

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	i
REMERCIEMENTS.....	iii
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
LISTE DES FIGURES	vii
1. INTRODUCTION	1
1.1 OBJECTIF	7
1.2 HYPOTHÈSE	7
2. MATÉRIELS ET MÉTHODES	8
2.1 Site d'étude	8
2.2 Choix du site d'étude	9
2.3 Échantillonnage.....	10
2.4 Préparation des échantillons	12
2.5 Interdatation	13
2.6 Standardisation.....	15
2.7 Analyses isotopiques.....	15
2.8 Analyses statistiques	17
3. RÉSULTATS	18
3.1 Chronologie.....	18
3.1.1 Le 21 ^e siècle	19
3.1.2 Le 20 ^e siècle et siècles précédents	20
3.2 Isotope C ¹³	24
4. DISCUSSION	25
4.1 Chronologie.....	25
4.1.1 Le 21 ^e siècle.....	26
4.1.2 Le 20 ^e siècle et siècles précédents	27
4.2 Isotope.....	29
5. CONCLUSION.....	30
6. RÉFÉRENCE.....	33
ANNEXE A	40

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Résumé de l'analyse de variance (ANOVA) de la composition isotopique $\delta^{13}\text{C}$ pour les trois périodes à l'étude (épidémique, endémique, d'intérêt).	24
Tableau 2. Valeur de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) pour chacun des 20 arbres et chacune des trois périodes.	42

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Localisation du site d'étude du lac Dionne (49° 36' N ; 67° 54' W) situé à une soixantaine de kilomètres de Baie-Comeau dans la région administrative de la Côte-Nord au nord-est du Québec, Canada. 9
- Figure 2.** Schéma des caractéristiques de la zone littorale idéale d'un site qui maximiserait l'apport et l'enfouissement des arbres alors que la décomposition des troncs d'arbres y serait diminuée (modifié de Arseneault *et al.* (2013)).....12
- Figure 3.** Schéma explicatif du principe d'interdatation. Les patrons de croissance des différents arbres se superposent, ce qui permet d'allonger la chronologie.....14
- Figure 4.** Chronologie des arbres vivants, morts toujours connectés à la rive et subfossiles dans le lac Dionne. A) Courbe de croissance indicée de 174 épinettes représentées par une ligne noire continue. B) Nombre d'individus inclus dans la chronologie pour chacune des années représentées par une ligne noire pointillée. C) Pourcentage d'individus affectés par une réduction de croissance selon les critères présentés dans la section 2.8 du présent ouvrage et correspondant donc à une épidémie de la TBE...22
- Figure 5.** Agrandissement de la période 1646 à 2017 de la chronologie des arbres vivants, morts toujours connectés à la rive et subfossiles dans le lac Dionne. A) Courbe de croissance indicée de 174 épinettes représentées par une ligne noire continue. B) Nombre d'individus inclus dans la chronologie pour chacune des années représentées par une ligne noire pointillée. C) Pourcentage d'individus affectés par une réduction de croissance selon les critères présentés dans la section 2.8 du présent ouvrage et correspondant donc à une épidémie de la TBE. D) Les épidémies répertoriées par Boulanger *et al.* (2012) au sud du Québec sont représentées par des bandes grises. E) Les diminutions de croissance confirmées à l'aide des relevés aériens de défoliation du Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs pour la région de la Côte-Nord sont mises en évidence par des bandes vertes. F) les diminutions de croissances correspondant à une épidémie sont mises en évidence en noire.23
- Figure 6.** Composition isotopique en $\delta^{13}\text{C}$ pour la période épidémique (1976-1981), la période endémique (1964-1969) et la période d'intérêt (1906-1911).....25

1. INTRODUCTION

La tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* [Clem.]), ou TBE de son acronyme est un insecte défoliateur indigène de l'Amérique du Nord (Martineau 1985). Considéré comme l'insecte perturbateur le plus important des peuplements de conifère de l'est de l'Amérique du Nord (Morin 1998; Jardon *et al.* 2003; Simard et Payette 2003), la tordeuse fait partie intégrante de la dynamique régissant la forêt boréale canadienne (Candau et Fleming 2011). Bien que son hôte privilégié soit le sapin baumier (*Abies balsamea*), on recense également l'épinette noire (*Picea mariana*), l'épinette blanche (*Picea glauca*) ainsi que l'épinette rouge (*Picea rubens*) parmi les espèces affectées (Blais 1957; Candau et Fleming 2011; Gray 2013). Cette préférence pour le sapin baumier semble s'expliquer par le synchronisme qui existe entre le débourrement de ce dernier et la phase importante d'alimentation des larves de la TBE (Blais 1957; Nealis et Régnière 2004). Les larves de la tordeuse migrent dès le début du printemps vers le bout des branches afin de s'y alimenter (Nealis et Régnière 2004; Candau et Fleming 2011). Elles s'intéressent d'abord aux fleurs staminées de l'année en cours puis aux feuillages des années précédentes ce qui leur permet de patienter jusqu'à l'ouverture des bourgeons printaniers puis l'apparition du feuillage annuel (Martineau 1985). Les chenilles se tissent ensuite un abri parmi celui-ci et y restent jusqu'à ce qu'il soit entièrement dévoré (Rose et Lindquist 1994; Nealis et Régnière 2004). Contrairement à ce qui fut initialement avancé, la TBE ne se propage pas à partir d'un foyer d'infestation, elle est plutôt présente sur l'ensemble de son aire de distribution à des niveaux endémique (Morin 1998). L'effectif de la population atteint des niveaux épidémiques selon un cycle de 30 à 40 ans (Blais 1983b; Morin et Laprise 1990; Jardon *et al.* 2003; Boulanger et Arseneault 2004). Durant

ces périodes, les arbres hôtes sont continuellement défoliés sur une période pouvant s'échelonner de 5 à 25 ans (Boulanger et Arseneault 2004). Cette destruction systématique de la biomasse photosynthétique entraîne d'abord une réduction de la croissance radiale, puis une augmentation de la mortalité des peuplements affectés (Boulanger et Arseneault 2004).

On étudie la présence et la dispersion des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette à l'aide d'une multitude de techniques et d'outils. Plus récemment, les épidémies sont documentées à l'aide des relevés aériens effectués par le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs depuis 1968. Ces relevés ont, entre autres, permis de documenter l'actuelle épidémie débutée en 2005. Cette dernière affecte majoritairement la région de la Côte-Nord, du Saguenay-Lac-Saint-Jean, de l'Abitibi-Témiscamingue, du Bas-Saint-Laurent et de la Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine (Ministère des forêts de la Faune et des Parcs 2014a). La période épidémique 1977-1988 ayant d'abord été observée dans le sud-est de l'Ontario et le sud-ouest du Québec (Jardon 2001; Boulanger et Arseneault 2004) est également documentée par ces relevés.

La dendrochronologie est également utilisée afin d'étudier la présence et la dispersion des épidémies. Cette méthode permet, suite à l'analyse des mesures de largeurs de cernes de croissance, de construire des chronologies. On identifie ensuite les épidémies potentielles sur ces courbes à l'aide des réductions importantes de croissances distinctives en U ou en V (Blais 1962; Jardon 2001; Morin *et al.* 2010). Les chronologies sont ensuite habituellement comparées à une courbe d'espèces non-hôtes, localisées dans la même région, qui est utilisée comme contrôle climatique et environnemental (Swetnam *et al.* 1985). Dans l'éventualité où il s'agit effectivement d'une épidémie, on ne retrouvera pas

ce patron en U ou en V sur la courbe d'arbres non-hôtes. À l'inverse, on l'observera lorsqu'il s'agit plutôt d'un autre type de perturbation comme un évènement climatique défavorable à la croissance. La dendrochronologie sur arbres vivants nous permet d'identifier, pour l'est de l'Amérique du Nord, deux périodes épidémiques supplémentaires à celles documentées par les relevés de défoliation aériens (Martineau 1985). La plus récente épidémie (1944-1953) a d'abord été observée dans l'est de l'Ontario et la seconde (1909-1923) dans le sud-ouest du Québec (Simard et Payette 2001; Jardon *et al.* 2003; Boulanger et Arseneault 2004). La longévité des essences les plus touchées par ces infestations est plutôt limitée (le sapin baumier (*Abies balsamea*), l'épinette blanche (*Picea glauca*), l'épinette rouge (*Picea rubens*) et l'épinette noire (*Picea mariana*) ont respectivement une durée de vie maximale de 150, 200, 300 et 200 ans (Ressources naturelles Canada 2015)). Il est donc ardu d'obtenir une chronologie de plus de 200 ans à partir de matériel vivant.

Des méthodes paléoécologiques telles que la dendrochronologie sur arbres subfossiles sont donc utilisées afin de reconstruire l'historique des épidémies sur une plus grande étendue temporelle. Par exemple, il est possible d'utiliser des tiges enfouies dans les tourbières (Dang et Lieffers 1989; Arseneault et Payette 1997; Arseneault et Sirois 2004; Wilmking et Myers-Smith 2008; Simard *et al.* 2011). Il est également possible d'utiliser du matériel provenant de vieux bâtiments comme les églises ou les vieilles maisons, comme c'est le cas dans l'étude effectuée par Krause (1997), Boulanger et Arseneault (2004) et Boulanger *et al.* (2012). Ces techniques ont permis d'identifier six autres périodes épidémiques potentielles (1872-1903, 1807-1817, 1754-1765, 1706-1717, 1664-1670, 1630-1638) (Boulanger *et al.* 2012). Arseneault *et al.* (2013) ont perfectionnés

une méthode permettant de construire des chronologies millénaires pour la forêt boréale. L'Amérique du Nord se caractérise par une forte présence de lacs et la zone littorale de ces derniers accumule pendant plusieurs centaines d'années les troncs des arbres qui les bordent (Gennaretti *et al.* 2014). Les tiges y sont généralement bien conservées et peuvent être retirées des lacs afin de mener des analyses dendrochronologiques. Cette technique pourrait permettre de plus longues reconstructions pour les épidémies d'insectes ravageurs (Arseneault *et al.* 2013).

