

Université de Montréal

**Impact des coupes partielles
sur l'activité de coléoptères phloeophages et xylophages
en forêt boréale**

Par

Mathieu Bélanger Morin

Département de sciences biologiques

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de Maître ès sciences (M.Sc.)
en sciences biologiques

Décembre 2012

© Mathieu Bélanger Morin, 2012

Université de Montréal
Faculté des études supérieures et postdoctorales

Ce mémoire intitulé :

Impact des coupes partielles sur l'activité de coléoptères
phloeophages et xylophages en forêt boréale

Présenté par :

Mathieu Bélanger Morin

A été évalué par un jury formé des personnes suivantes :

Colin Favret Ph.D.
président-rapporteur

Jacques Brodeur Ph.D.
directeur de recherche

Christian Hébert Ph.D.
codirecteur

Christopher Buddle Ph.D.
examineur externe

Résumé

Ce projet de recherche évalue la réponse à court terme de coléoptères phloeophages et xylophages (Cerambycidae et Scolytinae) à différentes intensités de coupes partielles (0, 25 et 40% de la surface terrière prélevée) afin de déterminer la viabilité de cette méthode sylvicole en forêt boréale. Disposant de 12 parcelles expérimentales (4 répétitions pour chaque intensité de coupe) dans une sapinière à bouleau blanc située au sud de la forêt boréale (Québec, Canada), nous avons évalué l'abondance, la diversité ainsi que l'établissement (taux d'attaque) de ces deux groupes d'insectes, et ce dès la première année suivant la coupe. L'échantillonnage a été réalisé à l'aide de pièges à interception multidirectionnelle et de l'écorçage de sections de 3 espèces d'arbres exposées dans l'ensemble des parcelles. Nos résultats montrent une plus grande activité/abondance des deux taxons (abondance 5 à 6 fois plus élevée) ainsi qu'une composition en espèces différente et plus diversifiée dans les peuplements partiellement coupés (25 et 40%). De plus, la présence et la distribution d'espèces colonisant habituellement des hôtes affaiblis (e.g., *Trypodendron lineatum*, *Rhagium inquisitor*) – et pouvant donc réduire la valeur économique d'arbres résiduels – a été recensée et semble être favorisée entre autres par l'ouverture de la canopée et des blessures physiques faites aux arbres pendant les opérations sylvicoles. Par ailleurs, l'approche combinant différentes techniques d'échantillonnage a permis une meilleure compréhension des mécanismes de localisation/sélection d'hôte (variant en fonction de l'espèce), un aspect important de la dynamique des insectes pour l'évaluation des risques suite aux coupes forestières. Sur la base de cette étude à court terme, il ne semblerait pas y avoir de différence significative sur les risques pour le milieu quant à l'augmentation d'activité des Cerambycidae et Scolytinae entre les deux traitements de coupe appliqués. Il reste cependant indispensable de vérifier la validité de ces résultats sur une plus longue période afin d'établir des plans d'aménagement forestier durables pour la forêt boréale.

Mots-clés : Forêt boréale, sapinière à bouleau blanc, coupes partielles, traitements sylvicoles alternatifs, aménagement forestier écosystémique, phloeophages, xylophages, Scolytinae, Cerambycidae, sélection d'hôte

Abstract

To evaluate the viability of partial cuts, short-term responses of phloeophagous and xylophagous beetles (Cerambycidae and Scolytinae) following different partial cut treatments (0, 25 and 40% of basal area cut) were determined in a balsam fir–white birch boreal forest in Quebec, Canada. Each treatment was replicated 4 times totaling 12 experimental stands. The summer following treatments, abundance and diversity of targeted beetle groups along with their establishment (attack rates) in partially cut stands were assessed with passive flight-interception traps and bark dissection of exposed, freshly cut boles from three tree species. Greater activity/abundance from both taxa were detected (abundance 5 to 6 times larger) along with a different and more diversified species composition in partially cut stands (25 and 40%). The presence and distribution of species that usually colonize weakened host trees (e.g., *Trypodendron lineatum*, *Rhagium inquisitor*) – and can thus reduce stands economic value for future harvest operations – were influenced by canopy openness and injuries on residual trees made during silvicultural operations. Furthermore, combining diverse sampling techniques allowed us to observe different host-selection patterns (random landing vs. primary attraction) given our multi-scale experimental approach, which we found to vary between insect species. Understanding these mechanisms for such beetle groups are important to evaluate stand vulnerability following partial cuts and predict impacts and risks in a given environment. While the 40% partial cuts remove additional wood volume, we found no significant increase in beetle activity between the 25 and 40% treatment. Though partial cuts render treated stands more vulnerable to greater Cerambycidae and Scolytinae attacks, further studies must be done to confirm this trend in longer term if proper boreal forest management plans are to be drawn.

Keywords: Boreal forest, balsam fir–white birch forest, partial cuts, alternative forestry, phloeophagous, xylophagous, Scolytinae, Cerambycidae, host-selection

Table des matières

Résumé	iii
Abstract	iv
Table des matières	v
Liste des tableaux	vii
Liste des figures	ix
Liste des sigles et abréviations	xii
Remerciements	xvi
Avant-propos	xviii
Chapitre 1 : Introduction générale	1
1.1. Revue de littérature	1
La forêt boréale, un milieu complexe et vulnérable	1
Régime de succession en forêt boréale	2
La sapinière à bouleau blanc comme zone d'étude	5
La coupe partielle comme méthode sylvicole alternative	8
Effets de la coupe partielle sur le milieu	10
Les insectes xylophages et phloeophages	12
Dispersion et colonisation de nouveaux hôtes	14
Effets de variables environnementales sur les assemblages d'insectes.....	15
Effets des coupes partielles sur les assemblages d'insectes	16
Choix des taxons à l'étude	17
Les principales méthodes d'échantillonnage d'insectes.....	18
Pièges à interception	19
Recensement des trous d'émergence	20
Dissection de sections d'arbres.....	21
1.2. Problématique et objectifs scientifiques du Mémoire	23
1.3. Hypothèses de travail	25
Références	26
Contribution de l'auteur et des co-auteurs	36
Chapitre 2 : Short-term impact of partial cutting in boreal balsam fir forest: increases in abundance and species richness of cerambycid and scolytid beetles	37
Abstract	38
Introduction	39
Materials & Methods.....	41
Study Area	41
Experimental Design	41
Insect Sampling and Identification	42
Stand Description	43
Statistical Analysis	44
Results	46
Abundance and species richness across treatments.....	46

Effects of partial cutting on stand and abiotic variables.....	46
Patterns in species distribution	47
Discussion	48
Variation in beetle distribution and composition across treatments.....	48
How do beetles benefit from partial cuts.....	50
Acknowledgements	52
References	53
Tables	60
Figures.....	65
Contribution de l'auteur et des co-auteurs	71
Chapitre 3 : Early colonization of standing dead trees by scolytid and cerambycid beetles	
following partial cutting.....	72
Abstract	73
Introduction	74
Materials & Methods.....	76
Study area	76
Silvicultural treatments and experimental design.....	76
Insect sampling and identification.....	77
Statistical analyses.....	79
Results.....	80
Different species richness and abundance after partial cut treatments and between exposed tree species.....	80
Varying patterns in species distribution – difference according to the scale	81
Discussion	82
Cues and mechanisms orienting beetles in treated stands.....	84
White birch logs are not suitable in early decay stage	85
Some insights on <i>Trypodendron lineatum</i>	85
Conclusion.....	87
Acknowledgements	88
References	89
Tables	95
Figures.....	101
Chapitre 4 : Conclusion	106
Importance d'une gestion optimale	106
Augmentation globale de l'activité	107
Implication et futures voies de recherche.....	109
Références	111
Annexe A	i
Différentes méthodes d'échantillonnage pour différents objectifs	i
Références	ii

Liste des tableaux

Table 2.1. Number of cerambycid and scolytid species captured in the 120 window traps installed at the Montmorency Forest’s experimental site among three silvicultural treatments (0, 25 and 40% PC) in the summer of 2010, from June 1 to August 25. Species marked in bold represented more than 1% of total capture (all stands and treatments considered).....61

Table 2.2. Results from the hierarchical analysis of variance comparing the abundance and species richness of Scolytinae and Cerambycidae for three silvicultural treatments (0, 25 and 40% PC). Data are presented as means (\pm S.E.) of the 40 trapping devices within each treatment. Post-hoc comparisons differentiating treatments were done using the Tukey HSD test ($\alpha < 0.05$); means followed by the same letter are not significantly different.62

Table 2.3. Results from statistical analyses testing for differences in environmental and abiotic variables among three silvicultural treatments (0, 25 and 40% PC). Data are presented as means (\pm S.E.) from the four plots within each treatment. Post-hoc comparisons differentiating treatments were done using the Tukey HSD test ($\alpha < 0.05$); means followed by the same letter are not significantly different. Temperature-related factors are expressed in Celsius ($^{\circ}\text{C}$); basal areas and tree injuries are in cm^263

Table 2.4. Abundance and species richness of the Scolytinae and Cerambycidae sampled in different areas within PC stands (25 and 40%) and percentage of canopy openness in the same areas. Data are presented as means (\pm S.E.). Open area includes two traps placed in the middle of a skid trail. Semi-shaded area includes four traps, one at the boundaries of each side of a skid trail and two at the beginning of the side of the selective tree-felling zone. Shaded area includes four traps in the selective tree-felling zone. These locations combine traps from 25 and 40% PC stands. Post-hoc comparisons differentiating treatments were done using the Tukey HSD test ($\alpha < 0.05$); means followed by the same letter are not significantly different. Results from control stands (10 traps/stand) (see Fig. 2) are shown for comparison purposes only and were not part of the analysis.....64

Table 3.1. Number of scolytid and cerambycid species captured in trunk window traps installed on each tree species (A: *Abies balsamea* (L.) Mill.; P: *Picea glauca* (Moench) Voss.; B: *Betula papyrifera*

Marsh.) and silvicultural treatment (0, 25 and 40 percent partial cut) combination. These traps were installed at the Montmorency forest’s experimental site in the summer of 2010 (June 9 - August 11).....96

Table 3.2. Specimens of scolytid and cerambycid collected during debarking and bark sieving of the sub-sample tree sections (A: *Abies balsamea* (L.) Mill.; P: *Picea glauca* (Moench) Voss.; B: *Betula papyrifera* Marsh.) exposed in the three different treatments (0, 25 and 40 percent partial cut) in Montmorency forest’s experimental site. Scolytid adults were identified at species level. Tree logs were exposed from mid-June to mid-August 2010.....97

Table 3.3. Results from the factorial analysis of variance (Factorial ANOVA) comparing abundance and species richness of Scolytinae and Cerambycidae found in TWT. Data are presented as means (\pm S.E.) of each tree species (AB: *Abies balsamea* (L.) Mill.; PG: *Picea glauca* (Moench) Voss.; BP: *Betula papyrifera* Marsh.) within each silvicultural treatments (0, 25 and 40 percent partial cut). Post-hoc comparisons differentiating treatments were done using the Tukey HSD test ($\alpha < 0,05$). Tree species and means followed by the same letter are not significantly different.98

Table 3.4. Means (\pm S.E.) of scolytid and cerambycid stages collected during debarking and bark sieving of the two main tree species (AB: *Abies balsamea* (L.) Mill.; PG: *Picea glauca* (Moench) Voss.) exposed in the three different treatments (0, 25 and 40 percent partial cut) in Montmorency forest’s experimental site. Tree logs were exposed from mid-June to mid-August 2010.99

Table 3.5. Means (\pm S.E.) of identified adult scolytid species collected during debarking and bark sieving of the two main tree species (AB: *Abies balsamea* (L.) Mill.; PG: *Picea glauca* (Moench) Voss.) exposed in the three different treatments (0, 25 and 40 percent partial cut) in Montmorency forest’s experimental site in the summer of 2010. Tree logs were exposed from mid-June to mid-August.....100

Liste des figures

Fig. 1.1 : Relief irrégulier du paysage à la Forêt Montmorency.....	6
Fig. 1.2 : Personnes effectuant des relevés pour un projet sur l'influence de la coupe partielle sur différents parasitoïdes. Vue d'un chemin de débardage dans une coupe partielle où tous les arbres sont abattus pour le déplacement des machines forestières. Une certaine quantité d'arbres est prélevée de chaque côté de ces chemins jusqu'à l'atteinte du pourcentage de coupe voulu (voir Chapitre 2, Fig. 2.2).....	9
Fig. 1.3 : Processus de dissection (écorçage) de sections de troncs d'arbres après leur exposition en forêt (voir Chapitre 3, Fig. 3.1a).....	21
Fig. 2.1: Study area and location of the 12 sampling stands within the Forêt Montmorency, an experimental forest in the balsam fir – white birch bioclimatic domain from the province of Québec, Canada. The colors represent each stand's treatment (control stands: green; 25%PC: yellow; 40%PC: red).....	66
Fig. 2.2: Partial cut schematization with insect trap locations within a treated stand. Partial cut stands include 3.3-m-wide skid trails (A), used by forest machinery to circulate through the stands and in which all trees are cut. Between each skid trails are the selective tree felling zones (B) of about 23.1-m-wide, where a proportion of trees is taken down to fulfill requirements of PC treatments (25 or 40%). Typical positions of the window traps are represented by red X and are scattered in the stands as follow: two traps were placed in the middle of a skid trail, two traps at the boundaries of each side of a skid trail, and six traps placed at three different distances further in the selective tree felling zone. This layout allowed the sampling effort to be shared between open, semi-shaded and shaded canopy areas within treated stands. Traps in control stands were scattered randomly.	67
Fig. 2.3: Modified window trap used in the study: (A) global view of the sampling device in the center of a skid trail and (B) bottom section with the Plexiglas panes and netted ones, placed each side of the central black cylinder.....	68

Fig. 2.4: Species rank abundance plots for scolytids on the left (in black) and cerambycids on the right (in grey) in each treatment (0, 25 and 40 percent partial cut). Abundances are log-transformed ($\log(x+1)$).....69

Fig. 2.5: RDA triplot of the Hellinger-transformed abundance data constrained by environment variables (scaling 2) for scolytids and cerambycids combined. Species symbol signification are as follow: s1: scolytid singletons and doubletons combined; s2: scolytids with relative abundance < 1% of total scolytid abundance; s3: *Dryocoetes affaber* (Mannerheim); s4: *Dryocoetes autographus* (Ratzeburg); s5: *Dryocoetes betulae* Hopkins; s6: *Gnathotrichus materiarius* (Fitch); s7: *Polygraphus rufipennis* (Kirby); s8: *Trypodendron lineatum* (Olivier); c1: cerambycid singletons and doubletons combined; c2: cerambycids with relative abundance < 1% of total cerambycid abundance; c3: *Acmaeops p. proteus* (Kirby); c4: *Asemum striatum* (Linnaeus); c5: *Clytus ruricola* (Olivier); c6: *Evodinus m. monticola* (Randall); c7: *Monochamus s. scutellatus* (Say); c8: *Rhagium inquisitor* (Linnaeus); c9: *Tetropium cinnamopterum* Kirby.....70

Fig. 3.1: Disposition of boles in a partially harvested site. a) Set of boles (from left to right: white birch [*Betula papyrifera* Marsh.], balsam fir [*Abies balsamea* (L.) Mill.] and white spruce [*Picea glauca* (Moench) Voss.]) without trunk window trap installed in a tree felling zone near a skid trail. b) Close view of a trunk window trap attached to a white birch bole. The traps were installed at breast height on the boles. The boles were exposed from mid-June to mid-August 2010 in the three different treatments (0, 25 and 40 percent partial cut) in Montmorency forest’s experimental site.....102

Fig. 3.2: Number of insect individuals captured for each sampling date (between June 29-30 to August 10-11) of the most abundant A) scolytid species and B) cerambycid species in trunk window traps installed on tree species (*Abies balsamea* (L.) Mill., *Picea glauca* (Moench) Voss., *Betula papyrifera* Marsh.) and silvicultural treatment (0, 25 and 40 percent partial cut) combined.....103

Fig. 3.3: Ordination biplot of a principal coordinate analysis (PCoA) of the Bray-Curtis dissimilarity matrix of combined Scolytinae and Cerambycidae abundance in TWT for (a) the three different treatments ($F_{2, 33} = 8.0813$; $N_{\text{Perm}} = 999$; $p_{\text{perm}} = \mathbf{0.003^*}$; Average distance to centroids: 25%PC: 0.3161, 40%PC: 0.5146, CT: 0.5114) and for (b) tree species of the logs on which TWT were attached ($F_{2, 33} = 0.4653$; $N_{\text{Perm}} = 999$; $p_{\text{perm}} = 0.637$; Average distance to centroids: BEPA: 0.5370, PIGL: 0.5062, ABBA: 0.4598). Multivariate homogeneity of groups dispersions are statistical tests used to compare

assemblages along with assessing beta diversity and were done using BETADISPER procedure of the vegan library in R.104

Fig. 3.4: Ordination biplot of a principal coordinate analysis (PCoA) of the Bray-Curtis dissimilarity matrix of the specimens abundance in logs for **(a)** the three different treatments ($F_{2, 19} = 0.9155$; $N_{perm} = 999$; $p_{perm} = 0.438$; Average distance to centroids: 25%PC: 0.6071, 40%PC: 0.5037, CT: 0.4804) and for **(b)** tree species of the peeled logs ($F_{1, 20} = 4.8231$; $N_{perm} = 999$; $p_{perm} = \mathbf{0.037^*}$; Average distance to centroids: PIGL: 0.6025, ABBA: 0.4208). In this last test, BEPA was taken out of the analysis because no scolytid or cerambycid were found during the peeling of the logs. Multivariate homogeneity of groups dispersions are statistical tests used to compare assemblages along with assessing beta diversity and were done using BETADISPER procedure of the vegan library in R.105

Liste des sigles et abréviations

Sigles utilisés dans ce mémoire :

- ABBA : *Abies balsamea* (L.) Mill. (sapin baumier)
- ABS : Acrylonitrile butadiène styrène (polymère thermoplastique)
- AF : Mise au point automatique (*Autofocus*)
- ANOVA : Analyse de la variance (*Analysis of variance*)
- BEPA : *Betula papyrifera* Marsh. (bouleau blanc)
- CFS : Service canadien des forêts (*Canadian Forest Service*)
- CO₂ : Dioxyde de carbone
- CS5 : Suite logicielle (*Adobe Creative Suite 5*)
- CT : Traitement témoin (*Control treatment*)
- DBH : Diamètre à hauteur poitrine (*Diameter at breast height*)
- DX : Format de capteur d'appareil photo numérique Nikon SLR
- ED : Caractéristique de lentille (*Extra-Low Dispersion glass*)
- HOBO : Enregistreur de données climatiques (*Data logger*)
- HSD : *Tukey's (Honestly Significant Difference) test*
- iFor : Consortium de recherche sur les insectes forestiers
- LFC : Centre de foresterie des Laurentides (*Laurentian Forestry Center*)
- NDM : Aménagement forestier intégrant les évènements de perturbation naturelle (*Natural-disturbance management model*)
- NRCan : Ressources naturelles Canada (*Natural Resources Canada*)
- PCoA : Analyse en coordonnées principales (*Principal coordinates analysis*)
- PERMANOVA : *Permutational ANOVA* (voir ANOVA)
- PERMDISP : *Permutational analysis of multivariate dispersions*
- PIGL : *Picea glauca* (Moench) Voss. (épinette blanche)
- QMOR : Collection entomologique Ouellet-Robert (Université de Montréal)
- RDA : Analyse canonique de redondance (*Redundancy Analysis*)
- SLR : Appareil photographique reflex (*Single-lens reflex cameras*)
- TWT : Piège à interception fixé a tronc d'un arbre (*Trunk window trap*)

Symboles et abréviations utilisées dans ce mémoire :

- & : Esperluette signifiant « et »
- % : Pourcent
- ' : Minutes (système sexagésimal pour les coordonnées géographiques)
- ° : Degrés (système sexagésimal pour les coordonnées géographiques)
- °C : Température en degrés Celsius
- ± : Plus ou moins
- < : Plus petit que
- = : Égal à
- ≈ : Approximativement
- > : Plus grand que
- ≥ : Plus grand ou égal à
- © : Droit d'auteur (*Copyright*)
- ® : Marque déposée
- α : Coefficient alpha
- ρ : Probabilité (ρ ou ρ-value)
- χ² : Statistique du Khi-carré
- cm : Centimètre
- cm² : Centimètre carré
- df : Degrés de liberté (*Degrees of freedom*)
- e.g. : Par exemple (*exempli gratia*)
- et al. : Et les autres ou « et collaborateurs » (*Et alii*)
- f : Ouverture relative d'un objectif photographique (*f-stop, focal ratio*)
- F : Statistique de Fisher (F ou F-value)
- Fig. : Figure
- ha : Hectare
- i.e. : C'est-à-dire (*Id est*)
- km : Kilomètre
- km² : Kilomètre carré

- m : Mètre
- m² : Mètre carré
- ml : Millilitre
- mm : Millimètre
- N : Nord (point cardinal)
- N perm : Nombre de permutations
- O : Ouest (point cardinal)
- PC : Coupe partielle (Partial cut)
- R : Langage de programmation et environnement statistique
- S.E. : Erreur standard (*Standard Error*)
- sp. : Espèce (*Species*)
- T°_{max} : Température maximale en degrés Celsius
- T°_{min} : Température minimale en degrés Celsius
- v.: Version
- vs. : Versus
- W : Ouest (*West*, point cardinal)

*À ceux qui m'ont permis de dépasser le cadre de mes pensées
et à Balthazar, ce grand oublié*

Remerciements

Ce mémoire de maîtrise est le produit de multiples rencontres et collaborations sans lesquelles le projet n'aurait pu être possible. Ce fut pour moi l'occasion de plusieurs expériences enrichissantes qui me resteront à jamais. J'aurai, je crois, bien profité de cette période, mais surtout au niveau humain. Je voudrais donc tenter de remercier ici l'ensemble des personnes que j'ai rencontré et qui m'ont aidé, guidé, accompagné, conseillé, supporté et ce, tout au long de ce beau défi.

Merci d'abord à mes directeurs de recherche pour leur soutien tout au long de ce processus et de toute l'autonomie qu'ils m'ont accordé dans mes faits et pensées. Merci à Jacques Brodeur de m'avoir accueilli dans son laboratoire, d'abord à titre d'auxiliaire de recherche, et comme étudiant à la maîtrise par la suite. Je lui suis très reconnaissant pour sa patience et le partage de son savoir-faire. Jacques m'a initié à la dure réalité de l'écriture scientifique et des « pages rouges » de corrections! Il a été un directeur d'une immense générosité qui a permis mon cheminement et développement d'idées, mais a aussi su me ramener sur terre lorsque je commençais à trop m'emporter. Mais surtout, Jacques a été quelqu'un d'une étonnante gentillesse au quotidien. Vraiment intéressé par ses étudiants et leur vie « à l'extérieur de la recherche », il rend les échanges vraiment intéressants. Merci pour tous les conseils, les suggestions de lecture, les repas de labo, bref, pour avoir su créer une aussi bonne ambiance de travail et de vie au sein d'un laboratoire. Merci à Christian Hébert, mon codirecteur de maîtrise, de m'avoir à son tour accueilli dans son laboratoire à Québec. J'ai vraiment apprécié la codirection à la maîtrise. Il a été quelqu'un d'une aide essentielle et complémentaire dans mon cheminement. Il a su m'encadrer et m'apporter des éléments indispensables tout au long de l'aventure et son apport a été très formateur dans un domaine qui m'était auparavant peu connu. Merci pour sa patience et son support dans le long processus de rédaction, pour ses nombreux commentaires utiles et pertinents, sa rigueur et son professionnalisme. Merci aussi aux personnes membres de mon comité conseil ainsi que ceux de mon jury de mémoire. Leurs commentaires et conseils ont été d'une grande valeur.

Un grand merci à tous les membres de l'équipe iFor et du labo du CFL à Québec pour m'avoir soutenu dans les moments les plus physiques de ma maîtrise (des troncs d'arbres de 2 mètres sur le dos en terrain escarpé faisant parti de ceux-là!) : Corenthin Chassouant pour son énergie et sa volonté sans faille (mais qui méritait des lunchs plus copieux sur le terrain!) ; Francis Desjardins pour sa précieuse aide entres autres dans l'interminable triage d'échantillons (et à qui je dois encore un spécimen de guêpe meurtrière!) ; Olivier Norvez pour son incroyable gentillesse, ses discussions philosophiques et sa précieuse aide pour le traitement de données ; Alessandro Dieni pour son aide sur le terrain, au labo, mais surtout pour sa bonne humeur contagieuse et son amitié que j'espère garder longtemps ; Louis-Philippe Lafleur, mon fidèle et efficace compagnon de terrain (surtout pour partager le poids des bidons d'alcool!), sans qui mes récoltes d'échantillons auraient été beaucoup plus longues et monotones ; Jean-Philippe Gendron-Bouchard pour son aide, les toujours agréables discussions et son hospitalité pendant mes derniers moments à Québec ; Sébastien Bélanger (mon lointain parent!) pour son enthousiasme incroyable, son aide et sa rapidité dans le fameux rapatriement des bûches jusqu'au labo ; Georges Pelletier pour sa patience lors de mes formations en taxonomie ; et encore Ermias Azeria, Jonathan Boucher, Yannick Breton, Mélanie Couture, Catherine Dion, Olivier Jeffrey, Mathilde Maisano, Louis-Philippe Ménard, Gabrièle Meunier, Lukas Seehausen, pour leur aide sur le terrain, au laboratoire ou pour leur soutien pendant ces quelques mois à Québec. Je tiens spécialement à remercier Yves Dubuc, cet incroyable personnage à qui je dois beaucoup. Je dois avouer ma chance d'avoir eu quelqu'un d'aussi dévoué, aimable et d'une efficacité hors-normes pour m'épauler tout au

long de mon échantillonnage et séjour à Québec. Sa bonne humeur, son expertise et son inépuisable énergie m'ont été d'une aide inestimable.

Je remercie sincèrement toutes les personnes du laboratoire de l'IRBV à Montréal, qui fut comme une seconde demeure pendant ces quelques années : Claude Beaudoin, Philippe Brun, Simon Daoust pour m'avoir donné une chance (avec Arnaud!) au sein du lab, pour sa bonne humeur légendaire et contagieuse, sa générosité, les nombreux soupers qu'on a fait dans son ancien que-trop-parfait loft au centre-ville, son énergie débordante, pour son écoute et pour tout le reste! ; Josée Doyon pour sa fabuleuse débrouillardise, son irremplaçable aide et son efficacité à nous remettre à l'ordre, pour tous les dîners sur la terrasse du resto ou derrière la baie vitrée, pour tous les desserts qu'elle nous a fait goûté et bien plus encore! Anaïs Droit, Annabelle Firlej, Véronique Gariépy, Alexis Rutschman dit « Rutsch », Arnaud Sentis pour sa grande générosité, son ouverture et son incroyable bonne humeur, sa recette de moussaka (eh oui!), ses mythiques soirées où il nous invitait dans l'un des immenses apparts éparpillés dans la ville, et pour être devenu un très bon ami au fil des ans ; Frédérique Thomas, ce grand monsieur que j'ai eu la chance de côtoyer pendant quelques mois et qui m'a permis de rencontrer une personne très chère. Je le remercie pour son amabilité, son grand sens de l'humour, ses fameux sushis, sa passion contagieuse de la recherche, sa générosité et sa proximité ; Audrey Tocco et bien sûr Simon Legault, mon cher coloc, ami et compagnon de bac, de labo, de terrain, de route Montréal-Québec, de voyage, de party, de « souper du lundi » et de tout le reste. On aura fait un bon bout de chemin ensemble, cher collègue, je te souhaite sincèrement le meilleur des succès pour l'avenir. Toujours à l'IRBV, je remercie chaleureusement Stéphane Daigle pour son aide dans mes méandres de statistiques ainsi que Laurie Dumas, Assa Djazia Kichou et Florian Orgeret pour leur contribution très appréciée dans la très longue et laborieuse étape d'écorçage de mes sections d'arbres ; et finalement l'ensemble du personnel administratif, tant à l'IRBV qu'au PMV, pour leur grande gentillesse et efficacité à me rappeler à l'ordre!

Suit le remerciement de mes amis et colocs avec qui j'ai pu partager d'aussi bons moments à l'extérieur du lab. Merci à tous pour le support, les mots d'encouragement, les conseils, et tous les divertissements! Je me sens encore une fois privilégié d'avoir autant de bons amis et j'espère pouvoir vous redonner autant que ce que vous m'apportez. Une pensée spéciale bien sûr à Pépité avec qui j'ai partagé mon expérience de maîtrise à plusieurs reprises, du fin fond de l'Abitibi jusqu'au sous-sol du Dude Ranch ; je te souhaite sincèrement la meilleure des chances dans ce droit final ; merci aussi spécialement à Siban pour tous les mots d'encouragement et bons repas qu'on a pu partagé ensemble. Une autre pensée pour mes amis qui se trouvaient aussi à Québec en même temps que mon passage dans cette ville. Mel, Meggie, Truche, pour l'hospitalité/l'accueil/et tout le reste (et merci Meggie pour la journée d'aide sur le terrain!).

Un Grand merci à mes proches : Ma famille, mais surtout mes parents que j'aime énormément pour leur inébranlable soutien à travers toutes les épreuves, pour leur immense générosité, leur amour, leur dévotion et pour m'avoir donné le goût d'étudier et de repousser mes limites – ça n'a pas de prix et je suis que trop peu conscient de la chance d'avoir d'aussi extraordinaires personnes comme parents. J'espère pouvoir vous redonner même un peu de ce que vous avez pu me donner au fil des ans.

Et gardant le meilleur pour la fin, je remercie la personne qui a changé bien des choses au cours de cette maîtrise. Ma chère Fanny, la liste des remerciements est déjà beaucoup plus longue que ce que je m'attendais et il faudrait la rallonger du double pour pouvoir exprimer toute la gratitude et la reconnaissance que je te dois, et l'espace manque. Je vais néanmoins mentionner que ta rencontre est la plus belle chose qui me soit arrivée de toute cette aventure et j'espère bien qu'elle se poursuive. J'ai vécu et partagé beaucoup de beaux moments avec toi et je t'en remercie infiniment. Pour le reste je ne peux que te promettre de t'accompagner et t'encourager de mon mieux, à mon tour, dans cette longue et cruelle étape de l'écriture!

Avant-propos

Ce mémoire de maîtrise s'inscrit dans une démarche d'acquisition de connaissances dans le domaine très vaste de l'entomologie forestière en milieu boréal et de l'impact de l'humain sur les milieux qu'il exploite. La forêt boréale, que nous la considérons au niveau local – au Québec – ou à une échelle plus grande – au niveau mondial – est l'une des ressources les plus importantes et les plus complexes à comprendre et à gérer de façon responsable et durable.

Nous accordons de plus en plus d'importance aux conséquences engendrées par l'homme dans les milieux naturels. Bien que les besoins des sociétés contemporaines s'avèrent être en perpétuelle augmentation, il devient essentiel de diminuer l'impact anthropique sur les écosystèmes. De ce fait, et en collaboration avec l'industrie forestière – l'une des principales au Québec – des méthodes sylvicoles moins dommageables pour l'environnement forestier ont été développées dans la perspective de la mise en œuvre de l'aménagement écosystémique. Ce concept sera au centre des objectifs du nouveau régime forestier que s'est doté le Québec avec l'entrée en vigueur en 2013 de la loi sur l'aménagement durable du territoire forestier. Elle s'inscrit dans une nouvelle vision de l'aménagement où la mise en valeur du patrimoine forestier doit être privilégiée tout en assurant une gestion durable des ressources naturelles. La coupe partielle est l'une des méthodes possibles dans cet aménagement et fait l'objet de ce mémoire. Les méthodes alternatives en sylviculture sont en développement mais demeurent néanmoins très marginales. À titre d'exemple, les coupes totales (i.e. coupes à blanc, coupes avec protection de la régénération et des sols) sont encore appliquées sur plus de 93% du territoire forestier canadien.

Afin d'établir une meilleure base de connaissances scientifiques pour la gestion écosystémique du territoire et de ses ressources naturelles, il est essentiel d'examiner l'impact de ces coupes sylvicoles alternatives. Il sera donc question dans les chapitres deux et trois du mémoire des effets à court terme (l'année suivant la coupe) de différentes intensités de coupes partielles sur l'activité d'insectes xylophages et phloeophages, lesquels participent à divers processus écologiques fondamentaux à l'intérieur des écosystèmes forestiers. En effet, ceux-ci sont à la base des mécanismes de décomposition de la matière organique et du retrait des arbres malades ou en perte de vigueur dans les milieux forestiers.

Ce mémoire comprend quatre chapitres. Le premier chapitre présente une introduction générale et une revue de littérature des principaux thèmes abordés. Il présente les coupes partielles dans le contexte de la forêt boréale circumpolaire et les justifie relativement aux mécanismes de succession et aux régimes de perturbations de ce vaste écosystème, mais aussi face aux risques, notamment économiques, associés aux insectes phloeophages et xylophages. De plus, cette introduction définit la problématique générale du projet de maîtrise, les différents objectifs ainsi que les hypothèses de recherche. Par la suite, les chapitres deux et trois, présentés sous forme d'articles scientifiques, décrivent les travaux réalisés, analysent les résultats et discutent des impacts des coupes partielles sur l'abondance et la diversité des insectes phloeophages et xylophages. Finalement, le quatrième chapitre présente une conclusion générale, une synthèse de ce qui se dégage de l'ensemble des résultats, ainsi que de leur utilisation possible dans le contexte actuel.

Ce projet de maîtrise est chapeauté par le consortium de recherche sur les insectes forestiers, issu d'une concertation entre le milieu universitaire, l'industrie forestière et les gouvernements fédéral et provincial. L'objectif premier de ce consortium est de « répondre de manière plus efficace aux questions de base sur la lutte intégrée contre les ravageurs entomologiques forestiers afin d'augmenter la disponibilité en fibres et de réduire les coûts d'approvisionnement de l'industrie forestière » (site web iFor : consortiumifor.ulaval.ca). Cette maîtrise s'inscrit dans l'axe 3 du programme du consortium, visant à développer des outils de lutte préventive contre les insectes ravageurs et dans un projet qui vise à évaluer l'impact des coupes partielles sur la résistance aux ravageurs entomologiques et sur la diversité biologique de l'entomofaune.

