



Université du Québec
à Chicoutimi

**Modélisation de la mortalité et de la perte du volume de bois dans les peuplements affectés
par l'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette**

Par Djidjoho Julien HOUNDODE

**Mémoire présenté à l'Université du Québec à Chicoutimi en vue de l'obtention du grade de
Maîtrise en Ressources renouvelables**

Québec, Canada

© Par Djidjoho Julien HOUNDODE, 2020

Résumé

Les coupes forestières contribuent au développement économique de plusieurs municipalités québécoises. Durant les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE ; *Choristoneura fumiferana* (Clem.)), ces coupes se concentrent principalement sur les peuplements défoliés pendant plusieurs années consécutives. La mortalité des arbres dans un peuplement peut résulter de plusieurs facteurs mais seuls la défoliation cumulative¹ et le pourcentage de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) dans les peuplements ont été retenus par les gestionnaires pour prédire la mortalité dans ces peuplements. Ces deux facteurs sont-ils suffisants pour prédire la mortalité de façon fiable dans les peuplements affectés par la TBE au nord du Lac Saint-Jean ?

L'objectif de l'étude est de développer un outil de prédiction du taux de mortalité des tiges et de la perte du volume de bois marchand en fonction des facteurs agissant sur la mortalité des arbres en période épidémique de la TBE.

Pour ce faire, nous avons sélectionné 58 peuplements au nord du Lac Saint-Jean en fonction de la composition forestière, de l'âge du peuplement, de la durée et de l'intensité de la défoliation. Dans chaque peuplement, les paramètres notés étaient le diamètre à 1,30 m, l'état des arbres (vivant ou mort) et la hauteur des arbres. L'âge des peuplements a été évalué avec la méthode classique de la dendrochronologie. La régression logistique a été utilisée afin de ressortir les facteurs qui ont eu un impact significatif sur les variables dépendantes (% d'arbre morts et % de perte en volume du bois).

Nos résultats ont montré une progression significative du taux de mortalité et du taux de perte en volume de bois du sapin baumier quand il y a une augmentation de l'âge du peuplement, de la durée et l'intensité de la défoliation. Par ailleurs dans un contexte de peuplements mixtes, il n'y a pas eu une progression significative du taux de la mortalité quand la proportion du sapin baumier augmente dans les peuplements. Par contre la proportion des autres espèces a eu un effet sur le taux de mortalité du sapin baumier. La défoliation cumulative, qui est utilisée par les gestionnaires pour combiner la durée et l'intensité de la défoliation, a aussi été significative dans le modèle de prédiction de la mortalité mais elle a été moins fiable par rapport à la défoliation cumulative détaillée². La meilleure prédiction de la mortalité du sapin baumier dans notre zone d'étude a eu une précision de 70% lorsqu'étaient pris en considération la défoliation cumulative détaillée, l'âge du peuplement et la proportion des autres espèces dans le peuplement.

La prise de décision pour la coupe de récupération dans les forêts touchées par les épidémies de la TBE doit inclure ces trois facteurs mentionnés. Aussi, nous recommandons que les coupes préventives aient lieu dans notre région d'étude à partir de 2 ans ou 3 ans de défoliation sévère selon qu'il s'agira de limiter la perte des tiges marchandes ou la perte en volume marchand à 10% dans les peuplements les plus vulnérables.

¹La défoliation cumulative est définie comme la somme des intensités annuelles de défoliation qu'a connu un peuplement sur une période de défoliation considérée.

²la défoliation cumulative détaillée est définie dans cette étude comme le facteur qui spécifie la fréquence des différents niveaux d'intensités annuelles de défoliation qu'a connu un peuplement sur une période de défoliation considérée.

TABLE DE MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	II
LISTE DES TABLEAUX.....	V
LISTE DES ABREVIATIONS.....	VIII
REMERCIEMENTS.....	IX
1. INTRODUCTION.....	1
1.1. Objectifs.....	4
1.2. Hypothèses.....	5
2. MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	5
2.1. Zone d'étude.....	5
2.2. Sélection des peuplements.....	6
2.3. Caractérisation des peuplements.....	7
2.4. Analyses.....	8
2.4.1. Analyse dendrochronologique.....	8
2.4.2. Estimation du volume des arbres.....	8
2.4.3. Analyse statistique.....	9
3. RÉSULTATS.....	11
3.1. Analyse descriptive des peuplements.....	11
3.2. Étude du taux de mortalité du sapin baumier.....	14
3.2.1. Les modèles de prédiction du taux de mortalité du sapin baumier.....	15
3.3. Étude du taux de perte en volume de bois du sapin baumier.....	19
3.3.1. Les modèles de prédiction du taux de perte en volume de bois du sapin baumier.....	20
4. DISCUSSION.....	24
4.1. Précision de la photo-interprétation vs caractérisation sur le terrain.....	24
4.2. Importance des facteurs influençant la mortalité du sapin baumier.....	25
4.2.1. La défoliation par la TBE.....	25
4.2.2. La composition forestière.....	26
4.2.3. L'âge du peuplement.....	27
5. CONCLUSION.....	28

6. BIBLIOGRAPHIE30

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Répartition des peuplements étudiés en fonction du type de sol, de la classe des pentes et du type de drainage.....	6
Tableau 2 : Le nombre de peuplements étudiés pour chaque combinaison de facteurs.....	7
Tableau 3 : Les facteurs impliqués dans chaque modèle	10
Tableau 4 : Nombre de peuplements selon les données cartographiques et selon les données du terrain	12
Tableau 5: Effectif des arbres échantillonnés dans cette étude en fonction des facteurs considérés	12
Tableau 6: Effectif des arbres échantillonnés en fonction des espèces et l'état de l'arbre	13
Tableau 7: Volume des arbres échantillonnés en fonction des espèces et l'état de l'arbre.....	13
Tableau 8 : Modèle de prédiction du taux de mortalité en utilisant uniquement le facteur défoliation par la TBE	15
Tableau 9 : Les différents modèles de prédiction du taux de mortalité du SAB durant l'actuelle épidémie de TBE.....	17
Tableau 10 : Modèle de prédiction du taux de perte en volume de bois utilisant uniquement le facteur défoliation par la TBE.....	20
Tableau 11 : Les différents modèles de prédiction du taux de perte en volume de bois durant l'actuelle épidémie de TBE	23

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Localisation de la zone d'étude	6
Figure 2 : Répartition des peuplements; A : par classe de pourcentage du SAB; B : par classe d'âge. % SAB \geq 75 = peuplement pur de SAB ; $50 \leq$ % SAB < 75 = peuplement mixte dominé par le SAB % SAB < 50 = peuplement mixte dominé par d'autres espèces	11
Figure 3 : Taux de mortalité du SAB en fonction de la durée et de l'intensité de la défoliation. La barre verticale représente l'erreur standard. Test de régression logistique : une différence significative est montrée par deux lettres différentes.....	14
Figure 4: Taux de mortalité du SAB en fonction de la classe d'âge et du % de SAB dans les peuplements. La barre verticale représente l'erreur standard. % SAB \geq 75 = peuplement pur de SAB ; $50 \leq$ % SAB < 75 = peuplement mixte dominé par le SAB % SAB < 50 = peuplement mixte dominé par d'autres espèces. Test de régression logistique : une différence significative est montrée par deux lettres différentes	15
Figure 5 : Les valeurs de l'AICc et de l'aire sous la courbe ROC en fonction du nombre de facteurs dans le modèle de prédiction du taux de mortalité du SAB	16
Figure 6 : Prédiction du taux de mortalité du SAB en fonction de la durée de défoliation sévère.	18
Figure 7 : Taux de perte en volume de bois du SAB en fonction de la durée et de l'intensité de la défoliation. Test de régression logistique : une différence significative est montrée par deux lettres différentes.....	19
Figure 8: Taux de perte en volume de bois du SAB en fonction de la classe d'âge et du pourcentage de SAB dans les peuplements. La barre verticale représente l'erreur standard. % SAB \geq 75 = peuplement pur de SAB ; $50 \leq$ % SAB < 75 = peuplement mixte dominé par le SAB % SAB <	

50 = peuplement mixte dominé par d'autres espèces. Test de régression logistique : une différence significative est montrée par deux lettres différentes.....20

Figure 9 : Prédiction du taux de perte en volume de bois du SAB en fonction de la durée de la défoliation sévère22

LISTE DES ABREVIATIONS

%	Pourcentage
AICc	Critère d'information d'Akaike corrigé
BOB	Bouleau blanc (<i>Betula papyrifera</i> Marshall)
Courbe ROC	Caractéristique de fonctionnement du récepteur ou caractéristique de performance (d'un test)
EPB	Épinette blanche (<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss)
EPN	Épinette noire (<i>Picea mariana</i> (Mill.) BSP)
PET	Peuplier faux-tremble (<i>Populus tremuloides</i> Michaux)
SAB	Sapin baumier (<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.)
TBE	Tordeuse des bourgeons de l'épinette (<i>Choristoneura fumiferana</i> (Clem.))

REMERCIEMENTS

Je tiens à présenter ma reconnaissance et mes vifs remerciements à toutes les personnes qui ont contribué généreusement de près ou de loin à la réalisation de cette étude et plus particulièrement à :

- Cornelia Krause, Professeure-chercheure à l'Université du Québec à Chicoutimi, qui a bien voulu encadrer ce mémoire. Elle n'a pas cessé de me soutenir dans la réalisation des différentes phases de cette étude. La qualité de cette étude doit beaucoup aux exigences de sa rigueur scientifique, à ses orientations, ses conseils et ses critiques pertinents. J'ai toujours pu compter sur son indéfectible appui. Qu'elle trouve à travers ces mots ma profonde reconnaissance pour sa disponibilité.
- Hubert Morin, Professeur-chercheur à l'Université du Québec à Chicoutimi, qui m'a accordé l'opportunité de faire partie de l'équipe de sa chaire de recherche. Ses commentaires et ses remarques pertinentes ont contribué à l'amélioration de ce document. Qu'il trouve ici l'expression de ma gratitude la plus distinguée.
- Sergio Rossi et Miguel Montoro Girona de l'honneur qu'ils m'ont fait en acceptant d'évaluer ce document.
- La société, Produits Forestiers Résolu, particulièrement à François Levesque de m'avoir fourni les données nécessaires pour la planification de mes travaux de terrain.
- David Edmond pour ses conseils lors de l'analyse des données.
- Jean-Guy Girard, Noëlle-Alexandra Morin, Rosalie Gagnon, Félix Gagnon, Noémie Gaudreault, Antoine Bouchard et Angie Chapdelaine, qui m'ont aidé lors de la collecte des données sur le terrain et la préparation des échantillons au laboratoire.
- Ma famille et mes collègues du laboratoire, particulièrement, Audrey Lemay pour leur soutien et leur encouragement.

1. INTRODUCTION

Au cours du temps, l'aménagement des forêts au Québec s'est raffiné en considérant les nouvelles connaissances sur la dynamique naturelle de ces forêts. La loi actuellement en vigueur sur l'aménagement durable des forêts québécoises préconise que les forêts soient aménagées selon les approches écosystémiques (LADTF 2013), afin d'avoir une ressemblance entre les peuplements aménagés et les peuplements naturels (Grenon *et al.* 2010). Cette nouvelle façon de faire nécessite une connaissance approfondie de la dynamique spatio-temporelle naturelle des peuplements forestiers et des différents besoins des usagers de la forêt (Grenon *et al.* 2010). Cette vision est concrétisée à travers un plan d'aménagement forestier intégré qui est élaboré par le ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) en concertation avec la table locale de gestion intégrée des ressources et du territoire (TGIRT) (MFFP 2020a). Ce plan contient les orientations sylvicoles et le volume annuel du bois qui peut être prélevé dans le respect de la possibilité forestière (LADTF 2013). Cependant, les stratégies recommandées dans ce plan d'aménagement durable peuvent être substituées aux stratégies de récupérations spéciales dans les peuplements affectés par des perturbations naturelles (MFFP 2020a). En effet, en raison des risques de pertes importantes de la matière ligneuse, la priorité de coupe peut être accordée aux peuplements affectés par une perturbation naturelle qui est susceptible d'entraîner la mortalité des arbres (MFFP 2020a). Mais l'efficacité d'un plan d'aménagement spécial repose sur une meilleure connaissance du mode d'action de chaque perturbation naturelle.

