

Université de Montréal

**Effet du changement climatique et de la phénologie de l'arbre hôte
sur l'étendue spatiale des épidémies de la tordeuse des bourgeons
de l'épinette : une approche à base d'agents**

Par Jennifer Sauri Ramirez

Département de sciences biologiques
Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté
en vue de l'obtention du grade de M.Sc.
en sciences biologiques

Janvier 2020

© Jennifer Sauri Ramirez, 2020

Université de Montréal
Département de sciences biologiques, Faculté des arts et des sciences

Ce mémoire intitulé

**Effet du changement climatique et de la phénologie de l'arbre hôte
sur l'étendue spatiale des épidémies de la tordeuse des bourgeons
de l'épinette : une approche à base d'agents**

Présenté par

Jennifer Sauri Ramirez

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes

Jean-François Lapierre

Président-rapporteur

Patrick James

Directeur de recherche

Liliana Perez

Codirectrice

Daniel Kneeshaw

Membre du jury

Résumé

Le changement climatique continue d'affecter la dynamique des paysages forestiers à grande échelle. Cependant, il demeure incertain comment ces changements affecteront les forêts futures et en particulier les épidémies des insectes ravageurs forestiers. Le changement climatique affecte l'émergence des insectes, en perturbant notamment la synchronisation phénologique entre les insectes herbivores et leurs arbres hôtes. De telles perturbations peuvent avoir des conséquences importantes sur le moment de l'émergence, l'étendue et la gravité de l'épidémie. Cette étude vise à comprendre comment le changement climatique pourrait affecter la synchronie phénologique entre la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*), un défoliateur indigène, et ses espèces hôtes (*Abies balsamea* et *Picea mariana*) et comment cela pourrait affecter l'étendue des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans la région de la Côte-Nord au Québec, Canada. Nous avons exploré les effets de deux facteurs expérimentaux sur l'étendue des épidémies à l'aide d'un modèle de simulation stochastique spatialement explicite à base d'agents (MBA): (1) la température quotidienne représentée selon deux niveaux d'augmentation (+2°C et +4°C) relative à une base de référence 2016 et (2) la variation de la phénologie des arbres hôtes correspondant aux différents niveaux d'incertitude (SD) concernant le moment du débourrement des bourgeons. Nous avons évalué comment ces facteurs ont affecté la variation de l'étendue des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette et la complexité spatiale du patch épidémique sur un horizon de simulation de 20 ans. Nos résultats de simulation indiquent que la synchronisation phénologique arbres hôtes-insectes est fortement affectée par les changements de température, mais de manière non linéaire. Une augmentation de 2°C a permis de réduire l'étendue de l'épidémie en raison de la faible survie des larves, tandis qu'une augmentation de 4°C a entraîné une survie plus élevée des insectes et des épidémies plus importantes. Notre modèle peut aider à prévoir la dynamique future des forêts et faciliter l'élaboration de meilleures stratégies de gestion pour réduire l'effet des épidémies sur les paysages forestiers.

Mots-clés : système complexe, modélisation à base d'agents, changement climatique, synchronie phénologique, phénologie, *Choristoneura fumiferana*, *Abies balsamea*, *Picea mariana*

Abstract

Climate change continues to affect forest landscape dynamics at a global scale. However, it remains uncertain how these changes will affect future forests and in particular outbreaks of forest insect pests. Climate change can affect outbreaking insects by disrupting phenological synchrony between herbivorous insects and their host trees. Such disruptions can have important consequences for outbreak timing, extent, and severity. This study aims to understand how climate change could affect the phenological synchrony between the spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*), a native outbreaking defoliator, and its host trees (*Abies balsamea* and *Picea mariana*), and how this might affect the extent of spruce budworm outbreaks in the Côte-Nord region in Quebec, Canada. We explored the effects of two experimental factors on outbreak extent using a spatially explicit stochastic agent-based simulation model (ABM): (1) daily temperature represented as two levels of increase (+2°C and +4 °C) relative to a 2016 baseline, and (2) variation in host phenology represented as four different levels of uncertainty (SD) around the timing of budburst. We assessed how these factors affected variation in spruce budworm outbreak extent and outbreak patch spatial complexity over a 20-year simulation horizon. Our simulation results indicate that host trees-insect phenological synchrony is strongly affected by temperature changes, but in a non-linear way. An increase of 2°C was found to reduce outbreak extent due to poor larval survival, while an increase of 4°C resulted in higher insect survival and larger outbreaks. Our model can help to forecast future forest dynamics and facilitate the development of better management strategies to reduce the effect of outbreaks on forest landscapes.

Keywords: complex systems, agent-based modelling, climate change, phenological synchrony, phenology, *Choristoneura fumiferana*, *Abies balsamea*, *Picea mariana*

Table des matières

Résumé	i
Abstract	ii
Table des matières	iii
Liste des tableaux	v
Liste des figures	vi
Liste des abréviations	viii
Remerciements	x
1. Introduction	1
1.1 Épidémies de la TBE.....	1
1.2 Phénologie et synchronisation phénologique.....	2
1.3 Le changement climatique et ses effets sur la phénologie et la synchronisation phénologique entre la TBE et ses hôtes	5
1.4 Cycle de vie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.....	7
1.5 Phénologie des arbres hôtes	9
1.6 Épidémies d'insectes forestiers comme systèmes complexes.....	10
1.6.1 Modélisation basée sur l'agent.....	11
1.7 Objectif et questions de recherche	13
2. Chapitre 1: Effect of climate change and host tree phenology on the spatial extent of spruce budworm outbreaks: a spatial agent-based approach	14
Abstract	15
2.1 Introduction	16
2.2 Methods.....	19
2.2.1 <i>Simulation approach</i>	19
2.2.2 <i>Entities, state variables, and scales</i>	19
2.2.3 <i>Process overview</i>	20
2.2.4 <i>Design concepts</i>	22
2.2.5 <i>Initialization</i>	23

2.2.6	<i>Input data</i>	23
2.2.7	<i>Sub-model descriptions</i>	23
2.2.8	<i>Experimental design</i>	25
2.2.9	<i>Data analysis</i>	26
2.3	Results	27
2.3.1	<i>Effect of climate change on defoliation and SBW outbreaks</i>	27
2.3.2	<i>Population size</i>	30
2.3.3	<i>Effect of climate change on spatial extent of outbreaks</i>	31
2.4	Discussion	34
2.5	Potential limitations	36
	Conclusions	37
	Acknowledgments	38
	References	38
3.	Conclusion générale	43
	Bibliographie	47

Liste des tableaux

Table I. Summary of simulation scenarios illustrating the fully crossed design between three levels of the temperature factor (2016, +2°C, +4°C), and four levels of variation in the host phenology factor (SD). Standard deviation (SD) in timing of budburst for host trees.26

Table II. Two-way ANOVA to determine the percentage of variance explained by the effects of the temperature scenario (2016, +2°C, +4°C), the host phenology variation (SD), and their interaction on the area defoliated (km²) and the perimeter-area ratio index (PARA).....28

Liste des figures

Figure 1. Schéma conceptuel de la synchronie phénologique entre la population de la TBE et ses arbres hôtes. Les courbes représentent le moment de l'émergence larvaire de la TBE et le débourrement de ses arbres hôtes (sapin baumier, épinette noire).....	3
Figure 2. Cycle de vie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2014).....	8
Figure 3. Zone d'étude – Forêt de la Cote-Nord au Québec dans une série de couches de données SIG à utiliser dans le monde artificiel sur lequel est basé le MBA qui sera présenté au chapitre 1.....	12
Figure 4. Model flow diagram illustrating the SBW-host-phenology interactions influenced by temperature increase (Degree-days). These processes include emergence, phenological synchronisation, dispersal, and death, and they are programmed to execute as a succession of sub-models of agent-types (SBW – Host), their attributes, and relationships. Inputs and outputs are represented by squares; determinants to execute subroutines are represented by diamonds, and sub-routines are represented by circles.	21
Figure 5. Mean total defoliation of host trees (km ²) in response to climate change (2016, a mean increase of 2 °C and 4 °C) and host phenology variation (0.5 SD, 1 SD, 2 SD, 3 SD); 20 years of simulation; over 100 replicates. Dashed red line represents the initial area defoliated in 2008. ...	29
Figure 6. Mean perimeter-area ratio (PARA index) of outbreaks in response to climate change (2016, a mean increase of 2°C and 4°C) and host phenology variation (0.5 SD, 1 SD, 2 SD, 3 SD); 20 years of simulation; over 100 replicates.....	30
Figure 7. Number of cells infested by a) larvae and b) moths in 20 years of simulation in response to increases in temperature and host phenological variation over 100 replicates. Dashed red line represents the initial larval population.....	31
Figure 8. Expansion of SBW outbreaks (surface defoliated, red cells) after 20 years of defoliation in response to climate change scenarios (2016, +2°C and +4°C) and host phenology variation (0.5 SD, 1 SD, 2 SD, 3 SD). Each map shows the sum of 100 simulations, where a defoliated cell by SBW outbreaks is equal to one (1), and a non-defoliated cell equal to zero (0). Black cells represent the SBW outbreaks location in initial conditions in the boreal forest of Côte-Nord region in Quebec, Canada.	33

Liste des sigles

ABM: Agent-based model

ANOVA: Analysis of variance (Analyse de variance)

BF: Balsam fir

BS: Black spruce

DD: Degree-days

ÉB: Épinette blanche

ÉN: Épinette noire

GIS: Geographic information systems (systèmes d'information géographique)

L1: Larves du premier stade

L2: Larves du second stade

L6: Larves du sixième stade

MBA : Modèle basée sur l'agent

NFI: National Forest Inventory

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

PARA: Perimeter-Area Ratio (rapport périmètre-aire)

SB: Sapin baumier

SBW: Spruce budworm

SD: Standard deviation in timing of budburst for host trees

TBE: Tordeuse des bourgeons de l'épinette

WS: White spruce

Liste des abréviations

km²: square kilometre (kilomètre carré)

km: kilometer (kilomètre)

%: percentage (pourcentage)

ha: hectare

°C: degree celsius (degrés celsius)

Mg: megagram (mégagramme)

Je dédie ce mémoire à mon époux, François Trachy, qui m'a toujours donné le soutien et l'encouragement nécessaire à surmonter tous les défis de ma vie et qui m'a supporté dans mes nombreux jours d'absence à programmer et analyser au laboratoire; et à mes parents, qui malgré la distance sont invariablement présent en moi, qui m'ont toujours soutenu et poussé à viser les plus hauts sommets!

Remerciements

J'aimerais remercier à tous ceux et celles qui m'ont supporté au cours de ce long voyage que fut la maîtrise. Que ce soit dans un cadre professionnel ou simplement pour leur soutien moral durant les périodes plus difficiles, j'ai toujours pu compter sur mes collègues et mes amis. Tout d'abord, j'aimerais remercier mon superviseur, Patrick James, et ma codirectrice, Liliana Perez, qui ont appuyé et guidé mes démarches depuis le début et pour tout l'appui dans la recherche de financement. Leurs encouragements, leurs bons conseils et leurs esprit critique ont contribué à mon développement professionnel et scientifique.

J'aimerais également remercier mes collègues du département de science biologique: Jeremy Larroque (surtout pour tous les précieux conseils et pour son inépuisable savoir en statistique), Julian Wittische, Simon Legault, Xiao Ju (Ryan), pour l'appui technique et leurs conseils, quand je me sentais égaré. À Daiana Tourne et Helene Ruiz pour leur bonne humeur et le support moral, j'ai eu beaucoup de plaisir en votre compagnie au laboratoire. J'aimerais remercier d'autres collègues qui ont eu un passage plus bref au laboratoire ou que je n'ai pas pu côtoyer suffisamment longtemps, mais qui ont eu l'occasion de poser sur mon projet un regard nouveau. Ainsi, merci à Jade Canape, Paul Mayrand, Louis-Étienne Robert, Mathieu Neau, Julie Marleau, Dominique Caron, Cheng Ji.

À mes collègues du département de géographie: Saeed Harati (surtout pour l'appui technique dans le modèle, et pour son inépuisable savoir en programmation et en modélisation), Mariana Tiné, Jeffrey Katan, Andrea Lousada pour tous leurs soutiens et leurs précieux conseils sur mon projet. À Simon Demers, Brince Jones, Samuel Seuru, Pierre-Philippe Vézina, Etienne Taschereau, Guillaume Arnoux pour leur bonne compagnie au laboratoire LEDGE, principalement dans les moments d'échange culturel. À mes amies Mariana Tiné, Andrea Lousada, Catherine Dally-Bélanger et Tiana Custodio qui comprenaient toutes les difficultés d'une étudiante internationale, et m'ont permis de nombreux moments de plaisir dans les jours les plus difficiles. Aussi, je tiens également à vous remercier pour tout le support technique en analyse spatiale.

Finalement, j'aimerais aussi remercier les membres de mon comité conseil de maîtrise et du jury de mon mémoire, Colin Favret, Jean-François Lapierre, Daniel Kneeshaw qui ont également contribué au bon développement de mon mémoire et de mon projet, grâce à leur soutien et leurs commentaires pertinents. Ce fut toute une expérience et je n'y serais pas parvenu seule. Merci beaucoup à vous tous!

1. Introduction

1.1 Épidémies de la TBE

La tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE, *Choristoneura fumiferana* Clem.) est un lépidoptère indigène d'Amérique du Nord. Il s'agit du ravageur causant le plus de dommages dans la forêt boréale de l'est du Canada (MacLean, 1980). Au Québec, la TBE consomme principalement des nouveaux bourgeons annuels du sapin baumier, de l'épinette blanche ainsi que, à un degré moindre, de l'épinette noire en tant que deuxième hôte (Hennigar et al., 2008; Régnière & Nealis, 2008).

Les épidémies de la TBE se produisent environ tous les 25 à 40 ans (Jardon et al., 2003). En période épidémique, les insectes forestiers causent une défoliation sévère, une croissance plus lente et la mortalité des arbres sur des millions d'hectares (MacLean & Ostaff, 1989), avec des conséquences importantes pour la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (Anderegg et al., 2015; Kurz et al., 2008).

Toutefois, la vulnérabilité des peuplements dépend de la durée des épidémies et de la gravité de la défoliation. La dernière épidémie majeure de la TBE a atteint son point culminant dans les années 1970, endommageant et / ou détruisant près de 58 millions d'hectares dans les forêts boréales de l'est du Canada (Despland, 2017; Pureswaran et al., 2016). En 2006, une nouvelle épidémie de la TBE a été détectée sur la Rive Nord du fleuve Saint-Laurent au Québec, Canada. Depuis lors, la superficie a augmenté jusqu'à atteindre plus de 9,6 millions d'hectares de forêts au Québec (Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs, 2019).

Avec le changement climatique en cours, les dynamiques des épidémies pourraient changer selon les prédictions. Il est prévu que la température de l'air devrait augmenter d'environ 2 à 4°C pour la période 2041-2070 dans la province de Québec (Ouranos, 2015). Avec le réchauffement de la température, il se peut que la dynamique des épidémies soit altérée suite aux changements dans la synchronisation entre l'insecte et son arbre hôte (Pureswaran et al, 2019; Van Asch & Visser, 2007). La désynchronisation de la TBE avec son hôte peut donc

réduire sa survie en raison de l'indisponibilité de feuillage (Fuentelba et al., 2017; Pureswaran et al., 2015, 2019). En revanche, une meilleure synchronisation entre la TBE et ses hôtes, principalement avec l'épinette noire pourrait causer l'expansion massive de zones affectées par les épidémies de TBE dans le futur dû aux vastes étendues d'épinette noire qui se trouvent dans les forêts boréales du Canada (Pureswaran et al., 2015; Régnière et al., 2012). Par conséquent, les impacts des épidémies de la TBE futures seraient plus sévères et dureraient plus longtemps (Gray, 2008) grâce à la disponibilité de feuillage au nord du Canada. Ces changements pourraient affecter la stabilité à long terme de l'écosystème et amener des préoccupations environnementales. L'objectif de cette thèse est d'examiner comment l'étendue des épidémies de la TBE pourrait changer à cause du changement climatique et les changements en termes de synchronie entre cet insecte défoliateur et ses hôtes.

1.2 Phénologie et synchronisation phénologique

La phénologie des arbres hôtes joue un rôle important dans l'écologie des insectes défoliateurs forestiers (Badeck et al., 2004; Van Asch & Visser, 2007), tels que la TBE. Les insectes herbivores dépendent de la disponibilité du feuillage de l'hôte pour leur survie (Fuentelba et al., 2017); par conséquent, les populations d'insectes doivent synchroniser leurs périodes alimentaires avec la période de croissance des aiguilles au printemps. Donc, la synchronisation phénologique est le résultat de cet ajustement entre l'émergence des larves hibernantes de l'insecte et le débourrement des bourgeons des hôtes au printemps (Figure 1A).

