

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

**IMPACTS DE LA TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE SUR
LA RÉGÉNÉRATION DE L'ÉPINETTE NOIRE ET DU SAPIN BAUMIER
SELON DIFFÉRENTS TYPES DE COUPES FORESTIÈRES**

PAR

JANIE LAVOIE

BIOLOGISTE B.Sc

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES

Septembre 2020

RÉSUMÉ

Avec le titre de la plus grande défoliatrice de la forêt boréale, la tordeuse des bourgeons de l'épinette joue un rôle majeur dans la dynamique des peuplements. C'est pourquoi les conséquences de l'insecte sur les arbres matures sont bien documentées, contrairement à celles sur la régénération. On prend conscience qu'il devient crucial d'en apprendre davantage au sujet de la régénération en période épidémique, d'autant plus qu'une grande proportion du territoire québécois est actuellement au stade de régénération à cause des anciennes pratiques sylvicoles.

L'objectif de l'étude est d'évaluer la défoliation des semis (épinette noire vs sapin baumier) selon deux types de coupes forestières (coupe totale vs coupe partielle) dans deux types de peuplements (purs d'épinette et mixtes d'épinette et de sapin baumier). L'expérience s'est déroulée sur 20 sites localisés sur la Côte-Nord. Pour chaque semis, la défoliation globale du feuillage, l'espèce, la hauteur et la localisation spatiale du semis ont été déterminées. La défoliation a été comparée selon les caractéristiques du peuplement (type de coupe et composition) et des semis (espèce, hauteur, localisation). Nos résultats ont démontré que, selon l'espèce, les semis présents en coupe totale sont de deux à trois fois plus défoliés que ceux présents en coupe partielle (sapin baumier : 42% vs 20% et épinette noire : 24% vs 8% respectivement). Les semis présents dans les peuplements purs d'épinette sont deux fois moins affectés que ceux dans les peuplements mixtes (sapin baumier : 20% vs 47% et épinette noire : 10% vs 23% respectivement). Les semis de sapin baumier sont plus défoliés que ceux d'épinette noire (35% vs 13%) et une corrélation positive entre la hauteur et la défoliation a été déterminée.

En montrant l'influence des coupes forestières sur la défoliation de la régénération, cette étude pourrait être utile pour l'implantation de stratégies d'aménagement forestier durable en sélectionnant le type de traitement sylvicole permettant de réduire la vulnérabilité des semis aux épidémies d'insectes.

MOT-CLÉS : Aménagement forestier écosystémique, aménagement forestier durable, changements climatiques, coupe partielle, coupe totale, CPRS, défoliation, dynamique forestière, effet de bordure, épidémie d'insectes, épinette noire, perturbation naturelle, régénération, sapin baumier, semis, sylviculture, tordeuse des bourgeons de l'épinette.

ABSTRACT

Considered as the main defoliator in the boreal forest of North America, spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clem)) has major ecological and economic consequences and represents a challenge for forest management. Numerous studies have addressed the effects of this defoliator on mature trees, whereas the effects of spruce budworm on regeneration remain elusive. Furthermore, intensive exploitation practices during the last decades has left a large area of the Canadian boreal forest currently in an early development stage. In this context, it becomes vital to understand the factors affecting the severity of spruce budworm-related defoliation on regeneration. Here, we determine the defoliation severity of black spruce and balsam fir seedlings in both mature pure black spruce and mixed black spruce–balsam fir stands subjected to two different silvicultural treatments (clearcutting and partial cutting). The defoliation intensity differed between stand types, silvicultural treatments, species, and height classes. Seedlings in mixed stands experienced twice the defoliation of pure black spruce stands (black spruce seedlings: 10% vs 23%, balsam fir seedlings: 29% vs 47%). Harvesting methods also influenced seedling defoliation. Under clearcutting, black spruce seedlings (24%) were three times as affected as black spruce seedlings in partial cutting stands (8%), whereas balsam fir seedlings in clearcutting plots experienced twice the defoliation (42%) of balsam fir seedlings in partial cutting plots (20%). The level of defoliation also increased with seedling height. This study will help silvicultural strategies adapt to the effects of natural disturbance regimes. As the intensity and severity of defoliator outbreaks are expected to increase under climate change, these results will help guide forest management strategies to select harvesting methods that will limit the effects of defoliation on conifer regeneration.

KEYWORDS : black spruce, balsam fir, clearcut, edge effect, forest damages, forest dynamic, global change, insect outbreaks, natural disturbances, partial cuttings, regeneration, silviculture, spruce budworm, sustainable forest management, seedlings.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier du fond du cœur ceux et celles qui ont contribué de près ou de loin à l'accomplissement de mon projet de maîtrise.

Je voudrais particulièrement remercier Hubert Morin, mon directeur de recherche, sans qui mon cheminement universitaire aurait été bien différent, merci de m'avoir accordé la chance de réaliser ce projet. Merci de m'avoir accordé ton soutien, ta confiance et la liberté dont j'ai grandement eu besoin.

Je remercie très sincèrement mon co-directeur de recherche, Miguel Montoro Girona, de m'avoir donné plein d'outils et de support depuis le début. Merci de ta patience, de tes encouragements, de tes conseils, de ta joie et de ton dynamisme légendaire, sans toi je n'aurais pas pu réaliser autant de choses. Merci aussi pour tes petits cours d'espagnol et tes blagues sur le terrain, ces moments resteront gravés longtemps dans nos mémoires !

Je présente mes sincères remerciements à Julie-Pascale Labrecque-Foy qui, en plus d'être une amie en or, a été une aide de terrain hors du commun. Merci d'avoir été à l'écoute et d'avoir ri à mes blagues, particulièrement lors de nos longues journées de pluie sur le terrain.

Un très gros merci à Guillaume Grosbois qui a su me conseiller, me guider et me rassurer en matière de statistique en plus de me donner de précieux conseils lors de la rédaction. Je remercie également Stéphanie Cimon et Philippe Marchand qui ont aussi répondu à mes questions en matière d'analyses statistiques.

Je remercie les financeurs de ce projet, dont les Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et Technologies (FRQNT) qui ont permis de financer ce projet. Merci au service de financement de l'Université du Québec à Chicoutimi qui m'a attribué une bourse afin de réaliser un stage à l'international.

Je tiens à remercier mes collègues du laboratoire d'écologie végétale. Plus spécifiquement, merci à François Gionest d'avoir participé à ma collecte de données et de m'avoir conseillée. Merci aux gens de l'Université de Liège d'avoir permis la réalisation de mon stage dans leur établissement.

J'exprime mes profonds remerciements à ma famille et mes ami(e)s qui m'ont apporté le support moral et les encouragements nécessaires durant ma maîtrise. Je tiens particulièrement à remercier Crysta Rhainds qui a su me changer les idées, m'écouter et me conseiller durant toutes ces années.

Finalement, je tiens particulièrement à remercier Gauthier Debuysscher qui a toujours été là pour moi. Tu as su m'écouter, me conseiller, m'encourager et me donner un brin de force dans les moments les moins faciles. Tu es la personne qui m'a le plus aidée durant ce projet, tu as toujours trouvé les mots pour calmer la tempête en plus de me donner la force de continuer, et ce jour après jour. Merci de me faire rêver et de me permettre de croire en mes idées.

À tous, un très gros merci !

AVANT-PROPOS

Le mémoire se divise en trois chapitres. Le Chapitre I comprend l'introduction générale qui présente la mise en contexte de l'étude, l'état des connaissances sur la tordeuse des bourgeons de l'épinette, l'aménagement forestier et les nouveaux outils et technologies en foresterie puis les objectifs et les hypothèses. Le Chapitre II est rédigé en anglais sous forme d'article scientifique. L'article sera soumis au journal *Ecosphere* et s'intitule: Does the type of silvicultural practice influence spruce budworm defoliation of seedling? Ce chapitre a été écrit entièrement par la candidate à la maîtrise, encadrée et soutenue par les commentaires, suggestions et conseils des coauteurs Miguel Montoro Girona, Guillaume Grosbois et Hubert Morin. La collecte de données, l'analyse des résultats et la conception de l'article ont été majoritairement exécutées par l'étudiante sous la supervision des coauteurs précédemment cités. De plus, un stage en télédétection a été fait par l'étudiante à l'Université de Liège au campus de Gembloux (Belgique) sous la responsabilité de Philippe Lejeune et de Nicolas Latte afin d'analyser les images multispectrales en utilisant l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI). Le mémoire se termine avec le Chapitre III qui contient la conclusion générale, les implications et les perspectives de l'étude. Pour terminer, la section des appendices présente les accomplissements et les travaux supplémentaires réalisés par l'étudiante durant sa maîtrise, soit A) image finaliste au concours « *la preuve par l'image* », B) affiche gagnante lors du colloque du CEF (édition 2019), C et D) articles de vulgarisation scientifique et E) article scientifique du projet de fin d'études de l'étudiante.

LISTE DES ABREVIATIONS

AFE : Aménagement Forestier Écosystémique

CPRS : Coupe avec Protection de la Régénération et des Sols

NDVI: Indice de végétation par différence normalisée (Normalize Difference Vegetation Index)

NIR : Near InfraRed

PERMANOVA : PERmutational Multivariate ANalysis Of VAriance

PIR: Proche Infra Rouge

SBW : Spruce BudWorm

TBE : Tordeuse des Bourgeons de l'Épinette

VIS : lumière VISible (VISible light)

« Il n'y a qu'une seule morale qui vaille dans cette histoire, une seule donnée essentielle : nous ne sommes que de dérisoires étincelles au regard de l'univers. Puissions-nous avoir la sagesse de ne pas l'oublier »

Hubert Reeves

« C'est une erreur de croire nécessairement faux ce qu'on ne comprend pas »

« Chacun a raison de son propre point de vue, mais il n'est pas impossible que tout le monde ait tort »

Gandhi

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	III
ABSTRACT	IV
REMERCIEMENTS.....	V
AVANT-PROPOS	VII
LISTE DES ABREVIATIONS	VIII
TABLE DES MATIÈRES	X
LISTE DES FIGURES.....	XIII
LISTE DES TABLEAUX	XV
LISTE DES ANNEXES	XVI
CHAPITRE I - INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Mise en contexte.....	1
1.2 État des connaissances	5
1.2.1 Tordeuse des bourgeons de l'épinette	5
1.2.2 Aménagement forestier	8
1.2.3 Nouveaux outils et technologies en foresterie.....	11
1.3 Objectifs et hypothèses.....	13
CHAPITRE II - DOES THE TYPE OF SILVICULTURAL PRACTICE INFLUENCE SPRUCE BUDWORM DEFOLIATION OF SEEDLINGS?	15
2.1 Abstract	16
2.2 Introduction	16

2.3 Material and methods	20
2.3.1 Study area	20
2.3.2 Experimental Design	21
2.3.3 Measurements and Data Compilation	22
2.3.4 Data Analysis.....	26
2.4. Results	27
2.4.1 Effect of stand type and harvesting method on stand defoliation	27
2.4.2 Effect of stand type and harvesting method on seedling defoliation.....	28
2.4.3 Effect of seedling characteristics on defoliation	30
2.5 Discussion	36
2.5.1 Stand characteristics	36
2.5.2 Factors influencing defoliation severity of regeneration.....	39
2.5.3 Implications for sustainable forest management	43
2.6 Conclusion.....	43
2.7 Author Contributions.....	44
2.8 Funding.....	45
2.9 Acknowledgements	45
2.10 Conflicts of Interest.....	45
2.11 Supporting information	46
CHAPITRE III - CONCLUSION GÉNÉRALE	51
3.1 Limitations de l'étude et perspectives	54

3.2 Implications en contexte d'aménagement forestier durable.....	55
APPENDICES	57
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	62

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1. État d'un peuplement affecté par la TBE sur la Côte-Nord. Janie Lavoie, 2018	3
Figure 1.2. Vue aérienne d'un peuplement affecté par la TBE sur la Côte-Nord. Janie Lavoie, 2018	6
Figure 1.3. État de la défoliation de la régénération de sapin baumier (A) et de l'épinette noire (B-C). Janie Lavoie, 2017.....	8
Figure 1.4. Vue aérienne d'une coupe totale (A) et d'une coupe partielle (B). Janie Lavoie, 2018	10
Figure 1.5. Survol expérimentaux par drone pour la création de l'indice de végétation des peuplements. Janie Lavoie, octobre 2018	12
Figure 2.1. (A) Study area in the province of Quebec, Canada; (B) SBW defoliation severity in 2018 based on aerial survey data (MFFP 2018a) in the North Shore region of Quebec; (C) Harvesting methods used in the study area (MFFP 2018b); (D) Location of experimental plots; stands were selected according to stand characteristics, i.e., stand type as pure black spruce (diamonds) or black spruce–balsam fir mixed (circles) stands, and harvesting method, i.e., clearcutting (grey) or partial cutting (orange)	21
Figure 2.2. Schematic representation of a sampling plot in clearcutting, control, and partial cutting stands. Positions are defined as: T = trail, E = edge and RS = residual strip. The blue and	

orange rectangles represent the sampling plot in the control (20 m²) and the cutting (60 m²) areas, respectively. Janie Lavoie, 202024

Figure 2.3. Methodology used to estimate the cumulative defoliation (adapted from (Lavoie *et al.* 2019). Defoliation varied between 0% to 100%; light green branches represent defoliation and dark green branches represent unaffected foliage. Janie Lavoie, 202026

Figure 2.4. Defoliation levels (%) for black spruce and balsam fir seedlings in relation to stand type, harvesting method, and the combined stand characteristics (harvesting method + stand type). Different letters represent significant differences between levels ($p < 0.05$), following $A > B > C > D$ 30

Figure 2.5. Defoliation levels (%) of black spruce and balsam fir in clearcutting plots in relation to (A–D) seedling distance from mature stands for all black spruce (A) and balsam fir (B) stand types combined, as well as for different stand types (C–D). Defoliation levels (%) of black spruce and balsam fir within partial cutting plots in relation to seedling position for all black spruce (E) and balsam fir (F) stand types combined, as well as for different stand types (G–H). Different letters represent significant difference between levels ($p < 0.05$), following $A > B > C > D$ 33

Figure 2.6. Seedling defoliation level (%) for black spruce and balsam fir between seedling height classes in relation to seedling species, stand type, and harvesting method. (A–B) Seedling height class vs. seedling species with all harvesting methods and stand type combined; (C–D) seedling height class vs. seedling species and stand type; (E–F) Seedling height class vs. seedling species and harvesting method. Different letters represent significant differences between levels ($p < 0.05$), following $A > B > C > D$ 35

LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1. Seedling characteristics by species, height, and spatial location. Spatial locations within clearcutting plots correspond to distance (C = control, N = near, I = intermediate, and D = distant) and position element (C = control, T = trail, E = edge and RS = residual strip) refers to partial cutting plots.....	25
Table 2.2. Results of permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) for the (a) normalized difference vegetation index (NDVI) and (b) overall defoliation of mature trees for stand type, harvesting method, and interaction of stand type $\times$ harvesting method	28

LISTE DES ANNEXES

Figure S1. Schematic representation of the experimental design. The composition of the mature stand initially separates the stands, followed by harvesting method and sampling blocks....	46
Figure S2. Normalized difference vegetation index (NDVI) of mature stands in relation to (A) stand composition, (B) harvesting method, and (C) combined stand characteristics (composition + harvesting method). Different letters represent significant differences between levels ($p < 0.05$), following $A > B > C > D$	47
Figure S3. Overall defoliation (%) of mature stands in relation to (A) stand composition, (B) harvesting method, and (C) combined stand characteristics (composition + harvesting method). Different letters represent significant differences between levels ($p < 0.05$), following $A > B > C > D$	48
Table S1. Results of permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) for overall seedling defoliation for seedling species, stand type, harvesting method, height class, and interactions between stand type and harvesting method, as well as distance class (clearcutting plots) or position (partial cutting plots), and the interactions between stand type and distance class or position.....	49
Appendice A. Vol au-dessus d'un nid de tordeuse : Image finaliste au concours « <i>La preuve par l'image</i> » édition 2019, organisé par l'Association de promotion et défense de la recherche en français (Acfas)	57

Appendice B. Impacts de la TBE sur la régénération de l'épinette noire après une CPRS : Prix de la meilleure affiche remporté lors du colloque du centre d'étude de la forêt (CEF) édition 2019	58
Appendice C. Et la régénération dans tout ça?: Article de vulgarisation scientifique paru dans la revue « Le Couvert Boréal » lors du numéro printemps 2020	59
Appendice D. Vulnérabilité des semis aux épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette : Article de vulgarisation paru dans le numéro du printemps 2020 dans la revue « Progrès forestier »	60
Appendice E. Lavoie J, Montoro Girona M et Morin H. 2019. Vulnerability of conifer regeneration to spruce budworm outbreaks in the eastern Canadian boreal forest. Forests, 10 : 850	61

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Mise en contexte

Les ressources naturelles ont toujours été d'une importance majeure dans le développement des civilisations. Cependant, l'accroissement constant de la population mondiale engendre l'intensification de leur exploitation et par conséquent accroît la dégradation des écosystèmes naturels (FAO 2018). À cet effet, le concept de développement durable a été créé dans le but de minimiser l'impact des perturbations anthropiques sur l'environnement, tout en favorisant l'équité sociale et en maintenant la prospérité du secteur économique (MELCC 2020).

Les ressources forestières sont particulièrement impliquées dans les activités économiques à l'échelle mondiale et certaines populations en sont même dépendantes pour leur survie (FAO 2018). Mondialement, les forêts couvrent 4 milliards d'hectares, dont plus de 30% sont représentés par la forêt boréale (Gauthier *et al.* 2015; FAO 2018; Ressources naturelles Canada 2018c). L'exploitation forestière de la forêt boréale contribue à l'approvisionnement de 33% du bois au niveau mondial (Gauthier *et al.* 2015). Pour cette raison, les implications que pourraient avoir les

coupes forestières dans la vulnérabilité des peuplements en lien avec les perturbations naturelles doivent être davantage étudiées afin d’assurer la pérennité de la sylviculture.

Au Québec, la forêt boréale couvre plus du tiers du territoire avec une superficie de 56 millions d’hectares (MERN 2003). Elle est caractérisée par une faune diversifiée et est composée essentiellement de peuplements résineux, notamment des pessières à mousse (MERN 2003; Gouvernement du Québec 2016). La forêt boréale québécoise est formée d’une mosaïque de peuplements forestiers avec une grande diversité en termes de structure d’âge. Ces structures diversifiées sont le résultat de la dynamique qui existe entre le processus de renouvellement et les perturbations naturelles (Osawa 1994). Ainsi, la dynamique des peuplements est fortement influencée par les perturbations naturelles (De Grandpré *et al.* 2018b). Pour cette raison, les stratégies d’aménagement durable en forêt boréale québécoise ont été inspirées par les perturbations naturelles présentes sur le territoire (Bergeron *et al.* 2002; Gauthier *et al.* 2009). Les principales perturbations sont les feux, les chablis, le castor, et la forêt boréale québécoise est surtout touchée par les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l’épinette (MacLean 2004; Waldron *et al.* 2014; Boucher *et al.* 2017a; Boucher *et al.* 2017b; Danneyrolles *et al.* 2019; Labrecque-Foy *et al.* 2020). Malgré leur implication dans la dynamique des forêts, ces perturbations réduisent la productivité de la forêt et engendrent des pertes économiques importantes (Figure 1.1) (MacLean 1984).



Figure 1.1. État d'un peuplement affecté par la TBE sur la Côte-Nord. Janie Lavoie, 2018

Depuis 20 ans, la stratégie d'aménagement forestier se préoccupe avant tout de la régénération naturelle en raison de son importance pour la persistance et la résilience des peuplements forestiers (Urli *et al.* 2017; Montoro Girona *et al.* 2018b). En effet, le succès de régénération garantit la durabilité des exploitations et maintient la productivité des forêts (Hatcher 1964; Ménard *et al.* 2019). Toutefois, encore aujourd'hui, la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS) représente la technique de coupe la plus utilisée au Canada. Elle représente annuellement plus de 80% de la surface coupée (National Forestry 2017). L'utilisation des nouvelles pratiques est encore peu répandue (Larouche *et al.* 2013b; Raymond *et al.* 2013). Pourtant, les nouvelles coupes forestières, notamment les coupes partielles, offrent des conditions adéquates à l'implantation de la régénération par graines des conifères, favorisent la croissance radiale de la régénération et réduisent la croissance des feuillus intolérants à l'ombre, ce qui avantage les espèces forestières commerciales comme l'épinette noire (Thorpe *et al.* 2007; Montoro Girona 2017). Quelques études ont été réalisées concernant l'implication des diverses coupes forestières

sur la réponse au niveau de la croissance et de la survie de la régénération (Raymond 1998; Wurtz et Zasada 2001; Pamerleau-Couture 2011; Lemay 2012; Bose *et al.* 2018; Montoro Girona *et al.* 2018b; Brais *et al.* 2019; Lafleur *et al.* 2019). Par contre, l'impact que peuvent avoir les coupes forestières sur la défoliation de la régénération en contexte d'épidémie de la TBE est que très peu étudié.

