







Université du Québec  
à Rimouski

# **Les jeunes plantations du Bas-Saint-Laurent sont-elles vulnérables lors d'une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette ?**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en biologie  
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

©Annabelle Mercier-Morache

**Août 2025**

**Composition du jury :**

**Guillaume de Lafontaine, président du jury, Université du Québec à Rimouski**

**Robert Schneider, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**Luc Sirois, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski**

**Mathieu Bouchard, examinateur externe, Université Laval**

Dépôt initial le 16 avril 2025

Dépôt final le 21 août 2025

# UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

Service de la bibliothèque

## **Avertissement**

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski 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 Rimouski 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

Merci au Ministère des Ressources naturelles et des Forêts (MRNF) pour leur contribution, tout particulièrement à Luc Gagnon et Martin Barrette.

Merci à Mathieu Bouchard de l'Université Laval pour son implication da ce projet.

Merci à AEF Global et à la SOPFIM pour leur soutien matériel et technique.

Merci à mes directeur et co-directeur, Robert Schneider et Luc Sirois, pour leur grande générosité et leur patience légendaire.

Merci à Alain Caron pour son apport significatif.

Merci à mes collègues de laboratoire pour leur soutien psychologique essentiel : Laurie, Raphaël, Tommy, Gianluca, Dipesh et tant d'autres.

Merci aux assistant-e-s de terrain qui ont gardé leur optimisme, même sous la pluie et les mouches : Catherine, Aurélien, Chloé, Daphnée, Anne-Sophie, Jérémie et Jasmine.

Merci à mes proches<sup>1</sup> : mes ami-e-s, ma famille, mon amoureux (vous vous reconnaissez) pour les encouragements inépuisables et pour avoir continué d'y croire quand moi, je n'y croyais plus. Maudit que je vous aime.

---

<sup>1</sup> Sans oublier mes chats, mes poules et mes plantes.

## RÉSUMÉ

Les épidémies de tordeuses des bourgeons de l'épinette (TBE) constituent une perturbation majeure en forêt boréale et tempérée de l'Amérique du Nord. Les larves se nourrissent abondamment du feuillage des épinettes et réduisent leur croissance et leur survie. Dans l'est du Québec, les arbres en plantations de 20 à 30 ans sont affectés par la TBE, mais l'effet de la TBE sur de jeunes plants est moins connue. Ce mémoire explore la vulnérabilité des jeunes plantations d'épinettes au Bas-Saint-Laurent lors d'une épidémie de TBE. Les objectifs de l'étude sont d'évaluer (i) l'impact de l'essence des arbres et de l'application de l'insecticide *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* (Btk) sur la croissance et la survie des plants, (ii) l'effet de la distance à la bordure forestière sur la présence de larves et la défoliation des plants, et (iii) les influences des caractéristiques du paysage et des plantations sur la sévérité de la défoliation.

Des analyses ont été menées dans 11 plantations situées au Bas-Saint-Laurent, suivies annuellement depuis 2016. De plus, 36 plantations supplémentaires ont été sélectionnées pour leur emplacement dans des paysages à défoliation modérée ou grave. Les résultats montrent que la mortalité est plus élevée pour l'épinette de Norvège que pour l'épinette blanche, et que l'application du Btk semble réduire la défoliation de l'épinette de Norvège, mais pas celle de l'épinette blanche. Pour les deux essences, aucun effet du Btk sur la croissance ou la mortalité n'a été relevé. Aucune corrélation claire entre la distance à la bordure forestière et la défoliation n'a été observée. L'étude révèle aussi que la composition du paysage, incluant la proportion de forêts mixtes, influence la sévérité de la défoliation, avec une moindre vulnérabilité observée dans les paysages à plus forte proportion de feuillus.

Ces résultats suggèrent que la protection des jeunes plantations par des traitements insecticides n'est pas nécessaire dans les zones d'infestation légère, mais ne permet pas de confirmer si une protection est nécessaire dans les cas d'épidémies sévères. Des stratégies de gestion intégrant des essences feuillues pourraient toutefois réduire la vulnérabilité des plantations face à la TBE.

## ABSTRACT

Spruce budworm (SBW) outbreaks are a major disturbance in the boreal and temperate forests of North America. The larvae feed heavily on spruce foliage, reducing tree growth and survival. In eastern Quebec, 20- to 30-year-old plantation trees are affected by SBW, but the impact on young seedlings is less well known. This thesis explores the vulnerability of young spruce plantations in the Bas-Saint-Laurent region during an SBW outbreak. The study aims to assess (i) the impact of tree species and the application of the insecticide *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* (Btk) on seedling growth and survival, (ii) the effect of distance from the forest edge on larval presence and seedling defoliation, and (iii) the influence of landscape and plantation characteristics on defoliation severity.

Analyses were conducted in 11 plantations in Bas-Saint-Laurent, monitored annually since 2016. Additionally, 36 more plantations were selected based on their location in landscapes with moderate or severe defoliation. Results show that mortality is higher for Norway spruce than for white spruce, and that Btk application appears to reduce defoliation in Norway spruce but not in white spruce. For both species, no effect of Btk on growth or mortality was observed. No clear correlation between forest edge distance and defoliation was found. The study also reveals that landscape composition, including the proportion of mixed forests, influences defoliation severity, with lower vulnerability observed in landscapes with a higher proportion of deciduous trees.

These findings suggest that insecticide treatment may not be necessary in areas with light infestation, but do not confirm whether protection is needed in cases of severe outbreaks. Management strategies incorporating deciduous species could help reduce plantation vulnerability to SBW.



# TABLE DES MATIÈRES

Remerciements.....	iii
Résumé.....	iv
Abstract.....	v
Table des matières.....	vi
Liste des illustrations .....	viii
Liste des tableaux.....	viii
Liste des figures .....	viii
Liste des abréviations, sigles et acronymes.....	x
1. Introduction.....	1
1.1 Mise en contexte.....	1
1.2 La tordeuse des bourgeons de l'épinette.....	2
1.3 Les essences hôtes de la TBE .....	3
1.4 Les épidémies de tordeuses des bourgeons de l'épinette.....	5
1.5 Les impacts des épidémies.....	9
1.6 Les épidémies en exemple.....	10
1.7 La protection des forêts .....	12
1.8 Objectifs et hypothèses .....	13
2. Matériel et méthode.....	14
2.1 Aire d'étude.....	14
2.2 Dispositif expérimental.....	16
2.2.1 Effet de l'arrosage et de l'essence.....	16
2.2.2 Effet de la distance à la bordure .....	17
2.2.3 Effet des caractéristiques du paysage et des plantations .....	17
2.3 Analyses statistiques .....	19
2.3.1 Effet de l'arrosage et de l'essence.....	19
2.3.2 Effet de la distance à la bordure .....	21

2.3.3 Effet des caractéristiques du paysage et des plantations .....	22
3. Résultats .....	24
3.1 Effet de l'arrosage et de l'essence.....	24
3.2 Effet de la distance à la bordure.....	27
3.3 Effet des caractéristiques du paysage et des plantations .....	29
4. Discussion .....	36
4.1 Effet du Btk et de l'essence.....	36
4.2 Effet de la distance à la bordure.....	42
4.3 Effet des caractéristiques du paysage et des plantations .....	43
5. Conclusion .....	47
Annexe .....	49
Références bibliographiques .....	50

## LISTE DES ILLUSTRATIONS

### *Liste des tableaux*

Tableau 1.....	Valeurs de $\chi^2$ (valeurs de p entre parenthèses) pour les analyses de variance de type III au niveau des placettes permanentes.
Tableau 2.....	Résultats des analyses de variance effectuées sur le nombre de larves par branche, sur la défoliation du plant et sur la défoliation de l'année en cours de l'échantillon de branche.
Tableau 3.....	Sélection du meilleur modèle explicatif de la défoliation par la TBE dans les plantations, basée sur le critère d'information d'Akaike (AIC), la différence avec l'AIC le plus faible ( $\Delta AIC$ ) et le poids d'AIC ( $\omega_i$ ) pour chacun des modèles.
Tableau 4.....	Valeurs des coefficients de pente partielle (erreur-type entre parenthèses) des différentes variables des meilleurs modèles expliquant la variation du coefficient de stocking de l'épinette blanche. Le nombre de degrés de liberté (dl) de l'erreur est de 22 pour les variables à l'échelle de la plantation et du paysage (trace, modérée et élevée) et de 31 pour le modèle avec des variables à l'échelle du paysage uniquement (nulle et légère).

### *Liste des figures*

Figure 1.....	Cycle de vie de la TBE.
Figure 2.....	Localisation des placettes permanentes ainsi que des plantations échantillonnées en paysage défolié lors de l'inventaire extensif près de Rimouski et de Matane, dans le Bas-Saint-Laurent.
Figure 3.....	Pourcentages de plants présentant de la défoliation (légère, modérée et élevée) en fonction de l'essence et du traitement.
Figure 4.....	Taux de mortalité des plants dans les placettes permanentes en fonction du traitement et de l'essence et résultat du test de comparaisons multiples.
Figure 5.....	Analyse de survie par régression de Cox représentant la probabilité de survie des individus en fonction du temps en nombre d'années depuis la plantation pour chaque essence étudiée.

- Figure 6..... Nombre de larves de TBE (y) retrouvées dans les échantillons de branches prélevées à différentes distances de la bordure forestière (x) pour les épinettes blanches et les épinettes de Norvège.
- Figure 7..... Variations dans les coefficients de stocking en (y) selon les caractéristiques du paysage en (x). Régressions partielles pour les modèles comprenant les caractéristiques du paysage.
- Figure 8..... Variations dans les coefficients de stocking en (y) selon les caractéristiques des plantations en (x). Régressions partielles pour les modèles comprenant les caractéristiques des plantations.

## **LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES**

Btk : *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki*

EPB : Épinette blanche, *Picea glauca*

EPO : Épinette de Norvège, *Picea abies*

EPN : Épinette noire, *Picea mariana*

MRNF : Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts (anciennement MFFP)

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

SAB : Sapin baumier, *Abies balsamea*

TBE : Tordeuse des bourgeons de l'épinette, *Choristoneura fumiferana*

UQAR : Université du Québec à Rimouski

VCHT : Estimation visuelle du pourcentage de recouvrement du sol par les compétiteurs, multiplié par leur hauteur (Indice de compétition)

# 1. INTRODUCTION

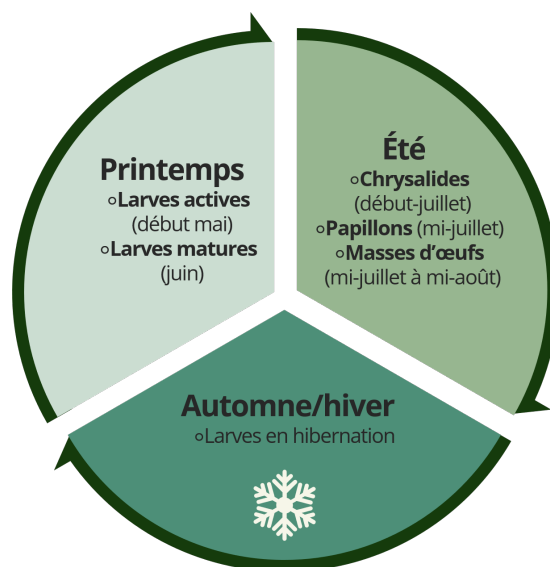
## *1.1 Mise en contexte*

La tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*; TBE) est un insecte lépidoptère défoliateur indigène de l'Amérique du Nord. Elle se nourrit des bourgeons et des aiguilles des arbres résineux, ce qui tend à réduire leur croissance. En période d'épidémie, cette défoliation répétée du feuillage annuel peut entraîner la mort des arbres hôtes (MacLean & Ostaff, 1989). Les épidémies de TBE représentent une perturbation majeure dans les forêts boréales de l'est de l'Amérique du Nord (Gauthier et coll., 2010). Elles causent une diminution de l'approvisionnement en bois pour l'industrie forestière et compromettent fortement les possibilités de récolte dans les zones affectées (MacLean et coll., 2001). À elles seules, les infestations de TBE sont responsables de 50 % des pertes de productivité forestière causées par les insectes au Canada (Hall & Moody, 1994). L'effet de la TBE sur la croissance et la survie des arbres matures est bien documenté (Pothier & Mailly, 2006; Pothier et coll., 2012; Fortin et coll., 2014), mais on connaît moins la réponse des jeunes peuplements résineux à une défoliation en période épidémique (Cotton-Gagnon et coll., 2018). Bien que l'on reconnait généralement que les jeunes peuplements sont moins affectés par les épidémies que les peuplements matures (MacLean, 1980), on connaît mal le niveau de vulnérabilité des jeunes plantations. Avec la sévérité et la progression rapide de la dernière épidémie ayant débutée en 2005 au Québec (MFFP, 2022), et considérant les coûts élevés liés à l'établissement des plantations, il est nécessaire pour l'industrie forestière de se questionner sur la nécessité de protéger les jeunes plantations d'épinette dans l'est du Québec.

## 1.2 La tordeuse des bourgeons de l'épinette

Le cycle de vie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) s'étend sur une année (figure 1; MFFP, 2015). À la fin de l'été, les femelles déposent leurs masses d'œufs sur les aiguilles des arbres hôtes. Quelques semaines plus tard, les œufs éclosent, et les larves effectuent leur première mue avant d'hiverner dans un hibernacle. Au printemps, elles émergent et commencent à se nourrir de pollen, si disponible, ainsi que des aiguilles des années précédentes, en attendant le débourrement des bourgeons.

Au cours des quatre stades larvaires suivants, les chenilles consomment principalement du nouveau feuillage présent dans les bourgeons de l'année, le pollen, et, en cas de forte population, les aiguilles des années antérieures. À la mi-été, les larves se métamorphosent en chrysalides, puis en papillons pour se reproduire. Les papillons forment alors de grandes envolées pour assurer leur reproduction et effectuer des migrations pouvant dépasser 100 km lors des périodes épidémiques (Boulanger et coll., 2017; Greenbank et coll., 1980), sous l'influence des vents dominants (Sturtevant et coll., 2013).



**Figure 1.** Cycle de vie de la TBE, adapté de MFFP, 2015.

Sous sa forme adulte, la TBE est capable de parcourir de longues distances, alors qu'à l'état larvaire, elle se déplace sur de courtes distances en utilisant des fils de soie, le vent et la gravité, une méthode de dispersion, appelée « ballooning ». Les larves utilisent le *ballooning* au cours de différents stades larvaires. Les larves venant tout juste d'éclore (L1) se dispersent à l'automne pour trouver des sites d'hivernage, principalement dans les cimes des arbres (Johns & Eveleigh, 2013). Au printemps, les larves au deuxième stade (L2) se

dispersent de manière plus étendue entre les cimes à la recherche de nourriture (Régnière & Fletcher, 1983; Johns et coll., 2013).

La dispersion des larves est influencée par la phénologie des plantes hôtes. En effet, les larves ont tendance à quitter plus facilement les arbres dont les bourgeons sont fermés (Bellemine-Noël et coll., 2021). Dans les jeunes peuplements, les larves peuvent survivre en hibernant d'abord sur des arbres dominants isolés, puis en se dispersant vers les jeunes plants environnants (Batzler, 1968). Même si certaines larves tombent au sol lors de leur dispersion, elles peuvent remonter dans les cimes en rampant sur les troncs des arbres hôtes (Régnière & Fletcher, 1983).

### ***1.3 Les essences hôtes de la TBE***

Les hôtes préférentiels de la TBE sont, en ordre de dommages subis, le sapin baumier (*Abies balsamea* L. Mill.; SAB), suivi de l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss; EPB) de l'épinette rouge (*Picea rubens* Sarg.) et de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.; EPN) (Hennigar et coll., 2008). L'épinette de Norvège (*Picea abies*, (L.) H. Karsten; EPO) bien qu'elle ne soit pas indigène de l'Amérique du Nord, est également affectée par la TBE.

Les dommages causés par la TBE sont étroitement liés à la phénologie des espèces. Au printemps, bourgeons de sapin baumier se fait plus rapidement que les bourgeons d'épinette ce qui en fait une ressource abondante et rapidement accessible pour les jeunes larves (Blais, 1957; Nealis & Régnière, 2004), alors que les épinettes, dont les bourgeons débourent plus tard dans la saison, jouent un rôle de réservoir de nourriture pour les larves ayant une émergence tardive (Nealis & Régnière, 2004).

Le type d'essence sur laquelle s'alimente la tordeuse des bourgeons de l'épinette affecte la valeur adaptative (*fitness*) des individus. Selon Berthiaume et coll. (2020), le poids des chrysalides mâles n'est pas affecté par l'espèce hôte, tandis que celui des chrysalides



femelles varie selon l'espèce hôte. De plus, les parents ayant consommé de l'épinette noire produisent des larves avec une mortalité hivernale plus élevée comparativement à ceux nourris sur du sapin baumier ou de l'épinette blanche.

Les essences hôtes de la TBE possèdent toutefois des mécanismes de défense chimique contre l'herbivorie. Par exemple, la présence de tanins et de composés phénoliques peut réduire l'attrait et la digestibilité du feuillage, affectant ainsi la croissance et la survie des larves. Le feuillage d'épinette exposé aux rayons du soleil tend à contenir davantage de terpènes (Esposito 2016) et à être plus coriace (Lirette & Despland, 2021). Ces concentrations élevées en terpènes et en tanins combinés à la rigidité du feuillage peuvent limiter l'alimentation et le développement des larves, affectant leur succès reproducteur (Fuentealba & Bause, 2012; Glaus et coll., 2023). Ces interactions complexes entre la TBE, ses hôtes et leurs défenses chimiques offrent des perspectives prometteuses pour une gestion durable des épidémies, notamment par l'amélioration des défenses naturelles des plantes (Glaus et coll., 2023).

D'un point de vue écologique et économique, les hôtes de la TBE jouent un rôle majeur. L'épinette blanche, une espèce reconnue pour sa grande qualité d'hôte pour la TBE, est intensément exploitée pour la production de bois d'œuvre et utilisée pour le reboisement à large échelle. L'épinette blanche a vu son abondance diminuer au cours des deux derniers siècles en raison, entre autres, de l'exploitation sélective et de l'industrie des pâtes et papiers, mais aussi par sa moins grande facilité à se régénérer naturellement contrairement au sapin baumier. Des efforts de plantations massives ont été entrepris depuis plusieurs années au Québec par le MRNF. En effet, depuis 2011, ce dernier a maintenu la plantation annuelle d'environ 27 millions de plants d'épinette blanche dans les domaines bioclimatique des sapinières (MRNF, 2023) Ces plantation sont généralement monospécifiques destinées à être récoltées à maturité.

