



La rétention de tiges marchandes après coupe totale ne permet pas d'assurer la régénération post-feu des forêts d'épinette noire dans un contexte d'épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette.

par Mathieu Lacroix

Mémoire présenté à l'Université du Québec à Chicoutimi en vue de l'obtention du grade de
Maîtrise ès sciences (M. Sc.) en Ressources Renouvelables (Ressource biologiques)

Québec, Canada

© Mathieu Lacroix, 2025

RÉSUMÉ

L'intensification du cycle des feux de forêt, attribuable aux changements climatiques, ainsi que le rajeunissement global de la forêt boréale, causé par les aménagements forestiers, érode la résilience de la forêt boréale d'Amérique du Nord. Considérant que la production de graines chez l'épinette noire débute à environ 50 ans, la susceptibilité des jeunes peuplements d'épinette noire (<50 ans) aux échecs de régénération lors d'un feu de forêt est d'autant plus importante lorsque l'on considère l'effet de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) sur la banque de graines. L'objectif de cette étude était de mesurer la régénération naturelle sur des sites de coupes forestières réalisées il y a moins de 50 ans et d'évaluer si le maintien de tiges marchandes (≥ 9 cm de DHP) lors des opérations permet d'assurer la régénération des peuplements d'épinettes noires en cas de feu. Un total de 90 peuplements aménagés par coupes totales entre 1973 et 2017, affectés à des degrés variables par la TBE depuis 2015 et brûlés en 2020, ont été échantillonnés dans la forêt boréale du Québec. La régénération y a été évaluée avec le coefficient de distribution spatiale des semis puis classifiée selon 3 niveaux de régénération. Les peuplements choisis présentaient un gradient de densité de tiges marchandes allant de 25 à 1375 tiges à l'hectare, ainsi que des gradients de sévérité du feu et de défoliation cumulative de l'épidémie de TBE. Au total, 79 % des placettes échantillonnées étaient en échec de régénération, c'est-à-dire qu'elles présentaient un coefficient de distribution spatiale des semis inférieur à 40 %, et seulement 7 % des placettes avaient atteint le seuil prédéfini de régénération adéquate. Le modèle statistique « *zero-inflated negative binomial* » retenu comportait 4 variables : la densité de tiges marchandes semencières présentes au moment du feu, la sévérité de l'épidémie de TBE, la sévérité du feu et l'âge moyen des placettes. La densité de tiges marchandes au moment du feu n'avait pas d'influence sur la densité de la régénération après feu. L'âge moyen des peuplements avait un effet positif sur la régénération et l'analyse des structures d'âge et de taille a révélé qu'une proportion significative de tiges de taille inférieure à 10 cm au DHP était potentiellement immature (< 50 ans) et présentait une plus faible probabilité de participer à la régénération. La sévérité du feu et la sévérité de l'épidémie de TBE avaient toutes deux un effet négatif sur la régénération. De façon générale, nos résultats démontrent que l'effet combiné d'une épidémie de TBE et d'un feu diminue drastiquement le potentiel de régénération des tiges marchandes d'épinette noire laissées dans les peuplements issus de coupes forestières. La rétention de tiges marchandes lors d'une coupe totale n'est donc pas adéquate afin de maintenir le potentiel de régénération après feu dans un contexte d'épidémie de TBE et de feux sévères

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	II
TABLE DES MATIÈRES	III
LISTE DES TABLEAUX.....	V
LISTE DES FIGURES.....	VI
LISTE DES ABRÉVIATIONS.....	VIII
REMERCIEMENTS.....	IX
INTRODUCTION.....	1
1.1 LES CHANGEMENTS CLIMATIQUES.....	1
1.2 L'ÉPINETTE NOIRE ET LA FORÊT BORÉALE.....	1
1.3 LES RÉGIMES DE PERTURBATIONS	4
1.4 OBJECTIFS DE L'ÉTUDE	6
MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	8
2.1 AIRE D'ÉTUDE	8
2.2 SÉLECTION DES SITES	10
2.3 ACQUISITION DES DONNÉES ET MESURES DE TERRAIN.....	11
2.4 ANALYSES DENDROCHRONOLOGIQUES ET DÉTECTION DES ÉPIDÉMIES	13
2.5 ANALYSES STATISTIQUES	14
RÉSULTATS	17

3.1 ÉVALUATION GÉNÉRALE DE LA RÉGÉNÉRATION ET CARACTÉRISTIQUES DES SITES	17
3.2 COMPOSITION DES PEUPEMENTS AVANT FEU	19
3.3 SÉVÉRITÉ DES PERTURBATIONS	21
3.3 MODÉLISATION DE LA RÉGÉNÉRATION	21
DISCUSSION.....	23
4.1 EFFETS DES CARACTÉRISTIQUES DES PEUPEMENTS AVANT FEU	23
4.2 EFFETS DU SUBSTRAT DE GERMINATION	24
4.3 EFFETS DE LA SÉVÉRITÉ DES PERTURBATIONS	26
CONCLUSION	30
LISTE DE RÉFÉRENCES	33
ANNEXE I	48

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Tableau du coefficient de distribution spatiale (CDS) de la régénération de conifères selon les groupes d'espèces indicatrices (gei) des placettes. Le tableau comprend également le régime hydrique associé, la densité à l'hectare moyenne de tiges marchandes ainsi que l'abondance moyenne de sphaigne par placette	19
Tableau 2. Fréquence des quatre plus grands contributeurs au recouvrement (cr; plantes ou types de sol) des microplacettes	25

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Localisation du feu 395 ayant brûlé en 2020 dans la forêt boréale du Québec (a), et emplacement des 90 placettes au sein du feu, incluant la densité de tiges marchandes au moment du feu (tiges/hectare ; b).	9
Figure 2. Dispositif d'échantillonnage des placettes incluant la superficie des différentes sections ainsi que les groupes de plantes échantillonnées.....	12
Figure 3. Évaluation de la régénération après-feu des semis de conifères (épinette noire et pin gris) dans les 90 placettes analysées. Le graphique (a) présente la proportion de placettes appartenant aux trois classes de régénération déterminées selon les seuils du coefficient de distribution spatiale (CDS) : échec ($< 40\%$), moindre ($\geq 40\%$ et $< 70\%$) et adéquate ($\geq 70\%$). Le graphique (b) présente la densité moyenne et les écarts-types des semis d'épinette noire et de pin gris dans les placettes appartenant aux différentes classes de régénération. La ligne pointillée représente le seuil de régénération adéquate (70%).....	17
Figure 4. Proportion des semis d'épinette noire (%) en fonction du substrat d'établissement (a) ainsi que le coefficient de distribution spatiale moyen (%) des semis d'épinette noire selon le régime hydrique des placettes (b).....	18
Figure 5. Proportion (%) de tiges marchandes d'épinette noire de moins de 50 ans dans chaque classe de dhp (a) ainsi que la fréquence totale des classes de dhp au sein des tiges marchandes échantillonnées (b).	20

Figure 6. Effets des variables explicatives sur le coefficient de distribution spatiale (CDS) de l'épinette noire. Les points représentent les valeurs réelles du CDS alors que la courbe représente les valeurs prédites par le modèle zero-inflated avec l'intervalle de confiance à 95 %. Les valeurs p1 et p2 de significativité représentent les 2 portions du modèle, soit count et zero-inflated..... 22

LISTE DES ABRÉVIATIONS

BOP	Bouleau à papier
CBI	Composite Burn Index
CDS	Coefficient de distribution spatiale
CEF	Centre d'étude sur la forêt
DHP	Diamètre à hauteur de poitrine
EPN	Épinette noire
FEC	Forestier en Chef
FRQNT	Fonds de recherche du Québec – Nature et Technologie
GEI	Groupe d'espèces indicatrices
MFFP	Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs
MRNF	Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts
PET	Peuplier faux-tremble
CR	Contributeur au recouvrement
PIG	Pin gris
SAB	Sapin baumier
TBE	Tordeuse des bourgeons de l'épinette
UQAC	Université du Québec à Chicoutimi

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d’abord à remercier mon directeur de recherche, Yan Boucher. Merci d’avoir cerné le type d’étudiant et d’apprenant que j’étais, de m’avoir donné l’espace et la flexibilité dont j’avais besoin à certaines étapes et l’encadrement rigoureux à d’autres. Merci pour tes conseils, ta patience et ton engagement à ma réussite. Similairement, je veux remercier mon co-directeur, Victor Danneyrolles, pour son appui essentiel à toutes les étapes de mon projet. Merci pour ta disponibilité inconditionnelle afin de répondre à mes questions, me conseiller et me guider. Merci à vous deux d’avoir été critiques de la qualité de mes travaux et de m’avoir poussé à tirer le meilleur de moi-même. Vous avez formé un duo de mentors idéal.

Je veux également remercier tous les assistants de recherche, Antonin Caussin, Charlotte Boulay, Jeanne Dupont, Hugues Terreaux, Noémie Fortin, Yan Arcand et François Gionest pour votre engagement et votre participation essentielle aux travaux de terrain et de laboratoire. Merci également de m’avoir offert la meilleure des compagnies dans un des plus beaux étés de ma vie. Vous avez été une équipe de feux inoubliable. Merci à Abir Arbi, l’incroyable partenaire de maîtrise avec qui j’ai découvert, sué, appris, souffert et grandi. Merci à ma famille et à mes ami·es qui m’ont accompagné tout au long de mon parcours. Merci tout spécialement à ma fiancée, mon amoureuse et ma complice, Mathilde Desjardins, pour m’avoir encouragé et soutenu durant cette étape clé de ma vie.

Merci au Fonds de recherche du Québec - Nature et Technologie (FRQNT) pour l’octroi d’une bourse de maîtrise en recherche. Merci également au Ministère de l’Environnement, de la Lutte contre les Changements Climatiques, de la Faune et des Parcs, au Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts ainsi qu’à l’Observatoire régional de recherche sur la forêt boréale pour leur support financier essentiel, sans qui ce projet n’aurait jamais vu le jour. Je veux également remercier le Centre d’étude de la forêt (CEF) qui m’a donné l’opportunité de présenter mes travaux et de participer à des ateliers de formation lors des colloques annuels.

INTRODUCTION

1.1 Les changements climatiques

Les changements climatiques entraînent une augmentation marquée des superficies brûlées dans la forêt boréale (Ellis et al. 2022; Jain et al. 2024). La plupart des essences boréales de l'est du Canada présentent des adaptations leur permettant de se régénérer après le passage du feu (Greene et al. 1999), témoignant d'une dynamique naturelle façonnée depuis des millénaires par ce type de perturbation (Ali et al. 2025). Cependant, l'accélération récente de la fréquence et de la sévérité des incendies suscite des inquiétudes quant à la capacité des forêts à maintenir leurs processus de régénération à la suite de ces perturbations (Baltzer et al. 2021).

1.2 L'épinette noire et la forêt boréale

L'épinette noire (*Picea mariana* Mill.) est de loin l'espèce la plus abondante dans les forêts boréales du nord-est américain, et ses mécanismes de régénération sont étroitement liés aux régimes de feux. En effet, les peuplements dominés par l'épinette noire affectés par les feux suivent généralement une dynamique d'autoreplacement, avec une recolonisation rapide du milieu suivant le passage d'un feu de forêt grâce à leurs cônes semi-sérotineux (St-Pierre et al. 1992; Johnstone et al. 2020). Cette espèce forme une banque aérienne de graines qu'elle conserve pendant plusieurs années dans des cônes au sein de la canopée. Durant un feu, la chaleur intense des flammes fait fondre la résine qui maintient les écailles des cônes partiellement fermées, ce qui permet la dispersion des semences après le passage du feu (Fraver 1992; Splawinski et al. 2019b). L'établissement des semis se produit durant les premières années suivant le feu, si bien qu'après 3 années seulement, plus de 95% des tiges qui formeront le peuplement mature sont déjà installées. (St-Pierre et al. 1992; Greene et al. 2004; Johnstone et al. 2020). Bien que la croissance des semis d'épinette noire soit lente, cette recolonisation rapide après feu (Johnstone

et al. 2009; Rossi et al. 2017) permet à l'espèce de conserver sa dominance dans les nouveaux peuplements. Les peuplements monospécifiques équiens issus de cette recolonisation ont généralement une densité à maturité de plus de 1000 tiges à l'hectare (Bouchard et al. 2008; Rossi et al. 2013). La densité de la régénération peut également être influencée par les conditions de croissance du site après le passage d'un feu. En effet, les semences d'épinette noire sont sensibles à la dessiccation, et une période de sécheresse importante après un feu peut limiter la germination des semences et donc le recrutement de l'espèce (Thomas et Wein 1985; Sirois 1993; Charron et Greene 2002; Johnstone et Chapin 2006; Boiffin et Munson 2013). Dans les sols forestiers hétérogènes, où la disponibilité de microsites favorables à l'établissement de l'épinette noire est parfois limitée, les espèces à forte capacité de rétention hydrique, telles que celles du genre *Sphagnum*, jouent un rôle important en fournissant des substrats propices à la germination (Greene *et al.* 2004; Wirth *et al.* 2008; Fortin *et al.* 2026). Sur les sites bien drainés où les conditions de croissance sont favorables (Bour et al. 2021), un peuplement typique d'épinette noire prend au minimum 50 ans pour atteindre la maturité reproductive et développer une banque aérienne de semences suffisante pour permettre une régénération adéquate en cas de feu (Viglas et al. 2013). La croissance de l'épinette noire et l'atteinte de la maturité peuvent cependant être retardées de plusieurs décennies lorsque les conditions de croissance sont défavorables, comme sur les sites mal drainés (Viglas *et al.* 2013; Splawinski *et al.* 2022).

