

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

CONSERVATION DES GUÊPES PARASITOÏDES EN SAPINIÈRES VIERGES ET
IMPACTS DES COUPES FORESTIÈRES SUR LEURS POPULATIONS

MÉMOIRE PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
NICOLAS Z. BOUCHER

AVRIL 2024

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.12-2023). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Ce travail n'aurait pas pu être réalisé sans le support précieux de mes directeurs Timothy Work et Christian Hébert. Tim, ton esprit scientifique est d'une qualité sans pareille. Ton objectivité et ta vision sont des atouts dont tous les étudiants devraient bénéficier. Tu as été pour moi un guide et une source de motivation dans ces dernières années de recherches. Tu as toujours su trouver les mots pour encourager et rassurer tes étudiants, un atout important et témoignant d'un bon directeur. Ta bonne humeur contagieuse et ton sens de l'humour font de ta présence un véritable plaisir.

Christian, ton implication a été d'une grande aide à mon parcours. J'admire la passion que tu exerces dans le support de tes étudiants. J'apprécie profondément l'encadrement que tu m'as offert, tout en gardant comme priorité mon épanouissement à la fois pédagogique, professionnel et personnel. Tu as su me remettre dans le droit chemin lorsque je m'égarais, sans pour autant réprimer ma passion me poussant parfois à des idées de trop grande envergure. Je te remercie pour ton soutien et la volonté que tu as à l'égard de ma réussite.

Je n'aurais pu rêver d'une meilleure direction de maîtrise. Tim et Christian, merci profondément à vous deux.

À ma collègue uqamienne Marilou Bélair, ce fut un plaisir de travailler avec toi. Je suis vraiment heureux de la complicité que nous avons développée au fil de nos « roadtrips » et de nos journées dans le bois. Merci pour tous les beaux moments passés sur le terrain, malgré les moustiques qui ne te laissaient pas tranquille.

Je tiens à remercier le bureau du Nionwentsio du conseil de la Nation Huronne-Wendat pour son aide précieuse. Béatrice Carrier, merci beaucoup pour tous les efforts que tu as mis sur la coordination de mon projet et pour nous avoir fourni l'aide indispensable d'Ève-Marie Guillemette, Sébastien Picard, Florent Déry et Philip Bell-Doyon. Ève-Marie, merci infiniment pour ton aide sur le terrain. Ton entrain et ta bonne humeur ont fait de nos journées d'échantillonnage et de nos soirées au campement un vrai plaisir. Sébastien, merci pour toute la passion et les connaissances que tu nous as transmises au fil de nos longues marches dans le bois. Ton amour pour la forêt est contagieux et admirable. Florent, je n'aurais pu rêver mieux comme mentor pour mon premier été de terrain. Ta motivation à exécuter le travail efficacement et rigoureusement est exemplaire. Ton esprit méthodologique me suivra tout au long de mon parcours. Philip, merci beaucoup pour ton aide dans le choix et la description de nos placettes. Tes connaissances multiples ont été essentielles à l'élaboration de notre protocole expérimental.

Merci aussi à tous les membres du centre de foresterie des Laurentides qui ont participé de près ou de loin à ce projet, notamment Jean-Michel Béland et Olivier Jeffrey. Merci à Denis de la SÉPAQ pour ton amabilité et toute l'aide que tu nous as apportée sur le terrain.

Finalement, je tiens à remercier tous mes proches pour le soutien et l'encouragement dans mon parcours. Merci à mes parents, Katalin et Marc et à mon frère Philippe pour votre support. Je remercie aussi mes grands-parents Collette et Miklos pour l'encouragement à la poursuite d'études scientifiques. J'espère vous rendre fier. Merci à mon oiseau Dixie, mon partenaire de laboratoire et d'écriture, qui était sur mon épaule pour une grande partie de la rédaction de ce mémoire. À mes amis du Bac en biologie, qui depuis le début participent à alimenter ma passion pour cette science, merci pour tous les beaux moments que vous m'avez fait vivre, Ines, Laurie, Laurence, Marianne,

Brandon, Raphaël, Samuel, Maxime pour ne nommer qu'une partie d'entre vous. Pascal, merci pour ta curiosité contagieuse, nos moments de « nerding out », ton humour et toutes tes merveilleuses qualités. Tu m'étais un ami très cher et tu aurais été un biologiste exceptionnel. Tu resteras toujours dans ma mémoire et dans celle de tous les gens qui ont eu le plaisir de te connaître.

DÉDICACE

À mon grand-père Miklos Zador

Et à mon ami Pascal Bredin

AVANT-PROPOS

D'aussi loin que je me souviens, j'admirais la diversité animale. Que ce soit au travers d'émissions ou de livres, j'étais déterminé dès ma jeunesse à en apprendre plus. J'ai plus tard développé de nombreux intérêts touchant la biologie, notamment dans la microbiologie, la taxonomie et l'évolution. Ces intérêts m'ont amené à entreprendre un baccalauréat en biologie où ma curiosité a été piquée par l'interaction entre les plantes et les insectes. Décidé à en apprendre plus sur le sujet, j'ai commencé un stage dans le laboratoire de Tim avec une idée en tête : étudier un taxon représentant un véritable défi. J'avais en tête les coléoptères de la famille Staphylinidae, jusqu'à ce que Tim me montre des guêpes de la famille Ichneumonidae qu'on a classées ensemble. Ce moment va toujours me rester gravé dans ma mémoire. Je suis tout de suite tombé en amour avec ce groupe, notamment en raison de leur cycle de vie qui témoigne de la brutalité fascinante que peut avoir la nature. Je fus frappé par leur beauté, leurs couleurs variées, parfois métalliques, leurs plus petits détails, leur délicatesse féérique, l'iridescence de leurs ailes, etc. J'ai eu la chance de pouvoir faire un stage sur ce groupe et poursuivre sur le même sujet à la Maîtrise.

Je n'aurais pu rêver d'un meilleur projet pour m'initier à la recherche. J'ai pu faire du travail de terrain pour la première fois, et ce en campant au milieu de la forêt avec une équipe formidable. Nos journées d'échantillonnage consistaient à marcher ou faire du bateau à moteur pour retrouver nos pièges remplis de merveilles. J'ai eu la chance de pouvoir étudier la magnifique forêt vierge de Ya'nienhondhdeh, débordant d'histoire. J'ai été sensibilisé au niveau de l'importance de ce type d'environnement, mais aussi au niveau de l'importance de ce territoire dans le patrimoine de la Nation Huronne-Wendate. Après des heures d'observations au binoculaire, j'ai pu rapporter des résultats intéressants démontrant que mes efforts ont porté fruit. J'ai eu l'opportunité de partager

ces résultats lors de plusieurs conférences, comme l'ACFAS, la conférence annuelle de la SEQ et le colloque de la chaire AFD.

Les deux groupes abordés dans ce mémoire me confèrent chacun un attachement particulier. Les parasitoïdes de lépidoptères ont une grande importance écologique et même économique. Leur habitus est très varié, souvent charismatique et fort en couleurs. Les parasitoïdes de diptères fongivores sont tout l'inverse, et c'est ce qui leur donne leur charme selon moi. À première vue, ce sont de minuscules guêpes brunes, toutes identiques. Cependant, on s'y attache vite. La fosse de leur espace malaire donne l'impression d'un sourire et leurs ailes, lorsque positionnées sous le bon angle, émettent une iridescence magnifique. Ils n'ont pas eu droit à autant d'intérêt que bien d'autres insectes, ce qui en fait un groupe dont l'écologie est encore très méconnue. J'ai eu la chance d'avoir une grande liberté dans le cadre de ce projet pour suivre mes intérêts, ce qui me permet, au travers de ce mémoire, de vous présenter ces deux groupes dans un contexte expérimental fascinant.

« Natural ecosystems would collapse were it not for the diversity of wasp species we see today. »

-Eric R. Eaton

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ii
DÉDICACE.....	v
AVANT-PROPOS	vi
LISTE DES FIGURES.....	x
LISTE DES TABLEAUX.....	xi
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xii
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS.....	xiii
RÉSUMÉ.....	1
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	2
0.1 La diversité végétale en forêt	2
0.2 La tordeuse des bourgeons de l'épinette	2
0.3 Les forêts vierges	3
0.4 L'aménagement forestier	4
0.5 La forêt de Ya'nienhondéh.....	5
0.6 Les guêpes parasitoïdes.....	5
0.7 Objectifs et hypothèses	7
CHAPITRE 1	8
VALEUR ÉCOLOGIQUE DES SAPINIÈRES VIERGES DE YA'NIENHONHDEH POUR LA CONSERVATION DES ICHNEUMONIDAE	8
1.1 Introduction.....	9
1.2 Méthodologie	14
1.2.1 Territoires d'étude.....	14
1.2.2 Description forestière des peuplements	15
1.2.3 Échantillonnage des insectes.....	15
1.2.4 Identification des spécimens	16
1.2.5 Analyses statistiques	18
1.3 Résultats	20
1.3.1 Composition forestière des peuplements	20
1.3.2 Parasitoïdes de lépidoptères	20
1.3.3 Parasitoïdes de diptères saproxyliques.....	23
1.4 Discussion	28
1.4.1 Parasitoïdes de lépidoptères	28

1.4.2 Parasitoïdes saproxyliques	31
1.5 Conclusion	36
CONCLUSION GÉNÉRALE	37
MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE 1	38
MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE 2	39
MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE 3	40
RÉFÉRENCES	52

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Localisation des 15 peuplements étudiés, dans la portion vierge de Ya'nienhonhndeh (en vert) et dans la portion aménagée du secteur Tourilli (en orange).....	16
Figure 2 : Courbes de raréfaction (intervalles de confiance à 95%) des Ichneumonidae parasitoïdes de lépidoptères en fonction du type de peuplement (Coupe CPRS, épidémie légère de TBE, épidémie sévère de TBE).	22
Figure 3 : Abondance des espèces dominantes (>15 individus) d'Ichneumonidae parasitoïdes de lépidoptères en fonction du type de peuplement (Coupe CPRS, épidémie légère de TBE, épidémie sévère de TBE).	23
Figure 4 : Courbes de raréfaction (intervalles de confiance à 95%) des Ichneumonidae parasitoïdes de diptères saproxyliques en fonction du type de peuplement (Coupe CPRS, épidémie légère de TBE, épidémie sévère de TBE).....	24
Figure 5 : Positionnement multidimensionnel non métrique (NMDS) des Ichneumonidae saproxyliques en fonction du type de peuplement (Coupe CPRS, épidémie légère de TBE, épidémie sévère de TBE).	25
Figure 6 : Abondance des espèces dominantes d'Orthocentrinae en fonction du type de peuplement (Coupe CPRS, épidémie légère de TBE, épidémie sévère de TBE)	27
Figure 7 : a) Habitus facial général du groupe de genres <i>Orthocentrus</i> (<i>O. abdominalis abdominalis</i>). b) Habitus facial du genre <i>Neurateles</i> (<i>N. rotundifemur</i>).	34

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Surface terrière (m ² /ha) occupée par les arbres et les gaules des quatre principales essences et volume (m ³ /ha) de débris ligneux au sol des peuplements issus de différents types de perturbation dans la forêt vierge de Ya'nienhohdeh et aménagée du secteur Tourilli.....	21
---	----

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

ACFAS : Association canadienne-française pour l'avancement des sciences

AFD : Aménagement forestier durable

AFE : Aménagement forestier écosystémique

AP : Arpenteuse de la pruche (*Lambdina fiscellaria* (Guenée 1858))

CPRS : Coupe avec protection de la régénération et des sols

DHP : Diamètre à la hauteur poitrine

EL : Peuplement issu d'épidémie légère

ES : Peuplement issu d'épidémie sévère

GLM : Modèle linéaire généralisé

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

NMDS : Positionnement multidimensionnel non paramétrique

SEQ : Société d'entomologie du Québec

TBE : Tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clemens 1865))

LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

m^2/ha : mètre carré par hectare

m^3/ha : mètre cube par hectare

RÉSUMÉ

Il est proposé que l'hétérogénéité des forêts augmente leur biodiversité, ce qui favorise leur résistance aux ravageurs en bénéficiant leur communauté d'ennemis naturels. Dans ce mémoire, j'analyse l'impact des coupes forestières sur les parasitoïdes de lépidoptères et de diptères saproxyliques en comparant leur assemblage avec celui d'une forêt vierge, naturellement perturbée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Je propose que l'homogénéisation végétale et la réduction du volume de débris ligneux causées par les coupes nuisent aux communautés de parasitoïdes étant associées à ces ressources. Après 35 ans de régénération post-perturbation, des pièges Malaises ont été placés pour caractériser les communautés d'Ichneumonidae. Les populations de parasitoïdes de lépidoptères se rétablissent de manière similaire entre les peuplements vierges naturellement perturbés et ceux aménagés. Par contre, les communautés de parasitoïdes saproxyliques diffèrent et montrent une composition distincte en forêt vierge. La diversité et l'accessibilité de la matière ligneuse en décomposition seraient en cause.

Mots clés : Forêt vierge, Aménagement forestier, Tordeuse des bourgeons de l'épinette, Parasitoïdes, Ichneumonidae

INTRODUCTION GÉNÉRALE

0.1 La diversité végétale en forêt

La diversité végétale est reconnue pour augmenter la productivité des écosystèmes et leur résistance aux stress environnementaux (Guo et al 2019; Jactel & Brockerhoff 2007; Jucker et al 2014; Liang et al. 2016). En théorie, l'augmentation de la diversité des plantes s'accompagne aussi d'une guildes d'ennemis naturels plus apte à contrôler les populations d'insectes ravageurs (Jactel *et al.*, 2021). Ce phénomène est surtout rapporté dans les systèmes agricoles (Leius, 1967; Root, 1973; Tschardtke, 2000; Landis *et al.*, 2005; Letourneau *et al.*, 2012; Gaigher *et al.*, 2015; Yang et al., 2022), malgré des résultats variables (Marino & Landis, 1996; Menalled *et al.*, 1999). Le même effet a été suggéré en écosystèmes forestiers (Jactel *et al.*, 2021). Il est proposé que les forêts plus hétérogènes, comme les forêts conifériennes mixtes, ont une meilleure résistance aux épidémies d'insectes, en partie en raison de l'ajout de proies ou hôtes associés aux feuillus et pouvant être utilisés par des ennemis naturels (Cappuccino *et al.*, 1998; Eveleigh *et al.*, 2007).

0.2 La tordeuse des bourgeons de l'épinette

La diversité végétale des forêts est fortement influencée par les perturbations naturelles. Le plus grand ravageur des forêts conifériennes canadiennes est la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE ; *Choristoneura fumiferana* (Clemens, 1865) (RNCAN, 2015). Ce lépidoptère est particulièrement destructeur en peuplements de sapin baumier, l'essence la plus sensible à sa défoliation en raison de la synchronie entre son débourrement et l'émergence printanière des jeunes larves de la TBE (Hennigar et al., 2008; Nealis & Régnière, 2004). Les épidémies de TBE font partie de la dynamique naturelle de la forêt boréale et reviennent périodiquement à tous les 30-35 ans (Royama, 1984). Une défoliation maintenue sur plusieurs années cause fréquemment la mort

de nombreux arbres, voire de peuplements entiers (Royama, 1984; Greenbank, 1956). La mort des sapins baumiers survient souvent après 4 ou 5 années de défoliation grave. Les épidémies se terminent normalement après 12 ans (MacLean, 1980). Les densités de population de la TBE varient grandement au fil du temps et le maintien de basses densités est assuré en partie par les ennemis naturels, comme les parasitoïdes. Combiné à la raréfaction du feuillage sur lequel les chenilles se nourrissent, les parasitoïdes participent aussi au déclin des épidémies (Bennett, 2008; Pureswaran et al., 2016; Royama, 1984). La variation de l'intensité des épidémies à l'échelle du territoire entraîne une hétérogénéité de la strate arborescente (De Grandpré & Bergeron, 1997; Kembell et al., 2005; Spies et al., 2006). La régénération post-épidémie dépend des trouées résultantes et de la régénération préétablie. À court terme, ces trouées laisseront place aux herbacées pionnières (De Grandpré *et al.*, 2003), auxquelles succéderont les arbres. Ces conditions génèrent une variation de l'âge et du diamètre des arbres au sein de la forêt régénérée (Gauthier, 2009). Au Québec, l'hétérogénéité caractéristique des sapinières boréales vierges est principalement modélée par ces épidémies, combinées aux feux et aux chablis (Gauthier, 2009; De Grandpré et al., 2018).

0.3 Les forêts vierges

Les forêts vierges sont reconnues pour leur hétérogénéité structurelle et compositionnelle (Schowalter, 2017; Martin et al., 2018; Spies, 2004; Harper et al., 2003; Despons et al., 2004). Leur superficie mondiale est cependant en diminution constante (Potapov *et al.*, 2017). Ces forêts sont des écosystèmes complexes où on trouve une grande diversité végétale et une variété de microhabitats pouvant être utilisé par de nombreux organismes (Schowalter, 2017; Martin et al., 2018; Harper et al., 2003; Despons et al., 2004). La diversité végétale s'accompagne de celle d'herbivores (Axmacher *et al.*, 2009; Lawton, 1983; Moreira *et al.*, 2016) et la grande quantité de

bois en décomposition au sol, typique des forêts vierges, fait guise d'habitat et de ressources pour l'entomofaune saproxylique (*i.e.* : associé de près ou de loin au bois mort (Ulyshen & Šobotník, 2018)) (De Grandpré & Bergeron, 1997; Kembal et al., 2005; Spies et al., 2006; Burrascano, 2008; Franklin & Spies, 1991; Franklin & Van Pelt, 2004).

0.4 L'aménagement forestier

L'aménagement forestier intensif est responsable de la diminution des forêts vierges et entraîne une homogénéisation de la structure et de la composition forestière (Martin *et al.*, 2020; Boucher *et al.*, 2015). On compte parmi ces pratiques les coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS), une méthode populaire au Québec et qui s'apparente aux coupes totales. Tous les arbres sont coupés, ce qui mène à une régénération synchronisée et un peuplement équin sur son ensemble, mais la machinerie évite d'endommager la régénération le plus possible en restreignant ses passages. La composition est souvent simplifiée à une seule essence (Gauthier, 2009). L'extraction de la matière ligneuse limite l'alimentation du stock de bois en décomposition au sol, qui est particulièrement marqué par l'absence de débris ligneux à grand diamètre (Burrascano, 2008; Franklin & Spies, 1991; Franklin & Van Pelt, 2004). Des méthodes de coupes destinées à imiter l'effet des perturbations naturelles ont été mises en place pour conserver la biodiversité forestière. Au Québec, on parle surtout de l'aménagement forestier écosystémique (AFE) qui vise à maintenir les paysages forestiers dans les limites naturelles de variabilité que génèrent les perturbations. Les épidémies de TBE, omniprésentes sur le territoire québécois, ont grandement servi à l'élaboration de cette approche. L'AFE prend en considération les aspects économiques de l'aménagement, mais aussi les aspects sociaux, comme les droits autochtones (Gauthier et al., 2008).

