



BIBLIOTHÈQUE

CÉGEP DE L'ABITIBI-TÉMISCAMINGUE
UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans [Depositum](#), site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous. L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre.

Warning

The library of the Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue and the Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) obtained the permission of the author to use a copy of this document for nonprofit purposes in order to put it in the open archives [Depositum](#), which is free and accessible to all. The author retains ownership of the copyright on this document.

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

LE DÉGAGEMENT MANUEL EN PEUPEMENTS MIXTES :
IMPACT SUR LA CROISSANCE, LES STOCKS DE CARBONE ET LA QUALITÉ DE
L'HABITAT FAUNIQUE

Thèse
présentée
comme exigence partielle
de doctorat en sciences de l'environnement

Par
Léa Darquié

Novembre 2024

REMERCIEMENTS

La thèse n'est pas un 100 m mais un marathon. Le but n'est pas de finir le plus vite possible mais de trouver son rythme et finir, épuisée mais heureuse ! Aller jusqu'au bout n'aurait pas été possible sans le soutien de ma direction de recherche, ma famille, mes amis et toutes les personnes rencontrées durant ces 6 années.

Mon premier remerciement est pour ma directrice de recherche Annie DesRochers, sans qui ce marathon n'aurait même pas commencé, qui m'a recrutée et m'a fait venir dans le lointain Abitibi. Elle a cru en moi à 100%, m'a suivi, conseillée et soutenue jusqu'au bout. Annie, je n'aurai pas pu avoir une meilleure directrice et je ne trouve pas les mots pour exprimer à quel point je te suis reconnaissante pour tout.

Je remercie très fort mon comité d'encadrement, initialement composé des Dr Patricia Raymond, Vincent Poirier et Louis Imbeau. Vous m'avez aidée dans mon cheminement et dans la réalisation de mes articles. Un gros merci également au Dr Gabriel Pigeon qui nous a rejoint en cours de route et a apporté une aide essentielle dans l'analyse de mes données pour mon 3^e chapitre.

L'une des étapes les plus importantes de cette thèse a été la prise des données sur le terrain et leur analyse. Pour cela, je suis reconnaissante à mes aides de terrain, principalement Michel Guimond qui m'a suivie la majorité de mes sorties et a notamment pris en charge les échantillonnages et mesures les plus physiques et/ou qui demandaient une certaine expertise. Je remercie également mes autres stagiaires saisonniers et ma très chère Aro qui a été assez gentille pour venir avec moi pour un terrain qui a commencé plus tôt que prévu et qui a gardé sa bonne humeur malgré la pluie, la neige et la grêle ! Avant de pouvoir analyser mes données, il a fallu les rentrer ... Cette tâche très ingrate a été faite par différents stagiaires du campus d'Amos dont je ne me souviens plus des noms mais que je remercie quand même chaudement de m'avoir évité de le faire moi-même ! L'analyse statistique a parfois été un peu trop complexe pour mes maigres compétences, et je suis très reconnaissante à mon professeur de statistiques Philippe Marchand, à Juanita, Fabio, Gabriel et Valentina

qui ont tous pris sur leur temps pour répondre à mes questions et me donner des solutions quand je bloquais.

L'environnement de travail est essentiel au bien-être et à la santé mentale, et le campus d'Amos a réussi sa mission. Je remercie très chaudement Hélène Lavoie, notre géniale secrétaire de direction, qui m'a accueillie les bras ouverts dès mon arrivée, qui m'a fait découvrir le ski de fond et dont le bureau a toujours été ouvert quand j'avais le mal du pays ou que je me suis sentie dépassée. Hélène, tu as été un support constant pendant les 5 ans où j'étais basée à Amos. Un gros merci également à notre directrice de campus Dany Charron, qui a fait tout son possible pour rendre le campus dynamique et un lieu où il fait bon de travailler. Olivier, Magalie, Martine, merci d'avoir été là pour des séances de potins, des pauses pop-corn du vendredi, des pauses midi animées et des discussions entre deux portes. Ce sont ces interactions qui font également le charme du campus, et qui nous permettent de reprendre notre souffle au milieu du marathon.

À tous les étudiant-e-s que j'ai croisés en Abitibi et avec qui j'ai pris un verre au O' shack ou chez Frid, à Jenna ma coloc d'un an, à Michel avec qui j'ai fait un long bout de chemin et sa famille qui m'a accueillie très chaleureusement, à Aro, Jeri et Anoj qui ont gardé mes bêtes féroces, à Manon et Mélanie qui m'ont tenu compagnie chez moi, aux autres professeurs, au personnel administratif. À vous tous, je vous dis merci, à bientôt et bonne chance pour la suite.

Avant de quitter l'Abitibi, je voudrais remercier l'IRF. Je n'ai pas souvent eu l'occasion de venir à Rouyn-Noranda, au QG de l'institut, mais j'ai pu faire la connaissance de personnes aussi exceptionnelles qu'à Amos. Merci à Danièle Laporte et Marie-Hélène Longpré pour votre soutien administratif et votre bonne humeur. Merci aux étudiant-e-s avec qui j'ai partagé un repas, fait des activités et/ou papoté. Merci aux professeurs pour avoir fait de l'IRF une famille.

J'ai eu la chance d'avoir tapé dans l'œil du Dr Nicole Fenton pour un post-doctorat avant même d'avoir fini, et pour cela je te remercie Nicole, pour m'avoir choisie et pour m'avoir donné un coup de fouet. Je commençais à ralentir et à m'essouffler et le fait de savoir que tu m'attendais patiemment à la fin m'a motivée. Je remercie également Nelson Thiffault du Centre Canadien sur la Fibre du Bois (CCFB) qui a eu la gentillesse de m'accueillir dans ses bureaux à Québec quand j'ai décidé de changer d'horizon.

Parlant de Québec, je ne peux manquer de remercier mes amis sur place, Maxence, Marine et leur petit Malo, Maxime et Émilie, Tana, Marc-Fred, et tous ceux qui sont passés dans le coin et se sont arrêtés. Mention spéciale à Cécilia, que je ne vois pas assez souvent et à Christel que je vois trop souvent (c'est faux).

Benoît, on s'est rencontré au début de notre parcours universitaire (14 ans déjà !) et on a cliqué immédiatement. Malgré la distance, nous avons réussi à garder contact et à nous retrouver, à Montpellier, Londres et New Haven, chez tes parents et chez les miens. Malgré 4 ans sans s'être vu au moment où j'écris, nous continuons à nous appeler régulièrement, à rire ensemble et à nous épauler dans l'adversité. Tu mérites un paragraphe pour toi tout seul, mon ami.

Finalement, mes derniers remerciements vont à ma famille. À mes parents qui m'ont soutenue depuis toujours, à ma sœur qui est ma plus grande supportrice. À mon beau-frère, mes cousins, cousines, oncles, tantes et grands-parents, qui répondent toujours présents pour un bon repas quand je rentre en France. Je vous aime et je vous attends à Québec.

DÉDICACE

À mon grand-père René, qui s'est éteint avant d'avoir pu voir la fin mais qui a toujours cru en moi.

À ma grand-mère, Paulette, qui nous a quittés brusquement. Mon plus grand regret est de ne pas avoir pu te dire au revoir.

À mon grand-père, Laurent. Papy, merci d'être encore là.

AVANT-PROPOS

Cette thèse est présentée sous la forme de cinq sections. La première est une introduction générale qui est consacrée à introduire les thématiques de recherche à travers une revue de littérature ainsi qu'à définir les objectifs et hypothèses de recherche. Trois articles scientifiques, correspondant aux trois chapitres, forment le corps de la thèse, et une conclusion générale clos la thèse. Le Chapitre 1 a été publié dans le journal *Forest Ecology and Management*. Les Chapitres 2 et 3 sont en finition pour soumission.

Je suis la principale auteure des 3 articles, ayant majoritairement contribué à la prise de données, leur exploration et analyse ainsi qu'à la rédaction originelle des articles. Chacun des co-auteurs ont été essentiels au développement final de ces articles. Ma superviseure, la Dre Annie DesRochers (UQAT-GREMA), occupe la dernière position parmi les co-auteurs et a activement participé à la conception du projet, à la recherche de financement ainsi qu'à la révision des manuscrits. La Dr Patricia Raymond (MRNF-DRF) est la seconde co-auteure de mon premier article et a significativement aidé à sa révision avant soumission. Le Dr Vincent Poirier (UQAT-URDAAT) est le second co-auteur de mon second article et a participé aux analyses de laboratoire et de données ainsi qu'à la révision du manuscrit. Pour le 3^e article, les Dr Louis Imbeau (UQAT-IRF) et Gabriel Pigeon (UQAT-IRF) m'ont aidé avec la conception de la prise de données et l'analyse des données respectivement. Tous deux ont également révisé mon manuscrit.

Chapitre 1. Darquié, L., Raymond, P., DesRochers, A. (2024). Retaining the largest aspen stems during motor-manual release allows to control aspen suckering in young mixedwood stands. *Forest Ecology and Management* 555, 121703. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121703>

Chapitre 2. Darquié, L., Poirier, V., DesRochers, A. Motor-manual release changes carbon distribution in soil and tree biomass pools in the short term. Soumis à *Canadian Journal of Forest Research*.