Un changement dans les régimes des perturbations naturelles est notamment associé aux changements climatiques et aura des conséquences sur la productivité des forêts. Il est prévu que l'aire de distribution, la sévérité, la fréquence et la durée des épidémies soient modifiées (Morin *et al.* 2008; Gauthier *et al.* 2014; Seidl *et al.* 2017). Récemment, une étude a démontré un déplacement vers le nord de l'aire de distribution de la TBE, ainsi qu'une augmentation de la sévérité des épidémies durant le dernier siècle (Navarro *et al.* 2018b). De plus, avec les changements climatiques, il est attendu d'observer une modification phénologique des espèces hôtes qui favoriserait le synchronisme entre l'apparition du feuillage annuel de l'épinette et l'émergence printanière des larves de TBE (Bale *et al.* 2002; Badeck *et al.* 2004; Pureswaran *et al.* 2015; De Grandpré *et al.* 2018a). Ainsi, les conséquences de la défoliation du feuillage de cette essence seront plus sévères (Pureswaran *et al.* 2019). Les changements globaux sont un défi majeur à considérer dans la planification d'aménagement forestier. C'est pourquoi il est crucial de mettre en évidence les relations entre les pratiques sylvicoles et les épidémies de TBE afin d'adapter les systèmes sylvicoles aux conditions de la forêt boréale.

1.2 État des connaissances

1.2.1 Tordeuse des bourgeons de l'épinette

Les écosystèmes boréaux sont adaptés aux perturbations naturelles. En effet, les espèces ont développé des stratégies pour maintenir le renouvellement des peuplements, la distribution spatiale et l'abondance des espèces (Johnstone *et al.* 2016). La sévérité, la fréquence et l'intervalle entre les perturbations naturelles peuvent aussi influencer la densité, la composition, la structure ainsi que la résistance des peuplements à d'autres perturbations (McCullough *et al.* 1998; Peh *et al.* 2015; Bergeron *et al.* 2017).

Généralement, le feu est la principale perturbation qui touche la forêt boréale d'Amérique du Nord (National Forestry 2017). En 2018, cette perturbation naturelle a touché 62 529 hectares de la forêt québécoise (National Forestry 2017). Toutefois, les épidémies d'insectes restent la perturbation naturelle causant le plus de ravage sur l'ensemble du territoire (Figure 2) (MacLean 2004; Ressources naturelles Canada 2018b). En 2017, cette perturbation a touché 7,1 millions d'hectares de forêt, pour atteindre 9,6 millions d'hectares en 2019 (MFFP 2019). Généralement, les épidémies de la TBE sont cycliques et surviennent tous les 25 à 40 ans (Royama 1984; Royama *et al.* 2005; Morin *et al.* 2008; Navarro *et al.* 2018a). Toutefois, en Amérique du Nord au courant des derniers siècles, la fréquence, la sévérité ainsi que la répartition spatiale des épidémies de TBE ont été modifiées (MacLean 2004; Navarro *et al.* 2018b). Ces changements peuvent être expliqués par l'altération de la répartition spatiale d'arbres hôtes, de la fréquence des feux par les changements climatiques (Blais 1983; Morin *et al.* 2008; Bouchard et Auger 2014; Navarro *et al.* 2018c). Les

épidémies de TBE sont des acteurs importants dans la dynamique des peuplements (voir Figure 1.2) (Baskerville 1975). La défoliation grave a pour effet de réduire la croissance des arbres et plusieurs années successives de défoliation peuvent causer la mort des individus (Ressources naturelles Canada 2012; Chabot *et al.* 2013; Ressources naturelles Canada 2016c). L'augmentation du taux de mortalité des arbres matures, en phase épidémique, permet une ouverture de la canopée ce qui favorise la croissance de la régénération et contribue aux changements de la structure d'âge des peuplements (Kneeshaw *et al.* 2011; Chabot *et al.* 2013).



Figure 1.2. Vue aérienne d'un peuplement affecté par la TBE sur la Côte-Nord. Janie Lavoie, 2018

L'intensité et l'impact de la défoliation à l'échelle de l'arbre varient selon certaines caractéristiques en lien avec le peuplement, comme la composition et la densité, mais aussi selon les caractéristiques spécifiques à l'arbre, comme l'espèce, la hauteur, l'emplacement et la proximité des autres arbres (Ruel *et al.* 2000; Morin *et al.* 2008; Ressources naturelles Canada 2012; MFFP 2014; Johns *et al.* 2019; Pureswaran *et al.* 2019). D'abord, la TBE affecte principalement le sapin

baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill), suivi de l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) et finalement l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) (Hennigar *et al.* 2008). Le sapin baumier est l'espèce hôte principale puisque l'arrivée du feuillage annuel est synchronisée avec l'émergence des larves (Chabot *et al.* 2013; Fuentealba *et al.* 2017). Ensuite, la TBE se nourrit principalement d'arbres matures puisque le feuillage des jeunes individus est composé d'une plus forte concentration de certains éléments, comme les tannins, qui réduit leur qualité nutritive (Bauce *et al.* 1994; Bergeron *et al.* 1995; Deslauriers *et al.* 2018). C'est pour ces raisons, en plus d'avoir une plus grande valeur économique, que les efforts en recherche sont principalement axés sur les effets et les conséquences de la TBE sur les arbres matures.

Bien que l'insecte préfère les arbres matures, des études récentes démontrent que la régénération peut aussi être affectée sévèrement lors d'une épidémie (voir Figure 1.3) (e.g. Cotton-Gagnon 2017; Lavoie *et al.* 2019; Nie *et al.* 2019). Malgré le manque de connaissances au sujet des facteurs qui influencent la défoliation de la régénération, quelques études ont confirmé une différence de défoliation selon la hauteur des semis, la composition en essence et la densité du peuplement mature (Ruel et Huot 1993b; Bognounou *et al.* 2017; Nie *et al.* 2018). De plus, Swaine (1933) a démontré que les semis en sous-couvert et en condition ombragée ont une moins grande résistance à la défoliation et subissent plus de mortalité.

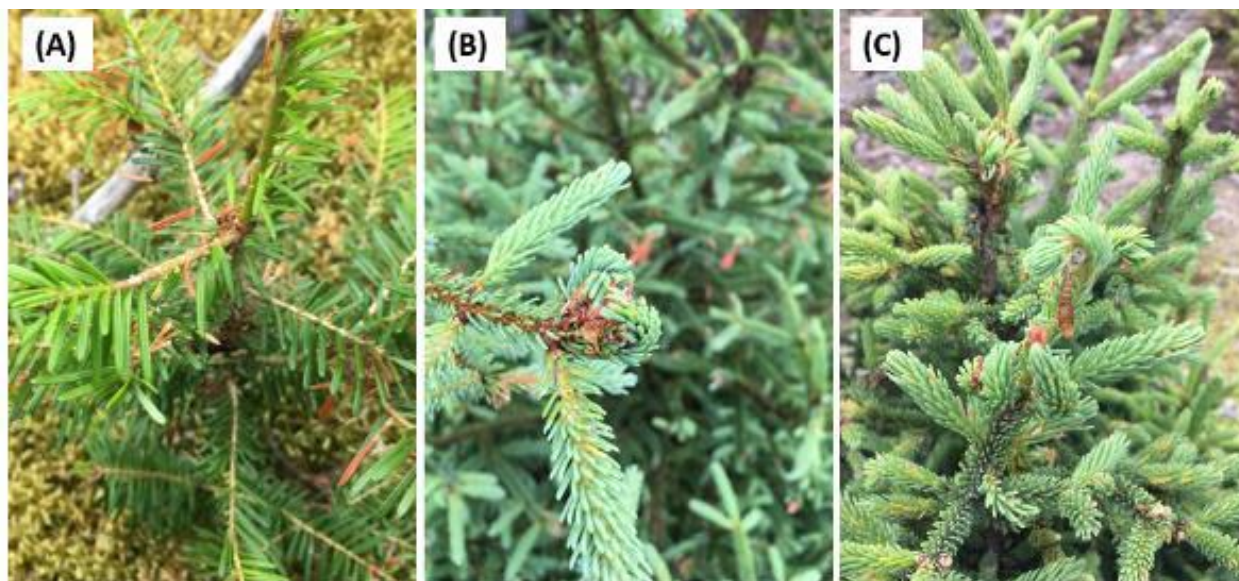


Figure 1.3. État de la défoliation de la régénération de sapin baumier (A) et de l'épinette noire (B-C). Janie Lavoie, 2017

Les régimes des perturbations naturelles sont complexes, varient à différentes échelles et incluent l'interaction entre plusieurs éléments. L'étude de l'impact de la TBE sur la régénération est encore à son début et beaucoup de questions restent encore à aborder pour mieux comprendre la vulnérabilité des semis aux épidémies. En somme, avec l'importance de la régénération dans la pérennité des écosystèmes forestiers, l'ajout de connaissances dans ce domaine doit faire partie des priorités afin de prédire la réponse de la forêt à cette perturbation, spécialement dans un contexte de changement climatique où les régimes des perturbations naturelles seront modifiés (Gauthier *et al.* 2014; Gauthier *et al.* 2015).

1.2.2 Aménagement forestier

L'exploitation forestière est une perturbation anthropique majeure qui joue un rôle dans la dynamique forestière (Gauthier *et al.* 2008). Le secteur forestier a une place importante dans

l'économie fédérale et provinciale notamment par à la mise en valeur des produits sylvicoles. En 2017, le secteur forestier a fourni un revenu public fédéral de 1,5 milliard de dollars et un revenu provincial de 0,3 milliard de dollars (National Forestry 2017). De plus, au Québec en 2017, ce secteur a fourni plus de 58 000 emplois (Ressources naturelles Canada 2018a). Au courant du dernier siècle, la demande en produits forestiers a augmenté, ce qui causa l'intensification des exploitations sylvicoles. Entre 1990 et 2017, plus de 24 millions d'hectares de forêt canadienne ont été récoltés, dont 86% en utilisant la méthode de coupe totale (National Forestry 2017). Le faible coût opérationnel ainsi que son haut rendement expliquent l'utilisation massive de cette technique, comparativement aux autres pratiques sylvicoles comme les coupes partielles.

À long terme, l'utilisation de la coupe totale a eu comme effet de réduire la complexité des peuplements, notamment par la standardisation de l'âge des arbres, l'uniformisation de la composition des peuplements et la raréfaction de peuplements matures (Gauthier *et al.* 2008; Jetté *et al.* 2008; Larouche *et al.* 2013a; Nolet *et al.* 2017). De plus, la fragmentation et la dégradation des habitats engendrent la perte de productivité des écosystèmes forestiers (Fahrig 2003; Fischer et Lindenmayer 2007).

La durabilité des pratiques sylvicoles est compromise en raison des effets négatifs qu'elles ont sur l'ensemble des processus écologiques des écosystèmes. C'est pourquoi l'aménagement forestier écosystémique (AFE) a été mis en place. Cette nouvelle approche consiste à réduire les contrastes entre les peuplements aménagés et les peuplements naturels, en se basant sur les perturbations naturelles spécifiques à chacun des écosystèmes. Ainsi, les processus écologiques qui suivent la coupe partielle se rapprocheront davantage de ceux qui accompagnent les perturbations naturelles

(Gauthier *et al.* 2009). L'AFE répond aux objectifs du développement durable en promouvant la résilience, la résistance et l'intégrité des écosystèmes grâce à l'utilisation de traitements sylvicoles durables (voir Figure 1.4) (Montoro Girona *et al.* 2016; Montoro Girona *et al.* 2017). Les coupes partielles font partie des nouveaux traitements sylvicoles qui ont été mis en place et qui permettent d'atteindre les objectifs d'aménagement durable des forêts, entre autres par le maintien des fonctions des écosystèmes (Bose *et al.* 2014; Montoro Girona 2017). La productivité des peuplements et leur vulnérabilité aux perturbations naturelles sont des facteurs clés pour l'industrie forestière. L'ajout de connaissances au sujet des éléments responsables de leur modification doit faire partie des priorités afin de permettre une exploitation durable de cette ressource.

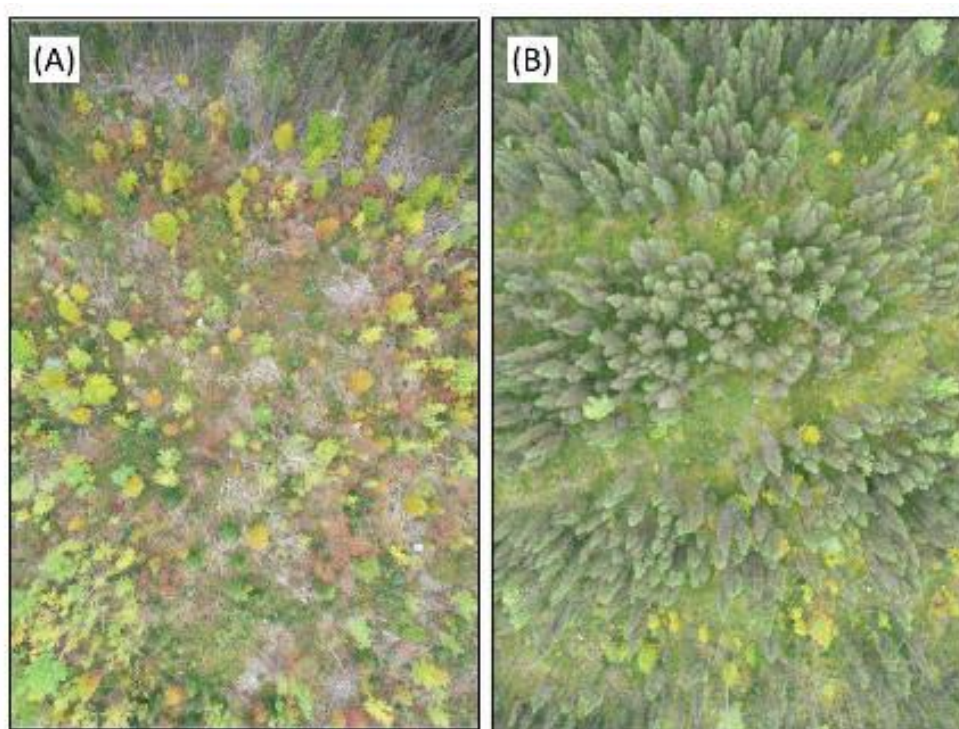


Figure 1.4. Vue aérienne d'une coupe totale (A) et d'une coupe partielle (B). Janie Lavoie, 2018

Quelques recherches ayant pour but l'évaluation des effets de la coupe partielle ont permis d'observer plusieurs aspects, tels que le maintien d'une structure d'âge inéquienne des peuplements (Archambault et al. 2003), l'effet sur la croissance radiale des arbres résiduels chez l'épinette noire (Pamerleau-Couture *et al.* 2015; Montoro Girona *et al.* 2017; Lemay *et al.* 2018; Montoro Girona *et al.* 2018b), leurs implications dans la conservation d'une quantité de bois mort suffisante pour le maintien de la biodiversité qui lui est associée (Fenton et al. 2013), les pertes occasionnées par le chablis (Ruel 1995; Larouche *et al.* 2007; Riopel *et al.* 2010; Montoro Girona *et al.* 2019) et plusieurs éléments qui touchent la régénération (Raymond 1998; Ruel *et al.* 2000; Thiffault *et al.* 2004; Man *et al.* 2008; Montoro Girona *et al.* 2018b). Toutefois, beaucoup d'aspects restent à découvrir. En somme, les coupes partielles permettent de conserver une quantité suffisante d'arbres matures pour la production de graines, de maintenir un couvert forestier continu, de modifier le patron de déplacements du vent, de promouvoir la biodiversité et de garantir un rendement soutenu pour l'industrie forestière. Afin d'optimiser la réussite de l'implantation de l'aménagement durable de la forêt, il est important d'augmenter les connaissances au sujet des différences entre les traitements sylvicoles utilisés, surtout au niveau de leurs effets sur la régénération. Cela facilitera les prises de décision qui touchent les types de coupes à appliquer.

1.2.3 Nouveaux outils et technologies en foresterie

Aujourd'hui, une explosion technologique est en cours. La création et l'application de nouveaux outils seront révolutionnaires dans le domaine de la foresterie. La télédétection est une technique qui permet, entre autres, de déterminer la productivité des parcelles de terres agricoles et de faire des inventaires de la végétation (Khare et al. 2019). Dans le domaine de la foresterie, l'utilisation

de la télédétection permet d'effectuer des inventaires efficaces de haute résolution et de suivre le changement des peuplements, ce qui facilite la gestion des forêts (Ressources naturelles Canada 2016b). Dans le contexte d'épidémie de la TBE, l'information obtenue par imagerie multispectrale permet d'identifier les niveaux de défoliation des peuplements (voir Figure 1.5). Celle-ci permet de prendre des images à différentes longueurs d'ondes. De ces photos, un indice de végétation par différence normalisée (NDVI) est créé en examinant la productivité primaire par comparaison entre l'émission de lumière visible réfléchi (VIS) et la lumière proche infrarouge (PIR) (Dubois 2003). Cette technique s'avère être une alliée importante pour la recherche dans le secteur forestier. Elle peut être utilisée pour faciliter l'acquisition de données importantes comme le potentiel de productivité des peuplements, la détection de maladies, la composition des peuplements et plus encore (Ressources naturelles Canada 2016a).



Figure 1.5. Survol expérimental par drone pour la création de l'indice de végétation des peuplements. Janie Lavoie, octobre 2018

1.3 Objectifs et hypothèses

L'objectif principal du projet est d'évaluer l'impact de la TBE sur la régénération dans deux types de peuplement, soit des peuplements purs d'épinette noire et des peuplements mixtes (dominés par l'épinette noire (> 75 %) et codominés par le sapin (> 25 %)) ayant subi différents types de coupes (coupe totale et coupe partielle), dans la région de la Côte-Nord. Pour ce faire, le taux de défoliation global du feuillage des semis a été évalué en fonction des caractéristiques des peuplements : (i) type de peuplement et (ii) le type de coupe. Ensuite, la défoliation a été évaluée selon les caractéristiques propres aux semis soit (iii) l'espèce, (iv) la localisation spatiale et (v) la hauteur. Finalement, la défoliation des peuplements a été déterminée selon (vi) les caractéristiques des peuplements en utilisant les indices de végétation et la défoliation globale des arbres matures.

Les hypothèses de l'étude sont :

- (i) En raison d'une plus grande abondance de sapin, la concentration de ressources alimentaires pour la TBE sera plus abondante dans les peuplements mixtes d'épinette et de sapin que dans les peuplements purs d'épinette noire, ce qui engendrera une plus forte défoliation de la régénération (Su *et al.* 1996).
- (ii) Les semis des peuplements ayant subi la coupe totale seront plus défoliés puisque dans cette condition, la faible présence de forêt résiduelle ne permettra pas une protection suffisante offerte par les arbres matures. Par conséquent, cette condition occasionnera un plus grand taux de défoliation de la régénération qu'en contexte de coupes partielles (Nealis et Régnière 2004).

- (iii) La défoliation des semis variera selon l'espèce. Les semis de sapin seront plus affectés que les semis d'épinette noire, en raison de leur synchronisme phénologique avec l'émergence des larves de TBE (MacLean 1980).
- (iv) La distance des semis aux peuplements résiduels aura un rôle dans le taux de défoliation du feuillage de la régénération. Les semis près de la forêt mature (coupe totale) et présents à l'intérieur des bandes résiduelles (coupe partielle) seront moins affectés par la TBE en raison de la protection offerte par les arbres matures via l'interception des larves avant qu'elles atteignent la régénération (Bouchard *et al.* 2018).
- (v) Les semis plus grands auront un taux de défoliation plus élevé puisqu'ils ont une plus grande surface foliaire qui permet d'intercepter les larves de la TBE, ce qui occasionne un effet de protection pour les plus petits semis (Régnière et Fletcher 1983).
- (vi) La défoliation des arbres matures diffèrera selon le type de peuplement. Le stress occasionné par la défoliation réduit l'activité chlorophyllienne, donc, les arbres moins défoliés auront des valeurs de NDVI plus élevées que ceux ayant subi de sévères défoliations (Taiz *et al.* 2015). Ainsi, les peuplements purs auront des valeurs supérieures de NDVI que les peuplements mixtes et seront moins affectés par la TBE.