Les perturbations naturelles que connaissent les forêts québécoises sont souvent les feux de forêts, les chablis et les épidémies d'insectes (Blais 1981; MacLean 2016; Harvey 2018). Contrairement aux feux de forêts, les insectes défoliateurs prennent quelques années avant d'entraîner la mortalité de leur hôte. Parmi les insectes nuisibles, on retrouve la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE; *Choristoneura fumiferana* (Clem.)) qui constitue un redoutable défoliateur des peuplements résineux (Régnière et Nealis 2007; Régnière *et al.* 2012; Navarro *et al.* 2018). L'aire de répartition naturelle de ce défoliateur coïncide avec l'aire de distribution de ses hôtes (Lumley et Sperling 2011). L'insecte se retrouve sur une grande partie du territoire canadien et sur une petite partie du nord-est des États-Unis (Lumley et Sperling 2011). La partie est du Canada, particulièrement la province du Québec, a été beaucoup touchée durant cette épidémie avec une superficie de 13

millions d'hectares affectés en 2020 (MFFP 2020b). Les épidémies de la TBE sont cycliques et apparaissent dans une période qui varie entre 30 et 40 ans (Morin *et al.* 2007; Navarro *et al.* 2018). D'une épidémie de TBE à autre, il y a une variation dans la sévérité des régions affectées (Gray 2008; Navarro *et al.* 2018). La perte économique liée à la mortalité des hôtes de la TBE au Québec lors des éclosions des années 1970 se situait entre 139 et 238 millions de mètres cubes de bois (Boulet *et al.* 1996). Les épidémies de la TBE ayant eu lieu au cours du 20^e siècle ont été plus sévères que celles du 19^e siècle parce qu'elles ont affecté plus de régions (Gray 2008; MFFP 2015; Navarro *et al.* 2018). Il se pourrait même qu'à cause du réchauffement climatique, la menace de la TBE progresse et s'intensifie vers les peuplements d'épinettes du Nord qui étaient auparavant épargnés (Gray 2008; Régnière *et al.* 2012; Navarro *et al.* 2018).

Les larves de la TBE en se nourrissant du feuillage de l'hôte réduisent leur capacité à faire la photosynthèse et à produire l'énergie suffisante pour sa survie (Fournier 2009; Caron 2013). Pour cette raison, la défoliation par la TBE est considérée comme le facteur le plus important qui déclenche la mortalité des arbres en période épidémique de la TBE (Pothier *et al.* 2012). Son impact est souvent décrit dans la littérature sous forme de durée et intensité de la défoliation (Krause *et al.* 2012; Bouchard 2015; Deslauriers *et al.* 2015; MFFP 2015; MFFP 2019).

Comme la TBE est une espèce univoltine, c'est-à-dire que son cycle se répète chaque année (Neau 2014), ses hôtes sont susceptibles de subir des défoliations successives durant l'épidémie (MFFP 2015; MFFP 2016). La durée de la défoliation est importante à cause de l'effet cumulatif de la défoliation et le manque répétitif de biomasse photosynthétique (Fournier 2009; Krause *et al.* 2012; Deslauriers *et al.* 2015) qui ont comme conséquence la mortalité du sapin baumier (SAB; *Abies balsamea* (L.) Mill.) (MacLean 1980; Fournier 2009; MFFP 2015; MacLean 2016). La mortalité est souvent observée dans les peuplements de SAB après quatre années de défoliation (MacLean 1980; MacLean 2016).

L'intensité de la défoliation décrit la quantité du feuillage consommée annuellement par les larves (MFFP 2015; Rahimzadeh-Bajgiran *et al.* 2018). Selon la classification de MFFP, l'intensité de la défoliation est considérée comme faible (cote = 1), modérée (cote = 2) ou sévère (cote = 3) selon qu'il s'agit respectivement d'une perte du feuillage annuelle inférieure à 35%, comprise entre 35% et 70%, ou supérieure à 70% (MFFP 2015). Un arbre qui subit une défoliation sévère répétitive

meurt plus tôt qu'un arbre qui subit une défoliation modérée répétitive (Fournier 2009; MFFP 2015).

Étant donné que les conditions environnementales, comme le climat, peuvent changer d'une année à l'autre, l'intensité de la défoliation peut aussi être variable. En effet, la pression exercée par le défoliateur sur ses hôtes dépend aussi des conditions climatiques (Régnière *et al.* 2012). Ainsi pour tenir compte de cette variabilité de l'intensité dans les modèles de prédiction de la mortalité, on peut décider d'utiliser soit l'intensité moyenne annuelle suivie de la durée de la défoliation ou soit la défoliation cumulative ou encore la défoliation cumulative détaillée. La défoliation cumulative est la somme des intensités annuelles de défoliation sur une période de défoliation considérée (MFFP 2019). La défoliation cumulative détaillée précise sur une période de défoliation considérée, la fréquence des différents niveaux d'intensités de défoliation qu'a connu un peuplement.

L'espèce et l'âge des arbres sont également des facteurs importants qui influencent la mortalité des arbres dans un peuplement affecté par la TBE (MacLean 1980; Fournier 2009; MacLean 2016). Les conifères susceptibles à la défoliation de la TBE sont ceux dont les bourgeons éclosent durant la phase d'alimentation des larves (Rossi *et al.* 2008; Neau 2014). Il s'agit de l'épinette blanche (EPB ; *Picea glauca* (Moench) Voss), du SAB, de l'épinette rouge (*Picea rubens* Sargent) et de l'épinette noire (EPN ; *Picea mariana* (Mill.) B.S.P) (MFFP 2015). Mais le SAB reste son hôte le plus vulnérable (MacLean 1980; Hennigar *et al.* 2008; MacLean 2016). Les peuplements mixtes de SAB connaissent moins de mortalité que les peuplements purs de SAB (Colford-Gilks *et al.* 2012; Pothier *et al.* 2012; Zhang *et al.* 2020). La vulnérabilité du SAB est due au fait que l'éclosion de ses bougeons coïncide mieux avec la phase d'alimentation des larves de la TBE (Neau 2014). L'EPN par exemple, résiste plus à cause d'un manque de synchronisation entre l'émergence des larves et le débourrement des bougeons (Nealis et Regniere 2004; Pothier *et al.* 2012). De plus, les peuplements d'EPN se situent plus au nord où les étés sont plus frais et courts, ce qui défavorise le développement du papillon (De Grandpré *et al.* 2014).

Quant à l'âge du peuplement il a été constaté que les peuplements matures sont plus vulnérables (MacLean 1980; Fournier 2009; MFFP 2015). À la fin d'une épidémie, dans les peuplements de SAB, on peut dénombrer environ 85% d'arbres matures morts contre 42% de jeunes arbres morts

(MacLean 1980). De même, dans les peuplements d'épinettes noires qui sont plus résistants à la défoliation de la TBE, on peut avoir 36% d'arbres matures morts contre 13% de jeunes arbres morts (Fournier 2009).

1.1. Problématique

Durant les épidémies de la TBE, les arbres commencent à mourir dans les peuplements affectés au bout de quelques années de défoliation sévère (MacLean et Ostaff 1989; MacLean 2016; MFFP 2019). Comme les produits issus des arbres morts sont de faible qualité (Binotto et Locke 1981; Basham 1986; Barrette 2013; Barrette *et al.* 2015), les industriels récoltent principalement les arbres vivants et abandonnent les arbres morts en forêts.

De ce fait, le ministère recommande aux industriels de récupérer de façon préventive les bois affectés par la TBE afin d'éviter une mortalité importante dans les peuplements. D'après la prédiction du ministère, les peuplements les plus vulnérables à la défoliation de la TBE peuvent être récupérés à partir de cinq ans de défoliation sévère ou quand la cote cumulative atteint 15 (MFFP 2019). Il est estimé que c'est à ce moment que ces peuplements peuvent présenter un signe évident de mortalité (MFFP 2019) et le taux de mortalité devrait être inférieur à 10% (MFFP 2015). Toutefois, en arrivant sur le terrain, l'industrie constate à plusieurs reprises que le taux de mortalité est supérieur à ce qui a été prévu dans ces conditions.

Comme très peu d'études ont été consacrées à la progression de la mortalité des arbres en fonction des différents facteurs de vulnérabilité dans un peuplement affecté par la TBE durant l'épidémie actuelle, la réalisation d'un tel travail permettra d'alimenter les gestionnaires dans la planification des coupes préventives.

1.1. Objectifs

L'objectif général de l'étude est le développement d'un outil de prédiction du taux de mortalité des tiges et du taux de perte en volume de bois marchand durant la période épidémique de la TBE.

Les objectifs spécifiques se présentent comme suit :

- ❖ Évaluer le taux de mortalité et le taux de perte en volume du bois du SAB en fonction de la durée et l'intensité de défoliation par la TBE ;

- ❖ Comparer la fiabilité de la défoliation cumulative (somme des intensités de défoliation) par rapport à la défoliation cumulative détaillée (fréquence des intensités de défoliation) ;
- ❖ Évaluer l'influence de la composition forestière et de l'âge du peuplement sur le taux de mortalité et le taux de perte en volume de bois du SAB ;

1.2. Hypothèses

- Les modèles utilisant la défoliation cumulative détaillée (fréquence des intensités de défoliation) seraient plus fiables que les modèles utilisant la défoliation cumulative (somme des intensités de défoliation).
- Le taux de mortalité et le taux de perte en volume de bois augmenteraient avec le pourcentage de SAB dans les peuplements (Pothier et Mailly 2006; Pothier *et al.* 2012; MFFP 2019).
- Le taux de mortalité et le taux de perte en volume de bois augmenteraient avec l'âge des peuplements (MacLean 1980; MacLean 2016).

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1. Zone d'étude

La zone d'étude est située dans l'est du Canada, dans la province de Québec. Elle est localisée dans les domaines bioclimatiques de la sapinière à bouleau blanc (BOB) (*Betula papyrifera* Marshall) et de la pessière à mousses (figure 1). Le climat est continental. Les étés sont courts et chauds, tandis que les hivers sont longs et très froids. La température annuelle varie de -23,9 ° C (janvier) à 23,7 ° C (juillet) avec une moyenne de 1,9 ° C (MELCC 2020). Les précipitations annuelles peuvent dépasser 800 mm avec environ 650 cm sous forme de neige (MELCC 2020).

Les peuplements étudiés sont répartis sur une superficie approximative de 2000 km² et sont localisés au nord du lac Saint-Jean. La majorité se trouve sur des sols podzoliques où le terrain est plat (pente <5%) (tableau 1). Le drainage est généralement bon dans la plupart des peuplements et moyen dans certains peuplements.

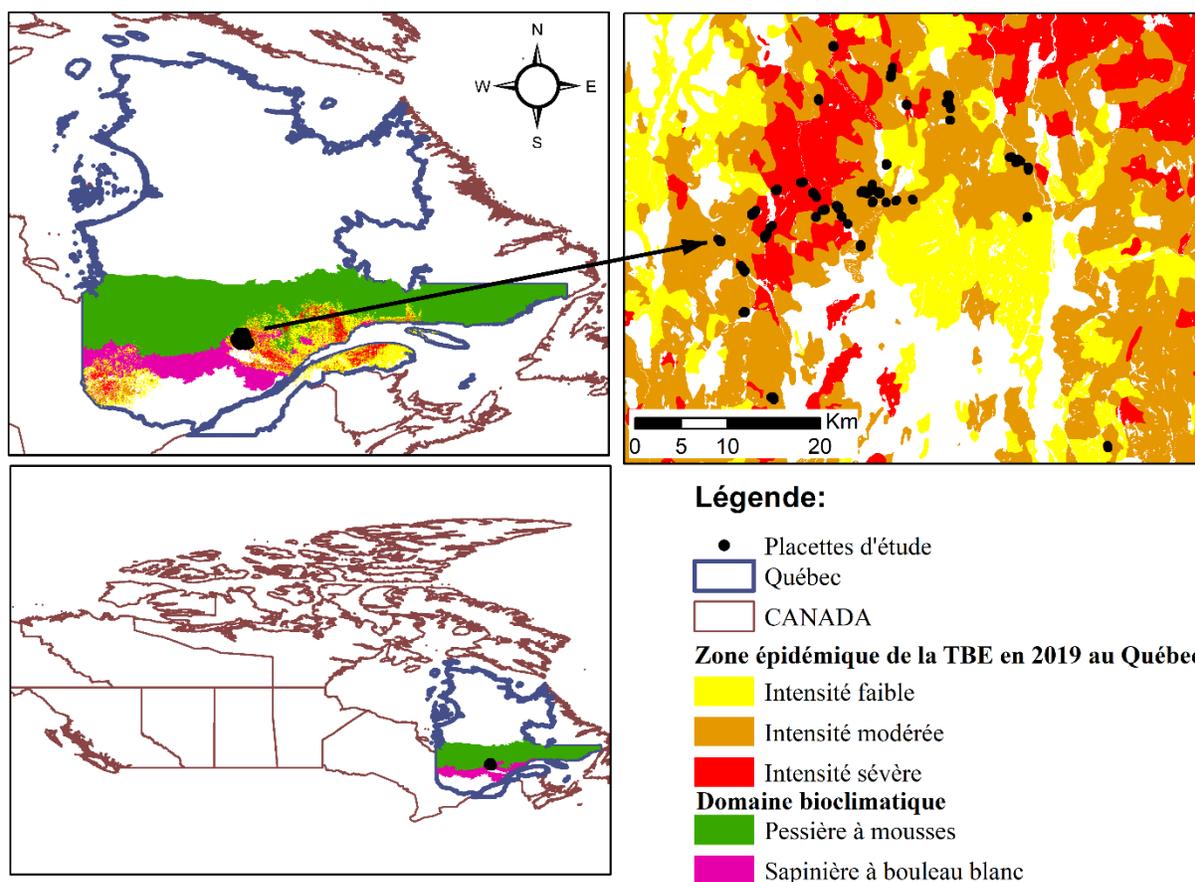


Figure 1 : Localisation de la zone d'étude

Cette carte a été élaborée dans le cadre de cette étude en utilisant les données provenant du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs

Tableau 1 : Répartition des peuplements étudiés en fonction du type de sol, de la classe des pentes et du type de drainage

Caractéristiques du milieu		Nombre de peuplements
Sols	Podzoliques	41
	Organiques	15
	Autres	2
Pente (%)	< 5	41
	> 5 et < 15	11
	> 15	6
Drainage	Bon	38
	Moyen	14
	Mauvais	6

2.2. Sélection des peuplements

Les données utilisées pour la sélection des peuplements proviennent de la base de données cartographiques du ministère (MFFP). Les peuplements ont été sélectionnés en fonction du pourcentage de SAB dans les peuplements, l'âge du peuplement, l'intensité de défoliation et la durée de défoliation (tableau 2). Lors de la sélection, nous avons également noté pour chaque peuplement sélectionné, la défoliation cumulative et la défoliation cumulée détaillée.