Lorsque l'épinette noire ne parvient pas à se régénérer adéquatement en raison d'une succession rapide (< 50 ans) de perturbations, comme lors d'une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) suivie d'un feu ou lors de deux feux consécutifs (Girard et al. 2009; Côté et al. 2013), il peut en résulter une perte de couvert forestier. En effet, lorsque la

densité totale de la régénération du peuplement est insuffisante, c'est-à-dire qu'elle correspond à moins de 1750 semis à l'hectare ou à un coefficient de distribution spatiale (CDS), ou stocking en anglais, inférieur à 40 %, on parle alors d'échecs de régénération (Perrault-Hébert et al. 2017; FEC 2023; Fortin et al. 2026). Les landes forestières improductives issues des échecs de régénération peuvent se maintenir pendant plusieurs décennies, voire plusieurs siècles (Payette et al. 2000; Girard et al. 2008) et entraînent à long terme une réduction majeure de la capacité à stocker le carbone ainsi que la perte de nombreux services écosystémiques, comme la présence d'habitats fauniques, ce qui affecte la biodiversité.

Lorsque la régénération de l'épinette noire est insuffisante, on peut également observer des changements importants dans la composition des peuplements au profit d'espèces à croissance plus rapide comme le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb; PIG) ou un enfeuilletement par des espèces comme le bouleau à papier (*Betula papyrifera*; BOP) ou le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*; PET; Johnstone et al. 2010, 2020). En effet, la production de cônes chez le pin gris commence très tôt et la maturité reproductive peut être atteinte avant 10 ans (Rudolph 1985). De plus, ses cônes sérotineux sont plus résistants aux chaleurs extrêmes que ceux de l'épinette noire, ce qui en fait une espèce particulièrement résiliente aux feux de forêt (Splawinski et al. 2019b; Baltzer et al. 2021; Pelletier et De Lafontaine 2023). Contrairement à ces conifères, les espèces de feuillues peuvent rapidement coloniser le peuplement par la dispersion des semences sur de longues distances depuis les tiges avoisinantes ou par reproduction végétative (dragons, rejets de souche). Bien que la proportion d'essences feuillues au sein d'un peuplement puisse être importante après une perturbation (Hansen et al. 2021; Dawe et al. 2025), ces arbres intolérants à l'ombre qui s'installent dans la canopée sont généralement remplacés à long terme

(environ 150 ans) par des conifères comme l'épinette noire et le sapin baumier qui poussaient en sous-couvert (Bouchard *et al.* 2008).

1.3 Les régimes de perturbations

Le cycle des feux historiques relativement long de l'est du Canada (150 à >500 ans) (Couillard *et al.* 2022; Danneyrolles *et al.* 2025) a généralement permis de maintenir des paysages dominés par des peuplements matures d'épinette noire résilients aux feux (Cyr *et al.* 2009). Cependant, l'augmentation actuelle de la fréquence des feux (Abatzoglou *et al.* 2025; Li *et al.* 2025) accroît le risque d'observer des jeunes peuplements d'épinette noire immatures issus de coupes forestières être affectés par des feux (< 50 ans; Côté *et al.* 2013; Splawinski *et al.* 2019a). En plus de la fréquence des feux, la sévérité du feu, c'est-à-dire le degré d'impact de la combustion et de la chaleur sur la végétation et le sol (Keeley 2009), joue aussi un rôle majeur dans la régénération de l'épinette noire (Lecomte *et al.* 2006; Johnstone *et al.* 2009; Perrault-Hébert *et al.* 2017; Splawinski *et al.* 2019b; Fortin *et al.* 2026). En effet, lors d'un feu très sévère au niveau de la canopée, la chaleur peut endommager les graines de l'épinette noire et réduire fortement la capacité reproductive du peuplement (Fraver 1992; Splawinski *et al.* 2019b; Reid *et al.* 2023; Fortin *et al.* 2026). En revanche, un feu sévère au niveau du sol peut brûler la couche de matière organique, exposant le sol minéral et offrant ainsi de meilleures conditions pour l'établissement et la croissance des semis de l'épinette noire (Johnstone et Chapin 2006; Greene *et al.* 2007).

La forêt boréale de l'est du Canada est également fortement affectée par des épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clemens); TBE; Jardon *et al.* 1994; Dutilleul *et al.* 2003; Bouchard *et al.* 2006; Bouchard et Auger 2014). La TBE est un insecte

ravageur qui cause des dommages importants en se nourrissant des aiguilles, du pollen et des cônes de plusieurs conifères boréaux (McGugan 1954; Nealis et Regniere 2004; Corona et al. 2022). Bien que l'insecte se nourrisse préférentiellement de sapin baumier (*Abies balsamea* Mill.; SAB) et d'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss; EPB), principalement en raison d'une synchronicité entre l'émergence des larves de la TBE et le débourrement des bourgeons de ces espèces (Nealis et Regniere 2004), l'épinette noire peut également subir des dégâts importants, surtout lorsque la densité de l'insecte est importante (Pothier et al. 2012). Chez les arbres affectés, la défoliation ralentit la croissance annuelle et peut même causer la mort de l'individu (Pothier et al. 2012; Rossi et al. 2018; Corona et al. 2022). Le niveau de mortalité causée par la TBE au sein des peuplements diminue avec l'augmentation de la proportion d'épinette noire (Pothier et al. 2012). Cependant, la mortalité de l'épinette noire peut tout de même augmenter avec le nombre d'années consécutives de défoliation modérée à sévère (Pothier et al. 2012). La mortalité causée par la TBE peut donc réduire le nombre d'arbres semenciers, c'est-à-dire les arbres qui produisent des semences et qui peuvent donc participer à la régénération. De plus, la réduction du nombre de graines produites par la consommation des cônes mâles diminue la taille et la vigueur de la banque de graines aérienne nécessaire à la régénération de l'épinette noire en cas de feu (Simard et Payette 2005).

En plus des perturbations naturelles, la forêt boréale est également affectée par l'aménagement forestier. Au Québec, plus de 200 000 hectares de forêt sont récoltés annuellement et environ 80 % des superficies touchées (dont la majorité est en forêt boréale) sont des « coupes totales » (MRNF, 2024) visant à récupérer l'ensemble des arbres marchands (> 9 cm dhp) et qui ne laissent qu'en moyenne 5 % d'arbres résiduels sur les sites de coupe

(Poulin, 2013). Les peuplements en régénération (<50 ans) issus de ces coupes forestières n'ont pas de banque aérienne de semences suffisante pour assurer leur régénération en cas de feu et sont donc particulièrement sensibles aux échecs de régénération (Paine et al. 1998; Baltzer et al. 2021). De plus, la hausse actuelle de l'activité des feux survient dans des paysages marqués par une forte proportion de peuplements immatures (< 50 ans) d'épinette noire issus des coupes des dernières décennies (Boucher et al. 2017; Cyr et al. 2022; Boulanger et al. 2025).

Afin de maintenir au sein des territoires aménagés certains éléments de diversité présents naturellement dans les vieilles forêts, les coupes partielles ont été proposées comme alternatives de sylviculture aux coupes totales. Les coupes partielles à niveaux de rétention variables limitent la simplification structurelle des peuplements aménagés que l'on observe généralement sur les sites de coupes totales. Dans les forêts mixtes et boréales de l'Est du Canada et d'ailleurs, ces méthodes ont démontré être efficaces pour promouvoir l'établissement et la croissance d'espèces de conifères tolérantes à l'ombre comme l'épinette noire tout en limitant la compétition par des espèces de début de succession (Guignabert *et al.* 2020; Maleki *et al.* 2020; Kim *et al.* 2025). Dans les peuplements aménagés dominés par l'épinette noire, le maintien de tiges matures par des coupes partielles pourrait permettre de maintenir une partie de la banque aérienne de graines et ainsi de conserver une capacité de régénération après feu.

1.4 Objectifs de l'étude

Considérant l'intensification du régime des feux (fréquence, sévérité) dans des paysages forestiers affectés par des perturbations majeures comme les coupes et les épidémies de tordeuse, la mise en place d'une sylviculture d'adaptation face à ces risques est essentielle (Ogden et Innes 2007; Williamson et al. 2019; Jetté et al. 2025). Dans ce contexte, l'objectif de cette étude était

de déterminer si le maintien de tiges marchandes lors d'une coupe totale permet d'assurer une régénération adéquate des peuplements d'épinette noire si un feu survient avant l'atteinte de la maturité du peuplement issu de la coupe. Pour ce faire, 90 peuplements d'épinette noire traités par coupes totales entre 1973 et 2017, et ayant ensuite brûlé lors d'un feu survenu en juin 2020, ont été échantillonnés. Ces peuplements ont été sélectionnés de manière à représenter un gradient (25 à 1375 tiges/ha) de rétention de tiges marchandes après coupe. Environ la moitié des peuplements avaient également été affectés de façon plus ou moins sévère par une épidémie de TBE ayant débuté sur le territoire en 2015. Trois hypothèses ont été formulées : (i) La densité de tiges marchandes d'épinette noire sera directement proportionnelle à la densité de la régénération; (ii) il existe un seuil de densité d'épinettes noires semencières présentes avant feu permettant d'assurer une régénération adéquate; (iii) la régénération de l'épinette noire sera négativement affectée par la sévérité du feu et par la sévérité de la défoliation causée par la TBE avant le feu.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1 Aire d'étude

L'aire d'étude est localisée dans la forêt boréale continue du Québec au Canada, plus spécifiquement à la limite nord du domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc (unité de paysage régional 100 : réservoir Pipmuacan). Cette unité de paysage est caractérisée par un climat subpolaire, subhumide et continental où la température annuelle moyenne varie entre -2,5 °C et 0 °C (Robitaille et Saucier, 1998). La saison de croissance est relativement courte et dure entre 140 et 150 jours. Les précipitations annuelles moyennes vont de 1100 à 1200 mm, dont environ 30 % tombent sous forme de neige persistante en hiver. Le relief du territoire est peu accidenté, constitué de collines arrondies aux pentes faibles (Saucier et al. 2009), où l'altitude des peuplements échantillonnés variait de 260 m à 481 m (moyenne de 370 m). Les tills épais couvrent la vaste majorité de la zone d'étude (Grondin et al. 1999), particulièrement présents dans les vallées et les pentes faibles. Sur les sommets et les pentes fortes, les sols plus minces sont généralement bien drainés et composés de plus grosses particules de taille variée. Dans les vallées plus larges, on retrouve aussi des dépôts fluvio-glaciaires. Le cycle naturel des feux pour la région d'étude se situe entre 270 et 350 ans (Couillard et al. 2022). Les 90 peuplements étudiés au sein de l'aire d'étude sont situés à l'intérieur d'un territoire ayant brûlé en juin 2020 (feu 395) au nord du lac Saint-Jean, dans la région écologique des Collines ceinturant le lac Saint-Jean (5d). La végétation y est principalement constituée de peuplements de conifères (53 %) dominés par l'épinette noire (> 50 %) et accompagnés de pin gris, de sapin baumier et de mélèze laricin dans une plus faible proportion (Grondin et al. 1999).

