

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

SUIVI LONGITUDINAL DE L'IMPACT DE LA TORDEUSE DES BOURGEONS
DE L'ÉPINETTE ET DES COUPES DE RÉCUPÉRATION SUR LA
DYNAMIQUE DE MORTALITÉ CHEZ LA RÉGÉNÉRATION PRÉÉTABLIE

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
SABRINA BRISSON
SEPTEMBRE 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

Tout d'abord, je tiens à remercier sincèrement Kaysandra Waldron et Daniel Kneeshaw, directrice et co-directeur, pour la patience infinie et le soutien qu'ils m'ont témoigné tout au long ma maîtrise. Merci infiniment pour tout ce que vous m'avez appris, et surtout pour le temps généreux que vous m'avez accordé et qui m'a permis d'avancer à travers les épreuves et les doutes. Je n'aurais pas pu demander mieux.

Merci à l'équipe du CFL, Stéphane Bourassa, Mathieu Gauvin et David Gervais, qui ont organisé avec expertise mon travail de terrain, qui ont pris le temps de me guider dans mes débuts et qui m'ont donné confiance en mes capacités. Merci pour votre accueil, votre aide et votre soutien, ce fut un été inoubliable grâce à vous. Merci à Maryse Marchand, qui m'a beaucoup appris et qui a été d'une aide précieuse en statistiques. Finalement, merci à Louis de Grandpré, pour m'avoir confié ce projet qui m'a passionnée depuis le tout début. J'ai beaucoup apprécié de vous avoir côtoyés et je me considère vraiment chanceuse d'avoir travaillé avec vous tous.

Merci à Jérémie Campeau-Poirier, d'une efficacité redoutable sur le terrain, qui en plus de sauver ma saison de terrain est devenu un ami précieux. Je remercie aussi Olivier Jobin-Careau et Camille Gervais pour leur contribution à ma récolte de données.

Merci également à SERG-I pour la bourse qui m'a permis d'aller présenter mes résultats de recherche au colloque à Victoria (C.-B.). Ce fut une expérience très enrichissante.

Enfin, un immense merci à mes proches et surtout à ma famille, qui ont toujours eu à cœur ma réussite et qui ont fait preuve d'un soutien infini tout au long de mon parcours.

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	ii
LISTE DES FIGURES	iv
LISTE DES TABLEAUX	v
RÉSUMÉ.....	vi
1. INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Tordeuse des bourgeons de l'épinette : impacts et écologie	1
1.2 L'importance de la régénération préétablie	2
1.3 Les peuplements de sapin baumier et l'épinette noire n'ont pas la même vulnérabilité à la TBE	3
1.4 Les coupes de récupération en contexte d'épidémies de TBE	4
1.5 Contexte du projet : suivi à long terme de la régénération préétablie	6
2. SPRUCE BUDWORM OUTBREAKS: SALVAGE LOGGING FAVOURS BALSAM FIR REGENERATION OVER BLACK SPRUCE.....	8
Summary	9
2.1 Introduction	10
2.2 Methods	12
2.2.1 Study area.....	12
2.2.2 Plot establishment.....	13
2.2.3 2021 Sampling.....	15
2.2.4 Statistical analyses.....	15
2.3 Results	17
2.3.1 Seedling defoliation and growth.....	17
2.3.2 Seedling survival model	18
2.3.3 Recruitment	21
2.4 Discussion	22
2.4.1 Impact of stand type, seedling species and height on seedling mortality	24
2.4.2 Salvage logging	25
2.5 Conclusion.....	27
References cited	29
Appendix A	33
3. CONCLUSION GÉNÉRALE	34
3.1 Limitations et directions futures.....	34
3.2 Perspectives et recommandations.....	36
RÉFÉRENCES CITÉES	38

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Map of the study sites (unsalvaged and harvested) and defoliation status in 2021 in the study area, based on aerial surveys (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2021).....	14
Figure 2. Average cumulative defoliation in seedlings in 2021 (%; see section 2.3.1) per site in unsalvaged and harvested plots ($p < 0.001$).	17
Figure 3. Average seedling growth (m) per site since plot establishment in unsalvaged and harvested plots ($p < 0.001$).	17
Figure 4. Survival probabilities of balsam fir and black spruce seedlings as a function of balsam fir proportion in the overstory, in unsalvaged stands. Probabilities are calculated for an average size seedling (130 cm).	19
Figure 5. Survival probabilities of balsam fir and black spruce seedlings as a function of balsam fir proportion in the overstory in unsalvaged and harvested stands. Probabilities are calculated for an average size seedling (130 cm).	20
Figure 6. Survival probabilities of balsam fir and black spruce seedlings according to seedling height in unsalvaged stands. Probabilities are calculated for black spruce-dominated stands (17% balsam fir basal area), mixed stands (40% balsam fir basal area), and balsam fir-dominated stands (63% balsam fir basal area).	20
Figure 7. Seedling density (per ha) in unsalvaged and harvested stands in 2015 ($p = 0.941$) and 2021 ($p = 0.715$).	21
Figure 8. Change in balsam fir proportion (percentage points) among advance regeneration since plot establishment in unsalvaged ($p = 0.35$) and harvested sites ($p = 0.054$). Color indicates the proportion of mature balsam fir (basal area; pre-logging composition in harvested sites) in the stand.	22
Figure A1. Seedling density per site ($n = 14$) in 2015 and 2021. Grey lines indicate the change trend for each site ($p = 0.01$).	33
Figure A2. Average cumulative defoliation in monitored seedlings (%) according to seedling height class, per year (see section 2.2.3.1), in unsalvaged stands. Grey bars indicate the proportion of monitored seedlings (%) of each height class that were dead in 2021.	33

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Description of the study plots..... 14

Table 2. Model parameter estimates of the generalized linear mixed model for seedling survival
(n = 6271). 18

RÉSUMÉ

Depuis 2006, la région de la Côte-Nord au Québec est sévèrement touchée par une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE). La régénération préétablie, soit les semis s'étant installés avant la perturbation, joue un rôle clé dans la résilience de la forêt boréale aux épidémies de TBE, en permettant la régénération des peuplements post-épidémie. Pourtant, l'impact de l'insecte sur la régénération préétablie demeure sous-documenté, comme celui de la coupe de récupération, pratiquée en peuplements affectés par la TBE. Mon projet de recherche vise à connaître l'effet de la composition du peuplement, de l'essence du semis ainsi que de sa hauteur sur la mortalité de la régénération préétablie de sapin baumier et d'épinette noire au cours d'une épidémie de TBE. De plus, ce projet vise à évaluer l'impact des coupes de récupération sur la mortalité et la composition de la régénération préétablie, comparativement à des sites affectés par l'épidémie mais qui n'ont pas été récoltés. À partir d'un dispositif couvrant jusqu'à 9 ans de suivi de la dynamique de régénération post-TBE, constitué de sites affectés seulement par la TBE ainsi que de sites ayant aussi subi des coupes de récupération, nous avons élaboré un modèle linéaire généralisé estimant l'effet des variables mentionnées précédemment sur la mortalité chez les semis de la régénération préétablie, ainsi que deux traitements, soit les sites « naturels » (non-récupérés) et les sites « récupérés ». De plus, nous avons comparé les données d'inventaires réalisés plus tôt pendant l'épidémie, soit en 2015, ainsi que plus récemment, en 2021, afin d'évaluer l'évolution de la proportion des deux essences parmi les semis de la régénération préétablie, dans les sites naturels et les sites récupérés. Les résultats démontrent qu'une augmentation de la proportion de sapin baumier mature dans le peuplement ainsi que de la hauteur du semis augmentent la mortalité chez les deux essences, le taux de survie des semis de sapin baumier se chiffrant en moyenne à 77 % dans les sites dominés par l'épinette noire, et à 35 % dans les sites dominés par le sapin baumier. De plus, la survie des semis d'épinette noire est significativement supérieure à celle du sapin baumier, soit de 18 % à 83 % selon le type de peuplement; cette différence s'amoindrit après coupe de récupération, où la survie des deux essences est largement meilleure, atteignant en moyenne 92 %. Toutefois, bien que les coupes de récupération aient un effet positif sur la survie des semis des deux espèces, nos résultats de la comparaison des inventaires indiquent qu'entre 2015 et 2021, cette pratique avait eu pour effet de faire passer de 38.5 % à 55.4 % la proportion moyenne de sapin baumier chez les semis de la régénération préétablie. Cela soulève un risque important, car un changement de composition en faveur du sapin baumier augmenterait la vulnérabilité de la forêt à de futures épidémies de TBE.

Mots-clés : Perturbations naturelles, TBE, forêt boréale, aménagement forestier, régénération

1. INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Tordeuse des bourgeons de l'épinette : impacts et écologie

La tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) (TBE) est un lépidoptère qui, pendant son stade larvaire, affecte la forêt boréale de l'Amérique du Nord de façon périodique, aux 30 à 40 ans environ (Boulanger & Arseneault, 2004). La TBE est considérée comme « *l'insecte indigène le plus destructeur des peuplements de conifères de l'Amérique du Nord* » (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2021), car une épidémie cause d'abord des dommages importants aux aiguilles des conifères jusqu'à mener à la mort de l'arbre dans les peuplements les plus gravement touchés, et ce à une très grande échelle spatiale. Une épidémie de TBE est en cours au Québec depuis 2006 et persiste encore à ce jour; on a relevé en 2020 plus de 13,5 millions d'hectares de forêts touchées par la TBE (comparativement à 9,6 millions en 2019), dont 28 % de cette superficie compte des forêts qualifiées de vulnérables (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2020a).

La larve de la TBE se nourrit des pousses annuelles des grands conifères de la canopée de la forêt boréale du Québec, soit le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et dans une moindre mesure, l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP). Les deux espèces résineuses n'ont pas la même susceptibilité à la défoliation par la TBE (Hennigar et al., 2008). Cette différence s'explique par le fait que l'émergence de la larve de TBE se produit avant le débourrement et le développement des bourgeons annuels de l'épinette noire. Celle-ci est donc un hôte moins susceptible à la défoliation causée par l'insecte, qui s'installera plutôt sur les sapins baumiers dont les bourgeons sont mieux développés à ce moment (Blais, 1957). Cette différence phénologique fait en sorte que comparativement au sapin baumier, l'épinette noire subira moins de défoliation au cours d'une saison (Nealis & Régnière, 2004).

Une épidémie de TBE résulte en des dommages annuels importants et irréversibles aux aiguilles de ces conifères et qui s'accumulent tout au long de l'épidémie. La défoliation cumulative peut atteindre un niveau tel qu'elle provoque la mort de l'arbre au bout de quelques années, soit directement (Blais, 1981) ou encore indirectement, en augmentant sa vulnérabilité à d'autres facteurs (MacLean, 2016). Ainsi les peuplements âgés/matures de sapin baumier et, dans une

moindre mesure, d'épinette noire sont susceptibles d'être affectés à grande échelle par les épisodes annuels de défoliation qui seront suivis d'une mortalité graduelle, pendant les 10 à 20 ans que durera une épidémie, pouvant causer une ouverture importante de la canopée (De Grandpré et al., 2018; MacLean, 1980).

1.2 L'importance de la régénération préétablie

Toutefois, une épidémie de TBE ne constitue nécessairement pas une catastrophe écologique, car la forêt fait preuve de résilience à cette perturbation naturelle, qui fait partie intégrante de la dynamique de la forêt boréale (Baskerville, 1975; De Grandpré et al., 2018; Morin, 1994). De nombreuses études se sont intéressées aux effets d'une épidémie de TBE sur la dynamique des peuplements de conifères de la forêt boréale à différentes échelles de temps, que ce soit au cours d'une épidémie, ou bien encore plusieurs décennies après sa fin grâce à des données dendrochronologiques (Bouchard et al., 2005; Boulanger & Arseneault, 2004). Notamment, les patrons de défoliation et de mortalité chez les arbres matures, les dynamiques des trouées ainsi que les changements compositionnels d'un peuplement dans le contexte d'une épidémie de TBE deviennent de plus en plus clairs (Batzer & Popp, 1985; De Grandpré et al., 2018; Kneeshaw & Bergeron, 1996; MacLean, 2016). Il y a toutefois peu d'études traitant de la dynamique de défoliation et de mortalité chez la régénération préétablie, soit les semis s'étant installés avant la perturbation et qui demeurent sous couvert jusqu'à une éventuelle ouverture de la canopée, un mécanisme leur permettant de croître rapidement, s'ils ne sont pas tués aussi, et prendre la place des arbres matures tués par la TBE, assurant ainsi la régénération du peuplement (Baskerville, 1975; Gauthier et al., 2008; Morin, 1994).

