



**ÉVALUATION DE LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE
DANS LES PLANTATIONS D'ÉPINETTES BLANCHES
AU BAS ST-LAURENT**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats (profil recherche)
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR
©Alexis Begni

Octobre 2022

Composition du jury :

Dominique Arsenault, 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

**Martin Barrette, examinateur externe, Ministère de la Forêt, de la Faune et des
Parc**

Dépôt initial le 18 04 2022

Dépôt final le 26 10 2022

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 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

Mes premiers remerciements vont à Robert Schneider, mon directeur. Depuis le jour où j'ai toqué à ta porte sans trop savoir dans quoi je m'embarquais à ce jour où j'en termine avec ma maîtrise, tu ne m'as jamais laissé seul. Tu m'as accompagné tout au long de ce périple, de Rimouski jusqu'à sur ma terre natale. Si au départ la foresterie était je l'avoue, un territoire inconnu, tu as su me guider et m'éclairer pour qu'aujourd'hui, elle soit devenue un milieu dans lequel j'ai envie de m'épanouir. Je te remercie du fond du cœur Robert, tu es un grand monsieur, dans tous les sens du terme.

Luc, mon co-directeur, une voix rassurante qui m'a toujours permis de pousser la réflexion encore plus loin, trop loin peut être ? Non. Même si j'ai cru ne jamais réussir à répondre à tes exigences, j'espère y être arriver aujourd'hui et te remercie de toujours avoir eu cette, que dis-je, ces questions qui m'ont poussé dans mes retranchements et ont fait de ma maîtrise ce qu'elle est aujourd'hui.

Je tiens également à remercier les organismes ayant contribué financièrement à la réalisation de mon projet. Merci au Ministère de la Forêt de la Faune et des Parcs ainsi qu'au Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada. Merci également à la Chaire de recherche sur la forêt habitée de m'avoir accueilli en son sein et de m'avoir permis de m'épanouir tout au long de ma formation. Merci enfin à l'Université du Québec à Rimouski de m'avoir fait passer des années merveilleuses.

Merci à mon équipe de terrain, Laura Pothier-Guerra, Gaëlle Belleau-Magnat, Daphnée Delisle, Raphaël Turquin, Aurélien Martin et Jacob Schneider. Quelle team de choc ! Merci de m'avoir appris ce qu'était un bruant jaune ainsi qu'un carouge à épaulettes, merci d'avoir compté avec moi nombre de semis, par toutes les conditions météorologiques possible. J'ai été ravis de partager ces moments avec vous. Merci d'avoir été aussi patient et à l'écoute.

Merci à mes collègues de laboratoire, Laurie Dupont-Leduc, Lara Melo, Nicolas Cattaneo, Emmanuel Duchateau et Vincent Gauthray-Guyénet. Merci d'avoir été aussi présent, et de m'avoir aidé tout au long de ma maîtrise, vous avez été d'une aide précieuse, tant dans la création, la rédaction mais aussi l'analyse statistique. Merci de m'avoir apporté votre expérience et votre sagesse.

Sur le plan personnel, j'aimerais remercier ma famille ainsi que mes amis, pour m'avoir soutenu moralement malgré les quelques 6000 kilomètres qui nous séparaient. Je vous remercie, maman, papa, mamie, ptit Louis et la Schtroumpfette, de m'avoir appelé quand ça n'allait pas, de m'avoir donné l'envie et la force de mener à bien ce projet, une étape à la fois, comme toujours. Merci à mes amis et Toitoiné, toujours là à l'aéroport lorsque je revenais passer un temps au soleil... ou que je repartais en terre gelée. Vous êtes incroyables, du début à la fin et je suis fier de vous connaître. Ça bouge pas.

Merci enfin à toi, Mylène, merci demoiselle d'avoir été mon pilier quand je flanchais. Merci pour toutes ces fois où tu m'as dit que j'étais capable d'y arriver, merci de m'avoir sorti du doute et de m'avoir permis de traverser ces moments.

RESUMÉ

Dans l'est du Québec, l'aménagement forestier a profondément altéré les paysages forestiers, transformant ainsi des forêts mixtes avec des structures complexes vers des structures plus homogènes. Aujourd'hui, de nouveaux concepts sylvicoles basés sur les écosystèmes ont vu le jour, et tendent à imiter les perturbations naturelles, et leur application vise à agir sur la dynamique des forêts aménagées. En 2008, un essai sylvicole a été mis en place pour initier une conversion structurelle des plantations d'épinettes blanches (*Picea glauca*) vers des peuplements inéquiennes ou irréguliers. La première étape de la conversion consiste à effectuer une éclaircie commerciale neutre par dégagement d'arbres élites. Une éclaircie par le bas et un témoin sans aucune intervention font aussi partie du plan expérimental. Des trouées de différentes tailles (0.05ha et 0.01ha) ont également été installées. En 2019 des placettes de régénération ont été intégrées au système existant pour évaluer l'état de la régénération naturelle à la suite de la première éclaircie. La hauteur totale ainsi que l'accroissement annuel de tous les semis régénérés de façon naturelle ont été mesurés dans les placettes de régénération. De nombreuses variables identifiées comme pouvant être altérées par les interventions sylvicoles et pouvant modifier elles-mêmes les conditions de développement des semis ont été mesurées. La lumière, considérée comme un des principaux facteurs agissant sur la régénération, a été quantifiée grâce au rayonnement photosynthétiquement actif. Les traitements ont eu un effet sur la compétition exercée par les arbres matures entourant les placettes de régénération. La compétition a aussi joué un rôle important dans le développement des semis, puisqu'elle a été le facteur principal altérant le rayonnement photosynthétiquement actif. Ce dernier a été une ressource majeure dans le développement des semis de sapin baumier (*Abies balsamea*). Les trouées de 0.05 ha ont eu un effet indirectement négatif sur les semis, la grande quantité de lumière atteignant le sol favorisant le développement de végétation compétitrice au détriment du sapin et de l'épinette blanche. L'utilisation de l'éclaircie par dégagement d'arbres élites (100 arbres élites/ha) et l'éclaircie par le bas se sont révélées intéressantes quant à la gestion de la lumière et de la compétition dans le sous-bois, et donc dans le renouvellement des futures cohortes en plantation.

Mots clés : Régénération naturelle, épinette blanche, sapin baumier, éclaircie par dégagement d'arbres élites, aménagement écosytémique

ABSTRACT

In eastern Quebec, forest management has deeply altered natural stands, transforming much of the complex/heterogeneous forests to homogeneous even-aged stands. New silvicultural methods are being implemented in order to better mimic natural disturbances. In 2008, a silvicultural trial was carried in white spruce plantations (*Picea glauca*) in order to initiate their conversion from even-aged to uneven-aged/irregular stands by using thinning from below or early crop tree release with or without gaps of various sizes. In 2019, regeneration plots were placed in the permanent plots and in the gaps, in order to assess the abundance and growth of natural regeneration. Total height and the annual increment were measured for each seedling in the regeneration plots. Important factors that are influenced by the silvicultural treatments were also measured. The amount of light (Photosynthetic Active Radiation, PAR) which reaches the ground was thus recorded. Treatments were found not to influence seedling growth, as competition around the regeneration plots was a more important factor. The intensity of competition had, however, an impact on the amount of light which reaches the understory. The results showed that the PAR was a strong factor which had an impact on the balsam fir (*Abies balsamea*). However, the amount of light in the large gaps favored competing vegetation such that very little natural regeneration was found. Species of interest like white spruce and balsam fir grow better in shade and small gaps with less understory vegetation. Early crop tree release (100 elite trees/ha) and thinning from below were two interesting methods when talking about managing light and competition in the understory, hence managing the renewal of future cohorts in operational stands.

Key words: Natural regeneration, white spruce, balsam fir, commercial thinning by elite tree release, ecosystem based management

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	vi
RESUMÉ	x
ABSTRACT	xi
TABLE DES MATIERES	xii
LISTE DES TABLEAUX	xiv
LISTE DES FIGURES	xv
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES	xvi
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 2 : POST-THINNING NATURAL REGENERATION IN SOFTWOOD PLANTATIONS OF EASTERN QUÉBEC, CANADA	9
ABSTRACT	9
INTRODUCTION	10
MATERIALS AND METHODS	13
Study Area	13
Experimental design	16
Data collection.....	16
Competition effect on regeneration plot.....	18
Statistical analyses.....	22
RESULTS	23
DISCUSSION	28
CONCLUSION	32
CHAPITRE 3 : CONCLUSION GÉNÉRALE ET IMPLICATION DE L'ÉTUDE	33

ANNEXES	36
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	41

LISTE DES TABLEAUX

Table 1: Characteristics about the two plantation sites (age, dominant species, DBH (mm) and basal area (m²/ha) of the stand in 2008, 2013, 2014 and 2018). **Erreur ! Signet non défini.**

Table 2: Distance-dependant and distance-independant competition indices, which were used in the statistical analyses. The first two equations are issued from Hegyi (1974) the third one from Martin et Ek (1984). The equation used to calculate the Basal Area is issued from Bérubé-Deschênes et al. (2017). $Dist_{ij}$ is the distance between the tree j and the imaginary tree i . D_i is the DHB of the imaginary tree at the center of the RP. D_j is the DHB of the competitor tree j 19

Table 3: Models studied as candidates in order to evaluate every hypothesis. The %PAR diffuse has been log₁₀-transformed in every models. 21

Table 4: Coefficient of variation, p-value- AIC and RMSE of the models for the log₁₀(PAR) analyses in the RPs placed in the forest an in both big and small gaps **Erreur ! Signet non défini.**

Table 5: Coefficient of variation, p-value- AIC and RMSE of the models for the presence of regeneration analyses in the RPs placed in the forest an in both big and small gaps **Erreur ! Signet non défini.**

Table 6: Coefficient of variation, p-value- AIC and RMSE of the models for the frequency seedlings analyses in the RPs placed in the forest an in both big and small gaps (here after, n.s = nonsignificant) **Erreur ! Signet non défini.**

Table 7: Coefficient of variation, p-value- AIC and RMSE of the models for the height seedlings analyses in the RPs placed in the forest an in both big and small gaps **Erreur ! Signet non défini.**

Table 8: Coefficient of variation, p-value- AIC and RMSE of the models for the annual increment seedlings analyses in the RPs placed in the forest an in both big and small gaps **Erreur ! Signet non défini.**

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Location of the Lechasseur (48°.07'.44.9'' N; 67°.52.'54.2'' W) and Humqui (48°.07'.44.9'' N; 67°.40' 40.0'' W) study sites.....	13
Figure 2: Schematic representation of the regeneration plots within each gap and permanent sample plot.....	16
Figure 3: Schematic representation of the search cone method used to determinate if a tree is a competitor. (Adapted from Pretzsch (2009). If the distance between the tree i in the subplot k and the tree j is inferior to the value from the equation (2), then the tree is a competitor.....	18
Figure 4: Variation of the %PAR (log10-transformed) with Hegyi2 (a) and comparison of the competition indice among the different treatments (b)	23
Figure 5: Variation of the log10-transformed PAR in the small (a) and big gaps (b)....	24
Figure 6: Probability of the presence of white spruce as explained by litter's ground cover in the RPs(a), of balsam fir presence in relation with the log10(PAR) (b) on the RPs and the quantity of moss (c) in the RPs, of white spruce seedlings presence in the gaps in function of the % of moss (d) and log10(PAR) €, of balsam fir seedlings presence in the gaps in function of the RPs distance from the center (f).	25
Figure 7: Partial plot regression of the explanatory variables: log10(PAR) (a), Moss percentage (b), Treatments (c) and position of the RPs (d); of the model which explain the frequency of the balsam fir seedlings	26

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

PAR	Photosynthetic active radiation
AFE	Aménagement forestier écosystémique
eCTR	elite crop tree release
RP	Regeneration Plot
DBH	Diameter at breast height
BF	Balsam fir
WS	White spruce

CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE

Contexte

L'exploitation intensive des forêts au XX^e siècle dans la région du Bas-Saint-Laurent a engendré un écart important entre la structure des forêts préindustrielles et celle des forêts aménagées (Boucher et al., 2009). Les peuplements de celles-ci ont en effet vu leur structure ainsi que leur composition se simplifier (Ares *et al.*, 2010). Aujourd'hui, l'aménagement forestier écosystémique (AFE), au cœur de la loi sur l'aménagement durable des forêts publiques du Québec (Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier, chapitre A-18.1, article 1), préconise de s'inspirer du régime des perturbations naturelles et des processus de succession pour dicter les choix de gestion.