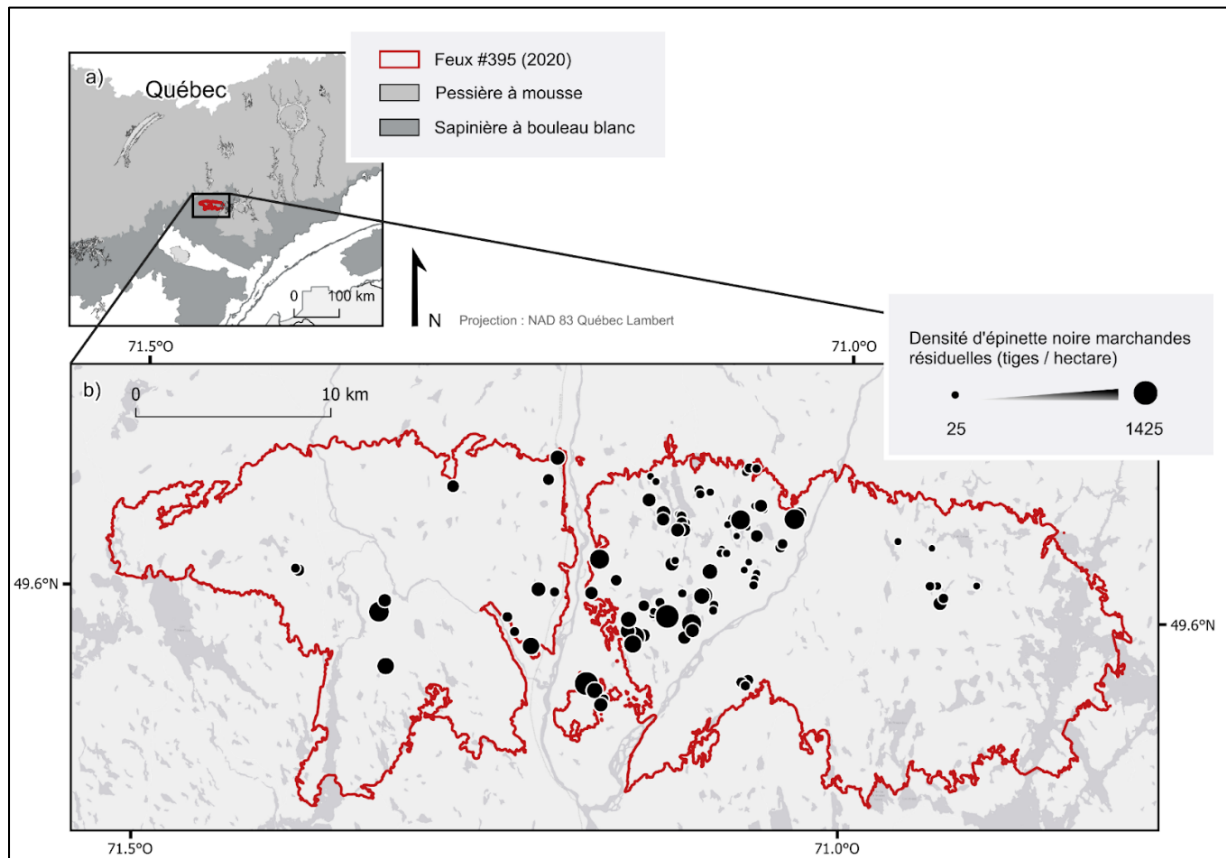


Figure 1. Localisation du feu 395 ayant brûlé en 2020 dans la forêt boréale du Québec (a), et emplacement des 90 placettes au sein du feu, incluant la densité de tiges marchandes au moment du feu (tiges/hectare ; b).

Les peuplements mixtes (composés d'EPN ; PIG; SAB; PET; BOP) sont assez fréquents (30 %) alors que les peuplements feuillus (principalement BOP et PET) sont plutôt rares (17 %; Grondin et al. 1999). La végétation potentielle dominante (40 %) est la sapinière à bouleau blanc (MS2), mais les pessières noires à mousses ou à éricacées (RE2) ainsi que les sapinières à épinette noire (RS2) où l'épinette noire domine (≥ 75 % du couvert) sont également communes (22 % et 17 %; Grondin et al. 1999). Le territoire y est aménagé depuis le début du 20^e siècle avec des périodes de coupes importantes depuis les années 1970'. Depuis au moins le début du XX^e siècle

et avec une récurrence d'environ 40 ans, le territoire est également affecté par des épidémies de TBE, la plus récente étant active sur le territoire depuis 2014 (Dutilleul et al. 2003; Bouchard et Auger 2021; MFFP 2015).

2.2 Sélection des sites

Les sites d'échantillonnage ont été choisis parmi les pessières noires caractéristiques des forêts aménagées au Québec afin de représenter des gradients (i) de densité de tiges marchandes présentent au moment du feu, (ii) de sévérité du feu et (iii) de sévérité de l'épidémie de TBE. Au total, 90 peuplements ont été échantillonnés entre mai et juillet 2024 selon les critères suivants: L'épinette noire devait former 75 % ou plus du couvert avant feu et les peuplements devaient être associés à une végétation potentielle de type pessière noire à mousse ou à éricacées (RE2; Blouin et al. 2008). Les sites devaient également se trouver dans des peuplements originaires de coupes totales réalisées dans les 50 dernières années avant le feu (c.-à-d., après 1970). Les peuplements devaient également être régénérés de façon entièrement naturelle. La densité de tiges marchandes au moment du feu a initialement été estimée à l'aide des données LIDAR les plus récentes (survol de 2018; Hellegouarch 2024), puis confirmée par l'inventaire des tiges sur le terrain. Les sites ont été sélectionnés afin de couvrir un gradient de densité au moment du feu allant de 25 à 1375 tiges marchandes à l'hectare. Toutes les placettes devaient se situer à au moins 50 mètres de la bordure du territoire brûlé.

La sévérité du feu a été évaluée avec le Composite Burn Index (CBI) en utilisant les équations de Danneyrolles et al. (2024) développées pour la forêt boréale du Québec. Le CBI est un indice de sévérité qui varie entre 0 (non brûlé) et 3 (sévérité maximale) et dont la valeur est calculée à partir du delta Normalized Burn Ratio (dNBR ; Key et Benson 2006). Celui-ci a été obtenu par la superposition d'images satellitaires du Landsat 2 recueillies avant et après le feu

(Key et Benson 2006). Afin d'obtenir un gradient de sévérité, deux classes de sévérité ont été définies selon une valeur médiane de CBI obtenue sur une partie de notre territoire (Danneymyrolles et al. 2024) : faible ($CBI < 2$) et sévère ($CBI \geq 2$).

La sévérité de l'épidémie de TBE affectant notre territoire au moment du feu a été évaluée en utilisant les cartes de défoliation annuelle du gouvernement du Québec : 46 sites n'ayant subi aucune défoliation (ou une faible défoliation durant 2 années au maximum) ainsi que 44 sites ayant subi une défoliation plus importante (au moins 1 année de défoliation modérée ou grave) ont été sélectionnés. Afin d'intégrer l'effet de la TBE dans un modèle statistique, un indice permettant de quantifier la sévérité de l'épidémie sur un gradient numérique continu a été élaboré. Une valeur numérique (1, 2 ou 3) a été associée aux trois niveaux qualitatifs de défoliation (faible, moyenne ou sévère) décrits dans les cartes de défoliation annuelle pour l'ensemble de l'épidémie active sur le territoire depuis 2015 jusqu'à 2019. Finalement, les valeurs annuelles ont été cumulées par placette et correspondent ici à la « défoliation cumulative ».

2.3 Acquisition des données et mesures de terrain

L'échantillonnage des sites a été réalisé avec un dispositif de placette circulaire de 400 m² ($r = 11,28$ m) au sein desquelles toutes les tiges marchandes (> 9 cm de DHP) ont été identifiées et leur DHP (diamètre à hauteur de poitrine [1,3 m]) a été mesuré. L'état de chaque tige marchande, c'est-à-dire si elle était vivante après le feu, morte sur pied par le feu, morte sur pied avant le feu ou renversée, a été déterminé par l'observation des dommages causés par le feu sur les troncs. Seules les tiges qui étaient vivantes au moment du feu, c'est-à-dire qui pouvaient participer à la régénération, ont été considérées dans les analyses. Parmi les épinettes noires vivantes au moment du feu, jusqu'à cinq arbres étudiés représentatifs de la diversité de DHP du peuplement

ont été sélectionnés. Une rondelle a été récoltée sur chaque arbre étudié à 0,30 mètre au-dessus du sol afin d'effectuer des analyses dendrochronologiques nous permettant de déterminer l'âge du peuplement et d'identifier les périodes d'épidémies de TBE. Au centre de la placette, une seconde zone circulaire de 100 m² a été établie afin d'y dénombrer l'ensemble des gaules (tiges au DHP inférieur à 9 cm) et de mesurer leur DHP. Finalement, 10 micro-placettes de 4 m² réparties de façon systémique au sein de la placette de 400 m² (Figure 2) ont été établies et tous les semis (>0,1 m) visibles y ont été dénombrés et identifiés à l'espèce (Méthot et al. 2014; Perrault-Hébert et al. 2017).

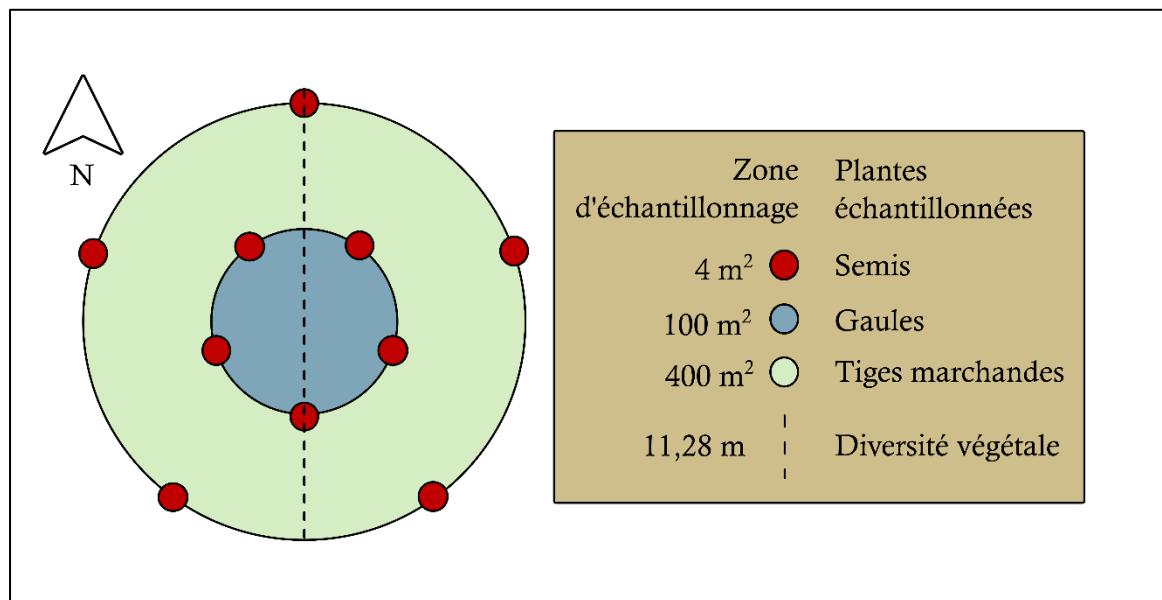


Figure 2. Dispositif d'échantillonnage des placettes incluant la superficie des différentes sections ainsi que les groupes de plantes échantillonnées.