CHAPITRE II

DOES THE TYPE OF SILVICULTURAL PRACTICE INFLUENCE SPRUCE BUDWORM DEFOLIATION OF SEEDLINGS?

Janie Lavoie¹, Miguel Montoro Girona^{2,3}, Guillaume Grosbois^{2,4} and Hubert Morin¹

¹ Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, 555 boul de l'Université, Chicoutimi, QC G7H 2B1, Canada

² Institut de Recherche sur les Forêts, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Campus of Amos, 341 Rue Principal Nord, Amos, QC J9T 2L8, Canada

³ Restoration Ecology Research Group, Department of Wildlife, Fish and Environmental Studies, Swedish University of Agricultural Sciences (SLU), Skogsmarksgränd, 907 36 Umeå, Sweden

⁴ Dept. Aquatic Sciences and Assessment, Swedish University of Agricultural Sciences (SLU), P.O. Box 7070, SE-750 07 Uppsala, Sweden

2.1 Abstract

In 2018, more than 8 Mha was affected by spruce budworm [*Choristoneura fumiferana* (Clem.)] (SBW) in Quebec (Canada). Many studies addressed factors involved in defoliation caused by SBW on mature stands, while factors involved in defoliation of the regeneration are neglected. However, during the last decades, intensive forest exploitation practises in Canadian boreal forests has provided a large surface composed by trees at young development stage. Regeneration is a major topic in Forest Ecology because it represents the future forests. To evaluate the impact of stand type, harvesting methods and natural factors (regeneration species, spatial location and height) on the defoliation sustained by regeneration, 20 stands were sampled on the North Shore region of Quebec (Canada). The results show that regeneration of mixed stand, regeneration in clearcutting, balsam fir regenerations and taller regenerations are more defoliated. This study demonstrated that harvesting methods influence defoliation severity of regeneration. With climate change, intensity and severity of SBW outbreaks are expected to increase, and thus our results will help future forest management strategies to select harvesting methods that will mitigate defoliation intensity of conifer seedlings during insect outbreak periods.

2.2 Introduction

Natural and anthropic disturbances are key elements in forest ecosystem dynamics, structure, and composition (Seidl *et al.* 2017; Montoro Girona *et al.* 2018a; Labrecque-Foy *et al.* 2020). Fire, windthrow, and insect outbreak are the most common natural disturbances in the boreal forest (Ulanova 2000; De Grandpré *et al.* 2018b; Ressources naturelles Canada 2018c). Although human

activities, such as oil and gas extraction and hydroelectric development, also affect the boreal forest, the main disturbance remain forest harvesting (Schindler et Lee 2010; Gauthier *et al.* 2015). The boreal forest covers 14% of the world land area and provides more than 33% of the world's harvested timber; sustainable forest management of this biome is vital (Ressources naturelles Canada 2018c). The immediate challenge, therefore, is to balance forest harvesting, biodiversity conservation, and climate change uncertainties for this biome (Ressources naturelles Canada 2018c).

Insect outbreaks and harvesting are major drivers within forest landscapes because of their major ecological and economic consequences. Spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clem); SBW) outbreaks represent the most important natural disturbance in terms of affected area—even more than fire—in the eastern North American boreal forest (Blais 1983). In 2019, more than 9 million ha of the boreal forest in Quebec (Canada) was affected by a SBW outbreak (MFFP 2019), an areal extent equivalent to the area of the state of Maine (USA). Forest damage occurs when SBW larvae feed repeatedly on the annual foliage of mature balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.), white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss.), and black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP), which leads to radial growth suppression and tree mortality (Blais 1958; Blais 1962; MacLean 1980). SBW is therefore responsible for marked losses in forest productivity with an important effect on economic activities.

The last decades have been marked by a heightened global demand for wood and wood products. In response, harvesting practices have intensified and this anthropogenic pressure on the boreal forest has increased (Jetté *et al.* 2008; Montoro Girona 2017). Between 1990 and 2016, the

harvested area within Canada reached 24 million ha, of which more than 20 million ha (83%) was harvested using clearcutting methods (National Forestry 2017). Consequently, much of the North American boreal forest currently exists at an early developmental stage. Stand renewal is key to ensuring the persistence of forest ecosystems, and the establishment of regeneration can be compromised by the loss of seed-trees owing to high rates of tree mortality.

With a high harvest volume and low operational costs, clearcutting represents the most widely applied harvest practice in the Canadian boreal forest. Clearcutting, however, leads to a simplified stand structure, a decline in habitat diversity, an increase in landscape fragmentation, and a decrease in stand productivity (Fischer et Lindenmayer 2007; Puettmann *et al.* 2015). To reduce the negative effects of clearcutting, ecosystem-based management has developed and proposes partial cutting as alternative harvesting approach within the boreal forest. Partial cutting attempts to reduce differences between natural and managed ecosystems to ensure ecosystem integrity, biodiversity conservation, and long-term sustainability (Gauthier *et al.* 2009; Montoro Girona *et al.* 2016; Montoro Girona 2017). Partial cutting involves harvesting a lower volume of timber, limiting the number and size of openings in the canopy. This practice helps shade-tolerant species, as black spruce and balsam fir, to establish in the understory (Montoro Girona 2017). The effects of harvesting intensity on radial growth response, tree mortality, and tree regeneration success are well studied (Pamerleau-Couture *et al.* 2015; Montoro Girona 2017); however, no studies have yet documented the effects of silvicultural practices on seedling defoliation.

Although SBW prefers mature trees, recent studies confirm that regeneration can experience defoliation in cases where mature trees are severely affected (Cotton-Gagnon *et al.* 2018; Lavoie

et al. 2019). On the other hand, information remains limited regarding the susceptibility and vulnerability of conifer seedlings to SBW and the factors affecting defoliation intensity. This lack of information is present despite regeneration being the main mechanism of tree stand renewal (Morin et Laprise 1997). Seedling defoliation can be affected by several ecological factors, including tree species, stand type, stand density, height class, and seedling spatial distribution. An improved understanding of the factors that affect the defoliation of regeneration is vital for ensuring the sustainable management of the boreal forest. Under global change scenarios, SBW outbreaks are likely to increase in severity and frequency, thereby affecting tree mortality. Therefore, understanding the effects of SBW on regeneration in North American boreal forests must be a priority (Candau et Fleming 2011; Navarro 2013; Seidl *et al.* 2017).

Given the lack of research involving the interaction of multiple disturbances, we investigated the effect of harvesting methods on the severity of SBW-related defoliation severity on conifer regeneration in the eastern Canadian boreal forest. We aimed specifically to measure the defoliation of balsam fir and black spruce seedlings, on the basis of stand characteristics attributes, in relation to stand type (pure black spruce stand or mixed black spruce–balsam fir stand), harvesting method (partial cutting or clearcutting), and seedling characteristics (species, spatial localisation, and height class). We predicted that (1) the higher balsam fir density in mixed stand will increase defoliation of the regeneration, (2) the lower overstory density of the clearcutting stands will increase seedlings defoliation, (3) as the most susceptible and vulnerable species, balsam fir regeneration will experienced higher defoliation, (4) Seedlings inside the residual strip (within partial cutting) or nearer mature stand (within clearcutting) would experience less defoliation

because of the protection effect offers by mature trees and (5) taller seedlings are expected to experience higher defoliation than smaller seedlings.

2.3 Material and methods

2.3.1 Study area

We conducted our study in the boreal forest of the North Shore region in Quebec (Canada). The study area extended from 49.9°N to 49.7°N and 69.8°W to 69.5°W, covering 588 km² in the black spruce–feather moss bioclimatic domain (Saucier *et al.* 1998) (Figure 2.1). In 2019, the North Shore region was the most SBW-affected region in Quebec in terms of area with more than 3.6 million ha damaged, which is 0.7 million ha more affected than in 2014 (2.9 million ha) (Figure 2.1B) (MFFP 2015; MFFP 2019). The study region has been intensively managed over the last decades, 48 493 km² of the forest surface was harvested which represent 55% of the area subjected to forestry exploitation in this region. Clearcutting has been the main harvesting method in these exploited regions (Bureau du forestier en chef 2015) (Figure 2.1C-D). Regional climate is subhumid subpolar with a short growing season of the vegetation (140 days) (Rossi *et al.* 2011), an annual mean temperature between -2.5 and 1.0 °C (Morneau et Landry 2007), and average annual precipitation ranges between 1200 and 1300 mm (MDDELCC 2018). At the sites, the average slope is 8%, surface deposits are mainly thick glacial till, and rocky outcrops are composed with high concentration of gneiss (Robitaille et Saucier 1998).

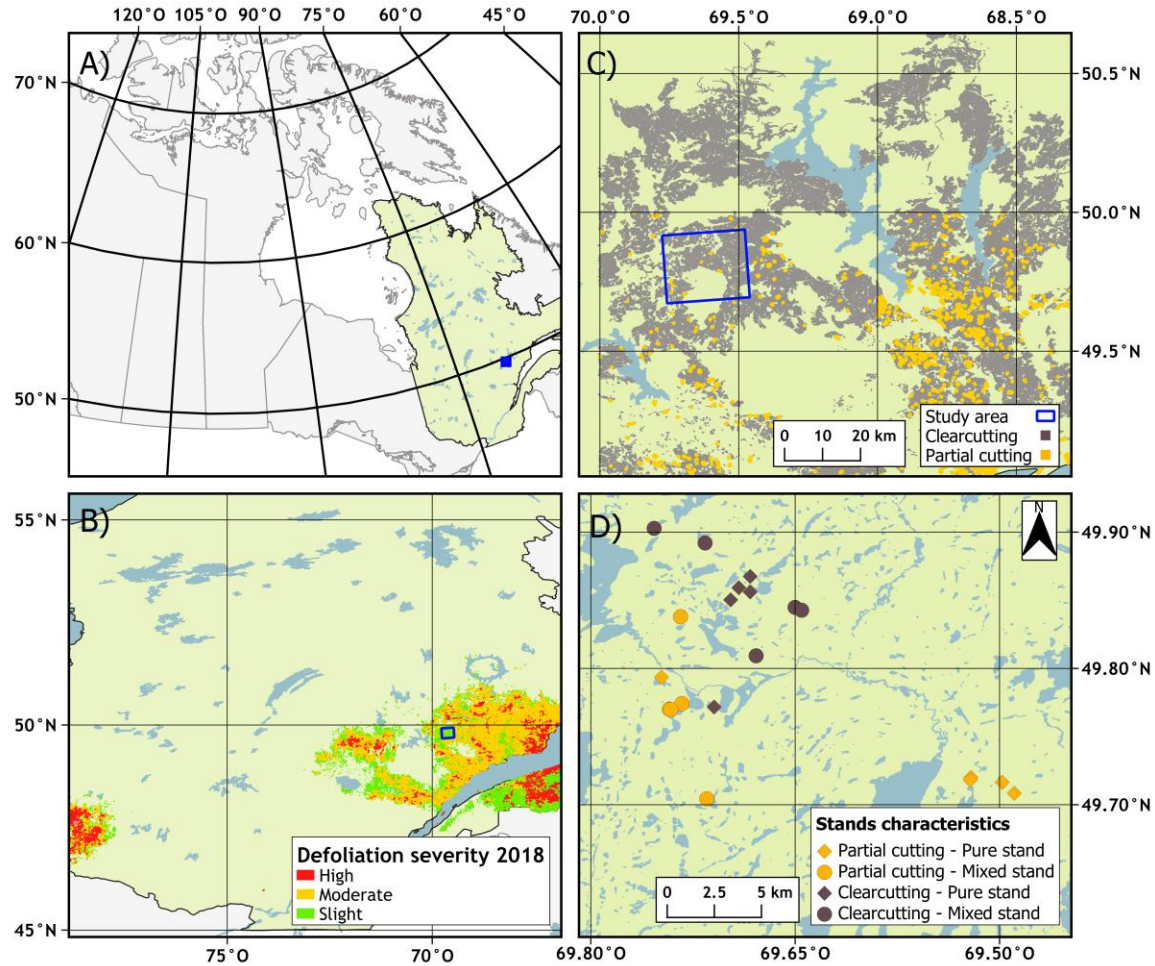


Figure 2.1. (A) Study area in the province of Quebec, Canada; (B) SBW defoliation severity in 2018 based on aerial survey data (MFFP 2018a) in the North Shore region of Quebec; (C) Harvesting methods used in the study area (MFFP 2018b); (D) Location of experimental plots; stands were selected according to stand characteristics, i.e., stand type as pure black spruce (diamonds) or black spruce–balsam fir mixed (circles) stands, and harvesting method, i.e., clearcutting (grey) or partial cutting (orange)

2.3.2 Experimental Design

We selected 20 sites within an area that was recently affected by SBW. Our selection relied on the forest inventory data of the Quebec Ministry of Forestry, Wildlife, and Parks (Gouvernement du Québec 2016; MFFP 2017) and two main criteria: 1) stand type and 2) harvesting method (Figure

2.1). We selected two stand types on the basis of species composition: pure and mixed forests. Pure stands contain black spruce covering $\geq 75\%$ of the basal area. Mixed stands include black spruce representing at least 50% of the stand basal area and balsam fir as a codominant species with at least 25% of the stand basal area (Figure S1). The selected harvesting methods were clearcutting and partial cutting. Within each stand type, we selected five replications for each harvesting method. All study sites had been harvested between 2000 and 2008. We also selected one untreated stand per site as a control plot. We undertook an exhaustive exploration of the study area before our data collection to ensure stand homogeneity among the selected study sites and to confirm the accuracy of our selection criteria.

2.3.3 Measurements and Data Compilation

To ensure a similar level of outbreak severity between both harvesting methods, we evaluated the overall defoliation of mature trees at each site. For these measurements—all sampling occurred in the summer 2018—we randomly selected 30 mature trees and then estimated the percentage of defoliated needles over total foliage (Figure 2.3). To improve the accuracy of the results, we also conducted a complementary evaluation using the physical status of the trees on the basis of the radiance of the solar radiation fraction absorbed by plants during photosynthesis. In October 2018, a Matrice 210 aircraft (DJI, Shenzhen, China, 2017) imaged 150 m² of each plot at 90 m from the ground with a camera model ZenMuse X4S (DJI, Shenzhen, China, 2016). To acquire multispectral images, we used a RedEdge 3 multispectral camera (MicaSense, Seattle, USA, 2015) with five spectral bands: blue (475 nm), green (560 nm), red (640 nm), near infrared (NIR; 840 nm), and red edge (717 nm). We used untreated control plots to generate a normalized difference vegetation

index (NDVI); the index is based on differences in the spectral response between near infrared (NIR) and red (R). The NDVI value ranged between -1 and +1, where 0 corresponds to bare ground without vegetation and 0.9 indicates the highest possible density of healthy vegetation (NASA 2000). When foliage is healthy, vegetation absorbs more visible light and reflects a large percentage of NIR light, which explains the high ratio. In contrast, unhealthy vegetation reflects a greater amount of visible light than NIR (Taiz *et al.* 2015). This index is defined as (Rouse *et al.* 1974):

$$NDVI = \frac{NIR - R}{NIR + R}$$

Multispectral image processing was performed using Agisoft Photoscan (Agisoft 2018). We used an average of 1 250 images per stand (250 per spectral band) to produce multi-band ortho-imagery. To simplify the analyses, we randomly selected 36 mature trees per site (total = 720 trees) with ArcGIS (ArcGIS 2012). For all trees, NDVI values were computed for each pixel, and we calculated the average value per tree using RStudio 1.2.5 software (R Development Core Team 2016).

We undertook an inventory of seedlings after the seasonal SBW defoliation of 2018. We established a 20 m² rectangular control plot (10 m × 2 m) in each untreated stand (Figure 2.2). Within clearcutting sites, we set up two 60 m² rectangular plots (30 m × 2 m) within the harvested area. In partial cutting stands, we established a 60 m² rectangular plot (30 m × 2 m) in the harvested area for each study site.

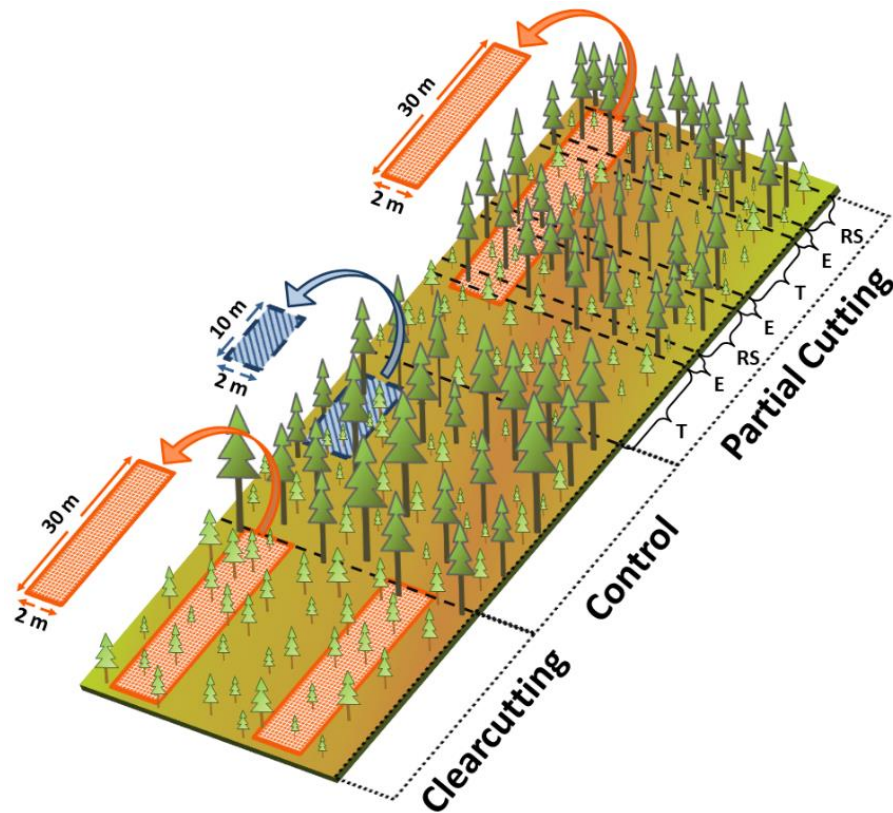


Figure 2.2. Schematic representation of a sampling plot in clearcutting, control, and partial cutting stands. Positions are defined as: T = trail, E = edge and RS = residual strip. The blue and orange rectangles represent the sampling plot in the control (20 m²) and the cutting (60 m²) areas, respectively. Janie Lavoie, 2020

We measured each conifer seedling located within the established plots during summer 2018 (after the seasonal SBW defoliation). We recorded species, height, and the existing cumulative defoliation (Table 2.1). Cumulative defoliation, as a measure of the severity of SBW-related defoliation, was evaluated as the percentage of defoliated needles over total foliage (Figure 2.3) (Hunter 1990). We divided height measurements into five classes: (1) 0–14.9 cm, (2) 15–29.9 cm, (3) 30–44.9 cm, (4) 45–100 cm, and (5) ≥ 101 cm.

We also recorded the spatial location of each seedling. For all seedlings within the clearcutting plots, we measured the distance between the seedling and the mature stand. We defined distance classes in the clearcutting plots as near (residual stand ≤ 10 m distance from seedling to stand), intermediate (10.1–20.0 m), and distant (20.1–30.0 m). To represent the spatial heterogeneity of partial cutting stands, we sampled seedlings from the locations identified as: trail (T), edge (E), and residual strip (RS).