Lorsque la TBE est à un niveau endémique, il n'y a pas de dommages visibles tant sur les arbres matures que la régénération préétablie. Toutefois, dans une période d'épidémie, la concentration d'insectes dans la canopée peut devenir si élevée que la régénération, habituellement épargnée par l'insecte, sera elle aussi affectée par la TBE et subira de la défoliation (Cotton-Gagnon et al., 2018; Lavoie et al., 2019; Ruel & Huot, 1993). En considérant que les larves affectant les semis proviennent de la canopée des arbres adultes (Ruel & Huot, 1993), on peut supposer que les individus les plus grands ont plus de chances d'intercepter les larves de TBE dispersant de la canopée (Nie et al., 2018), mais une défoliation moindre chez les petits semis pourrait mener à la

mortalité, s'ils n'ont pas les réserves de glucides nécessaires pour la survie. On peut aussi se demander si, pour des semis de sapin baumier et d'épinette noire situés sous la canopée d'un même peuplement, la protection phénologique qu'on observe chez l'épinette noire en canopée disparaîtrait chez les semis et donc que les semis des deux espèces encourront les mêmes risques. Ainsi la composition de la canopée pourrait être le plus important facteur de risque.

Le maintien de la régénération préétablie est d'une importance cruciale pour la résilience d'un peuplement attaqué par la TBE, car c'est de la régénération préétablie que dépendra entre autres la composition, la densité et la productivité du futur peuplement, l'établissement de semis pendant la perturbation étant négligeable (Morin et al., 2008). Cotton-Gagnon et al. (2018) ont observé en 2015 des taux de défoliation cumulative sur la régénération préétablie qui sont considérés suffisants pour mener à la mort d'un arbre mature (Blais, 1981). Il est donc nécessaire d'effectuer un suivi afin d'avoir un portrait plus précis de l'impact de la TBE sur la survie de la régénération, étant donné les impacts potentiels sur la trajectoire successione des peuplements.

1.3 Les peuplements de sapin baumier et l'épinette noire n'ont pas la même vulnérabilité à la TBE

Cette différence de susceptibilité à la défoliation se traduit en une différence dans les taux de mortalité chez les deux espèces. Il demeure difficile de quantifier cette différence, étant donné la grande variabilité parmi les études dans l'intensité de la défoliation, la composition en espèces du peuplement, le stade de l'épidémie au moment de l'échantillonnage, ou le stade de maturité du peuplement, par exemple. Les taux de mortalité chez le sapin baumier sont toutefois généralement très élevés, dans les 70 à 100 %, comparativement à l'épinette noire, qui seraient plutôt entre 6 % et 57 % (Bouchard et al., 2005; MacLean, 1980, 2016; MacLean & Ostaff, 1989; Nealis & Régnière, 2004). MacLean (1980) mentionne que les taux de mortalité chez l'épinette noire sont plus variables selon les peuplements; toutefois, il est clair que le sapin baumier est beaucoup plus vulnérable que l'épinette noire, avec un plus grand effet de la défoliation par la TBE sur sa survie (Erdle & MacLean, 1999).

Beaucoup d'articles se sont penchés sur la régénération préétablie dans des peuplements à forte densité de sapin baumier, ou bien mixte avec des feuillus (Batzer & Popp, 1985; Morin & Laprise, 1997; Nie et al., 2018; Ruel & Huot, 1993; Spence & MacLean, 2012), mais les études effectuées

dans des systèmes sapin baumier – épinette noire sont plus rares (mais voir Fye & Thomas, 1963; Kneeshaw & Bergeron, 1996; et plus récemment Lavoie et al., 2019, 2021). C’est pourtant un système d’intérêt à étudier, étant donné sa vulnérabilité à la TBE, son importance économique et la grande superficie qu’il couvre au Québec. En outre, des recherches récentes effectuées par Bognounou et al. (2017) se sont intéressées à la défoliation dans différents peuplements résineux purs et mixtes de sapin baumier et d’épinette noire. Leur étude a permis de mettre en lumière des relations entre l’abondance relative des deux conifères, leur vulnérabilité respective à la TBE et le taux de défoliation chez les deux espèces, à l’échelle de l’arbre ainsi qu’à l’échelle du peuplement. Ils ont montré que la vulnérabilité à la défoliation des deux espèces du système est significativement liée à la vulnérabilité respective à la TBE des espèces formant le peuplement, le sapin baumier et l’épinette noire, et à la densité relative de celles-ci. Ainsi, comme l’on retrouve peu d’études sur la régénération effectuées dans ce type de peuplement dans la littérature, et encore moins d’études longitudinales, la plupart étant plutôt ponctuelles à un moment pendant ou après l’épidémie, il est pertinent de s’intéresser à l’impact de la TBE sur celle-ci dans des peuplements à dominance résineuse, et plus spécifiquement, à l’effet de la composition du peuplement sur la mortalité des semis. De plus, il sera possible de voir l’effet de la composition du peuplement dans les extrêmes (sapin baumier pur ou épinette noire pure), mais aussi dans un gradient de composition mixte.

1.4 Les coupes de récupération en contexte d’épidémies de TBE

Lorsque la mortalité résultant de la défoliation commence à s’observer dans les peuplements résineux affectés par la TBE, il est pratique courante d’effectuer des coupes de récupération. Ces coupes ont pour but de récupérer le bois des conifères matures mourants ou morts récemment, avant qu’il ne soit trop dégradé pour la transformation (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2014). Contrairement aux opérations régulières, les coupes de récupération sont effectuées à partir de plans d’aménagement spéciaux permettant exceptionnellement de déroger aux normes d’aménagement forestier, compte tenu de la nécessité d’intervenir rapidement (Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts, 2023b). La régénération préétablie peut être préservée sur le site pour permettre la reprise éventuelle du peuplement résineux. Comme en peuplement naturel, l’abondance et la composition de la régénération préétablie est déterminante pour la reprise du peuplement après la coupe (Dussart & Payette, 2002; Ruel & Huot, 1993). Toutefois, on remarque

des différences dans le temps entre un site perturbé naturellement par la TBE et un site récupéré, notamment en termes de structure horizontale et verticale du peuplement, de diversité spécifique (Gauthier et al., 2008), de legs biologiques, notamment en bois mort (Norvez et al., 2013; Thorn et al., 2018), en plus des effets du passage de la machinerie sur le sol (Spence & MacLean, 2012). Les coupes de récupération peuvent donc être vues comme une perturbation supplémentaire dans le peuplement affecté par la TBE, et ayant le potentiel d'affecter l'état et le développement de la régénération, mais les impacts de cette pratique demeurent sous-documentés, surtout à plus long terme (Thorn et al., 2018). Il est possible que les coupes de récupération aient comme effet d'exposer davantage la régénération préétablie à la défoliation, car la coupe des arbres matures viendrait retirer l'effet de protection qu'ils ont sur la régénération en sous-étage, laissant les semis plus susceptibles d'être défoliés (Lavoie et al., 2019). Il a été observé que dans les pessières, les coupes totales auraient effectivement comme impact d'accentuer la pression de défoliation par la TBE sur la régénération d'épinette noire présente dans ces sites, davantage que dans un site non-récupéré (Cotton-Gagnon et al., 2018). Si cette tendance se confirme, elle pourrait entraîner une augmentation de la proportion de sapin baumier dans le peuplement, le rendant encore plus vulnérable à la prochaine épidémie. En contrepartie, l'ouverture soudaine provoquée par les coupes aurait pour effet d'accélérer la croissance de la régénération survivante (Spence & MacLean, 2012). Ceci pourrait également avoir des implications pour la composition du prochain peuplement, si une espèce est favorisée par rapport à l'autre; on peut aussi s'attendre à ce que les feuillus intolérants à l'ombre et les arbustes soient avantagés par l'ouverture soudaine du peuplement. De plus, il serait possible que malgré une différence initiale en structure et en composition, les peuplements récupérés et non récupérés finissent par converger vers un état similaire à moyen et long terme (Kneeshaw et al., 2011). Les impacts à long terme des coupes de récupération sur la structure et la composition d'un peuplement étant mal connus, il s'agit donc d'un sujet important à suivre dans le temps pour mieux comprendre la forêt post-coupe de récupération et sa résilience aux deux perturbations successives.

En somme, il est nécessaire de mieux comprendre comment la régénération préétablie est affectée par une épidémie de TBE et ceci dans le temps, car elle joue un rôle très important dans la succession post-TBE en forêt boréale. De plus, une meilleure compréhension de l'impact d'une épidémie de TBE sur la régénération préétablie permettra d'adapter davantage les stratégies

d'aménagement en forêt boréale. Il est pertinent de saisir l'occasion qu'offre l'actuelle épidémie et le jeu de données longitudinales collectées depuis 2013 pour faire avancer les connaissances entourant la problématique de la TBE étant donné le long délai entre deux périodes d'épidémie. De plus, il demeure difficile de prévoir le moment où une nouvelle épidémie risque de se déclencher, ainsi que sa durée, son intensité et l'impact qu'elle aura sur la forêt qui est actuellement sévèrement perturbée. On doit aussi considérer le contexte de grande incertitude par rapport aux conséquences des changements climatiques sur les régimes de perturbations dans la forêt boréale, le déroulement de la prochaine épidémie et la résilience de la forêt dans les prochaines décennies. De plus, il ne faut pas négliger les changements induits par l'exploitation forestière sur la structure et la composition des peuplements qui formeront la future forêt boréale au Québec, changements qui peuvent eux-mêmes affecter l'impact de la prochaine épidémie de TBE (Gauthier et al., 2008), surtout que les coupes semblent augmenter la vulnérabilité de la régénération à la défoliation. Il apparaît donc important de mieux comprendre l'impact d'une épidémie de TBE, particulièrement sur la régénération préétablie dont la survie est cruciale pour la résilience des forêts aux perturbations.

1.5 Contexte du projet : suivi à long terme de la régénération préétablie

Dans la région étudiée (Baie-Comeau, Côte-Nord), le présent projet s'insère dans la phase de mortalité de l'épidémie en cours, c'est-à-dire le moment où la défoliation diminue en intensité alors que la mortalité s'est enclenchée dans les peuplements (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2020b). Le travail réalisé par Cotton-Gagnon et al. dans cette région a permis de dégager des patrons quant aux facteurs affectant la défoliation subie par la régénération préétablie (Cotton-Gagnon et al., 2018). Puisque l'impact d'une épidémie de TBE sur la régénération s'étale sur plusieurs années, il est d'un grand intérêt de poursuivre en 2021 le suivi amorcé dans cette région afin d'avoir un regard à plus long terme sur l'impact de la TBE sur l'état de la régénération et sa structure, et d'ajouter une perspective par rapport à la mortalité qui suit la défoliation dans les dernières phases de l'épidémie. En effet, même si cette étude ne couvre qu'une courte période de temps au cœur de l'épidémie, les phénomènes observés par Cotton-Gagnon et al. (2018) constituent le point de départ pour comprendre la réponse de la régénération préétablie à une épidémie de TBE : sachant que la régénération subit de la défoliation à différents niveaux, qu'advient-il de ces semis dans le temps? Cotton-Gagnon et al. (2018) ont notamment spéculé que les coupes,

surtout dans les peuplements dominés par l'épinette noire, changeront la composition à long terme des peuplements. Cependant, cette affirmation a été basée sur une observation à un seul moment dans le temps. En ce sens, les données issues du suivi effectué dans ces sites jusqu'à l'été 2021 représentent une excellente opportunité pour étudier la dynamique temporelle de la démographie chez la régénération préétablie pendant une épidémie de TBE. Ainsi, il sera possible d'observer plus précisément les changements démographiques au sein de la régénération préétablie en forêt boréale, sur une période de temps couvrant jusqu'à 9 ans d'épidémie pour les peuplements naturels, soit la majeure partie de la phase de défoliation et de mortalité de l'épidémie. Il sera donc possible d'évaluer si les réponses et les tendances observées précédemment par Cotton-Gagnon et al. (2018) chez les semis persistent, disparaissent ou évoluent avec les années écoulées, grâce à l'étendue temporelle des données.

Le projet vise donc à mieux comprendre l'effet d'une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette sur la régénération préétablie de sapin baumier et d'épinette noire, ainsi que l'impact additionnel des coupes de récupération sur la dynamique de la régénération préétablie. Le premier objectif du projet cherchera à évaluer le rôle de facteurs naturels, soit la composition du peuplement, l'essence du semis ainsi que sa hauteur, sur la probabilité de survie des semis. Le second objectif visera à évaluer l'impact des coupes de récupération sur la survie des semis de la régénération préétablie ainsi que sa composition en espèces.

