

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

SYNCHRONISME PHÉNOLOGIQUE D'UN INSECTE HERBIVORE AVEC
SES HÔTES FACE AU CHANGEMENT CLIMATIQUE : CAS DE LA
TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE (*CHORISTONEURA*
FUMIFERANA (CLEMENS))

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

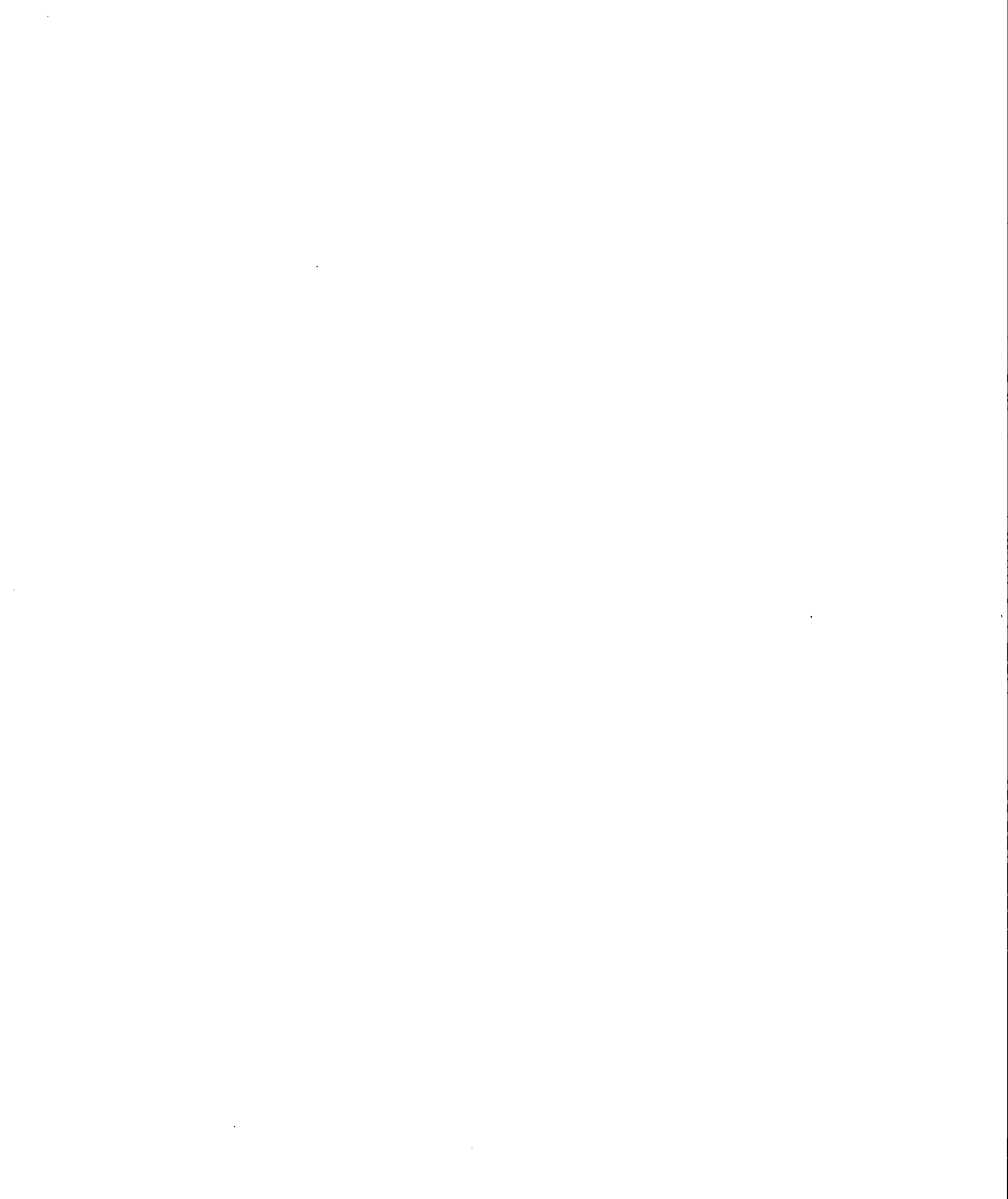
PAR
MATHIEU NEAU

JUILLET 2014

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»



AVANT-PROPOS

Ce mémoire est le résultat de mon projet de recherche qui a débuté en septembre 2011, dans le cadre de ma maîtrise en biologie à l'Université du Québec à Montréal (UQAM). Les résultats de l'étude sont présentés sous la forme d'un article scientifique, qui sera soumis prochainement. Tout d'abord, une introduction générale fait état des connaissances globales des concepts fondamentaux sur la phénologie, les changements climatiques et la problématique liée à cette étude. Une conclusion générale reprend les conclusions de l'article scientifique et évoque l'impact de cette étude sur la compréhension de la problématique établie. Les co-auteurs de l'article scientifique sont le Dr Deepa Pureswaran, le Dr Daniel Kneeshaw et le Dr Louis De Grandpré.

Le travail s'est réalisé grâce au soutien financier du Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT), et du SERG-International. Je remercie ma directrice de recherche, Dr Deepa Pureswaran, ainsi que mes co-directeurs Dr Daniel Kneeshaw et Dr Louis De Grandpré, pour leur aide tout au long de cette formidable expérience. Leurs précieux conseils me seront utiles à l'avenir. Je remercie également Dave Gervais et Dominique Boucher de m'avoir assisté lors de la mise en place du dispositif expérimental. Bien évidemment, je n'oublie pas mes aides de terrain (trop nombreux pour tous les citer, ils se reconnaîtront lorsqu'ils liront ce mémoire) qui ont su garder leur sang-froid avec les mouches et les moustiques qui nous tournaient autour. C'est grâce à vous tous que le projet a pu se réaliser, merci à vous.

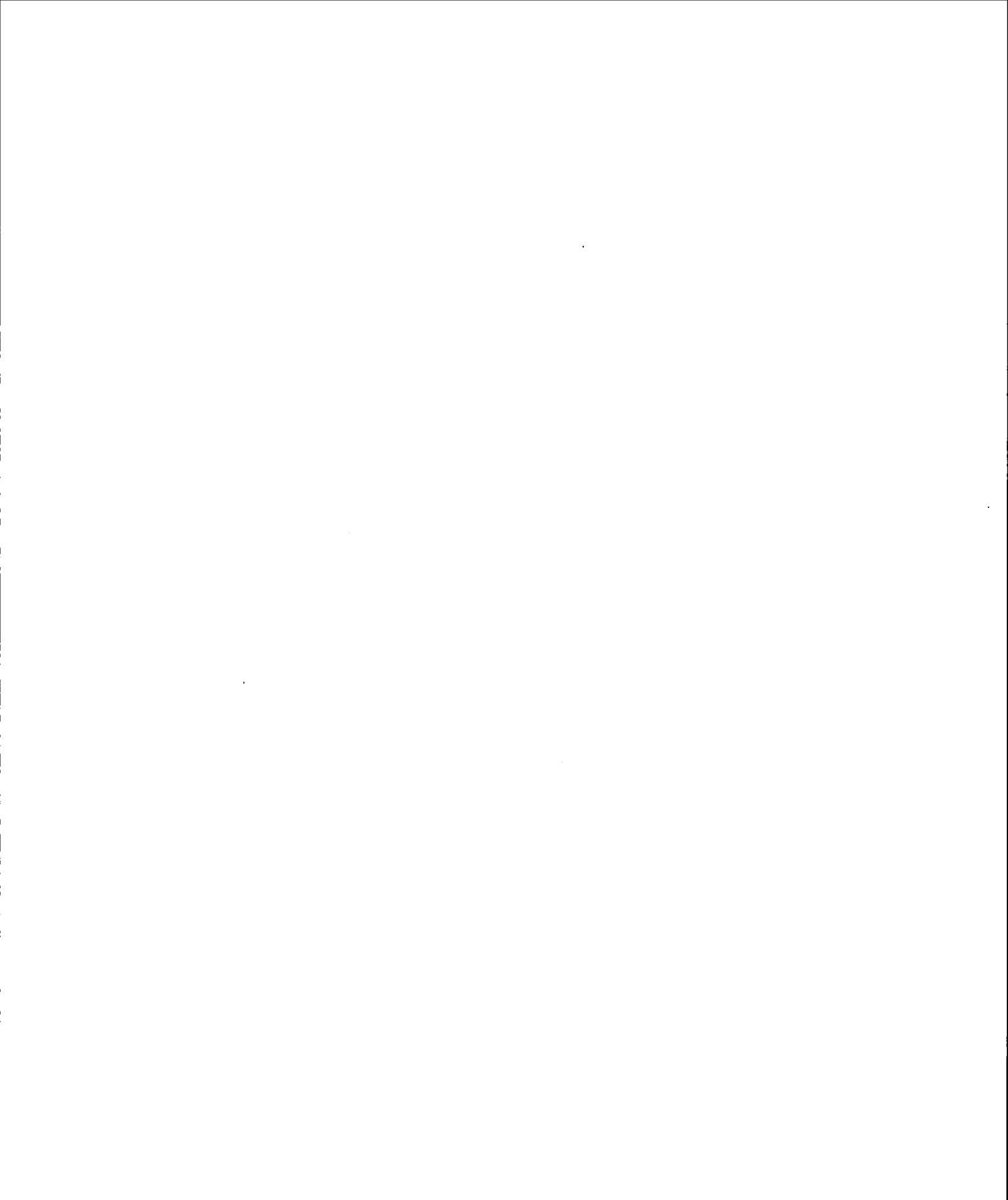


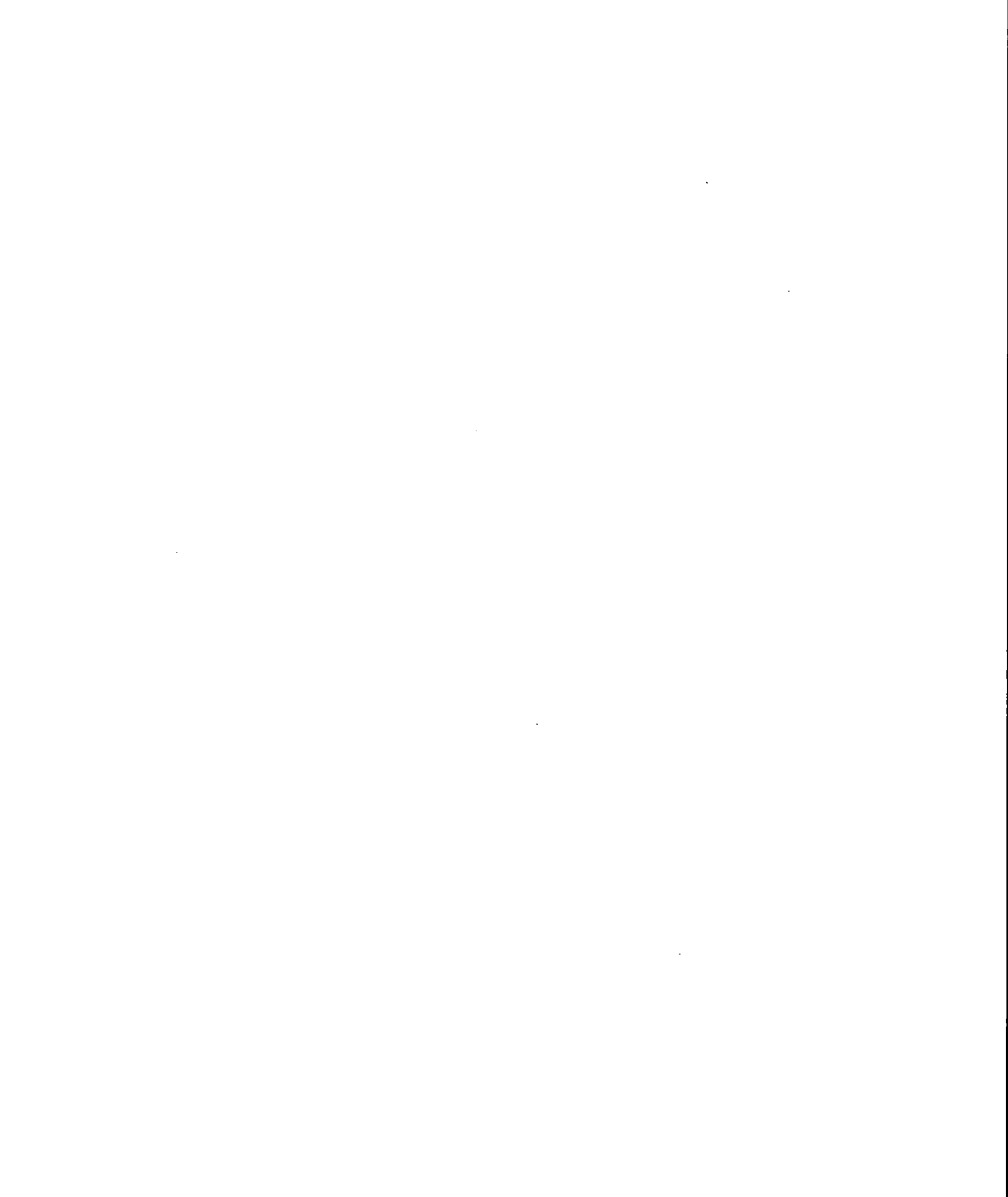
TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	iii
LISTE DES FIGURES	vii
LISTE DES TABLEAUX	ix
RÉSUMÉ	xi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Mise en contexte	1
Objectif de l'étude	4
Phénologie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette	4
Phénologie des espèces hôtes	6
Interaction entre la TBE et ses espèces hôtes	7
Influence du changement climatique sur l'interaction entre la TBE et ses hôtes	9
CHAPITRE I	11
1.1 Résumé	13
1.2 Introduction	15
1.3 Aire d'étude	17
1.4 Méthodes	19
1.4.1 Localisation des sites et dispositif d'échantillonnage	19
1.4.2 Données microclimatiques	21
1.4.3 Débourrement des espèces hôtes	22
1.4.4 Émergence des L2 et poids des pupes	22
1.4.5 Synchronisme de la TBE avec ses hôtes	23
1.4.6 Analyses statistiques	23
1.5 Résultats	24
1.5.1 Débourrement des espèces hôtes	24
1.5.1.1 Début du débourrement	24
1.5.1.2 Durée du débourrement	27
1.5.2 Émergence des larves hivernantes	28
1.5.3 Synchronisme de l'émergence des L2 avec le débourrement	31
1.5.4 Succès alimentaire des larves de TBE	32
1.6 Discussion	34

1.6.1	Débourrement des espèces hôtes	34
1.6.1.1	Déclenchement	34
1.6.1.2	Disponibilité de la nourriture	35
1.6.2	Synchronisme de la TBE avec ses hôtes	36
1.7	Conclusion	38
CONCLUSION GÉNÉRALE		41
APPENDICE A		
INDICES D'ACCUMULATION DE TEMPÉRATURE		45
APPENDICE B		
INDICES ET SEUILS DE TEMPÉRATURE POUR LE		
DÉBOURREMENT		47
APPENDICE C		
INDICES ET SEUILS DE TEMPÉRATURE POUR L'ÉMERGENCE		
DES LARVES		51
APPENDICE D		
JOURS DE DÉBOURREMENT		55
APPENDICE E		
DURÉE DU DÉBOURREMENT		57
BIBLIOGRAPHIE		59

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1.1	Sites d'études dans la zone d'impact de la TBE en 2013, à proximité de Baie-Comeau	18
1.2	Distribution des jours de début de débourrement des sapins et des épinettes en 2011, 2012 et 2013	25
1.3	Unités de chaleur cumulée (UCC) moyennes en fonction des dates de début du débourrement des sapins et des épinettes, et le profil de la température moyenne journalière en 2011, 2012 et 2013	26
1.4	Jours d'émergence des L2 selon les UCC moyennes des jours de début (5%), de milieu (50%) et de fin (95%) en 2013, et de fin (95%) d'émergence en 2012	29
1.5	Distribution des jours de fin (95%) d'émergence des L2 selon le gradient latitudinal nord-sud en 2012	30
1.6	Synchronisme du début (5%), du milieu (50%) et de la fin (95%) d'émergence des L2 avec le début du débourrement, selon la température moyenne (entre début mai et le jour où 5, 50 et 95% des L2 ont émergé)	32
1.7	Poids moyen (mg) des pupes mâles et femelles selon le synchronisme (nombre de jours entre l'émergence des L2 et le débourrement)	33
1.8	Périodes d'émergence des L2 et de débourrement des sapins et des épinettes sous le climat actuel, et changements phénologiques hypothétiques de ces périodes sous un climat futur, plus chaud	37



LISTE DES TABLEAUX

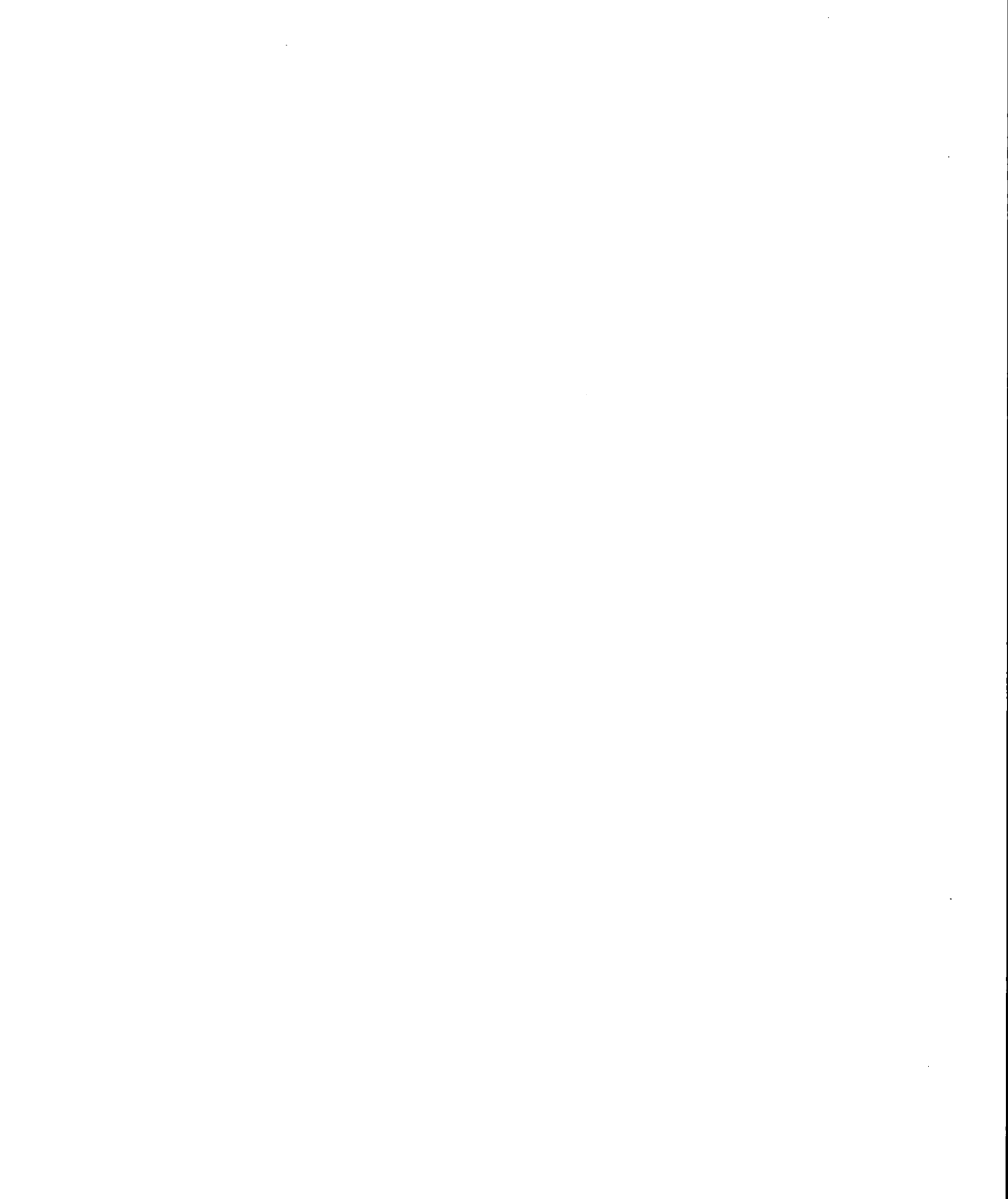
Tableau		Page
1.1	Localisation et caractéristiques des sites expérimentaux, et nombre d'épinettes noires et de sapins baumiers étudiés	20
1.2	Température moyenne (T_{moy}) des sapins et des épinettes pour chaque site d'étude, entre le 08 mai et le 22 juin	20
1.3	Mesures réalisées durant les étés 2011, 2012 et 2013	21
1.4	Jour julien moyen et durée de la période du début du débourrement (5% des bourgeons sont ouverts) des sapins et des épinettes selon les sites de 2011, 2012 et 2013	24
1.5	Distribution (nombre de jours) de la durée du débourrement (nombre de jours) des sapins et des épinettes en 2011, 2012 et 2013	27
1.6	Corrélations entre la durée du débourrement et la température moyenne jusqu'au début du débourrement. La significativité des corrélations s'exprime au seuil de 5%	28
1.7	Résultats de l'analyse de covariance (ANCOVA) sur les jours de début (5%), de milieu (50%) et de fin (95%) d'émergence des larves hivernantes (L2) en 2012 et 2013, selon l'espèce hôte et la température cumulée (UCC). La significativité s'exprime au seuil de 5%	30
1.8	Corrélations entre le synchronisme et la température moyenne selon le début (5%), le milieu (50%) et la fin (95%) de l'émergence des L2 en 2012 et en 2013. La significativité s'exprime au seuil de 5%	31
1.9	R de Pearson (P-value) entre le poids des pupes et le synchronisme, selon le sexe et l'espèce hôte. La significativité s'exprime au seuil de 5%	33
1.10	Poids moyen des pupes (mg) selon le sexe et l'espèce hôte	33
B.1	Moyenne, minimum, maximum, dispersion, écart-type (E.T.) et coefficient de variation (C.V.) des indices d'accumulation de température selon différentes températures seuil (0 à 5°C), du 1 ^{er} mars, 15 mars, 1 ^{er} avril, 15 avril, 1 ^{er} mai, à la date de début de débourrement pour les sapins et les épinettes, en 2011	47

B.2	Moyenne, minimum, maximum, dispersion, écart-type (E.T.) et coefficient de variation (C.V.) des indices d'accumulation de température selon différentes températures seuil (0 à 5°C), du 1 ^{er} mars, 15 mars, 1 ^{er} avril, 15 avril, 1 ^{er} mai, à la date de début de débourrement pour les sapins et les épinettes, en 2012	48
B.3	Moyenne, minimum, maximum, dispersion, écart-type (E.T.) et coefficient de variation (C.V.) des indices d'accumulation de température selon différentes températures seuil (0 à 5°C), du 1 ^{er} mars, 15 mars, 1 ^{er} avril, 15 avril, 1 ^{er} mai, à la date de début de débourrement pour les sapins et les épinettes, en 2013	49
C.1	Moyenne, dispersion, écart-type (E.T.) et coefficient de variation (C.V.) des indices d'accumulation de température avec un seuil de 0°C, du 1 ^{er} mars, 15 mars, 1 ^{er} avril, 15 avril, 1 ^{er} mai, à la date de présence de la TBE sur les épinettes et les sapins en 2012 et 2013	51
C.2	Moyenne, dispersion, écart-type (E.T.) et coefficient de variation (C.V.) des indices d'accumulation de température avec un seuil de 2.5°C (Bean et Wilson, 1964), du 1 ^{er} mars, 1 ^{er} avril, 1 ^{er} mai, à la date de présence de la TBE sur les épinettes et les sapins en 2012 et 2013	52
C.3	Moyenne, dispersion, écart-type (E.T.) et coefficient de variation (C.V.) des indices d'accumulation de température avec un seuil de 5.6°C (Miller, Eidt et McDougall, 1971), du 1 ^{er} mars, 1 ^{er} avril, 1 ^{er} mai, à la date de présence de la TBE sur les épinettes et les sapins en 2012 et 2013	52
C.4	Moyenne, dispersion, écart-type (E.T.) et coefficient de variation (C.V.) des indices d'accumulation de température avec un seuil de 8°C (Lysyk, 1989), du 1 ^{er} mars, 1 ^{er} avril, 1 ^{er} mai, à la date de présence de la TBE sur les épinettes et les sapins en 2012 et 2013	53
D.1	Jours moyens et distribution du débourrement des sapins et des épinettes, selon différents taux de débourrement	55
E.1	Distribution de la durée du débourrement des sapins et des épinettes, selon différentes périodes de débourrement	57
E.2	Corrélations entre la durée du débourrement et la température moyenne jusqu'au début du débourrement. La significativité des corrélations s'exprime au seuil de 5%	58

RÉSUMÉ

La survie des insectes herbivores dépend fortement de la disponibilité du feuillage de leurs hôtes. Pour cela, l'insecte doit synchroniser sa phase alimentaire avec le moment où l'hôte fournit la nourriture. La synchronisation entre un insecte et son hôte est le résultat d'un ajustement de la phénologie de l'insecte avec celle de l'hôte, dont la phénologie se définit par les phases essentielles au développement de l'espèce. Face au changement climatique, le synchronisme pourrait être perturbé étant donné que la phénologie dépend des conditions climatiques. Dans la forêt boréale d'Amérique du Nord, un insecte cause de sérieux dommages à ses arbres hôtes, utilisés aussi par l'industrie forestière. Il s'agit de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clemens)). Avec les changements climatiques, l'évolution du synchronisme entre l'insecte et ses hôtes n'est pas encore bien connue. C'est pourquoi l'étude vise à comprendre l'effet d'une élévation de température sur le synchronisme entre la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) et ses hôtes. La TBE se nourrit essentiellement du feuillage annuel des résineux. Au printemps, l'insecte émerge à proximité de ses hôtes, dont le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et l'épinette noire (*Picea mariana* (Moench) Voss). Ces espèces ont été choisies car la disponibilité de leur feuillage diffère en moyenne d'une quinzaine de jours. L'étude vise à comprendre l'effet d'une élévation de température sur le synchronisme entre la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) et ses hôtes. Pour cela, nous avons observé le débourrement de sapins et d'épinettes, l'émergence de la TBE et le succès alimentaire de l'insecte sous différents microclimats, dans la zone actuellement la plus impactée par l'insecte, à l'est de la forêt boréale d'Amérique du Nord. Je confirme que les épinettes débourrent environ deux semaines après les sapins, mais révèle aussi que la disponibilité du feuillage des épinettes est plus variable que celle des sapins. Une élévation de température avance aussi bien le débourrement des hôtes que l'émergence de l'insecte, mais la phénologie des hôtes avance plus rapidement, ce qui crée un meilleur synchronisme lorsqu'il fait plus chaud. De plus, un meilleur synchronisme cause une alimentation plus importante des larves, mais seulement sur les épinettes. Nos résultats suggèrent qu'une élévation de température amplifie l'effet de la TBE sur ses hôtes, plus particulièrement sur l'épinette noire. D'ici 50 ans, la TBE serait plus au nord et couvrirait la forêt boréale d'épinette noire, autrefois épargnée par l'insecte, et la dynamique de cette forêt pourrait être sévèrement bouleversée. Les résultats de l'étude pourraient fournir des éléments essentiels à la calibration de modèles qui visent à définir les zones plus ou moins susceptibles d'être attaquées par la TBE, afin de concentrer les moyens de lutte dans les zones les plus vulnérables.