Initialement nous avons prévu explorer deux peuplements pour chaque combinaison de facteurs mais lors des travaux de terrain, certains peuplements ont été inaccessibles et finalement 58 peuplements ont été explorés (tableau 2).

Tableau 2 : Le nombre de peuplements étudiés pour chaque combinaison de facteurs.

Pourcentage de SAB	Âge du peuplement (ans)	Intensité de défoliation	Durée de défoliation					Total
			2 ans	3 ans	4 ans	5 ans	6 ans	
[50-75[peuplement mixte	[30-60[Modérée	1	2	1	1	2	7
		Sévère	NA	2	2	1	2	7
	[60-90[Modérée	2	2	1	1	1	7
		Sévère	NA	2	2	1	2	7
> 75 peuplement pur	[30-60[Modérée	2	1	2	2	1	8
		Sévère	NA	2	2	2	2	8
	[60-90[Modérée	1	2	2	2	1	8
		Sévère	NA	2	1	1	2	6
Total			6	15	13	11	13	58

NA : Peuplement inaccessible

2.3. Caractérisation des peuplements

Dans chaque peuplement, trois placettes circulaires ayant un rayon de 11,28 m et une superficie de 400 m² (MNR 1994) ont été analysées afin de mieux caractériser la variabilité à l'intérieur d'un peuplement. Selon le point d'observation du MFFP, nous avons noté la pente, le type de sol et le drainage afin de décrire le milieu. Ensuite, pour chaque arbre qui se trouvait dans la placette d'inventaire, on a noté la hauteur de la tige, le diamètre à 1,30 m, et l'état de l'arbre (vivant, mort ou mort cassé).

Dans chaque peuplement, des carottes ou des rondelles de 20 SAB ont été récoltés systématiquement. La récolte a inclus les SAB vivants et morts, leur nombre étant proportionnel aux pourcentages du SAB vivant et mort dans le peuplement.

2.4. Analyses

2.4.1. Analyse dendrochronologique

L'âge des arbres échantillonnés et la date de mortalité des arbres morts ont été déterminés en se basant sur les rondelles et les carottes prélevées à la base des arbres (Fritts 1972). Pour ce faire nous avons suivi la méthodologie classique de la dendrochronologie qui consiste dans un premier temps à faire le séchage des échantillons ramenés du terrain, le sablage des rondelles avec des papiers de grain et la coupe de surface des carottes afin de rendre visible les cernes de croissance (Fritts 1972). Ensuite nous avons mesuré de façon semi-automatique leur largeur (précision de 0,1mm) avec le logiciel WinDENDRO (Regent Instruments Inc.) afin d'obtenir le patron de croissance des arbres échantillonnés. Le logiciel Past 5 (SCIEM – Scientific Engineering & Manufacturing) a été utilisé pour interdater visuellement les arbres en se basant sur leur patron de croissance et une chronologie de croissance de référence. L'interdatation visuelle a été par la suite validée de façon statistique avec le logiciel COFECHA (Holmes 1983). Ces étapes de l'interdatation nous ont permis de vérifier s'il y avait des cernes manquants ou discontinus dans nos données et de les corriger afin de s'assurer de l'année exacte de la formation de chaque cerne de croissance (Côté 2004; Navarro 2013).

Connaissant l'année de la formation de la moelle, nous avons déduit l'âge des arbres. En absence de la moelle, nous avons estimé approximativement de façon visuelle, le nombre de cernes marquants pour atteindre la moelle avant de calculer l'âge des arbres. Ensuite nous avons établi l'histogramme de fréquence des classes d'âges à intervalle de 5 ans en se basant sur l'âge des individus constituant chaque peuplement. La classe d'âge la plus élevée a été considérée comme l'âge du peuplement. À travers ces histogrammes nous avons aussi remarqué que 94% des peuplements étudiés sont équiennes, c'est-à-dire, qu'ils sont constitués d'arbres qui ont le même âge (données non présentées).

2.4.2. Estimation du volume des arbres

Le volume des arbres a été estimé à l'aide des tarifs de cubages commerciaux élaborés par le ministère en utilisant le diamètre à 1,3 m et la hauteur des arbres (Perron 2003). Les tarifs de cubages utilisés pour chaque espèce sont présentés ci-dessous :

Sapin baumier (SAB) (<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.)	$VMB = 12,5379 - 0,07977 D^2 - 7,7592402 H + 0,73319 DH + 0,018520 D^2H$
Épinette noire (EPN) (<i>Picea mariana</i> (Mill.) B.S.P)	$VMB = -16,8426 + 3,0880499 D - 4,3988304 H + 0,2454040 H^2 + 0,0261688 D^2H$
Épinette blanche (EPB) (<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss)	$VMB = -24,989 + 4,9031 D - 0,2137 D^2 - 4,6912003 H + 0,33143DH + 0,03131 D^2H$
Peuplier faux-tremble (PET) (<i>Populus tremuloides</i> Michaux)	$VMB = -1,5881596 H + 0,0358535 D^2H$
Bouleau blanc (BOB) (<i>Betula papyrifera</i> Marshal)	$VMB = 1,2173 - 2,7952299 H + 0,1275970 DH + 0,03278430 D^2H$

VMB = Volume marchand brut ; H= hauteur ; D = diamètre à 1.30 m

2.4.3. Analyse statistique

Pour les analyses statistiques, les variables dépendantes utilisées étaient le taux de mortalité du SAB et le taux de perte en volume de bois du SAB. Les variables indépendantes étaient l'âge du peuplement, la composition forestière (% SAB, % épinettes, % feuillus) et la défoliation par la TBE. La défoliation par la TBE était considérée dans cette étude comme un seul facteur qu'on a exprimé de trois façons différentes à savoir : la durée et l'intensité de la défoliation, la défoliation cumulative ou la défoliation cumulative détaillée

Les modèles d'estimation du taux de mortalité du SAB sont issus de l'ajustement de la régression logistique nominale à nos données (eq.1). La régression logistique nominale a été choisie car le taux de mortalité est issue d'une variable nominale catégorielle dichotomique (arbre mort ou arbre vivant) (Douma et Weedon 2019).

Pour les modèles d'estimation du taux de perte en volume de bois du SAB, le taux de perte en volume de bois étant une proportion issue de deux variables continues, il n'y a pas de consensus dans la littérature sur la méthode appropriée pour la modélisation de ces types de données (Warton et Hui 2011; Shi *et al.* 2013; Douma et Weedon 2019). Il a été recommandé dans certaines études d'appliquer la méthode des moindres carrés avec la transformation arcsinus (Jones 1994) ou avec la transformation logit (Warton et Hui 2011). D'autres auteurs proposent d'appliquer la distribution bêta (Douma et Weedon 2019) ou la régression logistique (Shi *et al.* 2013; Wilson *et al.* 2013;

MFFP 2019). Nous avons testé toutes ces méthodes et la méthode de la régression logistique (Eq.1) s'ajustait mieux aux données.

$$\text{Eq.1 : Taux de mortalité/ taux de perte en volume du bois} = \frac{\exp(a_1x_1+a_2x_2+\dots+anx_n)}{1+\exp(a_1x_1+a_2x_2+\dots+anx_n)}$$

Avec a1, a2... an : les constantes du modèle ; x1, x2 ...xn : les facteurs du modèle

Lors de l'élaboration des modèles, nous avons commencé avec les modèles simples à un seul facteur (défoliation par la TBE). Cette première étape nous a permis de tester l'efficacité des trois façons d'exprimer la défoliation par la TBE et de choisir la meilleure.

Ensuite nous avons introduit de façon progressive les facteurs secondaires en commençant par le facteur jugé indispensable dans les modèles existants, le pourcentage de SAB (Pothier et Mailly 2006; Pothier *et al.* 2012; MFFP 2019). Ensuite nous avons introduit d'autres facteurs comme l'âge du peuplement et le pourcentage des feuillus ou le pourcentage d'épinettes afin d'évaluer leur importance dans le modèle (tableau 3).

Tableau 3 : Les facteurs impliqués dans chaque modèle

Numéro du modèle	Nom des facteurs impliqués
1	Défoliation par la TBE
2	Défoliation par la TBE et % SAB
3	Défoliation par la TBE, % SAB et âge du peuplement
4	Défoliation par la TBE, % SAB, âge du peuplement et % épinettes (EPN et EPB) ou % feuillus (BOB et PET)

Les modèles élaborés ont été évalués en utilisant le critère d'information d'Akaike corrigé (AICc) et l'aire sous la courbe ROC. Le meilleur modèle est celui qui minimise les valeurs de l'AICc (Pieugueu 2016) et maximise les valeurs d'aire sous la courbe ROC (Daigle 2002) . Les données ont été traitées avec le logiciel JMP Pro14 (SAS Institute Inc.).

3. RÉSULTATS

3.1. Analyse descriptive des peuplements

Le pourcentage de SAB est réparti de façon inégale dans l'ensemble des peuplements étudiés (figure 2 A). Sur les 58 peuplements explorés, 16% sont des peuplements purs de SAB (plus de 75% de SAB), 53% sont des peuplements mixtes à dominance de SAB et 31% sont des peuplements mixtes dominés par d'autres espèces (figure 2 A).

L'âge des peuplements varie de 20 ans à 120 ans. Il y a eu 69% de peuplements matures (âge > 60 ans) et 31 % de peuplements jeunes (âge < 60 ans) (figure 2 B).

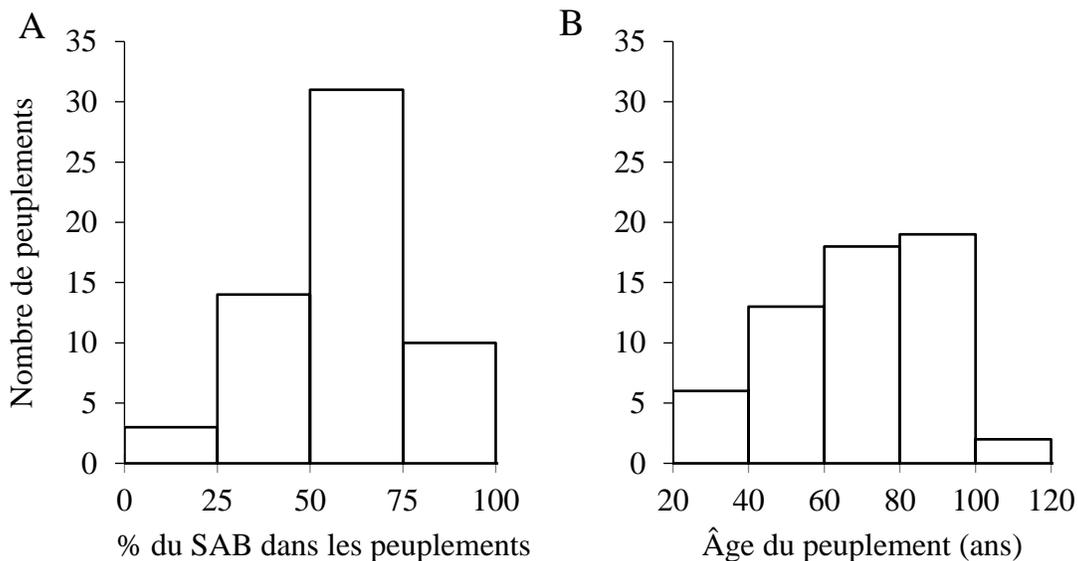


Figure 2 : Répartition des peuplements; A : par classe de pourcentage du SAB; B : par classe d'âge. % SAB \geq 75 = peuplement pur de SAB ; $50 \leq$ % SAB < 75 = peuplement mixte dominé par le SAB % SAB < 50 = peuplement mixte dominé par d'autres espèces

Si nous comparons les données du terrain aux données issues de la carte écoforestière, on constate qu'il y a une différence entre les données issues de la photo-interprétation et les données récoltées au terrain (tableau 4). Une proportion de 40% des peuplements considérés jeunes par le photo-interprète étaient en réalité matures. Aussi, 70% des peuplements qui ont été considérés purs au niveau carte écoforestière ont été reclassés mixtes sur le terrain.