Le régime des perturbations naturelles a principalement généré des peuplements de structure inéquiennes/irrégulières dans les forêts préindustrielles; depuis le début du 20^{ième} siècle, les pratiques sylvicoles de la foresterie industrielle ont largement transformé ces forêts vers une structure simplifiée, et principalement équiennne (Boucher et al., 2009; Elzein et al., 2020). C'est le cas notamment dans les vastes étendus de plantations d'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) et d'épinette noire (*P. mariana* (Mill.) BSP) dans lesquelles le sapin baumier s'est spontanément installé. Dans l'est du Québec par exemple, les peuplements composés de vieilles (>100 ans) forêts de conifères furent transformés entre les années 1930 et 2000 en jeunes peuplements à tendance mixte, ou dominés par des espèces opportunistes comme le peuplier et le bouleau (Boucher et al., 2006, 2009). Dans les années 1970, les coupes totales ont pris plus d'importance comme moyen de récolte (Ministère des ressources naturelles, 2004). C'est au milieu des années '80 qu'un reboisement à grande échelle est opéré. Finalement, une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette à la même période a suscité une augmentation des superficies de coupe totale. On observe alors un rajeunissement considérable des forêts et une disparition des forêts surannées (Ministère des ressources naturelles, 2004). En 2008, La Chaire de recherche sur la forêt habitée de l'UQAR (CRFH) a mis en place une expérience sylvicole visant à initier la conversion structurale des plantations d'épinettes

blanche. Les éclaircies commerciales ont pour objectif d'éduquer le peuplement afin de le préparer à la coupe finale. La proposition de la CRFH était de réaliser une éclaircie commerciale par dégagement d'arbres élites pour imiter certains processus des perturbations naturelles et réintroduire une hétérogénéité spatiale, complexifier la structure verticale et stimuler la régénération des forêts (Bugmann, 2001; Olson *et al.*, 2014). Cette étude porte précisément sur les facteurs qui influencent la régénération naturelle, cette étape clé de la dynamique des forêts, si cruciale pour leur gestion. Les résultats de Dupont-Leduc *et al.*, (2020) et Schneider *et al.*, (2021) ont démontré que la première étape du processus d'éclaircie ne réduit pas la croissance des peuplements résiduels.

Revue de littérature

Modalités d'éclaircies

Si le but premier d'une éclaircie commerciale est l'éducation des arbres résiduels, certaines pratiques sont aujourd'hui utilisées pour initier la complexification de la structure des forêts, ce qui permettrait de réduire l'écart créé entre les forêts préindustrielles et aménagées (Gagné *et al.*, 2016). L'éclaircie commerciale a pour objectif secondaire de promouvoir la régénération d'espèces désirées ainsi que de les acclimater progressivement à une augmentation de la lumière disponible (Pothier and Prévost, 2008). Dans les forêts résineuses du Québec, on pratique principalement un régime de futaie régulière depuis de nombreuses années. Ce régime sylvicole génère des peuplements de structure équiennne et composés d'une faible diversité d'arbres. C'est le cas dans les plantations notamment, où des semis d'espèces commerciales (généralement 1, parfois 2 espèces) sont introduits sur une parcelle préparée (Thiffault *et al.*, 2003). S'en suit alors l'éducation du peuplement par des interventions sylvicoles visant à améliorer l'accroissement des arbres avant la récolte finale. L'éclaircie précommerciale consiste à imiter le processus d'exclusion compétitive au profit des espèces visées, permettant ainsi un rendement plus précoce des futures éclaircies commerciales (Ministère des ressources naturelles, 2004). L'éclaircie par le bas est une des interventions utilisées dans les

peuplements aménagés d'âge intermédiaire. Cette opération consiste à prélever les tiges de faible intérêt commercial, trop petites, déformées ou malades (Prégent, 1998). Ceci a pour conséquences de libérer de l'espace au bénéfice des arbres résiduels, et engendrer par la suite le développement d'arbres au diamètre plus élevé (Gauthier *et al.*, 2015). Cette étape de l'éclaircie a pour but d'éduquer le peuplement, en prélevant des arbres à intervalle régulier, avant d'y appliquer au besoin, une coupe progressive d'ensemencement pour renforcer une régénération jugée insuffisante et enfin une coupe finale (Pothier et Prévost, 2008). Cependant, cette méthode est utilisée dans un régime de futaie régulière, qui engendre des peuplements réguliers/équienues. Très peu d'ouvertures dans la canopée sont créées suite aux éclaircies de faible intensité, et donc peu de lumière est accessible pour les semis et gaulis du sous-bois (Olson *et al.*, 2014). De plus, cette méthode a pour conséquence de supprimer des candidats propices au recrutement de chicots et de gros débris ligneux, lesquels constituent respectivement des habitats fauniques irremplaçables (Hunter 1999) et des lits de germination préférentiels pour certaines essences à haute valeur forestière (Harmon et Franklin, 1989). Elle est donc peu adaptée aux objectifs de l'AFE.

Aujourd'hui les modalités d'éclaircies tendent à se baser sur des concepts comme l'AFE visant, à terme, la mise en place d'un système de gestion de futaies irrégulières/inéquienues sur une partie des peuplements aménagés, en évitant l'utilisation d'une coupe totale en fin de scénario sylvicole. Ces modalités d'éclaircies visent à complexifier les forêts aménagées et de diminuer l'écart de structure d'âge existant entre les forêts aménagées et préindustrielles. Dans cette optique, le régime de futaie irrégulière semble être plus approprié. Ce concept est défini par une répartition irrégulière du diamètre des arbres qui pourrait se rapprocher de la distribution en « J inversé » propre à une structure inéquienne (Ashton and Kelty, 2018). Ainsi, l'objectif du régime de futaie irrégulière est d'assurer un couvert continu et mettre en place une rotation entre les différents stades de développement des arbres. Le processus de conversion de la futaie régulière vers la futaie irrégulière nécessite toutefois plusieurs étapes (Schütz, 2001): (1) différenciation, (2) promotion de la régénération, (3) développement structural et (4) la

consolidation des structures créées. Dans un premier temps, l'amorce de la hiérarchisation des tiges au sein du peuplement est réalisée lors de l'éclaircie par dégagement d'arbres-élites, qui peut être considéré comme une éclaircie commerciale neutre. Ces arbres sont principalement définis sur la base de la longévité des espèces ainsi que par des critères physiques (forme du houppier, branches de faible diamètre, absence de défaut du tronc) (Bastien, 2005). Ces arbres-élites sont libérés de leur compétition directe sur un rayon de 2 à 3 mètres à son pourtour. Une meilleure croissance est observée chez les arbres dégagés (Dupont-Leduc *et al.*, 2020) ce qui, à terme, pourrait engendrer un bois de meilleure qualité, tant sur les capacités de développement que les propriétés mécaniques (Gagné *et al.*, 2012). Il faut plusieurs interventions de dégagement d'arbres-élites, échelonnées sur plusieurs décennies, pour initier la complexification de la structure des forêts et mettre en place un système de gestion de futaie irrégulière-inéquienne (Schütz, 2002). La seconde étape consiste en la promotion de la régénération. Les coupes permettant la mise en place de nouvelles cohortes dans les espaces laissés libres par les éclaircies sont donc à favoriser. Suite à l'installation des semis, la troisième étape permet de mettre en place leur protection, et ainsi l'apparition d'une nouvelle classe d'âge dans le peuplement. La quatrième étape réside la mise en place de système permettant de faire perdurer la structure irrégulière-inéquienne créée par le biais d'un recrutement continu d'espèces longévives (Schütz, 2001). L'effet d'une éclaircie par dégagement d'arbre-élite sur la régénération n'est toutefois pas connu.

Effets des interventions sylvicoles sur les conditions de régénération

Les interventions sylvicoles sont un puissant agent de contrôle des conditions de régénération, en régulant le rayonnement solaire disponible et les qualités des substrats d'installation des semis (Prévost, 2008). Par exemple, si trop peu de lumière est disponible suite à une intervention légère, la germination des graines et la survie des semis peuvent être diminuées (Solarik *et al.*, 2010). Avec un prélèvement de 60 % de la surface terrière, il y a un risque accru d'installation d'espèces non-commerciales à croissance rapide (e.g. érable à épi ou le cerisier de Pennsylvanie) ou d'espèces commerciales ayant le même profil, tel que le peuplier faux-tremble, l'érable à sucre, l'érable rouge, etc.

(Dumais et Prevost, 2008; Prévost *et al.*, 2010). La croissance rapide d'espèces intolérantes à l'ombre a pour effet de confiner les semis de sapin baumier et d'épinette blanche à l'étage inférieur où leur survie est compromise (Prévost *et al.*, 2010, Gärtner *et al.*, 2011). Dans le cas des forêts aménagées, il est donc important de définir comment l'intensité des interventions va affecter la quantité de lumière disponible, et donc la croissance et la survie des semis naturellement installés. Chaque intervention peut avoir un impact sur la régénération en sous-bois. La densité des arbres résiduels va influencer la capacité de ces derniers à repeupler le milieu par dissémination de graines (Martin-DeMoor *et al.*, 2010; Solarik *et al.*, 2010).

La régénération dans les forêts dépend de plusieurs facteurs comme la capacité des semenciers à produire des graines en quantité (Martin-DeMoor *et al.*, 2010), la capacité des graines à se disperser (Gärtner *et al.*, 2011) et enfin à germer, puis aux semis de croître dans le sous-bois. Une densité de 1000 graines/m² est suffisante pour que s'installe un semis de sapin baumier de hauteur minimale de 1 cm, tandis qu'il faut 30 000 graines/m² pour que s'installe un seul semis d'épinette blanche de hauteur analogue (Gagné *et al.*, 2019). Deux périodes sont d'une importance capitale pour permettre aux semis de s'installer et de devenir des individus pérennes dans le peuplement. La germination est considérée comme la première période. Elle est considérablement influencée par le substrat d'établissement sur lequel les graines vont se développer (Gagné *et al.*, 2019).

La survie des semis, seconde période cruciale, est liée à certains traits fonctionnels spécifiques. Par exemple les graines d'épinette blanche sont plus petites que celles du sapin baumier, et possèdent donc moins de réserves nécessaires à leur germination initiale (Burns and Honkala, 1990). Le type d'intervention, comme les traitements mécaniques qui remettent en surface du sol minéral (Gärtner *et al.*, 2011), peut également influencer le type de milieu sur lequel vont se développer les futures cohortes (Wang et Kembell, 2005). Ainsi, un substrat d'établissement constitué d'une couche organique trop épaisse ne permettra pas à la racine primaire de l'épinette blanche de pénétrer le sol minéral, ce qui le rend vulnérable au stress hydrique, et donc un développement réduit des semis. Ces

facteurs mettent en évidence qu'il est difficile de favoriser l'établissement de futures cohortes d'épinettes blanches en plantation.

Différents évènements naturels ou anthropiques peuvent affecter les lits de germination sur lesquels les semis vont s'installer. Un substrat minéral se révèle favorable pour la germination et la survie des semis (Simard *et al.*, 2003; Calogeropoulos *et al.*, 2004). L'importance du bois mort pour la régénération et l'installation des semis d'épinettes blanches est notoire (Simard *et al.* 2003). Les souches de bois mort en décomposition agissent comme des nurseries pour les semis (McCarthy, 2001), notamment pour l'épinette blanche (Simard *et al.*, 2003). Ces souches offrent un substrat d'établissement favorable en limitant l'accumulation de litière (Harmon and Franklin, 1989). À partir d'une accumulation de litière ou de bryophytes supérieure à 5 cm d'épais, le développement des racines primaires des semis d'épinette blanche est fortement entravé, ce qui peut entraîner une mortalité accrue (Harmon and Franklin, 1989). Le bois mort offre ainsi des conditions favorables à leur développement et à leur survie. L'avantage des souches de bois en décomposition est également important dans la conservation de l'eau en préservant les semis des écarts de température trop importants (Simard *et al.*, 2003). Le type de coupe peut également modifier la température au sol, qui atteint une valeur plus haute dans les coupes totales (+ 4-5 degrés) que dans les coupes partielles (Prévost, 2008) mais le risque de gel est plus élevé lorsque l'intensité de la coupe est plus grande (Man et Lieffers, 1997). S'en suivent alors des facteurs extérieurs au sol, comme l'intensité, ou le type de coupe qui va à son tour influencer l'étape du développement des semis. C'est notamment la quantité de lumière disponible (Pothier et Prévost, 2008) qui va être affectée à cette étape (Lieffers et Stadt, 1994; Pope et Treitz, 2013).

Lumière

La quantité de lumière disponible en forêt constitue un important facteur de régulation de la reproduction et de la régénération des arbres (Solarik *et al.*, 2010, Montoro Girona *et al.*, 2019). La quantité de lumière totale illuminant le houppier peut également être une ressource qui va avoir pour effet de quasiment doubler la production de cônes chez le sapin baumier, et de stimuler celle de l'épinette blanche (Greene *et al.*, 2002). Ainsi, les perturbations, naturelles ou anthropiques de plus ou moins grandes sévérités qui créent des ouvertures dans la canopée constituent un moteur pour le recrutement et la croissance des cohortes forestières de l'avenir (Greene *et al.*, 2002).