Mots-clés : changement climatique, phénologie, *Choristoneura fumiferana*, *Abies balsamea*, *Picea mariana*



INTRODUCTION GÉNÉRALE

Mise en contexte

Quasiment la moitié des insectes sont herbivores (Triplehorn et Johnson, 2005), et leur survie est assurée grâce à leur synchronisation avec leurs plantes hôtes (Hunter et Elkinton, 2000 ; Hunter, 1992). En milieu tempéré, c'est généralement au printemps que les insectes herbivores apparaissent car la nourriture essentielle à leur survie émerge à cette période. Les insectes se nourrissent préférentiellement des jeunes pousses de leurs hôtes car elles sont plus tendres et plus nutritives que l'ancien feuillage (Fleming, Fleming et Fleming, 2002), elles croissent plus vite au printemps (Hunter, 1991), et plus la saison de croissance avance, plus la qualité nutritive des jeunes pousses diminue (Feeny, 1976 ; Hunter et Elkinton, 2000). Si les insectes apparaissent lorsque la nourriture est indisponible, ils peuvent mourir de faim (Régnière et Fletcher, 1983). Il est donc primordial pour les insectes de synchroniser leur phase alimentaire avec la disponibilité de leur ressource nutritive, lors du débourrement des hôtes. La synchronisation entre l'insecte et son hôte est le résultat d'un ajustement de la phénologie de l'insecte avec celle de l'hôte, dont la phénologie se définit par les étapes essentielles au développement de l'espèce. Le synchronisme phénologique a été étudié sur de nombreuses espèces de l'ordre des Lépidoptères, et la densité de population de ces insectes est généralement affectée par le degré de synchronisation avec leur hôte ; plus l'insecte est synchrone avec son hôte, plus l'insecte est performant (Hunter et Elkinton, 2000 ; Hunter, 1992). Face au changement climatique, la synchronisation entre les insectes et leurs plantes hôtes pourrait être perturbée (Memmott *et al.*, 2007 ; Parmesan, 2006 ; Singer et Parmesan, 2010) car la phénologie dépend fortement de la température (Badeck *et al.*, 2004 ; Chuine, 2010).

Depuis plusieurs décennies, la température de l'air se réchauffe et l'on prévoit une augmentation des températures entre 0.3 et 4.8°C d'ici 2100 (GIEC, 2013). Avec le réchauffement des températures, certaines relations insecte-plante ont été altérées (Schweiger *et al.*, 2008), suite à une désynchronisation entre l'insecte et son hôte. La désynchronisation de l'insecte avec son hôte peut réduire sa survie (Hunter, 1992 ;

Kerslake et Hartley, 1997), sa taille (Ostaff et Quiring, 2000 ; Quiring, 1992), et sa faculté de reproduction (Boggs et Freeman, 2005). De plus, la densité de population de l'insecte diminue quand ce dernier et son hôte ne sont pas synchrones (Hunter et Elkinton, 2000 ; Ostaff et Quiring, 2000), comme ce fut le cas avec la phalène brumeuse *Operophtera brumata* (L.) qui sortait de plus en plus tôt par rapport à la disponibilité des feuilles de son hôte *Quercus robur* (Visser et Holleman, 2001).

Les insectes phytophages sont les premiers consommateurs dans la chaîne alimentaire, et chaque maillon possède sa propre phénologie et une certaine adaptation aux variations climatiques (Forrest et Miller-Rushing, 2010). Une désynchronisation entre deux niveaux trophiques peut entraîner un changement dans la dynamique de l'écosystème. L'étude de Both *et al.* (2008) démontre très bien l'inégalité des changements phénologiques de quatre niveaux trophiques (chêne, insecte herbivore, oiseau chanteur, faucon) d'une chaîne alimentaire dans une forêt mixte en Europe. Après 17 ans d'étude, la phénologie des quatre niveaux trophiques était avancée mais de manière plus accentuée pour l'insecte herbivore, ce qui peut causer une désynchronisation avec son prédateur, et provoquer une épidémie de l'insecte qui est libéré de la pression anciennement exercée par le prédateur. Les arbres pourraient donc être sévèrement défoliés par l'insecte sous une élévation de température.

Les changements climatiques peuvent également altérer la distribution géographique des espèces d'insectes (Bale *et al.*, 2002). En Europe, Parmesan *et al.* (1999) ont observé le déplacement vers le nord de plusieurs papillons non migratoires, suite à une élévation de température lors du dernier siècle. Lorsque l'insecte est désynchronisé de son hôte, la migration vers le nord peut lui permettre de redevenir synchrone avec son hôte, si ce dernier est présent plus au nord, et de retrouver des conditions favorables à son développement. Présentement, la migration d'insectes vers le nord a été observée en région tempérée, tropicale (Colwell *et al.*, 2008) et boréale (Logan et Powell, 2001).

La phénologie des insectes herbivores et des plantes est de plus en plus étudiée afin de comprendre l'impact du changement climatique sur leur phénologie et leur synchronisme. Afin de compléter les connaissances, nous avons observé la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clemens)), une espèce de Lépidoptère, et deux de

ses hôtes, le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et l'épinette noire (*Picea mariana* (Moench) Voss), dont l'effet du changement climatique sur le synchronisme entre l'insecte et ses hôtes est encore inconnu, alors que la TBE s'attaque à des essences forestières qui représentent une importante source économique en Amérique du Nord.

La tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) est reconnue pour être le défoliateur le plus important de la forêt boréale résineuse en Amérique du Nord (Morris, 1963). L'insecte est présent en Amérique du Nord depuis des milliers d'années (Simard, Morin et Krause, 2011) et s'étend de la côte est à la côte ouest en traversant le Nord des États-Unis, du Minnesota dans le Midwest au Maine sur la côte Est (Harvey, 1985). La TBE consomme le feuillage annuel de ses hôtes et réduit le taux de croissance des arbres, pouvant entraîner leur mort après quelques années de défoliation (Batzer et Popp, 1985 ; MacLean, 1984, 1988). La TBE consomme le feuillage du sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), de l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss), de l'épinette rouge (*Picea rubens* Sarg.) et de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) (Hennigar *et al.*, 2008), avec une préférence pour le sapin baumier car la disponibilité de son feuillage est bien synchronisée avec l'apparition de l'insecte. Comparée au sapin baumier, l'épinette noire est l'hôte le moins impacté car son feuillage commence à débourrer en moyenne une quinzaine de jours après le sapin baumier (Blais, 1957 ; Greenbank, 1963 ; Hennigar *et al.*, 2008 ; Nealis et Régnière, 2004b). La phénologie de la TBE est donc mieux adaptée à celle du sapin baumier, mais l'épinette noire ne peut échapper à l'insecte car les larves de TBE mettent environ 4 semaines à émerger au printemps (Volney et Cerezke, 1992 ; Volney et Fleming, 2007), ce qui permet aux dernières larves de sortir à proximité du débourrement de l'épinette noire.

Depuis 2006, la TBE est en état épidémique à l'est de la forêt boréale d'Amérique du Nord et durant les 50 prochaines années, l'insecte migrerait d'environ trois degrés vers le nord (Régnière, St-Amant et Duval, 2012), et les épidémies futures dureraient plus longtemps et seraient plus sévères (Gray, 2008). La distribution future potentielle de l'insecte couvrirait les forêts d'épinette noire au nord, autrefois épargnées par l'insecte. L'impact de la TBE sur ces forêts dépendra donc de la réponse phénologique de l'insecte et ses hôtes au réchauffement climatique.

Objectif de l'étude

Dans un contexte de réchauffement climatique, l'enjeu est de comprendre l'évolution phénologique de la TBE, de ses hôtes, et du synchronisme entre l'apparition de l'insecte et le débourrement des hôtes. Ainsi, l'objectif de l'étude est d'observer l'effet d'une élévation de température sur la phénologie de la TBE, du sapin baumier, de l'épinette noire, et de l'interaction entre la TBE et ses hôtes.

Selon la variation phénologique de la TBE et ses hôtes (sapin baumier et épinette noire) face au changement climatique, trois scénarios sont envisageables. *Primo*, la phénologie de l'hôte avance plus vite que celle de la TBE, améliorant ainsi la synchronisation entre la TBE et son hôte, ce qui augmenterait l'impact de la TBE sur son hôte et particulièrement sur l'épinette noire. *Secundo*, la phénologie de la TBE et celle de son hôte avancent au même rythme dans la saison, donc la synchronisation actuelle se maintiendrait. *Tertio*, la phénologie de la TBE avance plus vite que celle de son hôte, dérégulant ainsi la synchronisation entre la TBE et son hôte, ce qui diminuerait l'impact de la TBE sur son hôte.

L'effet du changement climatique sur le synchronisme entre la TBE et ses hôtes est présentement inconnu. Nous pensons qu'une élévation de température avancera la phénologie de l'hôte et celle de la TBE, mais l'interrogation reste sur la vitesse à laquelle l'avancée phénologique de l'insecte et de l'hôte se feront, l'une par rapport à l'autre, car chaque espèce réagit différemment à la température (Antonovsky *et al.*, 1990 ; Fleming et Volney, 1995 ; Gray, 2008). L'étude pourrait aider à comprendre l'évolution du synchronisme entre la TBE et ses hôtes, afin de calibrer des modèles capables de prédire les zones plus ou moins susceptibles d'être attaquées par la TBE.

Phénologie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette

La TBE est univoltine, c'est-à-dire qu'elle a une génération par an. Son cycle de vie débute en juillet par la ponte d'environ 200 œufs (Miller, 1975), sur la face inférieure des aiguilles des conifères (Royama, 1984), de préférence à la cime des arbres. Après 10 à 14

jours, de minuscules larves naissent (L1), et se dispersent par des fils de soie au sein de la canopée afin de trouver un abri pour passer l'hiver sur l'arbre hôte. Arrivées à destination, elles tissent un petit cocon de soie appelé hibernaculum, muent en L2 et restent dormantes durant tout l'hiver (Miller, 1975), sans s'être nourries auparavant. Début mai de l'année suivante, les L2 sortent de leur site d'hibernation pour se rendre aux extrémités des branches. L'émergence des L2 au printemps dure environ 4 semaines (Volney et Cerezke, 1992 ; Volney et Fleming, 2007). Lorsque les bourgeons annuels sont encore fermés, les L2 percent les aiguilles des années précédentes ou entrent dans les bourgeons compacts de l'année pour survivre (Blais, 1952 ; McGugan, 1954 ; Trier et Mattson, 1997). Ainsi, les L2 s'alimentent en attendant le débourrement des bourgeons. Durant la phase alimentaire, les L2 muent successivement jusqu'au stade L6, et se transforment en pupes durant la première quinzaine de juillet (Miller, 1975). Pendant environ une semaine, ces dernières restent ainsi tenues aux branches de l'arbre par des fils de soie, jusqu'à l'émergence de l'individu mature, le papillon. Les femelles vierges récemment émergées ne peuvent pas voler, mais elles s'accouplent durant leur jour d'émergence, déposent leurs œufs à plusieurs endroits le second jour (McGugan, 1954), et sont ensuite capables de voler (Miller, 1975).

De la naissance à l'âge adulte, chaque étape du cycle de vie de la TBE dépend de la température (Eidt et Cameron, 1973 ; Gilbert et Raworth, 1996 ; Miller, Eidt et McDougall, 1971 ; Régnière, 1990 ; Volney *et al.*, 1983). Tout d'abord, les œufs éclosent entre 6 et 35°C, mais la naissance des L1 se produit plus rapidement à une température avoisinant les 30°C (Régnière, 1987). Ensuite, le développement des L1 est optimal entre 18 et 27°C, particulièrement autour de 23°C (Han, Bauce et Trempe-Bertrand, 2000). Des températures plus froides ralentissent leur développement, pouvant causer la mortalité de certaines larves qui n'auraient pas eu le temps de construire l'hibernaculum. A des températures modérées (entre 18 et 23°C), il faut environ 2 jours pour construire un hibernaculum. Au-delà de 23°C, une journée suffit. Lorsque l'abri est créé, les L1 muent en L2 et se préparent à passer l'hiver. Pour passer l'hiver, les L2 entrent en diapause. Ce processus s'opère mieux lorsque les températures sont fraîches (2°C ou moins) durant 14 à 20 semaines (Sanders, 1991), tandis qu'il est inhibé vers 23°C (Han et Bauce, 1996). Chaque L2 possède ses réserves énergétiques pour survivre durant la diapause. Or, ces réserves s'épuisent et causent leur mort lorsque les températures sont élevées au début de

la diapause (Han et Bauce, 1997, 1998 ; McMorran, 1973 ; Wellington *et al.*, 1950) et/ou fraîches au printemps (Han et Bauce, 1998). La conservation des réserves métaboliques par des températures basses est importante pour assurer le développement de l'insecte. Au printemps, l'émergence des L2 est optimale lorsque les températures atteignent au minimum 15°C (Rose et Blais, 1954). Ensuite, les larves muent jusqu'au stade L6, et ce de façon plus rapide vers 30°C (Régnière, 1987). Les stades individuels (L2 à L6) se développent à des taux différents (Régnière, 1987) et le passage d'un stade à l'autre se fait plus rapidement lorsque les températures sont élevées (Rose et Blais, 1954). Le développement des larves de TBE est stoppé à partir de 35°C (Wellington, 1949). Les L6 vont par la suite se transformer en pupes. Après une semaine, les adultes émergent seulement lorsque les températures sont supérieures à 10°C (Sanders, 1975). Étant donné que tous les stades de développement de la TBE sont gouvernés par la température, les changements climatiques auront un impact sur le déroulement du cycle de vie de la TBE.

Actuellement, les limites septentrionale et méridionale de la TBE à l'est de la forêt boréale d'Amérique du Nord sont respectivement au 51°N et 47°N. Au-delà de ces limites, les conditions climatiques en été sont défavorables pour la TBE (Gray, 2008). Au nord il fait trop froid, au sud il fait trop chaud, et les hautes températures sont susceptibles de dessécher les larves en diapause durant l'hiver (Han et Bauce, 2000).

Phénologie des espèces hôtes

La phénologie et la croissance des arbres sont également gouvernés par la température (Lupi *et al.*, 2012 ; Rossi *et al.*, 2007), qui détermine le début de saison de croissance au printemps, et sa durée. Lorsque les températures printanières atteignent un seuil de température minimum durant une certaine période (Cameron, McDougall et Bennett, 1968 ; Hannerz, 1999) et que la luminosité quotidienne rallonge, les racines commencent à absorber l'eau et les éléments nutritifs présents dans le sol, ensuite la sève circule dans les trachéides pour rejoindre les bourgeons qui gonflent, et éclosent. Quand le débourrement débute, les arbres deviennent plus sensibles au froid ou encore plus au gel car les bourgeons sont directement exposés aux variations de température. En cas de gels tardifs, certains bourgeons meurent (Pukacki et Przybyl, 2005), et la croissance de l'arbre

en est affectée. Durant l'été, le développement des bourgeons crée de nouvelles aiguilles et augmente la capacité photosynthétique de l'arbre. La photosynthèse permet de capter le carbone atmosphérique et de le transformer en carbone organique qui va assurer la structure et la rigidité de l'arbre. La photosynthèse est optimale lorsque les températures sont entre 15 et 25°C (Lamhamedi et Bernier, 1994), ce qui augmente la capacité de l'arbre à fixer le carbone atmosphérique (Smith et Shugart, 1993). Les arbres jouent un rôle essentiel dans le stockage du carbone (Hyvönen *et al.*, 2007). À l'automne, les arbres ralentissent leur métabolisme lorsque la nuit rallonge et les températures commencent à chuter (Heide, 1974 ; Koski et Sievanen, 1985). En hiver, le métabolisme de l'arbre est complètement arrêté pour pouvoir résister aux basses températures. Au printemps, la saison de croissance des arbres de la forêt boréale débute, et termine entre 3 et 4 mois plus tard (Rossi *et al.*, 2008). Avec la latitude et l'altitude, la saison de croissance diminue (Rossi *et al.*, 2011).

L'épinette noire et le sapin baumier s'étendent respectivement de l'Alaska à Terre-Neuve, et de l'Alberta à Terre-Neuve (Farrar, 1995). Ces espèces sont les plus tolérantes à l'ombre et sont très bien acclimatées au froid. À l'est de la forêt boréale d'Amérique du Nord, ces espèces s'étendent jusqu'au 54°N (Marie-Victorin, 1964 ; Sirois et Payette, 1991), mais leur croissance est limitée à partir du 51°N car les températures sont basses (Ministère des Ressources Naturelles du Québec, 2000 ; Perron, 2003). En dépit du chevauchement de leurs aires de répartition, leur phénologie diffère au printemps, lors du débourrement. En effet, le sapin baumier débourre en moyenne une quinzaine de jours avant l'épinette noire (Blais, 1957 ; Greenbank, 1963 ; Nealis et Régnière, 2004b ; Trier et Mattson, 1997). Ensuite, le développement des bourgeons du sapin baumier est plus lent que celui des épinettes (Nealis et Régnière, 2004b).

Interaction entre la TBE et ses espèces hôtes

Au printemps, les L2 sortent de leur abri avant le débourrement de leurs hôtes. Étant donné que le débourrement du sapin baumier intervient avant celui de l'épinette noire, le minage dans l'ancien feuillage dure moins longtemps sur le sapin baumier que sur l'épinette noire (Atwood, 1944 ; McGugan, 1954). Le débourrement tardif de l'épinette

noire lui confère une protection contre la TBE. En effet, le temps que les bourgeons éclosent, les L2 puisent dans leurs réserves énergétiques pour chercher de la nourriture et peuvent mourir de faim par manque d'énergie. La mortalité des L2 sur les épinettes réduit ainsi la densité de la TBE, et réduit la défoliation par la suite (Nealis et Régnière, 2004b). Le débourrement des bourgeons chez le sapin baumier est mieux synchronisé avec l'émergence des L2, ce qui en fait l'espèce hôte la plus affectée (Blais, 1957 ; Lysyk, 1990 ; MacLean et MacKinnon, 1997). Le régime alimentaire de la TBE est synchronisé avec le développement du feuillage annuel de ses hôtes car les aiguilles de l'année sont plus nutritives et ont moins de fibres que les vieilles aiguilles (Fleming, Fleming et Fleming, 2002). La défoliation du sapin baumier peut atteindre 50% de plus que l'épinette noire (Nealis et Régnière, 2004b).

La défoliation annuelle de la TBE réduit la capacité de ses hôtes à capter le carbone en réduisant leur surface foliaire. Ainsi, le taux de croissance annuel des arbres est plus faible que si l'insecte n'avait pas interagi avec ses hôtes (Batzer et Popp, 1985 ; MacLean, 1988). Lors d'épidémies de TBE, des défoliations annuelles se répètent souvent plus de 10 ans (MacLean et Ostaff, 1989). Selon la sévérité de la défoliation, la mortalité survient 4 à 5 ans après le début d'une épidémie sévère, ou 10 à 12 ans après une épidémie de moindre intensité (MacLean, 1984). Les épidémies de TBE interviennent en moyenne tous les 30 à 40 ans dans les forêts de sapin et d'épinette (Jardon, Morin et Dutilleul, 2003 ; Royama, 1984).

L'impact des épidémies de TBE varie selon les conditions écologiques locales. Les peuplements matures purs de conifères sont moins affectés lorsque des feuillus sont présents ; soit au sein du peuplement (Jactel et Brockerhoff, 2007), soit autour de celui-ci (Bergeron *et al.*, 1995 ; Su, MacLean et Needham, 1996). Ainsi, les feuillus favorisent un meilleur contrôle de la population de la TBE, via ses ennemis naturels (Cappuccino *et al.*, 1998). De plus, les peuplements immatures souffrent moins que les peuplements matures, car les jeunes arbres sont plus vigoureux (MacLean, 1980). Étant donnée la phénologie tardive de l'épinette noire, les peuplements purs d'épinette noire sont moins impactés par la TBE que des peuplements purs de sapin baumier et de peuplements mixtes épinette et sapin (Krause et Morin, 1999). En mélange avec le sapin, l'épinette noire peut être un hôte alternatif au sapin plus tard dans la saison de végétation en raison de sa phénologie.

Cette situation serait encore plus probable quand la défoliation du sapin est sévère, favorisant ainsi l'émigration des femelles qui recherchent des arbres peu défoliés pour pondre (Nealis et Régnière, 2004b). L'étude de MacLean en 1980 a également mis en évidence que les peuplements matures de sapin baumier sont deux fois plus vulnérables à la TBE que les peuplements matures d'épinette et les peuplements immatures de sapin, et cinq fois plus vulnérables que les peuplements immatures d'épinette. De plus, la fertilité du sol rend les peuplements plus ou moins susceptibles d'être attaqués par la TBE ; plus la fertilité est bonne, meilleure est la survie et la fécondité de la TBE (Mattson *et al.*, 1991).