Table 2.1. Seedling characteristics by species, height, and spatial location. Spatial locations within clearcutting plots correspond to distance (C = control, N = near, I = intermediate, and D = distant) and position element (C = control, T = trail, E = edge and RS = residual strip) refers to partial cutting plots

Harvesting method	Stand type	Seedling species	Number of seedlings	Height (cm)					Spatial location (Distance/Position)			
				0–14.9	15–29.9	30–44.9	45–100.0	≥100.1	C/C	N/T	I/E	D/RS
Clearcutting	Pure black spruce stand	Black spruce	684	4	60	103	194	323	158	184	178	164
		Balsam fir	36	0	0	4	4	28	4	3	19	10
		Total	720	4	60	107	198	351	162	187	197	174
	Mixed stand	Black spruce	490	12	64	76	110	228	113	138	150	89
		Balsam fir	407	37	84	55	49	182	124	112	80	91
		Total	897	49	148	131	159	410	237	250	230	180
	Total		1617	53	208	238	357	761	399	437	427	354
	Partial cutting	Pure black spruce stand	Black spruce	2134	667	759	350	246	112	221	1118	530
Balsam fir			377	70	133	47	53	74	140	76	67	94
Total			2511	737	892	397	299	186	361	1194	597	359
Mixed stand		Black spruce	482	46	131	89	92	124	88	146	123	125
		Balsam fir	429	49	84	79	75	142	91	125	70	143
		Total	911	95	215	168	167	266	179	271	193	268
Total		3422	832	1107	565	466	452	540	1465	790	627	

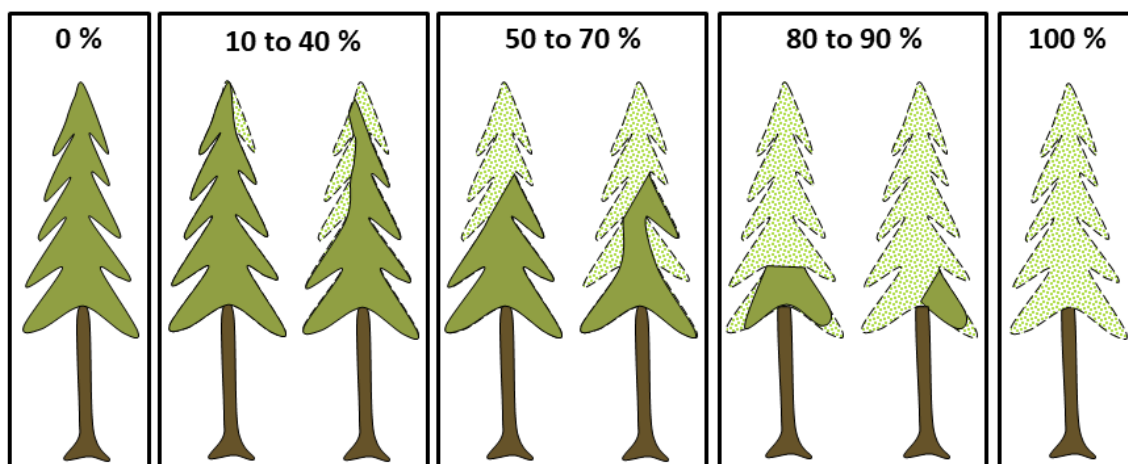


Figure 2.3. Methodology used to estimate the cumulative defoliation (adapted from **(Lavoie et al. 2019)**). Defoliation varied between 0% to 100%; light green branches represent defoliation and dark green branches represent unaffected foliage. Janie Lavoie, 2020

2.3.4 Data Analysis

We conducted a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) based on a Euclidian distance matrix (Anderson 2001). PERMANOVA analysis evaluated the effects of stand type, harvesting method, species, height, spatial location (distance or position), and their interactions on seedling defoliation. We compared NDVI between stand types and harvesting method. When factors were significantly dissimilar ($p < 0.05$), we ran post hoc permutational t -tests to highlight pairwise differences among levels. The analyses were performed on Type II sum of squares with 199 permutations of residuals under a reduced model using Primer 6.1.16 (PRIMER-E 2013). These criteria are recommended when the design is unbalanced (Langsrud 2003).

We conducted separate tests for each seedling species to reduce the overestimation of black spruce defoliation induced by high balsam fir defoliation. We also ran separate analyses for the spatial distribution of seedling to evaluate the distance effect (clearcutting) and the position effect (partial cutting) because of the differences in the post-harvesting stand structures.

2.4. Results

2.4.1 Effect of stand type and harvesting method on stand defoliation

We evaluated stand defoliation through NDVI and the overall defoliation of mature trees. NDVI values differed according to stand type (Table 2.2a; Figure S2A). When mature tree experienced lower defoliation, the NDVI ration is higher due to the greater absorption of the visible light and higher reflection of the NIR light of the healthy foliage, unlike more affected trees whom reflected higher visible light than NIR leading to lower ratio (Taiz *et al.* 2015). Black spruce stands had significantly higher mean NDVI values (0.70) than mixed stands (0.64; $F_{1,716} = 85.92$, $p = 0.005$). NDVI did not differ between harvesting methods (Figure S2B; mean: 0.62; $F_{1,716} = 0.01$, $p = 0.89$). We identified a significant interaction between the stand type and harvesting method from the NVDI values ($F_{1,716} = 33.08$, $p = 0.005$; Figure S2C). NDVI values also showed that clearcutting pure black spruce stands were less affected (0.72) than pure stands in partial cutting (0.68; $t = 4.59$; $p = 0.005$). NDVI values obtained for mixed stands subjected to clearcutting (0.62) were lower than those obtained for partial cutting stands (0.66; $t = 3.72$; $p = 0.005$).

Similar patterns were observed for overall stand defoliation. Mixed stands had 1.7× greater defoliation than pure black spruce stands, with mean defoliation levels of 66% and 39%,

respectively ($F_{1,381} = 116.83$, $p = 0.005$; Table 2.2b; Figure S3B). Both harvesting methods affected mature trees equally, with a mean defoliation of 47% ($F_{1,381} = 0.01$, $p = 0.73$; Figure S3B). We identified a significant interaction between the stand type and harvesting method for the defoliation of mature trees ($F_{1,381} = 40.84$, $p = 0.005$; Figure S3C). Pure black spruce stands were affected equally by clearcutting and partial cutting, each with a mean defoliation of 39% ($t = 0.63$; $p = 0.515$). Both harvesting methods also had a similar effect on mixed stands, each with a mean defoliation of 66% ($t = 1.54$; $p = 0.1$).

Table 2.2. Results of permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) for the (a) normalized difference vegetation index (NDVI) and (b) overall defoliation of mature trees for stand type, harvesting method, and interaction of stand type $\times$ harvesting method

Factors	df	SS	MS	Pseudo- F	$P(\text{perm})$
a) NDVI					
Stand type	1	0.71009	0.71009	85.924	0.005 ^a
Harvesting method	1	0.0001091	0.0001091	0.013196	0.89
Stand type $\times$ harvesting method	1	0.27339	0.27339	33.081	0.005 ^a
Residuals	716	5.9171	0.0082642		
Total	719	6.9007			
b) Overall defoliation					
Stand type	1	58018	58018	116.83	0.005 ^a
Harvesting method	1	74,431	74.431	0.14988	0.73
Stand type $\times$ harvesting method	1	60850	20283	40.844	0.005 ^a
Residuals	381	189210	496.6		
Total	384	250060			

Notes: Fixed factors: stand type (2 levels); harvesting methods (2 levels). Number of permutations: 199. df: degrees of freedom; SS: sum of squares; MS: mean squares; $P(\text{perm})$: significance; ^a = $p < 0.01$

2.4.2 Effect of stand type and harvesting method on seedling defoliation

The effect on seedlings differed between stand types (Table S1D). Black spruce seedlings were more than twice as affected in mixed stands (23%) than in pure black spruce stands (10%; $F_{1,3666}$

= 79.72; $p = 0.005$; Figure 2.4A), whereas balsam fir seedlings were 1.6× more affected in mixed stands (47%) than in pure black spruce stands (29%; $F_{1,1223} = 69.26$; $p = 0.005$; Figure 2.4B).

Harvesting methods influenced the degree of seedling defoliation (Figure 2.4C–D; Table S1D). For both species of seedling, clearcutting resulted in greater defoliation than partial cutting. Clearcutting also affected black spruce seedlings 3× more (24%) than those in partial cutting (8%; $F_{1,3666} = 7.24$; $p = 0.01$). Balsam fir seedlings were twice as defoliated in clearcutting plots (42%) than partial cutting plots (20%; $F_{1,1223} = 14.93$; $p = 0.005$). Interactions between stand type and harvesting method were not significant for black spruce seedlings ($F_{1,3666} = 2.21$; $p = 0.19$), whereas these interactions were significant for balsam fir seedlings ($F_{1,1223} = 11.13$; $p = 0.005$). Balsam fir seedlings associated with clearcutting presented similar levels of defoliation for both stand types ($t = 1.34$, $p = 0.175$; 54% in pure black spruce stands and 46% in mixed stands). Balsam fir seedlings in clearcutting plots, however, were more affected than balsam fir seedlings in partial cutting plots ($t = 2.69$; $p = 0.015$). Finally, in the partial cutting plots, balsam fir seedlings in mixed stands experienced greater defoliation than in pure black spruce stands ($t = 10.225$, $p = 0.005$; 38% for mixed, 17% for pure black spruce).

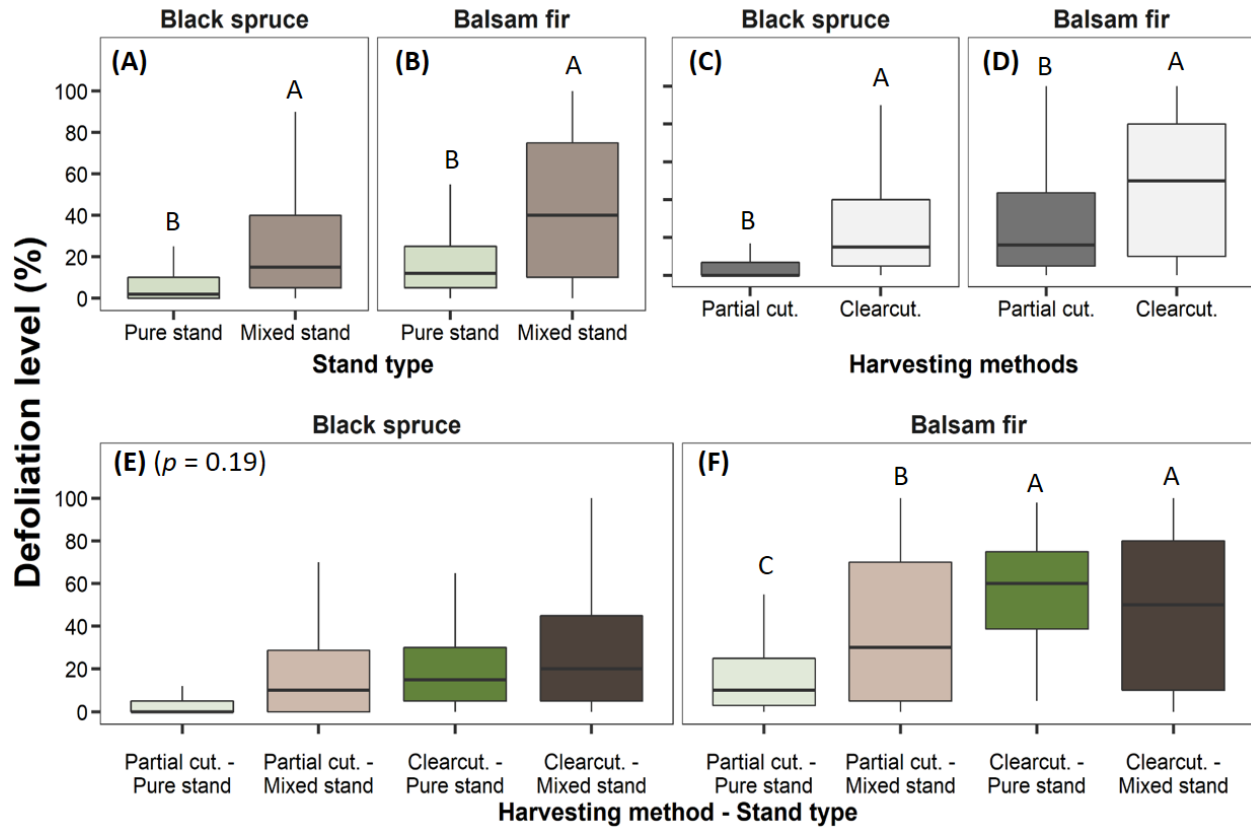


Figure 2.4. Defoliation levels (%) for black spruce and balsam fir seedlings in relation to stand type, harvesting method, and the combined stand characteristics (harvesting method + stand type). Different letters represent significant differences between levels ($p < 0.05$), following $A > B > C > D$

2.4.3 Effect of seedling characteristics on defoliation

Seedling characteristics also influenced the level of defoliation (Table S1). Balsam fir seedlings were 2.7× more defoliated than black spruce seedlings ($F_{1,4925} = 755.26$; $p = 0.01$) —mean defoliation of 35% and 13% for balsam fir and black spruce, respectively.

Seedling defoliation differed between distance classes in the clearcutting plots (black spruce: $F_{3,1166} = 27.83$, $p = 0.005$; balsam fir: $F_{3,435} = 7.75$, $p = 0.005$; Figure 2.5A–D). When we combined stand types, black spruce seedlings within the near, intermediate, and distant classes presented similar

levels of defoliation, with a mean defoliation of 27% ($t = 1.59$, $p = 0.12$). All values were, however, higher than the control (13%, $t = 6.18$, $p = 0.005$). For balsam fir, defoliation with all stand types combined most affected the distant class, at an average defoliation of 59% ($t = 2.35$, $p = 0.02$). Defoliation of balsam fir seedlings in the near class was greater than in the control plots, with mean defoliations of 49% and 38%, respectively ($t = 2.34$, $p = 0.005$). Seedlings within the intermediate class were as affected than seedlings within control plots and near class with a mean defoliation of 44% ($t = 1.49$, $p = 0.165$). For both seedling species, we did not observe an interaction between stand type and distance class (black spruce: $F_{3,1166} = 0.97$, $p = 0.455$; balsam fir: $F_{3,435} = 1.03$; $p = 0.380$).

For both species, when stand types were combined, the seedling defoliation intensity differed between position classes in the partial cutting plots (Figure 2.5E–H; black spruce: $F_{3,2472} = 16.558$, $p = 0.005$; balsam fir: $F_{3,790} = 7.79$, $p = 0.005$). Black spruce seedlings in the residual strip experienced the highest defoliation (average 14%, $t = 2.78$, $p = 0.01$). Seedlings in the control and edge zones experienced equal levels of defoliation (10% and 9%, respectively, $t = 0.38$, $p = 0.73$), although at levels higher than for seedlings in the trail zone (5.5%, $t = 2.80$, $p = 0.005$). Balsam fir seedlings in the residual strip had higher levels of defoliation than in the other position zones (35%, $t = 2.25$, $p = 0.035$), except for trail (32%; $t = 0.95$, $p = 0.355$). Balsam fir seedlings in the trail and edge zones were equally affected (32% vs 27%, respectively, $t = 1.47$, $p = 0.155$). All positions in the partial cutting plots experienced greater defoliation than the control zone (19%, $t = 3.02$, $p = 0.015$). The interaction between stand type and position classes affected black spruce seedling defoliation (black spruce: $F_{3,2472} = 3.92$, $p = 0.005$; balsam fir: $F_{3,790} = 3.92$, $p = 0.02$). For all

position classes, black spruce seedlings in pure black spruce stands had lower levels of defoliation than those in the mixed stands (6% vs 19%; $t = 15.01$, $p = 0.005$; Figure 2.5G). A similar observation is possible for balsam fir seedlings excepted for seedlings in the residual strip of pure stands which experience similar defoliation as seedling within mixed stand located in the control and in the edge (27% vs 29% vs 35%; $t = 1.75$, $p = 0.06$; Figure 2.5H).

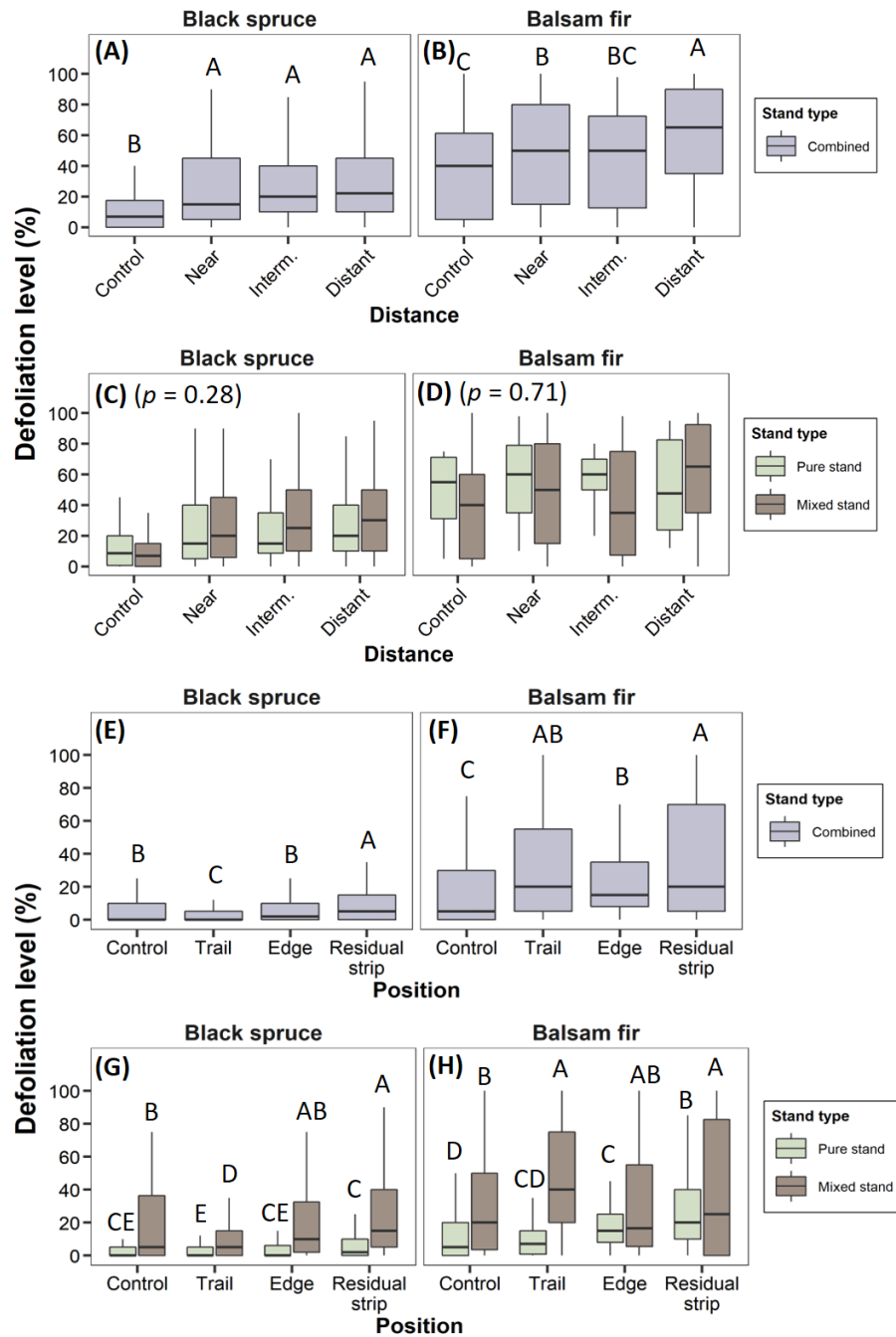


Figure 2.5. Defoliation levels (%) of black spruce and balsam fir in clearcutting plots in relation to (A–D) seedling distance from mature stands for all black spruce (A) and balsam fir (B) stand types combined, as well as for different stand types (C–D). Defoliation levels (%) of black spruce and balsam fir within partial cutting plots in relation to seedling position for all black spruce (E) and balsam fir (F) stand types combined, as well as for different stand types (G–H). Different letters represent significant difference between levels ($p < 0.05$), following $A > B > C > D$

We observed a positive correlation between defoliation level and height class for both species (Figure 2.6; black spruce: $F_{4,3666} = 321.76$, $p = 0.005$; balsam fir: $F_{4,1223} = 230.91$, $p = 0.005$), and the interaction between height class and stand type affected both species (black spruce: $F_{4,3666} = 16.04$, $p = 0.005$; balsam fir: $F_{4,1223} = 11.16$, $p = 0.005$). For each height class, mixed stands had generally higher levels of seedling defoliation than those of pure black spruce stands (black spruce: $t = 0.90$, $p = 0.335$; balsam fir: $t = 1.89$, $p = 0.045$), and defoliation was correlated positively with height class. The defoliation of black spruce seedlings varied between 2% and 35% in pure black spruce stands, whereas defoliation in mixed stands ranged between 5% and 40%. Balsam fir seedling defoliation in pure black spruce stands varied between 6% and 43%, whereas in mixed stands, the balsam fir seedlings experienced defoliation levels between 3% and 69%. We did not observe any significant differences between the harvesting methods for the height classes of both species (black spruce: $F_{4,3666} = 2.13$, $p = 0.105$ and balsam fir: $F_{4,1223} = 0.56$, $p = 0.715$).