Chapitre 3. Darquié, L., Imbeau, L., Pigeon, G., DesRochers, A. Short-term effect of vegetation control on snowshoe hare habitat quality and use in regenerating mixedwood stands. À soumettre à *The Journal of Wildlife Management*.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	II
DÉDICACE	V
AVANT-PROPOS	VI
TABLE DES MATIÈRES	VIII
LISTE DES FIGURES	XI
LISTE DES TABLEAUX	XIV
LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS	XV
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS	XVII
RÉSUMÉ	XVIII
INTRODUCTION	21
1. RETAINING THE LARGEST ASPEN STEMS DURING MOTOR-MANUAL RELEASE ALLOWS TO CONTROL ASPEN SUCKERING IN YOUNG MIXEDWOOD STANDS	37
1.1 Résumé	38
1.2 Abstract	39
1.3 Introduction	40
1.4 Materials and methods	42
1.4.1 Study site and experimental design	42
1.4.2 Growth measurements	43
1.4.3 Statistical analyses	44
1.5 Results	45
1.5.1 Aspen regeneration	45
1.5.2 Aspen growth	47
1.5.3 Spruce growth and light availability	52
1.6 Discussion	54
1.6.1 Aspen regeneration and growth	54
1.6.2 Spruce growth	56
1.7 Conclusion	58
1.8 Acknowledgements	59

2. MOTOR-MANUAL RELEASE CHANGES CARBON DISTRIBUTION IN SOIL AND TREE BIOMASS POOLS IN THE SHORT TERM	60
2.1 Résumé.....	61
2.2 Abstract.....	62
2.3 Introduction	63
2.4 Materials and Methods	65
2.4.1 Study site and experimental design	65
2.4.2 Soil carbon concentration and stock	66
2.4.3 Root biomass and C stocks	67
2.4.4 Aboveground biomass and C stocks.....	67
2.4.5 Statistical analysis	69
2.5 Results	69
2.5.1 Soil carbon concentrations and stocks.....	69
2.5.2 Aboveground biomass and root C stocks.....	73
2.5.3 Total Carbon.....	76
2.6 Discussion.....	77
2.6.1 Soil organic carbon.....	78
2.6.2 Live biomass	79
2.7 Conclusion	81
2.8 Acknowledgements	81
3. SHORT-TERM EFFECTS OF VEGETATION CONTROL ON SNOWSHOE HARE HABITAT QUALITY AND USE IN REGENERATING MIXEDWOOD STANDS.....	83
3.1 Résumé.....	84
3.2 Abstract.....	85
3.3 Introduction	86
3.4 Materials and Methods	88
3.4.1 Study area.....	88
3.4.2 Sampling design.....	88
3.4.3 Statistical analysis	90
3.5 Results	92

3.5.1	Winter habitat	92
3.5.2	Habitat use by snowshoe hare.....	94
3.6	Discussion.....	96
3.7	Conclusion	98
3.8	Acknowledgments	98
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	99
	ANNEXE A – GROWTH PARAMETERS FOR SPRUCE AND ASPEN.....	106
	ANNEXE B – RELATIONSHIP BETWEEN INCIDENT LIGHT AND ASPEN GROWTH PARAMETERS.....	108
	ANNEXE C –EQUATIONS PREDICTING BIOMASS FROM GCD.....	109
	ANNEXE D – SOC CONCENTRATION AT 5-10 AND 10-15 CM DEPTH.....	110
	ANNEXE E – SOC CONCENTRATION FOR EACH SAMPLING DEPTH.....	111
	ANNEXE F – SOC STOCKS AT 0-5 AND 10-15 CM DEPTH	112
	ANNEXE G – ROOT C STOCK	113
	ANNEXE H – C STORAGE DISTRIBUTION.....	114
	ANNEXE I – MODEL SELECTION EXPLAINING SNOWSHOE HARE ABUNDANCE.....	115
	ANNEXE J – MODEL-AVERAGED ESTIMATES OF BETA PARAMETERS FOR SNOWSHOE HARE ABUNDANCE	116
	LISTE DE RÉFÉRENCES.....	117

LISTE DES FIGURES

Figure 1 Illustration de l'éclaircie commerciale sélective par le bas.....	32
Figure 2 (A) 2-year aspen density changes (2021-2022), (B) aspen _{new} and (C) aspen _{rem} density (2020) for each release treatment: control, crop tree (CTR), thinning and broadcast brushing (brushing). Means \pm SEM. Different letters above bars for each graph indicate a significant difference ($P < 0.05$).	46
Figure 3 Basal area of aspen _{new} (A) per ha and (B) per stem, as well as aspen _{rem} (C) per ha and (D) per stem in 2020, for each release treatment: control, crop tree (CTR), thinning and broadcast brushing (brushing). Means \pm SEM. Different letters above bars for each graph indicate a significant difference ($P < 0.05$). Note that the y-axes are different between the 4 panels.	48
Figure 4 Two-year aspen _{total} volume increment (2020-2022) for each release treatment: control, crop tree (CTR), thinning and broadcast brushing (brushing). Means \pm SEM. Different letters above bars for each graph indicate a significant difference ($P < 0.05$).	50
Figure 5 Mean aspen volume of aspen _{new} , expressed in (A) m ³ per ha and (B) cm ³ per stem, and aspen _{rem} in (C) m ³ per ha and (D) cm ³ per stem for each release treatment: control, crop tree (CTR) thinning and broadcast brushing (brushing). Means \pm SEM. Different letters above bars for each graph indicate a significant difference ($P < 0.05$). Note that the y-axes are different between the 4 panels.	51
Figure 6 Two-year ground collar diameter increment (2021-2022) of spruce seedlings in each release treatment: control, crop tree (CTR), thinning and broadcast brushing (brushing). Means \pm SEM. Different letters above bars for each graph indicate a significant difference ($P < 0.05$).	53
Figure 7 Mean soil organic C (SOC) concentration at 0-5 cm depth after two years for each release treatment: control, crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing). Vertical bars represent the standard error of the mean. Different letters above vertical bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) according to Tukey's multiple comparisons test.....	70
Figure 8 Mean SOC stock at 5 to 10 cm depth, after two years for each release treatment (control, crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and	

broadcast brushing (brushing) for each ME: High, Middle and Low. Different letters above vertical bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) according to Tukey's multiple comparisons test.	71
Figure 9 Mean ratio C:N, at 5 to 10 cm depth, after two years for each ME: High, Middle and Low. Vertical bars represent the standard error of the mean. Different letters above vertical bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) according to Tukey's multiple comparisons test.	72
Figure 10 Mean root C stock in the ME High, on a 15 cm depth, after two years for each treatment: control, crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing). Vertical bars represent the standard error of the mean. Different letters above vertical bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) according to Tukey's multiple comparisons test.	74
Figure 11 Mean aboveground C stock, after two years for each release treatment: control, crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing). Vertical bars represent the standard error of the mean. Different letters above vertical bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) according to Tukey's multiple comparisons test.	75
Figure 12 Mean C stocks in (A) the live biomass (aboveground and roots), (B) belowground pools (soil and roots) and (C) all pools (soil, aboveground and root biomass) after two years for each treatment: control, crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing). Vertical bars represent the standard error of the mean. Different letters above vertical bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) according to Tukey's multiple comparisons test.	77
Figure 13 Sampling design. (A) a 50 m transect was laid with 10 plots (black dots) that were 5 m apart. (B) Four inventory measurements were taken at each plot along the transect: fecal pellets and browse counts, mean lateral and vertical cover.....	90
Figure 14 Mean distribution of habitat characteristics in an untreated control and 3 motor-manual release treatments: crop tree (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing). The characteristics investigated are (A) vertical cover (N = 36), (B) lateral cover (N = 757), (C) total basal area (N = 34) and (D) the number of hardwood twigs available for browsing (N = 345). The whiskers of the box plots	

indicate their respective 10th and 90th percentiles, the lower and upper edges of the boxes are the 25th and 75th percentiles, and the horizontal bars are the 50th percentiles (medians). Different letters above bars for each graph indicate a significant difference ($P < 0.05$).	93
Figure 15 (A) Evolution of snowshoe hare fecal pellets along vertical cover. The black line is the regression line, and the grey area is the 95% confidence interval. (B) Mean abundance of snowshoe hare fecal pellet for each motor-manual release treatments: crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing), as well as an untreated control. The vertical bars are the 95% confidence interval.....	94
Figure 16 Production and use of each species by snowshoe hare among the motor-manual release treatments: control, crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing). Each rectangle represents one species, and their width shows intensity of browsing (i.e., use).....	95

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 Écosystèmes et espèces représentatives associées pour le territoire de la réserve faunique des Laurentides (tiré de Bissonnette *et al.*, 1997)**Erreur ! Signet non défini.**

Table 2 Analyses of deviance (Type II Wald chi-square tests) and associated probabilities ($P > \text{Chisq}$) for aspen regeneration between the release treatments. The models were all built as follow: $\text{Parameter} \sim \text{Treatment} + (1 | \text{Block})$ 47

Table 3 Analyses of deviance (Type II Wald chisquare tests) and associated probabilities ($P > \text{Chisq}$) for aspen growth between the release treatments. The models were all built as follow: $\text{Parameter} \sim \text{Treatment} + (1 | \text{Block})$ 52

Table 4 Analyses of deviance (Type II Wald chisquare tests) and associated probabilities ($P > \text{Chisq}$) for light availability and spruce growth between the release treatments. The models were all built as follow: $\text{Parameter} \sim \text{Treatment} + (1 | \text{Block})$ 54

Table 5 Commercial and non-commercial woody species found on site in 2020, two years after the release treatments (control, CTR, thinning or brushing) and used for the aboveground biomass calculation. 68

Table 6 Analyses of variance and associated probabilities ($\text{Pr} (>F)$) for the main and interacting effect of release treatment and micro-environment on SOC concentration and stocks, as well as the C:N ratio, for each depth..... 71

Table 7 Analyses of variance and associated probabilities ($\text{Pr} (>F)$) for the main and interacting effect of release treatment and micro-environment on carbon in root biomass, as well as the effect of release treatment on carbon in aboveground biomass.74

LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS

ANOVA : analyse de la variance

C : Carbone

C_{AG} : Carbone dans la biomasse aérienne

CO₂ : dioxyde de carbone

CPI : coupes progressives irrégulières

CPRS / CLAAG : coupe de protection de la régénération et des sols (careful logging around advanced growth)

DHP / DBH : diamètre à hauteur de poitrine (diameter at breast height)

DRF : Direction de la recherche forestière

EC : éclaircie commerciale

EPC : éclaircie pré-commerciale

EU : experimental unit

GCD : ground collar diameter

GIEC : Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'évolution du Climat

GLMM : generalized linear mixed model

GREMA : Groupe de recherche en écologie de la MRC Abitibi

H : height

IRF : Institut de recherche sur les forêts

LFVQ : Liste de la faune vertébrée du Québec

LMM : linear mixed model

ME : micro-environments

MELCCFP : ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs

MRNF : ministère des Ressources naturelles et des Forêts (anciennement MFFP : ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs)

N : azote

PAR : photosynthetically active radiation

PPFD : Photosynthetic Photon Flux Density

PL / CTR : dégagement par puits de lumière (crop tree release)