Influence du changement climatique sur l'interaction entre la TBE et ses hôtes

À l'avenir, les modèles prédictifs envisagent des épidémies d'insectes plus longues, plus intenses et plus vastes (Gray, 2008 ; Volney et Fleming, 2000). Le changement climatique affectera les limites septentrionales de la TBE (Régnière, St-Amant et Duval, 2012) et de ses hôtes (Lloyd, 2005) qui se déplaceraient vers le nord au cours des 50 prochaines années. La limite méridionale du sapin baumier irait vers le nord car des températures trop élevées empêchent le sapin de se développer (Prasad *et al.*, 2007). Ainsi, la limite méridionale de la TBE pourrait suivre la migration du sapin car c'est son espèce hôte préférée. La migration nordique mènerait la TBE dans des zones autrefois épargnées par l'insecte. La réussite de la TBE dans ces zones dépendra de la phénologie de ses espèces hôtes. Suite à une élévation de la température, la saison de croissance débiterait plus tôt dans la saison, via le débourrement précoce des espèces hôtes (Bronson *et al.*, 2009). Ensuite, l'élongation des bourgeons serait plus rapide, jusqu'à atteindre une taille finale plus grande (Bronson *et al.*, 2009). Plus les bourgeons de l'année développeront de nouvelles aiguilles, plus l'arbre aura une capacité photosynthétique importante. Ainsi, une élévation de température accélèrera la croissance de l'arbre, qui stockera plus de carbone (Cao et Woodward, 1998 ; Euskirchen *et al.*, 2006). À l'avenir, la saison de croissance des arbres situées aux limites septentrionales devrait rallonger (Rossi *et al.*, 2011).

L'influence de la température sur la phénologie de la TBE et de ses hôtes a été étudiée à de nombreuses reprises mais l'effet de la température sur le synchronisme de la TBE avec ses hôtes est inconnu. Ainsi, l'objectif principal de la recherche est d'observer l'émergence des larves hivernantes (L2) et le débourrement des bourgeons selon la température de l'air afin d'estimer l'évolution de la synchronisation sous une élévation de température. Des températures élevées provoquent généralement un débourrement précoce et une émergence hâtive des L2. Suite à une élévation de température, la sévérité de l'insecte sur le sapin baumier et l'épinette noire serait inchangée si la phénologie de l'hôte et celle de la TBE avançaient à la même vitesse. Si la phénologie du sapin et de l'épinette avançaient plus vite que celle de la TBE, la sévérité serait plus accrue suite à un meilleur synchronisme. En revanche, il y aurait une désynchronisation si la phénologie de la TBE avance plus vite que celle des hôtes, ce qui réduirait la sévérité de l'insecte.

L'article suivant présente les résultats d'un travail réalisé sur trois ans, à propos de l'effet d'une élévation de température sur le synchronisme entre un insecte herbivore et ses hôtes, dont le cas d'étude porte sur la tordeuse des bourgeons de l'épinette, le sapin baumier et l'épinette noire, deux espèces d'arbres qui s'opposent d'un point de vue phénologie.

CHAPITRE I

AMÉLIORATION DU SYNCHRONISME ENTRE UN INSECTE HERBIVORE
ET SES HÔTES SOUS UNE ÉLÉVATION DE TEMPÉRATURE : CAS DE LA
TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE (*CHORISTONEURA*
FUMIFERANA (CLEMENS))

Mathieu Neau¹, Deepa Pureswaran², Louis De Grandpré², Daniel Kneeshaw¹

¹Centre d'étude de la forêt, Université du Québec à Montréal, Canada

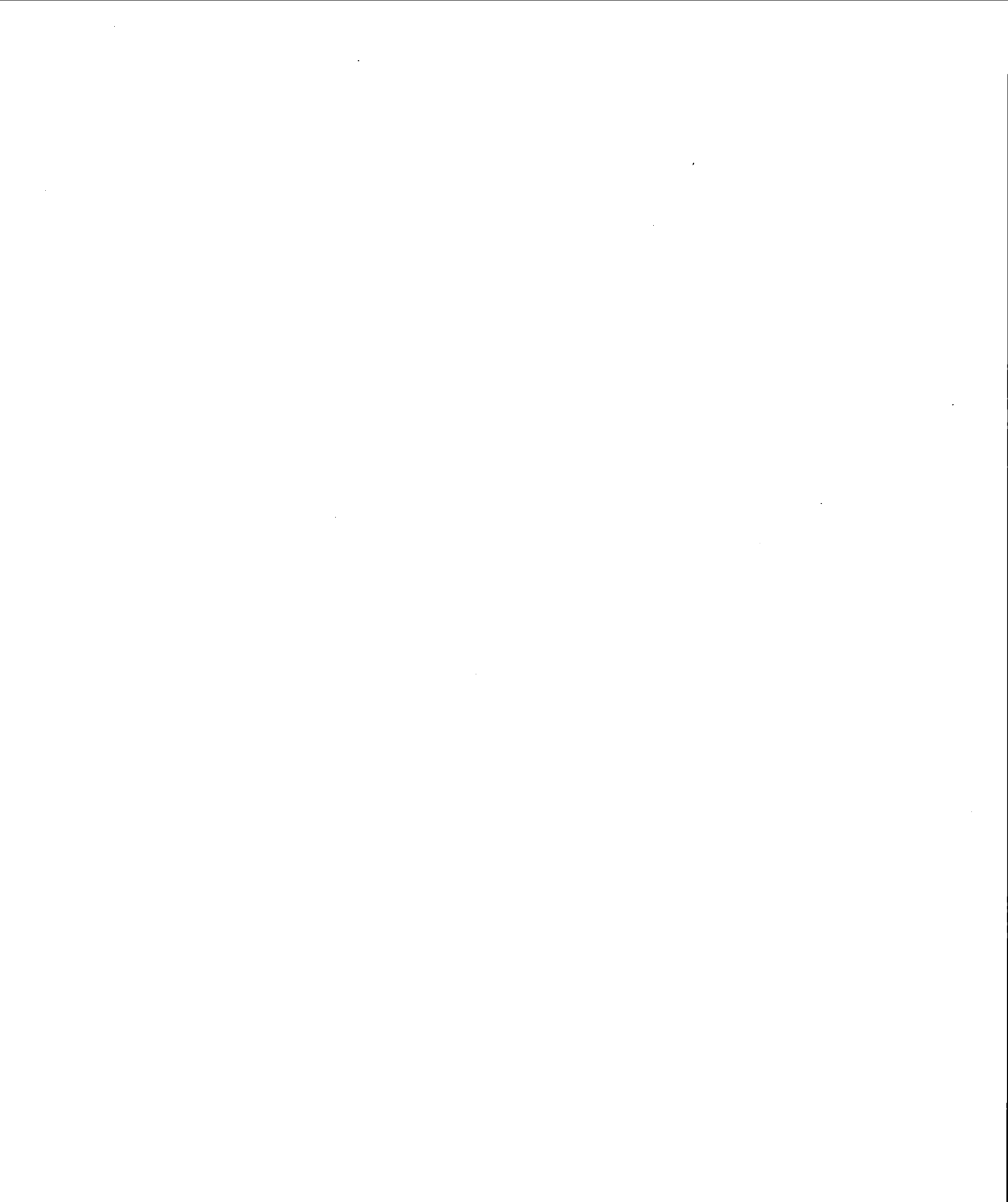
²Ressources Naturelles du Canada, Service Canadien des Forêts, 1055 du P.E.P.S.,
Sainte-Foy QC G1V 4C7, Canada



1.1. RÉSUMÉ

Le synchronisme des insectes herbivores avec leurs hôtes est déterminant pour leur survie. Dans la forêt boréale d'Amérique du Nord, la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clemens)) est un insecte qui cause de graves dommages à ses hôtes, en se nourrissant de leurs pousses annuelles. La tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) émerge au printemps lors du débourrement de ses hôtes. L'influence du changement climatique sur le synchronisme est un facteur critique pour déterminer la sévérité des épidémies futures dans la zone boréale, mais l'effet est encore inconnu. Nous avons évalué le synchronisme de la TBE avec deux de ses hôtes : le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et l'épinette noire (*Picea mariana* (Moench) Voss), deux espèces opposées dans la disponibilité de leur feuillage ; le sapin débourrant en moyenne une quinzaine de jours avant l'épinette. Cette étude vise à comprendre l'effet d'une élévation de température sur le synchronisme entre la TBE et ses hôtes. Pour cela, nous avons observé le débourrement, l'émergence de la TBE et le succès alimentaire de l'insecte sous différents microclimats, dans la zone actuellement la plus impactée par l'insecte, au nord-est du Québec, en Amérique du Nord. L'étude confirme que les épinettes débourrent environ deux semaines après les sapins, mais révèle aussi que la disponibilité du feuillage des épinettes est plus variable que celle des sapins. Une élévation de température avance aussi bien le débourrement des hôtes que l'émergence de l'insecte, mais la phénologie des hôtes avance plus rapidement, ce qui crée un meilleur synchronisme lorsqu'il fait plus chaud. De plus, un meilleur synchronisme cause une alimentation plus importante des larves, mais seulement sur les épinettes. Nos résultats suggèrent qu'une élévation de température amplifie l'effet de la TBE sur ses hôtes. La forêt boréale d'épinettes noires au nord du Québec, actuellement épargnée par la TBE, serait donc sujette à être défoliée par la TBE et verrait sa dynamique bouleversée à l'avenir.

Mots-clés : changement climatique, phénologie, *Choristoneura fumiferana*, *Abies balsamea*, *Picea mariana*



1.2. INTRODUCTION

La synchronisation entre les insectes phytophages et leurs plantes hôtes est déterminante pour la survie et la dynamique des populations d'insectes herbivores (Hunter et Elkinton, 2000 ; Hunter, 1992). Au printemps, c'est la période où la plupart des insectes herbivores sortent de leur dormance car la nourriture essentielle à leur survie sort également à cette période. Si les insectes apparaissent lorsque la nourriture est indisponible, ils peuvent mourir de faim (Régnière et Fletcher, 1983). Il est donc primordial pour les insectes d'émerger lorsque les jeunes bourgeons éclosent car ces derniers sont plus tendres et plus nutritifs que l'ancien feuillage (Fleming, Fleming et Fleming, 2002), croissent plus vite au printemps (Hunter, 1991), et plus la saison de croissance avance, plus la qualité nutritive du feuillage diminue (Feeny, 1976 ; Hunter et Elkinton, 2000). Ainsi, les insectes herbivores doivent se manifester vers le débourrement de leurs hôtes, mais avant que la qualité du feuillage devienne trop basse ; on parle de fenêtre phénologique de susceptibilité pour les hôtes durant laquelle les chances de survie de l'insecte sont maximales. Cette fenêtre de susceptibilité peut varier car la phénologie, définie par les étapes essentielles au développement d'une espèce durant une année, est fortement liée à la température (Badeck *et al.*, 2004 ; Chuine, 2010).

Les variations annuelles de température de l'air jouent un rôle considérable sur les dates d'apparition des insectes et du débourrement des hôtes (Campbell *et al.*, 1974 ; Menzel *et al.*, 2006). Depuis plusieurs décennies, la température de l'air se réchauffe et l'on prévoit une augmentation des températures entre 0.3 et 4.8°C d'ici 2100 (GIEC, 2013). De nombreuses études ont démontré que l'élévation de température au début du printemps avance la phénologie des insectes et des hôtes, avec la possibilité de perturber le synchronisme entre l'insecte et son hôte (Memmott *et al.*, 2007 ; Parmesan, 2006 ; Singer et Parmesan, 2010). Par exemple, l'étude de Visser et Holleman (2001) a montré qu'avec un réchauffement des températures au printemps, la phalène brumeuse *Operophtera brumata* (L.) sortait de plus en plus tôt par rapport à la disponibilité des feuilles de son hôte *Quercus robur*, et mourrait de faim à cause de l'asynchronie. Il faut rappeler que les insectes phytophages sont les premiers consommateurs de la chaîne alimentaire, et que chaque maillon possède sa propre phénologie et une certaine adaptation aux variations climatiques (Forrest et Miller-Rushing, 2010). L'étude de Both *et al.* (2008) démontre très bien l'inégalité des changements phénologiques de quatre niveaux trophiques d'une chaîne

alimentaire dans une forêt mixte en Europe (chêne, insecte herbivore, oiseau chanteur, faucon). Après 17 ans d'étude, la phénologie des quatre niveaux trophiques était avancée mais de manière plus accentuée pour l'insecte herbivore, ce qui peut causer une désynchronisation avec son prédateur, et provoquer une épidémie de l'insecte qui est libéré de la pression anciennement exercée par le prédateur. Les arbres pourraient donc être sévèrement défoliés par l'insecte sous une élévation de température. Les changements climatiques peuvent également altérer la distribution géographique des espèces d'insectes (Bale *et al.*, 2002). A l'avenir, l'aire géographique de nombreuses espèces devrait se déplacer à de plus hautes latitudes (Parmesan *et al.*, 1999). La migration d'insectes vers le nord a déjà été observée en région tempérée, tropicale (Colwell *et al.*, 2008) et boréale (Logan et Powell, 2001). La phénologie des insectes herbivores et des plantes est de plus en plus étudiée afin de comprendre l'impact du changement climatique sur leur phénologie et leur synchronisme. L'importance du synchronisme entre le débourrement des plantes et l'émergence de l'insecte a été démontrée avec de nombreuses espèces, mais pas avec la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clemens)). Nous nous sommes intéressés à cet insecte car il cause de sérieux dommages aux arbres destinés à l'industrie forestière, à savoir le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et l'épinette noire (*Picea mariana* (Moench) Voss). L'étude vise à comprendre l'effet, encore inconnu, du changement climatique sur la fenêtre phénologique entre l'insecte et ses hôtes.

La tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) est reconnue pour être le défoliateur le plus important de la forêt boréale résineuse en Amérique du Nord (Morris, 1963). Depuis des milliers d'années, la TBE s'attaque aux pousses de l'année de ses hôtes et réduit le taux de croissance des arbres, pouvant entraîner leur mort après quelques années de défoliation (Batzer et Popp, 1985 ; MacLean, 1984, 1988 ; Simard, Morin et Krause, 2011). L'insecte a adapté sa phénologie à celle de ses hôtes par une synchronisation de l'émergence des larves hivernantes à proximité du débourrement de ses hôtes au printemps. En attendant l'ouverture des bourgeons, les larves émergées minent l'ancien feuillage (Atwood, 1944 ; McGugan, 1954 ; Trier et Mattson, 1997). Comparé à l'épinette noire, le sapin baumier est l'hôte le plus impacté par la TBE car le sapin fournit la nourriture à la TBE une quinzaine de jours avant l'épinette (Blais, 1957 ; Greenbank, 1963 ; Hennigar *et al.*, 2008 ; Nealis et Régnière, 2004b). Cependant, malgré le délai de disponibilité de nourriture entre les hôtes, la TBE s'est adaptée à la situation car

l'émergence des larves dure environ 4 semaines (Volney et Cerezke, 1992 ; Volney et Fleming, 2007), ce qui permet aux dernières larves émergentes d'être à proximité du débourrement de l'épinette noire. Face au réchauffement climatique, le but est de comprendre l'évolution phénologique de la TBE, de ses hôtes, et du synchronisme entre l'émergence des larves et le débourrement des hôtes.

Présentement, la TBE est en état épidémique à l'est de la forêt boréale d'Amérique du Nord et durant les 50 prochaines années, l'insecte migrerait d'environ trois degrés vers le nord (Régnière, St-Amant et Duval, 2012), et les épidémies futures dureraient plus longtemps et seraient plus sévères (Gray, 2008). La distribution future potentielle de l'insecte couvrirait les forêts d'épinette noire au nord, autrefois épargnées par l'insecte. L'impact de la TBE sur ces forêts dépendra donc de la réponse des espèces hôtes au réchauffement climatique. Nous nous attendons à ce qu'une élévation de température accélère la disponibilité du feuillage annuel pour la TBE par un débourrement plus hâtif et plus rapide, accélère le développement de la TBE, améliore le synchronisme entre l'émergence des larves hivernantes et le débourrement des hôtes, et que le synchronisme augmente la quantité de nourriture ingérée par les larves de TBE.

L'objectif de cette étude était donc de tester si des températures plus chaudes favorisent un meilleur synchronisme entre la TBE et ses hôtes. Pour cela, nous avons suivi dans différents microclimats (i) le débourrement des hôtes (ii) l'émergence des larves hivernantes de la TBE (iii) le succès alimentaire des larves sur chaque hôte.

1.3. AIRE D'ÉTUDE

L'étude s'est déroulée dans la forêt boréale de l'est où l'épidémie fait présentement rage, à 50 km au nord de Baie-Comeau, au sud-ouest de la Côte-Nord au Québec, au Canada (49°24'N-50°9'N ; 67°46'W-68°11'W), dans une aire de 3900 km², où le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) sont les espèces prédominantes (Rowe, 1972). La zone d'étude a de nombreuses collines à pentes douces, mais la topographie est parfois accidentée, avec des escarpements de haute altitude. L'altitude varie entre 36 et 681 m, avec une altitude moyenne de 360 m. Les dépôts de surface sont d'origine glaciaire et les sols sont principalement des podzols

ferro-humiques ou humo-ferriques (Rowe, 1972). Les tills glaciaires indifférenciés constituent le principal dépôt de surface à travers la région (Dubois et Dionne, 1985). La plus proche station météorologique de l'aire d'étude se situe à Baie-Comeau. Le climat est classé comme maritime avec une température moyenne annuelle entre -2.5°C et 0.0°C (Grondin, 1996), et une précipitation moyenne annuelle entre 900 mm et 1300 mm, dont 40% tombent sous forme de neige (Robitaille et Saucier, 1998). L'été étant court, la saison de croissance des arbres dans la forêt boréale dure entre 3 et 4 mois (Rossi *et al.*, 2008).

En raison de la forte pluviométrie à la Côte-Nord, le cycle de feu est d'environ 300 ans (Bouchard, Pothier et Gauthier, 2008 ; Cyr, Gauthier et Bergeron, 2007 ; Foster, 1983). Cette longue période d'absence de feux de forêts favorise l'émergence de forêts matures essentiellement composées de sapins et d'épinettes, qui sont plus sujettes à être attaquées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) (Blais, 1983).

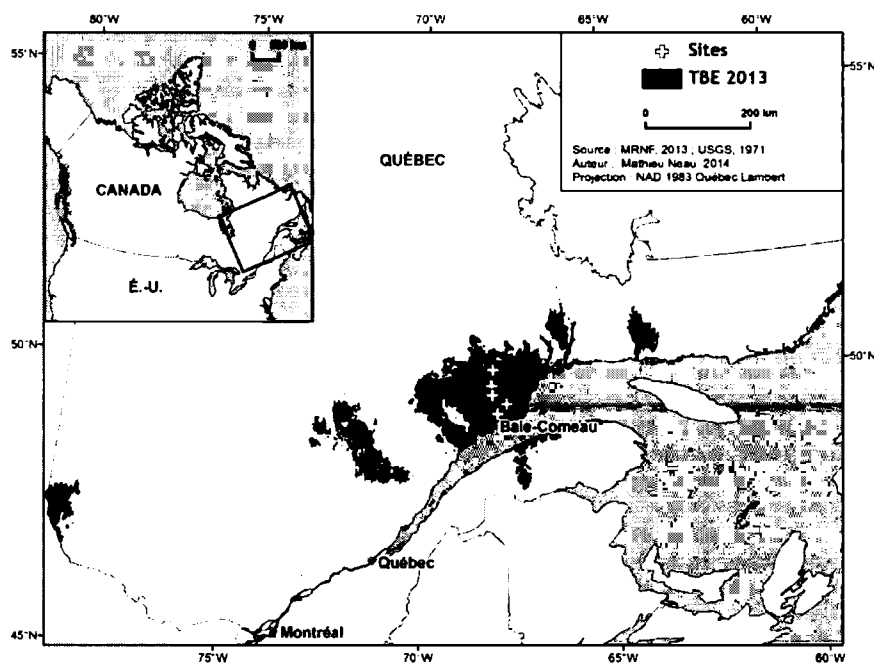


Figure 1.1. Sites d'études dans la zone d'impact de la TBE en 2013, à proximité de Baie-Comeau.

Durant le XX^e siècle, la TBE a causé trois épidémies majeures à travers le Québec (Blais, 1983 ; Boulanger et Arseneault, 2004 ; Morin et Laprise, 1990 ; Morin, Laprise et Bergeron, 1993) : 1910-1920, 1947-1957, et 1967-1992. D'après les observations menées

à la Côte-Nord, la région n'a pas été affectée par la TBE lors des années 1910 (Blais, 1983 ; Swaine et Craighead, 1924), mais l'a été durant la seconde épidémie (Brown, 1970), et la troisième (Bouchard et Pothier, 2010 ; Hardy, Mainville et Schmitt, 1986). L'impact de la TBE à la Côte-Nord était de plus en plus fort au fil des épidémies lors du XX^e siècle. Actuellement, la zone la plus touchée par la TBE au Québec, est le sud-ouest de la Côte-Nord (DEPF, 2013) (Figure 1.1).

1.4. MÉTHODES

1.4.1. Localisation des sites et dispositif d'échantillonnage

Les données d'inventaire du troisième programme décennal recueillies par le ministère des ressources naturelles du Québec (MRNQ) de 1990 à 2001, ont permis de localiser les sites expérimentaux selon des critères spécifiques. Seuls les peuplements mixtes sapin baumier/épinette noire ont été retenus pour nos sites d'étude. Les peuplements devaient être âgés d'au moins 70 ans pour trouver des épinettes et des sapins en régénération (2 à 4 mètres de haut), car les bourgeons des arbres immatures sont plus vigoureux (Lintunen, 2013), et l'accès au feuillage est plus simple. De plus, les peuplements devaient avoir le même type de dépôt de surface, à savoir du till d'une épaisseur de 50 à 100 cm, ou une épaisseur supérieure à 1 m (Robitaille, 1988). Sur chaque site expérimental, la présence locale de la TBE était confirmée lorsque le feuillage de l'année précédente était légèrement défolié par l'insecte. L'étude a nécessité 6 sites : un en 2011, quatre en 2012, et un en 2013 (Tableau 1.1). Seulement en 2012, quatre sites étaient localisés le long d'un gradient latitudinal de 90 km afin de voir si les observations, réalisées sur un site en 2011, étaient aussi perçues sur plusieurs sites. En 2013, un seul site était suivi car entre les sites de 2011 et 2012, l'effet de la température sur le débourrement était le même donc l'effet de la latitude a été supprimé cette année là. De plus, il nous était impossible d'échantillonner sur le même site d'une année à l'autre car les pousses annuelles étaient trop défoliées pour s'attendre à des bourgeons terminaux fonctionnels l'année suivante, en raison de l'épidémie de plus en plus intense dans le secteur (DEPF, 2013).

Durant les étés 2011, 2012 et 2013, respectivement 20, 6 et 20 individus de sapin baumier et d'épinette noire étaient aléatoirement choisis sur chaque site (Tableau 1.1). La

Tableau 1.1. Localisation et caractéristiques des sites expérimentaux, et nombre d'épinettes noires et de sapins baumiers étudiés.

Sites	Localisation			Caractéristiques			Échantillonnage	
	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Composition	Age	Dépôt de surface (till en cm)	<i>N</i> _{sapins}	<i>N</i> _{épin.}
<i>2011</i>								
P13	49°34'30"N	67°46'57"W	398	ES	120	> 100	20	20
<i>2012</i>								
S1	50°9'41"N	68°8'54"W	425	SE	90	50 - 100	6	6
S2	49°53'30"N	68°11'3"W	264	ES	70	50 - 100	6	6
S3	49°42'18"N	68°7'24"W	332	SE	120	> 100	6	6
S4	49°24'18"N	68°1'45"W	206	SE	120	> 100	6	6
<i>2013</i>								
P68	49°43'44"N	68°10'5"W	225	ES	90	> 100	20	20

température environnante de chaque arbre étaient enregistrée à chaque heure de la journée via une sonde Hobo Onset[®] installée sur une branche en direction du sud à hauteur de poitrine, pour caractériser le microclimat (Tableau 1.2). L'évolution du débourrement des arbres était suivie tous les trois jours, grâce à l'observation de 50 bourgeons terminaux répartis sur cinq branches situées tout autour de l'arbre, excepté en 2011 où 30 bourgeons étaient aléatoirement choisis sur une même branche. En 2012 et 2013, l'émergence des larves hivernantes (L2) était captée sur les 5 branches utilisées pour suivre le débourrement. Des trappes collantes Solida[®] étaient installées au début du mois de mai, à l'extrémité (sur 45 cm) et sous chaque branche, afin d'attraper les L2 lorsqu'elles parcourent l'extrémité des branches à la recherche de nourriture. Les trappes étaient retirées lorsque le stade L2 était terminé. Seulement à la fin de la saison 2012, les pupes présentes à l'extrémité de chaque branche étaient récoltées, pour connaître leur sexe et leur poids (Tableau 1.3), afin de déterminer le succès alimentaire des larves.