L'épinette blanche et le sapin baumier sont deux espèces considérées comme tolérantes à l'ombre, la première l'étant cependant moins que la seconde (Humbert *et al.*, 2007). Ces deux espèces sont connues pour se développer au stade de gaullis lorsque seulement 15 à 40% de la lumière totale est disponible, selon la qualité du site (Beaudet *et al.*, 2011) lorsque 40% de la lumière est disponible, les individus se développent de façon similaire à ceux disposant 100% de la lumière disponible et leur croissance maximale annuelle peut dépasser 25 cm (Lieffers et Stadt, 1994). Il a également été démontré que la croissance de semis d'épinette blanche est possible lorsque seulement 8% de la lumière totale est disponible (Wang et Kembal, 2005). Le sapin baumier est plus tolérant aux conditions ombragées du sous-bois. Cette aptitude pourrait être liée à une concentration en azote foliaire remarquablement élevée chez cette espèce, jusqu'à 15 mg.g⁻¹ (Dumais et Prevost, 2008). Une meilleure allocation d'azote à ses feuilles à l'état de semis lui permettrait une meilleure utilisation de la lumière disponible (Larocque *et al.*, 2014). De fait, le sapin baumier présente un plus fort taux de photosynthèse que l'épinette blanche en sous-bois, ce qui explique la meilleure tolérance à l'ombre de la première espèce (Dumais and Prevost, 2008). C'est ainsi que dans les forêts dominées par les sapins et les épinettes où la lumière en sous-bois ne dépasse pas 1 à 2 % du rayonnement incident, le prélèvement d'un seul arbre peut doubler localement le rayonnement photosynthétiquement actif et déclencher la croissance de la régénération pré-établie (Canham *et al.*, 1990)

Objectifs et hypothèses

L'objectif général de cette étude est d'évaluer l'importance de la régénération suite à différents types d'éclaircies commerciales dans les plantations d'épinettes blanches. Nous posons d'abord l'hypothèse que l'éclaircie par dégagement d'arbres élites va induire une variation importante de la quantité de lumière au sol que l'éclaircie par le bas. En corollaire, une suite d'hypothèses distinctes propose que les caractéristiques de croissance (hauteur totale et accroissement annuel) soient influencées par la luminosité. Ainsi nous posons que la hauteur et l'accroissement annuel des semis seront positivement stimulés par l'augmentation de la lumière en sous-bois alors que les caractéristiques démographiques (occurrence et densité des semis) le seront par la nature du substrat.

CHAPITRE 2 : POST-THINNING NATURAL REGENERATION IN SOFTWOOD PLANTATIONS OF EASTERN QUÉBEC, CANADA

ABSTRACT

In eastern Quebec, forest management has deeply altered natural stands, transforming much of the complex/heterogeneous forests to homogeneous even-aged stands. New silvicultural methods are being implemented in order to better mimic natural disturbances. In 2008, a silvicultural trial was carried in white spruce plantations (*Picea glauca*) in order to initiate their conversion from even-aged to uneven-aged/irregular stands by using thinning from below or early crop tree release with or without gaps of various sizes. In 2019, regeneration plots were placed in the permanent plots and in the gaps, in order to assess the abundance and growth of natural regeneration. Total height and the annual increment were measured for each seedling in the regeneration plots. Important factors that are influenced by the silvicultural treatments were also measured. The amount of light (Photosynthetic Active Radiation, PAR) which reaches the ground was thus recorded. Treatments were found not to influence seedling growth, as competition around the regeneration plots was a more important factor. The intensity of competition had, however, an impact on the amount of light which reaches the understory. The results showed that the PAR was a strong factor which had an impact on the balsam fir (*Abies balsamea*). However, the amount of light in the large gaps favored competing vegetation such that very little natural regeneration was found. Species of interest like white spruce and balsam fir grow better in shade and small gaps with less understory vegetation. Early crop tree release (100 elite trees/ha) and thinning from below were two methods when talking about managing light and competition in the understory, hence managing the renewal of future cohorts in operational stands.

INTRODUCTION

Since the onset of industrial forestry, the public forests of Québec have been mainly managed by using clearcut silviculture systems. These new anthropogenic disturbances have profoundly changed the forest structure and composition since the end of the 19th century (Aubin et al., 2008; Boucher et al., 2009; Boucher and Arseneault, 2009; Dupuis et al., 2011). Preindustrial forests were characterized by irregular or uneven-aged stands with complex structures and can be defined as forest which do not have been disturbed, whereas managed forests are mainly composed of even-aged stands (Boucher *et al.*, 2009). The latter have also seen increases in broad leaved species such as maples and poplars (Danneyrolles et al., 2019; Terrail et al., 2019).

Following the high severity of spruce budworm outbreak between 1975 and 1990 in eastern Canada (Bergeron et al., 2011), large expanses of the landscape were transformed into plantations of low vulnerability soft wood species, primarily white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) or black spruce (*Picea mariana* (Mill) B.S.P) (Ministère des ressources naturelles, 2004). Although these are mono-specific plantations, in-seeding by other species such as balsam fir can represent up to 40% of the commercial tree stocking in these stands (Bérubé-Deschênes et al., 2017).

Plantations are managed under a clear-cut system with the following general steps: site preparation; brushing; precommercial thinning; commercial thinning (1 or 2 entries) and then final harvesting (Nyland, 2003). The main objective of commercial thinning is to enhance the growth of the residual trees (Burton et al., 2006; Lundqvist et al., 2007). Until recently, commercial thinning almost exclusively proceeded to harvesting small, low quality stems, an approach designated “thinning from below” (Nyland, 2003). In 2013 the government of Québec adopted the Sustainable Forest Management Act with ecosystem-based management principles as general guidelines (Gouvernement du Québec, 2015). This entails the reduction of the gap between the structural characteristics of managed vs pre-industrial forests. This is why the structural conversion from even-aged to uneven-aged or irregular stands has been proposed to reduce the gap between

preindustrial and managed forests in Eastern Quebec (Gagné et al., 2019; Dupont-Leduc et al., 2020). The structural conversion process involves (Schütz, 2001): stand differentiation; regeneration promotion; structural development and consolidation of the uneven-aged or irregular structure. Stand differentiation initiation consists in improving the heterogeneity of the crown structure. Multiple repetition of the first step may be needed to achieve some heterogeneity (Schneider et al., 2021). The second step consists in promoting natural regeneration of commercial species. This step is crucial and the method used depends on the ecological requirements of the species present. The third step occurs after the promotion of regeneration and aims to protect the first regeneration cohort. This means managing openings that create an irregular structure in the canopy. Finally, the fourth step is the consolidation of the transformation, hence the anticipation of the evolution of the stand's successional development and the creation of a system that maintains the irregularity of the structure. Early crop tree release (eCTR) is considered as a neutral thinning approach where crop trees are released from their direct competitors. It has been used as the first step of the conversion process in eastern Quebec (Gagné et al., 2019; Dupont-Leduc et al., 2020), during the crown differentiation step as mentioned above. No studies have yet to assess the effect of eCTR on regeneration establishment.

Thinning, by rearranging the spatial structure of the stand, will affect the canopy and thus the understory. The canopy intercepts light, and thus influences the pattern of photosynthetically active radiation (PAR) that reaches the forest floor (Lieffers *et al.*, 1999). Several studies have shed light on the importance of the PAR on seedling establishment and growth (Beaudet and Messier, 1998; Messier *et al.*, 1999; Aubin *et al.*, 2008; Beaudet *et al.*, 2011; Bianchi *et al.*, 2018). It is well known that light is one of the main factors influencing seed germination and seedling development (Lieffers and Stadt, 1994; Pope and Treitz, 2013; Nie *et al.*, 2019). It has also been shown that conifer seedling's growth is positively influenced by increased light availability, either under deciduous or coniferous canopy (Messier *et al.*, 1998). By thinning the stand, eCTR may be capable to mimic the opening in the canopy induced by natural disturbances, hence

triggering natural regeneration like it would occur in unmanaged forests. Therefore, it could be possible to continue the conversion initiated by eCTR.

The present study seeks to understand the effect of commercial thinning on tree seedlings establishment and growth in spruce plantations. We tested three hypotheses in this study. The first states that thinning by elite tree release (eCTR) will determine the amount of light available for seedlings. Secondly, we hypothesised that growth characteristics will be impacted by the amount of light, and the occurrence of seedlings will be impacted by the nature of seedbed. All these hypotheses aim to assess the importance of the natural ingrowth, following diverse thinning methods in operational white spruce plantations in Eastern Quebec.

MATERIALS AND METHODS

Study Area

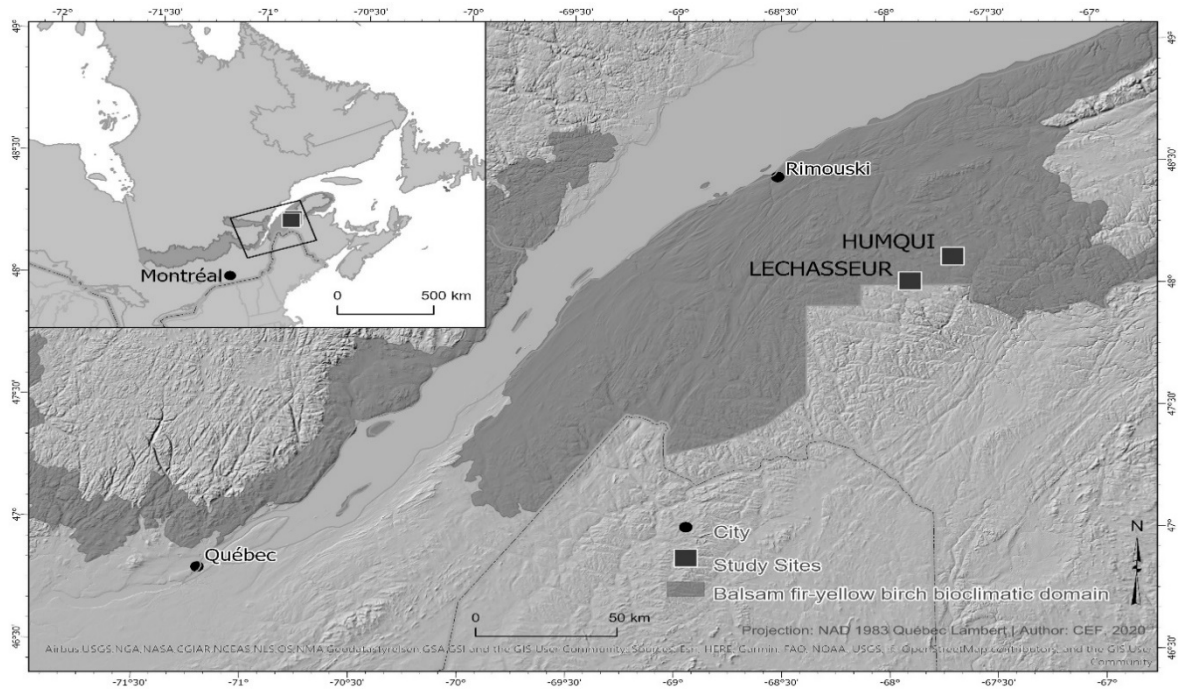


Figure 1: Location of the Lechasseur ($48^{\circ}.07'.44.9''$ N; $67^{\circ}.52'.54.2''$ W) and Humqui ($48^{\circ}.07'.44.9''$ N; $67^{\circ}.40'40.0''$ W) study sites

The study sites are located in the province of Quebec, in the eastern balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.)-yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton) ecological subdomain of the northern temperate zone (Figure 1). The region lies on the low elevation Appalachian plateau with podzolic soils developed from glacial deposits and *in situ* weathering (Robitaille and Saucier, 1998).

Table 1: Characteristics of the two plantation sites (age, dominant species, DBH (mm) and basal area (m²/ha) of the stand in 2018). Numbers are the value of the variable with their standard deviation between parenthesis.

Site	Variable	Control	Thinning from below	50ET	100ET
HUMQUI	AGE	35			
	Dominant species	WS			
	Number of experimental units	5	5	5	5
	Co-dominant species	BF			
	Percentage (%) of co-dominant species	15.9	19.5	13.6	18.6
	DBH 2018 (mm)	151.19 (14.92)	132.76 (12.67)	160.79 (9.35)	150.28 (7.62)
	Height (m)	12.14 (0.65)	9.50 (5.09)	12.55(1.38)	11.37 (2.27)
	Basal area 2018 (m ² /ha)	43.08 (5.75)	33.05 (3.72)	40.93 (7.41)	38.67 (15.23)
LECHASSEUR	AGE	37			
	Dominant species	WS			
	Number of experimental units	5	5	5	5
	Co-dominant species	BF			

Percentage (%) of				
co-dominant species	24.4	22.1	19.5	24
DBH 2018 (mm)	170.49 (5.92)	190.40 (10.86)	163.62 (1.80)	177.79 (13.41)
Height (m)	13.43 (0.92)	11.43 (0.98)	12.47 (0.92)	13.68 (0.81)
Basal area 2018 (m ² /ha)	41.85 (10.33)	32.29 (4.97)	39.38 (3.84)	36.60 (4.60)

The yearly total precipitation ranges between 900 and 1100 mm, 40% of which falls as snow; the average annual temperature is 2.5°C and the heat-sum averages 1355 degree-days >5°C per year. The forest landscape consists mostly in softwood-dominated stands composed of balsam fir, white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss), black spruce (*Picea mariana* (Mill) B.S.P), and to a lesser extent northern white cedar (*Thuja occidentalis* L) (Danneyrolles *et al.*, 2020). Hardwood species such as yellow and white birch (*Betula papyrifera* Marsh), trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) and red maple (*Acer rubrum*) and sugar maple (*A. saccharum*) are also present (Terrail *et al.*, 2014). Spruce plantations occupy 107 339ha (9.6%) of the Bas St-Laurent’s public forests land (Poirier *et al.*, 2010; Gagnon, 2018), with natural regeneration ingrowth primarily composed of balsam fir and red maple being very common. A conversion trial was established in 2008 in two white spruce plantations with some balsam fir ingrowth (Lechasseur: 37 years old in 2019; Humqui: 35 years old in 2019) (Gagné *et al.*, 2019; Dupont-Leduc *et al.*, 2020) (Table 1). The objective of the trial was to compare the response of stand structure to 3 different types of commercial thinning (from below, 50 crop tree released per ha and 100 crop tree released per ha), plus a control.

