été aussi significativement différents dans ce peuplement chez les survivants (Anova, $p=0,0079$), les morts (Anova, $p=0,0001$) et non significativement différents chez les regroupés (Anova, $p=0,0721$). Les pourcentages de croissance les plus faibles ont été -31,21% chez les survivants, -58,28% chez les morts et -32,13% chez les regroupés.

Les histogrammes de fréquences de la figure 3.2 ont révélé que les débuts de réduction de croissance se sont produits dans 25,5% (58/228) des arbres en 1970, 12,4% (28/226) en 1971, 9,3% (21/226) en 1972 et 8,2% (18/221) en 1974. On a remarqué par la suite une période de trois années (1975 à 1977) où le niveau de croissance est demeuré faible et stable pour les peuplements de 1823, 1847 et 1916 alors que des réductions de croissance moins fortes ont été observées dans les peuplements de 1760 et 1870. Un début de reprise de croissance a été noté pour seulement 3,2% (9/265) des individus (Figure 3.3).

Un second ralentissement marqué de la croissance a été observé chez 11,1% (23/208) des arbres en 1978 et 18,7% (34/182) en 1981. Les réductions de croissance ont été de plus en plus sévères dans tous les peuplements pour atteindre leur point culminant au début des années 1980 (Figure 3.4). Les baisses de croissance les plus fortes ont été synchrones et enregistrées à partir de 1981. Vers la fin de l'épidémie, en 1987, une légère reprise de croissance a été enregistrée chez 7,5% (10/134) des individus.

A l'exception des peuplements de 1847 et de 1870, les arbres survivants ont présenté une croissance supérieure aux morts durant et avant l'infestation (Figure 3.1). Les variations interannuelles ont été plus importantes pour les survivants tous peuplements confondus. L'absence de ce phénomène chez les arbres morts est caractéristique des individus fortement défoliés qui ne peuvent récupérer au fur et à mesure que l'épidémie se poursuit.

Les années de plus faible croissance ont été enregistrées dans 41% (116/283) des individus en 1972, 55,6% (150/270) en 1974, 30,8% (77/251) en 1978, 36,2% (80/221) en 1981, 48,3% (98/203) en 1982 et 47,2% (83/176) en 1984 (Figure 3.5).

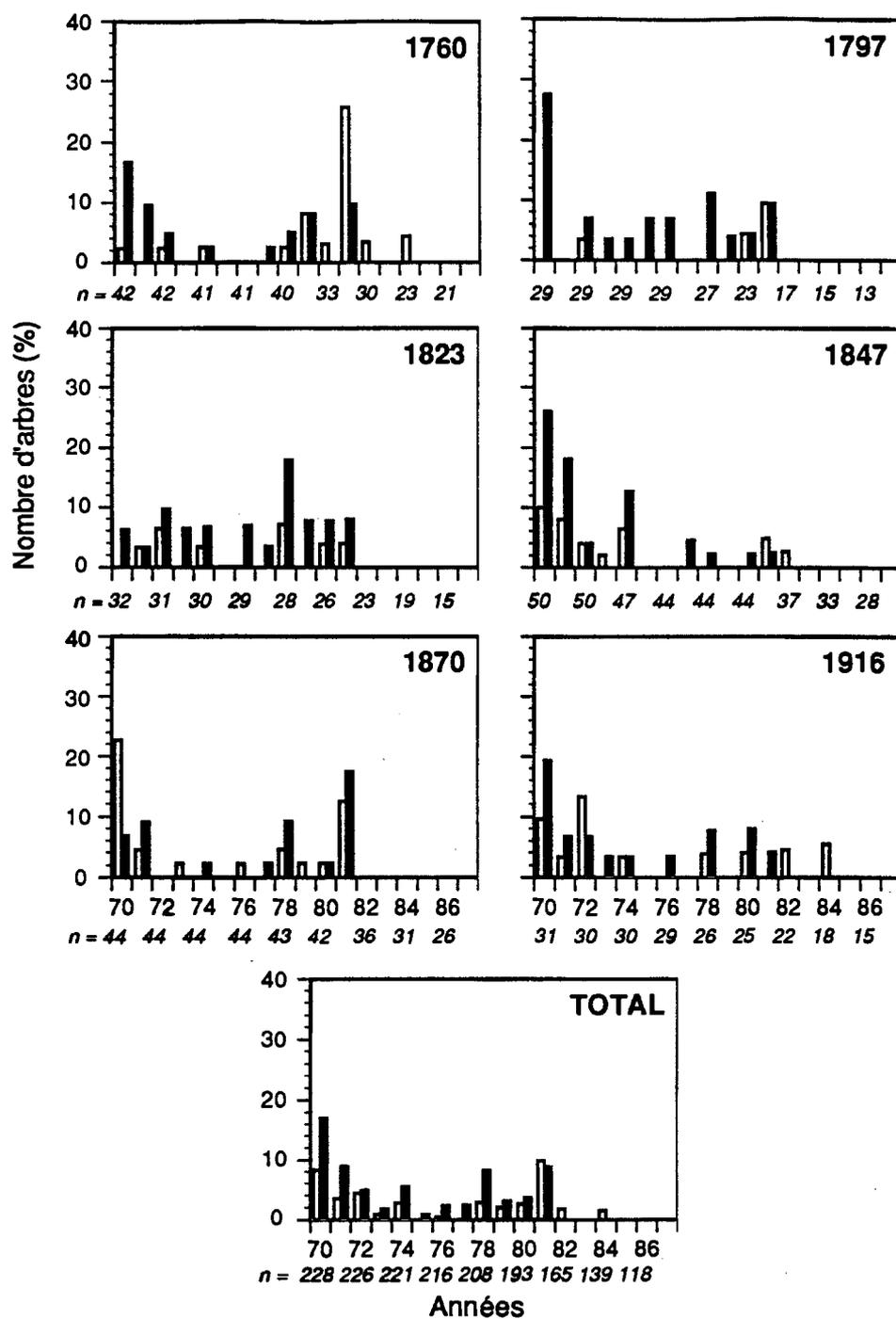


Figure 3.2 Histogrammes de fréquences des débuts de réduction de croissance dans chaque peuplement. Les colonnes blanches correspondent aux survivants et les noires aux morts.

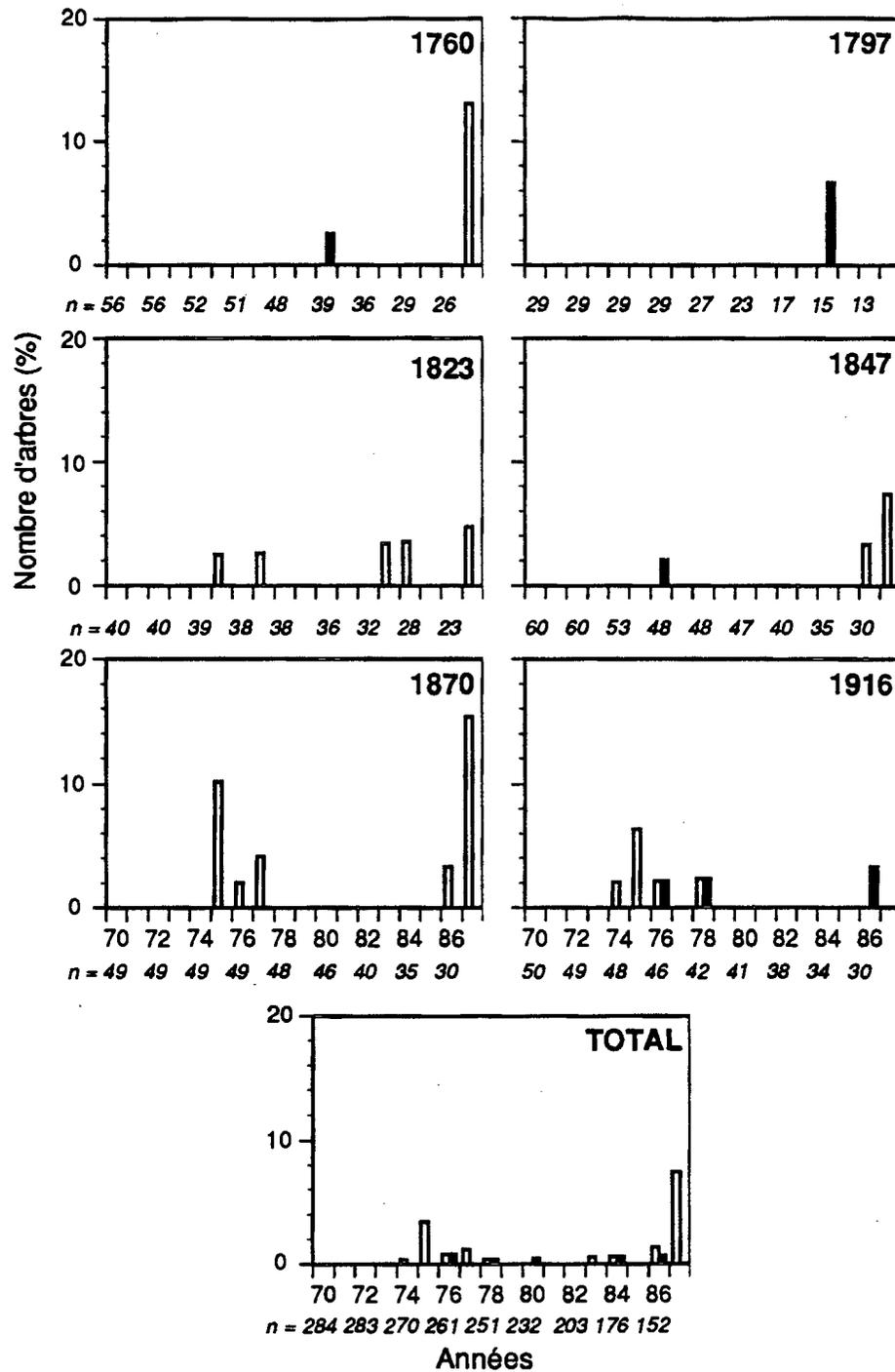


Figure 3.3 Histogrammes de fréquences des premières reprises de croissance dans chaque peuplement. Les colonnes blanches correspondent aux survivants et les noires aux morts.

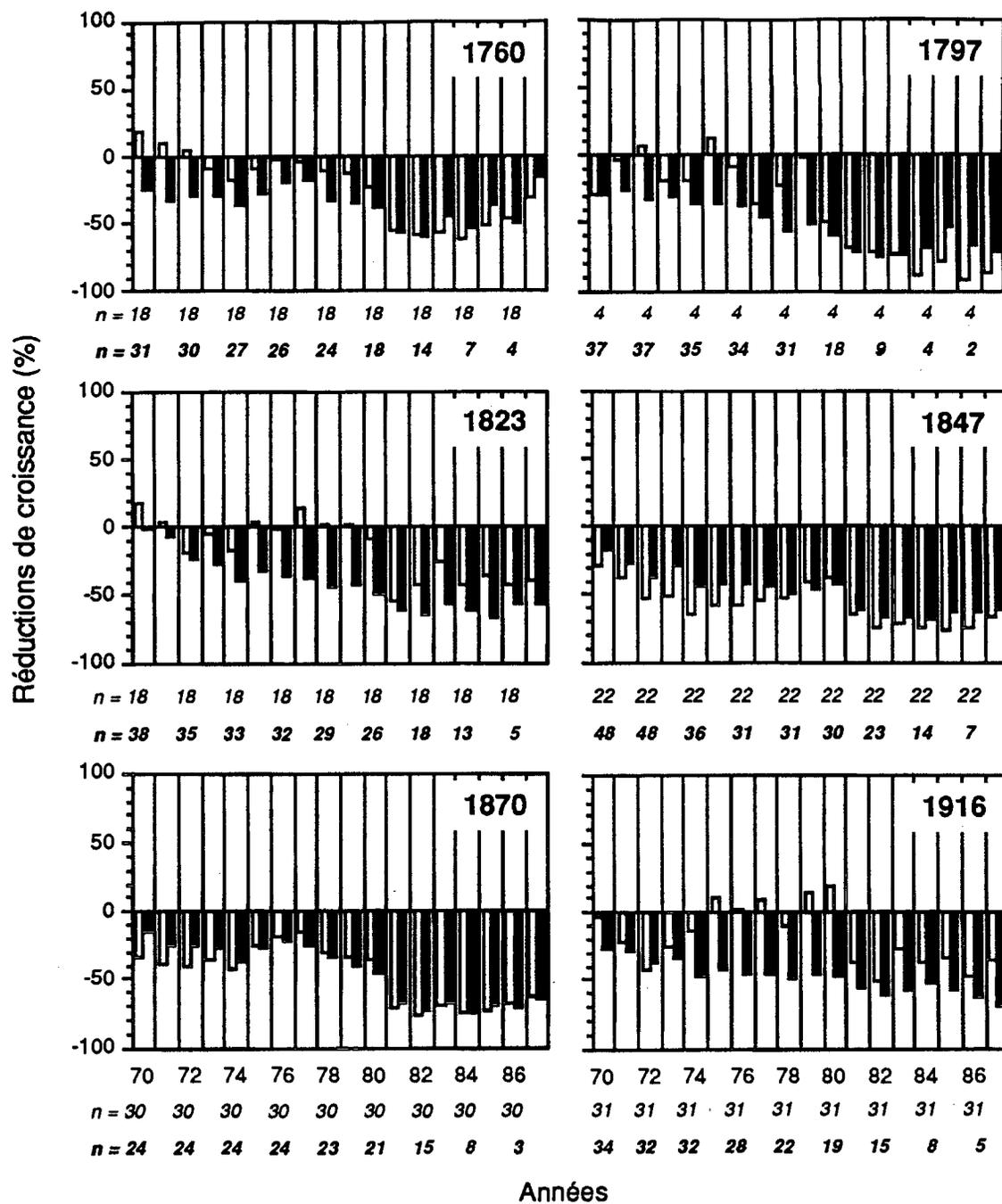


Figure 3.4 Pourcentages de réduction de croissance dans chaque peuplement. Les colonnes blanches correspondent aux survivants et les noires aux morts.