L'épinette de Norvège est quant à elle prisée pour sa croissance rapide, ce qui la rend attrayante pour l'industrie forestière (Bolghari & Bertrand, 1984). Berthiaume et coll. (2020) ont démontrés que la qualité d'hôte de l'épinette de Norvège pour la TBE est similaire à celle de l'épinette blanche. Les risques d'infestations dans ces plantations pourraient donc être similaires. De plus, bien qu'elle ne soit pas considérée par le MRNF comme une espèce envahissante (Mottet et coll., 2010, 2021), l'introduction massive de l'épinette de Norvège dans le paysage québécois soulève des enjeux éthiques. Le Consortium en foresterie Gaspésie–les-Îles a d'ailleurs émis comme recommandation de limiter le reboisement avec l'épinette de Norvège à certains secteurs bien définis comme étant propices à une sylviculture intensive, et de stopper son éparpillement dans d'autres secteurs (Gasser et coll., 2008; Langis & Côté, 2006). En effet, l'utilisation de l'épinette de Norvège pour le reboisement en Gaspésie semble présenter un risque élevé de naturalisation de l'espèce, et un risque moyen d'envahissement des écosystèmes par cette espèce. Sachant qu'il peut s'écouler plusieurs décennies voir quelques siècles entre la première introduction d'une espèce ligneuse exotique et le début d'un phénomène d'envahissement (Kowarik, 1995), le principe de précaution (Hoenicka & Fladung, 2006) devrait être appliqué dans un objectif de préservation de la biodiversité.

Malgré la compétition en forêt boréale mixte qui réduit sa croissance (Huang et coll., 2013), l'épinette blanche demeure une candidate idéale pour le reboisement dans les zones à forte probabilité d'épidémies de TBE, dû à sa forte croissance et à sa résilience face à une défoliation modérée. Les plants issus de la sélection artificielle présentent aujourd'hui un taux de croissance amélioré, renforçant son attrait pour les projets de reboisement (Petrinovic et coll., 2009).

#### ***1.4 Les épidémies de tordeuses des bourgeons de l'épinette***

Les populations de TBE se maintiennent généralement à l'état endémique, mais atteignent régulièrement des niveaux épidémiques (Boulanger & Arseneault, 2004; Royama,

1984). Les épidémies des deux derniers siècles ont bien été répertoriées (Blais, 1965; Bouchard et coll., 2005; Morin & Laprise, 1990) et elles durent généralement une vingtaine d'années sur un même territoire (Jardon et coll., 2003; Royama, 1984). La récurrence des épidémies dans l'est du Canada est relativement stable depuis le 16<sup>e</sup> siècle, avec un intervalle moyen de 30-40 ans entre l'année centrale de chacune d'entre elles (Boulanger & Arseneault, 2004; Jardon et coll., 2003). Toutefois, la sévérité et la synchronicité des épidémies auraient augmenté au fil du temps (Blais, 1983; Jardon et coll., 2003), elles se propagent désormais davantage vers le nord du pays et atteignent de nouveaux sommets latitudinaux, entre autres dû aux changements climatiques (Navarro et coll., 2018). En effet, avec le dérèglement climatique, les forêts boréales deviennent plus vulnérables aux dommages causés par les insectes (Girona et coll., 2023). Une augmentation des aires infestées et des périodes d'infestations dans des secteurs n'ayant pas été touchés par le passé est à prévoir, ce qui pourrait avoir des impacts importants sur certains secteurs sensibles comme la sapinière montagnarde des Chic-Chocs au Bas-Saint-Laurent et en Gaspésie.

La dynamique des épidémies de TBE serait engendrée par des processus à plusieurs échelles, c'est-à-dire par des interactions écologiques entre la TBE, l'arbre hôte et leur environnement physique à l'échelle du peuplement et du paysage (Raffa et coll., 2008; Seidl et coll., 2016). Au niveau du paysage, des prédictors importants de la probabilité d'infestation d'un peuplement sont la proximité des foyers d'infestation de l'année précédente et l'abondance d'espèces hôtes dans le paysage (Senf et coll., 2017). À mesure que l'on s'éloigne d'une aire infestée l'année précédente, la probabilité d'une infestation diminue considérablement. Pendant la période d'épidémie de 1999-2007, plus de 90 % de toutes les nouvelles parcelles infestées se trouvaient à moins de 5 km des infestations de l'année précédente, dessinant un schéma clair de contagion spatiale dont la distance moyenne de dispersion était de 1,3 km (Senf et coll., 2017). Une étude de Cappuccino et coll. (1998) montrait que pour une même abondance de TBE, la mortalité du sapin baumier dans un peuplement entouré de feuillus était significativement plus faible que dans une forêt de conifères. L'étude de Campbell et coll. (2008) montrait que la réduction de la croissance des arbres lors de l'épidémie de 1972-1992 au Nouveau-Brunswick était surtout expliquée par la

composition du paysage, alors que la relation entre la croissance et l'altitude et l'historique de pulvérisation d'insecticide était faible. Ceci étant dit, les programmes de pulvérisation au Nouveau-Brunswick visaient alors principalement à prévenir la mortalité des arbres plutôt qu'à limiter les réductions de croissance (MacLean, 1984).

À l'échelle du peuplement, l'augmentation de la biomasse des espèces hôtes semble être associée à une intensification de la défoliation et de la mortalité causées par la TBE. La défoliation et la mortalité causée par la TBE sont positivement corrélées à l'abondance de sapin baumier dans un peuplement (MacLean, 1980; Bergeron et coll., 1995; Bouchard et coll., 2005; Bouchard & Auger, 2014). Une augmentation de 50% de l'abondance d'hôtes dans le peuplement augmenterait jusqu'à 14% les probabilités d'infestation par la TBE (Senf et coll., 2017). Le pourcentage de tiges mortes mis en relation avec la surface terrière occupée par le sapin baumier montre une relation normale avec un maximum vers 80 % de mortalité lorsque le paysage atteint les 30 m<sup>2</sup>/ha de sapin baumier (Bouchard et coll., 2005). La défoliation et la mortalité causée par la TBE sont corrélées négativement à l'abondance de feuillus (Bergeron et coll., 1995; Su et coll., 1996; E. M. Campbell et coll., 2008; Bouchard et coll., 2005; Gray, 2013; Bouchard & Auger, 2014). L'abondance des peuplements forestiers à feuillage décidu dans un secteur est également associée à une réduction de l'incidence de la TBE (Baders et coll., 2018). Cela s'expliquerait en partie par l'augmentation de l'abondance de plusieurs espèces parasitoïdes de la TBE (p. ex. la guêpe *Tranosema rostrale*, la guêpe *Elachertus cacoeciae* et la mouche *Actia interrupta*; (Régnière et coll., 2021a; Régnière et coll., 2021b; Régnière et coll., 2021c) et d'ennemis naturels comme certains oiseaux qui sont associés aux feuillus (Cappuccino et coll., 1998; Quayle et coll., 2003). Le niveau d'ouverture de la canopée aurait aussi un impact sur la probabilité d'infestation avec des probabilités d'infestation plus élevées pour les peuplements ayant un couvert forestier dense (Senf et coll., 2017).

Au niveau de l'arbre, la défoliation et la mortalité causée par la TBE sont positivement corrélées au diamètre à hauteur de poitrine (MacLean, 1980). Une raison supposée pour laquelle la TBE préférerait s'attaquer aux individus dominants plutôt qu'à la régénération est

qu'ils seraient mieux exposés au rayonnement solaire, créant ainsi un milieu plus chaud et plus propice à la ponte des œufs et à leur développement (Alfaro et coll., 2001; Bergeron et coll., 1995). Un avantage de la préférence de la TBE pour les arbres matures est qu'elle permet à la régénération préétablie de croître rapidement et de façon synchrone grâce au nouvel apport en lumière qui s'est créé dans les trouées une fois que les arbres matures sont morts (Tremblay et coll., 2011). La colonisation des trouées par des espèces intolérantes à l'ombre, principalement feuillues, permet d'ailleurs d'augmenter la biodiversité locale (Sandström et coll., 2019). Cette dynamique permet de favoriser la formation et le maintien de la structure inéquienne des peuplements lors d'épidémie légère ou modérée, alors que les épidémies sévères peuvent mener à la mortalité d'un peuplement complet. La régénération pré-établie en sous-couvert est généralement constituée de sapins et d'épinettes qui sont des essences tolérantes à l'ombre et qui peuvent rester sous couvert pendant plusieurs années en conservant une croissance lente (Morin, 1994; Tremblay et coll., 2011). Des études ont montré que les épinettes peuvent rester en sous-couvert jusqu'à 30-60 ans selon les conditions environnementales du site (Kneeshaw & Bergeron, 1996; Lieffers & Stadt, 1994).

Bien que la TBE préfère s'attaquer aux arbres matures, les semis peuvent aussi être affectés lorsque les larves tombent ou descendent par manque de ressources dans la canopée (Cooke et coll., 2007; Cotton-Gagnon et coll., 2018). D'autres études suggèrent que, contrairement aux arbres matures, les semis semblent mieux résister au stress d'une défoliation sévère grâce à leur métabolisme plus actif et leur capacité accrue à augmenter leur photosynthèse. (Boege, 2005; Mencuccini et coll., 2005; Rossi et coll., 2009). Les semis de sapin baumier défoliés à plusieurs reprises maintiennent des taux de croissance élevés, ce qui indique qu'il y aura une régénération des peuplements de sapin baumier après une infestation de TBE (Rossi et coll., 2009). Une étude menée dans des zones de coupe à blanc affectées par la TBE montrait plus d'effets néfastes en terme de défoliation sur les semis plus grands en hauteur par rapport aux semis plus petits (Lavoie et coll., 2019). Une étude menée par MacLean (1980) a examiné et analysé les données de 16 études portant sur la vulnérabilité et la mortalité causée par plusieurs invasions de tordeuses de bourgeons de l'épinette. Cette étude a montré que les peuplements matures (65-70 ans) d'épinette blanche

atteignaient 36 % de mortalité alors que les peuplements immatures (35-40 ans) présentaient 13 % de mortalité. Pour le sapin baumier en peuplements matures, la mortalité était de 85 % alors que le sapin baumier en peuplements immatures était de 42 % (MacLean, 1980). Similairement, une étude récente de Yataco et coll. (2024) concluait que les jeunes épinettes blanches évoluant dans de petites plantations ouvertes ou sous le couvert naturel des forêts boréales mixtes montraient très peu de dommages causés par la TBE, mais que ces dommages étaient légèrement plus élevés sous le couvert forestier. Ces observations soulignent l'intérêt de poursuivre les recherches sur la vulnérabilité des semis face aux pressions exercées par les insectes ravageurs.

### ***1.5 Les impacts des épidémies***

La défoliation causée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette a des effets variés sur la croissance, la reproduction et la survie des arbres. Ces impacts dépendent de la sévérité et de la durée de la défoliation. Lors de défoliations partielles, les arbres, tels que le sapin baumier, peuvent recouvrer leur feuillage après quelques années grâce à des mécanismes comme la production de bourgeons adventifs (Piene, 1989, 2003; Rossi et coll., 2009). Cependant, une défoliation grave ou prolongée peut entraîner une réduction importante de la croissance et une augmentation de mortalité (Bouchard et coll., 2005, 2006; MacLean, 1984; Piene, 1980; Tremblay et coll., 2011).

La relation entre la sévérité de la défoliation et ses effets est souvent non linéaire. Par exemple, une défoliation légère ou modérée a peu ou pas d'impact, mais une défoliation grave peut réduire significativement la croissance en biomasse des semis (Kolb et coll., 1999) ainsi que des arbres d'une dizaine d'années (Krause & Raffa, 1996; Piene, 1989). Selon Virgin et coll. (2018), 24 % des sapins baumiers se rétablissent après des défoliations de 26 à 50 % de leur feuillage, contre 16 % de rétablissement après des défoliations de 91 à 100 % de leur feuillage. En contexte de peuplement, des défoliations cumulatives de 21-40 % réduisent la croissance de 25 % avec une mortalité stable (5 %), tandis que des

défoliations de 81-100 % entraînent une réduction de croissance de 83 % et une mortalité de 80 % (Erdle & MacLean, 1999).

Les impacts de la défoliation sur la croissance radiale des arbres matures deviennent visibles entre la deuxième et la quatrième année d'une infestation sévère (Blais, 1958). En général, la mortalité des arbres affectés survient après cinq années de défoliation, car les individus ne parviennent plus à recouvrer suffisamment de feuillage (MacLean, 1980). La mortalité d'un peuplement entier peut nécessiter jusqu'à dix années consécutives d'épidémie.

Sur des épinettes blanches de 12 ans défoliées artificiellement sur une période de 2 ans et ayant récupéré pendant 3 ans, il a été observé que la défoliation a augmenté la production de pousses (Piene, 2003). Les arbres défoliés de 50 % de leur feuillage de l'année prenaient plus de temps que ceux défoliés à 100 % pour retrouver leur masse de feuillage. Les arbres, défoliés de 100 % du feuillage de l'année et d'une partie du feuillage plus vieux (+ de 100 %), n'ont récupéré qu'une faible proportion de la masse de leur feuillage. Seuls les arbres défoliés à 50 % ont complètement retrouvé leur croissance en hauteur après 3 ans de récupération, les arbres ayant subi une défoliation de 100 % et de + de 100 % ont subi une réduction de 34,2 % et 79,9 % respectivement de leur accroissement en volume. Ce résultat serait lié au niveau de réponse des arbres à la relocalisation de l'énergie selon les niveaux de sévérité de la défoliation. En effet, un certain niveau de défoliation aura pour effet de stimuler la production de pousses des bourgeons adventifs inhibés d'un arbre, ce qui contribuera à la reprise rapide de la croissance en hauteur et de l'indice de vivacité de l'arbre. La perturbation de la dominance apicale aura tendance à stimuler la production de pousses surtout au milieu et dans le bas des cimes. Inversement, si la défoliation est moins sévère, alors le manque de stimulation de la production de pousses va contribuer à une plus lente reprise après la défoliation.

### ***1.6 Les épidémies en exemple***

Les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'est du Canada sont documentées depuis le début des années 1600, totalisant 11 épidémies à ce jour. La fréquence

des épidémies est restée stable, avec un intervalle moyen de 40 ans entre les années centrales des épidémies successives (Boulanger & Arseneault, 2004). Une synchronie spatiale notable a été observée dans le centre et l'est du Québec au cours des 300 dernières années (Royama, 1984). Ces observations ne supportent pas l'hypothèse selon laquelle les épidémies auraient été plus fréquentes et mieux synchronisées dans l'espace au 20<sup>e</sup> siècle comparativement aux siècles précédents (Boulanger et coll., 2012).

L'intensité des épidémies varie au fil des périodes. Par exemple, l'épidémie de 1905-1930 et celle de 1968-1988 étaient fortes, tandis que celle de 1935-1965 était modérée (Berguet et coll., 2021). L'épidémie de 1968-1988 dans l'est du Canada a atteint une superficie maximale de 32 millions d'hectares défoliés en 1975 (MFFP, 2016). Cette épidémie a causé une perte de volume estimée à 140 millions de mètres cubes de bois chez les espèces hôtes (Bouchard & Auger, 2021).

La sévérité des épidémies est influencée par la localisation géographique et les domaines bioclimatiques. Elles sont généralement plus graves et durables dans les domaines de la sapinière à bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*, Britton), situé entre 47° et 48°N, et de la sapinière à bouleau blanc (*Betula papyrifera*, Marsh), entre 48° et 50°N (Saucier et coll., 2010). Ces zones, riches en sapins baumiers, offrent des conditions idéales pour les épidémies, contrairement à d'autres domaines bioclimatiques où leur intensité est moindre (Gray et coll., 2000; Jardon et coll., 2003).

L'épidémie actuelle a débuté en 2005, avec une défoliation initiale de 43 265 hectares au Québec (MRNF, 2006). À partir de 2012, les forêts du Bas-Saint-Laurent ont commencé à être touchées, totalisant 9 415 hectares de forêts défoliées cette année-là (MRNF, 2012). En 2019, la défoliation a atteint 9 608 488 hectares à l'échelle provinciale, dont 1 186 782 hectares au Bas-Saint-Laurent (MFFP, 2019). Depuis 2022, les superficies défoliées au Québec montrent une diminution progressive (MFFP, 2022).



## ***1.7 La protection des forêts***

Face aux épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, plusieurs méthodes de lutte ont été développées, parmi lesquelles l'utilisation d'un insecticide microbien : le *Bacillus thuringiensis var. kurstaki* (Btk). Isolé pour la première fois au Japon en 1901 et commercialisé dès 1950 (Campbell et coll., 1987), le Btk est une bactérie naturellement présente dans les sols forestiers. Ses propriétés insecticides ciblent le système digestif des larves qui s'alimentent sur les arbres hôtes.

Le mécanisme d'action du Btk repose sur la production de cristaux protéiniques au moment de la sporulation bactérienne. Ces cristaux, dissous par la digestion des larves, libèrent une protéine toxique qui entraîne leur mort (Kumbaşlı, 2005). Un insecticide constitué d'une suspension de Btk est généralement appliqué par pulvérisation aérienne sur des parcelles spécifiques nécessitant une protection contre la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

L'efficacité du Btk a été largement démontrée (Bauce et coll., 2004; Fournier et coll., 2010; Fuentealba & Bauce, 2012). Une étude de Charles et coll. (2005) rapporte des taux de mortalité des larves de 74 à 98 % le jour de l'application, mais ce taux diminue à environ 30 % après 12-13 jours en raison de la persistance réduite du produit sur le feuillage. Pour maximiser son efficacité, des applications doubles sont parfois utilisées, réduisant les populations de TBE de 20 à 30 % supplémentaires par rapport à une application unique. Ces traitements prolongent également le développement larvaire (Moreau & Bauce, 2003). Selon les calculs de Fournier et coll. (2010), l'arrosage au Btk serait économiquement justifié, avec un profit réalisé de 604 \$ ha<sup>-1</sup> pour un calendrier de récolte de 10 ans et de 413 \$ ha<sup>-1</sup> sur 20 ans.