Tableau 1.2. Température moyenne (T_{moy}) des sapins et des épinettes pour chaque site d'étude, entre le 08 mai et le 22 juin.

	T_{moy}	
	Sapins	Epinettes
<i>2011</i>		
P13	12.7 ± 0.6	12.5 ± 0.4
<i>2012</i>		
S1 (nord)	11.7 ± 0.5	12 ± 0.6
S2	13 ± 0.4	13 ± 0.2
S3	12.5 ± 0.5	13 ± 0.5
S4 (sud)	12.6 ± 0.8	12.9 ± 0.9
<i>2013</i>		
P68	10.8 ± 0.4	11.1 ± 0.8

Tableau 1.3. Mesures réalisées durant les étés 2011, 2012 et 2013.

<i>Mesures</i>	2011	2012	2013
Microclimats	juin-juillet	mai-juin	mai-juin
Débourrement	√	√	√
Emergence des L2	-	√	√
Pupes	-	√	-

1.4.2. Données microclimatiques

Les enregistrements de la température de l'air se sont déroulés de début juin à fin juillet 2011, début mai à fin juin 2012, et début mai à fin juin 2013, au moment où les processus physiologiques du sapin baumier, de l'épinette noire, et de la TBE sont actifs dans l'aire d'étude. L'activité des processus répond généralement à une certaine accumulation de température au-delà d'un seuil. Il est donc très important d'avoir les premières températures qui dépassent le seuil afin de cumuler la température avec précision. Les températures antérieures aux enregistrements ont été simulées, jusque début janvier des années 2011, 2012 et 2013, via le logiciel de simulation BioSIM version 10, grâce aux données de températures enregistrées aux stations météorologiques les plus proches ; Baie-Comeau (50 km) et Sept-Îles (200 km). Une régression linéaire entre les données climatiques simulées et les données des sondes a permis d'estimer les valeurs antérieures à l'installation des sondes. Par la suite, l'accumulation de température nécessaire au débourrement des espèces hôtes et à l'apparition des stades larvaires de la TBE a été calculée selon les Unités de Chaleur Cumulées (UCC) (Appendice A), dont l'unité de chaleur est calculée à chaque jour, comme la différence entre la température moyenne et une température seuil, qui était de 0°C pour l'étude (Appendices B et C). L'accumulation des UCC pour le débourrement était calculée à partir du 1^{er} mars en 2012 (Appendice B. Tableau 2) et 2013 (Appendice B. Tableau 3), et du 15 mars en 2011 (Appendice B. Tableau 1). L'accumulation des UCC pour les stades larvaires était calculée à partir du 1^{er} avril en 2013 et le 1^{er} mai en 2012 (Appendice C).

1.4.3. Débourrement des espèces hôtes

Les bourgeons terminaux étaient considérés ouverts lorsque leurs écailles étaient éclatées (Dorais et Kettela, 1982). Le débourrement était exprimé en taux, par le nombre de bourgeons ouverts sur le nombre total de bourgeons observés. Les taux de débourrement obtenus tous les trois jours sur chaque arbre durant les étés 2011, 2012 et 2013, suivaient une courbe sigmoïde au fil du temps. Ainsi, une courbe logistique à 2 paramètres était ajustée via le logiciel JMP version 10, avec cette formule :

$$Y = \frac{1}{1 + \exp(-a * (X - b))} , \quad (1)$$

où Y représente le taux de débourrement au jour X (exprimé en jour julien), *a* est le taux de croissance, et *b* le point d'inflexion. La détermination des paramètres *a* et *b* a ensuite permis d'évaluer pour chaque arbre le jour où le débourrement a débuté (5% des bourgeons ouverts) et terminé (95% des bourgeons ouverts), grâce à la formule :

$$X = \frac{b - \ln\left(\left(\frac{1}{Y}\right) - 1\right)}{a} . \quad (2)$$

La durée du débourrement a ensuite été calculée.

1.4.4. Emergence des L2 et poids des pupes

La quantité de larves émergentes (L2) en 2012 et 2013 pour une journée d'observation était exprimée en taux d'abondance, par le nombre d'individus observés ce jour-là, sur le nombre total d'individus observés durant la saison. Les taux d'abondance des L2 obtenus tous les trois jours sur chaque arbre durant les étés 2012 et 2013, suivaient une courbe sigmoïde au fil du temps. Une courbe logistique à 2 paramètres (1) a donc été ajustée pour la période d'émergence des L2 sur chaque arbre, afin d'en déterminer les jours du début (5%), de milieu (50%) et de fin (95%) d'émergence des L2 (2) pour 2012 et 2013. Toutefois, le début (5%) et le milieu (50%) d'émergence des L2 en 2012 n'ont pu être déterminés car une vingtaine de jours s'étaient écoulés entre l'installation et le premier relevé des trappes collantes, et les L2 étaient déjà sorties. A la fin de la saison 2012, le sexe des pupes était déterminé, et les pupes étaient pesées afin de connaître leur succès alimentaire.

1.4.5. Synchronisme de la TBE avec ses hôtes

La littérature suggère l'importance du synchronisme entre l'émergence des larves hivernantes (L2) et le débourrement des hôtes, donc pour chaque arbre étudié, le synchronisme était déterminé par le nombre de jours entre le jour d'émergence des larves hivernantes (L2) et le jour de début du débourrement (5% des bourgeons sont ouverts).

1.4.6. Analyses statistiques

La distribution des jours de début de débourrement et de la durée du débourrement des sapins et des épinettes a été examinée à chaque site pour étudier la variabilité du débourrement des deux espèces. La comparaison entre les sapins et les épinettes pour les jours de début du débourrement a été réalisée avec une analyse de variance (ANOVA). La normalité et l'homogénéité des variances ont été respectées, sans transformation. A chaque année d'observation, des régressions linéaires ont été réalisées entre les jours de début du débourrement et les UCC, et entre la durée du débourrement et la température moyenne jusqu'au jour du début du débourrement, afin d'étudier l'effet de la température sur le débourrement du sapin baumier et de l'épinette noire. Quant à l'émergence des L2, nous avons testé les effets de l'espèce hôte et de la température sur les jours de début, de milieu et de fin d'émergence des L2, avec une ANCOVA. La distribution des jours de début, de milieu et de fin d'émergence des L2 en 2012 a été observée afin d'étudier leur variabilité le long du gradient latitudinal. Le synchronisme de la TBE a été corrélé avec la température moyenne (enregistrée de début mai au jour du début d'émergence des L2). Le synchronisme a été étudié pour chaque espèce hôte car les sapins et les épinettes ne débourrent pas en même temps. Ensuite, les pupes ont été catégorisées en mâles et femelles car les femelles sont plus grosses que les mâles (Fellin et Dewey, 1982). Pour chaque catégorie, le poids des pupes a été moyenné pour chaque arbre de l'étude. Ensuite, des régressions linéaires ont été réalisées entre le poids moyen des pupes et le synchronisme, selon le sexe et l'espèce hôte. De plus, le poids moyen des pupes a été soumis au test de Student, selon le sexe et l'espèce hôte. Les résultats ont été analysés par le logiciel de statistiques JMP version 10.

1.5. RÉSULTATS

1.5.1. Débourrement des espèces hôtes

1.5.1.1. Début du débourrement

De 2011 à 2013, le jour moyen du début du débourrement des sapins était entre 11 et 16 jours plus tôt que celui des épinettes ($P < .0001$), selon l'année et le site (Tableau 1.4). La variabilité interannuelle du débourrement moyen des sapins et des épinettes se manifeste par un débourrement plus tardif en 2011, par rapport à 2012 et 2013 ($P < .0001$) (Tableau 1.4). En 2012, les sapins et les épinettes localisés au nord du gradient latitudinal ont significativement débouuré plus tard que les sapins et les épinettes situés plus au sud (Figure 1.2, Tableau 1.4). En 2013, le débourrement moyen des sapins était similaire aux arbres situés plus au sud du gradient en 2012, même si les premiers sapins ont débouuré une dizaine de jours plus tôt qu'en 2012 (Figure 1.2). Quant aux épinettes de 2013, elles ont débouuré à la même période que celles situées plus au sud du gradient en 2012. Le débourrement des sapins et des épinettes de 2013 est intervenu plus tôt qu'en 2011, mais tous les arbres de 2013 ont mis plus de temps à commencer leur débourrement, que ceux de 2011 (Tableau 1.4).

Tableau 1.4. Jour julien moyen et durée de la période du début du débourrement (5% des bourgeons sont ouverts) des sapins et des épinettes selon les sites de 2011, 2012 et 2013.

	Jour julien moyen du début du débourrement (\pm ET)	Durée de la période du début du débourrement (nombre de jours)
<i>2011</i>		
Sapins	166 \pm 2 ^a	12
Epinettes	178 \pm 3 ^b	17
<i>2012</i>		
S1 (nord)		
Sapins	153 \pm 2 ^c	2
Epinettes	164 \pm 2 ^d	6
S2		
Sapins	n.d.	n.d.
Epinettes	159 \pm 2 ^f	4
S3		
Sapins	145 \pm 1 ^e	1
Epinettes	159 \pm 2 ^f	6
S4 (sud)		
Sapins	145 \pm 1 ^e	1
Epinettes	160 \pm 4 ^f	16
<i>2013</i>		
Sapins	145 \pm 3 ^e	14
Epinettes	161 \pm 4 ^f	23

Malgré la variabilité interannuelle dans le déclenchement du débourrement, une tendance commune à toutes les années ressort ; le déclenchement du débourrement des épinettes était plus variable que celui des sapins (Tableau 1.4). En effet, sur chaque site, la date de début de débourrement des épinettes s'est produite sur une période plus étalée que celle des sapins (Tableau 1.4, Figure 1.2). Ce résultat spécifie que la disponibilité du feuillage des épinettes est plus variable que celui des sapins au sein d'un peuplement.

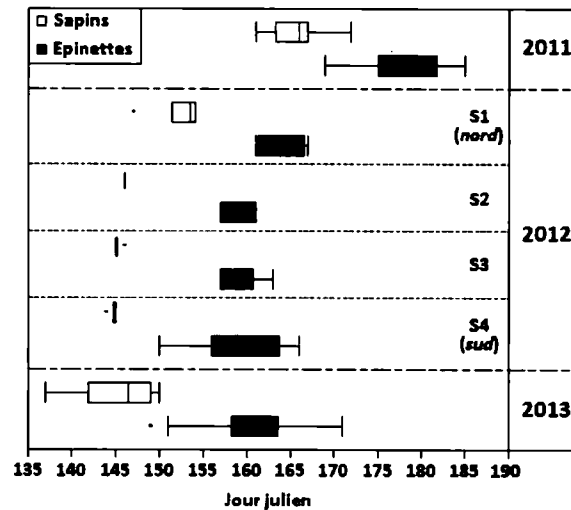


Figure 1.2. Distribution des jours de début de débourrement des sapins et des épinettes en 2011, 2012 et 2013.

La température de l'air a joué un rôle considérable dans le déclenchement du débourrement des sapins et des épinettes. Bien que la température moyenne soit variable, on observe qu'une température moyenne journalière autour de 10 et 15°C semble déterminante pour déclencher le débourrement des sapins et des épinettes respectivement (Figure 1.3). En 2011, lorsque les 10°C étaient atteints, la température variait très peu jusqu'à l'ouverture des bourgeons des premiers sapins. Les autres sapins ont successivement commencé à débourrer, répondant à des valeurs similaires d'UCC moyennes. Peu de temps après que la température moyenne ait atteint un pic autour de 15°C, les premières épinettes ont commencé à débourrer, et les autres ont suivi, répondant à des valeurs similaires d'UCC moyennes. Au printemps 2012, les 10°C de moyenne journalière ont été atteints quasiment à la même période qu'en 2011, mais les sapins ont débourré plus tôt qu'en 2011 ($P < .0001$) car la température moyenne journalière est passée de 10°C à presque 20°C en peu de temps. Les épinettes ont également débourré

plus tôt en 2012 qu'en 2011 ($P < .0001$) car les 15°C de moyenne journalière étaient atteints plus tôt dans la saison. Ce qui est intéressant, c'est que les valeurs d'UCC moyennes des sapins et des épinettes ayant débourré le plus tard (au nord du gradient

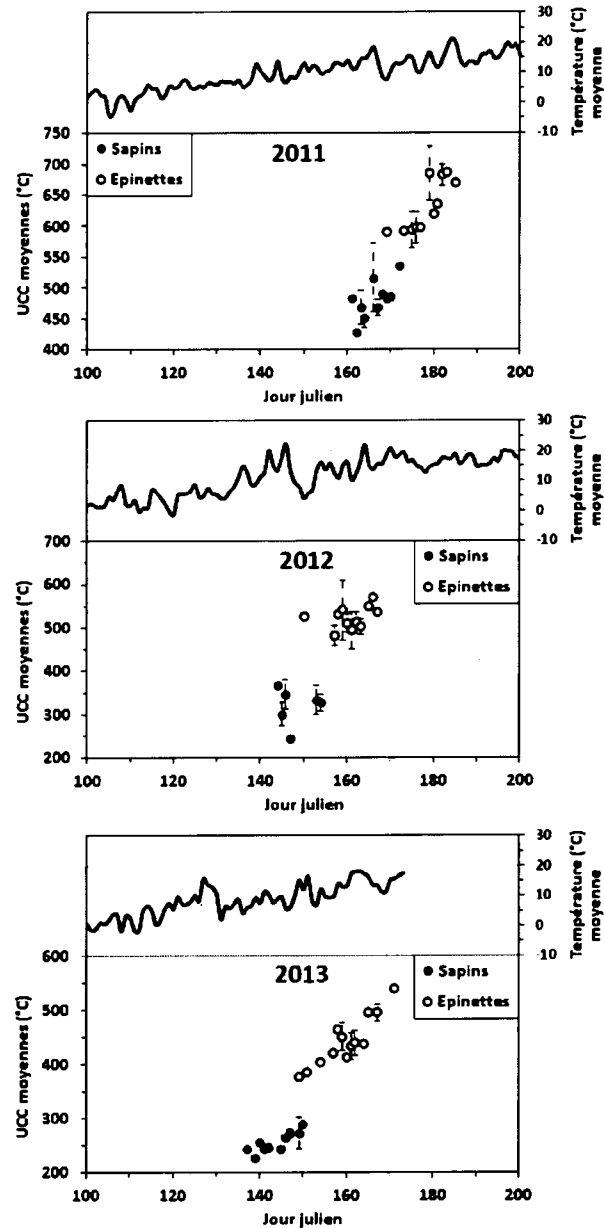


Figure 1.3. Unités de chaleur cumulée (UCC) moyennes en fonction des dates de début du débourrement des sapins et des épinettes, et le profil de la température moyenne journalière en 2011, 2012 et 2013.

latitudinal), sont les mêmes que pour les sapins et les épinettes ayant débourré le plus tôt (au sud du gradient latitudinal) (Figures 1.2 et 1.3). Les arbres de 2013 ont connu deux périodes chaudes coupées par une période froide. La première période chaude est arrivée plus tôt qu'en 2011 et 2012, et durant cette période, la température moyenne avoisinait les 10°C. Durant la période froide, la température moyenne était sous les 10°C, mais cela n'a pas empêché les sapins de débourrer, et les premiers sapins ont débourré une dizaine de jours plus tôt que ceux de 2012. Tous les sapins ont répondu à des valeurs similaires d'UCC moyennes. Lors de la seconde période chaude, la température moyenne a grimpé vers 15°C et les épinettes se sont mises à débourrer, mais elles ont toutes répondu à des valeurs différentes d'UCC moyennes. Précédemment, il a été observé que le débourrement des sapins et des épinettes avait mis plus de temps à se déclencher en 2013, par rapport à 2011. Il est fort probable que la vague de froid ait participé à l'étalement de la période du début du débourrement des sapins et des épinettes.

1.5.1.2. Durée du débourrement

La distribution de la durée du débourrement pour les sapins et les épinettes indique que la durée du débourrement des épinettes a généralement une plus grande amplitude que celle des sapins (Tableau 1.5). Ce résultat signifie que la durée du débourrement des épinettes est plus variable que celle des sapins. Il faut rappeler que le déclenchement du débourrement des épinettes est également plus variable que celui des sapins. Ainsi, au sein d'un peuplement, la disponibilité du feuillage de l'épinette noire est plus variable que celui du sapin baumier, de par un déclenchement et une durée plus variable du débourrement de l'épinette noire.

Tableau 1.5. Distribution (nombre de jours) de la durée du débourrement (nombre de jours) des sapins et des épinettes en 2011, 2012 et 2013.

	2011	2012				2013
		S1 (nord)	S2	S3	S4 (sud)	
Sapins	5	5.5	n.d.	6.5	3	6.5
Epinettes	10	n.d.	2	6.5	6	9

Les corrélations entre la durée du débourrement des sapins et des épinettes et la température moyenne ne sont généralement pas significatives (Tableau 1.6). Ce résultat stipule qu'une élévation de température ne modifie pas la durée du débourrement des sapins et des épinettes, et que la température de l'air, seule, ne semble pas ou peu affecter la durée du débourrement des espèces hôtes.

Tableau 1.6. Corrélations entre la durée du débourrement et la température moyenne jusqu'au début du débourrement. La significativité des corrélations s'exprime au seuil de 5%.

	r de Pearson	P-value
<i>2011</i>		
Sapins	-0.6960	0.0007*
Epinettes	-0.3499	0.1304
<i>2012</i>		
S1 (nord)		
Sapins	-0.5897	0.2180
Epinettes	n.d.	n.d.
S2		
Sapins	n.d.	n.d.
Epinettes	-0.7628	0.0777
S3		
Sapins	0.9314	0.0069*
Epinettes	-0.0089	0.9866
S4 (sud)		
Sapins	-0.2982	0.5660
Epinettes	0.6887	0.1303
<i>2013</i>		
Sapins	-0.1188	0.6180
Epinettes	-0.1592	0.5416

1.5.2. Emergence des larves hivernantes

Les jours de début (5% des larves) et de fin (95% des larves) d'émergence des L2 en 2013 indiquent que la période d'émergence a duré environ quatre semaines (Figure 1.4). En effet, les premières L2 sont sorties au jour 122, et les dernières L2 sont sorties au jour 150, soit une période émergence d'environ 28 jours (Figure 1.4). L'analyse de covariance (ANCOVA) ne relève pas d'effet d'espèce et des UCC sur le début (5%), le milieu (50%) et la fin (95%) d'émergence des larves hivernantes, à la fois pour 2012 et 2013 (Tableau 1.7). Cela suggère que les différentes dates d'émergence sont similaires entre les espèces hôtes, et qu'elles sont associées à une certaine accumulation de chaleur. En effet, les UCC

moyennes suivent quasiment une droite verticale avec les jours de début, de milieu et de fin d'émergence des L2 (Figure 1.4).

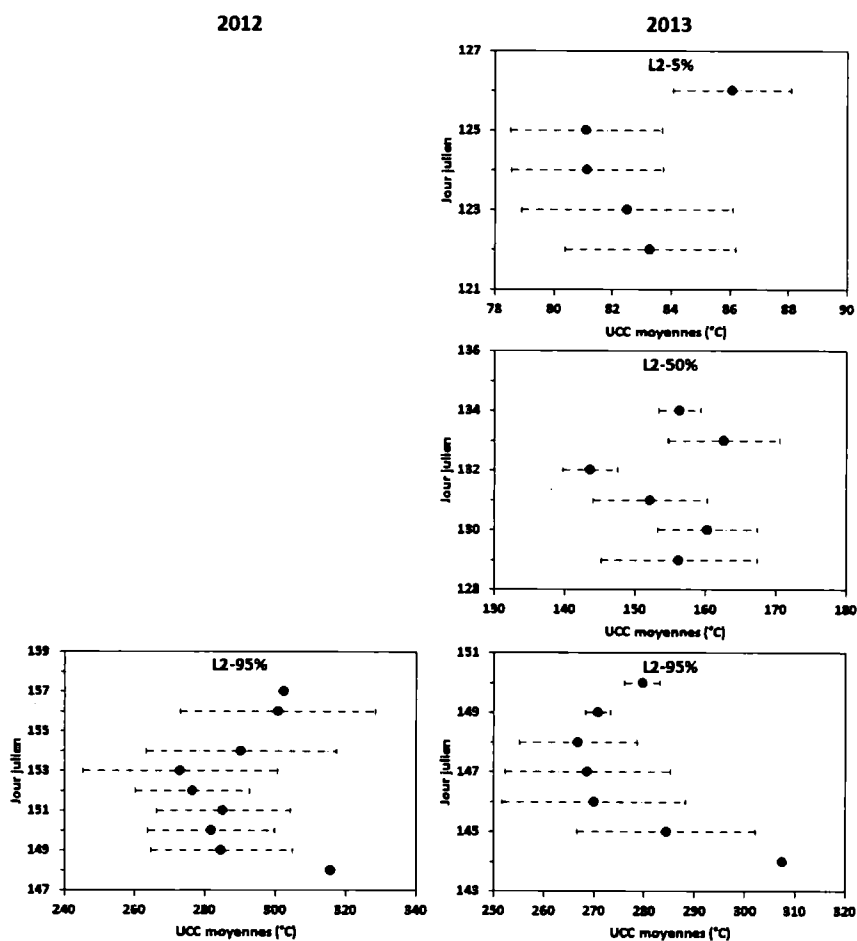


Figure 1.4. Jours d'émergence des L2 selon les UCC moyennes des jours de début (5%), de milieu (50%) et de fin (95%) en 2013, et de fin (95%) d'émergence en 2012 (voir § 1.4.4).

Entre 2012 et 2013, la fin d'émergence des L2 est intervenue plus tôt en 2013 (jour 144 en 2013 contre le jour 148 en 2012), et malgré ce décalage, l'accumulation de chaleur est similaire d'une année à l'autre (Figure 1.4). Ainsi, une certaine accumulation de chaleur contribue à l'émergence des L2, et plus la quantité d'UCC est atteinte rapidement par des températures plus élevées, plus le phénomène se produit rapidement. Autrement dit, des températures élevées accélèrent les dates de début, de milieu et de fin d'émergence des L2.

Tableau 1.7. Résultats de l'analyse de covariance (ANCOVA) sur les jours de début (5%), de milieu (50%) et de fin (95%) d'émergence des larves hivernantes (L2) en 2012 et 2013, selon l'espèce hôte et la température cumulée (UCC). La significativité s'exprime au seuil de 5%.

Effet	DDI num.	DDI den.	Rapport F	Prob. > F
2012				
<i>L2-95%</i>				
Espèce	1	1	0.2432	0.6252
Température	1	1	0.1658	0.6838
2013				
<i>L2-5%</i>				
Espèce	1	1	1.0103	0.3214
Température	1	1	3.3804	0.0740
<i>L2-50%</i>				
Espèce	1	1	0.0520	0.8209
Température	1	1	0.1469	0.7037
<i>L2-95%</i>				
Espèce	1	1	4.7064	0.0365*
Température	1	1	2.3175	0.1364

N.B. : Modèle : $Y = \text{jours d'émergence des L2}$, effets fixes : espèce (sapin/épinette) et température.
Degrés de liberté : modèle (2), résidus (33).

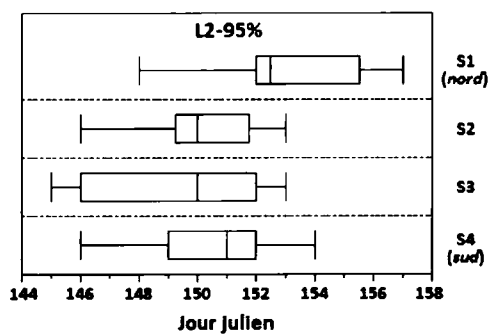


Figure 1.5. Distribution des jours de fin (95%) d'émergence des L2 selon le gradient latitudinal nord-sud en 2012.

Les données de 2012 ont été prises sur 4 sites à différentes latitudes. Les jours les plus tardifs de fin d'émergence des L2 correspondent généralement au site le plus au nord (Figure 1.5), et malgré le décalage d'émergence des L2 par rapport aux autres sites du gradient latitudinal, les valeurs d'UCC moyennes sont similaires entre tous les jours de fin d'émergence des L2. Cela démontre à quel point la température est un facteur déterminant dans la période d'émergence des L2.