Pour chaque semis, un rayon de 10 cm autour du semis a été analysé et les quatre espèces y formant le recouvrement le plus important ont été identifiées. Chaque espèce ainsi identifiée devait former au moins 10% du recouvrement autour du semis. Pour chaque semis, le substrat de croissance, c'est-à-dire la matière organique ou minérale qui compose le support physique

dans lequel le semis s'enracine, a également été caractérisé. Ces substrats de croissance ont été regroupés en 3 catégories : le sol minéral (couche minérale du sol exposée), les sphaignes (espèces du genre *Sphagnum*) et la matière organique (débris ligneux, mousses brûlées, autres espèces végétales et litière plus ou moins décomposée). Dans chaque microplacette de 4 m², l'épaisseur moyenne de matière organique a été mesurée (cm). Ensuite, la composition du recouvrement au sol des microplacettes a été décrite, par une estimation visuelle, en identifiant les quatre plus grands contributeurs, c'est-à-dire les espèces ou les types de sol qui forment le recouvrement. La diversité végétale de chaque placette a été caractérisée selon la méthode d'interception par points (point-intercept ; Buckland et al. 2001). Un transect linéaire a été établi le long de l'axe nord-sud sur une longueur totale de 22,5 mètres. Une tige de 1,3 mètre a été placée verticalement à intervalles réguliers de 0,5 m le long du transect. Pour chaque espèce, le nombre de contacts avec les tiges a été noté puis le pourcentage de couverture de chaque espèce a été calculé en divisant le nombre de contacts par le nombre de tiges (Lutes et al. 2006). Dans chaque placette, le groupe d'espèces indicatrices (GEI) a été identifié puis le régime hydrique associé a été déterminé (Grondin et al. 1999; Blouin et al. 2008).

2.4 Analyses dendrochronologiques et détection des épidémies

Les analyses dendrochronologiques en laboratoire ont permis de déterminer l'âge moyen des peuplements et de retracer l'historique des perturbations des peuplements. Chaque rondelle récoltée sur les arbres études ($n = 402$) a été séchée puis sablée mécaniquement avec différents papiers abrasifs de plus en plus fins afin de pouvoir discerner, dénombrer et mesurer chacun des cernes de croissance annuels (Gärtner et al. 2015). Les disques de bois ont ensuite été observés au microscope sur une table de mesure à précision micrométrique LINTAB 6 ($\pm 0,01$ mm) où l'analyse des structures anatomiques, principalement l'abondance de canaux résinifères, a permis

d'identifier l'espèce (Wu et Hu 1997; Esteban et al. 2023). Les cernes ont été dénombrés puis mesurés avec le logiciel TSAPWin sur deux rayons. La largeur moyenne des cernes a été calculée, puis l'interdatation a été effectuée sur le logiciel PAST-5 (Hammer et al. 2001). Les séries ont ensuite été standardisées sur le logiciel R (librairie dplr; R Development Core Team 2025). Un ajustement de 10 ans a finalement été ajouté afin de tenir compte de la hauteur (30 cm) du prélèvement de la section transversale (Marchand et DesRochers 2016). Une chronologie moyenne pour l'ensemble des placettes a ensuite été calculée, puis les périodes épidémiques ont été détectées en utilisant les fonctions de la librairie « defoliatR » sur R (Guiterman et al. 2020; R Development Core Team 2025). Pour être détectée, une épidémie devait engendrer une réduction de l'indice de croissance normalisé (NGSI) d'au moins 1,28 et avoir une durée minimale de 5 ans.

2.5 Analyses statistiques

La régénération globale des conifères, incluant tous les semis des essences de conifères présentes (EPN et PIG), a été évaluée avec le coefficient de distribution spatiale (CDS). Le coefficient de distribution spatiale d'une placette varie de 0 à 100 % et correspond au pourcentage (par classe de 10%) de microplacettes de 4 m² contenant au moins un semis (Ginrich 1967; Drew et Flewelling 1979; Van Bogaert et al. 2013). Trois niveaux de régénération ont été définis selon le coefficient de distribution spatiale : échec de régénération (< 40 %), régénération moindre ($\geq 40\%$ et < 70 %) et régénération adéquate ($\geq 70\%$). Le seuil de densité minimal de 40% utilisé dans cette étude est largement utilisé au Québec comme indicateur d'échec de régénération, puisqu'il correspond généralement à une densité moyenne < 1750 semis à l'hectare typique des pessières ouvertes à lichens ou à éricacées et des landes forestières non productives (Van Bogaert et al. 2013; Perrault-Hébert et al. 2017; FEC 2023; Jayen 2024).

Considérant que l'échantillonnage s'est déroulé quatre ans après le feu, la majorité des semis d'épinette noire qui formeront le peuplement mature sont déjà bien installés. Cependant, la mortalité des semis peut rester élevée jusqu'à 10 ans suivant le feu (Johnstone et al. 2004). Conséquemment, un seuil conservateur de 70 % a été choisi pour définir les peuplements bien régénérés, puisqu'il devrait permettre de maintenir une densité suffisante de tiges dans les peuplements à maturité.

Les structures d'âge et de taille des tiges marchandes des peuplements ont été analysées afin de déterminer la proportion de tiges immatures (< 50 ans) au sein des peuplements et au sein de chaque classe de taille (mesurée par le DHP). Ensuite, une régression logistique a été utilisée afin de déterminer, pour chaque classe de taille (9-10 cm; 10-11 cm; 11-12 cm; 12-13 cm; 13-14 cm; > 14 cm), la probabilité qu'une tige marchande soit immature comparativement à la totalité des tiges marchandes échantillonnées.

Afin de représenter l'effet des substrats de croissance sur la densité de la régénération, les substrats ont été regroupés en 3 groupes: matière organique, sol minéral et sphaigne. À l'échelle du peuplement, c'est le régime hydrique associé aux groupes d'espèces indicatrices qui représentait le mieux l'effet de ces substrats d'établissement. Le CDS moyen des semis d'épinettes noires a donc été représenté selon trois régimes hydriques : xérique, mésique et hydrique, puis un test ANOVA a été effectué afin de comparer l'effet des trois régimes hydriques sur le CDS moyen.

Le CDS de la régénération de l'épinette noire après feu a ensuite été modélisé à l'aide d'un modèle statistique zero-inflated negative binomial (ZINB ; Feng 2021). Le CDS a été modélisé comme fonction de la densité de tiges marchandes à l'hectare, de la sévérité du feu (CBI), de la

défoliation cumulative par la TBE et de l'âge moyen du peuplement. Le modèle ZINB présente plusieurs avantages dans le contexte de notre jeu de données puisque plusieurs placettes présentent des valeurs nulles de régénération. Les modèles zero-inflated sont spécialement conçus pour traiter ce type de distribution, en distinguant deux processus : (1) la probabilité qu'une placette montre un CDS de zéro (P1 ; c.-à-d., absence de régénération) et (2) la variation du coefficient de distribution spatiale parmi les placettes où la régénération est présente (P2). Cette approche améliore la précision des estimations et la pertinence écologique des interprétations par rapport à un modèle classique qui ne tiendrait pas compte de la surabondance de zéros (Feng 2021). Nous avons testé les modèles en incluant l'ensemble des variables, avec et sans interactions, puis avons sélectionné celui minimisant la valeur du critère d'information d'Akaike (AIC ; Burnham et al. 2011). Le pouvoir explicatif global du modèle ZINB a été évalué à l'aide d'un pseudo-coefficient de détermination (R^2_{ZINB}) adapté à ce type de modèle non linéaire (Martin et Hall 2016). Contrairement au R^2 classique, cette variable ne correspond pas à la variance du modèle expliquée, mais donne plutôt un indice de confiance dans le modèle et de sa capacité à prédire la présence de zéros.

RÉSULTATS

3.1 Évaluation générale de la régénération et caractéristiques des sites

Sur les 90 placettes échantillonnées après-feu, seulement 7 % avaient une régénération adéquate (coefficient de distribution spatiale > 70 %), 14 % avaient un niveau de régénération moindre et 79 % présentaient un échec de régénération (Figure 3a).

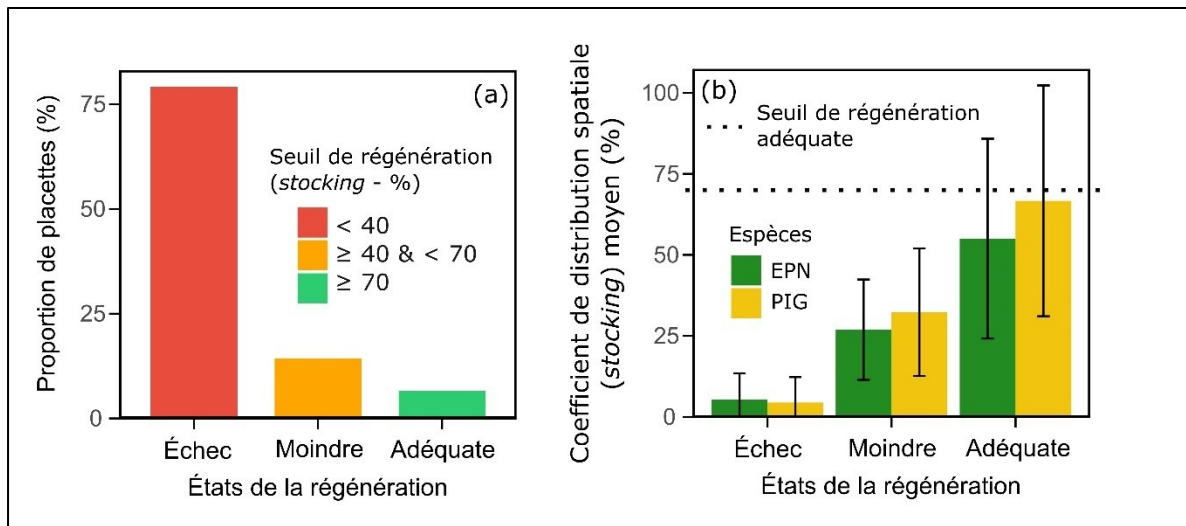


Figure 3. Évaluation de la régénération après-feu des semis de conifères (épinette noire et pin gris) dans les 90 placettes analysées. Le graphique (a) présente la proportion de placettes appartenant aux trois classes de régénération déterminées selon les seuils du coefficient de distribution spatiale (CDS) : Échec (< 40 %), Moindre (≥ 40 % et < 70 %) et Adéquate (≥ 70 %). Le graphique (b) présente la densité moyenne et les écarts-types des semis d'épinette noire et de pin gris dans les placettes appartenant aux différentes classes de régénération. La ligne pointillée représente le seuil de régénération adéquate (70 %).

Dans les placettes bien régénérées, c'est principalement l'abondance de semis de pin gris (> 50 % des semis) qui a permis d'atteindre les seuils de la classe de régénération « adéquate » (Figure 3b). Pour l'ensemble des placettes, la densité de semis à l'hectare variait de 0 à 11 500

(moyenne de 747 ± 1720 ; CDS maximal de 90 %) pour l'épinette noire et de 0 à 22 500 (moyenne de 1061 ± 3381 ; CDS maximal de 100 %) pour le pin gris. Au total, 269 semis d'épinette noire ont été dénombrés contre 382 semis pour le pin gris. Aucun semis de sapin baumier ont été observé. Parmi les substrats d'établissement ($n=9$) des semis d'épinette noire, la sphaigne (vivante : 50,8 % ; morte : 49,2 %) était largement dominante (72,3 %), contrairement au sol minéral exposé (3,7 %) ou à tous les autres types de substrat regroupés sous le terme « matière organique » (24,0 % ; Figure 4a). L'abondance élevée de sphaigne étant généralement bien corrélée avec les milieux plus humides, son influence positive sur la régénération a été représentée par le coefficient de distribution spatiale des semis d'épinette noire selon le régime hydrique des placettes (Figure 4b & Tableau 1).

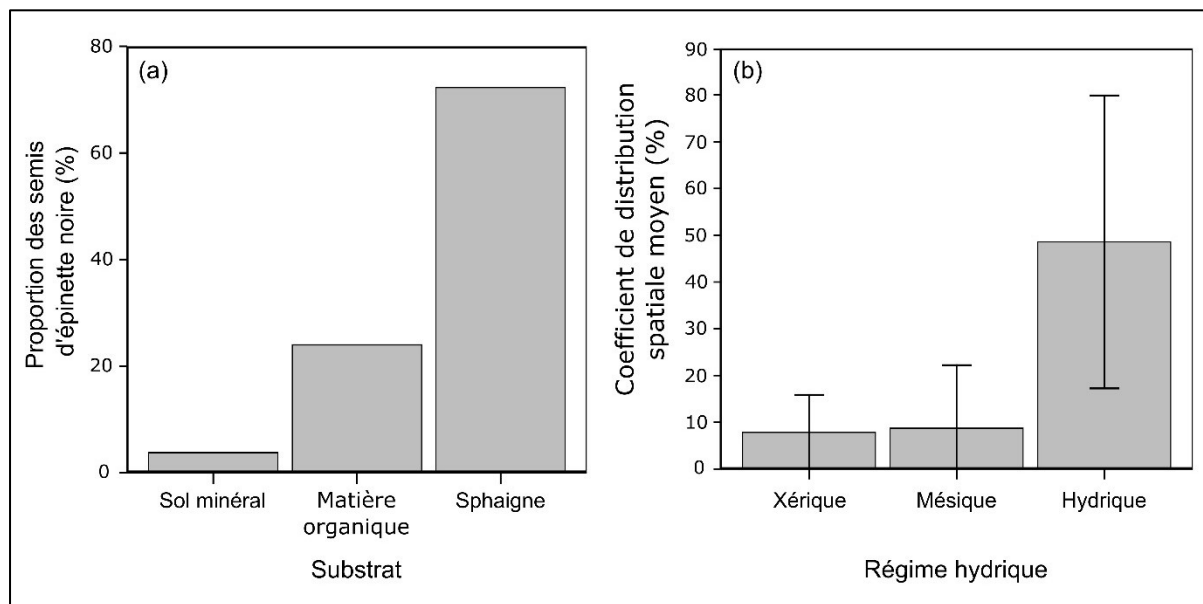


Figure 4. Proportion des semis d'épinette noire (%) en fonction du substrat d'établissement (a) ainsi que le coefficient de distribution spatiale moyen (%) des semis d'épinette noire selon le régime hydrique des placettes (b).