Experimental design

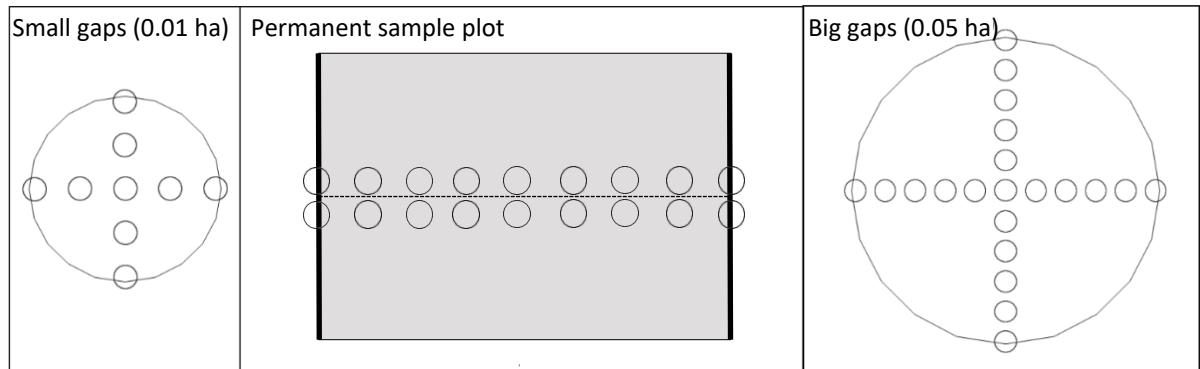


Figure 2: Schematic representation of the regeneration plots within each gap and permanent sample plot

A total of 20 experimental units (99 m x 76 m, 7 500 m²) were located in each plantation. Commercial thinning, carried out in 2008, was randomly assigned to each unit, with 5 replicates per type. Skid trails were located in each thinning type (including control) as each experimental unit was subdivided into three equal subunits where a circular gap of varying size was harvested: small gap (0.01 ha), large gap (0.05ha) or no gap (control). In 2014, a permanent sample plot (PSP) was installed in each subunit with no gap, from the center of the skid trail to the center of the next skid trail (Figure 2). Every living tree of each subunit was tagged and its diameter at breast height (DBH) measured. The total height of a subsample of the trees was also measured (Dupont-Leduc *et al.*, 2020). The plots were remeasured in 2018. The plots were scanned with a FARO Focus 3D terrestrial laser scanner in 2014 and 2019 to obtain the x-y coordinates of each tree in the plot. See (Dupont-Leduc *et al.*, 2020) for the complete information on tree map construction.

Data collection

In 2019, a series of 4 m² regeneration plots was established within each PSP, and in the small and large gaps (Figure 2). The 18 RPs in each PSP were placed along 2 transects perpendicular to the skid trails, with the first and last plot in the center of their respective skid trail. For analyses, the position of the RPs was either considered as in the skid trails (4 RPs per PSP) or within the stand (14 RPs per PSP). The RP in the gaps were equally

distanced along transects along the four cardinal points (Figure 2), with 21 RPs in the 0.05 ha gap and 9 in the 0.01 ha gap. We recorded the percentage cover of the following substrate categories: (i) litter fall; (ii) moss; (iii) deadwood; (iv) mineral and (v) coarse wood, along with the percentage of cover of (i) trees, (ii) shrubs and (iii) herbaceous layers in all RPs. The total height and height increment for the 2018 growing season were recorded for every seedling thanks to the growth scar on the seedlings (height \leq 130 cm) in the RPs.

We measured the Photosynthetically Active Radiation (%PAR, $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) with a BF3 sunshine sensor attached to a GP1 data Logger (Delta T-Devices) at 1 m above the center of each subplot and in a nearby non-forested reference-site devoid of any light interception. The devices simultaneously recorded photon flux density of PAR during 2 minutes in each RP and in the reference site; the % of PAR was calculated as the ratio between the %PAR diffuse recorded in the RPs and the one measured in the open area with no light interception. Measurements were made from June to September 2019 and August to September 2020 during plain-cloudy days (Tobin and Reich, 2009).

Competition effect on regeneration plot

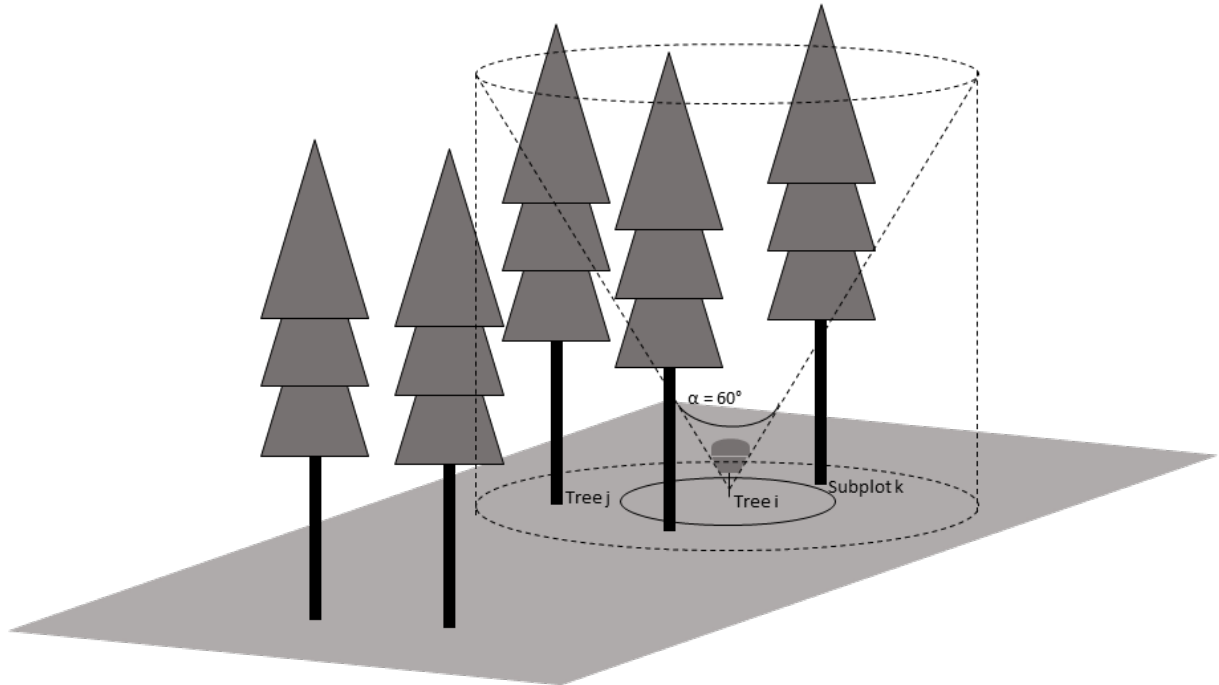


Figure 3: Schematic representation of the search cone method used to determine if a tree is a competitor. (Adapted from Pretzsch (2009). If the distance between the tree i in the subplot k and the tree j is inferior to the value from the equation (1), then the tree is a competitor

The distance from the center of each regeneration plot to the four nearest trees with DBH > 9.1 cm was measured. This was used to determine the position of the RPs in the treemap of each PSP. The trees that were considered as competitors to the RP were determined using the inversed cone search method proposed by Pretzsch (2009) (Eq. 1). As the seedlings were less than 1.3 m, a 1.67 m tall imaginary tree, with a 1.12m crown radius, was used to identify each competitor of the RP (Pretzsch, 2009) (Figure 3).

A tree was considered as a competitor if the distance between the RP center and the tree position was:

$$Dist_{ij} < h_{j100} * \tan(60)^{-1} \quad (1)$$

Where $Dist_{ij}$ is the distance between the tree j and the center of RP i and h_{j100} is the height of dominant trees in the plantation. The latter is the average height of the 100 largest trees

per ha (i.e trees with the largest DBH). A height-DBH relationship was calibrated using the height and DBH measured in 2018 (Fortin, 2009):

$$h = A + B_{ij} * \ln(DBH + 1) + C_{ij}(\ln(DBH + 1))^2 + \varepsilon_{ijk} \quad (2)$$

Table 2: Distance-dependant and distance-independent competition indices, which were used in the statistical analyses. The first two equations are issued from Hegyi (1974) the third one from Martin et Ek (1984). The equation used to calculate the Basal Area is issued from Bérubé-Deschênes et al. (2017). Dist_{ij} is the distance between the tree j and the imaginary tree i. D_i is the DHB of the imaginary tree at the center of the RP. D_j is the DHB of the competitor tree j.

Competition Indice	Formula
Distance-dependant:	
First Hegyi Indice	$H1 = \sum_{i \neq j} \frac{D_j}{D_i * Dist_{ij}}$
Second Hegyi Indice	$H2 = \sum_{i \neq j} \frac{D_j}{D_i * (Dist_{ij} + 1)}$
Martin-Ek Indice	$MK = \sum_{i \neq j} \frac{D_j}{D_i} * e^{\frac{(16 + Dist_{ij})}{D_i + D_j}}$
Distance-independent:	
Basal Area	$BAL = \sum_j \pi * \left(\frac{D_j}{200}\right) * \frac{10000}{Plot Area}$

Where A, B and C (respectively -18.148; +6.039 and 0 for both sites) are the fixed effect parameters estimated by the regression and ε_{ijk} the random error. The average DBH of the 100 biggest trees were then used to obtain the dominant height used in Eq. 1. The search radius was thus established at 4.74 m as the dominant height was 13.98 m.

We then calculated three distance-dependent indices (two variants of the Hegyi's index (Hegyi, 1974) and the Martin-Ek's index (Martin and Ek, 1984) and one distance-independent competition index (total basal area of trees (Wykoff, 1982) in a radius of 4.47 m around the center of the RP) (Table2). All competition indices calculated for the RPs, at the edge of the forest on the skid trail were corrected using a linear expansion

which assumes trees are equally distributed inside and outside the 4.47 m plots around the RPs.

Models	Variables	k
Light:		
LIGHT I	%PAR diffuse	1
Sylvicultural		
SYLV I	Treatment	4
SYLV II	Position	2
SYLV 0	SYLV I + SYLV II	6
Vegetation layer:		
LAYER I	Herbaceous layer	1
LAYER II	Shrub layer	1
LAYER III	Tree layer	1
LAYER 0	LAYER I + LAYER II + LAYER III	3
Ground condition:		
GROUND I	Litter	1
GROUND II	Moss	1
GROUND III	Coarse wood	1
GROUND IV	Mineral	1
GROUND 0	GROUND I + GROUND II +	4
Competition indices:		
HEGYI I	First formula of the Hegyi indice	1
HEGYI II	Second formula of the Hegyi indice	1
MARTIN EK	Martin-Ek indice	1
BASAL.AREA	Total basal area (m ² /ha)	
Combination of		
LIGHT I + SYLV 0	%PAR diffuse + Treatments	7
LIGHT I + LAYER I	%PAR diffuse + LAYER I	2
LIGHT I + LAYER II	%PAR diffuse + LAYER II	2
LIGHT I + LAYER	%PAR diffuse + LAYER III	2
LIGHT I + LAYER 0	%PAR diffuse + Tree, Shrub and	4
LIGHT I + GROUND	%Par diffuse + Litter + Moss +	
LIGHT I + HEGYI I	%PAR diffuse + First formula of	
LIGHT I + HEGYI II	%PAR diffuse + Second formula of	
LIGHT I + MARTIN	%PAR diffuse + Martin-Ek indice	
LIGHT I + BASAL.	%PAR diffuse + Total basal area	

Table 3: Models studied as candidates in order to evaluate every hypothesis. The %PAR diffuse has been log10-transformed in every models.

Statistical analyses

As broadleaves species were only sporadic on the forest floor (0 to 2 individuals per RP in 13% of the RP), we perform statistical analyses on the two main understory species found in the RPs, that is white spruce and balsam fir.

Generalized linear mixed models with the experimental units as random effects (Table 3) were used to assess the variables that influence the occurrence of seedlings in RP (logistic regression) (Eq. 3a), and when present, seedling frequency (negative binomial), total height (log₁₀ transformation) and height increment (square root transformation) (Eq.3b).

$$\ln \frac{P(Pres|Abs)}{1-P(Pres|Abs)} = \beta + \beta_1 PAR + Thin + Po + \beta_2 Cov\% + \beta_3 Sub + Comp + u$$

(Eq.3a)

$$Y = \beta + \beta_1 PAR + Thin + Po + \beta_2 Cov\% + \beta_3 Sub + Comp + u \quad (\text{Eq.3b})$$

where PAR is Photosynthetically active radiation ratio, Thin : thinning type (control, thinning from below and two intensities of eCTR (50 and 100 cr/ha)), Po the position of the RPs, Cov% vegetation cover percentage, Sub type of substrate and Comp one of the four competition indexes used in this study and u is the block random effect (Table3). These potentially influencing factors were combined to establish a list of candidate models based on plausible hypotheses about the determinants of tree regeneration. Analyses were conducted on the two main species present in the RPs; balsam fir and white spruce seedlings of both gaps and PSPs. We used the Aikaike Information Criterion (AIC) and the AIC weight of the selected models in order to hierarchically rank the models and determine the most parsimonious one (Burnham and Anderson, 2004). All the analyses were done with the “lme4” package (Bates et al., 2015) in the R statistical software (R Core Team, 2020).