2. SPRUCE BUDWORM OUTBREAKS: SALVAGE LOGGING FAVOURS BALSAM FIR REGENERATION OVER BLACK SPRUCE

Summary

Advance regeneration, i.e., seedlings that established before the disturbance, plays a critical role in the resilience of boreal forests to spruce budworm (SBW) outbreaks by accelerating post-disturbance stand recruitment. However, the impact of this insect on advance regeneration remains under-studied in both unsalvaged and salvage logged stands. Our research project aims to determine the effect of canopy composition and seedling height on balsam fir and black spruce advance regeneration mortality during a SBW outbreak. In addition, the project aims to evaluate the impact of salvage logging on advance regeneration mortality and composition, compared to unharvested SBW-affected stands. Using plots of post-SBW regeneration that were monitored for nine years in unharvested and harvested stands, we developed a generalized linear mixed model to estimate the effect of the aforementioned ecological variables, as well as salvage logging on advance regeneration survival. We also compared past and recent inventories of advance regeneration, to assess the change in species proportion among seedlings in unharvested and harvested sites, between the early and late phases of the outbreak. Our model results show that mortality increases with an increase in the proportion of mature balsam fir in the canopy as well as seedling height for both balsam fir and black spruce seedlings. The survival rate of balsam fir ranged between 77 % (in black spruce-dominated stands) and 35 % (in balsam fir-dominated stands). In addition, the survival of black spruce seedlings is consistently higher than that of balsam fir, between 18 % and 83 % according to stand type. This difference is, however, smaller in the harvest treatment, where the survival of both species is much higher, averaging 92 %. However, although salvage logging has a positive effect on seedling survival, our results indicate that this practice shifted the average proportion of balsam fir advance regeneration from 38.5 % to 55.4 % between 2015 and 2021. This raises substantial concern since a compositional shift towards balsam fir would increase forest susceptibility to future SBW outbreaks.

Keywords: Natural disturbances, SBW, boreal forest, forest management, advance regeneration

2.1 Introduction

The eastern spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) (SBW) is an outbreak-forming lepidopteran that periodically affects the boreal forest of North America, approximately every 30 to 40 years (Boulanger & Arseneault, 2004). The SBW is considered to be the “native insect most destructive of North American conifer stands” (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2021), and causes extensive tree mortality in the most severely affected stands. An outbreak began in 2006 in Quebec and still currently ongoing, affecting over 13.5 M ha at its peak in 2020, and 10.5 M ha in 2023 (Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts, 2023a).

The forest is resilient to this natural disturbance that is an integral part of boreal forest dynamics for millennia (Baskerville, 1975; De Grandpré et al., 2018; Morin, 1994). Defoliation and mortality patterns, gap dynamics and compositional changes in the context of SBW outbreaks have been well documented (Batzer & Popp, 1985; De Grandpré et al., 2018; Kneeshaw & Bergeron, 1996; MacLean, 2016). There are, however, few studies that have focused on defoliation and mortality patterns in conifer seedlings established prior to the disturbance. These pre-established seedlings grow rapidly in openings and take the place of mature trees that are eventually killed by SBW, ensuring stand regeneration after the outbreak (Baskerville, 1975; Gauthier et al., 2008; Morin, 1994). Thus, survival of advance regeneration is of crucial importance for the resilience of boreal stands because it determines the composition, density and productivity of the future stand, seedling establishment being negligible during outbreak periods (Morin et al., 2008). When the SBW reaches epidemic levels, the concentration of larvae in the canopy becomes so high that advance regeneration, usually spared by the insect, is also defoliated (Cotton-Gagnon et al., 2018; Lavoie et al., 2019; Nie et al., 2018; Ruel & Huot, 1993).

In the North Shore region, with over 4.4 M hectares affected by defoliation in 2020 (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2020), special management plans have been developed for salvage logging operations to be carried out in affected areas. It is customary to perform salvage logging in severely defoliated stands, in order to harvest timber from conifers that are dead or likely to die from SBW damage, and to leave advance regeneration on site to allow for natural stand regeneration (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2014). As in unharvested stands, the abundance and composition of advance regeneration are critical factors for stand renewal after

logging (Dussart & Payette, 2002; Ruel & Huot, 1993). Most studies on the impact of SBW on advance regeneration were conducted in stands either dominated by balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.), or mixed with hardwoods (Batzer & Popp, 1985; Morin & Laprise, 1997; Nie et al., 2018; Ruel & Huot, 1993; Spence & MacLean, 2012), with fewer studies focusing on balsam fir – black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) forests (but see Fye & Thomas, 1963; Lavoie et al., 2019, 2021). Yet the current outbreak is primarily affecting pure and mixed balsam fir and black spruce forests. Because of greater phenological synchrony with SBW emergence (Nealis & Régnière, 2004), balsam fir is more vulnerable to defoliation than black spruce (Hennigar et al., 2008). However, as the regeneration layer is mostly attacked by larvae spinning down from mature overstory trees, there may be a temporal delay before understory seedlings are affected. This delay may therefore result in larvae arriving after black spruce seedling budburst has occurred and thus with little to no protection from phenological asynchrony. However, there is a scarcity of information on whether seedlings of both species are equally vulnerable or whether black spruce seedlings undergo less defoliation and less mortality. Larger seedlings are also expected to have more larvae descend on them and thus be more defoliated and suffer higher mortality than smaller seedlings.

Harvesting may also change relationships observed in unharvested stands. For example, in harvested stands seedlings may escape from SBW herbivory as there are no overstory trees from which SBW drop onto the seedlings. We also don't know whether understory seedlings will have higher probability of dying than suddenly exposed seedlings in harvested sites (but see Lavoie et al., 2019). Seedlings in harvest blocks may be under greater desiccation and other stress that predisposes them to mortality whereas understory trees may be exposed to greater defoliation from higher populations of SBW.

Cotton-Gagnon et al. (2018) reported significant defoliation by SBW in advance regeneration seedlings. However, their study investigated defoliation at a single point in time, and cumulative long-term effects remain unknown despite mortality occurring after years of cumulative defoliation (Bognounou et al., 2017; MacLean & Ostaff, 1989). It is therefore necessary to perform a follow-up study to better understand the impact of SBW on advance regeneration survival, considering its potential impacts on stand successional trajectories. Moreover, Cotton-Gagnon et al. (2018) observed that despite being only a secondary host for SBW, black spruce advance regeneration was

more defoliated in salvaged stands than in non-harvested stands. If salvage logging leads to higher mortality rates in black spruce advance regeneration, this could result in an increase in balsam fir proportion among advance regeneration and therefore the future stand, which would in turn increase stand vulnerability to future outbreaks. Long-term impacts of salvage logging on forest structure and composition, as well as future resilience to SBW outbreaks need to be studied as salvage logging is increasingly used in SBW defoliated stands.

Our research project aims to (1) determine the effect of overstory stand composition, and seedling height on balsam fir and black spruce advance regeneration survival during a SBW outbreak. In addition, the project aims to (2) evaluate the impact of salvage logging on the composition of advance regeneration, compared to stands only affected by SBW. We hypothesized that (1) seedling survival will be lower in mixed and balsam fir-dominated stands; (2) will be lower in balsam fir seedlings than in black spruce seedlings; and (3) will decrease with seedling height. We also predict that (4) seedling survival will be higher in unsalvaged sites than in harvested sites, but that (5) advance regeneration composition will shift towards balsam fir in harvested sites.

2.2 Methods

2.2.1 Study area

The study area is located in the North Shore region of Quebec (Fig. 1), in the eastern boreal forest of Canada, where a SBW outbreak has been ongoing since 2006 (De Grandpré et al., 2018). This region is characterized by old (120+ year) coniferous stands dominated by black spruce and balsam fir where white birch (*Betula papyrifera* Marsh.) and trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) can also be found. The topography is characterized by tall hills and deep valleys, and the presence of rocky outcrops. Surface deposits are mostly made up of tills (Robitaille & Saucier, 1998). The climate is cool and humid, with a mean annual temperature of 1.7 C and mean annual precipitation of 1001 mm, of which 33 % is in the form of snow (Environment and Climate Change Canada, n.d.). The fire cycle in the study area is close to 300 years (Bouchard et al., 2008); therefore old-growth conifer forests make up a large proportion of the landscape, making insect outbreaks such as SBW and windthrow the dominant type of disturbance in this region. Because of the current SBW outbreak, salvage logging operations have been carried out in the study area between 2011 and 2013 using CPRS (Cutting with protection of regeneration and soil).

2.2.2 Plot establishment

Fourteen 100 m by 30 m permanent plots for post-SBW regeneration dynamics monitoring were established between 2013 and 2015 (Table 1). At the time of establishment, defoliation history was considered variable but comparable between sites (Cotton-Gagnon et al., 2018). The permanent plots comprised eight “unsalvaged” plots installed in 2013 in non-harvested stands, and six “harvested” plots installed in 2015 in stands where salvage logging operations had been carried out between 2011 and 2013 (Table 1; for more extensive plot description see Cotton-Gagnon et al., 2018). In both unsalvaged and harvested sites, canopy composition, namely basal area proportion for mature black spruce and balsam fir, was determined at the time of plot installation and ranged from black spruce-dominated stands to balsam fir-dominated stands, thus providing a gradient of species composition among the plots. Pre-logging composition in harvested sites was reconstructed by Cotton-Gagnon et al. using tree stumps and standing trees.

An initial inventory of advance regeneration in all 14 plots was carried out in 2015 using quadrat sampling within plots. Quadrats varied in size according to six target seedling height class (1 m² for seedlings < 14.9 cm, 2 m² for seedlings 15 - 49.9 cm, 4 m² for seedlings 50 - 129 cm, every 10 m along a 100 m long transect; 200 m² for seedlings 130 - 229 cm and seedlings > 230 cm with a DBH < 5 cm, within 2 m along the 100 m long transect).

In addition, 60 balsam fir and 60 black spruce advance regeneration stems were randomly selected, tagged, and mapped in all 14 plots within 15 m of each side of established transects, in each of the aforementioned height classes, for a total of 600 stems per site. In harvested sites only, the 600 seedlings were equally distributed over two nearby 100 m by 30 m transects in each site, given the greater heterogeneity of the landscape and the presence of skid trails. All seedlings were alive at the time of plot establishment.

Table 1. Description of the study plots.

Site	Treatment	Balsam fir proportion in the stand (%)	Year of harvest	Plot establishment
N1	Unsalvaged	72,2	NA	2013
N2		71,8		
N3		68,8		
N4		62,3		
N5		46,8		
N6		33,4		
N7		26,1		
N8		2,6		
H1	Harvested	63,9	2013	2015
H2		42,8	2012	
H3		32,6	2012	
H4		14,3	2012	
H5		12,7	2012	
H6		11,8	2011	

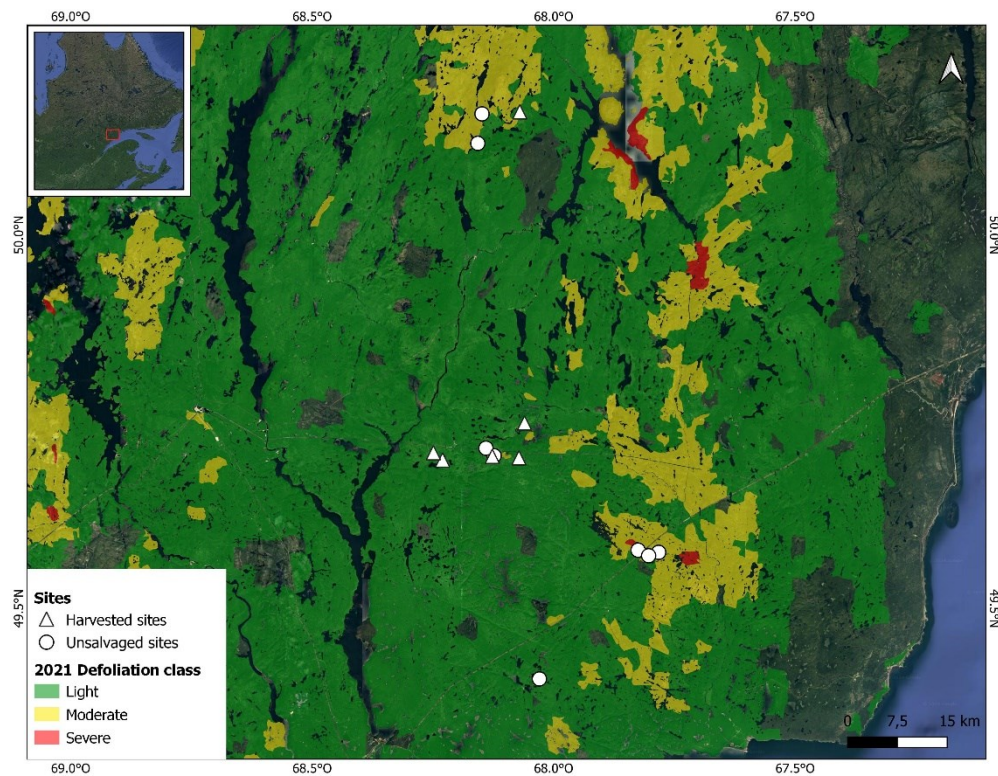


Figure 1. Map of the study sites (unsalvaged and harvested) and defoliation status in 2021 in the study area, based on aerial surveys (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2021).