Chapitre 1 : Introduction générale

1.1. Revue de littérature

Exploitation forestière par le biais d'un développement durable : cela peut signifier beaucoup de choses, et très peu à la fois. Ce terme « développement durable » renvoie à plusieurs idées occupant une place de plus en plus importante dans nos sociétés et qui sont *a priori* des concepts fondamentaux, de base pour une gestion ultimement adéquate des ressources naturelles en cause, mais qui peuvent trop facilement devenir nébuleux dans l'imaginaire collectif. Réduction de l'empreinte écologique de l'homme, conservation des écosystèmes, maintien de la biodiversité et des processus écologiques, constituent autant de concepts appropriés à la gestion forestière et qui sont abordés à l'intérieur de la scène locale et internationale (Esseen *et al.* 1997; Coulombe *et al.* 2004; Warkentin & Bradshaw 2011).

Un écosystème est une structure complexe qui fonctionne grâce aux multiples interactions de ses différentes composantes. De ce fait, la gestion *écosystémique* du milieu forestier, comme tout autre habitat naturel, implique une compréhension approfondie de tous les niveaux qui le composent et c'est pourquoi une approche holistique est primordiale. La Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise (Coulombe *et al.* 2004), mise en place il y a quelques années, fait justement référence à cette notion. Cette commission recommandait, entre autres, un régime forestier où les forêts seraient gérées comme un tout et suggérait la mise en place de stratégies sylvicoles basées sur une gestion *écosystémique* du milieu. Selon celle-ci, le terme *écosystémique* devrait représenter :

« Un concept d'aménagement forestier ayant comme objectif de satisfaire un ensemble de valeurs et de besoins humains en s'appuyant sur les processus et les fonctions de l'écosystème et en maintenant son intégrité ».

La forêt boréale, un milieu complexe et vulnérable

La forêt boréale circumpolaire est l'un des rares écosystèmes terrestres qui maintient un niveau relativement élevé de milieux non perturbés par l'homme (Potapov *et al.* 2008b). En superficie, elle représente le tiers des forêts mondiales (Bradshaw *et al.* 2009) et près de 50% des forêts mondiales non perturbées (Potapov *et al.* 2008b). Certains considèrent même cet

habitat comme étant le deuxième poumon de la Terre, le premier étant, pour le moment, la forêt Amazonienne (Warkentin & Bradshaw 2011). Bien que relativement peu dégradée à ce jour, cette zone n'est pas à l'abri des problèmes majeurs qui fragilisent les différents écosystèmes planétaires, comme par exemple la fragmentation des habitats, la perte de biodiversité, la dégradation des milieux naturels (Esseen *et al.* 1997; Potapov *et al.* 2008b). De plus, cet écosystème va non seulement être l'un des premiers à ressentir les effets du réchauffement climatique, mais il sera aussi parmi ceux qui en seront le plus affecté (Flannigan *et al.* 1998).

Le milieu boréal est dans son ensemble bien différent des milieux tempérés et tropicaux. Nous savons par exemple que cet environnement a une biodiversité moins élevée que d'autres environnements méridionaux (Martikainen *et al.* 2000; UN 2000; FAO 2006), mais il n'en demeure pas moins un système d'une grande complexité (Soja *et al.* 2007) et qui, par sa vaste superficie au niveau du globe, présente de grandes variations internes (Brassard & Chen 2006). L'étude de cette forêt a toutefois été longtemps délaissée au profit de celle de milieux tropicaux reconnus pour être riches en biodiversité de toute sorte et sensibles aux perturbations (Warkentin & Bradshaw 2011). Or, la forêt boréale nous semble de plus en plus vulnérable aux changements qui s'amorcent (Brassard & Chen 2006) et son importance pour la régulation de plusieurs mécanismes naturels, dont la séquestration de carbone (Matthews *et al.* 2000; Luysaert *et al.* 2008), semble précaire à long terme (pouvant se transformer de puits à carbone à source net de CO₂) (Mäkipää *et al.* 1999). Ce constat doit être pris en compte dans les futures projets de développement concernant les régions boréales et une attention particulière à leur conservation doit être mis de l'avant par les instances et industries concernées dont l'intérêt pour les richesses de ces forêts est grandissant (Potapov *et al.* 2008b). Uniquement au Canada, près de 90% des forêts productives du pays sont d'origine boréale (Brassard & Chen 2006). Par conséquent, nous nous devons d'être en mesure de comprendre et prédire notre impact sur ce vaste habitat naturel, encore trop méconnu de l'homme.

Régime de succession en forêt boréale

La préservation de l'intégrité biologique d'un écosystème n'est possible que par le maintien de

ses rôles et fonctions écologiques et devrait être le but ultime de l'aménagement forestier (Soja *et al.* 2007; Warkentin & Bradshaw 2011). Ainsi, une industrie forestière contemporaine devrait s'inspirer des mécanismes naturels régissant la dynamique de succession dans l'écosystème à l'étude (Hunter Jr 1993; Attiwill 1994; Kellomäki 2000; Bergeron *et al.* 2002; D'Aoust *et al.* 2004; Langor *et al.* 2008). Ces mécanismes sont supposés préserver le système d'interactions complexe qui, au sein du milieu, soutient la biodiversité (Soja *et al.* 2007). Ce régime de succession varie selon le type d'habitat et joue un rôle important dans la présence et la répartition des espèces végétales et animales.

En forêt boréale, la dynamique successioneuse dépend souvent d'évènements de perturbation à grande échelle, comme par exemple les feux (Heinselman 1973; Payette 1992; Ås 1993; Bergeron *et al.* 2001; Stocks *et al.* 2002; Bond-Lamberty *et al.* 2007). Ces feux, lorsqu'ils atteignent une assez grande intensité, peuvent amener un peuplement à se régénérer complètement du fait de l'apparition d'une nouvelle cohorte d'espèces d'arbres pionnières. Sur des sites mésiques au sud de la forêt boréale (De Grandpré *et al.* 2000), ces arbres pionniers sont souvent représentés par des essences de feuillus intolérants à l'ombre, comme le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) et le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marshall), qui peuvent dominer le stade initial de recolonisation. Ces essences laissent assez rapidement place dans la composition forestière à des espèces de conifères tolérantes à l'ombre, comme le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss.) (Brassard & Chen 2006). Cette succession résulte de la sénescence des essences pionnières et des chablis, ce qui crée des ouvertures permettant aux espèces de conifères sous la canopée de les remplacer graduellement à l'intérieur des peuplements (De Grandpré *et al.* 2000). Plus le cycle de feu sera long au sein d'un peuplement, plus des espèces de transition ou des espèces de fin de succession comme le sapin baumier domineront le paysage.

À l'intérieur de la zone de forêt boréale nord-américaine, les perturbations créées par les feux ne représentent pas le régime de succession de l'ensemble de ce territoire, puisque plusieurs facteurs d'ordres spatial et temporel entrent aussi en jeu dans cette dynamique (Bergeron *et al.* 2001; Bouchard & Pothier 2008). Ainsi, des régions plus méridionales de la forêt boréale, comme la sapinière à bouleau blanc de l'Est, sont régies par d'autres types de perturbations telles que les épidémies d'insectes défoliateurs ou les chablis (Leblanc 2000). Ce

sont des perturbations qui, la plupart du temps, ne remplacent pas un peuplement entier comme le ferait un feu de grande envergure ; elles en altèrent néanmoins la structure par la création de trouées plus ou moins grandes dans la canopée, celles-ci étant favorables à l'établissement de nouveaux arbres en mesure de croître sur ces sites libérés (Brassard & Chen 2006). Ces perturbations jouent un rôle important dans la diversification des espèces présentes et l'hétérogénéité des classes d'âges représentées (Antos & Parish 2002).

Les épidémies d'insectes et surtout celles de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clemens) sont considérées, avec les feux, comme un des événements de perturbation les plus importants en milieu boréal de l'Est du Canada (D'Aoust *et al.* 2004). Par exemple, suite à une explosion démographique de *C. fumiferana*, la majorité des arbres matures de sapin baumier peuvent être décimés, ce qui explique que cette espèce résineuse soit considérée comme hautement à risque (Blais 1983). De ce fait, les épidémies de tordeuses des bourgeons de l'épinette peuvent induire une succession amenant des peuplements à se régénérer complètement (surtout ceux à forte dominance en sapins baumiers), au même titre qu'un feu de grande intensité (Bouchard *et al.* 2005). De façon générale, l'impact d'une épidémie varie selon plusieurs facteurs : il s'accroît avec le diamètre des arbres, l'âge du peuplement et le pourcentage de sapins baumiers présents dans le peuplement (Bergeron *et al.* 1995). Ces épidémies ouvrent substantiellement la canopée (de 32 à 45%) dans des peuplements mixtes ou majoritairement formés de conifères (D'Aoust *et al.* 2004). Ces trouées permettent à des arbres qui étaient auparavant abrités par la voûte forestière (principalement des sapins baumiers) d'être libérés (Brassard & Chen 2006). Pour les peuplements mixtes, ces épidémies vont plutôt contribuer à former au niveau du paysage, une mosaïque hétérogène d'arbres d'espèces et d'âges variables (D'Aoust *et al.* 2004; Bouchard *et al.* 2005).

Les chablis contribuent eux aussi, bien qu'à moindre échelle, à l'hétérogénéité de la structure des peuplements des forêts boréales. Ils sont engendrés par de forts vents qui peuvent provoquer beaucoup de dommages à l'intérieur d'un peuplement, en faisant fléchir, déracinant ou cassant le tronc d'arbres plus vulnérables (Webb 1988). Les arbres provenant de la première cohorte (i.e. les plus vieux) et ceux qui dominent la canopée d'un peuplement sont généralement les plus susceptibles aux chablis (Brassard & Chen 2006). Les sapins et les épinettes sont par exemple plus vulnérables aux vents violents en comparaison d'autres

essences comme les peupliers (Baker *et al.* 2002). Leur plus grande susceptibilité peut s'expliquer, entre autres, par un réseau racinaire superficiel qui leur confère une plus grande tendance au déracinement (Webb 1988) et une structure aérienne assez dense qui présente une forte résistance à l'air (Baker *et al.* 2002).

Il est important de discerner et comprendre ces événements de perturbation afin de mieux intégrer leurs effets à toute stratégie d'aménagement forestier durable. La pratique des coupes totales a par exemple été justifiée par l'existence de perturbations à grande échelle (McRae *et al.* 2001) comme les feux de forte intensité qui amènent tout un peuplement à se renouveler. Toutefois, cette méthode sylvicole est aussi critiquée, car jugée peu conforme aux processus naturels, notamment en ce qui a trait à la faible quantité de débris ligneux en décomposition laissée après coupe, mais aussi au niveau de la succession végétale qui diffère de celle obtenue suite à un événement de perturbation naturel (McRae *et al.* 2001; Brassard & Chen 2006). De ce fait, nous ne pouvons uniquement nous inspirer de perturbations à grande échelle, tels les feux, puisqu'elles ne caractérisent pas l'ensemble des mécanismes agissant en milieu boréal (Bergeron *et al.* 1995; Antos & Parish 2002; Brassard & Chen 2006).

La sapinière à bouleau blanc comme zone d'étude

C'est au sein de la sapinière à bouleau blanc, située près de la limite méridionale de la zone boréale que la présente étude s'est déroulée, plus précisément à la Forêt Montmorency (47°19' N, 71°09' O), une zone expérimentale de 6 665 hectares appartenant à l'Université Laval et utilisée à des fins de recherche en foresterie. Elle se situe approximativement à 70 km au nord de la ville de Québec (Québec, Canada) et appartient au domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc inclus dans la sous-zone de la forêt boréale continue (Doucet *et al.* 2009; Saucier *et al.* 2011). Une sous-zone est délimitée par la cohorte d'espèces d'arbres de fin de succession qui la composent et est représentée, dans la sous-zone de la forêt boréale continue, par des peuplements assez denses où les espèces résineuses côtoient des espèces de feuillus intolérantes à l'ombre (Ministère des Ressources naturelles et Faune du Québec 2011). Le territoire à l'étude possède un relief assez accidenté d'une altitude moyenne de 750 m, avec plusieurs pics montagneux pouvant atteindre 1000 m d'altitude (Bélanger 2001) (Fig. 1.1). Le climat perhumide de cette région est très particulier (Clayden *et al.* 2011) et est l'un des plus

humides de tout l'Est du Canada. Les précipitations annuelles moyennes sont de 1588 mm, dont 40% tombent sous forme de neige, et la température annuelle moyenne y est de 0,3°C (Environnement Canada 2000).



Fig. 1.1 : Relief irrégulier du paysage à la Forêt Montmorency.

La forêt d'origine qui composait la Forêt Montmorency était constituée de peuplements hétérogènes à l'échelle du paysage et se présentait comme une mosaïque complexe de peuplements vierges d'âges et de tailles variables (Leblanc 2000). Cette fine mosaïque découle du fait que les cycles de feux sur ce territoire sont plus longs que la moyenne en zone boréale (Heinselman 1973; Bergeron & Dubuc 1989), comme c'est le cas par exemple dans les pessières à mousses plus au nord (composées principalement d'épinettes noires (*Picea mariana* (Mill.) BSP) où le feu constitue l'évènement de perturbation le plus important (Heinselman 1973; Payette *et al.* 1989; Dansereau & Bergeron 1993; Achard *et al.* 2008). En effet, le climat plus humide présent à la Forêt Montmorency ne favorise pas un régime de perturbations régi par les feux et ramène l'effet de ces perturbations naturelles à un niveau sous dominant (Leblanc 2000). Par conséquent, et bien que dans une dynamique dominée par l'action des feux, la composition initiale des peuplements présente généralement une structure de classe d'âges uniforme, cette composition se transforme si le feu ne réapparaît pas avant l'atteinte de la maturité de ces peuplements (Bergeron *et al.* 2001). De ce fait, suivant la succession végétale, l'apparition d'espèces tolérantes à l'ombre comme le sapin baumier ou l'épinette blanche (Carleton & Maycock 1978; Bergeron & Dubuc 1989), combinée aux effets de perturbations sous-dominantes et donc à petite échelle au niveau du paysage (e.g., épidémies et chablis qui n'affectaient que 20% du territoire à la Forêt Montmorency), ont permis de créer cette structure arborescente hétérogènes (De Grandpré *et al.* 2000; Leblanc 2000). De façon plus précise, ces perturbations sous-dominantes sont facilitées car le sapin baumier est une espèce des plus affectées par les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Bergeron *et al.* 1995; Bouchard & Pothier 2008) en plus d'être à haut risque face aux chablis (Ruel 2000). Cette situation permet ainsi d'expliquer l'influence des perturbations naturelles sur la dynamique de succession de la sapinière à bouleau blanc que l'on retrouve à la Forêt Montmorency (Blais 1983; Bouchard & Pothier 2008).

Comme pour d'autres écosystèmes forestiers telles les pessières à mousses de l'Est du Québec (Boucher *et al.* 2003), la majorité des peuplements d'origine de la Forêt Montmorency présentent une grande variabilité de dimensions et de classes d'âges. À la Forêt Montmorency, cette hétérogénéité provient principalement des épidémies de *C. fumiferana*. Cependant, cette structure inéquienne n'est pas représentée par la plupart des méthodes sylvicoles utilisées actuellement (i.e., coupes totales), la plupart d'entre elles favorisant une régénération de

peuplements équiens (Harvey *et al.* 2002). Alors qu'il a été montré que la sapinière à bouleau blanc de la Forêt Montmorency se classait entre une forêt équienne et inéquienne (Leblanc 2000), une approche favorisant l'hétérogénéité de structures arborescentes, comme la coupe partielle serait préférable. Par conséquent, dans une démarche pour l'instauration d'un aménagement du territoire qui se rapproche du cycle de perturbations naturelles, le maintien de la mosaïque forestière pré-commerciale pourrait se faire partiellement par l'utilisation de ce type de coupes.

La coupe partielle comme méthode sylvicole alternative

Une nécessité de changement se dessine quant à la gestion de la forêt afin d'atténuer notre impact sur les ressources naturelles. Ceci s'effectue tout d'abord en développant des techniques de coupes plus durables, et donc moins dommageables pour la biodiversité et l'intégrité des écosystèmes (Coulombe *et al.* 2004). En ce sens, les coupes partielles ont été de plus en plus envisagées comme stratégie alternative (Kessler *et al.* 1992; Franklin *et al.* 1997) s'inspirant de perturbations naturelles en forêt boréale (D'Aoust *et al.* 2004). Cette technique consiste au prélèvement de 40% ou moins du volume marchand d'un peuplement (Fig. 1.2), et bien que pouvant altérer la qualité des habitats de certaines espèces, elle les modifie de façon à induire des changements plus subtils sur la faune que les coupes totales (ou coupes à blanc) (Doucet *et al.* 2009).

L'objectif premier d'une coupe partielle est de réduire la compétition entre les arbres résiduels d'un peuplement et de favoriser leur croissance par une meilleure absorption en eau et en nutriments du sol (Huhta *et al.* 1967; McGregor *et al.* 1987; Smith *et al.* 1996). Cette disponibilité accrue de l'eau pour les racines est à l'origine d'une plus faible surface d'évapotranspiration au niveau du peuplement, combinée à une plus grande quantité d'eau de pluie atteignant le sol (Donner & Running 1986). La coupe partielle s'inspire du processus de « *self-thinning* », où certains arbres moins efficaces dans le retrait des éléments essentiels à leur croissance périssent au bénéfice d'autres, et ceci s'effectue de façon naturelle tout au long de la maturation d'un peuplement (Brassard & Chen 2006). Ce mécanisme engendre au fil du temps un assemblage hétérogène de la canopée et transforme la structure forestière en peuplement inéquien (Brassard & Chen 2006).



Fig. 1.2 : Personnes effectuant des relevés pour un projet sur l'influence de la coupe partielle sur différents parasitoïdes. Vue d'un chemin de débardage dans une coupe partielle où tous les arbres sont abattus pour le déplacement des machines forestières. Une certaine quantité d'arbres est prélevée de chaque côté de ces chemins jusqu'à l'atteinte du pourcentage de coupe voulu (voir Chapitre 2, Fig. 2.2).

La structure d'un peuplement considère la disposition des arbres vivants et des débris ligneux ainsi que leurs interactions, permettant ainsi de maintenir la dynamique fonctionnelle d'une forêt (Brassard & Chen 2006). Dans l'optique de réduire notre empreinte écologique, tout en maintenant une exploitation forestière, les coupes partielles représentent un bon compromis car elles permettent de préserver une certaine structure forestière (e.g., couvert forestier), des habitats favorables pour la faune et un paysage forestier d'une certaine valeur pour la société et l'économie (par le biais d'activités récréotouristiques) (Alexander 1975; Smith *et al.* 1996; Harvey *et al.* 2002). De plus, cette approche favoriserait un apport continu en graines et de meilleures conditions de germination pour le sapin baumier (Calogeropoulos *et al.* 2004) ce qui, à l'inverse des coupes totales, maintiendrait plusieurs essences résineuses dans les peuplements coupés (Prévost & Pothier 2003). Le processus de succession végétale serait donc favorisé si les essences de sous-bois conservent leur capacité à se reproduire et à persister dans un environnement changeant (Brassard & Chen 2006). C'est une stratégie

sylvicole avec laquelle les sphères environnementale, sociale et économique atteignent un équilibre dans le cadre d'une gestion plus écosystémique de la ressource forestière.

Effets de la coupe partielle sur le milieu

La coupe partielle n'est pas sans conséquence sur l'habitat puisqu'elle peut altérer la structure physique de l'écosystème (Chen *et al.* 1999) et induire des changements au niveau du microclimat (Huhta *et al.* 1967; Barg & Edmonds 1999; Chen *et al.* 1999). Plusieurs variables de ce microclimat, telles que la température de l'air et la radiation solaire, sont très sensibles aux changements de l'ouverture de la canopée (Chen & Franklin 1997; Chen *et al.* 1999). Certains auteurs ont d'ailleurs démontré que la coupe partielle induisait une augmentation de l'exposition aux rayons solaires et de l'intensité lumineuse (et par conséquent de la température) (Barg & Edmonds 1999; Chen *et al.* 1999). Elle induirait aussi une augmentation de la variabilité et de la vitesse des vents (Amman *et al.* 1988; Chen *et al.* 1999) ainsi qu'une diminution de l'humidité (Amman *et al.* 1988). De plus, il semblerait qu'il existe une plus grande variabilité de ces facteurs au niveau spatial et temporel, principalement causée par le fait qu'une diminution de la canopée réduit sa capacité à agir comme zone tampon avec le milieu extérieur (Huhta *et al.* 1967; Chen *et al.* 1999). En conséquence, la végétation sous un couvert végétal plus dense et non perturbé est moins sujette aux extrêmes de température. Il est donc nécessaire d'inclure la variabilité du microclimat dans un projet de recherche puisqu'elle permettrait d'expliquer en partie la dynamique structurelle ou compositionnelle d'un écosystème (Chen *et al.* 1999). Ceci s'applique tout particulièrement lorsque l'on s'intéresse aux changements d'un habitat et aux conséquences engendrées sur une communauté d'insectes sensibles à ce type de modifications (Langor *et al.* 2008).

La quantité de bois mort doit aussi être considérée suite à une coupe partielle, puisque cette composante de la structure forestière est essentielle pour de nombreux insectes et autres organismes. Différents effets sur le bois mort seront observés en fonction du type et de l'intensité de la coupe partielle. Cependant, Brassard & Chen (2006) résument qu'une coupe partielle ou sélective aura tendance à diminuer le volume global de débris ligneux par la diminution de rondins et de chicots de grandes tailles. Ce type de coupes aura aussi comme effet d'augmenter le taux de décomposition, ce qui résulte aussi en une diminution du volume

global de débris ligneux dans le milieu.

Au niveau des réponses physiologiques de l'arbre, des changements ont aussi été montrés dans la composition du feuillage, soient une augmentation de la quantité de sucres solubles et une diminution des monoterpènes après coupe (Bauce 1996). Ces modifications peuvent être attribuées à la hausse de température du sol ou à la réduction du stress hydrique des racines (Bauce 1996). On remarque aussi des concentrations en azote plus élevées dans la composition du feuillage si des débris de bois ont été laissés au sol après coupe (Carlyle 1995; Thibodeau *et al.* 2000). Tous ces changements peuvent créer un état de stress temporaire pour les arbres résiduels d'une forêt traitée. Il a en effet été montré qu'un peuplement, suite à une coupe partielle, pouvait subir une baisse de croissance suivant la première et la deuxième année (Harrington & Reukema 1983; Bauce 1996), phénomène souvent dénommé « *thinning shock* » ou choc après coupe (Staebler 1956). Cette réponse négative est probablement causée par une très forte augmentation de l'exposition des arbres aux rayons lumineux : les feuilles acclimatées à l'ombre dépérissent plus vite du fait de cette surexposition, ce qui provoque une réduction de la capacité photosynthétique de l'arbre (Donner & Running 1986). Bien que cette diminution de la vigueur des arbres résiduels puisse soulever des craintes quant à l'augmentation de leur vulnérabilité face à des attaques d'insectes, dont les insectes xylophages (McGregor *et al.* 1987), il a été montré que cet effet reste souvent négligeable. Il peut même y avoir une plus grande résistance à ces attaques grâce à l'augmentation de la vigueur de l'arbre (Cole *et al.* 1983; McGregor *et al.* 1987; Smith *et al.* 1996). Cette résistance accrue se manifeste, entre autres, par la production de substances chimiques aidant à la protection de la plante contre plusieurs herbivores ou par la capacité des espèces feuillues de produire une seconde feuillaison pour recouvrir des dommages d'une défoliation (Smith *et al.* 1996). De plus, les effets négatifs de la période de stress suite au traitement semblent être éphémères, car la croissance globale des arbres tend à augmenter dans les années qui suivent (McGregor *et al.* 1987; Amman *et al.* 1988).

Par ailleurs, l'utilisation des coupes partielles a été recommandée pour réduire la susceptibilité des peuplements à l'attaque d'insectes nuisibles (Cole *et al.* 1983; McGregor *et al.* 1987; Bauce 1996). Par exemple, il a été montré pour le pin tordu (*Pinus contorta* Douglas) que les infestations, et donc les pertes en bois, par le dendroctone du pin, *Dendroctonus ponderosae* Hopkins (Coleoptera : Scolytinae), ont été significativement réduites suite à la

réalisation de coupes partielles (Cole *et al.* 1983; McGregor *et al.* 1987). Ainsi, bien que ce type de traitement ne soit pas sans effet sur l'environnement (Chen *et al.* 1999), il offre tout de même un compromis qui peut permettre de réduire la susceptibilité de peuplements aux infestations et qui est compatible avec le développement d'autres secteurs, comme par exemple le tourisme (McGregor *et al.* 1987).

Les insectes xylophages et phloeophages

Les insectes xylophages et phloeophages sont des organismes se nourrissant à l'intérieur des arbres – grâce à leur capacité de digérer et d'assimiler de la matière ligneuse (constituant le xylème) dans le premier cas et des produits circulant dans le phloème dans le second – le plus souvent pendant leur développement larvaire (Graham 1925). Ces insectes jouent un rôle écologique majeur : ils sont parmi les premiers organismes à intervenir dans le processus de recyclage de la matière organique, et participent donc au recyclage d'éléments nutritifs dans l'écosystème et à l'élimination de plantes malades ou moins vigoureuses (Speight 1989; Smith *et al.* 2009). Ils fragmentent grossièrement la matière ligneuse en y pénétrant, et permettent de créer un accès qui sera utilisé par la suite par d'autres insectes, mais aussi par certains champignons et autres micro-organismes. Ils amorcent ainsi le processus de décomposition (Siitonen 2001), lequel se poursuit pendant plusieurs années, voire plusieurs décennies (Luyssaert *et al.* 2008). Les organismes xylophages et phloeophages sont donc des insectes saproxyliques, c'est-à-dire qu'ils dépendent, pendant au moins une partie de leur cycle de vie, de bois moribond ou mort, debout ou au sol (Speight 1989; Spence 2001).

Les deux groupes d'insectes à l'étude dans ce projet de recherche appartiennent à la famille Cerambycidae et à la sous-famille Scolytinae (Curculionidae), toutes deux de l'ordre Coleoptera (Crowson 1981; Nielsen 1981). Ces coléoptères, au stade adulte, doivent à l'aide de stimuli attractifs (visuels, chimiques, olfactifs) (Person 1931) ou de façon aléatoire (Wood 1982), trouver des hôtes appropriés à leur progéniture. Suite à l'éclosion des œufs, les larves, qui se retrouvent dans les premières couches de l'écorce ou sous l'écorce de l'arbre, se nourrissent et se développent à partir des ressources présentes dans les tissus ligneux et des éléments nutritifs circulant dans les vaisseaux (Wood 1982; Trapp & Croteau 2001; Allison *et al.* 2004). Cette période de développement est très variable selon les espèces et peut prendre

de quelques semaines à plusieurs années. La pupaison s'effectue ensuite à l'intérieur de l'arbre ou dans le sol pour certains Cerambycidae (Yanega 1996; Allison *et al.* 2004). Les individus adultes vont par la suite se disperser pour s'alimenter et se reproduire. Les habitudes alimentaires au stade adulte diffèrent selon les groupes ou familles concernés. Les Scolytinae adultes se nourrissent à l'intérieur même des hôtes qu'ils coloniseront en creusant des galeries (Trapp & Croteau 2001), tandis que les Cerambycidae peuvent se nourrir sur une grande variété de matière végétale (e.g., fleurs, feuilles, écorces) (Linsley 1959).

De par une relation spécifique avec leur milieu de développement larvaire, plusieurs des insectes qui perforent l'écorce et le bois – dont les Cerambycidae, Scolytinae et Buprestidae (Coleoptera) – exploitent un nombre très limité de genres ou d'espèces d'arbres (Langor *et al.* 2008) et souvent même un état spécifique de la matière ligneuse (i.e., bois sain, stressé, moribond, mort, en état de décomposition) (Hanks 1999; Siitonen 2001; Bouget 2005). La composition des assemblages d'insectes xylophages, phloeophages ou saprophages varie ainsi en fonction des espèces d'arbres présents et de l'état des peuplements. Plusieurs études ont tenté d'associer certaines espèces, dites spécialistes, à des types forestiers particuliers, comme des forêts matures, surannées, ou perturbées (e.g., Martikainen *et al.* 2000). Toutefois nos connaissances sur les conditions spécifiques que doivent présenter les substrats ligneux pour l'établissement des larves des différents groupes d'insectes concernés demeurent relativement limitées (Nielsen 1981; Hanks 1999), surtout pour les communautés présentes en forêt boréale d'Amérique du Nord (Langor *et al.* 2008). Cette lacune peut s'expliquer par le fait que ces insectes se développent sous l'écorce et souvent à l'intérieur même de la matière ligneuse, ce qui rend difficile leur détection et donc la caractérisation de l'état de l'arbre au moment de leur colonisation (Nielsen 1981; Hanks 1999). Des efforts concertés devraient être mis de l'avant afin que l'on puisse interpréter de façon plus appréciable les occurrences et le rôle de ces insectes à l'intérieur d'un habitat.

Les insectes xylophages peuvent être divisés en deux principaux groupes, soit les xylophages primaires et secondaires, mais plusieurs définitions existent concernant cette distinction. De façon générale, les premiers insectes qui colonisent la matière ligneuse sont ceux qui ont la capacité de détecter le bois fraîchement mort et de percer l'écorce ou le bois ; ils sont qualifiés de xylophages primaires. Ceux qui arrivent plus tardivement sont incapables de percer le bois ou requièrent un substrat en état avancé de décomposition, et dépendent donc

de l'action du premier groupe ; ce sont les xylophages secondaires (Speight 1989; Bouget 2005). Une définition légèrement différente de ces deux groupes indique que les insectes xylophages primaires peuvent, lorsqu'assez nombreux, tuer un arbre suite à la ponte et au développement larvaire (Wood 1972; Raffa & Berryman 1980). Les xylophages secondaires sont, quant à eux, incapables de tuer directement un arbre hôte et dépendent d'autres agents pour l'affaiblir et le rendre compatible à leur développement larvaire (Martikainen *et al.* 1999; Peddle 2000). Dans ce dernier cas, la mort de l'arbre peut survenir de façon indirecte par l'introduction d'agents pathogènes qui réduisent sa vigueur (Peddle 2000).

Ce projet de recherche s'intéresse en particulier à tout insecte phloeophage ou xylophage, primaire ou secondaire selon les différentes définitions. Les dommages des insectes xylophages, et surtout ceux de ces deux groupes taxonomiques, sur la ressource forestière ne sont pas anecdotiques. Au Québec, c'est surtout au niveau du bois d'œuvre que leurs effets sont importants, puisqu'ils entraînent d'importantes imperfections et une dépréciation de la qualité du bois, le rendant alors difficilement exploitable (Linsley 1959; Lawrence & Parker 1982), et causant ainsi des pertes non négligeables. À titre indicatif, les infestations de scolytes sont l'une des premières causes de mortalité chez les conifères au niveau planétaire (Trapp & Croteau 2001).

Dispersion et colonisation de nouveaux hôtes

Les cérambycides (Cerambycidae), aussi appelé longicornes, ainsi que les scolytes (Scolytinae), ont une importance majeure dans les milieux boréaux, tant par leurs rôles écologiques que par leurs répercussions économiques (Trapp & Croteau 2001; Langor *et al.* 2008). Comme expliqué précédemment, ces taxons se nourrissent au stade larvaire au sein des tissus ligneux vivants ou récemment morts (Linsley 1959; Lawrence & Parker 1982; Speight 1989; Siitonen 1994; Wermelinger *et al.* 2007). Toutefois, au stade adulte, certaines espèces s'alimentent de pollen, de nectar de fleurs, de feuilles ou d'écorce de différentes plantes (cérambycidés), ce qui les oblige à quitter leurs lieux de colonisation pour trouver leurs ressources. Ces adultes doivent donc être très mobiles et posséder de bonnes capacités de dispersion (Crowson 1981; Speight 1989), cette dispersion dépendant des besoins nutritionnels des adultes et des larves (Hanks 1999).

Il est important de rappeler que les conditions propices à l'établissement des larves d'insectes dans les peuplements sont parfois très spécifiques. Chez la plupart des espèces de phloeophages ou xylophages, l'arbre ne constituera un bon hôte pour le développement larvaire des longicornes (Nielsen 1981) ou des scolytes (Smith *et al.* 2009) que lorsque son système de défense aura été compromis. Ces mécanismes de défense incluent chez les conifères la production de résines végétales qui sont produites et libérées localement à l'endroit d'une blessure ou d'une attaque d'insectes (Trapp & Croteau 2001). L'action de la pression vasculaire interne repousse ensuite les insectes qui sont alors enveloppés dans la résine (Nielsen 1981). Une fois expulsée et solidifiée, cette résine va créer un bouchon afin de sceller l'ouverture dans l'écorce (Trapp & Croteau 2001). La résine se compose de monoterpènes, qui sont des composés volatiles toxiques, et a pour but de dissuader l'attaque d'autres insectes. Toutefois, ces mêmes composés sont aussi utilisés par ces derniers comme signature chimique spécifique à chaque espèce d'hôtes lorsqu'affaiblis (Trapp & Croteau 2001). En effet, le pouvoir attractant de certains signaux chimiques tels les terpènes ou l'éthanol provenant de conifères blessés ou affaiblis a été de nombreuses fois démontré (Wood 1982; Chénier & Philogène 1989b; Trapp & Croteau 2001). L'éthanol, quant à lui, peut être produit par la fermentation de certains tissus d'arbres moribonds (Graham 1968; Chénier & Philogène 1989b). Un effet synergique de l'éthanol avec des monoterpènes a même été observé chez certaines espèces dont *Trypodendron lineatum* (Olivier) (Chénier & Philogène 1989b), une espèce xylophage de la sous-famille Scolytinae qui est associée au champignons *Ambrosia* et causant d'important dommages aux arbres, réduisant ainsi leur valeur et causant des pertes économiques à l'industrie forestière canadienne.