3.2 Composition des peuplements avant feu

La strate des arbres marchands avant-feu était largement dominée par l'épinette noire. L'espèce compose la surface terrière à > 80% dans > 85 % des placettes, et plus de la moitié des placettes ne contenait que cette espèce. La densité de tiges marchandes (> 9 cm au DHP) à l'hectare variait de 25 à 1 350 pour l'épinette noire et de 0 à 125 pour le pin gris. Le sapin baumier était également présent et sa densité variait de 0 à 100 tiges à l'hectare. L'âge moyen des épinettes noires marchandes au sein des placettes variait entre 44 et 172 ans avec une moyenne de 87 ans (± 33 ans).

Tableau 1. Tableau du coefficient de distribution spatiale (CDS) de la régénération de conifères selon les groupes d'espèces indicatrices (GEI) des placettes. Le tableau comprend également le régime hydrique associé, la densité à l'hectare moyenne de tiges marchandes ainsi que l'abondance moyenne de sphaigne par placette

Groupe d'espèces indicatrices (GEI)	Régime hydrique	Nombre de placettes	Densité à l'hectare moyenne de tiges marchandes	Abondance moyenne de sphaigne (contact/transect)	CDS de la régénération d'EPN (%)	CDS de la régénération de PIG (%)
KAA ; DIE-KAA ; KAA-CLA	Xérique - mésique	14	439 (± 394)	0 (± 0)	8 (± 8)	14 (± 19)
KAA-LEG ; AUC	Mésique	69	370 (± 330)	1 (± 2)	9 (± 14)	9 (± 17)
LEG-CAL-SPS ; KAA-LEG-SPS	Hydrique	7	364 (± 287)	5 (± 8)	49 (± 31)	47 (± 39)

Au total, 10 % des placettes avaient un âge moyen inférieur à 50 ans (moyenne $\pm$ SD : 46 ± 2 ans) et n'avaient donc pas atteint le seuil approximatif de maturité reproductive. Parmi les

classes de tailles échantillonnées, la proportion de tiges marchandes immatures (< 50 ans) était beaucoup plus importante ($> 30\%$) parmi les arbres de taille entre 9 et 10 centimètres au DHP que dans toute autre classe de taille ($< 20\%$ en moyenne; Figure 5a), et la probabilité qu'une tige marchande soit immature (< 50 ans) parmi cette classe de taille était significativement plus importante ($p = 0,02$) que la moyenne.

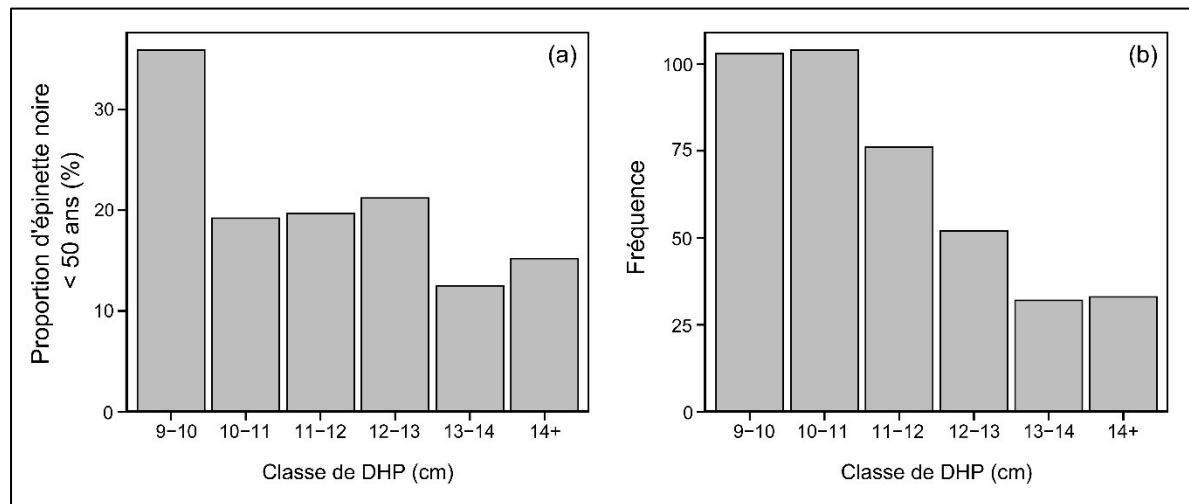


Figure 5. Proportion (%) de tiges marchandes d'épinette noire de moins de 50 ans dans chaque classe de DHP (a) ainsi que la fréquence totale des classes de DHP au sein des tiges marchandes échantillonnées (b).

Tous les sites évalués ont brûlé totalement lors du feu de juin 2020 et aucune tige d'épinette noire ou de pin gris survivante n'était présente après le feu. De façon générale, la végétation de sous-bois des placettes échantillonnées était largement dominée par des éricacées comme *Kalmia angustifolia* (48,2 % de couvert $\pm 17,2\%$), *Vaccinium angustifolium* (45,2 % de couvert $\pm 19,0\%$) et *Rhododendron groenlandicum* (15,6 % de couvert $\pm 11,2\%$). Les espèces du genre *Sphagnum*, qui constituent le substrat d'établissement de l'épinette noire le plus courant, formaient en moyenne seulement 2,0 % ($\pm 6,0\%$) du couvert.

3.3 Sévérité des perturbations

La sévérité du feu mesurée avec le CBI variait entre 0,6 et 2,6 avec une moyenne de $1,9 \pm 0,4$. Au total, 47 placettes étaient brûlées faiblement ($\text{CBI} < 2$) et 43 avaient brûlé sévèrement ($\text{CBI} \geq 2$). La sévérité de l'épidémie de TBE exprimée par la défoliation cumulative variait entre 0 et 13 avec une valeur moyenne de $2,2 (\pm 2,9)$. Près de la moitié des placettes (48%) n'avait subi aucune défoliation selon les cartes de défoliation annuelle.

3.3 Modélisation de la régénération

Le modèle ZINB retenu après sélection avec le critère d'AIC ($\text{AIC} = 473,1$) inclut 4 variables explicatives sans interactions, soit la densité de tiges marchandes au moment du feu, l'âge moyen de la placette avant feu, la sévérité du feu ainsi que la sévérité de l'épidémie (Figure 6). Malgré la grande dispersion des données, le modèle révèle un bon pouvoir explicatif ($R^2_{\text{ZINB}} = 0,87$) et demeure utile pour estimer l'influence des variables analysées. Parmi les variables explicatives évaluées, la densité de tiges marchandes au moment du feu ne montre aucun effet significatif sur le coefficient de distribution spatiale de régénération ($P1(\text{count})$ & $P2 (\text{zero-inflated}) > 0,05$). L'âge moyen de la placette a eu un effet positif faible sur le coefficient de distribution spatiale ($P1 < 0,05$).

La sévérité du feu n'a pas d'effet significatif sur le coefficient de distribution spatiale, mais présente un effet négatif significatif sur la probabilité d'observer au moins un semis ($P2 = 0.03$). La sévérité de l'épidémie de TBE a eu un effet négatif significatif sur le coefficient de distribution spatiale ($P1 = 0,02$)

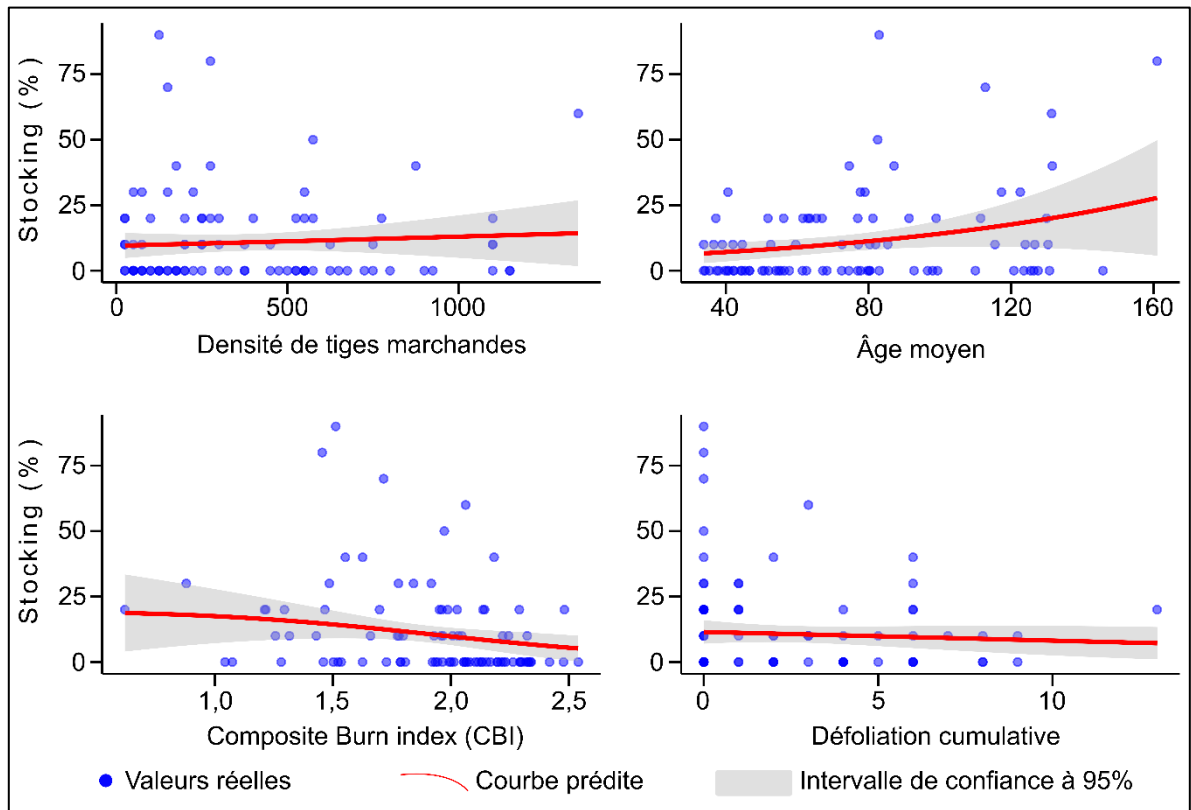


Figure 6. Effets des variables explicatives sur le coefficient de distribution spatiale (CDS) de l'épinette noire. Les points représentent les valeurs réelles du CDS alors que la courbe représente les valeurs prédites par le modèle zero-inflated avec l'intervalle de confiance à 95 %. Les valeurs p_1 et p_2 de significativité représentent les 2 portions du modèle, soit count et zero-inflated.

DISCUSSION

Nos résultats démontrent que la densité de tiges marchandes d'épinette noires se régénère de façon naturelle après une coupe forestière, ce qui ne permet pas de prédire à elle seule la densité de la régénération après feu. Toutefois, dans le cadre de notre étude, plusieurs autres facteurs sont susceptibles d'expliquer la faible régénération post-feu des peuplements. Parmi ces facteurs, il y a (i) l'abondance de *Sphagnum* disponible comme substrat de germination, (ii) la capacité des tiges marchandes à produire des semences et (iii) la sévérité du feu et de l'épidémie de TBE.