Tableau 4 : Nombre de peuplements selon les données cartographiques et selon les données du terrain

Type de peuplements	Nombre de peuplements classés selon les données cartographiques du MFFP	Nombre de peuplements classés selon les données du terrain
Jeunes	30	18
Matures	28	40
Purs	30	9
Mixtes	28	49

MFFP : Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs

Nous avons mesuré 10651 arbres dans l'ensemble des peuplements (tableau 5). Il y a une bonne répartition des tiges selon les différents facteurs. En moyenne, 184 individus par peuplement ont été caractérisés. La densité moyenne des peuplements équivaut à 2077 tiges/ha dont 1097 tiges/ha pour le SAB, 563 tiges/ha pour les épinettes et 418 tiges/ha pour les feuillus (tableau 6). Presque 85% des arbres ont été classés vivants sur le terrain, 9% morts avec leur tige encore intacte et 6% morts avec leur tige cassée. En ce qui concerne le SAB, le pourcentage des arbres vivants est de 80%, 13% des arbres sont morts avec leur tige encore intacte et 8% sont morts avec leur tige déjà cassée.

Tableau 5: Effectif des arbres échantillonnés dans cette étude en fonction des facteurs considérés

Composition forestière	Âge du peuplement	Intensité de défoliation	Durée de la défoliation					Total
			2 ans	3 ans	4 ans	5 ans	6 ans	
SAB pur	Jeune	Modérée	217	364	185	141	387	1294
		Sévère		450	234	302	516	1502
	Mature	Modérée	437	344	149	158	203	1291
		Sévère		553	278	193	271	1295
SAB Mixte	Jeune	Modérée	414	268	343	285	297	1607
		Sévère		82	400	308	299	1089
	Mature	Modérée	321	353	210	428	205	1517
		Sévère		352	75	291	338	1056
Total			1389	2766	1874	2106	2516	10651

Tableau 6: Effectif des arbres échantillonnés en fonction des espèces et l'état de l'arbre

Espèces	État de l'arbre			total (tiges/ha)	Arbres morts %
	Vivant	Mort	Mort cassé		
	(tiges/ha)	(tiges/ha)	(tiges/ha)		
SAB	879	137	81	1097	20
EPN	394	15	9	418	6
EPB	136	7	2	145	6
BOB	153	20	27	200	23
PET	207	6	4	218	5
Total	1769	184	123	2077	15

Globalement, les peuplements analysés présentent un taux de perte en volume de bois de 14% (tableau 7). Les deux espèces ayant un taux plus élevé de perte en volume de bois sont le SAB et le BOB avec respectivement une perte 18% et 36%.

Tableau 7: Volume des arbres échantillonnés en fonction des espèces et l'état de l'arbre

Espèces	État de l'arbre			Volume total (m ³ /ha)	Taux de perte en volume de bois %
	Vivant	Mort	Mort cassé		
	(m ³ /ha)	(m ³ /ha)	(m ³ /ha)		
SAB	93	12	8	113	18
EPN	53	2	1	55	5
EPB	27	1	0	28	4
BOB	15	4	5	24	36
PET	34	2	1	37	9
Total	222	20	15	257	14

3.2. Étude du taux de mortalité du sapin baumier

Les analyses suivantes incluent uniquement le SAB et nous avons retiré les arbres morts cassés car la mortalité de ces arbres date probablement d'une épidémie antérieure à l'épidémie en cours.

Dans les peuplements étudiés, le pourcentage des arbres morts pour le SAB a augmenté quand la durée et l'intensité de la défoliation augmentent (figure 3) et le taux de mortalité a augmenté fortement dans les peuplements à partir de la 5^e année de défoliation. Il a atteint 12,3% à 5 ans de défoliation modérée (figure 3) et 21,8% à 5 ans de défoliation sévère (figure 3).

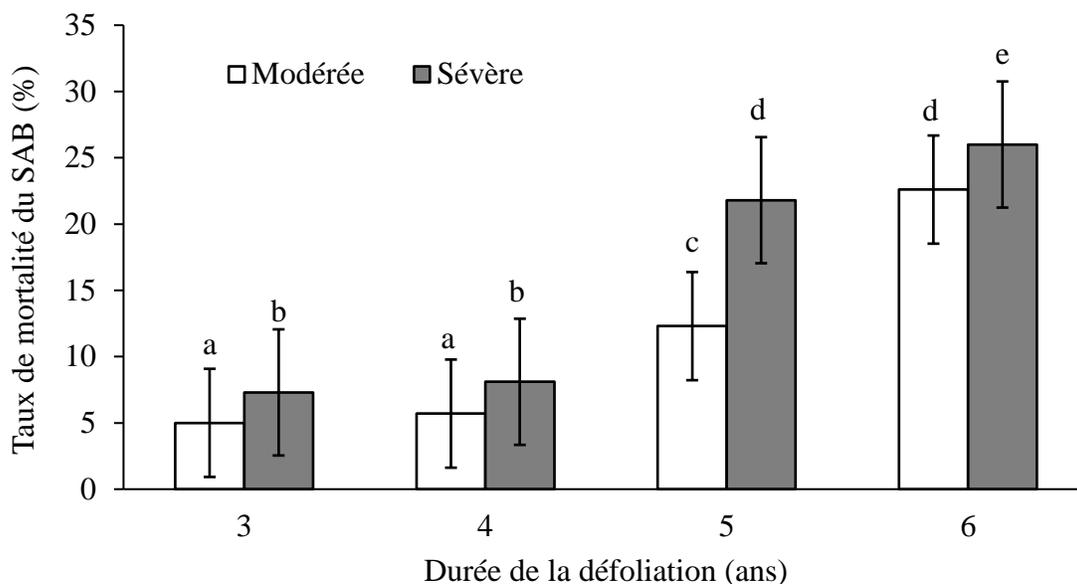


Figure 3 : Taux de mortalité du SAB en fonction de la durée et de l'intensité de la défoliation. La barre verticale représente l'erreur standard. Test de régression logistique : une différence significative est montrée par deux lettres différentes.

Dans les peuplements ayant un âge qui varie entre 20 ans et 79 ans, le taux de mortalité a augmenté progressivement avec l'âge peuplement pour atteindre plus que 15% dans la classe d'âge 60-80. Mais les vieux peuplements âgés de plus de 80 ans ont connu un taux de mortalité en dessous de 13% (figure 4 A).

Une augmentation du pourcentage du SAB dans les peuplements n'a pas entraîné une augmentation du taux de mortalité de cette espèce (figure 4 B).

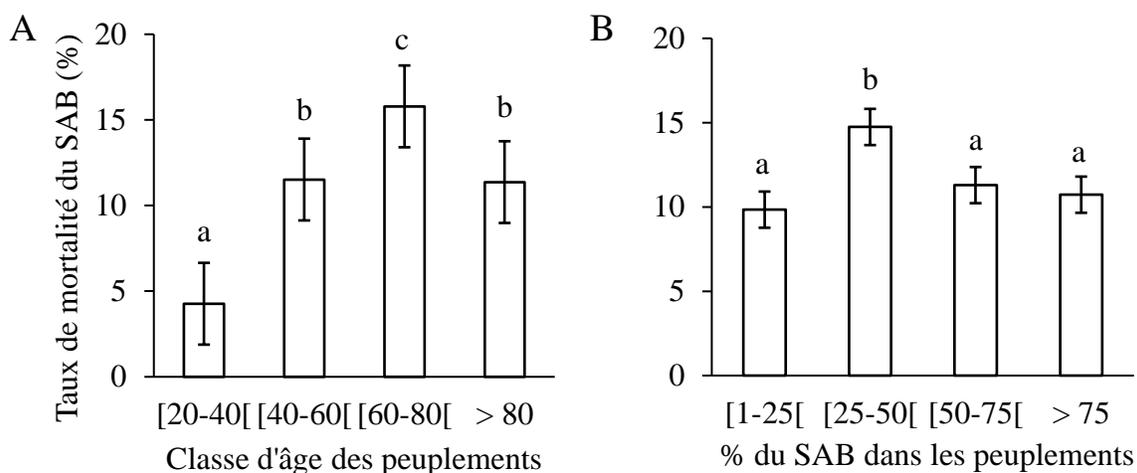


Figure 4: Taux de mortalité du SAB en fonction de la classe d'âge et du % de SAB dans les peuplements. La barre verticale représente l'erreur standard. % SAB \geq 75 = peuplement pur de SAB ; 50 \leq % SAB < 75 = peuplement mixte dominé par le SAB % SAB < 50 = peuplement mixte dominé par d'autres espèces. Test de régression logistique : une différence significative est montrée par deux lettres différentes

3.2.1. Les modèles de prédiction du taux de mortalité du sapin baumier

La défoliation cumulative détaillée a été la variable qui a donné la plus petite valeur de l'AICc au modèle (tableau 8). Elle est donc le meilleur paramètre pour exprimer la défoliation par la TBE.

Tableau 8 : Modèle de prédiction du taux de mortalité en utilisant uniquement le facteur défoliation par la TBE

Numéro du modèle	Variables du modèle	Significativité du modèle		
		χ^2	P-Valeur	AICc
N1	Durée et Intensité de la défoliation	256	<0,0001	4727
N2	Défoliation cumulative	238	<0,0001	4742
N3	Défoliation cumulative détaillée	337	<0,0001	4720

Des corrélations significatives et positives ont été obtenues entre le taux de mortalité du SAB et des facteurs comme la défoliation cumulative détaillée, l'âge du peuplement et le pourcentage des épinettes (EPN et EPB ; tableau 9). Une corrélation significative et négative a été obtenue entre le taux de mortalité du SAB et le pourcentage des feuillus (BOB et PET). Quant au facteur pourcentage du SAB, il ne devient significatif qu'avec l'introduction de l'âge du peuplement et du

pourcentage des épinettes dans les modèles et sa relation est positive avec le taux de mortalité du SAB.

L'introduction d'un nouveau facteur dans le modèle a diminué les valeurs de l'AICc à l'exception de l'introduction du % du SAB dans le modèle (figure 5 A), ce qui nous révèle que l'âge du peuplement et le pourcentage des épinettes ou le pourcentage des feuillus ont amélioré la fiabilité du modèle.

En se basant sur les valeurs de l'aire sous la courbe ROC, la probabilité que le modèle discrimine correctement les arbres morts et les arbres vivants passe de 66% si on utilise uniquement la défoliation cumulative détaillée à 70% si on introduit l'âge du peuplement et le pourcentage des épinettes ou le pourcentage des feuillus dans le modèle (figure 5 B).