1.5.3. Synchronisme de l'émergence des L2 avec le débourrement

Le nombre de jours séparant l'émergence des larves hivernantes (L2) au jour du début du débourrement de l'hôte, définissait le synchronisme entre l'insecte et son hôte. L'observation du synchronisme entre le début (5%), le milieu (50%) et la fin (95%) d'émergence des L2, avec le début du débourrement, montrent généralement des relations négatives et significatives avec la température moyenne, aussi bien pour les épinettes que pour les sapins, en 2012 et 2013 (Figure 1.6, Tableau 1.8). Ce résultat stipule que le nombre de jours entre l'émergence des L2 et le débourrement des hôtes était plus petit lorsqu'il faisait plus chaud. Cela suggère que l'émergence des L2 a tendance à se rapprocher de la disponibilité du feuillage lorsque la température est plus élevée, d'où un meilleur synchronisme de l'insecte avec ses hôtes lorsqu'il fait plus chaud.

Tableau 1.8. Corrélations entre le synchronisme et la température moyenne selon le début (5%), le milieu (50%) et la fin (95%) de l'émergence des L2 en 2012 et en 2013. La significativité s'exprime au seuil de 5%.

	2012		2013	
	Épinettes	Sapins	Épinettes	Sapins
<i>L2-5%</i>				
r de Pearson	n.d.	n.d.	-0.5879	-0.4081
P-valeur	n.d.	n.d.	0.0064*	0.0741
<i>L2-50%</i>				
r de Pearson	n.d.	n.d.	-0.7043	-0.7847
P-valeur	n.d.	n.d.	0.0005*	<0.001*
<i>L2-95%</i>				
r de Pearson	-0.6221	0.1310	-0.7818	0.7854
P-valeur	0.0101*	0.6552	<0.001*	<0.001*

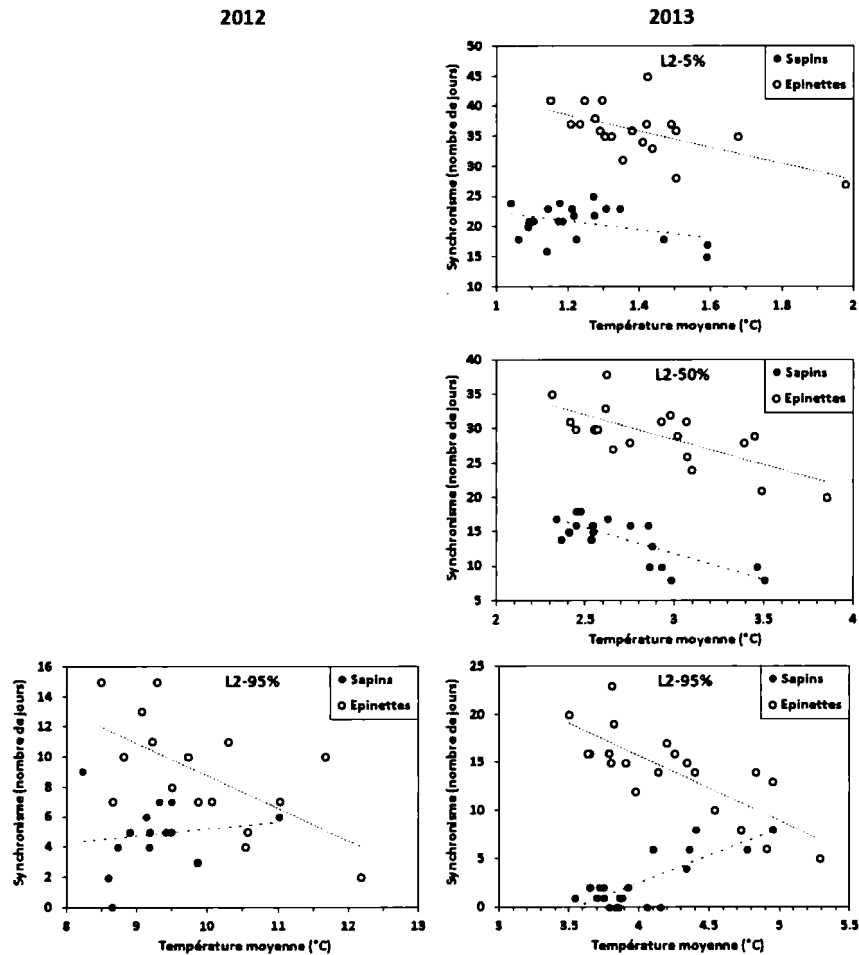


Figure 1.6. Synchronisme du début (5%), du milieu (50%) et de la fin (95%) d'émergence des L2 avec le début du débourrement, selon la température moyenne (entre début mai et le jour où 5, 50 et 95% des L2 ont émergé).

1.5.4. Succès alimentaire des larves de TBE

A la fin de la saison 2012, les pupes étaient récoltées afin de déterminer leur sexe et leur poids comme substitut de leur succès alimentaire. Les relations entre le poids des pupes et le synchronisme spécifient que les pupes mâles et femelles étaient plus grosses lorsque l'émergence des L2 était mieux synchronisée avec le débourrement des épinettes (Figure 1.7, Tableau 1.9). Un meilleur synchronisme des L2 avec le débourrement des sapins n'a aucunement influencé le poids des pupes. Ce résultat stipule qu'un meilleur synchronisme

de la TBE augmente le poids des pupes sur l'épinette noire, mais pas sur le sapin baumier. Cela signifie que sur les épinettes, les larves ingèrent plus de feuillage lorsque le synchronisme est meilleur.

Logiquement, les pupes femelles étaient plus grosses que les pupes mâles (Tableau 1.10) car elles fournissent les ressources énergétiques nécessaires à la survie de leur progéniture durant la phase non-alimentaire (de fin juillet à début mai). Entre les sapins et les épinettes, le poids des pupes était similaire (Tableau 1.10) alors que nous pensions observer des pupes plus performantes sur les sapins que sur les épinettes. Cela signifie que les larves présentes sur les sapins et les épinettes ont mangé une quantité similaire de feuillage.

Tableau 1.9. R de Pearson (P-value) entre le poids des pupes et le synchronisme, selon le sexe et l'espèce hôte. La significativité s'exprime au seuil de 5%.

	Sapins	Epinettes
<i>Sexe</i>		
Mâle	0.0929 (0.7740)	-0.7983 (0.0482*)
Femelle	0.3426 (0.2757)	-0.4999 (0.0578)

Tableau 1.10. Poids moyen des pupes (mg) selon le sexe et l'espèce hôte.

	Sapins	Epinettes
<i>Sexe</i>		
Mâle	38.2 ^a	41.6 ^a
Femelle	48.1 ^b	49.9 ^b

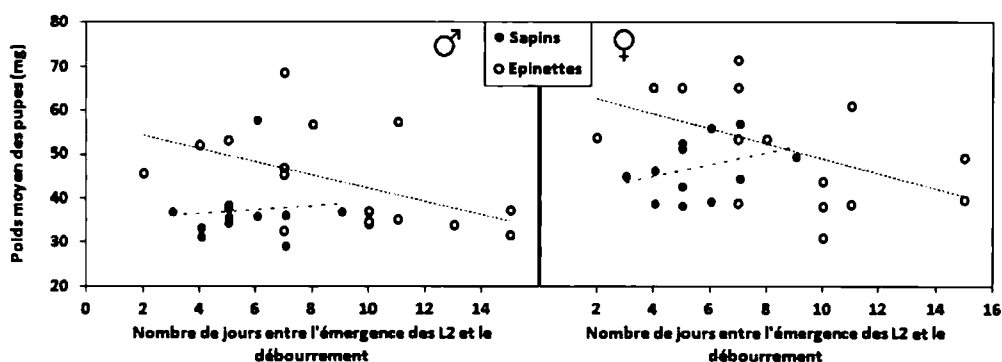


Figure 1.7. Poids moyen (mg) des pupes mâles et femelles selon le synchronisme (nombre de jours entre l'émergence des L2 et le débourrement).

1.6. DISCUSSION

1.6.1. Débourrement des espèces hôtes

1.6.1.1. Déclenchement

Tel qu'attendu, nos résultats confirment qu'une élévation de température au printemps déclenche plus tôt le débourrement des sapins et des épinettes. A travers les années, lorsque le printemps devient chaud plus tôt, les arbres commencent à débourrer plus tôt. Les observations de Bronson *et al.* (2009) sur l'épinette noire dans un environnement contrôlé, et Myneni *et al.* (1997) sur les écosystèmes terrestres des hautes latitudes, démontrent aussi que le feuillage annuel arrive plus tôt lorsqu'il fait plus chaud au printemps. Comme Rossi *et al.* (2008), nous pouvons observer qu'une température moyenne journalière proche de 10°C favorise l'activation du débourrement des sapins, car plus ce seuil était atteint tôt au printemps, plus le débourrement commençait tôt. Pour les épinettes, le débourrement a commencé lorsque la température moyenne journalière avoisinait les 15°C. La température semble donc influencer la date de débourrement.

D'une année à l'autre, la variabilité de la température peut influencer la variabilité des dates du débourrement des sapins et des épinettes au sein d'un peuplement, comme on a pu l'observer entre les années 2011 et 2013, où le même nombre d'individus pour chaque espèce étaient observés. En effet, le déclenchement du débourrement des sapins et des épinettes a pris un peu plus de temps en 2013 qu'en 2011, alors que l'année 2013 est marquée par une période froide après une période chaude au printemps, d'où une température plus variable, ce qui a pu ralentir le déclenchement d'ouverture des bourgeons de certains arbres. Des études de plus longue durée seraient nécessaires pour mieux comprendre l'effet de la variation de température sur la variabilité des dates de déclenchement du débourrement au sein d'un peuplement.

L'émergence hâtive des bourgeons rend d'une part les arbres plus vulnérables à l'herbivorie, mais d'autre part, les bourgeons qui débourent tôt dans la saison peuvent faire face à des gels tardifs printaniers qui pourraient faire mourir les jeunes pousses et ainsi supprimer de la nourriture pour les herbivores (Pukacki et Przybyl, 2005). La

température au début du printemps est donc très importante dans la disponibilité du feuillage pour les herbivores. Comparée au sapin baumier, l'épinette noire protège mieux ses bourgeons contre l'herbivorie puisque son débourrement arrive généralement plus tard (Blais, 1957 ; Greenbank, 1963).

1.6.1.2. Disponibilité de la nourriture

Le déclenchement du débourrement des sapins et des épinettes a débuté plus tôt lorsqu'il faisait plus chaud au printemps, mais la durée du débourrement de chaque arbre n'était pas significativement plus courte lorsqu'il faisait plus chaud (Tableau 1.6). Il semble que la disponibilité totale du feuillage de sapin et d'épinette dépende d'autres facteurs que la température de l'air. Il peut s'agir de la disponibilité des nutriments dans le sol, liée au dégel et au taux de décomposition organique du sol, car plus le sol est riche en nutriments, plus le développement des bourgeons est rapide (Luoranen et Rikala, 2011). La durée du débourrement d'un arbre est relativement importante pour les insectes car elle détermine la quantité de nourriture disponible pour l'insecte, et plusieurs études ont démontré que plus la durée du débourrement de l'arbre est longue, plus la densité de population d'insecte diminue sur l'arbre (Hunter, 1992 ; Quiring, 1993).

Trois ans d'observation du débourrement des sapins et des épinettes ont mis en évidence qu'au sein d'un même peuplement, la disponibilité du feuillage d'épinette est plus variable que celui du sapin baumier, aussi bien au niveau du déclenchement que dans la durée du débourrement (Tableau 1.4 et 1.5, Figure 1.2). La variabilité du débourrement est connue pour influencer la performance de l'insecte herbivore et la densité de population (Hunter, 1992) ; les premiers arbres d'une espèce à débourrer ont une densité d'insectes herbivores et une défoliation plus sévère que les arbres débourrant plus tard (Du Merle, 1983 ; Du Merle et Mazet, 1983 ; Satchell, 1962 ; Varley et Gradwell, 1968). Des précédentes études ont noté que comparée au sapin baumier, l'épinette noire est visiblement l'espèce qui se protège le mieux contre l'herbivorie (voir (Hennigar *et al.*, 2008), de par une disponibilité de la nourriture pour les insectes herbivores plus tardive. Notre étude se rajoute à ces observations en montrant que la nourriture arrive plus tard chez l'épinette mais aussi sur une période plus variable. Evolutivement, il est plus facile pour une espèce comme la TBE de s'adapter à une espèce comme le sapin qui a une phénologie plus

prévisible que sur une espèce comme l'épinette qui rend disponible son feuillage de façon plus variable.

Nos résultats appuient l'hypothèse que la nourriture disponible au sein d'un peuplement commence à apparaître en moins de temps lorsqu'il fait plus chaud. La variabilité interannuelle du débourrement peut avoir des conséquences importantes pour les insectes herbivores qui ont une fenêtre courte d'émergence car ils doivent absolument sortir au moment où la nourriture est disponible, s'ils ne veulent pas mourir. Concernant la TBE, elle est plutôt bien adaptée à la variabilité du débourrement du sapin baumier et de l'épinette noire puisque son émergence dure environ quatre semaines (Figure 1.4), (Volney et Cerezke, 1992 ; Volney et Fleming, 2007), mais il reste à savoir comment le synchronisme entre l'émergence des larves et le débourrement évolue face à une élévation de température.

1.6.2. Synchronisme de la TBE avec ses hôtes

Nos résultats confirment que l'émergence des larves hivernantes de la TBE intervient plus tôt lorsqu'il fait plus chaud au printemps (Figure 1.4), et en même temps nous avons aussi observé une avancée du débourrement des hôtes lorsqu'il fait plus chaud. Cependant, le débourrement a tendance à avancer plus vite que l'émergence de la TBE car le temps passé entre l'émergence des larves et la disponibilité de la nourriture des hôtes était plus court lorsque la température était plus élevée. Cette observation va à l'encontre d'autres études qui ont démontré qu'une élévation de température provoquerait une désynchronisation entre d'autres insectes et leurs hôtes (Memmott *et al.*, 2007 ; Parmesan, 2006 ; Singer et Parmesan, 2010). Dans notre étude, le synchronisme était meilleur lorsqu'il faisait plus chaud, pour les deux espèces hôtes, mais l'amélioration du synchronisme était plus importante chez l'épinette noire (Tableau 1.7). Face à une élévation de la température due aux changements climatiques, nous supposons que l'amélioration du synchronisme rendrait la pessière plus vulnérable que durant les derniers siècles car de plus en plus d'individus d'épinette noire débourreront durant la période d'émergence des L2 (Figure 1.7). Si la qualité du feuillage des épinettes noires est bonne pour la TBE, la pessière serait susceptible d'être attaquée par la TBE, et donc plus

vulnérable. En revanche, si la qualité du feuillage des épinettes est mauvaise pour la TBE, la pessière a peu de risque d'être attaquée par la TBE.

Pour l'insecte herbivore, un meilleur synchronisme est synonyme de passer moins de temps à chercher la nourriture ou à miner l'ancien feuillage (Atwood, 1944 ; McGugan, 1954 ; Trier et Mattson, 1997) en attendant l'ouverture des bourgeons. L'insecte limite donc ses dépenses énergétiques à se déplacer à la recherche de nourriture, et augmente ses chances de survie (Blais, 1952 ; Mattson, Slocum et Koller, 1983 ; Régnière et Fletcher, 1983). Ainsi, une élévation de température pourrait diminuer la mortalité de l'insecte sur ses hôtes, de par un meilleur synchronisme.

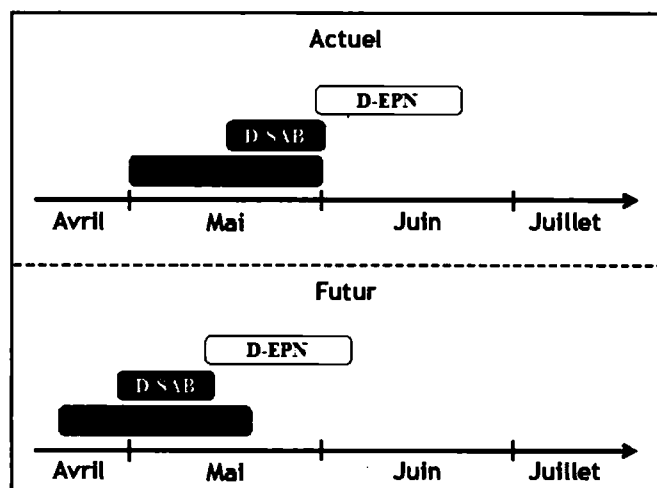


Figure 1.8. Périodes d'émergence des L2 et de débournement des sapins (D-SAB) et des épinettes (D-EPN) sous le climat actuel, et changements phénologiques hypothétiques de ces périodes sous un climat futur, plus chaud. Le réchauffement cause une avancée de l'émergence des L2, du débournement des sapins et des épinettes, de façon plus prononcée pour le débournement des espèces hôtes, d'où un meilleur synchronisme.

Plus le synchronisme entre l'insecte et son hôte est meilleur, plus la quantité de nourriture ingérée par l'insecte est élevée (Figure 1.6) (Ostaf et Quiring, 2000 ; Quiring, 1992), d'où une défoliation plus sévère (Carisey et Bause, 1997 ; Lawrence, Mattson et Haack, 1997 ; Mattson, Slocum et Koller, 1983). Les pupes les plus pesantes sont synonymes d'une alimentation plus importante et d'une meilleure survie pour la génération suivante, que les pupes les plus petites. Notre étude a montré que les pupes étaient plus grosses lorsque le synchronisme était meilleur avec l'épinette noire, mais pas avec le sapin baumier, sans doute en raison de l'abondance plus élevée des larves hivernantes sur le sapin que sur

l'épinette (Nealis et Régnière, 2004b), entraînant une compétition plus importante des larves à s'alimenter sur les sapins. Ainsi, que l'émergence des larves soit proche ou éloignée du débourrement de l'hôte, la quantité de feuillage ingérée pour chaque larve est similaire d'un arbre à un autre. Si la densité de larves de TBE était moindre, il est probable que le résultat observé sur les sapins soit différent car la compétition entre larves serait moindre. Ces résultats laissent supposer que l'épinette noire est susceptible de devenir un hôte plus favorable pour le développement de la TBE puisque les pupes étaient plus grosses lorsque le synchronisme était meilleur (Figure 1.6).

La densité élevée de la TBE sur les sapins se fait aussi ressentir dans le fait que la performance des larves était similaire entre les sapins et les épinettes (Tableau 1.10). Nous nous attendions à des pupes plus grosses sur les sapins que sur les épinettes car la teneur en azote des sapins est généralement supérieure à celle des épinettes (Trier et Mattson, 1997), et l'azote influence positivement la croissance et le poids des larves de TBE (Mattson, Slocum et Koller, 1983 ; Shaw et Little, 1972). Cela démontre qu'une densité élevée de la TBE peut mettre en péril la population de l'insecte car une faible quantité de nourriture pourrait ne pas être suffisante pour fournir les réserves énergétiques nécessaires à la survie de la génération suivante. D'autant plus que si durant plusieurs années à la suite, la densité de population est très élevée par rapport à la quantité de nourriture, les stocks de nourriture devraient s'épuiser, ce qui amorcerait le déclin de l'insecte. Ce phénomène pourrait pousser la TBE à migrer vers des zones où la nourriture est présente, en l'occurrence vers le nord de la forêt boréale d'Amérique du Nord, et les changements climatiques pourraient fournir à la TBE ce qu'elle désire.

1.7. CONCLUSION

Comme d'autres études, nos résultats suggèrent qu'une élévation de température engendre une avancée de l'apparition de l'insecte herbivore, et une avancée de la disponibilité du feuillage des hôtes. Certaines études ont observé une avancée plus rapide de l'insecte, causant une désynchronisation entre l'insecte et ses hôtes. Notre étude a démontré l'inverse ; le synchronisme entre la TBE et ses hôtes était meilleur lorsqu'il faisait plus chaud, de par une avancée plus rapide de la disponibilité du feuillage. L'amélioration du synchronisme a tendance à augmenter la quantité de feuillage ingéré par les larves. Nos

observations stipulent que l'épinette noire serait susceptible de devenir un hôte plus favorable au développement de la TBE.

A l'avenir, la TBE devrait migrer vers le nord (Régnière, St-Amant et Duval, 2012) et couvrir la forêt boréale continue, essentiellement composée d'épinette noire. La survie de l'insecte dans ces régions pourrait être assurée par l'ouverture plus hâtive des bourgeons des épinettes. Lors de la migration nordique de la TBE, les larves qui émergent présentement à proximité du débourrement des épinettes pourraient être naturellement sélectionnées comme les plus aptes à assurer leur survie, et la TBE adapterait sa phénologie à celle de l'épinette noire car le sapin baumier est moins abondant aux hautes latitudes. La densité de population de la TBE est généralement contrôlée par les ennemis naturels (Cooke et Régnière, 1999 ; MacKinnon et MacLean, 2003 ; Nealis et Régnière, 2004a ; Stireman *et al.*, 2005), et la présence de feuillus favorise la présence des ennemis naturels (Régnière *et al.*, 2001). Or, la forêt continue d'épinette noire contient très peu de feuillus donc la TBE pourrait échapper à ses ennemis naturels (Bergeron *et al.*, 1995 ; Su, MacLean et Needham, 1996), et la densité de l'insecte pourrait augmenter, favorisant son expansion là où la ressource nutritive est présente (Mair *et al.*, 2014). La TBE pourrait causer des dommages plus importants à la forêt continue d'épinette noire d'ici quelques années.

Présentement, une épidémie de TBE sévit à l'est de la forêt boréale d'Amérique du Nord. La durée de l'épidémie dépendra de la disponibilité des ressources, et la rapidité du réchauffement des températures aux latitudes couvrant la forêt boréale d'épinette noire. En effet, si l'élévation des températures s'opère très lentement à ces latitudes, le stock de nourriture augmenterait très lentement et s'épuiserait rapidement en raison de l'abondance de l'insecte, ce qui amorcerait le déclin de l'épidémie. En revanche, si l'élévation des températures à ces latitudes se fait rapidement, une grosse quantité de nourriture s'ajouterait au stock déjà disponible, ce qui allongerait la durée de l'épidémie. Pour les prochaines épidémies de TBE, il est donc primordial d'évaluer la rapidité du réchauffement des températures aux latitudes couvrant la forêt d'épinette noire, pour y établir un plan d'aménagement, visant à ramener la population de l'insecte à un niveau endémique.

1.8. REMERCIEMENTS

Le Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT), et le SERG-International (SERG-I), ont financé le projet. Un grand merci à ma directrice Deepa Pureswaran et à mes co-directeurs Daniel Kneeshaw et Louis De Grandpré, pour leur aide durant la réalisation du travail, et à tous ceux qui ont contribué à la récolte des données sur le terrain.