La croissance des arbres ayant été influencée directement par les variations climatiques, nous avons tenté de relier au moyen d'une régression linéaire simple les indices de croissance des chronologies des survivants, des morts et les deux regroupés avec les données météorologiques mesurées dans l'année de l'épidémie (1970) et une année précédant l'infestation (1969). Les résultats de l'analyse n'ont pas montré l'occurrence des deux périodes de défoliation (Tableau 3.2). En effet, aucune corrélation significative n'a été établie entre les différents indices de croissance des chronologies et les valeurs moyennes de température (°C) et de précipitation (mm) mesurées à des périodes précises (pour le même intervalle de temps de l'épidémie): au printemps, à l'été, à l'automne, à l'hiver ainsi que dans les mois de mai, juin et juillet .

3. 1. 2. patrons de mortalité

La mortalité a augmenté avec la progression de l'épidémie (Figure 3.6). La mortalité maximale est survenue en 1982. Les arbres ont été tués dans chacune des années de l'épidémie de 1970 jusqu'à 1987. Tous les peuplements ont enregistré des pertes d'individus dans presque chaque année à l'exception du site 1870 qui a été affecté plus tardivement que les autres. La mortalité est survenue tout d'un coup dans ce peuplement et a entraîné une diminution rapide des individus (Figure 3.7).

Les courbes cumulées relatives de mortalité ont montré une progression de 2,9% (nombre d'arbres morts) en 1970, à 5,4% en 1971, à 6,9% en 1972, à 13,7% en 1973 et à 18,1% en 1974. La période de onze ans (1970-1980) suivant le début de l'infestation a entraîné une mortalité cumulée de 45,6%. L'épidémie a été plus sévère dans les années 80.

La mortalité consécutive à la deuxième période de défoliation a atteint un pourcentage cumulatif supérieur aux onze premières années mais en presque deux fois moins de temps. De 54,9% en 1981, elle est passée à 67,2% en 1982, à 72,1% en 1983, à 79,4% en 1984, à 88,2% en 1985 et à 95,6% en 1986.

Tableau 3.2
Coefficients de corrélation entre les indices de croissance (survivants, morts et les deux regroupés), la fréquence d'arbres morts (nb) et les données climatiques mesurées au début de l'épidémie et dans l'année précédente

Variables	Printemps	Été	Automne	Hiver	Mal	Juin	Juillet
Début de l'épidémie (1970)							
Température							
<i>Chronologies</i>							
Survivants	0.005	0.217	0.157	0.161	0.188	0.254	0.086
Morts	0.170	0.296	0.024	0.182	0.011	0.336	0.108
Regroupés**	0.005	0.216	0.113	0.145	0.127	0.268	0.057
<i>morts (nb)</i>	0.123	0.361	0.098	0.220	0.137	0.475*	0.093
Précipitation							
<i>Chronologies</i>							
Survivants	0.161	0.338	0.075	0.218	0.118	0.233	0.034
Morts	0.014	0.088	0.133	0.029	0.028	0.118	0.121
Regroupés	0.101	0.294	0.107	0.153	0.089	0.183	0.027
<i>morts (nb)</i>	0.111	0.020	0.170	0.201	0.107	0.023	0.007
Avant l'épidémie (1969)							
Température							
<i>Chronologies</i>							
Survivants	0.215	0.159	0.006	0.172	0.150	0.323	0.054
Morts	0.362	0.229	0.217	0.014	0.078	0.287	0.063
Regroupés	0.251	0.126	0.100	0.140	0.077	0.274	0.002
<i>morts (nb)</i>	0.356	0.126	0.235	0.059	0.010	0.359	0.073
Précipitation							
<i>Chronologies</i>							
Survivants	0.113	0.356	0.320	0.043	0.146	0.387	0.076
Morts	0.273	0.210	0.205	0.036	0.093	0.241	0.021
Regroupés	0.191	0.345	0.331	0.011	0.134	0.351	0.041
<i>morts (nb)</i>	0.091	0.131	0.367	0.142	0.010	0.042	0.060

*Probabilité significative $p=0,0464$

**Calculs avec les survivants et les morts ensemble

La fréquence totale (tous les peuplements ensemble) d'arbres morts dans chaque année de l'épidémie (de 1970 à 1987) a été positivement corrélée avec les moyennes de température enregistrées au mois de juin de la même période.

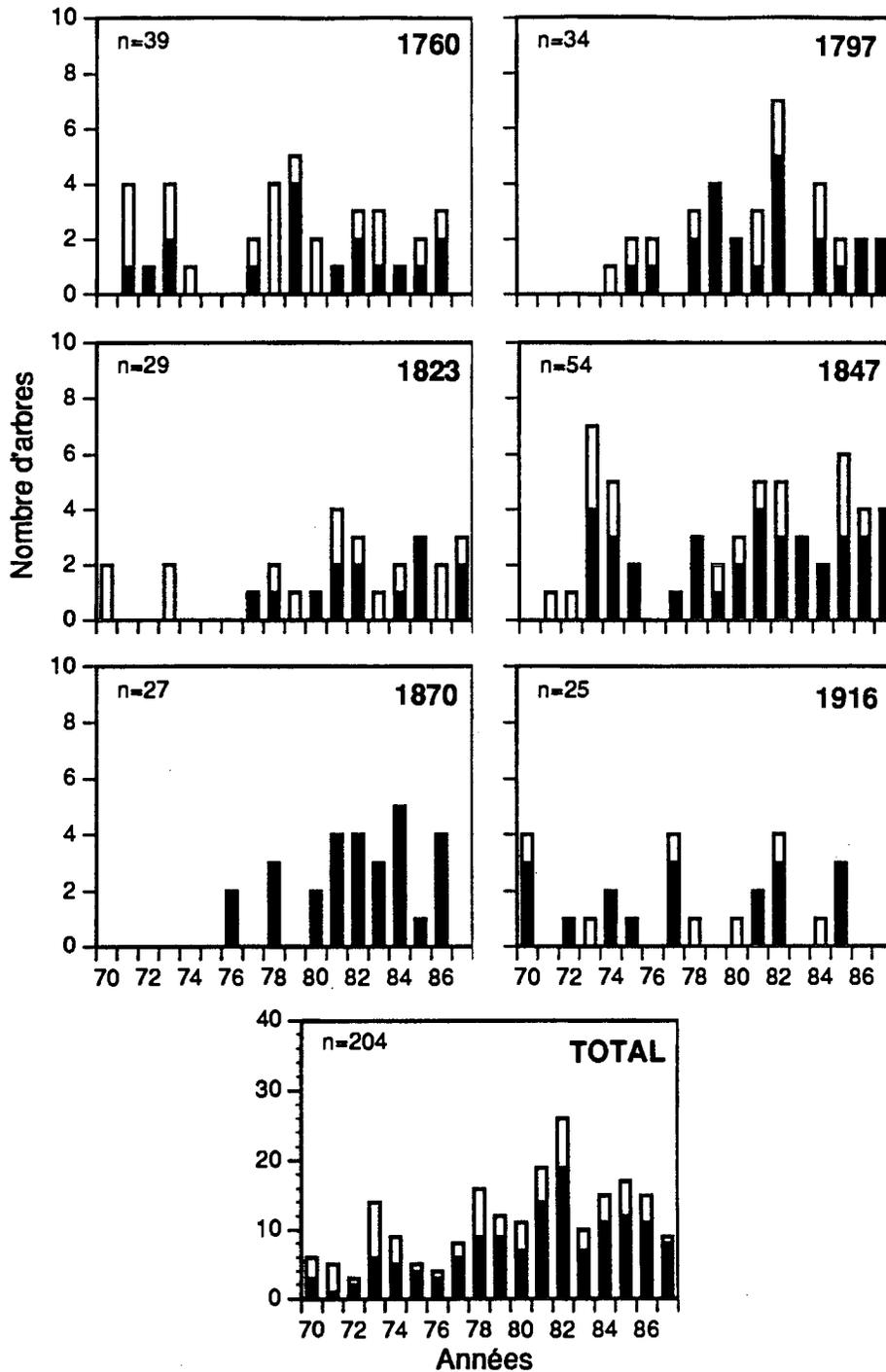


Figure 3.6 Distribution des arbres morts par année dans chaque peuplement. Les colonnes vides correspondent à la mortalité minimale.

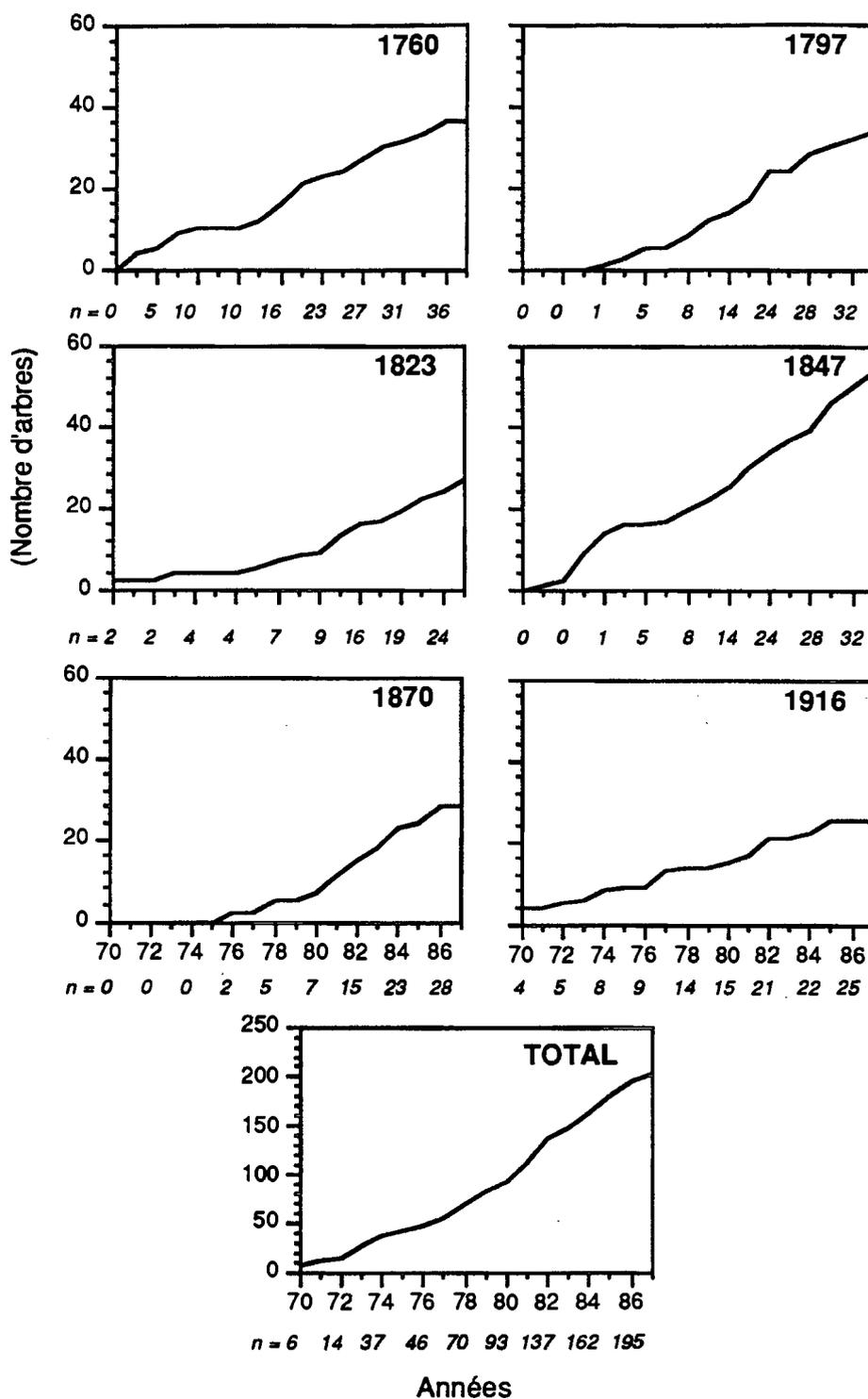


Figure 3.7 Courbes cumulées relatives de mortalité dans chaque peuplement

3. 2. Effets des caractéristiques dendrométriques

3. 2. 1. Patrons de croissance

3. 2. 1. 1. Âge

Les pourcentages de croissance moyens des individus survivants, morts et regroupés associés aux trois périodes distinctes de croissance pendant l'épidémie dans les différentes classes d'âge sont illustrés au Tableau 3.3.