La synchronisation entre la pulvérisation, la phénologie de l'insecte et celle de l'arbre hôte est un facteur crucial pour une application efficace du Btk (Moreau & Bauce, 2003). Habituellement une première application est effectuée vers le début du mois de juin alors que la TBE a atteint son 3e ou 4e stade larvaire et peut être suivie d'une seconde application une

dizaine de jours plus tard (Bauce et coll., 2004). Par ailleurs, l'efficacité du Btk varie selon les essences. Elle est généralement plus élevée sur le sapin baumier que sur l'épinette blanche (Fuentealba et coll., 2023). Cependant, l'efficacité du Btk appliqué sur de jeunes plants d'épinette reste mal connue et nécessite davantage de recherches.

### ***1.8 Objectifs et hypothèses***

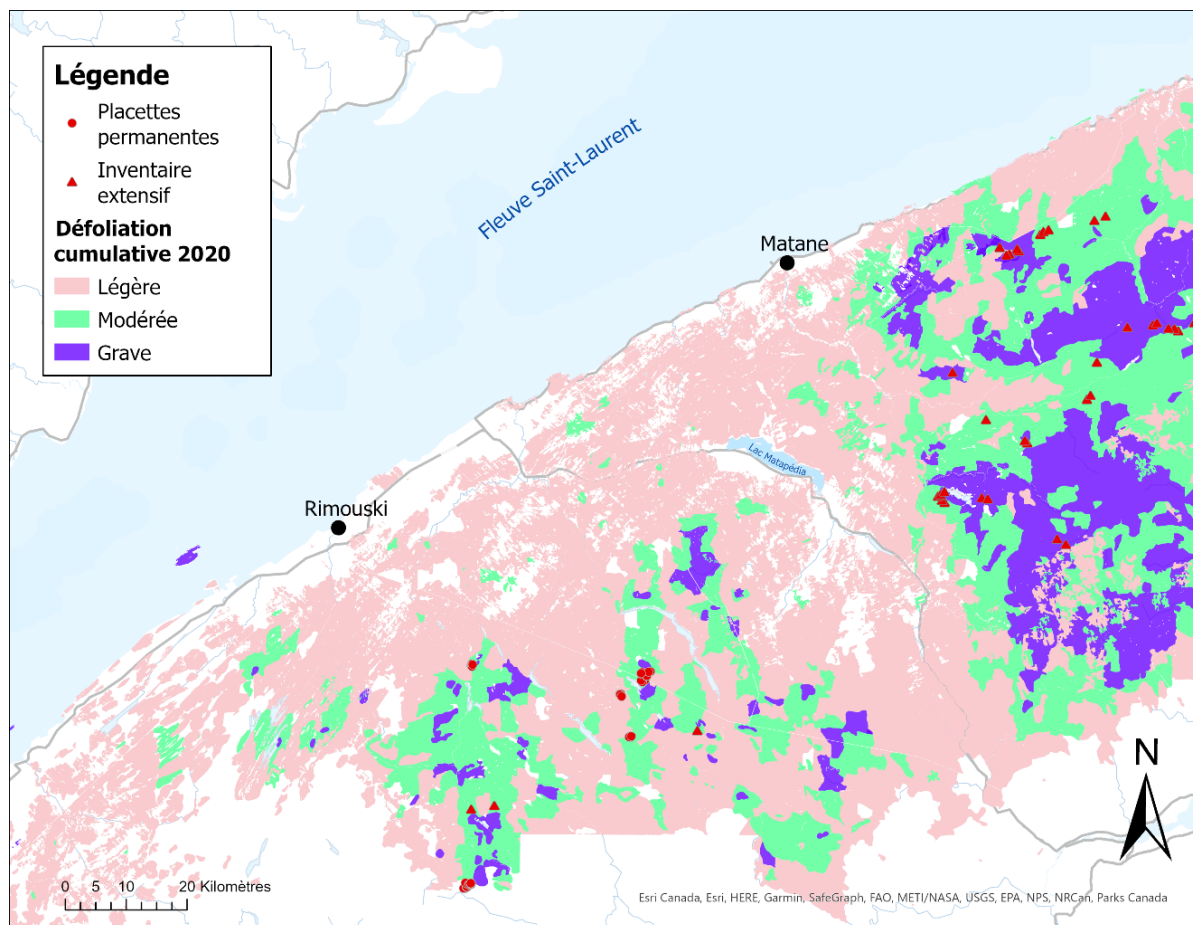
Les objectifs de cette étude sont (i) d'évaluer l'effet de l'essence d'arbre et de l'arrosage au Btk sur la croissance et la survie des plants, (ii) d'évaluer l'effet de la distance à la bordure sur la présence de larves et de défoliation sur les plants; et (iii) d'évaluer l'effet des caractéristiques des plantations et du paysage sur la sévérité de la défoliation par la TBE dans les plantations.

Nos hypothèses et prédictions de recherche stipulent que (a) la croissance et la survie devraient être augmentées par l'arrosage au Btk puisque le Btk augmente considérablement la mortalité des larves de TBE causant du dommage au feuillage des arbres hôtes (Bauce et coll., 2004; Fournier et coll., 2010; Fuentealba & Bauce, 2012). Les parcelles composées d'épinettes de Norvège devraient être plus défoliées par la TBE et donc avoir une plus faible croissance et survie puisqu'il s'agit d'une espèce introduite sur le territoire. (b) La présence de TBE devrait diminuer en fonction la distance à la bordure de la plantation, puisque les larves peuvent tomber ou se disperser par « ballooning » depuis la forêt mature vers la plantation (Greenbank et coll., 1980). (c) La défoliation dans les plantations devrait être supérieure si le paysage environnant la plantation est composé d'essences hôtes de la TBE et si cette forêt présente de la défoliation, puisque la proximité des foyers d'infestation des années précédentes est fortement indicatrice de la probabilité d'infestation d'un peuplement par la TBE (Senf et coll., 2017).

## 2. MATÉRIEL ET MÉTHODE

### 2.1 Aire d'étude

L'aire d'étude est localisée au Bas-Saint-Laurent (figure 2). Un premier jeu de données comportant 11 plantations de placettes permanentes, toutes plantées en 2016, provient d'une aire d'étude localisée près de Rimouski (48°11'11"N; 67°51'29"W), dans la région écologique des collines des moyennes Appalaches qui appartient à la zone tempérée nordique, à la sous-zone de forêt mélangée, au domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune et au sous-domaine bioclimatique de l'Est. Le climat est caractérisé par une température moyenne de 1,8 °C, une saison de croissance de 130-160 jours, de 2000 à 2250 degrés-jour de croissance base 0°C, des précipitations moyennes de 1075 à 1300 mm (Agriculture et Agroalimentaire Canada, 2021) et un couvert nival de 35-45 % (Blouin & Berger, 2012). Le relief est composé de collines, est dominé par des dépôts glaciaires (till), avec une altitude variant de 300-500 m. Le couvert forestier est dominé par le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*), le sapin baumier, l'érable rouge (*Acer rubrum*) et le bouleau à papier (*Betula papyrifera*) (Blouin & Berger, 2012).



**Figure 2.** Localisation des placettes permanentes (cercles rouges) ainsi que des plantations échantillonnées en paysage défolié lors de l’inventaire extensif (triangles rouges) près de Rimouski et de Matane, dans le Bas-Saint-Laurent.

Un deuxième jeu de donnée composée de placettes temporaires mise en place dans 36 plantations, toutes plantées entre 2010 et 2018, situées près de Matane (une placette par plantation; 48°45'49.5"N 67°23'36.6"W), dans la région écologique de la Côte gaspésienne qui appartient à la zone tempérée nordique, à la sous-zone de la forêt mélangée, au domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune et au sous-domaine bioclimatique de l'Est. Le climat est caractérisé par une température moyenne de 1,5 à 2,5 °C, une saison de croissance de 140-160 jours, de 2000 à 2250 degrés-jour de croissance base 0°C, des précipitations moyennes de 1075 à 1300 mm (Agriculture et Agroalimentaire Canada, 2021) et un couvert nival de 35-40 % (Richard, 1987). Le relief est composé de collines et hautes collines, est dominé par des dépôts d'altération épais et minces avec une élévation de 200-400 m. Le

couvert est dominé par le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*), le sapin baumier, l'érable rouge (*Acer rubrum*) et le bouleau à papier (*Betula papyrifera*) (Blouin & Berger, 2004).

## 2.2 Dispositif expérimental

Le premier jeu de données récoltées dans les placettes permanentes a servi à répondre aux objectifs (i) et (ii), alors que le deuxième jeu de données récoltées lors de l'inventaire extensif a été utilisé pour répondre à l'objectif (iii).

### 2.2.1 Effet de l'arrosage et de l'essence

Dans les 11 plantations du premier jeu de données, 40 placettes-échantillons permanentes de 11,28 m de rayon (400 m<sup>2</sup>) ont été implantées selon la stratification suivante : 24 placettes dans 6 plantations d'épinette blanche et 16 placettes dans 5 plantations d'épinette de Norvège. Tous les plants ont été identifiés individuellement. La moitié des placettes-échantillons a été traitée chaque année au début de l'été (mai-juin) par arrosage manuel au Btk. Un suivi annuel des placettes-échantillons a été effectué à la fin de l'été (août) de chaque année. La hauteur du plant, la hauteur de la pousse apicale annuelle et la défoliation sur la pousse annuelle (voir annexe 1) ont été mesurées. La défoliation cumulative au cours des années 2018, 2019 et 2020 a été évaluée. Les pourcentages de recouvrement et la hauteur moyenne des strates herbacée, arbustive, arborescente, ainsi que de sapin baumier et d'épinette blanche ont été évalués sur un rayon de 1,13 m (4 m<sup>2</sup>) autour de chaque plant. Ces mesures ont ensuite permis de calculer un indice de compétition VCHT (Éq.1; Cortini & Comeau, 2007).

$$VCHT = \sum C_i H_i \quad (\text{Éq. 1})$$

avec  $C_i$  l'estimation visuelle du pourcentage de recouvrement des compétiteurs autour d'un individu  $i$  déterminé pour chaque strate (herbacée, arbustive, arborescente, EPB, SAB) et  $H_i$  la hauteur moyenne des compétiteurs  $j$  évaluée pour chaque strate.

### 2.2.2 Effet de la distance à la bordure

À l'été 2020, la présence de TBE sur un gradient de distance de la forêt mature a été évaluée par l'échantillonnage de branches en bordure des 11 plantations où les placettes permanentes sont localisées (figure 2). Au maximum, 4 transects ont été installés à partir de la bordure jusqu'au centre de chaque plantation, selon l'accessibilité d'une bordure forestière mature directement adjacente à la plantation. Des branches ont été récoltées le long de ces transects sur des plants à des distances de 2 m, 5 m, 10 m, 15 m et 20 m de la bordure de la plantation, ainsi qu'au centre de la plantation. Au total, trois plants différents ont été échantillonnés à chaque distance. L'azimut de chaque transect a été évalué sur ArcGIS (ESRI, 2021). Sur les plants échantillonnés, les défoliations annuelles et antérieures du plant complet ont été évaluées sur le terrain. Le dénombrement des larves de TBE et l'évaluation de la défoliation annuelle et antérieure ont été faits en laboratoire sur les échantillons de branches prélevées, comportant minimalement les pousses de trois années de croissance.

### 2.2.3 Effet des caractéristiques du paysage et des plantations

Un inventaire extensif a été effectué en juillet 2021 dans 36 plantations d'épinettes blanches établies entre 2010 à 2016 et d'une superficie minimale de 4 ha (figure 2). Les plantations ont été sélectionnées aléatoirement parmi les plantations qui se trouvaient entièrement dans une aire de même sévérité de défoliation pour l'année 2020, selon les données fournies par le MRNF (MRNF, 2020a, 2020b) (18 plantations en aire de défoliation grave et 18 plantations en aire de défoliation modérée). Les caractéristiques des plantations qui ont été utilisées comme variables connexes sont : l'âge, la richesse spécifique, le ratio aire/périmètre et le ratio EPB/autres essences. Lorsque la forme des plantations le permettait, un quadrat de 100 microplacettes circulaires de 1,13 m de rayon (4 m<sup>2</sup>), espacées de 10 m entre leurs points centraux, a été disposé du mieux que possible au centre de la plantation. Les données suivantes ont été prises sur les épinettes plantées : la hauteur totale, la défoliation annuelle et la défoliation cumulative. La présence d'essences commerciales (p.ex. *Thuja occidentalis*, *Betula papyrifera*, *Populus tremuloides*, *Acer rubrum*, *Acer saccharum*,

etc.) a été notée. Le coefficient de stocking (Éq. 2) a été calculé pour chaque niveau de défoliation dans les plantations: nulle, trace, légère et modérée et élevée.

$$S_k = \frac{n_k}{N_k} \quad (\text{Éq. 2})$$

avec  $S$  le coefficient de stocking pour la plantation  $k$ ,  $n$  le nombre de microplacettes dans la plantation  $k$  ayant minimalement une occurrence d'EPB avec un niveau de défoliation donné et  $N$  le nombre total de microplacettes dans la plantation  $k$ .

La défoliation cumulative évaluée entre 2012 et 2020 sur l'aire d'étude a été fournie par le MRNF (MRNF, 2020a); les informations sur le type de couvert et la hauteur de la forêt environnante ont été obtenues sur *Forêt ouverte* du MRNF (MRNF, 2021). Nous avons évalué le pourcentage de couvert feuillu, résineux et mixte ainsi que la proportion de forêts de hauteur de plus de 6,5 m sur une zone tampon de 1000 m autour de chaque plantation échantillonnée.

## 2.3 Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées sur R version 4.0.2 (R Core Team, 2020).

### 2.3.1 Effet de l'arrosage et de l'essence

L'effet du traitement au Btk et de l'essence sur la défoliation a été testé par une régression logistique binomiale avec la librairie lme4 (Bates et coll., 2015) sur les plants individuels avec les plantations en effet aléatoire (Éq. 3.1 et 3.2). La défoliation a été divisée en 2 niveaux, soit 0 pour les défoliations *nulle* et *trace*; et 1 pour la défoliation *légère*, *modérée* et *élevée*. Les défoliation *nulle* et *trace* ont été regroupées dans une même catégorie étant donné qu'une défoliation *trace* signifie moins de 10 % de défoliation observée sur le plant, et que cette classe de défoliation a été généralement appliquée pour des défoliations de 1 %. Dans ces circonstances, les défoliation *trace* n'ont pas été considérées comme une défoliation significative, d'où leur jumelage avec les défoliations *nulle* dans le cadre de ces analyses.

$$\text{logit} = \beta_0 + T_j + E_{ijk} + T_j E_{ijk} + \mu_k \quad (\text{Éq. 3.1})$$

$$P(D_{ijk}) = e^{\text{logit}} / (1 + e^{\text{logit}}) \quad (\text{Éq. 3.2})$$

avec  $D_{ijk}$  le niveau de défoliation observée sur les plants  $i$  de la placette  $j$  dans la plantation  $k$ ,  $T_j$  le traitement au Btk,  $E_{ijk}$  l'essence du plant et  $\mu_k$  l'effet aléatoire des plantations.

Une analyse de variance factorielle en tiroir a été utilisée avec la librairie lme4 afin de déterminer si le traitement et l'essence influencent la croissance en hauteur dans les placettes permanentes (Éq. 4).



$$C_j = \beta_0 + T_j + E_{ijk} + T_j E_{ijk} + H_i + VCHT_i + \mu_k + \varepsilon \quad (\text{Éq. 4})$$

avec  $C_j$  la croissance mesurée dans les placettes  $j$ ,  $T_j$  le traitement au Btk sur les placettes  $j$ ,  $E_{ijk}$  l'essence du plant  $i$  de la placette  $j$  dans la plantation  $k$ ,  $H$  la hauteur initiale du plant  $i$  en 2016,  $VCHT$  l'indice de compétition en 2020 calculé autour du plant  $i$ ,  $\mu_k$  qui est l'effet aléatoire des plantations et  $\varepsilon$  qui est l'erreur résiduelle.

L'effet du traitement et de l'essence sur le taux de mortalité dans les placettes ( $M$ ) a été vérifié par une analyse de variance en tiroir (lme4; Éq. 5). Un test de comparaison multiple a ensuite été fait pour identifier les groupes qui diffèrent entre eux (librairie multcomp; Hothorn et coll., 2008). Deux placettes ayant des taux de mortalité respectifs de 0,52 et de 0,23 ont été retirées de l'analyse, puisqu'ils ont été considérés comme anormalement élevés. Ce retrait a été effectué sur la base que la mortalité observée n'aurait pas été induite par le traitement, mais qu'elle aurait plutôt été causée par des perturbations externes validées sur le terrain (inondation des plants et substrat inadéquat).

$$M_j = \beta_0 + T_j + E_{ijk} + T_j E_{ijk} + VCHT_i + \mu_k + \varepsilon \quad (\text{Éq. 5})$$

avec  $T$  le traitement au Btk sur les placettes  $j$ ,  $E$  l'essence du plant  $i$  de la placette  $j$  dans la plantation  $k$ ,  $VCHT$  l'indice de compétition autour du plant  $i$ ,  $\mu$  l'effet aléatoire des plantations  $k$  et  $\varepsilon$  l'erreur résiduelle.

Une analyse de survie a été faite par une régression de Cox (Cox, 1972) avec la librairie *survival* (Therneau, 2021) (Éq. 6). Cette analyse permet d'évaluer l'effet de différents facteurs sur le temps de survie de chaque individu de façon simultanée. L'essence a été mise en strate dans l'analyse et l'effet du traitement et de la hauteur des plants en 2016 ont été incorporés à l'analyse.

$$S_{ijk} = \beta_0 + T_j + E_{ijk} + H_i + \mu_k + \varepsilon \quad (\text{Éq. 6})$$

avec  $S$  le taux de survie des individus  $i$  d'une placette  $j$  dans la plantation  $k$ ,  $T$  le traitement au Btk sur les placettes  $j$ ,  $E$  l'essence du plant  $i$  de la placette  $j$  dans la plantation  $k$ ,  $H$  la hauteur initiale du plant  $i$  en 2016,  $\mu$  l'effet aléatoire des plantations et  $\varepsilon$  qui est l'erreur résiduelle.