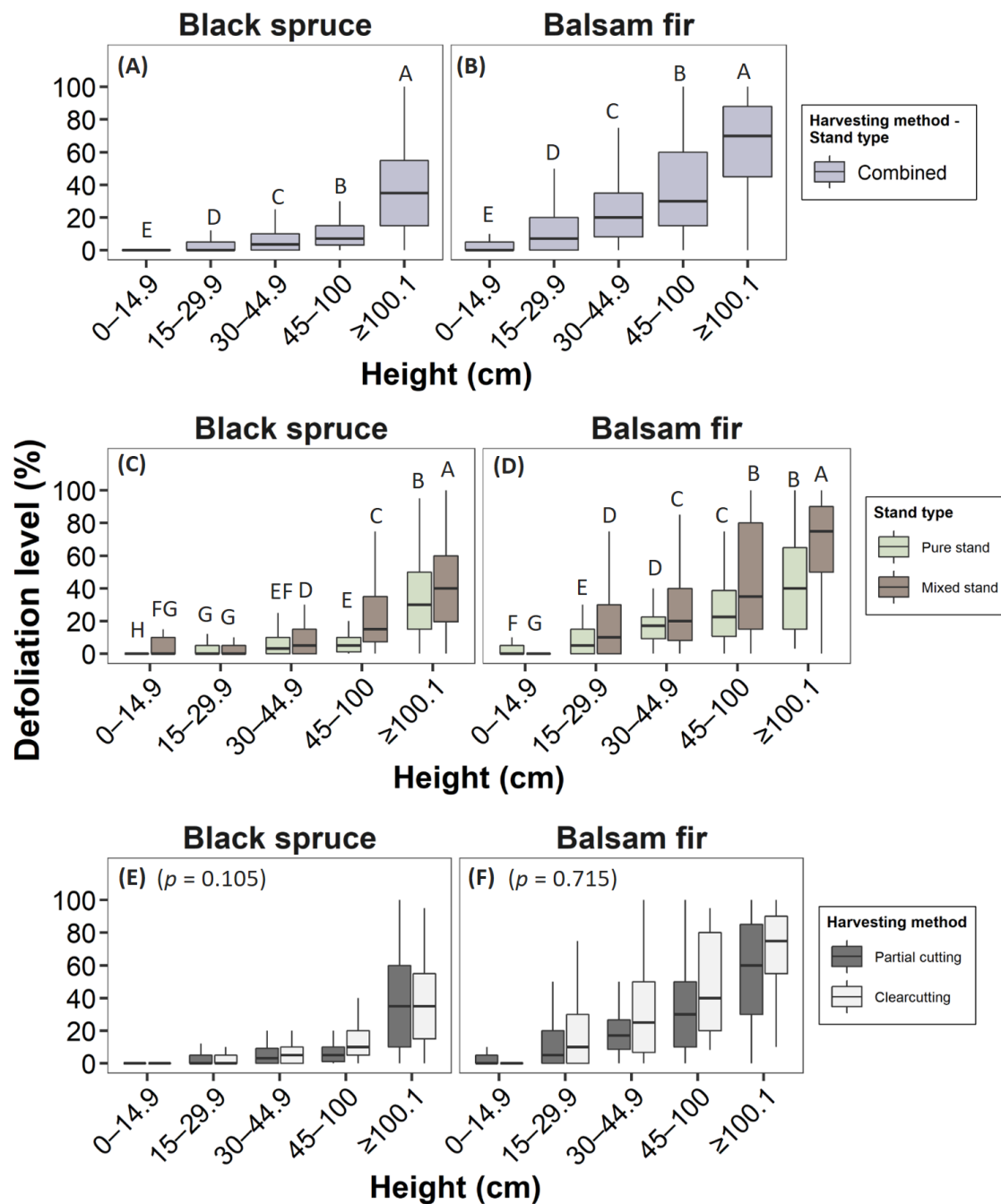


Figure 2.6. Seedling defoliation level (%) for black spruce and balsam fir between seedling height classes in relation to seedling species, stand type, and harvesting method. (A–B) Seedling height class vs. seedling species with all harvesting methods and stand type combined; (C–D) seedling height class vs. seedling species and stand type; (E–F) Seedling height class vs. seedling species and harvesting method. Different letters represent significant differences between levels ($p < 0.05$), following $A > B > C > D$

2.5 Discussion

Over the last millennia, the Canadian boreal forest has been affected by SBW outbreaks, which have contributed to shaping forest dynamics (Morin 1994; Montoro Girona *et al.* 2018a). Most research on SBW has focused solely on the effects of SBW outbreaks on mature stands while neglecting their effect on regeneration (Bauce *et al.* 1994; Nie *et al.* 2018). In the last decades, intensive use of clearcutting as the main harvesting method had resulted in a vast territory to become occupied by young stage stands (National Forestry 2017). The economic and ecological consequences of this intense use of clearcutting has led to a reconsideration of existing paradigms in forest management and the development of novel management methods, such as partial cutting, to ensure the sustainability of silvicultural activities and long-term forest productivity (Gauthier *et al.* 2009). Thus, understanding the relationship between SBW outbreaks and harvesting methods in regard to the severity of defoliation of seedlings is vital for optimizing long-term forest management strategies. For this reason, our study represents a major contribution in providing a diagnosis of defoliation severity on conifer regeneration for the two main harvesting methods used within the Canadian boreal forest.

2.5.1 Stand characteristics

2.5.1.1 Stand types

Stand type—in this study referring to pure black spruce or black spruce–balsam fir mixed stands—plays a major aspect associated with role in determining a forest’s resilience to natural disturbances, such as fire, windthrow, and insect outbreaks (MacLean et MacKinnon 1997). It is also a key factor

in many ecological processes, including natural succession and stand development. Stand type has a major influence on mature tree susceptibility and vulnerability to SBW defoliation, also confirmed by our observations of defoliation in mature trees and the resulting NDVI values (MacLean 1980; Su *et al.* 1996; Colford-Gilks *et al.* 2012). We also observed that stand type influenced the level of defoliation of seedlings. The total number of SBW larvae per unit of plant increases with an increasing proportion of balsam fir, its preferred host in the canopy, favouring greater defoliation (MacLean *et al.* 1996; Nealis et Régnière 2004). Mature trees and seedlings are, therefore, subjected to a greater defoliation in mixed stands than in pure black spruce stands (MacLean et MacKinnon 1997).

2.5.1.2 Harvesting methods

Intensive harvesting affects regeneration, canopy dynamics, as well as other ecological processes, including seed dispersion, growth, and tree mortality. Many of these factors affect and are influenced by SBW defoliation because of the modification of the canopy characteristics also has consequences for egg abundance and larval dispersion within canopy (Régnière et Fletcher 1983). For sustainable ecosystem-based management, factors affecting forest productivity (e.g. natural and anthropic disturbance regimes) and SBW life cycles must be considered conjointly (Martin *et al.* 2020).

We observed that silvicultural treatments significantly affected the severity of seedling defoliation (Figure 2.4). Harvesting intensity influences stand density, a critical driver in SBW ecology, by affecting the exposure of seedlings to egg deposition and larval dispersion within the canopy and among individual trees (Greenbank 1957). During oviposition, a female SBW selects the most

easily accessible branches and locations where exposure to light radiation is high—generally in the upper crown of the tallest trees (Régnière et Fletcher 1983; Fry *et al.* 2009; Eveleigh et Johns 2014). Thus, in denser overstory, such as within untreated and partial cutting stands, seedlings are less susceptible to egg depositing by SBW. The result is less defoliation relative to seedlings in clearcutting stands, where much of this canopy has been removed.

Larval dispersion between the canopy and individual branches follows two main trajectories; (i) a voluntary vertical dispersal where larvae move from the upper to lower branches, via gravity, over a short distance and (ii) an involuntary horizontal dispersal where larvae are carried by the wind over a long distance before being intercepted by vegetation; (Greenbank 1957; Régnière et Fletcher 1983; Johns et Eveleigh 2013). For voluntary vertical dispersal, SBW larvae are intercepted by lower branches after falling from the upper branches (Ruel et Huot 1993a). As observed for western spruce budworm (*Choristoneura occidentalis* Freeman) and the Douglas-fir tussock moth (*Orgyia pseudotsugae* McDunnough), after forest harvesting, larvae moved from the remaining overstory to the understory because of the absence of an overstory to intercept them (Cooke *et al.* 2007). In involuntary horizontal dispersal, stand density affects the distance travelled by larvae. In denser stands, SBW larvae can be intercepted relatively quickly by nearest the surrounding vegetation as opposed to sparse stands where distances are greater before larvae can reach the canopy (Régnière et Fletcher 1983). For both scenarios, the lower branches of the overstory intercept falling larvae before they reach the understory. Thus, the overstory provides a protector effect for the understory. In clearcutting, harvesting intensity affects more than 90% of the stand basal area (Poulin 2013); this intensity is 50% in partial cutting (Montoro Girona 2017). Clearcutting removes the protector

effect, and seedlings therefore experience greater defoliation. In contrast, residual trees in partial cutting stands ensure greater stand density to protect seedlings from SBW defoliation (Régnière et Fletcher 1983).

Additionally, the regeneration process differs between the two harvesting methods. An elevated harvesting intensity, such as in clearcutting, decreases seed-trees and leads to less seed-sourced regeneration. Under partial cutting, the higher density of seed-trees provides new seedlings despite the harvesting activity and regeneration is also more abundant. Consequently, the main natural regeneration in clearcutting stands occurs through the pre-established advanced regeneration by layering (for black spruce) or seedlings (for balsam fir); partial cutting favours seed-sourced regeneration (Ruel 1989; Montoro Girona *et al.* 2017). Clearcutting would be expected to increase the level of defoliation because seedlings were pre-established before harvesting, therefore regeneration is taller and older in these plots than seedlings in partial cuttings (Ruel 1992; Ruel *et al.* 1998). Although our results show a clear effect of harvesting method on seedling defoliation level, we also detected complex interactions between stand type, harvesting method, and height class. Future studies must investigate these interactions and the drivers involved to improve our understanding.

2.5.2 Factors influencing defoliation severity of regeneration

2.5.2.1 Species

Tree species determines the stand composition and therefore influences the susceptibility and vulnerability of a stand to SBW defoliation (Fuentealba et Bauce 2016; Nealis 2016). Our results

showed that seedling vulnerability to SBW defoliation differs between species. As expected, balsam fir seedlings experienced greater defoliation than black spruce seedlings. Balsam fir, white spruce, and black spruce are all equally susceptible to egg deposition, but larval survival differs between species, mainly due to phenological differences, i.e., balsam fir budburst occurs 10–14 days before that of black spruce, which leads to greater defoliation and a higher vulnerability for balsam fir (Blais 1957; Nealis et Régnière 2004). Other mechanisms affect differences of susceptibility and vulnerability between species, including foliage biomass and foliage composition. For instance, black spruce has a greater foliage biomass than balsam fir, yet the nutritional quality of black spruce foliage is less suitable for SBW, thereby reducing larval performance (Blais 1957; Lambert *et al.* 2005; Ung *et al.* 2008). Black spruce is therefore less vulnerable to defoliation because the foliage of this species can tolerate a higher level of defoliation by a given SBW population compared to other species, such as balsam fir (Blais 1957).

2.5.2.2 Seedling spatial location

Changes to the canopy conditions created by harvesting alter seedling exposure to defoliation, SBW larval dispersion, seedling growth response, species distribution, and the type of regeneration (Montoro Girona *et al.* 2018b; Montoro Girona *et al.* 2019). Within our plots subjected to clearcutting, black spruce seedlings were more affected than those located within the control plot. Mature trees offer a protective effect to the understory by intercepting falling larvae, and this protection may explain the lower levels of defoliation for seedlings in the control plots (Ruel et Huot 1993a). Furthermore, the conditions within the understory are not ideal for egg deposition, and thus reduce further the risk of defoliation (Greenbank 1957; Régnière et Fletcher 1983; Hébert

et al. 1990; Fry *et al.* 2009; Eveleigh *et al.* 2014). However, we did not observe a strong role for the distance from mature trees on the level of defoliation for regeneration. This lack of effect may be explained by the harvesting intervention not being conducted in the same year for all study plots (± 4 years). Our study did not measure the variability in abundance of seedlings between plots, nor did we evaluate wind direction, seedling-sourcing, and the number of cumulative years of defoliation. Future studies require this information to better constrain the influence of spatial distribution on seedling defoliation.

We did, however, observe an influence of spatial distribution on seedling defoliation in the partial cutting plots. In addition to the relationship between seedling exposition and defoliation, partial cuttings also exposed seedlings to others constraints, such as wind and seed-sourcing, which may influence the defoliation severity of seedlings. Seedlings experienced greater wind exposure along the edge of the harvest trail than within the residual strips; this difference affects the distance of larval dispersal and seedling growth response (Batzner 1968). Normally, taller seedlings located at the edge of the trail are more exposed to defoliation and should a priori experience greater defoliation; however, a greater exposition to wind also leads to lower seedling survival and/or higher larval transport by wind. Multiple studies have shown that increased windthrow in partial cutting stands can reduce the density of mature trees in residual strips, thereby increasing seedling exposure to defoliation (Ruel 1995; Thorpe *et al.* 2008; Cimon-Morin *et al.* 2010; Montoro Girona *et al.* 2019). Less protection from mature trees can also explain the greater defoliation of both species in the residual strips. As well, there is a strong association between seedling origin and seedling position in partial cutting plots. More than 80% of black spruce regeneration occurs by an

asexual layering-origin, and the success of black spruce seed-origin improves when mineral soil is exposed. For balsam fir, sexual regeneration becomes more effective as soil organic matter increases (Ruel 1989). Black spruce seedlings located in the residual strips are from asexual layering, whereas seedlings in the scarified trails are produced mainly from a sexual origin (Montoro Girona 2017). Therefore, seedlings located within the residual strips may be taller than seedlings located in the trails. On the other hand, regeneration foliage originating from an asexual source may be more similar to mature tree foliage than the younger seedlings originating from seed; therefore the former may become more defoliated by larvae. A relationship between the spatial distribution after silvicultural treatment and the origin of the regeneration may therefore have an important effect on the severity of seedling defoliation.

2.5.2.3 Height

Seedling height had a very strong effect on SBW defoliation, with seedling defoliation correlated positively with seedling height in agreement with previous studies (Cotton-Gagnon *et al.* 2018). Nie *et al.* (2018) observed that balsam fir seedlings shorter than 30 cm experienced less defoliation than taller seedlings. Taller seedlings tend to have a wider crown and thus a higher probability of intercepting SBW larvae falling from the overstory (Régnière et Fletcher 1983). Taller seedlings are also more exposed than smaller seedlings and offer more suitable sites for egg deposition (Greenbank 1957; Hébert *et al.* 1990; Fry *et al.* 2009). Smaller seedlings are often covered by taller seedlings, thereby receiving protection from these taller forms (Ruel et Huot 1993a).

2.5.3 Implications for sustainable forest management

Forests are dynamic and complex systems, involving multiscale natural and anthropic interactions. We demonstrated that both stand type and harvesting method affect the severity of defoliation for black spruce and balsam fir regeneration. These results are useful for guide the choice of an appropriate harvesting method to reduce the severity of seedling defoliation. The choice of harvesting method determines regeneration growth, the source of seedlings, and defoliation severity. Maintaining a natural conifer succession and high forest productivity requires the use of harvesting practices that promote seed-sourced and pre-established regeneration. They must also reduce the consequences of SBW outbreak on regeneration given the ecological and the economic damage of this disturbance. In the current outbreak context and to protect regeneration from SBW defoliation, we suggest reducing the use of clearcutting. Layering-sourced regeneration is more present in clearcutting areas and leads to greater defoliation because this regeneration tends to be taller than seedlings found in partial cutting stands (Ruel 1992; Ruel *et al.* 1998). In contrast, partial cutting offers a very good alternative to clearcutting because this approach reduces the defoliation severity of regeneration in severely affected landscapes and favours increased seed-sourced regeneration. Due to the higher vulnerability of balsam fir–codominant stands, future forest management must consider stand type and outbreak severity when selecting the type of harvesting method.

2.6 Conclusion

This research improves our understanding of the interactions between natural and anthropic disturbances through the evaluation of seedling defoliation intensity within pure black spruce and

spruce-fir mixed stands, each subjected to two common harvesting methods applied within the Canadian boreal forest. Harvesting method affects the severity of seedling defoliation, as clearcutting favours greater SBW defoliation in the regeneration than after partial cutting. Under partial cutting, black spruce seedlings experience 15% less defoliation than through clearcutting, and balsam fir seedlings experienced 20% less defoliation under partial cutting relative to clearcutting. Stand type and height class also influenced the severity of seedling defoliation. SBW most affected spruce-fir mixed stands and taller seedlings. We conclude that partial cutting offers a promising alternative harvesting method that protects conifer seedlings from increased SBW-related defoliation, thereby reducing the negative effects of SBW on forest productivity and promoting a higher regeneration density. Despite these important contributions of our study, many other factors influence defoliation severity in conifer regeneration. Studies involving the long-term monitoring of stands, including from the onset of a SBW outbreak, will improve our understanding of the influence of seedling spatial distribution on seedling defoliation and survival. Further investigations of this complex ecological phenomenon must be prioritized because SBW outbreaks are expected to increase in severity and frequency with regional climate warming.

2.7 Author Contributions

Conceptualization: MMG, JL, HM. Fieldwork: JL, MMG. Data curation: JL, MMG. Investigation: JL, MMG, HM, GB. Methodology: MMG, JL. Data analyses: JL, GG, MMG. Results interpretation: JL, MMG, H.M, GG. Project administration: JL, MMG. Resources: HM. Supervision: HM, MMG. Visualization and edition: JL, MMG. Writing—original draft: JL, MMG,

GG, HM. Writing–review: JL, MMG, GG, HM. Funding: HM, MMG, JL. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

2.8 Funding

Funding was provided by Contrat de service de recherche forestière du Ministère des forêts de la faune et des parcs (MFFP) from Québec (Canada) obtained by H.M. and M.M.G, the Regional Grant of MRC Abitibi and the Starting Funds for New Professors obtained by MMG. A scholarship offered by the International mobility department of the University of Quebec in Chicoutimi was obtained by JL allowing an internship in remote sensing at University of Liege (Belgium).

2.9 Acknowledgements

We thank J.-P. Labrecque-Foy and F. Gionest for field assistance and essential support. We specifically thank C. Berget, S. Cimon, G. Savard, and P. Tremblay for suggestions, technical advice, and logistical help. We give a special thank you to C. Rhainds and G. Debuysscher for crucial support. We also thank Philippe Marchand for technical advice regarding statistical methods and M. Hay for verifying the English in the text.