2.2.3 2021 Sampling

2.2.3.1 Seedling defoliation and survival

In the summer of 2021, we noted the status (live or dead) of each tagged seedling in each study plot, in both unsalvaged and harvested stands. Seedlings were noted as dead when they no longer had any green needles. We also recorded cumulative defoliation (i.e. proportion of needles lost) in live seedlings according to six defoliation categories (0 - 5 %, 6 - 25 %, 26 - 50 %, 51 - 75 %, 76 - 95 %, and 96 - 100 %). Because we wanted to assess the evolution of seedling defoliation, height and survival over the course of the outbreak, we noted the status, height class and defoliation class of tagged seedlings in 2013 (at the time of plot establishment in unsalvaged sites), 2014, 2015 (at the time of plot establishment in harvested sites), 2017 and 2021, allowing us to monitor the impact of SBW over a period of nine (in unsalvaged plots) to seven years (in harvested plots). Seedlings not found were removed from the analysis.

2.2.3.2 Seedling recruitment

To assess the evolution in species recruitment since the 2015 inventory, as a complement to the monitoring of tagged seedlings and saplings for defoliation, height, and mortality, we conducted a new inventory of balsam fir and black spruce advance regeneration. To do so, we used eleven 1 m x 1 m quadrats along each transect, where we counted the number of balsam fir and black spruce stems in each height class (< 14.9 cm, 15 - 49.5 cm, 50 - 129 cm, 130 - 229 cm, and > 230 cm but with a DBH < 5 cm) for both species.

2.2.4 Statistical analyses

2.2.4.1 Seedling defoliation and growth

To test whether there was a difference in seedling growth between unsalvaged and harvested stands, we first calculated the difference in seedling height between 2021 and plot establishment in 2013 (for the unsalvaged sites) or 2015 (for the harvested sites). Only tagged seedlings that were still alive in 2021 were used for this analysis. Since the height class intervals were not regular, they were converted to a continuous scale using the median value for each class in order to better account for height changes in seedlings. We then aggregated seedling growth values per site and performed a two-sample t-test ($n = 14$). To test whether there was a difference in current defoliation levels

between unsalvaged and harvested sites, we calculated the average defoliation class in 2021 in live tagged seedlings for each site and performed a two-sample t-test ($n = 14$).

2.2.4.2 Seedling survival model

To assess the effect of canopy composition, seedling and sapling species, height, and salvage logging on seedling and sapling survival, we built a generalized linear mixed model using logistic regression ($n = 6271$), treating sites as a random factor (package “lme4” (Bates et al., 2015), done with R (R Core Team, 2022)). In order to better assess the impact of salvage logging on seedling survival, the model also included two-way interactions between salvage logging and canopy composition, seedling species and height. For easier interpretation of model coefficients, height classes were converted to a continuous scale using the median value for each class. We used the DHARMA package for the interpretation of model residuals (Hartig, 2022).

In the smallest height class (< 14.9 cm), it was often not possible to ascertain that mortality was due to defoliation, as there was a high mortality rate among seedlings of this height class, despite suffering only marginal defoliation by SBW in previous inventories (see section 2.3.1 and Fig. A2). As described by Hett & Loucks (1976), natural mortality rates are expected to be higher in smaller seedlings; because we are interested in SBW-caused mortality, we did not include seedlings of that size in the data used for the model.

2.2.4.3 Recruitment dynamics

The temporal depth of the study allowed us to monitor the evolution of the composition of advance regeneration over the course of the SBW outbreak, by comparing species proportion between the early and late phases of the outbreak. For both inventories of advance regeneration (2015 and 2021), using stem density per species, we calculated the proportion of stems of each species (balsam fir and black spruce) in each plot, all height classes combined. We then calculated the change in species proportion, for each plot, between the two inventories. To test our fourth hypothesis, i.e. whether there was a shift towards balsam fir in species proportion amongst recruitment seedlings in harvested sites (i.e. average balsam fir proportion having increased between 2015 and 2021 in harvested sites), we performed one one-sided one-sample t-test ($n = 6$). To test whether there was any composition change in unsalvaged sites (i.e. average change in

species proportion being different than zero), we also performed one two-sided one-sample t-test ($n = 8$). Lastly, we performed a paired samples t-test ($n = 14$) to determine whether there was a difference in total seedling density in the study sites (both treatments considered) between 2015 and 2021; we also tested for differences in seedling density between unsalvaged and harvested sites, for the 2015 and 2021 seedling inventories, with two two-sided two-sample t-tests (sample size of 14 for each year).

2.3 Results

2.3.1 Seedling defoliation and growth

Overall, in unsalvaged sites, 46.3 % of tagged balsam fir seedlings and 29.1 % of tagged black spruce seedlings died between plot establishment in 2013 and 2021. On the other hand, in the harvested sites, only 8.7 % of tagged balsam fir seedlings and 6.5 % of tagged black spruce seedlings had died between 2015 and 2021.

In 2021, cumulative defoliation (see section 2.2.3.1) in surviving tagged seedlings was higher in unsalvaged sites than in harvested sites (two-sided t-test, $n = 14$, $y_U = 56.9$, $y_H = 34.9$, $t_{11.6} = 5.12$, $p < 0.001$; Fig. 2) while average seedling growth since plot establishment was twice as high in

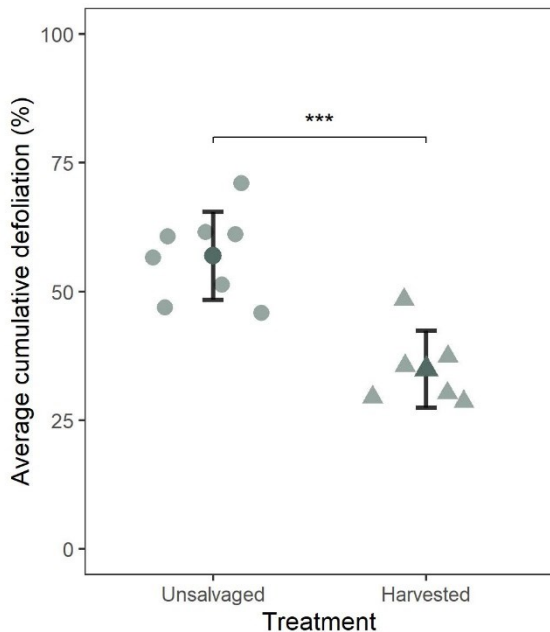


Figure 2. Average cumulative defoliation in seedlings in 2021 (%; see section 2.3.1) per site in unsalvaged and harvested plots ($p < 0.001$).

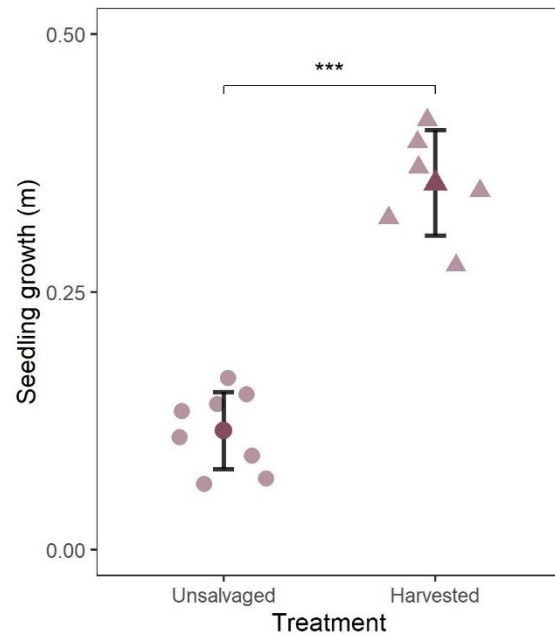


Figure 3. Average seedling growth (m) per site since plot establishment in unsalvaged and harvested plots ($p < 0.001$).

harvested sites as in unsalvaged sites (two-sided t-test, $y_U = 0.12$, $y_H = 0.36$, $t_{8.72} = -9.70$, $p < 0.001$; Fig. 3).

2.3.2 Seedling survival model

All variables as well as the treatment (salvage logging) included in our model had a significant influence on the predicted probability of seedling survival (Table 2). Our model results showed that an increase in the stand-level proportion of overstory balsam fir (DBH > 9 cm) decreased the survival probability of both balsam fir and black spruce seedlings. The survival probability of balsam fir seedlings ranged, using an average height seedling (130 cm), from 77 % in black spruce-dominated stands to 35 % in balsam fir-dominated stands, while the survival probability of black spruce seedlings ranged from 91 % in black spruce-dominated stands to 64 % in balsam fir-dominated stands, in unsalvaged sites (Fig. 4).

Table 2. Model parameter estimates of the generalized linear mixed model for seedling survival (n = 6271).

Fixed effects	Estimate	Std. Error	z Value	Pr (> z)
Intercept	3,3544	0,2910	11,526	< 0,0001
Canopy composition (% balsam fir in stand)	-0,0258	0,0051	-5,086	< 0,0001
Seedling height	-0,6826	0,0460	-14,832	< 0,0001
Seedling species (reference = black spruce)	-1,1573	0,0796	-14,542	< 0,0001
Salvage logging (reference = unsalvaged sites)	1,2667	0,4497	2,817	0,0049
Canopy composition * salvage logging	0,0042	0,0092	0,459	0,6465
Seedling height * salvage logging	0,0689	0,1022	0,674	0,5004
Seedling species * salvage logging	0,5957	0,1744	3,416	0,0006
Random effects			Variance	Std. deviation
Site			0,0962	0,3101

While the survival probability of black spruce seedlings was negatively affected by balsam fir proportion in the overstory, it was consistently significantly higher than that of balsam fir seedlings. It was 19 % higher in stands dominated by a balsam fir overstory and 83 % higher in stands dominated by a black spruce overstory in unsalvaged stands (Fig. 4).

Our results show that salvage logging had a positive effect on seedling survival probability, with survival averaging 92 % in pre-cut mixed stands. It was even as high as 87 % in the stand with the

highest balsam fir proportion in the canopy before harvesting (Fig. 5). In the model, only one interaction with the logging treatment, logging * species, was significant (Table 2). While black spruce regeneration had a significantly higher survival probability than balsam fir regeneration in unsalvaged sites, this difference was smaller across all stand types in the salvage-logged sites and negligible even in fir-dominated stands, where balsam fir seedlings survival probability averaged 93 % that of black spruce seedlings (Fig. 5).

We also found that survival probability decreased with seedling height, survival probability of taller balsam fir seedlings being almost 50 % that of shorter balsam fir seedlings in mixed stands (Fig. 6).

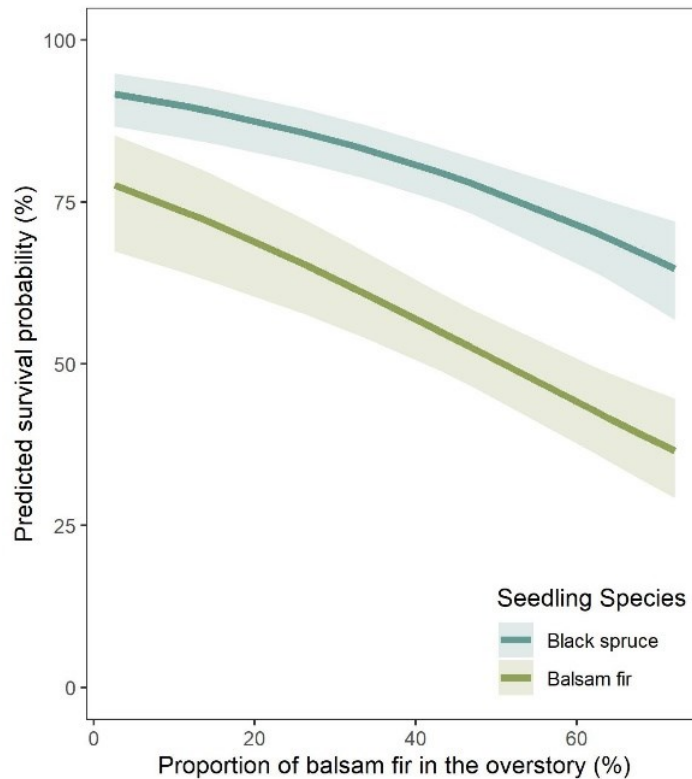


Figure 4. Survival probabilities of balsam fir and black spruce seedlings as a function of balsam fir proportion in the overstory, in unsalvaged stands. Probabilities are calculated for an average size seedling (130 cm).