0.5 La forêt de Ya'nienhondhndeh

Les forêts vierges (i.e. non aménagées) sont des points de référence importants pour juger de l'efficacité des approches comme l'AFE. La dernière grande forêt vierge du sud du Québec (sous le 49^e parallèle) se situe dans Ya'nienhondhndeh (47°40' N, 71°82' W) (Bureau du Nionwentsio, 2020). Elle est constituée de 340 km² de sapinières perturbées au fil du temps par des épidémies de TBE. Ce territoire a été historiquement utilisé pour la chasse et la pêche par la Nation Huronne-Wendat. La conservation de son patrimoine naturel et culturel est d'une grande importance pour la Nation. Ya'nienhondhndeh présente aussi un grand intérêt pour les chercheurs scientifiques qui y ont réalisé de nombreuses études au cours des dernières années (Bell-Doyon et al., 2021; Bell-Doyon et al., 2022; Richard *et al.*, 2018). Grâce aux efforts constants du bureau du Nionwentsio du Conseil de la Nation Huronne-Wendat, le territoire a été désigné comme aire protégée à utilisation durable en 2021, avec la conservation de la portion vierge du territoire comme un des objectifs. Cette désignation a pour but de conserver la biodiversité et les fonctions écosystémiques du territoire, tout en permettant une certaine utilisation des ressources naturelles (Bélangier & Guay, 2010). Adjacent à Ya'nienhondhndeh, se trouve le secteur Tourilli, ayant fait l'objet d'exploitations forestières par CPRS. La proximité de ces deux territoires est idéale pour comparer des peuplements vierges issus d'épidémies de TBE et des peuplements aménagés.

0.6 Les guêpes parasitoïdes

Les populations de TBE sont contrôlées en grande partie par les guêpes parasitoïdes (Royama, 1984; Bennett, 2008). Les guêpes parasitoïdes pondent leurs œufs à l'intérieur ou à la surface d'un hôte, souvent à un stade immature. Un ou plusieurs œufs sont pondus selon l'espèce. Une fois éclos, les larves se nourrissent des tissus internes de l'hôte jusqu'à ce que les guêpes aient acquis assez de ressource pour faire leur métamorphose. L'hôte meurt dans le processus (Gauld,

1988). Selon les espèces, les parasitoïdes ont une gamme plus ou moins large d'hôtes potentiellement utilisables. Le mode de vie spécialiste ou généraliste est intimement lié à la méthode d'oviposition propre aux espèces (Gauld, 1988). Les *koinobiontes*, laissant vivre leur hôte pour une période prolongée, sont plus souvent spécialistes. La coévolution étroite entre la guêpe et les défenses immunitaires de l'hôte joue un rôle important dans cette spécificité. D'autres stratégies peuvent être adoptées en complément pour diminuer le système immunitaire et même changer le comportement de l'hôte en faveur du parasitoïde, comme l'injection parallèle de molécules ou de virus lors de la ponte. Les parasitoïdes s'attaquant aux stades mobiles sont plus souvent des spécialistes (Gauld, 1988) qui ont tendance à être univoltins et à présenter un cycle de vie synchronisé à celui de leur hôte (Askew, 1975). Dans le cas où un spécialiste est multivoltin, la présence d'espèces hôtes précises au cours de la saison est obligatoire à la complétion de son cycle vital (Maltais *et al.*, 1989). À l'opposé, les généralistes sont souvent des *idiobiontes* qui tuent ou paralysent leurs hôtes dès la ponte. Cette méthode permet d'éviter les défenses immunitaires de l'hôte. Les espèces généralistes s'attaquent plus souvent à un hôte en stade immobile, comme une nymphe (Gauld, 1988) et sont fréquemment multivoltins, utilisant différentes espèces d'hôtes au fil de la saison (Askew, 1975). Ces caractéristiques sont intimement liées à l'écologie des parasitoïdes et importantes à la compréhension de leur assemblage (Sheehan, 1986; Price, 1991; Gaasch *et al.*, 1995; Skillen, 2002; Sääksjärvi *et al.*, 2006; Eveleigh, 2007; Hrcek *et al.*, 2013). En plus de leur importance écosystémique, les guêpes parasitoïdes sont hautement diversifiées (Goulet & Hubert, 1993), ce qui en fait un groupe idéal pour des études de biodiversité. Ce mémoire porte précisément sur la famille des Ichneumonidae, car elle est considérée comme la plus importante pour le contrôle des ravageurs (Bennett, 2008).

0.7 Objectifs et hypothèses

Ce mémoire vise à analyser l'assemblage d'Ichneumonidae en forêt vierge perturbée naturellement par la TBE et anthropiquement par les coupes CPRS, après une régénération de 35 ans. Ces deux types d'environnements diffèrent au niveau de leur composition végétale et de leur stock de bois en décomposition. Par conséquent, les groupes étudiés sont d'abord les parasitoïdes de lépidoptères, qui par l'entremise de leurs hôtes herbivores ont un lien indirect avec la strate arborescente, puis les parasitoïdes saproxyliques associés à la composante ligneuse en décomposition. Mon objectif est de comparer la richesse et la composition de ces deux groupes en peuplements issus d'épidémies légères et sévères de TBE vs issus de coupes.

- Hypothèse 1 : La richesse des Ichneumonidae parasitoïdes de lépidoptères sera plus élevée en forêt vierge en raison de la plus grande diversité d'arbres, et particulièrement en peuplements issus d'épidémies légères de TBE où nous retrouvons une plus grande variation de la structure de la strate arborescente.
- Hypothèse 2 : La richesse des Ichneumonidae saproxyliques parasitoïdes de diptères fongivores sera plus élevée en forêt vierge et particulièrement en peuplements issus d'épidémies sévères de TBE en raison du grand apport en matière ligneuse due à la mortalité des arbres.
- Hypothèse 3 : La forêt vierge (issue d'épidémies légères et sévères de TBE) abritera une composition d'Ichneumonidae distincte de celle retrouvée en forêt issue de CPRS, autant chez les parasitoïdes de lépidoptères que chez les parasitoïdes saproxyliques.

CHAPITRE 1

VALEUR ÉCOLOGIQUE DES SAPINIÈRES VIERGES DE YA'NIENHONHNDÉH POUR LA CONSERVATION DES ICHNEUMONIDAE

Nicolas Z. Boucher, Christian Hébert, Timothy T. Work

Résumé

En 2021, la dernière grande forêt vierge du sud du Québec, située dans Ya'nienhonhndeh, un des territoires traditionnels de la Nation Huronne-Wendat, s'est vu octroyé le statut d'aire protégée d'utilisation durable, un nouveau concept expérimenté au Québec. La structure et la composition des sapinières vierges sont régulées exclusivement par des perturbations naturelles. Au Québec, il s'agit principalement des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE). Pour vérifier si les communautés d'insectes s'étaient rétablies dans les peuplements coupés 35 ans plus tôt, nous avons comparé les assemblages de guêpes (Hyménoptères) de la famille des Ichneumonidae associées aux lépidoptères défoliateurs et aux diptères saproxyliques à l'intérieur de peuplements vierges issus d'épidémies légères et sévères de TBE avec ceux issus de coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS). Nous proposons que l'hétérogénéité de la forêt vierge favorise les Ichneumonidae au niveau de leur richesse et permette d'abriter une composition distincte par rapport à celle retrouvée dans les peuplements coupés. Durant l'été 2021, nous avons échantillonné les Ichneumonidae à l'aide de pièges Malaise et ensuite comparé leur richesse en utilisant des courbes de raréfaction et leur composition en utilisant une analyse de variance multivariée avec permutations (PERMANOVA). Nous avons comparé l'abondance des espèces les plus abondantes (>15 individus) en utilisant des modèles linéaires généralisés. La richesse et la composition des parasitoïdes de lépidoptères ne diffèrent pas selon le type de peuplement. Les communautés sont formées en grande partie de généralistes aptes à se rétablir. Par contre, la composition des parasitoïdes de diptères saproxyliques diffère selon le type de peuplement après 35 ans. La forêt vierge offre un environnement clé pour les parasitoïdes saproxyliques, particulièrement en sites issus d'épidémies sévères. Nous soulevons l'importance de la diversité et de l'accessibilité du bois en décomposition pour ces parasitoïdes.

Mots clés : Ichneumonidae, forêt boréale, tordeuse des bourgeons de l'épinette, bois en décomposition, coupes forestières

1.1 Introduction

Les forêts vierges sont reconnues pour abriter une biodiversité unique en raison de la multitude de micro-habitats façonnés au cours du temps par des perturbations naturelles (Despots et al., 2004; Harper et al., 2003; Martin et al., 2018; Schowalter, 2017). En forêt boréale, les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE, *Choristoneura fumiferana*, Clemens 1865) y jouent un rôle crucial par la mortalité des sapins baumiers et des épinettes engendrée par leur défoliation persistante (Greenbank, 1956; MacLean, 1980; Royama, 1984). Sur ses cartes écoforestières, le MFFP (2022) considère une épidémie légère quand la mort des arbres s'élève entre 25 et 75% des tiges et une épidémie sévère quand la mort des arbres est au-dessus de 75%. Les épidémies de TBE ont des effets à long terme sur la structure et la composition des peuplements, et ce en fonction de l'intensité de l'épidémie (Bouchard & Pothier, 2010; Kneeshaw & Bergeron, 1996; Spence & MacLean, 2012; Virgin & MacLean, 2017).

Dans un peuplement régénéré à la suite d'une épidémie légère, les diamètres de sapins varient, étant donné la survie de certains. Les trouées dans la canopée causées par la mort des arbres ont un impact sur la densité de la régénération (Gauthier, 2009). En épidémies légères, les trouées sont plus petites, laissant place à moins de nouvelle croissance de la régénération préétablie, résultant en un peuplement régénéré moins dense sur son ensemble. Une épidémie sévère entraîne une forte mortalité des arbres et génère des trouées importantes dans la canopée, voire la mort du peuplement entier. Une régénération dense à partir de la régénération préétablie s'installe de façon synchrone générant un peuplement équié d'arbres à plus faibles diamètres (Belle-Isle & Kneeshaw, 2007; Bouchard & Pothier, 2010). L'aspect temporel de la régénération joue un rôle important dans la structure et la composition des nouveaux peuplements. Par exemple, immédiatement après la mort de sapins causée par la TBE en sapinière à bouleaux blancs, la

proportion de surface terrière de bouleaux et d'épinettes augmente. Au cours de la régénération subséquente des sapins, cette proportion peut varier, mais le nouvel environnement favorisant ces essences fait en sorte que même après une trentaine d'années de régénération, les bouleaux et épinettes couvrent fréquemment une plus grande proportion que dans le peuplement pré-épidémie (Virgin & MacLean, 2017). Par contre, il arrive aussi dans certains cas que ces essences soient affectées négativement par le changement des conditions environnementales, par exemple par les chablis (Bouchard *et al.*, 2005).

Les perturbations naturelles comme les épidémies de TBE génèrent de l'hétérogénéité dans la structure et de la composition des peuplements vierges et produisent une mosaïque de perturbation à l'échelle du paysage (De Grandpré & Bergeron, 1997; Kembell *et al.*, 2005; Spies *et al.*, 2006). À l'opposé, l'aménagement forestier intensif comme les coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS) a pour effet d'homogénéiser la forêt. La coupe est suivie par une régénération synchronisée qui cause une uniformisation à la fois au niveau du diamètre des arbres, mais aussi au niveau de la composition en essence (Belle-Isle & Kneeshaw, 2007; Martin *et al.*, 2020). Dans les sapinières boréales aménagées, les peuplements régénérés suite à une coupe CPRS se voient dominés par des sapins baumiers à diamètres similaires en plus d'avoir une réduction de la surface terrière des feuillus, lorsque comparés aux sapinières vierges (Boucher *et al.*, 2015). Les forêts vierges se distinguent aussi des forêts aménagées par la présence de certains legs écologiques façonnés au fil du temps par les perturbations naturelles, comme le bois en décomposition. La mortalité causée par les épidémies de TBE a justement pour effet d'augmenter la présence de cette ressource (DeGrandpré *et al.*, 2018; Gauthier, 2009). À l'opposé, l'extraction de bois à grand diamètre lors des coupes cause une simplification de la strate de débris ligneux, notamment par la

réduction du volume présent (Boucher *et al.*, 2015; Burrascano, 2008; Franklin & Spies, 1991; Franklin & Van Pelt, 2004; Norvez *et al.*, 2013).

Les insectes herbivores et saproxyliques sont deux groupes sensibles aux altérations forestières (Økland, 1996; Summerville & Crist, 2002; Summerville, 2011; Ulyshen & Šobotník, 2018). L'aménagement affecte leurs communautés, ce qui peut en retour affecter celles de leurs ennemis naturels, comme les guêpes parasitoïdes (Gaasch *et al.*, 1995; Greyson-Gaito *et al.*, 2021; Hilszczański *et al.*, 2005; Kendall & Ward, 2016; Moreira *et al.*, 2016; Price, 1991; Sääksjärvi *et al.*, 2004; Sääksjärvi *et al.*, 2006; Scherber *et al.*, 2010; Skillen, 2002). Les guêpes parasitoïdes généralistes seraient plus aptes à s'adapter à un nouvel environnement en raison de leur aptitude à utiliser une grande gamme d'hôtes. À l'opposé, les spécialistes seraient plus sensibles aux modifications de leur écosystème et plutôt associés aux vieilles forêts (Skillen, 2002). La pression négative des guêpes parasitoïdes sur les populations d'insectes est particulièrement pertinente dans le cas des ravageurs comme la TBE. La famille considérée comme ayant le rôle le plus important dans le contrôle des ravageurs est celle des Ichneumonidae (Bennett, 2008). L'étude de leur diversité est sous-représentée dans la littérature, surtout considérant leur importance écosystémique.

Plusieurs sous-familles d'Ichneumonidae s'attaquent aux lépidoptères. On compte notamment les Ichneumoninae et les Campopleginae, utilisés dans certaines études où on compare des «généralistes» et des «spécialistes», respectivement (Gaasch *et al.*, 1995; Skillen, 2002). De nombreuses autres sous-familles attaquant les lépidoptères restent à être étudiées en contexte de coupes (Pimplinae, Banchinae, Metopiinae, Anomaloniinae, Ophioninae, etc.). Les Pimplinae sont à la fois abondants en forêts boréales (Schwarzfeld & Sperling, 2013) et importants au niveau du contrôle de la TBE (Bennett, 2008). Il est rapporté que la présence d'autres essences comme des

feuillus à l'intérieur de peuplements de conifères permettrait de supporter une diversité additionnelle de parasitoïdes utilisant les chenilles associées à ces essences comme hôtes alternes (Cappuccino *et al.*, 1998; Greyson-Gaito *et al.*, 2021). Je propose que la simplification de la strate arborescente en forêts aménagées affecte négativement la diversité des parasitoïdes de lépidoptères, lorsque comparée aux forêts vierges.

La strate ligneuse abrite plusieurs espèces de guêpes parasitoïdes saproxyliques et rares sont les études ayant traité de leur biodiversité. Ce constat s'applique particulièrement à la sous-famille des Orthocentrinae (Šedivý & Ševčík, 2003; Timms *et al.*, 2015; Veijalainen *et al.*, 2014), bien qu'elle soit fréquemment l'une des plus abondantes dans les études sur les Ichneumonidae (Horstmann *et al.*, 2005; Mazón & Bordera, 2008; Piekarska-Boniecka *et al.*, 2018; Ruiz-Guerra *et al.*, 2013; Schwarzfeld & Sperling, 2013; Shapiro & Pickering, 2000). On attribue cette rareté d'études à la petite taille des Orthocentrinae et à la faible disponibilité d'outils d'identification (Smith, 1958; Timms *et al.*, 2015). La littérature actuelle suggère que les Orthocentrinae soient tous koinobiontes endoparasitoïdes (Goulet & Hubert, 1993; Veijalainen *et al.*, 2014). Ce mode de vie plutôt spécialiste leur conférerait une plus grande sensibilité aux modifications de leur écosystème en raison de leur gamme limitée d'espèces d'hôtes (Skillen, 2002). Ils s'attaquent à des larves de diptères saproxyliques, notamment des familles Mycetophilidae et Sciaridae (Goulet & Hubert, 1993; Šedivý & Ševčík, 2003; Veijalainen *et al.*, 2012). Les larves de Mycetophilidae sont fongivores et associées au bois en décomposition (Økland, 1996; Irmeler *et al.*, 1996). Cette famille serait la plus ciblée par les Orthocentrinae (Kolarov & Bechev, 1995; Šedivý & Ševčík, 2003). Dans le cas des Sciaridae, les larves de certaines espèces sont fongivores et se retrouvent dans le bois mort, mais plusieurs vivent plutôt dans la litière (Irmeler *et al.*, 1996; Jakovlev, 2012). Le bois mort est plus diversifié en forêts vierges (Burrascano, 2008; Franklin & Spies, 1991; Franklin &

Van Pelt, 2004; Heilmann-Clausen & Christensen, 2004; Merganiov *et al.*, 2012), ce qui favorise l'abondance et la diversité des hôtes d'Orthocentrinae (Irmeler *et al.*, 1996; Økland, 1996). Je propose donc que la diversité de ces guêpes suive la même tendance.

La dernière grande forêt vierge du sud du Québec (sous le 49^e parallèle) se situe dans le territoire de Ya'nienhohndeh (Bureau du Nionwentsïo, 2020), historiquement utilisé par la nation Huronne-Wendat, notamment pour la chasse et la pêche. Depuis quelques années, le territoire suscite l'intérêt de plusieurs chercheurs et chercheuses en raison de son héritage écologique et anthropologique (Bell-Doyon *et al.*, 2021; Richard *et al.*, 2018). En juin 2021, le Gouvernement du Québec a désigné le territoire comme « aire protégée à utilisation durable » avec l'intention de conserver les 340 km² de forêt boréale vierge (Bureau du Nionwentsïo, 2024). La structure et la composition de la portion vierge de Ya'nienhohndeh, occupée par une sapinière à bouleau blanc, ont été façonnées presque uniquement par les épidémies récurrentes de TBE. Les épidémies de TBE dans Ya'nienhohndeh se sont terminées il y a 35 ans. Étant hors épidémie, les populations de ce ravageur sont actuellement basses dans le territoire.

Ce chapitre portera sur les parasitoïdes de lépidoptères défoliateurs et sur les parasitoïdes de diptères saproxyliques. Les impacts de nos pratiques forestières sur les Ichneumonidae sont ainsi traités à la fois sur des insectes fréquentant les strates arborescentes de la forêt ainsi que les débris ligneux qu'on retrouve à la surface du sol, les deux étant directement affectés par l'aménagement forestier. L'objectif est de comparer la richesse et la composition des communautés de parasitoïdes de lépidoptères et des parasitoïdes de diptères saproxyliques dans des peuplements vierges affectés par des épidémies légères et sévères de TBE et dans une forêt ayant subi des coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS). Les perturbations ont eu lieu il y a environ 35 ans. L'hétérogénéité de la forêt vierge permet la conservation d'une diversité végétale, en plus de la

présence d'une strate ligneuse complexe et riche en micro-habitats. Une plus grande variabilité de structure et de composition végétale offerte en partie par les trouées produites par les épidémies légères devrait favoriser la richesse des parasitoïdes de lépidoptères par l'entremise de celle de leur hôte. Du côté des parasitoïdes saproxyliques, je propose que la plus grande quantité de bois mort en forêt vierge favorise leur richesse par l'entremise de la diversité de leurs hôtes, et ce particulièrement dans les peuplements issus d'épidémies sévères en raison de la grande mortalité due à l'épidémie. Chez les deux groupes, j'estime qu'une composition distincte sera retrouvée en forêt vierge historiquement perturbée par la TBE en raison de la diversité de micro-habitats formée au fil du temps.