RMD : root mass density

SOC : soil organic carbon

SV : stem volume

TBE : tordeuse des bourgeons de l'épinette

UQAT : Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

URDAAT : Unité de recherche et de développement en agroalimentaire en Abitibi-Témiscamingue

W : biomass

LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

% : pourcentage / percent

°C : degré Celsius / Celsius degree

°N : degré de latitude Nord / North latitude degree

°W : degré de latitude Ouest / West latitude degree

cm : centimètre / centimeter

cm³ : centimètre cube / cubic centimeter

g : gramme / gram

ha : hectare

kg : kilogramme / kilogram

m : mètre / meter

m² : mètre carré / square meter

mm : millimètre / millimeter

Mg : mégagramme / megagram (10⁶ g)

Pg : pétagramme (10¹⁵ g)

Tg : tétagramme (10¹² g)

RÉSUMÉ

Le dégagement manuel est une opération sylvicole largement utilisée dans les peuplements mixtes récemment coupés et est appliquée quand la régénération est au stade de semis (i.e., environ 5 ans après reboisement). Ce dégagement permet de contrôler la compétition exercée par les essences feuillues à croissance rapide sur les essences résineuses, qui sont à croissance plus lente et en demande dans l'industrie du bois. Dans le contexte de l'aménagement écosystémique, cette opération va permettre de guider la régénération du peuplement mixte vers sa composition d'avant coupe et de protéger sa composante résineuse. Le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx., « peuplier ») est cependant une essence peu impactée par le dégagement car sa stratégie de régénération par drageonnement est déclenchée par la coupe des tiges dominantes de peupliers.

Le but de cette thèse était d'étudier l'effet à court terme du dégagement manuel, dont une nouvelle variante pour de jeunes peuplements (« dégagement par le bas ») et deux traditionnellement utilisés (dégagement en plein et par puits de lumière). Le dégagement par le bas préservait 20% des plus larges tiges de peupliers dans le peuplement dégagé afin qu'elles exercent un certain degré de dominance apicale, qui inhibe le drageonnement.

L'hypothèse générale était que garder un certain degré de dominance apicale dans le peuplement permettrait de limiter naturellement le retour du peuplier, grâce à leur réseau racinaire interconnecté qui va étendre la dominance apicale des peupliers vivants dans tout le peuplement.

Le premier chapitre de cette thèse avait donc pour but de comparer la régénération des peupliers ainsi que la survie et la croissance des épinettes noires (*Picea mariana* [Mill.] BSP.) reboisées entre le dégagement par le bas et les différentes variantes du dégagement traditionnel : le dégagement en plein (100% de la végétation de compétition est coupée) et par puits de lumière (la végétation de compétition est coupée uniquement dans un rayon de 60 à 90 cm autour de chaque épinette noire reboisée), ainsi qu'un contrôle où il n'y a pas eu de dégagement. Les résultats ont montré que les blocs traités par dégagement par le bas et par puits de lumière avaient en moyenne 61% drageons de moins que le dégagement en plein, 4 ans après dégagement. La survie des épinettes n'a pas été impactée quel que soit le dégagement mais la croissance en diamètre a été plus importante dans le dégagement par le bas et en plein (+ 42%) par rapport au dégagement par puits de lumière et au contrôle (+ 17%). Ces résultats montrent l'efficacité à court terme du dégagement par le bas, ainsi que son potentiel à long terme, quand les peupliers sont présents dans les peuplements à dégager.

La production de bois n'est cependant pas le seul service écosystémique que peut rendre un peuplement mixte, notamment dans le contexte actuel de changement climatique. La croissance rapide des peupliers fait de cette essence un puits de carbone (C) potentiel que le dégagement risque d'influencer. Le second chapitre de cette thèse compare les variations de stocks de C dans le sol sur une profondeur de

15 cm (« SOC », soil organic carbon) ainsi que dans la biomasse aérienne et racinaire (« biomasse vivante »), entre les différentes variantes de dégagement et un contrôle non dégagé. Le stock de SOC dans les peuplements traités par dégagement en plein étaient deux fois plus grands que dans les autres peuplements, entre 5 et 10 cm de profondeur mais il n'y avait aucune différence entre les différents traitements sur la profondeur totale. Le dégagement par le bas avait plus de deux fois plus de biomasse vivante que le dégagement total, bien que ces deux traitements soient considérés d'intensité sévère. Garder les plus grosses tiges de peuplier a donc permis de limiter la perte de biomasse aérienne conséquente retrouvée dans le dégagement en plein (- 69%) par rapport au contrôle. Les stocks de C dans les peuplements dégagés par puits de lumière étaient similaires aux stocks de C dans les peuplements non dégagés, dû à la plus faible intensité de perturbation. Le stock total de C des peuplements n'a pas changé entre les traitements, malgré une distribution différente entre les réservoirs. À ce stade de régénération, le réservoir le plus impacté par le dégagement était la biomasse vivante, et le dégagement par le bas semble être le traitement qui a le plus limité la perte de C à court terme tout en contrôlant la compétition engendrée par les peupliers.

Les peuplements mixtes en régénération abritent également différentes espèces fauniques telles que le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus* Erxleben, « lièvre ») qui joue un rôle primordial dans la chaîne alimentaire de cet écosystème. Le troisième chapitre a étudié l'effet du dégagement manuel à court terme sur la qualité d'habitat du lièvre et son utilisation. Des études précédentes ont montré que toute opération forestière dans le peuplement réduit le couvert de protection pour le lièvre, diminuant ainsi la qualité de l'habitat pour cette espèce, mais l'effet du dégagement manuel en particulier a été peu étudié. Nos résultats ont montré que le couvert de protection vertical était le paramètre d'habitat expliquant le mieux la présence du lièvre, et que cette présence était la plus importante dans le traitement contrôle et le dégagement par puits de lumière. Malgré un plus grand couvert de protection vertical dans les peuplements dégagés par le bas, la présence du lièvre était aussi basse que dans les peuplements dégagés en plein. L'utilisation était cependant basse dans tous les peuplements, dégagés et non dégagés. Le dégagement manuel a été appliqué 5 ans seulement après une coupe totale, et la faible présence de lièvre dans le contrôle a montré que la régénération pré-traitement était déjà insuffisante pour fournir un couvert de protection adéquat au lièvre. L'effet du dégagement manuel à court terme est donc négatif mais marginal sur la qualité de l'habitat du lièvre.

Notre étude a montré qu'augmenter la sévérité du dégagement manuel traditionnel augmentait l'accès à la lumière pour les épinettes noires mais réduisait la capacité de l'écosystème à rendre d'autres services écosystémiques. À court terme, le dégagement par le bas était aussi efficace que le dégagement en plein et limitait l'impact de l'intervention sur les stocks de C dans la biomasse vivante. Cette modalité a donc le potentiel de répondre à l'objectif de notre thèse et, à plus grande échelle, l'objectif d'aménagement écosystémique québécois. Un suivi à long terme est cependant nécessaire pour confirmer l'effet de ce dégagement mesuré uniquement sur 4 ans. Maximiser l'efficacité du dégagement permet de diriger la structure du peuplement très tôt dans la régénération du peuplement, et donc limiter les

interventions par la suite pour répondre aux objectifs d'aménagement spécifiques du peuplement.

Mots clés : dégagement manuel, peuplier faux-tremble, épinette noire, régénération, carbone, faune

INTRODUCTION

Contexte et problématique. Les années 1990 ont marqué une évolution significative dans la prise de conscience de la crise écologique, que ce soit d'un point de vue économique, sociétal ou politique. En conséquence, des notions de développement durable et d'aménagement durable ont émergé et ont été rajoutées dans les politiques et réglementations gouvernementales, comme au Canada en 1996. S'en suit une politique d'aménagement forestier qui a été repensée afin de pérenniser la ressource ligneuse tout en répondant aux besoins de l'industrie du bois et de préserver les autres services écosystémiques forestier qui avaient été négligés jusqu'à présent (Work et al., 2003 ; MFFP et al., 2013). Au Québec, la Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier est rentrée en vigueur le 1er avril 2013, chargeant le ministère des Ressources naturelles et des Forêts (MRNF, anciennement ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs [MMFP]) de gérer les forêts de l'État (MFFP, 2015). Au cœur des objectifs de cette loi a été introduit le concept d'aménagement écosystémique, dont le but est de réduire les écarts entre les paysages naturels et aménagés. Cette approche d'aménagement se base sur l'hypothèse que « la composition de la forêt naturelle permet le maintien des processus naturels, la résilience face aux perturbations et la biodiversité » (MFFP, 2016a). De ce fait, cet aménagement constituerait « un moyen privilégié pour répondre aux préoccupations environnementales et aménager les forêts de façon durable » (Comité d'Experts sur l'Aménagement Écosystémique des Forêts et les Changements climatiques, 2017). L'aménagement écosystémique va répondre à différents enjeux dont celui sur la composition végétale des peuplements, permettant ainsi de maintenir une représentativité des types de couvert forestier et des essences trouvées naturellement dans les forêts boréales. Cette diversité permet le maintien et/ou la restauration d'essences à forte valeur économique et/ou culturelle, d'augmenter la résilience des peuplements face aux perturbations et de maintenir les processus naturels associés (MFFP, 2016a). Suivant le raisonnement que les espèces présentes naturellement dans un peuplement sont les plus adaptées à leur environnement, un peuplement exploité doit être régénéré avec les essences présentes avant coupe. Si la régénération préexistante protégée durant la coupe est insuffisante, elle est

complétée par un reboisement artificiel (Comité d'Experts sur l'Aménagement Écosystémique des Forêts et les Changements climatiques, 2017).