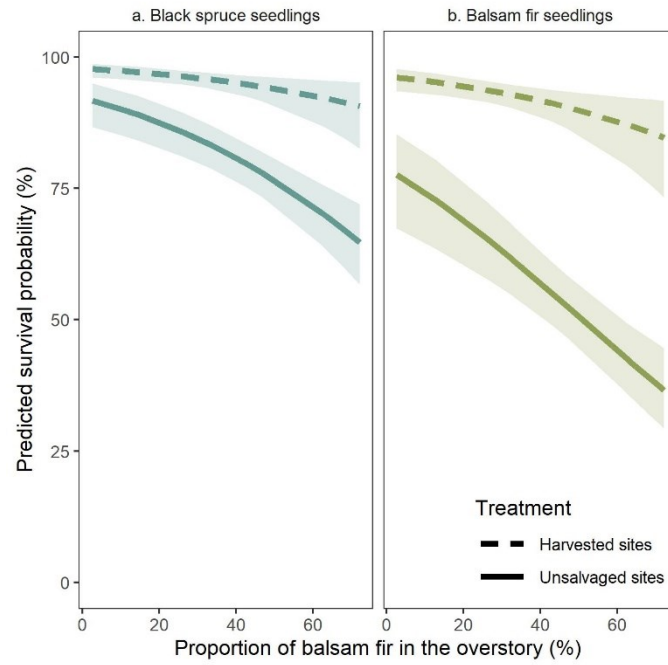


Figure 5. Survival probabilities of balsam fir and black spruce seedlings as a function of balsam fir proportion in the overstory in unsalvaged and harvested stands. Probabilities are calculated for an average size seedling (130 cm).

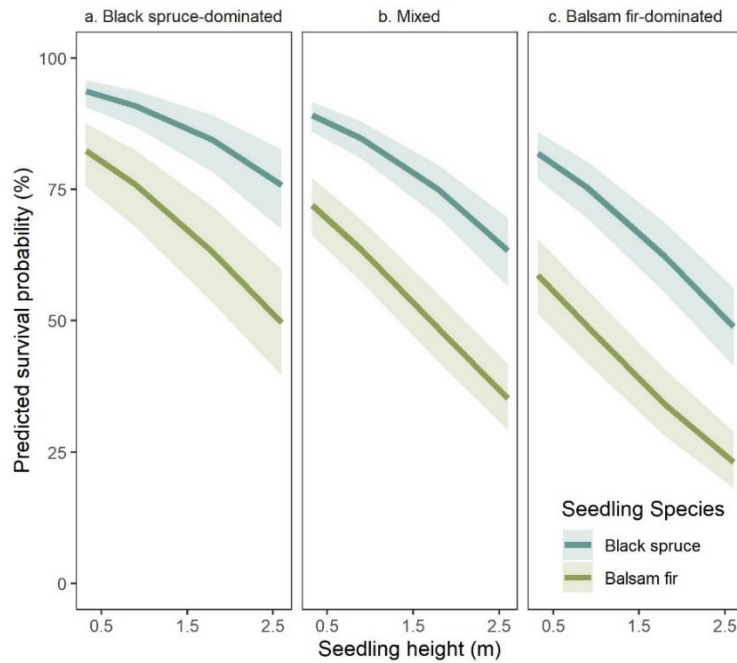


Figure 6. Survival probabilities of balsam fir and black spruce seedlings according to seedling height in unsalvaged stands. Probabilities are calculated for black spruce-dominated stands (17% balsam fir basal area), mixed stands (40% balsam fir basal area), and balsam fir-dominated stands (63% balsam fir basal area).

2.3.3 Recruitment dynamics

Our results show a 33 % mean decrease in seedling density between 2015 and 2021 (paired t-test, $n = 14$, $y_{2015} = 59\,750$, $y_{2021} = 40\,227$, $t_{13} = 3.01$, $p = 0.010$; Fig. A1). Moreover, there was no difference in seedling density between the unsalvaged and the harvested stands for either year (2015: $n = 14$, $y_U = 59\,275$, $y_H = 60\,383$, $t_{11.48} = -0.08$, $p = 0.941$; 2021: $n = 14$, $y_U = 43\,750$, $y_H = 40\,227$, $t_{11.94} = 0.37$, $p = 0.715$; Fig. 7).

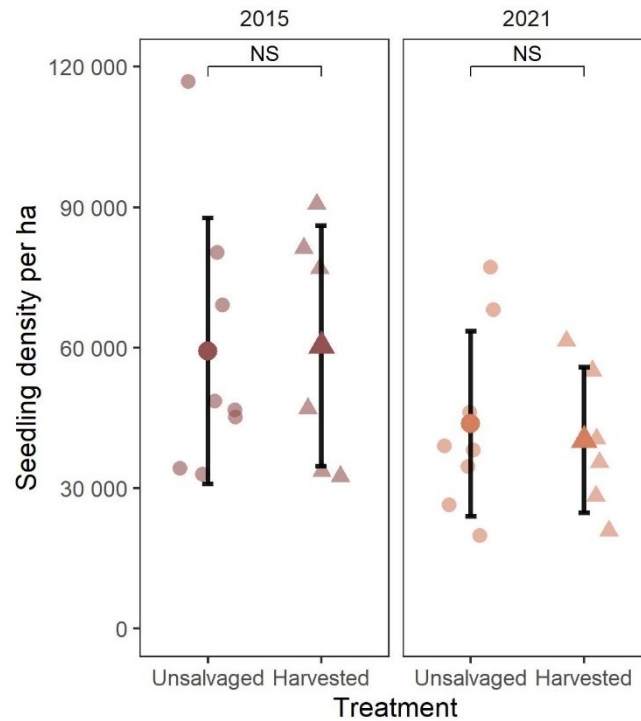


Figure 7. Seedling density (per ha) in unsalvaged and harvested stands in 2015 ($p = 0.941$) and 2021 ($p = 0.715$).

Following the seedling inventories carried out in 2015 and 2021, we found no significant change in species proportion among advance regeneration seedlings in the unsalvaged sites (two-sided t-test, $\bar{x}_U = -6.3$, $t_7 = 0.99$, $p = 0.35$). However, in the harvested sites, our results show an average change in seedling species proportion such that the proportion of balsam fir among seedlings increased by 16.9 percentage points, i.e. from 38.5 % to 55.4 % (one-sided t-test, $\bar{x}_H = 16.9$, $t_5 = 1.95$, $p = 0.054$; Fig. 8). Even in the sites with a pre-harvest canopy dominated by black spruce, the proportion of balsam fir increased in the regeneration layer, whereas in the unsalvaged sites, only those sites originally dominated by fir in the overstory tended to even greater fir regeneration. Thus, although seedling density did not differ between harvested and unsalvaged stands, harvesting

SBW-attacked stands shifted the composition of the regeneration layer to a greater proportion of balsam fir.

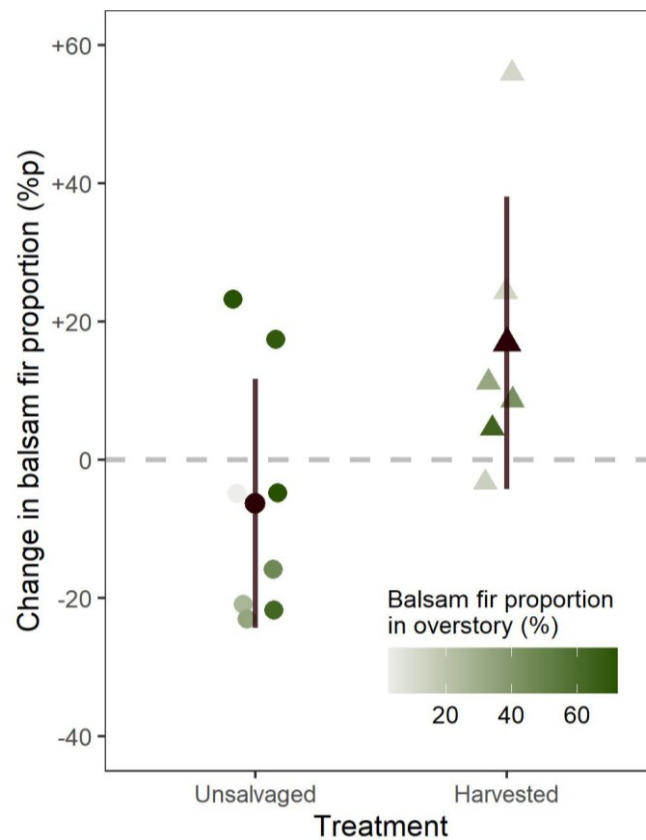


Figure 8. Change in balsam fir proportion (percentage points) among advance regeneration since plot establishment in unsalvaged ($p = 0.35$) and harvested sites ($p = 0.054$). Color indicates the proportion of mature balsam fir (basal area; pre-logging composition in harvested sites) in the stand.

2.4 Discussion

While advance regeneration plays a crucial part in the recovery and the resilience of the boreal forest to SBW outbreaks, most studies have focused on defoliation and mortality in mature conifer trees, little being known about how advance regeneration is impacted by the insect (but see Lavoie et al., 2019, 2021; Nie et al., 2018). Impacts of salvage logging are also generally poorly documented as most studies have been conducted only a few years after disturbance (Thorn et al., 2018). Moreover, as emphasized by Lindenmayer et al. (2012), long-term studies are crucial to

understanding natural disturbances. They are necessary in the context of SBW outbreaks, where mortality for mature conifer trees occurs after many years of defoliation; notably, Bognounou et al. (2017) noted fluctuations in vulnerability patterns during an outbreak period that would have led to erroneous interpretations if studies based on snapshots at specific moments in time had been used.

Cotton-Gagnon et al. (2018) observed that in 2015, approximately 10 years after the beginning of the outbreak, cumulative defoliation in still living advance regeneration affected by a SBW outbreak in the North shore region was at levels considered lethal in mature trees (Blais, 1981). Studies made after an outbreak by Nie et al. (2018) and Ruel & Huot (1993) reported significant mortality in balsam fir advance regeneration during spruce budworm outbreaks, however the impact of the outbreak on black spruce regeneration was equivocal. The present study provided the opportunity to evaluate whether defoliation levels in balsam fir and black spruce advance regeneration as observed by Cotton-Gagnon et al. (2018) translated into stem mortality as the outbreak continued, and whether the factors affecting defoliation are the same as those influencing seedling mortality.

Our results from 2021 show that, with the exception of the effect of salvage logging, defoliation trends in conifer advance regeneration recorded in 2015 translated into mortality. In other words, we observe that the proportion of fir in the overstory is the primary determinant of both seedling defoliation and seedling mortality. Seedlings of both species have much higher survival rates in black spruce-dominated stands. Fir seedlings undergo many times the mortality of black spruce seedlings under most of the conditions observed and the larger seedlings undergo more mortality than the smaller ones. However, seedlings monitored in salvage logged stands died in smaller numbers than in unsalvaged stands. Despite this seemingly positive effect of salvage logging, our results clearly demonstrate that salvage logging favours balsam fir and thus that a shift in species composition to greater balsam fir is predicted in salvage logged stands, relative to unsalvaged stands where the SBW leads to the retention of spruce.

2.4.1 Impact of stand type, seedling species and height on seedling mortality

Our results show that the probability of mortality for both balsam fir and black spruce seedlings increased with the proportion of balsam fir in the stand, which supports our first hypothesis. These results are consistent with seedling defoliation trends across stand types observed by Cotton-Gagnon et al. (2018). Bouchard et al. (2005) found that the mortality of mature balsam fir was correlated with pre-outbreak balsam fir basal area, and observed a similar although not significant trend for mortality of mature black spruce. While balsam fir content is not the only factor influencing stand vulnerability to the SBW (MacLean, 1980), it is reasonable to assume that stands dominated by balsam fir host higher budworm densities (Nealis & Régnière, 2004), which then disperse down into the regeneration layer as the overstory is defoliated. Although the influence of stand composition is subject to complex relationships between host density and vulnerability, and evolves over time throughout an outbreak period (Bognounou et al., 2017), we found the proportion of mature balsam fir in the stand to be a strong predictor of advance regeneration mortality.

While seedling survival of both species was negatively correlated with overstory balsam fir proportion, mortality was consistently higher in balsam fir seedlings than black spruce seedlings (between 18 % and 83 % according to stand type), which supports our second hypothesis. Our observation that balsam fir seedlings are more vulnerable to SBW than black spruce seedlings is consistent with the vulnerability patterns observed in mature balsam fir and black spruce trees (Hennigar et al., 2008). Cotton-Gagnon et al. (2018) also showed that black spruce seedlings were not as defoliated as balsam fir seedlings and suggested a number of mechanisms that could explain this difference including phenological synchrony or asynchrony and differences in physiological traits between the two species. This result informs as to the changes in stand transition mechanisms and is in contrast with the self-regulating character of spruce budworm outbreaks in fir-dominated forests made popular by Baskerville (1975) and MacLean (1980). In mixed balsam fir-black spruce forests, balsam fir, the most abundant species in the regeneration layer before an outbreak, also decreases in proportion following an outbreak due to higher mortality than spruce in both the overstory and the regeneration layer. Ghent et al. (1957), and Fye & Thomas (1963) suggested that in the absence of fire, SBW outbreaks are an important mechanism to maintain spruce in the landscape as in intervals without natural disturbances, the proportion of balsam fir increases. Bouchard et al. (2005) subsequently showed that SBW can ensure the maintenance of multiple

other species that would otherwise be replaced by fir in mixedwood forests. Thus, our work in cold-wet boreal forests is consistent with findings from mixedwood forests in western Québec on the crucial natural role of SBW outbreaks in maintaining companion species in forests that would otherwise tend to converge towards fir.