CONCLUSION GÉNÉRALE

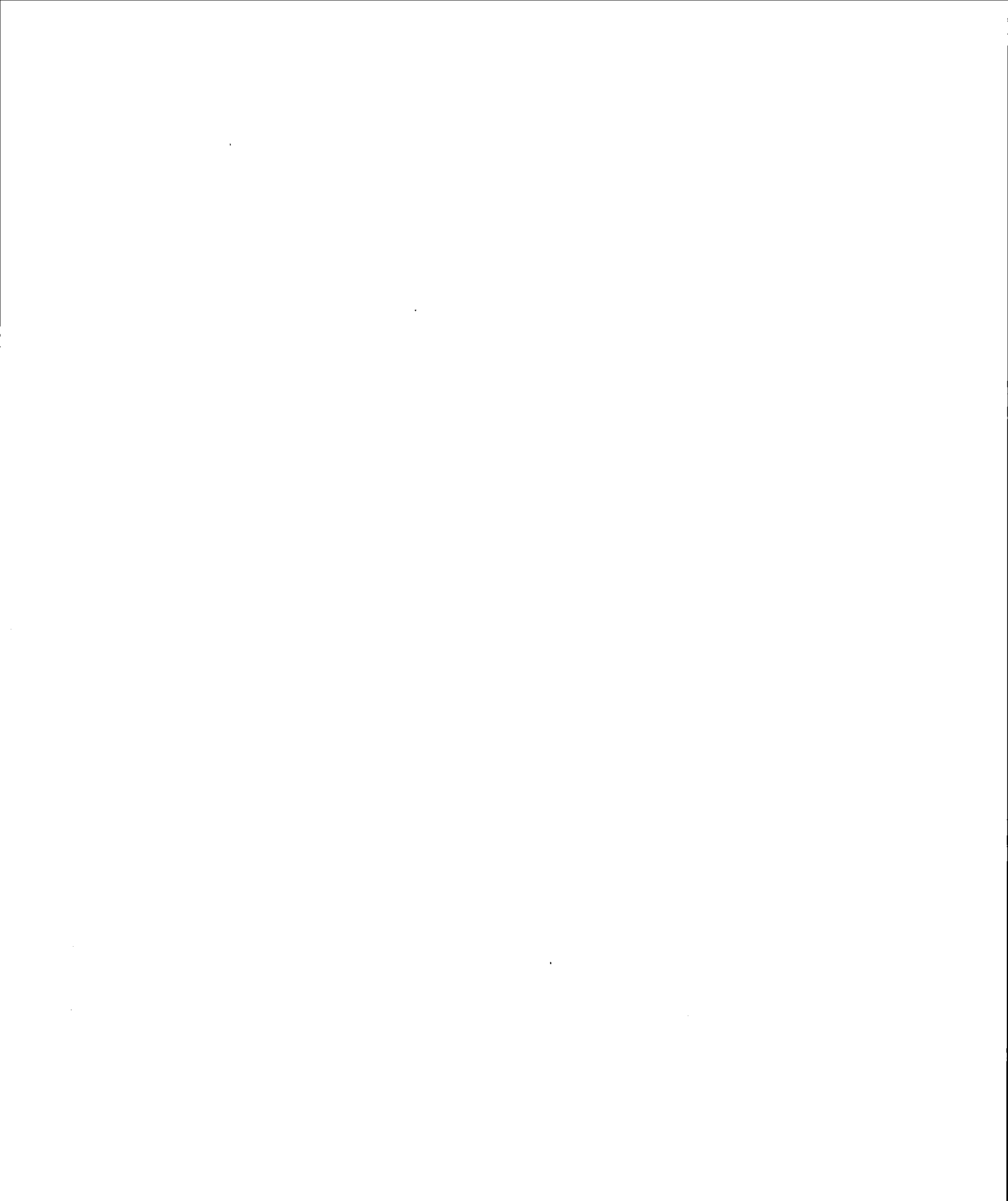
L'objectif principal de cette étude était d'observer l'effet d'une élévation de température sur la phénologie de la TBE, du sapin baumier, de l'épinette noire, et du synchronisme de la TBE avec ses hôtes. Les résultats ont démontré qu'un réchauffement climatique entraînerait une émergence plus hâtive des larves hivernantes et une disponibilité plus précoce du feuillage. Cependant, les avancées phénologiques de la TBE et des hôtes ne vont pas au même rythme ; la disponibilité du feuillage avance plus vite que l'émergence des larves, ce qui améliore le synchronisme entre l'émergence des larves de TBE et le débourrement des hôtes lorsqu'il fait plus chaud, pouvant augmenter l'impact de la TBE sur ses hôtes, et tout particulièrement sur l'épinette noire. Le cas de la TBE va à l'encontre d'autres études qui ont démontré qu'une élévation de température provoquerait une désynchronisation entre l'insecte et son hôte, due en partie à une avancée plus rapide de la phénologie de l'insecte. Cela montre bien à quel point les interactions insectes-plantes répondent à des conditions climatiques spécifiques, et lorsque ces conditions changent, l'interaction peut soit se renforcer, soit disparaître.

La synchronisation de l'insecte avec la disponibilité du feuillage est importante pour sa survie car si la nourriture est absente, l'insecte utilisera ses réserves énergétiques pour rechercher de la nourriture, et pourrait mourir à force de puiser dans les ressources énergétiques. Comparée au sapin baumier, l'épinette noire est l'espèce hôte qui essaie de protéger au mieux son feuillage de l'herbivorie ; non seulement l'épinette noire débourre plus tard que le sapin baumier, mais nous avons aussi remarqué qu'au sein d'un peuplement, la disponibilité du feuillage était plus variable chez l'épinette noire que chez le sapin baumier. D'une année à l'autre, la disponibilité du feuillage peut varier, ce qui peut avoir des conséquences importantes sur des insectes herbivores dont la période d'émergence est relativement courte car ils doivent absolument sortir au moment où la nourriture est disponible, s'ils veulent survivre. Quant à la TBE, elle a su, au cours des milliers d'années de son existence en Amérique du Nord, s'adapter à la phénologie de ses hôtes, en particulier avec l'épinette noire qui débourre plus tard, par une période d'émergence d'environ quatre semaines, permettant aux dernières larves émergentes d'être synchronisées avec le débourrement de l'épinette noire.

Actuellement, la période d'émergence de la TBE couvre la période de débourrement du sapin baumier et le début de la période de débourrement de l'épinette noire. Lors des 50 prochaines années, une migration de l'insecte est attendue vers le nord et la TBE couvrirait la forêt boréale d'épinette noire, autrefois épargnée par l'insecte en raison de la saison trop courte pour assurer le développement de la TBE. A cause de cette migration, il est fort probable que les larves qui émergent présentement à proximité du sapin baumier meurent en l'absence de nourriture fournie par cet hôte, tandis que les larves qui émergent à proximité du débourrement de l'épinette noire seraient les plus aptes à assurer leur survie, d'où une probable sélection naturelle des larves qui émergent à proximité de l'épinette noire. Ainsi, la période d'émergence des larves hivernantes pourrait raccourcir, dû à l'absence du sapin baumier. Au cours de la migration nordique de l'insecte, sa survie serait assurée par l'ouverture plus hâtive des bourgeons des épinettes, mais la limite septentrionale de l'aire de distribution de la TBE dépendra toujours du succès de l'insecte à compléter son développement, malgré la présence de nourriture. Quant à la limite méridionale, l'absence de l'insecte ne sera pas induite par une désynchronisation, étant donné qu'un climat plus chaud entraîne un meilleur synchronisme, mais plutôt par le manque de nourriture et/ou des conditions climatiques trop chaudes pour l'insecte (Han et Bauce, 1996, 1997, 1998 ; McMorran, 1973 ; Wellington *et al.*, 1950).

Depuis 2006, une épidémie de TBE sévit à l'est de la forêt boréale d'Amérique du Nord, et sa durée pourrait dépendre de la quantité de nourriture disponible, et de la rapidité à laquelle le réchauffement des températures aux hautes latitudes va se produire durant les prochaines années. En effet, si des masses d'air chaudes se dirigent très lentement vers le nord, le stock de nourriture augmenterait très lentement et s'épuiserait rapidement en raison de l'abondance de l'insecte, ce qui amorcerait le déclin de l'épidémie. En revanche, si le réchauffement des températures se fait rapidement, une grosse quantité de nourriture s'ajouterait au stock déjà disponible, ce qui allongerait la durée de l'épidémie. A l'avenir, il est donc primordial d'évaluer les zones où les stocks de nourriture seraient plus susceptibles d'être impactés, dépendamment de la rapidité du réchauffement des températures aux hautes latitudes, afin de planifier des interventions visant à diminuer l'effet de l'insecte sur les résineux de la forêt boréale d'Amérique du Nord. Les intérêts de protéger les résineux sont (i) qu'ils stockent du carbone, et si ces arbres venaient à mourir en masse à cause de l'insecte, une forte quantité de carbone serait libérée dans l'atmosphère, irait s'associer à de l'oxygène pour former du dioxyde de carbone, un gaz

hautement responsable de l'augmentation de la température (ii) qu'ils représentent une importante source d'économie en Amérique du Nord, et si ces arbres venaient à mourir, leur valeur commerciale chuterait fortement. Les résultats de cette étude pourraient fournir des données complémentaires dans la calibration de modèles qui visent à déterminer les zones plus ou moins susceptibles d'être attaquées par la TBE, afin de concentrer les moyens de lutte dans les zones les plus à risque. Toutefois, étant données la localisation de l'insecte et l'étendue de la forêt boréale résineuse, de gros investissements sont à prévoir pour limiter l'impact de l'insecte sur la forêt.



APPENDICE A

INDICES D'ACCUMULATION DE TEMPERATURE

Seules les températures au-dessus de la température seuil sont prises en compte dans l'accumulation de température, les températures en-dessous sont considérées comme égales à 0°C.

Cinq indices d'accumulation de température testés :

1. unités de chaleurs cumulées (UCC), fixées sur une période dont l'unité de chaleur se calcule chaque jour comme la différence entre la température moyenne et la température seuil (Gilmore et Rogers, 1958).
2. degrés-jours cumulés (DJ), calculés jusqu'au jour X par la formule (Herms, 2004) :

$$DJ = \sum_e^X \left\{ \frac{Max_e + Min_e}{2} - T_{seuil} \right\} ,$$

où Max_e et Min_e sont respectivement les températures maximum et minimum du jour e , et T_{seuil} est la température seuil.

3. degrés-jours de croissance (DJC), calculés selon la méthode décrite par Snyder (1985) :

$T_{max} < T_{seuil}$	DJC = 0
$T_{min} > T_{seuil}$	DJC = $T_{moy} - T_{seuil}$
$T_{min} < T_{seuil} < T_{max}$	DJC = $1/\pi [((T_{moy} - T_{seuil}) * (\pi/2 - \theta_1) + \alpha * \cos(\theta_1))]$
	$\theta_1 = \sin^{-1}[(T_{seuil} - T_{moy}) / \alpha]$
	$\alpha = (T_{max} - T_{min})/2$

où θ_1 est le temps (exprimé en radians) passé au-dessus de la température seuil et α est l'amplitude quotidienne de la température.

4. températures minimales cumulées (TMinC), calculées sur une période dont la température seuil est soustraite à la température minimale de chaque journée.
5. températures maximales cumulées (TMaxC), calculées sur une période dont la température seuil est soustraite à la température maximale de chaque journée.



Tableau 2. Moyenne, minimum, maximum, dispersion, écart-type (E.T.) et coefficient de variation (C.V.) des indices d'accumulation de température selon différentes températures seuil (0 à 5°C), du 1^{er} mars, 15 mars, 1^{er} avril, 15 avril, 1^{er} mai, à la date de début de débourrement pour les sapins et les épinettes, en 2012.

	LCC					DJ					DJC					IMarc					IMarc					
	Mars	Mars	Avril	Mars-Avril	Mai	Mars	Mars	Avril	Mars-Avril	Mai	Mars	Mars	Avril	Mars-Avril	Mai	Mars	Mars	Avril	Mars-Avril	Mai	Mars	Mars	Avril	Mars-Avril	Mai	
0°C																										
Moy.	4193	4188	3948	374	3204	4953	4947	4669	4444	3838	5193	5432	4996	4539	379	811	811	809	809	808	12006	11729	10431	9109	7179	
Min	2438	2438	2305	2257	1887	2563	2427	2386	1938	2956	2912	271	2484	1922	319	319	319	319	319	319	6407	6407	5694	494	3514	
Max	6094	6063	5654	5206	4708	4718	5386	6913	6616	5961	8228	8129	7533	6836	5925	1926	1926	1913	1913	1913	1909	19375	18876	16939	14913	12175
Disp.	3656	3626	3349	2949	282	4856	4824	4485	423	4023	5772	5187	4823	4352	4003	1608	1608	1594	1594	1594	1591	12885	12469	11245	9973	8661
E.T.	98.6	98.5	97.2	93.9	89.5	120.4	120.1	117.4	112.6	107.1	124.2	122.4	116.1	111	106.3	39.7	39.7	39.6	39.6	39.6	39.6	382.4	372.1	244.2	215.9	192.8
C.V.(%)	23.50	23.52	24.61	25.10	27.94	24.30	24.28	25.14	25.33	27.91	22.61	22.53	23.25	24.47	28.06	48.99	48.98	48.98	48.98	48.98	48.93	23.52	23.20	23.41	23.71	26.86
1°C																										
Moy.	4168	4164	3925	3732	3204	4931	4926	465	4435	3838	5467	5411	4986	4532	379	797	797	796	796	796	11998	11724	10431	9108	7179	
Min	2426	2426	2293	2253	1887	2548	2548	2412	2374	1938	291	2897	2676	2472	1922	307	307	307	307	307	6418	6395	5691	494	3514	
Max	6045	6045	5643	5198	4708	5178	5346	6902	6616	5961	8213	8116	7533	6836	5925	1829	1829	1829	1829	1829	1905	19366	18867	16939	14913	12175
Disp.	3648	3619	3351	2945	282	483	4798	449	4241	4023	5304	4731	4837	4364	4003	1603	1603	1597	1597	1597	1597	12885	12472	11248	9973	8661
E.T.	98.6	98.5	97.2	93.8	89.5	120.5	120.2	117.6	112.6	107.1	125.2	123.5	116.8	111.3	106.3	39.8	39.8	39.7	39.7	39.7	382.5	372.2	244.3	216	192.8	
C.V.(%)	23.65	23.66	24.75	25.15	27.94	24.43	24.41	25.29	25.39	27.91	22.90	22.82	23.42	24.55	28.06	49.93	49.93	49.88	49.88	49.88	49.88	23.55	23.22	23.42	23.71	26.86
2°C																										
Moy.	4088	4085	3851	3701	3204	4861	4858	4587	441	3838	535	5306	4924	4506	379	732	732	732	732	732	11978	11713	10427	915	7179	
Min	2365	2365	2251	2224	1887	2503	2503	2385	2358	1938	2777	2777	2556	2433	1922	239	239	239	239	239	6415	6332	5659	492.8	3514	
Max	5964	5934	5585	5186	4708	5253	5293	6869	6584	5961	8213	8116	7533	6836	5925	1829	1829	1829	1829	1829	1929	19351	18852	16939	14913	12175
Disp.	3599	3569	3334	2962	282	4822	479	4483	4226	4023	5437	534	4978	4402	4003	159	159	159	159	159	159	12936	1252	1128	998.4	8661
E.T.	98.4	98.4	97.2	94	89.5	120.2	120	117.5	112.4	107.1	128.6	126.7	119.1	111.8	106.3	39.2	39.2	39.2	39.2	39.2	381.7	371.8	244.5	211.9	192.8	
C.V.(%)	24.08	24.08	25.23	25.39	27.94	24.74	24.71	25.61	25.50	27.91	24.04	23.88	24.19	24.80	28.06	53.50	53.50	53.50	53.50	53.50	53.50	23.52	23.21	23.45	23.16	26.86
3°C																										
Moy.	3976	3975	3753	3656	3201	476	4758	4494	4366	383	5129	5102	4768	4442	3783	659	659	659	659	659	11933	11684	10417	9143	7179	
Min	223	223	2139	2139	1887	2368	2368	2273	2273	1938	2627	2627	2438	2333	1922	217	217	217	217	217	6271	6188	5562	492.8	3514	
Max	5834	5834	5484	5135	4708	5199	5199	6743	6513	5941	8026	7949	745	6781	5899	1687	1687	1687	1687	1687	1929	1929	18852	16939	14913	12175
Disp.	3604	3604	3345	2996	282	4832	480	447	424	4003	5399	5233	5011	4428	3978	147	147	147	147	147	147	13057	12664	11377	998.4	8661
E.T.	97.8	97.8	96	93.9	89.9	119.2	119	116.2	112.4	107.3	129.3	127.8	121.9	112	106.3	37.4	37.4	37.4	37.4	37.4	37.4	381.3	372	245.4	212.4	192.8
C.V.(%)	24.60	24.58	25.59	25.67	28.06	25.04	25	25.86	25.74	28.01	25.21	25.04	25.57	25.22	28.09	56.80	56.80	56.80	56.80	56.80	56.80	23.57	23.28	23.56	23.23	26.86
4°C																										
Moy.	3806	3806	3605	3552	3152	4617	4617	4368	4238	379	4842	483	4535	4324	3747	575	575	575	575	575	11827	11627	10388	908.2	7179	
Min	2068	2068	2008	2008	1821	223	223	2166	2166	1959	2482	2482	2289	2238	1883	188	188	188	188	188	6066	6015	5458	485.2	3514	
Max	5661	5661	5311	5078	4637	7024	7024	660	6482	5906	7713	7668	7015	6669	586	1509	1509	1509	1509	1509	1509	19762	18817	16939	14913	12175
Disp.	3593	3593	3304	307	281.6	4794	4794	4433	4316	4007	5231	5186	5016	4431	3977	132	132	132	132	132	132	13196	12802	11481	1006	8661
E.T.	97.9	97.9	96	94.6	90.8	118.2	118.2	115.2	113.1	108.1	123.4	122.4	118.2	111.2	106.9	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	33.8	338.3	325	247.6	217.9	192.8
C.V.(%)	25.73	25.73	26.63	26.65	28.80	25.60	25.60	26.38	26.39	28.46	25.48	25.35	26.07	25.72	28.55	58.84	58.84	58.84	58.84	58.84	58.84	23.59	23.65	23.84	23.99	26.86
5°C																										
Moy.	3518	3518	3344	3323	2994	4407	4407	4181	4133	3707	4559	4558	4286	4169	3666	481	481	481	481	481	11719	11506	10319	904.4	7179	
Min	1718	1718	1657	1657	1596	1923	1923	1859	1859	1794	2225	2225	2073	2065	1753	155	155	155	155	155	5932	5882	5252	4761	3514	
Max	5353	5353	5004	4885	4414	6757	6757	6463	6398	5895	7412	7412	705	6584	586	1463	1463	1463	1463	1463	1463	19131	18775	16939	14913	12175
Disp.	3636	3636	3347	3228	2817	4834	4834	4604	4539	4101	5187	5187	4976	4518	4107	1308	1308	1308	1308	1308	1308	13198	12893	11615	10152	8661
E.T.	97.9	97.9	94	90.7	86.9	116.9	116.9	113.8	112.4	107.5	118.8	118.6	116.1	112.3	106.6	30.9	30.9	30.9	30.9	30.9	30.9	309.5	282.7	233.1	220.6	193.1
C.V.(%)	27.57	27.57	28.54	28.49	30.29	26.53	26.53	27.23	27.19	29	26.05	26.03	27.10	26.94	29.08	64.21	64.21	64.21	64.21	64.21	64.21	24.79	24.57	24.53	24.39	26.91

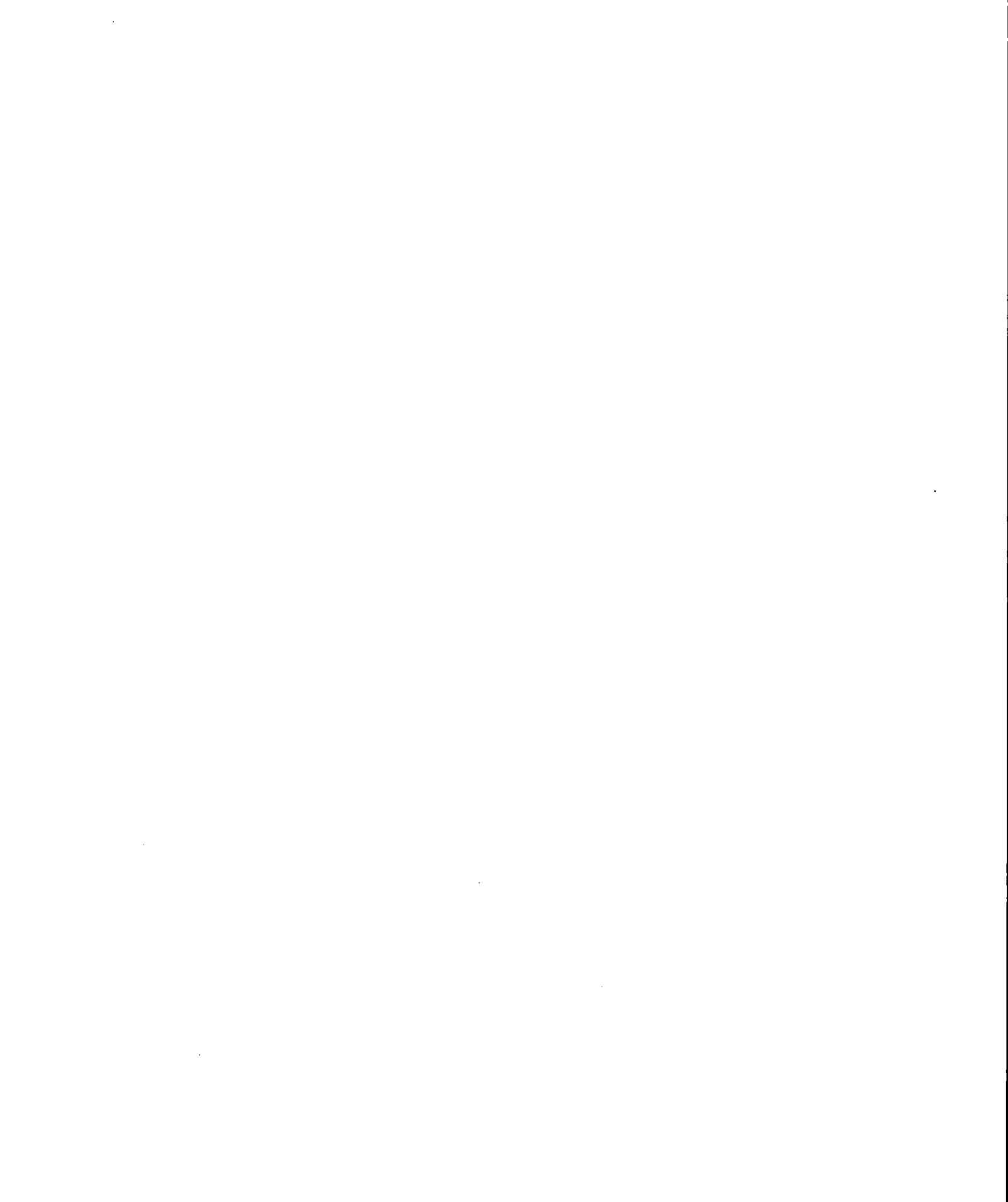


Tableau 2. Moyenne, dispersion, écart-type (E.T.) et coefficient de variation (C.V.) des indices d'accumulation de température avec un seuil de 2.5°C (Bean et Wilson, 1964), du 1^{er} mars, 1^{er} avril, 1^{er} mai, à la date de présence de la TBE sur les épinettes et les sapins en 2012 et 2013.