La composition actuelle des forêts aménagées est largement influencée par les coupes issues du régime forestier passé. Les peuplements composés d'essences longévives — caractérisées par une croissance lente et une dominance de la canopée en fin de succession, comme l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss), l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] BSP.) ou encore le sapin baumier (*Abies balsamea* [L.] Mill.) — ont vu leur abondance diminuer du fait que 1) leur régénération est mal adaptée aux méthodes de récolte traditionnellement utilisées, 2) la longueur de révolution appliquée sur un peuplement est plus courte que le temps nécessaire pour que ces espèces s'installent naturellement et 3) que les peuplements matures sont ceux traditionnellement les plus exploités, i.e. les peuplements composés d'essences longévives. A contrario, certaines essences ont profité du rapprochement des périodes de perturbation, notamment les espèces dites colonisatrices ou pionnières — intolérantes à l'ombre et se régénérant rapidement, telles que le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx., « peupliers »), l'érable rouge (*Acer rubrum* L.) ou le cerisier de Pennsylvanie (*Prunus pensylvanica* L. f.) (Comité d'Experts sur l'Aménagement Écosystémique des Forêts et les Changements Climatiques, 2017). La raréfaction des essences longévives ainsi que l'enfeuillage des forêts sont deux enjeux que l'aménagement écosystémique a pour but de limiter au possible, au moyen de scénarios sylvicoles adaptés. L'un des grands types de peuplements concernés par ces enjeux est la forêt mixte composée de peuplier et d'épinette noire. Elle est définie au Québec comme étant composée d'un mélange de conifères et de feuillus, et dont la portion résineuse constitue entre 25 % et 75 % de la surface terrière (ST) du peuplement (Bastien et Gaubeville, 2011).

La structure industrielle forestière boréale étant axée sur la transformation de bois résineux, le principal but d'un aménagiste est de maintenir la portion résineuse des forêts mixtes aménagées après coupe, tout en respectant les conditions d'aménagement écosystémique, i.e. maintenir les caractéristiques de la forêt naturelle (Comité d'Experts sur l'Aménagement Écosystémique des Forêts et les Changements

Climatiques, 2017). La sylviculture d'un peuplement mixte est plus complexe à gérer qu'un peuplement pur, notamment parce qu'il doit prendre en compte le fait que les essences sélectionnées pour cohabiter ont souvent des autoécologies différentes (Prevost *et al.* 2003). Les essences résineuses dans ces peuplements sont généralement les plus vulnérables face à de potentielles perturbations, et un aménagement adéquat doit permettre de maintenir des sources de semences de ces essences, de créer des microenvironnements de germination appropriés ainsi que de maîtriser la compétition (Kenefic *et al.*, 2021). En parallèle, la régénération naturelle du peuplier par drageonnement lui permet d'exercer une forte compétition interspécifique en fermant le couvert rapidement et privant ainsi les espèces compétitrices de lumière (Jobidon, 1995). Bien que l'épinette noire soit une espèce tolérante à l'ombre, elle nécessite de recevoir au moins 60 % de l'ensoleillement total pour survivre et croître (Jobidon, 1994 ; MFFP, 2016b). Ainsi, lors de la régénération d'un peuplement mixte où le peuplier était déjà présent avant coupe, la compétition pour la lumière engendrée par ce dernier serait l'un des facteurs limitants principaux de l'établissement et de la croissance des épinettes (Thiffault *et al.*, 2003 ; Jobidon, 1995). Cette compétition doit être maîtrisée rapidement avec des traitements sylvicoles dits d'éducation qui sont appliqués aux peuplements et visant à « améliorer leur croissance, leur qualité ou leur vigueur ainsi que la composition du peuplement, sans créer ou libérer de cohorte de régénération » (Thiffault et Hébert, 2013). Ces traitements d'éducation doivent être appliqués avant que la végétation de compétition ne compromette la croissance des essences d'intérêt en réduisant les ressources environnementales sous des seuils acceptables (Thiffault et Hébert, 2013). Le dégagement est la première étape de ces traitements d'éducation, et doit se faire pendant la période dite « critique », i.e., lorsque la compétition est sur le point de faire baisser la productivité des essences d'intérêt (Wagner *et al.*, 1999). Pour l'épinette noire au Québec, la période critique est déterminée lorsque la végétation de compétition intercepte plus de 40% de la lumière incidente (Jobidon, 1994), et été estimée avant les 5 premières années après la plantation (Wagner et Robinson, 2006). Même si le dégagement est efficace contre des concurrents résineux, le mode de reproduction asexué du peuplier va inverser l'effet de ce traitement et augmenter

la densité de cette essence en régénération (Harper *et al.*, 1999 ; Mulak *et al.*, 2006 ; Hamberg *et al.*, 2011). L'application traditionnelle du dégagement est donc peu efficace et nécessite une intervention très régulière dans le peuplement pour limiter la compétition des peupliers. Ces peupliers peuvent cependant rendre des services écosystémiques qui sont négligés et sur lesquels l'effet du dégagement a été peu étudié, notamment leur fort potentiel de séquestration du carbone grâce à leur croissance rapide. Les jeunes tiges sont également source de nourriture pour un certain nombre d'espèces fauniques importantes pour les écosystèmes, telles que le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus* Erxleben, « lièvre »). Dans ce contexte, nous souhaitons étudier l'efficacité de différentes modalités de dégagement sur le contrôle de la régénération des peupliers et sur la productivité des jeunes forêts mixtes, ainsi qu'apporter des connaissances sur l'impact de ces traitements sur les stocks de carbone et la qualité de l'habitat pour la petite faune.

La forêt mixte de peupliers et d'épinettes. Au Québec, la forêt mixte est une zone de transition entre la forêt feuillue au sud — dont l'espèce dominante est l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) — et résineuse au nord — dominée par l'épinette noire et le sapin baumier (*Abies balsamea* [L.] Mill.). Elle s'étend dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britt.) en zone tempérée nordique et se caractérise par la cohabitation d'essences boréales et méridionales, telles que l'épinette noire ou le sapin baumier et le bouleau jaune respectivement (Prévost *et al.*, 2003). Plus au Nord, dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.), il est fréquent de rencontrer des peuplements mixtes où cohabitent le peuplier ou le bouleau blanc – qui sont intolérants à l'ombre – et l'épinette noire (Prévost *et al.*, 2003 ; Raymond *et al.*, 2013). La diversité spécifique de la forêt mixte est sa caractéristique la plus précieuse, lui permettant de rendre plusieurs services écosystémiques à la fois (« multifonctionnalité de l'écosystème » ; Garland *et al.*, 2021). Cette multifonctionnalité est cependant à un niveau de fonctionnement plus faible : si l'objectif d'aménagement est de produire un seul service (« une fonction ») à haut niveau, alors un peuplement monospécifique adapté serait préférable (van der Plas *et al.*, 2016 ; Garland *et al.*, 2021). Cela était

historiquement le cas lorsque la sylviculture québécoise était uniquement axée sur la production ligneuse mais l'aménagement durable en cours actuellement reconnaît le besoin de maintenir la multifonctionnalité retrouvée dans les différents types de peuplements, notamment les mixtes. Le maintien des peuplements mixtes permet ainsi d'augmenter la productivité forestière quand les essences sont complémentaires (Man et Lieffers, 1999, Légaré *et al.*, 2004 ; Zhang *et al.*, 2012), augmentant ainsi leur capacité de stockage de carbone (C), leur résistance et résilience face aux perturbations (De Granpré et Bergeron, 1997 ; Jactel *et al.*, 2005 ; Knoke *et al.*, 2008) et peut également permettre le maintien de l'habitat d'espèces fauniques (Hobson et Bayne, 2000 ; Cavard *et al.*, 2011a). Dans le biome boréal Nord-Américain, les forêts mixtes sont considérées comme étant l'écosystème forestier le plus productif et diversifié (Chen et Popadiouk, 2002).

Production ligneuse. Les pessières (i.e., peuplements purs d'épinettes) ont naturellement un faible potentiel d'évapotranspiration et une litière qui se décompose lentement dû à la présence de tanin dans les aiguilles (Lamhamedi et Bernier, 1994). En l'absence de perturbation, une épaisse couche de matière organique non décomposée se développe, et refroidit le sol en dessous, ralentissant les cycles des éléments nutritifs de l'écosystème, notamment celui de l'azote (Weber et Van Cleve, 1981 ; Turetsky, 2003). Le sol va ainsi s'appauvrir progressivement et potentiellement converger vers une structure ouverte peu productive (Foster, 1983). A contrario, les peupleraies (i.e., peuplements purs de peupliers) produisent une litière plus riche en nutriments et plus facile à décomposer que celle des pessières (Paré et Bergeron, 1996), augmentant ainsi la fertilité du sol (Pastor, 1990, Preston *et al.*, 2009).

Vandermeer (1989) a été le premier à introduire le principe d'exclusion compétitive et de facilitation dans le contexte d'aménagement des peuplements mixtes et dans le but d'augmenter la productivité de ce type de peuplement. Deux espèces en mélange ayant une différenciation de leur niche écologique suffisante utilisent les ressources différemment et de façon complémentaire ; une espèce peut également avoir un effet positif sur l'environnement dans lequel elle pousse et donc sur les espèces présentes également. L'exclusion compétitive va être plus préminente dans les forêts mixtes

tempérées, qui sont plus stables et plus productives, tandis que la facilitation sera le mécanisme principal dans les forêts mixtes boréales, qui poussent dans des environnements plus stressants (Paquette et Messier, 2011). La présence de peupliers est reconnue comme étant positive, car elle permet notamment d'augmenter le succès d'établissement et la croissance des semis d'épinette (Man et Lieffers, 1999 ; Légaré *et al.*, 2004 ; St Clair *et al.*, 2013). L'une des raisons de ce succès est l'amélioration de la qualité de la litière et de la vitesse de décomposition ainsi que l'amélioration des différents cycles nutritifs entraînant une plus grande disponibilité en nutriments dans le sol (Man et Lieffers, 1999 ; Légaré *et al.*, 2005a). Cette relation n'est cependant positive que lorsque le peuplement est relativement jeune (Cavard *et al.*, 2011b) et lorsque le peuplier est présent en proportion raisonnable : lorsqu'il est présent au-delà d'environ 40% de la surface terrière totale du peuplement, la compétition exercée par le peuplier contrecarre son effet positif et la croissance des épinettes diminue (Légaré *et al.*, 2004, 2005b).

L'augmentation de la croissance des épinettes permet de réduire la longueur de révolution et d'augmenter l'approvisionnement en épinette pour l'industrie du bois. En plus d'une potentielle augmentation de la production ligneuse spécifique, la présence de plusieurs essences dans un même peuplement permet de répondre à la demande en bois pour plusieurs sous-industries forestières (MacDonald, 1995). Par exemple, le peuplier est utilisé pour la production de pâtes et papiers tandis que l'épinette est utilisée comme bois d'œuvre.