Lastly, we found that the probability of survival decreased with seedling height, which supports our third hypothesis, and is consistent with the results found in the literature (Cotton-Gagnon et al., 2018; Lavoie et al., 2019; Ruel & Huot, 1993 and Greene et al., 1999). Because SBW oviposits in the canopy (Nealis & Régnière, 2004), taller seedlings with more foliage and wider crowns have a greater chance of intercepting larvae dispersing from the overstory; conversely, smaller seedlings may benefit from a protection effect from taller seedlings and other vegetation. Nie et al. (2018) found a strong positive relationship between SBW larval density and seedling height in balsam fir seedlings, taller seedlings hosting higher density of SBW larvae and consequently being more defoliated than smaller seedlings. Similarly, Ruel & Huot (1993) observed greater damage and mortality in taller regeneration stems. In contrast, Spence & MacLean (2012) found higher mortality rates in smaller height classes; in fact, they observed that the average height of regeneration increased over the course of an outbreak, due to overstory gaps leading to growth releases and higher mortality due to competition in smaller seedlings. They reported that a growth release occurred early after the onset of the outbreak and continued with the creation of gaps, as mature fir trees were killed. SBW populations were, however, less abundant in the plots studied by Spence & Maclean since the taller regeneration was able to survive and even grow, which is similar to our results in harvested stands. We thus suggest that post-SBW stand development is a function of outbreak severity. Stands in which regeneration is more severely affected by the budworm should therefore develop less quickly than stands with low SBW populations. Stands where regeneration is most affected will be those where mortality of mature trees is the highest; light conditions will then be more favorable to the growth of companion species and a shift to species other than fir (Bouchard et al., 2005).

2.4.2 Salvage logging

Seedling survival was higher in harvested sites than in unsalvaged sites, which supports our fourth hypothesis. This is consistent with the idea that removing the overstory by salvage harvesting

decreases budworm abundance in the stand and thus defoliation in advance regeneration stems. This trend of lower defoliation in harvested sites persists through time and is observed in terms of higher seedling survival rates as recorded in 2021. Moreover, average seedling growth between 2015 and 2021 was significantly higher in harvested stands than in unsalvaged stands, suggestive of lower defoliation pressure in logged sites since defoliation is associated with reduced growth in balsam fir and black spruce (Chen et al., 2017).

However, Cotton-Gagnon et al. (2018) expressed concern as black spruce seedlings in stands dominated by black spruce before harvesting appeared to suffer more severe defoliation than in unsalvaged stands. This trend was also recorded by Lavoie et al. (2019), who observed that black spruce seedlings growing in clearcut black spruce stands were twice as defoliated as those in residual stands. Increased mortality of black spruce advance regeneration in salvage-logged stands could inverse natural trends where disturbances like the SBW reduce fir and aid the recruitment of other species, and instead lead to a compositional shift towards balsam fir. Yet, six years after the observations made by Cotton-Gagnon et al. (2018), we recorded very low to negligible mortality in seedlings of all species in harvested sites, across all stand types. Higher average seedling growth and lower defoliation rates indicate that the SBW outbreak was simply not nearly as severe in harvested sites, compared to unsalvaged sites.

That is not to say that salvage logging does not impact advance regeneration. While mortality amongst all monitored seedlings was lower in harvested sites than in unsalvaged sites, the composition of remaining seedlings and those that might have established since 2015 appears to have evolved differently between the two disturbances, supporting our fifth hypothesis (Fig. 8). In unsalvaged stands, we found no significant change over time in fir/spruce proportions among advance regeneration seedlings, across all stand types. While there were individual differences in proportion change between stand types, they result in little to no change in composition; stands with the highest proportion of overstory fir had the greatest proportion of fir seedlings, therefore in these sites spruce regeneration was probably already limited, whereas in mixed and black spruce-dominated stands, SBW-induced mortality would increase the proportion of black spruce. The overall neutral response of advance regeneration in unsalvaged sites is consistent with the self-regulating character of SBW outbreaks, providing long-term stability by preserving spruce content (Osawa, 1994).

Conversely, most harvested sites, independent of pre-harvest stand composition, tended to evolve towards balsam fir. In the long-term, an increase in fir and a reduction in black spruce could threaten forest resilience to future outbreaks (Kneeshaw et al., 2022). While survival rates were much higher in the logged stands, by preventing the natural selective process in the favor of spruce from occurring, an increase in fir content is expected which will compromise natural forest dynamics. Although the number of sites sampled is small, we believe it represents a trade-off for the temporal resolution of the analysis, as well as the range in stand composition. As expressed by Baskerville (1975), forestry practices that have the effect of retaining or increasing fir content are counter-productive, as they create potential for more severe future outbreaks. A reduction in fir abundance and an increase in black spruce or hardwoods is generally recommended both for the ecological and economical resilience of the boreal forest in the long term (MacLean, 1996; Sainte-Marie et al., 2015). Therefore, in the light of our results, salvage logging in the context of a SBW outbreak should be used with caution, i.e. only in severely affected fir-dominated stands, as it is not a sustainable practice in the large scale.

2.5 Conclusion

Our study shows the impact of the SBW outbreaks on balsam fir and black spruce advance regeneration in unsalvaged stands as well as salvage logged stands in the boreal forest of eastern Quebec. It is the result of nine years of monitoring encompassing the different phases of the outbreak, giving confidence that the findings provide a robust insight into the evolution of demography and succession processes in advance regeneration following a spruce budworm outbreak. Most of the defoliation trends of advance regeneration seedlings, as recorded by Cotton-Gagnon et al. (2018), were found to persist over time. Furthermore, we found that the previously identified predictors of defoliation were also strongly correlated with seedling mortality. Seedlings of both balsam fir and black spruce growing in stands dominated by mature balsam fir suffered the most mortality, which is in agreement with the “super silviculturist” idea and the self-regulating character of SBW outbreaks. However, salvage logging, because it shifts species proportion among advance regeneration seedlings towards balsam fir over the less-vulnerable black spruce seedlings, may compromise natural recovery patterns to favor balsam fir abundance in post-SBW stands. In the long-term, this shift in composition may jeopardise forest stability by increasing its vulnerability to the next outbreak. In the interest of sustainable forest management, salvage logging

in post-SBW stands, if necessary, should favour the resilience of future stands, and strategies to avoid fir dominance should be prioritized.

References cited

- Baskerville, G. L. (1975). Spruce Budworm: Super Silviculturist. *The Forestry Chronicle*, 51(4), 138–140. <https://doi.org/10.5558/TFC51138-4>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Batzer, H. O., & Popp, M. P. (1985). Forest Succession Following a Spruce Budworm Outbreak in Minnesota. *The Forestry Chronicle*, 61(2), 75–80. <https://doi.org/10.5558/tfc61075-2>
- Blais, J. R. (1981). Mortality of balsam fir and white spruce following a spruce budworm outbreak in the Ottawa River watershed in Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 11(3), 620–629. <https://doi.org/10.1139/x81-085>
- Bognounou, F., De Grandpré, L., Pureswaran, D. S., & Kneeshaw, D. (2017). Temporal variation in plant neighborhood effects on the defoliation of primary and secondary hosts by an insect pest. *Ecosphere*, 8(3). <https://doi.org/10.1002/ecs2.1759>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.09.017>
- Bouchard, M., Pothier, D., & Gauthier, S. (2008). Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec. *https://Doi.Org/10.1139/X07-201*, 38(6), 1621–1633. <https://doi.org/10.1139/X07-201>
- Boulanger, Y., & Arseneault, D. (2004). Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(5), 1035–1043. <https://doi.org/10.1139/X03-269>
- Chen, C., Weiskittel, A., Bataineh, M., & MacLean, D. A. (2017). Evaluating the influence of varying levels of spruce budworm defoliation on annualized individual tree growth and mortality in Maine, USA and New Brunswick, Canada. *Forest Ecology and Management*, 396, 184–194. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.026>
- Cotton-Gagnon, A., Simard, M., De Grandpré, L., & Kneeshaw, D. (2018). Salvage logging during spruce budworm outbreaks increases defoliation of black spruce regeneration. *Forest Ecology and Management*, 430, 421–430. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.011>
- De Grandpré, L., Waldron, K., Bouchard, M., Gauthier, S., Beaudet, M., Ruel, J.-C., Hébert, C., & Kneeshaw, D. (2018). Incorporating Insect and Wind Disturbances in a Natural Disturbance-Based Management Framework for the Boreal Forest. *Forests*, 9(8), 471. <https://doi.org/10.3390/f9080471>
- Dussart, E., & Payette, S. (2002). Ecological impact of clear-cutting on black spruce-moss forests in southern Québec. *Écoscience*, 9(4), 533–543. <https://doi.org/10.1080/11956860.2002.11682741>
- Environment and Climate Change Canada. (n.d.). *Canadian Climate Normals 1981-2010 Station Data*. Retrieved December 29, 2023, from https://climate.weather.gc.ca/climate_normals/results_1981_2010_e.html?stnID=5662&autofwd=1
- Fye, R. E., & Thomas, J. B. (1963). Regeneration of balsam fir and spruce about fifteen years following release by spruce budworm attack. *The Forestry Chronicle*, 39(4), 385–397. <https://doi.org/10.5558/tfc39385-4>

- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D. D., Morin, H., Drapeau, P., & Bergeron, Y. (2008). *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presses de l'Université du Québec.
- Ghent, A. W., Fraser, D. A., & Thomas, J. B. (1957). Studies of regeneration in forest stands devastated by the spruce budworm: I. Evidence of trends in forest succession during the first decade following budworm devastation. *Forest Science*, 3(2).
- Greene, D. F., Zasada, J. C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I., & Simard, M.-J. (1999). A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 824–839. <https://doi.org/10.1139/x98-112>
- Hartig, F. (2022). *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models*. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- Hennigar, C. R., MacLean, D. A., Quiring, D. T., & Kershaw, J. A. (2008). Differences in Spruce Budworm Defoliation among Balsam Fir and White, Red, and Black Spruce. *Forest Science*, 54(2), 158–166. <https://doi.org/10.1093/FORRESTSCIENCE/54.2.158>
- Hett, J. M., & Loucks, O. L. (1976). Age Structure Models of Balsam Fir and Eastern Hemlock. *The Journal of Ecology*, 64(3), 1029–1044. <https://doi.org/10.2307/2258822>
- 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. <https://doi.org/10.1139/x26-097>
- Kneeshaw, D. D., De Grandpré, L., D'Orangeville, L., Marchand, M., Moisan-Perrier, J., Robert, L.-E., & Bouchard, M. (2022). Forest Structure and Composition Diverge Following Harvesting Compared to a Spruce Budworm *Choristoneura fumiferana* (Clem.) Outbreak. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.680262>
- Lavoie, J., Montoro Girona, M., Grosbois, G., & Morin, H. (2021). Does the type of silvicultural practice influence spruce budworm defoliation of seedlings? *Ecosphere*, 12(4). <https://doi.org/10.1002/ECS2.3506>
- Lavoie, J., Montoro Girona, M., & Morin, H. (2019). Vulnerability of Conifer Regeneration to Spruce Budworm Outbreaks in the Eastern Canadian Boreal Forest. *Forests*, 10(10), 850. <https://doi.org/10.3390/F10100850>
- Lindenmayer, D. B., Likens, G. E., Andersen, A., Bowman, D., Bull, C. M., Burns, E., Dickman, C. R., Hoffmann, A. A., Keith, D. A., Liddell, M. J., Lowe, A. J., Metcalfe, D. J., Phinn, S. R., Russell-Smith, J., Thurgate, N., & Wardle, G. M. (2012). Value of long-term ecological studies. *Austral Ecology*, 37(7), 745–757. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02351.x>
- 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>
- MacLean, D. A. (1996). Forest management strategies to reduce spruce budworm damage in the Fundy Model Forest. *The Forestry Chronicle*, 72(4), 399–405. <https://doi.org/10.5558/tfc72399-4>

- MacLean, D. A. (2016). Impacts of insect outbreaks on tree mortality, productivity, and stand development. *The Canadian Entomologist*, 148(S1), S138–S159. <https://doi.org/10.4039/TCE.2015.24>
- MacLean, D. A., & Ostaff, D. P. (1989). Patterns of balsam fir mortality caused by an uncontrolled spruce budworm outbreak. *Canadian Journal of Forest Research*, 19(9), 1087–1095. <https://doi.org/10.1139/x89-165>
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. (2014). *L'aménagement écosystémique dans un contexte d'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette – Guide de référence pour moduler les activités d'aménagement dans les forêts publiques*. Gouvernement du Québec, Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers et Direction de la protection des forêts. www.mffp.gouv.qc.ca/fr/ecosystemique
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. (2020). *Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2020*. <https://mffp.gouv.qc.ca/le-ministere/publications/>
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. (2021). Tordeuse des bourgeons de l'épinette de 2014 à aujourd'hui. In *Données sur les perturbations naturelles - Insecte : Tordeuse des bourgeons de l'épinette*. Gouvernement du Québec. <https://www.donneesquebec.ca/recherche/dataset/donnees-sur-les-perturbations-naturelles-insecte-tordeuse-des-bourgeons-de-lepinette/ressource/3fc3801a-c29e-471e-ab25-7cd3c92997ed>
- Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts. (2023). *Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2023*. <https://mffp.gouv.qc.ca/le-ministere/publications/>
- Morin, H. (1994). Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the Boreal Zone of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(4), 730–741. <https://doi.org/10.1139/x94-097>
- Morin, H., & Laprise, D. (1997). Seedling bank dynamics in boreal balsam fir forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(9), 1442–1451. <https://doi.org/10.1139/x97-113>
- Morin, H., Laprise, D., Simard, A.-A., & Amouch, S. (2008). Régime des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'Est de l'Amérique du Nord. In Presses de l'Université du Québec (Ed.), *Aménagement écosystémique en forêt boréale* (pp. 165–192).
- Nealis, V. G., & Régnière, J. (2004). Insect & host relationships influencing disturbance by the spruce budworm in a boreal mixedwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(9), 1870–1882. <https://doi.org/10.1139/x04-061>
- Nie, Z., MacLean, D. A., & Taylor, A. R. (2018). Forest overstory composition and seedling height influence defoliation of understory regeneration by spruce budworm. *Forest Ecology and Management*, 409, 353–360. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2017.11.033>
- Osawa, A. (1994). Seedling responses to forest canopy disturbance following a spruce budworm outbreak in Maine. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(4), 850–859. <https://doi.org/10.1139/x94-111>
- R Core Team. (2022). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Robitaille, A., & Saucier, J.-P. (1998). *Paysages régionaux du Québec méridional* (Les Publications du Québec, Ed.). Gouvernement du Québec, Ministère des ressources naturelles.