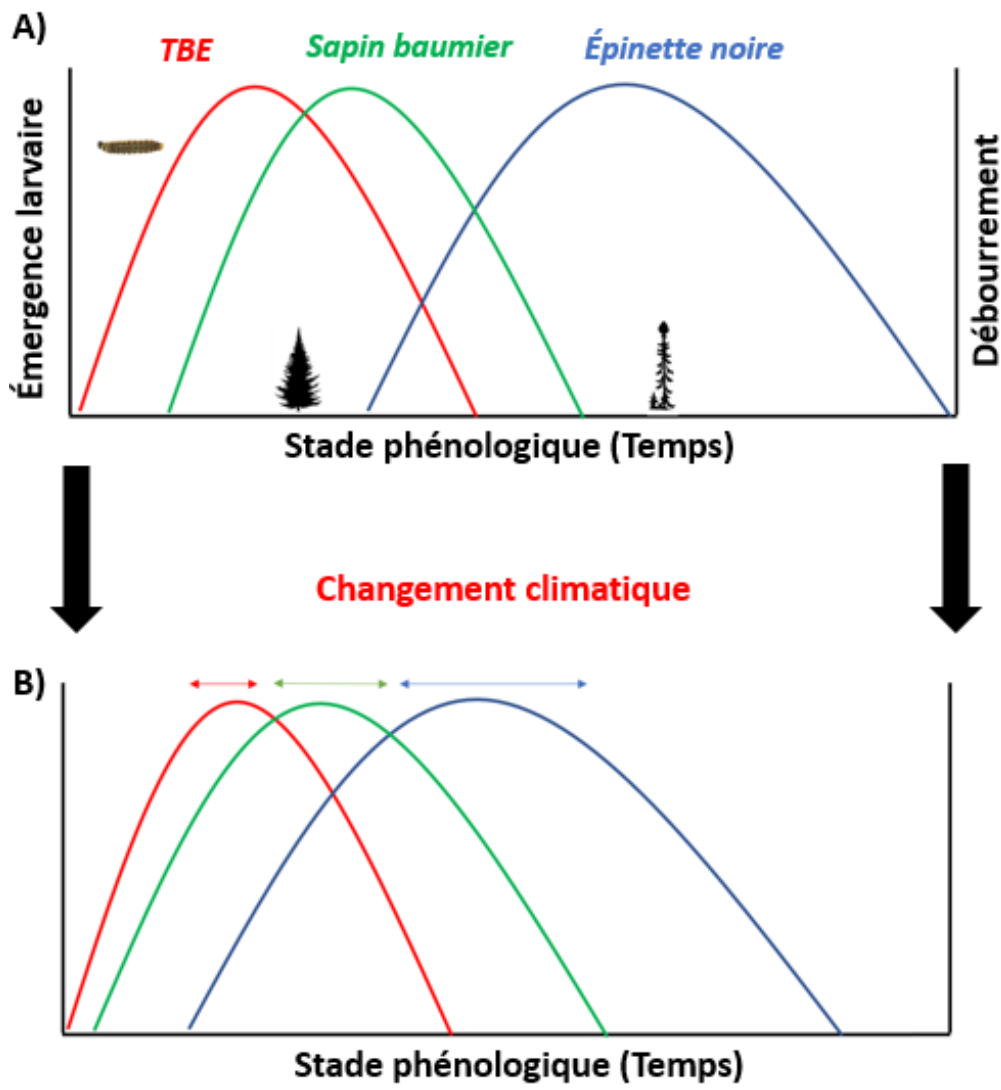


Figure 1. A) Schéma conceptuel de la synchronie phénologique entre la population de la TBE et ses arbres hôtes. Les courbes représentent le moment de l'émergence larvaire de la TBE et le débourrement de ses arbres hôtes (sapin baumier, épinette noire). B) Les changements attendus dans la synchronisation phénologique entre la TBE et ses hôtes en réponse au changement climatique et à la variation de la phénologie des hôtes qui sera présentée au chapitre 1.

Au printemps, les larves de la TBE de l'Est du Canada émergent souvent plusieurs jours avant le débourrement (Greenbank, 1956; Figure 1A) et s'alimentent de vieilles aiguilles de sapins et d'épinettes en attendant le débourrement des bourgeons annuels des arbres hôtes (Lawrence, Mattson & Haack, 1997). Toutefois, les larves qui émergent trop tôt du débourrement risquent

de mourir de faim en raison de l'indisponibilité des bourgeons. Des recherches sur l'épinette blanche suggèrent que les jeunes larves peuvent survivre environ deux semaines en se nourrissant des vieilles aiguilles en attendant le débourrement des bourgeons au printemps (Lawrence et al., 1997; Trier & Mattson, 1997), mais les taux de mortalité augmentent avec la durée entre l'émergence et le débourrement (Fuentealba et al., 2017; Régnière & Nealis, 2008). Par contre, si les larves commencent à s'alimenter tardivement par rapport au débourrement des bourgeons, elles ont tendance à réduire leur performance, car la qualité nutritionnelle du feuillage des arbres diminue rapidement avec le développement des feuilles (Fuentealba et al., 2017).

L'épinette blanche (*Picea glauca*) et l'épinette noire (*Picea mariana*) sont les espèces caractéristiques de la région forestière boréale et le sapin baumier (*Abies balsamea*) est très répandu dans la partie Est et la partie Centrale du Canada (Rowe, 1972). Les trois espèces d'arbres hôtes sont très susceptibles aux épidémies de la TBE. Les différences de susceptibilité entre les hôtes reposent sur le degré de synchronisme entre la phénologie de la TBE durant les stades larvaires et la phénologie des arbres hôtes. Pendant la phase des épidémies, enregistrée au Canada, la TBE était plus sévère sur l'épinette blanche, mais moins de dommages comparativement au sapin baumier, car le débourrement et la croissance des bourgeons de l'année chez l'épinette blanche sont plus rapides que le sapin baumier. Par contre, le débourrement tardif des bourgeons de l'épinette noire entraîne une réduction de la densité de la TBE due à l'indisponibilité des bourgeons, par conséquent l'épinette noire est moins défoliée (Nealis & Régnière, 2004).

La forêt de l'épinette noire représente la plus forte proportion d'arbres utilisés pour le reboisement au Québec. Il s'agit d'une composante majeure de la forêt boréale et une espèce très recherchée par l'industrie papetière pour la qualité de son bois au Québec. De plus, l'épinette noire est présente dans toutes les zones de végétation ce qui démontre une grande amplitude écologique (Numainville & Despons, 2004).

1.3 Le changement climatique et ses effets sur la phénologie et la synchronisation phénologique entre la TBE et ses hôtes

Dans les forêts boréales du Canada, le débourrement des bourgeons chez le sapin baumier est mieux synchronisé avec l'émergence des larves de la TBE (Blais, 1960; Figure 1A). Le débourrement du sapin baumier se produit en moyenne deux semaines avant celui de l'épinette noire (Blais, 1960; Nealis & Régnière, 2004), ce qui favorise que le sapin baumier devienne le principal hôte pour la TBE et l'espèce hôte la plus affectée (Blais, 1960). Cependant, le changement climatique pourrait altérer le synchronisme entre les insectes herbivores et leurs plantes hôtes (Van Asch & Visser, 2007; Figure 1B), étant donné que l'augmentation de la température provoque un débourrement précoce des bourgeons et l'émergence hâtive des larves de la TBE au printemps (Bronson et al., 2009).

Suite à une augmentation de la température, la saison de croissance des arbres débiterait plus tôt dans la saison, via le débourrement précoce des hôtes (Bronson et al., 2009). L'émergence de la TBE pourrait donc devenir mieux synchronisée avec la phénologie des hôtes au nord lorsque des bourgeons sont disponibles, ce qui pourrait faciliter l'expansion massive de zones affectées par les épidémies de TBE dans le futur (Pureswaran et al., 2015). Une meilleure synchronisation principalement avec la phénologie de l'épinette noire, il se peut qu'au cours des 50 prochaines années l'insecte puisse migrer jusqu'à trois degrés vers le nord (Régnière, St-Amant & Duval, 2012) dans la zone où l'épinette noire couvre une plus grande partie de la zone géographique du Canada que le sapin baumier (Rowe, 1972).

Étant donné que la synchronie phénologique entre la TBE et l'hôte influencées par le changement climatique suggère des changements dans la sévérité et la distribution des insectes (Pureswaran et al. 2015; Régnière, St-Amant & Duval, 2012), nous proposons deux scénarios de conséquences probables sur la distribution spatiale des épidémies de la TBE en réponse aux changements de la synchronisation phénologique entre la TBE et ses hôtes.

1) Distribution des épidémies au nord sans changements dans la synchronie phénologique entre la TBE et ses hôtes. Ce scénario se présente si la phénologie de l'hôte et celle de la TBE avancent à la même vitesse, où ils changent à des taux équivalents

(Pureswaran et al., 2015). Le sapin baumier resterait l'hôte privilégié de la TBE, en termes de synchronisation, à mesure que l'insecte se distribue vers les latitudes nord, car une augmentation de la température permettra à la TBE d'achever son cycle de vie avec des taux de mortalité plus faibles dans les latitudes septentrionales et augmenter la gravité de la défoliation dans cette zone (Pureswaran et al. 2015; Régnière, St-Amant & Duval, 2012). La forêt de l'épinette noire serait donc plus susceptible à la présence constante de la population de la TBE, spécialement où les sapins sont abondants, mais moins affectés par la phase d'épidémies que dans un scénario avec une meilleure synchronie phénologique (Pureswaran et al., 2015).

2) *Distribution des épidémies au nord avec changements dans la synchronie phénologique entre la TBE et ses hôtes.* Des études récentes ont démontré que l'élévation de la température influence davantage la phénologie des hôtes que la phénologie de la TBE (Pureswaran et al., 2019; Figure 1B). Si la phénologie des arbres hôtes avance plus vite que celle de la TBE due au réchauffement climatique (Neau, 2014), la phénologie des populations de la TBE serait mieux synchronisée avec les arbres hôtes et l'épinette noire pourrait donc devenir un hôte de choix pendant la phase des épidémies (Pureswaran et al., 2015). Une augmentation de la synchronisation phénologique entre la TBE et l'épinette noire pourrait donc conduire à des épidémies plus importantes grâce à la disponibilité du feuillage ainsi que des épidémies s'étendant dans des régions de la forêt de l'épinette noire au nord qui n'ont pas été affectées actuellement. Par conséquent, les futures épidémies de la TBE seraient plus sévères (Gray, 2008) et les zones défoliées par les épidémies pourraient être étendues sur de grandes surfaces. En revanche, une désynchronisation entre la TBE et ses hôtes pourrait augmenter la mortalité larvaire en raison de l'indisponibilité de feuillage (Pureswaran et al. 2015, 2019; Fuentealba et al. 2017).

Toutefois, l'interrogation sur la variabilité et la vitesse à laquelle l'avancée phénologique de l'insecte et de l'hôte se feront est incertain (Neau, 2014), car chaque espèce réagit différemment à la température (Gray, 2008; Pureswaran et al., 2019). Bien qu'il existe des études ayant montré plus de variation phénologique des hôtes en réponse à l'élévation de la température (Pureswaran et al., 2019), on sait relativement peu de choses sur la variation au sein des espèces au moment du débourrement des bourgeons, et ce que cela pourrait signifier

pour les épidémies de la TBE à long terme. Comprendre la dynamique et les effets de ces épidémies en réponse au changement climatique et à la variation de la phénologie de l'hôte sont donc les objectifs centraux de ce projet de recherche qui sera abordée plus loin.

1.4 Cycle de vie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette

Le cycle de vie de la TBE ne comporte qu'une génération (univoltine) par année composée de 9 stades phénologiques (Figure 2), et la durée de chaque stade du développement de la TBE définit comment la phénologie est principalement influencée par la température (Badeck et al., 2004; Régnière, 1990; Wellington et al., 1950). Il compte un stade œuf, six stades larvaires de taille croissante (chenille), un stade chrysalide et un stade adulte, le papillon. Le cycle de vie de la TBE débute en juillet-août, lorsque les papillons pondent environ 200 œufs, sur la face inférieure des aiguilles des arbres hôtes (Royama, 1984) et généralement à la cime des arbres (Neau, 2014). Après 10 jours, les œufs éclosent et les larves du premier stade (L1) se dispersent sur une courte distance dans l'arbre et cherchent des endroits abrités pour tisser un petit cocon de soie appelé hibernaculum, dans lesquelles elles se transforment en larves du second stade (L2) et entrent dans la diapause hivernale jusqu'au printemps suivant (Miller, 1975). Pendant cette période d'hivernage, les larves ne se nourrissent pas et leur survie dépend exclusivement de la quantité des réserves énergétiques fournies par leur mère (Carisey & Bauge, 2002).

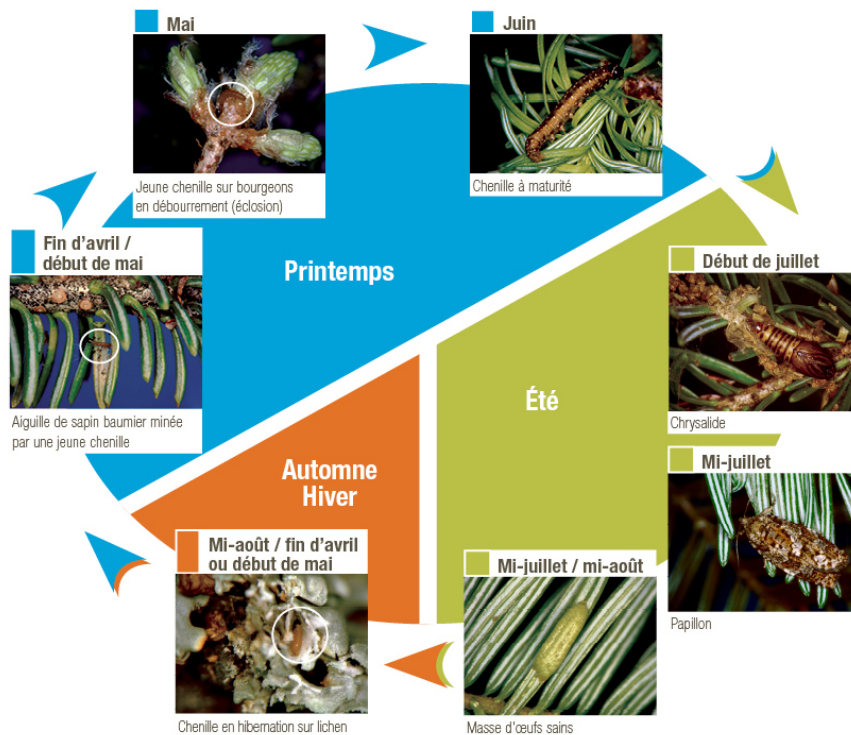


Figure 2. Cycle de vie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2014).

Vers fin avril-début de mai, les L2 émergent pour se rendre vers les extrémités des branches, où elles se nourrissent des vieilles aiguilles des années précédentes (1 à 2 ans) (Sanders, 1991), des graines ou des bourgeons de pollen en attendant le débourrement des bourgeons annuels des arbres hôtes lorsqu'elles sont encore fermées (Miller, 1975). Cette période avant le débourrement peut avoir des conséquences importantes sur la capacité de survie des jeunes larves L2 (Fuentelba et al., 2017), car elles peuvent mourir de faim. Des recherches antérieures sur l'épinette blanche suggèrent que les jeunes larves peuvent survivre jusqu'à trois semaines se nourrissant du vieux feuillage et obtenir des nutriments suffisants pour soutenir un bon développement (Lawrence et al., 1997). Cependant, plus les L2 émergent tôt, plus la période d'attente avant le débourrement est longue et plus la survie diminue (Fuentelba et al., 2017; Lawrence, Mattson & Haack, 1997). Au printemps, l'émergence des larves L2 de la TBE est optimale lorsque les températures atteignent au minimum 15°C (Rose & Blais, 1954).