Effets de variables environnementales sur les assemblages d'insectes

De façon générale, l'activité des insectes dépend de variables liées au microclimat (Ranius & Jansson 2002), lequel détermine aussi la distribution et la diversité des espèces à l'intérieur de « *patches* » au sein de l'environnement (Forman 1995). Il a ainsi été montré que l'exposition du bois aux rayons lumineux (qui provoque une augmentation de température dans le milieu) constitue l'un des principaux facteurs qui déterminent la composition en espèces d'insectes xylophages, bien qu'elle ne semble avoir aucun effet sur leur abondance (Sverdrup-Thygeson

& Ims 2002; Vodka *et al.* 2009). L'activité des insectes est modulée par la température puisqu'ils sont ectothermes mais leurs exigences thermiques peuvent varier d'une espèce à l'autre. Certaines espèces de xylophages nécessitent par exemple des températures plus élevées pour accomplir leur développement, expliquant ainsi l'influence des rayons lumineux sur la composition en espèces de xylophages (Graham 1925; Sverdrup-Thygeson & Ims 2002; Vodka *et al.* 2009).

Parallèlement, les vents peuvent aussi avoir un effet sur la dispersion des insectes, de forts vents pouvant par exemple limiter leur mouvement (Bonsignore & Bellamy 2007). D'autre part, il est reconnu que plusieurs caractéristiques propres aux arbres morts et aux débris ligneux (e.g., espèce, volume, stade de dégradation, humidité, exposition au soleil) jouent un rôle sur les assemblages d'insectes phloeophages et xylophages (i.e., abondance relative, diversité, compositions en espèces) (Økland 1996; Hanks 1999; Siitonen 2001; Jacobs *et al.* 2007; Janssen *et al.* 2011). De façon plus précise, la disposition du bois mort et sa qualité en tant qu'habitat auraient plus d'importance que son volume (Vodka *et al.* 2009).

Finalement, il existe une différenciation verticale dans les assemblages d'insectes saproxyliques, et ce du sous-bois jusqu'à la canopée, avec néanmoins une plus grande abondance et diversité sous la canopée (Bouget *et al.* 2008; Vodka *et al.* 2009). Cette répartition spatiale pourrait s'expliquer par le fait que les espèces ont des besoins différents et que les conditions sont généralement plus stables au niveau du sous-étage (Vodka *et al.* 2009).

Effets des coupes partielles sur les assemblages d'insectes

Des efforts ont déjà été déployés afin de comprendre les effets des coupes partielles sur les communautés d'insectes (Huhta *et al.* 1967; Lindo & Visser 2004; Légaré *et al.* 2011). Il a par exemple été montré que les communautés de microarthropodes du sol, retrouvées à la suite d'une coupe partielle, ressemblent plus à celles des sites non traités qu'à celles des sites ayant subis une coupe à blanc (Abbott *et al.* 1980). Les coupes partielles semblent diminuer les abondances d'insectes (Huhta *et al.* 1967; Lindo & Visser 2004), mais par contre augmenter leur diversité (Ranius & Jansson 2002), et cela en raison d'un microclimat présentant des températures plus élevées (Ranius & Jansson 2000). Ranius and Jansson (2002) ont également observé que la richesse spécifique est corrélée positivement avec une plus grande ouverture de

la canopée, ce qui concorde avec l'attrait des insectes xylophages pour les rayons solaires (et donc de plus hautes températures).

D'autres groupes d'animaux ont aussi fait l'objet d'études en lien avec les coupes partielles, notamment les communautés d'oiseaux chanteurs (Norton & Hannon 1997). Les coupes partielles ont réduit la richesse et l'abondance des oiseaux considérés, mais cela de façon moins importante que les coupes à blanc. Par ailleurs, alors que des diminutions d'abondance de salamandres ont été notées aussi bien suite à des coupes partielles qu'à des coupes à blanc (Grialou *et al.* 2000), pour certaines espèces de petits mammifères, les tendances s'inversent et des abondances plus élevées ont cette fois été détectées après coupe partielle (Fuller *et al.* 2004). Finalement, les débris ligneux laissés au sol à la suite de coupes partielles pourraient fournir une source alimentaire hivernale supplémentaire pour certaines populations de cerfs de Virginie (St-Louis *et al.* 2000).

Choix des taxons à l'étude

L'utilisation de deux groupes taxonomiques (Cerambycidae, Scolytinae) pour ce projet de recherche effectué l'année suivant la coupe repose sur plusieurs arguments. De par leur considérable rôle écologique et économique, les scolytes et les longicornes constituent des indicateurs très pertinents dans l'évaluation de pratiques sylvicoles où l'aménagement écosystémique est préconisée (Linsley 1959; Lawrence & Parker 1982; Langor *et al.* 2008). Comme mentionné précédemment, ces insectes xylophages et phloeophages jouent un rôle essentiel dans les processus écologiques fondamentaux (Spence 2001; Smith *et al.* 2009), en étant de ceux qui initient (surtout les scolytes) la phase de colonisation d'arbres affaiblis ou récemment morts (Hammond *et al.* 2001; Siitonen 2001). De ce fait, plusieurs espèces relevant de ce type de ressource se succèdent pendant les premières années du cycle de dégradation de la matière ligneuse. Ainsi, ce sont principalement pendant les deux premières années que nous retrouvons les scolytes et longicornes, tout en identifiant des communautés différentes d'insectes entre ces deux années. L'abondance des deux taxons tend à diminuer dès la fin de la deuxième année pour laisser place à d'autres groupes saprophages (Langor *et al.* 2008).

Par ailleurs, une connaissance actuelle plutôt sommaire de plusieurs familles d'insectes de la forêt boréale canadienne limite l'étendue d'une étude approfondie, surtout lorsqu'il est

question d'identifier les spécimens à l'espèce. Cependant, l'ordre Coleoptera est l'un des mieux décrit à ce jour, en particulier la famille des Cerambycidae et la sous-famille des Scolytinae (Langor *et al.* 2008). En plus de leurs caractéristiques de colonisation et de l'état actuel des connaissances, ces deux groupes taxonomiques sont sensibles aux perturbations d'habitats et détectent rapidement leurs hôtes potentiels (Raffa & Berryman 1980; Martikainen *et al.* 2000; Similä *et al.* 2002); il semblerait donc qu'ils constituent d'excellents modèles pour l'étude d'impact des coupes partielles l'année suivant le traitement.

Les principales méthodes d'échantillonnage d'insectes

Différentes méthodes de capture sont disponibles pour l'échantillonnage des insectes. Afin de choisir celles qui sont les plus appropriées à un projet, il est nécessaire de considérer le type d'assemblage d'insectes visés et ce qui doit être analysé. L'approche choisie varie donc selon le type d'habitat (e.g., milieux forestiers, ouverts, urbains), la strate préférentielle des insectes concernés (e.g., au niveau de la canopée, du sous-bois ou du sol) ainsi que leur mode de déplacement (selon qu'ils soient terrestres ou aériens). Elle sera également sélectionnée en fonction du type de données que l'on souhaite recueillir (e.g., abondances absolues ou relatives, patrons d'activité ou cycle de développement).

Bien que plusieurs pièges soient généralement considérés comme étant passifs et non-spécifiques, il est nécessaire de nuancer ce propos. Il est en effet difficile de prétendre à l'influence nulle d'un piège disposé à l'intérieur d'un habitat naturel ou même perturbé. Plusieurs caractéristiques intrinsèques aux dispositifs de capture peuvent influencer sur le nombre d'individus et la composition des spécimens récoltés, et peuvent agir sous forme de signaux visuels ou chimiques (Chénier & Philogène 1989a). Par exemple, il a été montré que la présence d'objets tels que des cylindres placés à la verticale et de couleur sombre pouvaient avoir un effet attractant pour certaines familles de coléoptères (Chénier & Philogène 1989a). Ces insectes (e.g., *Monochamus s. scutellatus* (Say) de la famille Cerambycidae) confondraient les silhouettes avec des troncs d'arbres lors de leurs vols d'approche, ce qui suggère que les signaux visuels peuvent être importants lors de la sélection d'hôtes pour la colonisation (Chénier & Philogène 1989a).

De plus, l'utilisation courante (comme dans le cadre de la présente étude)

d'éthanol comme agent létal et de conservation lors de l'échantillonnage pourrait aussi introduire un biais dans la récolte, en induisant une plus grande capture de certains insectes davantage attirés par ce produit volatil. Comme il a été mentionné précédemment, certains signaux chimiques comme les terpènes ou l'éthanol ont un pouvoir attractant pour certains xylophages, surtout les scolytes (Wood 1982; Chénier & Philogène 1989b; Trapp & Croteau 2001). Il est donc important de tempérer de façon adéquate les résultats obtenus si l'on utilise de telles substances ou si l'on utilise un piège avec un aspect visuel particulier.

Pièges à interception

Pour l'évaluation de l'abondance relative, de la composition en espèces et de la diversité des insectes forestiers se déplaçant par le vol, plusieurs études antérieures ont montré que les pièges à interception (ou pièges à impact) étaient les plus appropriés pour de nombreuses espèces de coléoptères (Økland 1996; Wikars *et al.* 2005; Alinvi *et al.* 2007; Wermelinger *et al.* 2007; Sverdrup-Thygeson & Birkemoe 2009). Ces pièges se composent principalement d'un panneau simple de plastique ou de deux panneaux emboîtés perpendiculairement (piège à impact multidirectionnel). Ce sont des pièges passifs et non-spécifiques, utiles pour la comparaison de différents habitats (Økland 1996; Wermelinger *et al.* 2007). Les insectes percutent le panneau de plastique et tombent directement dans un contenant rempli d'un liquide de conservation.

Il existe deux types de piège, soient les pièges à interception suspendus dans les airs (*suspended window traps*) (voir Chapitre 2, Fig. 2.3) et ceux directement attachés aux troncs des arbres (*trunk window traps*) (voir Chapitre 3, Fig. 3.1b). Du fait de l'attraction des insectes vers certaines espèces d'arbres, les pièges attachés au tronc présentent potentiellement un biais quant aux espèces capturées (Økland 1996; Grove 2000; Hyvarinen *et al.* 2006). Les pièges suspendus étant moins affectés par les différences à petite échelle (i.e., milieu périphérique au piège), ils seraient plus pertinents à utiliser (comparativement aux pièges attachés aux troncs) pour l'étude comparative de milieux distincts (Økland 1996; Bouget *et al.* 2008).

De façon générale, les pièges à interception permettent d'identifier les différents habitats colonisés par une espèce d'insecte tout au long de son cycle de vie (Wermelinger *et al.* 2007). Ils permettent également de recueillir des données d'abondance reflétant l'activité de ces

insectes, indiquant par exemple dans quelle(s) strate(s) les adultes sont les plus actifs. Certains cérambycidés doivent, par exemple, chercher des espèces de plantes ou d'arbres de bonnes conditions pour leur propre alimentation qui sont différentes de celles utilisées pour la ponte (Hanks 1999). De ce fait, et bien que ce type de piège soit facile d'utilisation et qu'il permette de récolter un grand nombre d'individus, un problème peut se poser quant à l'interprétation des résultats. Il est en effet difficile de déterminer dans quelles mesures, avec cette seule méthode, les données sont représentatives de l'utilisation des ressources environnantes par les insectes capturés. En d'autres termes, on ignore la proportion de ceux étant seulement en transition entre deux milieux ou qui s'y trouveraient pour des raisons de reproduction et d'alimentation. Dans la littérature des opinions divergent sur ce point. Certains auteurs critiquent les méthodes de récoltes passives du fait de la trop grande proportion d'insectes capturés n'ayant que peu d'affinité avec le milieu immédiat (Wikars *et al.* 2005; Saint-Germain *et al.* 2006), alors que d'autres, au contraire, trouvent cette méthode appropriée pour la récolte d'assemblages d'insectes en lien avec le milieu environnant aux pièges (Sverdrup-Thygeson & Birkemoe 2009).

Il existe des moyens de s'assurer de la pertinence des données recueillies par les pièges à interception et cela consiste à vérifier la concordance entre la présence d'une espèce dans les pièges et sa présence dans les troncs sous forme larvaire. Deux méthodes peuvent alors être utilisées : le recensement de trous d'émergence sur les arbres résiduels (Sverdrup-Thygeson & Birkemoe 2009) et la dissection de sections complètes d'arbres exposées sur le terrain (Wikars *et al.* 2005).

Recensement des trous d'émergence

Le recensement des trous d'émergence des insectes, sur une surface prédéfinie des arbres et à intervalles réguliers, permet de déterminer les taux d'attaques d'insectes xylophages (Nielsen 1981; Sverdrup-Thygeson & Birkemoe 2009), sans pouvoir par contre, identifier les espèces qui ont émergé. Ces trous peuvent être observés sur les arbres résiduels sous forme de trous ou de coulées de résine ou de sève, ces dernières, comme mentionné précédemment, étant des mécanismes de défense des arbres en réponse à l'invasion d'insectes xylophages (Schowalter & Filip 1993; Hanks 1999; Smith *et al.* 2009).

Dissection de sections d'arbres

Cette autre méthode consiste à exposer en milieu forestier des sections d'arbres sains préalablement sélectionnés puis coupés à une certaine longueur. Ces sections sont disposées à l'intérieur des différents traitements, et ce, pour une période prédéterminée de sorte qu'elles soient *colonisées* par les insectes qui viennent y pondre leurs œufs (voir Chapitre 3, Fig. 3.1a). À la fin de cette période de colonisation, les sections d'arbres sont collectées et ramenées en laboratoire afin de procéder à l'étape de dissection ou plus précisément d'extirpation des insectes en développement (Fig. 1.3). À ce stade, les spécimens à l'intérieur des sections troncales peuvent se retrouver sous toutes leurs formes de développement (i.e., œufs, larves, pupes, adultes). Ils se retrouvent principalement à l'intérieur de l'écorce ou à l'interface de



Fig. 1.3 : Processus de dissection (écorçage) de sections de troncs d'arbres après leur exposition en forêt (voir Chapitre 3, Fig. 3.1a).

cette dernière et du cambium. Parfois, des individus auront pénétré plus profondément, à l'intérieur de la matière ligneuse. Le but de la dissection ou plus communément appelé *écorçage* est donc de retirer l'écorce et de la disséquer afin d'en extraire tous les individus. Lorsque des insectes pénètrent le centre du tronc, nous devons le fractionner jusqu'à avoir accès aux larves ou adultes. C'est une étape somme toute cruciale et relativement délicate ; il

faut procéder de façon méthodique afin de recueillir l'ensemble des individus et de limiter leur détérioration, laquelle nuirait à leur identification. Cette méthode permet elle aussi l'estimation du taux d'attaque des xylophages, mais elle est complémentaire à la précédente puisqu'elle permet de prendre en compte les espèces dont le développement larvaire se poursuit plus d'un an à l'intérieur de l'arbre (Nielsen 1981). Toutefois, il est important de garder à l'esprit qu'elle requiert beaucoup de temps et de minutie, et que certains insectes sont difficiles à retrouver dans les sections d'arbres, entraînant une possible sous-estimation des taux d'attaque pour certaines espèces (Siitonen 1994).

1.2. Problématique et objectifs scientifiques du Mémoire

À ce jour, les coupes partielles ont fait l'objet de plusieurs études qui ont abordé des sujets tels leurs effets sur les conditions abiotiques du milieu (Chen *et al.* 1999), sur la végétation – cela tant au niveau physiologique (Donner & Running 1986; Hartmann *et al.* 2008) que physique (blessures que subissent les arbres résiduels pendant une coupe) (Han & Kellogg 2000; Jactel *et al.* 2009), et sur la faune (Fuller *et al.* 2004), mais aussi et plus particulièrement sur les insectes saprophages (Martikainen *et al.* 1999; Maeto *et al.* 2002). Cependant, peu d'efforts ont été concentrés sur les forêts du nord-est du continent américain, sur l'interaction spécifique entre les coupes partielles et les insectes xylophages immédiatement après une coupe, ni sur les réponses des insectes aux blessures infligées aux arbres.

Ainsi, ce projet de recherche a **pour objectif général de déterminer l'impact des coupes partielles sur l'activité des insectes xylophages** et ce, pendant **la première année suivant la coupe**. L'approche expérimentale préconisée se base sur la quantification de l'abondance relative, et la détermination de la diversité (richesse spécifique), ainsi que la composition en espèces des différents assemblages. Les taux d'attaque des insectes xylophages ont aussi été évalués et l'ensemble de ces données a été utilisé dans le but de les mettre en relation avec les différents niveaux de coupes partielles afin de déterminer les effets de ces traitements sylvicoles sur les insectes concernés.

Ce projet s'intéresse à l'impact immédiat des coupes partielles et se veut représentatif des interactions à court terme dans le milieu. Il sera intéressant de pouvoir éventuellement quantifier cet impact à moyen et plus long terme, afin d'observer l'évolution des interactions entre les insectes phloeophages et xylophages et les coupes partielles.

Les objectifs de recherche poursuivis tout au long de ce mémoire se présentent ainsi :

Objectif Général : Déterminer dans quelle(s) mesure(s), différentes intensités de coupes partielles influencent l'activité des insectes phloeophages et xylophages à court terme, soit l'année suivant la coupe, dans une forêt appartenant à la sapinière à bouleau blanc de l'Est du Canada.

- **Objectif 1** : Déterminer si les différents niveaux de coupes partielles affectent l'abondance relative et la diversité (richesse spécifique) en espèces des deux principaux groupes taxonomiques d'insectes à l'étude : Cerambycidae et Scolytinae.
- **Objectif 2** : Déterminer si la composition (ou les assemblages) en espèces des deux principaux groupes taxonomiques d'insectes à l'étude varie pour chacun des traitements.
- **Objectif 3** : Évaluer les taux d'attaque (ou de colonisation) des insectes phloeo- et xylophages selon le gradient d'intensité de coupe pour une saison complète d'activité.
- **Objectif 4** : Déterminer si la présence des insectes récoltés en vol dans les parcelles reflète bien leur utilisation réelle d'hôtes potentiels dans le milieu perturbé, à des fins de reproduction pour y compléter leur cycle de développement.
- **Objectif 5** : Évaluer les principaux facteurs environnementaux influençant l'abondance, la richesse spécifique et la répartition des insectes concernés à l'intérieur d'un milieu perturbé (selon les différents niveaux de coupes).

1.3. Hypothèses de travail

Sachant que les coupes partielles peuvent initialement créer un stress sur le peuplement résiduel, que plusieurs facteurs abiotiques peuvent favoriser le développement de certains insectes xylophages (comme l'augmentation en énergie lumineuse et la hausse des températures), et que les coupes partielles peuvent augmenter l'hétérogénéité du milieu et donc la diversité de micro-niches écologiques disponibles :

- **Hypothèse 1 :** Les insectes xylophages présentent une plus grande diversité et une plus grande abondance à court terme dans les sites ayant subi une coupe partielle.

Puisqu'il a été montré que les coupes partielles ont des répercussions directes sur les arbres résiduels (e.g. blessures au niveau du tronc, compaction du sol et des racines) et sur les conditions abiotiques du milieu, elles peuvent affecter la vigueur des arbres et par conséquent leurs mécanismes de défense :

- **Hypothèse 2 :** Les taux d'attaque par les insectes xylophages sont plus élevés dans les peuplements ayant subi des coupes partielles.

Puisqu'il a été démontré que l'état de la matière ligneuse de l'essence hôte a une influence sur la composition en espèces des assemblages d'insectes et que la condition de plusieurs arbres d'un peuplement présente plus de variabilité après une coupe partielle :

- **Hypothèse 3 :** La composition en espèces d'insectes est différente suite à une coupe partielle par rapport à une forêt non coupée, et les espèces retrouvées après coupe sont associées à des milieux perturbés tels des milieux ayant subi un événement de perturbation naturel de plus ou moins grande importance.

Références

- Abbott D.T., Seastedt T.R. & Crossley D.A. (1980). Abundance, distribution, and effects of clearcutting on Cryptostigmata in the southern Appalachians. *Environmental Entomology*, 9, 618-623.
- Achard F., Eva H.D., Mollicone D. & Beuchle R. (2008). The effect of climate anomalies and human ignition factor on wildfires in Russian boreal forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363, 2329-2337.
- Alexander R.R. (1975). *Partial cutting in old-growth lodgepole pine*. USDA, Forest Service, Fort Collins, CO: Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Research Paper RM-136.
- Alinvi O., Ball J.P., Danell K., Hjältén J. & Pettersson R.B. (2007). Sampling saproxylic beetle assemblages in dead wood logs: comparing window and elector traps to traditional bark sieving and a refinement. *Journal of Insect Conservation*, 11, 99-112.
- Allison J.D., Borden J.H. & Seybold S.J. (2004). A review of the chemical ecology of the Cerambycidae (Coleoptera). *Chemoecology*, 14, 123-150.
- Amman G.D., McGregor M.D., Schmitz R.F. & Oakes R.D. (1988). Susceptibility of lodgepole pine to infestation by mountain pine beetles following partial cutting of stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 18, 688-695.
- Antos J.A. & Parish R. (2002). Dynamics of an old-growth, fire-initiated, subalpine forest in southern interior British Columbia: tree size, age, and spatial structure. *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 1935-1946.
- Ås S. (1993). Are habitat islands islands? Woodliving beetles (Coleoptera) in deciduous forest fragments in boreal forest. *Ecography*, 16, 219-228.
- Attiwill P.M. (1994). The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, 63, 247-300.
- Baker W.L., Flaherty P.H., Lindemann J.D., Veblen T.T., Eisenhart K.S. & Kulakowski D.W. (2002). Effect of vegetation on the impact of a severe blowdown in the southern Rocky Mountains, USA. *Forest Ecology and Management*, 168, 63-75.
- Barg A.K. & Edmonds R.L. (1999). Influence of partial cutting on site microclimate, soil nitrogen dynamics, and microbial biomass in Douglas-fir stands in western Washington. *Canadian Journal of Forest Research*, 29, 705-713.
- Bauce É. (1996). One and two years impact of commercial thinning on spruce budworm feeding ecology and host tree foliage production and chemistry. *Forestry Chronicle*, 72, 393-398.

- Bélanger L. (2001). La forêt mosaïque comme stratégie de conservation de la biodiversité de la sapinière boréale de l'Est. *Le Naturaliste Canadien*, 125, 18-25.
- Bergeron Y. & Dubuc M. (1989). Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Plant Ecology*, 79, 51-63.
- Bergeron Y., Gauthier S., Kafka V., Lefort P. & Lesieur D. (2001). Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 384-391.
- Bergeron Y., Leduc A., Harvey B.D. & Gauthier S. (2002). Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica*, 36, 81-95.
- Bergeron Y., Leduc A., Joyal C. & Morin H. (1995). Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 25, 1375-1384.
- Blais J.R. (1983). Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 13, 539-547.
- Bond-Lamberty B., Peckham S.D., Ahl D.E. & Gower S.T. (2007). Fire as the dominant driver of central Canadian boreal forest carbon balance. *Nature*, 450, 89-92.
- Bonsignore C.P. & Bellamy C. (2007). Daily activity and flight behaviour of adults of *Capnodis tenebrionis* (Coleoptera: Buprestidae). *European Journal of Entomology*, 104, 425-431.
- Bouchard M., Kneeshaw D. & Bergeron Y. (2005). Mortality and stand renewal patterns following the last spruce budworm outbreak in mixed forests of western Quebec. *Forest Ecology and Management*, 204, 297-313.
- Bouchard M. & Pothier D. (2008). Simulations of the effects of changes in mean fire return intervals on balsam fir abundance, and implications for spruce budworm outbreaks. *Ecological Modelling*, 218, 207-218.
- Boucher D., De Grandpré L. & Gauthier S. (2003). Développement d'un outil de classification de la structure des peuplements et comparaison de deux territoires de la pessière à mousses du Québec. *The Forestry Chronicle*, 79, 318-328.
- Bouget C. (2005). Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests. Part I: Do environmental changes induce a gap effect? *Forest Ecology and Management*, 216, 1-14.
- Bouget C., Brustel H., Brin A. & Noblecourt T. (2008). Sampling saproxylic beetles with window flight traps: methodological insights. *Revue d'Écologie (suite de la Terre et la Vie)*, suppl. n°10, 21-32.

- Bradshaw C.J.A., Warkentin I.G. & Sodhi N.S. (2009). Urgent preservation of boreal carbon stocks and biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 541-548.
- Brassard B.W. & Chen H.Y.H. (2006). Stand structural dynamics of North American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25, 115-137.
- 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. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 1467-1476.
- Carleton T.J. & Maycock P.F. (1978). Dynamics of the boreal forest south of James Bay. *Canadian Journal of Botany*, 56, 1157-1173.
- Carlyle J.C. (1995). Nutrient management in a *Pinus radiata* plantation after thinning: The effect of thinning and residues on nutrient distribution, mineral nitrogen fluxes and extractable phosphorus. *Canadian Journal of Forest Research*, 25, 1278-1291.
- Chen J. & Franklin J.F. (1997). Growing-season microclimate variability within an old-growth Douglas-fir forest. *Climate Research*, 8, 21-34.
- Chen J., Saunders S.C., Crow T.R., Naiman R.J., Brosofske K.D., Mroz G.D., Brookshire B.L. & Franklin J.F. (1999). Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology. *BioScience*, 49, 288-297.
- Chénier J.V.R. & Philogène B.J.R. (1989a). Evaluation of three trap designs for the capture of conifer-feeding beetles and other forest Coleoptera. *The Canadian Entomologist*, 121, 159-167.
- Chénier J.V.R. & Philogène B.J.R. (1989b). Field responses of certain forest Coleoptera to conifer monoterpenes and ethanol. *Journal of Chemical Ecology*, 15, 1729-1745.
- Clayden S.R., Cameron R.P. & McCarthy J.W. (2011). Perhumid boreal and hemiboreal forests of eastern Canada. In: *Temperate and Boreal Rainforests of the World: Ecology and Conservation* (ed. DellaSala DA). Island Press Washington, D.C., USA, pp. 111-131.
- Cole W.E., Cahill D.B. & Lessard G.D. (1983). *Harvesting strategies for management of mountain pine beetle infestations in lodgepole pine: Preliminary evaluation, East Long Creek Demonstration Area, Shoshone National Forest, Wyoming*. USDA, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station, Research Paper INT-333.
- Coulombe G., Huot J., Arsenault J., Bauce E., Bernard J.T., Bouchard A., Liboiron M.A. & Szaraz G. (2004). Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. In. Bibliothèque nationale du Québec.

- Crowson R.A. (1981). *The biology of the Coleoptera*. Academic press London.
- D'Aoust V., Kneeshaw D. & Bergeron Y. (2004). Characterization of canopy openness before and after a spruce budworm outbreak in the southern boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 339-352.
- Dansereau P.R. & Bergeron Y. (1993). Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 23, 25-32.
- De Grandpré L., Morissette J. & Gauthier S. (2000). Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec. *Journal of Vegetation Science*, 11, 791-800.
- Donner B.L. & Running S.W. (1986). Water stress response after thinning *Pinus contorta* stands in Montana. *Forest Science*, 32, 614-625.
- Doucet R., Ruel J.C., Jutras S., Lessard G., Pineau M., Prigent G. & Thiffault N. (2009). *Manuel de foresterie*. 2nd edn. Éditions Multimondes, Québec, Canada.
- Environment Canada (2000). Canadian Climate Normals 1971-2000. In: *National Climate Data and Information Archive* Ottawa, Canada.
- Esseen P.-A., Ehnström B., Ericson L. & Sjöberg K. (1997). Boreal Forests. *Ecological Bulletins*, 16-47.
- FAO (2006). Global forest resources assessment 2005. In: *FAO Forestry Paper 147* Rome, Italy.
- Flannigan M.D., Bergeron Y., Engelmark O. & Wotton B.M. (1998). Future wildfire in circumboreal forests in relation to global warming. *Journal of Vegetation Science*, 9, 469-476.
- Forman R.T.T. (1995). *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Franklin J.F., Berg D.R., Thornburgh D.A. & Tappeiner J.C. (1997). Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems. In: *Creating a Forestry for the 21st Century: The Science of Ecosystem Management* (eds. Kohm K & Franklin J). Island Press Washington, D.C., USA, pp. 11-14.
- Fuller A.K., Harrison D.J. & Lachowski H.J. (2004). Stand scale effects of partial harvesting and clearcutting on small mammals and forest structure. *Forest Ecology and Management*, 191, 373-386.
- Graham K. (1968). Anaerobic induction of primary chemical attractancy for ambrosia beetles. *Canadian Journal of Zoology*, 46, 905-908.
- Graham S.A. (1925). The felled tree trunk as an ecological unit. *Ecology*, 6, 397-411.

- Grialou J.A., West S.D. & Wilkins R.N. (2000). The effects of forest clearcut harvesting and thinning on terrestrial salamanders. *The Journal of Wildlife Management*, 64, 105-113.
- Grove S.J. (2000). Trunk window trapping: an effective technique for sampling tropical saproxylic beetles. *Memoirs of the Queensland Museum*, 46, 149-160.
- Hammond H.E.J., Langor D.W. & Spence J.R. (2001). Early colonization of *Populus* wood by saproxylic beetles (Coleoptera). *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 1175-1183.
- Han H.S. & Kellogg L.D. (2000). Damage characteristics in young Douglas-fir stands from commercial thinning with four timber harvesting systems. *Western Journal of Applied Forestry*, 15, 27-33.
- Hanks L.M. (1999). Influence of the larval host plant on reproductive strategies of cerambycid beetles. *Annual Review of Entomology*, 44, 483-505.
- Harrington C.A. & Reukema D.L. (1983). Initial shock and long-term stand development following thinning in a douglas-fir plantation. *Forest Science*, 29, 33-46.
- Hartmann H., Wirth C., Messier C. & Berninger F. (2008). Effects of above- and belowground partial harvest disturbance on growth and water status of residual sugar maple. *Tree Physiology*, 28, 1851-1862.
- Harvey B.D., Leduc A., Gauthier S. & Bergeron Y. (2002). Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 155, 369-385.
- Heinselman M.L. (1973). Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quaternary Research*, 3, 329-382.
- Huhta V., Karppinen E., Nurminen M. & Valpas A. (1967). Effect of silvicultural practices upon arthropod, annelid and nematode populations in coniferous forest soil. *Annales Zoologici Fennici*, 4, 87-145.
- Hunter Jr M.L. (1993). Natural fire regimes as spatial models for managing boreal forests. *Biological Conservation*, 65, 115-120.
- Hyvarinen E., Koukoi J. & Martikainen P. (2006). A comparison of three trapping methods used to survey forest-dwelling Coleoptera. *European Journal of Entomology*, 103, 397-407.
- Jacobs J.M., Spence J.R. & Langor D.W. (2007). Influence of boreal forest succession and dead wood qualities on saproxylic beetles. *Agricultural and Forest Entomology*, 9, 3-16.
- Jactel H., Nicoll B.C., Branco M., Gonzalez-Olabarria J.R., Grodzki W., Långström B., Moreira F., Netherer S., Orazio C., Piou D., Santos H., Schelhaas M.J., Tojic K. &

- Vodde F. (2009). The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Annals of Forest Science*, 66, 701.
- Janssen P., Hébert C. & Fortin D. (2011). Biodiversity conservation in old-growth boreal forest: black spruce and balsam fir snags harbour distinct assemblages of saproxylic beetles. *Biodiversity and Conservation*, 20, 2917-2932.
- Kellomäki S. (2000). Forests of the boreal region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, 132, 63-71.
- Kessler W.B., Salwasser H., Cartwright Jr C.W. & Caplan J.A. (1992). New perspectives for sustainable natural resources management. *Ecological Applications*, 2, 221-225.
- Langor D.W., Hammond H.E.J., Spence J.R., Jacobs J. & Cobb T.P. (2008). Saproxylic insect assemblages in Canadian forests: diversity, ecology, and conservation. *The Canadian Entomologist*, 140, 453-474.
- Lawrence J.F. & Parker S. (1982). Coleoptera. Synopsis and classification of living organisms. In. McGraw-Hill New York.
- Leblanc M. (2000). La sapinière vierge de la Forêt Montmorency et de sa région : une forêt boréale distincte. In: *Mémoire de recherche forestière no. 136, Département des sciences du bois et de la forêt, Faculté de foresterie et de géomatique, Université Laval*. Université Laval Québec, Canada, p. 92.
- Légaré J.P., Hébert C. & Ruel J.C. (2011). Alternative silvicultural practices in irregular boreal forests: Response of beetle assemblages. *Silva Fennica*, 45, 937-956.
- Lindo Z. & Visser S. (2004). Forest floor microarthropod abundance and oribatid mite (Acari: Oribatida) composition following partial and clear-cut harvesting in the mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 998-1006.
- Linsley E.G. (1959). Ecology of Cerambycidae. *Annual Review of Entomology*, 4, 99-138.
- Luyssaert S., Schulze E.D., Börner A., Knohl A., Hessenmoller D., Law B.E., Ciais P. & Grace J. (2008). Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 455, 213-215.
- Maeto K., Sato S. & Miyata H. (2002). Species diversity of longicorn beetles in humid warm-temperate forests: the impact of forest management practices on old-growth forest species in southwestern Japan. *Biodiversity and conservation*, 11, 1919-1937.
- Mäkipää R., Karjalainen T., Pussinen A. & Kellomäki S. (1999). Effects of climate change and nitrogen deposition on the carbon sequestration of a forest ecosystem in the boreal zone. *Canadian Journal of Forest Research*, 29, 1490-1501.