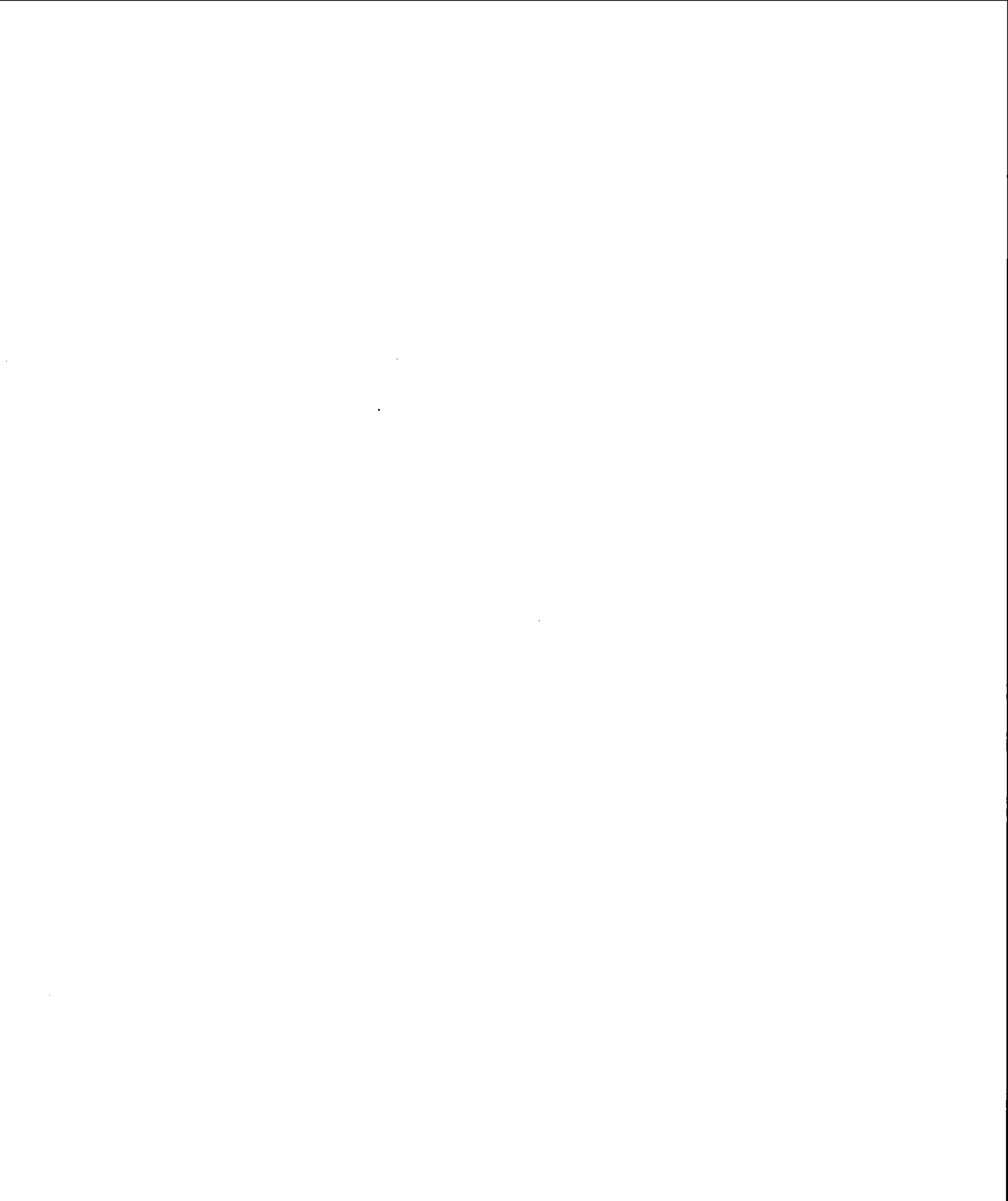
2013	UCC			DJ			DJC			TMinC			TMaxC		
	Mars	Avril	Mai	Mars	Avril	Mai	Mars	Avril	Mai	Mars	Avril	Mai	Mars	Avril	Mai
L2-5%															
Moy.	76.5	76	28.6	88.4	87.7	33.4	108.6	101.9	31.9	n.d.	n.d.	n.d.	362.7	298.9	72.5
Disp.	20.7	14.1	29	33.8	33.8	35.4	59.7	41.9	35.5	n.d.	n.d.	n.d.	223.3	121.3	84.8
E.T.	3.7	3.4	6.6	5.9	5.3	7.7	10.3	6.4	8	n.d.	n.d.	n.d.	42.1	21.9	18.4
C.V.(%)	4.82	4.42	23.23	6.66	6.03	22.95	9.48	6.25	24.92	n.d.	n.d.	n.d.	11.62	7.34	25.32
L2-50%															
Moy.	147.1	146.6	99.2	173.6	172.9	118.6	191.1	184.4	114.5	6.5	6.5	6.5	533.6	469.9	243.5
Disp.	50	43.7	37.8	86.8	84.2	51.6	95	79.4	53.6	12.2	12.2	12.2	320.1	218.1	91.5
E.T.	8.9	8.3	6.2	15.9	15.1	9.5	19.7	15.4	8.9	2.9	2.9	2.9	63.9	44.8	18.9
C.V.(%)	6.04	5.66	6.29	9.15	8.75	8.01	10.33	8.37	7.78	45.06	45.06	45.06	11.97	9.53	7.78
L2-95%															
Moy.	261.1	260.6	213.2	310.3	309.6	255.3	324.9	318.2	248.2	31.5	31.5	31.5	793	729.3	502.9
Disp.	75.7	67.3	46.6	140.4	137.7	95.4	156.2	140.7	86.8	17.4	17.4	17.4	456.3	360.6	199.3
E.T.	16.3	15.7	10.9	31.1	30.4	20.2	35	30.3	18.6	3.6	3.6	3.6	95.2	76.1	41.5
C.V.(%)	6.26	6.01	5.12	10.03	9.83	7.93	10.77	9.51	7.51	11.56	11.56	11.56	12	10.43	8.25
2012															
L2-95%															
Moy.	351.4	329.4	273.8	421.7	395.5	327.5	463.5	425.6	323	51.5	51.5	51.5	1103.7	949.5	626.2
Disp.	236.9	206.7	132	355.3	329	224.3	498	351.2	219.1	67.2	67.2	67.2	881.5	708.9	461.7
E.T.	42.5	38.8	26	71.9	66.4	47.5	90.5	78.2	45.7	17.4	17.4	17.4	214	174	112.4
C.V.(%)	12.09	11.77	9.49	17.04	16.78	14.49	19.53	18.38	14.15	33.90	33.90	33.90	19.39	18.32	17.95

Tableau 3. Moyenne, dispersion, écart-type (E.T.) et coefficient de variation (C.V.) des indices d'accumulation de température avec un seuil de 5.6°C (Miller, Eidt et McDougall, 1971), du 1^{er} mars, 1^{er} avril, 1^{er} mai, à la date de présence de la TBE sur les épinettes et les sapins en 2012 et 2013.

2013	UCC			DJ			DJC			TMinC			TMaxC		
	Mars	Avril	Mai	Mars	Avril	Mai	Mars	Avril	Mai	Mars	Avril	Mai	Mars	Avril	Mai
L2-5%															
Moy.	49.4	49.4	28.6	66.1	66.1	33.4	69	69	31.9	n.d.	n.d.	n.d.	310.7	274.5	72.5
Disp.	24.4	24.4	29	39	39	35.4	33	33	35.5	n.d.	n.d.	n.d.	224.6	132.3	84.8
E.T.	5.8	5.8	6.6	6.1	6.1	7.7	5.7	5.7	8	n.d.	n.d.	n.d.	44.3	25.5	18.4
C.V.(%)	11.65	11.65	23.23	9.21	9.21	22.95	8.27	8.27	24.92	n.d.	n.d.	n.d.	14.25	9.28	25.32
L2-50%															
Moy.	119.3	119.3	98.5	150.2	150.2	117.5	150.5	150.5	113.4	n.d.	n.d.	n.d.	479.9	443.7	241.7
Disp.	56.3	56.3	37.8	87	87	48.6	80.3	80.3	50.7	n.d.	n.d.	n.d.	326.8	234.5	92.8
E.T.	11.1	11.1	5.6	16.2	16.2	9.2	14.8	14.8	8.7	n.d.	n.d.	n.d.	67.5	49.3	18.6
C.V.(%)	9.29	9.29	5.70	10.78	10.78	7.84	9.81	9.81	7.65	n.d.	n.d.	n.d.	14.06	11.12	7.69
L2-95%															
Moy.	225.2	225.2	204.4	279.3	279.3	246.5	276	276	238.9	4.8	4.8	4.8	732.4	696.2	494.2
Disp.	86.8	86.8	59.2	141.4	141.4	99.3	149.1	149.1	101.3	6.3	6.3	6.3	459.1	368	199.7
E.T.	22.4	22.4	13.6	32.8	32.8	21.4	30.7	30.7	20.3	1.9	1.9	1.9	99.7	81.1	42.5
C.V.(%)	9.97	9.97	6.64	11.75	11.75	8.66	11.11	11.11	8.50	40	40	40	13.61	11.64	8.60
2012															
L2-95%															
Moy.	285.8	270.5	241.6	368.3	348.2	307.2	379.1	353.4	304	33.5	33.5	33.5	1065	930.2	623.5
Disp.	232.6	208	148.5	330.3	299.3	239.6	363.9	339	232.3	48.8	48.8	48.8	934	752.8	467.2
E.T.	42.8	40.1	31.9	73.1	67.6	55.1	76.8	71.1	52.9	13.5	13.5	13.5	231.8	188.6	113.4
C.V.(%)	14.99	14.81	13.21	19.84	19.42	17.95	20.26	20.12	17.40	40.24	40.24	40.24	21.77	20.27	18.18

Tableau 4. Moyenne, dispersion, écart-type (E.T.) et coefficient de variation (C.V.) des indices d'accumulation de température avec un seuil de 8°C (Lysyk, 1989), du 1^{er} mars, 1^{er} avril, 1^{er} mai, à la date de présence de la TBE sur les épinettes et les sapins en 2012 et 2013.

	UCC			DJ			DJC			TMinC			TMaxC		
	Mars	Avril	Mai	Mars	Avril	Mai	Mars	Avril	Mai	Mars	Avril	Mai	Mars	Avril	Mai
2013															
L2-5%															
Moy.	14.9	14.9	13.4	35.1	35.1	25.5	32.9	32.9	23.4	n.d.	n.d.	n.d.	263	2492	72.5
Disp.	19.6	19.6	10.9	31.8	31.8	27.9	39.7	39.7	29.2	n.d.	n.d.	n.d.	1691	1271	84.8
E.T.	5.7	5.7	4.4	8.9	8.9	5.8	9.1	9.1	5.8	n.d.	n.d.	n.d.	28	16.8	18.4
C.V.(%)	38.14	38.14	32.46	25.50	25.50	22.56	27.55	27.55	24.88	n.d.	n.d.	n.d.	10.67	6.76	25.32
L2-50%															
Moy.	77.9	77.9	76.4	115.8	115.8	106.3	110.7	110.7	101.3	n.d.	n.d.	n.d.	4322	4184	241.7
Disp.	66.4	66.4	57.8	99.4	99.4	72.2	84.9	84.9	57.8	n.d.	n.d.	n.d.	2714	2293	92.8
E.T.	13.2	13.2	11.4	21.1	21.1	13.5	21	21	11.5	n.d.	n.d.	n.d.	53.1	41.5	18.6
C.V.(%)	16.97	16.97	14.96	18.23	18.23	12.68	18.96	18.96	11.38	n.d.	n.d.	n.d.	12.29	9.93	7.69
L2-95%															
Moy.	138.8	138.8	137.3	212.7	212.7	203.2	201.1	201.1	191.6	n.d.	n.d.	n.d.	682.8	669	492.3
Disp.	102.1	102.1	93.5	206.8	206.8	169.9	187.8	187.8	150.8	n.d.	n.d.	n.d.	403.7	361.3	199.7
E.T.	25.8	25.8	24	46.8	46.8	38.9	44.9	44.9	34.9	n.d.	n.d.	n.d.	83.7	71.1	41.5
C.V.(%)	18.60	18.60	17.48	22.02	22.02	19.17	22.33	22.33	18.23	n.d.	n.d.	n.d.	12.26	10.63	8.42
2012															
L2-95%															
Moy.	215.1	207.3	199.1	301.9	288.6	268.5	294.6	279.9	262.2	24.8	24.8	24.8	989.7	877.6	610.4
Disp.	206.7	175.9	130.6	340.9	309.8	266.4	348.5	323.4	266.2	29	29	29	957.3	799.7	453.2
E.T.	38.4	34.6	30.1	73.9	68.7	57.9	75.2	68.4	56.5	7.8	7.8	7.8	256.4	211.7	116.2
C.V.(%)	17.84	16.67	15.10	24.47	23.81	21.58	25.51	24.43	21.55	31.41	31.41	31.41	25.91	24.13	19.04

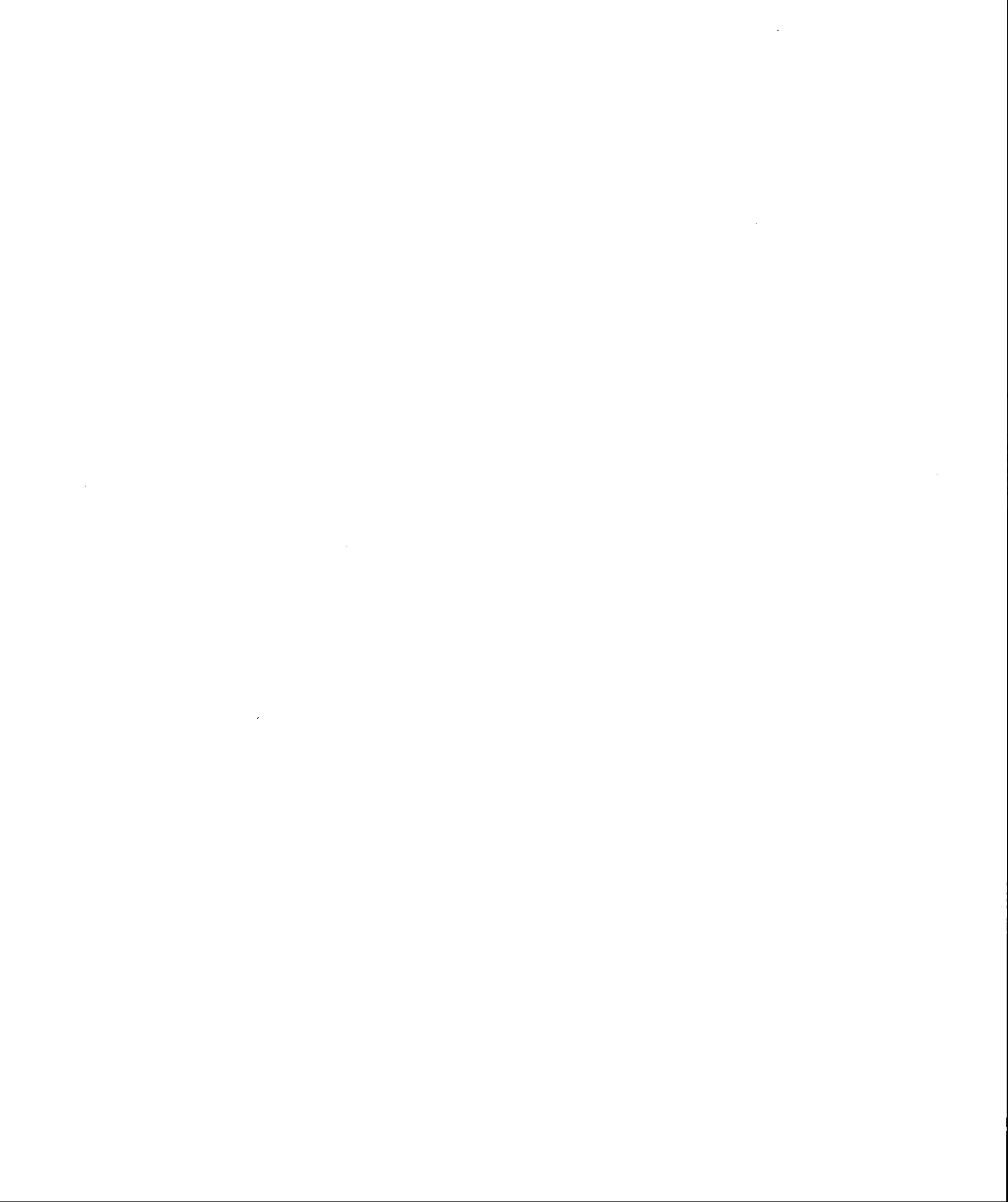


APPENDICE D

JOURS DE DEBOURREMENT

Tableau 1. Jours moyens et distribution du débourrement des sapins et des épinettes, selon différents taux de débourrement.

	Jour moyen de débourrement (\pm E.T)	Distribution (nombre de jours)
Débourrement 5%		
<i>2011</i>		
Sapins	166 \pm 2 ^a	12
Epinettes	178 \pm 3 ^b	17
<i>2012</i>		
S1 (nord)		
Sapins	153 \pm 2 ^c	2
Epinettes	164 \pm 2 ^d	6
S2		
Sapins	n.d	n.d
Epinettes	159 \pm 2 ^d	4
S3		
Sapins	145 \pm 1 ^a	1
Epinettes	159 \pm 2 ^d	6
S4 (sud)		
Sapins	145 \pm 1 ^a	1
Epinettes	160 \pm 4 ^d	16
<i>2013</i>		
Sapins	145 \pm 3 ^a	14
Epinettes	161 \pm 4 ^d	23
Débourrement 50%		
<i>2011</i>		
Sapins	171 \pm 3	12
Epinettes	182 \pm 3	19
<i>2012</i>		
S1 (nord)		
Sapins	156 \pm 2	7
Epinettes	167 \pm 2	n.d
S2		
Sapins	n.d	n.d
Epinettes	164 \pm 2	8
S3		
Sapins	148 \pm 1	6
Epinettes	163 \pm 1	4
S4 (sud)		
Sapins	147 \pm 1	3
Epinettes	163 \pm 3	14
<i>2013</i>		
Sapins	149 \pm 2	13
Epinettes	164 \pm 3	19
Débourrement 95%		
<i>2011</i>		
Sapins	176 \pm 3	14
Epinettes	185 \pm 3	19
<i>2012</i>		
S1 (nord)		
Sapins	160 \pm 2	7
Epinettes	169 \pm 1	n.d
S2		
Sapins	153 \pm 3	9
Epinettes	167 \pm 1	7
S3		
Sapins	151 \pm 2	8
Epinettes	166 \pm 1	4
S4 (sud)		
Sapins	150 \pm 1	4
Epinettes	166 \pm 3	12
<i>2013</i>		
Sapins	153 \pm 3	14
Epinettes	167 \pm 3	12



APPENDICE E

DUREE DU DEBOURREMENT

Tableau 1. Distribution de la durée du débourrement des sapins et des épinettes, selon différentes périodes de débourrement.

	Distribution (nombre de jours)
<i>Débourrement 5-95%</i>	
<i>2011</i>	
Sapins	5
Epinettes	10
<i>2012</i>	
Sapins	6.5
Epinettes	n.d.
<i>2013</i>	
Sapins	6.5
Epinettes	9
<i>Débourrement 5-50%</i>	
<i>2011</i>	
Sapins	7
Epinettes	6
<i>2012</i>	
Sapins	4.5
Epinettes	n.d.
<i>2013</i>	
Sapins	4
Epinettes	9

Tableau 2. Corrélations entre la durée du débourrement et la température moyenne jusqu'au début du débourrement. La significativité des corrélations s'exprime au seuil de 5%.

	<u>r de Pearson</u>	<u>P-value</u>
<i>Débourrement 5-95%</i>		
<i>2011</i>		
Sapins	-0.6960	0.0007*
Épinettes	-0.3499	0.1304
<i>2012</i>		
S1 (nord)		
Sapins	-0.5897	0.2180
Épinettes	n.d.	n.d.
S2		
Sapins	n.d.	n.d.
Épinettes	-0.7628	0.0777
S3		
Sapins	0.9314	0.0069*
Épinettes	-0.0089	0.9866
S4 (sud)		
Sapins	-0.2982	0.5660
Épinettes	0.6887	0.1303
<i>2013</i>		
Sapins	-0.1188	0.6180
Épinettes	-0.1592	0.5416
<i>Débourrement 5-50%</i>		
<i>2011</i>		
Sapins	-0.6253	0.0032*
Épinettes	-0.2486	0.2906
<i>2012</i>		
S1 (nord)		
Sapins	-0.6280	0.1818
Épinettes	n.d.	n.d.
S2		
Sapins	n.d.	n.d.
Épinettes	-0.8288	0.0414*
S3		
Sapins	0.9889	0.0002*
Épinettes	-0.2048	0.6971
S4 (sud)		
Sapins	-0.0818	0.8776
Épinettes	0.6701	0.1453
<i>2013</i>		
Sapins	-0.2753	0.2401
Épinettes	-0.3582	0.1580

Bibliographie

- Antonovsky, M.Y., R. A. Fleming, Y.A. Kuznetsov et W.C. Clark. 1990. «Forest-pest interaction dynamics: The simplest mathematical models». *Theoretical Population Biology*, vol. 37, no 2, p. 343-367.
- Atwood, C.E. 1944. «The feeding habits of young spruce budworm larvae». *The Canadian Entomologist*, vol. 76, no 3, p. 64-66.
- Badeck, F.W., A. Bondeau, K. Böttcher, D. Doktor, W. Lucht, J. Schaber et S. Sitch. 2004. «Responses of spring phenology to climate change». *New Phytologist*, vol. 162, no 2, p. 295-309.
- Bale, J.S., G.J. Masters, I.D. Hodkinson, C. Awmack, T.M. Bezemer, V.K. Brown, J. Butterfield, A. Buse, J.C. Coulson, J. Farrar, J.E. Good, R. Harrington, S. Hartley, T. Hefin Jones, R.L. Lindroth, M.C. Press, I. Symrnioudis, A.D. Watt et J.B. Whittaker. 2002. «Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores». *Global Change Biology*, vol. 8, no 1, p. 1-16.
- Batzer, H.O., et M.P. Popp. 1985. «Forest succession following a spruce budworm outbreak in Minnesota». *The Forestry Chronicle*, vol. 61, no 2, p. 75-80.
- Bean, J.L., et L.F. Wilson. 1964. «Comparing various methods of predicting development of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*, in Northern Minnesota». *Journal of Economic Entomology*, vol. 57, no 6, p. 925-928.
- Bergeron, Y., A. Leduc, H. Morin et C. Joyal. 1995. «Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 25, no 8, p. 1375-1384.
- Blais, J.R. 1952. «The relationship of the spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) to the flowering condition of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.)». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 30, p. 1-19.
- 1957. «Some relationships of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) to black spruce, *Picea mariana* (Moench) Voss». *The Forestry Chronicle*, vol. 33, p. 364-372.
- 1983. «Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 13, no 4, p. 539-547.

- Boggs, C.L., et K.D. Freeman. 2005. «Larval food limitation in butterflies: effects on adult resource allocation and fitness». *Oecologia*, vol. 144, no 3, p. 353-361.
- Both, C., M. van Asch, R.G. Bijlsma, A.B. van den Burg et M.E. Visser. 2008. «Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations?». *Journal of Animal Ecology*, vol. 79, no 1, p. 73-83.
- Bouchard, M., et D. Pothier. 2010. «Spatiotemporal variability in tree and stand mortality caused by spruce budworm outbreaks in eastern Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 40, no 1, p. 86-94.
- Bouchard, M., D. Pothier et S. Gauthier. 2008. «Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no 6, p. 1621-1633.
- Boulanger, Y., et D. Arseneault. 2004. «Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 5, p. 1035-1043.
- Bronson, D.R., S.T. Gower, M. Tanner et I. Van Herk. 2009. «Effect of ecosystem warming on boreal black spruce bud burst and shoot growth». *Global Change Biology*, vol. 15, no 6, p. 1534-1543.
- Brown, C.E. 1970. *A cartographic representation of spruce budworm, Choristoneura fumiferana (Clem.), infestation in eastern Canada, 1909-1966*. Ottawa: Dept. of Fisheries and Forestry, 4 p.
- Cameron, D.G., G.A. McDougall et C.W. Bennett. 1968. «Relation of spruce budworm development and balsam fir shoot growth to heat units». *Journal of Economic Entomology*, vol. 61, no 3, p. 857-858.
- Campbell, A., B.D. Frazer, N. Gilbert, A.P. Gutierrez et M. Mackauer. 1974. «Temperature requirements of some aphids and their parasites». *Journal of Applied Ecology*, vol. 11, no 2, p. 431-438.
- Cao, M., et F.I. Woodward. 1998. «Dynamic responses of terrestrial ecosystem carbon cycling to global climate change». *Nature*, vol. 393, p. 249-252.
- Cappuccino, N., D. Lavertu, Y. Bergeron et J. Régnière. 1998. «Spruce budworm impact, abundance and parasitism rate in a patchy landscape». *Oecologia*, vol. 114, no 2, p. 236-242.
- Carisey, N., et E. Bauce. 1997. «Impact of balsam fir flowering on pollen and foliage biochemistry in relation to spruce budworm growth, development

and food utilization». *Entomologia Experimentalis et Applicata*, vol. 85, no 1, p. 17-31.

Chuine, I. 2010. «Why does phenology drive species distribution?». *Philosophical Transactions of the Royal Society*, vol. 365, no 1555, p. 3149-3160.

Colwell, R.K., G. Brehm, C.L. Cardelús, A.C. Gilman et J.T. Longino. 2008. «Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropic». *Science*, vol. 322, no 5899, p. 258-261.

Cooke, B.J., et J. Régnière. 1999. «Predictability and measurability of *Bacillus thuringiensis* efficacy against spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae)». *Environmental Entomology*, vol. 28, no 4, p. 711-721.

Cyr, D., S. Gauthier et Y. Bergeron. 2007. «Scale-dependent determinants of heterogeneity in fire frequency in a coniferous boreal forest of eastern Canada». *Landscape Ecology*, vol. 22, no 9, p. 1325-1339.