On observe un changement majeur dans la dynamique des épidémies depuis le début du 20^e siècle (Jardon *et al.* 2003). Elles ont une vitesse plus rapide de propagation, une plus forte intensité ainsi qu'un synchronisme plus grand comparativement à ce qui est connu de celles des siècles précédents (Jardon 2001; Boulanger *et al.* 2012; Navarro 2013). L'épidémie actuellement en cours sur la Côte-Nord (Ministère des forêts de la Faune et des Parcs 2014a) est d'une intensité inhabituellement élevée pour cette région. La zone nordique de la distribution de la tordeuse est habituellement affectée lorsque les épidémies au sud du Québec sont de très fortes intensités pourtant, ce n'est pas le cas pour celle débutée en 2005.

Les épidémies du centre du Québec sont bien documentées et de nombreuses chronologies d'arbres vivants et fossiles ont été construites. Plusieurs sont rassemblées dans les travaux de Boulanger *et al.* (2012). Cependant, il n'existe pas de longue chronologie pour la zone nordique de la distribution de la tordeuse. Blais (1983a) a documenté cette région à l'aide de relevés aériens de défoliation et d'analyses dendrochronologiques sur les arbres vivants. Il observe une diminution de la croissance sur tous les échantillons pour l'épidémie de 1977-1980. Seulement quatre échantillons

indiquent une réduction pour celle des années cinquante alors que l'épidémie de 1910 n'avait pas été enregistrée sur la Côte-Nord. Selon Blais (1983a) cela « indique que par le passé, la Côte-Nord n'offrait pas des conditions très propices » à la propagation de la tordeuse. Les travaux de Bouchard et Pothier (2010) identifient également sur la Côte-Nord des épidémies pour la période de 1950 et 1980. Les réductions de croissance des arbres hôtes suggèrent également des épidémies pour les périodes de 1915 et 1880. La méthode paléoécologique des arbres subfossiles situés dans la zone littorale des lacs (Arseneault *et al.* 2013) a été privilégiée afin de construire une longue chronologie des épidémies de la TBE et donc de documenter davantage la dynamique des épidémies de cette région. Cependant, comme l'indique Swetnam *et al.* (1985) un site idéal d'échantillonnage présente des arbres hôtes et non-hôtes. Le paysage forestier de la région de la Côte-Nord est dominé par des espèces d'arbres hôtes. Une méthode alternative aux chronologies d'espèces non-hôtes est donc de mise pour identifier les potentielles épidémies de la TBE. Selon Simard *et al.* (2008) le contenu isotopique en ^{13}C des cernes de croissance présente un bon potentiel comme indicateur des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

En effet, la défoliation par les chenilles de la TBE, et donc la diminution de surface photosynthétique (Kozlowski 1969), déséquilibre le rapport entre la source (appareil photosynthétique) et le puits (carbone nécessaire à la croissance) de l'arbre défolié (Thomson *et al.* 2002). Lors du processus de photosynthèse, du carbone atmosphérique est fixé sous forme de CO_2 (Salisbury et Ross 1992; Raven *et al.* 2008). Ce carbone se présente sous forme de deux isotopes stables soit le ^{12}C et le ^{13}C . Cependant, le ^{12}C est favorisé lors du processus de fixation puisqu'il possède un proton de moins que le ^{13}C (Farquhar *et al.*

1982). Lorsque le taux de photosynthèse augmente suite à une perturbation (Reich *et al.* 1993; Vanderklein et Reich 1999; Chen *et al.* 2001; Lavigne *et al.* 2001; Little *et al.* 2003), le taux d'assimilation du CO₂ est également augmenté (Turnbull *et al.* 2007). Ce phénomène favorise l'assimilation du carbone sous toutes ses formes isotopiques stables, indépendamment de leur nombre de protons (¹³C ou ¹²C) (Farquhar *et al.* 1982). On observe alors un enrichissement isotopique en ¹³C pour le cerne de croissance de l'année affectée par la défoliation comparativement aux années précédentes. La signature isotopique δ¹³C, soit le ratio d'isotope stable ¹³C/¹²C exprimé en partie par mille, s'en voit donc augmentée.

Peu d'études ont toutefois exploré cette méthode. Simard *et al.* (2008) observe chez des arbres vivants hôtes de la tordeuse de l'est (*Choristoneura fumiferana*) des valeurs isotopiques supérieures à la normale en δ¹³C pour les cernes de croissance des années affectées. Gori *et al.* (2014) observe une augmentation du contenu isotopique en δ¹³C pour l'épinette de Norvège (*Picea abies* (L.) Karst.) lorsqu'ils sont défoliés par la mouche à scie (*Cephalcia arvensis*, (Hymenoptera, Pamphiliidae)). Des résultats semblables ont été observés par Leavitt et Long (1986) sur des arbres vivants défoliés par la tordeuse des bourgeons de l'épinette de l'ouest (*Choristoneura occidentalis*). Kress *et al.* (2009). Weidner *et al.* (2010) n'observent quant à eux aucune augmentation significative de δ¹³C pour les cernes annuels affectés par la tordeuse grise du mélèze (*Zeiraphera diniana*). Ces résultats peuvent toutefois être expliqués par la biologie particulière du mélèze (Kress *et al.* 2009). Bien que peu documentée, l'utilisation de la signature isotopique δ¹³C semble être un outil prometteur pour identifier les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette pour des régions où peu d'information est disponible.

1.1 OBJECTIF

L'aménagement écosystémique est une approche de gestion et d'exploitation des forêts aménagées visant à inclure les connaissances des écosystèmes forestiers dans l'objectif de maintenir la biodiversité ainsi que la pérennité de ces mêmes écosystèmes (Grenon *et al.* 2010). La compréhension de la dynamique des perturbations naturelles, telle que les feux de forêt ou les épidémies d'insectes, est donc un élément essentiel de cette approche. Comme les épidémies de la région de la Côte-Nord sont peu documentées et que les changements climatiques à venir y perturberont certainement les écosystèmes, il devient impératif d'acquérir des connaissances sur l'écologie de ces milieux. La compréhension de la dynamique des perturbations passées, lors des périodes dont le climat a varié comme le petit âge glaciaire (AD 1550-1850) (Payette *et al.* 1985; Lamb 2013) permettra une meilleure gestion des ressources ligneuses de cette région du Québec.

L'objectif général du projet est donc de construire une longue chronologie des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette pour la région de la Côte-Nord afin de répondre à cette demande. Plus précisément, l'objectif du projet est de vérifier que l'épidémie des années 80 et celle qui sévit actuellement sont les seules à avoir affectées la Côte-Nord lors des deux derniers siècles.

1.2 HYPOTHÈSE

Nous posons l'hypothèse qu'il existe une relation entre le climat et la dynamique des épidémies. Les conditions climatiques plus froides de la période du petit âge glaciaire

(AD 1550-1850) (Payette *et al.* 1985; Lamb 2013) sont contraignantes pour la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Durant cet intervalle, les épidémies seraient moins intenses et fréquentes en plus d'être asynchrones à leur limite nordique (Jardon 2001). La période climatique dite chaude du 20^e siècle serait propice à l'expansion des épidémies de la tordeuse vers le nord. Les épidémies seraient plus synchronisées, plus intenses et plus fréquentes lors de cette période (Jardon 2001). Il est à noter que les dates définissant ces périodes climatiques varient entre les auteurs. Tout comme (Blais 1983a) l'a observé, on s'attend à enregistrer un fort signal chez les arbres hôtes pour les épidémies de la fin du 20^e siècle et un faible signal pour celles des siècles précédents.

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1 Site d'étude

Le lac Dionne est localisé à une soixantaine de kilomètres au nord de Baie-Comeau (49° 36' N ; 67° 54' W) (Figure 1) dans la région administrative de la Côte-Nord au nord-est du Québec, Canada. Les conditions climatiques régionales de 1981-2010 (Station n° 7042749, 49°19'26", 67°36'15", 18 m asl) ~ 35km de l'aire d'étude sont caractérisées par une température moyenne annuelle de 2,7 °C, le mois le plus froid de l'année est janvier et le plus chaud juillet. Les précipitations annuelles sont de 902 mm (Gouvernement du Québec 2018). Le site d'échantillonnage fait partie du domaine de la pessière à mousse (Ministère des forêts de la Faune et des Parcs 2016). Les peuplements en bordure du lac Dionne sont principalement composés de pessières et de quelques sapinières. Les

peuplements échantillonnés sont de vieilles forêts inéquiennes largement dominées par l'épinette noire. Deux campagnes d'échantillonnage ont été effectuées soit, en septembre 2016 et septembre 2017.