Période 1970-74

Des différences significatives ont été notées chez les survivants (Anova, $p=0,0623$) et les morts (Anova, $p=0,0110$) et non significatives chez les regroupés (Anova, $p=0,1753$). Les classes les plus affectées ont été chez les survivants, la classe 30-44 ans avec un taux de croissance moyen de $-32,27\%$, chez les morts celle de 14-29 ans avec $-44,93\%$ et chez les regroupés celle de 45-60 ans avec $-30,54\%$.

Période 1975-79

Il n'y a pas eu de différences significatives dans cette période pour les survivants (Anova, $p=0,7994$). Les classes d'âge ont cependant été significativement différentes pour les morts (Anova, $p=0,0001$) et les deux regroupés (Anova, $p=0,0341$). On a retrouvé exactement les mêmes classes qui ont été les plus affectées lors de la période précédente: la classe 30-44 ans chez les survivants avec un pourcentage de croissance moyen de l'ordre de $-22,39\%$, la classe 14-29 ans chez les morts avec $-58,08\%$ et la classe 45-60 ans chez les regroupés avec $-30,54\%$.

Période 1980-87

Les arbres survivants ont été les seuls à enregistrer des différences significatives (Anova, $p=0,0001$) entre les diverses classes d'âge dans cette période. Les taux de croissance moyens ont été non significatifs chez les morts (Anova, $p=0,5515$) et les regroupés (Anova, $p=0,2370$).

Tableau 3.3

Différences entre les taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et regroupés) dans les différentes classes d'âge pour chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie

Classes d'âge (ans)	Survivants	Morts	Regroupés*
Période de 1970 à 1974			
14-29	-1,66 ^a	-44,93 ^b	1,75 ^a
30-44	-32,27 ^b	-26,14 ^a	-29,89 ^a
45-60	-23,18 ^{ab}	-32,72 ^{ab}	-30,54 ^a
>60	-22,45 ^{ab}	-24,76 ^a	-23,49 ^a
Anova (Tukey, df=3)	p=0,0623	p=0,0110	p=0,1753
Période de 1975 à 1979			
14-29	-17,75 ^a	-58,08 ^b	-0,21 ^a
30-44	-22,39 ^a	-36,52 ^a	-28,79 ^{ab}
45-60	-12,37 ^a	-43,67 ^a	-30,53 ^b
>60	-18,93 ^a	-37,14 ^a	-27,37 ^{ab}
Anova (Tukey, df=3)	p=0,7994	p=0,0001	p=0,0341
Période de 1980 à 1987			
14-29	-86,93 ^b	-49,69 ^a	-66,29 ^a
30-44	-68,03 ^{ab}	-61,72 ^a	-55,36 ^a
45-60	-52,29 ^a	-60,99 ^a	-54,15 ^a
>60	-50,04 ^a	-62,80 ^a	-53,02 ^a
Anova (Tukey, df=3)	p=0,0001	p=0,5515	p=0,2370

Les lettres semblables ne diffèrent pas significativement entre elles
*Calculs avec les survivants et les morts ensemble

La classe d'âge la plus jeune a été la plus touchée chez les survivants et les regroupés avec des pourcentages de croissance moyens de -86,93% et -66,29% respectivement. C'est la classe d'individus la plus âgée qui a présenté le taux de croissance moyen le plus faible chez les morts avec -62,80%.

3. 2. 1. 2. Dhp

Les différences entre les pourcentages moyens de croissance associés aux trois périodes distinctes de l'épidémie dans les classes de dhp sont illustrées dans le Tableau 3.4.

Période 1970-74

Des différences significatives ont été enregistrées entre les différentes classes de dhp chez les survivants (Anova, $p=0,0059$), les morts (Anova, $p=0,0367$) et les regroupés (Anova, $p=0,0104$). Ce sont les arbres dans la classe 5-9,9 cm qui ont été les plus affectés chez les survivants avec un taux de croissance moyen de -31,57%, les morts avec -30,49% et les regroupés avec -29,71%.

Période 1975-79

Les arbres survivants ont significativement différencié entre les classes de dhp (Anova, $p=0,0003$) de même que les morts (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0001$). La classe 5-9,9 cm a été la plus touchée chez les survivants avec un taux de croissance moyen de -18,01% et chez les morts avec -42,17%. C'est la classe 10-19,9 cm qui a présenté le pourcentage de croissance moyen le plus faible chez les regroupés avec une valeur de -33,64%.

Période 1980-87

Les taux de croissance moyens ont été significativement différents pour les survivants (Anova, $p=0,0103$), les morts (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0002$). Les pourcentages de croissance les plus faibles ont été notés dans la classe 10-19,9 cm chez les survivants avec -58,08% et les regroupés avec -58,33%. Pour ce qui est des morts la classe d'individus >20 cm a été la plus affectée avec un taux de croissance de l'ordre de -68,06%.

Tableau 3.4

Différences entre les taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et regroupés) dans les différentes classes de dhp pour chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie

Classes de dhp (cm)	Survivants	Morts	Regroupés*
Période de 1970 à 1974			
1-4,9	-22,10 ^{ab}	-28,42 ^{ab}	-21,67 ^{ab}
5-9,9	-31,57 ^b	-30,49 ^b	-29,71 ^b
10-19,9	-7,16 ^a	-28,46 ^{ab}	-24,42 ^b
>20	-0,68 ^a	-11,45 ^a	-4,36 ^a
Anova (Tukey, df=3)	p=0,0059	p=0,0367	p=0,0104
Période de 1975 à 1979			
1-4,9	-3,66 ^a	-40,79 ^b	-6,48 ^a
5-9,9	-18,01 ^b	-42,17 ^b	-28,48 ^b
10-19,9	-17,08 ^b	-39,47 ^b	-33,64 ^b
>20	-10,84 ^{ab}	-21,59 ^a	-13,51 ^a
Anova (Tukey, df=3)	p=0,0003	p=0,0001	p=0,0001
Période de 1980 à 1987			
1-4,9	-33,53 ^a	-33,22 ^a	-27,66 ^a
5-9,9	-55,35 ^b	-64,36 ^b	-56,07 ^b
10-19,9	-58,08 ^b	-62,95 ^b	-58,33 ^b
>20	-46,74 ^{ab}	-68,06 ^b	-50,50 ^b
Anova (Tukey, df=3)	p=0,0103	p=0,0001	p=0,0002

Les lettres semblables ne diffèrent pas significativement entre elles
*Calculs avec les survivants et les morts ensemble

3. 2. 1. 3. Hauteur

Le Tableau 3.5 indique les différences entre les taux de croissance moyens dans les classes de hauteur pour chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie.

Tableau 3.5

Différences entre les taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et regroupés) dans les différentes classes de hauteur pour chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie

Classes de hauteur (m)	Survivants	Morts	Regroupés*
Période de 1970 à 1974			
<1,9	20,85 ^a	-13,35 ^a	17,46 ^a
2-4,9	-21,86 ^b	-35,49 ^a	-24,41 ^a
5-9,9	-29,52 ^b	-29,57 ^a	-29,37 ^a
>10	-12,72 ^{ab}	-22,45 ^a	-18,14 ^a
Anova (Tukey, df=3)	p=0,0056	p=0,2995	p=0,0011
Période de 1975 à 1979			
<1,9	41,61 ^a	-57,01 ^b	14,57 ^a
2-4,9	5,59 ^b	-37,48 ^a	-3,37 ^b
5-9,9	-21,08 ^c	-41,04 ^a	-29,71 ^c
>10	-16,98 ^{bc}	-37,79 ^a	-28,51 ^c
Anova (Tukey, df=3)	p=0,0001	p=0,0001	p=0,0001
Période de 1980 à 1987			
<1,9	-2,01 ^a	-46,53 ^a	-2,67 ^a
2-4,9	-24,47 ^a	-26,21 ^a	-18,78 ^a
5-9,9	-56,76 ^b	-61,30 ^a	-56,07 ^b
>10	-56,36 ^b	-65,26 ^a	-57,45 ^b
Anova (Tukey, df=3)	p=0,0001	p=0,1235	p=0,0001

Les lettres semblables ne diffèrent pas significativement entre elles
*Calculs avec les survivants et les morts ensemble

Période 1970-74

Les taux de croissance moyens dans les classes de hauteur ont été significativement différents chez les survivants (Anova, p=0,0056) et les regroupés (Anova, p=0,0011) et non significativement différents chez les morts (Anova, p=0,2995). La classe de hauteur 5-9,9 m a enregistré le pourcentage de croissance moyen le plus faible chez les survivants avec -29,52% et chez les regroupés avec -29,37%. Chez les morts, la classe 2-4,9 m a été la plus touchée avec une valeur de -35,49%.

Période 1975-79

Les arbres survivants ont été significativement différents entre les classes de hauteur (Anova, $p=0,0001$) de même que les morts (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0001$). C'est la classe 5-9,9 m qui a enregistré les plus faibles taux de croissance moyens chez les survivants avec -21,08% et les regroupés avec -29,71%. Chez les morts ce sont les arbres dans la classe <1,9m qui ont été les plus affectés avec un pourcentage de croissance moyen de -57,01%.

Période 1980-87

Des différences significatives ont été notées entre les diverses classes chez les survivants (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0001$) et non significatives pour les morts (Anova, $p=0,1235$). La classe 5-9,9 m a été la plus touchée chez les survivants avec un pourcentage de croissance moyen de -56,76% tandis que ce sont les individus dans la classe >10 m qui ont enregistré les taux de croissance moyens les plus faibles chez les morts et les regroupés avec des valeurs respectives de -65,26% et 57,45%.

3. 2. 2. Patrons de mortalité

Les taux de mortalité associés aux différentes classes d'âge, de dhp et de hauteur sont illustrés dans le tableau 3.6.

3. 2. 2. 1. Âge

Des différences significatives ont été observées entre les taux de mortalité des différentes classes (Test de G, $G=8,318$; $p=0,04$). Les résultats ont montré que 85,71% (6/7) des arbres âgés entre 14 et 29 ans ont été tués, ce qui représente la classe ayant été la plus affectée. Les autres classes d'âge ont subi également des dommages importants avec 61,90% (52/84) dans la classe 30-44 ans, 62,50% (90/144) dans la classe 45-60 ans et 49,23% (64/130) dans la classe >60 ans.

Tableau 3.6
Mortalité du sapin baumier en relation
avec l'âge, le dhp et la hauteur des arbres

Classes	Survivants	Morts	N	Mortalité (%)
Âge				
14-29 ans	1	6	7	85,71 (+)
30-44 ans	32	52	84	61,90
45-60 ans	54	90	144	62,50 (+)
> 60 ans	66	64	130	49,23 (-)
Total	153	212	365	58,08

Test d'indépendance (Test de G, $G=8,318$ (df 3; $p = 0,040$))

Dhp				
1-4,9 cm	123	108	231	46,75 (-)
5-9,9 cm	74	106	180	58,89 (+)
10-19,9 cm	32	72	104	69,23 (+)
> 20 cm	8	9	17	52,94
Total	295	237	532	55,45

Test d'indépendance (Test de G, $G=16,205$ (df 3; $p = 0,001$))

Hauteur				
< 1,9 m	20	23	43	53,49
2-4,9 m	92	88	180	48,89
5-9,9 m	78	116	194	59,79
> 10 m	50	51	101	50,50
Total	240	278	518	53,67

Test d'indépendance (Test de G, $G=5,010$ (df 3; $p = 0,171$))

Les valeurs suivies d'un + ou d'un - sont responsables du chi carré significatif
Le + correspond à une mortalité plus élevée et le - à une mortalité moins élevée
que prévue

3. 2. 2. 2. Dhp

Les taux de mortalité entre les classes ont été significativement différents entre eux (Test de G, $G=16,205$; $p=0,001$). C'est dans les classes intermédiaires de dhp que les arbres sont morts en plus grand nombre. En effet, 69,23% (72/104) des arbres ayant un diamètre compris entre 10 et 19,9 cm et 58,89% (106/180) des arbres avec un diamètre de 5-9,9 cm ont été touchés. Les classes extrêmes (1-4,9 cm et >20 cm) ont enregistré des taux de mortalité légèrement inférieurs avec 46,75% (108/231) chez les plus petits et 52,94% (9/17) chez les plus gros.

3. 2. 2. 3. Hauteur

Les taux de mortalité par classe de hauteur n'ont pas montré de différence significative (Test de G, $G=5,010$; $p=0,172$).

3. 2. 3. Patrons temporels

Âge

Dans l'ensemble des classes, la seconde période de défoliation (1980-87) a été significativement plus sévère que les périodes de 1970-74 et 1975-79 (Tableau 3.7). Il s'agit de la même tendance qui avait été remarquée dans les différents peuplements. L'occurrence de la période de faible reprise de croissance entre 1975 et 1979 est à peine visible. On peut l'identifier chez les arbres survivants dans les classes de 30-44, 45-60 et >60 ans alors qu'elle n'apparaît pas chez les individus morts et regroupés. Les arbres morts ont enregistré des taux de croissance moyens plus faibles que ceux des survivants.