Séquestration du Carbone. Il a été estimé que durant ces dernières décennies, environ 20% de l'émission annuelle de dioxyde de carbone (CO₂) due à l'industrie et la combustion des énergies fossiles a été absorbée par les écosystèmes terrestres de façon passive (Le Quéré *et al.*, 2018). Le C est stocké dans la biomasse aérienne et souterraine, ainsi que dans le sol sous forme de matière organique et de C inorganique (Post *et al.*, 2009). Le carbone stocké de cette manière, notamment dans le sol, peut perdurer de plusieurs décennies à plusieurs centaines d'années. Parmi ces écosystèmes terrestres, la forêt contient environ 861 ± 66 Pg C (Pan *et al.*, 2011), ce qui en fait le plus grand puits de C terrestre. La forêt boréale contient environ 32%

de ce stock, trouvé principalement dans le sol (60%, jusqu'à 1m de profondeur) et dans la biomasse vivante (20%, aérienne et souterraine, Pan *et al.*, 2011). La capacité de séquestration du C des forêts a donc été reconnue comme un des mécanismes majeurs qui permettra d'atténuer les effets du changement climatique (Lal, 2008 ; Ussiri et Lal, 2017). Les peuplements purs de peuplier ont un plus grand stock de C dans la biomasse aérienne que les peuplements mixtes, et ces peuplements mixtes ont un plus grand stock de C aérien que les peuplements purs d'épinette (Cavard *et al.*, 2010). A contrario, les peuplements purs de résineux ont un plus grand stock de carbone dans le sol, et plus particulièrement dans la litière qui se décompose mal, créant ainsi une épaisse couche de matière organique riche en C (Pan *et al.*, 2011 ; Kurz *et al.*, 2013). Les avis sont partagés quant au fait que les peuplements mixtes stockent plus de C que leur homologues purs (Sun *et al.*, 2008 ; Laganière *et al.*, 2015 ; Payne *et al.*, 2019). Il est probable que les conditions environnementales, l'âge du peuplement ou encore la proportion de chaque essence dans le peuplement changent le taux de séquestration du C (Zhang *et al.*, 2012 ; Laganière *et al.*, 2015).

Les peuplements mixtes sont plus résistants et résilients aux épidémies d'insectes que les peuplements d'épinettes (Jactel *et al.*, 2005 ; Reinikainen *et al.*, 2014 ; Jactel *et al.*, 2017 ; MacLean and Clark, 2021), notamment grâce au fait qu'il y ait moins d'arbres hôtes disponibles, et que les prédateurs naturels soient plus abondants (Jactel *et al.*, 2005). Les risques de feux de forêts et leur sévérité sont également plus faibles dans les peuplements en partie ou purement feuillus (Wang, 2002 ; Bernier *et al.*, 2016). Dans l'ensemble, les peuplements mixtes – qui comprennent les peuplements composés de peupliers et d'épinettes – seraient plus stables que les peuplements purs de feuillus ou de résineux (Jactel *et al.* 2005 ; Knoke *et al.* 2008 ; Jactel *et al.*, 2017 ; MacLean and Clark, 2021 ; Fig. 1).

Biodiversité faunique. Traditionnellement, le terme habitat faunique est défini comme « le lieu où se rencontre, ou peut se rencontrer, en liberté une espèce faunique particulière ou un groupe d'espèces d'intérêt » (Davis, 1960). Cet habitat peut être divisé en deux volets : le volet abiotique et le volet biotique (Davis, 1960). Le premier comprend par exemple les éléments météorologiques et a peu d'incidence sur

l'habitat, comparativement au volet biotique et plus particulièrement la végétation. Les structures horizontale (Leopold, 1933) et verticale (MacArthur, 1958) sont depuis longtemps connues comme particulièrement importantes pour les espèces terrestres, incluant les espèces forestières. Chaque espèce a des besoins en habitats différents, parfois très spécifiques (Holmes et Robinson, 1981) et parfois plus généraux (par exemple, le bruant à gorge blanche (*Zonotrichia albicollis* Gmelin) qui peut être trouvé dans tout type de couvert forestier). Avec l'évolution d'un milieu dû à l'âge et aux perturbations, la végétation va également changer et entraîner une succession variée d'espèces animales dans le temps (Desrochers, 2009). Un milieu va être sélectionné par une espèce pour répondre à trois besoins essentiels : un couvert d'abri, une source d'alimentation et des ressources pour la reproduction (Ferron *et al.*, 1998a ; Desrochers, 2009). Un seul milieu peut répondre à tous les besoins d'une espèce, tandis que d'autres ne seront utilisés que ponctuellement car ils ne répondent qu'à un nombre limité de besoins. Par exemple, un corridor boisé peut offrir un couvert d'abri temporaire le temps d'un déplacement sans aucune autre ressource (Desrochers, 2009).

Le Québec n'est pas un hotspot de biodiversité mondiale mais abrite plus de 850 espèces vertébrées, comprenant des reptiles et amphibiens (39), des mammifères (104), des poissons (256) et des oiseaux (471) selon la Liste de la faune vertébrée du Québec (LFVQ) (ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs [MELCCFP], 2024). Que ce soit à l'échelle mondiale ou plus locale, la biodiversité animale diminue généralement du Sud vers le Nord. De ce fait, les forêts mixtes seraient théoriquement moins riches que les forêts tempérées du Sud mais plus riches que celles boréales du Nord. Cela signifie que, contrairement aux avantages trouvés en termes de stabilité face aux perturbations et la production ligneuse, la biodiversité faunique n'est pas toujours plus riche en peuplement mixte qu'en peuplement pur. En effet, chaque espèce a ses exigences en matière d'habitat et si certaines préfèrent un mélange de type de couverts comme l'orignal (*Alces alces* Peterson) ou le lièvre, d'autres vont préférer un couvert feuillu

comme la gélinotte huppée (*Bonasa umbellus* Linné), ou résineux comme le tétras du Canada (*Falci pennis canadensis* Linné, Table 1).

Tableau 1
Écosystèmes et espèces représentatives associées pour le territoire de la réserve faunique des Laurentides

Stade de développement / Type de milieu	Type de couvert	
	Feuille	Résineux
Semis	Ours noir	Ours noir Bruant à gorge blanche
Gaulis - perchis	Gélinotte huppée Paruline flamboyant	Bruant fauve
Mature - surannée	Viréo de Philadelphie	Martre d'Amérique Paruline à poitrine baie Sittelle à poitrine rousse Tétras du Canada
Combinaison de couverts et/ou de stades de développement	Orignal Lièvre d'Amérique	Orignal Lièvre d'Amérique
Milieu riverain	Castor Garrot à œil d'or	Castor Garrot à œil d'or

Source : Bissonnette *et al.*, 1997

Note : Paruline flamboyante, *Setophaga ruticilla* (Linnaeus) ; bruant fauve, *Passerella iliaca* (Merrem) ; viréo de Philadelphie, *Vireo philadelphicus* (Cassin) ; martre d'Amérique, *Martes americana* (Turton) ; paruline à poitrine baie, *Setophaga castanea* (Wilson) ; sittelle à poitrine rousse, *Sitta canadensis* (Linnaeus) ; castor du Canada, *Castor canadensis* (Kuhl) ; garrot à œil d'or, *Bucephala clangula* (Linnaeus).

La faune forestière joue un rôle dans la structuration et la composition des forêts ainsi que l'abondance relative des essences, notamment les herbivores par broutage (Rooney et Waller, 2003) comme le lièvre, le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus* Zimmerman) ou l'orignal en forêt mixte. Les oiseaux ou les micromammifères permettent de disséminer les graines, spores et autres médiums reproductifs des végétaux, champignons et lichens présents, mélangent et enrichissent le sol à petite échelle, sont une source de nourriture pour les plus gros prédateurs et régulent la population des invertébrés (Carey et Harrington, 2001). Le lièvre est une espèce considérée clé dans les écosystèmes forestiers nord-américains boréaux et tempérés nordiques (Boutin *et al.*, 1995 ; Krebs *et al.*, 1995). Son statut de proie pour de nombreux prédateur lui donne un rôle clé dans la chaîne alimentaire des écosystèmes forestiers. Cela lui permet de réguler l'abondance de ses prédateurs tels que le lynx

du Canada (*Lynx canadensis* Kerr), le pékan (*Martes pennanti* Erxleben) et la martre d'Amérique par sa propre abondance (Etcheverry *et al.*, 2005). Cette espèce favorise les peuplements en régénération car ils offrent à la fois un couvert végétal dense, leur permettant de se cacher et donc se protéger des prédateurs, tout en étant riche en nourriture. Le lièvre se nourrit de ramilles et bourgeons d'arbres et arbustes, avec une nette préférence pour les espèces feuillues telles que le peuplier faux-tremble et le peuplier à grandes dents (*Populus grandidentata* Michx.), le bouleau jaune et le bouleau à papier ou encore l'érable à épis (*Acer spicatum* Lamb.) (De Vos, 1964). Les tiges de moins de 3 mm de diamètre sont favorisées car plus nutritives que les tiges à plus grand diamètre (Wolff, 1978).

Sylviculture de régénération en forêt mixte. Le scénario sylvicole classique pour un peuplement mixte commence par choisir le type de coupe, adapté au peuplement et aux besoins de l'aménagiste. Au Québec, la Coupe de Protection de la Régénération et des Sols (CPRS) est utilisée pour permettre une régénération la plus naturelle possible avec les essences désirées (i.e., résineuses) déjà présentes (Larouche *et al.*, 2013). Entre 2018 et 2021, 75.6% des coupes, et plus spécifiquement 96.9% des coupes totales (CT), étaient des CPRS (MRNF, 2022). En présence d'espèces pionnières, et notamment le peuplier, cette régénération résineuse désirée est souvent insuffisante et doit être complétée avec un reboisement (Thiffault *et al.*, 2003). Entre 2011 et 2021, 98.6% en moyenne des plants reboisés étaient des résineux – et parmi ces derniers, 55.2% étaient des épinettes noires (MRNF, 2022). Par la suite, si ce reboisement n'est pas suffisant pour assurer une régénération optimale, des travaux d'éducatifs peuvent être appliqués (Thiffault et Hébert, 2013 ; Tremblay *et al.*, 2013). Il existe plusieurs modalités, qui sont appliquées au besoin pendant différents stades de régénération des peuplements : le dégagement, le nettoyage, l'éclaircie pré-commerciale (EPC) et commerciale (EC).