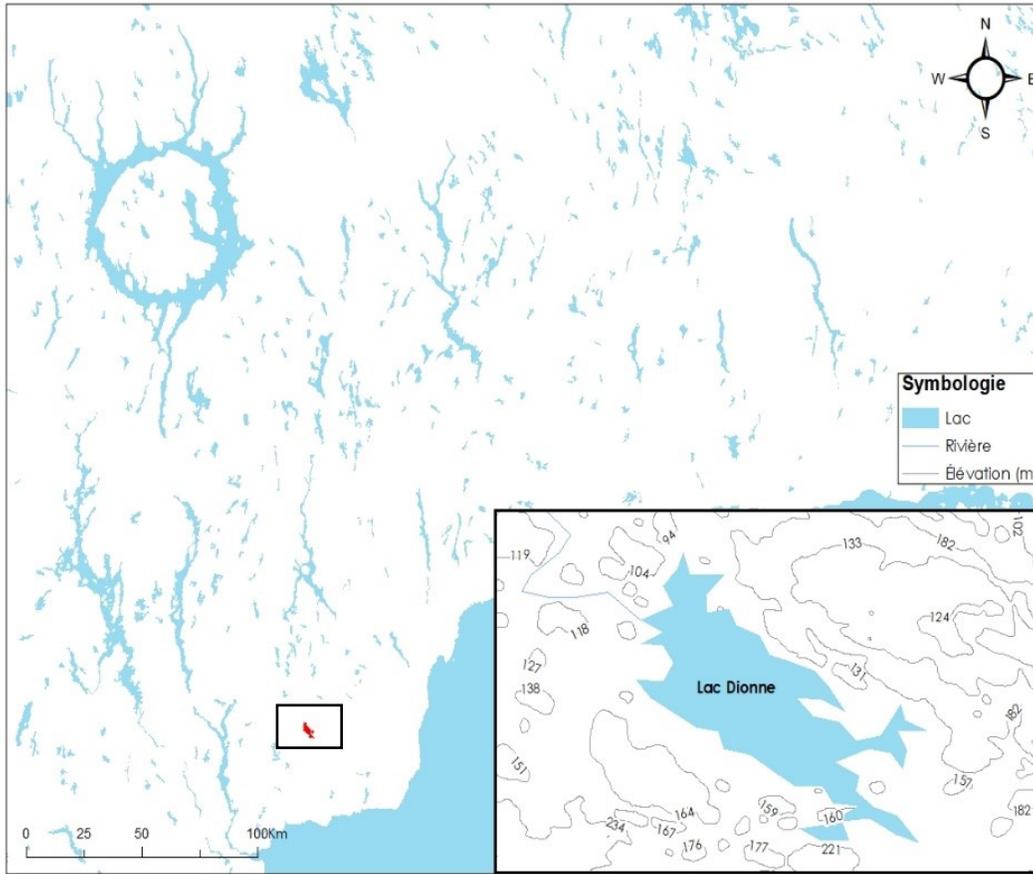


Figure 1. Localisation du site d'étude du lac Dionne ($49^{\circ} 36' N$; $67^{\circ} 54' W$) situé à une soixantaine de kilomètres de Baie-Comeau dans la région administrative de la Côte-Nord au nord-est du Québec, Canada.

2.2 Choix du site d'étude

Le site d'étude a été sélectionné en fonction de deux principaux critères soit; premièrement une transition abrupte entre le peuplement et la rive du lac et deuxièmement

un peuplement situé dans une vieille forêt pouvant alimenter le réservoir de troncs engloutis de façon régulière provoquant ainsi une forte accumulation de troncs d'arbre dans la zone littorale du lac et (Arseneault *et al.* 2013). Également, ce site est documenté par le centre de foresterie des Laurentides (SCF) du Service canadien des forêts – Environnement Canada depuis plusieurs années. L'équipe de M. Louis De Grandpré a d'ailleurs fourni une chronologie d'arbres vivants datée en 1999 et de 187 ans. Cette courbe a servi de référence temporelle afin de valider les résultats obtenus pour les années de croissance les plus récentes. Une exploration préliminaire a été réalisée afin de cibler des sites précis d'échantillonnage le long de la rive du lac Dionne. La forte présence de tiges dans la zone littorale de ces sites suggère un apport constant d'arbres. Les berges de ces vieux peuplements sont escarpées et font dos aux vents dominants d'Ouest ce qui favorise la chute des tiges dans le lac.

2.3 Échantillonnage

L'échantillonnage se fait le long d'un transect perpendiculaire à la rive ce qui crée un gradient d'âge et favorise l'interdatation (Figure 2). Des sections d'arbres vivants ainsi que des carottes sont d'abord récoltées. Ensuite, des arbres morts sur le bord de la rive ainsi que des arbres subfossiles dans la zone littorale sont échantillonnés. Un plongeur sélectionne tous les troncs de plus 5 cm de diamètre (Arseneault *et al.* 2013) et les remonte à la surface. On note s'ils sont connectés à la rive, sur le bord de la rive, dans une fosse, en dessous d'autres arbres ou enfouis dans les sédiments. La distance par rapport à la rive (m), sa profondeur (m) ainsi que le pourcentage d'enfouissement sont également relevés. S'il

est possible d'identifier la cime ou les racines du tronc, on récolte la section de la tige la plus près de la base. Dans le cas contraire, une section (rondelle) au point le plus gros et en meilleur état est récoltée. Les échantillons sont recouverts d'une bande de ruban adhésif pour les empêcher de se fracturer lors du séchage. Un maximum de rondelles est récolté, car beaucoup sont éliminées lors du processus de préparation. Pour ce qui est des analyses isotopiques, vingt épinettes noires (*Picea Mariana*) matures de plus de 130 ans ont été sélectionnées dans un peuplement situé dans la portion sud-est du lac. À la base de chacune des épinettes, deux carottes à 180° l'une de l'autre ont été échantillonnées à l'aide d'une sonde de Pressler. Les rondelles ainsi que les carottes sont placées dans une serre jusqu'à ce qu'elles soient complètement sèches. Les carottes sont ensuite montées sur une moule.

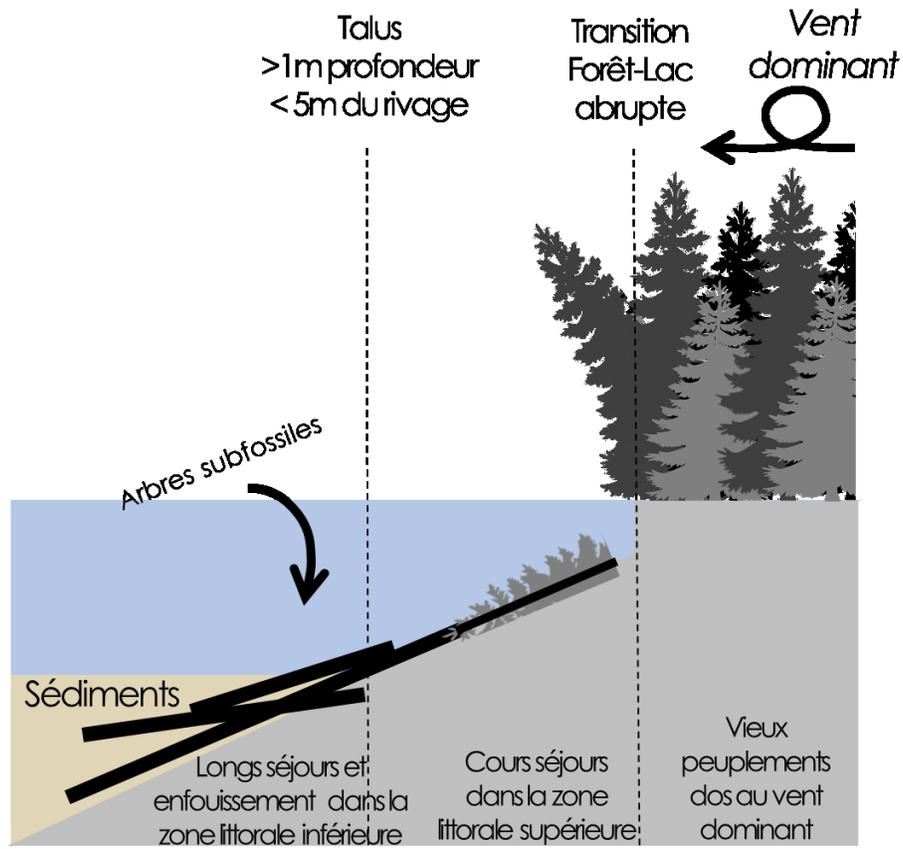


Figure 2. Schéma des caractéristiques de la zone littorale idéale d'un site qui maximiserait l'apport et l'enfouissement des arbres alors que la décomposition des troncs d'arbres y serait diminuée (modifié de Arseneault *et al.* (2013)).

2.4 Préparation des échantillons

Les rondelles ainsi que les carottes sont d'abord successivement sablées au papier 80, 220 et 400 grains par cm^2 afin que la distinction entre le bois initial et final soit nette. Les rondelles d'arbres subfossiles ayant moins de cinquante cernes sont éliminées puisqu'il s'agit d'une couverture temporelle trop courte pour permettre de dater les échantillons avec certitude. Les patrons retrouvés sur les échantillons de moins de cinquante cernes peuvent être associés à de nombreuses périodes. À l'inverse, les échantillons de plus de cent cernes

présentent plusieurs patrons successifs. Cet ensemble distinctif peut ainsi être associé à des périodes bien précises, le niveau de certitude de leur interdatation est donc plus élevé.

Les méthodes de préparation de dendrochronologie classique ont été suivies. Deux rayons perpendiculaires aux cernes de croissance sont tracés, tous les cernes sont ensuite identifiés et numérotés. Dans le cas des carottes ces rayons correspondent à chacune des carottes. Chaque dizaine d'années est identifiée par un trou et chaque centaine par deux trous. Les différentes essences de conifères sont distinguées à l'aide de plusieurs traits physiologiques, notamment l'épinette du sapin à l'aide de la présence ou de l'absence de canaux résinifères sur la surface transversale des échantillons (Schweingruber 1978). Les cernes diagnostiques tels que les cernes pâles, absents, discontinus et les faux cernes sont notés. Le bois de réaction est également noté. La table de mesure LINTABTM ainsi que le logiciel TSAP-WinTM Scientific de RINNTECH[©] ont été utilisés afin de mesurer la largeur des cernes de croissance de chacun des rayons de chacune des carottes et des rondelles subfossiles.