1.2 Méthodologie

1.2.1 Territoires d'étude

Nous avons échantillonné deux zones, d'abord dans la portion vierge de la forêt de Ya'nienhnhndeh (47°46' N, 71°94' W) où se trouvent des peuplements plus ou moins perturbés par les épidémies passées de la TBE, et dans le secteur Tourilli (47°25' N, 71°66' W) où se trouvent des peuplements issus de coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS). À l'aide de cartes écoforestières (MFFP, 2022), nous avons choisi cinq peuplements issus d'épidémies légères de TBE et cinq issus d'épidémies sévères, de même que cinq peuplements issus de coupes faites il y a environ 35 ans, soit au même moment où prenait fin l'épidémie de TBE (Figure 1). Les sites retenus étaient localisés à la même altitude, soit plus ou moins 700 m. L'origine des peuplements a été confirmée sur place au printemps 2021.

1.2.2 Description forestière des peuplements

Nous avons caractérisé la structure et la composition forestières selon les normes de l'inventaire national des forêts du Canada (Thiffault *et al.*, 2011) et en utilisant trois placettes circulaires par peuplement, couvrant chacune une superficie de 400 m² et séparées d'une distance d'au moins 50 m l'une de l'autre. Le DHP des arbres matures (de dimension commerciale : DHP > 9 cm) de chaque essence a été mesuré dans un rayon de 11,28 m et celui des gaules (arbre immature à DHP ≤ 9 cm et hauteur >1,3 m) dans un rayon de 3,99 m, concentrique au premier. La surface terrière de chaque essence a ensuite été calculée pour chacune des trois placettes d'un peuplement pour en faire une moyenne du peuplement, exprimée en m² par hectare. Pour estimer le volume de bois mort, deux transects de 20 m passant par le centre de la placette ont été inventoriés dans chacune d'elles. L'orientation du premier transect a été sélectionnée à partir d'un tableau de nombres aléatoires (Thiffault *et al.*, 2011) et le deuxième transect a été placé perpendiculairement au premier. Nous y avons mesuré le diamètre des débris ligneux interceptés le long des transects. Le volume de bois mort au sol a été estimé en utilisant l'équation de Van Wagner (1980). Pour chaque placette, la moyenne a été calculée au niveau du peuplement, puis convertie à l'hectare. Les pièges se situaient dans une seule placette de chaque peuplement, mais les trois placettes ont fait l'objet d'une description forestière pour considérer la capacité de déplacement des hyménoptères, couplée à la variabilité inhérente à chaque peuplement.

1.2.3 Échantillonnage des insectes

Nous avons installé un piège Malaise de style Townes (Townes, 1972) (surface d'interception de 1,81m², *Bugdorm Traps*, modèle : *BT1001*) dans un corridor forestier de chaque peuplement (total de 15, Matériel supplémentaire 1) de manière à ce qu'ils interceptent les insectes volants. La tête du piège portant le pot collecteur était orientée vers le sud (soleil à midi) pour

exploiter le mieux possible le phototropisme positif des hyménoptères (Sheikh *et al.*, 2016; Van Achterberg, 2009). Nous avons récolté les échantillons à intervalles de trois semaines du 17 mai au 26 août 2021 (15 semaines). Nous avons utilisé une solution d'éthanol diluée à 70% pour tuer et conserver les insectes capturés.

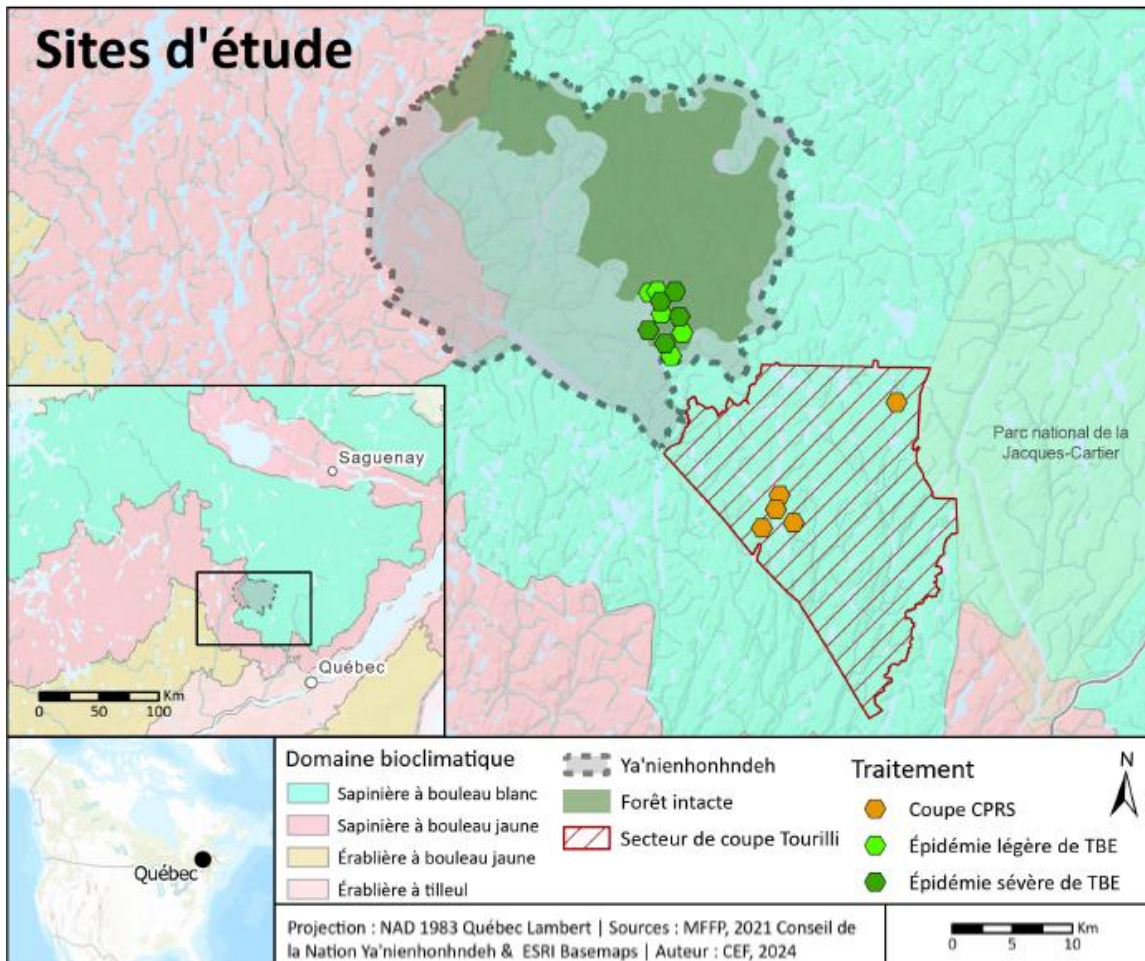


Figure 1 : Localisation des 15 peuplements étudiés, dans la portion vierge de Ya'nienhonhndeh (en vert) et dans la portion aménagée du secteur Tourilli (en orange).

1.2.4 Identification des spécimens

Les Ichneumonidae sont reconnus pour leur difficulté d'identification en raison de leur grande diversité et du peu d'ouvrages taxinomiques récents. Après l'épingleage de chaque spécimen,

de nombreuses clés ont été utilisées, dont celle de Goulet et Hubert (1993) pour identifier les sous-familles. Pour l'identification des espèces, j'ai utilisé la série *Ichneumon-flies of America North of Mexico* écrite par Townes & Townes, Gupta et Dasch (1959-1988) couvrant les Pimplinae, Metopiinae, Anomaloninae et Banchinae. Ensuite, les travaux de Heinrich ont servi à l'identification des Ichneumoninae (1960-1962 ; 1997). Finalement, j'ai utilisé la série *The Genera of Ichneumonidae* par Townes (1969-1971) pour identifier les genres de Campopleginae. Pour identifier les espèces des genres de Campopleginae et pour toutes autres vérifications, j'ai consulté les spécimens de la collection de l'Insectarium René-Martineau (IRM) du Centre de foresterie des Laurentides.

Dans le cas des parasitoïdes saproxyliques de la sous-famille des Orthocentrinae, les avancées taxinomiques sont plus rares. Ce groupe est reconnu pour sa petite taille et sa convergence morphologique (Smith, 1958). Sa monophylie reste à confirmer et certains groupes ont été ajoutés ou soustraits au fil des années (Bennett *et al.*, 2019). La clé la plus complète disponible en Amérique du Nord est celle produite par Lois Kathleen Smith en 1958 dans le cadre de sa thèse de Doctorat à l'Université du Wisconsin. Elle couvre un groupe de genres d'Orthocentrinae maintenant appelé *groupe Orthocentrus*, incluant les genres *Orthocentrus*, *Synoplus*, *Picrostigeus*, *Leipaulus* et *Neurateles*. Cet ensemble de genres a un clypéus fortement bombé, sans distinction avec le reste de la face et une fosse s'étendant de l'extrémité inférieure de l'œil jusqu'à la base de la mandibule. Ces caractéristiques à elles seules permettent de distinguer les Orthocentrinae du groupe *Orthocentrus*. Par souci de ne pas être restreint uniquement aux «anciens» Orthocentrinae, j'ai inclus le genre *Symplecis* basé sur la description de Humala *et al.* (2016). Pour la suite, je référerai à l'ensemble de ces genres simplement en utilisant le terme *Orthocentrinae*.

Les identifications ont été confirmées à l'IRM lorsque possible, mais même avec les ressources énumérées, quelques espèces n'ont pas pu être identifiées. Dans un tel cas, des codes de morpho-espèces ont été établis. Cette méthode est adéquate lorsque des groupes taxinomiques peu connus sont traités (Derraik *et al.*, 2010; Krell, 2004). L'utilisation de morpho-espèces est d'ailleurs fréquente dans l'étude des Ichneumonidae (Mazón *et al.*, 2023; Mohammadi-Khoramabadi, 2023; Sääksjärvi *et al.*, 2004; Skillen, 2002; Veijalainen *et al.*, 2014). Même si elles sont incomplètes, les associations parasitoïdes-hôtes sont souvent disponibles dans les ouvrages taxinomiques. Pour l'identification des parasitoïdes de la TBE, les associations proviennent de l'ouvrage de Bennett (2008).

1.2.5 Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été faites avec le logiciel R-4.2.3 (R Core Team, 2022). Pour tester les hypothèses proposant une plus grande richesse des parasitoïdes de lépidoptères dans les peuplements issus d'épidémies légères et celle d'une plus grande richesse de parasitoïdes saproxyliques en épidémies sévères, j'ai utilisé des courbes de raréfaction (*package iNEXT* : Chao *et al.*, 2014; Hsieh & Chao, 2022) qui mettent en relation le nombre d'espèces en fonction du nombre d'individus capturés dans chaque type de peuplement. Les données des 5 pièges pour l'ensemble de la saison d'échantillonnage ont été combinées pour chacun des trois types de peuplements (issus d'épidémies légères ou sévères de TBE, ou issus de CPRS), puis un compte d'individus et d'espèces a été fait de façon aléatoire. Le nombre d'espèces retrouvées dans un type de peuplement est ensuite projeté graphiquement en fonction du nombre d'individus capturés avec un intervalle de confiance de 95%. Nous considérons que des courbes sans chevauchement d'intervalles sont significativement différentes, alors que celles avec chevauchement ne le sont pas. Nous pouvons ainsi comparer la richesse entre les différents types de peuplements en évitant le

biais engendré par le lien entre la taille d'échantillon et le nombre d'espèces capturées (Gotelli & Colwell, 2001). Les courbes de raréfaction permettent aussi d'évaluer si un plus grand effort d'échantillonnage serait nécessaire pour estimer adéquatement la richesse d'une communauté.

Les données entomologiques de piégeage sont souvent fortement dispersées et sont rarement distribuées normalement. Pour les analyses de communautés, nous avons donc utilisé une transformation de Hellinger, qui applique une racine carrée aux données standardisées par abondance relative, ce qui réduit l'écart entre les observations et minimise le problème des doubles zéros (Legendre, 2005). Cette étape est particulièrement importante pour les analyses utilisant des coefficients de dissimilarité. L'hypothèse proposant une composition distincte d'espèces en forêt vierge (issue d'épidémies légères et sévères de TBE) par rapport à la forêt aménagée a été abordée en utilisant une analyse de variance multivariée avec permutations (nombre de permutations : 999) (*PERMANOVA*; Anderson, 2001), exprimant la dissimilarité (indice : Bray-Curtis) des espèces entre les types de peuplements. La procédure ADONIS du programme *vegan* a été utilisée sur les données transformées (Hellinger) avec le type de peuplement comme facteur explicatif. Si la composition différait significativement, nous avons utilisé des positionnements multidimensionnels non métriques (NMDS) (*package vegan* : Oksanen *et al.*, 2022) pour illustrer la composition des sites représentés graphiquement par dissimilarité sans forcer une linéarité au travers des observations.

Des modèles linéaires généralisés à distribution binomiale négative (GLM.NB) ont été utilisés pour comparer l'abondance des espèces les plus communes ($n \geq 15$ pour l'ensemble des sites) entre les différents types de peuplements (*package MASS* : Venables & Ripley, 2002). Cette

méthode permet d'analyser des données fortement dispersées en utilisant une fonction de lien réduisant l'écart entre les observations (Hilbe, 2011).

1.3 Résultats

1.3.1 Composition forestière des peuplements

Les hypothèses sur l'assemblage des deux groupes de parasitoïdes (lépidoptères et saproxyliques) ont été formulées sur la base de différences au niveau de la structure et de la composition forestière entre les trois types de peuplement. Ces derniers sont caractérisés et comparés dans le Tableau 1. La surface terrière du sapin baumier de dimension commerciale est plus grande dans les peuplements issus de coupes ou d'épidémies légères que dans les peuplements issus d'épidémies sévères de TBE ($p < 0.001$). La surface terrière de bouleaux blancs est plus grande dans les sites ayant subi une épidémie légère que dans les deux autres types de peuplements ($p = 0.003$) et la composante d'épinettes blanches est plus faible dans les sites issus de coupes ($p < 0.001$). La surface terrière occupée par les gaules de sapin baumier est plus faible dans les peuplements issus d'épidémies légères ($p = 0,024$) et plus élevée dans ceux ayant subi une épidémie sévère ($p = 0,015$) que dans les sites issus de coupes. Par ailleurs, on ne retrouve des gaules d'épinettes noires qu'en peuplements issus d'épidémie de TBE. Le volume de bois mort au sol ne diffère pas significativement entre les types de peuplements.

1.3.2 Parasitoïdes de lépidoptères

Au total, 4765 Ichneumonoides ont été capturés, dont environ 3000 Ichneumonidae. Un total de 1491 individus répartis entre 144 espèces (ou morphotypes) a été identifié pour les groupes ciblés. De ce lot, 50 espèces n'ont été retrouvées qu'une seule fois. On compte 656 parasitoïdes de lépidoptères répartis entre 86 espèces. Chez les parasitoïdes de lépidoptères, 317 individus répartis entre 47 espèces ont été capturés dans les peuplements issus de coupes, 143 individus et 28 espèces

dans les sites issus d'épidémies légères et 137 individus et 24 espèces dans les sites issus d'épidémies sévères. La richesse des Ichneumonidae parasitoïdes de lépidoptères ne diffère pas selon le type de peuplement 35 ans après perturbation telle que le montre la superposition des barres d'erreurs relative aux types de peuplements dans les courbes de raréfactions (Figure 2).

Tableau 1 : Surface terrière (m²/ha) occupée par les arbres et les gaules des quatre principales essences et volume (m³/ha) de débris ligneux au sol des peuplements issus de différents types de perturbation dans la forêt vierge de Ya'nienhonhdeh et aménagée du secteur Tourilli.

Essences	Statut	Coupe CPRS	Épidémies légères TBE	Épidémies sévères TBE
Sapin baumier	Arbres	24,489 ± 1,01 <u>A</u>	22,173 ± 2,70 <u>A</u>	12,771 ± 2,70 <u>B</u>
Bouleau blanc	Arbres	2,14 ± 1,27 <u>A</u>	8,72 ± 1,61 <u>B</u>	2,34 ± 1,65 <u>A</u>
Épinette blanche	Arbres	0,73 ± 0,63 <u>A</u>	4,77 ± 0,92 <u>B</u>	2,87 ± 1,14 (<u>B</u>)
Épinette noire	Arbres	0,94 ± 2,27	3,60 ± 2,85	4,39 ± 2,60
Sapin baumier	Gaules	8,89 ± 1,57 <u>A</u>	3,79 ± 2,18 <u>B</u>	14,44 ± 2,18 <u>C</u>
Bouleau blanc	Gaules	2,31 ± 0,57	1,76 ± 1,13	1,60 ± 0,82
Épinette blanche	Gaules	0,22 ± 0,06	0,12 ± 0,12	0,03 ± 0,10
Épinette noire	Gaules	0,00 <u>A</u>	0,45 ± 0,85 <u>B</u>	1,02 ± 0,97 <u>B</u>
Débris ligneux		41,51 ± 9,09	61,44 ± 12,85	48,02 ± 12,85

L'incertitude est représentée par l'erreur standard. Des GLM.NB ont été effectués en utilisant les sites de coupes comme référence. Les valeurs différant significativement de la référence sont en gras et des lettres y sont associées pour représenter leur similarité. Lorsque la valeur p se situe entre 0.05 et 0.10, les lettres sont entre parenthèses.

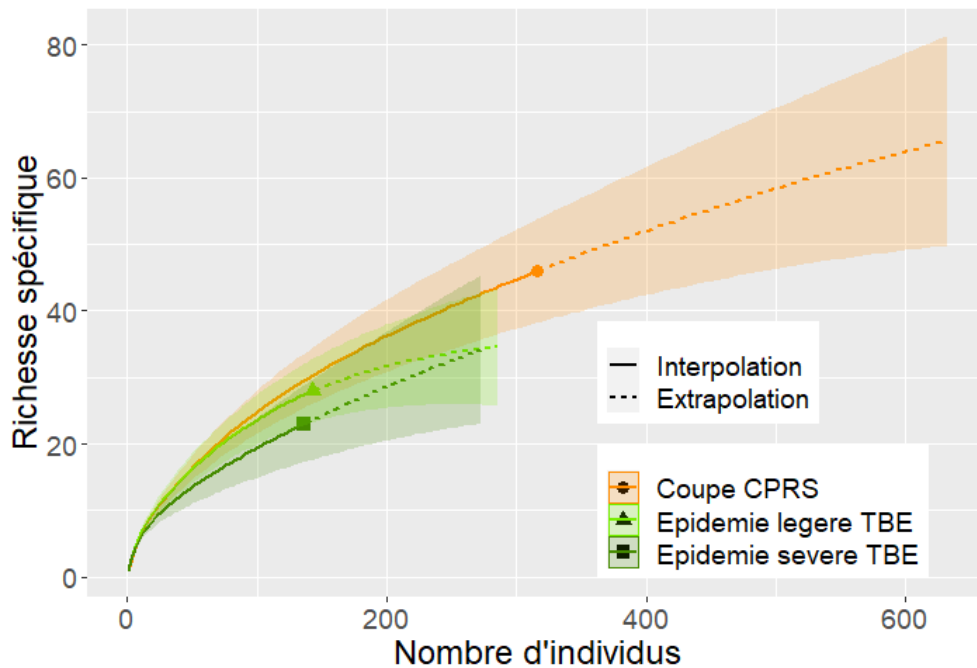


Figure 2 : Courbes de raréfaction (intervalles de confiance à 95%) des Ichneumonidae parasitoïdes de lépidoptères en fonction du type de peuplement (Coupe CPRS, épidémie légère de TBE, épidémie sévère de TBE).