Le dégage­ment manuel et l'EC. Le dégage­ment est traditionnellement utilisé pour diriger l'évolution de la succession afin d'augmenter la production ligneuse des essences d'intérêt (Walstad et Kuch, 1987 ; Bell *et al.*, 2011). Il va libérer la régénération des essences d'intérêt ou créer des conditions favorables pour son établissement en coupant la végétation compétitrice (Thiffault et Hébert, 2013). Dans le cadre de l'aménagement écosystémique, le dégage­ment permet également de lutter contre l'enfeuillement des forêts mixtes (i.e., l'augmentation de la composante feuillue en forêt mixte et la raréfaction des vieilles forêts de conifères (Boucher *et al.*, 2006 ; Dupuis *et al.*, 2011), en accélérant la succession pour amener la composante résineuse plus rapidement (Thiffault et Hébert, 2013). Ce traitement s'effectue au stade semis, qui est le « premier stade de développement d'un peuplement [...], caractérisé par la dominance d'arbres immatures » et dont le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) des tiges est de moins de 1 cm (MFFP, 2018). Le dégage­ment peut être effectué via des produit phytosanitaires (herbicides) ou mécaniquement (avec machinerie ou manuellement). Malgré leur utilisation dans les autres provinces canadiennes, le Québec a interdit les herbicides dans les forêts depuis 2001 (Thiffault et Roy., 2011). Le principal bénéfice à court terme associé au dégage­ment est la croissance en diamètre (Jobidon, 2000 ; Jobidon *et al.*, 2003 ; Wagner et Robinson, 2006 ; Thiffault et Roy, 2011 ; Thiffault *et al.*, 2012 ; Comeau, 2022). À moyen et long-terme, le dégage­ment va également augmenter la survie des essences d'intérêt, leur croissance en hauteur (Cyr et Thiffault, 2009) et en volume (Wagner *et al.*, 2006) ainsi que leur capacité à résister aux attaques de maladies et d'insectes (Balandier *et al.*, 2006). Il existe deux principales modalités de dégage­ment manuel utilisés au Québec. Le dégage­ment en plein est la modalité la plus utilisée, toute la végétation qui n'est pas la ou les essences d'intérêt est coupée à hauteur de souche (entre 15 et 30 cm ; MFFP, 2016b). Le second type de dégage­ment est dit par puits de lumière, où toute végétation de compétition est coupée dans un rayon autour de la ou les essences d'intérêt (Wienscwyk *et al.*, 2011). Dans notre étude, le rayon était de 60 à 90 cm mais il peut aller jusqu'à 2.5 m (Comeau, 2022).

L'EC est également un traitement d'éducation, qui va récolter des arbres ayant atteint une taille marchande (> 9.1 cm de diamètre) afin de d'augmenter la taille des arbres résiduels et d'améliorer leur qualité (Larouche *et al.*, 2013). Parmi les modalités d'EC, l'EC sélective par le bas (Fig. 2) va récolter les arbres de mauvaise qualité – comme les autres modalités d'EC sélective – ainsi que les arbres opprimés et intermédiaires (Bédard *et al.*, 2003). L'application de cette modalité telle qu'elle n'a cependant que peu d'effet sur la croissance des arbres résiduels – qui sont dominants donc peu influencés par la compétition des arbres plus petits qui ont été éclaircis (Raulier *et al.*, 2003). L'ajout d'une surface terrière résiduelle à atteindre lors d'une EC par le bas augmente l'efficacité du traitement et la croissance des arbres résiduels (Stiell, 1980), de même qu'un espacement uniforme entre les arbres (Kabzems *et al.*, 2022). Traditionnellement, la modalité d'éclaircie par le bas ne se fait qu'en EC, et donc quand le peuplement est prémature (Larouche *et al.*, 2013).

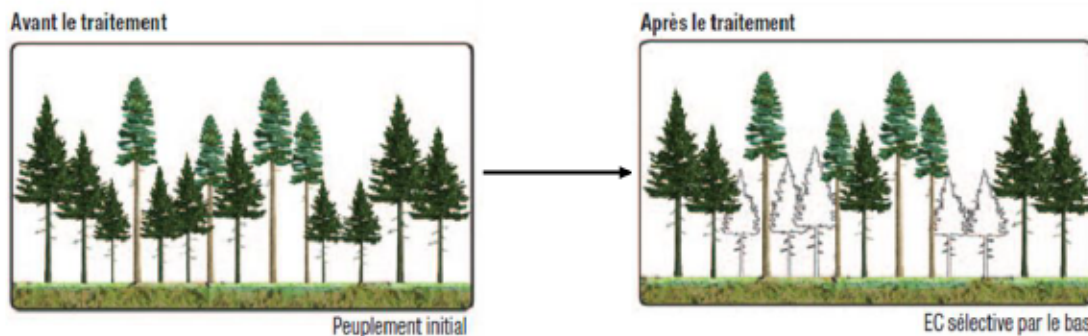


Figure 1
Illustration de l'éclaircie commerciale sélective par le bas

Source : Larouche *et al.*, 2013

La régénération du peuplier. Le mode de reproduction végétatif du peuplier, appelé drageonnement, est une stratégie efficace pour la recolonisation des peuplements récemment perturbés (Perala *et al.*, 1990). Les drageons sont formés à partir du système racinaire et leur production est régulée principalement par le ratio entre deux hormones :

- L'auxine, produite dans les tissus aériens du peuplier et plus précisément dans les bourgeons. Cette phytohormone inhibe le drageonnement et active la croissance racinaire (Eliasson, 1971) ;
- La cytokinine, produite dans les racines et qui démarre le processus de drageonnement (Thimann, 1977).

Dans un peuplement non perturbé, ces deux hormones se retrouvent en équilibre dans les peupliers et le drageonnement est faible à non-existant ; ce mécanisme est appelé dominance apicale et permet aux peupliers de s'autoréguler naturellement (Farmer, 1962). Après une coupe totale – même une qui protège la régénération préétablie – l'auxine n'est plus produite suite à la disparition de la partie aérienne du peuplier et l'équilibre hormonal est supprimé. La dominance apicale n'existant plus, la cytokinine se retrouve en plus grande quantité dans les racines et la croissance des drageons n'est plus inhibée. La densité et la surface foliaire des drageons qui repoussent sont relatives à la taille du système racinaire et de la tige principale qui a été coupée et maintient le système racinaire résiduel en vie (DesRochers et Lieffers, 2001a). Le système racinaire des peupliers est également interconnecté entre les différents individus (DesRochers et Lieffers, 2001b ; Jelínková *et al.*, 2009), permettant l'échange de phytohormones entre peupliers et le maintien de la dominance apicale même si une partie des individus est coupée. Par exemple, pour une rétention de 20% de la surface terrière initiale des peupliers dans un peuplement mature récolté, la densité de drageons apparus peut diminuer de 50% (Gradowski *et al.*, 2010).

Effet du dégagement sur les divers services écosystémiques de la forêt mixte.

Le dégagement en plein est connu pour être peu efficace contre la compétition exercée par le peuplier (Pitt *et al.*, 2000 ; Hamberg *et al.*, 2011). A contrario, le dégagement par puits de lumière limite le drageonnement et permet d'augmenter la croissance en diamètre au collet d'épinettes noires (Jobidon et Charrette, 1992). L'utilisation de ce type de dégagement sur plusieurs années successives (2 à 3) n'a montré aucune différence de croissance dans ces peuplements comparée à un seul traitement (Jobidon et Charrette, 1992), mais l'addition d'un nettoyage une dizaine d'années après un premier dégagement montrait un effet cumulatif significatif sur la

croissance des épinettes (Cyr et Thiffault, 2009). L'éclaircie par le bas peut être appliquée pour obtenir une densité résiduelle voulue (Mulak *et al.*, 2006) ou un espacement uniforme entre les peupliers (Kabzems *et al.*, 2022). Ces deux méthodes ont montré des résultats encourageants à court terme mais n'ont ultimement pas eu d'effet satisfaisant à plus long terme, la première ne réduisant pas suffisamment le drageonnement et le second ne montrant plus aucun effet après 13 ans (Mulak *et al.*, 2006 ; Kabzems *et al.*, 2022).

Les travaux d'éducation peuvent modifier les stocks de C dans le sol, la biomasse aérienne et la biomasse racinaire dû à leur rôle dans la modification de la structure et composition des peuplements (Nave *et al.*, 2010 ; Achat *et al.*, 2015 ; James and Harrison, 2016) – généralement en les diminuant (Poeplau *et al.*, 2011 ; Wei *et al.*, 2014 ; Ola *et al.*, 2024). Les stocks de SOC changeraient peu, après un traitement d'éducation, et seulement sur les premières années (+ 30%, Zhang *et al.*, 2018). En diminuant la densité des arbres dans les peuplements traités, l'apport annuel de biomasse pour la litière diminue (Campbell *et al.*, 2009) tout en augmentant la température du sol, ce qui accélère la décomposition de la litière déjà présente (Kunhamu *et al.*, 2009). Les déchets de coupe sont cependant laissés sur place, ce qui apporte une conséquente source de matière organique morte (Zhang *et al.*, 2018) et du substrat frais facilement accessible pour les décomposeurs du sol (Kuzyakov *et al.*, 2000). Cela va déclencher un « priming effect » négatif (Kuzyakov *et al.*, 2000) qui va s'opposer à l'accélération initiale de la décomposition, ce qui explique le fait que les changements de stocks de SOC sont mineurs et visibles uniquement sur du court terme (Zhang *et al.*, 2018). La quantité de carbone dans la biomasse aérienne est quant à elle toujours plus faible directement après n'importe quel travail d'éducation (Kim *et al.*, 2009) comparé à un peuplement non traité. À court terme, la réponse compensatoire de la végétation de sous-bois bénéficiant de la réduction de compétition va permettre de compenser une partie de la perte de C stocké dans la biomasse aérienne des arbres éclaircis (Campbell *et al.*, 2009). À long terme, le stock de C dans la biomasse aérienne d'un peuplement traité et non traité est similaire, les peuplements traités ayant des arbres à plus gros diamètre que dans les peuplements

non traités, permettant de compenser la densité plus basse induite par le traitement (Horner *et al.*, 2010 ; Schaedel *et al.*, 2017). Horner *et al.* (2010) a également montré que, dans le cas d'une étude sur le gommier de Camaldoli (*Eucalyptus camaldulensis* Dehnh) situé en Australie, les peuplements éclaircis durant leur stade de régénération (EPC) avaient un stock de C dans la biomasse aérienne plus grande que les peuplements intouchés.