2.10 Conflicts of Interest

The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

2.11 Supporting information

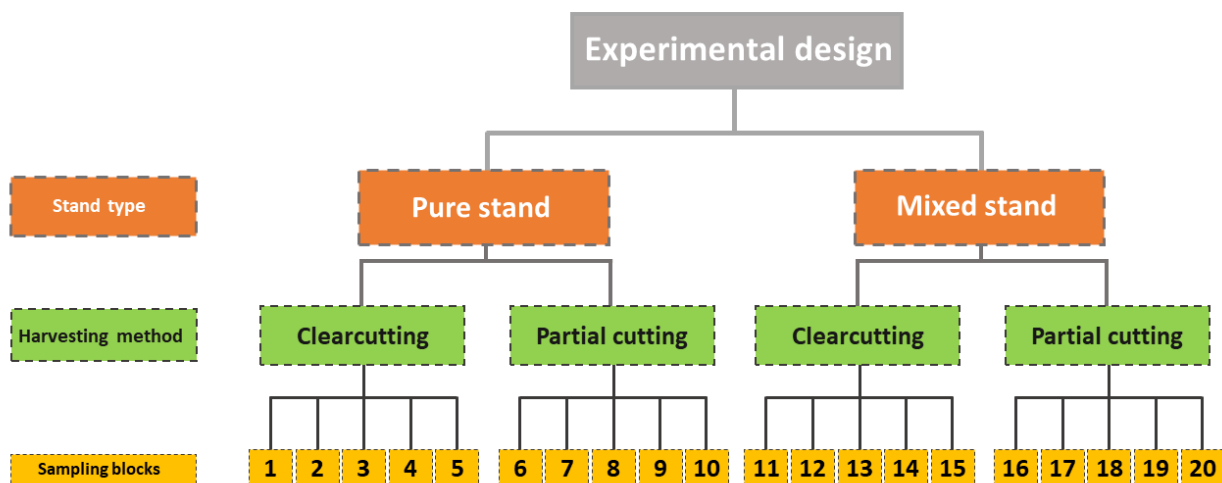


Figure S1. Schematic representation of the experimental design. The composition of the mature stand initially separates the stands, followed by harvesting method and sampling blocks

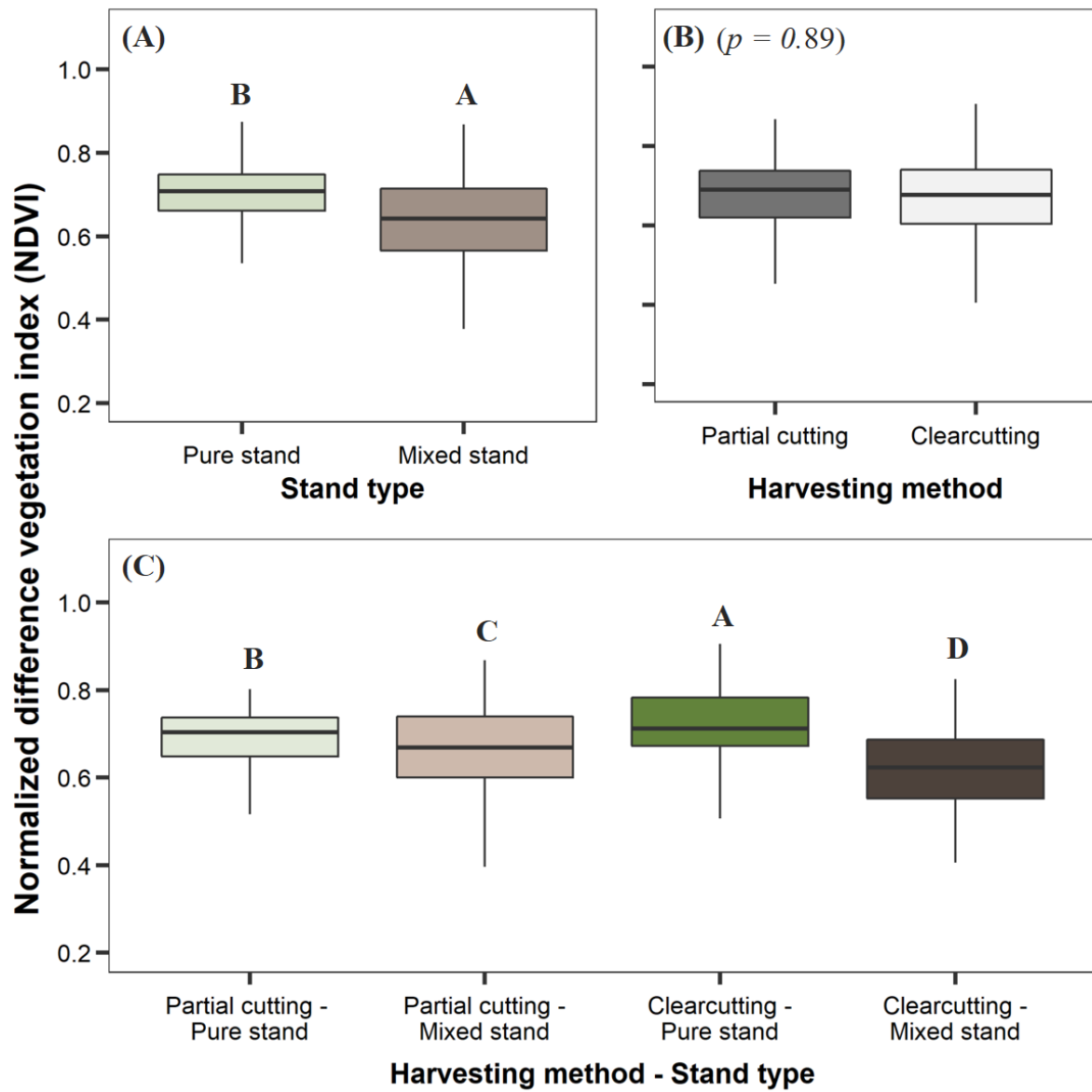


Figure S2. Normalized difference vegetation index (NDVI) of mature stands in relation to (A) stand composition, (B) harvesting method, and (C) combined stand characteristics (composition + harvesting method). Different letters represent significant differences between levels ($p < 0.05$), following $A > B > C > D$

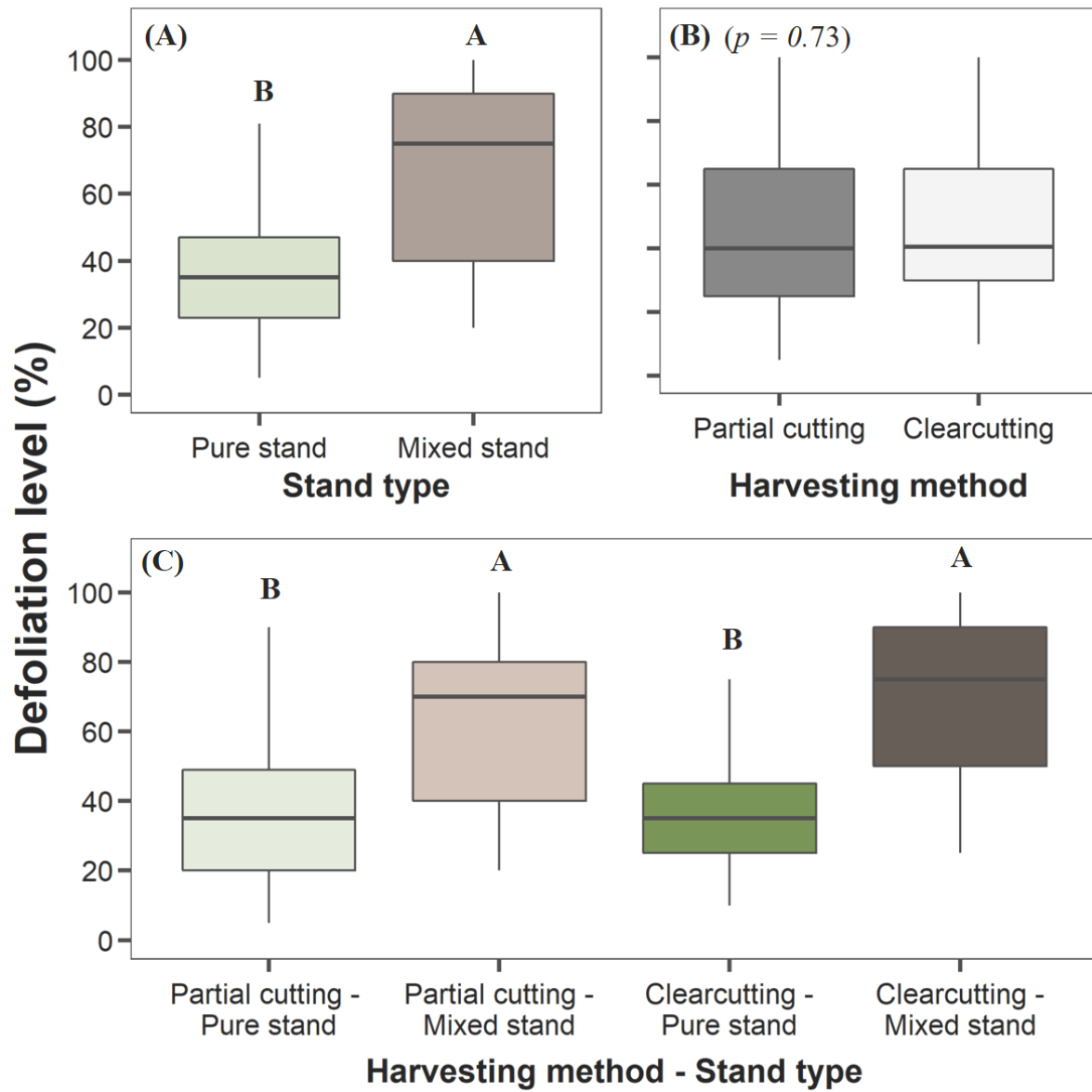


Figure S3. Overall defoliation (%) of mature stands in relation to (A) stand composition, (B) harvesting method, and (C) combined stand characteristics (composition + harvesting method). Different letters represent significant differences between levels ($p < 0.05$), following $A > B > C > D$

Table S1. Results of permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) for overall seedling defoliation for seedling species, stand type, harvesting method, height class, and interactions between stand type and harvesting method, as well as distance class (clearcutting plots) or position (partial cutting plots), and the interactions between stand type and distance class or position

Factors	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms
a) Species						
Species	1	450320	450320	755.26	0.01 ^b	98
Residuals	4925	2936500	596.24			
Total	4926	3386800				
b) Black spruce: distance						
Stand type	1	7341.5	7341.5	14.117	0.005 ^a	199
Distance class	3	43413	14471	27.827	0.005 ^a	199
Stand type x distance class	3	1513.2	504.39	0.96991	0.455	199
Residuals	1166	606370	520.04			
Total	1173	658360				
c) Black spruce: position						
Stand type	1	3708.3	3708.3	20.136	0.005 ^a	199
Position	3	9148.3	3049.4	16.558	0.005 ^a	199
Stand type × position	3	2164.4	721.47	3.9176	0.005 ^a	199
Residuals	2472	455250	184.16			
Total	2511	704660				
d) Black spruce: height						
Stand type	1	20412	20412	79.724	0.005 ^a	199
Harvesting method	1	1855	1855	7.2448	0.01 ^b	199
Height classes	4	329540	82384	321.76	0.005 ^a	199
Stand type × harvesting method	1	567.46	567.46	2.2163	0.19	199
Stand type × height class	4	16428	4107.1	16.041	0.005 ^a	199
Harvesting method × height class	4	2183.3	545.83	2.1318	0.105	199
Stand type × harvesting method × height class	4	1149.1	287.27	1.122	0.385	199
Residuals	3666	938640	256.04			
Total	3685	1561600				
e) Balsam fir: distance						
Stand type	1	1697.6	1697.6	1.534	0.22	199
Distance class	3	25724	8574.6	7.7483	0.005 ^a	199
Stand type × distance class	3	3428.4	1142.8	1.0327	0.38	199
Residuals	435	481390	1106.6			
Total	442	512630				
f) Balsam fir: position						
Stand type	1	72861	72861	88.764	0.005 ^a	199
Position	3	19202	6400.7	7.7977	0.005 ^a	199
Stand type × position	3	8106.3	2702.1	3.2919	0.02 ^b	199
Residuals	790	648470	820.84			
Total	797	764530				
d) Balsam fir: height						
Stand type	1	36881	36881	69.259	0.005 ^a	199

Harvesting method	1	7951.4	7951.4	14.932	0.005 ^a	199
Height class	4	491860	122960	230.91	0.005 ^a	199
Stand type × harvesting method	1	5926.6	5926.6	11.13	0.005 ^a	199
Stand type × height class	4	23779	5944.8	11.164	0.005 ^a	199
Harvesting method × height class	4	1182.5	295.62	0.55515	0.715	199
Stand type × harvesting method × height class	2	8017.6	4008.8	7.5282	0.005 ^a	199
Residuals	1223	651260	532.51			
Total	1240	1374800				

Notes: Fixed factors: species (2 levels); stand type (2 levels); harvesting methods (2 levels), distance (4 levels); position (4 levels); height classes (5 levels). df: degrees of freedom; SS: sum of squares; MS: mean squares; $P(\text{perm})$: significance. ^a $P < 0.01$; ^b $P < 0.05$.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

Ce projet avait comme objectif général d'améliorer les connaissances sur les facteurs qui influencent la défoliation de la régénération après coupe en contexte d'une épidémie de TBE. Pour ce faire, la défoliation globale de la régénération de l'épinette noire et du sapin baumier a été estimée puis comparée selon les types de peuplements, soit dans des peuplements purs d'épinette noire et des peuplements mixtes (dominés par l'épinette noire et codominés par le sapin baumier), pour deux types de coupes forestières, soit la CPRS et la coupe partielle. De plus, la défoliation de la régénération a été comparée selon les caractéristiques propres à chaque semis, soit l'espèce, la localisation spatiale (distance entre le semis et le peuplement mature en CPRS et la position en coupe partielle) et la hauteur.

Nos observations ont permis de confirmer une relation entre la défoliation de la régénération et le type de peuplement. En effet, en peuplements mixtes, les semis sont deux fois plus défoliés qu'en peuplements purs (respectivement de 23% et 10% pour l'épinette noire et de 47% et 29% pour le sapin baumier). La concentration de ressources alimentaires pour la TBE est plus élevée dans les peuplements mixtes d'épinette et de sapin en raison d'une plus grande abondance de sapin baumier

comparativement aux peuplements purs d'épinette noire, ce qui engendre une plus forte défoliation de la régénération (Su *et al.* 1996). De plus, Nealis et Régnière (2004) ont démontré que la quantité de larves de TBE est intensifiée dans les peuplements ayant une plus forte présence de l'hôte préférentiel de la TBE, le sapin baumier. Ainsi, la probabilité que les larves se retrouvent sur la régénération est augmentée lorsque la population de larve est élevée, ce qui explique pourquoi les semis des peuplements mixtes sont plus défoliés.

Notre étude permet confirmer que la régénération est plus sévèrement défoliée après une CPRS qu'une coupe partielle. Effectivement, en CPRS, les semis d'épinette noire sont trois fois plus affectés qu'en coupe partielle (8 et 24%) tandis que les semis de sapins sont deux fois plus défoliés qu'en coupe partielle (20 et 42%). Ces observations peuvent être expliquées par plusieurs phénomènes. Tout d'abord, les arbres matures protègent la régénération de la défoliation en offrant un meilleur site pour la ponte des œufs, une ressource alimentaire de meilleure qualité, en plus d'intercepter les larves en déplacement avant qu'elles atteignent les semis en sous-couvert (Ruel et Huot 1993b). À la suite d'une coupe totale, la quantité d'arbres matures restante ne protège plus adéquatement la régénération contre la défoliation et les semis sont plus défoliés par la TBE. À l'inverse, après une coupe partielle, la régénération est davantage protégée. Ensuite, en coupe totale, le principal moteur de renouvellement du peuplement est la régénération préétablie et après l'ouverture de la canopée, cette régénération croît rapidement (Ruel 1989; Ruel *et al.* 1998). En comparaison, en coupe partielle, le maintien d'un couvert forestier ne permet pas la croissance rapide de la régénération préétablie, mais permet une plus grande proportion de régénération de type sexuée, via l'implantation des graines. Autrement dit, en situation de CPRS, la croissance rapide de la régénération préétablie augmente l'exposition de leur feuillage à la défoliation

comparativement aux coupes partielles. Toutefois, les résultats ne confirment pas de différences de hauteur selon le type de coupe. Finalement, il a été démontré que la digestibilité du feuillage est influencé par l'âge de l'arbre (Kimmins 1971; Bauce *et al.* 1994; Fuentealba et Bauce 2012). Par conséquent, le feuillage des arbres matures est plus digestible ce qui augmente le taux de survie et la performance des larves, contrairement à celui des jeunes semis (Bauce *et al.* 1994). Nous émettons l'hypothèse que la composition chimique du feuillage de la régénération en CPRS pourrait s'apparenter à celle des arbres matures, en raison de la provenance asexuée d'une grande partie de la régénération préétablie, notamment par marcottage chez l'épinette noire (Montoro Girona 2017). Si tel est le cas, l'origine de la régénération pourrait, en partie, expliquer pourquoi les semis en CPRS sont davantage touchés par la TBE. Cependant, notre étude ne permet pas de confirmer cette hypothèse car ces éléments n'ont pas été mesurés.

Les semis de sapin baumier sont deux fois plus défoliés que les semis d'épinette noire (respectivement 13% et 35%). De plus, les semis plus petits ont subi moins de défoliation que la régénération plus grande. Les semis plus grands sont généralement caractérisés par une plus grande surface foliaire ce qui permet d'intercepter les larves de TBE provenant des arbres matures (Régnière et Fletcher 1983). Les semis plus grands offrent un meilleur site pour le dépôt des œufs pour la femelle papillon (Greenbank 1957; Hébert *et al.* 1990; Fry *et al.* 2009). Ainsi, la petite régénération est généralement protégée puisqu'elle est localisée en sous couvert de la grande régénération et n'est pas très exposée et accessible à la déposition des œufs.

3.1 Limitations de l'étude et perspectives

Les résultats obtenus ont permis de mettre en évidence l'implication des coupes forestières sur la défoliation de la régénération. Ils appuient plusieurs études antérieures portant sur l'influence de la composition du peuplement, de l'espèce et de la hauteur sur la défoliation de la régénération. Cependant, cette étude n'a pas pu démontrer la contribution que peut avoir la localisation spatiale dans la défoliation de la régénération. De plus, l'échantillonnage a été fait dans des peuplements touchés depuis plusieurs années consécutives par la TBE et l'évaluation de la défoliation a été faite de manière globale. Donc, nous recommandons de faire l'évaluation annuelle de la défoliation tout au long d'une épidémie. Ainsi, il sera possible de suivre l'évolution du feuillage de la régénération affectée par la TBE du début jusqu'à la fin d'une épidémie.

La proximité des arbres matures et l'intensité de récolte modifient les conditions de croissance de la régénération en plus de certaines caractéristiques physiques du peuplement, comme l'accessibilité aux rayons solaires, l'exposition aux vents, la direction des vents dominants, les conditions des sites (l'humidité du sol, disponibilité des nutriments, etc.) et certaines caractéristiques des semis (composition du feuillage, l'origine sexuelle ou asexuelle des semis, l'âge, etc.). Ces facteurs pourraient influencer la sévérité des dommages et la tolérance des arbres et des semis à la défoliation (Greenbank 1957; Régnière 1987; Régnière *et al.* 1989; MacLean et MacKinnon 1997; MacKinnon et MacLean 2004; Nie *et al.* 2018). Nous suggérons de réaliser plus d'études dans le futur qui traitent de ces différents éléments afin d'identifier l'influence de la localisation de la régénération par rapport aux peuplements résiduels.

En sachant que le marcottage est un moyen de régénération très répandu chez l'épinette noire après une CPRS et que la reproduction par graine est davantage présente après une coupe partielle, nous suggérons d'approfondir les connaissances concernant l'implication que peut avoir l'origine de la régénération sur la défoliation. Ainsi, il serait intéressant d'établir les différences et les ressemblances entre la composition chimique du feuillage de la régénération d'origine asexuelle et d'origine sexuelle afin d'identifier la relation entre l'origine de la régénération et la défoliation.

3.2 Implications en contexte d'aménagement forestier durable

Dans le contexte actuel de la forêt boréale québécoise, où les exploitations sylvicoles sont intensifiées, le succès de la régénération est crucial pour la persistance et la résilience des peuplements forestiers (Hatcher 1964; Montoro Girona *et al.* 2018b). Actuellement, peu d'études se concentrent sur les facteurs impliqués dans la défoliation faite par la TBE sur la régénération des espèces hôtes. Cette étude démontre l'influence du type de peuplement et des méthodes de coupe sur l'intensité de la défoliation causée par la TBE sur la régénération de conifères. Ces résultats apportent des connaissances importantes pour aider à sélectionner le type de coupe afin de réduire la sévérité de la défoliation de la régénération. Afin de maintenir la durabilité des pratiques sylvicoles et la productivité des forêts, il est crucial de prioriser des coupes forestières qui favorisent la régénération naturelle par graines et qui réduisent les conséquences des épidémies de TBE sur les semis.