### 2.3.2 Effet de la distance à la bordure

L'effet de la distance à la bordure, de l'orientation du transect et de l'essence sur le nombre de larves présentes sur les échantillons de branches a été vérifié par une analyse de variance en tiroir avec la librairie lme4 (Éq. 7).

$$N_i = \beta_0 + D_i + T_k + O_j + E_i + D_i O_j + D_i E_i + D_i T_k + O_j E_i + O_j T_k + D_i O_j T_k + D_i O_j E_i + E_i O_j T_k + D_i O_j E_i T_k + \mu_k + \varepsilon \quad (\text{Éq. 7})$$

avec  $N$  le nombre de larves sur les échantillons de branche du plant  $i$  du transect  $j$  de la plantation  $k$ ,  $D$  la distance à la bordure forestière du plant  $i$ ,  $T$  l'effet du transect,  $O$  l'orientation du transect  $j$  et  $E$  l'essence du plant  $i$ ,  $\mu$  l'effet aléatoire des plantations et  $\varepsilon$  l'erreur résiduelle.

Des régressions logistiques binomiales ont été effectuées avec les facteurs de défoliation 0 (nulle et trace) et 1 (légère, modérée et élevée), dans le but de tester l'effet de la distance à la bordure et de l'essence sur le pourcentage de défoliation observé sur les plants (Éq. 8), l'effet du nombre de larves et de l'essence sur le pourcentage de défoliation des pousses de l'année des branches-échantillons (Éq. 9) et l'effet du nombre de larves dans l'échantillon de branche sur la présence de défoliation de l'année en cours évalué sur le même échantillon (Éq. 10)

$$\text{logit} = \beta_0 + D_i + E_i + D_i E_i \quad (\text{Éq. 8})$$

$$P(Dsem_i) = e^{\text{logit}} / (1 + e^{\text{logit}}) \quad (\text{Éq. 9})$$

$$P(Dn_i) = e^{logit} / (1 + e^{logit}) \quad (\text{Éq. 10})$$

avec  $Dsem$  le pourcentage de défoliation évalué sur les plants  $i$ ,  $Dn$  le pourcentage de défoliation évalué sur les échantillons de branches des plants pour l'année de croissance 2020,  $Dn$  la distance à la bordure forestière du plant  $i$  et  $E$  l'essence du plant  $i$ .

### 2.3.3 Effet des caractéristiques du paysage et des plantations

Les caractéristiques du paysage et les caractéristiques des plantations ont été intégrées aux modèles de régression linéaire (Éq. 11 à 13) pour tenter d'expliquer les coefficients de stocking des EPB ( $Stock_k$ ) ayant été observés pour chaque niveau de défoliation des EPB dans les plantations (p. ex.  $k = 1$  pour EPB de défoliation nulle,  $k = 2$  pour trace,  $k = 3$  pour légère,  $k = 4$  pour modérée et élevée).

$$\text{Modèle paysage seulement : } Stock_k = \beta_0 + A_k + R_k + RAP_k + REPB_k + \varepsilon \quad (\text{Éq. 11})$$

$$\text{Modèles plantation seulement : } Stock_k = \beta_0 + D20 + FD + FM + H + \varepsilon \quad (\text{Éq. 12})$$

$$\text{Modèle paysage + plantation : } Stock_k = \beta_0 + A_k + R_k + RAP_k + REPB_k + D20 + FD + FM + H + \varepsilon \quad (\text{Éq. 13})$$

avec  $A$  l'année de mise en terre de la plantation  $k$ ,  $R$  la richesse spécifique de la plantation  $k$ ,  $RAP$  le ratio aire/périmètre de la plantation  $k$ ,  $REPB$  le ratio d'EPB/autres essences de la plantation  $k$ ,  $D20$  la défoliation du paysage autour des plantations évaluées en 2020,  $FD$  la proportion de forêts défoliées dans le paysage (mixte et résineuse),  $FM$  la proportion de forêts mixtes et  $H$  la proportion de forêts ayant une hauteur supérieure ou égale à 6,4 m et  $\varepsilon$  l'erreur résiduelle.

Les modèles ont ensuite été comparés par AIC et le poids des AIC de chaque modèle a été calculé (Éq. 14; Burnham & Anderson, 2004).

$$\omega_i(AIC) = \frac{\exp(-\frac{\Delta_i(AIC)}{2})}{\sum_{r=1}^R \exp(-\frac{\Delta_r(AIC)}{2})} \quad (\text{Éq. 14})$$

avec  $\omega_i(AIC)$  le poids Akaike du modèle  $i$ ,  $\Delta_i(AIC)$  la différence relative entre le meilleur modèle (qui a un  $\Delta_i AIC$  de 0) et les autres modèles à l'étude.

### 3. RÉSULTATS

#### *3.1 Effet de l'arrosage et de l'essence*

Un effet significatif de l'interaction entre le traitement et l'essence sur la proportion de plants dans une placette-échantillon ayant une défoliation cumulative en 2020 (légère, modérée ou sévère) est observé ( $p < 0,0001$ , tableau 1). Notre analyse révèle une différence significative entre EPO-arrosé et EPO-témoin, mais aucune différence n'a été relevée entre les traitements pour l'épinette blanche (Fig. 3).

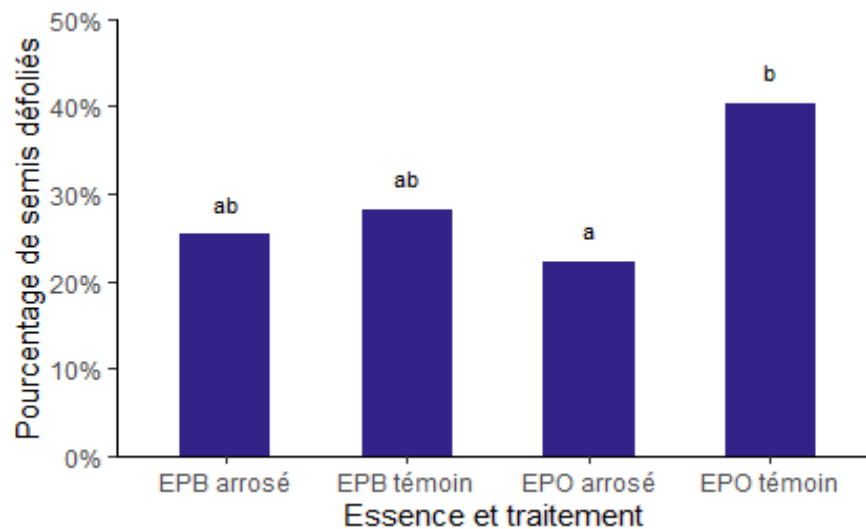
L'analyse sur la croissance en hauteur dans les placettes permanentes a montré un effet significatif de la hauteur initiale du plant en 2016 (tableau 1;  $p = 0,0131$ ) et un effet significatif de l'essence montrant que l'épinette blanche et l'épinette de Norvège ne poussent pas à la même vitesse (tableau 1;  $p = 0,0360$ ). Aucun effet du traitement d'arrosage, en effet simple ou croisé, n'a été observé.

L'analyse sur la proportion de tiges mortes (tableau 1) montre un effet hautement significatif de l'essence ( $p < 0,0001$ ) et un effet significatif de l'interaction entre le traitement d'arrosage et l'essence ( $p = 0,0075$ ). Les tests de comparaisons multiples ont montré une différence significative entre l'épinette blanche et l'épinette de Norvège lorsqu'elles sont arrosées avec du Btk (figure 4). Aucune différence entre les traitements pour une même essence n'est observée (c.-à-d. épinette blanche arrosée vs témoin et épinette de Norvège arrosée vs témoin).

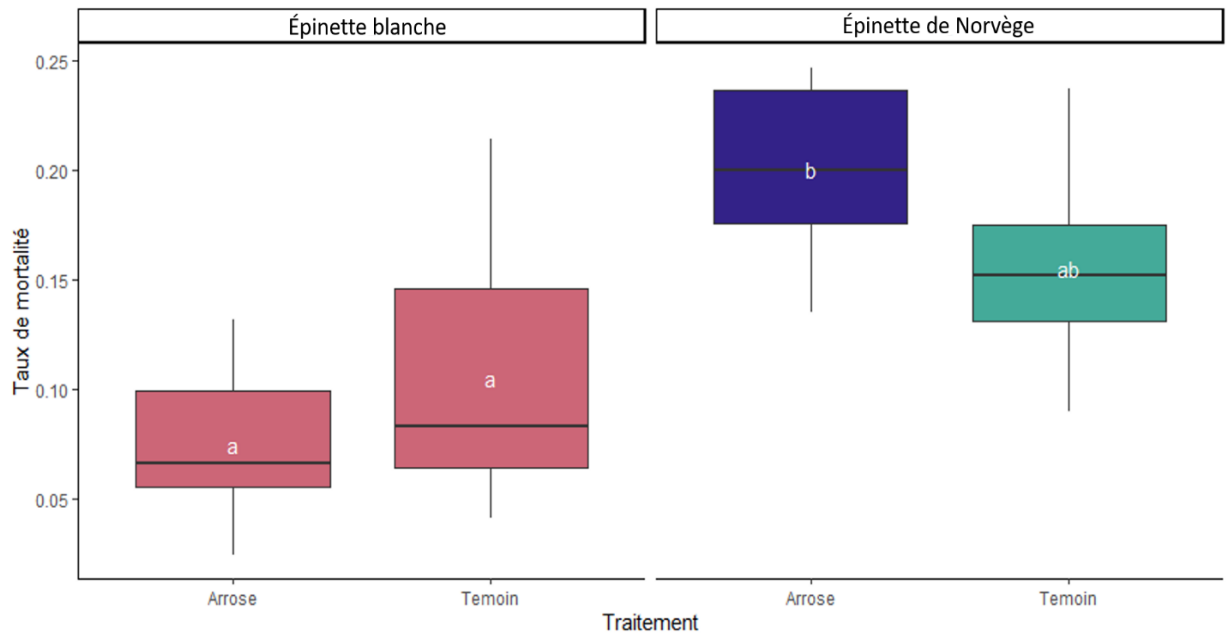
Nos résultats montrent qu'après 5 années, la probabilité de survie des épinettes de Norvège est moins grande que la probabilité de survie des épinettes blanches (figure 5).

**Tableau 1** Valeurs de chi2 (valeurs de p entre parenthèses) pour les analyses de variance de type III au niveau des placettes permanentes (valeurs en **gras** = significatif à un seuil d'erreur de 0,05, en *italique* = significatif à un seuil d'erreur de 0,10)

Source de variation	dl	Défoliation	Croissance	Mortalité	Survie
Ordonnée à l'origine	1	<i>3,5280</i> (0,0603)	<b>228,1479</b> ( <b>&lt; 0,0001</b> )	<b>6,1042</b> ( <b>0,0135</b> )	–
Traitement	1	2,3544 (0,1249)	0,1104 (0,7397)	2,6613 (0,1028)	1,138 (0,2900)
Essence	1	0,9283 (0,3353)	<b>4,3975</b> ( <b>0,0360</b> )	<b>17,6148</b> ( <b>&lt; 0,0001</b> )	<b>9,160</b> ( <b>0,0025</b> )
Traitement*Essence	1	<b>43,5347</b> ( <b>&lt; 0,0001</b> )	0,4258 (0,5141)	<b>7,1376</b> ( <b>0,0076</b> )	–
Compétition	1	–	0,3048 (0,5809)	0,1265 (0,7221)	–
Hauteur 2016	1	–	<b>6,1648</b> ( <b>0,0131</b> )	–	0,558 (0,4600)

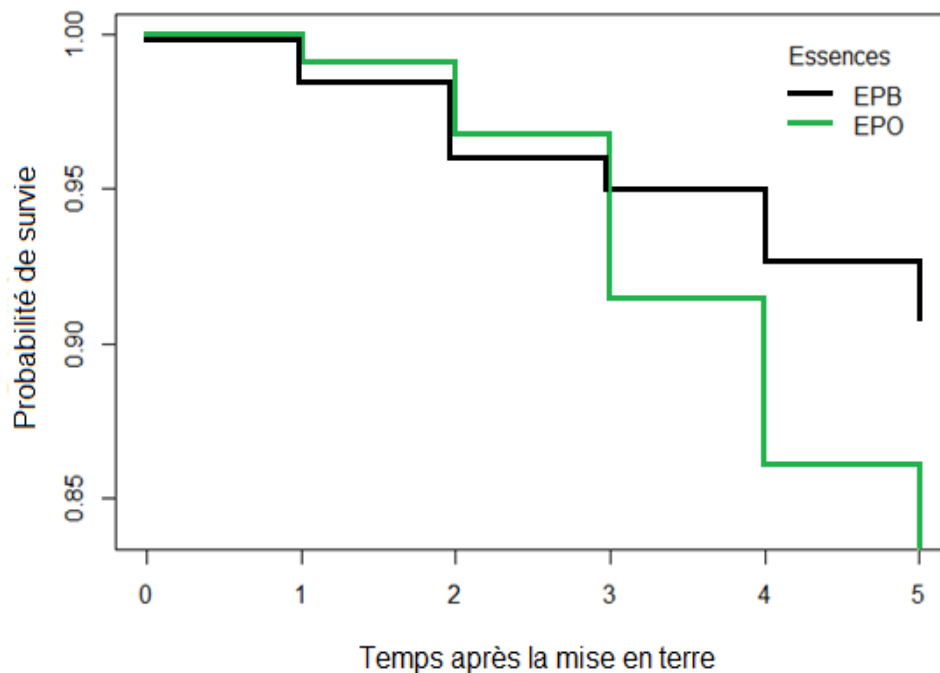


**Figure 3.** Pourcentage de plants présentant de la défoliation (légère, modérée et élevée) en fonction de l'essence et du traitement (EPB : épinette blanche, EPO : épinette de Norvège).



**Figure 4.** Taux de mortalité des plants dans les placettes permanentes en fonction du traitement et de l'essence avec médiane et quartiles. Les lettres montrent le résultat du test de comparaisons multiples.

Les effets du traitement et de la hauteur des plants en 2016 sur l'évolution de la mortalité des plants individuels sont non significatifs (tableau 1;  $p = 0,617$  et  $p = 0,593$  respectivement). Toutefois, la probabilité de survie des plants d'épinette blanche décroît moins rapidement que celle des plants d'épinette de Norvège (figure 5;  $p < 0,0001$ ).



**Figure 5.** Probabilité de survie des individus en fonction du temps en nombre d'années depuis la plantation pour chaque essence étudiée (EPB : épinette blanche, EPO : épinette de Norvège). Analyse de survie par régression de Cox.

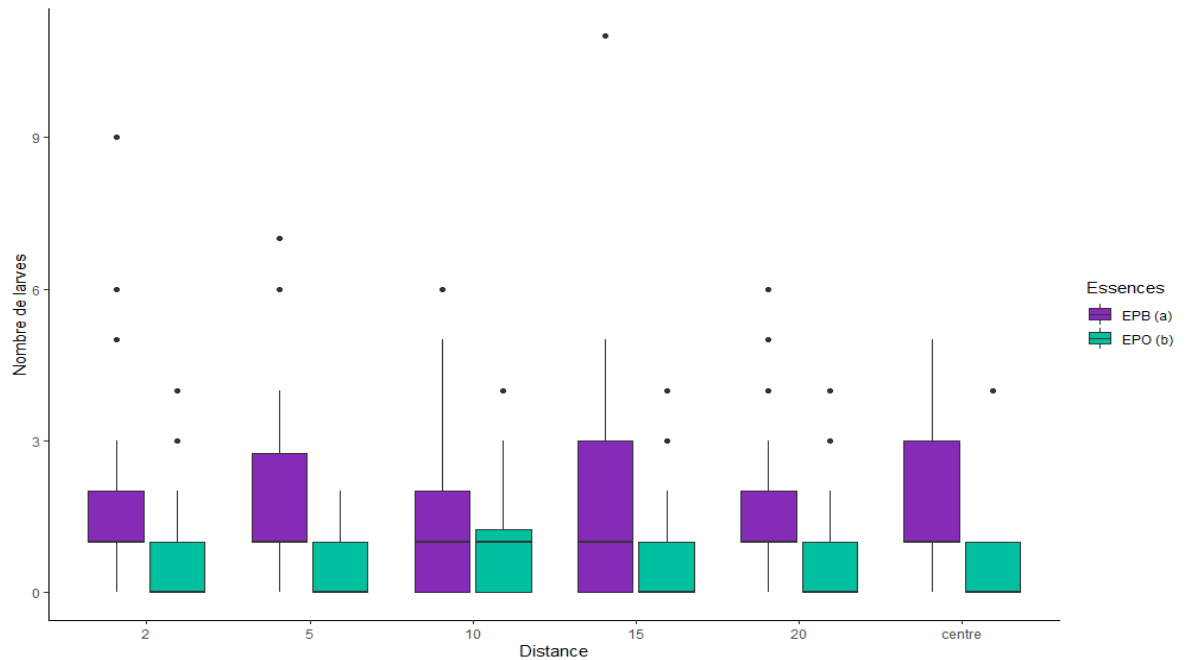
### 3.2 Effet de la distance à la bordure

On observe un effet significatif de l'essence sur le nombre de larves trouvées dans les échantillons de branche ( $p = 0,01847$ , tableau 2), avec un nombre plus élevé sur l'épinette blanche que sur l'épinette de Norvège (figure 5). Cependant, aucune différence significative n'a été relevée pour la distance à la bordure ni pour l'orientation des transects (tableau 2;  $p = 0,9222$  et  $p = 0,1374$ ). Aucune différence significative n'a été relevée pour la défoliation au niveau du plant et la défoliation de l'année en cours sur l'échantillon de branche (tableau 2). Notons toutefois qu'une analyse a permis d'observer un effet significatif du nombre de larves trouvées dans l'échantillon de branche sur la présence de défoliation de l'année en cours évalué sur le même échantillon (Éq. 10;  $p < 0,0001$ ).



**Tableau 2.** Résultats des analyses de variance effectuées sur le nombre de larves par branche, sur la défoliation du plant et sur la défoliation de l'année en cours de l'échantillon de branche (valeurs en **gras** = significatif à un seuil d'erreur < 0,05) Éq. 8 à 10.