- Ruel, J.-C., & Huot, M. (1993). Impact de la tordeuse des bourgeons de l'épinette [*Choristoneura fumiferana* (Clem.)] sur la régénération des sapinières après la coupe à blanc. *The Forestry Chronicle*, 69(2), 163–172. <https://doi.org/10.5558/tfc69163-2>
- Sainte-Marie, G. B., Kneeshaw, D. D., MacLean, D. A., & Hennigar, C. R. (2015). Estimating forest vulnerability to the next spruce budworm outbreak: Will past silvicultural efforts pay dividends? *Canadian Journal of Forest Research*, 45(3), 314–324. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0344>
- 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. <https://doi.org/10.1139/x2012-121>
- Thorn, S., Bässler, C., Brandl, R., Burton, P. J., Cahall, R., Campbell, J. L., Castro, J., Choi, C., Cobb, T., Donato, D. C., Durska, E., Fontaine, J. B., Gauthier, S., Hebert, C., Hothorn, T., Hutto, R. L., Lee, E., Leverkus, A. B., Lindenmayer, D. B., ... Müller, J. (2018). Impacts of salvage logging on biodiversity: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 279–289. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12945>

Appendix A

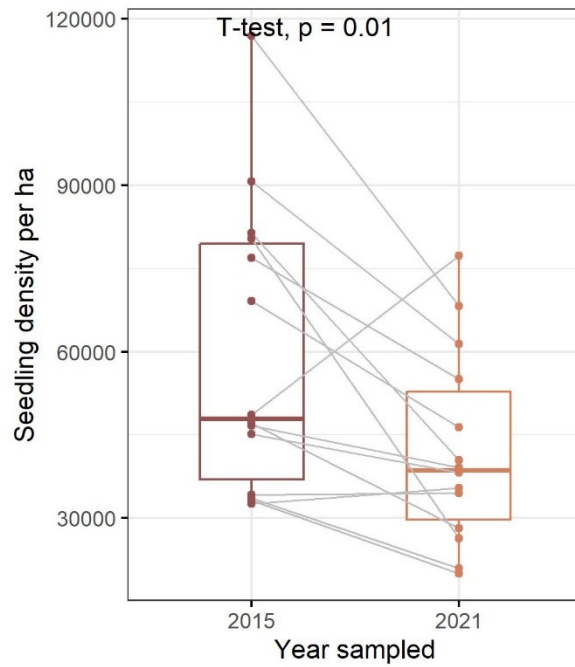


Figure A1. Seedling density per site ($n = 14$) in 2015 and 2021. Grey lines indicate the change trend for each site ($p = 0.01$).

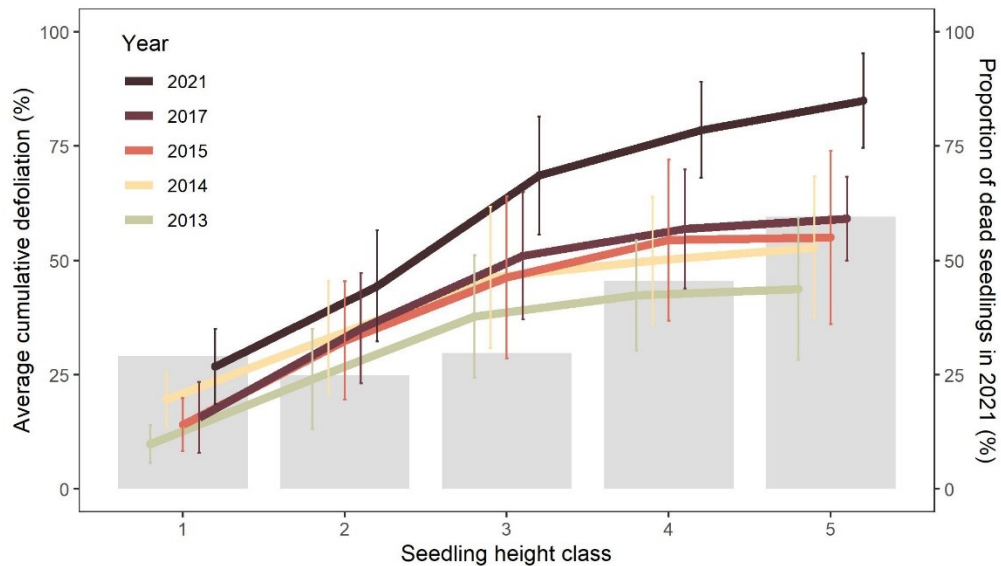


Figure A2. Average cumulative defoliation in monitored seedlings (%) according to seedling height class, per year (see section 2.2.3.1), in unsalvaged stands. Grey bars indicate the proportion of monitored seedlings (%) of each height class that were dead in 2021.

3. CONCLUSION GÉNÉRALE

La majeure partie des dommages causés par une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette se concentrant chez la strate mature des conifères, peu d'études ont été consacrées à l'impact de l'insecte chez la régénération préétablie. Pourtant, celle-ci revêt une importance cruciale dans la succession du peuplement post-perturbation, puisque la reprise du peuplement repose sur la survie de ces semis. L'objectif de mon projet était d'évaluer, dans un premier temps, le rôle de facteurs naturels, soit la composition du peuplement, l'essence du semis ainsi que sa hauteur sur la probabilité de survie des semis. Dans un deuxième temps, le projet visait à évaluer l'impact des coupes de récupération sur la survie des semis ainsi que leur composition en espèces. Grâce à l'étendue temporelle fournie par le dispositif de suivi de la régénération sur la Côte Nord, le projet se démarque d'une étude ponctuelle, puisqu'il s'agit d'un suivi dans le temps au cours de la perturbation, ainsi que plusieurs années après coupe de récupération. Mon projet de recherche a permis de dégager des patrons dans la survie des semis de la régénération préétablie. Mes résultats montrent que les semis de sapin baumier sont toujours plus vulnérables que les semis d'épinette noire, que les grands individus sont plus vulnérables que les petits, et que la strate dominante influence la survie du sous-bois, les deux espèces montrant un faible taux de survie sous le sapin baumier, mais très haut sous l'épinette noire. De plus, la survie des semis des deux espèces est supérieure dans les sites ayant fait l'objet de coupes de récupération; toutefois, nous remarquons que l'évolution de la composition en espèces après 6 ans d'épidémie diffère entre les sites naturels et les sites récupérés, ces derniers montrant une augmentation dans la proportion de sapin baumier parmi les semis de la régénération. Cette augmentation risque de se traduire en une vulnérabilité accrue lors de la prochaine épidémie pour les peuplements ayant été récoltés, ce qui est en contradiction avec les objectifs d'aménagement durable.

3.1 Limitations et directions futures

La mortalité causée directement par l'épidémie pourrait être légèrement surestimée, puisque tous les semis morts à la fin du suivi ont été inclus dans l'analyse des probabilités de survie. Il est donc possible que des semis soient morts pour d'autres raisons que la défoliation due à la TBE. Toutefois, la région d'étude ayant été touchée sévèrement par la défoliation et la mortalité depuis plusieurs années, le rôle de la défoliation comme facteur majeur de la mortalité chez les semis ne

devrait pas être remis en doute. De plus, les semis les plus petits ont souvent le plus haut taux de mortalité naturelle en absence d'épidémie. Notre retrait des semis de la plus petite catégorie de taille, dont les taux de mortalité étaient disproportionnellement élevés par rapport aux niveaux de défoliation tout au long du suivi (figure A2), a sans doute permis d'avoir un portrait plus juste de la mortalité due à la défoliation. Considérant que les mêmes patrons (de l'influence de l'essence, la hauteur et du type de peuplement) avaient été relevés par Cotton-Gagnon et al. (2018) concernant la défoliation, notre approche semble appropriée et représente de façon globale les patrons de mortalité chez la régénération préétablie pendant une épidémie de TBE.

Notre analyse de l'évolution de la proportion sapin/épinette chez les semis entre les sites naturels et les sites récupérés a été réalisée avec un effectif totalisant 14 sites, ce qui peut être considéré peu. Toutefois, nous considérons que cela représente un compromis par rapport à la résolution temporelle de cette analyse, qui inclut aussi une variété de sites en termes de composition du peuplement. Cette analyse forme un complément crucial à notre analyse des probabilités de survie, puisque cette dernière seule ne pouvait pas rendre compte de l'évolution de la composition de la régénération, le dispositif de suivi ayant été conçu avec un nombre égal de semis de chaque espèce pour chaque site, et était restreint aux semis étiquetés en 2013 et 2015.

Il serait important d'effectuer dans le futur un nouveau suivi de l'évolution de la proportion sapin/épinette parmi les semis de la régénération. Cela permettrait de déterminer si l'augmentation de la proportion de sapin parmi la régénération que nous avons observée dans les sites récupérés se traduit effectivement en une augmentation de sa dominance dans le futur peuplement. Dans les sites naturels, la mortalité de la canopée et l'ouverture de celle-ci se produit graduellement, comparativement à la coupe de récupération où les conditions changent de façon immédiate. Les conditions hydriques et de lumière, ainsi que les espèces en compétition avec les semis, par exemple, sont différentes entre les deux traitements, ce qui pourrait avoir un impact sur le développement du peuplement. De plus, les coupes de récupération devraient, en principe, contribuer à diminuer la quantité de sapin mature résiduel et préserver les épinettes sur le site, ce qui pourrait avoir un impact positif sur le recrutement post-épidémie de l'épinette noire, bien que les semis de sapin soient plus compétitifs. Il serait donc possible que malgré une différence initiale telle que nous avons observée sept à dix ans après coupe, la régénération dans les peuplements naturels et récupérés soit similaire à plus long terme. Dans le cas contraire, si la tendance vers

l'augmentation du sapin baumier se confirme à long terme, des changements devraient être apportés à cette pratique afin d'éviter d'augmenter la vulnérabilité des forêts à de futures épidémies. Également, l'impact d'autres variables environnementales telles que le drainage ou le type de dépôts de surface sur la survie des semis pourrait être étudié, quoiqu'il ne semble pas avoir de consensus sur leur impact chez les arbres matures. Bien que la vulnérabilité des semis de la régénération à la TBE semble être majoritairement déterminée par la proportion de sapin baumier mature dans le peuplement, la qualité du site pourrait influencer la capacité de survie chez les semis, ou avantager une espèce par rapport à l'autre. Ceci permettrait d'estimer plus précisément l'impact de la tordeuse sur les semis de stations écologiquement différentes.

3.2 Perspectives et recommandations

Bien que les épidémies de TBE font partie intégrante de la dynamique boréale naturelle du Québec, l'aménagement forestier a le pouvoir d'influencer cette dynamique en homogénéisant le paysage en faveur du sapin baumier (Kneeshaw et al., 2022). Nos résultats suggèrent que sans l'intervention des coupes de récupération, la réponse naturelle des peuplements à la perturbation favorise l'hétérogénéité du paysage et la rétention de l'épinette noire dans le peuplement subséquent. En revanche, les coupes de récupération ont eu pour effet d'augmenter significativement la proportion de sapin parmi la régénération préétablie, ce qui pourrait mener vers des peuplements matures avec une plus grande proportion de sapin baumier.