La perte de couvert de protection latérale et verticale après tout type de travail d'éducation fait diminuer la présence de lièvre dans ces peuplements, malgré la présence abondante de brout (Homyack, 2003). Le dégagement n'impacte cependant que peu l'abondance des lièvres car le couvert au stade de régénération des peuplements en forêt boréale pré-traitement n'est pas suffisamment dense pour apporter un couvert de protection vertical ou latéral satisfaisant (Bellefeuille *et al.*, 2001). De même, des études sur l'effet des EPC ont montré que l'abondance des lièvres diminuait dès l'hiver suivant le traitement et ne se rétablissait pas à court terme malgré une disponibilité en nourriture rétablie à son maximum après deux ans (Blanchette *et al.*, 2003 ; Griffin et Mills, 2007 ; Homyack *et al.*, 2007). Cela montre que seule la disponibilité en nourriture ne suffit pas à rétablir une population et qu'un couvert végétal dense est le principal critère pour un habitat de qualité pour le lièvre (Guay, 1994). Une autre étude portant sur les coupes progressives irrégulières (CPI) a montré que le lièvre favorisait un traitement par trouées, où les trouées côtoient des groupes d'arbres (Suffice *et al.*, 2015). Les trouées favorisent la régénération de feuillus de lumière et l'apparition rapide de jeunes tiges très nutritives tandis que les groupes d'arbres offrent un couvert de protection idoine, offrant une meilleure qualité d'habitat que les autres modalités de CPI.

Objectifs et structure. L'objectif général de cette thèse était d'évaluer l'effet à court terme de différentes modalités de dégagement manuel : i) en plein (100% de la végétation de compétition est coupée), ii) par puits de lumière (la végétation de compétition est coupée uniquement dans un rayon de 60 à 90 cm autour de chaque épinette noire reboisée) et iii) par le bas (coupe toute la végétation de compétition sauf 20% des plus larges tiges de peupliers) sur différents services écosystémiques que

peut rendre une forêt mixte en régénération. Les 3 services étudiés étaient les suivants : la production de bois, le stockage de carbone et la qualité de l'habitat faunique. Le corps de la thèse a été structuré en 3 chapitres, chacun correspondant à l'étude d'un service écosystémique.

- Le premier objectif de cette thèse (Chapitre 1) était d'évaluer l'efficacité du dégagement, dont le but était ici de limiter la compétition du peuplier sur les épinettes noires, en mesurant la régénération des drageons de peuplier et l'accessibilité à la lumière pour les épinettes noires plantées, ainsi que leur croissance. Nous nous attendions à ce que la densité des drageons soit positivement corrélée avec l'intensité du dégagement, c'est-à-dire avec la quantité de peupliers déjà présents qui ont été enlevés et dont la dominance apicale est supprimée. Nous nous attendions également à ce que laisser une certaine proportion de tiges de peupliers dans le peuplement dégagé permettrait de limiter le drageonnement.
- Le Chapitre 2 a étudié la variation des stocks de carbone dans le sol (SOC), la biomasse racinaire ainsi que la biomasse aérienne entre les peuplements dégagés et non dégagés. Nous avons supposé que les stocks de SOC augmenteraient avec l'intensité du dégagement. A contrario, nous nous attendions à ce que les stocks de C dans la biomasse aérienne et racinaire diminuent avec l'intensité du dégagement, sauf la modalité qui garde les plus grosses tiges de peuplier.
- Le dernier objectif de cette thèse (Chapitre 3) était de déterminer la qualité de l'habitat du lièvre après dégagement et sans dégagement. Il a été montré que l'utilisation de l'habitat par cette espèce est principalement influencée par la densité de végétation (i.e., le couvert de protection latéral et vertical). Nous avons donc supposé que le traitement de dégagement laissant le plus grand couvert latéral ou vertical sera également le plus utilisé par le lièvre.

**1. RETAINING THE LARGEST ASPEN STEMS DURING MOTOR-MANUAL
RELEASE ALLOWS TO CONTROL ASPEN SUCKERING IN YOUNG
MIXEDWOOD STANDS**

Ce chapitre a été publié en 2024 dans *Forest Ecology and Management* 555,
121703. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121703>

Léa Darquié^{1*}, Patricia Raymond² and Annie DesRochers¹

¹ Institut de Recherche sur les Forêts - Université du Québec en Abitibi-
Témiscamingue, 341 Principale Nord, Amos, QC J9T 2L8, Canada

² Direction de la Recherche Forestière - Ministère des Ressources naturelles et des
Forêts du Québec, 2700, rue Einstein, Québec, Québec G1P 3W8, Canada

* Corresponding author: lea.darquie@uqat.ca

1.1 Résumé

Les peuplements mixtes contenant des peupliers (*Populus tremuloides* Michx. ou *P. grandidentata* Michx.) se transforment souvent en peuplements dominés par des feuillus après la coupe, en raison de la régénération rapide des peupliers à partir de drageons, et ce, même lorsque les sites sont rapidement replantés avec des semis de conifères. Sans l'utilisation d'herbicides, ce problème est généralement résolu par plusieurs passages de dégagement manuel des semis dominés. L'objectif de cette étude était de tester une variante du traitement d'éclaircie par le bas (dégagement par le bas ; seuls 20 % des plus larges peupliers sont conservés), et de la comparer à deux traitements traditionnels de dégagement : le dégagement en plein (élimination de 100 % des peupliers) ou le dégagement par puits de lumière (PI ; élimination de la végétation concurrente sur 60 à 90 cm autour de l'épinette planté), ainsi qu'à un témoin non traité. Le dégagement par le bas a laissé en place les 20 % de tiges de peuplier les plus grandes, afin qu'elles continuent à exercer une dominance apicale sur les drageons plus petits et qu'elles limitent le drageonnement dans les parcelles traitées. Le drageonnement des peupliers et la croissance des jeunes plants d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P) plantés ont été mesurés deux et quatre saisons de croissance après les traitements. Les résultats obtenus quatre ans après le dégagement ont montré que les traitements de dégagement par le bas et PI ont réduit la densité des peupliers de 61% par rapport au dégagement en plein. En outre, le volume des tiges individuelles de peuplier dans le dégagement par le bas était presque 10 fois plus important que dans le dégagement en plein et deux fois plus important que dans le PI. La hauteur et le diamètre au collet (5 cm au-dessus du sol) des épinettes ont tous deux été mesurés, et tandis que l'augmentation de la hauteur était similaire dans tous les traitements, l'augmentation du diamètre était plus importante dans le dégagement par le bas (+42%) et en plein que dans le contrôle et le PI (+17%). Le dégagement par le bas a donné de meilleurs résultats à court terme que le dégagement en plein en termes de drageonnement du peuplier et de potentiel de sciage du peuplier, ce qui souligne la nécessité d'adapter les traitements sylvicoles en fonction de l'écologie de l'espèce.

1.2 Abstract

Mixedwood stands containing aspens (*Populus tremuloides* Michx. or *P. grandidentata* Michx.) often convert to hardwood dominated stands after harvesting due to the rapid regeneration of aspen from root suckers, even when sites are promptly replanted with conifer seedlings. Without the use of herbicides, this problem is usually dealt with several passes of motor-manual ("manual") release of overtopped seedlings. The aim of this study was to test a variation of thinning from below treatment (thinning; only 20% of the largest aspens are retained), and to compare it against two traditional release treatments: broadcast brushing (brushing; 100% removal of aspen) or crop tree release (CTR; removal of competing vegetation 60 to 90 cm around planted spruce) and an un-treated control. The thinning treatment left the 20% larger aspen stems in place, in order that they continue exerting apical dominance on smaller suckers and limit re-suckering of the treated plots. Aspen suckering and growth of planted black spruce seedlings (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P) were measured two- and four-growing seasons following treatments. Results four years after release application showed that the thinning and CTR treatments reduced aspen density by 61% compared to the brushing treatment. In addition, aspen individual stem volume in the thinning treatment was almost 10 times larger than the brushing and twice that of the CTR treatments. Spruce height and ground collar diameter (GCD; 5 cm aboveground line) were both measured, and while height increment was similar in all treatments, diameter increment was greater in the thinning treatment (+42%) compared to the control, brushing and CTR treatments (+17%). Thinning yielded better short-term results than the brushing release in terms of aspen re-suckering and aspen sawlog potential, highlighting the need for adapted silvicultural treatments based on the species' ecology.

1.3 Introduction

Mixedwood stands containing aspens (*Populus tremuloides* Michx. or *P. grandidentata* Michx.) often convert to hardwood-dominated stands after harvesting due to the aggressive natural regeneration by root suckering of aspens, even if the sites are quickly replanted with black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) seedlings. The abundance and fast early growth rates of aspen suckers lead to a decrease of height and diameter growth of spruce seedlings (black spruce for Wang *et al.*, 2000; white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss for Kabzems *et al.*, 2015) and if competition is too intense, a lower survival rate (Jobidon, 1995). It brings the need for release (also called thinning) early in stand development to limit aspen competition and provide improved light conditions to the planted spruce trees (Filipescu and Comeau, 2007; Thiffault and Hébert, 2013). As Quebec has prohibited the use of chemical release since 2001 (Thiffault and Roy, 2011), the main method of release is motor manual ("manual"), and usually consists in cutting all competing vegetation. However, new aspen suckers are quickly produced after manual release and re-invade the sites, rapidly overtopping spruce plants again, thus increasing costs and reducing effectiveness of this silvicultural treatment (Thiffault *et al.*, 2003). The aim of our study was to find an alternative manual release treatment in order to avoid abundant re-suckering of aspen in aspen-dominated mixed stands.