Source de variation	dl	Nb de larves (chi <sup>2</sup> (p))	Défoliation plant (chi <sup>2</sup> (p))	Défoliation n (chi <sup>2</sup> (p))
Ordonnée à l'origine	1	<b>19,0764</b> ( <b>&lt; 0,0001</b> )	<b>1.69460</b> ( <b>&lt; 0,0001</b> )	<b>2.6027</b> ( <b>&lt; 0,0001</b> )
Distance	5	1,4194 (0,9222)	3,7829 (0,5811)	5,6858 (0,3380)
Orientation	3	5,5212 (0,1374)		
Essence	1	<b>5,5512</b> ( <b>0,0185</b> )	0,0289 (0,8651)	0,7886 (0,3745)
Distance*Orientation	12	11,9400 (0,4505)		
Distance*Essence	5	2,8436 (0,7241)	4,9282 (0,4247)	7,9352 (0,1598)
Orientation*Essence	3	2,3486 (0,5033)		
Distance*Orientation*Essence	12	12,3627 (0,4170)		



**Figure 6.** Nombre de larves de TBE (y) dans les échantillons de branches prélevées à différentes distances de la bordure forestière (x) pour les épinettes de Norvège (EPO) et les épinettes blanches (EPB) avec médiane et quartiles.

### 3.3 Effet des caractéristiques du paysage et des plantations

Les modèles linéaires explicatifs appliqués pour chaque stade de défoliation de l'épinette blanche (nulle, trace, légère, modérée, forte) ont été testés (tableau 3) et dans le cas de la défoliation nulle, les modèles Paysage et Plantation+Paysage possèdent un AIC très proche, et un poids identique. Le modèle le plus parcimonieux (c.-à-d. avec le nombre de covariables le plus faible) a donc été retenu. Il s'avère donc que le modèle contenant les caractéristiques du paysage s'avère le meilleur pour expliquer les niveaux de défoliation nulle et légère, alors que les modèles avec les variables à l'échelle de la plantation et du paysage sont ceux avec l'AIC le plus faible pour les autres niveaux de défoliation.

**Tableau 3.** Sélection du meilleur modèle explicatif de la défoliation par la TBE dans les plantations, basée sur le critère d'information d'Akaike (AIC), la différence avec l'AIC le plus faible ( $\Delta AIC$ ) et le poids d'AIC ( $\omega_i$ ) pour chacun des modèles. Le modèle retenu est marqué en **gras**.

Défoliation	Modèles	AIC	$\Delta AIC$	$\omega_i$
<b>Nulle</b>	Plantation	-125,809	3,605	0,076
	<b>Paysage</b>	<b>-129,412</b>	<b>0,001</b>	<b>0,462</b>
	Plantation+Paysage	-129,414	0,000	0,462
<b>Trace</b>	Plantation	-14,970	23,670	0
	Paysage	-14,961	23,678	0
	<b>Plantation+Paysage</b>	<b>-38,639</b>	<b>0,000</b>	<b>1</b>
<b>Légère</b>	Plantation	-30,856	8,946	0,011
	<b>Paysage</b>	<b>-39,802</b>	<b>0,000</b>	<b>0,943</b>
	Plantation+Paysage	-33,783	6,019	0,046
<b>Modérée et élevée</b>	Plantation	-74,884	4,753	0,074
	<b>Paysage</b>	<b>-79,636</b>	<b>0,000</b>	<b>0,801</b>
	Plantation+paysage	-75,923	3,714	0,125

Le tableau 4 présente les résultats obtenus pour chacun des meilleurs modèles identifiés au tableau 3 (c.-à-d. le modèle avec l'AIC le plus faible). Le stocking de EPB-nulle est significativement plus grand quand la proportion de peuplements mixtes est élevée dans l'environnement immédiat de la plantation (Tableau 4; pente = 0,0058;  $p = 0,0031$ ). Le stocking des EPB-trace est significativement plus élevé lorsque les plantations sont jeunes (Tableau 4; pente = 0,0381;  $p = 0,0045$ ). Le stocking des plants avec des traces de défoliation est significativement moins élevé lorsque le ratio aire : périmètre est le plus grand (Tableau 4; pente = -10,3579;  $p = 0,0074$ ). Le stocking des plants avec des traces de défoliation est

significativement plus élevé lorsque la proportion de peuplement mixte est grande (Tableau 4; pente = 0,9548;  $p = 0,0008$ ). Le stocking des EPB-légère est significativement plus élevé lorsque la proportion de peuplements défoliés (résineux et mixtes) est grande (Tableau 4; pente = 1,5497;  $p = 0,00782$ ). Pour le stocking EPB-moderée/élevée, un effet significatif de la proportion de forêts défoliées dans le paysage a été relevé (Tableau 4; pente = 0,6662;  $p = 0,0416$ ).

**Tableau 4.** Valeurs des coefficients de pente partielle (erreur-type entre parenthèses) des différentes variables des meilleurs modèles expliquant la variation du coefficient de stocking de l'épinette blanche. Les coefficients sont mis en **gras** si  $p \leq 0.05$ . Le nombre de degrés de liberté (dl) de l'erreur est de 22 pour les variables à l'échelle de la plantation et du paysage (trace, modérée et élevée) et de 31 pour le modèle avec des variables à l'échelle du paysage uniquement (nulle et légère).

		DÉFOLIATION				
	Source de variation	dl	Nulle	Trace	Légère	Modérée et élevée
PLANTATION	Ordonnée à l'origine	1	-0,1681 (0,1576)	-0,4666 (0,6653)	<b>-1,1469</b> <b>(0,5472)</b>	-0,5262 (0,3147)
	Année	6	–	<b>0,0381</b> <b>(0,0122)</b>	–	
	Richesse	1	–	-0,0088 (0,0257)	–	
	Ratio aire/périmètre	1	–	<b>-10,3579</b> <b>(3,5777)</b>	–	
	Ratio EPB/Autres	1	–	0,0312 (0,0543)	–	
PAYSAGE	Défoliation	1	0,0058 (0,0136)	-0,0562 (0,0584)	-0,0127 (0,0472)	0,0211 (0,0271)
	Proportion défoliation	1	0,2220 (1,1570)	1,0892 (0,6945)	<b>1,5497</b> <b>(0,5449)</b>	<b>0,6662</b> <b>(0,3133)</b>
	Proportion Mixte	1	<b>0,1653</b> <b>(0,0515)</b>	<b>0,9548</b> <b>(0,2531)</b>	0,1086 (0,1789)	0,0111 (0,1029)
	Proportion hauteur > 6,4 m	1	-0,0738 (0,0598)	-0,4656 (0,2842)	-0,1753 (0,2076)	-0,0747 (0,1194)

La figure 7 illustre la relation entre le stocking et chaque variable indépendante en utilisant une régression partielle. Cela consiste à tracer, d'une part, les résidus de la variable dépendante après avoir pris en compte toutes les autres covariables (sauf celle d'intérêt), et d'autre part, les résidus de la variable d'intérêt après avoir pris en compte ces mêmes covariables. La pente de ce graphique correspond à celle obtenue par la régression linéaire

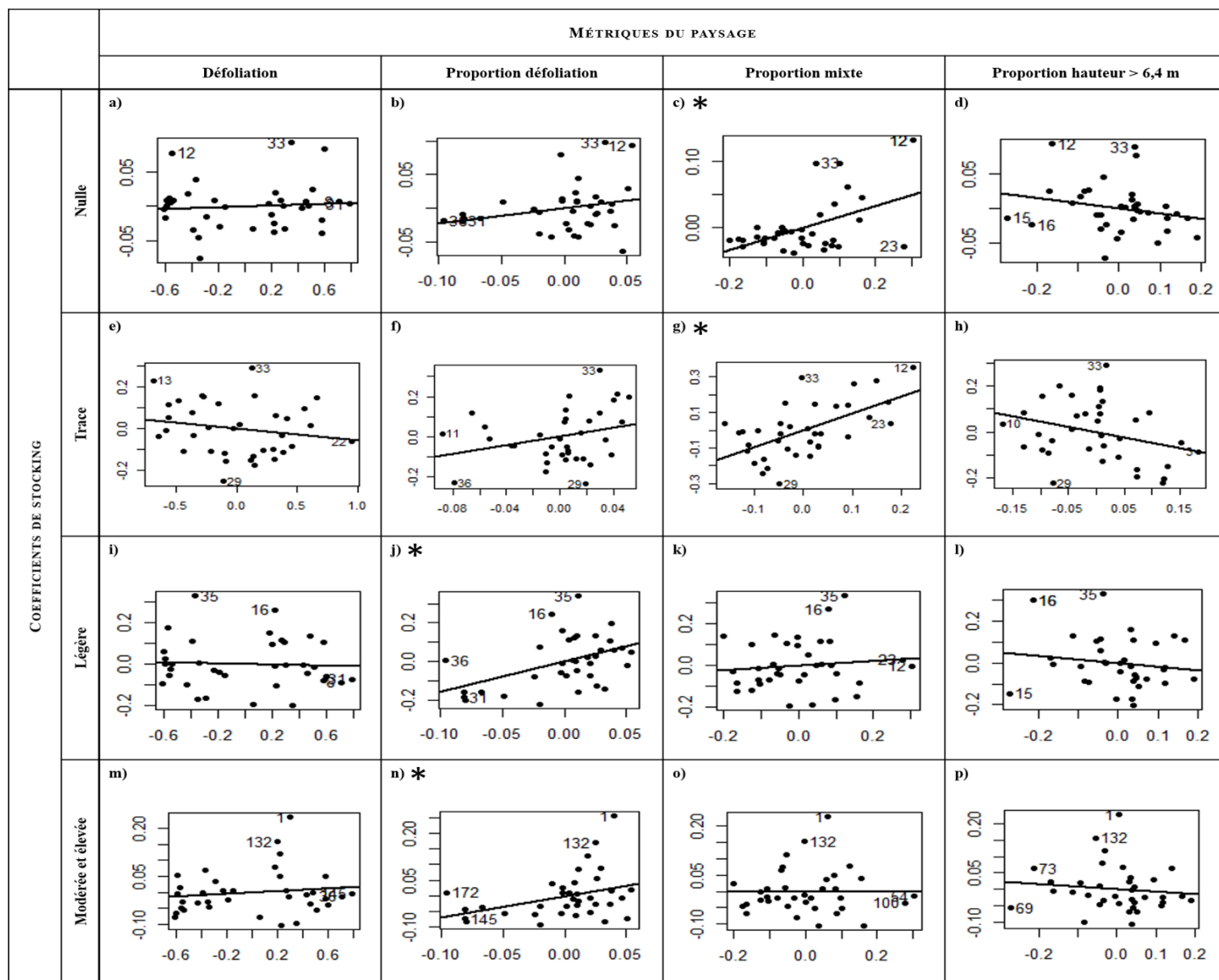
multiple. Cependant, ce graphique met en évidence la relation entre le stocking et la variable d'intérêt, tout en maintenant l'effet des autres covariables constant.

Il appert alors que le stocking des épinettes blanches non défoliées (EPB-nulle) reste relativement stable selon la sévérité de la défoliation dans le paysage avec une très légère augmentation. Le stocking EPB-nulle augmente de façon plus marquée avec la proportion de forêts défoliées (mixtes et résineuses) et augmente de façon significative avec la proportion de forêts mixtes. Le stocking EPB-nulle diminue avec la proportion de hauteur  $> 6,4$  m.

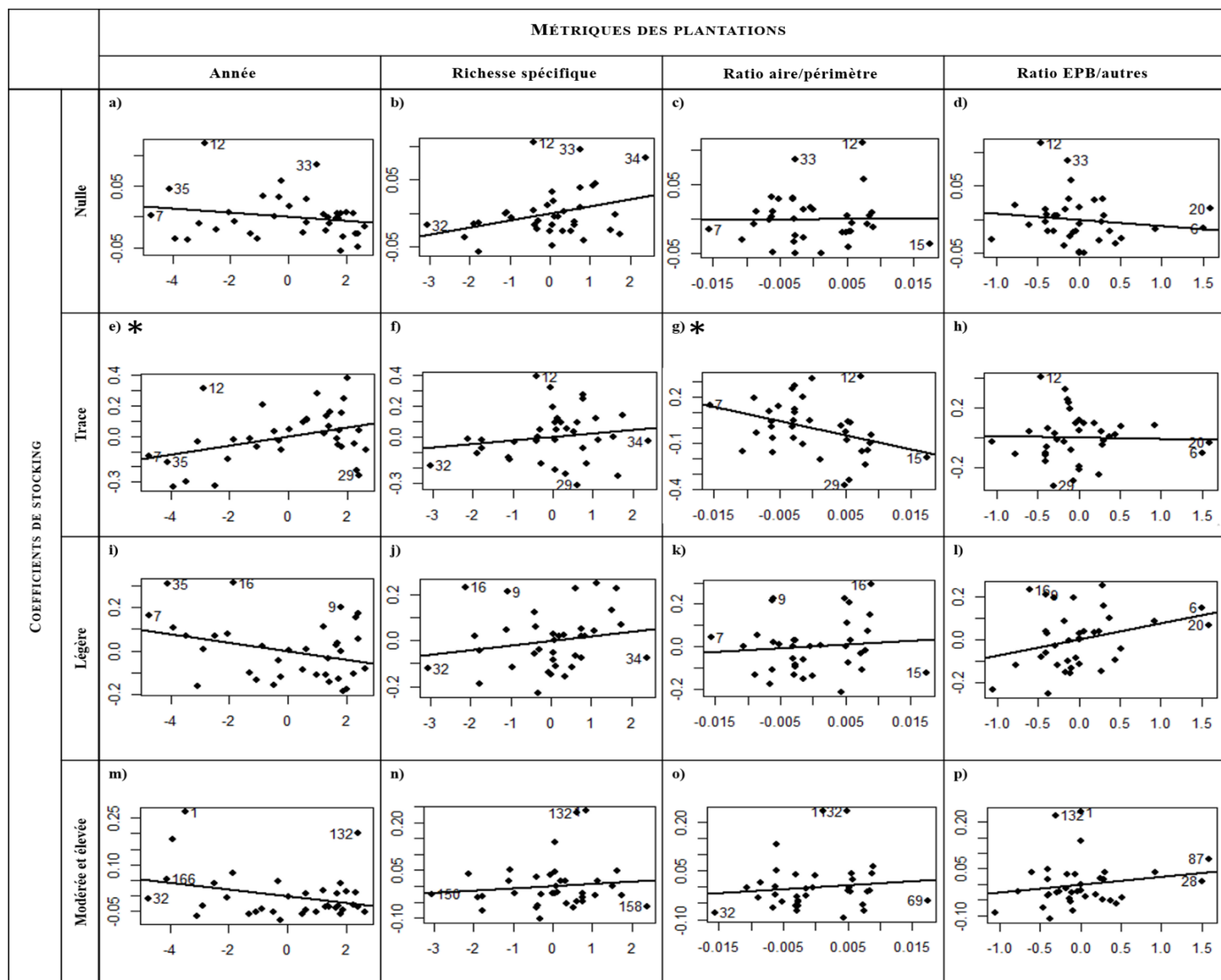
Pour le stocking des épinettes blanches avec trace de défoliation par la TBE (EPB-trace), on peut voir à la figure 7 que le stocking diminue légèrement avec la sévérité de défoliation dans le paysage et augmente légèrement avec la proportion de forêts défoliées dans le paysage et avec la proportion de hauteur de la forêt excédant 6,4 m. Tout comme pour le stocking EPB-nulle, l'effet de la proportion de forêts mixtes dans le paysage est significatif. À la figure 8, on peut voir que le stocking EPB-trace augmente significativement avec l'année des plantations et diminue significativement avec le ratio aire-périmètre de la plantation. On peut voir que le stocking diminue très légèrement avec la richesse spécifique dans la plantation et augmente légèrement avec le ratio EPB-autres observé dans les plantations.

Le stocking des épinettes blanches légèrement défoliées par la TBE (EPB-légère) diminue très légèrement avec la défoliation du paysage, augmente significativement avec la proportion de forêts défoliées, augmente légèrement avec la proportion de forêts mixtes et diminue légèrement avec la proportion de forêts de plus de 6,4 m.

Le stocking des épinettes blanches modérément défoliées par la TBE (EPB-moderée et élevée) augmente légèrement avec la défoliation du paysage, augmente significativement avec la proportion de forêts défoliées, reste stable avec la proportion de forêts mixtes et diminue légèrement avec la proportion de forêts de plus de 6,4 m.



**Figure 7.** Variations dans les coefficients de stocking en (y) selon les caractéristiques du paysage en (x). Régressions partielles pour les modèles comprenant les caractéristiques du paysage. Chaque valeur individuelle correspond à une plantation visitée. Les relations significatives sont marquées d'un astérisque (\*).



**Figure 8.** Variations dans les coefficients de stocking en (y) selon les caractéristiques des plantations en (x). Régressions partielles pour les modèles comprenant les caractéristiques des plantations. Chaque valeur individuelle correspond à une plantation visitée. Les relations significatives sont marquées d'un astérisque (\*).



## 4. DISCUSSION

Globalement, les résultats obtenus montrent que les plants d'épinettes blanches et d'épinettes de Norvège ne sont pas infestés ni défoliés de la même façon par la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Toutefois, l'arrosage au Btk ne semble pas avoir d'effet significatif sur le pourcentage de plants d'épinette blanche défoliée, mais semble réduire le pourcentage de plants défoliés chez l'épinette de Norvège. Pour des deux essence aucun effet du Btk sur la croissance et la mortalité des plants n'a été relevé. Ces éléments répondent au premier objectif (i). Nos résultats ont montré que la distance à la bordure forestière ne semblait pas affecter l'abondance de larves de TBE ni la présence de défoliation sur les échantillons de plants d'épinette, ce qui signifie qu'il n'y aurait pas d'effet de la bordure sur la l'abondance de larves et de défoliation sur les plants (objectif (ii)). Finalement, la présence de défoliation dans une plantation serait influencée par plusieurs facteurs associés au paysage environnant, mais aussi par certaines caractéristiques de la plantation elle-même (objectif (iii)). Nous aborderons dans un premier temps comment le Btk et l'essence influencent la défoliation des plants par la TBE et ensuite l'effet de la distance à la bordure sur l'infestation des plants en plantation. Finalement nous aborderons l'effet de certaines caractéristiques des plantations et du paysage sur la défoliation des jeunes arbres.