Une fois que le débourrement des bourgeons a débuté, les L2 s'alimentent et muent successivement jusqu'au stade L6 sans abandonner leurs sites d'alimentation tant que le feuillage de l'année est disponible (Nealis, 2016). Les stades individuels de L2 à L6 se développent à des taux différents de température et le passage d'un stade à l'autre est plus rapide vers 30°C (Régnière, 1987). Ce dernier stade larvaire, le sixième, cause la plus grande partie des dommages sur la forêt causée par la défoliation (Miller, 1975). Au début du mois de juillet, les larves L6 vont par la suite se transformer en pupes et restent accrochées aux branches de l'arbre pendant une semaine jusqu'à l'émergence des papillons adultes (Royama, 1984) lorsque les températures sont supérieures à 10°C. Ensuite, les femelles vierges s'accouplent durant leur jour d'émergence et déposent leurs œufs à plusieurs endroits le second jour (Miller, 1975). Les papillons sont transportés parfois par le vent sur de grandes distances (20 km à 450 km), ce qui favorise leur dispersion (Greenbank, Schaefer & Rainey, 1980; Sturtevant et al., 2013) et la défoliation des nouveaux arbres hôtes (Nealis & Régnière, 2004; Royama, 1984). Toutefois, il existe toujours un débat sur la capacité de vol et son rôle dans la dynamique des épidémies, dont leur synchronisme à l'échelle régionale (Régnière & Lysyk, 1995).

1.5 Phénologie des arbres hôtes

La phénologie d'arbres boréaux est influencée par les conditions météorologiques (Chuine, Cour & Rousseau, 1999). La photopériode et les indices de température de refroidissement (*chilling temperature*) sont des facteurs environnementaux fixes qui brisent la dormance des bourgeons et forcent l'initiation du développement ontologique vers le débourrement de bourgeons de la plupart des espèces d'arbres du nord (Chuine et al., 1999; Hannerz, 1999).

Au printemps, le débourrement des bourgeons est l'un des événements les plus précis du cycle annuel des arbres boréaux, car il marque la saison de son processus de croissance (Hannerz, 1999). Il se produit lorsque les températures printanières atteignent un seuil de température minimal durant une certaine période (Hannerz, 1999; Karlsson et al., 2003). En plus de l'augmentation de la luminosité quotidienne, les racines commencent à absorber l'eau et les éléments nutritifs présents dans le sol, ensuite la sève circule dans les trachéides pour rejoindre les bourgeons qui gonflent, et éclosent (Neau, 2014). La température est donc reconnue

comme le principal facteur de contrôle du processus de développement des arbres du nord (Badeck et al., 2004; Chuine et al., 1999; Hannerz, 1999). C'est durant cette période saisonnière que les arbres hôtes jouent un rôle très important dans l'écologie de l'alimentation printanière de la TBE qui est crucial pour la survie et la performance de l'insecte (Fuentealba et al., 2017). Au cours de l'été, le développement des bourgeons crée de nouvelles aiguilles et augmente la capacité photosynthétique pour assurer la structure et la rigidité de l'arbre (Neau, 2014). À l'automne, les arbres ralentissent leur métabolisme lorsque les températures commencent à diminuer (Heide, 1974). En hiver, les arbres entrent en dormance pour résister aux basses températures (Heide, 1974) et attendent l'arrivée du printemps pour recommencer leur processus de croissance.

D'ici à 2100, la forêt boréale devrait connaître une augmentation de la température moyenne mondiale entre 1.4 et 3.8°C (Bronson et al., 2009), par conséquent les avancées phénologiques devraient être plus prononcées (Bronson et al., 2009; Karlsson et al., 2003). Actuellement, dans tout l'hémisphère nord, de nombreuses espèces de plantes présentent une phénologie avancée en réponse au réchauffement climatique (Karlsson et al., 2003). Des études dans les latitudes élevées au nord de la Fennoscandie ont prouvé qu'une augmentation de la température printanière de 1°C a produit un avancement de 8 jours du début de débourrement de bourgeons en *Betula* sp. et *Populus* sp. (Karlsson et al., 2003). Cette observation est similaire avec l'augmentation artificielle de la température (sol et air) de 5°C qui a produit également un avancement de la phénologie de l'épinette noire jusqu'à 11 jours (Bronson et al., 2009). Toutefois, l'avancement de la date de début de débourrement des bourgeons au printemps des arbres hôtes peut devenir mieux synchronisée avec l'émergence larvaire des épidémies de la TBE (Pureswaran et al., 2015, 2019).

1.6 Épidémies d'insectes forestiers comme systèmes complexes

Les systèmes complexes partagent les propriétés de l'hétérogénéité, de l'auto-organisation, de l'adaptation et de la non-linéarité. Les systèmes complexes, tels que les écosystèmes forestiers, sont caractérisés par de fortes interactions entre les constituants du système et son environnement (O'Sullivan, 2004). Toutefois, la somme des composantes ne rend pas le monde vivant complexe, mais plutôt l'énorme variété de façons dont les organismes, les

populations et les communautés interagissent dans les paysages (Green & Sadedin, 2005). Ces interactions forment des réseaux naturels complexes et des structures dans le système qui démontrent la non-linéarité, l'auto-organisation, l'émergence et les boucles de rétroaction (O'Sullivan, 2004). La science des systèmes complexes a conduit à une meilleure compréhension de la dynamique des interactions spatiales dans l'écologie des paysages, tels que les réseaux alimentaires (Green & Sadedin, 2005), et dans la modélisation spatio-temporelle des phénomènes d'épidémies forestières (Anderson & Dragicevic, 2015; Bone & Altaweel, 2014; Bone, Dragicevic & Roberts, 2006; DeSantis et al., 2013; Perez & Dragicevic, 2010; Pérez & Dragičević, 2011). Les approches méthodologiques de la modélisation des systèmes complexes incluent les simulations par les automates cellulaires et les modèles basés sur l'agent, qui découlent du domaine des systèmes complexes constituent un paradigme pour l'écologie (Green & Sadedin, 2005).

1.6.1 Modélisation basée sur l'agent

Afin de simuler les interactions entre la TBE et ses arbres hôtes, ce projet utilise l'approche de modélisation basée sur l'agent (MBA). Le MBA, sous l'expression en anglais *Agent-Based Model* (ABM), appelé modèle basé sur l'individu (terme utilisé en écologie) ou modèle multi-agent (génie et informatique), est une approche de modélisation ascendante permettant de simuler des systèmes adaptatifs complexes (ex. systèmes sociaux et écologiques) dans lesquels on observe des caractéristiques d'auto-organisation, de non-linéarité et de comportement émergent et adaptatif des individus (Anderson & Dragicevic, 2015; Pérez & Dragičević, 2011; Tang & Bennett, 2010).

Étant donné que la synchronisation phénologique des insectes dans un écosystème forestier présente les caractéristiques d'un système complexe, il convient de conceptualiser les épidémies de la TBE et ses arbres hôtes en tant qu'agents autonomes qui interagissent entre eux, afin de simuler les épidémies de la TBE. Les *agents*, l'*environnement* et l'*ensemble de règles* qui définissent les relations entre les agents et l'environnement sont des composantes fondamentales du MBA et la configuration de ces composantes jouent un rôle important dans la conception et le développement du modèle (Tang & Bennett, 2010) qui sera présenté dans la méthodologie au chapitre 1. Dans notre MBA (Figure 3), les *agents* représentant un groupe

d'insectes et d'arbres hôtes qui interagissent et réagissent en fonction de l'état de leur environnement (température-hôtes).

Les données d'entrée du MBA comprennent plusieurs couches de données SIG basées sur: les épidémies de la TBE en 2008 de la Côte-Nord au Québec (Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs, 2019); la température quotidienne de l'année 2016 et avec des augmentations de température de 2 °C et 4 °C; et le pourcentage de biomasse de sapin baumier et d'épinette noire et de la végétation totale (Mg/ha). En combinant les systèmes d'information géographique (SIG) et la connaissance des interactions entre la phénologie des hôtes et de la TBE, le MBA nous permet de représenter ce système complexe d'épidémies forestières dans la région de la Côte-Nord au Québec, Canada.

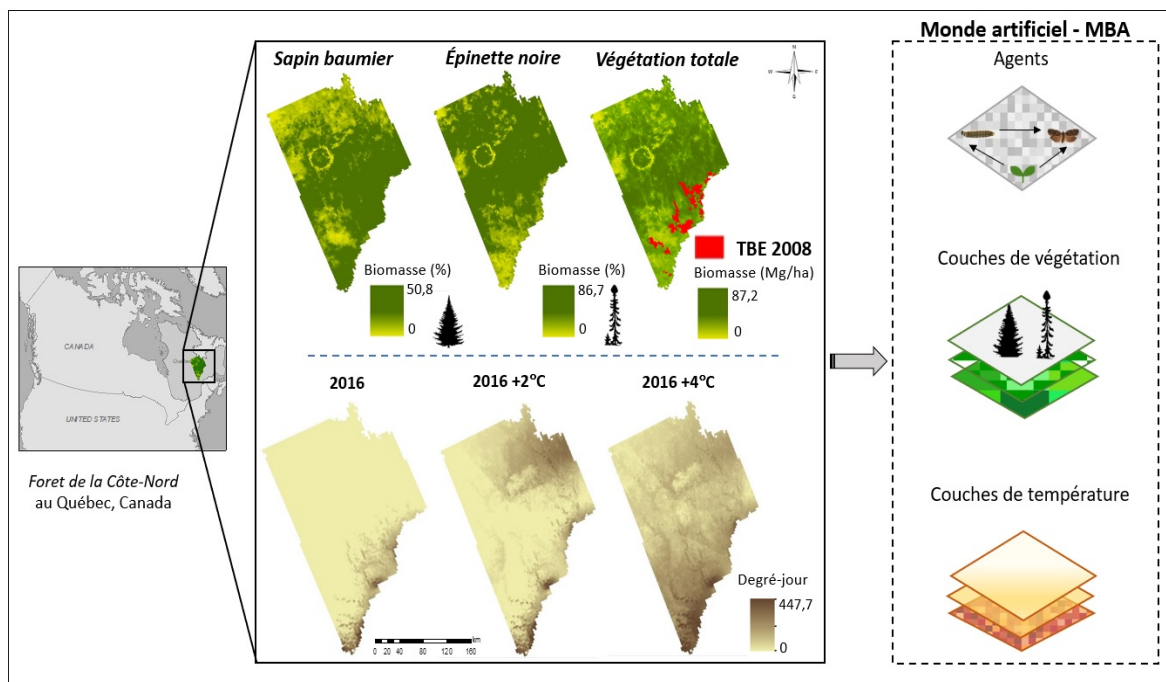


Figure 3. Zone d'étude – Forêt de la Côte-Nord au Québec dans une série de couches de données SIG à utiliser dans le monde artificiel sur lequel est basé le MBA qui sera présenté au chapitre 1.

1.7 Objectif et questions de recherche

La TBE peut être considérée comme une espèce clé dans la forêt boréale de l'Est du Canada, et des changements dans ses interactions avec les arbres hôtes impliquent des changements dans les patrons de défoliation. Comprendre la dynamique de ces épidémies est un des objectifs primordiaux dans lequel la gestion forestière a le plus grand intérêt. Une meilleure compréhension des épidémies de la TBE facilitera le développement des stratégies de gestion proactive visant à réduire l'impact de la TBE sur les paysages forestiers. Dans ce contexte, nous proposons d'étudier comment la synchronie entre la TBE et ses arbres hôtes dans la forêt boréale pourrait réagir en réponse au changement climatique en utilisant un modèle de simulation spatiale à base d'agents (MBA). Particulièrement, nous avons simulé l'effet d'une élévation de la température et la variation de la phénologie des hôtes sur les interactions entre la phénologie de la TBE et celle de ses deux espèces hôtes BF et BS dans la région de la Côte-Nord au Québec, Canada.

À l'aide de ce modèle, nous avons exploré deux questions: 1) comment est-ce que le changement climatique et la variation de la phénologie de l'hôte pourraient affecter la synchronie phénologique entre la TBE et ses espèces hôtes? Et 2) comment est-ce que cela pourrait affecter l'étendue spatiale des futures épidémies? Nous prédisons qu'une augmentation de la température entraînera une augmentation de la surface défoliée comme résultat d'une meilleure synchronisation entre la TBE et ses arbres hôtes. Également, nous prédisons qu'une augmentation de la taille de la fenêtre phénologique de l'hôte entraînera une augmentation de la sévérité de l'épidémie en raison d'une augmentation de la durée de la période de susceptibilité.

2. Chapitre 1: Effect of climate change and host tree phenology on the spatial extent of spruce budworm outbreaks: a spatial agent-based approach

Jennifer Sauri-Ramirez¹, Liliana Perez², Jeremy Larroque¹, Patrick M. A. James^{1,3}

¹Department of Biological Sciences, Université de Montréal, Montréal, QC, Canada, Pavillon Marie-Victorin, 90 avenue Vicent-d'Indy, H3C 3J7

jennifer.sauri.ramirez@umontreal.ca

²Laboratory of Environmental Geosimulation (LEDGE), Département of Geography, Université de Montréal, Montréal, QC, Canada, 1375, Avenue Thérèse Lavoie-Roux, H2V 0B3, l.perez@umontreal.ca

³Current affiliation: Graduate Department of Forestry, University of Toronto, Toronto, ON, Canada

patrick.james@utoronto.ca

Abstract

The impact of climate change on the phenological synchrony between outbreaking insects and their host trees have the potential to alter spatial population dynamics and cause larger outbreaks. The spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) is the most significant forest insect disturbance in North America's forests. Currently, the spruce budworm feeds primarily on the balsam fir (*Abies balsamea*) due to better synchrony between the fir budburst and the budworm feeding phase, the black spruce (*Picea mariana*) being a secondary host. However, it has been suggested that due to climate change, the phenological synchrony between spruce budworm and its host trees might change, increasing the susceptibility of host, particularly the black spruce, further north in the boreal forest. Still, the dynamics of these interactions have not yet been fully explored. Using a spatial agent-based model, we investigate how a temperature increase of 2°C and 4°C might affect phenological synchrony between the spruce budworm and its host species, and how these changes might affect the spatial extent of future outbreaks over 20 years. Our simulation results indicate that host trees-insect phenological synchrony is strongly affected by temperature changes, but in a non-linear way. An increase of 2°C was found to reduce outbreak extent due to poor larval survival, while an increase of 4°C resulted in higher insect survival and larger outbreaks. Our model can help to forecast future forest dynamics and facilitate the development of better management strategies to reduce the effect of outbreaks on forest landscapes.

Keywords: forest perturbations, climate change, landscape ecology, agent-based modeling (ABM), phenological synchrony, spruce budworm, tree hosts.

2.1 Introduction

Forest insect outbreaks are major agents of forest disturbance that result in tree mortality and forest ecosystem change worldwide (Berryman, 2012; Pureswaran, Roques & Battisti, 2018). Large scale outbreaks of forest insect pests such as the spruce budworm (SBW, *Choristoneura fumiferana* Clem.) cause severe defoliation, reduced growth, and tree mortality over millions of hectares (Ostaff & MacLean, 1989), with serious consequences ecosystem function and service provisioning (Anderegg et al., 2015; Kurz et al., 2008; Maguire et al., 2015). Although outbreaks of forest insect pests have been well studied, global climate change means that our current understanding of the spatial and temporal population dynamics that give rise to such outbreaks may no longer apply. Instead, there remains significant uncertainty regarding how changes in climate and weather, and in particular temperature, will affect future outbreak spatial extent and severity (Pureswaran et al., 2015; Régnière et al., 2012).

Changes in phenology - the seasonal timing of development of organisms - have been one of the most conspicuous consequences of climate change in biological systems (Forrest, 2016; Thackeray, 2010; Wetherington et al., 2017). Studies in Europe and North America have observed changes in the timing of spring activities of birds (e.g., earlier breeding and first singing), earlier arrival of migrant birds, earlier flowering of plants (Walther et al., 2002), and changes in the phenology and distribution of insects in response to temperature changes (Pureswaran et al., 2019; Van Asch & Visser, 2007). However, the phenological responses of interacting organisms, as well as the differential responses at different trophic levels, are not always synchronous. Changes in the degree of synchrony between interacting species can have profound ecological consequences (Walther et al., 2002). For example, warming has been shown to affect leaf-feeding Lepidoptera (Van Asch & Visser, 2007), their hosts, and their natural enemies (Forrest, 2016; Pureswaran et al., 2019; Singer & Parmesan, 2010).