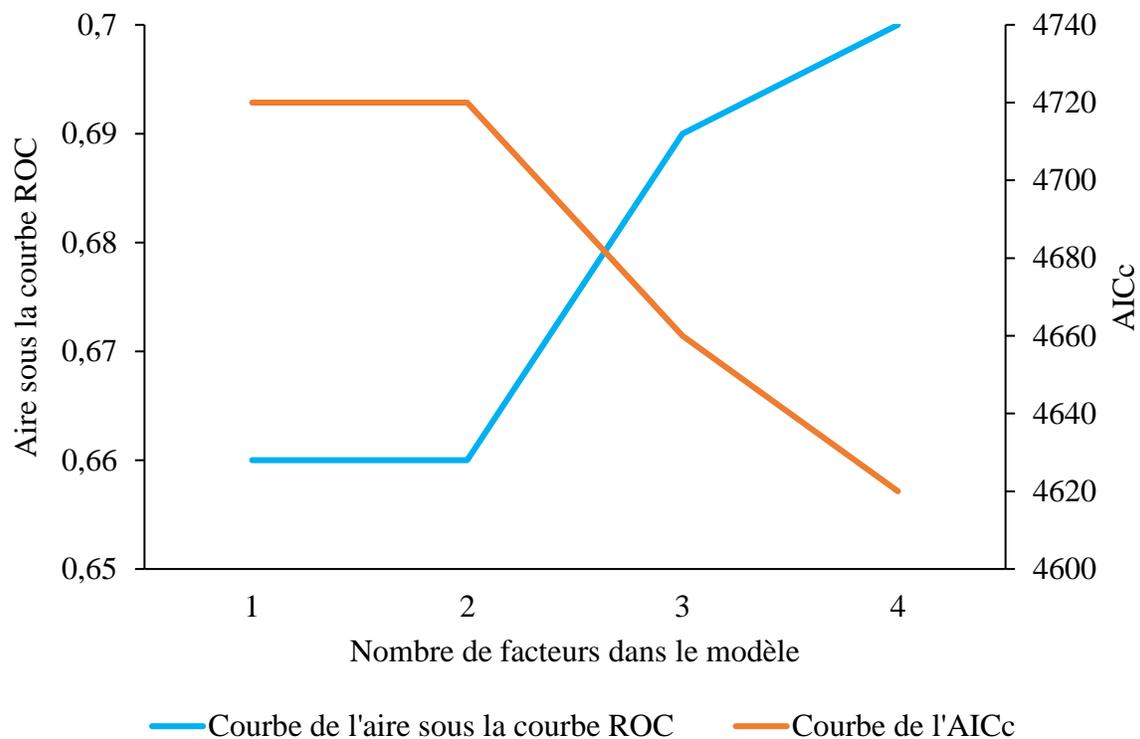


Figure 5 : Les valeurs de l'AICc et de l'aire sous la courbe ROC en fonction du nombre de facteurs dans le modèle de prédiction du taux de mortalité du SAB

1 : Défoliation cumulative détaillée ; 2 : Défoliation cumulation détaillée et % SAB

3 : Défoliation cumulative détaillée, % SAB et âge du peuplement ;

4 : Défoliation cumulative détaillée, % SAB, âge du peuplement et % Épinettes/% Feuillus

Le meilleur modèle d'estimation du taux mortalité du SAB élaboré pour notre zone d'étude est présenté ci-dessous (Eq2).

$$\text{Eq2 : Taux mortalité} = \frac{\exp(-6,7 + 0,50*Ncote3 + 0,34*Ncote2 + 0,34*Ncote1 + 0,015*Age_peul + 0,02*\%SAB + 0,026*\%Ep)}{1 + \exp(-6,7 + 0,50*Ncote3 + 0,34*Ncote2 + 0,34*Ncote1 + 0,015*Age_peul + 0,02*\%SAB + 0,026*\%Ep)}$$

Tableau 9 : Les différents modèles de prédiction du taux de mortalité du SAB durant l'actuelle épidémie de TBE

Nombre de facteurs dans le modèle	Facteurs des modèles							Significativité du modèle		
	Constante	Défoliation cumulative détaillée			Pourcentage de SAB	Âge du peuplement	Pourcentage des épinettes	Pourcentage des feuillus	χ^2	P-Valeur
		Ncote3	Ncote2	Ncote1						
1	-4,05***	0,50***	0,55***	0,304***					337	***
2	-4,17***	0,50***	0,55***	0,29***	0,002				529	***
3	-5,87***	0,58***	0,50***	0,36***	0,005*	0,02***			466	***
4a	-6,7***	0,50***	0,34***	0,30***	0,02***	0,015***	0,026***		429	***
4b	-4,19***	0,50***	0,34***	0,30***	-0,003	0,015***		-0,025***	429	***

Sans * P > 0,05 (non significatif) ; * P ≤ 0,05 (significatif) ; ** P ≤ 0,01 (hautement significatif) ; *** P ≤ 0,001 (très hautement significatif)

N : nombre, Cote3: défoliation sévère, Cote2: défoliation modérée, Cote1: défoliation faible

a et b signifient respectivement que le 4^e facteur est le pourcentage des épinettes (EPN et EPB) et le pourcentage des feuillus (BOB et PET)

La simulation de la mortalité du SAB à l'aide des modèles élaborés a montré que le taux de mortalité des tiges du SAB dans un peuplement constitué de 75% de SAB est plus important au niveau de la combinaison sapin-épinette qu'au niveau de la combinaison sapin-feuillus (figure 6 C et D). De même, le peuplement âgé de 70 ans a connu un taux de mortalité plus élevé que le peuplement âgé de 30 ans (figure 6 B, C et D). Un taux de mortalité des tiges du SAB de 10% peut être prédit à 2,5 ans de défoliation sévère ou à 4,8 ans de défoliation sévère en fonction des caractéristiques du peuplement impliquées dans le modèle de prédiction.

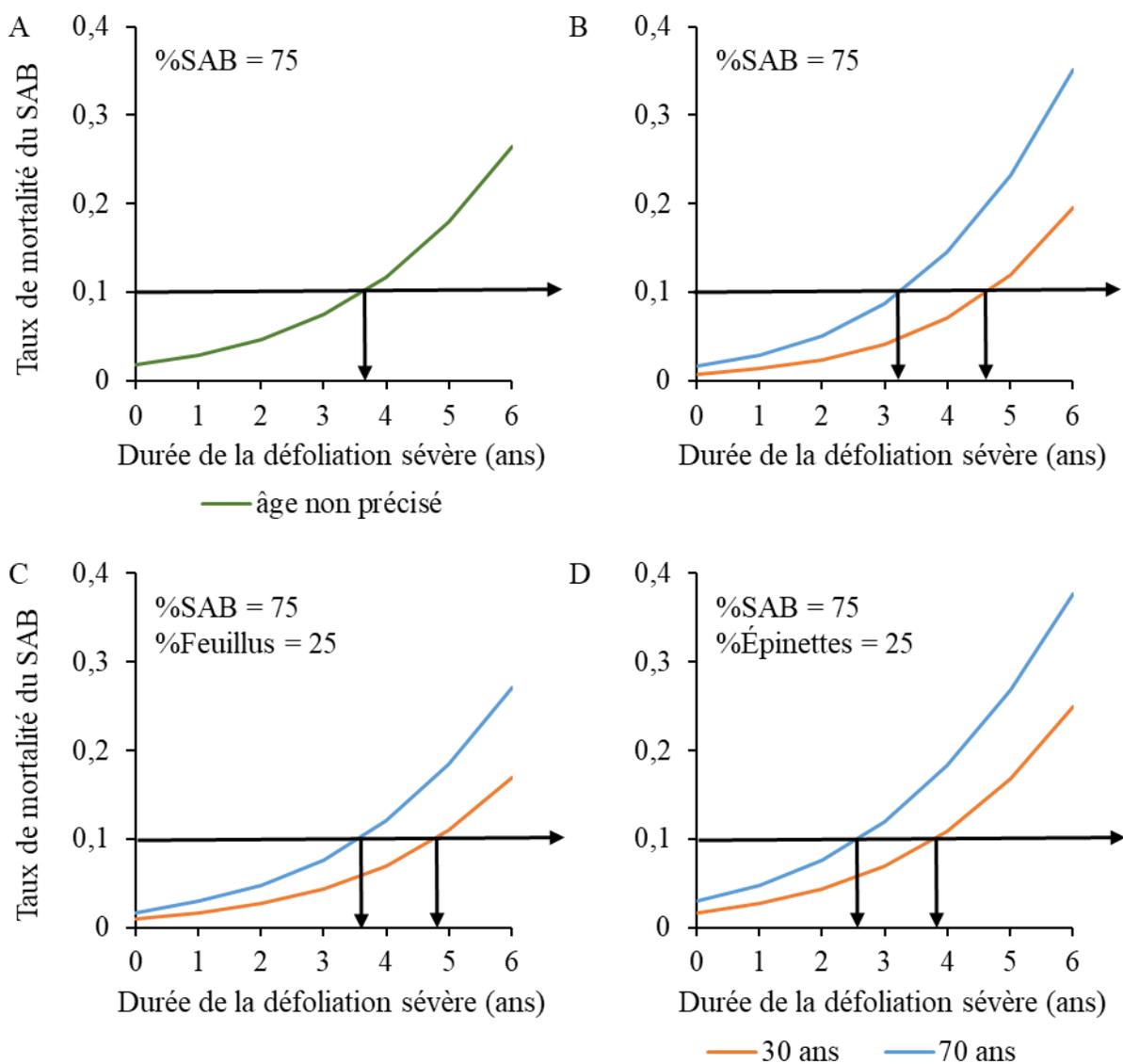


Figure 6 : Prédiction du taux de mortalité du SAB en fonction de la durée de défoliation sévère.

3.3. Étude du taux de perte en volume de bois du sapin baumier

Dans les peuplements étudiés, le taux de perte en volume de bois du SAB a augmenté quand la durée et l'intensité de la défoliation augmentaient (figure 7). Le volume du peuplement a connu une perte de plus de 10% à 5 ans de défoliation modérée et de 19% à 5 ans de défoliation sévère (figure 7). Le taux de perte en volume de bois augmentait encore après 6 années de défoliation.

Le taux de perte en volume de bois du SAB n'a pas varié significativement entre les classes d'âges comprises entre 20 ans et 79 ans ($P > 0,05$), mais les peuplements ayant plus de 80 ans ont connu une perte en volume du bois significativement plus importante que les autres classes d'âges ($P < 0,05$; figure 8 A).

Une augmentation du pourcentage de SAB dans les peuplements n'a pas entraîné une augmentation significative du taux de perte en volume du bois du SAB (figure 8 B).

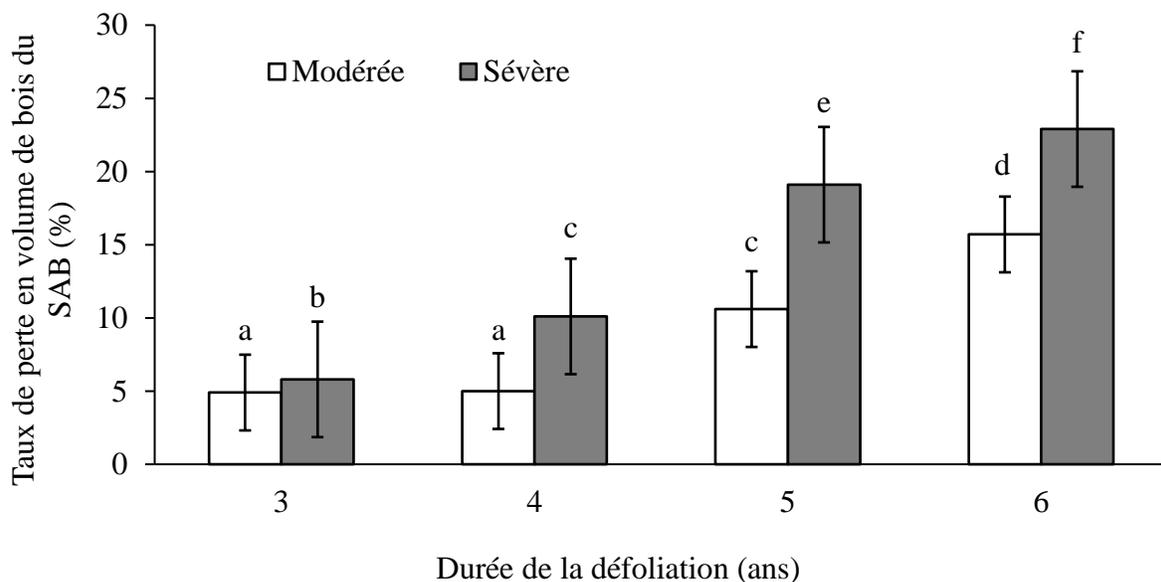


Figure 7 : Taux de perte en volume de bois du SAB en fonction de la durée et de l'intensité de la défoliation. Test de régression logistique : une différence significative est montrée par deux lettres différentes

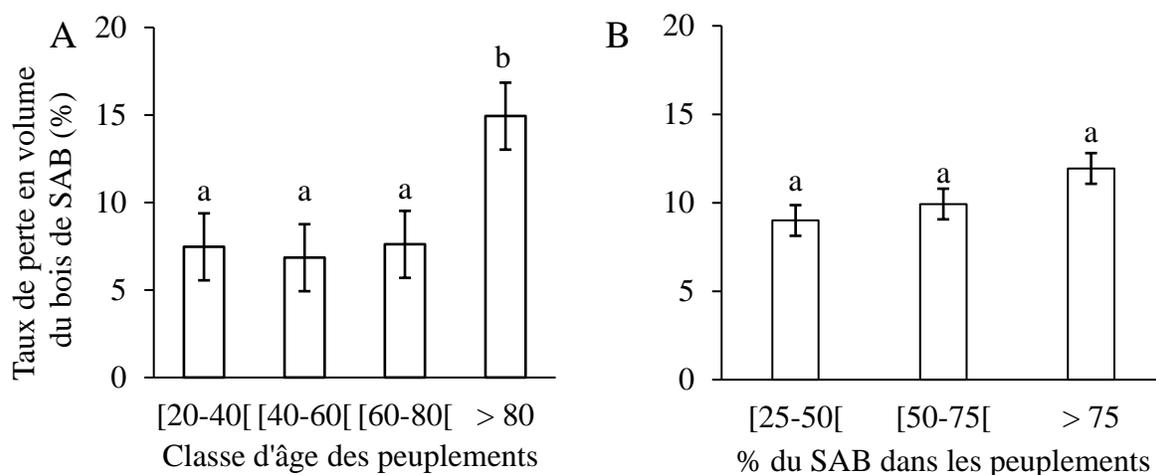


Figure 8: Taux de perte en volume de bois du SAB en fonction de la classe d'âge et du pourcentage de SAB dans les peuplements. La barre verticale représente l'erreur standard. % SAB \geq 75 = peuplement pur de SAB ; $50 \leq$ % SAB < 75 = peuplement mixte dominé par le SAB % SAB < 50 = peuplement mixte dominé par d'autres espèces. Test de régression logistique : une différence significative est montrée par deux lettres différentes

3.3.1. Les modèles de prédiction du taux de perte en volume de bois du sapin baumier

Le modèle du taux de perte en volume de bois utilisant la défoliation cumulative détaillée comme variable a eu la plus petite valeur de l'AICc alors que celui qui utilise la défoliation cumulative comme variable a eu la plus grande valeur de l'AICc (tableau 10). La défoliation cumulative détaillée a été le meilleur paramètre pour exprimer la défoliation par la TBE.