- Martikainen P., Siitonen J., Kaila L., Punttila P. & Rauh J. (1999). Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, 116, 233-245.
- Martikainen P., Siitonen J., Punttila P., Kaila L. & Rauh J. (2000). Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation*, 94, 199-209.
- Matthews E., Payne R., Rohweder M. & Murray S. (2000). Pilot analysis of global ecosystems: Forest ecosystems. In: (ed. Poston M). World Resources Institute Washington D.C., p. pp. 74.
- McGregor M.D., Amman G.D., Schmitz R.F. & Oakes R.D. (1987). Partial cutting lodgepole pine stands to reduce losses to the mountain pine beetle. *Canadian Journal of Forest Research*, 17, 1234-1239.
- McRae D.J., Duchesne L.C., Freedman B., Lynham T.J. & Woodley S. (2001). Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Environmental Reviews*, 9, 223-260.
- Ministère des Ressources naturelles et Faune du Québec (2011). Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec. URL <http://www.mrnf.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissances-inventaire-zones-carte.jsp>
- Nielsen D.G. (1981). Studying biology and control of borers attacking woody plants. *Bulletin of the ESA*, 27, 251-260.
- Norton M.R. & Hannon S.J. (1997). Songbird response to partial-cut logging in the boreal mixedwood forest of Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*, 27, 44-53.
- Økland B. (1996). A comparison of three methods of sampling saproxylic beetles. *European Journal of Entomology*, 93, 195-209.
- Payette S. (1992). Fire as a controlling process in the North American boreal forest. In: *A Systems Analysis of the Global Boreal Forest* (eds. Shugart HH, Leemans R & Bonan GB). Cambridge University Press Cambridge, UK, pp. 144-169.
- Payette S., Morneau C., Sirois L. & Despons M. (1989). Recent fire history of the northern Quebec biomes. *Ecology*, 70, 656-673.
- Peddle S.M. (2000). Host selection, oviposition behaviour, and inter- and intra-specific competition in the white-spotted pine sawyer beetle, *Monochamus scutellatus* (Say) (Coleoptera: Cerambycidae). In: *Graduate Faculty of Forestry*. University of Toronto Toronto.

- Person H.L. (1931). Theory in Explanation of the Selection of Certain Trees by the Western Pine Beetle. *Journal of Forestry*, 29, 696-699.
- Potapov P., Yaroshenko A., Turubanova S., Dubinin M., Laestadius L., Thies C., Aksenov D., Egorov A., Yesipova Y. & Glushkov I. (2008b). Mapping the world's intact forest landscapes by remote sensing. *Ecology and Society*, 13, 51.
- Prévost M. & Pothier D. (2003). Partial cuts in a trembling aspen – conifer stand: effects on microenvironmental conditions and regeneration dynamics. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 1-15.
- Raffa K.F. & Berryman A.A. (1980). Flight responses and host selection by bark beetles. In: *Dispersal of forest insects: evaluation, theory and management implications*. Proceedings of the 2nd IUFRO Conference. Cooperative Extension Service, Washington State University, Pullman. USA, pp. 213-233.
- Ranius T. & Jansson N. (2000). The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks. *Biological Conservation*, 95, 85-94.
- Ranius T. & Jansson N. (2002). A comparison of three methods to survey saproxylic beetles in hollow oaks. *Biodiversity and Conservation*, 11, 1759-1771.
- Ruel J.-C. (2000). Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies. *Forest Ecology and Management*, 135, 169-178.
- Saint-Germain M., Buddle C.M. & Drapeau P. (2006). Sampling saproxylic Coleoptera: scale issues and the importance of behavior. *Environmental Entomology*, 35, 478-487.
- Saucier J.-P., Robitaille A., Grondin P., Bergeron J.-F. & Gosselin J. (2011). Les régions écologiques du Québec méridional (4e version). Carte à l'échelle de 1/1 250 000. In: Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Québec, Canada.
- Schowalter T.D. & Filip G.M. (1993). *Beetle-pathogen interactions in conifer forests*. Academic Press, London, UK.
- Siitonen J. (1994). Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods. *Annales Zoologici Fennici*, 31, 89-95.
- Siitonen J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 49, 11-41.
- Similä M., Kouki J., Martikainen P. & Uotila A. (2002). Conservation of beetles in boreal pine forests: the effects of forest age and naturalness on species assemblages. *Biological Conservation*, 106, 19-27.

- Smith D.M., Larson B.C., Kelty M.J. & Ashton P.M.S. (1996). *The Practice of Silviculture: Applied Forest Ecology*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Smith G.D., Carroll A.L. & Lindgren B.S. (2009). Life history of a secondary bark beetle, *Pseudips mexicanus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), in lodgepole pine in British Columbia. *The Canadian Entomologist*, 141, 56-69.
- Soja A.J., Tchebakova N.M., French N.H.F., Flannigan M.D., Shugart H.H., Stocks B.J., Sukhinin A.I., Parfenova E.I., Chapin III F.S. & Stackhouse Jr P.W. (2007). Climate-induced boreal forest change: Predictions versus current observations. *Global and Planetary Change*, 56, 274-296.
- Speight M.C.D. (1989). *Les invertébrés saproxyliques et leur protection*. Les Éditions du Conseil de l'Europe, Strasbourg, France.
- Spence J.R. (2001). The new boreal forestry: adjusting timber management to accommodate biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 591-593.
- St-Louis A., Ouellet J.-P., Crête M., Maltais J. & Huot J. (2000). Effects of partial cutting in winter on white-tailed deer. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 655-661.
- Staebler G.R. (1956). Evidence of shock following thinning of young Douglas-fir. *Journal of Forestry*, 54, 339.
- Stocks B.J., Mason J.A., Todd J.B., Bosch E.M., Wotton B.M., Amiro B.D., Flannigan M.D., Hirsch K.G., Logan K.A. & Martell D.L. (2002). Large forest fires in Canada, 1959 - 1997. *Journal of Geophysical Research*, 107, 8149.
- Sverdrup-Thygeson A. & Birkemoe T. (2009). What window traps can tell us: effect of placement, forest openness and beetle reproduction in retention trees. *Journal of Insect Conservation*, 13, 183-191.
- Sverdrup-Thygeson A. & Ims R.A. (2002). The effect of forest clearcutting in Norway on the community of saproxylic beetles on aspen. *Biological Conservation*, 106, 347-357.
- Thibodeau L., Raymond P., Camiré C. & Munson A.D. (2000). Impact of precommercial thinning in balsam fir stands on soil nitrogen dynamics, microbial biomass, decomposition, and foliar nutrition. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 229-238.
- Trapp S. & Croteau R. (2001). Defensive resin biosynthesis in conifers. *Annual Review of Plant Biology*, 52, 689-724.
- UN (2000). Forest resources of Europe, CIS, North America, Australia, Japan and New Zealand (industrialized temperate/boreal countries). UN-ECE/FAO Contribution to the Global Forest Resources Assessment 2000. (ECE/TIM/SP/17). In: *Geneva Timber and Forest Study Papers, No. 17*, pp. 1-445.

- Vodka S., Konvicka M. & Cizek L. (2009). Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation*, 13, 553-562.
- Warkentin I.G. & Bradshaw C.J.A. (2011). A tropical perspective on conserving the boreal 'lung of the planet'. *Biological Conservation*.
- Webb S.L. (1988). Windstorm damage and microsite colonization in two Minnesota forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 18, 1186-1195.
- Wermelinger B., Fluckiger P.F., Obrist M.K. & Duelli P. (2007). Horizontal and vertical distribution of saproxylic beetles (Col., Buprestidae, Cerambycidae, Scolytinae) across sections of forest edges. *Journal of Applied Entomology*, 131, 104-114.
- Wikars L., Sahlin E. & Ranius T. (2005). A comparison of three methods to estimate species richness of saproxylic beetles (Coleoptera) in logs and high stumps of Norway spruce. *The Canadian Entomologist*, 137, 304-324.
- Wood D.L. (1972). Selection and colonization of ponderosa pine by bark beetles. *Insect/plant relationships*. Blackwell Scientific, London, 101-117.
- Wood D.L. (1982). The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Annual Review of Entomology*, 27, 411-446.
- Yanega D. (1996). *Field guide to northeastern longhorned beetles (Coleoptera: Cerambycidae)*. Illinois Natural History Survey Champaign, IL.

Contribution de l'auteur et des co-auteurs

Étant le premier auteur de l'article du chapitre suivant (Chapitre 2 : *Short-term impact of partial cutting in boreal balsam fir forest: increases in abundance and species richness of cerambycid and scolytid beetles*), j'ai été responsable de la conception et du développement des idées pour le protocole expérimental, du déploiement et de l'installation des différents pièges et autres appareils nécessaires aux récoltes de données sur le site de la Forêt Montmorency, de l'acquisition, du tri et de l'identification des spécimens, ainsi que du traitement, de l'analyse et de l'interprétation des données. J'ai par la suite rédigé intégralement le manuscrit.

Les co-auteurs, Dr. Christian Hébert, Dr. Richard Berthiaume, Dr. Éric Bauce et Dr. Jacques Brodeur ont participé à la conception et l'élaboration du projet, ainsi que la mise en place des traitements sylvicoles. Ils m'ont guidé tout au long des différentes étapes du projet de recherche, ont fourni l'apport financier et révisé le manuscrit. Les Dr. Christian Hébert et Dr. Jacques Brodeur, co-directeurs de ce mémoire de Maîtrise, ont contribué de façon cruciale au processus de rédaction du manuscrit.

Chapitre 2 : Short-term impact of partial cutting in boreal balsam fir forest: increases in abundance and species richness of cerambycid and scolytid beetles

Mathieu B. Morin^a, Christian Hébert^b, Richard Berthiaume^c, Éric Bauce^c, Jacques Brodeur^a

^a Institut de recherche en biologie végétale, Département de sciences biologiques, Université de Montréal, 4101 Sherbrooke Est, Montréal, QC, Canada, H1X 2B2

^b Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre, 1055 du P.E.P.S., P.O. Box 10380, Stn. Sainte-Foy, Québec, QC, G1V 4C7, Canada

^c Département des sciences du bois et de la forêt, Université Laval, 2405 de la Terrasse, Québec, QC, Canada, G1V 0A6

Abstract

The ecology and management of boreal forest ecosystems are drawing greater attention as their importance worldwide for carbon sequestration or for harboring the world's largest remaining intact forests, among other things, is being increasingly recognized. Partial cuts have been introduced as a more socially acceptable silvicultural method to improve the maintenance of habitat structure and functions as they mimic aspects of boreal forest succession dynamics, such as gap dynamics. Many studies have shown that partial cutting helps maintaining arthropod communities in mature forests, but few have examined the increased risks of damage by bark- and wood-boring insects such as cerambycid and scolytid beetles in the boreal forest of eastern North America. We used multidirectional flight-interception traps to quantify the response of these beetles to 25 and 40% partial cutting in a balsam fir–white birch forest of Québec, Canada. The abundance and species richness of both cerambycid and scolytid beetles were 5-6 times larger in partially cut stands than in control stands the year following treatments. Redundancy analyses revealed that bark- and wood-boring beetles' response was mostly associated with increased canopy openness in partially cut stands and with residual tree injuries caused by harvesting operations. Additionally, species distribution was strongly associated with sun-exposed locations within treated stands. These conditions attracted beetles such as *Trypodendron lineatum* (Scolytinae) and *Rhagium inquisitor* (Cerambycidae), two species known for their ability to colonize weakened hosts. Most observed species were more abundant in partial cuts, except for *Evodinus m. monticola* (Cerambycidae) whose abundance was greatly reduced after treatment. As they are more active/abundant after partial cutting, scolytid and cerambycid beetles can have detrimental effects on residual trees and can thus reduce timber value. Population dynamics of bark- and wood-boring beetles after partial cutting should be assessed over mid- and long-term periods, along with the ecological and economic consequences of this silvicultural treatment.

Keywords: partial cut, boreal forest, balsam fir, flight interception trap, Scolytinae, Cerambycidae

Introduction

Sustainable management of biological resources requires a comprehensive understanding of the ecological processes that drive ecosystems (Kellomäki 2000). A general belief suggests that forestry practices aiming to mimic natural disturbance events should reproduce ecological processes and sustain forest dynamics (Hunter Jr 1993; Attiwill 1994). This opinion is now referred to as the natural disturbance paradigm (Bergeron *et al.* 2006; Langor *et al.* 2008). It applies first and foremost to circumpolar boreal forests, which represent one third of the world's global forests (Bradshaw *et al.* 2009) and nearly 50% of the world's intact forest landscapes (Potapov *et al.* 2008b). Although it contains a lower animal and plant species diversity than temperate and tropical regions (UN 2000; FAO 2006), the boreal forest is a complex ecosystem (Soja *et al.* 2007) that remains to be fully explored and understood (Kellomäki 2000).

One of the greatest challenges facing modern forestry is to preserve of the ecological functions of boreal ecosystems, essentially by limiting landscape fragmentation (Warkentin & Bradshaw 2012) and maintaining biodiversity (Bradshaw *et al.* 2009). Forest management practices based on natural disturbance dynamics could help preserving complex interactions between biotic and abiotic components of the ecosystem (Bergeron *et al.* 2006; Soja *et al.* 2007). While most North American boreal forest dynamics are largely driven by fire (Payette 1992; Bergeron *et al.* 2001; Bond-Lamberty *et al.* 2007), the balsam fir–white birch forest is mainly regulated by spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clemens)) outbreaks and, to a lesser extent, windfalls (Blais 1983; Leblanc 2000). These disturbance events usually produce small- to medium-sized temporary gaps that remain, when considered collectively, continuously present at the landscape scale (Bouget & Duelli 2004), leading to a patchy mosaic of stands with trees of variable ages and sizes (Ulanova 2000; D'Aoust *et al.* 2004). From a biodiversity conservation perspective, forestry practices such as clearcuts and those with low levels of green tree retention are doubtful approaches to preserve niches and microhabitats of forest-dwelling species (Spence 2001), especially those restrained to mature and old-growth forests. However, partial cutting (PC hereafter), a silvicultural treatment in which 40% or less of the stand's commercial wood volume is removed (Doucet *et al.* 2009), aims to maintain the structural and compositional characteristics of mature forests (Harvey *et*

al. 2002) while increasing growth rates of residual trees by reducing competition for soil resources (e.g. water, nutrients) (Huhta *et al.* 1967; McGregor *et al.* 1987; Smith *et al.* 1996). Structurally, PC tends to reproduce patterns of a patchy stand mosaic shaped by natural events (D'Aoust *et al.* 2004; Brassard & Chen 2006). It also favors natural forest succession by promoting regeneration (Fettig *et al.* 2007) and contributes to maintaining the stand's coniferous components (Prévost & Pothier 2003).

Partial cutting has been used in recent years as a more socially and environmentally acceptable forestry practice than clearcuts (Kessler *et al.* 1992; Franklin *et al.* 1997; Harvey *et al.* 2002; Klenner & Sullivan 2009). It has been shown to better maintain beetle assemblages of old-growth boreal forests than other forestry practices (Légaré *et al.* 2011). Nonetheless, PC is not without detrimental consequences because it causes a temporary stress period (Staebler 1956) called “thinning shock”, which can reduce tree growth during one or several years after treatment and make residual stands less resistant to major disturbances such as spruce budworm outbreaks in the short term (Harrington & Reukema 1983; Bauce 1996; Fuentealba & Bauce 2012). Indeed, opening of the forest canopy suddenly exposes trees to full sunlight and this may cause foliage sun scald or premature wilting (Donner & Running 1986). Mechanical damage on tree trunks or root injuries resulting from soil compaction can also affect residual trees, especially along skid trails (Hartmann *et al.* 2008; Jactel *et al.* 2009). This may increase forest stands' susceptibility to insects and diseases and result in premature tree death (Cole *et al.* 1983; McGregor *et al.* 1987; Smith *et al.* 1996). However, Fettig *et al.* (2007) showed that when conducted with care, PC can rapidly reduce stand- or landscape-level susceptibility to scolytid beetles through increased vigor of residual trees.

Bark- and wood-boring insects (phloeophagous and xylophagous species), such as scolytid and cerambycid beetles, play a key role in forest ecosystem dynamics (Spence 2001) because they are the first to physically penetrate into woody substrates and thus initiate the nutrient cycling of dead wood (Speight 1989; Siitonen 2001; Smith *et al.* 2009). They also facilitate colonization by other decomposers, such as fungi and other saproxylic species (Speight 1989; Spence 2001). Cerambycid and scolytid beetles also raise economic concerns (Linsley 1959; Langor *et al.* 2008) as they can develop upon living or stressed trees and are more likely to benefit from weakened individuals after PC (Fettig *et al.* 2007), thus causing losses and damage to the timber resource (Siitonen 1994; Wermelinger *et al.* 2007).

Cerambycids and scolytids are insects of interest in the study of short-term ecological responses after PC because of their rapid response to habitat disturbance (Raffa & Berryman 1980; Martikainen *et al.* 2000), their general sensitivity to forest management (Similä *et al.* 2002) and a good knowledge of their taxonomy and ecology (Langor *et al.* 2008). The goal of our study was to describe their response to PC during the first summer after treatment. We thus addressed the following questions: (i) do different levels of PC modify the occurrence, abundance, species richness and composition of cerambycid and scolytid beetles in the balsam fir–white birch boreal forest of eastern Canada; and (ii) how do environmental variables within a PC stand contribute to explaining differences in insect species abundance and assemblages?

Materials & Methods

Study Area

The study was carried out at Forêt Montmorency (47°19' N, 71°09' W), an experimental forest owned and managed by Université Laval and located 70 km north of Quebec City (Québec, Canada). It covers 6,665 ha and belongs to the balsam fir–white birch bioclimatic domain, within the continuous boreal forest sub-zone (Saucier *et al.* 2011). The region is characterized by a hilly landscape with an average elevation of 750 m (Bélanger 2001). The climate is boreal perhumid (Clayden *et al.* 2011) with an average annual air temperature of 0.3°C and annual precipitation averaging 1,588 mm, with 40% falling as snow (Environment Canada 2000), making this region one of the most humid in eastern Canada. Forest dynamics at Forêt Montmorency are mostly driven by spruce budworm outbreaks and windfalls (Leblanc 2000). Stands of the study area are dominated by balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) accompanied by white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss.) and a few deciduous species, mostly white birch (*Betula papyrifera* Marsh.), but also American mountain ash (*Sorbus americana* Marsh.) and trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.).

Experimental Design

Twelve 70-year-old balsam fir stands, each covering 3-4 ha and located within a 5 km² area, were delimited during summer 2009 (Fig. 2.1). Stands were selected from mesic sites

characterized by a seepage type of drainage and for their high degree of similarity in structure and tree species composition. Two treatments (25 and 40% PC) and a control (no harvest) were replicated four times following a completely randomized plot design while avoiding to assign the same silvicultural treatment to two adjacent plots. Treatments were applied in October 2009. Each partially cut stand contained 3.3-m-wide skid trails that were spaced by 23.1 m across the stand (Fig. 2.2). All trees were harvested in each skid trails, accounting for 12.5% of the stand's basal area. An additional 12.5% or 27.5% of the stand's basal area was harvested in the forested areas between skid trails to complete the 25% or 40% PC treatments. Typically, this represents 2 or 5 out of 20 trees, respectively.

Insect Sampling and Identification

Insects were sampled using a multidirectional flight-interception trap (also called window trap) that was slightly modified from the traditional type (Fig. 2.3), which is typically composed of two rectangular Plexiglas[®] panes assembled perpendicularly in a cross shape. With our modified window trap, four panes are used, but only two are made of Plexiglas (15 × 40 cm); the other two consists of mosquito nets of the same size. A 10-cm diameter black ABS cylinder, simulating a tree bole and strengthening the trap structure, is positioned vertically at the center of the four panes as described by Saint-Germain *et al.* (2004). Xylophagous insects are attracted toward vertical silhouettes mimicking tree boles (Raffa & Berryman 1980; Chénier & Philogène 1989a). After hitting the plastic surface, insects drop into a collecting jar (500 ml), placed under a funnel and equipped with an overflow netted hole on its upper half. In order to collect insects that do not fall after hitting a solid surface but latch onto a substrate (mosquito net) and then move upward, a second reversed funnel is placed at the top of the trap, with another collecting jar attached to it (250 ml). For consistency, we carefully installed the traps so that all bottom base jars were at 1 m above the ground. Jars contained a mixed solution of 40% ethyl alcohol as killing and preservative agent in which 5% of vinegar (acetic acid) was added to maintain the insect's flexibility. The bottom and top jars contained 150 ml and 100 ml of preservative, respectively.

Partial cutting unevenly increases light penetration into a stand and changes environmental conditions, thereby generating new microhabitats. To further examine insect response to the micro-environments in a treated stand appropriately, ten window traps were

scattered in PC stands to sample along a gradient of openness from the skid trails to the far end of a selective tree felling zone. Traps were thus installed with increasing distances from the skid trails as follow: two traps were placed in the middle of a skid trail, two at the boundaries of each side of a skid trail, and six at three increasing distances in the selective tree felling zone, with two traps at each distance (Fig. 2.2). This design makes it possible to sample along a gradient of openness within treated stands, starting from the skid trail, where the canopy is the most open, through sections with an increasing canopy cover. In each stand, traps were installed at a minimum of 20 m from stand boundaries to reduce edge effects and were separated by at least 20 m from any other trap.

Traps were operated between June 1-2 and August 24-25 2010, the first summer following PC. Traps were emptied every 2 weeks throughout the summer; samples were then cleaned back at the laboratory, transferred to 70% ethanol, and stored at 4°C until sorting. For all sampling dates, bottom and top jars of each trap were combined into one sample. Cerambycid and scolytid beetles were sorted and identified at the species level. Voucher specimens were deposited at the René-Martineau Insectarium of the Laurentian Forestry Centre and at the Ouellet-Robert entomological collection (QMOR) of the Université de Montréal.

Stand Description

Stands were characterized using a number of environmental variables and vegetation surveys. Air temperature was monitored hourly using one HOBO[®] data logger per stand installed 1 m above the ground along a skid trail. Data loggers within control stands were positioned randomly.

Vegetation was described in a randomly assigned 400 m² plot (20 x 20 m) including, in each PC stand, a skid trail, a PC and an uncut section. Dead and living trees (diameter at breast height or DBH \geq 10 cm) and saplings were identified and their DBH was measured.

Canopy openness was estimated using hemispherical photographs taken between September 6 and 10, 2010. At each trap location, an image was taken at the tips of a 3 m equilateral triangle around the trap plus a fourth image just beside the trap. All images were taken 1 m above the ground with a digital SLR camera (Nikon D200) equipped with a fisheye lens (AF DX Fisheye-Nikkor 10.5mm f/2.8G ED). The camera was fixed on a tripod with a

leveling bubble and each photograph was taken with a North-South orientation for consistency. The hemispherical photographs were pre-transformed using Photoshop CS5, then analyzed with ImageJ (v.1.44o) (Rasband 2012). Canopy openness of each trapping location was determined as the average percentage of the four images.

In each stand, wounds and injuries resulting from forest operations were noted on each tree or sapling along a 50-m-long and 2-m-wide transect line traced alongside a randomly selected skid trail. The estimated size (cm²) of injuries on tree trunks (such as from broken branches, trunk cuts and scratches) was noted. Along with this damage, to estimate tree vulnerability, one out of five trees was carefully inspected at the end of the sampling season (September 2010) on its basal 2 m to count small scolytid exit holes and resin drips exuded after attacks from colonizing scolytids (Trapp & Croteau 2001).

Statistical Analysis

Data from each trap were pooled for the whole season and a hierarchical analysis of variance (nested ANOVA) was used to compare cerambycid and scolytid abundance and species richness among treatments. Silvicultural treatments (0, 25 and 40% PC stands) were considered as fixed factors, with the four replicate stands nested within each treatment and the ten traps nested within each stand. Stand replicates were considered random factors in the analysis. Following significant differences between treatments, post-hoc comparisons were done using Tukey's HSD test on mean abundance and species richness of each group of beetles. Model residuals were tested for normality with the Shapiro-Wilk test, while homogeneity of variances was assessed using the Fligner-Killeen test. Finally, the Durbin-Watson test was performed to detect any autocorrelation within residues of the model. If these assumptions were not met, even following data transformations, a non-parametric Kruskal-Wallis test was conducted to detect differences between treatments, followed by pairwise Wilcoxon rank sum tests with corrections for multiple-pair testing.

One-way ANOVAs were used for comparing environmental data between treatments. Assumptions for the analysis were tested as previously described, as well as with post-hoc comparisons (Tukey HSD). When non-normally distributed, data were compared using the Kruskal-Wallis test.

To assess if cerambycid and scolytid beetles were influenced by small-scale differences in stand structure, canopy cover of treated stands was analyzed. One-way ANOVAs were used to compare % canopy openness, beetle abundance and richness in traps located in open (traps in the skid trail), semi-shaded (traps on the sides of a skid trail and those closest to the skid trail in the PC zone) and shaded area (the two pairs of traps farthest from the skid trail) of treated stands. For these comparisons, data from stands of 25 and 40% PC were combined since they were similar (results not shown). With regards to their location in the stands, traps were placed in a 2-4-4 open, semi-shaded and shaded configuration (Fig. 2.2). To compare these settings, we used the mean abundance and species richness of cerambycid and scolytid beetles per trap installed in open, semi-shaded and shaded locations (generating adjusted values). Post-hoc comparisons (Tukey HSD) were used when significant differences were found between locations. Data from controls were excluded as the purpose was to compare intra-treatment variations at the stand scale.

Redundancy analysis (RDA) was computed with R (v.2.12.0), combining cerambycid and scolytid abundances to determine which stand and abiotic (explanatory) variables were more strongly linked with beetle assemblages (response variables). Combination of both insect taxa was performed to reveal possible interactions, such as associated species. Scolytid species representing less than 1% of total scolytid abundance were grouped together for the analysis and the same was done for cerambycid species. Tested abiotic variables were mean % canopy openness, average daily range of temperatures ($T^{\circ}_{\max} - T^{\circ}_{\min}$ per day), average T°_{\max} ; stand variables were the basal area of trees and saplings combined for each tree species (balsam fir, white spruce and white birch). Prior to analysis, species abundances were standardized with the Hellinger transformation (Peres-Neto *et al.* 2006) to reduce the weight of rare species within a community (Legendre & Gallagher 2001). A correlation triplot (scaling type 2) was used to display relationships among species because most environmental variables were quantitative (Legendre & Legendre 1998). Percentage of variation in species assemblages explained by the model was determined with the bimultivariate redundancy statistic (R^2). We extracted the RDA-adjusted unbiased R^2 value as suggested by Peres-Neto *et al.* (2006) to assess valid interpretations of species distribution patterns. Permutation tests (1000 permutations), appropriate for ecological data (Borcard *et al.* 2011), were computed to validate the statistical significance of the model and of each canonical axis.

Results

Through the 85 days of sampling, we captured 2,673 scolytids belonging to 25 species, and 612 cerambycids from 14 species (Table 2.1). The three most abundant scolytid species, *Trypodendron lineatum* (Olivier) (58.2%), *Dryocoetes autographus* (Ratzeburg) (19.7%) and *Dryocoetes betulae* Hopkins (10.2%), accounted for more than 88% of the captures for this group and were found across all treatments. The three most abundant cerambycid species represented nearly 83% of all individuals captured for this family; *Rhagium inquisitor* (Linnaeus) represented nearly half of the total captures (48.2%), while *Evodinus m. monticola* (Randall) and *Asemum striatum* (Linnaeus) accounted for 17.7% and 17.0% of total cerambycid abundance, respectively (Table 2.1). In contrast with scolytid occurrences, we found only one cerambycid species (*E. m. monticola*) in control stands (Fig. 2.4) that was also found in PC stands.

Abundance and species richness across treatments

The abundance ($F_{2,108} = 6.51$; $p = 0.0178$) and species richness ($F_{2,108} = 8.38$; $p = 0.0088$) of scolytids differed across treatments. Scolytids were about three times more abundant in PC treatments than in control stands, but there was no difference between 25 and 40 % PC treatments (Table 2.2). A similar pattern was observed for species richness (Table 2.2). The abundance of Cerambycid beetles differed among treatments ($F_{2,108} = 6.21$; $p = 0.0202$), with almost six times more insects being captured in the 40% PC treatment than in uncut stands; abundance in the 25% PC stands was intermediate (with three times more cerambycids than in control stands) but not significantly different from either the control and the 40% PC treatment. Cerambycid species richness was higher in PC stands than in controls ($\chi^2 = 58.55$; $p < 0.0001$), but again the difference was not significant between the 25% and 40% PC stands.

Effects of partial cutting on stand and abiotic variables

Statistical analyses testing for differences in stand and abiotic variables among treatments yielded few significant results (Table 2.3). However, percent canopy openness increased along a gradient from control stands to 40% PC stands (ANOVA: $F_{2,117} = 150.8$, $p < 0.0001$). A similar pattern was observed for daily temperature variation (ANOVA: $F_{2,9} = 5.2665$, $p =$

0.0306), where control stands varied significantly less than 40% PC stands, with the 25% PC stands being intermediate to the two other treatments. More injuries were observed on trees along skid trails of PC stands compared with trees in control stands (ANOVA: $F_{2,9} = 12.915$, $p = 0.0023$); the difference was not significant between the two PC treatments (Table 2.3).

Within PC stands, insects tended to be more abundant and diversified in open canopy areas than in semi-shaded or shaded areas (Table 2.4). Scolytid abundance (ANOVA: $F_{2,21} = 6.5074$, $p = 0.0063$), along with that of combined scolytids and cerambycids (ANOVA: $F_{2,21} = 7.3723$, $p = 0.0037$), was significantly higher, while cerambycid alone followed a similar trend but that was not significant (ANOVA: $F_{2,21} = 2.6185$, $p = 0.0965$) in open locations. Species richness was significantly higher for scolytids (ANOVA: $F_{2,21} = 37.976$, $p < 0.0001$), cerambycids (ANOVA: $F_{2,21} = 13.08$, $p < 0.001$), and both groups combined (ANOVA: $F_{2,21} = 32.699$, $p < 0.0001$) in open locations.

Patterns in species distribution

The RDA ordination was strongly significant ($F_{9,2} = 6.2921$, $p = 0.003$, N perm = 999; Fig. 2.5) and explained, before and after adjustment, 96.6 and 81.2% of total variance, respectively. The first and second canonical axes were significant ($p = 0.003$ and 0.033, respectively) and explained, after adjustment, 65.2% of total abundance variance (axis 1: 48.3%; axis 2: 16.9%), indicating that the main features causing variance in the data are revealed (Borcard *et al.* 2011). The first axis of the ordination (Fig. 2.5) showed a gradient going from closed canopy stands (control) on the left to open stands (PC treatments) on the right, the treated stands allowing greater light penetration to the understorey. Thus, the percentage of canopy openness (canopy) and the average daily range of temperatures (temp.var), along with combined tree and sapling basal area of balsam fir (ba.abba), appeared as the most important variables influencing species and site distribution on the first axis. Furthermore, tree injuries (rel.inj) and basal area of white spruce (tree and sapling; ba.pigl) were the main variables associated with the second axis, while other stand and abiotic variables did not seem to play a determinant role. Control stands were strongly separated from PC stands along the first axis, but the two levels of treatments were not discernible. Also, even though control stands were positioned on the left on the first axis, they were not clustered along the second axis.

Most beetle species were entangled in the center of the ordination because of their scarcity in the samples. However, the ordination outlined some trends and linked a few scolytid and cerambycid species with stand or abiotic variables. As such, the two most abundant scolytid species, *D. autographus* (s4) and *T. lineatum* (s8), were present in all three treatments, but were influenced differently by the same stand and abiotic variables. *Trypodendron lineatum* was mainly associated with a high daily range of temperatures and large number of tree injuries, while *D. autographus* showed an opposite pattern with these two variables. The latter species was also strongly associated with control treatments, despite being abundant also in treated stands. *Evodinus m. monticola* (c6) occurred in the four control stands and was associated with a large balsam fir basal area (tree and sapling) and a closed canopy. Conversely, *A. striatum* (c4) and *R. inquisitor* (c8) were both found in PC stands; they were associated with large canopy openness, high maximum temperature, and also with large spruce basal area (tree and sapling). Two PC stands were somewhat isolated from the others in the lower right of the ordination and, more specifically, one 40% PC stand's position was mostly explained by the low number of injuries recorded on residual trees combined with high basal area of white spruce.

Discussion

This study shows that partial cutting has significant short-term impacts, the year following treatments, on scolytid and cerambycid abundance and richness, which increased by 5-6 times compared with control stands but showed no difference between the two levels of cutting (25 and 40%). Partial cutting modified abiotic conditions by increasing the percentage of canopy openness and variations in daily temperatures, while increasing injuries on residual trees. Furthermore, total sapling basal area was reduced by 74% between the uncut and 40% PC stands, although the difference was not significant due to the large variability among control stands.

Variation in beetle distribution and composition across treatments

Phloeophagous and xylophagous beetles typically show rapid and strong responses to habitat modifications (Raffa and Berryman, 1980). In our study, their species composition differed

between treated and control stands, with different patterns for scolytids and cerambycids. Most scolytid species were found in all treatments, but a few rarely caught species were only found in control stands (singletons of *C. punctatissimus* and *P. utahensis*). For cerambycids, a single species (*E. m. monticola*) was sampled in control stands while as many as 12 species were observed in PC stands, suggesting that they are highly sensitive to stand-scale disturbances that likely provide suitable woody substrates for breeding and herbaceous plants for adult feeding (Linsley 1959; Götmark *et al.* 2005). We are unaware of studies showing such a strong response of cerambycids following PC or other forestry practices.

Cerambycid and scolytid beetles responded to two types of stimuli: biotic factors, mostly associated with tree injuries, and abiotic factors. Following disturbance events, secondary chemical compounds emitted by injured, weakened trees or woody debris on the ground can attract dispersing beetles (Wood 1982; Trapp & Croteau 2001; Allison *et al.* 2004). Increased solar radiation (Martikainen 2001; Lindhe *et al.* 2005) and ambient temperatures in opened areas (Sverdrup-Thygeson & Ims 2002; Vodka *et al.* 2009) also contribute to increasing the activity and richness of bark- and wood-boring insects.

Open, sun-exposed areas, together with mechanical injuries, generate a stress phase for residual trees, called the “thinning shock”. Hence, trees along skid trails would suffer the most from environmental stress (greater sun exposure) and forestry operations (trunk injury and root damage from soil compaction) (Kozłowski 1999; Jactel *et al.* 2009). Although our study was not designed to measure host tree colonization within treated stands, these stresses would likely increase tree susceptibility to beetles. Therefore, PC should be carefully conducted to reduce damage to residual trees and lessen their short-term attractiveness and vulnerability to bark- and wood-boring insects (Fettig *et al.* 2007). Nevertheless, stands with fewer recorded injuries still present favorable conditions for colonization by some species (e.g., *R. inquisitor*, *A. striatum*). Large amounts of woody debris (e.g., branches, slashes) may contribute to this pattern. They are produced – mainly along skid trails – when exploited trees are felled down. Several beetles were found to breed in logging residues of various tree species (Jonsell *et al.* 2007) and some, such as the engraver beetles (*Ips* spp.), found exclusively in treated stands as they are attracted to freshly cut tree residues (Fettig *et al.* 2007).