Phenological synchrony between herbivorous insects and their host plants is crucial to the completion of insect life cycles (Pureswaran et al., 2019; Van Asch & Visser, 2007). Insect populations must synchronize their emergence and feeding phases with host foliage availability in spring. Changes in this phenological synchrony have the potential to alter spatial population dynamics (Pureswaran et al., 2018; Schwartzberg et al., 2014) and cause

larger outbreaks (Van Asch and Visser 2007). Asynchrony between SBW and its hosts reduces larval performance and increases larval mortality (Fuentelba et al., 2017; Pureswaran et al., 2015, 2019). Warming experiments with the forest tent caterpillar (*Malacosoma disstria*) and two of its host plants, aspen (*Populus tremuloides*) and birch (*Betula papyrifera*), found that warming alters the phenological synchrony of these species with negative consequences for larval survival (Schwartzberg et al., 2014). Understanding the complex connections between phenology, insect performance, and outbreaks dynamics is essential for forecasting future responses of forest insect outbreaks to global change.

Among the most important pests of Canada's boreal forest and the northeastern forests of the United States, is the native Lepidopteran defoliator, the SBW (Pureswaran et al., 2015, 2016). The SBW feeds on current year shoots of balsam fir (BF, *Abies balsamea*), white spruce (WS, *Picea alba*), and black spruce (BS, *Picea mariana*) as a secondary host (Hennigar et al., 2008; Régnière & Nealis, 2008). This univoltine insect emerges as an adult moth in mid-summer to mate and lay its eggs (Miller, 1975) on the underside of the needles of the host trees (Royama, 1984). First-instar larvae hatch in late summer and, without feeding, molt to the second instar and build a hibernaculum in which to overwinter. Larvae emerge the following spring, disperse to suitable feeding sites, molt into third instars, and begin feeding on host foliage until the sixth instar (Despland, 2017; Trier & Mattson, 1997). This last larval stage, the sixth, causes most of the damage to the forest (Miller, 1975).

SBW outbreaks have a long history in eastern Canada (Boulanger et al., 2012; Pureswaran et al., 2016), which occur with an estimated periodicity of 25–40 years between outbreak peaks (Jardon, Morin & Dutilleul, 2003). The last major outbreak peaked in the 1970s, damaging and/or killing nearly 58 million ha across the boreal forests of eastern Canada (Despland, 2017; Pureswaran et al., 2016). In 2006, a new SBW outbreak was detected on the north shore of the Saint Lawrence River in Quebec. Since then, the area affected has increased to over 9.6 million ha of forest in Quebec (Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs, 2019) and has recently begun to affect forests in New Brunswick and Ontario (Johns et al., 2019).

Black spruce is only slightly affected by SBW outbreaks (Hennigar et al., 2008) because its buds emerge approximately two weeks after SBW larvae have chosen their hosts (Blais, 1960;

Nealis & Régnière, 2004; Régnière & Nealis, 2008). Due to this lack of phenological synchrony between black spruce and the SBW, outbreaks primarily affect balsam fir and white spruce; two species whose phenological timing of bud emergence matches that of SBW development (Boulanger et al., 2012; Pureswaran et al., 2019). Researchers have suggested that in response to climate change, black spruce phenology might advance, bringing black spruce into greater phenological synchrony with the SBW, resulting in an increased susceptibility of black spruce to SBW defoliation (Pureswaran et al., 2015, 2018). This increased synchrony could dramatically increase the spatial extent of outbreaks the northern boreal zones (Candau & Fleming, 2011; Régnière et al., 2012), where black spruce is the dominant species (Rowe, 1972). Hence, climate change impacts on phenological synchrony in the eastern spruce budworm system could have significant implications for long-term strategic forest management planning as well as future forest composition and productivity (Pureswaran et al., 2015; Thackeray, 2010). However, how future changes in temperature might affect the degree of synchrony, and what this will mean for SBW outbreaks in the long-term, have not yet been fully explored.

The spruce budworm is a key species in the Canadian boreal forest. Changes in its interactions with host trees implies changes in the outbreak dynamics and extent. Understanding these dynamics is essential to develop proactive forest management strategies that aim to reduce the effects of SBW outbreaks on forest landscapes. In this context, we investigated how boreal forest insect-host synchrony may respond to climate change using a spatial agent-based simulation model (ABM). Specifically, we simulated the interactions between climate-driven spruce budworm phenology and that of its two host species (i.e., balsam fir and black spruce) in the Côte-Nord region in Quebec, Canada. Using this model, we explored two questions: 1) how will future increases in temperature and uncertainty around host phenological variation affect phenological synchrony between the SBW and its host species?, and 2) how might these changes affect SBW outbreaks' spatial extent and hence the overall impact of these in the future? We expect that an increase in temperature will lead to an increase in area defoliated in northern forests as a result of a greater synchronisation between the SBW and black spruce. Similarly, we predict that an increase in the standard deviation around the mean timing of host tree bud emergence will lead to an increase in the outbreak severity due to an increase in the

length of the susceptibility period. Finally, we predict that an increase in outbreak extent will increase the spatial complexity of outbreak patch shapes, with potential consequences for future forest spatial structure.

2.2 Methods

2.2.1 Simulation approach

We simulated interactions between SBW and its host trees using an ABM (agent-based model). ABM is a bottom-up approach to simulate complex adaptive systems (e.g., social and ecological systems), where self-organization, non-linearity, emergent and adaptive behaviour of individuals are observed (Pérez & Dragičević, 2011; Tang & Bennett, 2010). Our ABM simulates host-insect interactions, where each agent represents a group of insects and host trees that interact and react according to the state of their environment (host-temperature). By combining geographic information systems (GIS) with knowledge of interactions between climate-driven spruce budworm and host phenology, the ABM allows us to represent this complex system of forest outbreaks composed of multiple interacting autonomous agents. The description of the ABM follows the Overview, Design concepts, and Details (ODD) protocol of Grimm et al. (2010).

2.2.2 Entities, state variables, and scales

Model entities are autonomous agents representing host trees (balsam fir and black spruce) and the SBW population. Host agents are characterized by two state variables: (1) spatial location, and (2) the relative amount of host biomass per cell (%). Biomass information was derived from the National Forest Inventory (NFI) (Beaudoin et al., 2014). Within cell black spruce host proportion varies from zero to 86.7%; balsam fir host proportion varies from zero to 50.8%. Cells without any biomass of either host species were considered as non-host.

The SBW agents represent a population of SBW. Each SBW agent is characterized by the following two state variables: (1) the presence and absence of SBW in a cell, and (2) the spatial location. Forest cells containing SBW were assigned a value of one (1) and forest cells without were assigned a value of zero (0).

Simulations were launched on a spatial grid representing the Cote Nord region of Quebec, covering an area of 119,825 square kilometres. Grid cells have a spatial resolution of 5x5 km, or 25 km². Each grid cell contains information on the percent biomass of balsam fir and black spruce (Beaudoin et al., 2014) as well as climate- and weather-derived degree days (DD; Régnière et al., 2014). Degree days represents (DD) the accumulation of temperature beyond a certain threshold to activate larval emergence and host budburst where they are geographically located (Karlsson et al., 2003; Pureswaran et al., 2019). In general, accumulated degree days for a given Julian date decrease as one moves from south to north, and as one climbs in elevation.

2.2.3 Process overview

Sub-models for larval emergence, budburst, phenological synchronisation and defoliation, larval mortality, and moth dispersal were developed to explore the spatial interactions among climate, insects (SBW) and host trees (BF and BS). Sub-models were called in the order listed above.

Figure 4 presents model structure, including sub-models of agents and relationships. Parameters associated with each sub-model were derived from the literature and were used to define the relationships between host (A) and SBW (B) agents. Each sub-model was run for 106 time steps (1 year) 20 times (simulation horizon). Our objective was to examine the spatial patterns of SBW outbreaks in response to climate change within a single outbreak. All sub-models began using initial weather conditions on April 1st, 2016. At the end of April and beginning of May buds and larvae emerge; larvae survive and develop into moths if they are in synchrony with their host trees. Moths then disperse randomly to other cells. At the end of the year (simulation day 106; ≈ end of July), moths are assumed to lay eggs and the cycle is reinitiated for a subsequent year.

In the next simulation year, the SBW cycle starts in the cells previously occupied by moths. The model first evaluates emerging larvae survival. Larvae will not survive due to starvation if any one of the three conditions are met: 1) their location was previously defoliated (i.e., biomass equal to zero); 2) their location does not contain any host; or 3) the budburst does not occur in the cell within 15 days from larval emergence. If none of these conditions is met, the

larvae are deemed to be in phenological synchrony with hosts at that location and they survive. In this simplistic model, the population of the SBW grows exponentially every year if there is a high degree of synchrony with its host trees, which is – in turn – influenced by the changes in temperature where they are located. Conversely, the population of the SBW decrease due to the mortality rates as a result of the lack of synchrony between SBW and their hosts.

Using this model, three climate change scenarios were examined to explore their effects on the spatial extent of outbreaks. The three climate scenarios are: (1) observed climate in 2016 (control, no change in climate), (2) an increase of 2°C and, (3) an increase of 4°C. These climate change scenarios were selected based on predictions of approximately 2–4°C temperature increase for the 2041–2070 period in the province of Quebec (Ouranos, 2015).

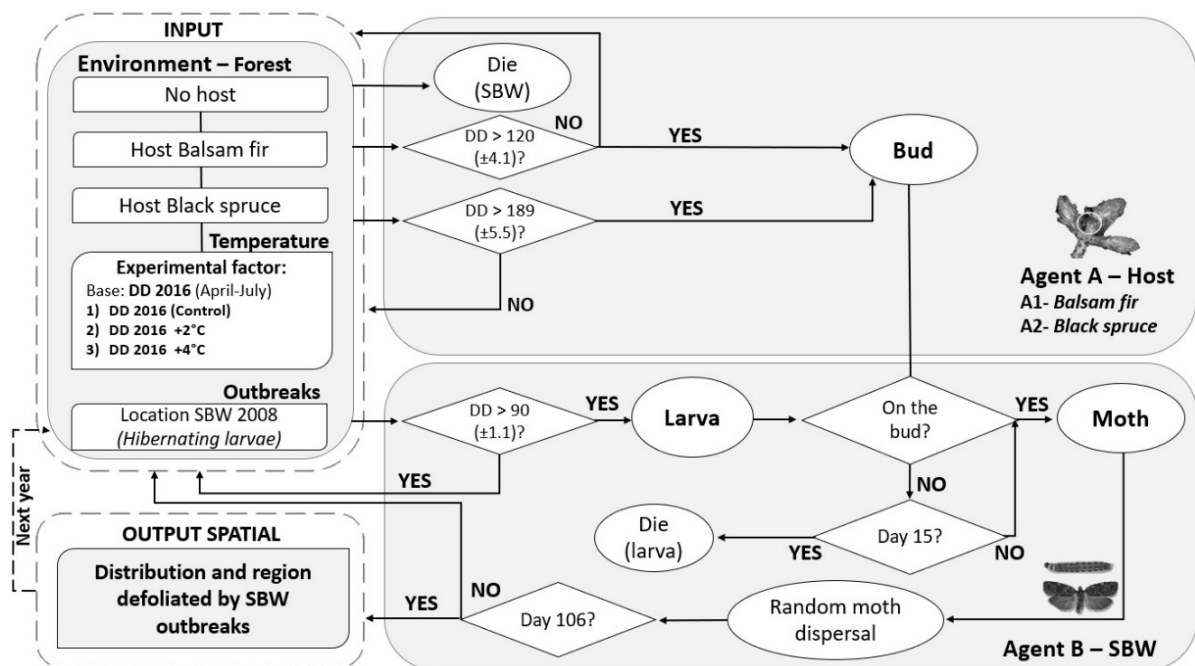


Figure 4. Model flow diagram illustrating the SBW-host-phenology interactions influenced by temperature increase (Degree-days). These processes include emergence, phenological synchronisation, dispersal, and death, and they are programmed to execute as a succession of sub-models of agent-types (SBW – Host), their attributes, and relationships. Inputs and outputs are represented by squares; determinants to execute subroutines are represented by diamonds, and sub-routines are represented by circles.

2.2.4 Design concepts

The design concepts used in this study are described as follows:

Emergence. Variation in larval population size is an emergent property of the model. Local interactions (host–insect synchrony) between the SBW and host trees, which are influenced by the stochastic properties of moth dispersal and the timing of larval and bud’s emergence, generate emergent spatial patterns of SBW outbreaks over our 20-year simulation horizon.

Interaction. Phenological synchronization is the consequence of interaction between SBW and its host trees. Larvae feed on host foliage, and host trees provide foliage and physical space for oviposition (positive feedback). Host defoliation makes the local environment less suitable for future generations of SBW due to an absence of foliage (negative feedback).

Stochasticity. Stochasticity is included in processes controlling emergence of larvae and host foliage and moth dispersal. The timing of larval emergence is modelled using the number of degree-days which represents the accumulation of temperature beyond an SBW-specific threshold (Pureswaran et al., 2019). The rate of accumulation of degree days varies with geographic location; typically, regions in the south accumulate sufficient degree days for SBW emergence and survival prior to regions farther north. The number of degree-days SBW larval emergence was modelled using a mean and standard deviation derived from the literature (Pureswaran et al., 2019). Within each year of each sub-model, the number of degree days required for larval emergence was selected from a normal distribution parameterized using these parameters. The number of degree-days required for host budburst was also modelled using a normal distribution parameterized using a mean value taken from the literature (Pureswaran et al., 2019). However, less is known about the variation in timing. We therefore explored the effects of different levels of variation around the mean timing of budburst (i.e., SD) through a sensitivity analysis (see below). Finally, stochasticity is also included through moth dispersal. Both the direction and dispersal are modelled as a random process (see below for details). Because of these multiple sources of stochastic variation in the model, 100 replicates were run for each scenario (Table I).

2.2.5 Initialization

The initial conditions for all simulation scenarios correspond to the spatial distribution of host biomass and defoliation in the year 2008 (Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs, 2019). The 2008 SBW defoliation was selected to examine the evolution of an ongoing outbreak within the Côte-Nord region in Quebec, where defoliation has increased from moderate to serious.

2.2.6 Input data

The ABM input dataset consists of multiple raster-based GIS data layers of: (1) SBW outbreaks from the defoliation in year 2008 of Côte-Nord region in Quebec (Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs, 2019). (2) Daily degree-day maps from April to July of the year 2016 and forecast degree days maps for temperature increments of 2°C and 4°C (318 raster maps in total, 106 for each climate change scenario). Time series of daily air temperature, converted to degree days, were calculated with BioSim11 (Régnière et al., 2014). Daily temperature dataset of the study area was obtained from the daily databases of Canada 2016-2017 (Environment and Climate Change Canada, 2019). (3) Biomass percentage of balsam fir, black spruce, and total vegetation (Mg/ha) derived from the National Forest Inventory (NFI) (Beaudoin et al., 2014).

2.2.7 Sub-model descriptions

The model contains five sub-model described as follows:

- (1) *Larval emergence*. Larvae emerge from diapause annually after accumulation of enough degree-days. The number of degree-days required for larval emergence is selected from a normal distribution parameterized with a mean of 90, and a standard deviation of 1.1 (Pureswaran et al., 2019). The complete life cycle of the SBW is not explicitly simulated in our ABM. Here, simulated larvae represent all feeding larval stages (L2-L6) of the SBW life cycle.
- (2) *Budburst*. Budburst of host trees also occurs in response to the accumulation of degree-days. Mean timing of budburst was simulated as 120 DD for balsam fir and 189 DD for black spruce (Pureswaran et al., 2019; Figure 4). Given the uncertainty in

intraspecific variation in timing of budburst, we explored the effect of variation in budburst timing as an experimental factor (Table I).

- (3) *Phenological synchronization and defoliation*. SBW-host synchronization, and hence defoliation, occurs when SBW larvae emerge in cell where buds are present. Following defoliation, host biomass in the cell is reduced to 0 and host trees within the cell are assumed to die (if BF biomass = 0% and BS biomass = 0%). Although mortality typically requires several years of consecutive defoliation (MacLean & Ostaff, 1986), we do not explicitly simulate the temporal dynamics of stand level tree mortality or survival over the course of several years of repeated defoliation. Indeed, tree vulnerability to defoliation is complex and influenced by multiple factors including local and neighborhood forest composition, tree age, local site conditions, and spruce budworm population density (Krause et al., 2003; Nealis & Régnière, 2004; Pothier & Maily, 2006).
- (4) *Larval mortality*. Larval SBW mortality depends on the time between larval emergence and budburst (Fuentelba et al., 2017; Régnière & Nealis, 2008). Previous research on white spruce suggests that young larvae can survive for approximately two weeks without fresh foliage thanks to their ability to “mine” the previous years’ needles (Lawrence et al., 1997; Trier & Mattson, 1997). Typically, white spruce and balsam fir budburst occur within approximately two weeks of larval emergence (Greenbank, 1963). In this model, emerging larvae can survive for 15 days without foliage. Beyond 15 days, larvae die due to starvation.
- (5) *Moth dispersal*. Dispersal is modelled as a random process from one cell to another. For each dispersal event, the distance travelled was selected from a truncated exponential distribution with a mean of 5 km (1 cell) and maximum distance of 120 km (24 cells) (Boulanger et al., 2017; Larroque et al., 2019).