Tableau 10 : Modèle de prédiction du taux de perte en volume de bois utilisant uniquement le facteur défoliation par la TBE

Numéro du modèle	Variables du modèle	Significativité du modèle		
		χ^2	P-Valeur	AICc
N4	Durée et Intensité de la défoliation	38	<0,0001	-222
N5	Défoliation cumulative	41	<0,0001	-217
N6	Défoliation cumulative détaillée	47	<0,0001	-224

Des corrélations significatives et positives ont été obtenues entre le taux de perte en volume du bois de SAB et des facteurs comme l'intensité sévère, l'intensité modérée, l'âge du peuplement et le pourcentage des épinettes (EPN et EPB) (tableau 11). Une corrélation significative et négative a

été obtenue entre le taux de mortalité du SAB et le pourcentage des feuillus (BOB et PET). Quant au facteur pourcentage du SAB, il ne devient significatif avec une corrélation positive que quand on introduit le pourcentage des épinettes dans le modèle.

La défoliation faible n'a pas été significative dans le modèle de prédiction du taux de perte en volume du bois de SAB. Aussi l'âge du peuplement devient non significatif avec l'introduction du pourcentage des épinettes ou du pourcentage des feuillus dans le modèle (tableau 11).

L'introduction de certains facteurs dans le modèle n'a pas significativement diminué les valeurs de l'AICc comme c'était le cas au niveau du modèle de prédiction du taux de mortalité des arbres du SAB. En effet, l'introduction du pourcentage de SAB dans le modèle a fait augmenter les valeurs de l'AICc et l'introduction de l'âge du peuplement dans le modèle a maintenu la même valeur de l'AICc que le modèle à un facteur. C'est seulement le pourcentage des épinettes ou le pourcentage des feuillus qui a fait baisser la valeur de l'AICc (tableau 11).

La simulation du taux de perte en volume de bois du SAB à l'aide des modèles élaborés a montré que le taux de perte en volume de bois du SAB, comparativement au taux de mortalité des tiges du SAB varie moins en fonction des différents paramètres étudiés (figure 9). Il n'y a pas de différence significative du taux de perte en volume de bois entre le peuplement âgé de 70 ans et le peuplement âgé de 30 ans (figure 9 B et C). La présence des feuillus diminue le taux de perte en volume de bois du SAB (figure 9 C) et ce taux augmente en présence des épinettes dans le peuplement (figure 9 D). Un taux de perte en volume de bois du SAB de 10% peut être prédit à 3,6 ans de défoliation sévère ou à 5 ans de défoliation sévère en fonction des caractéristiques du peuplement impliquées dans le modèle de prédiction (figure 9).

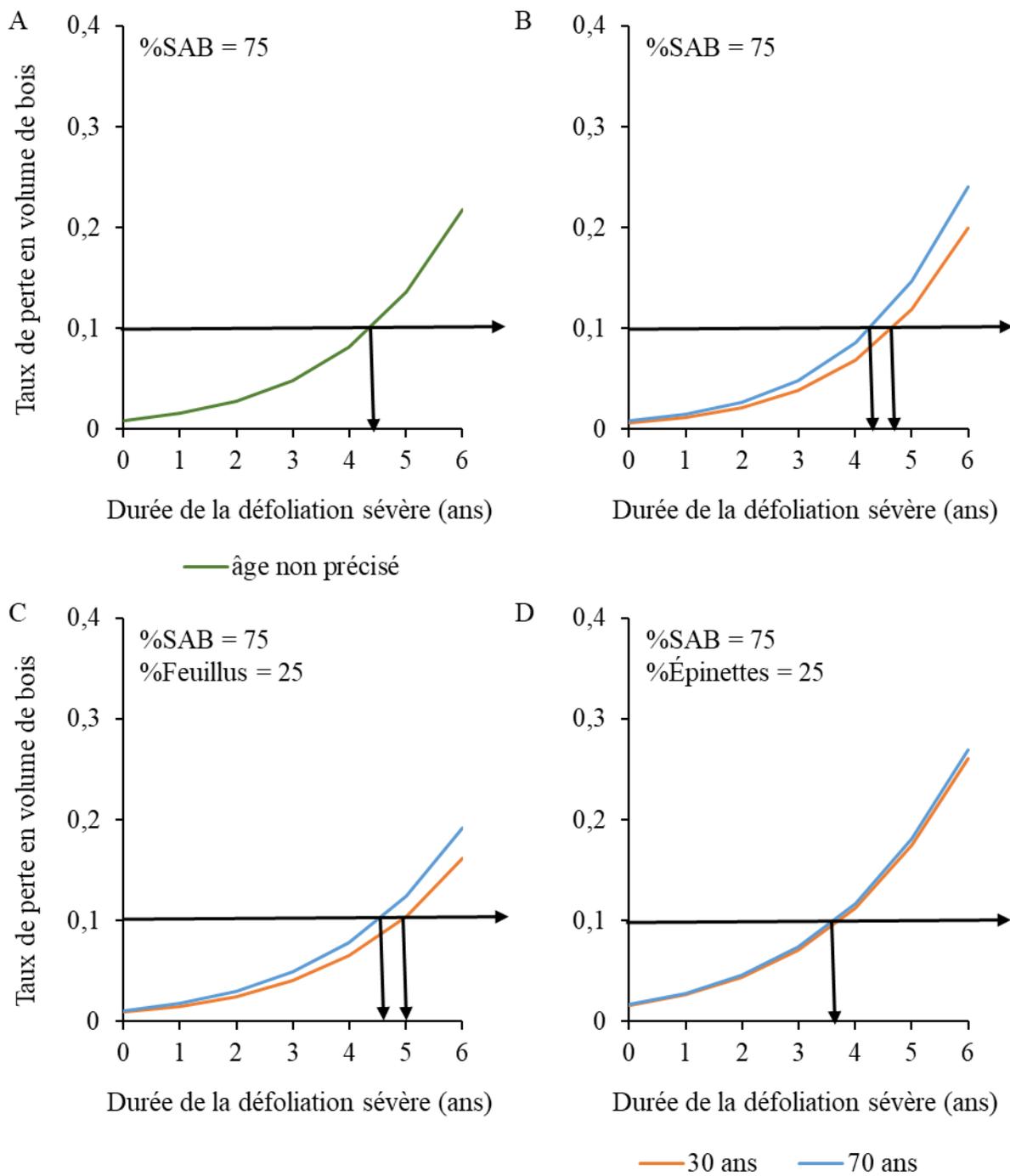


Figure 9 : Prédiction du taux de perte en volume de bois du SAB en fonction de la durée de la défoliation sévère

Le meilleur modèle d'estimation du taux de perte en volume de bois du SAB élaboré pour notre zone d'étude est présenté ci-dessous (Eq3).

$$\text{Eq3 : Taux de perte en volume du bois} = \frac{\exp(-8,17 + 0,41 \cdot \text{durée} + 0,71 \cdot \text{intensité} + 0,02 \cdot \%SAB + 0,026 \cdot \%Ep)}{1 + \exp(-8,17 + 0,41 \cdot \text{durée} + 0,71 \cdot \text{intensité} + 0,02 \cdot \%SAB + 0,026 \cdot \%Ep)}$$

Tableau 11 : Les différents modèles de prédiction du taux de perte en volume de bois durant l'actuelle épidémie de TBE

Numéro du modèle	Facteurs des modèles						Significativité du modèle				
	Constante	Défoliation par la TBE			Pourcentage de SAB	Âge réel du peuplement	Pourcentage des épinettes	Pourcentage des feuillus	AICc	χ^2	P-Valeur
		Défoliation cumulée détaillée									
		Ncote3	Ncote2	Ncote1							
1	-4,47***	0,57***	0,59***	0					-224	47	***
2	-4,42***	0,57***	0,59***	0,003	0				-222	47	***
3	-5,23***	0,61***	0,57***	0,08	0	0,01*			-224	51	***
4a	-6,13***	0,51***	0,38*	0,03	0,020*	0	0,02*		-227	57	***
4b	-3,78***	0,51***	0,38*	0,03	-0,004	0,005		-0,02*	-227	57	***

Sans * P > 0,05 (non significatif) ; * P ≤ 0,05 (significatif) ; ** P ≤ 0,01 (hautement significatif) ; *** P ≤ 0,001 (très hautement significatif)

N : nombre, Cote3: défoliation sévère, Cote2: défoliation modérée, Cote1: défoliation faible

a et b signifient respectivement que le 4^e facteur est le pourcentage des épinettes (EPN et EPB) et le pourcentage des feuillus (BOB et PET)

4. DISCUSSION

4.1. Précision de la photo-interprétation vs caractérisation sur le terrain

La gestion forestière en période épidémique de la TBE est difficile, surtout quand il s'agit de planifier les coupes forestières. Il faut avoir un outil capable de faciliter l'identification des peuplements vulnérables et prioritaires à une coupe de récupération (MFFP 2019).

Les informations qui permettent de caractériser les peuplements en vue de la planification d'une coupe forestière, proviennent des cartes écoforestières (Thompson *et al.* 2007; MFFP 2019). Or, ces cartes, ayant été élaborées à partir de la photo-interprétation suivie d'une vérification au terrain via des placettes, ne sont qu'une abstraction de la réalité et comportent parfois des erreurs (Gjertsen 2007; Magnussen et Russo 2012; Chaieb *et al.* 2015). En effet, le réseau de placettes pour tout le Québec comporte 12570 placettes (Melo *et al.* 2017). Les distances entre les placettes sont d'environ 5 km dans la forêt tempérée et 16 km dans la forêt boréale (Melo *et al.* 2017). Étant donné que ces distances sont grandes, on peut manquer de précision dans l'interprétation des caractéristiques des peuplements situés entre les placettes. Cela peut justifier la différence constatée entre les données tirées des cartes écoforestières et les données récoltées au terrain (tableau 4). En effet, nous avons observé une sous-estimation de l'âge de 70% des peuplements et la confusion entre peuplements purs et mixtes. Dans d'autres études, une erreur importante a aussi été trouvée en comparant les données du terrain et les données photo-interprétées surtout en ce qui concerne l'identification des espèces et de leur âge (Leckie et Gillis 1995; Potvin *et al.* 1999; Thompson *et al.* 2007; Magnussen et Russo 2012). Les erreurs associées à la photo-interprétation des peuplements mixtes sont souvent fréquentes à cause de la sous-estimation des espèces en sous étage et de la surestimation des espèces dominantes (Thompson *et al.* 2007). En effet, l'interprétation des images se fait en se basant sur la couverture de la canopée (Thompson *et al.* 2007).

Ces inexactitudes pourraient fausser la prédiction des modèles qui utilisent les données contenues dans ces cartes comme les variables explicatives. Ainsi il serait trop optimiste de se baser entièrement sur des données photo-interprétées pour planifier de façon efficace les coupes préventives en période épidémique de la TBE. En effet, un manque de précision dans ces données

peut faire qu'on orientera les interventions sylvicoles vers un peuplement qui n'est pas en réalité prioritaire (Thompson *et al.* 2007).