An explanation for the general attraction of organisms to sun-exposed habitats/substrates has been suggested by Sutherland (2002) who referred to past records

(notably from birds, mammals and pollens) to hypothesize that extensive open habitats were more broadly common during the pre-agricultural era in the landscape of eastern North America than formerly assumed by conservationists. Thus, many species would have maintained an ecological propensity for open lands that were mostly maintained through herbivorous grazing in the past. Species that breed in wood and feed on flowers should be favored by areas where both of these resources can be found, namely forest edges or ecotones. This might be the case for some cerambycid and scolytid species found on the eastern side of the continent (Franc & Götmark 2008; Horák *et al.* 2012), including *A. striatum* and *R. inquisitor*. Partial cuts increase the length of forest edges within stands and these micro-ecotones generate niches that closed canopy forests lack. The resulting habitats are more open and benefit to species depending on sun-exposed woody materials for breeding or on flowers for feeding.

How do beetles benefit from partial cuts

Our results suggest that *E. m. monticola* is associated with closed canopy forests as it was the only cerambycid species caught in control stands, its abundance (or activity) being reduced by more than 50% in PC stands. Accordingly, Vance *et al.* (2003) found *E. m. monticola* to be more abundant in the understorey of conifer-dominated stands (*Pinus strobus* L.). It has been recorded to breed in dead conifers, notably the Canadian hemlock (*Tsuga Canadensis* [L.] Carrière) and different pine species (Wilson 1971; Gosling & Gosling 1977; Gosling 1986). However, the suitable decay state of the substrate for larval development is not well known. Our results point toward a strong link between *E. m. monticola* and undisturbed forests, as observed by Saint-Germain *et al.* (2004).

The abundance of the most common cerambycid beetle in our study, *R. inquisitor*, was strongly influenced by maximum temperature, canopy openness and basal area of white spruce, its primary host tree (Gardiner 1957). On the other hand, the most abundant scolytid species, the striped ambrosia beetle (*T. lineatum*), was mainly associated with tree injuries. These two species are well adapted to use residual standing trees showing temporary reduced vigor (Wood 1982; Starzyk 1996) and could impair the stand's economical value in the mid- or long term as their larvae dig galleries into the wood.

Because scolytid beetles are initial colonizers of weakened trees, their populations are usually scarce in undisturbed habitats or in those that have not reached the maturity stage at which woody debris become more available through natural death or small gap disturbances. We showed that a few bark beetles species (e.g., *D. affaber*, *P. sparsus*, *Pityophthorus* sp., *P. rufipennis*) previously associated with either black spruce (*Picea mariana* B.S.P.) or balsam fir in old-growth forests (Janssen *et al.* 2011) were more abundant or exclusively found in PC stands. Moreover, it has been shown in northern Europe that old-growth boreal forests host many rare and endangered saproxylic species (Martikainen *et al.* 2000) because of their structural complexity resulting in more diverse and better quality woody materials available for specialist arthropods. This suggests that PC, a man-induced disturbance that increases heterogeneity at the stand level, sets favorable ecological conditions that help sustain certain species found in undisturbed habitats or old natural ecosystems within the boreal forest of North America.

This also suggests that, at least transitorily, PC can mimic some processes from natural disturbance dynamics of balsam fir boreal forests. In that sense, PC could be incorporated within the natural-disturbance management model (NDM), which arises from a desire to adapt forestry operations to an ecosystem-based management plan rather than only maximizing timber value (Schmiegelow *et al.* 2006). Partial cutting could be better adapted and considered as an alternative silvicultural practice in habitats that respond to small-scale disturbances, where live and dead residual standing trees can be retained for the fauna and where a continuous recruitment of dead wood material could be available in the environment (Cimon-Morin *et al.* 2010).

More generally, tree mortality – mainly from windthrows – following partial cutting practices is a recurrent event (Thorpe & Thomas 2007 and references therein) providing profitable woody materials such as snags, logs or stumps to an array of forest dwelling organisms (Harmon *et al.* 2004). On the other hand, the extent to which the observed increase abundance/activity of scolytid and cerambycid beetles would negatively impact the quality of residual trees for timber production needs to be assessed over a longer period of time following PC. It would then be appropriate to attest for a relationship between insect occurrence measured through passive trapping and resource utilization by means of residual trees colonization; this is the main objective of the following chapter.

To be viable as durable silvicultural practices, the sum of these damages in PC stands must however be offset by the increase stand's vigor the years following the thinning shock while still increasing the habitat heterogeneity favorable for many beetles. This dynamic needs to reach a balance between economic and ecological viability. In this context, PC seems to be a suitable method to diversify silvicultural methods accessible to forest managers.

Acknowledgements

We thank C. Chassouant, S. Daigle, F. Desjardins, A. Dieni, D. Doyon, Y. Dubuc, L.-P. Lafleur, M. Maïsano, L.-P. Ménard and G. Meunier for technical assistance, and S. Daoust, A. Firlej, S. Legault, O. Norvez, F. Maure and A. Sentis for helpful comments on earlier versions of the manuscript. We also thank G. Pelletier for taxonomic training and assistance throughout the identification process. Special thanks to I. Lamarre (NRCan-CFS) for improving the language and editing the manuscript. This research was funded by the iFor Consortium, supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Canadian Forest Service of Natural Resources Canada, the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, the Quebec Forest Industry Council and the Société de protection des forêts contre les insectes et les maladies.

References

- Allison J.D., Borden J.H. & Seybold S.J. (2004). A review of the chemical ecology of the Cerambycidae (Coleoptera). *Chemoecology*, 14, 123-150.
- Attiwill P.M. (1994). The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, 63, 247-300.
- Bauce É. (1996). One and two years impact of commercial thinning on spruce budworm feeding ecology and host tree foliage production and chemistry. *Forestry Chronicle*, 72, 393-398.
- Bélanger L. (2001). La forêt mosaïque comme stratégie de conservation de la biodiversité de la sapinière boréale de l'Est. *Le Naturaliste Canadien*, 125, 18-25.
- Bergeron Y., Cyr D., Drever C.R., Flannigan M., Gauthier S., Kneeshaw D., Lauzon È., Leduc A., Le Goff H., Lesieur D. & Logan K. (2006). Past, current, and future fire frequencies in Quebec's commercial forests: implications for the cumulative effects of harvesting and fire on age-class structure and natural disturbance-based management. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 2737-2744.
- Bergeron Y., Gauthier S., Kafka V., Lefort P. & Lesieur D. (2001). Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 384-391.
- Blais J.R. (1983). Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 13, 539-547.
- Bond-Lamberty B., Peckham S.D., Ahl D.E. & Gower S.T. (2007). Fire as the dominant driver of central Canadian boreal forest carbon balance. *Nature*, 450, 89-92.
- Borcard D., Gillet F. & Legendre P. (2011). *Numerical Ecology with R*. Springer Verlag, New York, USA.
- Bouget C. & Duelli P. (2004). The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biological Conservation*, 118, 281-299.
- Bradshaw C.J.A., Warkentin I.G. & Sodhi N.S. (2009). Urgent preservation of boreal carbon stocks and biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 541-548.
- Brassard B.W. & Chen H.Y.H. (2006). Stand structural dynamics of North American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25, 115-137.

- Chénier J.V.R. & Philogène B.J.R. (1989a). Evaluation of three trap designs for the capture of conifer-feeding beetles and other forest Coleoptera. *The Canadian Entomologist*, 121, 159-167.
- Cimon-Morin J., Ruel J.-C. & Darveau M. (2010). Short term effects of alternative silvicultural treatments on stand attributes in irregular balsam fir-black spruce stands. *Forest Ecology and Management*, 260, 907-914.
- Clayden S.R., Cameron R.P. & McCarthy J.W. (2011). Perhumid boreal and hemiboreal forests of eastern Canada. In: *Temperate and Boreal Rainforests of the World: Ecology and Conservation* (ed. DellaSala DA). Island Press Washington, D.C., USA, pp. 111-131.
- Cole W.E., Cahill D.B. & Lessard G.D. (1983). *Harvesting strategies for management of mountain pine beetle infestations in lodgepole pine: Preliminary evaluation, East Long Creek Demonstration Area, Shoshone National Forest, Wyoming*. USDA, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station, Research Paper INT-333.
- D'Aoust V., Kneeshaw D. & Bergeron Y. (2004). Characterization of canopy openness before and after a spruce budworm outbreak in the southern boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 339-352.
- Donner B.L. & Running S.W. (1986). Water stress response after thinning *Pinus contorta* stands in Montana. *Forest Science*, 32, 614-625.
- Doucet R., Ruel J.C., Jutras S., Lessard G., Pineau M., Prigent G. & Thiffault N. (2009). *Manuel de foresterie*. 2nd edn. Éditions Multimondes, Québec, Canada.
- Environment Canada (2000). Canadian Climate Normals 1971-2000. In: *National Climate Data and Information Archive* Ottawa, Canada.
- FAO (2006). Global forest resources assessment 2005. In: *FAO Forestry Paper 147* Rome, Italy.
- Fettig C.J., Klepzig K.D., Billings R.F., Munson A.S., Nebeker T.E., Negrón J.F. & Nowak J.T. (2007). The effectiveness of vegetation management practices for prevention and control of bark beetle infestations in coniferous forests of the western and southern United States. *Forest Ecology and Management*, 238, 24-53.
- Franc N. & Götmark F. (2008). Openness in management: Hands-off vs partial cutting in conservation forests, and the response of beetles. *Biological Conservation*, 141, 2310-2321.
- Franklin J.F., Berg D.R., Thornburgh D.A. & Tappeiner J.C. (1997). Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems. In: *Creating a*

Forestry for the 21st Century: The Science of Ecosystem Management (eds. Kohm K & Franklin J). Island Press Washington, D.C., USA, pp. 11-14.

- Fuentealba A. & Bauce É. (2012). Site factors and management influence short-term host resistance to spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clem.), in a species-specific manner. *Pest Management Science*, 68, 245-253.
- Gardiner L.M. (1957). Deterioration of fire-killed pine in Ontario and the causal wood-boring beetles. *The Canadian Entomologist*, 89, 241-263.
- Gosling D.C.L. (1986). Ecology of the Cerambycidae (Coleoptera) of the Huron Mountains in northern Michigan. *Great Lakes Entomologist*, 19, 153-162.
- Gosling D.C.L. & Gosling N.M. (1977). An annotated list of the Cerambycidae of Michigan (Coleoptera). Part II, the subfamilies Lepturinae and Lamiinae. *Great Lakes Entomologist*, 10, 1-37.
- Götmark F., Paltto H., Nordén B. & Götmark E. (2005). Evaluating partial cutting in broadleaved temperate forest under strong experimental control: Short-term effects on herbaceous plants. *Forest Ecology and Management*, 214, 124-141.
- Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D., Anderson N.H., Cline S.P., Aumen N.G., Sedell J.R., Lienkaemper G.W., Cromack Jr K. & Cummins K.W. (2004). Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. In: *Advances in Ecological Research* (ed. Caswell H). Academic Press New York, USA, pp. 59-234.
- Harrington C.A. & Reukema D.L. (1983). Initial shock and long-term stand development following thinning in a douglas-fir plantation. *Forest Science*, 29, 33-46.
- Hartmann H., Wirth C., Messier C. & Berninger F. (2008). Effects of above- and belowground partial harvest disturbance on growth and water status of residual sugar maple. *Tree Physiology*, 28, 1851-1862.
- Harvey B.D., Leduc A., Gauthier S. & Bergeron Y. (2002). Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 155, 369-385.
- Horák J., Chumanová E.V.A. & Hilszczański J. (2012). Saproxylic beetle thrives on the openness in management: a case study on the ecological requirements of *Cucujus cinnaberinus* from Central Europe. *Insect Conservation and Diversity*, 5, 403-413.
- Huhta V., Karppinen E., Nurminen M. & Valpas A. (1967). Effect of silvicultural practices upon arthropod, annelid and nematode populations in coniferous forest soil. *Annales Zoologici Fennici*, 4, 87-145.

- Hunter Jr M.L. (1993). Natural fire regimes as spatial models for managing boreal forests. *Biological Conservation*, 65, 115-120.
- Jactel H., Nicoll B.C., Branco M., Gonzalez-Olabarria J.R., Grodzki W., Långström B., Moreira F., Netherer S., Orazio C., Piou D., Santos H., Schelhaas M.J., Tojic K. & Vodde F. (2009). The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Annals of Forest Science*, 66, 701.
- Janssen P., Hébert C. & Fortin D. (2011). Biodiversity conservation in old-growth boreal forest: black spruce and balsam fir snags harbour distinct assemblages of saproxylic beetles. *Biodiversity and Conservation*, 20, 2917-2932.
- Jonsell M., Hansson J. & Wedmo L. (2007). Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden – Comparisons between tree species and diameters. *Biological Conservation*, 138, 89-99.
- Kellomäki S. (2000). Forests of the boreal region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, 132, 63-71.
- Kessler W.B., Salwasser H., Cartwright Jr C.W. & Caplan J.A. (1992). New perspectives for sustainable natural resources management. *Ecological Applications*, 2, 221-225.
- Klenner W. & Sullivan T.P. (2009). Partial and clearcut harvesting of dry Douglas-fir forests: Implications for small mammal communities. *Forest Ecology and Management*, 257, 1078-1086.
- Kozłowski T.T. (1999). Soil compaction and growth of woody plants. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 14, 596-619.
- Langor D.W., Hammond H.E.J., Spence J.R., Jacobs J. & Cobb T.P. (2008). Saproxylic insect assemblages in Canadian forests: diversity, ecology, and conservation. *The Canadian Entomologist*, 140, 453-474.
- Leblanc M. (2000). La sapinière vierge de la Forêt Montmorency et de sa région : une forêt boréale distincte. In: *Mémoire de recherche forestière no. 136, Département des sciences du bois et de la forêt, Faculté de foresterie et de géomatique, Université Laval*. Université Laval Québec, Canada, p. 92.
- Légaré J.P., Hébert C. & Ruel J.C. (2011). Alternative silvicultural practices in irregular boreal forests: Response of beetle assemblages. *Silva Fennica*, 45, 937-956.
- Legendre P. & Gallagher E. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271-280.
- Legendre P. & Legendre L. (1998). *Numerical Ecology*. Elsevier Science, Amsterdam, The Netherlands.

- Lindhe A., Lindelöw Å. & Åsenblad N. (2005). Saproxylic beetles in standing dead wood density in relation to substrate sun-exposure and diameter. *Biodiversity and Conservation*, 14, 3033-3053.
- Linsley E.G. (1959). Ecology of Cerambycidae. *Annual Review of Entomology*, 4, 99-138.
- Martikainen P. (2001). Conservation of threatened saproxylic beetles: significance of retained aspen *Populus tremula* on clearcut areas. *Ecological Bulletins*, 49, 205-218.
- Martikainen P., Siitonen J., Punttila P., Kaila L. & Rauh J. (2000). Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation*, 94, 199-209.
- McGregor M.D., Amman G.D., Schmitz R.F. & Oakes R.D. (1987). Partial cutting lodgepole pine stands to reduce losses to the mountain pine beetle. *Canadian Journal of Forest Research*, 17, 1234-1239.
- Payette S. (1992). Fire as a controlling process in the North American boreal forest. In: *A Systems Analysis of the Global Boreal Forest* (eds. Shugart HH, Leemans R & Bonan GB). Cambridge University Press Cambridge, UK, pp. 144-169.
- Peres-Neto P.R., Legendre P., Dray S. & Borcard D. (2006). Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87, 2614-2625.
- Potapov P., Yaroshenko A., Turubanova S., Dubinin M., Laestadius L., Thies C., Aksenov D., Egorov A., Yesipova Y. & Glushkov I. (2008b). Mapping the world's intact forest landscapes by remote sensing. *Ecology and Society*, 13, 51.
- Prévost M. & Pothier D. (2003). Partial cuts in a trembling aspen – conifer stand: effects on microenvironmental conditions and regeneration dynamics. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 1-15.
- Raffa K.F. & Berryman A.A. (1980). Flight responses and host selection by bark beetles. In: *Dispersal of forest insects: evaluation, theory and management implications*. Proceedings of the 2nd IUFRO Conference. Cooperative Extension Service, Washington State University, Pullman. USA, pp. 213-233.
- Rasband W. (2012). ImageJ, v1.44o. In: National Institutes of Health, Bethesda, USA.
- Saint-Germain M., Drapeau P. & Hébert C. (2004). Comparison of Coleoptera assemblages from a recently burned and unburned black spruce forests of northeastern North America. *Biological Conservation*, 118, 583-592.
- Saucier J.-P., Robitaille A., Grondin P., Bergeron J.-F. & Gosselin J. (2011). Les régions écologiques du Québec méridional (4e version). Carte à l'échelle de 1/1 250 000. In: Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Québec, Canada.

- Schmiegelow F.K.A., Stepnisky D.P., Stambaugh C.A. & Koivula M. (2006). Reconciling salvage logging of boreal forests with a natural-disturbance management model. *Conservation Biology*, 20, 971-983.
- Siitonen J. (1994). Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods. *Annales Zoologici Fennici*, 31, 89-95.
- Siitonen J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 49, 11-41.
- Similä M., Kouki J., Martikainen P. & Uotila A. (2002). Conservation of beetles in boreal pine forests: the effects of forest age and naturalness on species assemblages. *Biological Conservation*, 106, 19-27.
- Smith D.M., Larson B.C., Kelty M.J. & Ashton P.M.S. (1996). *The Practice of Silviculture: Applied Forest Ecology*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Smith G.D., Carroll A.L. & Lindgren B.S. (2009). Life history of a secondary bark beetle, *Pseudips mexicanus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), in lodgepole pine in British Columbia. *The Canadian Entomologist*, 141, 56-69.
- Soja A.J., Tchebakova N.M., French N.H.F., Flannigan M.D., Shugart H.H., Stocks B.J., Sukhinin A.I., Parfenova E.I., Chapin III F.S. & Stackhouse Jr P.W. (2007). Climate-induced boreal forest change: Predictions versus current observations. *Global and Planetary Change*, 56, 274-296.
- Speight M.C.D. (1989). *Les invertébrés saproxyliques et leur protection*. Les Éditions du Conseil de l'Europe, Strasbourg, France.
- Spence J.R. (2001). The new boreal forestry: adjusting timber management to accommodate biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 591-593.
- Staebler G.R. (1956). Evidence of shock following thinning of young Douglas-fir. *Journal of Forestry*, 54, 339.
- Starzyk J.R. (1996). Bionomics, ecology and economic importance of the fir weevil, *Pissodes piceae* (III.) (Col., Curculionidae) in mountain forests. *Journal of applied entomology*, 120, 65-75.
- Sutherland W.J. (2002). Conservation biology: Openness in management. *Nature*, 418, 834-835.
- Sverdrup-Thygeson A. & Ims R.A. (2002). The effect of forest clearcutting in Norway on the community of saproxylic beetles on aspen. *Biological Conservation*, 106, 347-357.
- Thorpe H.C. & Thomas S.C. (2007). Partial harvesting in the Canadian boreal: Success will depend on stand dynamic responses. *The Forestry Chronicle*, 83, 319-325.

- Trapp S. & Croteau R. (2001). Defensive resin biosynthesis in conifers. *Annual Review of Plant Biology*, 52, 689-724.
- Ulanova N.G. (2000). The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management*, 135, 155-167.
- UN (2000). Forest resources of Europe, CIS, North America, Australia, Japan and New Zealand (industrialized temperate/boreal countries). UN-ECE/FAO Contribution to the Global Forest Resources Assessment 2000. (ECE/TIM/SP/17). In: *Geneva Timber and Forest Study Papers, No. 17*, pp. 1-445.
- Vance C.C., Kirby K.R., Malcolm J.R. & Smith S.M. (2003). Community composition of longhorned beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in the canopy and understorey of sugar maple and white pine stands in South-Central Ontario. *Environmental Entomology*, 32, 1066-1074.
- Vodka S., Konvicka M. & Cizek L. (2009). Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation*, 13, 553-562.
- Warkentin I.G. & Bradshaw C.J.A. (2012). A tropical perspective on conserving the boreal 'lung of the planet'. *Biological Conservation*, 151, 50-52.
- Wermelinger B., Fluckiger P.F., Obrist M.K. & Duelli P. (2007). Horizontal and vertical distribution of saproxylic beetles (Col., Buprestidae, Cerambycidae, Scolytinae) across sections of forest edges. *Journal of Applied Entomology*, 131, 104-114.
- Wilson D.A. (1971). Notes and Observations on Lepturini in New England (Coleoptera: Cerambycidae). *The Coleopterists Bulletin*, 25, 59-62.
- Wood D.L. (1982). The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Annual Review of Entomology*, 27, 411-446.

Tables

Table 2.1. Number of cerambycid and scolytid species captured in the 120 window traps installed at the Montmorency Forest’s experimental site among three silvicultural treatments (0, 25 and 40% PC) in the summer of 2010, from June 1 to August 25. Species marked in bold represented more than 1% of total capture (all stands and treatments considered).

Family	Genus	Species	Authority	Silvicultural Treatment			Total	% of total capture
				Uncut (control)	25%PC	40%PC		
Cerambycidae	<i>Acmaeops</i>	<i>p. proteus</i>	(Kirby)	0	13	33	46	7.52
	<i>Anastrangalia</i>	<i>sanguinea</i>	(LeConte)	0	0	1	1	0.16
	<i>Aseum</i>	<i>striatum</i>	(Linnaeus)	0	50	54	104	16.99
	<i>Clytus</i>	<i>ruricola</i>	(Olivier)	0	2	6	8	1.31
	<i>Lepturobosca</i>	<i>chrysocoma</i>	(Kirby)	0	0	1	1	0.16
	<i>Evodinus</i>	<i>m. monticola</i>	(Randall)	59	24	25	108	17.65
	<i>Grammoptera</i>	<i>subargentata</i>	(Kirby)	0	0	1	1	0.16
	<i>Judolia</i>	<i>m. montivagans</i>	(Couper)	0	1	1	2	0.33
	<i>Monochamus</i>	<i>s. scutellatus</i>	(Say)	0	5	20	25	4.08
	<i>Rhagium</i>	<i>inquisitor</i>	(Linnaeus)	0	96	199	295	48.20
	<i>Tetropium</i>	<i>cinnamopterum</i>	Kirby	0	7	3	10	1.63
	<i>Trachysida</i>	<i>mutabilis</i>	(Newman)	0	2	2	4	0.65
	<i>Xestoleptura</i>	<i>tibialis</i>	(LeConte)	0	0	3	3	0.49
	<i>Xylotrechus</i>	<i>undulatus</i>	(Say)	0	0	4	4	0.65
			Total	59	200	353	612	100
	Curculionidae	<i>Conophthorus</i>	<i>sp.</i>		0	1	0	1
(Scolytinae)	<i>Corthylus</i>	<i>punctatissimus</i>	Zimmerman	1	0	0	1	0.04
	<i>Crypturgus</i>	<i>borealis</i>	Swaine	0	1	0	1	0.04
	<i>Crypturgus</i>	<i>pusillus</i>	(Gyllenhal)	0	0	1	1	0.04
	<i>Cryphalus</i>	<i>ruficollis</i>	Hopkins	0	1	1	2	0.07
	<i>Dendroctonus</i>	<i>rufipennis</i>	(Kirby)	3	15	8	26	0.97
	<i>Dryocoetes</i>	<i>affaber</i>	(Mannerheim)	2	22	26	50	1.87
	<i>Dryocoetes</i>	<i>autographus</i>	(Ratzeburg)	102	251	173	526	19.68
	<i>Dryocoetes</i>	<i>betulae</i>	Hopkins	53	103	116	272	10.18
	<i>Gnathotrichus</i>	<i>materiarius</i>	(Fitch)	0	14	19	33	1.23
	<i>Hylastes</i>	<i>porculus</i>	Erichson	0	1	0	1	0.04
	<i>Ips</i>	<i>perroti</i>	Swaine	0	0	1	1	0.04
	<i>Ips</i>	<i>perturbatus</i>	(Eichhoff)	0	1	0	1	0.04
	<i>Ips</i>	<i>pini</i>	(Say)	0	1	6	7	0.26
	<i>Monarthrum</i>	<i>mali</i>	(Fitch)	0	1	1	2	0.07
	<i>Orthotomicus</i>	<i>caelatus</i>	(Eichhoff)	0	3	9	12	0.45
	<i>Pityophthorus</i>	<i>sp.</i>		0	1	1	2	0.07
	<i>Pityokteines</i>	<i>sparsus</i>	(LeConte)	2	2	3	7	0.26
	<i>Polygraphus</i>	<i>rufipennis</i>	(Kirby)	21	70	56	147	5.50
	<i>Procryphalus</i>	<i>utahensis</i>	Hopkins	1	0	0	1	0.04
	<i>Scierus</i>	<i>annectans</i>	LeConte	3	2	3	8	0.30
	<i>Trypodendron</i>	<i>betulae</i>	Swaine	3	5	2	10	0.37
	<i>Trypodendron</i>	<i>lineatum</i>	(Olivier)	180	788	587	1555	58.17
	<i>Xylechinus</i>	<i>americanus</i>	Blackman	1	1	0	2	0.07
	<i>Xyleborus</i>	<i>sayi</i>	(Hopkins)	1	2	1	4	0.15
			Total	373	1286	1014	2673	100

Table 2.2. Results from the hierarchical analysis of variance comparing the abundance and species richness of Scolytinae and Cerambycidae for three silvicultural treatments (0, 25 and 40% PC). Data are presented as means (\pm S.E.) of the 40 trapping devices within each treatment. Post-hoc comparisons differentiating treatments were done using the Tukey HSD test ($\alpha < 0.05$); means followed by the same letter are not significantly different.

	Silvicultural treatment			Nested ANOVA		
	Uncut (Control)	25% partial cut	40% partial cut	Df	F-value	P-value
Scolytinae abundance	9.33 \pm 1.37 ^b	32.18 \pm 7.33 ^a	25.38 \pm 2.58 ^a	2,9	6.51	0.0178
Scolytinae species richness	3.05 \pm 0.19 ^b	4.70 \pm 0.25 ^a	4.88 \pm 0.27 ^a	2,9	8.38	0.0088
Cerambycidae abundance	1.50 \pm 0.33 ^b	5.00 \pm 0.67 ^{ab}	8.83 \pm 1.44 ^a	2,9	6.21	0.0202
				Kruskal-Wallis rank sum test		
				Df	χ^2 value	P-value
Cerambycidae species richness	0.60 \pm 0.09 ^b	2.28 \pm 0.16 ^a	3.03 \pm 0.28 ^a	2	58.55	< 0.0001

Table 2.3. Results from statistical analyses testing for differences in environmental and abiotic variables among three silvicultural treatments (0, 25 and 40% PC). Data are presented as means (\pm S.E.) from the four plots within each treatment. Post-hoc comparisons differentiating treatments were done using the Tukey HSD test ($\alpha < 0.05$); means followed by the same letter are not significantly different. Temperature-related factors are expressed in Celsius ($^{\circ}\text{C}$); basal areas and tree injuries are in cm^2 .

Environmental variable	Silvicultural Treatment			ANOVA		
	Uncut (Control)	25% PC	40% PC	Df	F-value	P-value
% Canopy openness *	15.31 \pm 0.61 ^a	29.06 \pm 1.05 ^b	35.99 \pm 1.06 ^c	2,117	150.8	< 0.0001
Temperature variation	8.97 \pm 0.27 ^a	9.39 \pm 0.26 ^{a,b}	10.64 \pm 0.52 ^b	2,9	5.2665	0.0306
Maximum temperature	18.91 \pm 0.07	19.06 \pm 0.67	20.17 \pm 0.28	2,9	2.5962	0.1288
ABBA tree basal area	11204 \pm 3238	9618 \pm 2163	7689 \pm 890	2,9	0.5824	0.5783
PIGL tree basal area	748 \pm 403	1807 \pm 1066	1776 \pm 917	2,9	0.5087	0.6176
ABBA sapling basal area *	647 \pm 405	158 \pm 71	209 \pm 54	2,9	1.0599	0.3861
BEPA sapling basal area ‡	267 \pm 152	26 \pm 23	46 \pm 17	2,9	3.7545	0.0652
Total sapling basal area *	1027 \pm 643	185 \pm 95	267 \pm 44	2,9	3.0087	0.0999
Tree injuries ‡	56 \pm 48 ^a	2158 \pm 616 ^b	1911 \pm 651 ^b	2,9	12.915	0.0023
				Kruskal-Wallis rank sum test		
Environmental variable				Df	χ^2 value	P-value
BEPA tree basal area	1292 \pm 530	3016 \pm 1545	625 \pm 282	2	1.8846	0.3897
Total tree basal area	15127 \pm 2279	14483 \pm 478	10894 \pm 558	2	4.3077	0.116
Resin drips	46 \pm 5.07	56.5 \pm 5.66	64.25 \pm 15.59	2	1.2447	0.5367

* log transformed

‡ square root transformed

ABBA: *Abies balsamea* (L.) Mill.

PIGL: *Picea glauca* (Moench) Voss.

BEPA: *Betula papyrifera* Marsh.

Table 2.4. Abundance and species richness of the Scolytinae and Cerambycidae sampled in different areas within PC stands (25 and 40%) and percentage of canopy openness in the same areas. Data are presented as means (\pm S.E.). Open area includes two traps placed in the middle of a skid trail. Semi-shaded area includes four traps, one at the boundaries of each side of a skid trail and two at the beginning of the side of the selective tree-felling zone. Shaded area includes four traps in the selective tree-felling zone. These locations combine traps from 25 and 40% PC stands. Post-hoc comparisons differentiating treatments were done using the Tukey HSD test ($\alpha < 0.05$); means followed by the same letter are not significantly different. Results from control stands (10 traps/stand) (see Fig. 2) are shown for comparison purposes only and were not part of the analysis.

	Trap location				ANOVA		
	Opened (25 + 40 %PC)	Shaded (25 + 40 %PC)	Closed (25 + 40 %PC)	Control [§]	Df	F-value	P-value
Abundance							
Scolytinae	54.38 \pm 16.99 ^a	26.13 \pm 4.89 ^b ¹	18.56 \pm 1.85 ^b	9.33 \pm 3.68	2,21	6.51	0.0063
Cerambycidae	11.06 \pm 2.64	6.25 \pm 1.39	5.50 \pm 2.09	1.48 \pm 0.65	2,21	2.62	0.0965
Combined	65.44 \pm 17.27 ^a	32.38 \pm 5.028 ^b	24.063 \pm 1.99 ^b	10.80 \pm 4.28	2,21	7.37	0.0038
Species richness							
Scolytinae	4.00 \pm 0.25 ^a	1.94 \pm 0.18 ^b	1.88 \pm 0.14 ^b	0.78 \pm 0.15	2,21	37.98	< 0.0001
Cerambycidae	2.50 \pm 0.27 ^a	1.28 \pm 0.057 ^b	1.28 \pm 0.20 ^b	1.00 \pm 0.00	2,21	12.18	< 0.001
Combined	6.50 \pm 0.45 ^a	3.22 \pm 0.21 ^b	3.16 \pm 0.29 ^b	0.88 \pm 0.15	2,21	32.70	< 0.0001
					----- Kruskal-Wallis rank sum test		
					Df	χ^2 value	P-value
% Canopy openness	35.50 \pm 1.60 ^a	35.27 \pm 1.24 ^a	28.31 \pm 1.17 ^b	15.32 \pm 0.62	2	16.4984	< 0.001

[§] Not included in the analysis; for comparison only.

¹ Significantly different from “closed” locations with $\alpha < 0.1$.

Figures

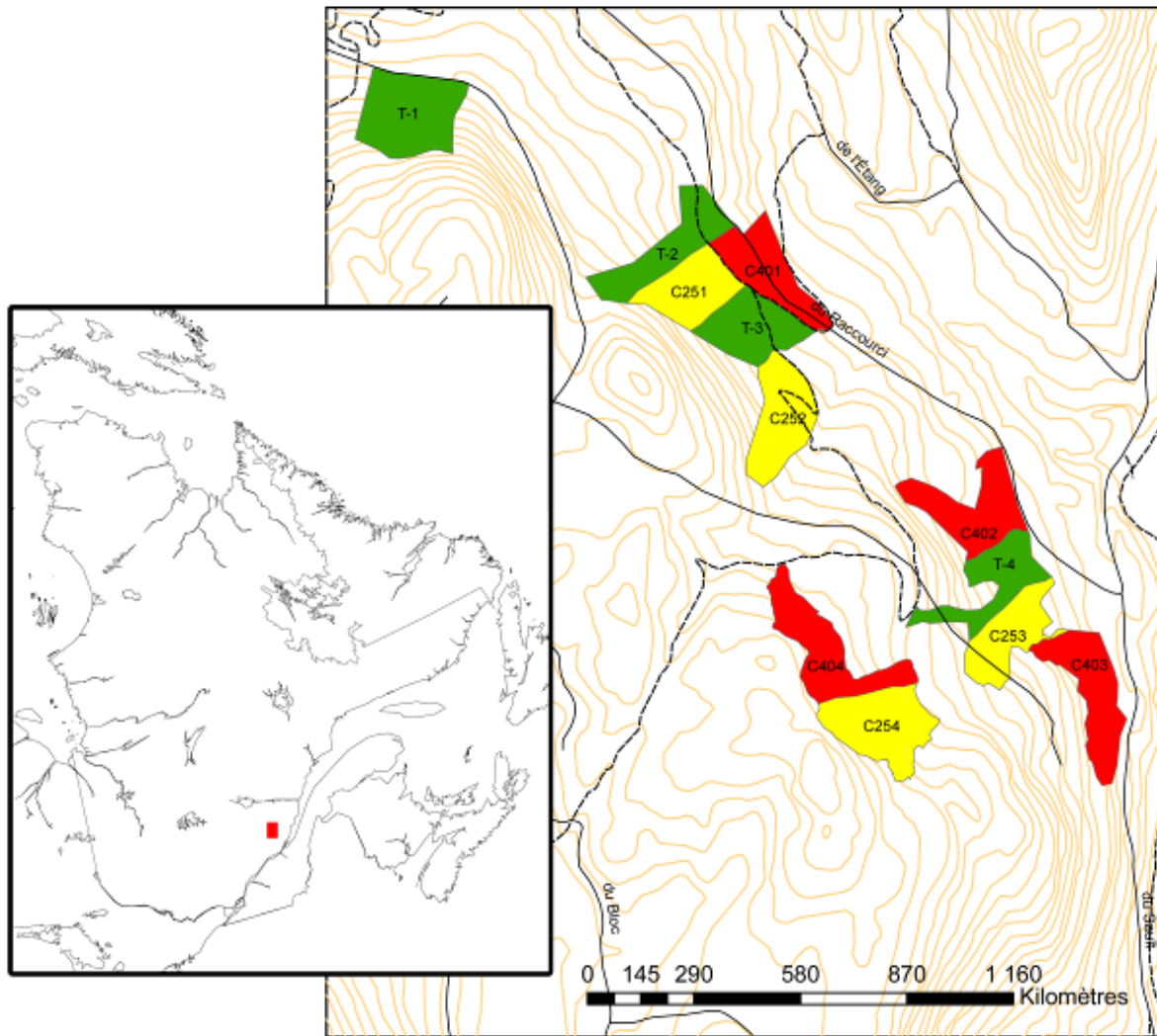


Fig. 2.1: Study area and location of the 12 sampling stands within the Forêt Montmorency, an experimental forest in the balsam fir – white birch bioclimatic domain from the province of Québec, Canada. The colors represent each stand’s treatment (control stands: green; 25%PC: yellow; 40%PC: red).