À l'échelle de la communauté, la composition en Ichneumonidae parasitoïdes de lépidoptères ne diffère pas en fonction du type de peuplement 35 ans après la perturbation (testé par *PERMANOVA*, $p = 0,34$). Six des 86 espèces identifiées avaient une abondance globale supérieure à 15 (Figure 3), et deux d'entre elles montraient des différences significatives en fonction du type de peuplement, 35 ans après la perturbation. L'abondance de *Platylabus ornatus* est en moyenne près de 3 fois moins grande en peuplements issus d'épidémies légères de TBE ($p=0,013$) et d'épidémies sévères ($p=0,018$) qu'en coupe. Celle de *P. luteatae*, est environ 50% plus faible en peuplements issus d'épidémies légères et sévères qu'en coupe ($p=0,021$; $p=0,010$, respectivement). Les autres espèces abondantes, *Pimpla pedalis*, *Apechthis ontario*, *Itopectis quadricingulata* et *Orgichneumon calcatorius*, ne montrent pas de différence d'abondance entre les types de peuplement.

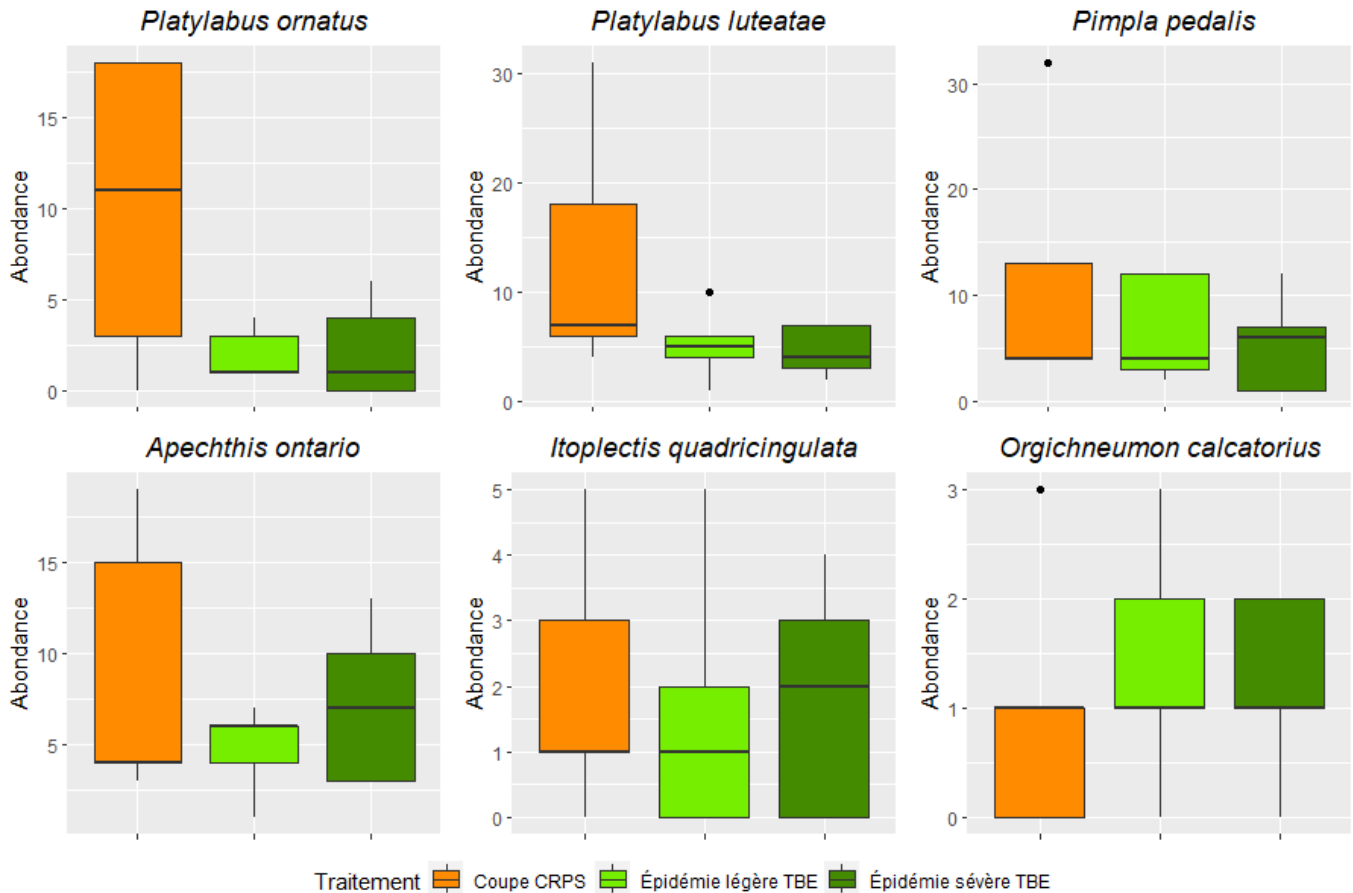


Figure 3 : Abondance des espèces dominantes (>15 individus) d'Ichneumonidae parasitoïdes de lépidoptères en fonction du type de peuplement (Coupe CPRS, épidémie légère de TBE, épidémie sévère de TBE).

1.3.3 Parasitoïdes de diptères saproxyliques

Au total 834 parasitoïdes de diptères saproxyliques répartis entre 58 espèces ont été capturés et identifiés. On compte 288 individus répartis entre 44 espèces dans les peuplements issus de coupe, 242 individus répartis entre 31 espèces dans les peuplements issus d'une épidémie légère et 304 individus représentant 40 espèces dans les peuplements issus d'une épidémie sévère. Les intervalles de confiance 95% des courbes de raréfaction des Orthocentrinae se chevauchent pour les peuplements issus d'épidémies sévères et de coupes indiquant des richesses égales (Figure 4). Elles ne se chevauchent pas pour les peuplements issus d'épidémies légères et de coupes, indiquant

une plus faible richesse en épidémie légère. La majorité des espèces auraient été capturées dans les peuplements issus d'épidémies légères, comme suggéré par la tendance asymptotique de sa courbe. Par contre, les courbes en peuplements issus d'une épidémie sévère ou de coupe suggèrent qu'il y aurait d'autres espèces à répertorier.

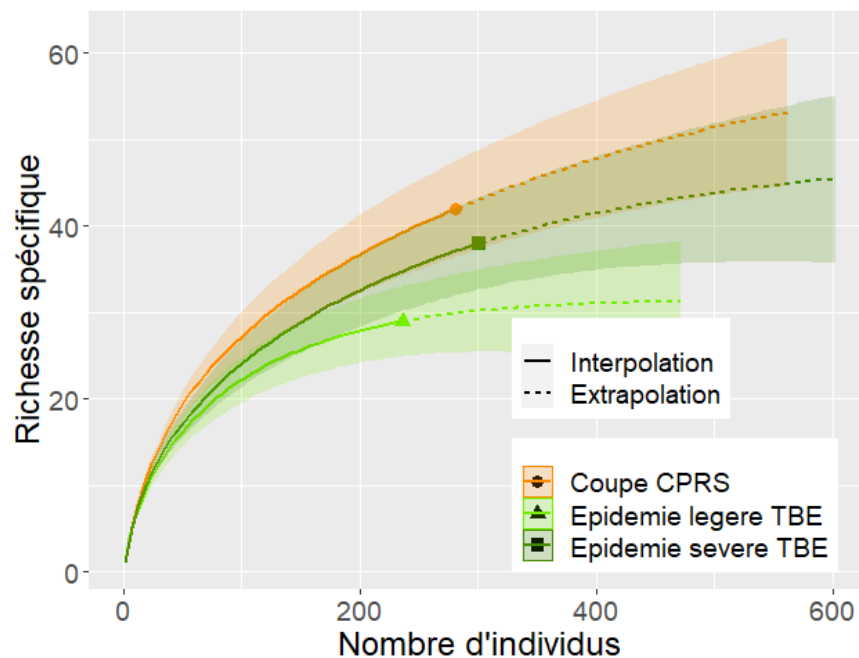


Figure 4 : Courbes de raréfaction (intervalles de confiance à 95%) des Ichneumonidae parasitoïdes de diptères saproxyliques en fonction du type de peuplement (Coupe CPRS, épidémie légère de TBE, épidémie sévère de TBE).

La composition en espèces (Figure 5) diffère selon le type de peuplement (*PERMANOVA*, $F = 1,49$; $p = 0,028$). Les peuplements issus d'une épidémie légère sont regroupés, ce qui indique une similarité relative des communautés d'Ichneumonidae saproxyliques de ces sites. La distance du site d'épidémie sévère le plus à gauche et de celui le plus bas est expliquée par la présence de *Orthocentrus Tapinops 5* et *Leipaulus latiabdominis*, respectivement. Dans le cas des sites issus de coupes, ils semblent se positionner plutôt en périphérie du lot central. La représentation graphique

indique que certains sites d'origines différentes ont tout de même une similarité dans leur composition en espèces. La différence significative est expliquée par une portion des espèces.

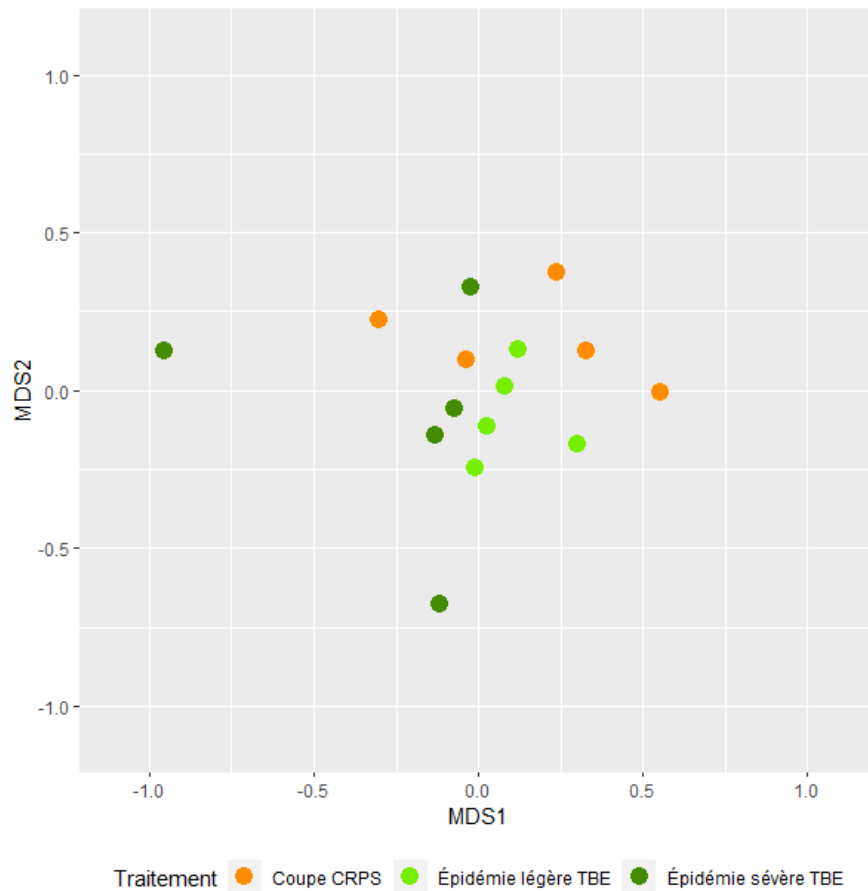


Figure 5 : Positionnement multidimensionnel non métrique (NMDS) des Ichneumonidae saproxyliques en fonction du type de peuplement (Coupe CPRS, épidémie légère de TBE, épidémie sévère de TBE).

Des 58 espèces de parasitoïdes saproxyliques capturées, 11 sont considérées communes avec des abondances supérieures à 15 pour l'ensemble des peuplements étudiés (Figure 6). Trente-cinq ans après la perturbation, on observe des différences significatives chez 5 des 11 espèces et des tendances presque significatives ($p \leq 0.1$) chez deux autres. Pour alléger le texte, les abréviations *EL* et *ES* seront utilisées signifiant respectivement les peuplements issus d'épidémies légères et d'épidémies sévères lorsqu'il est question de seuils de significativité. Deux espèces

semblent fortement associées à la forêt vierge, soit *Leipaulus latiabdominis* (EL : $p = 0.03^*$; ES : $p = 0.01^*$) et *Orthocentrus Tapinops5*, retrouvée qu'une seule fois dans les peuplements issus de coupes (ES : $p = 0.03^*$). Elles sont particulièrement abondantes dans les sites affectés sévèrement par l'épidémie de TBE. La même tendance est observée pour *Picrostigeus prominens* (ES : $p = 0.03$) et *O. stigmatias* (ES : $p = 0.10$). Par ailleurs, deux espèces du genre *Neurateles* sont plus abondantes dans les peuplements issus de coupes que dans les peuplements vierges, soit *N. orectus* (EL : $p = 0.12$; ES : $p = 0.06$) et *N. rotundifemur* (EL : $p = 0.04^*$; ES : $p = 0.02^*$). L'espèce *O. eurystigma* est moins abondante en sites issus d'épidémies légères de TBE (EL : $p = 0.04^*$), mais de manière similaire entre les sites issus de coupes et ceux issus d'épidémies sévères de TBE. L'espèce *O. abdominalis* (sous-espèce *abdominalis*) est la plus abondante de tous les Orthocentrinae capturés, représentant près du tiers des individus. Elle ne montre pas de différence significative quant au type de peuplement.

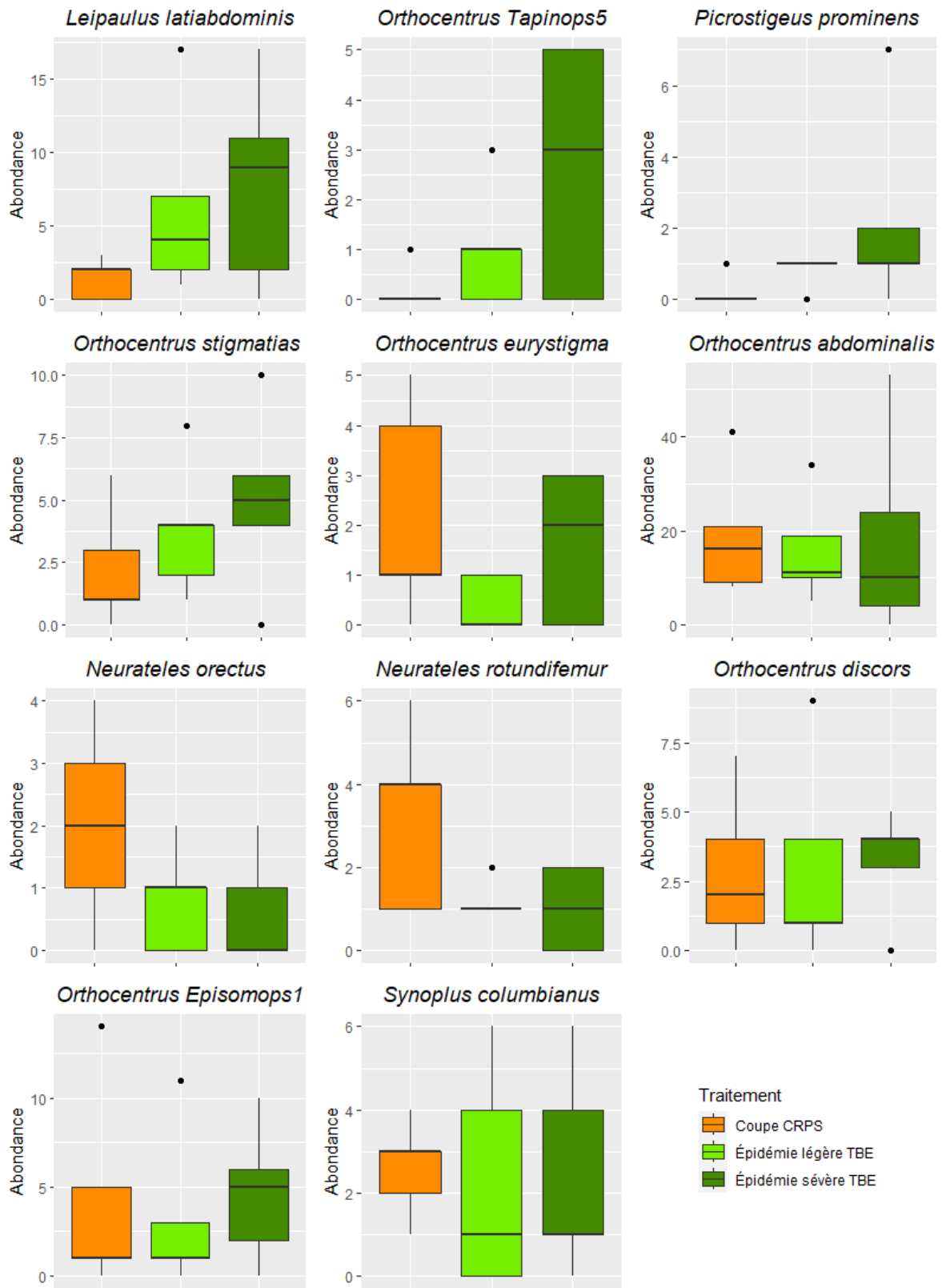


Figure 6: Abondance des espèces dominantes d'Orthocentrinae en fonction du type de peuplement (Coupe CPRS, épidémie légère de TBE, épidémie sévère de TBE)

1.4 Discussion

1.4.1 Parasitoïdes de lépidoptères

Les populations d'insectes peuvent fluctuer selon les années et selon les espèces (Dennis *et al.*, 2001; Wolda *et al.*, 1992), tout comme les interactions parasitoïdes-hôtes (Hassell, 2000). À défaut d'avoir échantillonné plusieurs années, la présence de ces fluctuations est à considérer lors de l'interprétation de l'association des parasitoïdes avec la composante végétale, elle étant plus stable. Il est aussi à noter que la structure pré-perturbation des peuplements est inconnue et qu'une portion de la variation pourrait être attribuable à l'état d'origine. Les peuplements de forêt vierge perturbés par la TBE diffèrent de ceux aménagés par la présence d'essences non touchées par les épidémies, alimentant ainsi la diversité de sa strate arborescente. La régénération des sapins baumiers dans les peuplements issus d'épidémies sévères est dense et de faible diamètre, particulièrement dans les trouées formées dans la canopée (Gauthier, 2009). L'uniformisation causée par les CPRS se manifeste par la dominance évidente du sapin baumier mature et de ses gaules. L'absence d'épinettes et de bouleaux dans ces peuplements ne semble pas avoir un effet sur la richesse des parasitoïdes de lépidoptères et la composition des espèces dominantes. La prépondérance d'espèces généralistes capturées explique probablement cette tendance. De la même manière que pour un herbivore généraliste, une forêt mixte peut être perçue comme une source homogène de nourriture (Jactel *et al.*, 2021), l'ajout d'espèces de lépidoptères peut être insignifiant pour un parasitoïde généraliste et ainsi, n'avoir aucun impact sur leur population. L'exception serait chez certaines espèces de parasitoïdes multivoltins devant utiliser des hôtes sur différentes plantes au cours de la saison (Cusson *et al.*, 1998; Maltais *et al.*, 1989). L'assemblage de lépidoptères en forêt hors épidémie confère une guildes générique de guêpes parasitoïdes généralistes abondantes, accompagné d'une plus faible abondance de spécialistes. Ainsi, les lépidoptères associés aux

bouleaux et aux épinettes sont probablement attaqués surtout par les parasitoïdes généralistes associés au réseau du sapin baumier. La composition et la richesse des parasitoïdes de lépidoptères seraient ainsi déconnectées de la diversité des arbres, impliquant donc que la diversité de la strate arborescente ne favorise pas directement les ennemis naturels de défoliateurs.