4.2. Importance des facteurs influençant la mortalité du sapin baumier

4.2.1. La défoliation par la TBE

D'après les résultats issus de la présente étude, le SAB a connu une mortalité de plus de 10% à 5 ans de défoliation modérée et sévère (figure 3). Des taux de mortalité plus élevés ont été obtenus pour les SAB sévèrement défoliés. Cela sous-entend que cinq ans de défoliation modérée et sévère commencent à être très stressants pour ce résineux (MacLean 1980; MFFP 2015; MacLean 2016). Cela s'explique par l'effet de la défoliation sur la physiologie de l'arbre (Ericsson *et al.* 1980; Caron 2013; Deslauriers *et al.* 2015). Une défoliation d'intensité modérée ou sévère peut entraîner respectivement une perte de 35% à 75% ou plus de 75% des jeunes aiguilles de l'année (MFFP 2015). Les aiguilles de l'année en cours assurent plus de 35% des activités photosynthétiques de l'arbre (Fournier 2009). Ainsi, la réduction de la surface photosynthétique de l'arbre par la TBE, entraîne une diminution de la production d'énergie (sucre) dans l'arbre (Caron 2013; Deslauriers *et al.* 2015). L'arbre tente de réagir en puisant dans l'énergie stockée aux cours des années précédentes, pour reconstituer de nouvelles aiguilles (Ericsson *et al.* 1980; Caron 2013; Deslauriers *et al.* 2015). Ce bouleversement physiologique compromet la croissance secondaire de l'arbre (Krause *et al.* 2012) et l'empêche de synthétiser les produits chimiques de protection contre les attaques extérieures (Fournier 2009). C'est pourquoi, sous l'effet d'une défoliation répétitive et cumulative, les ressources énergétiques de l'arbre s'épuisent progressivement (Deslauriers *et al.* 2015) et l'arbre devient vulnérable aux attaques secondaires (Fournier 2009). Ainsi, les arbres qui sont les plus défoliés meurent en premier (MacLean 1980; MFFP 2015; MacLean 2016).

Pour des raisons pratiques, au lieu de se baser sur la durée et l'intensité de la défoliation, les gestionnaires se basent sur la défoliation cumulative pour prédire la mortalité dans les peuplements affectés par la TBE (MFFP 2019). Cependant, nos résultats ont révélé que, bien que la défoliation cumulative soit significative dans les modèles de prédiction du taux de mortalité et du taux de perte en volume de bois, elle reste moins fiable par rapport aux autres facteurs testés notamment la défoliation cumulative détaillée (tableau 8). Par exemple, une défoliation cumulative égale à 12

peut signifier 4 ans de défoliation sévère ou 6 ans de défoliation modérée. Or, en ce qui concerne la mortalité, il y a une différence entre un peuplement qui a subi 4 ans de défoliation sévère et un peuplement qui a subi 6 ans de défoliation modérée (figure 3). De ce fait, une prédiction du taux de mortalité basée sur la défoliation cumulative ne représente pas adéquatement la réalité et sous-estime la mortalité dans les peuplements ayant subi la défoliation modérée. C'est pour cela qu'il sera avantageux d'avoir un modèle où on peut spécifier la fréquence des différents niveaux d'intensité de défoliation.

4.2.2. La composition forestière

Le pourcentage de SAB dans les peuplements a été considéré dans plusieurs modèles de prédiction de mortalité en période épidémique de la TBE comme un facteur indispensable (Pothier *et al.* 2012; MFFP 2019). En effet, le SAB a été identifié comme l'hôte le plus vulnérable à la défoliation de TBE (Nealis et Regniere 2004; Hennigar *et al.* 2008; Fournier 2009) et donc plus sa proportion augmente dans un peuplement, plus la vulnérabilité du peuplement face à la TBE devrait augmenter (Pothier *et al.* 2012; MFFP 2019). Dans la présente étude, le pourcentage de SAB seul comme facteur secondaire dans les modèles n'a pas été significatif (tableaux 9 et 11 modèle 2). En fait, le pourcentage de sapin baumier a été influencé par la proportion des feuillus et des épinettes dans les peuplements.

Nous avons observé une corrélation positive entre le taux de mortalité du SAB/taux de perte en volume de bois et le pourcentage des épinettes dans les peuplements (tableaux 9 et 11). En fait, les épinettes sont aussi affectées par la TBE (Pothier *et al.* 2012; Neau 2014). Bien qu'elles soient moins vulnérables à la défoliation de la TBE (Pothier *et al.* 2012; Neau 2014), leur présence n'empêche pas la propagation du défoliateur dans les peuplements, car les épinettes peuvent assurer la survie de la TBE (Neau 2014). Ainsi, dans les peuplements mixtes sapin-épinette, le SAB reste vulnérable.

Dans les peuplements mixtes de SAB et feuillus, une corrélation négative a été observée entre le taux de mortalité du SAB/taux de perte en volume du bois et le pourcentage des feuillus dans les peuplements (tableaux 9 et 11). Les feuillus, n'étant pas susceptibles à la défoliation de la TBE, ralentissent la propagation du défoliateur dans les peuplements et atténuent la mortalité du SAB

(Su *et al.* 1996; Bouchard 2015; Dorion 2016; Nie *et al.* 2018). Le rôle principal des feuillus consiste à la fragmentation des habitats du défoliateur (Zhang *et al.* 2020). De plus, les feuillus entravent le développement et la survie du défoliateur (Nealis 2016) car les feuillus réduisent leur source d'alimentation disponible dans les peuplements. Aussi, les peuplements SAB-feuillus sont plus diversifiés et ont une forte probabilité d'abriter une plus grande diversité de prédateurs et de parasites d'un défoliateur (Quayle *et al.* 2003; Riihimäki *et al.* 2005), ce qui peut empêcher la pullulation du défoliateur et réduire son effet sur ses hôtes (Cappuccino *et al.* 1999; Zhang *et al.* 2020).

Étant donné que les feuillus protègent le SAB de la défoliation causée par la TBE dans la forêt boréale mixte, cette information est importante à prendre en compte dans un modèle pour prédire la mortalité du SAB. Ainsi les prédictions du modèle accorderont la priorité de récolte aux peuplements purs du SAB ou mixtes résineux.

4.2.3. L'âge du peuplement

L'âge du peuplement a été significatif dans les modèles de prédiction du taux de mortalité et il a eu une corrélation positive avec le taux de mortalité (tableau 9). Plusieurs études ont déjà obtenu une augmentation du taux de mortalité du SAB quand l'âge du peuplement augmente (MacLean 1980; Dorion 2016; MacLean 2016). Les causes de la vulnérabilité des peuplements matures n'ont pas été beaucoup étudiées mais il est connu qu'un peuplement mature produit plus de fleurs qu'un jeune peuplement (Blais 1952; MFFP 2015). Les arbres qui produisent beaucoup de fleurs ont tendance à mourir plus tôt durant une épidémie de la TBE que les arbres qui fleurissent peu ou ne fleurissent pas (Blais 1952). En effet, les fleurs et les jeunes aiguilles constituent une préférence alimentaire pour les larves de la TBE, ce qui concentre les attaques vers cette partie de l'arbre durant la période de défoliation (Blais 1952; Fournier 2009) et diminue grandement la possibilité de photosynthèse de l'arbre.

Une deuxième hypothèse serait que les arbres matures étant généralement plus haut que les jeunes arbres, offrent de meilleures conditions au développement du défoliateur (Lavoie 2018). En effet, plus un arbre est haut, plus il est exposé au rayonnement solaire, offrant ainsi un microclimat

favorable à la ponte des œufs et à l'alimentation des larves du défoliateur (Alfaro *et al.* 2011; Lavoie 2018).

Une troisième hypothèse serait que les arbres matures ont beaucoup de cellules vivantes à entretenir et disposent donc à cet effet de peu de réserves énergétiques comparativement aux jeunes arbres. Les arbres qui ont beaucoup de réserves nutritives réagissent mieux à la défoliation de la TBE en reconstituant de nouvelles aiguilles (Ericsson *et al.* 1980; Caron 2013; Deslauriers *et al.* 2015). Cette réaction physiologique leur permet de compenser la réduction de la surface photosynthétique causée par la TBE. De ce fait, les arbres immatures peuvent mieux supporter des défoliations répétitives que les arbres matures (Baskerville 1960; MacLean 1980; MacLean et Ostaff 1989).

Des études sur ce sujet devraient être utiles pour mieux comprendre la relation entre l'âge et la mortalité des arbres durant les épidémies.

De façon générale, la prédiction du taux de mortalité et du taux de perte en volume de bois du SAB sera plus précise en incluant les paramètres d'âge et la composition du peuplement.

5. CONCLUSION

La fiabilité de l'outil de prédiction de la mortalité des arbres en période épidémique de la TBE dépend des facteurs impliqués.

La défoliation cumulative et le pourcentage de SAB dans les peuplements ne sont pas suffisants pour prédire la mortalité dans les peuplements mixtes étudiés. En effet, la défoliation cumulative a été moins efficace que la défoliation cumulative détaillée dans la prédiction du taux de mortalité et du taux de perte en volume de bois. De plus, le pourcentage de SAB seul comme facteur secondaire n'a pas été significatif dans les modèles. Il a fallu introduire le pourcentage des épinettes ou le pourcentage des feuillus dans les modèles pour améliorer leur fiabilité. L'âge du peuplement est aussi un facteur important dans le modèle de prédiction du taux de mortalité.

Nous recommandons que les facteurs qui ont été significatifs soient considérés lors de la planification des coupes préventives, car la mortalité des arbres en périodes épidémiques de la TBE varie en fonction des caractéristiques de chaque peuplement. Comme nous l'avons constaté, les prédictions d'un modèle qui utilise uniquement deux facteurs dont la défoliation par la TBE et le

pourcentage de SAB, sont sous-estimées au niveau des peuplements matures et surestimées au niveau des peuplements immatures. De même, avec le modèle à deux facteurs, les prédictions du taux de mortalité et du taux de perte en volume de bois du SAB sont sous-estimées au niveau des peuplements mixtes SAB-épinettes et surestimées au niveau des peuplements mixtes SAB-feuillus. Ainsi, pour une prédiction fiable de la mortalité du SAB dans les peuplements défoliés par la TBE, nous conseillons d'utiliser les modèles à quatre facteurs. Ces facteurs sont la défoliation cumulative détaillée, l'âge du peuplement, le pourcentage de SAB et le pourcentage des épinettes ou le pourcentage des feuillus. Dans le cas où ces facteurs seront issus des données photo-interprétées, nous devons porter une attention particulière à l'âge du peuplement qui est souvent sous-estimé lors de la photo-interprétation.

Nous recommandons également que la période de 5 ans de défoliation sévère qui est la période minimale retenue par les gestionnaires pour autoriser les coupes préventives dans les peuplements défoliés par la TBE, soit revue à la baisse. En effet dans notre zone d'étude, dans les peuplements matures constitués de 75% de SAB et 25% des épinettes, une perte des tiges marchandes de 10% est atteinte à partir de 2 ans de défoliation sévère. De même, pour ces mêmes caractéristiques du peuplement, une perte en volume de bois marchand de 10% est atteinte à 3 ans de défoliation sévère.

L'étude présente quelques limites, notamment en ce qui concerne l'évaluation des défoliations annuelles qui est basée uniquement sur les données cartographiques et n'a pas fait l'objet d'une caractérisation visuelle au terrain. Ainsi, l'interprétation des résultats concernant la défoliation par la TBE peut être influencée par la fiabilité de ces données. Aussi, l'étude est limitée à une région restreinte et un élargissement dans un territoire plus grand permettrait de valider les résultats obtenus.

6. BIBLIOGRAPHIE

Alfaro R, Taylor S, Brown RG et Js C. 2011. Susceptibility of northern British Columbia forest to spruce budworm defoliation. *Forest Ecology and Management*, 145 : 181-190.

Barrette J. 2013. Changement temporel, rendement en valeur monétaire et propriétés physico-mécaniques des arbres morts secs et sains de la forêt boréale de l'Est. Thèse (Ph.D.), Université Laval, Québec, xvi, 106 p.

Barrette J, Pothier D et Duchesne I. 2015. Lumber and wood chips properties of dead and sound black spruce trees grown in the boreal forest of Canada. *Forestry*, 88 : 108-120.

Basham JT. 1986. Biological factors influencing stem deterioration rates and salvage planning in balsam fir killed after defoliation by spruce budworm. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 16 : 1217-1229.

Baskerville GL. 1960. Mortality in immature balsam fir following severe budworm defoliation. *The Forestry Chronicle*, 36 : 342-345.

Binotto AP et Locke RR. 1981. The impact of budworm damaged fir on pulp quality. *Pulp & Paper-Canada*, 82 : 32-37.