2.5 Interdatation

Les courbes de croissance annuelle de chacun des rayons d'une rondelle ou les deux carottes d'un même arbre sont d'abord interdatées entre elles (Figure 3). La moyenne de ces deux courbes représente un seul échantillon qui est ensuite interdaté avec celle d'un deuxième échantillon. Le logiciel PAST 5 version 5.0.560 de SCIEM a été utilisé pour visualiser les courbes de croissance et les interdater. Les échantillons des arbres vivants sont interdatés entre eux ce qui définit une base temporelle. Puisque l'année de récolte des

arbres vivants est connue, il est possible d'attribuer au dernier cerne de croissance l'année de récolte. Les arbres morts et encore enracinés, les échantillons connectés à la rive, sur le bord de la rive, dans une fosse, en dessous d'autres arbres puis ceux enfouis sont successivement interdatés. Chaque chronologie se rattache à une chronologie plus récente, ce qui permet de remonter dans le temps (Figure 3). L'interdatation a été vérifiée statistiquement à l'aide du test de T modifié de Baillie et Pilcher (Baillie et Pilcher 1973) et du coefficient de Gleichlaeufigkeit (Eckstein et Bauch 1969). Le premier teste la similarité entre deux courbes et le second représente le pourcentage de similarité entre la tendance (augmentation ou diminution de croissance) de deux courbes. Le programme COFECHA (Holmes 1983) a ensuite été utilisé pour détecter les erreurs à plus petite échelle, soit des cernes manquants absents, mais également les erreurs de datation de plus grande échelle reliées au patron de croissance. L'interdatation a été complétée par une confirmation visuelle. Les chronologies dites flottantes, c'est-à-dire qui sont composées de plusieurs échantillons interdatés entre eux, mais qui ne peuvent pas être interdaté à la chronologie principale, ont été envoyés au laboratoire de M. Arsenault. Son équipe a ensuite tenté d'interdater ces chronologies flottantes avec une chronologie maître plus longue que celle construite pour le lac Dionne.

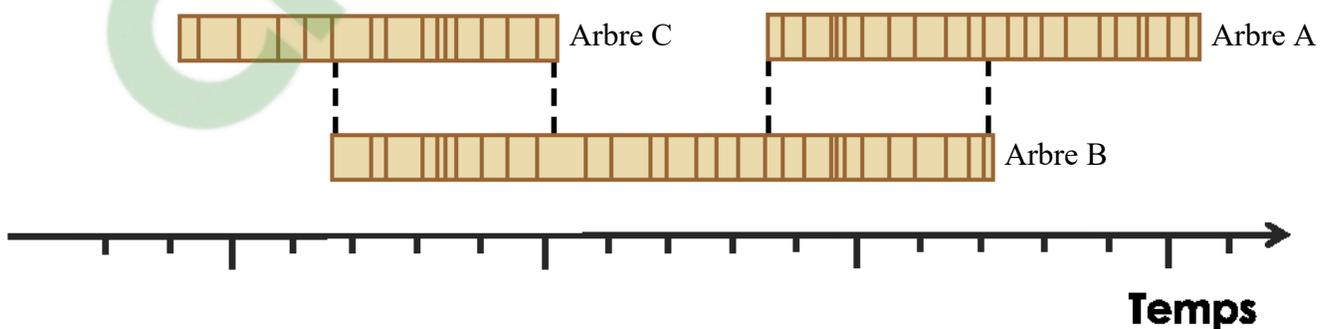


Figure 3. Schéma explicatif du principe d'interdatation. Les patrons de croissance des différents arbres se superposent, ce qui permet d'allonger la chronologie.

2.6 Standardisation

La standardisation permet d'uniformiser les valeurs de largeur de cerne afin de faire fi des variations d'âge et de croissance des échantillons (Payette et Filion 2010). Le programme ARSTAN (Cook et Holmes 1996) a été utilisé pour standardiser les moyennes des courbes de croissance de chacun des échantillons individuellement. Une méthode de type double standardisation a été utilisée afin d'éliminer les signaux indésirables. Un ajustement de fonction de type exponentiel négatif modifié a d'abord permis d'éliminer les signaux liés à l'âge (Cook et Kairiukstis 1990). Une méthode de lissage à l'aide d'une fonction de type spline cubique d'une amplitude de 50 ans a ensuite été utilisée pour éliminer les signaux climatiques de moyenne fréquence (Cook et Peters 1981; Payette et Filion 2010). La chronologie des cernes de croissance pour le peuplement a été obtenue en combinant la moyenne des courbes standardisée de chacun des échantillons.

2.7 Analyses isotopiques

Pour chacune des deux carottes récoltées sur les vingt épinettes destinées à l'analyse isotopique, trois périodes ont été sélectionnées. Une période épidémique (1976 à 1981) documentée (Blais 1983a) et observée sur la Côte-Nord, notamment à l'aide de relevés aériens effectués par le Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs. Il s'agit du témoin positif de cette analyse. Une période endémique (1964 à 1969) pour laquelle aucun patron marqué en U ou en V n'a été observé, il s'agit du témoin négatif de cette analyse. Une période d'intérêt (1906 à 1911) qui présente une diminution de croissance en V qui n'est pas documentée pour la Côte-Nord. Une période épidémique est observée dès 1909

(Brown 1970), mais l'épidémie est plutôt associée à la période 1914-1923 dans le sud du Québec. La diminution de croissance observée sur nos échantillons (1906-1911) est donc située relativement tôt pour cette épidémie. Le choix de la période 1906-1911 repose donc essentiellement sur une observation visuelle des diminutions de croissance sur les échantillons et des courbes de croissance.

Dans le cadre de cette étude, la résolution annuelle des variations isotopiques n'est pas pertinente. Une analyse par période a été effectuée afin de limiter les coûts ainsi que le temps d'exécution des manipulations. Ainsi, pour chacune des périodes les cinq cernes annuels de chacune des carottes ont été combinés. Par exemple, chacun des cernes de la période de l'an 1976 à l'année 1981 de la carotte A et B de l'arbre 10 ont été combinés. Il y a donc un seul échantillon par période par arbre pour un total de 60 échantillons.

L'interdatation a révélé que quelques cernes de croissance étaient absents de certaines carottes. La datation de cernes de croissance a été corrigée avant la découpe des périodes afin que les bonnes années soient attribuées aux bons cernes de croissances. Les cernes ont ensuite été découpés sous une loupe binoculaire à l'aide d'un scalpel sur une surface préalablement nettoyée au méthanol. Tous les outils utilisés (pince, surface de travail, etc.) ont également été nettoyés au méthanol entre chaque découpe. Les échantillons ont ensuite été broyés finement avant d'être placés dans des filtres en fibres avec une porosité de 25 microns de verre de la compagnie ANKOM. Les filtres ont été identifiés à l'aide d'un système de symbole découpé. Ils ont ensuite été introduits dans un extracteur de Soxhlet (vingt filtres par extracteur) où une solution de 2:1 toluène/éthanol puis d'éthanol a permis de retirer les huiles et les résines (Leavitt et Danzer 1993). L'holocellulose a été isolée par délignification dans une solution de chlorate de sodium et

d'acide acétique avant d'être rincée à l'eau désionisée (Leavitt et Danzer 1993). Les manipulations ainsi que les quantités exactes sont décrites en détail dans le protocole pour analyse isotopique de carbone-13 fournies par le laboratoire de M. Étienne Boucher, professeur-chercheur à l'Université du Québec à Montréal (UQAM). Une fois l'extraction terminée, les échantillons ont été transférés dans de petites enveloppes de papier d'aluminium. Ces dernières ont ensuite été envoyées au laboratoire de géochimie des isotopes stables légers du GEOTOP-UQAM où l'analyse isotopique du $\delta^{13}\text{C}$ a été effectuée. Les données brutes ont été corrigées à l'aide d'une droite de calibration construite à l'aide de 2 matériaux de référence: $\delta^{13}\text{C} = -41,48\text{‰}$ et $-17,04\text{‰}$ normalisés sur l'échelle NBS 19 (Friedman *et al.* 1982) - LSVEC (Flesch *et al.* 1973). Un troisième matériel de référence interne est utilisé afin de s'assurer de l'exactitude de la calibration soit, $\delta^{13}\text{C} = -28,73\text{‰}$. Les résultats isotopiques sont exprimés par mille (‰) et en relation au standard Vienna Peedee Belemnite (VPDB) (Hut 1987) selon l'équation;

$$\delta\text{‰} = [(R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}}] * 1000$$

Où $\delta\text{‰}$ représente la valeur isotopique et R le ratio entre le l'isotope le plus lourd et le plus léger.

2.8 Analyses statistiques

Pour ce qui est de la chronologie standardisée, le programme OUTBREAK (Holmes et Swetnam 1996) a été utilisé afin de mettre en évidence les épidémies potentielles selon divers critères de durée et de sévérité des réductions de croissance

(Jardon 2001). Les périodes de cinq ans et plus dont la réduction maximale dépasse 1.28 fois l'écart type de la croissance moyenne ont été considérées.

Une analyse de la variance (ANOVA) à un facteur a été effectuée pour les analyses isotopiques afin de vérifier s'il existe une différence en $\delta^{13}\text{C}$ entre les trois périodes (épidémique, endémique, d'intérêt). La conformité des postulats de base a été vérifiée à l'aide du test de Shapiro-Wilk pour la normalité et du test de Bartlett pour l'homogénéité de la variance. Si l'hypothèse nulle de l'analyse de variance est rejetée, un test de t pairé a *posteriori* avec un ajustement bonferroni a été utilisé afin d'identifier entre lesquels des groupes les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont significativement différentes. Un intervalle de confiance de 99%, $\alpha = 0,01$, a été défini comme marge d'erreur pour tous les tests statistiques. Ces analyses ont été effectuées à l'aide du logiciel R (R Core Team 2013).

3. RÉSULTATS

3.1 Chronologie

Un total de 824 échantillons a été récolté, 20 arbres vivants et 804 arbres subfossiles retirés du lac Dionne. Parmi les arbres subfossiles, 216 (27.31%) ont été rejetés. Ils étaient trop abîmés ou présentaient moins de 50 cernes de croissances ou encore, il ne s'agissait pas d'épinette (*Picea* sp.). 187 (22%) ont été interdatés et 401 (50.69%) arbres n'ont pas été interdatés. Les espèces autres retrouvées sont, le sapin baumier (*Abies balsamea*), du pin gris (*Pinus Banksiana*) et du mélèze laricin (*Larix laricina*) en nombre insuffisant pour produire une chronologie.