La majorité des espèces capturées sont peu abondante et souvent représentées par un seul spécimen (Matériel supplémentaire 3). Le lien direct de ces espèces avec un type de peuplement est alors difficile à interpréter avec confiance. La grande majorité des Ichneumonidae ont la capacité de voler et leur capture dans un peuplement peut survenir lors d'un transit entre deux types d'habitats. On parle alors d'espèces touristes qui ne sont pas nécessairement associées au peuplement dans lequel elles sont capturées. Toutes les espèces capturées ont un rôle dans le contrôle des défoliateurs, mais la guildes des parasitoïdes de lépidoptères est représentée de manière disproportionnelle par quelques espèces seulement, appartenant aux Pimplinae et aux Ichneumoninae. Chez les Pimplinae, les espèces *Apechthis ontario*, *Pimpla pedalis* et *Itopectis quadricingulata* sont celles ayant été le plus fréquemment capturées, mais aucune d'entre elles n'a montré de différence significative entre les trois types de peuplements étudiés. Ces trois espèces sont des parasitoïdes idiobiontes de chrysalides et sont plutôt généralistes. Ce propos est supporté par le grand nombre d'hôtes utilisés par ces espèces, tels que la tordeuse des bourgeons de l'épinette et l'arpenreuse de la pruche (AP : *Lambdina fuscicollis*, Guenée, 1858), les deux plus importants défoliateurs du sapin baumier (Bennett, 2008; Townes & Townes, 1960). Les généralistes participent grandement au contrôle des ravageurs à basse densité (Bouchard et al., 2018; Eveleigh et al., 2007), comme *A. ontario* lors des épidémies de TBE dans le Maine durant les années 1946-1951 (Jaynes & Drooz, 1952). La présence de *A. ontario*, *P. pedalis* et *I. quadricingulata* est bénéfique à la santé des sapins baumiers considérant leur impact sur la TBE et l'AP. La

simplification de la strate arborescente à la suite de CPRS n'a pas eu d'effet sur les populations de ces parasitoïdes, suggérant que ces coupes n'ont pas réduit leur potentiel de contrôle d'épidémie d'insectes défoliateurs. En plus d'être une ligne de défense omniprésente contre les défoliateurs, les parasitoïdes généralistes ont une grande capacité d'adaptation aux changements de leur environnement (Skillen, 2002). En raison de leur capacité d'utiliser plusieurs hôtes, les parasitoïdes généralistes sont peu affectés par les perturbations qui modifient l'assemblage des herbivores (Elzinga *et al.*, 2007; Jones *et al.*, 2015). Cela s'applique particulièrement à *Pimpla pedalis*, l'espèce la plus abondante du projet, mais aussi celle où on rapporte la plus grande variété d'hôtes incluant des mentions inter-ordres comme des coléoptères et des hyménoptères [Symphyta] en plus des lépidoptères (Townes & Townes, 1960). Cette adaptabilité permet probablement un rétablissement similaire en forêt naturellement perturbée et en forêt aménagée par CPRS.

La sous-famille des Ichneumoninae est composée exclusivement d'endoparasitoïdes de lépidoptères, mais ils peuvent être koinobiontes ou idiobiontes et parasiter des larves ou des nymphes. Une identification à l'espèce est donc nécessaire à l'interprétation de l'assemblage de leurs populations. Les espèces *Platylabus ornatus* et *Platylabus luteatae* ont montré une préférence significative aux peuplements issus de coupes. En Amérique du Nord, le genre *Platylabus* s'attaque uniquement à la famille des Geometridae. Ils font partie de la minorité des Ichneumoninae qui sont des koinobiontes larvaires (Heinrich, 1962a). De ce fait ils sont considérés comme spécialistes, donc associés à une gamme restreinte d'hôtes et à un milieu plus précis. Selon les connaissances actuelles, *P. ornatus* est spécialisé sur quelques espèces des genres autrefois synonymes *Macaria* et *Semiothisa* de la tribu Macariini. Cette guêpe a été retrouvée émergeant notamment de la teigne du granite (*Macaria granitata*, Guenée 1857) (Heinrich, 1962a) et de l'arpenreuse verte du mélèze (*Semiothisa sexmaculata*, Packard, 1867) (Bradley & CFS, 1978). Ces deux lépidoptères se

nourrissent de plusieurs essences de conifères et sont considérés comme des pestes, causant une défoliation relativement élevée, sans pour autant engendrer de mortalité (Morgan, 1945; Schooley & Pardy, 1981). La forte abondance de *P. ornatus* en sites issus de coupes suggère une densité élevée de leurs hôtes, augmentant la défoliation des conifères de ces peuplements. De son côté, *P. luteatae* parasite les chenilles du genre *Eupithecia*, notamment l'eupithécie du mélèze (*E. lariciata*) (Heinrich, 1962a). Ce lépidoptère inoffensif et fortement répandu est associé à plusieurs espèces de conifères (MacKay, 1951). La dominance considérable des sapins en site issus de coupes confère probablement un environnement de choix pour cet hôte, expliquant l'abondance élevée de son parasitoïde. De la même sous-famille, le parasitoïde *Orgichneumon calcatorius*, retrouvé également dans les trois types de peuplement, a une écologie liant à la fois la strate arborescente et la strate ligneuse. Elle a été rapportée comme parasitoïde de TBE (Bennett, 2008) et est associée au bois mort où les femelles hibernent (Dasch, 1971). On pourrait proposer une association avec les environnements où la présence de cette ressource est plus importante. Cependant, elle peut utiliser du bois fraîchement tombé, disponible dans les trois milieux étudiés. Malgré qu'on ne connaisse actuellement que quelques hôtes potentiels de cette espèce, le fait qu'elle soit parasitoïde idiobionte de chrysalide implique normalement un caractère généraliste. La modification de la composition et de la structure forestière n'est donc probablement pas problématique pour cette espèce et la présence de bois en décomposition dans les sites issus de CPRS est peut-être suffisante au soutien de ses populations pour l'hibernation.

1.4.2 Parasitoïdes saproxyliques

Les hypothèses quant aux parasitoïdes saproxyliques sont basées sur la plus grande quantité de bois en décomposition dans les écosystèmes vierges par rapport aux écosystèmes aménagés. Cependant, les volumes de bois mort au sol ne diffèrent pas significativement entre les milieux

étudiés. Après des épidémies sévères de TBE, nous devrions retrouver une grande quantité de matière ligneuse au sol. Par contre, après 35 ans, une portion de la matière ligneuse est certainement fortement décomposée, voire intégrée à la litière (Tuomi *et al.*, 2011). Une quantité de bois en décomposition se trouve aussi recouverte de mousse, échappant donc à nos inventaires (Hagemann *et al.*, 2010; Moroni *et al.*, 2010; Moroni *et al.*, 2015). Dans les vieilles forêts comme celle de Ya'nienhnhndeh, le bois mort enfoui peut représenter plus de 50% du volume de débris ligneux (Moroni *et al.*, 2015). On ignore à partir de quand ce bois est suffisamment isolé pour ne plus être accessible aux insectes saproxyliques, mais un certain volume n'est enfoui que superficiellement, particulièrement chez les débris à grands diamètres (Hagemann *et al.*, 2010). Je propose que la matière ligneuse enfouie, issue des épidémies de TBE, puisse jouer un rôle dans l'assemblage des Orthocentrinae, 35 ans plus tard. D'autre part, la mortalité des arbres n'est pas immédiate suite à une épidémie et peut se poursuivre jusqu'à 25 ans après la fin de l'épidémie puisque les peuplements ouverts sont plus vulnérables aux chablis (Taylor & MacLean, 2009) et la mortalité peut aussi toucher les essences non affectées par la TBE (Bouchard *et al.*, 2005). Ces effets à long terme se font ressentir plus grandement dans les peuplements sévèrement atteints par la TBE (Taylor & MacLean, 2009). La mort graduelle des arbres au fil des ans apporte de la variabilité dans l'état de décomposition de la matière ligneuse, ce qui génère des conditions plus hétérogènes après des épidémies sévères. De plus, la mort subséquente des arbres résistant à la TBE, comme les bouleaux et les épinettes noires, peut diversifier la ressource. Dans les peuplements issus de coupes, l'alimentation en bois mort post-perturbation est presque uniquement par le sapin baumier, puisque cette essence est hautement dominante. La diversité du bois en décomposition pourrait ainsi être différente selon les types de peuplement, même si son volume estimé ne varie pas significativement.

Les Orthocentrinae sont koinobiontes (Goulet & Hubert, 1993). On propose donc qu'ils soient tous spécialistes et aient une gamme d'hôtes restreinte. Leur assemblage serait ainsi intimement lié à celui de leurs hôtes : les Mycetophilidae et les Sciaridae. Les Mycetophilidae sont plus spécialisés au bois en décomposition par rapport aux Sciaridae, qui peuvent aussi être retrouvés dans la litière (Ilmer *et al.*, (1996). L'apport en matière ligneuse suite aux épidémies de TBE, qu'elle soit intégrée à la litière ou non, suggère une plus grande disponibilité d'hôtes, se traduisant par une richesse spécifique plus élevée des Orthocentrinae en forêt naturellement perturbée. Pourtant, aucune différence n'est observée dans la richesse spécifique des parasitoïdes entre les peuplements issus d'épidémies sévères et ceux issus de coupes. L'omniprésence d'espèces capturées une seule fois dans les peuplements issus de coupes pourrait être en cause (Matériel supplémentaire 3), impliquant une communauté peut-être moins fermement établie et plus faiblement associée à cet environnement. Je propose que la litière et les débris ligneux superficiels retrouvés dans les peuplements issus de coupes, 35 ans plus tard, offrent tout de même des conditions permettant le maintien de la richesse spécifique des Orthocentrinae, malgré une composition en espèces différente de celle en forêt vierge.

Je propose que les micro-habitats complexes résultant de la mortalité en épidémie sévère offrent un assemblage distinct d'Orthocentrinae incluant des espèces associées à d'autres essences en décomposition ou aptes à atteindre le bois enfoui. La strate moins complexe de débris ligneux en CPRS résulte probablement en un assemblage d'Orthocentrinae supporté par la litière et par les débris ligneux provenant uniquement du sapin baumier. La composition ligneuse en site d'épidémie légère offre possiblement des ressources intermédiaires résultant en un assemblage médiant, une proposition supportée par la distribution centrale de ses sites dans l'analyse de communautés présentée. L'étude des micro-habitats générés par les perturbations naturelles et

anthropiques permettrait d'en savoir davantage sur l'assemblage des Orthocentrinae de manière plus spécifique. Entre-temps, nous poussons l'analyse vers les tendances précises de distribution d'espèces pour observer les associations relatives au type de peuplement.

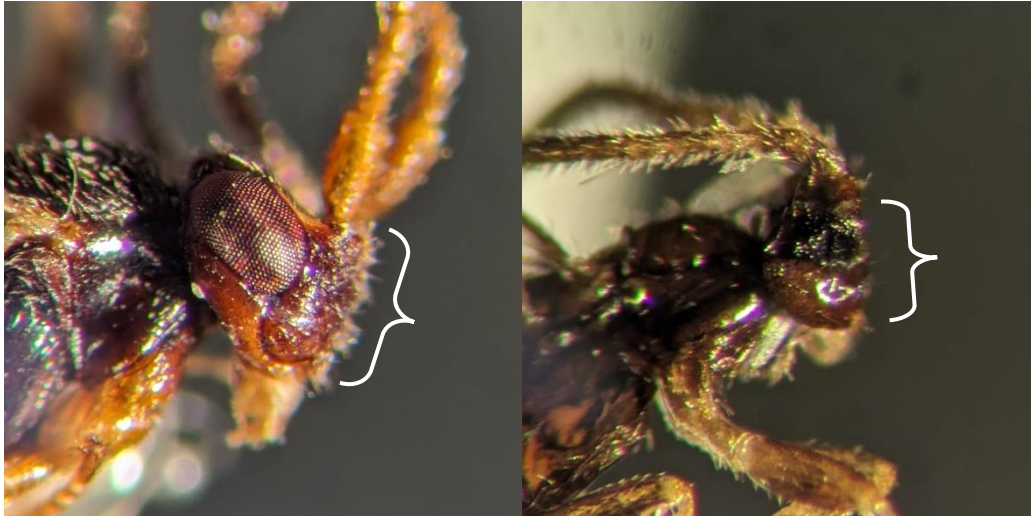


Figure 7 : a) Habitus facial général du groupe de genres *Orthocentrus* (*O. abdominalis abdominalis*). b) Habitus facial du genre *Neurateles* (*N. rotundifemur*).

Les études sur les Orthocentrinae constatent une richesse sous-estimée (Timms *et al.*, 2016; Veijalainen *et al.*, 2012; Veijalainen *et al.*, 2014) incluant la capture de plusieurs espèces n'ayant pas encore été décrites (Timms *et al.*, 2016). Dans ce projet, on compte notamment *Orthocentrus Tapinos* 5, une espèce fortement associée à la forêt vierge, à qui je n'ai pu qu'attribuer le sous-genre. L'espèce *Leipaulus latiabdominis* montre aussi une préférence à la forêt vierge et dans les deux cas, les peuplements issus d'épidémies sévères semblent être les plus favorables. Les peuplements régénérés d'épidémies sévères semblent offrir une qualité particulière de ressources, favorisant spécifiquement deux espèces supplémentaires (*Orthocentrus stigmatias* et *Picrostigeus prominens*). Ces quatre espèces ont un habitus typique du groupe de genres *Orthocentrus*. Il est proposé que la robustesse de ce groupe et particulièrement la forme convexe de leur tête (Figure

7a) seraient des adaptations servant à l'enfouissement dans le substrat pour la ponte et à l'émergence adulte (Veijalainen *et al.*, 2013). Il est donc concevable que la couche de débris ligneux superficiellement couverte de mousse puisse être exploitée par ces espèces. Le genre *Neurateles* fait exception à cet habitus. Les espèces de ce genre ont un corps frêle, élancé et ont un exosquelette très mince, des caractéristiques pouvant limiter l'enfouissement. Ils sont d'ailleurs facilement reconnaissables par rapport aux autres représentants du groupe *Orthocentrus* par le renforcement de la tête lorsque les spécimens sèchent, témoignant de leur faible sclérification et fragilité (Figure 7b). Ce genre est retrouvé dans tous les traitements, mais semble avoir une préférence pour les sites issus de coupes, peut-être en raison de la superficialité de la strate de débris ligneux qui peut ainsi être accessible plus facilement. Une autre hypothèse serait qu'ils soient plutôt associés à la litière et aux Sciaridae s'y retrouvant. Certaines espèces ne présentent pas de préférence au type de peuplement, comme *Orthocentrus abdominalis abdominalis* qui domine dans les trois milieux. Son omniprésence peut témoigner d'un potentiel plus généraliste que les autres ou d'une spécificité à une proie fortement abondante en sapinières. Sept des 11 espèces abondantes capturées ont une association à un type de milieux précis. Les Orthocentrinae montrent ainsi un potentiel d'espèces saproxyliques indicatrices. Il est évident qu'à la fois l'écologie et la taxonomie de ce groupe nécessitent plus de recherche. Je propose que le profil de débris ligneux joue un rôle clé dans leur assemblage, et que leur habitus soit un trait fonctionnel déterminant important de leur niche, en plus de leur caractère spécialiste. Les forêts vierges comme celle de Ya'nienhohndeh sont un point de départ idéal pour la poursuite de l'étude de ce groupe en raison de la présence de micro-habitats historiquement générés par les perturbations naturelles.

1.5 Conclusion

La forêt vierge de Ya'nienhohndeh offre une opportunité d'étude unique pour établir des jalons pour l'aménagement écosystémique des sapinières. Elle présente une structure et une composition forestière qui se démarque des sites aménagés. Les deux groupes à l'étude répondent de manière différente à la forêt issue des perturbations d'il y a 35 ans. Le fait qu'on ne puisse distinguer l'assemblage de parasitoïdes de lépidoptères issus d'une perturbation anthropique ou naturelle est un constat rassurant, impliquant que les CPRS ne produisent pas des peuplements moins résilients aux défoliateurs, du moins lorsqu'on considère les Ichneumonidae. D'un autre côté, les parasitoïdes saproxyliques semblent démontrer une plus grande sensibilité et une association spécifique à un type d'écosystème en particulier. Je propose ce groupe comme un indicateur important des effets des coupes sur nos forêts.

CONCLUSION GÉNÉRALE

En forêts conifériennes canadienne, rare sont les travaux entreprenant la description des populations d'Ichneumonidae hors épidémie. Il est d'autant plus pertinent en contexte de changement climatique d'établir un témoin d'assemblage de parasitoïdes en forêt non affectée par les pratiques humaines. Ya'nienhohndeh est l'un des seuls territoires permettant de répondre adéquatement aux hypothèses proposées dans ce mémoire. Ainsi, il a pu être démontré que dans le cas des parasitoïdes de lépidoptères, dont l'importance à la fois écologique et économique est indéniable, les coupes CPRS ne produisent pas d'effet à long terme sur la richesse et la composition de leur population en sapinières. Il en est de même pour les parasitoïdes généralistes de TBE et d'AP qui participent à la conservation des basses densités des populations de ces ravageurs hors épidémie. Un premier pas hautement mérité a été fait dans l'étude de la diversité des parasitoïdes saproxyliques, dont la composition après 35 ans de rétablissement diffère avec l'origine des peuplements. Certaines espèces de ce groupe omniprésent en contexte forestier semblent avoir une association étroite avec leur environnement, particulièrement en forêt vierge. La diminution constante des forêts vierges, couplée à l'évidente sensibilité de ces guêpes aux changements de leur écosystème en fait un groupe méritant plus d'attention. L'étude de leurs hôtes et de leur lien avec les débris ligneux et la litière est nécessaire à la compréhension fondamentale de ces associations. L'écologie complexe des Ichneumonidae en fait une famille fascinante que j'ai la chance de pouvoir investiguer davantage dans le cadre de mon doctorat. C'est ainsi que ce conclut ce mémoire, mais ma passion pour ce groupe, elle, vient de commencer.

MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE 1

LOCALISATION DES SITES

Perturbation	Block	Piège	Latitude	Longitude
Coupe CPRS	A	Malaise	47,344266	-71,531182
Coupe CPRS	B	Malaise	47,270876	-71,655709
Coupe CPRS	C	Malaise	47,260088	-71,659203
Coupe CPRS	D	Malaise	47,250614	-71,63894
Coupe CPRS	E	Malaise	47,245649	-71,67363
Épidémie légère TBE	A	Malaise	47,371618	-71,782273
Épidémie légère TBE	B	Malaise	47,418103	-71,810005
Épidémie légère TBE	C	Malaise	47,389158	-71,770968
Épidémie légère TBE	D	Malaise	47,402746	-71,795291
Épidémie légère TBE	E	Malaise	47,419579	-71,801022
Épidémie sévère TBE	A	Malaise	47,380636	-71,789714
Épidémie sévère TBE	B	Malaise	47,412104	-71,796801
Épidémie sévère TBE	C	Malaise	47,401474	-71,775143
Épidémie sévère TBE	D	Malaise	47,389896	-71,811252
Épidémie sévère TBE	D	Malaise	47,390123	-71,808935
Épidémie sévère TBE	E	Malaise	47,420131	-71,781278

MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE 2

LISTE D'ESPÈCES CAPTURÉES

Apechthis ontario	Megaplectes monticola blakei	Picrostigeus sp1
Apechthis picticornis	Melanichneumon indecoratus	Picrostigeus sp2
Barichneumon excelsior	Netelia sp1	Pimpla aquilonia
Centeterus sp1	Netelia sp2	Pimpla dimidiatus
Chorinaeus sp1	Netelia sp3	Pimpla pedalis
Chromocryptus planosae planosae	Neurateles gyrosops	Platylabus erythrocoxa
Coelichneumon brunneri	Neurateles orectus	Platylabus luteatae
Coelichneumon citimus	Neurateles rotundifemur	Platylabus ornatus
Coelichneumon eximius	Neurateles stripetiolus	Platylabus perkinsi
Coelichneumon pepticus	Neurateles subclavatus	Platylabus polymelas
Coelichneumon pumilinobilis	Orgichneumon calcatorius	Pleolophus nigribasis
Coelichneumon sassacus	Orthocentrus abdominalis abdominalis	Rubicundiella perturbatrix
Coelichneumon sp1	Orthocentrus decoratus	Rubicundiella sp1
Coelichneumon tauma	Orthocentrus discors	Scambus decorus
Cratichneumon acronictae	Orthocentrus dissensus	Stenichneumon pallidipennis
Cratichneumon scitulus	Orthocentrus Echthymatops1	Symplecis sp1
Cratichneumon sublatus	Orthocentrus Echthymatops2	Symplecis sp2
Cratichneumon anisotae	Orthocentrus elongatus	Symplecis sp3
Diadromus sp1	Orthocentrus Episomops1	Symplecis sp4
Diadromus sp2	Orthocentrus eurystigma	Symplecis sp5
Diadromus sp3	Orthocentrus fulvescens	Symplecis sp6
Dicaelotus sp1	Orthocentrus orbitalis	Symplecis sp7
Dirophanes gaspesianus	Orthocentrus protuberans	Symplecis sp8
Dusona sp2	Orthocentrus pseudodiscors1	Symplecis sp9
Dusona sp3	Orthocentrus rugulosa	Symplecis sp10
Dusona sp4	Orthocentrus stigmatias	Symplecis sp11
Dusona sp5	Orthocentrus striatus	Symplecis sp12
Dusona vitticollis	Orthocentrus Tapinops1	Symplecis sp13
Exochus albifrons	Orthocentrus Tapinops2	Symplecis sp14
Exochus nigripalpis	Orthocentrus Tapinops3	Symplecis sp15
Exochus pictus	Orthocentrus Tapinops4	Synoplus columbianus
Exochus washingtonensis	Orthocentrus Tapinops5	Synoplus decrescens
Ichneumon calitergus	Orthocentrus tetrazonatus	Synoplus monodontus
Ichneumon devinctor	Orthocentrus tripartitus	Synoplus monticola
Ichneumon feralis	Orthocentrus unidens	Synoplus premitus
Ichneumon Feralis group1	Phaeogenes ater	Synoplus sp1
Ichneumon feriens	Phaeogenes parvus	Synoplus ulmicola
Ichneumon hypermelanos	Phaeogenes sp1	Synoplus uter
Ichneumon lariae subarticus	Phaeogenes sp2	Trychosis kathrynae
Ichneumon pusillamoenus	Phaeogenes sp3	Triclistus occidentis
Ichneumon terminatus	Picrostigeus major	Triclistus occidentis
Itoplectis quadricingulata	Picrostigeus parvus	
Leipaulus latiabdominis	Picrostigeus prominens	

MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE 3

DONNÉES BRUTES

Site	Espèce	Abondance	TrapDays
A_Coupe CPRS_2021	<i>Apechthis ontario</i>	4	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Centeterus</i> sp1	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Dicaelotus</i> sp1	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Dusona</i> sp2	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Echthrus abdominalis abdominalis</i>	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Exochus nigripalpis</i>	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Exochus washingtonensis</i>	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Ichneumon feralis</i>	2	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Ichneumon feriens</i>	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Leipaulus latiabdominis</i>	2	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Netelia</i> sp3	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Neurateles rotundifemur</i>	4	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Neurateles subclavatus</i>	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Orthocentrus abdominalis abdominalis</i>	16	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Orthocentrus discors</i>	7	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Orthocentrus elongatus</i>	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Orthocentrus eurystigma</i>	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Orthocentrus protuberans</i>	2	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Orthocentrus stigmatias</i>	3	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Orthocentrus Tapinops1</i>	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Orthocentrus tripartitus</i>	3	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Phaeogenes</i> sp1	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Phaeogenes</i> sp3	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Pimpla pedalis</i>	4	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Platylabus luteatae</i>	4	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Rubicundiella</i> sp1	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Symplecis</i> sp1	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Symplecis</i> sp13	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Symplecis</i> sp7	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Synoplus columbianus</i>	3	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Synoplus monticola</i>	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Synoplus</i> sp1	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Synoplus ulmicola</i>	1	99
A_Coupe CPRS_2021	<i>Synoplus uter</i>	2	99
A_Epidemie legere TBE_2021	<i>Apechthis ontario</i>	6	99

A_Epidemie legere TBE_2021	Coelichneumon brunneri	2	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Coelichneumon citimus	1	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Coelichneumon pepticus	2	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Coelichneumon sassacus	1	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Cratichneumon scitulus	1	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Cratichneumon sublatus	1	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Dolichomitus foleei	1	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Dusona sp3	1	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Ichneumon feralis	1	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Ichneumon feriens	1	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Itoplectis quadricingulata	5	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Leipaulus latiabdominis	4	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Neurateles orectus	1	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Neurateles rotundifemur	1	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus abdominalis abdominalis	19	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus decoratus	1	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus elongatus	1	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus Episomops1	1	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus stigmatias	4	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Picrostigeus parvus	1	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Picrostigeus prominens	1	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Pimpla pedalis	12	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Platylabus luteatae	4	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Platylabus ornatus	4	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Symplecis sp12	1	99
A_Epidemie legere TBE_2021	Synoplus premitus	1	99
A_Epidemie severe TBE_2021	Apechthis ontario	13	100
A_Epidemie severe TBE_2021	Cratichneumon scitulus	1	100
A_Epidemie severe TBE_2021	Diadromus sp3	1	100
A_Epidemie severe TBE_2021	Echthrus abdominalis abdominalis	1	100
A_Epidemie severe TBE_2021	Itoplectis quadricingulata	4	100
A_Epidemie severe TBE_2021	Neurateles gyrosops	1	100
A_Epidemie severe TBE_2021	Neurateles orectus	2	100
A_Epidemie severe TBE_2021	Neurateles rotundifemur	2	100
A_Epidemie severe TBE_2021	Neurateles subclavatus	1	100
A_Epidemie severe TBE_2021	Orgichneumon calcatorius	2	100
A_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus abdominalis abdominalis	10	100
A_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus discors	4	100
A_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus Episomops1	10	100
A_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus eurystigma	3	100
A_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus stigmatias	10	100

A_Epidemie severe TBE_2021	<i>Orthocentrus unidens</i>	1	100
A_Epidemie severe TBE_2021	<i>Phaeogenes parvus</i>	1	100
A_Epidemie severe TBE_2021	<i>Picrostigeus prominens</i>	2	100
A_Epidemie severe TBE_2021	<i>Pimpla aquilonia</i>	1	100
A_Epidemie severe TBE_2021	<i>Pimpla pedalis</i>	7	100
A_Epidemie severe TBE_2021	<i>Platylabus luteatae</i>	2	100
A_Epidemie severe TBE_2021	<i>Platylabus ornatus</i>	6	100
A_Epidemie severe TBE_2021	<i>Symplecis sp1</i>	1	100
A_Epidemie severe TBE_2021	<i>Symplecis sp14</i>	1	100
A_Epidemie severe TBE_2021	<i>Synoplus columbianus</i>	1	100
B_Coupe CPRS_2021	<i>Apechthis ontario</i>	15	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Coelichneumon eximius</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Coelichneumon pumilinobilis</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Cratichneumon acronictae</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Dusona sp2</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Dusona sp4</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Dusona sp5</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Exochus pictus</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Itoplectis quadricingulata</i>	3	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Megaplectes monticola blakei</i>	2	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Neurateles gyrosops</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Neurateles orectus</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Neurateles rotundifemur</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Neurateles subclavatus</i>	2	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Orthocentrus abdominalis abdominalis</i>	8	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Orthocentrus Episomops1</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Orthocentrus eurystigma</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Orthocentrus orbitalis</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Orthocentrus stigmatias</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Picrostigeus parvus</i>	2	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Pimpla aquilonia</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Pimpla pedalis</i>	4	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Platylabus luteatae</i>	7	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Platylabus ornatus</i>	3	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Rubicundiella perturbatrix</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Symplecis sp2</i>	1	62
B_Coupe CPRS_2021	<i>Synoplus columbianus</i>	1	62
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Apechthis ontario</i>	7	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Coelichneumon sp1</i>	3	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Cratichneumon scitulus</i>	2	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Dicaelotus sp1</i>	2	98

B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Ichneumon calitergus</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Ichneumon feralis</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Ichneumon lariae subarticus</i>	2	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Ichneumon pusillamoenus</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Itoplectis quadricingulata</i>	2	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Leipaulus latiabdominis</i>	17	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Neurateles rotundifemur</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Neurateles subclavatus</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orgichneumon calcatorius</i>	3	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus abdominalis abdominalis</i>	34	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus decoratus</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus discors</i>	9	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus elongatus</i>	2	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus Episomops1</i>	3	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus eurystigma</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus fulvescens</i>	2	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus stigmatias</i>	8	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus Tapinops2</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus Tapinops5</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus unidens</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Phaeogenes ater</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Picrostigeus major</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Picrostigeus parvus</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Picrostigeus prominens</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Pimpla pedalis</i>	2	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Platylabus luteatae</i>	6	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Platylabus ornatus</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Platylabus polymelas</i>	2	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Rhyssa persuasoria</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Rubicundiella perturbatrix</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Symplecis sp2</i>	2	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Symplecis sp3</i>	2	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Symplecis sp4</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Symplecis sp5</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Symplecis sp8</i>	1	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Synoplus columbianus</i>	6	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Synoplus premitus</i>	2	98
B_Epidemie legere TBE_2021	<i>Synoplus uter</i>	2	98
B_Epidemie severe TBE_2021	<i>Apechthis ontario</i>	3	98
B_Epidemie severe TBE_2021	<i>Chromocryptus planosae planosae</i>	1	98
B_Epidemie severe TBE_2021	<i>Echthrus abdominalis vancouverensis</i>	2	98

B_Epidemie severe TBE_2021	Exochus albifrons	1	98
B_Epidemie severe TBE_2021	Ichneumon feralis	2	98
B_Epidemie severe TBE_2021	Leipaulus latiabdominis	2	98
B_Epidemie severe TBE_2021	Neurateles rotundifemur	1	98
B_Epidemie severe TBE_2021	Neurateles subclavatus	1	98
B_Epidemie severe TBE_2021	Orgichneumon calcatorius	2	98
B_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus Echthymatops1	3	98
B_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus protuberans	2	98
B_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus pseudodiscors1	1	98
B_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus stigmatias	5	98
B_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus Tapinops5	5	98
B_Epidemie severe TBE_2021	Pimpla pedalis	1	98
B_Epidemie severe TBE_2021	Platylabus luteatae	3	98
B_Epidemie severe TBE_2021	Platylabus ornatus	1	98
B_Epidemie severe TBE_2021	Scambus decorus	1	98
B_Epidemie severe TBE_2021	Synoplus columbianus	1	98
B_Epidemie severe TBE_2021	Synoplus monticola	2	98
C_Coupe CPRS_2021	Apechthis ontario	4	99
C_Coupe CPRS_2021	Centeterus sp1	1	99
C_Coupe CPRS_2021	Coelichneumon pumilinobilis	1	99
C_Coupe CPRS_2021	Diadromus sp3	1	99
C_Coupe CPRS_2021	Dusona sp2	2	99
C_Coupe CPRS_2021	Dusona sp3	1	99
C_Coupe CPRS_2021	Echthrus abdominalis abdominalis	1	99
C_Coupe CPRS_2021	Echthrus abdominalis vancouverensis	1	99
C_Coupe CPRS_2021	Exochus nigripalpis	3	99
C_Coupe CPRS_2021	Ichneumon feralis	1	99
C_Coupe CPRS_2021	Ichneumon feralisgroup1	1	99
C_Coupe CPRS_2021	Itoplectis quadricingulata	1	99
C_Coupe CPRS_2021	Leipaulus latiabdominis	2	99
C_Coupe CPRS_2021	Neurateles orectus	3	99
C_Coupe CPRS_2021	Neurateles rotundifemur	6	99
C_Coupe CPRS_2021	Orgichneumon calcatorius	1	99
C_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus abdominalis abdominalis	41	99
C_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus discors	4	99
C_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus Echthymatops1	1	99
C_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus elongatus	2	99
C_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus Episomops1	5	99
C_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus eurystigma	4	99
C_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus fulvescens	1	99
C_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus protuberans	2	99

C_Coupe CPRS_2021	<i>Orthocentrus pseudodiscors</i> 1	1	99
C_Coupe CPRS_2021	<i>Orthocentrus stigmatias</i>	6	99
C_Coupe CPRS_2021	<i>Orthocentrus Tapinops</i> 2	1	99
C_Coupe CPRS_2021	<i>Picrostigeus prominens</i>	1	99
C_Coupe CPRS_2021	<i>Picrostigeus</i> sp1	1	99
C_Coupe CPRS_2021	<i>Pimpla pedalis</i>	13	99
C_Coupe CPRS_2021	<i>Platylabus luteatae</i>	6	99
C_Coupe CPRS_2021	<i>Platylabus ornatus</i>	18	99
C_Coupe CPRS_2021	<i>Rubicundiella perturbatrix</i>	1	99
C_Coupe CPRS_2021	<i>Symplecis</i> sp1	11	99
C_Coupe CPRS_2021	<i>Symplecis</i> sp11	1	99
C_Coupe CPRS_2021	<i>Symplecis</i> sp12	1	99
C_Coupe CPRS_2021	<i>Symplecis</i> sp4	1	99
C_Coupe CPRS_2021	<i>Symplecis</i> sp7	3	99
C_Coupe CPRS_2021	<i>Synoplus columbianus</i>	4	99
C_Coupe CPRS_2021	<i>Synoplus premitus</i>	1	99
C_Coupe CPRS_2021	<i>Synoplus uter</i>	3	99
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Apechthis ontario</i>	1	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Echthrus abdominalis abdominalis</i>	2	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Leipaulus latiabdominis</i>	1	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Neurateles gyrosops</i>	1	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Neurateles orectus</i>	1	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Neurateles rotundifemur</i>	1	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orgichneumon calcatorius</i>	1	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus abdominalis abdominalis</i>	5	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus discors</i>	1	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus elongatus</i>	1	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus eurystigma</i>	1	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus protuberans</i>	1	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus stigmatias</i>	1	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus Tapinops</i> 2	1	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Orthocentrus Tapinops</i> 5	3	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Picrostigeus parvus</i>	1	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Pimpla pedalis</i>	3	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Platylabus luteatae</i>	5	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Platylabus ornatus</i>	3	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Symplecis</i> sp2	1	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Synoplus columbianus</i>	4	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Synoplus premitus</i>	1	98
C_Epidemie legere TBE_2021	<i>Synoplus uter</i>	2	98
C_Epidemie severe TBE_2021	<i>Apechthis ontario</i>	10	99

C_Epidemie severe TBE_2021	Diadromus sp3	1	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Ichneumon feralis	1	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Itoplectis quadricingulata	3	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Leipaulus latiabdominis	11	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Neurateles rotundifemur	2	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Neurateles subclavatus	2	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Orgichneumon calcatorius	1	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus abdominalis abdominalis	53	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus discors	5	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus elongatus	1	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus Episomops1	6	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus eurystigma	3	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus fulvescens	2	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus protuberans	1	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus pseudodiscors1	1	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus rugulosa	1	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus stigmatias	4	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus Tapinops2	4	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus Tapinops5	5	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Picrostigeus parvus	2	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Picrostigeus prominens	7	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Pimpla pedalis	6	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Platylabus luteatae	4	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Platylabus ornatus	4	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Symplecis sp1	1	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Symplecis sp10	1	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Symplecis sp3	1	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Symplecis sp6	1	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Symplecis sp9	1	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Synoplus columbianus	4	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Synoplus monodontus	2	99
C_Epidemie severe TBE_2021	Synoplus uter	3	99
D_Coupe CPRS_2021	Apechthis ontario	3	99
D_Coupe CPRS_2021	Apechthis picticornis	1	99
D_Coupe CPRS_2021	Dolichomitus sp1	1	99
D_Coupe CPRS_2021	Dusona sp3	1	99
D_Coupe CPRS_2021	Dusona sp4	1	99
D_Coupe CPRS_2021	Echthrus abdominalis abdominalis	3	99
D_Coupe CPRS_2021	Exochus pictus	1	99
D_Coupe CPRS_2021	Ichneumon feralis	1	99
D_Coupe CPRS_2021	Itoplectis quadricingulata	1	99

D_Coupe CPRS_2021	Neurateles orectus	2	99
D_Coupe CPRS_2021	Neurateles rotundifemur	1	99
D_Coupe CPRS_2021	Orgichneumon calcatorius	1	99
D_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus abdominalis abdominalis	9	99
D_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus decoratus	1	99
D_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus discors	1	99
D_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus elongatus	1	99
D_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus Episomops1	1	99
D_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus fulvescens	1	99
D_Coupe CPRS_2021	Pimpla pedalis	4	99
D_Coupe CPRS_2021	Platylabus luteatae	18	99
D_Coupe CPRS_2021	Platylabus ornatus	11	99
D_Coupe CPRS_2021	Symplecis sp12	1	99
D_Coupe CPRS_2021	Synoplus columbianus	3	99
D_Epidemie legere TBE_2021	Apechthis ontario	6	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Cratichneumon anisotae	1	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Diadromus sp2	1	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Ichneumon feriens	1	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Itoplectis quadricingulata	1	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Leipaulus latiabdominis	7	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Neurateles gyrosops	1	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Neurateles rotundifemur	2	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Orgichneumon calcatorius	2	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus abdominalis abdominalis	11	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus discors	4	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus elongatus	1	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus Episomops1	1	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus pseudodiscors1	1	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus stigmatias	4	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus Tapinops2	1	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus Tapinops5	1	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Phaeogenes ater	1	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Picrostigeus prominens	1	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Pimpla pedalis	12	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Platylabus luteatae	10	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Platylabus ornatus	1	98
D_Epidemie legere TBE_2021	Synoplus premitus	1	98
D_Epidemie severe TBE_2021	Apechthis ontario	3	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Apechthis picticornis	1	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Diadromus sp1	1	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Dusona sp3	3	77