En contexte d'une épidémie de TBE, nous suggérons de réduire l'utilisation de la coupe totale afin de protéger la régénération de la défoliation. L'utilisation de la coupe partielle est une solution

appropriée puisque cette technique permet de maintenir le processus de succession naturelle des forêts en protégeant la régénération de la défoliation. De plus, la sélection du type de coupe forestière doit considérer la composition des peuplements et la sévérité de défoliation des peuplements pour minimiser les impacts de la TBE en forêt boréale.

APPENDICES

Appendice A. Vol au-dessus d'un nid de tordeuse : Image finaliste au concours « *La preuve par l'image* » édition 2019, organisé par l'Association de promotion et défense de la recherche en français (Acfas)



Janie Lavoie

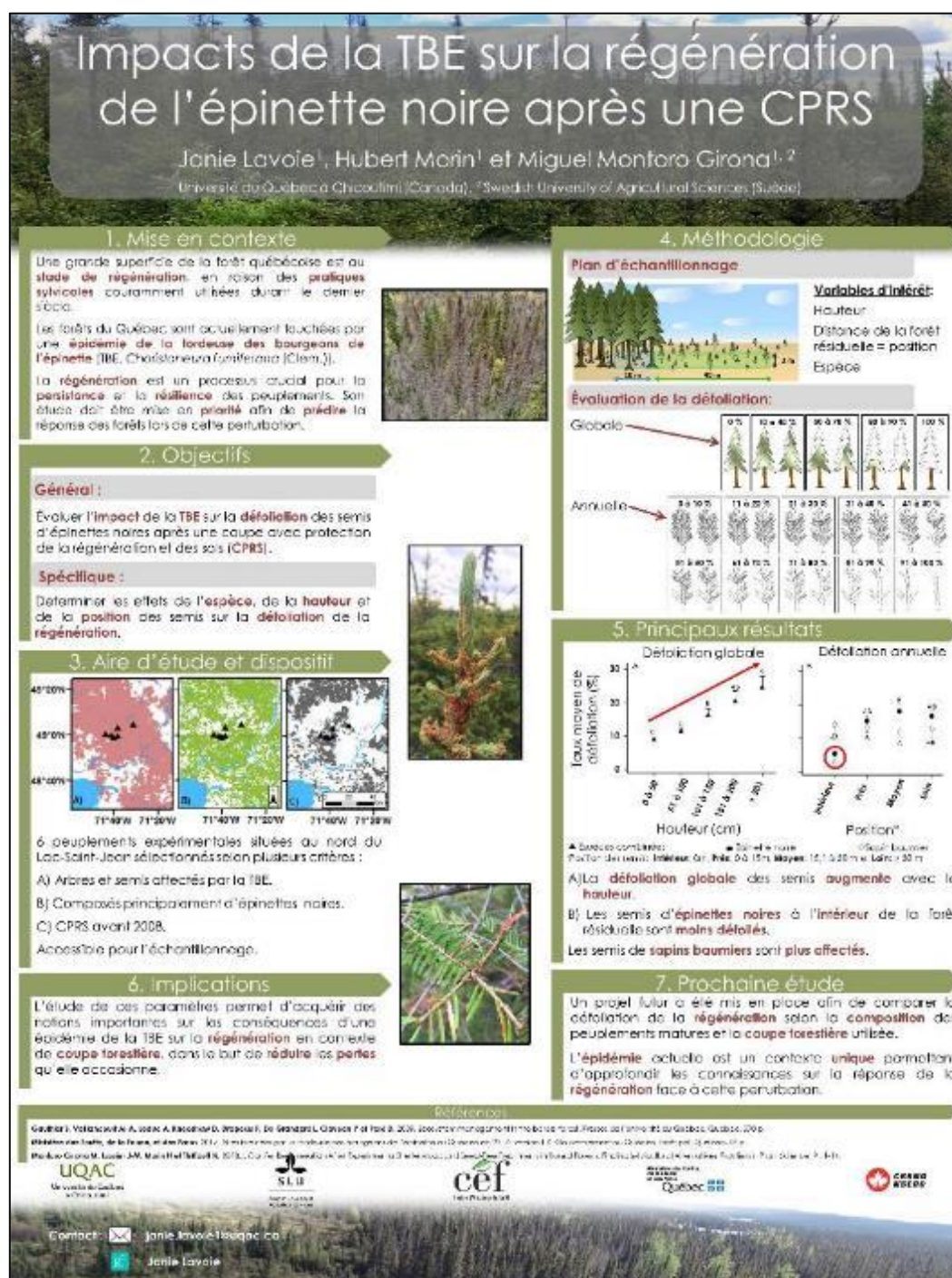
Université du Québec à Chicoutimi

Vol au-dessus d'un nid de tordeuse

Lors de ses passages cycliques, la tordeuse des bourgeons de l'épinette cause d'énormes dégâts, tant écologiques qu'économiques. Les dommages que cet insecte inflige aux arbres matures sont largement documentés. En témoigne cette image, prise par un drone, qui montre des arbres gris incapables de résister à la voracité du ravageur. On cherche maintenant à savoir si, après une coupe totale, la tordeuse s'attaquera aux semis d'épinette et de sapin, ce qui compromettrait la régénération de cette précieuse ressource. (Photographie par drone avec une caméra ZenMuse X4S)

Pour accéder à la page internet officielle du concours : [🔗](#)

Appendice B. Impacts de la TBE sur la régénération de l'épinette noire après une CPRS : Prix de la meilleure affiche remporté lors du colloque du centre d'étude de la forêt (CEF) édition 2019



Pour accéder à la description complète : 

Appendice C. Et la régénération dans tout ça?: Article de vulgarisation scientifique paru dans la revue « Le Couvert Boréal » lors du numéro printemps 2020

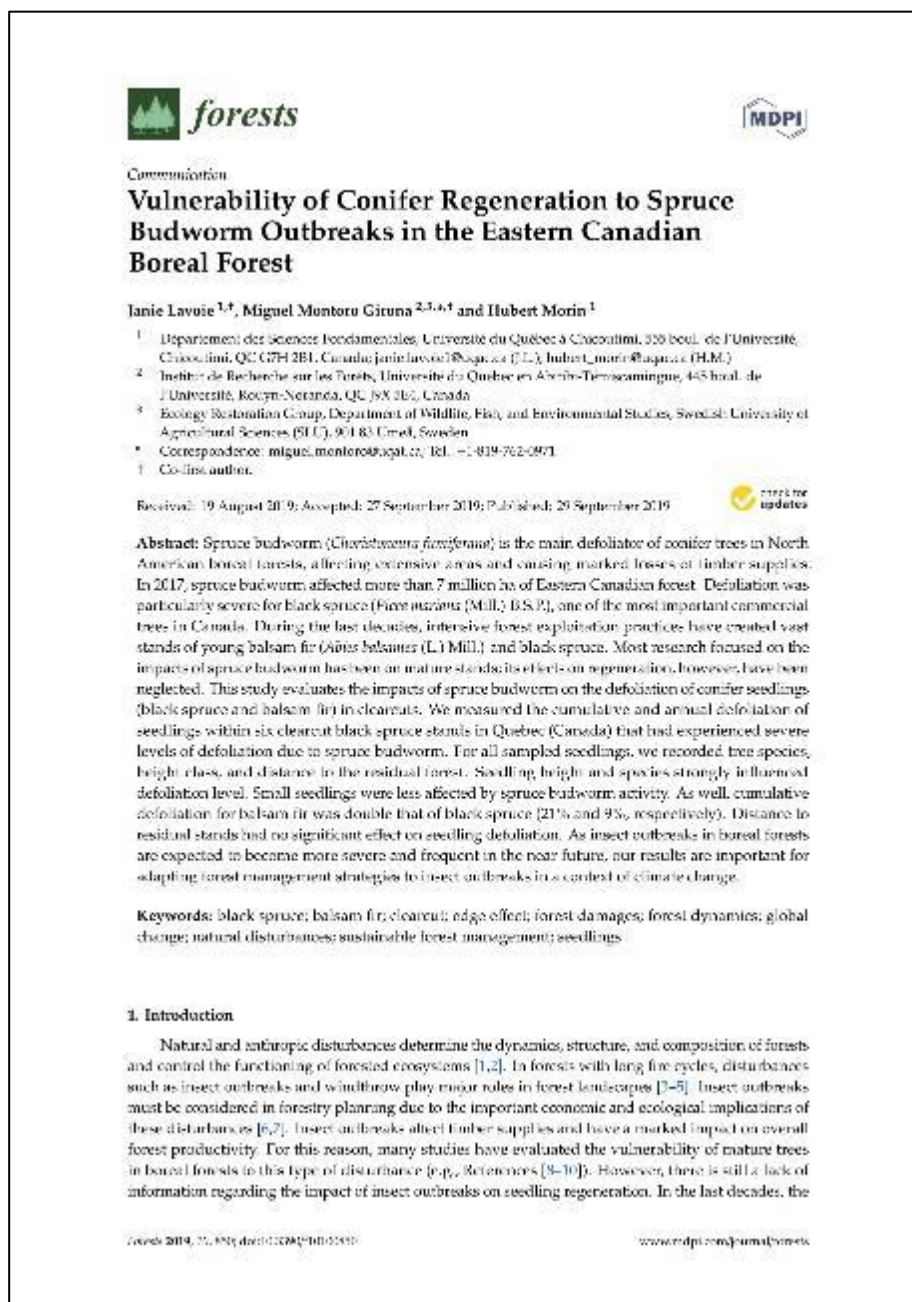


Appendice D. Vulnérabilité des semis aux épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette : Article de vulgarisation paru dans le numéro du printemps 2020 dans la revue « Progrès forestier »



Les perturbations anthropiques (coupes forestières et nouvelles révolutions d'incendies, charité, feu, etc.) jouent un rôle crucial dans la dynamique et la structure et la composition des écosystèmes forestiers. Elles doivent être considérées de manière interactive et complémentaires les de l'impact du feu.

Appendix E. Lavoie J, Montoro Girona M et Morin H. 2019. Vulnerability of conifer regeneration to spruce budworm outbreaks in the eastern Canadian boreal forest. *Forests*, 10 : 850



Pour accéder à l'article complet : 

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Agisoft. 2018. Agisoft PhotoSan Professional Edition, St. Petersburg, Russia.

Anderson MJ. 2001. Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58 : 626-639.

ArcGIS E. 2012. 10.1. Environmental Systems Research Institute. Redlands, California, USA.

Archambault L, Bégin J, Delisle C et Fortin M. 2003. Dynamique forestière après coupe partielle dans la forêt expérimentale du Lac Édouard, Parc de la Mauricie, Québec. *The Forestry Chronicle*, 79 : 672-684.

Badeck F-W, Bondeau A, Bottcher K, Doktor D, Lucht W, Schaber J et Sitch S. 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist*, 162 : 295-309.

Bale J, Masters G, Hodkinson I, Awmack C, Bezemer T, Brown V, Butterfiel J, Buse A, Coulson J, Farrar J, JEG G, Harrington R, Hartley S, Jones T, Lindorth R, Press M, Symrnioudis I, Watt A et Whittaker J. 2002. Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8 : 1-16.

Baskerville G. 1975. Spruce budworm : Super silviculturist. *The Forestry Chronicle*, 51 : 138-140.

Batzer HO. 1968. Hibernation site and dispersal of spruce budworm larvae as related to damage of sapling balsam fir. *Journal of Economic Entomology*, 61 : 216-220.

Bauce É, Crépin M et Carisey N. 1994. Spruce budworm growth, development and food utilization on young and old balsam fir trees. *Oecologia*, 97 : 499-507.

Bergeron Y, Leduc A, Morin H et Joyal C. 1995. Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 25 : 1375-1384.

Bergeron Y, Leduc A, Harvey B et Gauthier S. 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica*, 36 : 81-95.

Bergeron Y, Irulappa Pillai Vijayakumar DB, Ouzennou H, Raulier F, Leduc A et Gauthier S. 2017. Projections of future forest age class structure under the influence of fire and harvesting: implications for forest management in the boreal forest of eastern Canada. *Forestry: An International Journal Of Forest Research*, 90 : 485-495.

Blais J. 1957. Some relationships of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) to black spruce, *Picea mariana* (Moench) Voss. *The Forestry Chronicle*, 33 (4) : 364-372.

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

Blais JR. 1958. The vulnerability of balsam fir to spruce budworm attack in northwestern Ontario, with special reference to the physiological age of tree. *The Forestry Chronicle*, 34 : 405-422.

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

Bognounou F, De Grandpré L, Pureswaran DS et Kneeshaw D. 2017. Temporal variation in plant neighborhood effects on the defoliation of primary and secondary hosts by an insect pest. *Ecosphere*, 8(3) : 1-15.

Bose AK, Harvey BD, Brais S, Beaudet M et Leduc A. 2014. Constraints to partial cutting in the boreal forest of Canada in the context of natural disturbance-based management: A review. *Forestry*, 87 : 11-28.

Bose AK, Weiskittel A, Kuehne C, Wagner RG, Turnblom E et Burkhart HE. 2018. Tree-level growth and survival following commercial thinning of four major softwood species in North America. *Forest Ecology and Management*, 427 : 355-364.

Bouchard M et Auger I. 2014. Influence of environmental factors and spatio-temporal covariates during the initial development of spruce budworm outbreak. *Landscape Ecology*, 29 : 111-126.

Bouchard M, Régnière J et Therrien P. 2018. Bottom-up factors contribute to large-scale synchrony in spruce budworm populations. *Canadian Journal of Forest Research*, 48 : 277-284.

Boucher J, Beaudoin A, Hébert C, Guindon L et Baucé É. 2017a. Assessing the potential of the differenced Normalized Burn Ratio (dNBR) for estimating burn severity in eastern Canadian boreal forest. *International Journal of Wildland Fire*, 26 : 32-45.

Boucher Y, Auger I, Noël J, Grondin P et Arseneault D. 2017b. Fire is a stronger driver of forest composition than logging in the boreal forest of eastern Canada. *Journal of Vegetation Science*, 28 : 57-68.

Brais S, Harvey BD et Bose AK. 2019. Stem- and stand-level growth and mortality following partial cutting in eastern boreal poplar – white spruce stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 49 : 463-470.

Bureau du forestier en chef. 2015. État de la forêt publique du Québec et son aménagement durable - Bilan 2008-2013. Gouvernement du Québec, Roberval, 382 p.

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

Chabot M, Boulet B et Morneau L. 2013. La tordeuse des bourgeons de l'épinette. Dans : *Le guide sylvicole du Québec : les fondements biologiques de la sylviculture Tome 1. Les publications du Québec*, Québec, p. 400-413.

Cimon-Morin J, Ruel J-C et Darveau M. 2010. Short-term effects of alternative silvicultural treatments on stand attributes in irregular balsam fir-black spruce stands. *Forest Ecology and Management*, 260 : 907-914.

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

Cooke BJ, Nealis VG et Régnière J. 2007. Insect defoliators as periodic disturbances in northern forest ecosystems. Dans : E.A. Johnson and K. Miyanishi e éd. *Plant Disturbance Ecology: The Process and the Response*. Elsevier, Burlington, Massachusetts, USA, p. 487-525.

Cotton-Gagnon A. 2017. Effets de facteurs naturels et de la coupe de récupération sur la défoliation de la régénération préétablie pendant une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Université Laval, Québec, 50 p.

Cotton-Gagnon A, Simard M, De Grandpré L et Kneeshaw D. 2018. Salvage logging during spruce budworm outbreaks increases defoliation of black spruce regeneration. *Forest Ecology and Management*, 430 : 421-430.

Dannehyrolles V, Dupuis S, Fortin G, Leroyer M, de Römer A, Terrail R, Vellend M, Boucher Y, Laflamme J, Bergeron Y et Arseneault D. 2019. Stronger influence of anthropogenic disturbance than climate change on century-scale compositional changes in northern forests. *Nature communications*, 10 : 1265.

De Grandpré L, Pureswaran DS, Bouchard M et Kneeshaw D. 2018a. Climate-induced range shifts in boreal forest pests: Ecological, economic, and social consequences. *Canadian Journal of Forest Research*, 48 : v-vi.

De Grandpré L, Waldron K, Bouchard M, Gauthier S, Beaudet M, Ruel J-C, Hébert C et Kneeshaw D. 2018b. Incorporating insect and wind disturbances in a natural disturbance-based management framework for the boreal forest. *Forests*, 9 : 471-491.

Deslauriers A, Deslauriers A, Fournier M-P, Cartenì F et Mackay J. 2018. Phenological shifts in conifer species stressed by spruce budworm defoliation. *Tree Physiology*.

Dubois J. 2003. L'importance de l'agrégation spatiale lors de l'estimation de l'indice foliaire de peuplements résineux par télédétection. Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières 99 p.

Eveleigh ES et Johns RC. 2014. Intratree variation in the seasonal distribution and mortality of spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) from the peak to collapse of an outbreak. *Annals of the Entomological Society of America*, 107 : 435-444.

Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34 : 487-515.

FAO. 2018. La situation des forêts du monde 2018. Les forêts au service du développement durable. Rome.

Fenton N, Imbeau L, Work T, Jacobs J, Bescond H, Drapeau P et Bergeron Y. 2013. Lessons learned from 12 years of ecological research on partial cuts in black spruce forests of northwestern Quebec. *The Forestry Chronicle*, 89 : 350-359.

Fischer J et Lindenmayer D. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: A synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16 : 265-280.

Fry HRC, Quiring DT, Ryall KL et Dixon PL. 2009. Influence of intra-tree variation in phenology and oviposition site on the distribution and performance of *Ennomos subsignaria* on mature sycamore maple. *Ecological Entomology*, 34 : 394-405.

Fuentealba A et Baucé É. 2012. Carry-over effects of host nutritional quality on performance of spruce budworm progeny. *Bulletin of Entomology Research*, 102 : 275-284.

Fuentealba A et Baucé É. 2016. Interspecific variation in resistance of two host tree species to spruce budworm. *Acta Oecologica*, 70 : 10-20.

Fuentealba A, Pureswaran DS, Baucé É et Despland E. 2017. How does synchrony with host plant affect the performance of an outbreaking insect defoliator? *Oecologia*, 184 : 847-857.

Gauthier S, Bernier P, Kuuluvainen T, Shvidenko AZ et Schepaschenko DG. 2015. Boreal forest health and global change. *Science*, 349 : 819-822.

Gauthier S, Vaillancourt M-A, Kneeshaw D, Drapeau P, De Grandpré L, Claveau Y et Paré D. 2008. Aménagement forestier écosystémique : Origines et fondements. Dans : Canada: Presses de l'Université du Québec éd. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec,, p. 11-40.

Gauthier S, Vaillancourt M-A, Leduc A, Kneeshaw D, Drapeau P, De Grandpré L, Claveau Y et Paré D. 2009. Ecosystem management in the boreal forest. Canada: Presses de l'Université du Québec, Québec, Canada, 570 p.

Gauthier S, Bernier P, Burton PJ, Edwards J, Isaac K, Isabel N, Jayen K, Le Goff H et Nelson EA. 2014. Climate change vulnerability and adaptation in the managed Canadian boreal forest. *Environmental Reviews*, 22 : 256-285.

Gouvernement du Québec. 2016 (mis à jour le 30 novembre 2017). I.G.O. - données écoforestières Consulté le 27 mars 2018, <https://geoegl.msp.gouv.qc.ca/igo/mffpecofor/>

Greenbank DO. 1957. The role of climate and dispersal in the initiation of outbreaks of the spruce budworm in New Brunswick. *Canadian Journal of Zoology*, 35 : 385-403.

Hatcher RJ. 1964. Spruce budworm damage to balsam fir in immature stands, Quebec. *The Forestry Chronicle*, 40(3) : 372-383.

Hébert C, Cloutier C et Régnière J. 1990. Factors affecting the flight activity of *Winthemia fumiferanae* (Diptera: Tachinidae). *Environmental Entomology*, 19 : 293-302.

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

Hunter ML. 1990. *Wildlife, forests, and forestry : Principles of managing forests for biological diversity*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J., 370 p.

Jetté J-P, Vaillancourt M-A, Leduc A et Gauthier S. 2008. Les enjeux écologiques de l'aménagement forestier. Dans : Gauthier S, *et al.* eds. *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presses de l'Université du Québec,, Québec, Canada, p. 1-10.