### *4.1 Effet du Btk et de l'essence*

Un effet de l'arrosage annuel au Btk sur la présence de défoliation chez l'épinette de Norvège a été relevé, mais aucun effet significatif ne l'a été sur la mortalité et la croissance des plants. Le Btk est pourtant régulièrement utilisé par pulvérisation aérienne sur certaines parcelles de forêts affectées en période d'épidémie de TBE et il a été démontré que son effet est significatif sur la croissance et la survie des arbres de peuplements matures (Bauce et coll., 2004; Fuentealba et coll., 2015, 2023). Le Btk serait particulièrement efficace sur le sapin baumier, mais son effet sur l'épinette blanche est moins clair. En effet, certaines études ont montré que le Btk ne réduisait pas la mortalité de l'épinette blanche (Magnussen et coll., 2005), en partie à cause des concentrations élevées de tanins chez l'épinette blanche, qui

contribuerait à rendre le traitement moins efficace (Carisey et coll., 2004). Une étude de Fuentealba et coll. (2023) a montré que la mortalité des larves était significativement plus faible sur l'épinette blanche que sur le sapin baumier lorsqu'un traitement au Btk était appliqué. Les auteurs justifient l'application de Btk dans les peuplements mixtes, puisqu'elle offre une bonne protection pour le sapin baumier. Similairement, Fournier et coll. (2010) ont montré qu'après 9 ans, le volume total sauvegardé grâce à l'application aérienne de Btk a été estimé à  $40,5 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ . La différence d'accroissement volumétrique annuel entre les parcelles protégées et non protégées de forêt mixte était de  $20 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ , et la différence de mortalité périodique était de  $20,5 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ . Peu d'études ont été publiées sur l'effet du Btk sur les épinettes de Norvège, mais il est possible que le constat soit similaire à celui de l'épinette blanche. Ainsi, bien que le Btk démontre une efficacité économique et écologique notable dans les peuplements mixtes, son impact reste variable selon les espèces, nécessitant des recherches supplémentaires pour optimiser son utilisation dans les écosystèmes forestiers.

Peu de défoliation a été observée dans les plantations du Bas-Saint-Laurent pendant les 8 premières années de l'épidémie ayant débuté vers 2012. Cela pourrait signifier que l'abondance de larves de TBE dans les jeunes plants était trop faible pour voir un effet significatif de la pulvérisation au Btk. La sensibilité des arbres à la TBE varie selon leur âge et leur contexte de croissance, influençant les stratégies de gestion lors des épidémies. On sait que les arbres plus jeunes sont moins affectés par la TBE, ce qui peut expliquer que peu de défoliation ait été observée dans nos placettes-échantillon. Piene (1991) concluait son étude par le fait que les jeunes épinettes blanches vigoureuses étaient relativement insensibles à la défoliation par la TBE, même lors d'épidémies sévères. D'autres études ont souligné le faible impact de la TBE sur les jeunes plants (MacLean, 1980; Yataco et coll., 2024). Ces éléments pourraient expliquer pourquoi peu de défoliation a été observée malgré la présence de quelques larves sur les plants échantillonnés. La concentration en trans-4-thujanol étant 200 fois plus élevée chez les jeunes épinettes de 10 ans et moins que dans les arbres de 120 ans, leur offrant une bonne protection contre l'herbivorie, même si les arbres matures ont des concentrations plus élevées d'autres composés défensifs (Blažytė-Čereškienė et coll., 2016). Les jeunes plants ont également davantage de chlorophylle, ce qui pourrait rendre leur

croissance plus efficace malgré une défoliation substantielle (Kennedy et coll., 2006). Rappelons que globalement les niveaux de défoliation et d'infestation observés étaient très faibles. Les plants d'épinettes blanches ne semblent pas nécessiter de traitement au Btk lors d'épidémies. Un traitement pourrait s'avérer efficace dans un contexte d'épidémie sévère, ou lorsque la régénération de sapin baumier est présente en quantité importante. Ainsi, les jeunes épinettes, en plantation ou sous couvert forestier, semblent peu affectées par la défoliation causée par la TBE, rendant l'application de traitements comme le Btk souvent superflue.

Il est possible que la synchronisation de l'arrosage avec le débourrement des bourgeons n'ait pas toujours été optimale au fil des ans, ce qui aurait pu contribuer à la faible efficacité du traitement. Bien que certaines études aient démontré que la pulvérisation sur des bourgeons fermés se révélerait tout autant efficace que sur des bourgeons pleinement ouverts (Bauce et coll., 2004), si la plupart des bourgeons étaient recouverts lors de la pulvérisation alors des larves auraient pu survivre soit parce que le Btk ne les a pas rejoints, soit parce qu'elles ont consommé des doses non mortelles. Cette hypothèse, également avancée par Fuentealba et coll. (2023) et Carisey et coll. (2004), expliquerait en partie pourquoi l'application du Btk est moins efficace sur l'épinette blanche pour laquelle la majorité des gaines des bourgeons sont encore présentes lors de la première application.

Nos résultats suggèrent que les espèces étudiées réagissent différemment aux épidémies de TBE, ce qui se manifeste dans la défoliation, la croissance et la mortalité des plants. Il semble y avoir plus de larves dans les épinettes blanches (figure 6), mais, en parallèle, la défoliation était significativement plus grande chez les épinettes de Norvège. Puisque les épinettes de Norvège sont introduites sur le territoire, elles pourraient être plus fragiles face aux épidémies de TBE étant donné que la TBE n'est pas un ravageur retrouvé en Scandinavie. Cela pourrait expliquer pourquoi un effet du Btk a uniquement été relevé sur la présence de défoliation de l'épinette de Norvège. Selon les données du MFFP (2018), 56 % des plantations d'épinettes de Norvège visitées étaient affectées par la TBE, comparativement à 37 % des plantations d'épinette blanche et 36 % des plantations d'épinette noire. En 2022, c'était 58,3 % des plantations d'épinettes de Norvège visitées qui

étaient impactées, contre 48 % pour l'épinette noire et 60 % pour l'épinette blanche (MRNF, 2022). Le feuillage des épinettes de Norvège pourrait être davantage impacté par la TBE que celui des épinettes blanches, étant donné que l'épinette blanche est reconnue pour avoir une plus grande densité foliaire et une meilleure capacité à régénérer leur feuillage grâce à la production de bourgeons latents ou adventifs, même après une défoliation sévère (Piene, 2003), ce mécanisme pourrait moins s'exprimer chez l'épinette de Norvège. De plus, l'épinette de Norvège a généralement un débourrement de ses bourgeons plus tardif que l'épinette blanche, ce qui pourrait influencer sa capacité de croître efficacement en début de saison avant que les larves aient la capacité de consommer la totalité des nouvelles aiguilles. Cette caractéristique permet à l'épinette blanche de tolérer une plus grande quantité de larves sans subir de perte significative de feuillage. La phénologie des essences pourrait également expliquer pourquoi l'épinette blanche présentait davantage de larves. L'épinette blanche présente généralement un débourrement des bourgeons plus précoce que l'épinette de Norvège (Marquis et coll., 2020; Pike et coll., 2017). Sa plus grande sensibilité à la photopériode, comparativement à l'épinette de Norvège, pourrait limiter un débourrement prématuré dans le contexte du réchauffement climatique (Marquis et coll., 2020). En effet, la défoliation causée par la TBE peut précéder le développement des bourgeons de l'épinette blanche de 3,5 jours. Cette stratégie peut permettre à l'arbre de croître avant que les larves n'atteignent leur stade mature et qu'elles ne déciment complètement les nouvelles pousses. En effet, si les bourgeons ouvrent alors que les larves sont encore petites, elles ne sont pas en mesure de consommer l'ensemble des aiguilles permettant une période de croissance ou le bourgeon peut croître pendant que la larve n'a pas la capacité de complètement le défolier. Ce court avantage de temps permet à l'arbre de croître malgré la défoliation parfois totale du bourgeon engendrée par les larves matures. Ces observations suggèrent que les caractéristiques de chaque essence, notamment la densité du feuillage, la capacité de régénération et la phénologie, viennent influencer leur vulnérabilité à la TBE.

La localisation des plantations et les caractéristiques du site jouent un rôle déterminant dans la croissance des jeunes arbres, en particulier dans un contexte de reboisement en période d'épidémie. En effet, les plantations d'épinette de Norvège choisies pour cette étude

étaient regroupées dans un même secteur (figure 2), ce qui a pu influencer les résultats obtenus. Un facteur important de la croissance en hauteur des jeunes plantations serait relié à l'effet de l'histoire locale du peuplement et à l'effet du site. En effet, la structure du peuplement, façonnée par les pratiques sylvicoles passées, affecte la sensibilité à la défoliation causée par la tordeuse. Les peuplements à étages multiples et récoltés de façon sélective sont plus vulnérables, tandis que les peuplements jeunes et éclaircis et les zones non récoltées ont une plus grande résilience (Maclauchlan & Brooks, 2009). La qualité du site a un impact sur la défoliation du sapin baumier, les sites humides et riches en nutriments enregistrant 19 % de défoliation en plus par rapport aux sites humides et pauvres en nutriments (MacKinnon & MacLean, 2004). Les sites sélectionnés pour la présente étude ont été récoltés dans leur ensemble et ont subi un déblaiement pour être replantés de façon monospécifique en 2016.

La vulnérabilité des arbres face aux épidémies de TBE est influencée par une combinaison de facteurs climatiques, édaphiques et biologiques, modulant leur croissance et leur survie. Plusieurs facteurs environnementaux peuvent influencer la croissance des épinettes de Norvège : un sol bien drainé aura tendance à réduire la croissance des pousses d'épinette de Norvège, alors que de fortes températures et des teneurs élevées en azote ont tendance à augmenter la croissance (Karlsson et coll., 2023; Subedi et coll., 2023). Selon nos résultats, la hauteur des plants lors de la mise en terre influençait la croissance observée lors des 5 années subséquentes, mais n'influencerait pas la probabilité de survie des individus. Comme il est possible de l'observer sur la figure 5, les épinettes de Norvège ont une probabilité de survie inférieure aux épinettes blanches à partir de la 3<sup>e</sup> année après la mise en terre, et cet écart se creuse jusqu'à la 5<sup>e</sup> année de l'analyse. Ces résultats suggèrent que, malgré sa forte croissance, l'épinette de Norvège n'offre pas d'avantages significatifs en contexte de reboisement pendant des périodes épidémiques.

L'ampleur de l'impact de la TBE sur la mortalité de l'épinette blanche varie selon les études. Dans le nord du Wisconsin, l'épinette blanche a enregistré un taux de mortalité de 49 à 60 %, contre 0 % pour le sapin baumier (Corona et coll., 2022), alors que dans le bassin

versant de la rivière des Outaouais au Québec, la mortalité de l'épinette blanche a atteint 52 % après une épidémie, tandis que celle du sapin baumier s'élevait à 91 % (Blais, 1981). Une analyse du temps de survie de l'épinette blanche pendant la défoliation par la TBE a révélé que le risque de mortalité augmentait avec le stress lié à la défoliation, tandis que la classe de cime (soit: dominant, co-dominant, intermédiaire et dominé) et les caractéristiques du peuplement constituaient des prédicteurs significatifs (Magnussen et coll., 2005). Comme mentionné plus haut, le sapin baumier est le plus vulnérable à la mortalité induite par la TBE, tandis que la présence de l'épinette noire serait associée à une réduction du risque de mortalité (McNie et coll., 2023). De plus, la mortalité des arbres augmente avec l'indice d'humidité climatique et diminue avec des températures moins froides (Zhang et coll., 2014). Les conditions du sol influencent la vulnérabilité de l'épinette blanche, avec des taux de mortalité variant de 10 à 52 % selon la texture et le drainage des sols (Archambault et coll., 1990). Cette étude d'Archambault a déterminé les classes de vulnérabilité élevées pour l'épinette blanche qui correspondent aux combinaisons de sols ayant un drainage imparfait ou mauvais, combiné avec un sol de texture fine. Le moment du débourrement des bourgeons joue également un rôle dans la sensibilité, le débourrement plus tardif et la croissance rapide de l'épinette blanche ayant tendance à réduire les dommages par rapport au sapin baumier (Nealis & Régnière, 2004).

Ces résultats confirment que les différences entre les essences et les conditions du milieu jouent un rôle clé dans la défoliation et la mortalité causées par la TBE. L'efficacité du Btk n'est pas remise en cause, mais son application sur de jeunes plantations d'épinettes lors d'une épidémie modérée ne semble pas offrir de bénéfice marqué. Toutefois, la présence de TBE était somme toute faible dans nos plantations et les dommages étaient tout au plus légers. Un suivi des variations de la défoliation des jeunes peuplements du Bas-Saint-Laurent et de la Côte-Nord lors de la prochaine épidémie permettrait de mieux comprendre les seuils d'infestation permettant de justifier l'application de Btk dans de jeunes plantations d'épinette.

## ***4.2 Effet de la distance à la bordure***

L'étude des mécanismes d'infestation et de défoliation en bordure des plantations est essentielle pour mieux comprendre la dynamique de la TBE dans différents contextes écologiques. Contrairement à l'hypothèse de départ, il n'y a pas plus de larves en bordure de la plantation. Ce résultat corrobore ceux obtenus par Lavoie et coll. (2019) qui n'avaient relevé aucun gradient dans la sévérité de la défoliation le long de transects 50 m (10 m à l'intérieur de la forêt résiduelle et 40 m à l'intérieur de la plantation). Ce résultat pourrait s'expliquer par la forte tolérance des jeunes plants qui, globalement, sont peu défoliés par la TBE, mais qui le sont un peu plus en sous-couvert forestier qu'en plantation ouverte (Yataco et coll., 2024). Ceci, combiné au fait que les niveaux d'infestation observés au cours de la présente étude étaient très faibles, pourrait expliquer pourquoi aucun gradient n'est observé dans nos résultats. Toutefois, l'étude de Lavoie et coll. (2019) était localisée au nord du Lac-Saint-Jean, dans une aire dominée par l'épinette noire, où l'infestation de TBE était plus importante que celle qui a prévalu durant notre étude. La sévérité de la défoliation n'est donc peut-être pas en cause dans ce résultat. L'orientation des transects n'avait pas non plus d'effet sur l'abondance de larve, les vents dominants n'auraient probablement pas d'impact sur la chute des larves dans les plantations. Il est possible que les parcelles de forêt résiduelles laissées autour de certaines plantations aient pu influencer les résultats obtenus. Étant donné que les très jeunes plantations éclaircies n'ont pas de canopée continue lors de leurs premières années, cela limite fortement la possibilité pour les larves de se disperser par la cime. La présence de larve s'expliquerait par des larves remontant les troncs des plants depuis le sol ou alors par la ponte de masse d'œufs directement sur ceux-ci. Le nombre de transects effectué semble suffisant, mais il serait intéressant d'effectuer des transects plus longs pour vérifier si une différence est observable sur de plus grande distance à la bordure. En effet, une distance de quelques dizaines de mètres pourrait ne pas être suffisant pour voir un gradient du nombre de larves présentes, sachant que les papillons femelles tendent à se disperser sur plusieurs km pour pondre sur les arbres hôtes. Possiblement qu'un transect de plus de 50 m permettrait de venir bonifier les informations recueillies par Lavoie et coll. (2019) ainsi que celle de la présente étude. Sachant que les caractéristiques des sites ont des

impacts importants sur la vulnérabilité des arbres à la défoliation (Alfaro et coll., 2001; Bouchard & Auger, 2014), il serait aussi pertinent de procéder à une uniformisation des sites sélectionnés en amont de l'inventaire de larves par transects, comme l'âge et la composition des peuplements voisins ainsi que le niveau de défoliation du paysage. Ceci étant dit, puisque les niveaux d'infestation observés étaient très faibles dans les plantations visitées, il serait pertinent de refaire une étude similaire dans des zones d'infestation plus sévère lors de la prochaine période épidémique. Ces résultats mettent en évidence l'absence de gradient observable à courte distance dans les plantations et suggèrent que des études sur des transects plus longs permettraient d'affiner notre compréhension des facteurs influençant la répartition des larves et la sévérité de la défoliation.

#### ***4.3 Effet des caractéristiques du paysage et des plantations***

La proportion de peuplements mixtes dans le paysage joue un rôle déterminant dans la dynamique de la défoliation par la TBE. Selon nos résultats, plus la proportion de peuplements mixtes est élevée, plus les niveaux de stocking EPB-nulle et EPB-trace augmentent, indiquant qu'une forte proportion de peuplements mixtes tend à réduire l'incidence locale de la TBE. Ce constat est en accord avec les connaissances actuelles et s'explique entre autres par le fait que la présence de feuillus dans le paysage favorise les espèces parasitoïdes et les oiseaux prédateurs de la TBE (Bergeron et coll., 1995; Su et coll., 1996; Bouchard et coll., 2005; E. M. Campbell et coll., 2008; Gray, 2013; Bouchard & Auger, 2014; Régnière, Seehausen, et coll., 2021; Régnière, Thireau, et coll., 2021; Régnière, Saint-Amant, et coll., 2021; Cappuccino et coll., 1998; Quayle et coll., 2003; Baders et coll., 2018). De plus, la méthode de dispersion par « ballooning » implique une incertitude quand au lieu d'Arrivée et un peuplement mixte offre moins de chance pour la TBE de tomber sur une espèce hôte. Bien que les niveaux de mixité nécessaire pour diminuer l'incidence de la TBE dans un peuplement ne sont pas connus précisément, il reste pertinent de favoriser la diversité des espèces d'arbres dans les plans d'aménagement sur le territoire québécois, particulièrement dans un contexte de migration vers le nord des essences, dû aux changements climatiques (Brice et coll., 2020). Ces résultats soulignent l'importance de



réévaluer la pertinence des plantations pures dans les endroits plus vulnérables aux épidémies de TBE. Dans certains cas, il serait être pertinent de mettre en place des plantations mixtes qui auraient le potentiel de limiter les dommages causés par la TBE.

Les caractéristiques des plantations, telles que l'année de plantation et la forme géométrique (ratio aire-périmètre), influencent significativement l'incidence de défoliation par la TBE dans les peuplements. Les plantations plus jeunes (avec une année de mise en terre plus récente) présentaient des niveaux de stocking EPB-trace plus élevés, alors que les niveaux de stocking nul, légère et modérée-élevée semblaient plutôt augmenter avec l'âge des plantations (voir figure 8). La classe de défoliation « EPB-trace » était la plus fréquemment observée dans les plantations visitées, représentant 60% des cas. Elles étaient suivies par des cas de défoliation légère (20 %) et d'absence de défoliation (14 %). En revanche, les défoliations modérées et sévères étaient rares, ne représentant que 5,3 % des observations. La présence de traces de défoliation indique donc une certaine activité de TBE, contrairement à l'absence de défoliation. Cependant, cette défoliation reste très limitée, avec moins de 10 % des aiguilles manquantes sur le plant (voir annexe 1). De plus, une défoliation trace a été attribué aux plants auxquels il manquait une seule aiguille, et ce sans savoir si cette défoliation mineure était réellement causée par la TBE. La défoliation légère quant à elle augmente avec l'âge des plantations. Ces résultats vont dans le sens de ceux obtenus par Lavoie et coll. (2019) selon lesquels la TBE préfère s'attaquer aux plants plus grands (plus de 200 cm) par rapport aux plus petits et vont dans le sens des connaissances actuelles selon lesquelles les jeunes plants sont peu affectés par la TBE (MacLean, 1980; Piene, 1991; Yataco et coll., 2024). En effet, l'étude de (Cotton-Gagnon et coll., 2018) a démontré que la défoliation des jeunes arbres augmente avec leur hauteur.