RESULTS

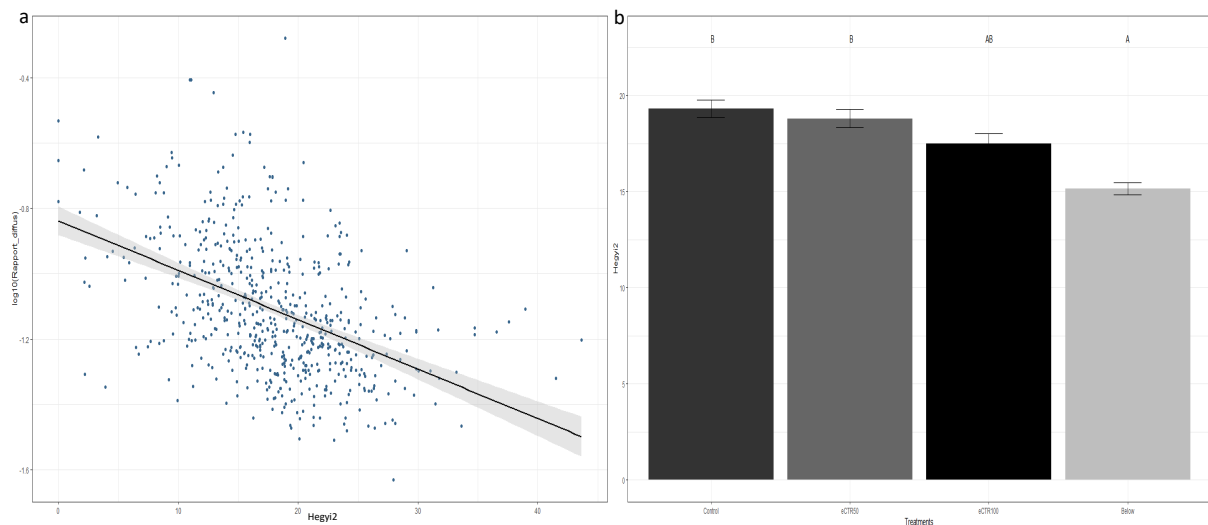


Figure 4: Variation of the %PAR (log10-transformed) with Hegyi2 (a) and comparison of the competition indice among the different treatments (b)

When analysing the proportion of PAR reaching the RPs that were not in the large or small gaps, the model that explained the best this variation ($\log_{10}(\text{PAR})$, $\text{AIC} = -1363.7277$) had as unique covariate Hegyi2, with type of thinning being absent (Table 3). The trend showed a negative relation (Figure 4a) between the $\log_{10}(\text{PAR})$ and the intensity of the competition in the RPs ($\text{coef} = -7.970\text{e-}02$) (see Annexe I). Thinning, however, influences the competition in an RP (Figure 4b). The average competition in control, eCTR50 and eCTR100 experimental units cannot be differentiated, whereas the average competition level for thinning from below and ET100 could not be set apart using an HSD posthoc test. The eCTR50 and Control thinning treatments had significantly larger indices than from below thinning treatment. There is less competition in the RPs treated with eCTR100 and from below while the control and the eCTR50 have more. Hence the residual tree in the previous RPs lead to more competition under the canopy

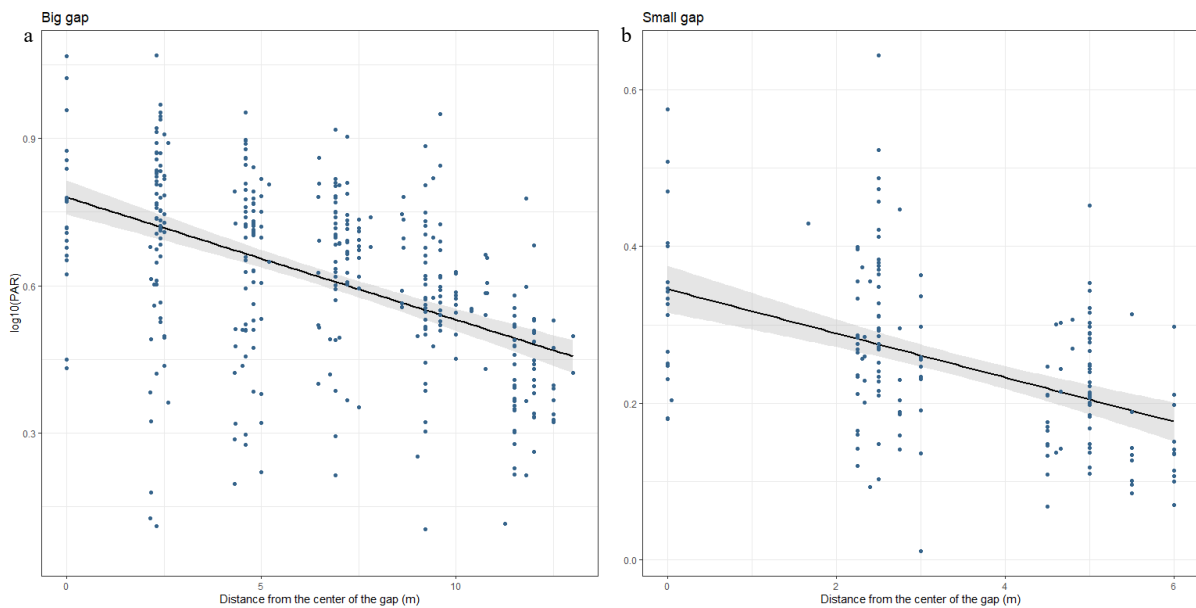


Figure 5: Variation of the log₁₀-transformed PAR in the small (a) and big gaps (b)

The most parsimonious model explaining the amount of PAR reaching RPs included the distance from the center of small or big gaps (AICs of -374.3793 and -382.017, respectively, (Table 3). The amount of PAR measured in a RP decreased as the plot was located closer to the edge of the gap (see Annexe I, Figure 5a and b)

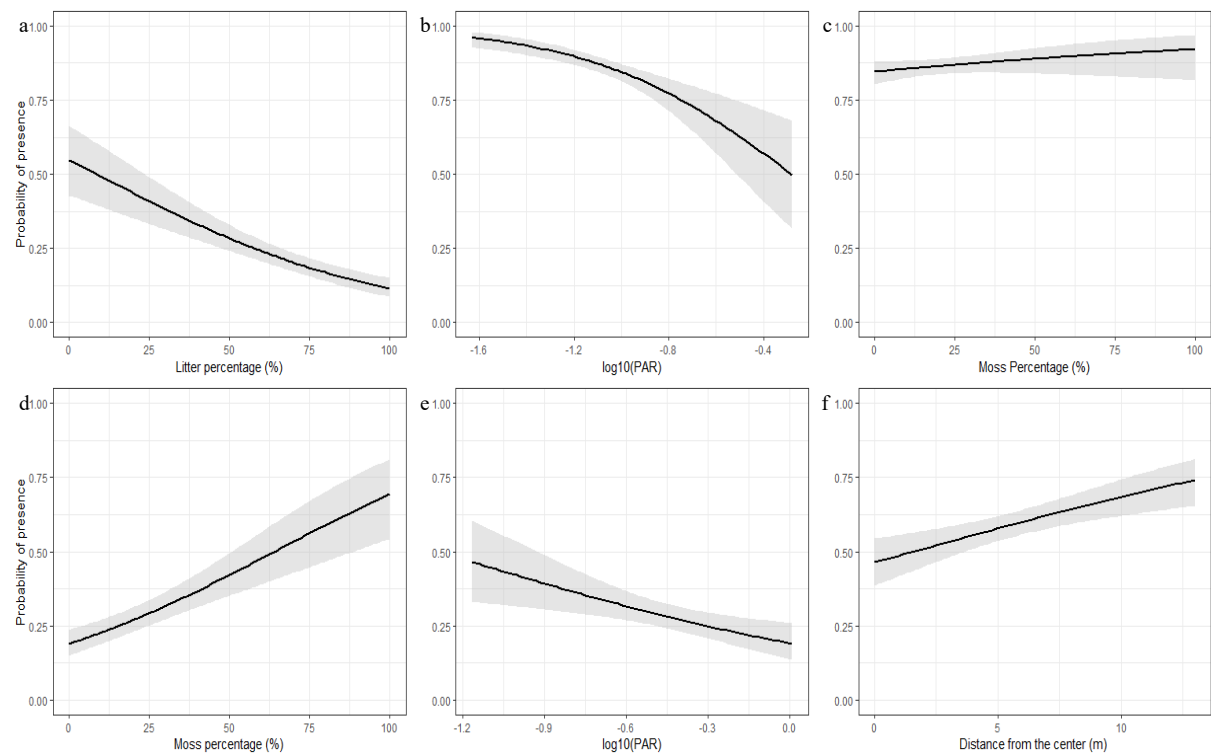


Figure 6: Probability of the presence of white spruce as explained by litter's ground cover in the RPs (a), of balsam fir presence in relation with the $\log_{10}(\text{PAR})$ (b) on the RPs and the quantity of moss (c) in the RPs, of white spruce seedlings presence in the gaps in function of the % of moss (d) and $\log_{10}(\text{PAR})$ (e), of balsam fir seedlings presence in the gaps in function of the RPs distance from the center (f).

The probability of white spruce seedlings occurrence decreased with the % of litter cover (Figure 6a, see Annexe II). No other covariates explained the presence of spruce seedlings (see Annexe II). The presence of balsam fir seedlings was explained by the % of moss and the %PAR (see Annexe II). The probability of balsam fir occurrence decreases with increased light availability (see Annexe II, Figure 6b). In comparison, an increasing trend was observed between the probability of balsam fir occurrence and the quantity of moss in the RPs (Figure 6c).

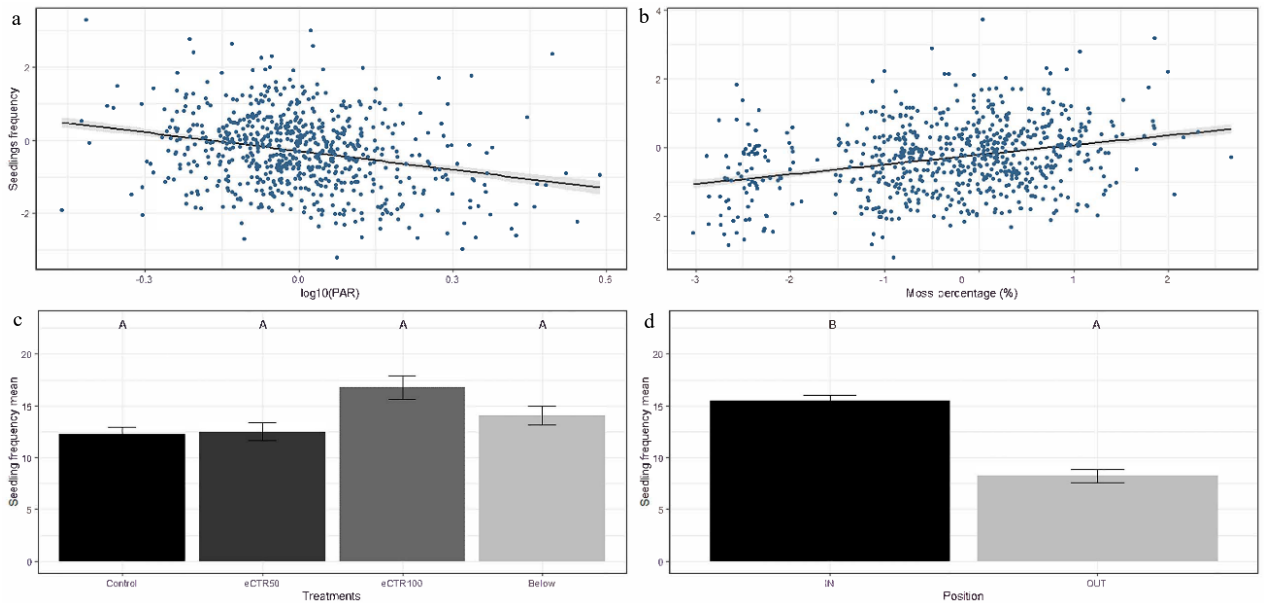


Figure 7: Partial plot regression of the explanatory variables: $\log_{10}(\text{PAR})$ (a), Moss percentage (b), Treatments (c) and position of the RPs (d); of the model which explain the frequency of the balsam fir seedlings

White spruce seedling occurrence was found to vary with $\log_{10}(\text{PAR})$ and % cover of moss (see Annexe III). Percentage of moss was associated to an increased probability of seedling occurrence (Figure 6d), while it decreased with $\log_{10}(\text{PAR})$ (Figure 7e). The linear mixed model which best explained the probability of balsam fir seedlings occurrence in RP included distance from the center of the gap as a unique variable (see Annexe III, Figure 6f).