Classe 14-29 ans

Des différences significatives ont été enregistrées au niveau des pourcentages de croissance moyens entre les différentes périodes distinctes de l'épidémie pour les survivants (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0001$) et non significatives chez les morts (Anova, $p=0,7507$).

Tableau 3.7

Différences entre les taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et regroupés) et chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie pour les différentes classes d'âge

Périodes	Survivants	Morts	Regroupés*
Classe 14-29 ans			
1970-74	-1,66 ^a	-44,93 ^a	1,75 ^a
1975-79	-17,75 ^a	-58,08 ^a	-0,21 ^a
1980-87	-86,93 ^b	-49,69 ^a	-66,29 ^b
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0001	p=0,7507	p=0,0018
Classes 30-44 ans			
1970-74	-32,27 ^a	-26,14 ^a	-29,89 ^a
1975-79	-22,39 ^a	-36,52 ^a	-28,79 ^b
1980-87	-68,03 ^b	-61,72 ^b	-55,36 ^c
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0002	p=0,0001	p=0,0028
Classes 45-60 ans			
1970-74	-23,18 ^a	-32,72 ^a	-30,54 ^a
1975-79	-12,37 ^a	-43,67 ^b	-30,53 ^a
1980-87	-52,29 ^b	-60,99 ^c	-54,15 ^b
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0001	p=0,0001	p=0,0003
Classes >60 ans			
1970-74	-22,45 ^a	-24,76 ^a	-23,49 ^a
1975-79	-18,93 ^a	-37,14 ^b	-27,37 ^a
1980-87	-50,04 ^b	-62,80 ^c	-53,02 ^b
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0001	p=0,0001	p=0,0001

Les lettres semblables ne diffèrent pas significativement entre elles
 *Calculs avec les survivants et les morts ensemble

La seconde période de défoliation a affecté plus sévèrement les survivants avec un taux de croissance de l'ordre de -86,93% et les regroupés avec -66,29%. La croissance la plus faible chez les morts est survenue pendant la période de 1975-79 avec un taux de croissance de -58,08%.

Classe 30-44 ans

Dans cette classe, nous avons également obtenu des différences significatives entre les pourcentages de croissance moyens enregistrés chez les survivants (Anova, $p=0,0002$), les morts (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0028$) pendant les trois périodes caractéristiques de l'épidémie. Les taux de croissance les plus faibles ont été égaux à -68,03% chez les survivants, à -61,72% chez les morts et -55,36% chez les regroupés lors de la seconde période de défoliation.

Classe 45-60 ans

Les résultats dans cette classe sont similaires à ceux de la classe précédente avec des différences significatives pour les survivants (Anova, $p=0,0001$), les morts (Anova, $p=0,0001$) et les deux regroupés (Anova, $p=0,0003$). La croissance la plus faible a été notée pendant la période (1980-87) avec des pourcentages de croissance moyens d'environ -52,29%, -60,99% et -54,15% chez les survivants, les morts et les regroupés respectivement.

Classe >60 ans

La tendance présente dans les autres classes d'âge a aussi été remarquée avec des différences significatives (Anova, $p=0,0001$) qui ont été enregistrées chez les survivants, les morts et les regroupés. La seconde période de défoliation est celle qui a entraîné les taux de croissance moyens les plus faibles avec des valeurs de -50,04% chez les survivants, de -62,80% chez les morts et -53,02% chez les survivants et les morts ensemble.

Dhp

De la même façon que pour les classes d'âge, la seconde période de défoliation (1980-87) a été significativement plus sévère dans l'ensemble que les périodes de 1970-74 et 1975-79 (Tableau 3.8).

Tableau 3.8

Différences entre les taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et regroupés) et chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie pour les différentes classes de dhp

Périodes	Survivants	Morts	Regroupés*
Classe 1-4,9 cm			
1970-74	-22,10 ^a	-28,42 ^a	-21,67 ^b
1975-79	-3,66 ^b	-40,79 ^a	-6,48 ^a
1980-87	-33,53 ^a	-33,22 ^a	-27,66 ^b
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0011	p=0,2065	p=0,0168
Classes 5-9,9 cm			
1970-74	-31,57 ^a	-30,49 ^a	-29,71 ^a
1975-79	-18,01 ^a	-42,17 ^b	-28,48 ^a
1980-87	-55,35 ^b	-64,36 ^c	-56,07 ^b
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0001	p=0,0001	p=0,0001
Classes 10-19,9 cm			
1970-74	-7,16 ^a	-28,46 ^a	-24,42 ^a
1975-79	-17,08 ^a	-39,47 ^b	-33,64 ^a
1980-87	-58,08 ^b	-62,95 ^c	-58,33 ^b
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0001	p=0,0001	p=0,0001
Classes >20 cm			
1970-74	-0,68 ^a	-11,45 ^a	-4,36 ^a
1975-79	-10,84 ^a	-21,59 ^a	-13,51 ^a
1980-87	-46,74 ^b	-68,07 ^b	-50,50 ^b
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0001	p=0,0001	p=0,0001

Les lettres semblables ne diffèrent pas significativement entre elles
 *Calculs avec les survivants et les morts ensemble

La période de faible reprise de croissance entre 1975 et 1979 est observable seulement dans les classes de dhp 1,4,9 et 5-9,9 cm chez les arbres survivants. Les taux de croissance moyens ont été plus faibles chez les morts.

Classe 1-4,9 cm

Des différences significatives ont été notées au niveau des taux de croissance moyens chez les survivants (Anova, p=0,0011) et les regroupés (Anova, p=0,0168) et non significatives chez les morts (Anova, p=0,2065).

Les pourcentages de croissance les plus faibles ont été enregistrés pendant la seconde période de défoliation chez les survivants avec -33,53% et les regroupés avec -27,66%. Pour ce qui est des arbres morts la valeur de -40,79% a été mesurée pendant la croissance entre 1975-79.

Classe 5-9,9 cm

Nous avons obtenu les mêmes observations que dans la classe précédente. Les périodes distinctes de croissance de l'épidémie ont différé significativement entre elles. Les différences ont été significatives chez les survivants (Anova, $p=0,0001$), les morts (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0001$). Il s'agit encore de la période 1980-87 qui a été la plus affectée avec des taux de croissance moyens respectifs de -55,35% chez les survivants, de -64,36% chez les morts et -56,07% chez les regroupés.

Classe 10-19,9 cm

Les observations faites précédemment dans les autres classes se retrouvent également au niveau de cette classe alors que des différences significatives ont été notées chez les survivants (Anova, $p=0,0001$), les morts (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0001$). Les taux de croissance moyens les plus faibles ont été une fois de plus enregistrés lors de la seconde période de défoliation avec des pourcentages de l'ordre de -58,08% chez les survivants, -62,95% chez les morts et -58,33% chez les regroupés.

Classe >20 cm

Des différences significatives ont été notées chez les survivants (Anova, $p=0,0001$), les morts (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0001$). Les taux de croissance moyens les plus faibles ont été enregistrés pendant la seconde période de défoliation de 1980 à 1987. Ils ont été égaux à -46,74% pour les survivants, à -68,07% pour les morts et -50,50% pour les regroupés.

Hauteur

Les différences observées entre les trois périodes de croissance de l'épidémie dans les diverses classes sont illustrées dans le Tableau 3.9. La tendance observée dans les classes d'âge et de dhp se manifeste également dans les classes de hauteur mais un peu moins clairement. La seconde période de défoliation (1980-87) a enregistré les plus faibles taux de croissance chez les survivants dans toutes les classes, chez les morts dans les classes 5-9,9 et >10 m et chez les regroupés dans toutes les classes à l'exception de celle de 2-4,9 m. La période de 1975 à 1979 qui s'est caractérisée par une faible reprise de croissance est à peine observable. De façon générale, les taux de croissance moyens des arbres morts ont été plus faibles que chez les survivants.

Classe <1,9 m

Il n'y a pas eu de différences significatives entre les périodes de croissance dans cette classe chez les survivants (Anova, $p=0,0629$), les morts (Anova, $p=0,1014$) et les deux regroupés (Anova, $p=0,2881$). Les taux de croissance les plus faibles ont été enregistrés pendant la seconde période de défoliation chez les survivants avec -2,01% et les regroupés avec -2,67%. Un pourcentage de croissance de l'ordre de -57,01% a été noté durant la période de 1975 à 1979 chez les arbres morts.

Classe 2-4,9 m

Les arbres survivants (Anova, $p=0,0005$) et les regroupés (Anova, $p=0,0236$) ont significativement différencié d'une période de croissance à l'autre. Des différences non significatives ont été notées chez les morts (Anova, $p=0,8571$). Les survivants ont enregistré un taux de croissance plus faible dans la période de 1980-87 avec -24,47%, les morts dans la période de 1975-79 avec -37,48% et les regroupés dans la période de 1970-74 avec -24,41%.

Tableau 3.9

Différences entre les taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et regroupés) et chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie pour les différentes classes de hauteur

Périodes	Survivants	Morts	Regroupés*
Classe >1,9 m			
1970-74	20,85 ^a	-13,35 ^a	17,46 ^a
1975-79	41,61 ^a	-57,01 ^a	14,57 ^a
1980-87	-2,01 ^a	-46,53 ^a	-2,67 ^a
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0629	p=0,1014	p=0,2881
Classes 2-4,9 m			
1970-74	-21,86 ^a	-35,49 ^a	-24,41 ^a
1975-79	5,59 ^b	-37,48 ^a	-3,37 ^b
1980-87	-24,47 ^a	-26,21 ^a	-18,78 ^a
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0005	p=0,8571	p=0,0236
Classes 5-9,9 m			
1970-74	-29,52 ^a	-29,57 ^a	-29,37 ^a
1975-79	-21,08 ^a	-41,04 ^b	-29,71 ^a
1980-87	-56,76 ^b	-61,30 ^c	-56,07 ^b
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0001	p=0,0001	p=0,0001
Classes >10 m			
1970-74	-12,72 ^a	-22,45 ^a	-18,14 ^a
1975-79	-16,98 ^a	-37,79 ^b	-28,51 ^a
1980-87	-56,36 ^b	-65,26 ^c	-57,45 ^b
Anova (Tukey, df=2)	p=0,0001	p=0,0001	p=0,0001

Les lettres semblables ne diffèrent pas significativement entre elles

*Calculs avec les survivants et les morts ensemble

Classe 5-9,9 m

Les périodes distinctes de croissance ont différé significativement entre elles chez les survivants (Anova, $p=0,0001$), les morts (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0001$). Les pourcentages de croissance les plus faibles ont été notés pendant la seconde période de défoliation chez les survivants avec -56,76%, les morts avec -61,30% et les regroupés avec -56,07%.

Classe >10 m

Nous avons obtenu les mêmes résultats que dans la classe précédente. Des différences significatives ont été enregistrées entre les périodes de croissance chez les survivants (Anova, $p=0,0001$), les morts (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0001$). Les taux de croissance moyens les plus faibles ont été de -56,36%, -65,26% et -57,45% chez les survivants, les morts et les regroupés respectivement.

3. 3. Effets des facteurs liés aux peuplements

3. 3. 1. Patrons de croissance

Les différences entre les taux de croissance moyens mesurés lors des périodes distinctes de croissance de l'épidémie dans chaque peuplement sont illustrées dans le Tableau 3.10. On peut remarquer que les pourcentages de croissance moyens ont été plus faibles lors de la seconde période de défoliation (1980-87) en comparaison avec les deux périodes précédentes.

Période 1970-74

Des différences significatives ont été enregistrées entre les peuplements chez les survivants (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0060$) et non significatives chez les morts (Anova, $p=0,1755$). Les taux de croissance les plus faibles dans cette période ont été notés dans le peuplement de 1847 chez les survivants avec -46,55% et les regroupés avec -36,09%. C'est le peuplement de 1916 qui a été le plus affecté chez les morts avec -35,06%

Tableau 3.10

Différences entre les taux de croissance moyens des individus (survivants, morts et regroupés) dans les différents peuplements pour chacune des périodes de croissance distinctes de l'épidémie

Peuplements	Survivants	Morts	Regroupés *
Période de 1970 à 1974			
1760	1,69 ^a	-30,03 ^a	-13,23 ^a
1797	-12,34 ^a	-30,03 ^a	-28,10 ^{ab}
1823	-3,57 ^a	-19,47 ^a	-14,47 ^a
1847	-46,55 ^b	-30,97 ^a	-36,09 ^b
1870	-38,56 ^b	-25,95 ^a	-29,25 ^{ab}
1916	-21,26 ^{ab}	-35,06 ^a	-29,21 ^{ab}
Anova (Tukey, df=5)	p=0,0001	p=0,1755	p=0,0060
Période de 1975 à 1979			
1760	-7,10 ^{ab}	-25,92 ^a	-11,99 ^a
1797	-10,84 ^{ab}	-45,05 ^c	-40,69 ^c
1823	3,89 ^a	-38,21 ^{bc}	-22,98 ^{ab}
1847	-52,82 ^c	-44,94 ^c	-46,30 ^c
1870	-24,32 ^b	-29,84 ^{ab}	-24,27 ^b
1916	5,39 ^a	-45,93 ^c	-14,78 ^{ab}
Anova (Tukey, df=5)	p=0,0001	p=0,0001	p=0,0001
Période de 1980 à 1987			
1760	-47,43 ^{ab}	-43,98 ^a	-39,48 ^a
1797	-75,93 ^c	-67,00 ^b	-67,93 ^c
1823	-36,28 ^a	-59,02 ^b	-47,47 ^{ab}
1847	-67,64 ^{bc}	-61,29 ^b	-61,16 ^{bc}
1870	-66,46 ^{bc}	-66,83 ^b	-62,40 ^{bc}
1916	-31,21 ^a	-58,28 ^b	-32,13 ^a
Anova (Tukey, df=5)	p=0,0001	p=0,0001	p=0,0001

Les lettres semblables ne diffèrent pas significativement entre elles
*Calculs avec les survivants et les morts ensemble

Période 1975-79

Lors de cette période les taux de croissance moyens enregistrés dans les divers peuplements ont différé significativement chez les survivants (Anova, p=0,0001), les morts (Anova, p=0,0001) et les regroupés (Anova, p=0,0001).