2.2.8 Experimental design

We examined twelve scenarios composed of two crossed factors: 1) *daily temperature*, and 2) *variation in host phenology* (Table I). *Daily temperature* was used to simulate climate change and included three levels: 1) temperature in 2016 (control); 2) +2°C; and 3) +4°C. Within each scenario, we assumed constant temperature (degree-days) over the 20-simulation horizon; that is, no further changes were simulated beyond the initial increase relative to our baseline 2016 temperature.

We also examined the consequences of *Variation in host phenology*, expressed as the standard deviation around the mean timing of budburst for both host species in terms of degree-days. Relatively little is known about within-species variation in timing of budburst although such variation may affect how climate change will affect outbreak dynamics. We undertook a sensitivity analysis of our model to assess the role of different assumed levels of phenological variation on SBW defoliation (Table I). Our baseline standard deviation (level 1SD) for both balsam fir (SD=4.1 DD) and black spruce (SD=5.5 DD) was based on published values (Pureswaran et al., 2019). Our sensitivity analysis involved examining the effects of reducing this standard deviation by half (0.5 SD), and increasing it two and three times (levels 2SD and 3SD, respectively). The mean number of degree-days (DD) required for host budburst remained constant as did the number of degree-days required for larval emergence (90 DD \pm 1.1).

Empirical investigations with the forest tent caterpillar (*Malacosoma disstria*) and studies on larval emergence of eastern SBW have shown that insect phenology is less affected by changes in temperature than tree phenology, resulting in altered phenological synchrony (Neau, 2014; Pureswaran et al., 2019; Schwartzberg et al., 2014). This result is counter to predictions that insect phenology would advance more than plant phenology in response to increases in temperature (Van Asch et al., 2013). In our model the mean and SD for the number of degree-days required for larval emergence was set to 90 DD \pm 1.1.

Table I. Summary of simulation scenarios illustrating the fully crossed design between three levels of the temperature factor (2016, +2°C, +4°C), and four levels of variation in the host phenology factor (SD). Standard deviation (SD) in timing of budburst for host trees.

Num. Scenario	Temperature	Host phenology
1	2016 (baseline)	0.5 SD
2	2016	1 SD*
3	2016	2 SD
4	2016	3 SD
5	+2°C	0.5 SD
6	+2°C	1 SD
7	+2°C	2 SD
8	+2°C	3 SD
9	+4°C	0.5 SD
10	+4°C	1 SD
11	+4°C	2 SD
12	+4°C	3 SD

*Observed data (mean + SD): *Balfam fir* (120 DD ± 4.1); *Black spruce* (189 DD ± 5.5).

2.2.9 Data analysis

An analysis of variance (ANOVA) was used to study the effect of climate change and host phenology variation (SD) on the following dependent variables: 1) the area defoliated (km²) and 2) the Perimeter-Area Ratio (PARA) index of outbreak patches. Larval and moth population sizes were also quantified each year to assess the conditions under which larval emergence and synchrony between spruce budworm and its hosts may be altered due a temperature increase. Larval population size was calculated from forest cells with the presence of larval agents, and the population size of moths was calculated from defoliated cells with the presence of moth agents. All statistical analyses were performed in R, version 3.5.1 (R Core Team, 2018).

Total area defoliated and PARA capture the severity and spatial extent of an outbreak. A defoliated cell occurs when an SBW agent is present in a cell with foliage. The presence and absence of outbreaks in each forest cell was coded using information on cell-specific host biomass. Host biomass equals 0% when a cell is defoliated. The total area defoliated was calculated by summing the number of host cells with a host biomass equal to zero as a result

of defoliation. The total area defoliated over the 20 years simulation horizon was calculated by multiplying the total number of cells with SBW outbreaks (BF biomass = 0% or BS biomass = 0%) by the spatial resolution of each cell (25 km²).

The geometric shape of the outbreak patches were quantified using the Perimeter-Area Ratio (PARA) index calculated using Fragstats (McGarigal et., 2012), and then averaged. The higher the value of the PARA index, the more complex the shape of outbreaks. Conversely, a small value of the PARA index indicates patches whose shape approaches that of a circle.

2.3 Results

2.3.1 Effect of climate change on defoliation and SBW outbreaks

Using ANOVA, we found a significant interaction effect between host phenology variation and temperature on both areas defoliated ($F_{6, 1188} = 105.89, P = 0.001$, Table II) and the PARA index ($F_{6, 1188} = 18.86, P = 0.001$, Table II). Because it is relatively easy to increase sample size in the case of simulation experiments, one should not rely exclusively on p -values and significance thresholds to interpret results (Mayrand et al., 2019). Therefore, we highlight the F -statistics associated with each factor to provide a sense of which factors and interactions are the most important (Nakagawa & Cuthill, 2007). Larger F -statistics indicate greater inconsistency with the null hypothesis of no relationship between or among factors (Mayrand et al., 2019). Using this approach, we found that temperature was the most influential factor on the area defoliated and the PARA index, followed closely by host phenology variation, and their interaction. The interaction between temperature and host phenology seemed to be less important for the two response variables (Table II).

Table II. Two-way ANOVA to determine the percentage of variance explained by the effects of the temperature scenario (2016, +2°C, +4°C), the host phenology variation (SD), and their interaction on the area defoliated (km²) and the perimeter-area ratio index (PARA).

Source of variation	Area defoliated				PARA			
	df	<i>F value</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>P value</i>	df	<i>F value</i>	<i>Sum Sq</i>	<i>P value</i>
Temperature	2	36362.88	4.145	<0.001	2	698.44	3.855	<0.001
SD	3	1329.08	2.272	<0.001	3	52.54	4.351	<0.001
Temperature x SD	6	105.89	3.621	<0.001	6	18.86	3.123	<0.001

Mean of temperature of 2016, +2°C, +4°C; standard deviation (SD) in timing of budburst for host trees.

Area defoliated was strongly affected by temperature. An increase of +2°C led to a decrease in the area defoliated (27,368 km²), half of the area affected under our control scenario (44,739 km²). In contrast, an increase of +4°C led to an increase in the defoliated area (68,462 km²), which is twice that affected in the control scenario (Figure 5).

Area defoliated was also affected by variation in host phenology. We found that scenarios that included greater variation in host phenology (i.e., 2SD and 3SD scenarios) resulted in more extensive defoliation relative to the 0.5SD and 1SD scenarios. This difference was most pronounced in the 2016 and +2°C temperature scenarios when compared to the +4°C scenarios (Figure 5). Overall, with a greater variation in host phenological timing, the probability of insect-host synchrony increases, thereby defoliation increases.

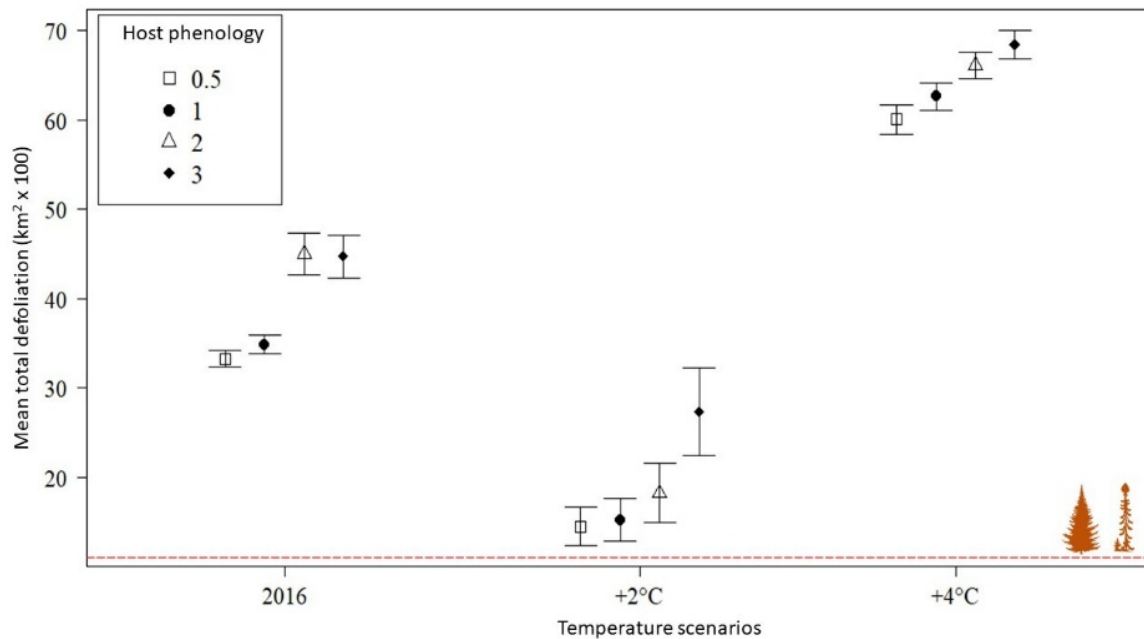


Figure 5. Mean total defoliation of host trees (km²) in response to climate change (2016, a mean increase of 2°C and 4°C) and host phenology variation (0.5 SD, 1 SD, 2 SD, 3 SD); 20 years of simulation; over 100 replicates. Dashed red line represents the initial area defoliated in 2008.

Similar effects were found when examining the PARA index (Figure 6). For the +2°C scenario, the PARA index was lower (PARA = 0.700) than the control (PARA = 0.705), with greater differences compared to the control and the +4°C. In contrast, an increase of +4°C led to an increase in the PARA index (PARA = 0.728) compared to the control, producing outbreak shapes that were more complex. Overall, PARA index was greater when the variation in timing of host phenology was set to 2SD and 3SD when compared to variations set to 0.5SD and 1SD.

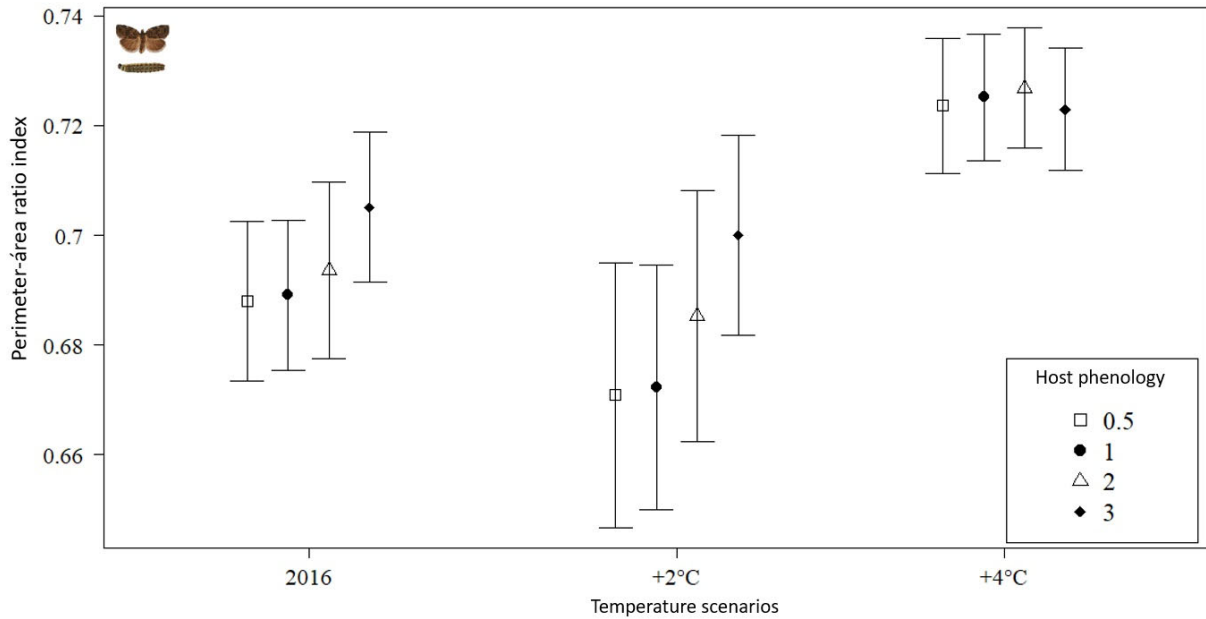


Figure 6. Mean perimeter-area ratio (PARA index) of outbreaks in response to climate change (2016, a mean increase of 2°C and 4°C) and host phenology variation (0.5 SD, 1 SD, 2 SD, 3 SD); 20 years of simulation; over 100 replicates.

2.3.2 Population size

Similar to area defoliated, larval and moth population size both decreased in the +2°C scenario and increased for the +4°C scenario, relative to the control scenario (2016). This pattern was consistent across all levels of phenological variation (Figure 7).

Moths and larvae population sizes tended to increase through time in the control scenario (2016) (Figure 7a). Population densities peaked at years 8 and 9 for larvae and moths, respectively. For the +2°C scenario, the peak was reached in the second year after which population size decreased slightly over time. Larval mortality strongly increased in the third and the following years. This result is consistent with the population density of moths (Figure 7b). However, population density was much smaller relative to the control (2016). For the +4°C scenario, larval population size also increased quickly in the second year; however, population size was much higher relatively to the control (2016). Larvae population size peaked in the fifth year and then began to decline after the seventh year.

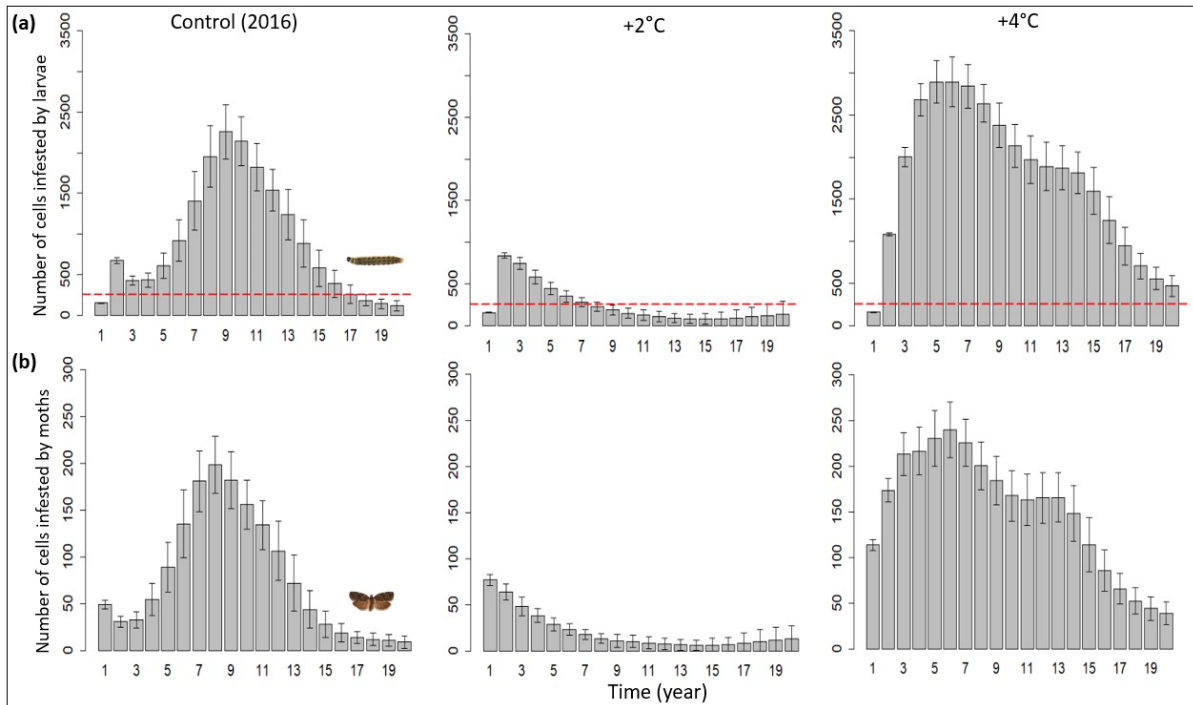


Figure 7. Number of cells infested by a) larvae and b) moths in 20 years of simulation in response to increases in temperature and host phenological variation over 100 replicates. Dashed red line represents the initial larval population. Because all scenarios responded similarly to temperature increases and variation in host phenology, figure 7 presents the time series of simulated SBW population size across the entire simulated landscape over 20 years of simulation for only one scenario (i.e., scenario 2).