Les plantations ayant un ratio aire-périmètre élevé, donc une forme plus proche du cercle, présentaient également un stocking EPB-trace plus important. Aucun autre coefficient de stocking ne présentait de tendance prononcée sur ce paramètre. Cela suggère que les plantations de forme circulaire, qui possèdent moins de bordures totales comparées aux formes plus complexes, sont associées à une plus grande abondance d'arbres affichant des

traces de défoliation. Ce constat semble contradictoire avec nos résultats précédents selon lesquels aucun effet de bordure forestière n'a été observé sur la présence de larves ou de défoliation (voir objectif (ii) sur l'effet de la bordure forestière). Il est possible que la complexité de la forme des plantations soit influencée par l'hétérogénéité du paysage tant au niveau des essences, des types de sol et du relief et donc que l'effet observé soit causé par d'autres influences environnementales. Certains facteurs reconnus pour influencer la probabilité de présence de TBE dans les plantations tels que la présence d'essences feuillues, la présence de sapin baumier, les conditions édaphiques et l'exposition au soleil pourraient, par exemple, être en cause ici. De plus amples analyses devraient être menées pour déterminer le mécanisme sous-jacent de ces résultats qui mettent en lumière des interactions complexes entre les caractéristiques des plantations et les facteurs environnementaux. Ces résultats suggèrent la nécessité d'études supplémentaires pour mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à l'effet de la forme et de l'hétérogénéité des paysages sur la défoliation.

Les coefficients de stocking liés aux niveaux de défoliation légère, modérée et élevée des épinettes blanches fournissent des informations clés sur les facteurs influençant la présence de défoliation dans les plantations visitées. Les coefficients de stocking EPB-légère et EPB-modérée/élevée donnent une bonne idée de ce qui influence la défoliation dans les plantations visitées. L'effet de la proportion de forêts résineuses et mixtes dans le paysage est significatif pour ces deux coefficients. Cela signifie que plus la proportion de forêts défoliées est grande autour de la plantation, plus on retrouve de défoliation dans les plantations. Cela va dans le sens des informations disponibles dans la littérature. Plusieurs études suggèrent que la composition des paysages forestiers environnants peut influencer les impacts des épidémies de tordeuses (Bergeron et coll., 1995; Cappuccino et coll., 1998; Kouki et coll., 1997). En effet, il a été démontré que la présence d'arbres hôtes dans le paysage augmente la probabilité de défoliation dans les peuplements (MacLean, 1980; Bergeron et coll., 1995; Alfaro et coll., 2001; Su et coll., 1996; Gray, 2013; Bouchard et coll., 2005; E. M. Campbell et coll., 2008; Bouchard & Auger, 2014; B. Zhang et coll., 2020; MacLean & Clark, 2021). Par exemple, l'étude de Cotton-Gagnon et coll. (2018) a montré

que plus la proportion de sapin baumier est élevée dans le couvert, plus la défoliation de la régénération pré-établie est importante.

Ces résultats soulignent l'importance de la composition forestière environnante, notamment la proportion de conifères et de feuillus, dans l'amplification ou l'atténuation des impacts des épidémies de tordeuse, et mettent en évidence le rôle déterminant du paysage dans la dynamique des infestations.

## 5. CONCLUSION

Cette étude montre que l'épidémie de TBE ayant débuté en 2006 au Québec a eu peu d'effets sur les jeunes plantations du Bas-Saint-Laurent. Contrairement à notre hypothèse de départ, l'effet de l'arrosage au Btk ne s'est pas avéré significatif sur le niveau de défoliation mesuré sur les jeunes arbres. Les jeunes plants échantillonnés semblaient peu défoliés par la TBE. Nos résultats ne justifient pas un arrosage des jeunes plantations d'épinettes dans un contexte d'épidémie tel qu'observé au Bas-Saint-Laurent depuis 2012, mais n'écartent pas la nécessité potentielle de protéger de jeunes plantations dans un autre contexte épidémique. De plus, les résultats ont montré que les plants d'épinette blanche étaient moins défoliés et avaient une meilleure survie que les épinettes de Norvège, ce qui laisse supposer que l'épinette blanche serait une meilleure candidate pour des objectifs de reboisement en contexte d'épidémie de TBE.

Aucune incidence de la distance à la bordure forestière n'a été démontrée contrairement à l'hypothèse initiale. Toutefois, la forme des plantations semble avoir un effet sur la présence de défoliation sur les plants. Une étude plus poussée pourrait permettre de mieux comprendre l'impact de la bordure forestière et de la forme des plantations sur la défoliation présente dans les plantations et d'en expliquer le mécanisme.

Nos résultats montrent l'importance des caractéristiques du paysage environnant sur le niveau de défoliation observée dans les plantations. Globalement, l'abondance d'arbres hôtes dans le paysage augmente la probabilité de défoliation dans les plantations. La mise en place de plantations dans des paysages composés de peuplements mixtes pourrait potentiellement limiter la défoliation par la TBE dans les plantations, ce qui pourrait permettre de limiter les efforts de lutte contre la TBE.

Ces conclusions invitent à repenser les approches de reboisement et de lutte contre la TBE en tenant compte des spécificités des essences forestières et de leur environnement. En effet, il semble que de favoriser des plantations mixtes pourrait favoriser la résilience des peuplements face aux épidémies de TBE. La proportion optimale d'essence feuillues et

résineuse reste à être déterminée. Cette étude ouvre la voie à des recherches complémentaires pour optimiser la résilience des plantations face aux perturbations écologiques.

## ANNEXE

**Annexe 1.** Sévérité de la défoliation selon le pourcentage de feuillage manquant sur une pousse.

Sévérité de défoliation	% de défoliation
Nulle	0
Trace	$> 0 - 10 \geq$
Légère	$> 10 - 30 \geq$
Modérée	$> 30 - 70 \geq$
Élevée	$> 70 - 100 \geq$

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Agriculture et Agroalimentaire Canada. (2021). *Cartes interactives normales climatiques* (Direction générale des sciences et de la technologie) [Carte].  
[https://agriculture.canada.ca/atlas/apps/aef/main/index\\_fr.html?AGRIAPP=19](https://agriculture.canada.ca/atlas/apps/aef/main/index_fr.html?AGRIAPP=19)
- Alfaro, R. I., Taylor, S., Brown, R. G., & Clowater, J. S. (2001). Susceptibility of northern British Columbia forests to spruce budworm defoliation. *Forest Ecology and Management*, 145(3), 181-190. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00406-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00406-0)
- Archambault, L., Gagnon, R. R., Pelletier, G., Chabot, M., & Bélanger, L. (1990). Influence du drainage et de la texture du dépôt sur la vulnérabilité du Sapin baumier et de l'Épinette blanche aux attaques de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(6), 750-756. <https://doi.org/10.1139/x90-099>
- Baders, E., Jansons, A., Matisons, R., Elferts, D., & Desaine, I. (2018). Landscape Diversity for Reduced Risk of Insect Damage : A Case Study of Spruce Bud Scale in Latvia. *Forests*, 9(9), 1-15. <https://doi.org/10.3390/f9090545>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. <https://doi.org/doi:10.18637/jss.v067.i01>.
- Batzer, H. O. (1968). Hibernation Site and Dispersal of Spruce Budworm Larvae as Related to Damage of Sapling Balsam Fir. *Journal of Economic Entomology*, 61(1), 216-220. <https://doi.org/10.1093/jee/61.1.216>
- Bauce, É., Carisey, N., Dupont, A., & van Frankenhuyzen, K. (2004). *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* Aerial Spray Prescriptions for Balsam Fir Stand Protection Against

- Spruce Budworm (Lepidoptera : Tortricidae). *Journal of Economic Entomology*, 97(5), 1624-1634. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-97.5.1624>
- Bellemin-Noël, B., Bourassa, S., Despland, E., De Grandpré, L., & Pureswaran, D. S. (2021). Improved performance of the eastern spruce budworm on black spruce as warming temperatures disrupt phenological defences. *Global Change Biology*, 27(14), 3358-3366. <https://doi.org/10.1111/gcb.15643>
- Bergeron, Y., Leduc, A., Joyal, C., & Morin, H. (1995). Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 25(8), 1375-1384. <https://doi.org/10.1139/x95-150>
- Berguet, C., Martin, M., Arseneault, D., & Morin, H. (2021). Spatiotemporal Dynamics of 20th-Century Spruce Budworm Outbreaks in Eastern Canada: Three Distinct Patterns of Outbreak Severity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8(2020), e544088. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.544088>
- Berthiaume, R., Hébert, C., Charest, M., Dupont, A., & Baucé, É. (2020). Host Tree Species Affects Spruce Budworm Winter Survival. *Environmental Entomology*, 49(2), 496-501. <https://doi.org/10.1093/ee/nvaa020>
- Berthiaume, R., Hébert, C., Dupont, A., Charest, M., & Baucé, É. (2020). The spruce budworm, a potential threat for Norway spruce in eastern Canada? *The Forestry Chronicle*, 96(01), 71-76. <https://doi.org/10.5558/tfc2020-009>
- Blais, J. R. (1957). Some relationships of the Spruce Budworm *Choristoneura fumiferana* (Clem.) to Black Spruce, *Picea Marian* (Moench) Voss. *The Forestry Chronicle*, 33(4), 364-372. <https://doi.org/10.5558/tfc33364-4>



- Blais, J. R. (1958). Effects of defoliation by Spruce Budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) on radial Growth at breast height of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) and white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss.). *The Forestry Chronicle*, 34(1), 39-47. <https://doi.org/10.5558/tfc34039-1>
- Blais, J. R. (1965). Spruce Budworm Outbreaks in the Past Three Centuries in the Laurentide Park, Quebec. *Forest Science*, 11(2), Article 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>
- Blais, J. R. (1983). Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 13(4), 539-547. <https://doi.org/10.1139/x83-079>
- Blažytė-Čereškienė, L., Apšegaitė, V., Radžiūtė, S., Mozūraitis, R., Būda, V., & Pečiulytė, D. (2016). Electrophysiological and behavioural responses of *Ips typographus* (L.) to trans-4-thujanol—A host tree volatile compound. *Annals of Forest Science*, 73(2), 247-256. <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0494-5>
- Blouin, J., & Berger, J.-P. (2004). *Guide de reconnaissance des types écologiques des régions écologiques 4g – Côte de la baie des Chaleur et 4h – Côte gaspésienne*. ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, Division de la classification écologique et productivité des stations.

- Blouin, J., & Berger, J.-P. (2012). *Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 4f– Collines des moyennes Appalaches*. ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, Division de la classification écologique et productivité des stations.
- Boege, K. (2005). Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany*, 92(10), 1632-1640. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.10.1632>
- Bolghari, H. A., & Bertrand, V. (1984). Preliminary yield tables for the main coniferous species planted in south central Quebec. *Mémoire, Service de la Recherche (Terres et Forêts), Québec*, 2-550-10179-0(No. 79), xix + 392.
- Bouchard, M., & Auger, I. (2014). Influence of environmental factors and spatio-temporal covariates during the initial development of a spruce budworm outbreak. *Landscape Ecology*, 29(1), 111-126. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9966-x>
- Bouchard, M., & Auger, I. (2021). *Effets de l'épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette des années 1970-80 sur les volumes marchands à l'échelle du Québec / Mathieu Bouchard et Isabelle Auger: Vol. Note de recherche forestière n o 156* Collections de BAnQ; Direction de la recherche forestière. <https://numerique.banq.qc.ca/patrimoine/details/52327/4252666>
- 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., Kneeshaw, D., & Bergeron, Y. (2006). Forest dynamics after successive spruce budworm outbreaks in mixedwood forests. *Ecology*, 87(9), 2319-2329. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2319:FDASSB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2319:FDASSB]2.0.CO;2)
- 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>
- Boulanger, Y., Fabry, F., Kilambi, A., Pureswaran, D. S., Sturtevant, B. R., & Saint-Amant, R. (2017). The use of weather surveillance radar and high-resolution three dimensional weather data to monitor a spruce budworm mass exodus flight. *Agricultural and Forest Meteorology*, 234(2017), 127-135. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.12.018>
- Brice, M.-H., Vissault, S., Vieira, W., Gravel, D., Legendre, P., & Fortin, M.-J. (2020). Moderate disturbances accelerate forest transition dynamics under climate change in the temperate–boreal ecotone of eastern North America. *Global Change Biology*, 26(8), 4418-4435. <https://doi.org/10.1111/gcb.15143>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel Inference : Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research*, 33(2), 261-304. <https://doi.org/10.1177/0049124104268644>
- Campbell, D. P., Dieball, D. E., & Brackett, J. M. (1987). Rapid HPLC assay for the .beta.-exotoxin of *Bacillus thuringiensis*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 35(1), 156-158. <https://doi.org/10.1021/jf00073a033>

- Campbell, E. M., MacLean, D. A., & Bergeron, Y. (2008). The Severity of Budworm-Caused Growth Reductions in Balsam Fir/Spruce Stands Varies with the Hardwood Content of Surrounding Forest Landscapes. *Forest Science*, 54(2), 195-205. <https://doi.org/10.1093/forestscience/54.2.195>
- Cappuccino, N., Lavertu, D., Bergeron, Y., & Régnière, J. (1998). Spruce budworm impact, abundance and parasitism rate in a patchy landscape. *Oecologia*, 114(2), 236-242. <https://doi.org/10.1007/s004420050441>
- Carisey, N., Bauce, É., Dupont, A., & Miron, S. (2004). Effects of bud phenology and foliage chemistry of balsam fir and white spruce trees on the efficacy of *Bacillus thuringiensis* against the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*. *Agricultural and Forest Entomology*, 6(1), 55-69. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9555.2004.00204.x>
- Charles, J. G., Allan, D. J., Chhagan, A., & Jamieson, L. E. (2005). Effectiveness of Foray 48B over time after application against the painted apple moth. *New Zealand Plant Protection*, 58, 12-16. <https://doi.org/10.30843/nzpp.2005.58.4247>
- Cooke, B. J., Nealis, V. G., & Régnière, J. (2007). Insect Defoliators as Periodic Disturbances in Northern Forest Ecosystems. In *Plant Disturbance Ecology*. Elsevier, 487-525. <https://doi.org/10.1016/B978-012088778-1/50017-0>
- Corona, C., Leeper, A. C., & LaMontagne, J. M. (2022). Differential defoliation and mortality of white spruce and balsam fir by eastern spruce budworm. *Forest Ecology and Management*, 508, 120042. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120042>

- Cortini, F., & Comeau, P. (2007). Evaluation of competitive effects of green alder, willow and other tall shrubs on white spruce and lodgepole pine in Northern Alberta. *Elsevier*, 255(1), 82-91. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.08.027>
- 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>
- Cox, D. R. (1972). Regression Models and Life-Tables. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 34(2), 187-220. <http://www.jstor.org/stable/2985181>.
- 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>
- ESRI. (2021). *ArcGIS pro 3.9.5* [Logiciel]. <https://www.arcgis.com>
- Fortin, M., Tremblay, S., & Schneider, R. (2014). Evaluating a single tree-based growth model for even-aged stands against the maximum size–density relationship : Some insights from balsam fir stands in Quebec, Canada. *The Forestry Chronicle*, 90(4), 503-515. <https://doi.org/10.5558/tfc2014-101>
- Fournier, C., Bause, É., Dupont, A., & Berthiaume, R. (2010). Wood losses and economical threshold of *Btk* aerial spray operation against spruce budworm. *Pest Management Science*, 66(3), 319-324. <https://doi.org/10.1002/ps.1878>

- Fuentealba, A., & Bauce, É. (2012). Carry-over effect of host nutritional quality on performance of spruce budworm progeny. *Bulletin of Entomological Research*, 102(3), 275-284. <https://doi.org/10.1017/S0007485311000617>
- Fuentealba, A., Bauce, É., & Dupont, A. (2015). *Bacillus thuringiensis* efficacy in reducing spruce budworm damage as affected by host tree species. *Journal of Pest Science*, 88(3), 593-603. <https://doi.org/10.1007/s10340-014-0629-8>
- Fuentealba, A., Pelletier-Beaulieu, É., Dupont, A., Hébert, C., Berthiaume, R., & Bauce, É. (2023). Optimizing *Bacillus thuringiensis* (Btk) Aerial Spray Prescriptions in Mixed Balsam Fir-White Spruce Stands against the Eastern Spruce Budworm. *Forests*, 14(7), 1289. <https://doi.org/10.3390/f14071289>
- Gasser, D., Langis, M.-H., & Côté, M. (2008). *L'épinette de Norvège (Picea abies (L.) Karst) : Risque de naturalisation et d'envahissement des écosystèmes en Gaspésie*. Consortium en foresterie Gaspésie-Les-Îles. 1-43. <https://collections.banq.qc.ca/ark:/52327/2011243>
- Gauthier, S., Boucher, D., Morissette, J., & De Grandpré, L. (2010). Fifty-seven years of composition change in the eastern boreal forest of Canada. *Journal of Vegetation Science*, 21(4), 772-785. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01186.x>
- Girona, M. M., Morin, H., Gauthier, S., & Bergeron, Y. . (2023). Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management. *Springer Nature*. 837 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6>
- Glaus, V., Nisole, A., Edwards, S., Bélanger, S., Johns, R. C., Djoumad, A., Cusson, M., Fournier, V., & Martel, V. (2023). Nontarget impacts of insecticide-based population