Tout comme dans la période précédente, le peuplement de 1847 a été le plus affecté chez les survivants avec un pourcentage de croissance -52,82% et chez les regroupés avec -46,30% tandis que le peuplement de 1916 s'est révélé le plus touché chez les morts avec -45,93%.

Période 1980-87

Les taux de croissance moyens entre les peuplements ont été significativement différents chez les survivants (Anova, $p=0,0001$), les morts (Anova, $p=0,0001$) et les regroupés (Anova, $p=0,0001$). C'est le peuplement de 1797 qui a présenté les plus faibles pourcentages de croissance aussi bien chez les survivants, les morts que les regroupés avec des pourcentages respectifs de -75,93%, -67,00% et -67,93%.

Les baisses de croissance résiduelles obtenues après avoir extrait l'effet des caractéristiques des arbres ont montré qu'il persiste un effet du peuplement indépendant (Tableau 3.11). Cet effet est relativement similaire à l'effet général observé au Tableau 3.10 à quelques exceptions près. Les individus (survivants, morts et regroupés) des peuplements de 1797, 1847 et 1870 ressortent de façon consistante dans chacune des périodes de croissance comme ayant été les peuplements les plus affectés. Les différences sont probablement imputables au fait que la période analysée pour les baisses de croissance résiduelles couvre la presque totalité de l'épidémie (1970 à 1985) alors que l'autre analyse considère les trois périodes distinctes de croissance (1970-74, 1975-79 et 1980-87) de l'épidémie.

Les taux de croissance moyens n'ont pas été corrélés significativement avec l'âge ou le dhp des arbres ce qui explique pourquoi les valeurs sont semblables pour une ou l'autre des variables.

Tableau 3.11
Baisses de croissance résiduelles dans les différents peuplements
après l'élimination des variables associées aux arbres*

Peuplements	Sans l'effet de l'âge	Sans l'effet du dhp
1760	4,189 ^{abc}	4,189 ^{abc}
1797	3,846 ^c	3,846 ^c
1823	4,354 ^{ab}	4,354 ^{ab}
1847	3,893 ^c	3,893 ^c
1870	4,010 ^{bc}	4,010 ^{bc}
1916	4,409 ^a	4,409 ^a

Anova (Duncan, df=5)

p=0,0013

p=0,0013

Les lettres semblables ne diffèrent pas significativement entre elles

*Calculs couvrant la période de 1970 à 1985 avec un effectif de 145 arbres.

Une valeur de 4,5 correspond à une baisse de croissance d'environ 10%

3. 3. 2. Patrons de mortalité

Le ratio des individus morts et survivants, illustré au tableau 3.12, a révélé une mortalité plus importante dans les vieux peuplements (1760, 1797) avec un taux moyen de mortalité de 72,61 % en comparaison avec 40,12% dans les autres peuplements (1823, 1847, 1870, 1916). Le taux moyen de mortalité a été de 49,68% pour tous les peuplements.

Les structures de distribution des arbres dans les différentes classes d'âge (Figure 3.8) et de dhp (Figure 3.9) montrent comment elles ont influencé les différents patrons de mortalité observés.

Après l'élimination de l'effet associé aux caractéristiques des arbres il demeure un effet résiduel du peuplement (Tableau 3.13). Lorsque l'on a contrôlé l'effet de l'âge, le peuplement de 1797 est demeuré le plus affecté comme nous l'avons constaté au Tableau 3.12. Les autres peuplements se sont comportés un peu différemment.

Tableau 3.12
Taux de mortalité globaux par peuplement

Peuplements	Survivants	Morts	N	Mortalité (%)
1760	25	53	78	67,95
1797	10	34	44	77,27
1823	39	33	72	45,83
1847	46	25	71	35,21
1870	75	70	145	48,28
1916	42	19	61	31,15
Total	237	234	471	49,68

Test d'indépendance (Test de G, $G=39,961$ (df 5; $p < 0,001$))

Lorsque l'on retire l'effet du diamètre nous avons obtenu à peu près les mêmes classements en termes de dommages dans les différents peuplements que ceux du Tableau 3.13 à la différence que le peuplement de 1847 s'est montré le plus affecté.

3. 3. 3. Variables explicatives

Au niveau de l'analyse de la mortalité, la variable représentant le pourcentage de surface terrière totale de sapin baumier est ressortie la plus significative avec une probabilité égale à $p=0,0075$ pour un R^2 de 86,19% (Tableau 3.14). La surface terrière totale (400 m²) de sapin en valeur absolue s'est aussi révélée significative avec une valeur de $p=0,0265$ pour un R^2 de 74,54%. Ces résultats ont été obtenus en ayant extrait l'effet de l'âge des arbres. Lorsque l'effet du diamètre est contrôlé il n'y a pas de variables significatives si ce n'est qu'une tendance au niveau de la surface terrière totale (400 m²) de sapin en valeur absolue (Tableau 3.15).

Dans l'analyse de la croissance, aucune corrélation significative n'a été enregistrée entre les pourcentages moyens de réduction de croissance résiduelle et les facteurs explicatifs (Tableau 3.16).

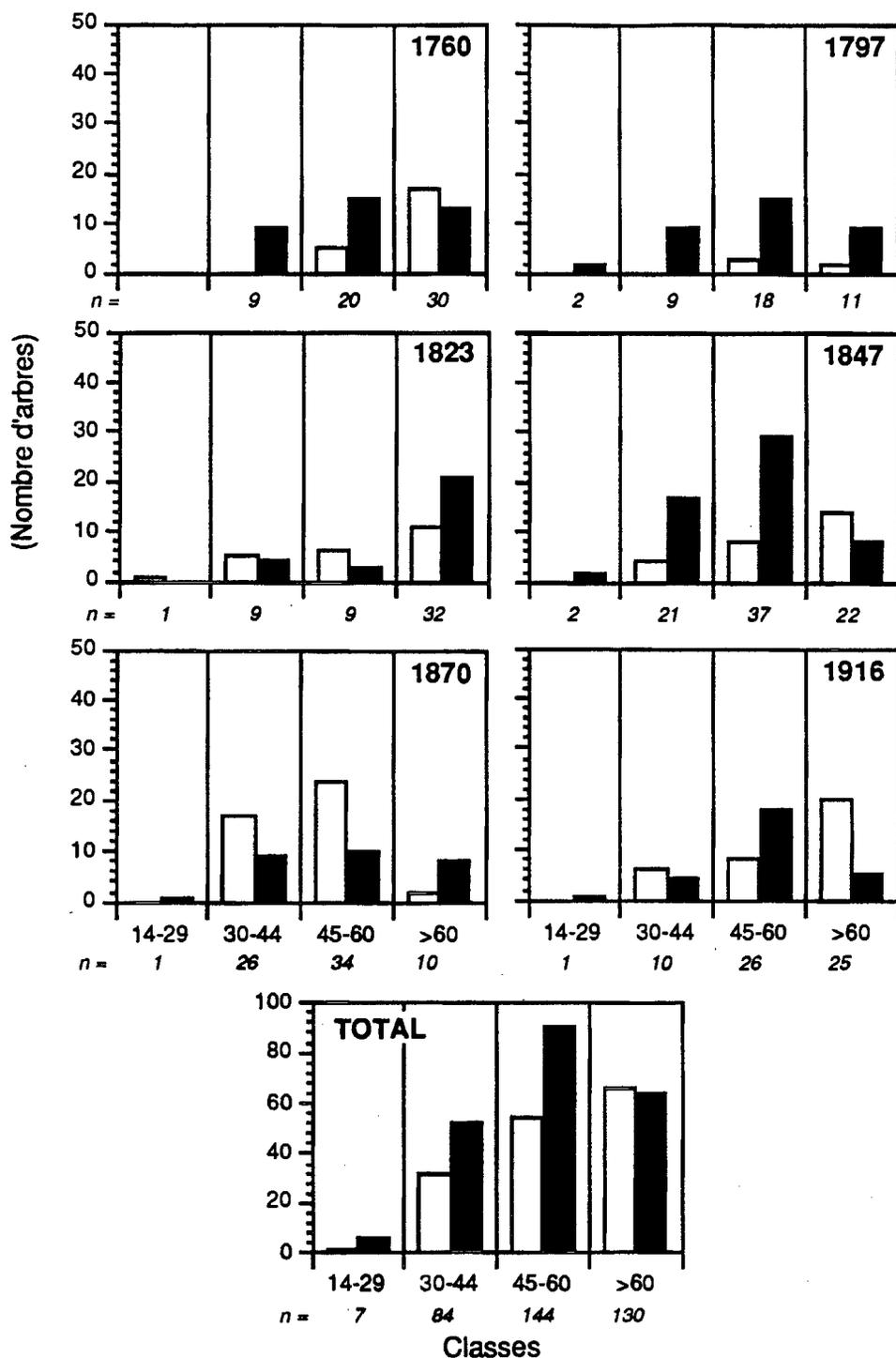


Figure 3.8 Distribution des individus par classe d'âge dans chaque peuplement. Les colonnes blanches correspondent aux survivants et les noires aux morts.

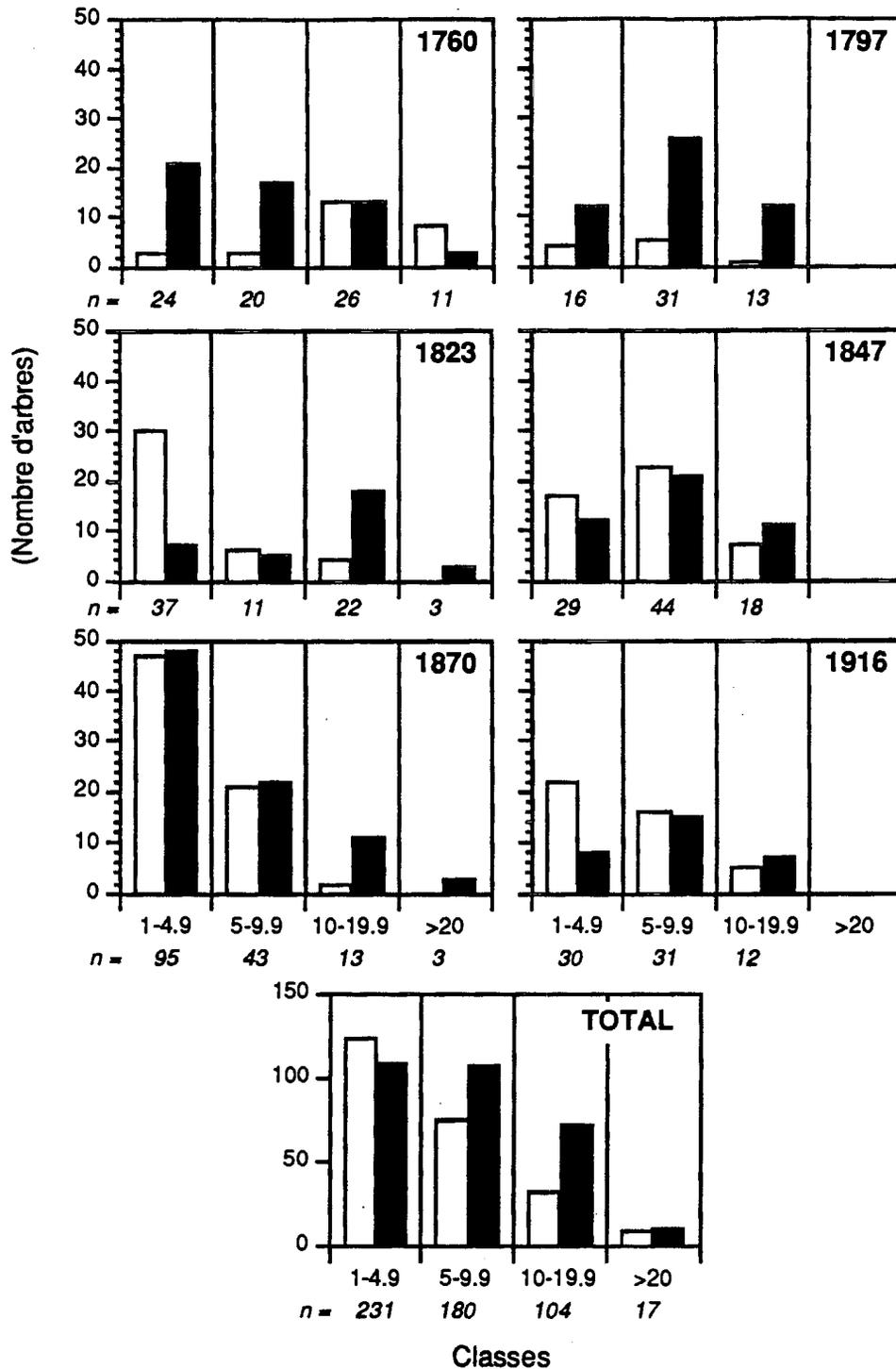


Figure 3.9 Distribution des individus par classe de dhp dans chaque peuplement. Les colonnes blanches correspondent aux survivants et les noires aux morts.