2.3.3 Effect of climate change on spatial extent of outbreaks

As expected, we found that the spatial extent of SBW outbreaks is affected by both changes in mean and variation in annual temperature (Figure 8). Outbreak extent was larger when there were more host cells in phenological synchrony with emerging SBW larvae. However, the relationship between temperature change and area defoliated was not linear (Figure 5, 8). Whereas an increase of +4°C led to an increase in area defoliated, a moderate increase of +2°C resulted in a decrease in area defoliated relative to the control (Figure 5, 8). This effect was observed for levels of variation in host phenology. This result is also present in temporal patterns of larval mortality (Figure 7a) and number of cells containing moths (Figure 7b).

Increases in the degree of variation around the mean phenological timing of hosts resulting in more areas being in phenological synchrony with larvae. Here, we identified a positive relationship between host phenology SD and area defoliation (Figure 5).

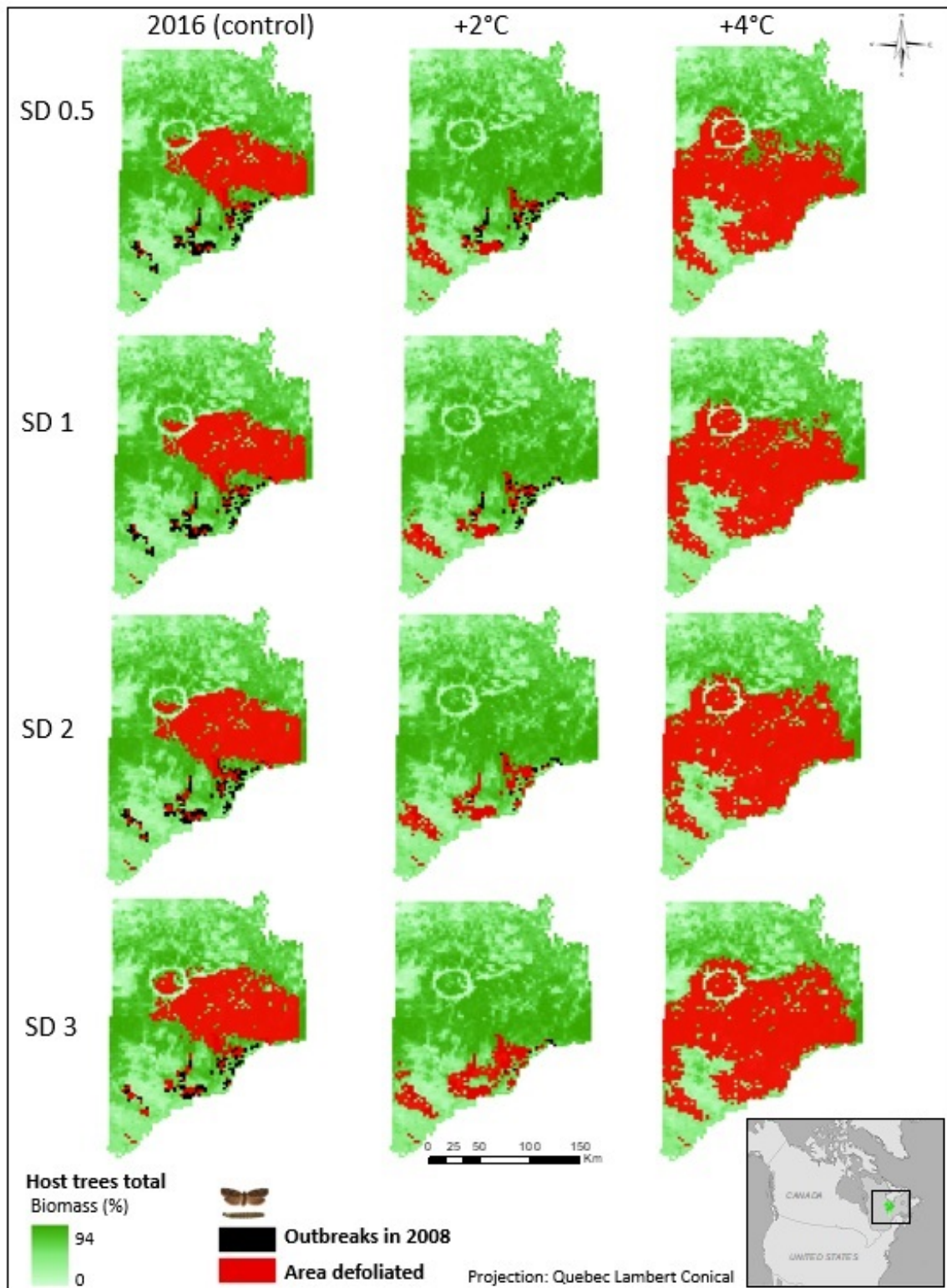


Figure 8. Expansion of SBW outbreaks (surface defoliated, red cells) after 20 years of defoliation in response to climate change scenarios (2016, +2°C and +4°C) and host

phenology variation (0.5 SD, 1 SD, 2 SD, 3 SD). Each map shows the sum of 100 simulations, where a defoliated cell by SBW outbreaks is equal to one (1), and a non-defoliated cell equal to zero (0). Black cells represent the SBW outbreaks location in initial conditions in the boreal forest of Côte-Nord region in Quebec, Canada.

2.4 Discussion

SBW outbreaks are both ecologically and economically important and it is essential to improve our understanding of the how climate change and phenology might interact to affect future outbreaks dynamics. Defoliation and consequent tree mortality occurs when larval emergence is synchronized with the availability of host tree foliage (Candau & Fleming, 2011). We found that future increases in mean temperature have the potential to dramatically affect outbreaks through its effect on synchronization between the defoliator insect and its hosts, although this effect was not linear. Somewhat unexpectedly, a modest (+2°C) increase in temperature resulted in a decrease in area defoliated. In contrast, a greater temperature increase (+4°C) resulted in a significant augmentation in area defoliated. We discuss these results in more detail below.

In general, insect populations are expected to exhibit positive responses in their phenology with the increase in temperature (Van Asch et al., 2013), due to their metabolism's sensitivity to increases in temperature (Bale et al., 2002). SBW survival is expected to be higher when conditions are warmer (Greenbank, 1963) due to improved phenological synchrony between SBW larvae and young developing foliage (Trier & Mattson, 1997). This effect is expected to be highest on balsam fir, the primary host of the SBW (Pureswaran et al., 2019). However, we did not find evidence that all increases in temperature were equally positive for SBW outbreaks. An increase of +2°C was actually found to reduce larval survival (Figure 7a) and reduce outbreak extent (Figure 8) due to a phenological mismatch between SBW larvae and both host species. In the +2°C scenarios, foliage was generally not available from either host when larvae emerged. Although we expected an increase in temperature to increase synchrony with black spruce, a +2°C increase was not enough to put black spruce into synchrony with the

SBW. Instead, this rise in temperature was enough to push the SBW out of synchrony with balsam fir.

Similar negative population consequences due to warming have been observed for several other insects' species outbreaks. For example, the forest tent caterpillar (*Malacosoma disstria*) has been shown to fall out of phenological synchrony with its hosts in response to experimental warming (Schwartzberg et al., 2014). Population level consequences of warming-induced phenological asynchrony have also been observed in a sycamore feeding aphid (*Drepanosiphum platanoides* Koch) (Battisti, 2008). Finally, warmer temperatures during the period of 1989–1991 are thought to have disrupted the phenological synchrony between larch budmoth (*Zeiraphera diniana* Guénée), and its main host larch (*Larix decidua* Mill.), which may have resulted in the unexpected larch budmoth outbreak collapse observed during the 1990s (Battisti, 2008).

An increase of 4°C resulted in higher insect survival and larger outbreaks relative to both the +2°C and control scenarios (Figure 7, 8). These results agree with our original hypothesis that an increase in temperature would increase the spatial extent of defoliation. Peak larval emergence was more pronounced and remained for a longer period in the subsequent years, producing an increased synchrony between the SBW population and both of its hosts (Figure 7). Experiments that examine the temperature requirements for egg hatching of *Agriopsis aurantiaria* and for budburst in sub-Arctic birch also identified an increase in phenological synchrony between these species with increased spring temperatures, which suggests a further expansion of the outbreak range of *A. aurantiaria*. However, it is worth noting that there is also evidence that increases in temperature may not alter phenological synchrony when both species respond in the same way. For example, increased temperatures have been shown to affect both *Corythucha ciliata* and its host's leaf emergence (*Platanus acerifolia*), but without disrupting their phenological synchrony, as both species are affected by the temperature change in the same way (Ju et al., 2017). Thus, the effect of climate change on synchrony seem to be species- and system-specific and will need thorough investigations to uncover mechanisms involved and forecast their long-term effect.

Greater variation in the “phenological window of host availability” (i.e., 2SD and 3SD scenarios) resulted in an increase in the area defoliated (Figure 5). A higher degree of variation around the mean timing of budburst effectively increases the “window of opportunity” for the SBW survival (Fuentelba et al., 2017; Régnière & Nealis, 2008). Differences between low and high variability in timing of host phenology (i.e., 0.5SD and 1SD vs. 2SD and 3SD scenarios) was greater in the baseline and +2°C scenarios when compared to the +4°C scenario (Figure 5). These results suggest that the effects of an increased temporal window of host availability is less relevant when the increase in temperature is high.

Although an increase of +4°C resulted in greater phenological synchrony with black spruce and increased outbreak extent, a moderate increase of +2°C did not have the same effect. Outbreak patches shape was also more complex (i.e., higher PARA index) in response to an increase of +4°C relative to the control and +2°C scenarios (Figure 6). Indeed, a smaller increase of +2°C appears to have reduced synchrony with balsam fir in some areas (i.e., southwest; Figure 8), while maintaining the asynchrony between the SBW and its black spruce. The lack of phenological synchrony with both host species resulted in greater larval mortality and a reduction in the total area defoliated. Thus, in the context of this model, an increase of +2°C is not expected to be sufficient to put black spruce into greater phenological synchrony with the spruce budworm in the northern boreal forest, contrary to hypotheses recently proposed (Pureswaran et al., 2015, 2018). However, improved estimates of phenological timing and variation within populations for all the species involved, both empirically (i.e., field studies) and theoretical (simulation) are necessary to further explore and to better forecast the consequences of climate change on the spatial and temporal dynamics of spruce budworm outbreaks.

2.5 Potential limitations

One of the main challenges we encountered was that information on the phenology for both the SBW and its hosts, as well as moth dispersal are relatively limited. The data we did use come from a limited set of studies which may not capture the full range of possible variation in the spatial ecological processes. Although modelling is a useful tool, predictions and interpretations can be misleading when input data are scarce. Nevertheless, we feel confident

that our comparisons among scenarios are meaningful and highlight important potential future dynamics in this complex system. More studies are needed on finer-scale temperature dependent physiological adaptations in the spruce budworm at the leading edge of its range to inform more mechanistic forecasting models. Further, more information is needed on the role of temperature in predator-prey interactions at multiple spatial and temporal scales.

Several simplifying assumptions were made in this simulation study. Simulations are a useful tool for evaluating forest disturbances when empirical manipulation of the system is either too costly, disturbed or limited by the complexity of the forest system. Modeling complex systems by means of ABM, combined with knowledge of the interactions between SBW and host phenology allowed us to represent these complexities in a simplified fashion and identify unexpected emergent dynamics over our 20-year simulation horizon. Models such as this one is a critical tool for improving our understanding the potential impact of climate change on outbreaks of forest insect pests. Although they are not a perfect representation of reality, models such as the one we present here are needed to provide stakeholders with a range of possible future scenarios that will facilitate the development and implementation of effective management strategies that aim to reduce the future negative impacts of SBW outbreaks on forest landscapes.

Conclusions

This study contributes to our understanding of how increases in temperature due to climate change may affect the spatial extent of SBW outbreaks. Although the expansion of SBW outbreaks into northern regions of the boreal forest has been previously hypothesized (Gray, 2017; Pureswaran et al., 2019; Régnière et al., 2012), no studies have investigated this possibility using an agent-based simulation approach. Our results indicate that an increase of +4°C is needed to increase phenological synchrony between the SBW and the black spruce in the northern boreal forest. Increased synchrony will lead to increased larval survival and more extensive outbreaks in these northern areas that were previously inaccessible due to sub-optimal (i.e., too cold) climatic conditions (Robinet et al., 2014). Our results also suggest that increases of +2°C will not be sufficient to increase outbreak extent due to a resulting lack of synchrony with both host species. However, uncertainty remains and long-term studies over

several generations of SBW are required to determine whether the larval emergence dates might shift in response to the budburst phenology of black spruce (Pureswaran et al., 2019). A novel hypothesis that emerges from this study is that in the near term, moderate levels of climate change may in fact reduce the risk of spruce budworm outbreaks in the boreal forest. Future research should continue to examine the complex effects of climate change on forest ecosystem dynamics including the population dynamics of outbreaking forest insect pests.

Acknowledgments

The authors are thankful to the Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) of Canada for full support of this study under the Discovery Grant Program awarded to the LP and PMAJ.

References

- Anderegg, W. R. L., Hicke, J. A., Fisher, R. A., Allen, C. D., Aukema, J., Bentz, B., Zeppel, M. (2015). Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, 208(3), 674–683.
- Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., Good, J. E. (2002). Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1), 1–16.
- Battisti, A. (2008). Forests and climate change - Lessons from insects. *IForest*, 1, 1–5.
- Beaudoin, A., Bernier, P. Y., Guindon, L., Villemaire, P., Guo, X. J., Stinson, G., Hall, R. J. (2014). Mapping attributes of Canada's forests at moderate resolution through k NN and MODIS imagery. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(5), 521–532.
- Berryman, A. A. (2012). Forest insects: principles and practice of population management. *Springer Science & Business Media*.
- Blais, J. (1960). Spruce budworm outbreaks and the climax of the boreal forest in eastern North America. *Québec Soc. Prot. Plants Rep.* 41, 69–75.
- Boulanger, A. D., Morin, H., Jardon, Y., Bertrand, P., & Dagneau, C. (2012). Dendrochronological reconstruction of spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreaks in southern Quebec for the last 400 years. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(7).

- Boulanger, Y., Fabry, F., Kilambi, A., Pureswaran, D. S., Sturtevant, B. R., & Saint-Amant, R. (2017). The use of weather surveillance radar and high-resolution three dimensional weather data to monitor a spruce budworm mass exodus flight. *Agricultural and Forest Meteorology*, *234*, 127–135.
- Candau, J.-N., & Fleming, R. A. (2011). Forecasting the response of spruce budworm defoliation to climate change in Ontario. *Canadian Journal of Forest Research*, *41*(10), 1948–1960.
- Despland, E. (2017). Effects of phenological synchronization on caterpillar early-instar survival under a changing climate. *Canadian Journal of Forest Research*, *48*(3), 247–254.
- Environment and Climate Change. (2019). Historical Data - Climate - Environment and Climate Change Canada.
- Forrest, J. R. (2016). Complex responses of insect phenology to climate change. *Current Opinion in Insect Science*, *17*, 49–54.
- Fuentealba, A., Pureswaran, D., Bauce, É., & Despland, E. (2017). How does synchrony with host plant affect the performance of an outbreaking insect defoliator? *Oecologia*, *184*(4), 847–857.
- Fuentealba, A., Pureswaran, D., & Despland, E. (2017). Defining the window of opportunity for feeding initiation by second-instar spruce budworm larvae. *Canadian Journal of Forest Research*, *48*(3), 285–291.
- Gray, D. R. (2017). Quantifying the sources of epistemic uncertainty in model predictions of insect disturbances in an uncertain climate. *Annals of Forest Science*, *74*(3).
- Greenbank, D. O. (1963). Host Species and the Spruce Budworm. *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 219–223.
- Grimm, V., Berger, U., DeAngelis D. L., Polhill J. G., Giske J., Railsback S. F. (2010). The ODD protocol: A review and first update. *Ecol Modell*, *221*:2760–2780.
- Hennigar, C. R., MacLean, D. A., Quiring, D. T., & Kershaw, J. A. (2008). Differences in spruce budworm defoliation among balsam fir and white, red, and black spruce. *Forest Science*, *54*(2), 158–166.
- Jardon, Y., Morin, H., & Dutilleul, P. (2003). Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. *Canadian Journal of Forest Research*,

33(10), 1947–1961.