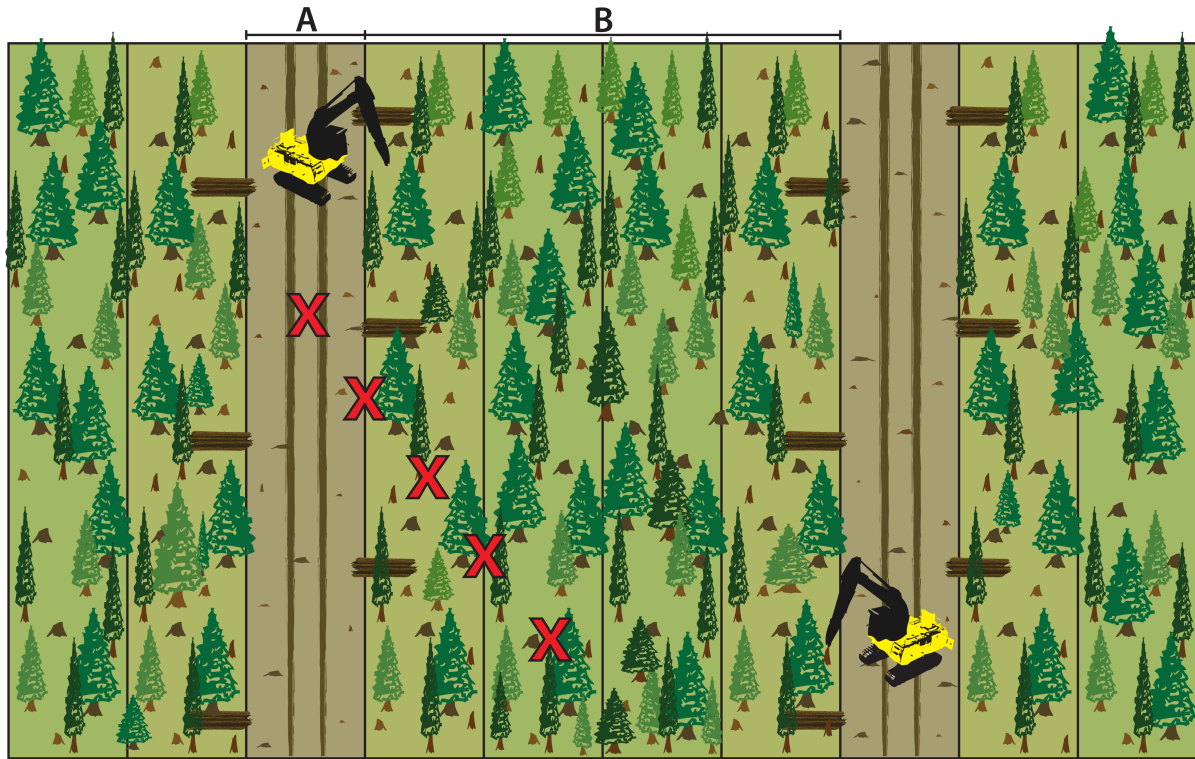


Fig. 2.2: Partial cut schematization with insect trap locations within a treated stand. Partial cut stands include 3.3-m-wide skid trails (A), used by forest machinery to circulate through the stands and in which all trees are cut. Between each skid trails are the selective tree felling zones (B) of about 23.1-m-wide, where a proportion of trees is taken down to fulfill requirements of PC treatments (25 or 40%). Typical positions of the window traps are represented by red X and are scattered in the stands as follow: two traps were placed in the middle of a skid trail, two traps at the boundaries of each side of a skid trail, and six traps placed at three different distances further in the selective tree felling zone. This layout allowed the sampling effort to be shared between open, semi-shaded and shaded canopy areas within treated stands. Traps in control stands were scattered randomly.

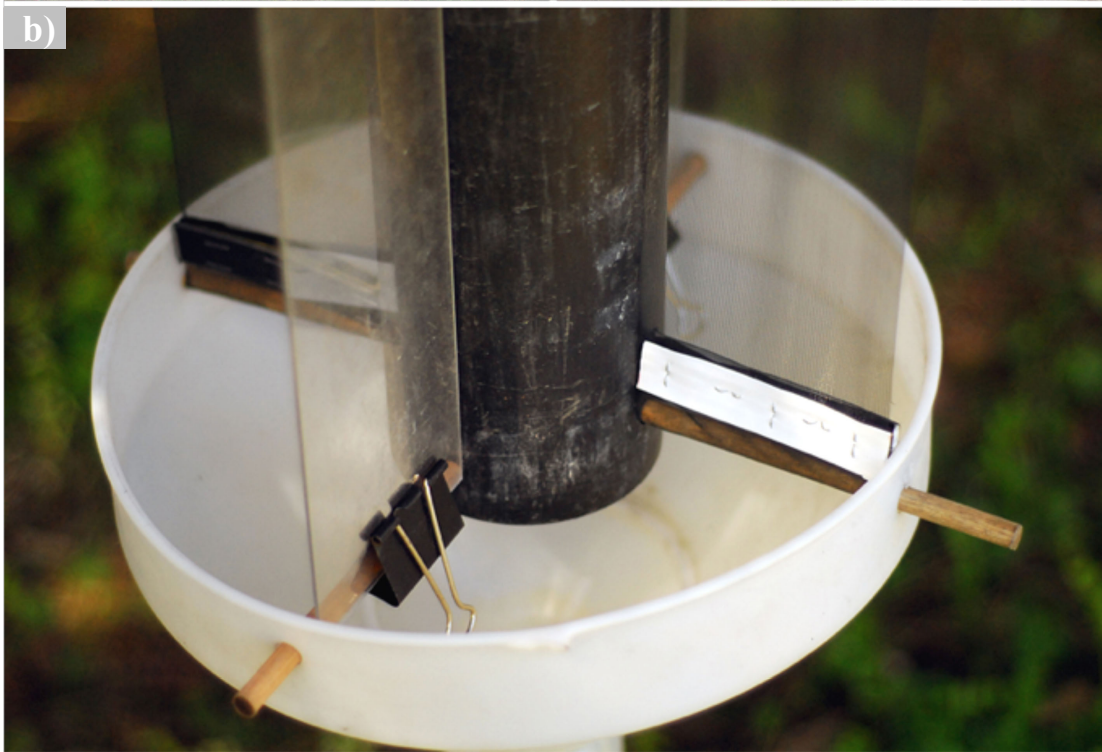


Fig. 2.3: Modified window trap used in the study: (A) global view of the sampling device in the center of a skid trail and (B) bottom section with the Plexiglas panes and netted ones, placed each side of the central black cylinder.

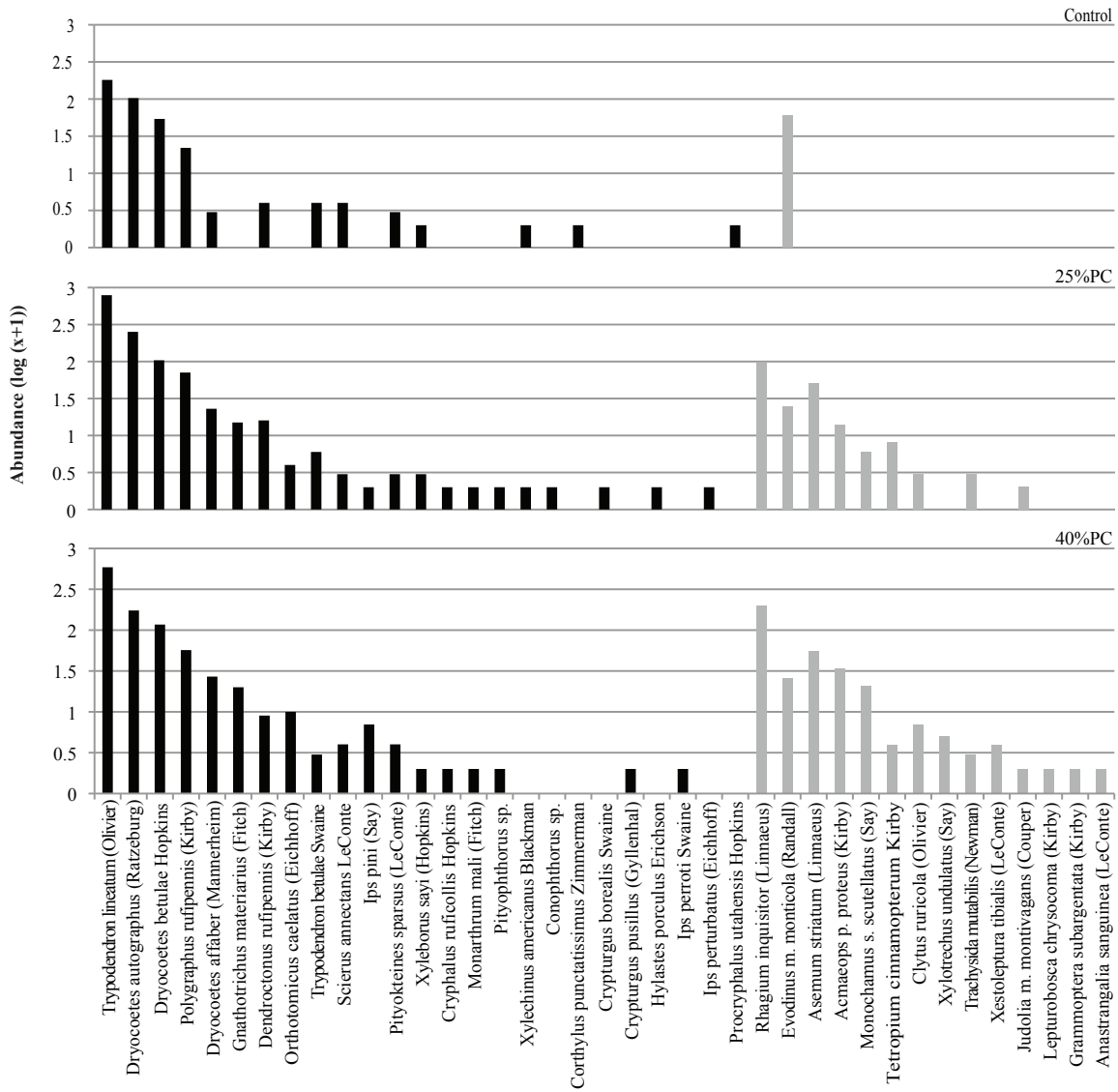


Fig. 2.4: Species rank abundance plots for scolytids on the left (in black) and cerambycids on the right (in grey) in each treatment (0, 25 and 40 percent partial cut). Abundances are log-transformed ($\log(x+1)$).

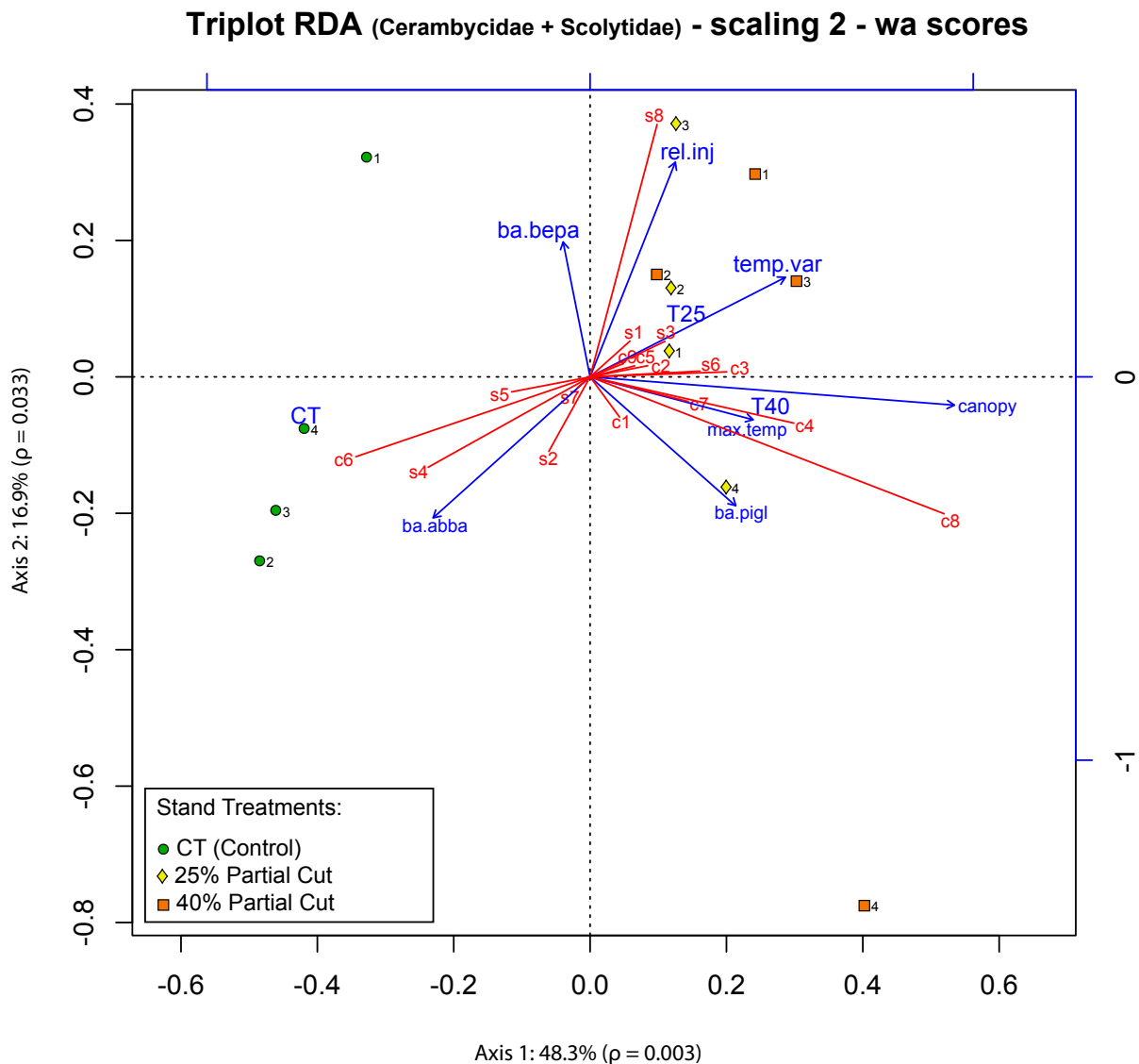


Fig. 2.5: RDA triplot of the Hellinger-transformed abundance data constrained by environment variables (scaling 2) for scolytids and cerambycids combined. Species symbol signification are as follow: s1: scolytid singletons and doubletons combined; s2: scolytids with relative abundance < 1% of total scolytid abundance; s3: *Dryocoetes affaber* (Mannerheim); s4: *Dryocoetes autographus* (Ratzeburg); s5: *Dryocoetes betulae* Hopkins; s6: *Gnathotrichus materiarius* (Fitch); s7: *Polygraphus rufipennis* (Kirby); s8: *Trypodendron lineatum* (Olivier); c1: cerambycid singletons and doubletons combined; c2: cerambycids with relative abundance < 1% of total cerambycid abundance; c3: *Acmaeops p. proteus* (Kirby); c4: *Aseum striatum* (Linnaeus); c5: *Clytus ruricola* (Olivier); c6: *Evodinus m. monticola* (Randall); c7: *Monochamus s. scutellatus* (Say); c8: *Rhagium inquisitor* (Linnaeus); c9: *Tetropium cinnamopterum* Kirby.

Contribution de l'auteur et des co-auteurs

Étant le premier auteur de l'article du chapitre suivant (Chapitre 3 : *Early colonization of standing dead trees by scolytid and cerambycid beetles following partial cutting*), j'ai été responsable de la conception et du développement des idées pour le protocole expérimental, du déploiement et de l'installation des différents pièges et autres appareils nécessaires aux récoltes de données sur le site de la Forêt Montmorency, de l'acquisition, du tri et de l'identification des spécimens, ainsi que du traitement, de l'analyse et de l'interprétation des données. J'ai par la suite rédigé intégralement le manuscrit.

Les co-auteurs, Dr. Christian Hébert, Dr. Richard Berthiaume et Dr. Jacques Brodeur ont participé à la conception et l'élaboration du projet, ainsi que la mise en place des traitements sylvicoles. Ils m'ont guidé tout au long des différentes étapes du projet de recherche, ont fourni l'apport financier et révisé le manuscrit. Les Dr. Christian Hébert et Dr. Jacques Brodeur, co-directeurs de ce mémoire de Maîtrise, ont contribué de façon cruciale au processus de rédaction du manuscrit.

Chapitre 3 : Early colonization of standing dead trees by scolytid and cerambycid beetles following partial cutting

Mathieu B. Morin^a, Christian Hébert^b, Richard Berthiaume^c, Jacques Brodeur^a

^a Institut de recherche en biologie végétale, Département de sciences biologiques, Université de Montréal, 4101 Sherbrooke Est, Montréal, QC, Canada, H1X 2B2

^b Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre, 1055 du P.E.P.S., P.O. Box 10380, Stn. Sainte-Foy, Québec, QC, G1V 4C7, Canada

^c Département des sciences du bois et de la forêt, Université Laval, 2405 de la Terrasse, Québec, QC, Canada, G1V 0A6

Suggested journals for publication:

Forest Ecology and Management
Canadian Journal of Forest Research
Journal of Applied Entomology
Journal of Economic Entomology
Environmental Entomology

Abstract

Alternative silvicultural practices, such as partial cuts are investigated to complement actual forestry methods of southern boreal forests. Early host-location and colonization by scolytid and cerambycid following 25 and 40% partial cutting in a balsam fir – white birch forest from Québec, Canada was assessed using two complementary sampling methods: trunk window traps and bark dissection of two coniferous (*Abies balsamea* (L.) Mill. and *Picea glauca* (Moench) Voss.) and one deciduous (*Betula papyrifera* Marsh.) tree species. Beetles were more active in treated stands than in control stands without significant difference between the two levels of partial cuts. They were also more active near exposed boles of each tree species. Species composition of scolytid and cerambycid beetles was shown to differ in partially cut stands. Combining distinctive sampling methods allowed us to cover a wider range of beetle activity and detect stand- (trunk window traps) and tree-scales (trunk window traps and bark dissection) host-selection patterns, which were found to differ among species. For example, the ambrosia beetle *Trypodendron lineatum* landed randomly on potential breeding substrates while others (e.g., *Polygraphus rufipennis*) showed more direct attraction behaviors and were found in great numbers in exposed logs of *Picea glauca*. Understanding general trends of host selection patterns for scolytid and cerambycid beetles are important to evaluate forestry impacts in a given environment. The establishment of bark- and wood-boring beetles into treated stands can provide insights on stand vulnerability deriving from partial cuts. It also helps to predict risks concerning the degradation of residual tree value for timber production and thus the economical viability of the silvicultural method within durable forest managements.

Keywords: partial cut, Scolytinae, Cerambycidae, host-selection, random landing, primary attraction, boreal forest, sustainable forest management, natural disturbance event, *Trypodendron lineatum*

Introduction

Succession dynamics of the boreal forest, one of the largest ecosystems of the world, is mostly driven by natural disturbances (Blais 1983; Bergeron *et al.* 2001; Bradshaw *et al.* 2009). In Canada, the southern part of the boreal forest is dominated by balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) and white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss.) which are periodically affected by spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clemens)) outbreaks, and windthrows (Blais 1983; Leblanc 2000). These events increase the structural heterogeneity of the ecosystem at both stand and landscape scales (Ulanova 2000; D'Aoust *et al.* 2004; Bouchard *et al.* 2005).

In recent years, several silvicultural treatments have been developed to implement sustainable management in the boreal forest (Franklin *et al.* 1997; Martikainen 2001; Harvey *et al.* 2002; Franc & Götmark 2008; Légaré *et al.* 2011). Among these, different types of partial cutting have been shown to fulfill several requirements (e.g., Légaré *et al.* 2011) of the ecosystem management approach (Kellomäki 2000) while being also economically viable at both short- (Liu *et al.* 2007) and long-term time scales (Moore *et al.* 2012). Partial cutting (PC hereinafter) is a silvicultural treatment in which 40% or less of the stand's commercial wood basal area is removed (Doucet *et al.* 2009). It aims at maintaining the structural and compositional attributes of mature forests (Harvey *et al.* 2002) while increasing growth rates of residual trees through the reduction of local competition for soil and water resources (Hartmann *et al.* 2008). However, PC can also induce a "thinning shock" (Staebler 1956) characterized by a short-term decrease of tree growth rate (Harrington & Reukema 1983; Bauce 1996). The sudden opening of the canopy reduces tree photosynthetic capacity through wilting of shade-acclimated foliage which then receives increased sun exposure (Donner & Running 1986). Forestry equipment can also contribute to weaken trees through mechanical damages to stems or soil compaction that harms surface roots (Kozłowski 1999; Jactel *et al.* 2009).

It has been shown that phloeophagous and xylophagous insects rapidly respond to habitat management (Similä *et al.* 2002) and disturbances (Raffa & Berryman 1980; Martikainen *et al.* 2000) by exploiting woody debris and weakened trees (Siitonen 2001). Bark- and wood-boring insects, mostly scolytid and cerambycid species, are important in forest ecosystems through their capacity of feeding on woody substrates (Speight 1989;

Siitonen 2001). As they develop under bark and dig galleries into dying and recently dead trees, several species inoculate pathogenic fungi in their hosts, thus accelerating tree death and wood staining (Trapp & Croteau 2001) and as a consequence can substantially reduce stand value for future harvesting. In the previous chapter, we reported greater beetle activity in treated stands shortly after PC, which corresponds to the thinning shock period, where weakened or stressed trees could be more vulnerable to attack by phloeophagous and xylophagous beetles.

For economic incentives in durable forest management, it is important to determine how phloeophagous and xylophagous insects respond to PC and measure their activity in treated stands shortly following partial cuts. Using flight interception traps, we showed that the abundance and species richness of scolytid and cerambycid beetles increased rapidly in treated stands the year following partial cuts, these insects responding mainly to modified abiotic conditions and tree injuries (Chapter 2). It is also important to assess if such an increase in insect abundance/activity results directly in higher tree colonization (i.e., host attacks). Because scolytids and cerambycids have long-range aerial dispersal capacities (Linsley 1959; Nilssen 1984; Raffa *et al.* 1993), specimens captured with passive sampling techniques (such as flight-interception traps used in Chapter 2) cannot be linked directly with habitat use (Wikars *et al.* 2005; Alinvi *et al.* 2007). Consequently, an unknown proportion of captures represents transient insects dispersing to suitable habitats (Wikars *et al.* 2005) thus clouding observed host-use patterns. Host-selection processes of saproxylic beetles are not well understood, however Saint-Germain *et al.* (2006) showed that they are primarily attracted by host volatiles at larger scales, but select suitable hosts in a random landing approach at smaller tree-scales.

In the present study, we designed a sampling scheme to examine the selection and colonization of host trees in balsam fir stands treated with two levels (25 and 40%) of partial cutting. These patterns were then compared with results gathered in uncut stands to determine if partial cuts increase or not phloeophagous and xylophagous beetle colonization. We used trunk window traps (TWT) on exposed freshly cut boles of three different tree species (i.e. balsam fir, white spruce, white birch) to estimate host selection, and bole debarking and dissection to measure host colonization by scolytid and cerambycid beetles the year following

PC. Subsequently, we determined the extent to which the observed patterns were correlated with those obtained from flight interception traps (Chapter 2).

Materials & Methods

Study area

The study was conducted at Forêt Montmorency (47°19' N, 71°09' W), an experimental forest owned and managed by Laval University and located approximately at 70 km north of Québec City (Québec, Canada) with an average elevation of 750 m. Covering 6 665 ha, the forest belongs to the balsam fir – white birch bioclimatic domain, within the continuous boreal forest sub-zone (Doucet *et al.* 2009; Saucier *et al.* 2011). The region is considered one of the most humid of eastern Canada with annual precipitations averaging 1588 mm, 40% falling as snow and with annual air temperature averaging 0.3°C (Environment Canada 2000). The climate is described as boreal perhumid (Clayden *et al.* 2011). Vegetation inventory carried out in our experimental stands (see Chapter 2) showed that local tree species mainly consist of balsam fir (70.4% of basal area), white spruce (10.7%) and a few deciduous species mostly white birch (*Betula papyrifera* Marsh.) (12.2%), American mountain ash (*Sorbus americana* Marsh.) (4.7%) and trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) (2%). Further stand's environmental and abiotic description after PC can be found in Chapter 2.

Silvicultural treatments and experimental design

The study was carried out in twelve experimental balsam fir stands of about 70 years old, each covering 3 to 4 ha. Stand delimitation was completed during summer 2009 (see Chapter 2, Fig. 2.1) while ensuring similar tree composition and size classes. Two treatments (25 and 40% partial cutting) and a control (no harvest) were replicated four times following a completely randomized plot design, apart for avoiding placement of identical silvicultural treatment in adjacent plots. The whole harvesting operation took place in October 2009, when insect activity was over due to low temperatures.

Partially cut stands contained skid trails of 3.3-m wide to allow forest machines to operate, and these skid trails were managed at each 23.1 m across the stands (see Chapter 2, Fig. 2.2). All trees were felled down within trails, representing nearly 12.5% of stand basal

area. Selective tree felling was also done on each side of the skid trails to reach the objectives of removing 25% and 40% of the basal area to implement treatments. This represented an additional 12.5% and 27.5% of the remaining basal area, respectively. Typically, this represented 1 out of 10 trees for the 25% treatment and 1 out of 4 trees for the 40% treatment.

Insect sampling and identification

Insects were sampled on recently cut boles using two complementary techniques (Saint-Germain *et al.* 2006): trunk window traps (Kaila 1993; Grove 2000) and bole debarking and dissection (Saint-Germain *et al.* 2007) following the exposure period. We examined host tree selection and colonization by scolytid and cerambycid beetles on the three main species from the study area: balsam fir, white spruce and white birch. Live trees were cut in a nearby uncut stand and because diameter of host trees or logs has been associated with greater saproxylic insect occurrences (abundance and species richness) (Grove 2002 and references therein) we selected specimens with a diameter at breast height (DBH) varying between 15 and 20 cm. However, despite our efforts to standardize log diameter, they were significantly different between tree species (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 7.90$; $p = 0.01923$). Using pairwise Wilcoxon rank sum tests with ‘Holm’ corrections for multiple testing, we found that white birch logs were smaller than white spruce logs ($p = 0.032$) and marginally smaller than balsam fir logs ($p = 0.07$). This difference has minor effects, as white birch logs played a negligible role in early species distribution (see below). Otherwise, mean log diameter did not vary significantly across treatments (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 1.38$; $p = 0.501$). Two 2-m long boles were cut from each chosen tree and exposed vertically in each stand to simulate moribund or recently dead trees. Each sampling unit consisted of three boles (one of each tree species) fixed on a structure built on site and where the position of each bole was randomly assigned. Because of their weight, boles were screwed to a wooden stake previously set in the ground, and fixed together by a screwed wooden plank aligned across their upper end (see Fig 3.1a). This structure was strengthened with ropes attached to the nearest trees. Two sets of three boles were placed randomly in the selective tree felling zones of each treated stand and randomly in control stand. They were installed near the center of each stand, at least at 20 m from stand boundaries to reduce any edge effect. Within each stand, the two sets of boles were distant by a minimum of 20 m. In total, 72 boles were used (2 sets of 3 boles \times 12 stands), 24 per tree

species. Boles were exposed for nine weeks from June 8 to August 16, 2010, before being taken out of forest stands, transferred and stored rapidly to a field insectarium at the Laurentian Forestry Centre (LFC) to prevent further insect colonization until debarking dissection.

Trunk window traps were made of a rectangular acrylic glass pane (15 × 40 cm), fixed perpendicularly to the bole at breast height (Fig 3.1b). After hitting the panel, insects fell through a funnel (also fixed to the bole) and into a 500-ml collecting jar equipped with an overflow netted hole on its upper half. The jars contained 150 ml of a mixed solution of 40% ethyl alcohol as killing and preservative agent in which 5% of vinegar (acetic acid) was added to maintain insect's flexibility. Three traps were installed per stand, one per tree species from one of the two sets of boles, for a total of 36 traps distributed across the experimental area. Traps were emptied every two weeks throughout summer, samples were cleaned into the lab, transferred into 70% ethanol and stored at 4°C.

While common sampling methods, such as window traps and Lindgren funnel traps, cannot alone provide direct evidence of host used by sampled specimens (Wikars *et al.* 2005; Saint-Germain *et al.* 2006), wood and bark dissection is a relatively new and reliable method to study host tree colonization by insects (Saint-Germain *et al.* 2007; Webb *et al.* 2008; Nappi *et al.* 2010). Bole debarking and dissection is a fastidious process and given the large number and size of boles we used, sub-sampling was necessary. We thus considered only one of the two sets of three boles, the set without TWT fixed on it, totalizing 36 boles, 12 of each tree species to dissect. Two out of five assigned 20-cm sections from the upper 1-m part of each bole were randomly selected for dissection. By restraining our analysis to the upper part we excluded most insects that would have colonized the boles from the ground. Bark dissection was performed first by breaking or peeling the outer layers of the bark. Further peeling was made with a cutter to reach all larvae, pupae and adults. When no bark was left on the bole, the wood's surface was carefully examined to locate any hole leading to specimens that would have bored further in the bole. If any, the wood was broken down into smaller pieces until the insect could be collected. All individuals were put into 70% ethanol and stored at 4°C until sorting.

Cerambycid and scolytid beetles were sorted and identified at the species level using Yanega (1996) and Lingafelter (2007) for adult Cerambycidae and Bright (1976) for adult

Scolytinae. Larvae from bole debarking and dissection were identified at the family (cerambycids) or sub-family level (scolytids) following Arnett *et al.* (2002). Trunk window trap identifications were confirmed by G. Pelletier from the Laurentian Forestry Centre (Natural Resources Canada, Québec, Canada).

Statistical analyses

All samples from each TWT were pooled for the whole season and a factorial ANOVA was used to compare scolytid and cerambycid beetle abundance and species richness among PC treatments and tree species. Interactions between treatments and tree species were also computed. Following significant differences between PC treatments or tree species, post-hoc comparisons were done using Tukey's HSD. Model residuals were tested for normality and heteroskedasticity using Shapiro-Wilk and Breusch-Pagan tests, respectively. The Durbin-Watson test was performed to detect autocorrelation within residues of the model. If failing to meet these assumptions, even following data transformations, nonparametric Kruskal-Wallis tests were conducted to detect differences between PC treatments or tree species, followed by pairwise Wilcoxon rank sum tests with 'holm' corrections for multiple pairs testing. One-way ANOVAs were conducted to detect differences within environmental data between PC treatments. Analysis assumptions were tested as previously described, as well as post-hoc comparisons (Tukey HSD). When non-normally distributed, data were analyzed with Kruskal-Wallis test.

Permutational multivariate analyses of variance using Bray-Curtis distance matrices (PERMANOVA) were computed to test if PC treatments (stand-scale) or tree species of boles (tree-scale) affect beetle composition (TWT) or life classes' composition (bole debarking and dissection), representing variation of diversity (scolytids and cerambycids combined) among habitats. We also used permutational analyses of multivariate dispersions (PERMDISP) to compare within group dispersion (within the PC treatments or the tree species). This complementary procedure was accomplished in order to determine whether these differences between groups were attributable to either dissimilarity among groups (such as between the three treatments) or dissimilarity in within-group dispersion (Azeria *et al.* 2011). If significant, pairwise comparisons of group mean dispersions were computed to identify the PC treatment

or host within the groups that differed from the others. Ordination biplot of a principal coordinate analysis (PCoA) was then used to illustrate PERMDISP results.

All statistical analyses were computed with R (v.2.12.0); the PERMANOVA analyses were computed using function *adonis*, while PERMDISP analyses were computed with function *betadisper*, both found in the package *vegan* (v.1.17-4).

Results

Trunk window traps yielded 2338 scolytids and 51 cerambycids from nine and eight species, respectively (Table 3.1). Two species, *Trypodendron lineatum* (Olivier) and *Dryocoetes affaber* (Mannerheim) represented > 86% of total scolytid abundance (62.5% and 24.2%, respectively), while three species accounted for > 76% of cerambycid abundance (*Evodinus m. monticola* (Randall), 43.1%; *Rhagium inquisitor* (Linnaeus), 17.6%; *Acmaeops p. proteus* (Vance *et al.*), 15.7%).

We recovered a total of 4342 specimens mostly of larval, pupal or adult scolytids in boles following debarking and dissection (Table 3.2). Four scolytid species were identified from adult specimens, with two of them representing 99% of the total number of specimens: *Polygraphus rufipennis* (Vance *et al.*) (75.4%) and *Dryocoetes affaber* (Mannerheim) (23.8%), while no cerambycid adult was found (Table 3.2). As we identified pupae and larvae only to the family level, adult identifications are only estimates of absolute species composition found in boles.