Tableau 3.13
Mortalité résiduelle dans les différents peuplements après l'élimination des variables associées aux arbres

Peuplements	Sans l'effet de l'âge	Sans l'effet du dhp
1760	0,07051	0,08863
1797	0,27624	0,25440
1823	0,00379	-0,10403
1847	0,08940	-0,08715
1870	-0,21302	0,02387
1916	-0,12265	-0,14505

Les valeurs négatives et positives indiquent respectivement une mortalité inférieure et supérieure à celle prévue

Tableau 3.14
Variables explicatives incluses dans le modèle sans l'effet de l'âge des arbres

Variables	R carré	Valeur de F	Probabilité
<i>Age du site</i>	0,4630	3,4492	0,1368
<i>Proportion d'arbres(%)</i>			
espèces-hôtes	0,2732	1,5039	0,2873
sapin baumier	0,0761	0,3294	0,5967
<i>Surface terrière totale (%)</i>			
sapin baumier	0,8619	24,9712	0,0075**
<i>Surface terrière totale*</i>			
espèces-hôtes	0,6058	6,1478	0,0682
sapin baumier	0,7454	11,7709	0,0265**

* en valeurs absolues

**Probabilités significatives au seuil $p=0,05$

Tableau 3.15
Variables explicatives incluses dans le modèle sans l'effet du dhp des arbres

Variables	R carré	Valeur de F	Probabilité
<i>Age du site</i>	0,4295	3,0108	0,1577
<i>Proportion d'arbres(%)</i>			
espèces-hôtes	0,4136	2,8211	0,1683
sapin baumier	0,1995	0,9968	0,3746
<i>Surface terrière totale (%)</i>			
sapin baumier	0,4115	2,7972	0,1697
<i>Surface terrière totale*</i>			
espèces-hôtes	0,2807	1,5608	0,2797
sapin baumier	0,6046	6,1154	0,0687

*En valeurs absolues

Tableau 3.16
Résultats des corrélations de Spearman entre les variables explicatives et les baisses de croissance résiduelles

Variables	Spearman Rho
<i>Age du site</i>	-0,371
<i>Proportion d'arbres(%)</i>	
espèces-hôtes	0,200
sapin baumier	-0,029
<i>Surface terrière totale (%)</i>	
sapin baumier	-0,486
<i>Surface terrière totale*</i>	
espèces-hôtes	-0,543
sapin baumier	-0,314

CHAPITRE IV

DISCUSSION

4. 1. Sévérité de l'épidémie

Les taux de mortalité qui ont été enregistrés dans les différents peuplements de la région du Lac Duparquet indiquent que la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette a été sévère. L'expression de la sévérité d'une épidémie est généralement définie à partir de la mortalité observée, mais également à partir de la durée et de l'intensité de la réduction de croissance qui lui est associée (Blais 1954, 1962).

Le taux de mortalité global pour l'ensemble des peuplements étudiés a été de 49,68%. La mortalité résultante d'une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette est considérée comme sévère lorsque 50% et plus des essences vulnérables périssent (Witter, Ostaff et Montgomery 1984). Dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc, la mortalité du sapin baumier après le passage de la tordeuse des bourgeons de l'épinette a été généralement importante (Dupont, Bélanger et Bousquet 1991). La moitié des sapins baumiers présents dans les différents peuplements étudiés n'ont pas survécu à l'épidémie, bien que les conditions rencontrées au moment de l'infestation n'étaient pas celles généralement associées aux peuplements vulnérables: présence de sapins immatures et une proportion d'environ 50% des essences non-hôtes dans la composition forestière.

Le niveau de mortalité associé aux épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette est fonction de la sévérité et de la durée de la défoliation, des espèces et de l'âge des arbres attaqués, des caractéristiques des sites tels que la distribution des classes d'âge, de la composition des espèces, de l'espacement et du site (Maclean 1980).

La dernière infestation au Lac Duparquet s'est étendue à toutes les forêts, mêmes celles où la composition et l'âge auraient dû les rendre moins vulnérables. Plusieurs études sur le sujet (Morris et Bishop 1951; Turner 1952; Westveld 1954; Batzer 1969; Van Raalte 1972; Baskerville 1975; Brown, Knight et Dimond 1976 et Mott 1980) s'accordent pour dire que de vastes peuplements de sapins matures sont un prérequis aux invasions par la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Par contre ceci ne veut pas dire que les peuplements composés de sapins immatures soient protégés des dommages (Blum et Maclean 1985). Les travaux de Baskerville et Maclean 1979, Maclean 1980, Moody 1981 et Blais 1981 ont déjà noté des dégâts similaires dans des peuplements immatures. Sans être toutefois à l'abri des attaques, les peuplements immatures sont ordinairement plus résistants que les peuplements matures (Craighead 1925; Graham et Orr 1940; Balch 1946; Blais 1958; Baskerville 1960).

Les nombreux exemples d'infestation dans les jeunes peuplements observés lors de la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans le Maine, le Nouveau-Brunswick, la Nouvelle-Écosse et Terre-Neuve (Moody 1981; Blum et Maclean 1985) montrent qu'en période épidémique sévère tous les arbres sont affectés et meurent dans une proportion relativement forte.

Les grandes superficies dévastées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette lors des récentes épidémies auraient été supérieures à toutes les précédentes (Blais 1983a; Hardy, Lafond et Hamel 1983; Kettela 1983). Il s'agit d'un autre élément indicateur de la sévérité de la dernière infestation.

4. 2. Patrons temporels

L'examen du patron de croissance des arbres survivants dans les différents peuplements indique que l'épidémie a affecté la région en deux vagues. En effet, on y remarque des baisses de croissance plus importantes en 1974 et en 1981. Ces deux périodes correspondraient à la présence de deux périodes de défoliation pendant l'épidémie. La première a couvert le début de l'infestation en 1970 jusqu'en 1974. Les années suivantes montrent une reprise de croissance qui s'étend au début des années 1980. C'est à ce moment que la deuxième et dernière période de défoliation, plus sévère, s'est manifestée pour perdurer jusqu'à la fin de l'épidémie, en 1987.

Les baisses de croissance ont augmenté en même temps que l'épidémie a progressé (Batzer 1973; Baskerville et Maclean 1979; Piene 1980). Les réductions ont été synchrones au début de l'épidémie pour tous les peuplements. Au moment de la deuxième vague, le peuplement de 1797 a enregistré des baisses de croissance qui ont été observées une année plus tôt, en 1979. Le fait que ce peuplement ait présenté le taux de mortalité le plus élevé, ne serait pas étranger avec ce constat.

Les arbres qui ont survécu à l'épidémie ont été probablement les arbres les plus vigoureux, ceux qui ont poussé le plus rapidement, puisque leur taux de croissance moyen était plus élevé que ceux des arbres qui sont morts (Craighead 1925; Balch 1946; McLintock 1948; Turner 1952; Westveld 1954; Bean et Batzer 1956). Leur croissance a été supérieure ou égale dans la période pré-épidémique pour tous les peuplements.

La mortalité a été graduelle au fur et à mesure que l'épidémie a progressé. Les peuplements renfermant le plus de sapins (1797, 1760, 1847) ont été affectés immédiatement. Le nombre d'arbres morts a été plus faible dans les premières années de l'épidémie mais s'est accéléré par la suite, à partir des années 1980. Cette augmentation pourrait être attribuable à la proportion d'individus n'ayant pas récupéré de la première période de défoliation. Les peuplements dominés par le tremble (1916, 1870, 1823) ont subi des dommages plus tardivement que les autres.

Certains facteurs biotiques et abiotiques tels que les parasites, les prédateurs, les maladies, la ressource alimentaire et la température affectent et peuvent influencer les fluctuations de populations de la tordeuse des bourgeons de l'épinette à court et à long terme (Blais 1985b). De ces variables, la température a souvent été mise en cause dans les vastes changements dans l'abondance de plusieurs insectes forestiers (Martinat 1987). Plusieurs études ont tenté, avec succès, de relier les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette avec les conditions climatiques (Wellington *et al.* 1950, Greenbank 1956, Pilon et Blais 1961, Miller, Eidt et McDougall 1971, Ives 1974, Baskerville 1975, Flexner *et al.* 1983 et Hardy, Lafond et Hamel 1983). Elles s'accordent pour dire que le déclenchement des infestations est généralement associé aux débuts de saison estivale secs.

Dans notre étude, les données synthèses moyennes de température enregistrées au mois de juin de 1970 à 1987 dans 8 stations météorologiques régionales, ont été positivement corrélées avec la fréquence totale d'arbres morts (tous les peuplements) dans ces années pour la même période. L'examen plus détaillé des corrélations au niveau des trois périodes distinctes de croissance de la dernière épidémie nous indique que les données de température sont relativement comparables. Il existe toutefois une distinction importante qui aurait possiblement jouer un rôle dans la dynamique de l'épidémie. En effet, les températures ont augmenté de 2,3 degrés en 1973 jusqu'à 3,6 degrés en 1976. Ce réchauffement coïncide grandement avec la fin de la première période de défoliation en 1974 et avec une légère reprise de croissance débutant en 1975. Il est peut-être possible que ces écarts n'aient pas favorisé le maintien des populations de l'insecte. Par la suite les températures baissent jusqu'à un niveau comparable au début de l'infestation ce qui aurait très bien pu servir de signal au retour en masse de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Il est généralement admis que la température est un facteur important dans le relâchement des populations de cet insecte, car elle peut aussi jouer un rôle dans les fluctuations de populations durant les infestations et dans la durée des infestations (Blais 1985b).

Malgré ces assertions ce genre de comparaison suscite des problèmes de méthodologie. Le premier est associé à la localisation des stations météorologiques. Les différences dans la topographie, l'élévation, l'aspect de la forêt entre autres peuvent avoir une influence inconnue sur les conditions qui prévalent dans la forêt (Martinat 1987). Il est également impossible d'assumer que les données de température prises dans la forêt reflètent significativement les conditions dans le micro environnement de l'insecte (Wellington 1954; Morris 1963; Ferro, Chapman et Penman 1979). Une analyse dendroclimatologique aurait sûrement apporté des éléments supplémentaires pour bien cerner la question mais elle déborde le cadre de cette étude.

4. 3. Effets de l'âge et de la taille des individus

La répartition de la mortalité selon les caractéristiques des arbres a permis de montrer que la mortalité n'a pas été distribuée de façon aléatoire dans les différentes classes d'âge et de dhp. L'âge et le diamètre des arbres ont eu un impact important sur la mortalité des peuplements.

Les arbres qui ont poussé en sous-étage, présentant un âge et un diamètre intermédiaires, ont été les plus affectés. La première vague de défoliation aurait peut-être entraîné une ouverture du milieu et rendu les sapins en sous-étages vulnérables. Les taux de croissance moyens dans les classes d'âge et de diamètre pour les différentes périodes de croissance semblent abonder en ce sens. Les pourcentages de croissance ont été plus faibles lors de la période de 1975 à 1979 chez les morts dans les différentes classes ce qui pourrait être conséquent à la première période de défoliation.

Certains auteurs (Blais 1981; Lawrence et Houseweart 1981; Fellin, Shearer et Carlson 1983; Carlson *et al.* 1985; Baskerville et Maclean 1989; Maclean et Ostaff 1989; Hadley et Veblen 1993) ont rapporté que les arbres les plus supprimés sont les plus vulnérables aux dommages par la défoliation et subissent les plus hauts taux de mortalité.

Les arbres de petit diamètre qui ont survécu se retrouvent principalement dans les peuplements dominés par le tremble. La canopée feuillue aurait peut-être agi comme écran protecteur et ainsi protéger les arbres poussant en sous-étage. Les individus de petite taille auraient été protégé au début de l'épidémie et affecté par la suite plus sévèrement. Le fait que les arbres dominants (>60 ans) aient été moins affectés laisserait croire à un effet possible de la suppression de la croissance.

4. 4. Effets des peuplements

La forêt a engendré une mosaïque de peuplements plus ou moins vulnérables selon leurs caractéristiques structurelles. Les structures des peuplements sont étroitement associées avec la dynamique de la forêt depuis le dernier feu. La composition après feu est fortement dépendante du type et de l'âge du peuplement qui a brûlé (Bergeron et Dubuc 1989). Ceci s'est traduit par un impact de l'épidémie qui a beaucoup varié entre les différents stades successionnels. Les vieilles forêts ont été les plus vulnérables en ce sens qu'elles ont subi les dommages les plus importants en termes de mortalité et de croissance.