Blais J. 1981. Mortality of Balsam Fir and White Spruce Following a Spruce Budworm Outbreak in the Ottawa River Watershed in Quebec. *CAN J FOR RES*, 11 : 620-629.

Blais JR. 1952. The relationship of the spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*, clem.) To the flowering condition of balsam fir (*Abies balsamea* (l.) Mill.). *Canadian Journal of Zoology*, 30 : 1-29.

Bouchard M. 2015. Modélisation de la variabilité naturelle de la structure d'âge des forêts du Québec. Direction de la recherche forestière, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Québec (Québec), 32 p.

Boulet B, Chabot M, Dorais L, Dupont A et Gagnon RA. 1996. Entomologie forestière. Manuel de foresterie. Edited by Ordre des Ingénieurs Forestiers. Les Presses de l'Université Laval, Sainte-Foy, Qué. pp. 1008–1043.

Cappuccino N, Houle M-J et Stein J. 1999. The influence of understory nectar resources on parasitism of the spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) in the field. *Agricultural and Forest Entomology*, 1 : 33-36.

Caron L. 2013. Étude de l'influence de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) sur la composition chimique du sapin baumier (*Abies Balsamea* (L.) Mill) en forêt boréale. Université du Québec à Chicoutimi, 118 p.

Chaieb C, Fenton NJ, Lafleur B et Bergeron Y. 2015. Can we use forest inventory mapping as a coarse filter in ecosystem based management in the black spruce boreal forest? *Forests*, 6 : 1195-1207.

Colford-Gilks AK, Maclean DA, Kershaw JA et Béland M. 2012. Growth and mortality of balsam fir- and spruce-tolerant hardwood stands as influenced by stand characteristics and spruce budworm defoliation. *Forest Ecology and Management*, 280 : 82-92.

Côté D. 2004. Mise en place d'une pessière à cladonie dans le domaine des forêts fermées d'épinette noire (*Picea mariana*) et potentiel pour la production forestière. Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, xi, 97 f. p.

Daigle J-M. 2002. L'utilisation des courbes ROC dans l'évaluation des tests diagnostiques de laboratoire clinique : Application à l'étude de la pneumonite d'hypersensibilité. Essai présenté à la Faculté des études supérieures de l'Université Laval pour l'obtention du grade de maître ès sciences (M. Sc.), Département de mathématiques et de statistique, faculté des sciences et de génie de l'université Laval, 80 p.

De Grandpré L, Pureswaran D, Paré D, Boucher D et Kneeshaw D. 2014. Expansion nordique de la tordeuse des bourgeons de l'épinette et résilience de la forêt boréale. Dans : *Tordeuse des bourgeons de l'épinette - faire face à la nouvelle épidémie : actes du colloque*, Québec, 19-20 février 2014 / Publié par le Centre de foresterie des Laurentides Québec, 142p.

Deslauriers A, Caron L et Rossi S. 2015. Carbon allocation during defoliation: Testing a defense-growth trade-off in balsam fir. *Frontiers in Plant Science*, 6 : 1-13.

Dorion H. 2016. Patrons spatiaux d'une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur la Côte-Nord : une approche de télédétection. Maître en sciences géographiques (M. Sc. Géogr.), Université Laval, Québec, 45 p.

Douma JC et Weedon JT. 2019. Analysing continuous proportions in ecology and evolution: A practical introduction to beta and Dirichlet regression. *Methods in Ecology and Evolution*, 10 : 1412-1430.

Ericsson A, Larsson S et Tenow O. 1980. Effects of Early and Late Season Defoliation on Growth and Carbohydrate Dynamics in Scots Pine. *Journal of Applied Ecology*, 17 : 747-769.

Fournier C. 2009. Impacts de la tordeuse des Bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) sur les volumes ligneux des sapinières protégées par l'application aérienne de *Bacillus thuringiensis* var *kurstaki*. Mémoire de maîtrise sciences forestières, Université Laval, 45 p.

Fritts HC. 1972. Tree rings and climate. *Scientific American*, 226 : 92-101.

Gjertsen AK. 2007. Accuracy of forest mapping based on Landsat TM data and a kNN-based method. *Remote Sensing of Environment*, 110 : 420-430.

Gray D. 2008. The relationship between climate and outbreak characteristics of the spruce budworm in eastern Canada. *Climatic Change*, 87 : 361-383.

Grenon F, Jetté J-P et Leblanc M. 2010. Manuel de référence pour l'aménagement écosystémique des forêts au Québec – Module 1 - Fondements et démarche de la mise en œuvre, Québec, Centre d'enseignement et de recherche en foresterie de Sainte-Foy inc. et ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'environnement et de la protection des forêts, 51 p.

Harvey A-E. 2018. Historique des perturbations naturelles de l'Holocène : analyses micro-fossiles des sédiments du lac Flévy. uqac, 68 p.

Hennigar CR, MacLean DA, Quiring DT et Kershaw Jr JA. 2008. Differences in spruce budworm defoliation among balsam fir and white, red, and black spruce. *Forest Science*, 54 : 158-166.

Holmes RL. 1983. Computer-Assisted Quality Control in Tree-Ring Dating and Measurement. *Tree-Ring Society, Laboratory of Tree -Ring Research, University of Arizona, Tucson*, 69-78 p.

Jones DH. 1994. Book Review: *Statistical Methods*, 8th Edition George W. Snedecor and William G. Cochran Ames: Iowa State University Press, 1989. xix + 491 pp. Los Angeles, CA, p. 304-307.

Krause C, Luszczynski B, Morin H, Rossi S et Plourde PY. 2012. Timing of growth reductions in black spruce stem and branches during the 1970s spruce budworm outbreak. *Canadian Journal of Forest Research*, 42 : 1220-1227.

LADTF. 2013. Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier, projet de loi numéro 57, présenté le 12 juin 2009 et adopté le 23 mars 2010. Dans : Nationale A éd., p. 112.

Lavoie J. 2018. Impact de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur la régénération après coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS). Rapport de projet de fin d'études du baccalauréat en biologie, Université du Québec à Chicoutimi, 36 p.

Leckie DG et Gillis MD. 1995. Forest inventory in Canada with emphasis on map production. *The Forestry Chronicle* : 74-88.

Lumley LM et Sperling FAH. 2011. Utility of microsatellites and mitochondrial DNA for species delimitation in the spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) species complex (Lepidoptera: Tortricidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58 : 232-243.

MacLean DA. 1980. Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: a review and discussion. *Forestry chronicle*, 56 : 213-221.

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

MacLean DA et Ostaff DP. 1989. Patterns of balsam fir mortality caused by an uncontrolled spruce budworm outbreak. *Canadian Journal of Forest Research*, 19 : 1087-1095.

Magnussen S et Russo G. 2012. Uncertainty in photo-interpreted forest inventory variables and effects on estimates of error in Canada's National Forest Inventory. *The Forestry Chronicle*, 88 : 439-447.

MELCC. 2020. Normales climatiques du Québec 1981-2010, Consulté le 16/04/2020. <http://www.environnement.gouv.qc.ca/climat/normales/sommaire.asp?cle=7065960>

Melo LC, Schneider R, Manso R, Saucier JP et Fortin M. 2017. Using survival analysis to predict the harvesting of forest stands in Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 47 : 1066-1074.

MFFP. 2015. L'aménagement forestier dans un contexte d'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette – Guide de référence pour moduler les activités d'aménagement dans les forêts privées. ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers. Direction de la protection des forêts, 87p.

MFFP. 2016. Analyse de la rentabilité économique des opérations de pulvérisations aériennes contre la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Québec MdF, de la Faune et des Parcs, Direction de la protection des forêts, 30 p.

MFFP. 2019. Modélisation de la mortalité du sapin baumier dans les peuplements naturels en période d'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, forêts Ddlpd, Québec, 20 p.

MFFP. 2020a. Plan d'aménagement spécial de récupération des bois affectés par la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'unité d'aménagement 033-51, Québec, gouvernement du Québec, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 27 p

MFFP. 2020b. Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2020, Québec, gouvernement du Québec, Direction de la protection des forêts, 31 p.

MNR. 1994. Le point d'observation écologique. Ministère des Ressources naturelles, Gouvernement du Québec, 116 p.

Morin H, Jardon Y et Gagnon RA. 2007. Relationship Between Spruce Budworm Outbreaks and Forest Dynamics in Eastern North America. Dans : Plant Disturbance Ecology. p. 555-577.

Navarro L. 2013. Dynamique spatio-temporelle des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans la pessière à mousses au cours XXIème siècle. Mémoire présenté à l'Université du Québec à Chicoutimi comme exigence partielle de la maîtrise en ressources renouvelables, Université du Québec à Chicoutimi 45 p.

Navarro L, Morin H, Bergeron Y et Girona MM. 2018. Changes in Spatiotemporal Patterns of 20th Century Spruce Budworm Outbreaks in Eastern Canadian Boreal Forests. Front Plant Sci, 9 : 1905.

Nealis V et Regniere J. 2004. Insect-Host Relationships Influencing Disturbance by the Spruce Budworm in a Boreal Mixedwood Forest. Canadian Journal of Forest Research/Revue Canadienne de Recherche Forestiere, 34 : 1870-1870.

- Nealis VG. 2016. Comparative ecology of conifer-feeding spruce budworms (Lepidoptera: Tortricidae). *Canadian Entomologist*, 148 : S33-S57.
- Neau M. 2014. Synchronisme phénologique d'un insecte herbivore avec ses hôtes face au changement climatique : cas de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.
- Nie Z, Maclean DA et Taylor AR. 2018. Forest overstory composition and seedling height influence defoliation of understory regeneration by spruce budworm. *Forest Ecology and Management*, 409 : 353-360.
- Perron JY. 2003. Tarif de cubage général-Volume marchand brut. Québec, Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, 53 p.
- Pieugueu R. 2016. Critère de validation croisée pour le choix des modèles des petits domaines au niveau des unités. Maîtrise ès sciences (M.Sc.), Université Laval, 93 p.
- Pothier D et Mailly D. 2006. Stand-level prediction of balsam fir mortality in relation to spruce budworm defoliation. *Canadian Journal of Forest Research*, 36 : 1631-1640.
- Pothier D, Elie JG, Auger I, Mailly D et Gaudreault M. 2012. Spruce budworm-caused mortality to balsam fir and black spruce in pure and mixed conifer stands. *Forest Science*, 58 : 24-33.
- Potvin F, Belanger L et Lowell K. 1999. Validité de la carte forestière pour décrire les habitats fauniques à l'échelle locale : une étude de cas en Abitibi-Temiscamingue. *The Forestry Chronicle*, 75 : 851-859.
- Quayle D, Régnière J, Cappuccino N et Dupont A. 2003. Forest composition, host-population density, and parasitism of spruce budworm *Choristoneura fumiferana* eggs by *Trichogramma minutum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 107 : 215-227.
- Rahimzadeh-Bajgiran P, Weiskittel A, Kneeshaw D et Maclean D. 2018. Detection of Annual Spruce Budworm Defoliation and Severity Classification Using Landsat Imagery. *Forests*, 9.
- Régnière J et Nealis VG. 2007. Ecological mechanisms of population change during outbreaks of the spruce budworm. *Ecological Entomology*, 32 : 461-477.

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

Riihimäki J, Kaitaniemi P, Koricheva J et Vehviläinen H. 2005. Testing the enemies hypothesis in forest stands: the important role of tree species composition. *Oecologia*, 142 : 90-97.

Rossi S, Deslauriers A, Griçar J, Seo Jw, Rathgeber CB, Anfodillo T, Morin H, Levanic T, Oven P et Jalkanen R. 2008. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography*, 17 : 696-707.

Shi P, Sandhu H et Xiao H. 2013. Logistic regression is a better method of analysis than linear regression of arcsine square root transformed proportional diapause data of *Pieris melete* (Lepidoptera: Pieridae). *Florida Entomologist*, 96 : 1183-1185.

Su Q, Needham TD et MacLean DA. 1996. The influence of hardwood content on balsam fir defoliation by spruce budworm. *Canadian Journal of Forest Research*, 26 : 1620-1628.

Thompson ID, Maher SC, Rouillard DP, Fryxell JM et Baker JA. 2007. Accuracy of forest inventory mapping: Some implications for boreal forest management. *Forest Ecology and Management*, 252 : 208-221.

Warton DI et Hui FKC. 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology*, 92 : 3-10.

Wilson E, Underwood M, Puckrin O, Letto K, Doyle R, Caravan H, Camus S et Bassett K. 2013. The arcsine transformation: has the time come for retirement? , 12 p.

Zhang B, MacLean DA, Johns RC, Eveleigh ES et Edwards S. 2020. Hardwood-softwood composition influences early-instar larval dispersal mortality during a spruce budworm outbreak. *Forest Ecology and Management*, 463 : 8 p. doi : 10.1016/j.foreco.2020.118035.