- control of eastern spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) on nontarget caterpillar communities and parasitism. *The Canadian Entomologist*, 155, 1-17. <https://doi.org/10.4039/tce.2022.47>
- Gray, D. R. (2013). The influence of forest composition and climate on outbreak characteristics of the spruce budworm in eastern Canada—Canadian Journal of Forest Research. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(12), 1181-1195. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0240>
- Gray, D. R., Régnière, J., & Boulet, B. (2000). Analysis and use of historical patterns of spruce budworm defoliation to forecast outbreak patterns in Quebec. *Forest Ecology and Management*, 127(1), 217-231. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00134-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00134-6)
- Greenbank, D. O., Schaefer, G. W., & Rainey F.R.S., R. C. (1980). Spruce Budworm (Lepidoptera: Tortricidae) Moth Flight and Dispersal: New Understanding from Canopy Observations, Radar and Aircrafts: Introductions. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 112(110), 1-49. <https://doi.org/10.4039/entm112110fv>
- Hall, J. P., & Moody, B. H. (avec Canadian Forest Service & Forest Insect and Disease Survey (Canada)). (1994). *Forest depletions caused by insects and diseases in Canada, 1982-1987*. Forest Insect and Disease Survey, Canadian Forest Service, Natural Resources Canada.
- 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), 156-166. <https://doi.org/10.1093/forestscience/54.2.158>

- Hoenicka, H., & Fladung, M. (2006). Biosafety in *Populus* spp. and other forest trees : From non-native species to taxa derived from traditional breeding and genetic engineering. *Trees*, 20(2), 131-144. <https://doi.org/10.1007/s00468-005-0023-5>
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50(3), 346-363. <https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>
- Huang, J.-G., Stadt, K. J., Dawson, A., & Comeau, P. G. (2013). Modelling Growth-Competition Relationships in Trembling Aspen and White Spruce Mixed Boreal Forests of Western Canada. *PLOS ONE*, 8(10), 1-14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077607>
- Jardon, Y., Morin, H., & Dutilleul, P. (2003). Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. *Canadian journal of forest research*, 33(10), 1947-1961. <https://doi.org/10.1139/x03-108>
- Johns, R. C., & Eveleigh, E. S. (2013). Ontogeny and Stand Condition Influence the Dispersal Behavior of a Defoliating Specialist Caterpillar. *Environmental Entomology*, 42(6), 1329-1337. <https://doi.org/10.1603/EN13083>
- Karlsson, P. E., Pleijel, H., Fowler, P., Farahat, E. A., Linderholm, H. W., Engardt, M., & Andersson, C. (2023). Stem growth of Norway spruce in south Sweden in relation to soil moisture, nitrogen deposition, ozone exposure and meteorological variables. *Forest Ecology and Management*, 549, 121455. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121455>



- Kennedy, S., Cameron, Andrew, Thoss ,Vera, & and Wilson, M. (2006). Role of monoterpenes in Hylobius abietis damage levels between cuttings and seedlings of Picea sitchensis. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 21(4), 340-344. <https://doi.org/10.1080/02827580600792582>
- Kneeshaw, D., & Bergeron, Y. (1996). Ecological factors affecting the abundance of advance regeneration in Quebec's southwestern boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(1), 888-898. <https://doi.org/10.1139/x26-097>
- Kolb, T. E., Dodds, K. A., & Clancy, K. M. (1999). Effect of Western Spruce Budworm Defoliation on the Physiology and Growth of Potted Douglas-Fir Seedlings. *Forest Science*, 45(2), 280-291. <https://doi.org/10.1093/forestscience/45.2.280>
- Kouki, J., McCullough, D. G., & Marshall, L. D. (1997). Effect of forest stand and edge characteristics on the vulnerability of jack pine stands to jack pine budworm ( *Choristoneura pinus pinus* ) damage. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(11), 1765-1772. <https://doi.org/10.1139/x97-149>
- Kowarik, I. (1995). Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In *Plant invasions : General aspects and special problems*. 1-23. <https://www.researchgate.net/publication/230693763>
- Krause, S., & Raffa, K. (1996). Differential growth and recovery rates following defoliation in related deciduous and evergreen trees. *Trees*, 10, 308-316. <https://doi.org/10.1007/BF02340777>

- Kumbaşlı, M. (2005). *Étude sur les composés polyphénoliques en relation avec l'alimentation de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Choristoneura fumiferana (Clem.))*. Université Laval.
- Langis, M.-H., & Côté, M. (2006). Analyse de la situation de l'épinette de Norvège en forêt publique gaspésienne. *Consortium en foresterie Gaspésie-Les-Îles, octobre 2006*, 1-43.
- 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), 1-14. <https://doi.org/10.3390/f10100850>
- Lieffers, V. J., & Stadt, K. J. (1994). Growth of understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis*, and *Epilobium angustifolium* in relation to overstory light transmission. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(6), 1193-1198. <https://doi.org/10.1139/x94-157>
- Lirette, A.-O., & Despland, E. (2021). Defensive Traits during White Spruce (*Picea glauca*) Leaf Ontogeny. *Insects*, 12(7), 644. <https://doi.org/10.3390/insects12070644>
- MacKinnon, W. E., & MacLean, D. A. (2004). Effects of surrounding forest and site conditions on growth reduction of balsam fir and spruce caused by spruce budworm defoliation. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(11), 2351-2362. <https://doi.org/10.1139/x04-115>
- MacIaughlan, L., & Brooks, J. E. (2009). Influence of past forestry practices on western spruce budworm defoliation and associated impacts in southern British Columbia.

- Journal of Ecosystems and Management*, 10(2), 1-14.  
<https://doi.org/10.22230/jem.2009v10n2a418>
- 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. (1984). Effects of Spruce Budworm Outbreaks on the Productivity and Stability of Balsam Fir Forests. *The Forestry Chronicle*, 60(5), 273-279. <https://doi.org/10.5558/tfc60273-5>
- MacLean, D. A., & Clark, K. L. (2021). Mixedwood management positively affects forest health during insect infestations in eastern North America<sup>1</sup>. *Canadian Journal of Forest Research*, 51(7), 910-920. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0462>
- MacLean, D. A., Erdle, T. A., MacKinnon, W. E., Porter, K. B., Beaton, K. P., Cormier, G., Morehouse, S., & Budd, M. (2001). The Spruce Budworm Decision Support System : Forest protection planning to sustain long-term wood supply. *Canadian Journal of Forest Research*. 31, 1-16. <https://doi.org/10.1139/x01-102>
- 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>
- Magnussen, S., Alfaro, R., & Boudewyn, P. (2005). Survival-Time Analysis of White Spruce during Spruce Budworm Defoliation. *Silva Fennica*, 39(2). 1-14  
<https://doi.org/10.14214/sf.382>

- Marquis, B., Bergeron, Y., Simard, M., & Tremblay, F. (2020). Probability of Spring Frosts, Not Growing Degree-Days, Drives Onset of Spruce Bud Burst in Plantations at the Boreal-Temperate Forest Ecotone. *Frontiers in Plant Science*, 11(1031), 1-19. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01031>
- McNie, P., Kneeshaw, D., & Filotas, É. (2023). Landscape-scale patterns of eastern spruce budworm outbreak risk : Defoliation onset vs. tree mortality. *Ecosphere*, 14(11), 1-14. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4684>
- Mencuccini, M., Martínez-Vilalta, J., Vanderklein, D., Hamid, H. A., Korakaki, E., Lee, S., & Michiels, B. (2005). Size-mediated ageing reduces vigour in trees. *Ecology Letters*, 8(11), 1183-1190. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00819.x>
- MFFP. (2015). *L'aménagement forestier dans un contexte d'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette*. 96 p.
- MFFP. (2016). *Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2016*. 20 p.
- MFFP. (2018). *Stratégie de gestion de l'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette*. 53 p.
- MFFP. (2019). *Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2019*. Gouvernement du Québec, 32 p.
- MFFP. (2022). *Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2022*. 25 p.
- Moreau, G., & Bauce, É. (2003). Lethal and Sublethal Effects of Single and Double Applications of *Bacillus thuringiensis* Variety *kurstaki* on Spruce Budworm

- (Lepidoptera : Tortricidae) Larvae. *Journal of Economic Entomology*, 96(2), 280-286. <https://doi.org/10.1093/jee/96.2.280>
- 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. (1990). Histoire récente des épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du lac Saint-Jean (Québec) : Une analyse dendrochronologique. *Canadian journal of forest research*, 20(1), 1-8. <https://doi.org/10.1139/x90-001>
- Mottet, M.-J., Lambert, M.-C., & DeBlois, J. (2021). Natural regeneration of Norway spruce, an introduced species, in and around plantations in Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management*, 498(119553), 1-16. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119553>
- Mottet, M.-J., Prément, G., Perron, M., Deblois, J., & Lambert, M.-C. (2010). Régénération naturelle de l'épinette de Norvège au Québec : Aucun signe d'envahissement. *Direction de la recherche forestière du Ministère des Ressources naturelles et de la Faune*, 135, 12 p.
- MRNF. (2006). *Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette, au Québec, en 2006*. 22 p.
- MRNF. (2012). *Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2012*. 22 p.

- MRNF. (2020a). *Compilation cartographique de la défoliation au niveau du paysage évaluées entre 2012 et 2020* (Gouvernement du Québec, Direction de la protection des forêts) [Carte].
- MRNF. (2020b). *Compilation cartographique des plantations d'épinettes blanches établies au Bas-Saint-Laurent entre 2010 et 2018* (Gouvernement du Québec, Direction de la protection des forêts) [Carte].
- MRNF. (2021). *Données Québec. Carte écoforestière à jour* (Gouvernement du Québec, Direction de la protection des forêts) [Carte]. <http://mffp.gouv.qc.ca/les-forets/inventaire-ecoforestier/>
- MRNF. (2022). Insectes, maladies et feux dans les forêts du Québec en 2022. *Gouvernement du Québec, Direction de la protection des forêts*, 74 p.
- MRNF. (2023). Ressources et industries forestières du Québec—Portrait statistique 2022. *Direction du développement et de l'innovation de l'industrie, Gouvernement du Québec*, 153 p.
- Navarro, L., Morin, H., Bergeron, Y., & Girona, M. M. (2018). Changes in Spatiotemporal Patterns of 20th Century Spruce Budworm Outbreaks in Eastern Canadian Boreal Forests. *Frontiers in Plant Science*, 9. 1-15 <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01905>
- Nealis, V. G., & Régnière, J. (2004). Fecundity and recruitment of eggs during outbreaks of the spruce budworm. *The Canadian Entomologist*, 136(4), 591-604. <https://doi.org/10.4039/n03-089>

- Petrinovic, J. F., G  linas, N., & Beaulieu, J. (2009). Rentabilit   des plantations d  pinette blanche am  lior  e g  n  tiquement au Qu  bec : Le point vue du propri  taire. *The Forestry Chronicle*, 85(4), 558-570. <https://doi.org/10.5558/tfc85558-4>
- Piene, H. (1980). Effects of Insect Defoliation on Growth and Foliar Nutrients of Young Balsam Fir. *Forest Science*, 26(4), 665-673. <https://doi.org/10.1093/forestscience/26.4.665>.
- Piene, H. (1989). Spruce budworm defoliation and growth loss in young balsam fir : Defoliation in spaced and unspaced stands and individual tree survival. *Canadian Journal of Forest Research*, 19(10), 1211-1217. <https://doi.org/10.1139/x89-185>
- Piene, H. (1991). The Sensitivity of Young White Spruce to Spruce Budworm Defoliation. *Northern Journal of Applied Forestry*, 8(4), 168-171. <https://doi.org/10.1093/njaf/8.4.168>
- Piene, H. (2003). Growth recovery in young, plantation white spruce following artificial defoliation and pruning. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(7), 1267-1275. <https://doi.org/10.1139/x03-051>
- Pike, C. C., Warren, J. C., & Montgomery, R. A. (2017). Effects of artificial warming during quiescence on budbreak and growth of white spruce, *Picea glauca*. *Canadian Journal of Forest Research*, 47(11), 1538-1545. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0102>
- Pothier, D., Elie, J.-G., Auger, I., Mailly, D., & Gaudreault, M. (2012). Spruce Budworm-Caused Mortality to Balsam Fir and Black Spruce in Pure and Mixed Conifer Stands. *Forest Science*, 58(1), 24-33. <https://doi.org/10.5849/forsci.10-110>

- Pothier, D., & Mailly, D. (2006). Stand-level prediction of balsam fir mortality in relation to spruce budworm defoliation. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(7), 1631-1640. <https://doi.org/10.1139/x06-062>
- Quayle, D., Regniere, J., Cappuccino, N., & Dupont, A. (2003). Forest composition, host-population density, and parasitism of spruce budworm *Choristoneura fumiferana* eggs by *Trichogramma minutum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 107(3), 215-227. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2003.00056.x>
- R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing [Logiciel]. <https://www.R-project.org/>.
- Raffa, K. F., Aukema, B. H., Bentz, B. J., Carroll, A. L., Hicke, J. A., Turner, M. G., & Romme, W. H. (2008). Cross-scale Drivers of Natural Disturbances Prone to Anthropogenic Amplification : The Dynamics of Bark Beetle Eruptions. *BioScience*, 58(6), 501-517. <https://doi.org/10.1641/B580607>
- Régnière, J., & Fletcher, R. M. (1983). Direct Measurement of Spruce Budworm (Lepidoptera : Tortricidae) Larval Dispersal in Forest Stands. *Environmental Entomology*, 12(5), 1532-1538. <https://doi.org/10.1093/ee/12.5.1532>
- Régnière, J., Saint-Amant, R., Thireau, J.-C., Therrien, P., Hébert, C., & Martel, V. (2021). Modeling Climatic Influences on Three Parasitoids of Low-Density Spruce Budworm Populations. Part 2 : *Meteorus trachynotus* (Hymenoptera : Braconidae). *Forests*, 12(2), 155. <http://dx.doi.org/10.3390/f12020155>
- Régnière, J., Seehausen, M. L., & Martel, V. (2021). Modeling Climatic Influences on Three Parasitoids of Low-Density Spruce Budworm Populations. Part 1 : *Tranosema*



- rostrale (Hymenoptera : Ichneumonidae). *Forests*, 11(8), 846.  
<https://doi.org/10.3390/f11080846>
- Régnière, J., Thireau, J.-C., Saint-Amant, R., & Martel, V. (2021). Modeling climatic influences on three parasitoids of low-density spruce budworm populations. Part 3 : *Actia interrupta* (Diptera : Tachinidae). *Forests*, 12(11), 1471.  
<https://doi.org/10.3390/f12111471>
- Richard, J. H. (1987). *Le couvert végétal au Québec-Labrador et son histoire postglaciaire*. Université de Montréal, Département de géographie.
- Rossi, S., Simard, S., Deslauriers, A., & Morin, H. (2009). Wood formation in *Abies balsamea* seedlings subjected to artificial defoliation. *Tree Physiology*, 29(4), 551-558. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpn044>
- Royama, T. (1984). Population Dynamics of the Spruce Budworm *Choristoneura fumiferana*. *Ecological Monographs*, 54(4), 429-462.  
<https://doi.org/10.2307/1942595>
- Sandström, J., Bernes, C., Junninen, K., Löhmus, A., Macdonald, E., Müller, J., & Jonsson, B. G. (2019). Impacts of dead wood manipulation on the biodiversity of temperate and boreal forests. A systematic review. *Journal of Applied Ecology*, 56(7), 1770-1781. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13395>
- Saucier, J.-P., Gosselin, J., Morneau, C., & Grondin, P. (2010). Utilisation de la classification de la végétation dans l'aménagement forestier au Québec. *Revue forestière française*, 62(3-4), 428-438. <http://dx.doi.org/10.4267/2042/38956>

- Seidl, R., Müller, J., Hothorn, T., Bässler, C., Heurich, M., & Kautz, M. (2016). Small beetle, large-scale drivers : How regional and landscape factors affect outbreaks of the European spruce bark beetle. *Journal of Applied Ecology*, 53(2), 530-540. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12540>
- Senf, C., Campbell, E. M., Pflugmacher, D., Wulder, M. A., & Hostert, P. (2017). A multi-scale analysis of western spruce budworm outbreak dynamics. *Landscape Ecology*, 32(3), 501-514. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0460-0>
- Sturtevant, B. R., Achtemeier, G. L., Charney, J. J., Anderson, D. P., Cooke, B. J., & Townsend, P. A. (2013). Long-distance dispersal of spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clemens) in Minnesota (USA) and Ontario (Canada) via the atmospheric pathway. *Agricultural and Forest Meteorology*, 168, 186-200. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.09.008>
- Su, Q., Needham, T. D., & MacLean, D. A. (1996). The influence of hardwood content on balsam fir defoliation by spruce budworm. *Canadian Journal of Forest Research*. 26(9): 1620-1628. <https://doi.org/10.1139/x26-182>
- Subedi, A., Marchand, P., Bergeron, Y., Morin, H., & Girona, M. M. (2023). Climatic conditions modulate the effect of spruce budworm outbreaks on black spruce growth. *Agricultural and Forest Meteorology*, 339, 109548. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109548>
- Therneau, T. (2021). A Package for Survival Analysis in R. *R package version 3.2-13*. <https://CRAN.R-project.org/package=survival>

- Tremblay, M.-J., Rossi, S., & Morin, H. (2011). Growth dynamics of black spruce in stands located between the 51st and 52nd parallels in the boreal forest of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(9), 1769-1778. <https://doi.org/10.1139/x11-094>
- Virgin, G. V. J., MacLean, D. A., & Kershaw, J. A., Jr. (2018). Topkill and stem defects initiated during an uncontrolled spruce budworm outbreak on Cape Breton Island, Nova Scotia. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 91(1), 63-72. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpx035>
- Yataco, A. P., Noor, S., Girona, M. M., Work, T., & Despland, E. (2024). Limited Differences in Insect Herbivory on Young White Spruce Growing in Small Open Plantations and under Natural Canopies in Boreal Mixed Forests. *Insects*, 15(3), 1-16. <https://doi.org/10.3390/insects15030196>
- Zhang, B., MacLean, D. A., Johns, R. C., Eveleigh, E. S., & Edwards, S. (2020). Hardwood-softwood composition influences early-instar larval dispersal mortality during a spruce budworm outbreak. *Forest Ecology and Management*, 463, 118035. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118035>
- Zhang, X., Lei, Y., Ma, Z., Kneeshaw, D., & Peng, C. (2014). Insect-induced tree mortality of boreal forests in eastern Canada under a changing climate. *Ecology and Evolution*, 4(12), 2384-2394. <https://doi.org/10.1002/ece3.988>