Après l'élimination de l'effet de l'âge des arbres, les variables significatives retenues par le modèle ont été le pourcentage de surface terrière totale de sapin et la surface terrière totale de sapin par quadrat en valeur absolue. Ces valeurs vont dans le même sens que l'hypothèse de Blais 1961 à l'effet que l'intensité d'une épidémie varie en proportion de l'abondance de sapin baumier relativement aux autres espèces.

La vulnérabilité augmenterait également en fonction de la position relative des espèces par rapport à la canopée (Craighead 1925; Blais 1958; Morris et Mott 1963). La mortalité plus élevée dans les arbres en sous-canopée dans les vieux peuplements indiquerait un effet protecteur possible de la canopée feuillue dans les peuplements dominés par le tremble. Lorsque les espèces-hôtes croissent en sous-étage, la présence d'une canopée feuillue (Witter, Ostaff et Montgomery 1984) a pour effet de diminuer les chances des larves de les atteindre.

Il est possible de faire intervenir aussi les facteurs de biocontrôle tels que les micro-organismes pathogènes, les prédateurs et les parasites et la chimie changeante des plantes qui opèrent contre la survie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette pour expliquer la mortalité moins forte dans ces peuplements (Connell 1975; Lawton et Strong 1981; Strong 1983; Blais 1985b). Les ennemis naturels combinés avec la température et la qualité de la nourriture sont d'une importance primordiale dans l'organisation des communautés de phytophages (Price *et al.* 1980; Strong, Lawton et Southwood 1984). Certaines études sur la tordeuse des bourgeons de l'épinette ont indiqué cependant que les prédateurs ne semblent pas affecter sérieusement cet insecte durant la phase épidémique (Blais 1985b). En outre il y aurait moins d'ennemis naturels dans les sapinières qui croissent dans les régions boréales (Gagnon et Chabot 1988). L'action des parasites serait moins bien synchronisée avec la montée des populations de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc (Gagnon et Hardy 1983). En dépit de ces observations les relations entre les herbivores et leurs ennemis naturels demeurent complexes (Strong 1983) et il est souvent difficile d'en cerner complètement toutes les composantes.

CONCLUSION

La dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans la région du Lac Duparquet en Abitibi (1970 à 1987) a été sévère. La succession après feu dans cette partie du Québec a engendré une mosaïque de peuplements plus ou moins vulnérables selon leurs caractéristiques structurelles. L'impact de cette infestation a permis de montrer la vulnérabilité des vieux peuplements régénérés après feu. La composition résineuse de ces peuplements a grandement influencé l'action de cet insecte puisqu'ils sont dominés par le sapin baumier, l'hôte préféré de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

Les effets un peu moins marquants dans les peuplements mixtes et feuillus seraient attribuables à leur structure et possiblement aux facteurs naturels de contrôle des populations de cet insecte. Bien que la présence de peuplements feuillus puisse diminuer l'impact de l'épidémie par rapport aux peuplements dominés par le sapin, la mortalité demeure quand même élevée. Ceci pourrait influencer la pratique visant à augmenter la présence d'espèces non-hôtes pour réduire les étendues de sapin baumier et ainsi aider à diminuer la vulnérabilité aux attaques de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Les pertes importantes qui sont survenues au cours de cette invasion vont de toute évidence favoriser une réapparition beaucoup plus tardive de l'insecte dans la région.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARCHAMBAULT, S, et Y. BERGERON. 1992. "A 802 year tree ring chronology from the Quebec boreal forest." *Can. J. For. Res.* 22: 674-682.
- ARCHAMBAULT, L, R. R. GAGNON, G. PELLETIER, M. CHABOT et L. BELANGER. 1990. "Influence du drainage et de la texture du dépôt sur la vulnérabilité du sapin baumier et de l'épinette blanche aux attaques de la tordeuse des bourgeons de l'épinette." *Can. J. For. Res.* 20: 750-756.
- BALCH, R. E. 1946. *The spruce budworm and forest management in the Maritime Province*. Publ. No. 60. Canada Dept. Agric., Div. Entomol., Ottawa.
- BALCH, R. E. 1959. *The spruce budworm in New-Brunswick*. Publication 1035. Canada Dept. Agric. Div. For. Bio. Ottawa.
- BASKERVILLE, G. L. 1960. "Mortality in immature balsam fir following severe budworm defoliation." *For. Chron.* 36: 342-345
- BASKERVILLE, G. L. 1975. "Spruce budworm : super silviculturalist." *For. Chron.* 51: 4-6.
- BASKERVILLE, G et D. A. MACLEAN. 1979. *Budworm-caused mortality and 20-year recovery in immature balsam fir stands*. Inf. rep. M-X-102. Can. For. Serv., Marit. For. Res. Cent., Fredericton.
- BATZER, H. O. 1969. "Forest character and vulnerability of balsam fir to spruce budworm in Minnesota." *For. Sci.* 15: 17-25.
- BATZER, H. O. 1973. "Net effect of spruce budworm defoliation on mortality and growth of balsam fir." *J. For.* 71: 34-37.
- BATZER, H. O et A. R. HASTINGS. 1981 Rating spruce-fir stands for spruce budworm vulnerability in Minnesota. In *Hazard-rating systems in forest insect pest management: symposium proceedings*. Sous la direction de R. L. Hedden, S. J. Barras et J. E. Coster. Pages 105-108. Gen. tech. Rep. WO-27. U. S. Dep. Agric., For. Serv., Washington, D. C.:
- BEAN, J. L., BATZER, H. O. 1956. *A spruce budworm risk rating for the spruce fir types in the Lake States*. Tech. Note LS-453, 2 p. U. S. Dept. Agric., For. Serv., Lake States For. Exp. Stn., St. Paul, Minn.

- BÉLAND, M, Y. BERGERON, B. HARVEY et D. ROBERT. 1992. "Québec's ecological framework for forest management: a case study in Abitibi." *For. Ecol. Manage.* 49: 247-266.
- BERGERON, Y. 1991. "The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes." *Ecology* 72: 1980-1992.
- BERGERON, Y. et A. BOUCHARD. 1984. "Use of ecological groups in analysis and classification in a section of western Quebec." *Vegetatio* 56: 45-63.
- BERGERON, Y et D. GAGNON. 1987. "Age structure of red pine at its northern limit in Quebec." *Can. J. For. Res.* 17: 129-137.
- BERGERON, Y et M. DUBUC. 1989. "Succession in the southern part of the Canadian boreal forest." *Vegetatio* 79: 51-63.
- BERGERON, Y et J. BRISSON. 1990. "Fire regime in red pine stands at the northern limit of the species range." *Ecology* 71: 1352-1364.
- BERGERON, Y et P. R. DANSEREAU. 1993. "Predicting the composition of Canadian southern boreal forest at different fire cycles." *J. Veg. Sci.* 4: 1-6.
- BERGERON, Y, C. CAMIRÉ, A. BOUCHARD et P. GANGLOFF. 1982. "Analyse et classification des sols pour une étude écologique intégrée d'un secteur de l'Abitibi, Québec." *Géogr. Phys. Quat.* 36: 291-305.
- BLAIS, J. R. 1954. "The recurrence of spruce budworm infestation in the past century in the Lac Seul Area of Northwestern Ontario." *Ecology.* 35: 62-71.
- BLAIS, J. R. 1958. "Effects of defoliation by spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) on radial growth at breast height of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) and white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss.)." *For. Chron.* 34: 39-47.
- BLAIS, J. R. 1961. "Spruce budworm outbreaks in the Lower St. Lawrence and Gaspé regions." *For. Chron.* 37: 192-202.
- BLAIS, J. R. 1962. "Collection and analysis of radial growth data from trees for evidence of past spruce budworm outbreaks." *For. Chron.* 38: 474-483.
- BLAIS, J. R. 1964. "Account of a recent spruce budworm outbreak in the Laurentide Park region of Quebec and measures for reducing damage in future outbreaks." *For. Chron.* 40: 313-323.

- BLAIS, J. R. 1965. "Spruce budworm outbreaks in the past three centuries in the Laurentide Park, Quebec." *For. Sci.* 11: 130-138.
- BLAIS, J. R. 1968. "Regional variation in susceptibility of eastern North American forest to budworm attack based on history of outbreaks." *For. Chron.* 44: 17-23.
- BLAIS, J. R. 1981. "Mortality of balsam fir and white spruce following a spruce budworm outbreaks in the Ottawa river watershed in Quebec." *Can. J. For. Res.* 11: 620-629.
- BLAIS, J. R. 1983a. "Les forêts de la Côte-Nord au Québec sont-elles sujettes aux déprédations par la tordeuse?." *For. Chron.* 59: 17-20.
- BLAIS, J. R. 1983b. "Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada." *Can. J. For. Res.* 13: 539-547.
- BLAIS, J. R. 1985a. "Epidemiology of the spruce budworm in western Ontario: a discussion." *For. Chron.* 61: 494-498.
- BLAIS, J. R. 1985b. The ecology of the eastern spruce budworm: a review and discussion. In *Recent advances in spruce budworms research*. Sous la direction de C. J. Sanders, R. W. Stark, E. J. Mullins et J. Murphy. Pages 264-278. Proc. CANUSA Spruce Budworms Research Symp., 16-20, Sept. 1984, Bangor, ME. Can. For. Serv. Ottawa.
- BLAIS, J. R et L. ARCHAMBAULT. 1982. *Vulnérabilité du sapin baumier aux attaques de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec*. Rapport d'information LAU-X-51F, Centre de foresterie des Laurentides, Service canadien des forêts, Québec, 21 p.
- BLUM, B. M., MACLEAN, D. A. 1985. Potential silviculture, harvesting and salvage practices in Eastern North America. In *Recent advances in spruce budworms research*. Sous la direction de C. J. Sanders, R. W. Stark, E. J. Mullins et J. Murphy. Pages 264-278. Proc. CANUSA Spruce Budworms Research Symp., 16-20, Sept. 1984, Bangor, ME. Can. For. Serv. Ottawa.
- BROWN, C.E. 1970. *A cartographic representation of spruce budworm, Choristoneura fumiferana (Clem.), infestation in eastern Canada, 1909-1966*. Publ. 1263. Can. For. Serv.
- BROWN, M. W., KNIGHT, F. B., DIMOND, J. B., 1976. *Stand composition and susceptibility to spruce budworms epidemics*. Tech. Note 61. 4 p. Univ. Maine, Sci. For. Res.

- CARLSON, C. G., SCHMIDT, W. C., FELLIN, D. C., WULF, N. W. 1985. Silvicultural approaches to western spruce budworm management in the Northern U. S. Rocky Mountains. In *Recent advances in spruce budworms research*. Sous la direction de C. J. Sanders, R. W. Stark, E. J. Mullins et J. Murphy. Pages 281-297. Proc. CANUSA Spruce Budworms Research Symp., 16-20, Sept. 1984, Bangor, ME. Can. For. Serv. Ottawa, Ont.
- CONNELL, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: A model and evidence from field experiments. In *Ecology and evolution of communities*. Sous la direction de M. L. Cody et J. M. Diamond. Pages 460-490. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- COOK, E. R. 1985. "A time series analysis approach to tree ring standardization". Thèse de doctorat, Tucson, University of Arizona.
- COOK, E. R et L. A. KAIRIUKSTIS. 1990. *Methods of dendrochronology : Applications in the environmental sciences*. International Institute for Applied Systems Analysis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. 394 p.
- CRAIGHEAD, F. C. 1925. Relation between mortality of trees attacked by the spruce budworm (*Cacoecia fumiferana* Clem.) and previous growth. *J. Agric. Res.* 30: 541-555.
- CROOK, G. W, P. E. VEZINA et Y. HARDY. 1979. "Susceptibility of balsam fir to spruce budworm defoliation as affected by thinning." *Can. J. For. Res.* 9: 428-435.
- DANSEREAU, P R et Y. BERGERON. 1993. "Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec." *Can. J. For. Res.* 23: 25-32.
- DE GRANDPRÉ, L, D. GAGNON et Y BERGERON. 1993. "Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire." *J. Veg. Sci.* 4: 1-8.
- DIOTTE, M et Y. BERGERON. 1989. "Fire and the distribution of *Juniperus communis* L. in the boreal forest of Quebec, Canada." *J. Biogeo.* 16:91-96.
- DOUGLASS, A. E. 1939. "Crossdating in dendrochronology." *Journal of Forestry*, 39 (10), 825-832.
- DUPONT, A, L. BÉLANGER et J. BOUSQUET. 1991. "Relationships between balsam fir vulnerability to spruce budworm and ecological site conditions of fir stands in Central Quebec." *Can. J. For. Res.* 21: 1752-1759.
- ENVIRONMENT CANADA, 1982. *Canadian climate normals*. Canadian climate program. Environment Canada, Atmospheric Environment Service, Downsview, Ont.