4.1 Effets des caractéristiques des peuplements avant feu

Contrairement à notre hypothèse initiale, la densité de tiges marchandes n'a pas eu d'influence sur la régénération de l'épinette noire. Bien que les peuplements plus denses puissent posséder une banque aérienne de graines plus importante (Johnstone *et al.* 2009; Reid *et al.* 2023; Fortin *et al.* 2026), la maturité des tiges présentes est un facteur indispensable à la production de graines viables. L'âge moyen des tiges marchandes d'épinette noire avait un effet positif sur la régénération de cette espèce. Les tiges avec un DHP entre 9 et 10 cm contenaient une proportion beaucoup plus importante d'arbres de moins de 50 ans que toute autre classe de taille supérieure (Figure 5a). Même si la croissance radiale peut grandement varier en fonction des conditions de croissance et de la densité des peuplements (Thorpe *et al.* 2007), ce résultat suggère que cette classe de taille (9-10 cm) pourrait être un point critique de transition vers la maturité reproductive de l'épinette noire dans les peuplements aménagés de la région étudiée. Cette observation est également en accord avec la relation observée entre la production de graines viables et la surface terrière de l'épinette noire, laquelle intègre mieux les effets combinés de l'âge et de la densité (Reid *et al.* 2023). Il apparaît ainsi préférable d'estimer la capacité de production de graines

viables des tiges marchandes à partir de l'âge des arbres et de la surface terrière du peuplement, plutôt qu'avec le DHP moyen seulement.

4.2 Effets du substrat de germination

Dans notre étude, les tapis de mousses du genre *Sphagnum* formaient l'un des substrats les plus importants pour l'établissement des semis d'épinette noire (Greene *et al.* 2004; Veilleux-Nolin et Payette 2012; Boiffin et Munson 2013; Perrault-Hébert *et al.* 2017; Fortin *et al.* 2026). La grande majorité (72,3 %) des semis d'EPN ont germé sur des sphaignes alors que ces dernières formaient une part significative du recouvrement dans moins de 2 % des microplacettes (Tableau 2). La densité de semis d'épinette noire et de pin gris était beaucoup plus élevée dans les placettes où l'abondance d'espèces du genre *Sphagnum*, un genre largement associé au milieu plus humide, était plus importante (Figure 5; Tableau 1). Cette relation est également corroborée par plusieurs auteurs qui ont observé une densité de semis d'épinette noire et de pin gris beaucoup plus élevée dans la sphaigne que dans tout autre type de substrat typique des milieux moins bien drainés (Groot et Adams 1994; Boiffin et Munson 2013; Fortin *et al.* 2026). Les tapis de sphaignes non brûlés retiennent d'importantes quantités d'eau et forment donc des substrats de germination particulièrement intéressants pour le recrutement de l'épinette noire après feu en raison de la sensibilité élevée de ceux-ci à la dessiccation durant les premières années suivant l'établissement (Duchesne et Sirois 1995). À l'inverse, les tapis de mousses brûlés, qui étaient beaucoup plus fréquents que les tapis de sphaignes (Tableau 2), sont particulièrement secs et ne sont donc pas favorables au recrutement de l'épinette noire (Duchesne et Sirois 1995; Boiffin et Munson 2013).

Tableau 2. Fréquence des quatre plus grands contributeurs au recouvrement (CR; plantes ou types de sol) des microplacettes

Nature du recouvrement	1er CR	2ème CR	3ème CR	4ème CR	Total
<i>Kalmia</i>	267	267	181	62	777
<i>Vaccinium</i>	198	273	199	77	747
<i>Rhododendron</i>	62	116	120	101	399
Autres éricacées	3	11	17	16	47
Arbres	0	2	0	5	7
Arbustes	29	31	49	38	147
Débris ligneux	18	41	62	88	209
Mousses brûlées	177	52	67	31	327
<i>Sphagnum</i>	16	12	19	13	60
Autres mousses & bryophytes	7	10	25	16	58
Fougères	0	4	9	2	15
Autres herbacées	0	4	14	28	38
Lichens	3	2	2	0	7
Sol organique	117	72	91	42	322
Sol minéral	2	0	1	0	3
Roc	10	8	7	2	27
Aucun	1	5	47	389	442

Il est généralement reconnu que le sol minéral exposé est l'un des substrats les plus favorables à la germination et à la croissance de l'épinette noire en raison de la grande disponibilité des nutriments et de sa capacité de rétention d'eau plus élevée que celle de la mousse brûlée (Greene et Johnson 1998; Greene et al. 1999; Charron et Greene 2002; Simard et al. 2003; Wang et Kembell 2005). La réduction de la couche de matière organique du sol pourrait donc

avoir un effet positif sur le recrutement de l'épinette noire en exposant plus de sol minéral (Johnstone et Chapin 2006). Certains auteurs ont d'ailleurs observé une augmentation significative de la densité de semis de conifères sous la cime des arbres brûlés, à l'abri de la pluie, où la couche de sol organique était davantage réduite après-feu (Greene et al. 2007). Cependant, le sol minéral n'était quasiment jamais présent sur notre territoire en raison de la couche de matière organique résiduelle épaisse (moyenne de $22,9 \pm 10,1$ cm), même sur les placettes brûlées sévèrement. Dans la forêt boréale de l'Est du Canada, où le climat est plus humide que dans l'Ouest et où les sols organiques sont généralement épais, la présence de sol minéral exposé au sein des peuplements affectés par les feux pourrait donc être moins vitale pour le recrutement de l'épinette noire. Dans ces forêts, les milieux caractérisés par une forte présence de sphagne pourraient donc jouer un rôle important dans le maintien de l'espèce au sein des peuplements en offrant un substrat très propice à l'établissement (Fortin *et al.* 2026). Toutefois, la densité élevée de semis d'épinette noire et de pin gris sur les tapis de sphagne et la compétition importante (auto-éclaircissement) qu'elle causera dans les prochaines années (Johnstone et al. 2004) devraient mener à une réduction de la densité du peuplement. De plus, la croissance de l'épinette noire poussant sur la sphagne est fortement réduite, ce qui peut limiter la production de graines dans les peuplements à maturité (Fortin *et al.* 2026).

4.3 Effets de la sévérité des perturbations

La sévérité du feu a l'effet négatif le plus important sur le CDS de la régénération ainsi que sur la probabilité d'avoir au moins un semis, confirmant notre hypothèse initiale. En effet, une chaleur élevée et d'une durée prolongée durant un feu sévère peut engendrer la combustion des cônes et la destruction des semences (Fraver 1992; Splawinski et al. 2019b; Reid et al. 2023). La réduction de la quantité de semences disponibles pour le recrutement affecte donc négativement

la densité de la régénération des peuplements. Inversement, la réduction plus importante de la couche de matière organique au sol par un feu plus sévère pourrait augmenter le nombre de microsites propices à la germination de l'épinette noire et donc avoir un effet positif sur la régénération (Johnstone et Chapin 2006; Greene et al. 2007). Sur notre territoire, la réduction de la matière organique ne semble pas avoir été suffisante pour affecter positivement le recrutement de l'épinette noire, même sur les sites brûlés sévèrement.

Les épidémies de TBE réduisent la banque de graines aérienne des peuplements d'épinette noire et créent une période de vulnérabilité durant laquelle la régénération est compromise (McGugan 1954; Simard et Payette 2005). En effet, les multiples stades larvaires de l'insecte se nourrissent des jeunes aiguilles, des bourgeons et des cônes émergents de conifères (McGugan 1954; Simard et Payette 2005; Corona et al. 2022). Chez l'épinette noire, la défoliation par la TBE est concentrée au sommet de l'arbre où la production de nouvelles branches et de nouveaux cônes est généralement maximale (Caron et Powell 1992; Bégin et Filion 1999; Virgin et al. 2018). En détruisant ainsi les bourgeons et les fleurs, la TBE inhibe directement la production de nouveaux cônes chez l'arbre hôte (Simard et Payette 2005). Elle peut également entraîner un compromis chez l'hôte et forcer la relocalisation de ressources normalement attribuées à la croissance et à la reproduction vers la production de mécanismes de défense (Züst et Agrawal 2017) et ainsi affecter davantage la production de nouveaux cônes. Les peuplements affectés par la TBE peuvent présenter une réduction de la productivité et de la vitalité durant plus de 15 ans suivant l'épidémie lorsque la sévérité de celle-ci est grave (Simard et Payette 2005). La défoliation par la TBE peut également entraîner des dommages aux cônes déjà établis et même engendrer la mort des hôtes, réduisant ainsi le nombre d'arbres semenciers disponibles à la reproduction (Rossi et Morin 2011; Pothier et al. 2012; MacLean 2016; Corona et al. 2022). De plus, il est

envisageable que la faible quantité de nourriture disponible aux larves de TBE au sein des peuplements aménagés puisse entraîner une augmentation de la défoliation sur chaque arbre résiduel. Les peuplements d'épinette noire aménagés, dont la densité et la productivité sont réduites, sont donc particulièrement vulnérables aux échecs de régénération durant une épidémie, lorsque la production de nouveaux cônes est parfois complètement inhibée. Il faut cependant mentionner que la proportion de sapin baumier, l'hôte préférentiel de la TBE, au sein des peuplements peut largement influencer l'abondance de l'insecte sur un territoire ainsi que le niveau de défoliation sur les autres essences avoisinantes (Pothier *et al.* 2012). Bien que le sapin soit relativement commun sur notre territoire, sa faible abondance sur nos placettes pourrait supposer que la défoliation était localement concentrée sur l'épinette noire, affectant ainsi davantage la banque de graines résiduelle après la coupe.

En plus d'affecter directement la banque de graines, il est également envisageable que l'action de la TBE puisse entraîner une rétroaction positive sur le feu en augmentant la qualité du combustible (James et al. 2017). La mortalité des cimes d'arbres affectée par la TBE ainsi que les chablis qui en résultent pourraient augmenter l'inflammabilité du peuplement et donc augmenter le risque de destruction des cônes résiduels par le feu (Stocks 1987; Watt 2014; Virgin et al. 2018). En effet, l'accumulation d'aiguilles sèches et de branches mortes au sol augmenterait le risque d'ignition au sol et le maintien de cimes d'arbres séchées au sommet de la canopée pourrait faciliter l'élévation des flammes depuis un feu de surface vers un feu de canopée (James et al. 2017). L'accumulation des effets négatifs de la défoliation par la TBE durant plusieurs années lors d'une épidémie serait donc responsable d'une augmentation du risque d'ignition, qui est particulièrement élevé dans les sites secs abondants de l'Ouest canadien (James et al. 2017).

L'augmentation de la vulnérabilité des peuplements face aux feux de forêt que cause la TBE serait maximale durant les 5 à 8 années suivant l'événement de défoliation (Stocks 1987).

CONCLUSION

L'intensification du régime des feux de forêt par les changements climatiques érode la résilience des forêts boréales d'Amérique du Nord en rajeunissant l'âge moyen des forêts. Les forêts aménagées, qui sont également touchées par des épidémies cycliques de TBE, sont particulièrement vulnérables aux échecs de régénération. Dans ce contexte de perturbations successives, une meilleure compréhension du potentiel de régénération des forêts d'épinette noire est essentielle afin de maintenir la productivité et les services écosystémiques qu'elles fournissent. Les résultats de notre étude suggèrent que la présence de tiges marchandes d'épinette noire sur les sites de coupes totales ne permet pas d'assurer une régénération satisfaisante dans les peuplements qui sont touchés quelques années suivant la coupe, par une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette puis par un feu sévère. Sur notre territoire, la faible régénération globale pourrait s'expliquer par la combinaison de deux facteurs : la probable réduction du nombre de semences produites en raison de l'action de la TBE ainsi que la destruction par le feu de la banque de graines aériennes déjà réduite des peuplements.