D_Epidemie severe TBE_2021	Dusona sp4	1	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Dusona vitticollis	1	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Echthrus abdominalis abdominalis	2	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Exochus nigripalpis	1	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Ichneumon hypermelanos	1	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Leipaulus latiabdominis	9	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus abdominalis abdominalis	4	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus discors	3	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus Episomops1	2	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus fulvescens	1	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus orbitalis	1	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus protuberans	2	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Picrostigeus prominens	1	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Pimpla pedalis	1	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Platylabus luteatae	7	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Symplecis sp5	1	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Trychosis kathrynae	1	77
D_Epidemie severe TBE_2021	Tryiclitus occidentis	1	77
E_Coupe CPRS_2021	Apechthis ontario	19	97
E_Coupe CPRS_2021	Barichneumon excelsior	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Coelichneumon sassacus	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Coelichneumon sp1	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Coelichneumon tauma	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Coleocentrus flavipes	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Cratichneumon acronictae	2	97
E_Coupe CPRS_2021	Cratichneumon scitulus	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Dirophanes gaspesianus	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Dusona sp3	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Dusona sp4	2	97
E_Coupe CPRS_2021	Dusona vitticollis	2	97
E_Coupe CPRS_2021	Echthrus abdominalis abdominalis	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Echthrus abdominalis vancouverensis	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Exochus nigripalpis	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Exochus pictus	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Ichneumon devinctor	5	97
E_Coupe CPRS_2021	Ichneumon feralis	2	97
E_Coupe CPRS_2021	Ichneumon pusillamoenus	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Ichneumon terminatus	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Itoplectis quadricingulata	5	97
E_Coupe CPRS_2021	Leipaulus latiabdominis	3	97
E_Coupe CPRS_2021	Megaplectes monticola blakei	4	97

E_Coupe CPRS_2021	Netelia sp1	2	97
E_Coupe CPRS_2021	Netelia sp2	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Neurateles orectus	4	97
E_Coupe CPRS_2021	Neurateles rotundifemur	4	97
E_Coupe CPRS_2021	Neurateles stripetiolus	3	97
E_Coupe CPRS_2021	Orgichneumon calcatorius	3	97
E_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus abdominalis abdominalis	21	97
E_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus decoratus	4	97
E_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus discors	2	97
E_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus dissensus	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus Echthymatops2	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus elongatus	5	97
E_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus Episomops1	14	97
E_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus eurystigma	5	97
E_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus pseudodiscors1	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus stigmatias	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus striatus	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus Tapinops4	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Orthocentrus Tapinops5	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Phaeogenes sp1	2	97
E_Coupe CPRS_2021	Phaeogenes sp2	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Picrostigeus parvus	4	97
E_Coupe CPRS_2021	Pimpla aquilonia	6	97
E_Coupe CPRS_2021	Pimpla dimidiatus	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Pimpla pedalis	32	97
E_Coupe CPRS_2021	Platylabus erythrocoxa	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Platylabus luteatae	31	97
E_Coupe CPRS_2021	Platylabus ornatus	18	97
E_Coupe CPRS_2021	Platylabus perkinsi	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Pleolophus nigribasis	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Stenichneumon pallidipennis	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Symplecis sp13	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Symplecis sp15	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Symplecis sp2	2	97
E_Coupe CPRS_2021	Symplecis sp4	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Synoplus columbianus	2	97
E_Coupe CPRS_2021	Synoplus decrescens	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Synoplus monticola	1	97
E_Coupe CPRS_2021	Synoplus premitus	2	97
E_Coupe CPRS_2021	Synoplus uter	1	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Apechthis ontario	4	97

E_Epidemie legere TBE_2021	Chorinaeus sp1	1	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Cratichneumon scitulus	1	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Leipaulus latiabdominis	2	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Neurateles orectus	2	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Neurateles rotundifemur	1	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Neurateles subclavatus	1	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Orgichneumon calcatorius	1	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus abdominalis abdominalis	10	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus discors	1	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus Episomops1	11	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus fulvescens	1	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus protuberans	1	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus stigmatias	2	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Orthocentrus tetrazonatus	2	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Picrostigeus parvus	1	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Picrostigeus prominens	1	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Pimpla aquilonia	1	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Pimpla pedalis	4	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Platylabus luteatae	1	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Platylabus ornatus	1	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Symplecis sp2	1	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Synoplus columbianus	1	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Synoplus premitus	2	97
E_Epidemie legere TBE_2021	Synoplus uter	2	97
E_Epidemie severe TBE_2021	Apechthis ontario	7	98
E_Epidemie severe TBE_2021	Coelichneumon pumilinobilis	1	98
E_Epidemie severe TBE_2021	Ichneumon feralis	1	98
E_Epidemie severe TBE_2021	Ichneumon feriens	1	98
E_Epidemie severe TBE_2021	Itoplectis quadricingulata	2	98
E_Epidemie severe TBE_2021	Leipaulus latiabdominis	17	98
E_Epidemie severe TBE_2021	Melanichneumon indecoratus	1	98
E_Epidemie severe TBE_2021	Neurateles orectus	1	98
E_Epidemie severe TBE_2021	Neurateles subclavatus	1	98
E_Epidemie severe TBE_2021	Orgichneumon calcatorius	1	98
E_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus abdominalis abdominalis	24	98
E_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus discors	4	98
E_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus Episomops1	5	98
E_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus eurystigma	2	98
E_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus orbitalis	1	98
E_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus protuberans	2	98
E_Epidemie severe TBE_2021	Orthocentrus pseudodiscors1	2	98

E_Epidemie severe TBE_2021	<i>Orthocentrus stigmatias</i>	6	98
E_Epidemie severe TBE_2021	<i>Orthocentrus Tapinops3</i>	1	98
E_Epidemie severe TBE_2021	<i>Orthocentrus Tapinops5</i>	3	98
E_Epidemie severe TBE_2021	<i>Orthocentrus tripartitus</i>	1	98
E_Epidemie severe TBE_2021	<i>Phaeogenes ater</i>	1	98
E_Epidemie severe TBE_2021	<i>Picrostigeus prominens</i>	1	98
E_Epidemie severe TBE_2021	<i>Picrostigeus sp2</i>	1	98
E_Epidemie severe TBE_2021	<i>Pimpla aquilonia</i>	1	98
E_Epidemie severe TBE_2021	<i>Pimpla pedalis</i>	12	98
E_Epidemie severe TBE_2021	<i>Platylabus luteatae</i>	7	98
E_Epidemie severe TBE_2021	<i>Symplecis sp2</i>	1	98
E_Epidemie severe TBE_2021	<i>Symplecis sp3</i>	1	98
E_Epidemie severe TBE_2021	<i>Symplecis sp4</i>	2	98
E_Epidemie severe TBE_2021	<i>Synoplus columbianus</i>	6	98
E_Epidemie severe TBE_2021	<i>Synoplus premitus</i>	2	98

RÉFÉRENCES

- Anderson, M. J. (2001). *Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression*. Canadian journal of fisheries and aquatic sciences, 58(3), 626-639.
- Askew, R. R. (1975). *The organisation of chalcid-dominated parasitoid communities centred upon endophytic hosts*. Evolutionary strategies of parasitic insects and mites, 130-153.
- Axmacher, J. C., Brehm, G., Hemp, A., Tünste, H., Lyaruu, H. V. M., Müller-Hohenstein, K., & Fiedler, K. (2009). *Determinants of diversity in afrotropical herbivorous insects (Lepidoptera: Geometridae): plant diversity, vegetation structure or abiotic factors?* Journal of Biogeography, 36(2), 337–349. doi:10.1111/j.1365-2699.2008.01997.x
- Bélangier, L., & Guay, J. P. (2010). *Le concept d'aire protégée avec utilisation des ressources naturelles et les territoires fauniques structurés: un nouvel outil d'aménagement durable pour le Québec. Rapport du Groupe de travail sur les aires protégées de catégorie VI*. Nature Québec. Québec.
- Bell-Doyon, P., Bellavance, V., Bélangier, L., & Mazerolle, M. J. (2022). *Bacterial, fungal, and mycorrhizal communities in the soil differ between clearcuts and insect outbreaks in the boreal forest 50 years after disturbance*. Forest Ecology and Management, 523, 120493.
- Bell-Doyon, P., Selva, S. B., & McMullin, R. T. (2021). *Calicioid fungi and lichens from an unprotected intact forest ecosystem in Québec*. Écoscience, 28(2), 127–136. doi:10.1080/11956860.2021.1885804
- Belle-Isle, J., & Kneeshaw, D. (2007). *A stand and landscape comparison of the effects of a spruce budworm (Choristoneura fumiferana (Clem.)) outbreak to the combined effects of harvesting and thinning on forest structure*. Forest Ecology and Management, 246(2-3), 163–174. doi:10.1016/j.foreco.2007.03.038
- Bennett, A. M. R. (2008). *Review and identification keys to the ichneumonid parasitoids (Hymenoptera: Ichneumonidae) of Nearctic Choristoneura species (Lepidoptera: Tortricidae)*. The Canadian Entomologist, 140(01), 1–47. doi:10.4039/n07-011
- Bennett, A. M., Cardinal, S., Gauld, I. D., & Wahl, D. B. (2019). *Phylogeny of the subfamilies of Ichneumonidae (Hymenoptera)*. Journal of Hymenoptera Research, 71, 1-156.
- Bouchard, M., Kneeshaw, D., & Bergeron, Y. (2005). *Mortality and stand renewal patterns following the last spruce budworm outbreak in mixed forests of western Quebec*. Forest Ecology and Management, 204(2-3), 297-313.
- Bouchard, M., & Pothier, D. (2010). *Spatiotemporal variability in tree and stand mortality caused by spruce budworm outbreaks in eastern Quebec*. Canadian Journal of Forest Research, 40(1), 86–94. doi:10.1139/x09-178
- Bouchard, M., Martel, V., Régnière, J., Therrien, P., & Correia, D. L. P. (2018). *Do natural enemies explain fluctuations in low-density spruce budworm populations?* Ecology, 99(9), 2047-2057.

- Boucher, D., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., St-Onge, B., Ruel, J. C., Waldron, K., & Lussier, J. M. (2015). *Effects of 80 years of forest management on landscape structure and pattern in the eastern Canadian boreal forest*. *Landscape Ecology*, 30, 1913-1929.
- Bureau du Nionwentsiö. (2020). *Aire protégée du Ya'nienhohndeh : Notre patrimoine collectif, Protéger le dernier massif de forêt vierge du Nionwentsiö*. Wendake, Québec.
- Bureau du Nionwentsiö. (2024). *Aire protégée Ya'nienhohndeh*. Wendake, Québec.
- Burrascano, S., Lombardi, F., & Marchetti, M. (2008). *Old-growth forest structure and deadwood: Are they indicators of plant species composition? A case study from central Italy*. *Plant biosystems*, 142(2), 313-323.
- Cappuccino, N., Lavertu, D., Bergeron, Y., & Régnière, J. (1998). *Spruce budworm impact, abundance and parasitism rate in a patchy landscape*. *Oecologia*, 114(2), 236-242. doi:10.1007/s004420050441
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sande EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM (2014). *Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies*. *Ecological Monographs*, 84, 45-67.
- Cusson, M., Barron, J. R., Goulet, H., Régnière, J., & Doucet, D. (1998). *Biology and Status of *Tranosema rostrale rostrale* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a Parasitoid of the Eastern Spruce Budworm (*Lepidoptera: Tortricidae*)*. *Annals of the Entomological Society of America*, 91(1), 87-93. doi:10.1093/aesa/91.1.87
- Dasch, C. E. (1971). *Hibernating Ichneumonidae of Ohio (Hymenoptera)*.
- Dasch, C. E. (1984). *Ichneumon-flies of America North of Mexico. Part 9. Subfamilies Theriinae and Anomaloninae*. *United States National Museum Bulletin*. 610p.
- Dasch, C. E. (1988). *Ichneumon-flies of America North of Mexico. Part 10. Subfamily Banchinae, Tribe Glyptini*. *United States National Museum Bulletin*. 330p.
- De Grandpre, L., & Bergeron, Y. (1997). *Diversity and Stability of Understorey Communities Following Disturbance in The Southern Boreal Forest*. *The Journal of Ecology*, 85(6), 777. doi:10.2307/2960601
- De Grandpré, L., Bergeron, Y., Nguyen, T., Boudreault, C., & Grondin, P. (2003). *Composition and dynamics of the understory vegetation in the boreal forests of Quebec. The herbaceous layer in forests of eastern North America*. Edited by FS Gilliam and MR Roberts. Oxford University Press, New York, 238-261.
- De Grandpré, L. D., Waldron, K., Bouchard, M., Gauthier, S., Beaudet, M., Ruel, J. C., ... & Kneeshaw, D. D. (2018). *Incorporating insect and wind disturbances in a natural disturbance-based management framework for the boreal forest*. *Forests*, 9(8), 471.
- Dennis, B., Desharnais, R. A., Cushing, J. M., Henson, S. M., & Costantino, R. F. (2001). *Estimating chaos and complex dynamics in an insect population*. *Ecological Monographs*, 71(2), 277-303.

- Despons, M., Brunet, G., Bélanger, L., & Bouchard, M. (2004). *The eastern boreal old-growth balsam fir forest: a distinct ecosystem*. Canadian Journal of Botany, 82(6), 830-849.
- Derraik, J. G., Early, J. W., Closs, G. P., & Dickinson, K. J. (2010). *Morphospecies and taxonomic species comparison for Hymenoptera*. Journal of Insect Science, 10(1), 108.
- Elzinga, J. A., Van Nouhuys, S., Van Leeuwen, D. J., & Biere, A. (2007). *Distribution and colonisation ability of three parasitoids and their herbivorous host in a fragmented landscape*. Basic and applied ecology, 8(1), 75-88.
- Eveleigh, E. S., McCann, K. S., McCarthy, P. C., Pollock, S. J., Lucarotti, C. J., Morin, B., ... & Faria, L. D. (2007). *Fluctuations in density of an outbreak species drive diversity cascades in food webs*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104(43), 16976-16981.
- Franklin, J. F. & Spies, T. A. (1991). *Composition, function, and structure of old-growth Douglas-fir forests*. Wildlife and vegetation of unmanaged Douglas-fir forests. USDA Forest Service, 71-80.
- Franklin, J. F., & Van Pelt, R. (2004). *Spatial aspects of structural complexity in old-growth forests*. Journal of Forestry, 102(3), 22-28.
- Gaasch, C. M., J. Pickering and D. B. Wahl. 1995. *Distribution and community succession of specialist and generalist parasitic wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae) in a heterogeneous landscape in Georgia's piedmont*. University of Georgia.
- Gaigher, R., Pryke, J. S., & Samways, M. J. (2015). *High parasitoid diversity in remnant natural vegetation, but limited spillover into the agricultural matrix in South African vineyard agroecosystems*. Biological Conservation, 186, 69-74.
- Gauthier, S. (2009). *Ecosystem management in the boreal forest*. PUQ.
- Gauld, I. D. (1988). *Evolutionary patterns of host utilization by ichneumonoid parasitoids (Hymenoptera: Ichneumonidae and Braconidae)*. Biological Journal of the Linnean Society, 35(4), 351-377.
- Goulet, H. & Huber, J. T. (1993). *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Agriculture Canada.
- Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2001). *Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness*. Ecology Letters, 4(4), 379-391. doi:10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x
- Greenbank, D. O. (1956). *The Role of Climate and Dispersal in the Initiation of Outbreaks of the Spruce Budworm In New Brunswick: I. The Role of Climate*. Canadian Journal of Zoology, 34(5), 453-476. doi:10.1139/z56-048
- Greyson-Gaito, C. J., McCann, K. S., Fründ, J., Lucarotti, C. J., Smith, M. A., & Eveleigh, E. S. (2021). *Parasitoid community responds indiscriminately to fluctuating spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) and other caterpillars on balsam fir (Pinaceae)*. The Canadian Entomologist, 153(4), 482-496

- Guo, Q., Fei, S., Potter, K. M., Liebhold, A. M., & Wen, J. (2019). *Tree diversity regulates forest pest invasion*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(15), 7382-7386.
- Hagemann, U., Moroni, M. T., Gleißner, J., & Makeschin, F. (2010). *Accumulation and preservation of dead wood upon burial by bryophytes*. *Ecosystems*, 13, 600-611.
- Harper, K., Boudreault, C., DeGrandpré, L., Drapeau, P., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2003). *Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario*. *Environmental Reviews*, 11(S1), S79-S98.
- Hassell, M. (2000). *The spatial and temporal dynamics of host-parasitoid interactions*. OUP Oxford.
- Heilmann-Clausen, J., & Christensen, M. (2004). *Does size matter?: on the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests*. *Forest ecology and management*, 201(1), 105-117.
- Heinrich, G. H. (1960). *Synopsis of Nearctic Ichneumoninae Stenopneusticae with Particular Reference to the Northeastern Region (Hymenoptera): Part I*. The Memoirs of the Entomological Society of Canada.
- Heinrich, G. H. (1960). *Synopsis of Nearctic Ichneumoninae Stenopneusticae with Particular Reference to the Northeastern Region (Hymenoptera): Part II*. The Memoirs of the Entomological Society of Canada.
- Heinrich, G. H. (1961). *Synopsis of Nearctic Ichneumoninae Stenopneusticae with Particular Reference to the Northeastern Region (Hymenoptera): Part III*. The Memoirs of the Entomological Society of Canada.
- Heinrich, G. H. (1961). *Synopsis of Nearctic Ichneumoninae Stenopneusticae with Particular Reference to the Northeastern Region (Hymenoptera): Part IV*. The Memoirs of the Entomological Society of Canada.
- Heinrich, G. H. (1961). *Synopsis of Nearctic Ichneumoninae Stenopneusticae with Particular Reference to the Northeastern Region (Hymenoptera): Part V*. The Memoirs of the Entomological Society of Canada.
- Heinrich, G. H. (1962a). *Synopsis of Nearctic Ichneumoninae Stenopneusticae with Particular Reference to the Northeastern Region (Hymenoptera): Part VI*. The Memoirs of the Entomological Society of Canada.
- Heinrich, G. H. (1962b). *Synopsis of Nearctic Ichneumoninae Stenopneusticae with Particular Reference to the Northeastern Region (Hymenoptera): Part VII*. The Memoirs of the Entomological Society of Canada.
- Heinrich, G. H. (1997). *Ichneumoninae of Florida and Neighboring States*. *Arthropods of Florida and Neighboring Land Areas*, Volume 9. 364p.
- Hennigar, C. R., MacLean, D. A., Quiring, D. T., & Kershaw Jr, J. A. (2008). *Differences in spruce budworm defoliation among balsam fir and white, red, and black spruce*. *Forest Science*, 54(2), 158-166.