- FELLIN, D. G., R. C. SHEARER et C. E. CARLSON. 1983. "Western spruce budworm in the Northern Rocky Mountains." *West. Wildl.* 9: 2-7.
- FERRO, D. N., R. B. CHAPMAN et D. R. PENMAN 1979. "Observations on insect microclimate and insect pest management". *Environ. Entomol.* 8: 1000-1003.
- FLEXNER, J. L., J. R. BASSETT, B. A. MONTGOMERY, G. A. SIMMONS ET J. A. WITTER. 1983. *Spruce-fir silviculture and the spruce budworm in the Lake States*. Hndbk. 83-2. 30 p. Mich. Coop. for. Pest Mgmt. Prog.
- FRITTS, H. C. 1976. *Tree rings and climate*. Academic Press, New-York. 567 p.
- GAGNON, R et Y. HARDY 1983. *Étude de l'épidémiologie de la tordeuse des bourgeons de l'épínnette*. Fac. For. Géo., Université Laval, 77 p.
- GAGNON, R et M. CHABOT 1988. "Un système d'évaluation de la vulnérabilité des peuplements à la tordeuse des bourgeons de l'épínnette: ses fondements, son implantation et son utilisation en aménagement forestier". *L'Aubelle* 67: 7-14.
- GRAHAM, S. A., ORR, L. W. 1940. *The spruce budworm in Minnesota*. Tech. bull. 142. 27 p. Univ. Minn. Agric. Exp. Sta.
- GRAYBILL, D. A. 1982. Chronology development and analysis. In *Climate from tree rings*. Sous la direction de M. K. Hughes, P. M. Kelly, J. R. Pilcher et V. C. Lamarche. Jr. Cambridge University Press, Cambridge, England. pp. 21-30.
- GREENBANK, D. O. 1956. "The role of climate and dispersal in the initiation of outbreaks of the spruce budworm in New-Brunswick. I. The role of climate." *Can. J. Zool.* 34: 453-476.
- GREENBANK, D. O. 1963. "Host species and the spruce budworm." *Mem. Entomol. Soc. Can.* 31: 219-223.
- GREENBANK, D. O, G. W. SCHAEFER et R. C. RAINEY. 1980. "Spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) moth flight and dispersal: new understanding from canopy observations, radar and aircraft." *Mem. Entomol. Soc. Can.* 110, 49 p.
- HADLEY, K. S et T. T. VEBLEN. 1993. "Stand response to western spruce budworm and Douglas-fir bark beetle outbreaks, Colorado Front Range." *Can. J. For. Res.* 23: 479-491.
- HARDY, Y. J, A. LAFOND et L. HAMEL. 1983. "The epidemiology of the current spruce budworm in Quebec." *For. Sci.* 29: 715-725.

- HARDY, Y. J., M. MAINVILLE et D. M. SCHMITT. 1986. *An atlas of spruce budworm defoliation in Eastern North America, 1938-80*. Misc. Publ. No. 1449, 52 p. USDA For. Serv., Coop. State Res. Serv.
- HARVEY, B et Y. BERGERON. 1989. "Site patterns of natural vegetation following clear-cutting in northwestern Quebec." *Can. J. For. Res.* 19: 1458-1469.
- HIX, D. M., B. V. BARNES, A. M. LYNCH et J. A. WITTER. 1987. "Relationships between spruce budworm damage and site factors in spruce-fir dominated ecosystems of western Upper Michigan." *For. Ecol. Manage.* 21: 129-140.
- HOLMES, R. L. 1983. "Computer-assisted quality control in tree ring dating and measuring." *Tree Ring Bulletin* 43: 69-78.
- HOLMES, R. L. 1992. *Dendrochronology program library, installation and program manual*. January 1992. Laboratory of Tree Ring Research, University of Arizona, Tucson.
- HOLMES, R. L., R. K. ADAMS et H. C. FRITTS. 1986. *Tree ring chronologies of western North America: California, Eastern Oregon, and Northern Great Basin, with procedures used in the chronology development work, including users manuals for computer programs COFECHA and ARSTAN*. Chronology series VI. Laboratory of Tree Ring Research, University of Arizona, Tucson.
- HUGHES, M. K., P. M. KELLY, J. R. PILCHER et V. C. LAMARCHE. 1982. *Climate from tree rings*. Cambridge University Press, Cambridge: 223 p.
- IVES, W. G. H. 1974. *Weather and outbreaks of the spruce budworm*. Nor-X-118, 28 p. Can. For. Serv.
- KETTELA, E. G. 1983. *Historique en cartes de la défoliation causée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'est de l'Amérique du Nord de 1967 à 1981*. Rapp. Inf. DPC-X14. Serv. Can. For. Cent. Rech. For. Marit.
- LAWRENCE, R. K et M. W. HOUSEWEART. 1981. *Impact of the spruce budworm in the Maine spruce-fir region 1975-1979*. Coop. For. Res. Unit, Res. Bull. 3. Sch. For. Resour., Univ. Maine, Orono. (Maine Agr. Exp. Sta. Misc. Rep. 250). 106 p.
- LAWTON, J. H. et D. R. STRONG 1981. "Community patterns and competition in folivorous insects". *Am. Nat.* 118: 317-333.
- LEGENDRE, L et P. LEGENDRE. 1984. *Écologie numérique. Tome 1 : Le traitement multiple des données écologiques*. Deuxième édition. Masson, Paris, et les Presses de l'Université du Québec.

- LYNCH, A. M et J. A. WITTER. 1985. "Relationships between balsam fir mortality caused by the spruce budworm and stand, site, and soils variables in Michigan's Upper Peninsula." *Can. J. For. Res.* 15: 141-147.
- LYNCH, A. M, J. A. WITTER et C. E. OLSON. 1983. Spruce budworm hazard-rating systems in the Lake States. In *Proceedings of the damage assessment working group*. Pages 62-68. CANUSA spruce budworms program, Env. Can., Can. For. Serv., 72 p.
- MACLEAN, D. A. 1979. *Spruce budworm-caused balsam fir mortality on the Cape Breton Highlands*. Inf. Rep. M-X-97. Can. For. Serv. Marit. For. Res. Cent.
- MACLEAN, D. A. 1980. "Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: a review and discussion." *For. Chron.* 56: 213-221.
- MACLEAN, D. A. 1982. *Vulnerability rating of forests in New-Brunswick and Nova-Scotia to budworm attack*. Inf. Rep. M-X-132. 21 p. Can. For. Serv., Marit. For. Res. Cent., Fredericton, N.B.
- MACLEAN, D. A. 1985. Effects of spruce budworm outbreaks on forest growth and yield. In *Recent advances in spruce budworms research*. Sous la direction de C. J. Sanders, R. W. Stark, E. J. Mullins et J. Murphy. Pages 148-175. Proc. CANUSA Spruce Budworms Research Symp., 16-20, Sept. 1984, Bangor, ME. Can. For. Serv. Ottawa, Ont.
- MACLEAN, D. A. et D. P. OSTAFF. 1989. "Patterns of balsam fir mortality caused by an uncontrolled spruce budworm outbreak." *Can. J. For. Res.* 19: 1087-1095.
- MARTINAT, P. J. 1987. The role of climatic variation and weather in forest insect outbreaks. In *Insect outbreaks. Part III : Biotic and abiotic factors in insect outbreaks*. Sous la direction de P. Barbosa et J. C. Schultz. Academic Press, Londres. 578 p.
- MCLINTOCK, T. F. 1948. *Evaluation of tree risk in the spruce-fir region of the Northeast*. Res. Pap. NE-16. 7 p. U. S. Dep. Agric., For. Serv., Northeast. For. exp. Sta., Upper Darby, PA.
- MILLER, C. A, D. C. EIDT et G. A. McDOUGALL. 1971. *Predicting spruce budworm development*. Bi-Monthly Research Notes. 27: 33-34. Canadian Department of Forestry.
- MOODY, B. H. 1981. Damage by the present outbreak to the forests of Newfoundland to 1979 - immature stands. In *Review of the spruce budworm outbreak in Newfoundland: its control and management implications*. Sous la direction de J. Hudak et A. G. Raske. Pages 47-48. Inf. Rep. N-X-205. Can. For. Serv., Nfld. For. Res. Cent., St. John's Nfld.

- MORIN, H et S. PAYETTE. 1986. "La dynamique récente des combes à neige du Golfe de Richmond (Québec nordique) : une analyse dendrochronologique." *Can. J. Bot.* 64: 2113-2119.
- MORIN, H et D. LAPRISE. 1990. "Histoire récente des épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du Lac Saint-Jean, Québec: une analyse dendrochronologique." *Can. J. For. Res.* 20: 1-8 .
- MORIN, H et R. GAGNON. 1990. *Dynamics of balsam fir populations in relation to recurrent spruce budworm outbreaks in the boreal forest of Quebec, Canada.* Tree rings and Environment International Dendrochronological Symposium, Sweden 3-9 sept.
- MORIN, H, D. LAPRISE et Y. BERGERON. 1993. "Chronology of spruce budworm outbreaks in the Lake Duparquet region, Abitibi, Québec." *Can. J. For. Res.* 23: 1497-1506.
- MORRIS, R. F. 1958. "A review of the important insects affecting the spruce-fir forest in the Maritime Provinces." *For. Chron.* 34: 159-189.
- MORRIS, R. F. 1963. "The development of prediction equations for the spruce budworm based on key-factor analysis". *Mem. Entomol. Soc. Can.* 31: 116-121.
- MORRIS, R. F et R. L. BISHOP. 1951. "A method of rapid forest survey for mapping vulnerability to spruce budworm damage." *For. Chron.* 27: 171-178.
- MORRIS, R. F et D. G. MOTT. 1963. "Dispersal and the spruce budworm." *Mem. Entomol. Soc. Can.* 31: 180-189.
- MOTT, D. G. 1980. *Spruce budworm protection in Maine.* Maine For. Rev. 13 (Summer): 26-33.
- PIENE, H. 1980. "Effects of insect defoliation on growth and foliar nutrients of young balsam fir." *For. Sci.* 26: 665-673.
- PILON, J. G et J. R. BLAIS. 1961. "Weather and outbreaks of the spruce budworm in the province of Quebec from 1939 to 1956." *Can. Entomol.* 93: 118-123.
- PRICE, P. W., C. E. BOUTON, P. GROSS, B. A. McPHERON, J. N. THOMPSON et A. E. WEIS 1980. "Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies". *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41-65.

- RASKE, A. G et M. ALVO. 1986. "Vulnerability of forest types to spruce budworm damage in Newfoundland : an empirical approach based on large sample size." *For. Ecol. Manage.* 15 : 31-42.
- ROWE, J. S. 1972. *Forest regions of Canada*. Environnement Canada, Ottawa, Canada.
- SAS INSTITUTE INC. 1985. *Sas User's Guide: Statistics*. 5th ed., SAS Institute Inc., Cary, NC, 956 p.
- SCHWEINGRUBER, F. H. 1989. *Tree rings: basics and applications of dendrochronology*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. Hollande. 276 p.
- SCHWEINGRUBER, F. H, H. ALBRECHT, M. BECK, J. HESSEL, K. JOOS, D. KELLER, R. KONTIC, K. LANGE, M. NIEDERER, C. NIPPEL, S. SPANG, A. SPINNLER, B. STEINER et A. WINKLER-SEIFERT. 1986. "Abrupte Zuwachsschwankungen in Jahrringabfolgen als oekologische indikatoren." *Dendrochronologia* 4 : 125-183.
- SEYMOUR, R. S. 1980. Vulnerability to spruce budworm damage and 100 year development of mixed red spruce-fir stands in north central Maine. Thèse de doctorat, New Haven, CT, University Yale 160 p.
- SHRODER, J. F. 1978. "Dendrogeomorphological analysis of mass movement on Table Cliffs Plateau, Utah." *Quat. Res.* 2:168-185.
- SOKAL, R. R et F. J. ROHLF, F. J. 1984. *Biometry*. 2^e éd. Freeman, New-York.
- STOKES, M. A et T. L. SMILEY. 1968. *An introduction to tree ring dating*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- STRONG, D. R. Jr. 1983. "Natural variability and the manifold mechanisms of ecological communities". *Am. Nat.* 122: 636-660.
- STRONG, D. R. Jr., J. H. LAWTON et R. SOUTHWOOD 1984. *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Blackwell, Oxford.
- SWAINE, J. M. et F. C. CRAIGHEAD. 1924. *Studies on the spruce budworm (Cacoella fumiferana Clem.)*. Part 1. A general account of the outbreaks, injury and associated insects. Tech. bull. 37(n.s.). 3-27. Can. Dep. Agric., Ottawa.
- SWETNAM, T. W., M. A. THOMPSON et E. K. SUTHERLAND. 1985. *Using dendrochronology to measure radial growth of defoliated trees*. Agricultural Handbook No. 639, U. S. Dep. Agric., Washington, D.C..

WITTER, J. A., D. OSTAFF et B. A. MONTGOMERY. 1984. Damage assessment. In *Managing the spruce budworm in eastern North America*. Sous la direction de D. M. Schmitt, D. G. Grimble et J. L. Searcy. Handb. 620. U. S. Dep. Agric., For. Serv., Washington, D. C. Agric.

YAMAGUSHI, D. K et G. L. ALLEN. 1992. "A new computer program for estimating the statistical significance of cross-dating positions for floating tree ring series." *Can. J. For. Res.* 22: 1215-1221.