La chronologie construite à l'aide des échantillons du lac Dionne couvre une période de 718 ans de 2017 à 1300 (Figure 4). On dénombre neuf échantillons pour l'année 2017 puis une vingtaine de 2016 à 2008. Ce nombre augmente graduellement pour atteindre plus de 130 échantillons pour les années 1892, 1885, 1884 et 1883 (Figure 5-B). On observe un plateau pour la période de 1950 à 1852 à plus d'une centaine d'échantillons puis une diminution graduelle jusqu'à 20 échantillons en 1811. On observe un second plateau composé d'une dizaine d'échantillons de 1810 à 1750 puis une seconde diminution du nombre d'individus jusqu'en 1659 où un seul échantillon compose la chronologie jusqu'en 1646. Il y a ensuite un intervalle de 67 ans où aucun échantillon n'a pu être interdaté avec la courbe puis une chronologie flottante de 10 échantillons compose la période de 1300 à 1580.

3.1.1 Le 21^e siècle

Une réduction majeure de croissance est observée de 2005 à 2017 (FIGURE 5-A). Elle correspond à l'épidémie en cours notamment sur la Côte-Nord. Cette épidémie est confirmée à l'aide d'observations sur le terrain ainsi que des relevés aériens de défoliation du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. Au cours de cette période, jusqu'à 100% (2017) et un minimum de 19% (2012) des échantillons ont été affectés par une réduction de croissance s'apparentant à une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (FIGURE 5- C).

3.1.2 Le 20^e siècle et siècles précédents

Une réduction majeure de croissance est observée de 1975 à 1990 (FIGURE 5-A). Elle correspond à l'épidémie de la fin du 20^e siècle. Cette épidémie est confirmée à l'aide des relevés de défoliation aériens du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs et est reconnue pour être très sévère (Morin *et al.* 2008). Elle est également documentée pour le sud du Québec (Boulangier *et al.* 2012). Au cours de cette période jusqu'à 67.65% (1979) et un minimum de 14.52% (1987) des échantillons ont été affectés par cette réduction de croissance. (FIGURE 5- C).

Aucune réduction de croissance typique d'une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette n'est observée pour la période 1947-1958, documentée pour le sud du Québec par Boulangier et Arseneault (2004). Ceci concorde avec les résultats des relevés de défoliation aériens du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs.

Une légère diminution de croissance est observée pour la période 1905-1919. Une épidémie est documentée pour la période 1915-1923 dans le sud du Québec (Bouchard et Pothier 2010; Boulangier *et al.* 2012) et pour la période 1910 et 1924 dans la région du nord du Saguenay-Lac-Saint-Jean (Morin et Laprise 1990). L'étude de De Grandpré *et al.* (2019) identifie dans la région de la Côte-Nord une diminution de croissance associée à un événement climatique pour la période précédant celle de l'épidémie 1915-1923. Une attention particulière a été accordée à cette période lors de l'étude complémentaire portant sur les isotopes de C¹³. Aucune diminution de croissance correspondant à une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette n'est observée pendant le 19^e siècle et les siècles précédents sur la courbe de croissance indicée présentée à la figure 4. La portion antérieure

de la chronologie ne peut être interprétée puisque cette dernière est composée d'un nombre insuffisant d'échantillons.

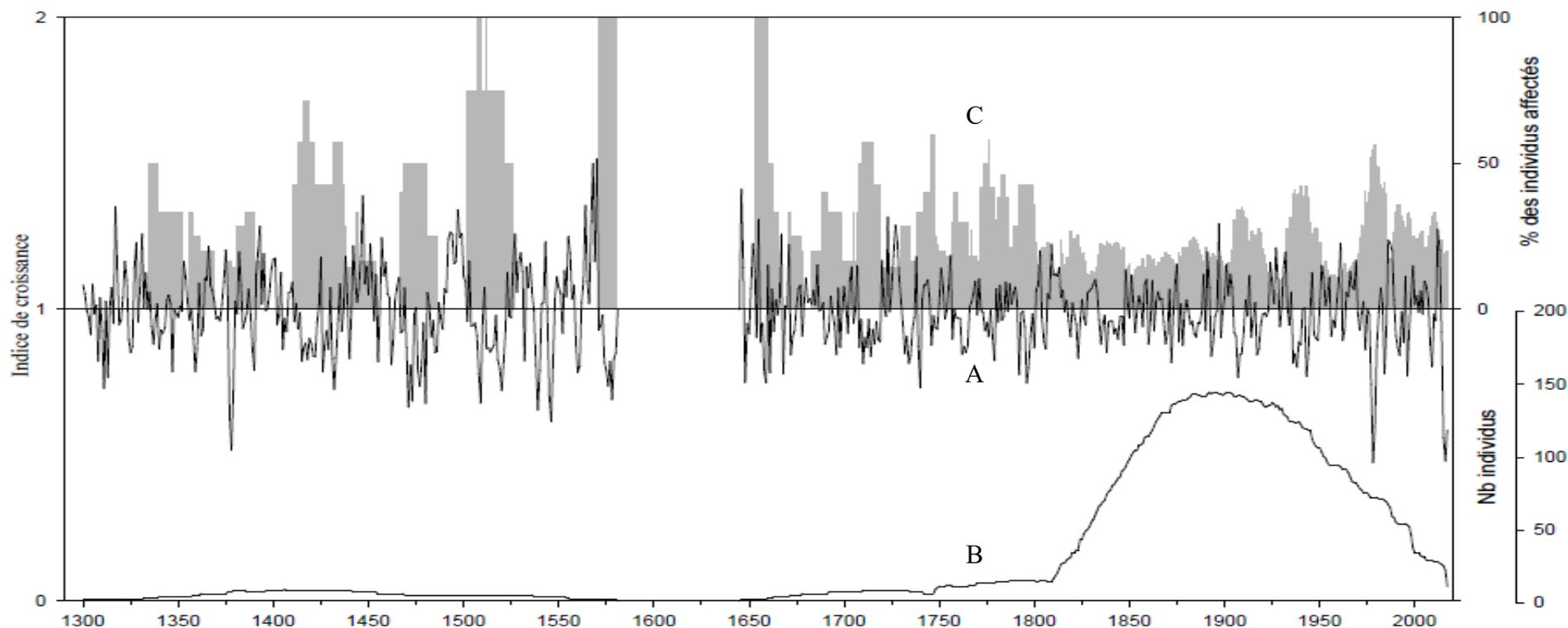


Figure 4. Chronologie des arbres vivants, morts toujours connectés à la rive et subfossiles dans le lac Dionne. A) Courbe de croissance indicée de 174 épinettes représentées par une ligne noire continue. B) Nombre d'individus inclus dans la chronologie pour chacune des années représentées par une ligne noire pointillée. C) Pourcentage d'individus affectés par une réduction de croissance selon les critères présentés dans la section 2.8 du présent ouvrage et correspondant donc à une épidémie de la TBE.

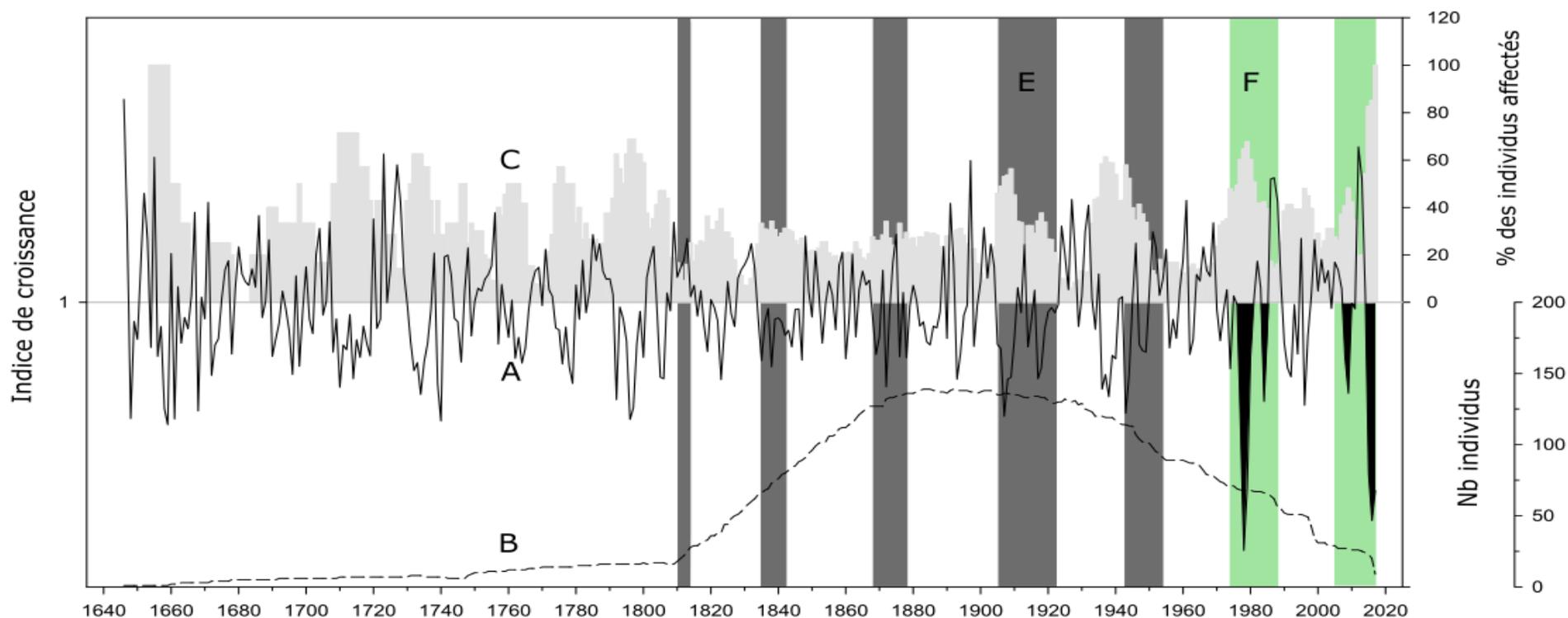


Figure 5. Agrandissement de la période 1646 à 2017 de la chronologie des arbres vivants, morts toujours connectés à la rive et subfossiles dans le lac Dionne. A) Courbe de croissance indicée de 174 épinettes représentées par une ligne noire continue. B) Nombre d'individus inclus dans la chronologie pour chacune des années représentées par une ligne noire pointillée. C) Pourcentage d'individus affectés par une réduction de croissance selon les critères présentés dans la section 2.8 du présent ouvrage et correspondant donc à une épidémie de la TBE. D) Les épidémies répertoriées par Boulanger *et al.* (2012) au sud du Québec sont représentées par des bandes grises. E) Les diminutions de croissance confirmées à l'aide des relevés aériens de défoliation du Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs pour la région de la Côte-Nord sont mises en évidence par des bandes vertes. F) les diminutions de croissances correspondant à une épidémie sont mises en évidence en noire.