Étant donné la portée limitée des stratégies d'intervention une fois qu'une épidémie se déclare, il est nécessaire d'appliquer des stratégies d'aménagement proactives pendant la phase endémique, qui permettront de limiter la sévérité de l'épidémie à venir. La littérature sur la dynamique de la TBE suggère depuis plusieurs dizaines d'années que l'objectif général d'aménagement concernant la tordeuse devrait viser à diminuer la proportion de sapin baumier dans nos forêts et en augmenter la proportion en épinette noire, un hôte moins vulnérable à la TBE (MacLean, 1996; Sainte-Marie et al., 2015). Ainsi, en période endémique, il faut d'une part récolter de façon à réduire la proportion de sapin baumier mature dans le paysage, et s'assurer de préserver les peuplements moins vulnérables d'épinette noire qui permettent de modérer l'impact de l'épidémie future. D'autre part, la strate de la régénération préétablie qui commence à croître et former les peuplements post-tordeuse devrait être suivie, afin de s'assurer que la régénération d'épinette noire parvient à se

maintenir. Sinon, il serait judicieux d'agir de manière préventive et effectuer des plantations d'épinette noire pour en augmenter son abondance.

Si les coupes de récupération s'imposent comme une solution pour limiter les pertes économiques engendrées par l'épidémie, il importe de prendre en compte les impacts futurs de l'aménagement forestier actuel sur la vulnérabilité de la forêt à la prochaine épidémie et par conséquent la sévérité de celle-ci. Pour cette raison, les coupes de récupération devraient être concentrées dans les peuplements dominés par le sapin baumier, qui sont les plus vulnérables à la défoliation et à la mortalité. Sur le plan écologique, il n'y a pas d'avantage à effectuer des coupes de récupération dans un peuplement à forte proportion d'épinette noire, puisque celle-ci est naturellement moins vulnérable à la TBE que le sapin baumier. Malgré l'attrait économique immédiat d'effectuer des coupes de récupération sur l'épinette noire, il s'agit d'un manque de vision à long terme, car favoriser l'abondance du sapin baumier ne fera qu'exacerber la problématique actuelle lors de la prochaine épidémie.

RÉFÉRENCES CITÉES

- Baskerville, G. L. (1975). Spruce Budworm: Super Silviculturist. *The Forestry Chronicle*, 51(4), 138–140. <https://doi.org/10.5558/TFC51138-4>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Batzer, H. O., & Popp, M. P. (1985). Forest Succession Following a Spruce Budworm Outbreak in Minnesota. *The Forestry Chronicle*, 61(2), 75–80. <https://doi.org/10.5558/tfc61075-2>
- Blais, J. R. (1957). Some relationships of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.), to black spruce, *Picea mariana* (Moench) Voss. *The Forestry Chronicle*, 33(4), 364–372. <https://doi.org/10.5558/tfc33364-4>
- Blais, J. R. (1981). Mortality of balsam fir and white spruce following a spruce budworm outbreak in the Ottawa River watershed in Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 11(3), 620–629. <https://doi.org/10.1139/x81-085>
- Bognounou, F., De Grandpré, L., Pureswaran, D. S., & Kneeshaw, D. (2017). Temporal variation in plant neighborhood effects on the defoliation of primary and secondary hosts by an insect pest. *Ecosphere*, 8(3). <https://doi.org/10.1002/ecs2.1759>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.09.017>
- Bouchard, M., Pothier, D., & Gauthier, S. (2008). Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec. *https://Doi.Org/10.1139/X07-201*, 38(6), 1621–1633. <https://doi.org/10.1139/X07-201>
- Boulanger, Y., & Arseneault, D. (2004). Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(5), 1035–1043. <https://doi.org/10.1139/X03-269>
- Chen, C., Weiskittel, A., Bataineh, M., & MacLean, D. A. (2017). Evaluating the influence of varying levels of spruce budworm defoliation on annualized individual tree growth and mortality in Maine, USA and New Brunswick, Canada. *Forest Ecology and Management*, 396, 184–194. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.026>
- Cotton-Gagnon, A., Simard, M., De Grandpré, L., & Kneeshaw, D. (2018). Salvage logging during spruce budworm outbreaks increases defoliation of black spruce regeneration. *Forest Ecology and Management*, 430, 421–430. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.011>
- De Grandpré, L., Waldron, K., Bouchard, M., Gauthier, S., Beaudet, M., Ruel, J.-C., Hébert, C., & Kneeshaw, D. (2018). Incorporating Insect and Wind Disturbances in a Natural Disturbance-Based Management Framework for the Boreal Forest. *Forests*, 9(8), 471. <https://doi.org/10.3390/f9080471>
- Dussart, E., & Payette, S. (2002). Ecological impact of clear-cutting on black spruce-moss forests in southern Québec. *Écoscience*, 9(4), 533–543. <https://doi.org/10.1080/11956860.2002.11682741>

- Environment and Climate Change Canada. (n.d.). *Canadian Climate Normals 1981-2010 Station Data*. Retrieved December 29, 2023, from https://climate.weather.gc.ca/climate_normals/results_1981_2010_e.html?stnID=5662&autofwd=1
- Erdle, T. A., & MacLean, D. A. (1999). Stand growth model calibration for use in forest pest impact assessment. *The Forestry Chronicle*, 75(1), 141–152. <https://doi.org/10.5558/tfc75141-1>
- Fye, R. E., & Thomas, J. B. (1963). Regeneration of balsam fir and spruce about fifteen years following release by spruce budworm attack. *The Forestry Chronicle*, 39(4), 385–397. <https://doi.org/10.5558/tfc39385-4>
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D. D., Morin, H., Drapeau, P., & Bergeron, Y. (2008). *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presses de l'Université du Québec.
- Ghent, A. W., Fraser, D. A., & Thomas, J. B. (1957). Studies of regeneration in forest stands devastated by the spruce budworm: I. Evidence of trends in forest succession during the first decade following budworm devastation. *Forest Science*, 3(2).
- Greene, D. F., Zasada, J. C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I., & Simard, M.-J. (1999). A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 824–839. <https://doi.org/10.1139/x98-112>
- Hartig, F. (2022). *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models*. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- Hennigar, C. R., MacLean, D. A., Quiring, D. T., & Kershaw, J. A. (2008). Differences in Spruce Budworm Defoliation among Balsam Fir and White, Red, and Black Spruce. *Forest Science*, 54(2), 158–166. <https://doi.org/10.1093/FORRESTSCIENCE/54.2.158>
- Hett, J. M., & Loucks, O. L. (1976). Age Structure Models of Balsam Fir and Eastern Hemlock. *The Journal of Ecology*, 64(3), 1029–1044. <https://doi.org/10.2307/2258822>
- 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. <https://doi.org/10.1139/x26-097>
- Kneeshaw, D. D., De Grandpré, L., D'Orangeville, L., Marchand, M., Moisan-Perrier, J., Robert, L.-E., & Bouchard, M. (2022). Forest Structure and Composition Diverge Following Harvesting Compared to a Spruce Budworm *Choristoneura fumiferana* (Clem.) Outbreak. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.680262>
- Kneeshaw, D. D., Harvey, B. D., Reyes, G. P., Caron, M. N., & Barlow, S. (2011). Spruce budworm, windthrow and partial cutting: Do different partial disturbances produce different forest structures? *Forest Ecology and Management*, 262(3), 482–490. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2011.04.014>
- Lavoie, J., Montoro Girona, M., Grosbois, G., & Morin, H. (2021). Does the type of silvicultural practice influence spruce budworm defoliation of seedlings? *Ecosphere*, 12(4). <https://doi.org/10.1002/ECS2.3506>
- Lavoie, J., Montoro Girona, M., & Morin, H. (2019). Vulnerability of Conifer Regeneration to Spruce Budworm Outbreaks in the Eastern Canadian Boreal Forest. *Forests*, 10(10), 850. <https://doi.org/10.3390/F10100850>

- Lindenmayer, D. B., Likens, G. E., Andersen, A., Bowman, D., Bull, C. M., Burns, E., Dickman, C. R., Hoffmann, A. A., Keith, D. A., Liddell, M. J., Lowe, A. J., Metcalfe, D. J., Phinn, S. R., Russell-Smith, J., Thurgate, N., & Wardle, G. M. (2012). Value of long-term ecological studies. *Austral Ecology*, 37(7), 745–757. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02351.x>
- 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>
- MacLean, D. A. (1996). Forest management strategies to reduce spruce budworm damage in the Fundy Model Forest. *The Forestry Chronicle*, 72(4), 399–405. <https://doi.org/10.5558/tfc72399-4>
- MacLean, D. A. (2016). Impacts of insect outbreaks on tree mortality, productivity, and stand development. *The Canadian Entomologist*, 148(S1), S138–S159. <https://doi.org/10.4039/TCE.2015.24>
- MacLean, D. A., & Ostaff, D. P. (1989). Patterns of balsam fir mortality caused by an uncontrolled spruce budworm outbreak. *Canadian Journal of Forest Research*, 19(9), 1087–1095. <https://doi.org/10.1139/x89-165>
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. (2014). *L'aménagement écosystémique dans un contexte d'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette – Guide de référence pour moduler les activités d'aménagement dans les forêts publiques*. Gouvernement du Québec, Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers et Direction de la protection des forêts. www.mffp.gouv.qc.ca/fr/ecosystemique
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. (2020a). *Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2020*. <https://mffp.gouv.qc.ca/le-ministere/publications/>
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. (2020b). *Plan d'aménagement spécial applicable en 2019-2020 à la lutte contre la tordeuse des bourgeons de l'épinette - Unité d'aménagement 09351*.
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. (2021). Tordeuse des bourgeons de l'épinette de 2014 à aujourd'hui. In *Données sur les perturbations naturelles - Insecte : Tordeuse des bourgeons de l'épinette*. Gouvernement du Québec. <https://www.donneesquebec.ca/recherche/dataset/donnees-sur-les-perturbations-naturelles-insecte-tordeuse-des-bourgeons-de-lepinette/resource/3fc3801a-c29e-471e-ab25-7cd3c92997ed>
- Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts. (2023a). *Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2023*. <https://mffp.gouv.qc.ca/le-ministere/publications/>
- Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts. (2023b). *Plan d'aménagement spécial de lutte contre la tordeuse des bourgeons de l'épinette applicable en 2023-2024 - Région de la Capitale Nationale, Unité d'aménagement 037-72*.
- Morin, H. (1994). Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the Boreal Zone of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(4), 730–741. <https://doi.org/10.1139/x94-097>
- Morin, H., & Laprise, D. (1997). Seedling bank dynamics in boreal balsam fir forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(9), 1442–1451. <https://doi.org/10.1139/x97-113>

- Morin, H., Laprise, D., Simard, A.-A., & Amouch, S. (2008). Régime des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'Est de l'Amérique du Nord. In Presses de l'Université du Québec (Ed.), *Aménagement écosystémique en forêt boréale* (pp. 165–192).
- Nealis, V. G., & Régnière, J. (2004). Insect & host relationships influencing disturbance by the spruce budworm in a boreal mixedwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(9), 1870–1882. <https://doi.org/10.1139/x04-061>
- Nie, Z., MacLean, D. A., & Taylor, A. R. (2018). Forest overstory composition and seedling height influence defoliation of understory regeneration by spruce budworm. *Forest Ecology and Management*, 409, 353–360. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2017.11.033>
- 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. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2013.03.018>
- Osawa, A. (1994). Seedling responses to forest canopy disturbance following a spruce budworm outbreak in Maine. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(4), 850–859. <https://doi.org/10.1139/x94-111>
- R Core Team. (2022). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Robitaille, A., & Saucier, J.-P. (1998). *Paysages régionaux du Québec méridional* (Les Publications du Québec, Ed.). Gouvernement du Québec, Ministère des ressources naturelles.
- Ruel, J.-C., & Huot, M. (1993). Impact de la tordeuse des bourgeons de l'épinette [*Choristoneura fumiferana* (Clem.)] sur la régénération des sapinières après la coupe à blanc. *The Forestry Chronicle*, 69(2), 163–172. <https://doi.org/10.5558/tfc69163-2>
- Sainte-Marie, G. B., Kneeshaw, D. D., MacLean, D. A., & Hennigar, C. R. (2015). Estimating forest vulnerability to the next spruce budworm outbreak: Will past silvicultural efforts pay dividends? *Canadian Journal of Forest Research*, 45(3), 314–324. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0344>
- 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. <https://doi.org/10.1139/x2012-121>
- Thorn, S., Bäessler, C., Brandl, R., Burton, P. J., Cahall, R., Campbell, J. L., Castro, J., Choi, C., Cobb, T., Donato, D. C., Durska, E., Fontaine, J. B., Gauthier, S., Hebert, C., Hothorn, T., Hutto, R. L., Lee, E., Leverkus, A. B., Lindenmayer, D. B., ... Müller, J. (2018). Impacts of salvage logging on biodiversity: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 279–289. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12945>