We cannot assess whether the peak of activity was detected or not for both scolytid and cerambycid beetles with TWT, as their abundance was already declining on the second sampling date (Fig. 3.2). Otherwise, we see that beetle species abundance rapidly declined in early summer and were in low numbers in mid-July. Only *D. affaber* showed an opposite pattern with its abundance steadily increasing until the end of the sampling period.

Different species richness and abundance after partial cut treatments and between exposed tree species

For trunk window traps, tree species had a significant effect on both scolytid abundance (ANOVA: $F_{2,27} = 3.35$; $p < 0.001$) and species richness (ANOVA: $F_{2,27} = 3.40$; $p = 0.0443$)

(Table 3.3). Partial cut treatments were found significant for scolytid abundance (ANOVA: $F_{2,27} = 22.25$; $p < 0.0001$) and marginally non-significant for species richness (ANOVA: $F_{2,31} = 2.70$; $p = 0.0801$). Neither tree species nor PC treatments had an influence on the richness and abundance of cerambycid beetles (Table 3.3). There was no significant interaction between tree species and PC treatments on the species richness and abundance of both insect taxa.

For bole debarking and dissection, results from white birch were removed from further analyses because no scolytid or cerambycid beetle was found (Table 3.2). We observed a trend towards greater scolytid abundance in white spruce logs than in balsam fir logs, but differences were not significant because of large variations within the data and the small sample size. As a result, scolytid larvae were the only category on which we could perform an ANOVA. The abundance of scolytid larvae was not affected by PC treatments (ANOVA: $F_{2,18} = 0.63$; $p = 0.5457$), tree species (ANOVA: $F_{1,18} = 0.03$; $p = 0.8653$) or their interaction (ANOVA: $F_{2,18} = 0.13$; $p = 0.8812$). At the species level (adults), only tree species was found to influence *D. affaber* (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 6.84$; $p = 0.008924$) and *P. rufipennis* (Kruskal-Wallis: $\chi^2_1 = 5.95$; $p = 0.01473$), with greater abundance in white spruce logs. Cerambycid larval abundance was not significantly influenced either by PC treatment (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 1.04$; $p = 0.5933$) or tree species (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 1.71$; $p = 0.1911$).

Varying patterns in species distribution – difference according to the scale

Permutational multivariate analyses of variance of the TWT (Fig. 3.3) and bole debarking and dissection (Fig. 3.4) data showed opposite patterns. Species composition from TWT samples differed among PC treatments (PERMANOVA: $F_{2, 27} = 5.9950$; $N_{\text{Perm}} = 999$; $p_{\text{perm}} = 0.001$) and marginally between tree species (PERMANOVA: $F_{2, 27} = 1.7256$; $N_{\text{Perm}} = 999$; $p_{\text{perm}} = 0.072$). Conversely, insect classes found in bole debarking and dissection differed between tree species (PERMANOVA: $F_{1, 15} = 3.1981$; $N_{\text{Perm}} = 999$; $p_{\text{perm}} = 0.011$) but not between PC treatments (PERMANOVA: $F_{2, 15} = 3.5281$; $N_{\text{Perm}} = 999$; $p_{\text{perm}} = 0.963$). There was no interaction between the two factors (PC treatment and tree species) for both sampling methods ($\alpha = 0.05$).

The PERMDISP analyses conveyed similar results as the PERMANOVA, confirming that within group dispersion was, in part, responsible for differences in the dissimilarity

observed. Hence, scolytid and cerambycid beetle found in TWT differed in their within group dispersion between PC treatments (PERMDISP: $F_{2, 33} = 8.0813$; $N_{\text{Perm}} = 999$; $p_{\text{perm}} = 0.003$; average distance to centroids: 25%PC: 0.3161, 40%PC: 0.5146, CT: 0.5114), but only marginally between tree species on which traps were attached (PERMDISP: $F_{2, 33} = 0.4653$; $N_{\text{Perm}} = 999$; $p_{\text{perm}} = 0.637$; average distance to centroids: BEPA: 0.5370, PIGL: 0.5062, ABBA: 0.4598) (Fig. 3.3). Similarly to PERMANOVA results, insect classes of bole debarking and dissection differed in their within group dispersion between tree species (PERMDISP: $F_{1, 20} = 4.8231$; $N_{\text{Perm}} = 999$; $p_{\text{perm}} = 0.037$; average distance to centroids: PIGL: 0.6025, ABBA: 0.4208) but not between PC treatments (PERMDISP: $F_{2, 19} = 0.9155$; $N_{\text{Perm}} = 999$; $p_{\text{perm}} = 0.438$; Average distance to centroids: 25%PC: 0.6071, 40%PC: 0.5037, CT: 0.4804) (Fig. 3.4).

Discussion

Partial cuts are followed by an increase in beetle activity/abundance and diversity in treated stands, together with more beetle attacks on exposed boles. These responses however, are scale dependent. As seen from results of multidirectional flight interception traps (Chapter 2), scolytid and cerambycid beetles were more abundant and diversified in partial cut treatments than in control stands shortly after treatment. Similarly, in the present chapter, using TWT, we showed that more scolytids were active near or on freshly cut boles in PC stands than in control stands, and also more on white spruce than on white birch while balsam fir had similar abundance to the other two species. Scolytid species richness was influenced only by tree species of the logs, with also more species found near or on white spruce than white birch and an intermediate diversity found near or on balsam fir logs (Table 3.3). The numbers of cerambycid beetles captured were too low to be meaningfully analyzed.

These results show greater activity of some species of phloeo- and xylophagous beetles in PC stands and near potential wood substrates (exposed freshly cut boles). However, even if scolytid larval abundance was almost 8 times and about 2 times greater in 40 and 25% PC stands than in control stands, respectively, differences were not statistically significant. Similarly, only adult scolytids were more abundant in white spruce logs, while no difference was found for beetle larvae and pupae. Lack of significant abundance patterns between

treatments or tree species may result from large variations within bole debarking and dissection data (Table 3.4 & 3.5). Tendencies for greater abundance in logs placed in PC stands can be a consequence of the “thinning shock” on some residual trees that may have favored insect colonization. Phloeophagous and xylophagous insects are prompt to respond to management practices within the habitat (Martikainen *et al.* 2000; Similä *et al.* 2002) and the observed patterns in PC stands could result from the early establishment of insects taking advantage of susceptible hosts. Large variability in data may come partly from uncontrolled factors such as aggregation pheromones emitted from early colonizing scolytids (Trapp & Croteau 2001) as cerambycids are less inclined in using these signals (Allison *et al.* 2004). Other abiotic factors such as sun exposure of logs in PC stands could have also influenced colonization by beetles. Sun exposure on woody debris can play a role in host acceptance of some beetle species (Sverdrup-Thygeson & Ims 2002; Lindhe *et al.* 2005; Vodka *et al.* 2009). As shown in the previous chapter, this factor was important in determining species distribution and composition.

Species composition and developmental stages differed across treatments and tree species, depending on the sampling method considered. We observed different species composition between treated and control stands with TWT data, and between tree species with bole debarking and dissection, suggesting that the two methods revealed different patterns at different scales. The TWT identified patterns associated with both PC treatment (stand scale) and host tree (tree scale), while bole debarking and dissection identified only tree-scale patterns associated with tree species or conditions for reproduction (see below for *T. lineatum*). The TWT detect beetle’s flight activity nearby logs, when adults search for suitable hosts, or beetles that have landed on the logs to evaluate the host substrates. On the other hand, bole debarking and dissection assess host colonization by beetles. This is in agreement with previous studies showing that methods used in this study (interception traps of the previous chapter, TWT and bark dissection) are complementary (Saint-Germain *et al.* 2006), such as they give insights on each step leading to host selection. Using only one method could have provided biased figures of species importance. For instance, *Polygraphus rufipennis* represented less than 6% of total scolytid abundance collected in TWT (140 individuals), while it was the most abundant species found in white spruce logs, with more than 75% of

total adult scolytid abundance (1069 adult individuals). It illustrates how bark dissection adds a new layer of reliable information about early colonizing species.

Cues and mechanisms orienting beetles in treated stands

Following the trial-and-error landing pattern hypothesis (Moeck *et al.* 1981; Wood 1982), dispersing flying beetles do not locate suitable hosts while in flight but land indiscriminately on trees to then evaluate host-qualities, as opposed to the primary attraction hypothesis (Person 1931), in which host-landing is pre-oriented by visual and chemical cues. These two hypotheses however are not necessarily mutually exclusive and both mechanisms could even be involved for the same species (Saint-Germain *et al.* 2006). For example, *P. rufipennis* was more abundant in TWT attached to white spruce logs for each treatment and colonized only white spruce logs, suggesting that primary attraction is the predominant mechanism of host-location for this species. Conversely, *Dryocoetes autographus* (Ratzeburg) and *T. lineatum* were commonly found in TWT attached to the three tree species, but were scarce (*D. autographus*) or absent (*T. lineatum*) in bark dissection samples, suggesting random landing behavior for these two beetle species. According to Raffa & Berryman (1980), random landing is effective for beetles seeking suitable hosts that are broadly scattered through the habitat. As a result, most of the trees will be sampled for their suitability and very few adequate ones will be missed.

We concluded in the previous chapter that phloeo- and xylophagous beetles are more common in PC stands than in control stands. Mid- to long-range signals may come from either stressed host trees or recently dead woody debris generating olfactory, sometimes tree species-specific cues (Wood 1982; Chénier & Philogène 1989b) or from aggregation pheromones emitted from the first individuals colonizing a given host, like for *T. lineatum* (Borden & Slater 1969). Following initial attraction however, host location is done either randomly within a suitable habitat or is more or less oriented depending on beetle species. Our results support that olfactory or visual tree attributes (Raffa & Berryman 1980; Chénier & Philogène 1989a) cannot attest pre-landing signals of specific hosts for all beetle species. This explains why certain species (e.g., *D. autographus*, *T. lineatum*) detected with TWT do not fully correspond to those found while bark dissecting boles. Post-landing host acceptance mechanisms are not fully understood, but they are likely driven by wood conditions (as suggested for *T. lineatum*

and *D. autographus* below) and tree species of the substrate (as shown in the PERMDISP ordination).

White birch logs are not suitable in early decay stage

Although scolytid species typically associated with *Betula*, such as *Dryocoetes betulae* Hopkins (Bright 1976) were captured in our study, they were not found colonizing birch logs. Their absence is likely linked with unfavorable substrate conditions at the moment of exposure. Saint-Germain *et al.* (2007) investigated host-use patterns of different saproxylic Coleoptera along a decay gradient using snag dissection of coniferous (*Picea mariana*) and deciduous (*Populus tremuloides*) species. They revealed notable differences between the two hosts, with stressed-host associated species being only present in early stages of decay in *P. mariana* snags, while *P. tremuloides* snags housed species associated with mid- to late-decay stages. The presence of several scolytids and cerambycids only in early decay coniferous (*Pinus*) logs was also reported by Vanderwel *et al.* (2006), without however, expanding their views on deciduous hosts. If such beetle patterns can be widened to other deciduous species than *P. tremuloides*, our results agree with Saint-Germain *et al.* (2007), with contrasting divergence between coniferous and deciduous logs. Saint-Germain *et al.* (2007) suggested that these host-use differences could be attributed to the synergetic effect of monoterpenes (found in oleoresins, released in wound sites of coniferous trees) and ethanol emitted from degrading dead plant tissues of stressed trees. Oleoresin being absent from deciduous trees, stressed individuals are probably not detected as easily as for conifer trees, contributing to lower specialization of scolytids on stressed and recently dead deciduous hosts (Saint-Germain *et al.* 2007).

Some insights on *Trypodendron lineatum*

The ambrosia beetle *T. lineatum* was the most abundant scolytid species sampled in both multidirectional flight-interception (Chapter 2) and TWT traps, but was absent of debarked logs, suggesting random landing and post-landing host-assessment behavior but rejection of woody substrate. It rarely colonizes birches but exploits several conifer species (Bright 1976) and thus presents potential risks for weakened and stressed trees. In addition, females use aggregation pheromone (lineatin) which acts in synergy with host-emitted terpene (α -pinene) and ethanol produced through wood degradation (Paiva & Kiesel 1985).

Trypodendron lineatum did not breed in freshly cut boles exposed in PC stands as no adult was found, but was captured in large abundance near logs in treated stands in TWT. The time elapsed after tree death was found to influence the colonization period by *T. lineatum* (Lindelöw *et al.* 1992). Logs cut in autumn and early winter are more subjected to intense attacks by *T. lineatum* the following spring (Dyer & Chapman 1965; Bright 1976) than logs cut in winter or summer (Bright 1976 and references therein). The boles used in our study were cut from trees by the end of May and do not meet the breeding requirements for *T. lineatum*.

Life history attributes of *T. lineatum* can be used to attempt to understand the absence of larval and pupal stages from bark dissection data. Trap captures were highest on the first sampling date (June 15-16 2010) and rapidly dropped in subsequent collections (Fig. 3.2a). Bright (1976) reported that early emergence of *T. lineatum* is followed by oviposition that is completed in early spring, with adults emerging between July and September. We did not observe peak of *T. lineatum* abundance in late July and early August, such as with *D. affaber* in TWT, suggesting that no adult emerged from exposed boles.

Trypodendron lineatum is considered univoltine with one or two broods per year, with emerging adults rapidly seeking overwintering sites (Chapman & Kinghorn 1958; Bright 1976). Logs heavily attacked early in the season are less attractive for further broods during the summer (Chapman & Kinghorn 1958). These conditions reduce the probability of attack during the summer of new hosts by emerging adults (Chapman & Kinghorn 1958; Dyer & Chapman 1965) and thus finding *T. lineatum* in early life stages of dissected logs. In addition, some sections of exposed boles were reared till the end of fall 2010 and no *T. lineatum* had emerged (unpublished data). Most of life history information found in the literature comes from studies conducted in British Columbia where climatic conditions are different from those of our sites. However, considering the lower temperatures at Forêt Montmorency, first emergences are likely to occur later than April and this would not modify the general trends presented here.

Nevertheless, the large abundances recorded for *T. lineatum* suggest that suitable breeding material must have been available in PC stands (e.g., logging debris, stressed trees or those that died shortly after PC the autumn prior to sampling). This agrees of the response of *T. lineatum* to tree injuries within PC stands (see Chapter 2). As mentioned earlier, a number

of standing trees may have been affected by the thinning shock. Moreover, windthrows following PC were observed (mainly balsam fir) along skid trails (M. B. M., personal observation) and *T. lineatum* may have preferred this alternate wood resource rather than recently cut boles. *Trypodendron lineatum* is considered as a pest (Paiva & Kiesel 1985) and future forest management strategies integrating PC would benefit from mid-term studies recording *T. lineatum*'s adult activity and making further analyses of their impacts on residual trees. This study did not show specific evidence of attacks on stressed or recently dead trees, but clearly reveal an attraction of this beetle towards PC stands.

Similarly to *T. lineatum*, *D. autographus* was abundant in multidirectional flight-interception (Chapter 2) and also in TWT (113 individuals, $\approx 5\%$ of total scolytid sampled), but found in marginal numbers in exposed boles (nine individuals). Like *T. lineatum*, *D. autographus* prefer logs felled from October to December of the previous year (Dyer & Chapman 1965), which would explain the observed pattern. In addition, finding *D. autographus* adults mostly in boles exposed in control stands (seven of the nine individuals) outlines a pattern previously detected in Chapter 2 towards an association of this species with undisturbed and closed canopy environments (Chapter 2: Fig. 2.5). This pattern contradicts results reported by Légaré *et al.* (2011) where this species was found to be closely linked with opened habitats following silvicultural treatments. These opposite patterns indicate that *D. autographus* tolerate habitats with several different abiotic conditions.

Conclusion

Partial cuts seem to generate favorable conditions and microhabitats for several beetle species, but unlike Chapter 2 however, we now have confirmation of the effective establishment of at least some of them. The evaluation of the residual trees after PC remains to be done on a mid- to long-term study in order to assess whether PC do not engender the degradation of too many of them and ultimately can really bring greater stands vigor despite the initial stress period if favorable climatic conditions are available after treatment (Hartmann *et al.* 2008). This is required in estimating the value of PC within durable forestry management plans.

Beetle classes distribution found in logs were mainly driven by tree species, or log-scale attributes, while PC influenced beetle species distribution and abundance in treated

stands and near exposed logs, more than likely playing an attraction role and bringing beetle communities in PC stands. Although this study was not designed to assess more specifically host assessment mechanisms within host-seeking process, we could show that some potentially harmful species for the forest industry were abundant and probably exploiting to their own benefits the stressed or felled trees of treated stands.

Our study reinforces the need of multiple sampling techniques to characterize patterns of beetle activity and host colonization in a descriptive-oriented ecological or impact study. A sampling scheme supporting a multi-scale approach gives many benefits of host-use patterns. That way, we capture insects exploiting already dead trees in early decay stages (created months before, during the silvicultural operation) and freshly dead logs (which can be compared to stressed or dying trees at the moment of sampling). Stand dynamic is ever changing, especially following a disturbance event such as PC can correspond and the need to sample several years remains important to evaluate longer-term effects. Nonetheless, TWT and bark dissection offer a comprehensive representation of the communities profiting from new microhabitats and of the short-term impacts of PC in an ecosystem.

Acknowledgements

We thank C. Chassouant, M. Couture, S. Daigle, A. Dieni, D. Doyon, Y. Dubuc, L. Dumas, A. D. Kichou, L.-P. Lafleur, L.-P. Ménard, G. Meunier and F. Orgeret for technical assistance, and S. Daoust, O. Norvez, F. Maure and A. Sentis for helpful comments on earlier versions of the manuscript. This research was funded by the iFor Consortium, supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Canadian Forest Service of the Ministry of Natural Resources, the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec, the Quebec Forest Industry Council and the Société de Protection des Forêts contre les Insectes et les Maladies.

References

- Alinvi O., Ball J.P., Danell K., Hjältén J. & Pettersson R.B. (2007). Sampling saproxylic beetle assemblages in dead wood logs: comparing window and elector traps to traditional bark sieving and a refinement. *Journal of Insect Conservation*, 11, 99-112.
- Allison J.D., Borden J.H. & Seybold S.J. (2004). A review of the chemical ecology of the Cerambycidae (Coleoptera). *Chemoecology*, 14, 123-150.
- Arnett R.H., Thomas M.C., Skelley P.E. & Frank J.H. (2002). *American beetles, Volume II: Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. CRC.
- Azeria E.T., Ibarzabal J., Boucher J. & Hébert C. (2011). Towards a better understanding of beta diversity: deconstructing composition patterns of saproxylic beetles breeding in recently burnt boreal forest. In: *Recently burnt boreal forest, research in biodiversity - models and applications* (ed. (Ed.) DIP). InTech.
- Bauce É. (1996). One and two years impact of commercial thinning on spruce budworm feeding ecology and host tree foliage production and chemistry. *Forestry Chronicle*, 72, 393-398.
- Bergeron Y., Gauthier S., Kafka V., Lefort P. & Lesieur D. (2001). Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 384-391.
- Blais J.R. (1983). Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 13, 539-547.
- Borden J.H. & Slater C.E. (1969). Sex pheromone of *Trypodendron lineatum*: Production in the female hindgut-malpighian tubule region. *Annals of the Entomological Society of America*, 62, 454-455.
- Bouchard M., Kneeshaw D. & Bergeron Y. (2005). Mortality and stand renewal patterns following the last spruce budworm outbreak in mixed forests of western Quebec. *Forest Ecology and Management*, 204, 297-313.
- Bradshaw C.J.A., Warkentin I.G. & Sodhi N.S. (2009). Urgent preservation of boreal carbon stocks and biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 541-548.
- Bright D.E. (1976). *The insects and arachnids of Canada. Part 2. The Bark Beetles of Canada and Alaska. Coleoptera: Scolytidae*. Canada Department of Agriculture Publication, Ottawa, Canada.

- Chapman J.A. & Kinghorn J.M. (1958). Studies of flight and attack activity of the ambrosia beetle, *Trypodendron lineatum* (Oliv.), and other scolytids. *The Canadian Entomologist*, 90, 362-372.
- Chénier J.V.R. & Philogène B.J.R. (1989a). Evaluation of three trap designs for the capture of conifer-feeding beetles and other forest Coleoptera. *The Canadian Entomologist*, 121, 159-167.
- Chénier J.V.R. & Philogène B.J.R. (1989b). Field responses of certain forest Coleoptera to conifer monoterpenes and ethanol. *Journal of Chemical Ecology*, 15, 1729-1745.
- Clayden S.R., Cameron R.P. & McCarthy J.W. (2011). Perhumid boreal and hemiboreal forests of eastern Canada. In: *Temperate and Boreal Rainforests of the World: Ecology and Conservation* (ed. DellaSala DA). Island Press Washington, D.C., USA, pp. 111-131.
- D'Aoust V., Kneeshaw D. & Bergeron Y. (2004). Characterization of canopy openness before and after a spruce budworm outbreak in the southern boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 339-352.
- Donner B.L. & Running S.W. (1986). Water stress response after thinning *Pinus contorta* stands in Montana. *Forest Science*, 32, 614-625.
- Doucet R., Ruel J.C., Jutras S., Lessard G., Pineau M., Prigent G. & Thiffault N. (2009). *Manuel de foresterie*. 2nd edn. Éditions Multimondes, Québec, Canada.
- Dyer E.D.A. & Chapman J.A. (1965). Flight and attack of the ambrosia beetle, *Trypodendron lineatum* (Oliv.) in relation to felling date of logs. *The Canadian Entomologist*, 97, 42-57.
- Environment Canada (2000). Canadian Climate Normals 1971-2000. In: *National Climate Data and Information Archive* Ottawa, Canada.
- Franc N. & Götmark F. (2008). Openness in management: Hands-off vs partial cutting in conservation forests, and the response of beetles. *Biological Conservation*, 141, 2310-2321.
- Franklin J.F., Berg D.R., Thornburgh D.A. & Tappeiner J.C. (1997). Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems. In: *Creating a Forestry for the 21st Century: The Science of Ecosystem Management* (eds. Kohm K & Franklin J). Island Press Washington, D.C., USA, pp. 11-14.
- Grove S.J. (2000). Trunk window trapping: an effective technique for sampling tropical saproxylic beetles. *Memoirs of the Queensland Museum*, 46, 149-160.
- Grove S.J. (2002). Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 1-23.

- Harrington C.A. & Reukema D.L. (1983). Initial shock and long-term stand development following thinning in a douglas-fir plantation. *Forest Science*, 29, 33-46.
- Hartmann H., Wirth C., Messier C. & Berninger F. (2008). Effects of above- and belowground partial harvest disturbance on growth and water status of residual sugar maple. *Tree Physiology*, 28, 1851-1862.
- Harvey B.D., Leduc A., Gauthier S. & Bergeron Y. (2002). Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 155, 369-385.
- Jactel H., Nicoll B.C., Branco M., Gonzalez-Olabarria J.R., Grodzki W., Långström B., Moreira F., Netherer S., Orazio C., Piou D., Santos H., Schelhaas M.J., Tojic K. & Vodde F. (2009). The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Annals of Forest Science*, 66, 701.
- Kaila L. (1993). A new method for collecting quantitative samples of insects associated with decaying wood or wood fungi. *Entomologica Fennica*, 4, 21-23.
- Kellomäki S. (2000). Forests of the boreal region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, 132, 63-71.
- Kozłowski T.T. (1999). Soil compaction and growth of woody plants. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 14, 596-619.
- Leblanc M. (2000). La sapinière vierge de la Forêt Montmorency et de sa région : une forêt boréale distincte. In: *Mémoire de recherche forestière no. 136, Département des sciences du bois et de la forêt, Faculté de foresterie et de géomatique, Université Laval*. Université Laval Québec, Canada, p. 92.
- Légaré J.P., Hébert C. & Ruel J.C. (2011). Alternative silvicultural practices in irregular boreal forests: Response of beetle assemblages. *Silva Fennica*, 45, 937-956.
- Lindelöw A., Risberg B. & Sjödin K. (1992). Attraction during flight of scolytids and other bark- and wood-dwelling beetles to volatiles from fresh and stored spruce wood. *Canadian Journal of Forest Research*, 22, 224-228.
- Lindhe A., Lindelöw Å. & Åsenblad N. (2005). Saproxylic beetles in standing dead wood density in relation to substrate sun-exposure and diameter. *Biodiversity and Conservation*, 14, 3033-3053.
- Lingafelter S.W. (2007). *Illustrated key to the long-horned woodboring beetles of the Eastern United States*. Coleopterists Society Special Publication No. 3.
- Linsley E.G. (1959). Ecology of Cerambycidae. *Annual Review of Entomology*, 4, 99-138.

- Liu C., Ruel J.-C. & Zhang S.Y. (2007). Immediate impacts of partial cutting strategies on stand characteristics and value. *Forest Ecology and Management*, 250, 148-155.
- Martikainen P. (2001). Conservation of threatened saproxylic beetles: significance of retained aspen *Populus tremula* on clearcut areas. *Ecological Bulletins*, 49, 205-218.
- Martikainen P., Siitonen J., Punttila P., Kaila L. & Rauh J. (2000). Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation*, 94, 199-209.
- Moeck H.A., Wood D.L. & Lindahl K.Q.J. (1981). Host selection behavior of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) attacking *Pinus ponderosa*, with special emphasis on the western pine beetle, *Dendroctonus brevicomis*. *Journal of Chemical Ecology*, 7, 49-83.
- Moore T.Y., Ruel J.-C., Lapointe M.-A. & Lussier J.-M. (2012). Evaluating the profitability of selection cuts in irregular boreal forests: an approach based on Monte Carlo simulations. *Forestry*, 85, 63-77.
- Nappi A., Drapeau P., Saint-Germain M. & Angers V.A. (2010). Effect of fire severity on long-term occupancy of burned boreal conifer forests by saproxylic insects and wood-foraging birds. *International Journal of Wildland Fire*, 19, 500-511.
- Nilssen A.C. (1984). Long-range aerial dispersal of bark beetles and bark weevils (Coleoptera, Scolytidae and Curculionidae) in northern Finland. *Annales Entomologici Fennici*, 50, 37-42.
- Paiva M.R. & Kiesel K. (1985). Field responses of *Trypodendron* spp. (Col., Scolytidae) to different concentrations of lineatin and α -pinene. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 99, 442-448.
- Person H.L. (1931). Theory in Explanation of the Selection of Certain Trees by the Western Pine Beetle. *Journal of Forestry*, 29, 696-699.
- Raffa K.F. & Berryman A.A. (1980). Flight responses and host selection by bark beetles. In: *Dispersal of forest insects: evaluation, theory and management implications*. Proceedings of the 2nd IUFRO Conference. Cooperative Extension Service, Washington State University, Pullman. USA, pp. 213-233.
- Raffa K.F., Phillips T.W. & Salom S.M. (1993). Strategies and mechanisms of host colonization by bark beetles. *Beetle-pathogen interactions in conifer forests*, 103-128.
- Saint-Germain M., Buddle C.M. & Drapeau P. (2006). Sampling saproxylic Coleoptera: scale issues and the importance of behavior. *Environmental Entomology*, 35, 478-487.
- Saint-Germain M., Drapeau P. & Buddle C.M. (2007). Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen. *Ecography*, 30, 737-748.

- Saucier J.-P., Robitaille A., Grondin P., Bergeron J.-F. & Gosselin J. (2011). Les régions écologiques du Québec méridional (4e version). Carte à l'échelle de 1/1 250 000. In: Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Québec, Canada.
- Siitonen J. (2001). Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 49, 11-41.
- Similä M., Kouki J., Martikainen P. & Uotila A. (2002). Conservation of beetles in boreal pine forests: the effects of forest age and naturalness on species assemblages. *Biological Conservation*, 106, 19-27.
- Speight M.C.D. (1989). *Les invertébrés saproxyliques et leur protection*. Les Éditions du Conseil de l'Europe, Strasbourg, France.
- Staebler G.R. (1956). Evidence of shock following thinning of young Douglas-fir. *Journal of Forestry*, 54, 339.
- Sverdrup-Thygeson A. & Ims R.A. (2002). The effect of forest clearcutting in Norway on the community of saproxylic beetles on aspen. *Biological Conservation*, 106, 347-357.
- Trapp S. & Croteau R. (2001). Defensive resin biosynthesis in conifers. *Annual Review of Plant Biology*, 52, 689-724.
- Ulanova N.G. (2000). The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management*, 135, 155-167.
- Vance C.C., Kirby K.R., Malcolm J.R. & Smith S.M. (2003). Community composition of longhorned beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in the canopy and understorey of sugar maple and white pine stands in South-Central Ontario. *Environmental Entomology*, 32, 1066-1074.
- Vanderwel M.C., Malcolm J.R., Smith S.M. & Islam N. (2006). Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests. *Forest Ecology and Management*, 225, 190-199.
- Vodka S., Konvicka M. & Cizek L. (2009). Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation*, 13, 553-562.
- Webb A., Buddle C.M., Drapeau P. & Saint-Germain M. (2008). Use of remnant boreal forest habitats by saproxylic beetle assemblages in even-aged managed landscapes. *Biological Conservation*, 141, 815-826.
- Wikars L., Sahlin E. & Ranius T. (2005). A comparison of three methods to estimate species richness of saproxylic beetles (Coleoptera) in logs and high stumps of Norway spruce. *The Canadian Entomologist*, 137, 304-324.

Wood D.L. (1982). The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Annual Review of Entomology*, 27, 411-446.

Yanega D. (1996). *Field guide to northeastern longhorned beetles (Coleoptera: Cerambycidae)*. Illinois Natural History Survey Champaign, IL.

Tables

Table 3.1. Number of scolytid and cerambycid species captured in trunk window traps installed on each tree species (A: *Abies balsamea* (L.) Mill.; P: *Picea glauca* (Moench) Voss.; B: *Betula papyrifera* Marsh.) and silvicultural treatment (0, 25 and 40 percent partial cut) combination. These traps were installed at the Montmorency forest's experimental site in the summer of 2010 (June 9 - August 11).

				Silvicultural Treatment and Tree Species									
Family	Genus	Species	Authority	Uncut sites (Controls)			25% PC			40% PC			Total
				B	P	A	B	P	A	B	P	A	
Cerambycidae	<i>Acmaeops</i>	<i>p. proteus</i>	(Kirby)	0	0	0	1	2	2	0	1	2	8
	<i>Asemum</i>	<i>striatum</i>	(Linnaeus)	0	1	0	1	3	0	1	0	0	6
	<i>Evodinus</i>	<i>m. monticola</i>	(Randall)	3	6	6	0	5	0	0	0	2	22
	<i>Monochamus</i>	<i>s. scutellatus</i>	(Say)	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2
	<i>Rhagium</i>	<i>inquisitor</i>	(Linnaeus)	0	0	0	0	3	2	1	2	1	9
	<i>Tetropium</i>	<i>cinnamopterum</i>	Kirby	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2
	<i>Tetropium</i>	<i>schwarzianum</i>	Casey	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
	<i>Xestoleptura</i>	<i>tibialis</i>	(LeConte)	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
			Total	4	8	6	3	13	5	3	3	6	51
Curculionidae	<i>Dendroctonus</i>	<i>rufipennis</i>	(Kirby)	0	6	0	0	2	2	0	6	0	16
(Scolytinae)	<i>Dryocoetes</i>	<i>affaber</i>	(Mannerheim)	1	0	0	0	5	2	31	500	26	565
	<i>Dryocoetes</i>	<i>autographus</i>	(Ratzeburg)	0	18	13	3	14	13	9	32	11	113
	<i>Dryocoetes</i>	<i>betulae</i>	Hopkins	3	6	3	7	5	1	3	3	3	34
	<i>Gnathotrichus</i>	<i>materiarius</i>	(Fitch)	0	1	0	1	0	0	1	2	2	7
	<i>Polygraphus</i>	<i>rufipennis</i>	(Kirby)	1	7	1	1	6	1	3	102	18	140
	<i>Scierus</i>	<i>annectans</i>	LeConte	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
	<i>Trypodendron</i>	<i>betulae</i>	Swaine	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
	<i>Trypodendron</i>	<i>lineatum</i>	(Olivier)	5	11	38	206	334	302	46	427	92	1461
			Total	10	50	55	218	366	322	93	1072	152	2338

Table 3.2. Specimens of scolytid and cerambycid collected during debarking and bark sieving of the sub-sample tree sections (A: *Abies balsamea* (L.) Mill.; P: *Picea glauca* (Moench) Voss.; B: *Betula papyrifera* Marsh.) exposed in the three different treatments (0, 25 and 40 percent partial cut) in Montmorency forest’s experimental site. Scolytid adults were identified at species level. Tree logs were exposed from mid-June to mid-August 2010.

Insect categories	Silvicultural Treatment and Tree Species									Total
	Uncut sites			25% PC			40% PC			
	B	P	A	B	P	A	B	P	A	
Scolytid larvae	0	175	72	0	374	132	0	1794	109	2656
Scolytid pupae	0	18	0	0	1	0	0	208	1	228
Scolytid adults										
<i>Dryocoetes affaber</i> (Mannerheim)	0	46	4	0	148	0	0	139	0	337
<i>Dryocoetes autographus</i> (Ratzeburg)	0	4	3	0	2	0	0	0	0	9
<i>Dryocoetes betulae</i> Hopkins	0	0	2	0	1	0	0	0	0	3
<i>Polygraphus rufipennis</i> (Kirby)	0	39	0	0	66	0	0	964	0	1069
Cerambycid larvae	0	12	9	0	5	7	0	0	5	38
Other non-coleopteran specimens (larvae)	6	1	265	0	128	150	22	107	705	1384

Table 3.3. Results from the factorial analysis of variance (Factorial ANOVA) comparing abundance and species richness of Scolytinae and Cerambycidae found in TWT. Data are presented as means (\pm S.E.) of each tree species (AB: *Abies balsamea* (L.) Mill.; PG: *Picea glauca* (Moench) Voss.; BP: *Betula papyrifera* Marsh.) within each silvicultural treatments (0, 25 and 40 percent partial cut). Post-hoc comparisons differentiating treatments were done using the Tukey HSD test ($\alpha < 0,05$). Tree species and means followed by the same letter are not significantly different.