The frequency of balsam fir seedlings, when present, was influenced by four variables (see Annexe III): $\log_{10}(\text{PAR})$, % moss cover, RP position and thinning intensity. The first three variables were found to be statistically significant ($p \leq 0.05$), whereas the last, although included in the most parsimonious model, was not ($p > 0.05$). The number of seedlings decreased with $\log_{10}(\text{PAR})$ (Figure 7a) and increased with % cover of moss (Figure 7b). Furthermore, the number of fir seedling was lower in the RPs located in the skid trails when compared to the RPs that were not in the trails (Figure 7d). Although no differences were observed, the number of seedlings in eCTR100 was higher, when compared to the other thinning intensities. As with the presence of seedlings, the number

of white spruce seedlings decreased along with the % cover of litter. The frequency of seedlings was also found to decrease with the light availability.

In the gaps, the frequency of balsam fir seedlings was found to be inversely proportional to $\log_{10}(\text{PAR})$ ($p \leq .05$) (see Annexe IV) the % cover of coarse woody debris was also included in the model but the trend wasn't statistically significant ($p > .05$) (see Annexe IV). For white spruce, the number of seedlings was slightly proportional to the moss cover. The amount of PAR was also in the most parsimonious model, although the partial slope was nonsignificant (see Annexe IV).

Total height

The model with the lowest AIC for balsam fir total height (log10-transformed) included the percentage of PAR (log10-transformed) and the Hegyi2 competition index covariates (see Annexe V). Height was proportional to light availability and inversely proportional to the amount of competition for the white spruce seedling, the null model had the lowest AIC (see Annexe V). In the gaps, both balsam fir and white spruce seedling height were influenced by the $\log_{10}(\text{PAR})$ covariate.

Annual height growth increment

The variation of balsam fir seedlings annual increment increased linearly with $\log_{10}(\text{PAR})$ and percentage cover of the shrub layer (see Annexe V). White spruce annual height increment was found to be proportional to the herbaceous layer cover (see Annexe V). Within the gaps, increment increased with available light for both species (see Annexe V).

DISCUSSION

In this study we compared regeneration characteristics between several types of commercial thinning, one of which, the eCTR thinning method, is proposed as the first step in initiating the conversion of even-aged stands into irregular or uneven aged ones. Our study showed that the amount of light reaching the ground was the main variable influencing seedling growth, especially in the case of balsam fir. Similar results have already been reported (Pothier and Prévost, 2008), and underlines the fact that light is one of the main factors involved in forest regeneration dynamics (Coates and Burton, 1999; Aubin *et al.*, 2008; Bataineh *et al.*, 2013; Larouche *et al.*, 2015). Furthermore, seedlings located in the gaps were found to have larger height increments, but lower densities, in comparison with those located in the forest.

Our analyses showed that thinning treatments didn't have a direct impact on the amount of light reaching the understory. Competition by canopy trees, however explained variations in light transmission. In other words, light intercepted by the canopy was higher in areas where competition was high in our study zone and corroborate with other studies (e.g. Hemery *et al.*, 2005 and Pretzsch *et al.*, 2012). Not surprisingly, shading increased with the size of the trees surrounding the regeneration plots, and that competition around a given point varies with the thinning method, as observed by Dupont-Leduc *et al.*, (2020) around crop trees. Thus, light reaching the RPs, and not thinning type, best explained the variation in occurrence and number of seedlings. Moreover, balsam fir seedlings located in the skid trails were taller than those found outside the trails, but were less frequent. Similar results were found by Pothier and Prévost, (2008) where red spruce found in the skid trails were taller than those in the understory due to the more important amount of light which reached the ground.

Height of the seedlings found in the gaps, and their height increment, were also influenced by the amount of the light they received. Variations in light within a gap can be explained by both the edge effect and the amount of shrubs and other competitive vegetation. Our results suggested that increased light wasn't as beneficial as we expected,

as we observed lower recruitment and when present, smaller seedlings in the big gaps (0.05 ha). Coniferous seedlings established in gaps larger than 0.6 ha were found to have reduced growth as Kneeshaw and Prévost, (2007) and Kern *et al.* (2013) find, due to competitive vegetation. It was also found that gaps with a diameter greater than 30 m provided good conditions for understory competition to establish itself in Norway spruce plantations in Finland (Downey *et al.*, 2018). Even if gaps in our study were smaller, the larger ones (0.05 ha) still had more competitive vegetation such as ferns, raspberries (*Rubus idaeus* L) and non commercial tree species (e.g *Prunus pennsylvanica* L, *Salix* sp.). Canopy opening, either by gap creation or severe thinning, will increase the abundance of understory vegetation (Thiffault *et al.*, 2003; Jobidon *et al.*, 2004; Kneeshaw and Prévost, 2007). Therefore, the size of gaps, and thinning intensity, ought to balance the light requirement for seedlings without promoting the development of the competing vegetation that will hinder the coniferous regeneration. Moreover, we showed that RPs closer to gap edges had less incident light than ones found away from gaps edge, irrespective of gap size. Light transmission to forest understory is affected by competition at different levels: by the surrounding trees, and hence position within the gap, and by understory vegetation, that varies with gap size. Besides the amount of incident light, seedbed properties are also important in understanding regeneration dynamics.

We hypothesized that seedbed composition might alter the regeneration pattern in our study sites, which is supported by our results that indicated that litter abundance limited the occurrence of white spruce seedlings. The small size of the white spruce seeds (Burns and Honkala, 1990) and the inability for the first root to reach the mineral soil during the first year make white spruce seedlings vulnerable to environmental stress (hydric, thermic) in their early development stages. Spruce seedling mortality is higher on litter seedbed in conifer stands when compared to seedbeds like coarse woody debris, broadleaved litter or mineral soil (e.g. Solarik *et al.*, 2010). Needle litter found under conifers stands have a weak water retention capacity (Ali *et al.*, 2019), potentially leading to a hydric stress for the seedlings. Decomposing logs and moss, which were not abundant in our study sites, are known to be better seedbeds because of their higher water retention

capacity and porosity, facilitating the root development (Simard et al., 1998). In comparison, balsam fir seeds are bigger in size, hence enabling the seedlings to reach the mineral soil faster and are thus prone to environmental fluctuations, increasing their survival rates (Burns and Honkala, 1990).

Although the study area consists of white spruce plantations, balsam fir accounts for 15-25% of the plot basal area. Due to the fact that white spruce seedlings are more vulnerable to environmental fluctuations when compared to balsam fir, the seed to seedling ratio has to be 45 times greater for spruce than for fir to have the same seedling density (Gagné et al., 2019). Considering that cone production for white spruce (mast years) occurs every 7 to 12 years (Burns and Honkala, 1990), we could assume that most white spruce seedlings found in the RPs were part of the same generation, explaining the weak height variation. In contrast, balsam fir masts regularly, leading to a regular influx of seeds and more variation in seedling height. Combining the fact that white spruce seeds are rarer due to masting years, and seedlings more vulnerable to water stress, we found a lot more balsam fir seedlings than white spruce seedlings, as previously reported (Wang and Kembell, 2005; Solarik *et al.*, 2010; Gagné *et al.*, 2019b). For both spruce and fir, a tree will have higher cone production when it receives more light (Greene *et al.*, 2002). Thinning should thus increase cone production, and ultimately lead to more regeneration. eCTR has been suggested an interesting thinning method, as it does not hinder stand productivity (Dupont-Leduc *et al.*, 2020; Schneider *et al.*, 2021).

Our results indicate that regeneration, although not the prime objective of the thinning, will be also favored. Our study showed that large openings like big gaps do not favor conifer regeneration like other thinning methods. Kneeshaw and Prévost (2007) found that balsam fir recruitment was better in gaps under 200m² whereas birches growth better in bigger gaps (>800m²). They also showed that competitor species like mountain maple grew better in large gaps and can outgrow balsam fir seedlings. Commercial thinning focuses primarily on the development of the residual trees. Promoting regeneration is thus a by-product of commercial thinning. Thinning from below, as studied here, or neutral thinning as what is now operationally used, consolidates the even-

aged structure of the stand. Schütz, (2002) proposed multiple thinning steps in order to initiate the conversion from regular to irregular stands, conserving all the attributes of a managed forest, while recreating and maintaining the future ecosystemic services which are provided by preindustrial stands (Dănescu *et al.*, 2016). As we saw in our results, RPs treated from below and eCTR100 induced less competition from the residual trees than the control and eCTR50 which could not be differenced. eCTR can be considered as a neutral thinning method which affects the canopy trees (Schneider *et al.*, 2021), and thinning from below might be used as well to managed light in the understory. In regards of this study, the previous two silvicultural intervention could be able to promote natural regeneration, by managing the competition and thus, the amount of light reaching the ground.

CONCLUSION

This study aimed to offer a further understanding of the effect of commercial thinning and gap size on natural regeneration in white spruce plantations. Due to legal obligations (Malouin *et al.*, 2008), close to nature silviculture is now more often considered in forest management decisions. Solutions are beginning to appear like in the studies of Messier *et al.*, (2009) Barrette *et al.*, (2014) which inspired by the study of Seymour and Hunter, (1992) studied the creation of a matrix, including plantations and natural stand managed with variable retention cut to allow natural regeneration and the conversion to preindustrial stand, and natural/near-natural stands. eCTR has been proposed as a first step to convert even-aged softwood plantations to uneven-aged stands, by favouring high potential trees, and create small gaps in the canopy, as those observed in unmanaged stands. Partial harvesting on its own cannot induce significant changes in structural complexity, if natural regeneration is not favored after canopy opening. There is thus an urgent need to understand the causes of mortality in the early stages of seedling establishment, from recruitment to the transition to the sapling stage. Conserving dead trees could bring more nurse logs and favourable seed beds for the seedlings. Although white spruce was dominant in the canopy, it was poorly represented in the seedling stage, and balsam fir seedlings were more abundant and were taking on the natural regeneration of the understory.. Hence, undercover plantations and/or seedbed creation could assist towards increase its regeneration presence. However, longer surveys are needed to fully understand the effect of thinning on the understory environment.

CHAPITRE 3 : CONCLUSION GÉNÉRALE ET IMPLICATION DE L'ÉTUDE

Cette étude a été réalisée dans le but d'évaluer l'effet des différentes modalités d'éclaircies sur l'installation naturelle de semis, particulièrement de semis d'épinette blanches. Si les différents traitements n'ont pas eu d'effets directs sur l'installation et le développement des semis d'épinettes blanches, ils ont eu pour effets de modifier les conditions du sous-bois, environnement dans lequel se développent ces derniers.

La quantité de lumière atteignant le sol a été l'une des variables influencées par la répartition spatiale des arbres résiduels, et donc par les modalités d'éclaircies appliquées (Downey *et al.*, 2018; Kern *et al.*, 2017; Raymond and Bédard, 2017). En effet, c'est la compétition pour les différentes ressources engendrée par la répartition spatiale des arbres résiduels qui est apparue comme un facteur influençant la quantité de lumière atteignant le sol. Plus l'indice de compétition calculé était élevée, moins la quantité de lumière mesurée au sol était importante. La quantité d'arbres résiduels à la suite des éclaircies va dépendre de l'intensité de ces dernières. Ainsi, moins elle sera intense, plus le couvert restera fourni et donc moins la lumière pourra pénétrer la canopée. Les traitements témoins et par dégagements d'arbres élites (50 AÉ/ha) sont par définition, moins intenses, ils engendrent donc une compétition résiduelle plus grande et donc moins de lumière disponible pour le développement des semis. Enfin, à l'échelle de ces derniers, la variation de lumière s'est avérée avoir un effet déterminant sur les caractéristiques de croissance des semis.

Si la croissance de semis est induite par les perturbations, c'est parce que ces dernières engendrent une libération d'espace à l'intérieur duquel, la compétition pour les ressources est amoindrie. Notre étude a montré que le développement des semis de sapins baumier réagissait à une augmentation de la quantité de lumière. En revanche l'épinette blanche, n'a pas démontré de réaction significative à la variation de lumière. Enfin la lumière a certes, un effet positif sur la croissance des semis, mais il s'est avéré qu'une quantité trop importante de lumière atteignant le sol a pour conséquence de favoriser le développement d'espèces compétitrices. Ces dernières colonisent rapidement les milieux perturbés et

engendrent une compétition pour l'installation d'espèces dites tolérantes à l'ombre, dont le développement se fait plus lentement.

Il s'est avéré que pour les semis d'épinettes blanches, la croissance soit affectée négativement par la présence d'herbacées et notamment dans les grandes trouées. La distance au centre est un élément déterminant pour l'occurrence des semis d'épinettes blanches. Une des explications possibles est que le dégagement trop important d'espace, et donc le trop fort apport en lumière a engendré un développement trop important de végétation de sous-bois. Il y a donc eu le développement d'une compétition qui a empêché l'installation de semis. La création d'une trouée d'une surface trop importante ne serait donc pas bénéfique, pour induire la régénération naturelle d'essences d'intérêts. Les petites trouées, de par leur faible dégagement, ont permis une meilleure installation des semis, de sapins baumier particulièrement, mais également d'épinettes blanche. Pour ce qui est du cas des semis de sapins baumier, la quantité de lumière au sol a également été une des variables expliquant l'occurrence des semis, en association avec la nature du substrat d'établissement.