Johns RC et Eveleigh ES. 2013. Ontogeny and stand condition influence the dispersal behavior of a defoliating specialist caterpillar. *Environmental Entomology*, 42 : 1329-1337.

Johns RC, Bowden JJ, Carleton DR, Cooke BJ, Edwards S, Emilson EJS, James PMA, Kneeshaw D, Maclean D, Martel V, Moise ERD, Mott GD, Norfolk CJ, Owens E, Pureswaran DS, Quiring DT et Régnière J. 2019. A conceptual framework for the spruce budworm early intervention strategy: Can outbreaks be stopped? *Forests*, 10 : 910.

Johnstone JF, Allen CD, Franklin JF, Frelich LE, Harvey BJ, Higuera PE, Mack MC, Meentemeyer RK, Metz MR, Perry GLW, Schoennagel T et Turner MG. 2016. Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 14 : 369-378.

Khare S, Drolet G, Sylvain J-D, Paré MC et Rossi S. 2019. Assessment of spatio-temporal patterns of black spruce bud phenology across Quebec based on MODIS-NDVI time series and field observations. *Remote Sensing*, 11 : 1-16.

Kimmins JP. 1971. Variations in the foliar amino acid composition of flowering and non-flowering balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) and white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) in relation to outbreaks of the spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clem)) *Canadian Journal of Zoology*, 49 : 1005-1011.

Kneeshaw D, Harvey BD, Reyes GP, Caron M-N et Barlow S. 2011. Spruce budworm, windthrow and partial cutting: Do different partial disturbances produce different forest structures? . *Forest Ecology and Management*, 262 : 482-490.

Labrecque-Foy J-P, Morin H et Girona MM. 2020. Dynamics of territorial occupation by North American beavers in Canadian boreal forests: A novel dendroecological approach. *Forests*, 11 : 221 : doi:210.3390/f11020221.

Lafleur B, Harvey BD et Mazerolle MJ. 2019. Partial cutting in mixedwood stands: Effects of treatment configuration and intensity on stand structure, regeneration, and tree mortality. *Journal of Sustainable Forestry*, 38 : 275-291.

Lambert MC, Ung CH et Raulier F. 2005. Canadian national tree aboveground biomass equations. *Canadian Journal of Forest Research*, 35 : 1996-2018.

Langsrud Ø. 2003. Anova for unbalanced data: Use type II instead of type III sums of squares. *Statistics and Computing*, 13 : 163-167.

Larouche C, Ruel JC et Bélanger L. 2007. L'effet du patron de répartition des coupes sur les pertes par chablis: Étude de cas dans la sapinière à bouleau blanc de l'est. *The Forestry Chronicle*, 83 : 84-91.

Larouche C, Gauthier M et Tremblay S. 2013a. Les coupes totales. Dans : *Le Guide Sylvicole du Québec Tome 2 : Les concepts et l'application de la sylviculture*. Les Publications Québec, Québec, p. 371-409.

Larouche C, Guillemette F, Raymond P et Saucier J-P. 2013b. *Le guide sylvicole du Québec: les concepts et l'application de la sylviculture*. Les Publications du Québec, Québec (Québec), 752 p.

Lavoie J, Montoro Girona M et Morin H. 2019. Vulnerability of conifer regeneration to spruce budworm outbreaks in the eastern Canadian boreal forest. *Forests*, 10 : 850: doi:810.3390/f10100850.

Lemay A. 2012. Croissance et qualité du bois de l'épinette noire et du sapin baumier après une coupe avec protection des petites tiges marchandes (CPPTM).

Lemay A, Krause C, Achim A et Bégin J. 2018. Growth and wood quality of black spruce and balsam fir following careful logging around small merchantable stems (CLASS) in the boreal forest of Quebec, Canada. *Forestry*, 91 : 271-282.

MacKinnon W et MacLean D. 2004. Effects of surrounding forest and site conditions on growth reduction of balsam fir and spruce caused by spruce budworm defoliation. *Canadian Journal of Forest Research*, 34 : 2351-2362.

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

MacLean D. 2004. Predicting forest insect disturbance regimes for use in emulating natural disturbance. Dans : Perera A, *et al.* éd. *Emulating Natural Forest Landscape Disturbances : Concepts and Applications*. New York, p. 69-82.

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

MacLean D, Hunt TL, Eveleigh ES et Morgan MG. 1996. The relation of balsam fir volume increment to cumulative spruce budworm defoliation. *The Forestry Chronicle*, 72 : 533-540.

MacLean DA. 1984. Effects of spruce budworm outbreaks on the productivity and stability of balsam fir forests. *Forestry chronicle*, 60 : 273-279.

Man R, Kayahara GJ, Rice JA et MacDonald GB. 2008. Eleven-year responses of a boreal mixedwood stand to partial harvesting: Light, vegetation and regeneration dynamics. *Forest Ecology and Management*, 255 : 697-706.

Martin M, Girona MM et Morin H. 2020. Driving factors of conifer regeneration dynamics in eastern Canadian boreal old-growth forests. *PLoS One*, 15 (7) : e0230221.

McCullough DG, Werner RA et Neumann D. 1998. Fire and insects in northern and boreal forest ecosystems of north america. *Annual Review of Entomology*, 43 : 107-127.

MDDELCC. 2018 (mis à jour le 2018). Normales climatiques du Québec 1981-2010 : Forestville. Consulté le 19 novembre 2018, <http://www.environnement.gouv.qc.ca/climat/normales/sommaire.asp?cle=7042378>

MELCC. 2020 (mis à jour le 2020). À propos du développement durable. Consulté le 04-04-2020, <http://www.environnement.gouv.qc.ca/developpement/definition.htm>

Ménard L-P, Ruel J-C et Thiffault N. 2019. Abundance and Impacts of Competing Species on Conifer Regeneration Following Careful Logging in the Eastern Canadian Boreal Forest. *Forests*, 10 : 177.

MERN. 2003 (mis à jour le 2013). Bref portrait de la forêt boréale au Québec. Consulté le 13 novembre 2018, <https://mern.gouv.qc.ca/presse/feux-grands.jsp>

MFFP. 2014. L'aménagement forestier dans un contexte d'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette « Guide de référence pour moduler les activités d'aménagement dans les forêts publiques ». Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Québec, Canada, 138 p.

MFFP. 2015. Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2015. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, protection de la forêt, Québec, Canada, 20 p.

MFFP. 2017. Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2017- version 1.0. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, forêt pdl, Québec, Canada, 19 p.

MFFP. 2018a. Épidémies, chablis et verglas. Secteur des forêts - Direction des inventaires forestiers. Consulté le 16 juillet 2018, <https://www.donneesquebec.ca/recherche/fr/dataset/epidemies-chablis-et-verglas>

MFFP. 2018b. Cartes écoforestières du troisième inventaire. Secteur des forêts - Direction des inventaires forestiers. Consulté le 16 juillet 2018, <https://www.donneesquebec.ca/recherche/fr/dataset/cartes-ecoforestieres-du-troisieme-inventaire-forestier-1991-2003/resource/6e03ca4f-9af3-4430-a461-39a6bc581c06>

MFFP. 2019. Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2019. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Québec, Canada, 33 p.

Montoro Girona M. 2017. À la recherche de l'aménagement durable en forêt boréale : Croissance, mortalité et régénération des pessières noires soumises à différents systèmes sylvicoles. PhD thesis, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Québec, Canada, 287 p.

Montoro Girona M, Navarro L et Morin H. 2018a. A secret hidden in the sediments: Lepidoptera scales. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6 : 1-5.

Montoro Girona M, Morin H, Lussier J-M et Walsh D. 2016. Radial growth response of black spruce stands ten years after experimental shelterwoods and seed-tree cuttings in boreal forest. *Forests*, 7 : 240-260.

Montoro Girona M, Lussier J-M, Morin H et Thiffault N. 2018b. Conifer regeneration after experimental shelterwood and seed-tree treatments in boreal forests: Finding silvicultural alternatives. *Frontiers in Plant Science*, 9 : 1145-1159.

Montoro Girona M, Morin H, Lussier J-M et Ruel J-C. 2019. Post-cutting mortality following experimental silvicultural treatments in unmanaged boreal forest stands. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2 : 1-16.

Montoro Girona M, Rossi S, Lussier J-M, Walsh D et Morin H. 2017. Understanding tree growth responses after partial cuttings: A new approach. *PLoS One*, 12 (2) : 1-18.
doi:10.1371/journal.pone.0172653.

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

Morin H et Laprise D. 1997. Seedling bank dynamics in boreal balsam fir forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 27 : 1442-1451.

Morin H, Laprise D, Simard AA et Amouch A. 2008. Régime des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'est de l'amérique du nord. Dans : Gauthier S, *et al.* éd.

Aménagement écosystémique en forêt boréale. Les Presses de l'Université du Québec, Québec, Canada, p. 165-192.

Morneau C et Landry Y. 2007. Guide de reconnaissance des types écologiques : 6h - collines du Lac Péribonka et 6i - Hautes collines du réservoir aux Outardes. Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, Division de l'analyse et de la diffusion des informations forestières et écologiques, Québec, Canada, 202 p.

NASA. 2000 (mis à jour le August 30, 2000). Measuring vegetation - normalized difference vegetation index (NDVI). Consulté le 2020-02-7, https://earthobservatory.nasa.gov/features/MeasuringVegetation/measuring_vegetation_2.php

National Forestry. 2017 (mis à jour le 2020-02-24). National forest and forest management statistics Consulté le 2020-04-06, http://nfdp.ccfm.org/index_e.php

Navarro L. 2013. Dynamique spatio-temporelle des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans la pessière à mousses au cours XXIème siècle. MSc Thesis, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Québec, Canada.

Navarro L, Harvey A-É et Morin H. 2018a. Lepidoptera wing scales: A new paleoecological indicator for reconstructing spruce budworm abundance. Canadian Journal of Forest Research, 48.

Navarro L, Morin H, Bergeron Y et Giron MM. 2018b. Changes in spatiotemporal patterns of 20th century spruce budworm outbreaks in eastern Canadian boreal forests. Frontiers in Plant Science, 9 : 1905-1920.

Navarro L, Harvey A-É, Ali A, Bergeron Y et Morin H. 2018c. A holocene landscape dynamic multiproxy reconstruction: How do interactions between fire and insect outbreaks shape an ecosystem over long time scales? PlosOne : 15.

Nealis VG. 2016. Comparative ecology of conifer-feeding spruce budworms (Lepidoptera: Tortricidae). *Canadian Entomology*, 148 : S33-S57.

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

Nie Z, MacLean D et Taylor AR. 2018. Forest overstory composition and seedling height influence defoliation of understory regeneration by spruce budworm. *Forest Ecology and Management*, 409 : 353-360.

Nie Z, Maclean DA et Taylor AR. 2019. Disentangling variables that influence growth response of balsam fir regeneration during a spruce budworm outbreak. *Forest Ecology and Management*, 433 : 13-23.

Nolet P, Kneeshaw D, Messier C et Béland M. 2017. Comparing the effects of even- and uneven-aged silviculture on ecological diversity and processes: A review. *Ecologie and Evolution*, 8 : 1217-1226.

Osawa A. 1994. Seedling responses to forest canopy disturbance following a spruce budworm outbreak in Maine. *Canadian Journal of Forest Research*, 24 : 850-859.

Pamerleau-Couture É. 2011. Impact de trois interventions sylvicoles sur la croissance et la qualité du bois de l'épinette noire en forêt boréale.

Pamerleau-Couture É, Krause C, Pothier D et Weiskittel A. 2015. Effect of three cutting practices on stand structure and growth of residual black spruce trees in north-eastern Quebec. *Forestry*, 88 : 471-483.

Peh KSH, Corlett R et Bergeron Y. 2015. *Routledge handbook of forest ecology*. Routledge, Taylor & Francis Group, London, xvi, 652 pages p.

Poulin J. 2013. Coupes totales. Dans : Manuel de détermination des possibilités forestières 2013-2018. Bureau du forestier en chef, Roberval, Québec, Canada, p. 87-90.

PRIMER-E. 2013. Primer 6.1.16. PRIMER-E, Plymouth, UK.

Puettmann KJ, Wilson SM, Baker SC, Donoso PJ, Drössler L, Amente G, Harvey BD, Knoke T, Lu Y, Nocentini S, Putz FE, Yoshida T et Bauhus J. 2015. Silvicultural alternatives to conventional even-aged forest management - what limits global adoption? *Forest Ecosystems*, 2 : 1-16.

Pureswaran DS, Neau M, Marchand M, De Grandpre L et Kneeshaw D. 2019. Phenological synchrony between eastern spruce budworm and its host trees increases with warmer temperatures in the boreal forest. *Ecology and Evolution*, 9 : 576-586.

Pureswaran DS, De Grandpré L, Paré D, Taylor A, Barette M, Morin H, Régnière J et Kneeshaw DD. 2015. Climate-induced changes in host tree-insect phenology may drive ecological shift in boreal forests. *Ecology*, 96 : 1480-1491.

R Development Core Team. 2016. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Raymond P. 1998. Efficacité du système de régénération par coupes progressives dans les sapinières boréales riches: Résultats cinq ans après la coupe d'ensemencement. Université Laval, Québec, 202 p.

Raymond P, Larouche C, Bédard S et Tremblay S. 2013. La coupe progressive irrégulière. Dans : Ministère des Ressources naturelles éd. Le guide sylvicole du Québec p. 456-515.

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, 119 : 717-728.

Régnière J et Fletcher RM. 1983. Direct measurement of spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) larval dispersal in forest stands. Environmental Entomology, 12 : 1532-1538.

Régnière J, Lysyk T et Auger M. 1989. Population density estimation of spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae) on balsam fir and white spruce from 45 -cm mid-crown branch tips. The Canadian Entomologist : 267-281.

Ressources naturelles Canada. 2012. La recherche au centre de foresteries des laurentides de ressources naturelles Canada « la tordeuse des bourgeons de l'épinette ». Ressources naturelles Canada, 1-16 p.

Ressources naturelles Canada. 2016a (mis à jour le 22 janvier 2016). Télédétection en foresterie. Consulté le 27 novembre 2018, <https://www.rncan.gc.ca/forets/mesures-rapports/teledetection/13430>

Ressources naturelles Canada. 2016b (mis à jour le 4 février 2016). Innovations en télédétection. Consulté le 27 novembre 2018, <https://www.rncan.gc.ca/forets/mesures-rapports/teledetection/16615>

Ressources naturelles Canada. 2016c (mis à jour le 2016-08-15). Tordeuse des bourgeons de l'épinette (fiche d'information). Consulté le 18 février 2018, <http://www.rncan.gc.ca/forets/feux-insectes-perturbations/principaux-insectes/13404>

Ressources naturelles Canada. 2018a (mis à jour le 26 septembre 2018). De quelle façon l'industrie forestière contribue-t-elle à l'économie du Canada? Consulté le 25 novembre 2018, <https://www.rncan.gc.ca/forets/rapport/economie/16518>

Ressources naturelles Canada. 2018b (mis à jour le 26 septembre 2018). Données statistiques. Consulté le 25 novembre 2018, <http://scf.rncan.gc.ca/profilstats>

Ressources naturelles Canada. 2018c (mis à jour le 2018-07-27). 8 facts about Canada's boreal forest. Consulté le 2020-03-26, <https://www.nrcan.gc.ca/our-natural-resources/forests-forestry/sustainable-forest-management/boreal-forest/8-facts-about-canadas-boreal-forest/17394>

Riopel M, Bégin J et Ruel JC. 2010. Probabilité de pertes des tiges individuelles, cinq and après des coupes avec protection des petites tiges marchandes, dans des forêts résineuses du Québec. Canadian Journal of Forest Research, 40 : 1458.

Robitaille A et Saucier JP. 1998. Paysages du Québec méridional. Les Publications du Québec, Québec, Canada, 213 p.

Rossi S, Morin H, Deslauriers A et Plourde PY. 2011. Predicting xylem phenology in black spruce under climate warming. Global Change Biology, 17 : 614-625.

Rouse JW, Jr., Harlan JC, Haas RH, Schell JA et Deering DW. 1974. Monitoring the vernal advancement and retrogradation (green wave effect) of natural vegetation. NASA/GSFC type III final report, Greenbelt, Maryland, NASA, 371 p.

Royama T. 1984. Population dynamics of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana*. Ecological Society of America, 54 : 429-462

Royama T, MacKinnon W, Kettela EG, Carter NE et Hartling LK. 2005. Analysis of spruce budworm outbreak cycles in New Brunswick, Canada, since 1952. Ecology, 86 : 1212-1224.

Ruel J-C. 1995. Understanding windthrow: Sylvicultural implications. The Forestry Chronicle, 71 : 434-445.

Ruel J-C et Huot M. 1993a. Influence of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem), on regeneration of fir stands after clearcutting. *Forestry chronicle*, 69 : 163-172.

Ruel JC. 1989. Importance de la régénération préexistence dans les forêts publiques du Québec. *Annales des Sciences Forestières*, 49 : 345-359.

Ruel JC. 1992. Abondance de la régénération 5 ans après la coupe à blanc mécanisée de peuplements d'épinette noire (*Picea mariana*). *Canadian Journal of Forest Research*, 22 : 1630-1638.

Ruel JC et Huot M. 1993b. Impacts de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) sur la régénération des sapinières après la coupe à blanc. *The Forestry Chronicle*, 69(2) : 163-172.

Ruel JC, Ouellet F, Plusquellec R et Ung CH. 1998. Évolution de la régénération de peuplements résineux et mélanges au cours des 30 années après coupe à blanc mécanisée. *The Forestry Chronicle*, 74 : 428-443.

Ruel JC, Messier C, Doucet R, Claveau Y et Comeau P. 2000. Morphological indicators of growth response of coniferous advance regeneration to overstory removal in the boreal forest. *The Forestry Chronicle*, 76(4) : 633-642.

Saucier JP, Bergeron J-F, Grondin P et Robitaille A. 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3th version): Un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des ressources naturelle du Québec. *L'aubelle*, 124 : 1-12.

Schindler DW et Lee PG. 2010. Comprehensive conservation planning to protect biodiversity and ecosystem services in Canadian boreal regions under a warming climate and increasing exploitation. *Biological Conservation*, 143 : 1571-1586.

Seidl R, Thom D, Kautz M, Martin-Benito D, Peltoniemi M, Vacchiano G, Wild J, Ascoli D, Petr M, Honkaniemi J, Lexer MJ, Trotsiuk V, Mairota P, Svoboda M, Fabrika M, Nagel TA et Reyer CPO. 2017. Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7 : 395-402.

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

Swaine JM. 1933. The relation of insect activities to forest development as exemplified in the forest of eastern north america. *The Forestry Chronicle*, 9 : 9-32.

Taiz L, Zeiger E, Moller IM et Murphy A. 2015. *Plant physiology and development*. Sinauer, Massachusetts, USA, 761 p.

Thiffault N, Guillaume C, Prigent RJ et Charette L. 2004. Régénération artificielle des pessières noires à erricacées: Effet du scarifiage, de la fertilisation et du type de plants après 10 ans. *The Forestry Chronicle*, 80 : 141-149.

Thorpe HC, Thomas SC et Caspersen JP. 2007. Residual-tree growth responses to partial stand harvest in the black spruce (*Picea mariana*) boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 37 : 1563-1571.

Thorpe HC, Thomas SC et Caspersen JP. 2008. Tree mortality following partial harvests is determined by skidding proximity. *Ecological Applications*, 18 : 1652-1663.

Ulanova NG. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: A review. *Forest Ecology and Management*, 135 : 155-167.

Ung C-H, Bernier P et Guo X-J. 2008. Canadian national biomass equations: New parameter estimates that include British Columbia data. *Canadian Journal of Forest Research*, 38 : 1123-1132.

Urli M, Thiffault N, Barrette M, Bélanger L, Leduc A et Chalifour D. 2017. Key ecosystem attributes and productivity of boreal stands 20 years after the onset of silviculture scenarios of increasing intensity. *Forest Ecology and Management*, 389 : 404-416.

Waldron K, Ruel JC, Gauthier S, De Grandpré L, Peterson CJ et Ewald J. 2014. Effects of post-windthrow salvage logging on microsites, plant composition and regeneration. *Applied vegetation science*, 17 : 323-337.

Wurtz TL et Zasada JC. 2001. An alternative to clear-cutting in the boreal forest of Alaska: A 27-year study of regeneration after shelterwood harvesting. *Canadian Journal of Forest Research*, 31 : 999-1011.