- Johns, R. C., Bowden, J. J., Carleton, D. R., Cooke, B. J., Edwards, S., Emilson, E. J. S., Stastny, M. (2019). A conceptual framework for the spruce budworm Early Intervention Strategy: Can outbreaks be stopped? *Forests*, *10*(10), 1–19.
- Ju, R. T., Gao, L., Wei, S. J., & Li, B. (2017). Spring warming increases the abundance of an invasive specialist insect: Links to phenology and life history. *Scientific Reports*, *7*(1), 1–12.
- Karlsson, P. S., Bylund, H., Neuvonen, S., Heino, S., & Tjus, M. (2003). Climatic response of budburst in the mountain birch at two areas in northern Fennoscandia and possible responses to global change. *Ecography*, *26*(5), 617–625.
- Krause, C., Gionest, F., Morin, H., & MacLean, D. A. (2003). Temporal relations between defoliation caused by spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) and growth of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.). *Dendrochronologia*, *21*(1), 23–31.
- Kurz, W. A., Dymond, C. C., Stinson, G., Rampley, G. J., Neilson, E. T., Carroll, A. L., Safranyik, L. (2008). Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature*, *452*(7190), 987–990.
- Larroque, J., Legault, S., Johns, R., Lumley, L., Cusson, M., Renaut, S., James, P. M. A. (2019). Temporal variation in spatial genetic structure during population outbreaks: Distinguishing among different potential drivers of spatial synchrony. *Evolutionary Applications*, *12*(10), 1931–1945.
- Lawrence, R. K., Mattson, W. J., & Haack, R. A. (1997). White spruce and the spruce budworm: Defining the phenological window of susceptibility. *Canadian Entomologist*, *129*(2), 291–318.
- MacLean, D., & Ostaff, D. (1986). Patterns of balsam fir mortality caused by an uncontrolled spruce budworm outbreak. *Canadian Journal of Forest Research*, *19*(9), 1087–1095.
- Maguire, D. Y., James, P. M. A., Buddle, C. M., & Bennett, E. M. (2015). Landscape connectivity and insect herbivory: A framework for understanding tradeoffs among ecosystem services. *Global Ecology and Conservation*, *4*, 73–84.
- Mayrand, P., Filotas, É., Wittische, J., & James, P. M. A. (2019). The role of dispersal, selection, and timing of sampling on the false discovery rate of loci under selection during geographic range expansion. *Genome*, *62*(11), 715–727.

- McGarigal, K., Cushman, S. A., & Eduard, E. (2012). FRAGSTATS v4: spatial pattern analysis program for categorical and continuous maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst.
- Miller, C. A. (1975). Spruce Budworm: How it Lives and What it Does. *The Forestry Chronicle*, 51(4), 136–138.
- Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs. (2019). Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2019 - Version 1.1.
- Nakagawa, S., & Cuthill, I. C. (2007). Effect size, confidence interval and statistical significance: A practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 82(4), 591–605.
- Nealis, V. G., & Régnière, J. (2004). Insect host relationships influencing disturbance by the spruce budworm in a boreal mixedwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(9), 1870–1882.
- Neau, M. (2014). Synchronisme phenologique d'un insecte herbivore avec ses hotes face au changement climatique: cas de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clemens)).
- Ostaff, D., & MacLean, D. (1989). Spruce budworm populations, defoliation, and changes in stand condition during an uncontrolled spruce budworm outbreak on Cape Breton Island, Nova Scotia. *Canadian Journal of Forest Research*, 19(9), 1077–1086.
- Ouranos. (2015). Vers l'adaptation, Synthèse des connaissances sur les changements climatiques au Quebec-Partie 1: Évolution climatique au Québec.
- Pérez, L., & Dragičević, S. (2011). ForestSimMPB: A swarming intelligence and agent-based modeling approach for mountain pine beetle outbreaks. *Ecological Informatics*, 6(1), 62–72.
- Pothier, D., & Mailly, D. (2006). Stand-level prediction of balsam fir mortality in relation to spruce budworm defoliation. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(7), 1631–1640.
- Pureswaran, D. S., De Grandpré, L., Taylor, A., Paré, D., Kneeshaw, D. D., Barrette, M., Régnière, J. (2015). Climate-induced changes in host tree–insect phenology may drive ecological state-shift in boreal forests. *Ecology*, 96(6), 1480–1491.
- Pureswaran, D. S., Johns, R., Heard, S. B., & Quiring, D. (2016). Paradigms in eastern spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) population ecology: A century of debate. *Environmental Entomology*, 45(6), 1333–1342.

- Pureswaran, D. S., Neau, M., Marchand, M., De Grandpré, L., & Kneeshaw, D. (2019). Phenological synchrony between eastern spruce budworm and its host trees increases with warmer temperatures in the boreal forest. *Ecology and Evolution*, *9*(1), 576–586.
- Pureswaran, D. S., Roques, A., & Battisti, A. (2018). Forest insects and climate change. *Current Forestry Reports*, *4*(2), 35–50.
- R Core Team. (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Régnière, J., Saint-Amant, R., & Béchar, A. (2014). BioSIM 10 – Guide de l'utilisateur. *Centre de Foresterie Des Laurentides*.
- Régnière, Jacques, & Nealis, V. G. (2008). The fine-scale population dynamics of spruce budworm: Survival of early instars related to forest condition. *Ecological Entomology*, *33*(3), 362–373.
- Régnière, Jacques, Powell, J., Bentz, B., & Nealis, V. (2012). Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: Experimental design, data analysis and modeling. *Journal of Insect Physiology*, *58*(5), 634–647.
- Régnière, Jacques, St-Amant, R., & Duval, P. (2012). Predicting insect distributions under climate change from physiological responses: Spruce budworm as an example. *Biological Invasions*, *14*(8), 1571–1586.
- Robinet, C., Rousselet, J., & Roques, A. (2014). Potential spread of the pine processionary moth in France: Preliminary results from a simulation model and future challenges. *Annals of Forest Science*, *71*(2), 149–160.
- Rowe, J. (1972). *Forest Regions of Canada*. Ottawa, ON: Fisheries and Environment Canada, Canadian Forest Service.
- Schwartzberg, E. G., Jamieson, M. A., Raffa, K. F., Reich, P. B., Montgomery, R. A., & Lindroth, R. L. (2014). Simulated climate warming alters phenological synchrony between an outbreak insect herbivore and host trees. *Oecologia*, *175*(3), 1041–1049.
- Singer, M. C., & Parmesan, C. (2010). Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts : signal of climate change or pre-existing adaptive strategy ? *365*(1555), 3161–3176.
- Tang, W., & Bennett, D. (2010). Agent based Modeling of Animal Movement: A Review. *Geography Compass*, *7*(7), 1–30.

- Thackeray, S. J. (2010). Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology*, 16(12), 3304–3313.
- Trier, T. M., & Mattson, W. J. (1997). Needle Mining by the Spruce Budworm Provides Sustenance in the Midst of Privation. *Oikos*, 79(2), 241–246.
- Van, A. M., & Visser, M. E. (2007). Phenology of Forest Caterpillars and Their Host Trees: The Importance of Synchrony. *Annual Review of Entomology*, 52(1), 37–55.
- Van, Asch Margriet, Salis, L., Holleman, L. J. M., Van Lith, B., & Visser, M. E. (2013). Evolutionary response of the egg hatching date of a herbivorous insect under climate change. *Nature Climate Change*, 3(3), 244–248.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 20(4), 715–716.
- Wetherington, M. T., Jennings, D. E., Shrewsbury, P. M., & Duan, J. J. (2017). Climate variation alters the synchrony of host–parasitoid interactions. *Ecology and Evolution*, 7(20), 8578–8587.

3. Conclusion générale

L'objectif principal de cette étude était d'observer l'effet d'une augmentation de la température et la variation de la phénologie des arbres hôtes sur les interactions entre la phénologie de la TBE et celle de ses deux espèces hôtes (sapin baumier, épinette noire) dans la forêt boréale de la Côte-Nord au Québec, Canada. Avec l'aide d'un modèle de simulation spatiale à base d'agents (MBA), j'ai examiné comment les changements climatiques pourraient affecter la synchronie phénologique entre la TBE et ses espèces hôtes et par conséquent, pourraient affecter l'étendue des épidémies de la TBE. Pour évaluer dans quelles conditions la synchronie entre la TBE et ses hôtes pourrait être perturbée, j'ai fait varier la température quotidienne selon trois scénarios climatiques, le premier correspond à la température originale de base de 2016 et deux autres scénarios de changement avec une hausse de température de 2°C et 4°C, ainsi que la variation de la phénologie des hôtes selon quatre niveaux d'incertitude (0.5SD, 1SD, 2SD, 3SD) concernant le moment du débourrement pour les arbres hôtes. Cette relation entre les deux facteurs m'a permis d'évaluer la variation des patrons spatiaux émergents des épidémies de la TBE en réponse à l'augmentation de la

température quand je considère différents niveaux de durée de débourrement des bourgeons des arbres hôtes.

Mes résultats ont démontré qu'un réchauffement climatique entraînerait une émergence plus hâtive des larves hibernantes et une disponibilité plus précoce du feuillage des hôtes. J'ai trouvé que les augmentations futures de la température moyenne ont le potentiel d'affecter considérablement les épidémies par son effet sur la synchronisation entre l'insecte défoliateur et ses arbres hôtes, bien que cet effet ne soit pas linéaire.

J'ai démontré qu'une augmentation de température de 2°C ne semble pas être un risque « immédiat » de synchronie entre la TBE et la forêt de l'épinette noire. Il a été observé que ce niveau de changement climatique (+2°C) peut produire localement un déplacement de la TBE hors de synchronie avec ses arbres hôtes (asynchronie), particulièrement avec l'épinette noire. En effet, si l'asynchronie locale de la TBE avec ses hôtes se produit, le stock de feuillage des hôtes locaux s'épuiserait rapidement en raison de l'abondance de l'insecte, ce qui amorcerait le déclin de l'épidémie. En revanche, si le réchauffement climatique se fait d'une façon plus drastique que 4°C, l'accumulation rapide de degrés-jours au printemps pourrait mettre l'épinette noire en synchronie phénologique avec l'émergence de la TBE, ce qui pourrait faciliter l'expansion massive de zones affectées par les épidémies de la TBE dans le futur (Pureswaran et al. 2015; Régnière, St-Amant & Duval 2012). Toutefois, une période prolongée de synchronisation hôte-insecte sous des températures plus chaudes de 4°C pourrait produire une croissance constante des épidémies de la TBE et donc une défoliation à plus grande échelle. Cela montre bien à quel point les interactions insectes-arbres répondent à des conditions climatiques spécifiques, et lorsque ces conditions changent, l'interaction peut soit se renforcer, soit disparaître.

Étant donné que le processus de synchronisation est important pendant l'expansion de l'épidémie de la TBE, à l'avenir, il est donc primordial d'évaluer les zones où les arbres hôtes sont plus susceptibles d'être synchronisés avec les épidémies de la TBE à une échelle de paysage plus grande, dépendamment du réchauffement des températures aux hautes latitudes, afin de planifier des interventions visant à diminuer l'impact des épidémies sur la forêt boréale d'Amérique du Nord. Cependant, l'expansion des épidémies de la TBE à partir des épicentres

initiaux est toujours en discussion, d'autres traits pourraient aussi jouer un rôle dans la manière dont les épidémies se dispersent dans la forêt comme par exemple l'abondance de feuillus (Campbell, MacLean, & Bergeron, 2008), l'élévation (Bouchard & Auger, 2014), mécanismes dépendant de la densité (Cooke, Nealis & Régnière, 2007; Johnson, Bjørnstad, & Liebhold, 2006), et par des facteurs stochastiques tels que l'interaction entre l'insecte et son ennemi naturel (Royama, 1984) et le comportement de dispersion des papillons (Anderson & Sturtevant, 2011).

La distance de larves émergentes par rapport aux défoliations de l'année précédente a également été trouvées comme un élément déterminant pendant la phase d'expansion de cellule à cellule (dans le model MBA), et l'explication de ce patron contagieux qui se déplace par rapport aux sites d'alimentation est déterminée par la dispersion des papillons (Bouchard & Auger, 2014). Dans mon étude, la dispersion des papillons à longue distance a conduit à l'établissement d'épidémies dans de nouveaux sites alimentaires relativement éloignées des principaux épices précédemment défoliés (Anderson & Sturtevant, 2011; Greenbank et al., 1980). L'immigration à courte distance de papillons à partir de cellules adjacentes peut également augmenter les populations locales de la TBE (Cooke et al., 2007; Johnson et al., 2006). Cependant, une forte herbivorie à proximité d'hôtes précédemment défoliés (courte distance) et une asynchronie avec les hôtes peuvent diminuer les sites d'alimentation de larves hibernantes dans les années suivantes. Le fait que la disponibilité de l'hôte soit importante pendant l'expansion de l'épidémie, la synchronisation phénologique par le processus dépendant (dispersion) devient probablement crucial pour la migration des épidémies plus au nord de la zone d'étude. Dans le futur, il est donc important de prendre en considération la complexité du mode de dispersion des papillons (ex. distances de dispersion) dans les modèles afin de mieux comprendre l'extension des épidémies de la TBE face au changement climatique. Cependant, la limite septentrionale de l'aire de distribution de la TBE dépendra toujours du succès de l'insecte dans l'adaptation à la phénologie du débourrement de l'épinette noire au nord et de la rapidité à laquelle le réchauffement des températures aux hautes latitudes va se produire durant les prochaines années (Neau, 2014; Pureswaran et al., 2019).

Un modèle spatial comme celui-ci s'avère un outil essentiel pour améliorer notre compréhension de l'impact potentiel du changement climatique sur les épidémies d'insectes

ravageurs forestiers. L'approche de modélisation basée sur les agents présentée dans cette étude représente la première étape d'un travail en cours pour explorer la dynamique spatio-temporelle dans le paysage forestier, en tenant compte la dynamique spatiale des épidémies de la TBE aux différents changements de l'environnement (climat-hôte). D'autres études sont nécessaires sur les adaptations physiologiques à plus petite échelle dépendantes de la température dans la tordeuse des bourgeons de l'épinette de son aire de répartition pour informer davantage des modèles de prévision plus mécanistes. De plus, davantage d'informations sont nécessaires sur le rôle de la température dans les interactions prédateur-proie à plusieurs échelles spatiales et temporelles.

Les résultats de cette étude peuvent aider à améliorer la compréhension de la dynamique des épidémies spatialement explicites et ses patterns de distribution spatial sur le paysage forestier, ainsi que les effets futurs possibles du changement climatique sur les épidémies d'insectes forestiers au Québec. Il est très important de modéliser, simuler et comprendre l'impact du changement climatique sur l'expansion des épidémies de TBE pour fournir aux chercheurs et preneurs de décision de futurs scénarios possibles qui leur permettront de proposer et de mettre en œuvre de meilleures stratégies pour réduire l'impact des épidémies de la TBE sur les paysages forestiers en Amérique du Nord.

La forêt boréale canadienne représente un vaste écosystème qui s'étend de la côte Pacifique à la côte Atlantique et qui couvre plus de 567 millions d'hectares. Cette superficie représente 30% des forêts boréales à l'échelle mondiale, ce qui en fait un système d'une grande importance tant écologique que sociale et économique (Brandt et al., 2013). Si ces arbres venaient à mourir sur des millions d'hectares par la défoliation sévère des épidémies de la TBE, cela pourrait briser l'état d'équilibre existant dans la productivité des forêts, dans la composition des forêts (Pureswaran et al., 2015) et les changements potentiels de l'état écologique (Karlsen et al., 2013) à différents niveaux trophiques dans la forêt boréale du Québec.