Notre étude a mis en évidence que les semis, dépendamment de leurs essences, se développaient mieux en fonction du substrat d'établissement sur lequel ils s'installaient. Pour l'épinette blanche plusieurs études ont prouvé que le bois mort, en décomposition, agissait comme nurserie pour les semis, et représentait donc un substrat d'établissement favorable (Simard et al., 1998, 2003; Solarik et al., 2010; Gagné et al., 2019). Il a également été montré que certaines pratiques, couteuses, comme la scarification, permettaient de mettre à nu le substrat minéral, favorable pour l'installation de semis d'épinettes blanches (Simard et al., 2003; Solarik et al., 2010). Si la scarification est considérée comme fiable, pour l'installation de l'épinette, elle n'en demeure pas moins assez éloignée des processus de perturbations naturelles.

Pour ce qui est de combler l'écart entre forêts préindustrielles et aménagées, plusieurs étapes restent encore à être effectuées (Schütz, 2002). Cependant, notre étude a montré qu'il était utile, dans un premier temps d'utiliser la compétition comme mesure de la

quantité de lumière. Dans un second temps, si l'éclaircie par dégagement d'arbres élites de 50 arbres par hectare s'est révélée proche en certains points du traitement témoin, l'éclaircie par dégagement d'arbres élite de 100 arbres par hectares semble prometteuse. Nos résultats ont également montré que l'éclaircie par le bas, indifférenciable du traitement par dégagement d'arbres élites (100AÉ/ha) limitait la compétition dans le sous-bois, et laissait donc plus de lumière atteindre le sol. Cependant, l'éclaircie par le bas, pouvant être apparentée à la coupe progressive ou 30% de la surface terrière est récoltée. Cette dernière ne permet pas le passage de suffisamment de lumière pour engendrer le développement de végétation concurrente (Raymond and Bédard, 2017). Ces deux méthodes pourraient se révéler favorables au développement d'espèces d'intérêt, tout en assurant un couvert continu et permettant aussi d'assurer un le développement irrégulier du peuplement.

Nous avons mis en évidence que des trouées de petites tailles étaient plus propices à l'installation naturelle de semis, ainsi, le dégagement d'une surface autour d'arbres à fort potentiel pourrait favoriser la production de cônes par ces arbres semenciers, libérés de la compétition et donc ayant un accès plus important à la lumière. Enfin cette libération d'espace au sol autour des arbres élites pourrait favoriser l'installation naturelle le développement de semis, sans pour autant permettre un développement trop important de la végétation de sous-bois, défavorable à nos espèces cibles.

ANNEXES

Annexe I : Coefficient of variation, p-value AIC and RMSE of the model for the log10(PAR) analyses in the RPs placed in the forest and in both big and small gaps

Covariate	log10(PAR) (no gaps)	log10(PAR) (big gaps)	log10(PAR) (small gaps)	Hegy2
Intercept	-1.115 (< .05)	-0.113524 (< .05)	0.343558 (< .05)	15.148 (< .05)
Treatments:				
Control		0		19,31 (< .05)
eCTR50				18,8051 (< .05)
eCTR100				17,4874 (< .05)
Below				15.1484 (< .05)
Hegy2	-7.92E10-2 (< .05)			
Dist from the center		-0.018482 (< .05)	-0.026569 (< 0.05)	
Fit Statistics				
AIC	-1363.1377	-382.017	-374.3793	
RMSE	8.1999	1.672	0.37058	163.7

Annexe II : Coefficient of variation, p-value- AIC and RMSE of the models for the presence of regeneration analyses in the RPs placed in the forest an in both big and small gaps

Covariate	Presence (no gaps)		Presence (gaps)	
	SAB	EPB	SAB	EPB
Intercept	-1.534127 (< .05)	-0.664839 (n.s)	-0.14156 (n.s)	-2.027136 (< .05)
log10(PAR)	-5.186254 (< .05)			-2,971398 (< .05)
%Moss	-1.514549 (< .05)			-2,004128 (< .05)
Litter		-0,688753 (< .05)		
Dist from the center			0.09675 (< .05)	
Fit Statistics				
AIC	435.1311	549.9105	733.7528	526.5253
RMSE:				
log10(PAR)	21.923			5.4911
Moss	4.8905			25.5339
Litter		22.529		
Dist from the center			13.498	

Annexe III : Coefficient of variation, p-value- AIC and RMSE of the models for the frequency seedlings analyses in the RPs placed in the forest an in both big and small gaps (here after, n.s = nonsignificant)

Covariate	Frequency (no gaps)		Frequency (gaps)	
	SAB	EPB	SAB	EPB
Intercept	-0.156938 (n.s)	-0.394380 (n.s)	-1.03618 (< .05)	-0.217799 (n.s)
log10(PAR)	-1.454270 (< .05)	-0.765447 (< .05)	-3.64722 (< .05)	-0.517203 (n.s)
Treatments :				
Control	-0,092723 (n.s)			
eCTR50	-0,417239 (n.s)			
eCTR100	0,2558412 (n.s)			
Below	-0.156938 (n.s)			
Moss	0.015421 (< .05)			0.011700 (< .05)
Position	0.392188 (< .05)			
Litter		-0.022646 (< .05)		
Coarse wood			0.02555 (n.s)	
Fit Statistics				
AIC	11369.54	2123.836	1326.336	537.4237
RMSE:				
log10(PAR)		13.925	67.030	5.3838
Treatments	0.343			
Moss	137.309			12.9817
Position	104.872			

Litter	108.691
Coarse wood	5.398

Annexe IV : Coefficient of variation, p-value- AIC and RMSE of the models for the height seedlings analyses in the RPs placed in the forest an in both big and small gaps

Covariate	Height (no gaps)		Height (gaps)	
	SAB	EPB	SAB	EPB
Intercept	1.172 (< .05)		1.380 (< .05)	1.713 (< .05)
NULL				
Hegy2	-2.651 (<.05)			
Log10(PAR)	3.740 (< .05)		0.298 (<.05)	0.590 (<.05)
Fit Statistics				
AIC	266.778	73.346	86.922	108.589
RMSE:				
log10(PAR)	0.034		1.522	1.396
Hegy2	0.006			

Annexe V : Coefficient of variation, p-value- AIC and RMSE of the models for the annual increment seedlings analyses in the RPs placed in the forest an in both big and small gaps

Covariate	Annual increment (no gaps)		Annual increment (gaps)	
	SAB	EPB	SAB	EPB
Intercept	1.471 (< .05)	0.726 (< .05)	2.012 (< .05)	2.660 (< .05)
Log10(PAR)	0.388 (< .05)		0.844 (< .05)	1.322 (< .05)
Herbaceous Layer		0.503 (< .05)		
Shrub layer	0.239 (< .05)			
Fit Statistics				
AIC	202.869	61.936	665.865	196.332
RMSE:				
log10(PAR)	2.613		12.938	6.955
Herbaceous		0.916		
Shrub layer	0.485			

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ali, A., Dai, D., Akhtar, K., Teng, M., Yan, Z., Urbina-Cardona, N., Mullerova, J., Zhou, Z., 2019. Response of understory vegetation, tree regeneration, and soil quality to manipulated stand density in a *Pinus massoniana* plantation. *Global Ecology and Conservation* 20, e00775. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00775>
- Ares, A., Neill, A.R., Puettmann, K.J., 2010. Understory abundance, species diversity and functional attribute response to thinning in coniferous stands. *Forest Ecology and Management* 260, 1104–1113. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.06.023>
- Ashton, M.S., Kelty, M.J., 2018. *The Practice of Silviculture: Applied Forest Ecology*. John Wiley & Sons.
- Aubin, I., Messier, C., Bouchard, A., 2008. Can plantations develop understory biological and physical attributes of naturally regenerated forests? *Biological Conservation* 141, 2461–2476. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.07.007>
- Barrette, M., Leblanc, M., Thiffault, N., Paquette, A., Lavoie, L., Bélanger, L., Bujold, F., Côté, L., Lamoureux, J., Schneider, R., Tremblay, J.-P., Côté, S., Boucher, Y., Deshaies, M.-È., 2014. Issues and solutions for intensive plantation silviculture in a context of ecosystem management. *The Forestry Chronicle* 90, 748–762. <https://doi.org/10.5558/tfc2014-147>
- Bastien, Y., 2005. Arbres objectifs et élagage artificiel. ENGREF, Centre de sylviculture de Nancy, France 23.
- Bataineh, M., Kenefic, L., Weiskittel, A., Wagner, R., Brissette, J., 2013. Influence of partial harvesting and site factors on the abundance and composition of natural regeneration in the Acadian Forest of Maine, USA. *Forest Ecology and Management* 306, 96–106. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.016>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using **lme4**. *J. Stat. Soft.* 67. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Beaudet, M., Harvey, B.D., Messier, C., Coates, K.D., Poulin, J., Kneeshaw, D.D., Brais, S., Bergeron, Y., 2011. Managing understory light conditions in boreal mixedwoods through variation in the intensity and spatial pattern of harvest: A modelling approach. *Forest Ecology and Management* 261, 84–94. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.09.033>
- Beaudet, M., Messier, C., 1998. Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient 28, 9.
- Bergeron, D.H., Pekins, P.J., Jones, H.F., Leak, W.B., 2011. Moose browsing and forest regeneration: a case study in Northern New Hampshire. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose* 47, 39–51.
- Bérubé-Deschênes, A., Franceschini, T., Schneider, R., 2017. Quantifying competition in white spruce (*Picea glauca*) plantations. *Annals of Forest Science* 74. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0624-3>
- Bianchi, S., Hale, S., Cahalan, C., Arcangeli, C., Gibbons, J., 2018. Light-growth responses of Sitka spruce, Douglas fir and western hemlock regeneration under

- continuous cover forestry. *Forest Ecology and Management* 422, 241–252. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.027>
- Boucher, Y., Arseneault, D., 2009. La forêt préindustrielle du Bas-Saint-Laurent et sa transformation (1820-2000) : implications pour l'aménagement écosystémique. *Le naturaliste canadien* 10.
- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L., 2006. Logging-induced change (1930-2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 36, 505–517. <https://doi.org/10.1139/x05-252>
- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L., Blais, L., 2009. Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada. *Landscape Ecol* 24, 171–184. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9294-8>
- Bugmann, H., 2001. A Review of Forest Gap Models 47.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research* 33, 261–304. <https://doi.org/10.1177/0049124104268644>
- Burns, R.M., Honkala, B.H. (Technical C., 1990. *Silvics of North America. Volume 1. Conifers.* vi + 675 pp.
- Burton, P.J., Messier, C., Adamowicz, W.L., Kuuluvainen, T., 2006. Sustainable management of Canada's boreal forests: Progress and prospects. *Écoscience* 13, 234–248. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-13-2-234.1>
- Calogeropoulos, C., Greene, D.F., Messier, C., Brais, S., 2004. The effects of harvest intensity and seedbed type on germination and cumulative survivorship of white spruce and balsam fir in northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.* 34, 1467–1476. <https://doi.org/10.1139/x04-036>
- Canham, C.D., Denslow, J.S., Platt, W.J., Runkle, J.R., Spies, T.A., White, P.S., 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Can. J. For. Res.* 20, 620–631. <https://doi.org/10.1139/x90-084>
- Coates, K.D., Burton, P.J., 1999. Growth of planted tree seedlings in response to ambient light levels in northwestern interior cedar–hemlock forests of British Columbia 29, 9.
- Dănescu, A., Albrecht, A.T., Bauhus, J., 2016. Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. *Oecologia* 182, 319–333. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3623-4>
- Danneyrolles, V., Arseneault, D., Laflamme, J., Boucher, Y., 2020. Changements de composition forestière depuis l'époque préindustrielle : implications pour l'aménagement écosystémique des forêts tempérées 2.
- Danneyrolles, V., Dupuis, S., Fortin, G., Leroyer, M., de Römer, A., Terrail, R., Vellend, M., Boucher, Y., Laflamme, J., Bergeron, Y., Arseneault, D., 2019. Stronger influence of anthropogenic disturbance than climate change on century-scale compositional changes in northern forests. *Nat Commun* 10, 1265. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09265-z>
- Downey, M., Valkonen, S., Heikkinen, J., 2018. Natural tree regeneration and vegetation dynamics across harvest gaps in Norway spruce dominated forests in southern

- Finland. *Canadian Journal of Forest Research* 48, 524–534. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0358>
- Dumais, D., Prevost, M., 2008. Ecophysiology and growth of advance red spruce and balsam fir regeneration after partial cutting in yellow birch-conifer stands. *Tree Physiology* 28, 1221–1229. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.8.1221>
- Dupont-Leduc, L., Schneider, R., Sirois, L., 2020. Preliminary Results from a Structural Conversion Thinning Trial in Eastern Canada. *Journal of Forestry* 118, 515–533. <https://doi.org/10.1093/jofore/fvaa022>
- Dupuis, S., Arseneault, D., Sirois, L., 2011. Change from pre-settlement to present-day forest composition reconstructed from early land survey records in eastern Québec, Canada: Change from pre-settlement to present-day forest composition. *Journal of Vegetation Science* 22, 564–575. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01282.x>
- Elzein, T., Larocque, G.R., Sirois, L., Arseneault, D., 2020. Comparing the predictions of gap model with vegetation and disturbance data in south-eastern Canadian mixed forests. *Forest Ecology and Management* 455, 117649. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117649>
- Fortin, M., 2009. Une relation hauteur-diamètre tenant compte de l'influence de la station et du climat pour 20 espèces commerciales du Québec, Mémoire de recherche forestière. Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources naturelles, Direction de la recherche forestière, Sainte-Foy, Québec.
- Gagné, L., Lavoie, L., Binot, J.-M., 2012. Croissance et propriétés mécaniques du bois après éclaircie commerciale dans une plantation d'épinette blanche (*Picea glauca*) âgée de 32 ans. *Can. J. For. Res.* 42, 291–302. <https://doi.org/10.1139/x11-181>
- Gagné, L., Sirois, L., Lavoie, L., 2019. Seed Rain and Seedling Establishment of *Picea glauca* and *Abies balsamea* after Partial Cutting in Plantations and Natural Stands. *Forests* 10, 221. <https://doi.org/10.3390/f10030221>
- Gagné, L., Sirois, L., Lavoie, L., 2016. Comparaison du volume et de la valeur des bois résineux issus d'éclaircies par le bas et par dégagement d'arbres-élites dans l'Est du Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 46, 1320–1329. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0395>
- Gagnon, L., 2018. Sommaire du plan d'aménagement forestier intégré tactique 2018-2023. Région du Bas Saint Laurent [...]. Rimouski (Québec).
- Gärtner, S.M., Lieffers, V.J., Macdonald, S.E., 2011. Ecology and management of natural regeneration of white spruce in the boreal forest. *Environmental Reviews* 19, 461–478. <https://doi.org/10.1139/a11-017>
- Gauthier, M.-M., Barrette, M., Tremblay, S., 2015. Commercial Thinning to Meet Wood Production Objectives and Develop Structural Heterogeneity: A Case Study in the Spruce-Fir Forest, Quebec, Canada. *Forests* 6, 510–532. <https://doi.org/10.3390/f6020510>
- Gouvernement du Québec, 2015. Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier. Chapitre A-18.1. Editeur officiel du Québec.
- Greene, D.F., Messier, C., Asselin, H., Fortin, M.-J., 2002. The effect of light availability and basal area on cone production in *Abies balsamea* and *Picea glauca* 80, 8.