	Tree species	Silvicultural Treatments			Factorial ANOVA			
		Uncut sites (Controls)	25% PC	40% PC	Effect	Df	F-value	P-value
Mean Scolytinae abundance *	BP ^a	2.5 \pm 0.6	54.5 \pm 29.0	23.3 \pm 14.6	Treatments	2,27	22.2454	< 0.0001
	PG ^b	12.5 \pm 6.2 ^a	91.5 \pm 21.4 ^b	268.0 \pm 102.2 ^b	Tree species	2,27	9.6153	< 0.001
	AB ^{ab}	13.8 \pm 7.4	80.5 \pm 31.2	38.0 \pm 10.6	Treat. \times sp.	4,27	1.5483	0.2166
Mean Scolytinae species richness *	BP ^a	1.8 \pm 0.3	2.5 \pm 0.5	3.5 \pm 0.5	Treatments	2,27	2.7004	0.0801
	PG ^b	4.3 \pm 0.9	4.0 \pm 0.7	4.3 \pm 1.1	Tree species	2,27	3.4020	0.0443
	AB ^{ab}	2.3 \pm 0.6	3.5 \pm 0.9	4.3 \pm 0.9	Treat. \times sp.	4,27	0.8843	0.4865
Mean Cerambycidae abundance *	BP	1.0 \pm 0.4	0.8 \pm 0.5	0.8 \pm 0.5	Treatments	2,27	0.7411	0.4860
	PG	2.0 \pm 1.1	3.3 \pm 0.5	0.8 \pm 0.5	Tree species	2,27	1.5145	0.2380
	AB	1.5 \pm 1.2	1.3 \pm 0.6	1.5 \pm 0.6	Treat. \times sp.	4,27	1.1178	0.3687
Mean Cerambycidae species richness *	BP	0.8 \pm 0.3	0.8 \pm 0.5	0.8 \pm 0.5	Treatments	2,27	1.8169	0.1818
	PG	1.0 \pm 0.4	2.3 \pm 0.3	0.5 \pm 0.3	Tree species	2,27	1.1831	0.3217
	AB	0.5 \pm 0.3	1.0 \pm 0.4	1.3 \pm 0.6	Treat. \times sp.	4,27	2.0070	0.1219

* log transformed

Table 3.4. Means (\pm S.E.) of scolytid and cerambycid stages collected during debarking and bark sieving of the two main tree species (AB: *Abies balsamea* (L.) Mill.; PG: *Picea glauca* (Moench) Voss.) exposed in the three different treatments (0, 25 and 40 percent partial cut) in Montmorency forest's experimental site. Tree logs were exposed from mid-June to mid-August 2010.

	Tree species	Silvicultural Treatments		
		Uncut sites (Controls)	25% PC	40% PC
Scolytid larvae	PG	43.75 \pm 38.60	93.50 \pm 90.85	448.50 \pm 381.24
	AB	18.00 \pm 6.47	33.00 \pm 24.05	27.25 \pm 10.31
Scolytid pupae	PG	4.50 \pm 4.50	0.25 \pm 0.25	52.00 \pm 38.24
	AB	0	0	0.25 \pm 0.25
Scolytid adults	PG	22.25 \pm 17.49	54.75 \pm 52.09	275.75 \pm 209.48
	AB	2.25 \pm 0.85	0	0
Cerambycid larvae	PG	3.00 \pm 3.00	1.25 \pm 1.25	0
	AB	2.25 \pm 2.25	1.75 \pm 0.63	1.25 \pm 0.95

Table 3.5. Means (\pm S.E.) of identified adult scolytid species collected during debarking and bark sieving of the two main tree species (AB: *Abies balsamea* (L.) Mill.; PG: *Picea glauca* (Moench) Voss.) exposed in the three different treatments (0, 25 and 40 percent partial cut) in Montmorency forest's experimental site in the summer of 2010. Tree logs were exposed from mid-June to mid-August.

Scolytid adults	Tree species	Silvicultural Treatments		
		Uncut sites (Controls)	25% PC	40% PC
Dryocoetes affaber (Mannerheim)	PG	11.50 \pm 8.07	37.00 \pm 35.68	34.75 \pm 20.24
	AB	1.00 \pm 1.00	0	0
Dryocoetes autographus (Ratzeburg)	PG	1.00 \pm 1.00	0.50 \pm 0.50	0
	AB	0.75 \pm 0.75	0	0
<i>Dryocoetes betulae</i> Hopkins	PG	0	0.25 \pm 0.25	0
	AB	0.50 \pm 0.50	0	0
<i>Polygraphus rufipennis</i> (Kirby)	PG	9.75 \pm 9.75	16.50 \pm 16.17	241.00 \pm 196.54
	AB	0	0	0

Figures



Fig. 3.1: Disposition of boles in a partially harvested site. a) Set of boles (from left to right: white birch [*Betula papyrifera* Marsh.], balsam fir [*Abies balsamea* (L.) Mill.] and white spruce [*Picea glauca* (Moench) Voss.]) without trunk window trap installed in a tree felling zone near a skid trail. b) Close view of a trunk window trap attached to a white birch bole. The traps were installed at breast height on the boles. The boles were exposed from mid-June to mid-August 2010 in the three different treatments (0, 25 and 40 percent partial cut) in Montmorency forest's experimental site.

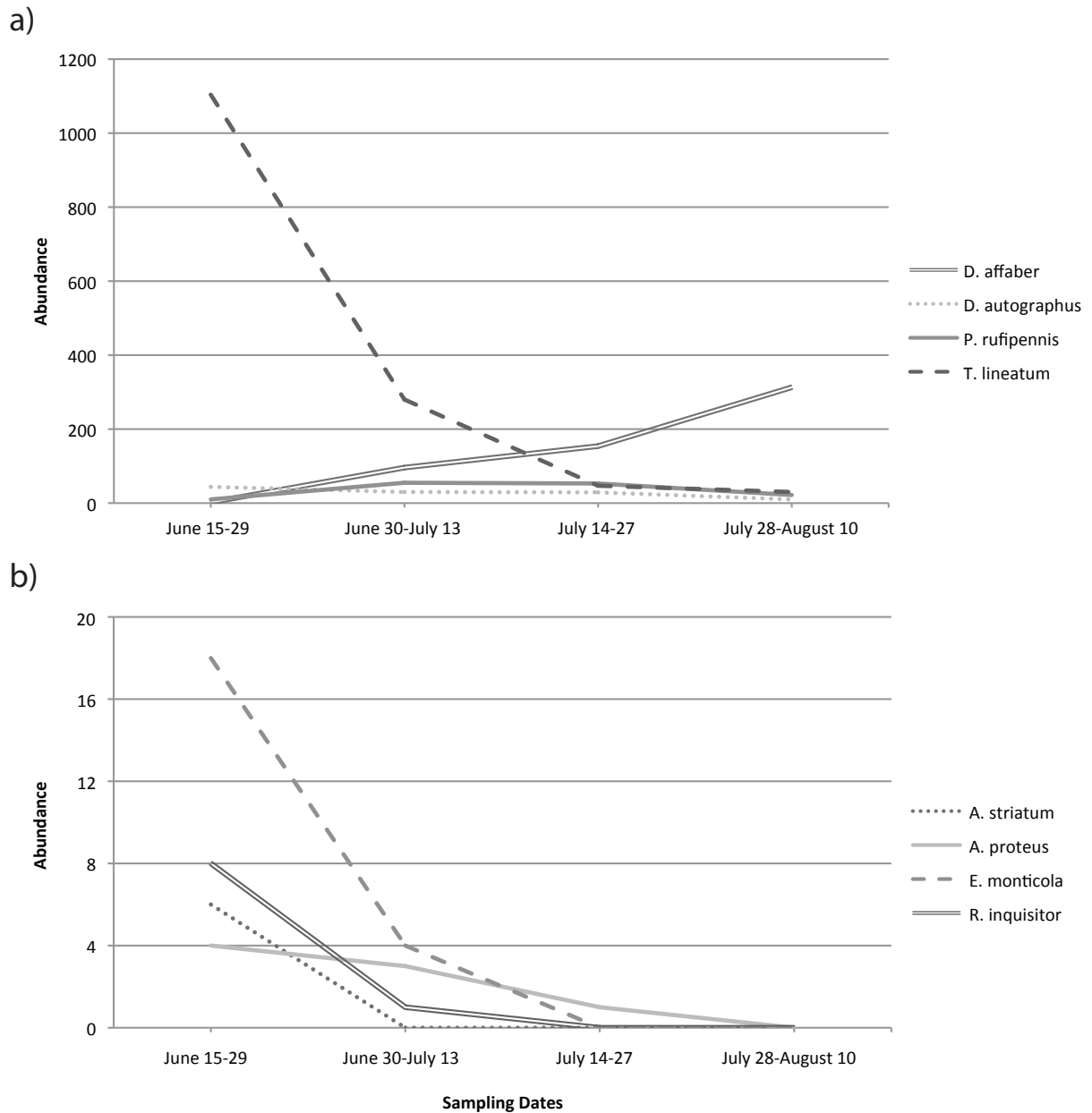


Fig. 3.2: Number of insect individuals captured for each sampling date (between June 29-30 to August 10-11) of the most abundant A) scolytid species and B) cerambycid species in trunk window traps installed on tree species (*Abies balsamea* (L.) Mill., *Picea glauca* (Moench) Voss., *Betula papyrifera* Marsh.) and silvicultural treatment (0, 25 and 40 percent partial cut) combined.

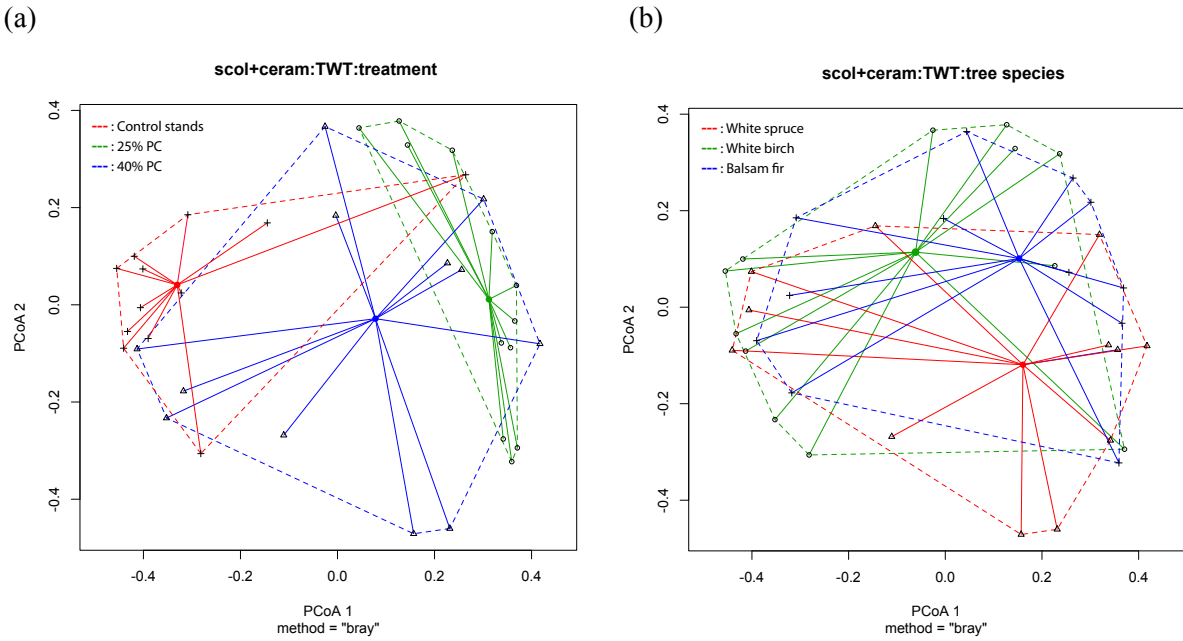


Fig. 3.3: Ordination biplot of a principal coordinate analysis (PCoA) of the Bray-Curtis dissimilarity matrix of combined Scolytinae and Cerambycidae abundance in TWT for **(a)** the three different treatments ($F_{2,33} = 8.0813$; $N_{\text{perm}} = 999$; $p_{\text{perm}} = \mathbf{0.003^*}$; Average distance to centroids: 25%PC: 0.3161, 40%PC: 0.5146, CT: 0.5114) and for **(b)** tree species of the logs on which TWT were attached ($F_{2,33} = 0.4653$; $N_{\text{perm}} = 999$; $p_{\text{perm}} = 0.637$; Average distance to centroids: BEPA: 0.5370, PIGL: 0.5062, ABBA: 0.4598). Multivariate homogeneity of groups dispersions are statistical tests used to compare assemblages along with assessing beta diversity and were done using BETADISPER procedure of the vegan library in R.

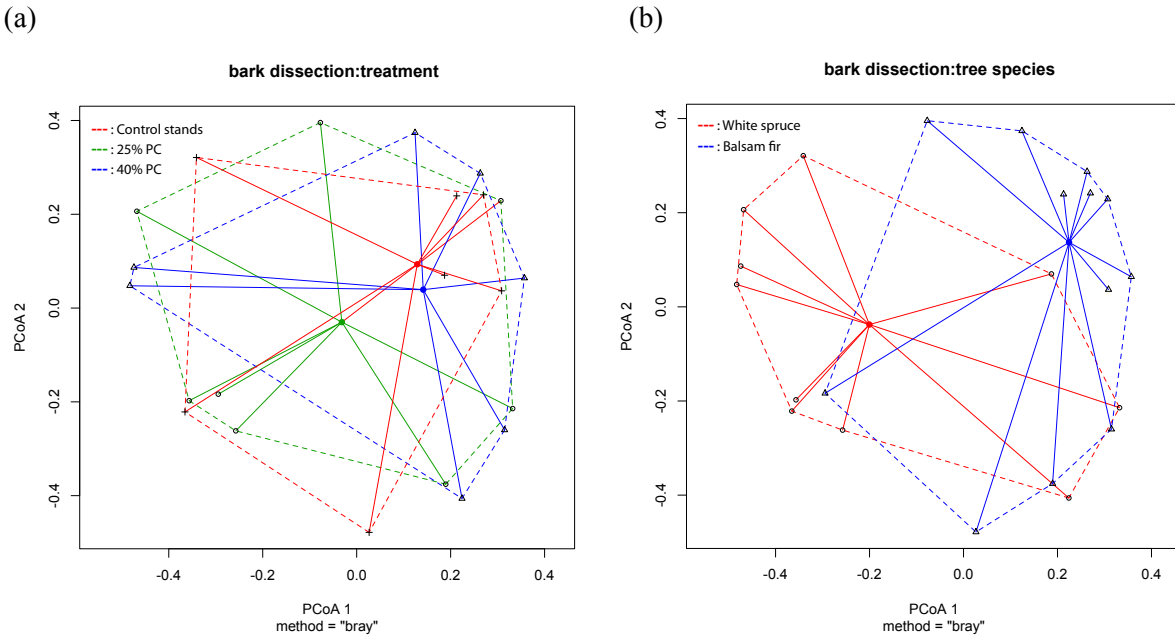


Fig. 3.4: Ordination biplot of a principal coordinate analysis (PCoA) of the Bray-Curtis dissimilarity matrix of the specimens abundance in logs for **(a)** the three different treatments ($F_{2, 19} = 0.9155$; $N_{\text{perm}} = 999$; $p_{\text{perm}} = 0.438$; Average distance to centroids: 25%PC: 0.6071, 40%PC: 0.5037, CT: 0.4804) and for **(b)** tree species of the peeled logs ($F_{1, 20} = 4.8231$; $N_{\text{perm}} = 999$; $p_{\text{perm}} = \mathbf{0.037^*}$; Average distance to centroids: PIGL: 0.6025, ABBA: 0.4208). In this last test, BEPA was taken out of the analysis because no scolytid or cerambycid were found during the peeling of the logs. Multivariate homogeneity of groups dispersions are statistical tests used to compare assemblages along with assessing beta diversity and were done using BETADISPER procedure of the vegan library in R.

Chapitre 4 : Conclusion

L'objectif premier de ce projet de recherche était d'évaluer les répercussions immédiates des changements amenés par les coupes partielles sur le niveau d'activité et la composition de deux groupes d'insectes phloeophages et xylophages. De par leur mode d'alimentation et de développement, ces deux groupes – à savoir la famille Cerambycidae et la sous-famille Scolytinae – sont parmi les arthropodes les plus susceptibles de montrer une réponse rapide suite à un tel traitement sylvicole en zone forestière boréale. Du fait de leur capacité à exploiter des arbres en état de stress ou affaibli afin d'y accomplir leur cycle de développement, ils sont reconnus pour être sensibles aux perturbations naturelles ainsi qu'aux pratiques sylvicoles (Raffa & Berryman 1980; Similä *et al.* 2002). Ces insectes peuvent donc causer d'importants dommages économiques à l'échelle d'un peuplement, s'il subit une baisse de vigueur telle que ses mécanismes de défense en sont affaiblis. C'est dans un tel contexte que notre projet de recherche a vu le jour, ayant pour objectif d'estimer les risques que peuvent entraîner les coupes partielles dans l'aménagement d'une sapinière à bouleau blanc. De façon générale, nos résultats démontrent que la réponse de ces deux groupes d'insectes est nettement augmentée dès la première saison d'activité suivant le traitement sylvicole.

Importance d'une gestion optimale

En étudiant ces risques, nous contribuons au processus global d'acquisition de connaissances quant à la gestion optimale et adéquate de la forêt boréale et au maintien de cette ressource naturelle et renouvelable. Tel que souligné dans ce mémoire, la forêt boréale représente à l'échelle du globe une ressource incroyablement vaste tant par sa richesse en biodiversité (Esseen *et al.* 1997) que par ses services écologiques, et nous évoquerons tout particulièrement son rôle dans l'accumulation du carbone organique (Luysaert *et al.* 2008). Malgré ces aspects biologiques non négligeables, elle ne reçoit que depuis peu l'attention qui lui est due (Warkentin & Bradshaw 2012). Les besoins de la société en matières ligneuses ne cessant d'augmenter, la même tendance se reflète sur la pression exercée sur cet écosystème (Potapov *et al.* 2008a). Il devient donc de première nécessité, tant au niveau local (MRNF 2013) qu'à l'international (Larsson & Danell 2001; Raivio *et al.* 2001), d'intégrer des méthodes d'exploitation variées mais adaptées pour l'ensemble des habitats, par souci de conservation

mais aussi afin de réduire nos impacts sur les milieux naturels. Ce changement doit par ailleurs s'étendre à toutes les sphères de la société (économique, sociale et environnementale) pour atteindre les objectifs escomptés d'un développement durable.

Les coupes partielles, qui sont de plus en plus étudiées dans les milieux forestiers du Nord-Est Canadien, mais aussi en Europe, tentent de concilier aménagement forestier et gestion durable et représentent par le fait même une approche alternative aux coupes totales à bien des égards. En effet, au niveau de la structure du peuplement et de la composition végétale, elles sont moins dommageables que les coupes totales pour les lichens épiphytes (Boudreault *et al.* 2013) et peuvent même être bénéfiques pour leur conservation dans certains milieux (Nordén *et al.* 2012), contribuent au recrutement d'essences tolérantes à l'ombre et au maintien de peuplements mixtes à court (Beaudet *et al.* 2011), moyen (Prévost & Pothier 2003; Man *et al.* 2008), et long terme (Archambault *et al.* 2009), permettent de réduire la compétition intra-peuplements (Smith *et al.* 1996; Doucet *et al.* 2009), créent de nouveaux micro-habitats et diversifient le milieu en augmentant son hétérogénéité structurelle (D'Aoust *et al.* 2004). Toutefois, et comme nous l'avons souligné dans ce mémoire, des répercussions sur certaines composantes du milieu semblent inévitables. Certains arbres résiduels pourront subir un stress post-coupe d'une durée qui dépendra entre autres des conditions climatiques suite au traitement sylvicole (Hartmann *et al.* 2008) et qui, en diminuant leur vigueur, pourra les rendre plus vulnérables à l'attaque de certains insectes phloeo- et xylophages (McGregor *et al.* 1987; Amman *et al.* 1988). Il est cependant important de noter qu'une absence de stress physiologique détectable est aussi possible (Man *et al.* 2008).

Augmentation globale de l'activité

Ainsi, nous avons pu démontrer dans le Chapitre 2 qu'il y avait une plus grande abondance et diversité des insectes échantillonnés l'année suivant une coupe partielle, sans égard significatif au pourcentage de prélèvement d'arbres, ce qui est en accord avec la première hypothèse du mémoire (voir section 1.3). Ce résultat seul suggère une plus grande activité des groupes Cerambycidae et Scolytinae au sein des sites traités, mais il est vrai qu'à ce stade nous ne pouvons exclure l'hypothèse selon laquelle les coupes partielles augmenteraient uniquement les déplacements à l'intérieur des sites sans pour autant augmenter l'activité de colonisation de ces insectes. Bien que les résultats obtenus au Chapitre 3 avec les *trunk window traps* ne

permettent pas non plus de statuer de façon plus claire, le fait que cette augmentation de l'abondance des individus du groupe Scolytinae s'observe aussi dans l'environnement immédiat de certains substrats potentiels renforce tout de même notre point de vue. Toutefois, les spécimens récoltés à l'intérieur des sections d'arbres exposées n'ont pu révéler une augmentation significative du niveau de colonisation en fonction du traitement de coupe, et ce malgré une différence nette dans les abondances absolues (variabilité très importante entre les différentes parcelles d'un même traitement). Ceci contredit notre deuxième hypothèse, à savoir que les taux d'attaque seraient plus élevés dans les peuplements coupés. Par ailleurs, l'identification à l'espèce des spécimens larvaires restant encore à finaliser, ces derniers résultats devraient dans un avenir rapproché nous permettre de définitivement conclure sur le niveau de colonisation de ces groupes d'insectes.

Quoi qu'il en soit, cette propension à l'augmentation d'abondance/activité d'espèces phloeo- et xylophages témoigne de l'état perturbé des peuplements au sein de sites de coupe. Bien que les coupes partielles soient considérées comme moins dommageables pour un habitat que ne le sont les coupes totales (Doucet *et al.* 2009), nous avons néanmoins démontré que celles-ci modifient certaines conditions abiotiques à l'intérieur du milieu (voir aussi Chen *et al.* 1999), ce qui en favorise l'exploitation par certains insectes. Toutefois, la convenance de l'hôte (i.e., de véritables arbres résiduels) pour les groupes Cerambycidae et Scolytinae reste encore à vérifier et mériterait de faire l'objet de futurs projets.

Par ailleurs, notre observation de la rapidité de localisation d'habitats perturbés – plus propices à leur établissement – atteste une fois de plus du grand pouvoir de détection des groupes Scolytinae et Cerambycidae pour leurs hôtes potentiels. L'étude et la compréhension des mécanismes de détection d'habitats et de sélection d'hôtes pour les insectes phloeo- et xylophages (Saint-Germain *et al.* 2006) sont importantes pour l'évaluation des effets des pratiques sylvicoles et l'estimation de leurs conséquences sur les ressources forestières. Suite à la première phase d'attraction vers des habitats perturbés, nous avons observé que certains facteurs abiotiques et variables environnementales influencent la distribution et la composition en espèces de ces coléoptères à l'intérieur des parcelles partiellement coupées, ce qui soutient notre troisième hypothèse. De ces facteurs, l'ouverture de la canopée et la présence de blessures physiques (et apparentes) sur les arbres résiduels apparaissent comme ceux qui influençaient le plus la distribution de plusieurs espèces. Selon Sutherland (2002), l'évolution

de certaines espèces dans des espaces naturellement ouverts, comme rencontrés dans l'Est du continent nord américain, pourrait expliquer ce type de comportements héliophiles. De façon analogue, certaines espèces de notre étude – dont l'aire de répartition correspond aux territoires mentionnés par Sutherland (2002) – semblent être influencées par l'ouverture de la canopée car ils sont plus abondants et plus diversifiés dans les chemins de débardage. Une plus grande quantité de résidus de bois au sol ainsi qu'un plus grand nombre de blessures le long des chemins pourraient avoir un effet additionnel/corrélatif au rayonnement sur l'abondance et la diversité de ces mêmes insectes, mais n'ayant pas évalué l'état des blessures sur l'ensemble de la parcelle, nous ne pouvons confirmer cette hypothèse.

Implication et futures voies de recherche

L'augmentation de l'activité des insectes phloeo- et xylophages dans des sites ayant subi des coupes partielles laisse cependant entrevoir une dualité : les effets bénéfiques des coupes partielles, de par la restauration écologique ou le maintien de certaines conditions favorables à certains coléoptères, pourrait potentiellement se faire au détriment de la production forestière du fait de la diminution de la qualité et donc de la valeur des arbres résiduels destinés à l'exploitation. Un stress trop grand suite au traitement affaiblirait le peuplement dont les défenses contre les attaques seraient compromises, ceci diminuant la rentabilité de la coupe partielle. Nos résultats attestent d'un lien entre les blessures visibles sur les arbres résiduels et une plus grande abondance de Scolytinae et Cerambycidae dans les sites de coupes. De plus, ils indiquent aussi la présence de certaines espèces, comme *T. lineatum* et *R. inquisitor*, reconnues pour exploiter des individus stressés et causer d'important dommages à l'industrie forestière. Par conséquent, il semble nécessaire de respecter des conditions rigoureuses dans la réalisation d'une telle coupe afin de limiter les blessures mécaniques aux arbres résiduels lors des opérations sylvicoles et ainsi restreindre l'attraction des Scolytinae et Cerambycidae pour les peuplements traités.

L'ensemble de nos résultats et des constats qui en découlent ne peuvent s'appliquer que sur une courte période, soit l'année suivant la coupe. Suite au « *thinning shock* », il faut pouvoir s'assurer que le peuplement revient à un état qui limitera l'action néfaste des insectes phloeo- et xylophages. Ainsi, il s'avère indispensable de continuer l'étude des effets des coupes partielles minimalement à moyen- sinon à long-terme pour évaluer l'état des

peuplements coupés ainsi que les répercussions des insectes sur les arbres résiduels. L'évaluation complète de la rentabilité de cette méthode de coupe et de son utilisation dans un système d'exploitation durable ne peut se faire qu'avec un suivi sur plusieurs années des interactions à l'intérieur des peuplements traités. Nous avons ainsi contribué de façon significative à cette évaluation en établissant la vulnérabilité des sites l'année suivant la coupe. Bien que nous n'ayons pu établir un lien direct entre une présence plus importante et une colonisation accrue sur des arbres résiduels, il est évident que plusieurs des espèces échantillonnées – certaines qui ont la capacité de nuire à la rentabilité de la coupe partielle – semblent profiter des sites traités.

Par ailleurs, nous n'avons pas observé de différence marquée entre les deux intensités de coupe partielle (25 et 40%), seulement une tendance à une plus grande abondance (Chapitre 2), une plus grande diversité (Chapitre 2) et un plus grand taux de colonisation (Chapitre 3) dans les parcelles avec une coupe partielle de 40%. Sur la base de ces résultats à court terme, nous aurions tendance à privilégier la couper à 40%, qui a une meilleure rentabilité sans pour autant être plus dommageable pour le milieu. Toutefois – comme mentionné plus haut – cette étude ne sert que de point de départ à l'évaluation complète de cette méthode sylvicole en forêt boréale sur l'activité des insectes phloeo- et xylophages et il reste indispensable d'étudier sa viabilité écologique sur le long terme avant de planifier son implantation à plus grande échelle.

Références

- Amman G.D., McGregor M.D., Schmitz R.F. & Oakes R.D. (1988). Susceptibility of lodgepole pine to infestation by mountain pine beetles following partial cutting of stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 18, 688-695.
- Archambault L., Delisle C. & Larocque G.R. (2009). Forest regeneration 50 years following partial cutting in mixedwood ecosystems of southern Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management*, 257, 703-711.
- 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.
- Boudreault C., Coxson D., Bergeron Y., Stevenson S. & Bouchard M. (2013). Do forests treated by partial cutting provide growth conditions similar to old-growth forests for epiphytic lichens? *Biological Conservation*, 159, 458-467.
- Chen J., Saunders S.C., Crow T.R., Naiman R.J., Brosofske K.D., Mroz G.D., Brookshire B.L. & Franklin J.F. (1999). Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology. *BioScience*, 49, 288-297.
- D'Aoust V., Kneeshaw D. & Bergeron Y. (2004). Characterization of canopy openness before and after a spruce budworm outbreak in the southern boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 339-352.
- Doucet R., Ruel J.C., Jutras S., Lessard G., Pineau M., Prigent G. & Thiffault N. (2009). *Manuel de foresterie*. 2nd edn. Éditions Multimondes, Québec, Canada.
- Esseen P.-A., Ehnström B., Ericson L. & Sjöberg K. (1997). Boreal Forests. *Ecological Bulletins*, 16-47.
- Hartmann H., Wirth C., Messier C. & Berninger F. (2008). Effects of above- and belowground partial harvest disturbance on growth and water status of residual sugar maple. *Tree Physiology*, 28, 1851-1862.
- Larsson S. & Danell K. (2001). Science and the Management of Boreal Forest Biodiversity. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 16, 5-9.
- Luyssaert S., Schulze E.D., Borner A., Knohl A., Hessenmoller D., Law B.E., Ciais P. & Grace J. (2008). Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 455, 213-215.

- Man R., Kayahara G.J., Rice J.A. & MacDonald G.B. (2008). Eleven-year responses of a boreal mixedwood stand to partial harvesting: Light, vegetation, and regeneration dynamics. *Forest Ecology and Management*, 255, 697-706.
- McGregor M.D., Amman G.D., Schmitz R.F. & Oakes R.D. (1987). Partial cutting lodgepole pine stands to reduce losses to the mountain pine beetle. *Canadian Journal of Forest Research*, 17, 1234-1239.
- MRNF (2013). Aménagement durable des forêts. URL <http://www.mrn.gouv.qc.ca/forets/amenagement/>
- Nordén B., Paltto H., Claesson C. & Götmark F. (2012). Partial cutting can enhance epiphyte conservation in temperate oak-rich forests. *Forest Ecology and Management*, 270, 35-44.
- Potapov P., Hansen M.C., Stehman S.V., Loveland T.R. & Pittman K. (2008a). Combining MODIS and Landsat imagery to estimate and map boreal forest cover loss. *Remote Sensing of Environment*, 112, 3708-3719.
- Prévost M. & Pothier D. (2003). Partial cuts in a trembling aspen – conifer stand: effects on microenvironmental conditions and regeneration dynamics. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 1-15.
- Raffa K.F. & Berryman A.A. (1980). Flight responses and host selection by bark beetles. In: *Dispersal of forest insects: evaluation, theory and management implications*. Proceedings of the 2nd IUFRO Conference. Cooperative Extension Service, Washington State University, Pullman. USA, pp. 213-233.
- Raivio S., Normark E., Pettersson B. & Salpakivi-Salomaa P. (2001). Science and the Management of Boreal Forest Biodiversity - Forest Industries' Views. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 16, 99-104.
- Saint-Germain M., Buddle C.M. & Drapeau P. (2006). Sampling saproxylic Coleoptera: scale issues and the importance of behavior. *Environmental Entomology*, 35, 478-487.
- Similä M., Kouki J., Martikainen P. & Uotila A. (2002). Conservation of beetles in boreal pine forests: the effects of forest age and naturalness on species assemblages. *Biological Conservation*, 106, 19-27.
- Smith D.M., Larson B.C., Kelty M.J. & Ashton P.M.S. (1996). *The Practice of Silviculture: Applied Forest Ecology*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Sutherland W.J. (2002). Conservation biology: Openness in management. *Nature*, 418, 834-835.
- Warkentin I.G. & Bradshaw C.J.A. (2012). A tropical perspective on conserving the boreal 'lung of the planet'. *Biological Conservation*, 151, 50-52.

Annexe A

Différentes méthodes d'échantillonnage pour différents objectifs

Au travers de ce projet, nous avons pu observer certaines caractéristiques des méthodes d'échantillonnage d'insectes qui nous permettent d'élaborer des recommandations concernant leur utilisation ainsi que leur optimisation.

Le prélèvement de l'écorce ainsi que sa dissection demeure une méthode hautement laborieuse (Saint-Germain *et al.* 2007) qui demande une précision et une attention soutenue afin de ne pas abîmer ou tout simplement omettre le décompte de certains individus. C'est une méthode qui, lorsqu'adéquatement réalisée, génère des données d'abondance et de diversité absolue, puisque tous les spécimens sont prélevés et pris en compte, ce qui s'avère utile pour la caractérisation des communautés utilisant un substrat à un temps donné (Saint-Germain *et al.* 2006; Saint-Germain *et al.* 2007). Elle est en ce sens plus précise que les échantillons de bois mort mis en élevage, puisque pour ces derniers, aucune façon rapide et efficace ne permet d'identifier le moment où tous les individus présents à l'intérieur d'une section de bois auront émergés. La rapidité et l'efficacité de la méthode de dissection d'écorce par rapport à la mise en élevage dépendront de plusieurs facteurs propres aux objectifs de l'étude et des groupes d'insectes visés. En effet, si l'on s'intéresse seulement aux Cerambycidae dont les larves sont généralement assez volumineuses, l'écorçage suivi d'un bref examen de l'écorce et de la surface du bois sera beaucoup plus rapide que la mise en élevage, laquelle peut s'étendre sur plus d'une année étant donné que certaines espèces de longicornes ont un cycle de développement de deux ans à l'intérieur d'un substrat. Cependant, si l'on s'intéresse, comme ce fut le cas pour ce projet de recherche, à plusieurs familles de petites tailles avec des cycles de développement rapides amenant parfois plusieurs générations par année, le temps requis pour la dissection d'écorce peut être décuplé; son efficacité par rapport à l'autre méthode devient alors relatif au temps disponible pour cette étape. Elle peut ainsi s'avérer plus rapide que la mise en élevage, seulement si les échantillons d'écorce ne sont pas trop volumineux par rapport à la disponibilité des ressources.

Références

- Saint-Germain M., Buddle C.M. & Drapeau P. (2006). Sampling saproxylic Coleoptera: scale issues and the importance of behavior. *Environmental Entomology*, 35, 478-487.
- Saint-Germain M., Drapeau P. & Buddle C.M. (2007). Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen. *Ecography*, 30, 737-748.