DEPF (2013). Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2013. Rapport MRNF Québec: 21 p

Dorais, L., et E.G. Kettela (1982). Revue, par region, des techniques d'inventaire entomologique et d'évaluation des programmes de pulvérisation a grande échelle contre la tordeuse des bourgeons de l'épinette, *Choristoneura fumiferana* (Clem.). Rapport du comité pour la standardisation des techniques entomologiques. Ministère de l'énergie et des ressources, Québec: 43 p

Du Merle, P. 1983. «Physiologies comparées du chêne pubescent, du chêne vert et de *Tortrix viridana* L. (Lep, Tortricidae). Mise en évidence chez l'insecte de deux populations sympatriques adaptées chacune à l'un des chênes». *Acta Oecologica*, vol. 4, p. 55-74.

Du Merle, P., et R. Mazet. 1983. «Stades phénologiques et infestation par *Tortrix viridana* L. (Lep., Tortricidae) des bourgeons du chêne pubescent et du chêne vert». *Acta Oecologica*, vol. 4, no 1, p. 47-53.

Dubois, J.-M. M., et J.-C. Dionne. 1985. «The Québec North Shore moraine system: a major feature of late Wisconsin deglaciation». *Geological Society of America Special Papers*, vol. 197, p. 125-134.

Eidt, D.C., et M.D. Cameron. 1973. «Effects of cold treatment on post-diapause spruce budworms». *Bi-Monthly Research Notes*, vol. 29, no 2, p. 11-12.

Euskirchen, E.S., A.D. McGuire, Kicklighter, D.W., Q. Zhuang, J.S. Clein, R.J. Dargaville, D.G. Dye, J.S. Kimball, K.C. McDonald, J.M. Melillo, V.E.

- Romanovsky et N.V. Smith. 2006. «Importance of recent shifts in soil thermal dynamics on growing season length, productivity, and carbon sequestration in terrestrial high-latitude ecosystems». *Global Change Biology*, vol. 12, no 4, p. 731-750.
- Farrar, J.L. 1995. *Trees in Canada*. Fitzhenry & Whiteside Ltd., Markham, Ontario, 512 p.
- Feeny, P. 1976. «Plant apparency and chemical defense». In *Biochemical interactions between plants and insects: proceedings of the fifteenth annual meeting of the Phytochemical Society of North America*, J.W. Wallace et R.L. Mansell, p. 1-40. New York: Plenum Press.
- Fellin, D.G., et J.E. Dewey (1982). Western spruce budworm. USDA Forest Service, Forest Insect and Disease Leaflet 53
- Fleming, R. A., R. L. Fleming et I. A. Fleming. 2002. «Life cycles». In *Encyclopedia of global environmental change*. Chichester, UK: Wiley & Sons, 5pp.
- Fleming, R. A., et W.J.A. Volney. 1995. «Effects of climate change on insect defoliator population processes in Canada's boreal forest: some plausible scenarios». *Water, Air and Soil Pollution*, vol. 82, no 1-2, p. 445-454.
- Forrest, J., et A.J. Miller-Rushing. 2010. «Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution». *Philosophical Transactions of the Royal Society*, vol. 365, no 1555, p. 3101-3112.
- Foster, D.R. 1983. «The history and pattern of fire in the boreal forest of southeastern Labrador». *Canadian Journal of Botany*, vol. 61, no 9, p. 2459-2471.
- GIEC. 2013. *Changement climatique 2013 : les éléments scientifiques*. Genève, Suisse: Core Writing Team, Pachauri, R.K., Reisinger, A., 2216 p.
- Gilbert, N., et D.A. Raworth. 1996. «FORUM: insects and temperature - a general theory». *The Canadian Entomologist*, vol. 128, no 1, p. 1-13.
- Gilmore, E.C., et J.S. Rogers. 1958. «Heat units as a method of measuring maturity in corn». *Agronomy Journal*, vol. 50, no 10, p. 611-615.
- Gray, D.R. 2008. «The relationship between climate and outbreak characteristics of the spruce budworm in eastern Canada». *Climatic Change*, vol. 87, no 3-4, p. 361-383.

- Greenbank, D.O. 1963. «Host species and the spruce budworm». *Mémoires de la Société d'Entomologie du Canada*, vol. 95, no 31, p. 219-223.
- Grondin, P. 1996. «Ecologie forestière». In *Manuel de Foresterie*, p. 133-279. Québec: Les Presses de l'Université Laval.
- Han, E.-N., et E. Bauce. 1996. «Diapause development of spruce budworm larvae, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae), at temperatures favouring post-diapause development». *The Canadian Entomologist*, vol. 128, no 1, p. 167-169.
- 1997. «Effects of early temperature exposure on diapause development of spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae)». *Environmental Entomology*, vol. 26, no 2, p. 307-310.
- 1998. «Timing of diapause initiation, metabolic changes and overwintering survival of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*». *Ecological Entomology*, vol. 23, no 2, p. 160-167.
- 2000. «Dormancy in the life cycle of the spruce budworm: physiological mechanisms and ecological implications». *Recent Research Developments in Entomology*, vol. 3, p. 43-54.
- Han, E.-N., E. Bauce et F. Trempe-Bertrand. 2000. «Development of the first-instar spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae)». *Annals of the Entomological Society of America*, vol. 93, no 3, p. 536-540.
- Hannerz, M. 1999. «Evaluation of temperature models for predicting bud burst in Norway spruce». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, no 1, p. 9-19.
- Hardy, Y.J., M. Mainville et D.M. Schmitt (1986). An atlas of spruce budworm defoliation in Eastern North America 1938-1980. USDA For. Serv. Misc. Publ. No. 1449. Washington, D.C., É.-U.
- Harvey, G.T. 1985. «The taxonomy of the coniferophagous *Choristoneura* (Lepidoptera: Tortricidae): a review». In *Recent advances in spruce budworms research*, C.J. Sanders, R.W. Stark, E.J. Mullins et J. Murphy, p. 16-48. Ottawa, ON: Canadian Forestry Service: Proceedings. CANUSA Spruce Budworm Research Symposium, Bangor, ME, 16-20 September 1984.
- Heide, O.M. 1974. «Growth and dormancy in Norway spruce ecotypes (*Picea abies*) I. Interaction of photoperiod, and temperature». *Physiologia Plantarum*, vol. 30, no 1, p. 1-12.

- Hennigar, C.R., D.A. MacLean, D.T. Quiring et J.A. Kershaw. 2008. «Differences in spruce budworm defoliation among balsam fir and white, red, and black spruce». *Forest Science*, vol. 54, no 2, p. 158-166.
- Hermes, D. A. 2004. «Using degree-days and plant phenology to predict pest activity». In *IPM (Integrated Pest Management) of Midwest Landscapes: Tactics and Tools for IPM*, V. Krischik et J. Davidson, p. 49-59: Minnesota Agriculture Experiment Station.
- Hunter, A.F. 1991. «Traits that distinguish outbreaking and nonoutbreaking Macrolepidoptera feeding on northern hardwood trees». *Oikos*, vol. 60, no 3, p. 275-282.
- Hunter, A.F., et J.S. Elkinton. 2000. «Effects of synchrony with host plant on populations of a spring-feeding Lepidopteran». *Ecology*, vol. 81, no 5, p. 1248-1261.
- Hunter, M.D. 1992. «A variable insect-plant interaction: the relationship between tree budburst phenology and population levels of insect herbivores among trees». *Ecological Entomology*, vol. 16, p. 91-95.
- Hyvönen, R., G. Agren, S. Linder, T. Persson, M.F. Cotrufo, A. Ekblad, M. Freeman, A. Grelle, I.A. Janssens, P.G. Jarvis, S. Kellomäki, A. Lindroth, D. Loustau, T. Lundmark, R.J. Norby, R. Oren, K. Pilegaard, M.G. Ryan, B.D. Sigurdsson, M. Strömgren, M. Van Oijen et G. Wallin. 2007. «The likely impact of elevated [CO₂], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review». *New Phytologist*, vol. 173, no 3, p. 463-480.
- Jactel, H., et E.G. Brockerhoff. 2007. «Tree diversity reduces herbivory by forest insects». *Ecology Letters*, vol. 10, no 9, p. 835-848.
- Jardon, Y., H. Morin et P. Dutilleul. 2003. «Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 33, no 10, p. 1947-1961.
- Kerslake, J.E., et S.E. Hartley. 1997. «Phenology of winter moth feeding on common heather: effects of source population and experimental manipulation of hatch dates». *Journal of Animal Ecology*, vol. 66, no 3, p. 375-385.
- Koski, V., et R. Sievanen. 1985. «Timing of growth cessation in relation to the variations in the growing season». In *Crop physiology of forest trees*, P. Tigerstedt, M.A. Puttonen et V. Koski, p. 167-193. Helsinki, Finland: Helsinki University Press.

- Krause, C., et H. Morin. 1999. «Tree-ring patterns in stems and root systems of black spruce (*Picea mariana*) caused by spruce budworms». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, no 10, p. 1583-1591.
- Lamhamedi, M.S., et P.Y. Bernier. 1994. «Ecophysiology and field performance of black spruce (*Picea mariana*): a review». *Annals of Forest Science*, vol. 51, no 6, p. 529-551.
- Lawrence, R.K., W.J. Mattson et R.A. Haack. 1997. «White spruce and the spruce budworm: defining the phenological window of susceptibility». *The Canadian Entomologist*, vol. 129, no 2, p. 291-318.
- Lintunen, A. 2013. «Crown architecture and its role in species interactions in mixed boreal forests». *Dissertationes Forestales 165*, Department of Forest Sciences, Faculty of Agriculture and Forestry, University of Helsinki, 55 p.
- Lloyd, A. 2005. «Ecological histories from Alaskan tree lines provide insight into future change». *Ecology*, vol. 86, no 7, p. 1687-1695.
- Logan, J.A., et J.A. Powell. 2001. «Ghost forests, global warming, and the mountain pine beetle (Coleoptera: Scolytidae)». *American Entomologist*, vol. 47, no 73, p. 160-172.
- Luoranen, J., et R. Rikala. 2011. «Nutrient loading of Norway Spruce seedlings hastens bud burst and enhances root growth after outplanting». *Silva Fennica*, vol. 45, no 3, p. 319-329.
- Lupi, C., H. Morin, A. Deslauriers et S. Rossi. 2012. «Xylogenesis in black spruce: does soil temperature matter?». *Tree Physiology*, vol. 32, p. 74-82.
- Lysyk, T.J. 1989. «Stochastic model of eastern spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) phenology on white spruce and balsam fir». *Journal of Economic Entomology*, vol. 82, no 4, p. 1161-1168.
- 1990. «Relationships between spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) egg mass density and resultant defoliation of balsam fir and white spruce». *The Canadian Entomologist*, vol. 122, no 2, p. 253-262.
- MacKinnon, W.E., et D.A. MacLean. 2003. «The influence of forest and stand conditions on spruce budworm defoliation in New Brunswick, Canada». *Forest Science*, vol. 49, no 5, p. 657-667.

- MacLean, D.A. 1980. «Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: a review and discussion». *The Forestry Chronicle*, vol. 56, p. 213-221.
- 1984. «Effects of spruce budworm outbreaks on the productivity and stability of balsam fir forests». *The Forestry Chronicle*, vol. 60, p. 273-279.
- 1988. «Effects of spruce budworm outbreaks on vegetation, structure, and succession of balsam fir forests on Cape Breton Island, Canada». In *Plant form and vegetation structure*, M.J.A. Werger, P.J.M. Van der Aart, H.J. During et J.T.A. Verhoeven, p. 253-261. Academic Publishing, The Hague, Netherlands.
- MacLean, D.A., et W.E. MacKinnon. 1997. «Effects of stand and site characteristics on susceptibility and vulnerability of balsam fir and spruce to spruce budworm in New Brunswick». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, no 11, p. 1859-1871.
- MacLean, D.A., et D.P. Ostaff. 1989. «Patterns of balsam fir mortality caused by an uncontrolled spruce budworm outbreak». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 19, no 9, p. 1087-1095.
- Mair, L., J.K. Hill, R. Fox, M. Botham, T. Brereton et C.D. Thomas. 2014. «Abundance changes and habitat availability drive species' responses to climate change». *Nature Climate Change*, vol. 4, no 2, p. 127-131.
- Marie-Victorin, E.C. 1964. *Flore laurentienne*, 925 p.
- Mattson, W.J., R.A. Haack, R.K. Lawrence et S.S. Slocum. 1991. «Considering the nutritional ecology of the spruce budworm in its management». *Forest Ecology and Management*, vol. 39, p. 183-210.
- Mattson, W.J., S.S. Slocum et C.N. Koller. 1983. «Spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) performance in relation to foliar chemistry of its host plants». In *Proceedings, forest defoliator-host interactions: A comparison between gypsy moth and spruce budworms*, R.T. Talerico et M. Montgomery, p. 55-65: US For. Serv. Gen. Tech. Rep. NE-85.
- McGugan, B.M. 1954. «Needle-mining habits and larval instars of the spruce budworm». *The Canadian Entomologist*, vol. 86, no 10, p. 439-454.
- McMorran, A. 1973. «Effects of pre-storage treatment on survival of diapausing larvae of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae)». *The Canadian Entomologist*, vol. 105, no 7, p. 1005-1009.

- Memmott, J., P.G. Craze, N.M. Waser et M.V. Price. 2007. «Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions». *Ecology Letters*, vol. 10, no 8, p. 710-717.
- Menzel, A., T.H. Sparks, N. Estrella, E. Koch, A. Aasa, R. Aha, K. Alm-Kübler, P. Bissolli, Ol'Ga Braslavcka, A. Briede, F.M. Chmielewski, Z. Crepinsek, Y. Curnel, A. Dahl, C. Defila, A. Donnelly, Y. Filella, K. Jatzak, F. Mage, A. Mestre, O. Nordli, J. Penuelas, P. Pirinen, V. Remisova, H. Scheifinger, M. Striz, A. Susnik, A.J.H. Van Vliet, F.-E. Wielgolaski, S. Zach et A. Zust. 2006. «European phenological response to climate change matches the warming pattern». *Global Change Biology*, vol. 12, no 10, p. 1969-1976.
- Miller, C.A. 1975. «Spruce budworm: how it lives and what it does». *The Forestry Chronicle*, vol. 51, no 4, p. 136-138.
- Miller, C.A., D.C. Eidt et G.A. McDougall. 1971. «Predicting spruce budworm development». *Bi-Monthly Research Notes*, vol. 27, no 5, p. 33-34.
- Ministère des Ressources Naturelles du Québec (2000). La limite nordique des forêts attribuables. Rapport final du comité, Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles, Charlesbourg, Québec
- Morin, H., et D. Laprise. 1990. «Histoire récente des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du lac Saint-Jean (Québec) : une analyse dendrochronologique». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 20, no 1, p. 1-8.
- Morin, H., D. Laprise et Y. Bergeron. 1993. «Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 23, p. 1497-1506.
- Morris, R.F. 1963. «Foliage depletion and the spruce budworm». *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, vol. 95, no 31, p. 223-228.
- Myneni, R.B., C.D. Keeling, C.J. Tucker, G. Asrar et R.R. Nemani. 1997. «Increasing plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991». *Nature*, vol. 386, p. 698-702.
- Nealis, V.G., et J. Régnière. 2004a. «Fecundity and recruitment of eggs during outbreaks of the spruce budworm». *The Canadian Entomologist*, vol. 136, no 4, p. 591-604.
- 2004b. «Insect-host relationships influencing disturbance by the spruce budworm in a boreal mixedwood forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 9, p. 1870-1882.

- Ostaf, D.P., et D.T. Quiring. 2000. «Role of the host plant in the decline of populations of a specialist herbivore, the spruce budmoth». *Journal of Animal Ecology*, vol. 69, no 2, p. 263-273.
- Parmesan, C. 2006. «Ecological and evolutionary responses to recent climate change». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 37, p. 637-669.
- Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J.K. Hill, C.D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, W.J. Tennent, J.A. Thomas et M. Warren. 1999. «Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming». *Nature*, vol. 399, p. 579-583.
- Perron, J.-Y. (2003). Tarif de cubage général : volume marchand brut. Direction des inventaires forestiers, ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Québec, Québec
- Prasad, A. M., L. R. Iverson, S. Matthew et M. Peters. 2007. «A climate change atlas for 134 forest tree species of the eastern United States». Delaware, OH: Northern Research Station, USDA Forest Service. En ligne. <<http://www.nrs.fs.fed.us/atlas/tree>>.
- Pukacki, P.M., et K. Przybyl. 2005. «Frost injury as a possible inciting factor in bud and shoot necroses of *Fraxinus excelsior* L.». *Journal of Phytopathology*, vol. 153, no 9, p. 512-516.
- Quiring, D.T. 1992. «Rapid change in suitability of white spruce for a specialist herbivore, *Zeiraphera canadensis*, as a function of leaf age». *Revue canadienne de zoologie*, vol. 70, no 11, p. 2132-2138.
- 1993. «Influence of intra-tree variation in time of budburst of white spruce on herbivory and the behaviour and survivorship of *Zeiraphera canadensis*». *Ecological Entomology*, vol. 18, no 4, p. 353-364.
- Régnière, J. 1987. «Temperature-dependent development of eggs and larvae of *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae) and simulation of its seasonal history». *The Canadian Entomologist*, vol. 119, no 7-8, p. 717-728.
- 1990. «Diapause termination and changes in thermal responses during postdiapause development in larvae of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*». *Journal of Insect Physiology*, vol. 36, no 10, p. 727-735.
- Régnière, J., J. Delisle, E. Bause, A. Dupont, P. Therrien, E.G. Kettela, L. Cadogan, A. TRetnakaran et K. van Frankenhuyzen (2001). Understanding

of Spruce Budworm Population Dynamics: Development of Early Intervention Strategies. Information Report - Canadian Forest Service Northern Forestry Research Centre NOR-X-381: 14 p

- Régnière, J., et R.M. Fletcher. 1983. «Direct measurement of spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) larval dispersal in forest stands». *Environmental Entomology*, vol. 12, no 5, p. 1532-1538.
- Régnière, J., R. St-Amant et P. Duval. 2012. «Predicting insect distributions under climate change from physiological responses: spruce budworm as an example». *Biological Invasions*.
- Robitaille, A. (1988). Cartographie des districts écologiques : normes et techniques, Ministère de l'Énergie et des Ressources, Service de l'inventaire forestier, Division écologie, Québec: 109 p
- Robitaille, A., et J.-P. Saucier. 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*. Sainte-Foy, CA: Les publications du Québec, 213 p.
- Rose, A.H., et J.R. Blais. 1954. «A relation between april and may temperatures and spruce budworm larval emergence». *The Canadian Entomologist*, vol. 86, no 4, p. 174-177.
- Rossi, S., A. Deslauriers, T. Anfodillo et V. Carraro. 2007. «Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes». *Oecologia*, vol. 152, no 1, p. 1-12.
- Rossi, S., A. Deslauriers, J. Griçar, J.-W. Seo, C. Rathgeber, T. Anfodillo, H. Morin, T. Levanic, P. Oven et R. Jalkanen. 2008. «Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates». *Global Ecology and Biogeography*, vol. 17, no 6, p. 696-707.
- Rossi, S., H. Morin, A. Deslauriers et P.-Y. Plourde. 2011. «Predicting xylem phenology in black spruce under climate warming». *Global Change Biology*, vol. 17, no 1, p. 614-625.
- Rowe, J.S. 1972. *Les régions forestières du Canada*: Environnement Canada, Service Canadien des Forêts, Administration centrale, Ottawa (Ontario), 172 p.
- Royama, T. 1984. «Population dynamics of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana*». *Ecological Monographs*, vol. 54, no 4, p. 429-462.
- Sanders, C.J. 1975. «Factors affecting adult emergence and mating behavior of the eastern spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae)». *The Canadian Entomologist*, vol. 107, no 9, p. 967-977.

- , 1991. «Biology of North American spruce budworms». In *Tortricid pests, their biology, natural enemies and control*, L.P.S. Van der Geest et H.H. Evenhuis, p. 579-620. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Satchell, J.E. 1962. «Resistance in oak (*Quercus* spp.) to defoliation by *Tortrix viridana* L. in Roudsea Wood National Nature Reserve». *Annals of Applied Biology*, vol. 50, no 3, p. 431-442.
- Schweiger, O., J. Settele, O. Kudrna, S. Klotz et I. Kühn. 2008. «Climate change can cause spatial mismatch of trophically interacting species». *Ecology*, vol. 89, no 12, p. 3472-3479.
- Shaw, G.G., et C.H.A. Little. 1972. «Effect of high urea fertilization of balsam fir trees on spruce budworm development». In *Insect and mite nutrition*, J.G. Rodriguez, p. 589-597: North Holland Publishing Company, Amsterdam.
- Simard, S., H. Morin et C. Krause. 2011. «Long-term spruce budworm outbreak dynamics reconstructed from subfossil trees». *Journal of Quaternary Science*, vol. 26, no 7, p. 734-738.
- Singer, M.C., et C. Parmesan. 2010. «Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts: signal of climate change or pre-existing adaptive strategy?». *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, vol. 365, no 1555, p. 3161-3176.
- Sirois, L., et S. Payette. 1991. «Reduced postfire tree regeneration along a boreal forest-forest-tundra transect in northern Québec». *Ecology*, vol. 72, no 2, p. 619-627.
- Smith, T.M., et H.H. Shugart. 1993. «The transient response of terrestrial carbon storage to a perturbed climate». *Nature*, vol. 361, no 6412, p. 523-526.
- Snyder, R.L. 1985. «Hand calculating degree days». *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 35, no 1-4, p. 353-358.
- Stireman, J.O., L.A. Dyer, D.H. Janzen, M.S. Singer, J.T. Lill, R.J. Marquis, R.E. Ricklefs, G.L. Gentry, W. Hallwachs, P.D. Coley, J.A. Barone, H.F. Greeney, H. Connahs, P. Barbosa, H.C. Morais et I.R. Diniz. 2005. «Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: implications of global warming». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 102, no 48, p. 17384-17387.
- Su, Q., D.A. MacLean et T.D. Needham. 1996. «The influence of hardwood content on balsam fir defoliation by spruce budworm». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 26, no 9, p. 1620-1628.

- Swaine, J.M., et F.C. Craighead. 1924. «Studies on the spruce budworm (*Cacoecia fumiferana* Clem.). Part 1. A general account of the outbreaks, injury and associated insects». *Agric. Can. Bull. Tech.*, vol. 37, p. 3-27.
- Trier, T.M., et W.J. Mattson. 1997. «Needle mining by the spruce budworm provides sustenance in the midst of privation». *Oikos*, vol. 79, no 2, p. 241-246.
- Triplehorn, C.A., et N.F. Johnson. 2005. *Borror and Delong's introduction of the study of insects: 7th ed.*, Thomson Brooks/Cole Publishers, 888 p.
- Varley, G.C., et G.R. Gradwell. 1968. «Population models for the winter moth». In *Insect abundance: symposia of the Royal Entomological Society of London, number four*, T.R.E. Southwood, p. 132-142.
- Visser, M.E., et L.J. Holleman. 2001. «Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology». *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 268, no 1464, p. 289-294.
- Volney, W.J.A., et H.F. Cerezke. 1992. «The phenology of white spruce and the spruce budworm in northern Alberta». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 22, no 2, p. 198-205.
- Volney, W.J.A., et R. A. Fleming. 2000. «Climate change and impacts of boreal forest insects». *Agriculture, Ecosystems and Environment*, vol. 82, no 1-3, p. 283-294.
- 2007. «Spruce budworm (*Choristoneura* spp.) biotype reactions to forest and climate characteristics». *Global Change Biology*, vol. 13, no 8, p. 1630-1643.
- Volney, W.J.A., W.E. Waters, R.P. Akers et A.M. Liebhold. 1983. «Variation in spring emergence patterns among western *Choristoneura* spp. (Lepidoptera: Tortricidae) populations in southern Oregon». *The Canadian Entomologist*, vol. 115, no 2, p. 199-209.
- Wellington, W.G. 1949. «The effects of temperature and moisture upon the behaviour of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* Clemens (Lepidoptera: Tortricidae) I. The relative importance of graded temperatures and rates of evaporation in producing aggregation of larvae». *Scientific Agriculture*, vol. 29, p. 201-215.
- Wellington, W.G., J.J. Fettes, R.M. Belyea et K.B. Turner. 1950. «Physical and biological indicators of the development of outbreaks of the spruce

budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae)». *Canadian Journal of Research*, vol. 28, no 6, p. 308-331.