3.2 Isotope C¹³

Les trois périodes ont des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ significativement différentes ($F_{(2,36)} = 16,95$; $p < 0,01$) (Tableau 1). Le test de t pairé a permis d'identifier que les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ de la période endémique (-23.9955 ± 0.6898) et de la période épidémique (-24.0268 ± 0.3275) ne sont pas significativement différentes ($p = 0.8764$). La période d'intérêt (-25.1400 ± 0.5560) a quant à elle un contenu isotopique en $\delta^{13}\text{C}$ significativement différent de la période endémique ($p < 0,01$) et de la période épidémique ($p < 0,01$) (Figure 6).

Tableau 1. Résumé de l'analyse de variance (ANOVA) de la composition isotopique $\delta^{13}\text{C}$ pour les trois périodes à l'étude (épidémique, endémique, d'intérêt).

Source	SS	df	MS	$F_{(2,36)}$	Prob. > F
$\delta^{13}\text{C}$	11,12	2	5 561	16,95	< 0,01
Résidus	11,81	36	0,328		
Total	22,93	38			

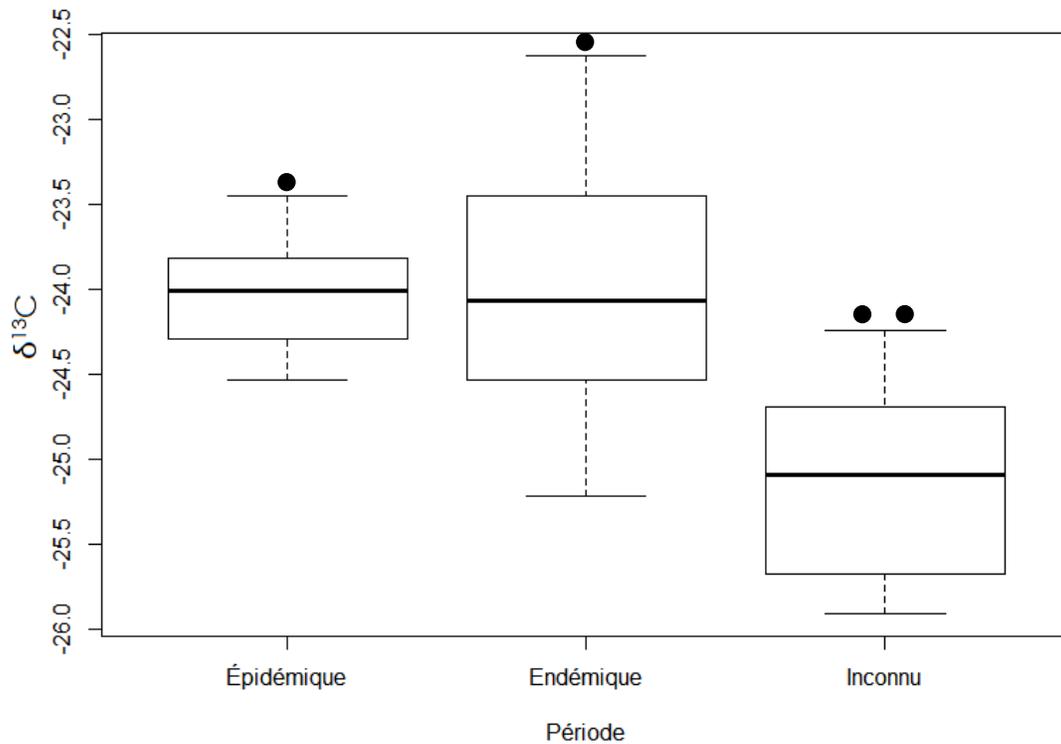


Figure 6. Composition isotopique en $\delta^{13}\text{C}$ pour la période épidémique (1976-1981), la période endémique (1964-1969) et la période d'intérêt (1906-1911).

4. DISCUSSION

4.1 Chronologie

Les feux sont une perturbation naturelle très importante dans le domaine de la pessière (Payette 1992). Les incendies provoquent un arrêt momentané de l'apport des arbres dans les lacs et donc une interruption dans la chronologie. Une baisse drastique du nombre d'individus est observée vers l'an 1810 de la chronologie (Figure 5-B). Cette baisse correspond à un feu répertorié en 1810 sur les données écoforestières des feux de forêt fournies par le MFFP directement sur le site d'échantillonnage. Comme nous sommes dans une zone où les feux de forêt sont une perturbation naturelle majeure, il est ardu de trouver un site respectant les contraintes liées à la méthode et qui n'a jamais été brûlé. Lors de la

deuxième campagne d'échantillonnage en septembre 2017, des sites n'ayant pas brûlé lors de ce même feu ont été sélectionnés. L'interdatation de ces échantillons a permis d'allonger la courbe au-delà de l'an 1810. Toutefois, le faible nombre de cernes repères lors de cette période pour cette région représente un défi supplémentaire, l'interdatation des échantillons est donc fastidieuse. Outre les cernes très étroits liés à l'épidémie des années quatre-vingt, peu de cernes permettent de situer les échantillons avant cet événement. Ceci explique la diminution du nombre d'individus avant 1810.

4.1.1 Le 21^e siècle

La période 2005 à 2017

Cette période épidémique s'est d'abord manifestée dans le sud-ouest du Québec en 1992 et en 2005, l'ampleur de l'infestation a rapidement augmenté sur les territoires des régions de la Côte-Nord, du Saguenay-Lac-Saint-Jean, de l'Abitibi-Témiscamingue, du Bas-Saint-Laurent et de la Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine (Ministère des forêts de la Faune et des Parcs 2014a; Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs 2014b). Alors qu'on observe habituellement les épidémies au nord de la distribution lorsque celles du sud sont de très forte intensité, ce n'est pas le cas pour celle débutée en 2005. Le sud du Québec est relativement épargné par la TBE selon les relevés de défoliation du MFFP, la Côte-Nord est quant à elle fortement affectée. La majorité des échantillons prélevée pour cette période sont affectés par la TBE. Certains avancent l'hypothèse que l'augmentation de la température globale serait l'un des facteurs influençant la montée de la distribution des épidémies vers le nord (Gray 2008; Regniere *et al.* 2012; Gray 2013). Candau et Fleming (2011) identifient plusieurs effets directs et indirects causés par les changements climatiques prévus. Les effets directs qu'ils décrivent sont des changements dans la

fréquence, l'aire de distribution et la durée des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Les effets indirects concernent plutôt la phénologie et la distribution des espèces hôtes, la dynamique des ennemis naturels de la tordeuse, ainsi que l'interaction avec d'autres perturbations naturelles. En effet, le synchronisme entre le débourrement des arbres hôtes et l'arrivée des chenilles au bout des branches est primordial. Selon Blais (1957) si le sapin baumier est davantage affecté par les épidémies que l'épinette c'est que le sapin baumier débourre plus tôt au printemps, ce qui concorde avec la sortie des chenilles. Il faut généralement compter deux semaines de plus pour que l'épinette noire en fasse de même (Blais 1957). L'épinette noire serait donc plus susceptible d'être fortement défoliée si la floraison de ses bourgeons se synchronisait avec la sortie des chenilles de la tordeuse (Blais 1957). La combinaison de ces facteurs pourrait expliquer les changements observés dans la distribution des épidémies de la TBE (Regniere *et al.* 2012). En effet, le sapin baumier ne serait plus la seule source d'alimentation disponible, la chenille aurait accès au feuillage des épinettes noires dès le début de son activité printanière.

4.1.2 Le 20^e siècle et siècles précédents

La période 1975-1990

Cette épidémie est largement documentée puisque son impact économique et écologique est très important, entre 139 et 238 millions m³ d'épinettes et de sapins ont été détruits (Morin 1998). Morin *et al.* (2010) enregistre très bien le signal de cette période dans les courbes de croissance du sapin baumier, mais également de l'épinette blanche pour la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Cette épidémie est enregistrée au Québec (Blais 1983a), mais également à Terre-Neuve, en Alberta ainsi que dans plusieurs autres provinces du Canada (Blais 1983b; Moody 1989). Tel que mentionné précédemment, tous

les échantillons de l'étude conduite par Blais (1983a) sur la Côte-Nord enregistrent une diminution de croissance. Les résultats de cette étude sont donc en accord avec ceux des études antérieures.