Cette étude nous permet d'émettre plusieurs recommandations sur la mise en place de pratiques sylvicoles adaptées au contexte des changements climatiques dans les forêts boréales du Québec. Premièrement, les sites déjà perturbés par la TBE au moment d'un feu constituent des zones particulièrement vulnérables aux échecs de régénération et devraient donc être considérés en priorité lors de la planification des efforts de remise en production par la plantation manuelle. De plus, considérant que les épidémies de TBE affectent de grandes superficies et surviennent à une récurrence de 30 à 40 ans au pays, la fenêtre d'opportunité disponible aux peuplements issus de coupes totales pour atteindre la maturité avant que les arbres matures laissés derrière ne soient affectés par l'insecte est limitée. Le maintien de tiges marchandes sur

les sites de coupes totales pourrait donc être une solution plus intéressante dans les secteurs où la proportion d'espèces hôtes de la TBE est plus faible. Dans les secteurs vulnérables aux insectes, il serait pertinent d'attendre au moins quelques années après une épidémie majeure afin de permettre aux arbres semenciers présents de rétablir la banque de graines avant d'effectuer une coupe. Deuxièmement, nous recommandons aux aménagistes de maximiser la qualité des épinettes noires laissées debout lors des travaux de récolte. Il sera important de laisser en place des arbres vigoureux, c'est-à-dire qui ne sont pas endommagés physiquement, qui ne présentent pas de signe de maladie ou de problème de croissance, et qui ont une taille de 10 cm et plus au DHP, ce qui augmente la probabilité qu'ils soient matures et puissent participer à la régénération. Lors des coupes, il faudra également considérer le risque accru de mortalité par chablis des tiges résiduelles nouvellement dégagées et donc adapter le traitement en fonction de la densité finale souhaitée (Ruel 1995). Afin de réduire ce risque de chablis au sein des peuplements aménagés, il pourrait être intéressant de maintenir des îlots d'arbres plutôt que des tiges marchandes isolées et vulnérables (Gardiner *et al.* 1997). De plus, il est essentiel de prendre en compte le risque économique que le maintien de ces arbres entraîne afin de minimiser les pertes durant l'exploitation du peuplement et de maximiser les chances de régénération naturelle. Finalement, il sera intéressant de considérer le maintien du pin gris comme élément de résilience au sein des peuplements en raison de sa croissance plus rapide, de sa résistance plus élevée au feu sévère et de son grand succès reproductif malgré le faible nombre d'arbres semenciers.

L'augmentation de la vulnérabilité des peuplements d'épinette noire aux échecs de régénération en raison des changements climatiques demeure à ce jour un sujet à étudier. Pour cette raison, les prochaines recherches en sylviculture devraient intégrer la notion « d'élément de résilience » comme concept central dans la gestion des territoires aménagés au Québec et dans

les paysages de l'est du Canada dominés par l'épinette noire où l'espèce est écologiquement et économiquement importante.

LISTE DE RÉFÉRENCES

Abatzoglou JT, Kolden CA, Cullen AC, Sadegh M, Williams EL, Turco M et Jones MW. 2025. Climate change has increased the odds of extreme regional forest fire years globally. *Nature Communications*, 16 : 1–10.

Ali AA, Gaboriau DM, Lesven JA, Girardin MP, Remy CC, Arseneault D, Lafontaine G de, Danneyrolles V, Asselin H, Gennaretti F, Boucher E, Grondin P, Garneau M, Magnan G, Fréchette B, Gauthier S et Bergeron Y. 2025. Drying Spring Accelerates Transitions Toward Pyrogenic Vegetation in Eastern Boreal North America. *Ecology Letters*, 28 : 1–13.

Baltzer JL, Day NJ, Walker XJ, Greene D, Mack MC, Alexander HD, Arseneault D, Barnes J, Bergeron Y, Boucher Y, Bourgeau-Chavez L, Brown CD, Carrière S, Howard BK, Gauthier S, Parisien M-A, Reid KA, Rogers BM, Roland C, Sirois L, Stehn S, Thompson DK, Turetsky MR, Veraverbeke S, Whitman E, Yang J et Johnstone JF. 2021. Increasing fire and the decline of fire adapted black spruce in the boreal forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118 : 1–9.

Bégin C et Filion L. 1999. Black spruce (*Picea marianna*) architecture. *Canadian Journal of Botany*, 77 : 664–672.

Blouin J, Berger J-P, Landry Y et Saucier J-P. 2008. Guide de reconnaissance des types écologiques: région écologique 5b : côtes du réservoir Gouin, région écologique 5c : collines du Haut-Saint-Maurice, région écologique 5d : collines qui ceignent le lac Saint-Jean. Ministère des ressources naturelles, Direction des inventaires forestiers, Québec, 214 p.

Boiffin J et Munson AD. 2013. Three large fire years threaten resilience of closed crown black spruce forests in eastern Canada. *Ecosphere*, 4 : 1–20.

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

Bouchard M et Auger I. 2021. Effets de l'épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette des années 1970-80 sur les volumes marchands à l'échelle du Québec. ResearchGate, 14 p.

Bouchard M, Kneeshaw D et Bergeron Y. 2006. Forest dynamics after successive spruce budworm outbreaks in mixedwood forests. *Ecology*, 87 : 2319–29.

Bouchard M, Pothier D et Gauthier S. 2008. Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 38 : 1621–1633.

Boucher Y, Perrault-Hébert M, Fournier R, Drapeau P et Auger I. 2017. Cumulative patterns of logging and fire (1940–2009): consequences on the structure of the eastern Canadian boreal forest. *Landscape Ecology*, 32 : 361–375.

Boulanger Y, Arseneault D, Bélisle AC, Bergeron Y, Boucher J, Boucher Y, Danneyrolles V, Erni S, Gachon P, Girardin MP, Grant E, Grondin P, Jetté J-P, Labadie G, Leblond M, Leduc A, Pascual J, St-Laurent M-H, Tremblay JA et Waldron K. 2025. La saison des feux de forêt 2023 au Québec: un aperçu des conditions extrêmes, des impacts, des leçons apprises et des considérations pour l'avenir. *Canadian Journal of Forest Research*, 55 : 1–23.

Bour B, Danneyrolles V, Boucher Y, Fournier RA et Guindon L. 2021. Modeling post-logging height growth of black spruce-dominated boreal forests by combining airborne LiDAR and time since harvest maps. *Forest Ecology and Management*, 502 : 1–7.

Burnham KP, Anderson DR et Huyvaert KP. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65 : 23–35.

Caron GE et Powell GR. 1992. Patterns of cone distribution in crowns of young *Picea mariana*. I. Effect of tree age on seed cones. *Canadian Journal of Forest Research*, 22 : 46–55.

Charron I et Greene DF. 2002. Post-wildfire seedbeds and tree establishment in the southern mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 32 : 1607–1615.

Corona C, Leeper AC et LaMontagne JM. 2022. Differential defoliation and mortality of white spruce and balsam fir by eastern spruce budworm. *Forest Ecology and Management*, 508 : 1–7.

Côté D, Girard F, Hébert F, Bouchard S, Gagnon R, Lord D et Collins B. 2013. Is the closed-crown boreal forest resilient after successive stand disturbances? A quantitative demonstration from a case study. *Journal of Vegetation Science*, 24 : 664–674.

Couillard P-L, Bouchard M, Laflamme J et Hébert F. 2022. Zonage des régimes de feux du Québec méridional. Consulté le 12 janvier 2024, <https://mffp.gouv.qc.ca/nos-publications/zonage-regimes-feux-quebec-meridional/>

Cyr D, Gauthier S, Bergeron Y et Carcaillet C. 2009. Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7 : 519–524.

Cyr D, Splawinski TB, Pascual Puigdevall J, Valeria O, Leduc A, Thiffault N, Bergeron Y et Gauthier S. 2022. Mitigating post-fire regeneration failure in boreal landscapes with reforestation and variable retention harvesting: At what cost? *Canadian Journal of Forest Research*, 52 : 568–581.

Danneyrolles V, Smetanka C, Fournier R, Boucher J, Guindon L, Waldron K, Bourdon J-F, Bonfils D, Beaudoin M, Ibarzabal J, Rossi S et Boucher Y. 2024. Assessing spatial patterns of burn severity for guiding post-fire salvage logging in boreal forests of Eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 556 : 1–9.

Danneyrolles V, Chavardès RD, Girardin MP, Ali AA, Arseneault D, Asselin H, Bélisle A-C, Boucher Y, Cyr D, Drobyshev I, Erni S, Gaboriau DM, Gauthier S, Gennaretti F, Johnson EA, Larsen CPS, Leduc A, Parisien M-A, Portier J, Shakeri Z, Wallenius TH et Bergeron Y. 2025. Contextualizing recent increases in Canadian boreal wildfire activity: decadal burn rates still within historical variability of the two past centuries. *Canadian Journal of Forest Research*, 55 : 1–12.

Dawe D, Whitman E, Michaelian M, Tepley A et Parisien M-A. 2025. Sexual and vegetative recruitment of trembling aspen following a high-severity boreal wildfire. *Fire Ecology*, 21 : 1–14.

Drew TJ et Flewelling JW. 1979. Stand Density Management: an Alternative Approach and Its Application to Douglas-fir Plantations. *Forest Science*, 25 : 518–532.

Duchesne S et Sirois L. 1995. Phase initiale de régénération après feu des populations conifériennes subarctiques. *Canadian Journal of Forest Research*, 25 : 307–318.

Ellis TM, Bowman DMJS, Jain P, Flannigan MD et Williamson GJ. 2022. Global increase in wildfire risk due to climate-driven declines in fuel moisture. *Global Change Biology*, 28 : 1544–1559.

Esteban LG, Palacios P de, Heinz I, Gasson P, García-Iruela A et García-Fernández F. 2023. Softwood Anatomy: A Review. *Forests*, 14 p .

Feng CX. 2021. A comparison of zero-inflated and hurdle models for modeling zero-inflated count data. *Journal of Statistical Distributions and Applications*, 8 : 1–19.

Fortin S, Boucher Y, Bergeron Y, Simard M, Arseneault D, Asselin H, Barrette M, Danneyrolles V, Gauthier S, Girard F, Girardin M, Parisien M-A, Thiffault N et Valeria O. 2026. High-severity fires undermine resilience of black spruce-dominated boreal forests in eastern North America. *bioRxiv*, p. 2025.05.17.654490.

Fraver S. 1992. The insulating value of serotinous cones in protecting pitch pine (*pinus rigida*) seeds from high temperatures. *Journal of the Pennsylvania Academy of Science*, 65 : 112–116.

Gardiner BA, Stacey GR, Betcher RE et Wood CJ. 1997. Field and wind tunnel assessments of the implications of respacing and thinning for tree stability. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 70 : 233–252.

Gärtner H, Cherubini P, Fonti P, Arx G von, Schneider L, Nievergelt D, Verstege A, Bast A, Schweingruber FH et Büntgen U. 2015. A Technical Perspective in Modern Tree-ring Research - How to Overcome Dendroecological and Wood Anatomical Challenges. *Journal of Visualized Experiments*, 10 p.

Ginrich SF. 1967. Measuring and Evaluating Stocking and Stand Density in Upland Hardwood Forests in the Central States. *Forest Science*, 13 : 38–53.

Girard F, Payette S et Gagnon R. 2008. Rapid expansion of lichen woodlands within the closed-crown boreal forest zone over the last 50 years caused by stand disturbances in eastern Canada. *Journal of Biogeography*, 35 : 529–537.

Girard F, Payette S et Gagnon R. 2009. Origin of the lichen–spruce woodland in the closed-crown forest zone of eastern Canada. *Global Ecology and Biogeography*, 18 : 291–303.

Greene D, Macdonald S, Haeussler S, Domenicano S, Noël J, Jayen K, Charron I, Gauthier S, Hunt S, Gielau E, Bergeron Y et Swift L. 2007. The reduction of organic-layer depth by wildfire in the North American boreal forest and its effect on tree recruitment by seed. *Canadian Journal of Forest Research*, 37 : 1012–1023.

Greene DF et Johnson EA. 1998. Seed mass and early survivorship of tree species in upland clearings and shelterwoods. *Canadian Journal of Forest Research*, 28 : 1307–1316.

Greene DF, Noël J, Bergeron Y, Rousseau M et Gauthier S. 2004. Recruitment of *Picea mariana*, *Pinus banksiana*, and *Populus tremuloides* across a burn severity gradient following wildfire in the southern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 34 : 1845–1857.

Greene DF, Zasada JC, Sirois L, Kneeshaw D, Morin H, Charron I et Simard MJ. 1999. A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 29 : 824–839.

Grondin P, Blouin J et Racine P. 1999. Rapport de classification écologique du sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de l'ouest. Ministère des Ressources naturelles, Direction des inventaires forestiers, Québec, 229 p.

Groot A et Adams MJ. 1994. Direct seeding black spruce on peatlands: fifth-year results. *The Forestry Chronicle*, 70 : 585–592.