Bibliographie

- Anderegg, W. R. L., Hicke, J. A., Fisher, R. A., Allen, C. D., Aukema, J., Bentz, B., Zeppel, M. (2015). Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, 208(3), 674–683.
- Anderson, D. P., & Sturtevant, B. R. (2011). Pattern analysis of eastern spruce budworm *Choristoneura fumiferana* dispersal. *Ecography*, 34(3), 488–497.
- Anderson, T., & Dragicevic, S. (2015). An agent-based modeling approach to represent infestation dynamics of the emerald ash borer beetle. *Ecological Informatics*, 30, 97–109.
- Badeck, F. W., Bondeau, A., Böttcher, K., Doktor, D., Lucht, W., Schaber, J., & Sitch, S. (2004). Responses of spring phenology to climate change. *New Phytologist*, 162(2), 295–309.
- Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., Good, J. E. (2002). Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1), 1–16.
- Battisti, A. (2008). Forests and climate change - Lessons from insects. *IForest*, 1, 1–5.
- Beaudoin, A., Bernier, P. Y., Guindon, L., Villemaire, P., Guo, X. J., Stinson, G., ... Hall, R. J. (2014). Mapping attributes of Canada's forests at moderate resolution through k NN and MODIS imagery. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(5), 521–532.
- Berryman, A. A. (2012). Forest insects: principles and practice of population management. *Springer Science & Business Media*.
- Blais, J. (1960). Spruce budworm outbreaks and the climax of the boreal forest in eastern North America. *Québec Soc. Prot. Plants Rep.* 41, 69–75.
- Bone, C., & Altaweel, M. (2014). Modeling micro-scale ecological processes and emergent patterns of mountain pine beetle epidemics. *Ecological Modelling*, 289, 45–58.
- Bone, C., Dragicevic, S., & Roberts, A. (2006). A fuzzy-constrained cellular automata model of forest insect infestations. *Ecological Modelling*, 192(1–2), 107–125.
- Bouchard, M., & Auger, I. (2014). Influence of environmental factors and spatio-temporal

- covariates during the initial development of a spruce budworm outbreak. *Landscape Ecology*, 29(1), 111–126.
- Boulanger, A. D., Morin, H., Jardon, Y., Bertrand, P., & Dagneau, C. (2012). Dendrochronological reconstruction of spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreaks in southern Quebec for the last 400 years. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(7).
- Boulanger, Y., Fabry, F., Kilambi, A., Pureswaran, D. S., Sturtevant, B. R., & Saint-Amant, R. (2017). The use of weather surveillance radar and high-resolution three dimensional weather data to monitor a spruce budworm mass exodus flight. *Agricultural and Forest Meteorology*, 234, 127–135.
- Brandt, J. P., Flannigan, M. D., Maynard, D. G., Thompson, I. D., & Volney, W. J. A. (2013). An introduction to Canada's boreal zone: Ecosystem processes, health, sustainability, and environmental issues1. *Environmental Reviews*, 21(4), 207–226.
- Bronson, D. R., Gower, S. T., Tanner, M., & Van Herk, I. (2009). Effect of ecosystem warming on boreal black spruce bud burst and shoot growth. *Global Change Biology*, 15(6), 1534–1543.
- Campbell, E. M., MacLean, D. A., & Bergeron, Y. (2008). The severity of budworm-caused growth reductions in balsam fir/spruce stands varies with the hardwood content of surrounding forest landscapes. *Forest Science*, 54(2), 195–205.
- Candau, J.-N., & Fleming, R. A. (2011). Forecasting the response of spruce budworm defoliation to climate change in Ontario. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(10), 1948–1960.
- Carisey, N., & Bauce, É. (2002). Does nutrition-related stress carry over to spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae) progeny? *Bulletin of Entomological Research*, 92(2), 101–108.
- Chuine, I., Cour, P., & Rousseau, D. D. (1999). Selecting models to predict the timing of flowering of temperate trees: implications for tree phenology modelling. *Plant, Cell and Environment*, 22(1), 1–13.

- Cooke, B. J., Nealis, V. G., & Régnière, J. (2007). Insect Defoliators as Periodic Disturbances in Northern Forest Ecosystems. *Plant Disturbance Ecology: The Process and the Response*, 487–525.
- DeSantis, R., Moser, W., Jr, R. H., & Li, R. (2013). Modeling the effects of emerald ash borer on forest composition in the Midwest and Northeast United States. Delaware, OH.
- Despland, E. (2017). Effects of phenological synchronization on caterpillar early-instar survival under a changing climate. *Canadian Journal of Forest Research*, 48(3), 247–254.
- Environment and Climate Change. (2019). Historical Data - Climate - Environment and Climate Change Canada.
- Forrest, J. R. (2016). Complex responses of insect phenology to climate change. *Current Opinion in Insect Science*, 17, 49–54.
- Fuentealba, A., Pureswaran, D., Bauce, É., & Despland, E. (2017). How does synchrony with host plant affect the performance of an outbreaking insect defoliator? *Oecologia*, 184(4), 847–857.
- Fuentealba, A., Pureswaran, D., & Despland, E. (2017). Defining the window of opportunity for feeding initiation by second-instar spruce budworm larvae. *Canadian Journal of Forest Research*, 48(3), 285–291.
- Gray, D. R. (2008). The relationship between climate and outbreak characteristics of the spruce budworm in eastern Canada. *Climatic Change*, 87(3–4), 361–383.
- Gray, D. R. (2017). Quantifying the sources of epistemic uncertainty in model predictions of insect disturbances in an uncertain climate. *Annals of Forest Science*, 74(3).
- Green, DG, S. S. (2005). Interactions matter-complexity in landscapes and ecosystems. *Ecological Complexity*, 2(2), 117–130.
- Greenbank, D. O. (1956). The Role of Climate and Dispersal in the Initiation of Outbreaks of the Spruce Budworm in New Brunswick: Ii. the Role of Dispersal. *Canadian Journal of Zoology*, 35(3), 385–403.

- Greenbank, D. O. (1963). Host Species and the Spruce Budworm. *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 219–223.
- Greenbank, D. O., Schaefer, G. W., & Rainey, R. C. (1980). Spruce budworm (lepidoptera: tortricidae) moth flight and dispersal: new understanding from canopy observations, radar, and aircraft. *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 112, 1–49.
- Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D. L., Polhill J. G., Giske, J., Railsback, S. F. (2010). The ODD protocol: A review and first update. *Ecol Modell* 221:2760–8.
- Hannerz, M. (1999). Evaluation of temperature models for predicting bud burst in Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(1), 9–19.
- Heide, O. M. (1974). Growth and dormancy in Norway spruce ecotypes (*Picea abies*) I. Interaction of photoperiod and temperature. *Physiologia Plantarum*, 30(1), 1–12.
- Hennigar, C. R., MacLean, D. A., Quiring, D. T., & Kershaw, J. A. (2008). Differences in spruce budworm defoliation among balsam fir and white, red, and black spruce. *Forest Science*, 54(2), 158–166.
- Jardon, Y., Morin, H., & Dutilleul, P. (2003). Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(10), 1947–1961. <https://doi.org/10.1139/x03-108>
- Johns, R. C., Bowden, J. J., Carleton, D. R., Cooke, B. J., Edwards, S., Emilson, E. J. S., Stastny, M. (2019). A conceptual framework for the spruce budworm Early Intervention Strategy: Can outbreaks be stopped? *Forests*, 10(10), 1–19.
- Johnson, D. M., Bjørnstad, O. N., & Liebhold, A. M. (2006). Landscape mosaic induces traveling waves of insect outbreaks. *Oecologia*, 148(1), 51–60.
- Ju, R. T., Gao, L., Wei, S. J., & Li, B. (2017). Spring warming increases the abundance of an invasive specialist insect: Links to phenology and life history. *Scientific Reports*, 7(1), 1–12.
- Karlsen, S. R., Jepsen, J. U., Odland, A., Ims, R. A., & Elvebakk, A. (2013). Outbreaks by canopy-feeding geometrid moth cause state-dependent shifts in understorey plant communities. *Oecologia*, 173(3), 859–870.

- Karlsson, P. S., Bylund, H., Neuvonen, S., Heino, S., & Tjus, M. (2003). Climatic response of budburst in the mountain birch at two areas in northern Fennoscandia and possible responses to global change. *Ecography*, *26*(5), 617–625.
- Krause, C., Gionest, F., Morin, H., & MacLean, D. A. (2003). Temporal relations between defoliation caused by spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) and growth of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.). *Dendrochronologia*, *21*(1), 23–31.
- Kurz, W. A., Dymond, C. C., Stinson, G., Rampley, G. J., Neilson, E. T., Carroll, A. L., Safranyik, L. (2008). Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature*, *452*(7190), 987–990.
- Larroque, J., Legault, S., Johns, R., Lumley, L., Cusson, M., Renaut, S., James, P. M. A. (2019). Temporal variation in spatial genetic structure during population outbreaks: Distinguishing among different potential drivers of spatial synchrony. *Evolutionary Applications*, *12*(10), 1931–1945.
- Lawrence, R. K., Mattson, W. J., & Haack, R. A. (1997). White spruce and the spruce budworm: Defining the phenological window of susceptibility. *Canadian Entomologist*, *129*(2), 291–318.
- MacLean, D. A. (1980). Vulnerability of Fir-Spruce Stands During Uncontrolled Spruce Budworm Outbreaks: A Review and Discussion. *The Forestry Chronicle*, *56*(5), 213–221.
- MacLean, D., & Ostaff, D. (1986). Patterns of balsam fir mortality caused by an uncontrolled spruce budworm outbreak. *Canadian Journal of Forest Research*, *19*(9), 1087–1095.
- Maguire, D. Y., James, P. M. A., Buddle, C. M., & Bennett, E. M. (2015). Landscape connectivity and insect herbivory: A framework for understanding tradeoffs among ecosystem services. *Global Ecology and Conservation*, *4*, 73–84.
- Mayrand, P., Filotas, É., Wittische, J., & James, P. M. A. (2019). The role of dispersal, selection, and timing of sampling on the false discovery rate of loci under selection during geographic range expansion. *Genome*, *62*(11), 715–727.
- McGarigal, K., Cushman, S. A., & Eduard, E. (2012). FRAGSTATS v4: spatial pattern

analysis program for categorical and continuous maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst.

- Miller, C. A. (1975). Spruce Budworm: How it Lives and What it Does. *The Forestry Chronicle*, 51(4), 136–138.
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs [MFFP]. (2014). La tordeuse des bourgeons de l'épinette.
- Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs. (2019). Aires infestées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec en 2019 - Version 1.1.
- Nakagawa, S., & Cuthill, I. C. (2007). Effect size, confidence interval and statistical significance: A practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 82(4), 591–605.
- Nealis, V. G. (2016). Comparative ecology of conifer-feeding spruce budworms (Lepidoptera : Tortricidae). *The Canadian Entomologist*, 148(S1), S33–S57.
- Nealis, V. G., & Régnière, J. (2004). Insect host relationships influencing disturbance by the spruce budworm in a boreal mixedwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(9), 1870–1882.
- Neau, M. (2014). Synchronisme phenologique d'un insecte herbivore avec ses hotes face au changement climatique: cas de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clemens)).
- Numainville, G., and Despons, M. (2004). Les stades de débourrement des bourgeons foliaires de l'épinette noire. Ministère des ressources naturelles, de la faune et des parcs.
- O'Sullivan, D. (2004). Complexity Science and Human Geography. *Transactions of the Institute of British Geographers*, 29(3), 282–295.
- Ostaf, D., & MacLean, D. (1989). Spruce budworm populations, defoliation, and changes in stand condition during an uncontrolled spruce budworm outbreak on Cape Breton Island, Nova Scotia. *Canadian Journal of Forest Research*, 19(9), 1077–1086.
- Ouranos. (2015). Vers l'adaptation, Synthèse des connaissances sur les changements climatiques au Quebec-Partie 1: Évolution climatique au Québec.

- Perez, L., & Dragicevic, S. (2010). Modeling mountain pine beetle infestation with an agent-based approach at two spatial scales. *Environmental Modelling & Software*, 25(2), 223–236.
- Pérez, L., & Dragičević, S. (2011a). ForestSimMPB: A swarming intelligence and agent-based modeling approach for mountain pine beetle outbreaks. *Ecological Informatics*, 6(1), 62–72.
- Pothier, D., & Mailly, D. (2006). Stand-level prediction of balsam fir mortality in relation to spruce budworm defoliation. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(7), 1631–1640.
- Pureswaran, D. S., De Grandpré, L., Taylor, A., Paré, D., Kneeshaw, D. D., Barrette, M., Régnière, J. (2015). Climate-induced changes in host tree–insect phenology may drive ecological state-shift in boreal forests. *Ecology*, 96(6), 1480–1491.
- Pureswaran, D. S., Johns, R., Heard, S. B., & Quiring, D. (2016). Paradigms in eastern spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) population ecology: A century of debate. *Environmental Entomology*, 45(6), 1333–1342.
- Pureswaran, D. S., Neau, M., Marchand, M., De Grandpré, L., & Kneeshaw, D. (2019). Phenological synchrony between eastern spruce budworm and its host trees increases with warmer temperatures in the boreal forest. *Ecology and Evolution*, 9(1), 576–586.
- Pureswaran, D. S., Roques, A., & Battisti, A. (2018). Forest insects and climate change. *Current Forestry Reports*, 4(2), 35–50.
- R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Régnière and Lysyk, J. (1995). Population Dynamics of the Spruce Budworm, *Choristoneura fumiferana*. *Forest Insect Pests in Canada*, 95–105.
- Régnière, J. (1987). Temperature-dependent development of eggs and larvae of *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae) and simulation of its seasonal history. *The Canadian Entomologist*, 717–728.
- Régnière, J., Saint-Amant, R., & Béchard, A. (2014). BioSIM 10 – Guide de l'utilisateur. *Centre de Foresterie Des Laurentides*.

- Régnière, Jacques. (1990). Diapause termination and changes in thermal responses during postdiapause development in larvae of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*. *Journal of Insect Physiology*, 36(10), 727–735.
- Régnière, Jacques, & Nealis, V. G. (2008). The fine-scale population dynamics of spruce budworm: Survival of early instars related to forest condition. *Ecological Entomology*, 33(3), 362–373.
- Régnière, Jacques, Powell, J., Bentz, B., & Nealis, V. (2012). Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: Experimental design, data analysis and modeling. *Journal of Insect Physiology*, 58(5), 634–647.
- Régnière, Jacques, St-Amant, R., & Duval, P. (2012). Predicting insect distributions under climate change from physiological responses: Spruce budworm as an example. *Biological Invasions*, 14(8), 1571–1586.
- Robinet, C., Rousselet, J., & Roques, A. (2014). Potential spread of the pine processionary moth in France: Preliminary results from a simulation model and future challenges. *Annals of Forest Science*, 71(2), 149–160.
- Rose and Blais, J. (1954). A Relation Between April and May Temperatures and Spruce Budworm Larval Emergence. *The Canadian Entomologist*, 174–177.
- Rowe, J. (1972). *Forest Regions of Canada*. Ottawa, ON: Fisheries and Environment Canada, Canadian Forest Service.
- Royama, T. (1984). Population Dynamics of the Spruce Budworm *Choristoneura fumiferana*. *Ecological Monographs*, 54(4), 429–462.
- Sanders, C. (1991). *Biology of North American spruce budworm*. In *Elsevier Science*. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier Science.
- Schwartzberg, E. G., Jamieson, M. A., Raffa, K. F., Reich, P. B., Montgomery, R. A., & Lindroth, R. L. (2014). Simulated climate warming alters phenological synchrony between an outbreak insect herbivore and host trees. *Oecologia*, 175(3), 1041–1049.
- Singer, M. C., & Parmesan, C. (2010). Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts : signal of climate change or pre-existing adaptive strategy? 365(1555),

3161–3176.

- Sturtevant, B. R., Achtemeier, G. L., Charney, J. J., Anderson, D. P., Cooke, B. J., & Townsend, P. A. (2013). Long-distance dispersal of spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clemens) in Minnesota (USA) and Ontario (Canada) via the atmospheric pathway. *Agricultural and Forest Meteorology*, *168*, 186–200.
- Tang, W., & Bennett, D. (2010). Agent based Modeling of Animal Movement: A Review. *Geography Compass*, *7*(7), 1–30.
- Thackeray, S. J. (2010). Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine , freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology*, *16*(12), 3304–3313.
- Trier, T. M., & Mattson, W. J. (1997). Needle Mining by the Spruce Budworm Provides Sustenance in the Midst of Privation. *Oikos*, *79*(2), 241–246.
- Van, A. M., & Visser, M. E. (2007). Phenology of Forest Caterpillars and Their Host Trees: The Importance of Synchrony. *Annual Review of Entomology*, *52*(1), 37–55.
- Van, Asch Margriet, Salis, L., Holleman, L. J. M., Van Lith, B., & Visser, M. E. (2013). Evolutionary response of the egg hatching date of a herbivorous insect under climate change. *Nature Climate Change*, *3*(3), 244–248.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, *20*(4), 715–716.
- Wellington, Fettes, T. and B. (1950). Physical and Biological indicators of the development of outbreaks of the SBW. *Canadian Journal of Research*, *28*(6), 308–331.
- Wetherington, M. T., Jennings, D. E., Shrewsbury, P. M., & Duan, J. J. (2017). Climate variation alters the synchrony of host–parasitoid interactions. *Ecology and Evolution*, *7*(20), 8578–8587.