Période 1905-1919

La période de l'an 1910 à aujourd'hui a déjà été documentée à l'aide des relevés aériens de défoliation, de visites de terrains, de la dendrochronologie sur les arbres vivants et maintenant sur les arbres subfossiles. L'avantage de cette dernière méthode est qu'elle permet d'avoir un apport stable du matériel ligneux sur une plus longue période de temps que lorsqu'on utilise les arbres vivants. Dans le cas de la dendrochronologie sur arbres vivants, beaucoup d'individus sont disponibles pour l'année de récolte et ce nombre diminue avec les années. Ainsi les cernes pour l'an 1910 et avant correspondent, pour la plupart des échantillons, au stade de croissance juvénile des arbres échantillonnés. Dans le cas des échantillons subfossiles, le renouvellement du matériel ligneux sur la rive des lacs est un processus temporel constant dans les vieilles forêts. Ainsi, pour chaque période, des individus de stades de vie différents composent la courbe de croissance. Les patrons de croissances observés pour cette période ne peuvent donc pas être expliqués par un patron de croissance juvénile des arbres. Appuyant ainsi l'hypothèse que les épidémies ont affectées dans une moindre mesure la côte nord pour le début du 20^e siècle.

La période de 1646 à 1810 est composée de moins d'une vingtaine d'échantillons. L'interprétation de cette section n'est donc pas possible. La période de 1300 à 1580 est une chronologie flottante qui, comme mentionnée précédemment, a été datée à l'aide d'une chronologie maître du laboratoire de M. Arsenault. Cette section de la chronologie

composée d'une dizaine d'échantillons est également incertaine et ne peut pas être interprétée.

4.2 Isotope

La période épidémique, 1976-1981, et endémique, 1964-1969, ont des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ semblables d'environ -24. Dans l'expérience de Simard *et al.* (2008) la période épidémique de 1977 présente plutôt des valeurs de l'ordre de -21,4 alors qu'ils observent des valeurs entre -25 et -24 pour les périodes endémiques. La période épidémique présente alors une valeur plus élevée. Toutefois, la période endémique des échantillons récoltés au lac Dionne présente une valeur en $\delta^{13}\text{C}$ significativement plus élevée que la période d'intérêt contrairement à ce qui était attendu.

Lors de la préparation des échantillons, plusieurs cernes annuels étaient absents des carottes pour la période 1976-1981 et ces cernes représentent les années de plus forte défoliation. Théoriquement, ces cernes absents sont ceux qui devraient présenter les plus hautes valeurs isotopiques de $\delta^{13}\text{C}$. Comme ils ne peuvent pas être inclus dans l'analyse, puisqu'ils sont absents, cela affecte possiblement à la baisse la valeur en $\delta^{13}\text{C}$ de la période épidémique. En effet, cette période est tout de même significativement plus élevée en $\delta^{13}\text{C}$ que la période d'intérêt, 1906-1911.

Le choix de la période endémique est basé sur la forme de la courbe de croissance indicée (aucune diminution caractéristique en U ou en V (Morin *et al.* 2010) (Figure 5-A). Selon les relevés aériens de défoliation effectués par le Ministère des forêts de la Faune et

des Parcs, la Côte-Nord n'a pas été affectée de façon marquée avant 1974 par la TBE. L'écart type de cette période est plus élevé que celui des deux autres. Il est donc possible que les échantillons aient été contaminés lors des manipulations par des cernes annuels adjacents ayant été défoliés. En effet, les cernes annuels de la période 1964-1969 étaient physiquement très près de ceux de la période 1976-1981 sur les échantillons. La période 1906-1911 dont la nature est inconnue présente une valeur en $\delta^{13}\text{C}$ significativement plus basse que la période épidémique et endémique.

Sans conclure avec certitude, il est tout de même possible de supposer que la période d'intérêt est en fait une période endémique. En effet, le contenu isotopique de cette période est tout de même plus bas que celui des deux autres périodes. Il ne s'agit donc définitivement pas d'une période présentant un enrichissement en C^{13} . Ainsi, bien que cette épidémie soit répertoriée au sud du Québec (Boulangier *et al.* 2012) ainsi que dans la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean (Morin et Laprise 1990), l'absence d'évidences de la présence de la TBE sur le site d'étude supporte l'hypothèse que l'épidémie du début du 20^e siècle a affecté en moindre mesure la région de la Côte-Nord.

5. CONCLUSION

La chronologie d'arbres subfossiles reconstruite dans le cadre de ce projet a permis d'établir l'historique des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette lors des deux derniers siècles pour la région périphérique au lac Dionne située dans la région de la Côte-Nord. Certaines épidémies notamment celles présentement en cours lors des campagnes d'échantillonnages débutées en 2005 et celle du début des années quatre-vingt ont été

identifiées à l'aide des diminutions de croissance des arbres hôtes de la TBE. Ces deux périodes sont largement documentées à l'aide d'observations terrain, des données du Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs, mais également, par des études antérieures.

L'utilisation d'arbres subfossiles enfouis dans la zone littorale présente certains avantages tels qu'un apport constant d'individus. Toutefois, aucune chronologie d'arbres non-hôte ne peut être construite pour la région du domaine de la pessière à mousse en quasi absence d'espèce comme le pin gris. La méthode d'analyse isotopique a été utilisée pour confirmer des épidémies. Cette méthode relativement nouvelle a été testée sur un nombre d'études très limité. Notre analyse ne s'est pas avérée efficace pour confirmer ou infirmer des épidémies passées.

De plus, la technique de « pooling » utilisée pour l'analyse du contenu isotopique des cernes de croissances n'est pas une technique efficace d'identification des périodes épidémiques. Il est préférable d'avoir une vue d'ensemble de la composition en $\delta^{13}\text{C}$ afin de juger si une période présente un enrichissement par rapport aux valeurs de base. De plus, les coûts associés à la préparation et à l'analyse des cernes de croissances n'ont pas diminué dans les dernières années. Il ne s'agit donc pas d'un substitut économique ou efficace aux courbes de croissances d'arbres non-hôtes.

Les résultats de cette étude ont permis d'appuyer l'hypothèse que l'épidémie des années 80 ainsi que celle qui sévit actuellement sont les seules à avoir affecté la Côte-Nord. Ils supportent également celle qu'un climat plus chaud tel que celui observé au 20^e et 21^e siècle est favorable à la tordeuse des bourgeons de l'épinette alors que le climat dit froid du petit âge glaciaire (AD 1550-1850) (Payette *et al.* 1985; Lamb 2013) est contraignante pour la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

La méthode de récolte des arbres dans les lacs a permis de couvrir une période d'un peu plus de 700 ans. Ces résultats démontrent le potentiel de cette méthode pour construire la chronologie des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette pour cette région de la Côte-Nord. Dans le cadre de ce projet, les campagnes d'échantillonnages ont permis d'exploiter seulement un lac. Afin d'obtenir une longue chronologie pour la région de la Côte-Nord, il est nécessaire de développer un réseau de site d'échantillonnage situé sur différents lacs (Arseneault *et al.* 2013). En effet, les feux de forêt sont une perturbation naturelle importante dans la pessière (Payette 1992), mais les peuplements ne sont pas tous affectés par le même feu au même moment. Un réseau de lac permettrait donc d'assurer un apport constant d'arbres et donc d'établir une plus longue chronologie pour la région de la Côte-Nord.

6. RÉFÉRENCE

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

Arseneault D et Sirois L. 2004. The millennial dynamics of a boreal forest stand from buried trees. *Journal of Ecology*, 92 : 490-504.

Arseneault D, Dy B, Gennaretti F, Autin J et Be Y. 2013. Developing millennial tree ring chronologies in the fire-prone North American boreal forest. *Journal of Quaternary science*, 28 : 283-292.

Baillie MGL et Pilcher JR. 1973. A Simple Crossdating Program for Tree-Ring Research. *Tree-Ring Bulletin*, 33 : 7-14.

Blais JR. 1957. Some relationships of the spruce budworm, *choristoneura fumiferana* (clem.) to black spruce, *picea mariana* (moench) voss. *The Forestry Chronicle*, 33 : 364-372.

Blais JR. 1962. Collection and analysis of radial-growth data from trees for evidence of past spruce budworm outbreaks. *The Forestry Chronicle*, 38 : 474-484.

Blais JR. 1983a. Les forêts de la Côte Nord au Québec sont-elles sujettes aux déprédations par la tordeuse? *The Forestry Chronicle*, 59 : 17-20.

Blais JR. 1983b. Trends in the Frequency, Extent, and Severity of Spruce Budworm Outbreaks in Eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 13 : 539-547.

Bouchard M et Pothier D. 2010. Spatiotemporal variability in tree and stand mortality caused by spruce budworm outbreaks in eastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 40 : 86-94.

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

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

Brown C. 1970. A cartographic representation of Spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.), infestation in Eastern Canada (1909-1966). Publications Forest Service, Canada.

Candau J-N et Fleming RA. 2011. Forecasting the response of spruce budworm defoliation to climate change in Ontario. *Canadian Journal of Forest Research*, 41 : 1948-1960.

Chen Z, Kolb TE et Clancy KM. 2001. Mechanisms of Douglas-fir resistance to western spruce budworm defoliation: bud burst phenology, photosynthetic compensation and growth rate. *Tree Physiology*, 21 : 1159-1169.

Cook ER et Peters K. 1981. The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bulletin*.

Cook ER et Kairiukstis LA. 1990. *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences*. Springer Science & Business Media, Netherlands, 394 p.

Cook ER et Holmes RL. 1996. Guide for computer program ARSTAN. Dans : Grissino-Mayer HD, *et al.* édés. *The International Tree-ring Data Bank Program Library Version 20 User's Manual*. University of Arizona, Tucson, Arizona, p. 75-87.

Dang QL et Lieffers VJ. 1989. Climate and annual ring growth of black spruce in some alberta peatlands. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 67 : 1885-1889.

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

Eckstein D et Bauch J. 1969. Beitrag zur Rationalisierung eines dendrochronologischen Verfahrens und zur Analyse seiner Aussagesicherheit. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 88 : 230-250.