Guignabert A, Augusto L, Delerue F, Maugard F, Gire C, Magnin C, Niollet S et Gonzalez M. 2020. Combining partial cutting and direct seeding to overcome regeneration failures in dune forests. *Forest Ecology and Management*, 476 : 118466.

Guiterman CH, Lynch AM et Axelson JN. 2020. dfoiatR: An R package for detection and analysis of insect defoliation signals in tree rings. *Dendrochronologia*, 63 : 1–8.

Hammer O, Harper DAT et Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 : 9 p.

Hansen WD, Fitzsimmons R, Olnes J et Williams AP. 2021. An alternate vegetation type proves resilient and persists for decades following forest conversion in the North American boreal biome. *Journal of Ecology*, 109 : 85–98.

Jain P, Barber QE, Taylor SW, Whitman E, Castellanos Acuna D, Boulanger Y, Chavardès RD, Chen J, Englefield P, Flannigan M, Girardin MP, Hanes CC, Little J, Morrison K, Skakun RS,

Thompson DK, Wang X et Parisien M-A. 2024. Drivers and Impacts of the Record-Breaking 2023 Wildfire Season in Canada. *Nature Communications*, 15 : 1–14.

James PMA, Robert L-E, Wotton BM, Martell DL et Fleming RA. 2017. Lagged cumulative spruce budworm defoliation affects the risk of fire ignition in Ontario, Canada. *Ecological Applications*, 27 : 532–544.

Jardon Y, Filion ,Louise et Cloutier C and. 1994. Long-term impact of insect defoliation on growth and mortality of eastern larch in boreal Québec. *Écoscience*, 1 : 231–238.

Jardon Y, Morin H et Dutilleul P. 2003. Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. *Canadian Journal of Forest Research*, 33 : 1947–1961.

Jetté J-P, Leduc A, Gauthier S et Bergeron Y. 2025. Adaptation de l'aménagement forestier face aux incendies forestiers - Quelques options à explorer pour la forêt boréale. *The Forestry Chronicle*, 101 : 11–18.

Johnstone J, Chapin III FS, Foote J, Kemmett S, Price K et Viereck LA. 2004. Decadal observations of tree regeneration following fire in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 34 : 267–273.

Johnstone J, Bobby L, Tissier E, Mack M, Verbyla D et Walker X. 2009. Postfire seed rain of black spruce, a semiserotinous conifer, in forests of interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 39 : 1575–1588.

Johnstone JF et Chapin FS. 2006. Effects of Soil Burn Severity on Post-Fire Tree Recruitment in Boreal Forest. *Ecosystems*, 9 : 14–31.

Johnstone JF, Hollingsworth TN, Chapin III FS et Mack MC. 2010. Changes in fire regime break the legacy lock on successional trajectories in Alaskan boreal forest. *Global Change Biology*, 16 : 1281–1295.

Johnstone JF, Celis G, Chapin III FS, Hollingsworth TN, Jean M et Mack MC. 2020. Factors shaping alternate successional trajectories in burned black spruce forests of Alaska. *Ecosphere*, 11 : 1–21.

Keeley JE. 2009. Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire*, 18 : 116–126.

Key CH et Benson NC. 2006. *Landscape Assessment (LA) : Sampling and analysis methods*. United States Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fort Collins, CO, 55 p.

Kim S, Bergeron Y, Raymond P, Thiffault N et Girona MM. 2025. Natural regeneration 18 years after experimental silvicultural treatments in Canadian boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 585 : 122655.

Lecomte N, Simard M et Bergeron Y. 2006. Effects of fire severity and initial tree composition on stand structural development in the coniferous boreal forest of northwestern Québec, Canada. *Écoscience*, 13 : 152–163.

Li W, Bai Y, Chen Z, Lou S et Liao Y. 2025. Spatiotemporal analysis of wildfires in Alberta, Canada over the past sixty years: Increased wildfire frequency by human activities. *Journal of Environmental Management*, 380 : 1–12.

- Lutes DC, Keane RE, Caratti JF, Key CH, Benson NC, Sutherland S et Gangi LJ. 2006. FIREMON: Fire effects monitoring and inventory system. United States Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fort Collins, CO, 400 p.
- MacLean DA. 2016. Impacts of insect outbreaks on tree mortality, productivity, and stand development. *The Canadian Entomologist*, 148 : S138–S159.
- Maleki K, Nguema Allogo F et Lafleur B. 2020. Natural Regeneration Following Partial and Clear-Cut Harvesting in Mature Aspen-Jack Pine Stands in Eastern Canada. *Forests*, 11 : 741.
- Marchand W et DesRochers A. 2016. Temporal variability of aging error and its potential effects on black spruce site productivity estimations. *Forest Ecology and Management*, 369 : 47–58.
- Martin J et Hall DB. 2016. R2 measures for zero-inflated regression models for count data with excess zeros. *Journal of Statistical Computation and Simulation*, 86 : 3777–3790.
- McGugan BM. 1954. Needle-Mining Habits and Larval Instars of the Spruce Budworm¹. *The Canadian Entomologist*, 86 : 439–454.
- Méthot S, Blais L, Gravel J, Latrémouille I, St-Pierre S et Vézeau S. 2014. Guide d’inventaire et d’échantillonnage en milieu forestier. Gouvernement du Québec, Direction de l’aménagement et de l’environnement forestiers, 237 p.
- Nealis V et Regniere J. 2004. Insect–host relationships influencing disturbance by the spruce budworm in a boreal mixedwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34 : 1870–1882.
- Ogden AE et Innes J. 2007. Incorporating climate change adaptation considerations into forest management planning in the boreal forest. *The International Forestry Review*, 9 : 713–733.

Paine RT, Tegner MJ et Johnson EA. 1998. Compounded Perturbations Yield Ecological Surprises. *Ecosystems*, 1 : 535–545.

Payette S, Bhiry N, Delwaide A et Simard M. 2000. Origin of the lichen woodland at its southern range limit in eastern Canada: The catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce-moss forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 30 : 288–305.

Pelletier E et De Lafontaine G. 2023. Jack pine of all trades: Deciphering intraspecific variability of a key adaptive trait at the rear edge of a widespread fire-embracing North American conifer. *American Journal of Botany*, 110 : 1–13.

Perrault-Hébert M, Boucher Y, Fournier R, Girard F, Auger I, Thiffault N et Grenon F. 2017. Ecological drivers of post-fire regeneration in a recently managed boreal forest landscape of eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 399 : 74–81.

Pothier D, Elie J-G, Auger I, Mailly D et Gaudreault M. 2012. Spruce Budworm-Caused Mortality to Balsam Fir and Black Spruce in Pure and Mixed Conifer Stands. *Forest Science*, 58 : 24–33.

Reid KA, Day NJ, Alfaro-Sánchez R, Johnstone JF, Cumming SG, Mack MC, Turetsky MR, Walker XJ et Baltzer JL. 2023. Black spruce (*Picea mariana*) seed availability and viability in boreal forests after large wildfires. *Annals of Forest Science*, 80 : 1–16.

Rossi S et Morin H. 2011. Demography and spatial dynamics in balsam fir stands after a spruce budworm outbreak. *Canadian Journal of Forest Research*, 41 : 1112–1120.

Rossi S, Plourde P-Y et Krause C. 2018. Does a Spruce Budworm Outbreak Affect the Growth Response of Black Spruce to a Subsequent Thinning? *Frontiers in Plant Science*, 9 : 1–8.

Rossi S, Morin H, Gionest F et Laprise D. 2013. Spatially explicit structure of natural stands dominated by black spruce. *Silva Fennica*, 47 : 1–14.

Rossi S, Morin H, Gionest F et Laprise D. 2017. Inter- and intra-annual patterns of seed rain in the black spruce stands of Quebec, Canada. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 10 : 189–195.

Rudolph TD. 1985. Jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.). United States Department of Agriculture, Forest Service, 252 : 1–7.

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

Saucier J-P, Grondin P, Robitaille A, Gosselin J, Morneau C, Richard P, Brisson J, Sirois L, Leduc A, Morin H, Thiffault E, Gauthier S, Lavoie C et Payette S. 2009. Écologie forestière. Dans : *Manuel de foresterie*. p. 167- 315.

Simard M et Payette S. 2005. Reduction of black spruce seed bank by spruce budworm infestation compromises postfire stand regeneration. *Canadian Journal of Forest Research*, 35 : 1686–1696.

Simard M-J, Bergeron Y et Sirois L. 2003. Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 33 : 672–681.

Sirois L. 1993. Impact of fire on *Picea mariana* and *Pinus banksiana* seedlings in subarctic lichen woodlands. *Journal of Vegetation Science*, 4 : 795–802.

Splawinski TB, Cyr D, Gauthier S, Jetté J-P et Bergeron Y. 2019a. Analyzing risk of regeneration failure in the managed boreal forest of northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 49 : 680–691.

Splawinski TB, Greene DF, Michaletz ST, Gauthier S, Houle D et Bergeron Y. 2019b. Position of cones within cone clusters determines seed survival in black spruce during wildfire. *Canadian Journal of Forest Research*, 49 : 121–127.

Splawinski TB, Boucher Y, Bouchard M, Greene DF, Gauthier S, Auger I, Sirois L, Valeria O et Bergeron Y. 2022. Factors influencing black spruce reproductive potential in the northern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 52 : 1499–1512.

Stocks BJ. 1987. Fire Potential in the Spruce Budworm-damaged Forests of Ontario. *The Forestry Chronicle*, 63 : 8–14.

St-Pierre H, Gagnon R et Bellefleur P. 1992. Régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec. *Canadian Journal of Forest Research*, 22 : 474–481.

Thomas PA et Wein RW. 1985. Delayed emergence of four conifer species on postfire seedbeds in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 15 : 727–729.

Thorpe HC, Thomas SC et Caspersen JP. 2007. Residual-tree growth responses to partial stand harvest in the black spruce (*Picea mariana*) boreal forest

published in the Special Forum IUFRO 1.05 Uneven-Aged Silvicultural Research Group Conference on Natural Disturbance-Based Silviculture: Managing for Complexity. *Canadian Journal of Forest Research*, 37 : 1563–1571.

Van Bogaert R, Boucher D, Gauthier S et Bergeron Y. 2013. Rapport du Comité scientifique chargé d'examiner la limite nordique des forêts attribuables - Annexe 3 - Régénération naturelle et croissance de l'épinette noire et du pin gris après feu dans le territoire d'étude. Ministère des Ressources naturelles du Québec, Secteur des forêts, 51 p.

Veilleux-Nolin M et Payette S. 2012. Influence of recent fire season and severity on black spruce regeneration in spruce-moss forests of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 42 : 1316–1327.

Viglas JN, Brown CD et Johnstone JF. 2013. Age and size effects on seed productivity of northern black spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 43 : 534–543.

Virgin GVJ, MacLean DA et Kershaw JA Jr. 2018. Topkill and stem defects initiated during an uncontrolled spruce budworm outbreak on Cape Breton Island, Nova Scotia. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 91 : 63–72.

Wang GG et Kembell KJ. 2005. Balsam fir and white spruce seedling recruitment in response to understory release, seedbed type, and litter exclusion in trembling aspen stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 35 : 667–673.

Watt GA. 2014. Enhanced vertical fuel continuity in forests defoliated by spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) promotes the transition of a surface fire into a crown fire. Thèse de doctorat, Université de Toronto, 191 p.

Williamson TB, Johnston MH, Nelson HW et Edwards JE. 2019. Adapting to climate change in Canadian forest management: Past, present and future. *The Forestry Chronicle*, 95 : 76–90.

Wirth C, Lichstein JW, Dushoff J, Chen A et Chapin FS. 2008. White Spruce Meets Black Spruce: Dispersal, Postfire Establishment, and Growth in a Warming Climate. *Ecological Monographs*, 78 : 489–505.

Wu H et Hu Z. 1997. Comparative anatomy of resin ducts of the Pinaceae. *Trees*, 11 : 135–143.

Züst T et Agrawal AA. 2017. Trade-Offs Between Plant Growth and Defense Against Insect Herbivory: An Emerging Mechanistic Synthesis. *Annual Review of Plant Biology*, 68 : 513–534.

ANNEXE I

Cartes du territoire d'étude présentant la sévérité du feu mesurée avec le Composite Burn Index (CBI) (a) et la sévérité de l'épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) mesurée par la défoliation cumulative de 2015 à 2019 (b).