- Harmon, M.E., Franklin, J.F., 1989. Tree Seedlings on Logs in Picea-Tsuga Forests of Oregon and Washington. *Ecology* 70, 48–59. <https://doi.org/10.2307/1938411>
- Hegyí, F., 1974. A simulation model for managing jack-pine stands. *Growth models for tree and stand simulation* 74–90.
- Hemery, G.E., Savill, P.S., Pryor, S.N., 2005. Applications of the crown diameter–stem diameter relationship for different species of broadleaved trees. *Forest Ecology and Management* 215, 285–294. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.05.016>
- Humbert, L., Gagnon, D., Kneeshaw, D., Messier, C., 2007. A shade tolerance index for common understory species of northeastern North America. *Ecol. Indic.* 7, 195–207.
- Hunter, M.L., Jr, M.L.H., 1999. *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Cambridge University Press.
- Jobidon, R., Cyr, G., Thiffault, N., 2004. Plant species diversity and composition along an experimental gradient of northern hardwood abundance in *Picea mariana* plantations. *Forest Ecology and Management* 198, 209–221. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.04.020>
- Kern, C.C., Burton, J.I., Raymond, P., D’Amato, A.W., Keeton, W.S., Royo, A.A., Walters, M.B., Webster, C.R., Willis, J.L., 2017. Challenges facing gap-based silviculture and possible solutions for mesic northern forests in North America. *Forestry* 90, 4–17. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpw024>
- Kern, C.C., D’Amato, A.W., Strong, T.F., 2013. Diversifying the composition and structure of managed, late-successional forests with harvest gaps: What is the optimal gap size? *Forest Ecology and Management* 304, 110–120. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.029>
- Kneeshaw, D.D., Prévost, M., 2007. Natural canopy gap disturbances and their role in maintaining mixed-species forests of central Quebec, Canada. This article is one of a selection of papers published in the Special Forum IUFRO 1.05 Uneven-Aged Silvicultural Research Group Conference on Natural Disturbance-Based Silviculture: Managing for Complexity. *Can. J. For. Res.* 37, 1534–1544. <https://doi.org/10.1139/X07-112>
- Larocque, G.R., Lapointe, L., Paré, D., Boutin, R., Lacerte, V., 2014. Mass- and area-based contents in nitrogen, proteins, and chlorophyll within crowns of balsam fir (*Abies balsamea*) and black spruce (*Picea mariana*) trees located along a temperature gradient. *Écoscience* 21, 242–252. [https://doi.org/10.2980/21-\(3-4\)-3683](https://doi.org/10.2980/21-(3-4)-3683)
- Larouche, C., Gauthier, M.-M., Roy, V., Blouin, D., 2015. Conifer regeneration in managed temperate mixedwood stands: the balance between release and competition. *New Forests* 46, 409–425. <https://doi.org/10.1007/s11056-015-9468-6>
- Lieffers, V.J., Messier, C., Stadt, K.J., Gendron, F., Comeau, P.G., 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests 29, 16.
- Lieffers, V.J., Stadt, K.J., 1994. Growth of understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis*, and *Epilobium angustifolium* in relation to overstory

- light transmission. *Can. J. For. Res.* 24, 1193–1198. <https://doi.org/10.1139/x94-157>
- Lundqvist, L., Chrimes, D., Elfving, B., Mörling, T., Valinger, E., 2007. Stand development after different thinnings in two uneven-aged *Picea abies* forests in Sweden. *Forest Ecology and Management* 238, 141–146. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.10.006>
- Malouin, C., McAfee, B.J., Canadian Forest Service, Science and Programs Branch, 2008. Mise en oeuvre de méthodes de gestion écosystémique dans les forêts du Canada un dialogue entre sciences et politiques. Service canadien des forêts, Direction des sciences et des programmes, Ottawa, Ont.
- Man, R., Lieffers, V.J., 1997. Seasonal photosynthetic responses to light and temperature in white spruce (*Picea glauca*) seedlings planted under an aspen (*Populus tremuloides*) canopy and in the open. *Tree Physiol* 17, 437–444. <https://doi.org/10.1093/treephys/17.7.437>
- Martin, G.L., Ek, A.R., 1984. A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. *Forest Sci.* 30, 731–743.
- Martin-DeMoor, J., Lieffers, V.J., Macdonald, S.E., 2010. Natural regeneration of white spruce in aspen-dominated boreal mixedwoods following harvesting. *Can. J. For. Res.* 40, 585–594. <https://doi.org/10.1139/X10-016>
- McCarthy, J., 2001. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests 9, 59.
- Messier, C., Doucet, R., Ruel, J.-C., Claveau, Y., Kelly, C., Lechowicz, M.J., 1999. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests 29, 12.
- Messier, C., Parent, S., Bergeron, Y., 1998. Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science* 9, 511–520. <https://doi.org/10.2307/3237266>
- Messier, C., Tittler, R., Kneeshaw, D.D., Gélinas, N., Paquette, A., Berninger, K., Rheault, H., Meek, P., Beaulieu, N., 2009. TRIAD zoning in Quebec: Experiences and results after 5 years. *The Forestry Chronicle* 85, 885–896. <https://doi.org/10.5558/tfc85885-6>
- Ministère des ressources naturelles, de la faune et des parcs, Direction régionale du Bas-Saint-Laurent (Ed.), 2004. Portrait forestier de la région du Bas-Saint-Laurent document d'information sur la gestion de la forêt publique préparé à l'usage de la Commission d'étude scientifique [...]. Québec.
- Montoro Girona, M., Morin, H., Lussier, J.-M., Ruel, J.-C., 2019. Post-cutting Mortality Following Experimental Silvicultural Treatments in Unmanaged Boreal Forest Stands. *Front. For. Glob. Change* 2, 4. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00004>
- Nie, Z., MacLean, D.A., Taylor, A.R., 2019. Disentangling variables that influence growth response of balsam fir regeneration during a spruce budworm outbreak. *Forest Ecology and Management* 433, 13–23. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.10.050>

- Nyland, R.D., 2003. Even- to uneven-aged: the challenges of conversion. *Forest Ecology and Management* 172, 291–300. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00797-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00797-6)
- Olson, M.G., Meyer, S.R., Wagner, R.G., Seymour, R.S., 2014. Commercial thinning stimulates natural regeneration in spruce–fir stands. *Canadian Journal of Forest Research* 44, 173–181. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0227>
- Poirier, C., Gosselin, M., Larouche, J.-F., Tremblay, G., Québec (Province), Ministère des ressources naturelles et de la faune, Direction générale du Bas-Saint-Laurent, Direction des affaires régionales, 2010. Portrait territorial: Bas-Saint-Laurent. Direction générale du Bas-Saint-Laurent, Direction des affaires régionales du Bas-Saint-Laurent, Ministère des ressources naturelles et de la faune, Québec.
- Pope, G., Treitz, P., 2013. Leaf Area Index (LAI) Estimation in Boreal Mixedwood Forest of Ontario, Canada Using Light Detection and Ranging (LiDAR) and WorldView-2 Imagery. *Remote Sensing* 5, 5040–5063. <https://doi.org/10.3390/rs5105040>
- Pothier, D., Prévost, M., 2008. Regeneration development under shelterwoods in a lowland red spruce – balsam fir stand. *Can. J. For. Res.* 38, 31–39. <https://doi.org/10.1139/X07-135>
- Prégent, G., 1998. L'éclaircie des plantations. Mémoire de recherche forestière 54.
- Pretzsch, H., 2009. Forest Dynamics, Growth, and Yield, in: Pretzsch, H. (Ed.), *Forest Dynamics, Growth and Yield: From Measurement to Model*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 1–39. https://doi.org/10.1007/978-3-540-88307-4_1
- Pretzsch, H., Matthew, C., Dieler, J., 2012. Allometry of Tree Crown Structure. Relevance for Space Occupation at the Individual Plant Level and for Self-Thinning at the Stand Level, in: Matyssek, R., Schnyder, H., Obwald, W., Ernst, D., Munch, J.C., Pretzsch, Hans (Eds.), *Growth and Defence in Plants, Ecological Studies*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 287–310.
- Prévost, M., 2008. Effect of cutting intensity on microenvironmental conditions and regeneration dynamics in yellow birch – conifer stands. *Can. J. For. Res.* 38, 317–330. <https://doi.org/10.1139/X07-168>
- Prévost, M., Raymond, P., Lussier, J.-M., 2010. Regeneration dynamics after patch cutting and scarification in yellow birch – conifer stands. *Canadian Journal of Forest Research* 40, 357–369. <https://doi.org/10.1139/X09-192>
- Raymond, P., Bédard, S., 2017. The irregular shelterwood system as an alternative to clearcutting to achieve compositional and structural objectives in temperate mixedwood stands. *Forest Ecology and Management* 398, 91–100. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.042>
- Robitaille, A., Saucier, J.-P., 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*. [Québec]: Gouvernement du Québec, Ministère des ressources naturelles.
- Schneider, R., Franceschini, T., Duchateau, E., Bérubé-Deschênes, A., Dupont-Leduc, L., Proudfoot, S., Power, H., de Coligny, F., 2021. Influencing plantation stand structure through close-to-nature silviculture. *Eur J Forest Res.* <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01349-6>
- Schütz, J.-P., 2002. Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry (Lond)* 75, 329–337. <https://doi.org/10.1093/forestry/75.4.329>

- Schütz, J.-P., 2001. Opportunities and strategies of transforming regular forests to irregular forests. *Forest Ecology and Management* 8.
- Seymour, R., Hunter, M., 1992. *New Forestry in Eastern Spruce-Fir Forests: Principles and Applications to Maine*.
- Simard, M.-J., Bergeron, Y., Sirois, L., 2003. Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada 33, 10.
- Simard, M.-J., Bergeron, Y., Sirois, L., 1998. Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrate. *Journal of Vegetation Science* 9, 575–582. <https://doi.org/10.2307/3237273>
- Solarik, K.A., Lieffers, V.J., Volney, W.J.A., Pelletier, R., Spence, J.R., 2010. Seed tree density, variable retention, and stand composition influence recruitment of white spruce in boreal mixedwood forests. *Can. J. For. Res.* 40, 1821–1832. <https://doi.org/10.1139/X10-125>
- Team, R.C., 2020. R Core Team R: a language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing.
- Terrail, R., Arseneault, D., Fortin, M.-J., Dupuis, S., Boucher, Y., 2014. An early forest inventory indicates high accuracy of forest composition data in pre-settlement land survey records. *Journal of Vegetation Science* 25, 691–702. <https://doi.org/10.1111/jvs.12142>
- Terrail, R., Dupuis, S., Danneyrolles, V., Fortin, M., Boucher, Y., Arseneault, D., 2019. Reorganization of tree assemblages over the last century in the northern hardwoods of eastern Canada. *Appl Veg Sci* 22, 474–483. <https://doi.org/10.1111/avsc.12449>
- Thiffault, N., Roy, V., Prigent, G., Cyr, G., 2003. La sylviculture des plantations résineuses au Québec. *LE NATURALISTE CANADIEN* 127, 20.
- Tobin, M.F., Reich, P.B., 2009. Comparing indices of understory light availability between hemlock and hardwood forest patches 39, 9.
- Wang, G.G., Kembell, K.J., 2005. Balsam fir and white spruce seedling recruitment in response to understory release, seedbed type, and litter exclusion in trembling aspen stands. *Can. J. For. Res.* 35, 667–673. <https://doi.org/10.1139/x04-212>
- Wykoff, W., 1982. *User's guide to the Stand Prognosis Model*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station.