Farquhar G, O'Leary M et Berry J. 1982. On the Relationship Between Carbon Isotope Discrimination and the Intercellular Carbon Dioxide Concentration in Leaves. *Functional Plant Biology*, 9 : 121-137.

Flesch G, Anderson Jr A et Svec H. 1973. A secondary isotopic standard for $6\text{Li}/7\text{Li}$ determinations. *International Journal of Mass Spectrometry and Ion Physics*, 12 : 265-272.

Friedman I, O'NEIL J et CEBULA G. 1982. Two new carbonate stable-isotope standards. *Geostandards and Geoanalytical Research*, 6 : 11-12.

Gennaretti F, Arseneault D et Begin Y. 2014. Millennial stocks and fluxes of large woody debris in lakes of the North American taiga. *Journal of Ecology*, 102 : 367-380.

Gori Y, Camin F, Porta NL, Carrer M et Battisti A. 2014. Tree rings and stable isotopes reveal the tree-history prior to insect defoliation on Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Forest Ecology and Management*, 319 : 99-106.

Gouvernement du Québec. 2018. Normales climatiques du Québec 1981-2010
<http://www.mddelcc.gouv.qc.ca/climat/normales/sommaire.asp?cle=7042749>

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

Gray DR. 2013. The influence of forest composition and climate on outbreak characteristics of the spruce budworm in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 43 : 1181-1195.

Grenon F, Jean-Pierre J et Marc L. 2010. Manuel de référence pour l'aménagement écosystémique des forêts au Québec. Gouvernement du Québec, Centre d'enseignement et de recherche en foresterie de Sainte-Foy inc. et ministère des Ressources naturelles et de la Faune Ddleadlpdf, Québec, 51 p.

Holmes RL. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 43 : 69-78.

Holmes RL et Swetnam TW. 1996. Dendroecology program library: program OUTBREAK user's manual. University of Arizona, Tucson, Arizona, 8 p.

Hut G. 1987. Consultants' group meeting on stable isotope reference samples for geochemical and hydrological investigations.

Jardon Y. 2001. Analyses temporelles et spatiales des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. Thèse, Université du Québec à Montréal, Montréal, 171 p.

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

Kozłowski T. 1969. Tree physiology and forest pests. *Journal of Forestry*, 67 : 118-123.

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

Kress A, Saurer M, Büntgen U, Treydte KS, Bugmann H et Siegwolf RTW. 2009. Summer temperature dependency of larch budmoth outbreaks revealed by Alpine tree-ring isotope chronologies. *Oecologia*, 160 : 353-365.

Lamb HH. 2013. *Climate: Present, Past and Future* Routledge, New York, NY, 715 p.

Lavigne MB, Little CHA et Major JE. 2001. Increasing the sink:source balance enhances photosynthetic rate of 1-year-old balsam fir foliage by increasing allocation of mineral nutrients. *Tree Physiology*, 21 : 417-426.

Leavitt S et Long A. 1986. Influence of site disturbance on delta 13C isotopic time series from tree rings.

Leavitt SW et Danzer SR. 1993. Method for batch processing small wood samples to holocellulose for stable-carbon isotope analysis. *Analytical Chemistry*, 65 : 87-89.

Little CHA, Lavigne MB et Ostaff DP. 2003. Impact of old foliage removal, simulating defoliation by the balsam fir sawfly, on balsam fir tree growth and photosynthesis of current-year shoots. *Forest Ecology and Management*, 186 : 261-269.

Martineau R. 1985. *Insectes nuisibles des forêts de l'est du Canada*. Éditions Marcel Broquet Inc. et Service canadien des forêts, Canada E, Ottawa, 283 p.

Ministère des forêts de la Faune et des Parcs. 2014a. L'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette et mon boisé. Gouvernement du Québec, 28 p.

Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs. 2014b. L'aménagement écosystémique dans un contexte d'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette - Guide de référence pour modular les activités d'aménagement dans les forêts publiques. Forêts Ddlaedlef-Ddlpd, Québec.

Ministère des forêts de la Faune et des Parcs. 2016. Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec. <https://www.mffp.gouv.qc.ca/forets/inventaire/inventaire-zones-carte.jsp#pessiereMousses>

Moody BH. 1989. Forest Insect and Disease Conditions in Canada 1988. Minister of Supply and Services Canada 1990, Canada FIaDS-F, Canada.

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

Morin H et Laprise D. 1990. Histoire récente des épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du lac Saint-Jean (Québec): une analyse dendrochronologique. *Canadian Journal of Forest Research*, 20 : 1-8.

Morin H, Jardon Y et Simard S. 2010. Détection et reconstitution des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) à l'aide de la dendrochronologie. Dans : Payette S et Fillion L éds. *La dendroécologie: Principes, méthodes et applications*. Presses de l'Université Laval, Québec, p. 415-436.

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

Navarro L. 2013. Dynamique spatio-temporelle des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans la pessière à mousse au cours du XXème siècle. *Mémoire*, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 45 p.

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

Payette S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. Dans : Shugart HH, *et al.* éd. A Systems Analysis of the Global Boreal Forest. Cambridge University Press, Cambridge, p. 144-169.

Payette S et Filion L. 2010. La dendroécologie: Principes, méthodes et applications. Les Presses de l'Université Laval, Québec, Québec.

Payette S, Filion L, Gauthier L et Boutin Y. 1985. Secular climate change in old-growth tree line vegetation of northern Quebec. *Nature*, 315 : 135-138.

R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Raven PH, Evert RF et Eichhorn SE. 2008. Biologie végétale: traduction de la 7e édition américaine par Jules Bouharmont; révision scientifique de Carlo Evrardt. De Boeck.

Regniere 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.

Reich PB, Walters MB, Krause SC, Vanderklein DW, Raffe KF et Tabone T. 1993. Growth, nutrition and gas exchange of *Pinus resinosa* following artificial defoliation. *Trees*, 7 : 67-77.

Ressources naturelles Canada. 2015 (mis à jour le 2015-08-04). Identifier un conifère. Consulté le 2017-01-18, <https://aimfc.rncan.gc.ca/fr/arbres/identification/coniferes>

Rose AH et Lindquist OH. 1994. Insectes des épinettes, du sapin et de la pruche de l'est du Canada. Ressources naturelles Canada, forêts Scd, Ottawa (Ontario), 159 p.

Salisbury FB et Ross CW. 1992. Plant physiology. 4th. Wadsworth Pub Co.

Schweingruber F. 1978. Mikroskopische Holz Anatomie. Anatomie microscopique du bois. Microscopic wood anatomy. Swiss Federal Institute of Forestry Research,, Birmensdorf.

Simard M et Payette S. 2001. Black spruce decline triggered by spruce budworm at the southern limit of lichen woodland in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 31 : 2160-2172.

Simard M et Payette S. 2003. Accurate dating of spruce budworm infestation using tree growth anomalies. *Ecoscience*, 10 : 204-216.

Simard S, Morin H et Krause C. 2011. Long-term spruce budworm outbreak dynamics reconstructed from subfossil trees. *Journal of Quaternary science*, 26 : 734-738.

Simard S, Elhani S, Morin H, Krause C et Cherubini P. 2008. Carbon and oxygen stable isotopes from tree-rings to identify spruce budworm outbreaks in the boreal forest of Quebec. *Chemical Geology*, 252 : 80-87.

Swetnam TW, Thompson MA et Sutherland EK. 1985. Using dendrochronology to measure radial growth of defoliated trees. US Department of Agriculture, Forest Service, Cooperative State Research Service.

Thomson VP, Cunningham SA, Ball MC et Nicotra AB. 2002. Compensation for herbivory by *Cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency. *Oecologia*, 134 : 167-175.

Turnbull TL, Adams MA et Warren CR. 2007. Increased photosynthesis following partial defoliation of field-grown *Eucalyptus globulus* seedlings is not caused by increased leaf nitrogen. *Tree Physiology*, 27 : 1481-1492.

Vanderklein DW et Reich PB. 1999. The effect of defoliation intensity and history on photosynthesis, growth and carbon reserves of two conifers with contrasting leaf lifespans and growth habits. *New Phytologist*, 144 : 121-132.

Weidner K, Heinrich I, Helle G, Löffler J, Neuwirth B, Schleser GH et Vos H. 2010. Consequences of larch budmoth outbreaks on the climatic significance of ring width and stable isotopes of larch. *Trees*, 24 : 399-409.

Wilmking M et Myers-Smith I. 2008. Changing climate sensitivity of black spruce (*Picea mariana* Mill.) in a peatland-forest landscape in interior Alaska. *Dendrochronologia*, 25 : 167-175.

ANNEXE A

Tableau 2. Valeur de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) pour chacun des 20 arbres et chacune des trois périodes.

Arbre #	Épidémique	Endémique	Inconnu
	-24,026 8 ± 0,327 5	-23,995 5 ± 0,689 8	-25,140 0 ± 0,556 0
7	-*	-23 600	-24,600 0
8	-23,816 3	-23,536 0	-25,020 1
9	-24,289 8	-24,447 0	-24,243 0
10	-24,535 0	-24,879 1	-25,672 7
11	-	-25,214 5	-25,904 1
12	-23,933 9	-23,293 4	-24,688 9
13	-23,880 6	-	-25,642 2
14	-	-	-
15	-	-	-24,500 0
16	-	-22,625 4	-25,736 4
17	-24,112 5	-24,178 4	-25,087 7
18	-	-	-
19	-23,752 1	-23,289 2	-
20	-	-24,611 8	-25,195 3
21	-24,081 6	-23,949 0	-25,751 3
22	-	-23,362 2	-
23	-	-24,282 3	-
24	-	-23,800 5	-24,778 1
25	-24,412 9	-24,669 9	-
26	-23,453 5	-24,190 1	-

*Certains arbres n'avaient pas suffisamment de matériel pour effectuer la mesure du contenu isotopique en $\delta^{13}\text{C}$