- Hilbe, J. M. (2011). *Negative binomial regression*. Cambridge University Press.
- Hilszczański, J., Gibb, H., Hjältén, J., Atlegrim, O., Johansson, T., Pettersson, R. B., ... & Danell, K. (2005). *Parasitoids (Hymenoptera, Ichneumonoidea) of saproxylic beetles are affected by forest successional stage and dead wood characteristics in boreal spruce forest*. *Biological*, 126(4), 456-464.
- Horstmann, K., Floren, A., & Linsenmair, K. E. (2005). *Ichneumonidae (Hymenoptera) from the canopy of tropical forests in Sabah, Malaysia: a comparison between primary and secondary forests*. *Ecotropica*, 11, 41-52.
- Hrcek, J., Miller, S. E., Whitfield, J. B., Shima, H., & Novotny, V. (2013). *Parasitism rate, parasitoid community composition and host specificity on exposed and semi-concealed caterpillars from a tropical rainforest*. *Oecologia*, 173(2), 521–532. doi:10.1007/s00442-013-2619-6
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2022). *iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity*. R package version 3.0.0, http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/.
- Humala AE, Choi J-K, Lee J-W (2016) *A review of the genera Gnathochorisis Förster and Symplecis Förster of South Korea, with notes on Korean orthocentrines (Hymenoptera, Ichneumonidae, Orthocentrinae)*. *ZooKeys* 562: 85–104. doi: 10.3897/zookeys.562.7303
- Irmeler, U., Heller, K., & Warning, J. (1996). *Age and tree species as factors influencing the populations of insects living in dead wood (Coleoptera, Diptera: Sciaridae, Mycetophilidae)*. *Pedobiologia*, 40(2), 134-148.
- Jactel, H., & Brockerhoff, E. G. (2007). *Tree diversity reduces herbivory by forest insects*. *Ecology Letters*, 10(9), 835–848. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01073.x
- Jactel, H., Moreira, X., & Castagneyrol, B. (2021). *Tree diversity and forest resistance to insect pests: patterns, mechanisms, and prospects*. *Annual Review of Entomology*, 66, 277-296.
- Jakovlev, J. (2012). *Fungal hosts of mycetophilids (Diptera: Sciarioidea excluding Sciaridae): a review*. *Mycology: An International Journal on Fungal Biology*, 3:1, 11-23
- Jaynes, H. A., and A. Drooz. (1952). *The importance of parasites in the spruce budworm infestation in New York and Maine*. *J. Econ. Entomol.* 45: 1057-61
- Jones, T. S., Bilton, A. R., Mak, L., & Sait, S. M. (2015). *Host switching in a generalist parasitoid: contrasting transient and transgenerational costs associated with novel and original host species*. *Ecology and Evolution*, 5(2), 459-465.
- Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D., & Coomes, D. A. (2014). *Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes*. *Ecology Letters*, 17(12), 1560-1569.
- Kemball, K. J., Wang, G. G., & Dang, Q.-L. (2005). *Response of Understory Plant Community of Boreal Mixedwood Stands to Fire, Logging, And Spruce Budworm Outbreak*. *Canadian Journal of Botany*, 83(12), 1550–1560. doi:10.1139/b05-134

- Kendall, L. K., & Ward, D. F. (2016). *Habitat determinants of the taxonomic and functional diversity of parasitoid wasps*. *Biodiversity and Conservation*, 25, 1955-1972.
- Kneeshaw, D. D., & Bergeron, Y. (1996). *Ecological factors affecting the abundance of advance regeneration in Quebec's southwestern boreal forest*. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(5), 888–898. doi:10.1139/x26-097
- Kolarov, J. & Bechev, D. (1995). *Hymenopterenparasiten (Hymenoptera) auf Pilzmücken (Mycetophiloidea, Diptera)*. *Acta entomologica bulgarica*, 2, 18-20.
- Krell, F. T. (2004). *Parataxonomy vs. taxonomy in biodiversity studies—pitfalls and applicability of 'morphospecies' sorting*. *Biodiversity & Conservation*, 13, 795-812.
- Landis, D. A., Menalled, F. D., Costamagna, A. C., & Wilkinson, T. K. (2005). *Manipulating plant resources to enhance beneficial arthropods in agricultural landscapes*. *Weed science*, 53(6), 902-908.
- Lawton, J. H. (1983). *Plant Architecture and the Diversity of Phytophagous Insects*. *Annual Review of Entomology*, 28(1), 23–39. doi:10.1146/annurev.en.28.010183.000323
- Legendre, P. (2005). *Species associations: the Kendall coefficient of concordance revisited*. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 10(2), 226–245. doi:10.1198/108571105x46642
- Leius, K. (1967). Influence of wild flowers on parasitism of tent caterpillar and codling moth. *The Canadian Entomologist*, 99(4), 444-446.
- Letourneau, D. K., Bothwell Allen, S. G., & Stireman III, J. O. (2012). *Perennial habitat fragments, parasitoid diversity and parasitism in ephemeral crops*. *Journal of Applied Ecology*, 49(6), 1405-1416.
- Liang, J., Crowther, T. W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., ... & Reich, P. B. (2016). *Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests*. *Science*, 354(6309), aaf8957.
- MacLean, D. A. (1980). *Vulnerability of Fir-Spruce Stands During Uncontrolled Spruce Budworm Outbreaks: A Review and Discussion*. *The Forestry Chronicle*. 56(5): 213-221. <https://doi.org/10.5558/tfc56213-5>
- MacKay, M. R. (1951). *Species of Eupithecia Reared in the Forest Insect Survey in British Columbia (Lepidoptera: Geometridae)*. *The Canadian Entomologist*, 83(04), 77–91. doi:10.4039/ent8377-4
- Maltais, J., Régnière, J., Cloutier, C., Hébert, C., & Perry, D. F. (1989). *Seasonal Biology of Meteorus Trachynotus Vier. (Hymenoptera: Braconidae) and of its Overwintering Host Choristoneura Rosaceana (Harr.) (Lepidoptera: Tortricidae)*. *The Canadian Entomologist*, 121(09), 745–756. doi:10.4039/ent121745-9
- Marino, P. C., & Landis, D. A. (1996). *Effect of landscape structure on parasitoid diversity and parasitism in agroecosystems*. *Ecological applications*, 6(1), 276-284.

- Martin, M., Boucher, Y., Fenton, N. J., Marchand, P., & Morin, H. (2020). *Forest management has reduced the structural diversity of residual boreal old-growth forest landscapes in Eastern Canada*. *Forest Ecology and Management*, 458, 117765.
- Martin, M., Fenton, N., & Morin, H. (2018). *Structural diversity and dynamics of boreal old-growth forests case study in Eastern Canada*. *Forest Ecology and Management*, 422, 125-136.
- Mazón, M., & Bordera, S. (2008). *Effectiveness of two sampling methods used for collecting Ichneumonidae (Hymenoptera) in the Cabañeros National Park (Spain)*. *European Journal of Entomology*, 105(5), 879.
- Mazón, M., Romero, O., & Feest, A. (2023). *Ecosystem type might mask the effect of ecosystem recovery on parasitoids' biodiversity quality*. *Biodiversity and Conservation*, 32(2), 509- 522.
- McCune, B., & Grace, J. B. (2002). *Analysis of ecological communities*.
- Menalled, F. D., Marino, P. C., Gage, S. H., & Landis, D. A. (1999). *Does agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity?*. *Ecological applications*, 9(2), 634- 641.
- Merganiov, K., Mergani, J., Svoboda, M., Bae, R., & ebe, V. (2012). *Deadwood in Forest Ecosystems. Forest Ecosystems - More Than Just Trees*. Czech University of Life Sciences in Prague. doi:10.5772/31003
- MFFP (2015). *Norme d'inventaire écoforestier : placettes-échantillons temporaires, 4e IÉQM*, Ministère des forêts, de la faune et des parcs (MFFP).
- MFFP (2022). *Partenariat Données Québec, Épidémies, Chablis et Verglas*. Gouvernement du Québec. Récupéré de : <https://www.donneesquebec.ca/recherche/fr/dataset/epidemies-chablis-et-verglas>
- Mohammadi-Khoramabadi, A. (2023). *Assessing species richness of the subfamily Campopleginae (Hymenoptera, Ichneumonidae) community in Darab damask rose rain-fed plain, Fars province, Iran*. *Journal of Insect Biodiversity and Systematics*, 9(2), 193-205.
- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Rasmann, S., Castagneyrol, B., & Mooney, K. A. (2016). *Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: current thinking, recent findings, and future directions*. *Current Opinion in Insect Science*, 14, 1–7. doi:10.1016/j.cois.2015.10.003
- Morgan, C. V. (1945). *The life history and morphology of the green spruce looper, Semiothisa Granitata GN (Lepidoptera, Geometridae)*.
- Moroni, M. T., Hagemann, U., & Beilman, D. W. (2010). *Dead wood is buried and preserved in a Labrador boreal forest*. *Ecosystems*, 13, 452-458.
- Moroni, M. T., Morris, D. M., Shaw, C., Stokland, J. N., Harmon, M. E., Fenton, N. J., ... & Hagemann, U. (2015). *Buried wood: a common yet poorly documented form of deadwood*. *Ecosystems*, 18, 605-628.
- Nealis, V. G. & J. Régnière (2004). *Insect– host relationships influencing disturbance by the spruce budworm in a boreal mixedwood forest*. *Can. J. For. Res.* 34:1870 –1882.

- Norvez, O., Hébert, C., & Bélanger, L. (2013). *Impact of salvage logging on stand structure and beetle diversity in boreal balsam fir forest, 20 years after a spruce budworm outbreak*. *Forest Ecology and Management*, 302, 122–132.
- Piekarska-Boniecka, H., Zyprych-Walczak, J., Rzanska-Wieczorek, M., Dinh, D. T., & Siatkowski, I. (2018). *The Number and Abundance of Ichneumonidae (Hymenoptera, Apocrita) Subfamilies Occurring in Apple Orchards and on their Edges*. *Acta Scientiarum Polonorum. Hortorum Cultus*, 17(2).
- Potapov, P., Hansen, M. C., Laestadius, L., Turubanova, S., Yaroshenko, A., Thies, C., ... & Esipova, E. (2017). *The last frontiers of wilderness: Tracking loss of intact forest landscapes from 2000 to 2013*. *Science advances*, 3(1), e1600821.
- Price, P. W. (1991). *Evolutionary theory of host and parasitoid interactions*. *Biological Control*, 1(2), 83–93. doi:10.1016/1049-9644(91)90107-b
- Pureswaran, D. S., Johns, R., Heard, S. B. & Quiring, D. (2016). *Paradigms in Eastern Spruce Budworm (Lepidoptera: Tortricidae) Population Ecology: A Century of Debate*. *Environmental Entomology*, Volume 45, Issue 6, Pages 1333–1342, <https://doi.org/10.1093/ee/nvw103>
- Økland, B. (1996). *Unlogged forests: important sites for preserving the diversity of mycetophilids (Diptera: Sciarioidea)*. *Biological Conservation*, 76(3), 297-310.
- Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G, Chirico M, De Caceres M, Durand S, Evangelista H, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill M, Lahti L, McGlinn D, Ouellette M, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak C, Weedon J (2022). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-4, <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.
- R Core Team (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Richard, J. F., Lesage, L., & Plourde, M. (2018). *La Nation huronne-wendat et l'archéologie au Québec*. *Recherches amérindiennes au Québec*, 48(3), 91-104.
- RNCAN. (2015). *Tordeuse des bourgeons de l'épinette*. *Ressources Naturelles Canada, Gouvernement du Canada*, Récupéré de : <https://aimfc.rncan.gc.ca/fr/insectes/fiche/12018>
- Rodríguez, A., Pohjoismäki, J. L. O., & Kouki, J. (2019). *Diversity of forest management promotes parasitoid functional diversity in boreal forests*. *Biological Conservation*, 238, 108205. doi:10.1016/j.biocon.2019.108205
- Root, R. B. (1973). *Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (Brassica Oleracea)*. *Ecological Monographs*, 43(1), 95–124. doi:10.2307/1942161
- Royama, T. (1984). *Population Dynamics of the Spruce Budworm Choristoneura fumiferana*. *Ecological Monographs*, 54(4), 429–462. doi:10.2307/1942595

- Ruiz-Guerra, B., Hanson, P., Guevara, R., & Dirzo, R. (2013). *Richness and Abundance of Ichneumonidae in a Fragmented Tropical Rain Forest*. *Neotropical Entomology*, 42(5), 458–465. doi:10.1007/s13744-013-0143-3
- Sääksjärvi, I. E., Haataja, S., Neuvonen, S., Gauld, I. D., Jussila, R., Salo, J., & Burgos, A. M. (2004). *High local species richness of parasitic wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae and Rhyssinae) from the lowland rainforests of Peruvian Amazonia*. *Ecological Entomology*, 29(6), 735-743.
- Sääksjärvi, I. E., Ruokolainen, K., Tuomisto, H., Haataja, S., Fine, P. V. A., Cárdenas, G., ... Vargas, V. (2006). *Comparing composition and diversity of parasitoid wasps and plants in an Amazonian rain-forest mosaic*. *Journal of Tropical Ecology*, 22(02), 167–176. doi:10.1017/s0266467405002993
- Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W. W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M. Tschardtke, T. (2010). *Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment*. *Nature*, 468(7323), 553–556. doi:10.1038/nature09492
- Schooley, H. O., & Pardy, K. E. (1981). *Insect pests of larch in Newfoundland*.
- Schwalter, T. (2017). *Arthropod diversity and functional importance in old-growth forests of North America*. *Forests*, 8(4), 97.
- Schwarzfeld, M. & Sperling, F. (2013). *Gatekeepers of the forest: the ichneumonids of EMEND, Ecosystem-Based Management Emulating Natural Disturbance*. Insight #2, Department of Renewable Resources, University of Alberta
- Šedivý, J., & Ševčík, J. (2003). *Ichneumonid (Hymenoptera: Ichneumonidae) parasitoids of fungus gnats (Diptera: Mycetophilidae): rearing records from the Czech Republic*. *Studia dipterologica*, 10(1), 153-158.
- Shapiro, B. A., & Pickering, J. (2000). *Rainfall and parasitic wasp (Hymenoptera: Ichneumonoidea) activity in successional forest stages at Barro Colorado Nature Monument, Panama, and La Selva Biological Station, Costa Rica*. *Agricultural and Forest Entomology*, 2(1), 39-47.
- Sheehan, W. (1986). *Response by Specialist and Generalist Natural Enemies to Agroecosystem Diversification: A Selective Review*. *Environmental Entomology*, 15(3), 456–461. doi:10.1093/ee/15.3.456
- Sheikh, A. H., Thomas, M., Bhandari, R., & Meshram, H. (2016). *Malaise trap and insect sampling: Mini Review*. *Bio Bulletin*, 2(2), 35-40.
- Skillen E. L. (2002). *Diversity of Parasitic Hymenoptera (Ichneumonidae: Campopleginae and Ichneumoninae) in Great Smoky Mountains National Park and Eastern North American Forests*. A Dissertation Submitted to the Graduate Faculty of The University of Georgia in Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree Doctor of Philosophy.
- Smith, L. K. (1958). *A Revision of subfamily Orthocentrinae (Ichneumonidae, Hymenoptera) of America North of Mexico*. A thesis submitted to the Graduate School of the University of Wisconsin in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy.

- Spence, C. E., & MacLean, D. A. (2012). *Regeneration and stand development following a spruce budworm outbreak, spruce budworm inspired harvest, and salvage harvest*. Canadian Journal of Forest Research, 42(10), 1759–1770. doi:10.1139/x2012-121
- Spies, T. A. (2004). *Ecological concepts and diversity of old-growth forests*. Journal of forestry, 102(3), 14-20.
- Spies, T. A., Hemstrom, M. A., Youngblood, A., & Hummel, S. (2006). *Conserving Old-Growth Forest Diversity in Disturbance-Prone Landscapes*. Conservation Biology, 20(2), 351–362. doi:10.1111/j.1523-1739.2006.00389.x
- Summerville, K. S., & Crist, T. O. (2002). *Effects of timber harvest on forest Lepidoptera: community, guild, and species responses*. Ecological Applications, 12(3), 820-835.
- Summerville, K. S. (2011). *Managing the forest for more than the trees: effects of experimental timber harvest on forest Lepidoptera*. Ecological Applications, 21(3), 806-816.
- Thiffault, E., Paré, D., Dagnault, S., Morissette, J. (2011). *Guidelines - Establishing permanent plots for monitoring the environmental effects of forest biomass harvesting*. NRCan, CFS, Laurentian Forestry Centre, Québec, Que. 80 p.
- Taylor, S. L., & MacLean, D. A. (2009). *Legacy of insect defoliators: increased wind-related mortality two decades after a spruce budworm outbreak*. Forest Science, 55(3), 256-267.
- Timms, L. L., Schwarzfeld, M., & Sääksjärvi, I. E. (2015). *Extending understanding of latitudinal patterns in parasitoid wasp diversity*. Insect Conservation and Diversity, 9(1), 74–86. doi:10.1111/icad.12144
- Townes, H. (1972). *A light-weight Malaise trap*. Entomological news, 83(9), 239-247.
- Townes, H. & Townes, M. (1959). *Ichneumon-flies of America North of Mexico: Part 1. Subfamily Metopiinae*. United States National Museum Bulletin.
- Townes, H. & Townes, M. (1960). *Ichneumon-flies of America North of Mexico: Part 2. Subfamilies Ephialtinae, Xoridinae, and Acaenitinae*. United States National Museum Bulletin.
- Townes, H. & Townes, M. (1962). *Ichneumon-flies of America North of Mexico: Part 3. Subfamily Gelinae, Tribe Mesostenini*. United States National Museum Bulletin.
- Townes, H. & Gupta, V. (1963). *Ichneumon-flies of America North of Mexico: Part 4. Subfamily Gelinae, tribe Hemigasterini*. United States National Museum Bulletin.
- Townes, H. & Townes, M. (1978). *Ichneumon-flies of America North of Mexico: Part 7. Subfamily Banchinae*. United States National Museum Bulletin.
- Townes, H. (1969-1971). *The genera of Ichneumonidae: part 1-4*. Memoirs of the American Entomological Institute 11: 1-300.
- Tscharntke, T. E. J. A. (2000). *Parasitoid populations in the agricultural landscape*. Parasitoid population biology, 235-253.

- Tuomi, M., Laiho, R., Repo, A., & Liski, J. (2011). *Wood decomposition model for boreal forests*. *Ecological modelling*, 222(3), 709-718.
- R Core Team (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL : <https://www.R-project.org/>.
- Ruiz-Guerra, B., Hanson, P., Guevara, R., & Dirzo, R. (2013). *Richness and Abundance of Ichneumonidae in a Fragmented Tropical Rain Forest*. *Neotropical Entomology*, 42(5), 458–465. doi:10.1007/s13744-013-0143-3
- Ulyshen, M. D., & Šobotník, J. (2018). *An introduction to the diversity, ecology, and conservation of saproxylic insects*. *Saproxylic insects: diversity, ecology and conservation*, 1-47.
- Van Achterberg, K. (2009). Can Townes type Malaise traps be improved? Some recent developments. *Entomologische berichten*, 69(4), 129-135.
- Van Wagner, C. E. 1980. *Practical aspects of the line intersect method*. Rep. PI-X-12 Petawawa For. Exp. Station., Chalk River, Ont.
- Veijalainen, A., Wahlberg, N., Broad, G. R., Erwin, T. L., Longino, J. T., & Sääksjärvi, I. E. (2012). *Unprecedented ichneumonid parasitoid wasp diversity in tropical forests*. *Proceedings. Biological sciences*, 279(1748), 4694–4698. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1664>
- Veijalainen, A., Sääksjärvi, I. E., Tuomisto, H., Broad, G. R., Bordera, S., & Jussila, R. (2014). *Altitudinal trends in species richness and diversity of Mesoamerican parasitoid wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae)*. *Insect Conservation and Diversity*, 7(6), 496-507.
- Venables, W. N. & Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0
- Virgin, G. V., & MacLean, D. A. (2017). *Five decades of balsam fir stand development after spruce budworm-related mortality*. *Forest Ecology and Management*, 400, 129-138.
- Wolda, H., Spitzer, K., & Lepš, J. (1992). *Stability of environment and of insect populations*. *Population Ecology*, 34(2), 213-225.
- Yang, L., Zeng, Y., Xu, L., Li, M., Wang, H., Zou, Y., & Lu, Y. (2022). *Perennial woodlands benefit parasitoid diversity, but annual flowering fallows enhance parasitism of wheat aphids in an agricultural landscape*. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 340, 108184.