Aspen suckering is contingent on the auxin/cytokinin ratios, phytohormones produced respectively in the aboveground tissues and the roots (Eliasson, 1971; Thimann, 1977). When auxins are present in higher quantities than cytokinins in the roots, sucker bud initiation is inhibited, and apical dominance remains active. After the stems are harvested, apical dominance is removed which triggers suckering (Farmer, 1962; Perala *et al.*, 1990; Peterson and Peterson, 1992; Jobidon, 1995; Frey *et al.*, 2003). Since root systems of aspen trees are highly interconnected (DesRochers and Lieffers, 2001b; Jelínková *et al.*, 2009), auxins from remnant trees can continue travelling into the "communal" root system after harvest, maintaining a certain level of apical dominance in the stand (Frey *et al.*, 2003) and limiting the number of root suckers produced.

To control aspen suckering, Mulak *et al.* (2006) studied the effects of leaving residual aspen at diverse densities (0, 500 and 1500 stems per ha) while performing a cleaning in a 10-year-old stand. While short-term results showed a 23–39% aspen suckering decrease relative to complete removal, the regeneration was still too abundant to effectively manage aspen density. A uniform spacing of residual stems (an average of 1233 stems ha⁻¹) in the thinning treatment was also found to decrease aspen regeneration by suckering compared to complete removal 3 years posttreatment, but this effect was no longer apparent after 13 years (Kabzems *et al.*, 2022). Keeping the largest stems during a thinning treatment is a well-known silvicultural method in Canada (thinning from below, Stiell, 1980; Helms, 1998) but is usually applied later in the stand developmental stages in Quebec (Lafleche *et al.*, 2013; Prévost and Gauthier, 2012).

Considering that larger stems probably exert stronger apical dominance hindering aspen suckering, we tested the hypothesis that leaving the largest aspen suckers during the release treatment, instead of using a desired residual density or uniform spacing, would more effectively reduce the amount of re-suckering, as well as increase the sawlog potential of the remaining aspens. We chose to leave the largest stems, since the amount of suckering is directly correlated to the amount of root biomass left behind after harvesting (DesRochers and Lieffers, 2001a). These stems should reinstate the balance between aboveground (leaf area) and belowground biomass more quickly, and thus rapidly restore apical dominance in treated stands and reduce the amount of re-suckering after manual release.

We compared this thinning treatment against two traditional manual release treatments, broadcast brushing (brushing; removal of all aspen stems) and crop tree release (CTR, removal of all aspen stems 60–90 cm around planted spruces) (Wiensczyk *et al.*, 2011; Pitt *et al.*, 2015; Comeau, 2022; Kabzems *et al.*, 2022) and an untreated control. The thinning treatment left in place the 20% largest diameter aspen suckers that invaded the stands post-harvest, in order that they continue exerting apical dominance on smaller suckers and limit re-suckering of the treated plots. Its advantage over a more traditional CTR release method is that it is easier to

leave the biggest aspen stems than to locate each spruce tree underneath the competitive vegetation and then release them.

Our predictions were that the number of suckers produced after manual release would be greatest in the brushing treatment (all apical dominance removed) and smallest in the thinning and CTR treatments (maintenance of apical dominance), with little or no re-suckering in the untreated control. In contrast, we expected that volume per ha would be the highest in the control compared to all release treatments but that volume per aspen stem would be greatest in the thinning and smallest in the brushing treatments.

1.4 Materials and methods

1.4.1 Study site and experimental design

The study site was located in Abitibi-Temiscamingue region, Western Quebec, Canada, near the town of Saint-Edouard-de-Fabre (47°12'0"N, 79°22'0"W) and belonged to the balsam fir – yellow birch bioclimatic domain (Gosselin *et al.*, 1998). Before harvest, the site was a mixedwood stand dominated by aspens (trembling aspen and largetooth aspen) and balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.), with an understory of balsam fir and red maple (*Acer rubrum* L.) advanced regeneration. Annual total precipitation from the nearest weather station (Ville-Marie, 47°20'0"N, 79°26'0"W) averaged 836 mm (656 of rain and 181 mm of snow) with a daily average temperature of 3.1°C (Climate normals 1981–2010, Environment and Natural Resources Canada, 2013). The soil had an average thickness of 0 to 50 cm and rare to frequent rocky outcrops. It originated from glacial deposits with an undifferentiated till (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2021).

This site was harvested in 2013 using careful logging around advanced growth (CLAAG; Larouche *et al.*, 2013) to preserve advanced regeneration and reduce machinery traffic on cutovers (MFFP, 2016b). As the site was rapidly overtaken by aspen suckers, mechanical site preparation was applied in 2016 to facilitate planting of spruce seedlings. The excavator scraped 2 × 2 m plots to remove the organic layer (395 ± 43 microsites ha⁻¹ or an average of 16% of the stand area) at a 10–15 cm depth

to plant four black spruce seedlings in 2017 in each microsite (1580 ± 172 stems ha^{-1}).

In May 2019, we divided the study site into three 4-ha replicate blocks, each subdivided into four 1-ha experimental units (EU). Each EU was randomly assigned one of the 3 manual release treatments and an un-treated control. The release treatments were completed in June 2019, when the aspens were 5 years old using portable brush saws and consisted in 1) broadcast brushing release (brushing): all vegetation except any encountered softwood species is cleared, 2) crop tree release (CTR): all competing vegetation was removed 60–90 cm around any softwood species, 3) thinning-from-below (thinning): all aspen suckers were removed except for 20% of the largest diameter stems and 4) untreated. The thinning treatment required an initial inventory to identify the diameter at breast height (DBH) size threshold (1.97 cm on average) at which aspen stems were retained.

1.4.2 Growth measurements

In late August to early September 2020 and 2022 (2 and 4 full growing seasons since manual release), 3 plots of 4 m radius (50 m^2) were installed in each EU to measure aspen re-suckering, as well as aspen and spruce growth (at stand age 7 and 9). Aspens were identified either as remnant aspens ($\text{aspen}_{\text{rem}}$) or new suckers ($\text{aspen}_{\text{new}}$) for the 2020 measurements but were not differentiated in 2022. Aspen density was measured in 2020 and 2022 by counting the number of aspens present in the plots. Ground collar diameter (5 cm aboveground, GCD) and height of all spruce seedlings and all aspen suckers taller than 30 cm height were measured in the same plots. Basal area (BA, cm^2) was calculated using GCD, and stem volume (SV, cm^3) was estimated from height (H, cm) and GCD (cm) by using an adaptation of Honer's equation (Pitt *et al.*, 2004):

$$SV (\text{cm}^3) = \frac{GCD^a}{b + \frac{c}{H}} \quad \text{eq (1.1)}$$

where a , b and c are parameters estimates. Aspen SV parameters estimates were: $a = 1.6488$, $b = -0.00055$ and $c = 2.1227$.

As the purpose of manual release is to provide better access to light for spruce seedlings, photosynthetically active radiation (PAR) was measured in 2020 with a LI-191R Line Quantum Sensor (LI-COR, Lincoln, Nebraska). In each EU, 3 transects composed of ten 1.13 m radius subplots (4 m²) spaced 5 m apart were randomly set up. For each subplot (4 m²), two light measurements were taken from just above the closest four spruce seedlings: one in the North-South direction and the other in the West-East direction. Incident light (above the canopy) was measured into nearby openings or outside the stands, 3 times per transect (at the 1st, 5th and 10th microplots). Measurements were taken on cloudy days. Percent incident light (transmittance) was calculated for each spruce by using the light above-spruces and the closest in time light above-canopy record (% transmittance = [above-spruce PPFD/incident PPFD] × 100).

1.4.3 Statistical analyses

Statistical analyses were done using R software 4.0.4 version (Team, R.C, 2021), with a significance level of $p < 0.05$. Naturally established spruce seedlings (representing 6.5% of the total spruce seedlings), much larger than the planted spruce, were not included in the analyses. As the brushing treatment removed all aspen suckers, we only analyzed aspen_{rem} density for the thinning and CTR treatments, as well as for the untreated control.

Variables measured in 2020 (density and volume of aspen_{rem} and aspen_{new} (per ha and per stem), GCD and height of black spruce seedlings) and 2022 (spruce and aspen (aspen_{total}) volume (per ha and per stem) and density), as well as 2-year height, GCD, volume and density increments (2021–2022) were each tested using a generalized linear mixed model (GLMM), with the four treatments as fixed effects and block as a random effect. A fourth root transformation was used on the variables when the assumptions of the models could not be validated (normality of the residuals and homoscedasticity). We also examined the effect of the release treatments on light availability. When the ANOVA showed at least one difference between two treatments, a Wald chi-squared test (Liu, 2015) was performed on the models followed by multiple comparisons of means using pairwise Tukey post-hoc tests. Finally, we investigated

the effect of light availability on aspen BA, volume per ha and density by performing a regression analysis.

1.5 Results

1.5.1 Aspen regeneration

Mean $aspen_{total}$ density between 2020 and 2022 significantly decreased in the control (-1225 ± 1361 stems ha^{-1}) compared to the thinning and brushing treatments (-200 ± 1361 and $+1362.5 \pm 1539$ stems ha^{-1} , $P < 0.05$, Fig. 2A, Annexe A). CTR treatment had an intermediate density variation (-1022 ± 920 stems ha^{-1} , Fig. 2A, Table 2). In 2022, the brushing treatment had a higher $aspen_{total}$ density than the thinning treatment (6875 ± 1489 and 3355 ± 832 stems ha^{-1} respectively, $P < 0.01$, Annexe A). $Aspen_{total}$ density in the control (3975 ± 832 stems ha^{-1}) decreased to similar levels found in the thinning treatment in 2022, while the CTR treatment had the lowest density for both years (Annexe A). The brushing treatment produced the highest levels of re-suckering (mean number of $aspen_{new}$ 5512 ± 1317 stems ha^{-1}), compared to the other treatments (1977 ± 602 stems ha^{-1} on average, $P < 0.01$, Fig. 2B, Table 2), while the untreated treatment produced the lowest re-suckering (912 ± 392 stems ha^{-1} , Fig. 2B, Table 2). Since no aspen suckers were removed in the control treatment, it contained the highest number of $aspen_{rem}$ (4287 ± 1373 stems ha^{-1}), while the CTR and thinning treatments had fewer ($P < 0.01$, Table 2) but similar mean numbers of $aspen_{rem}$ (755.5 ± 276 stems ha^{-1} , Fig. 2C).

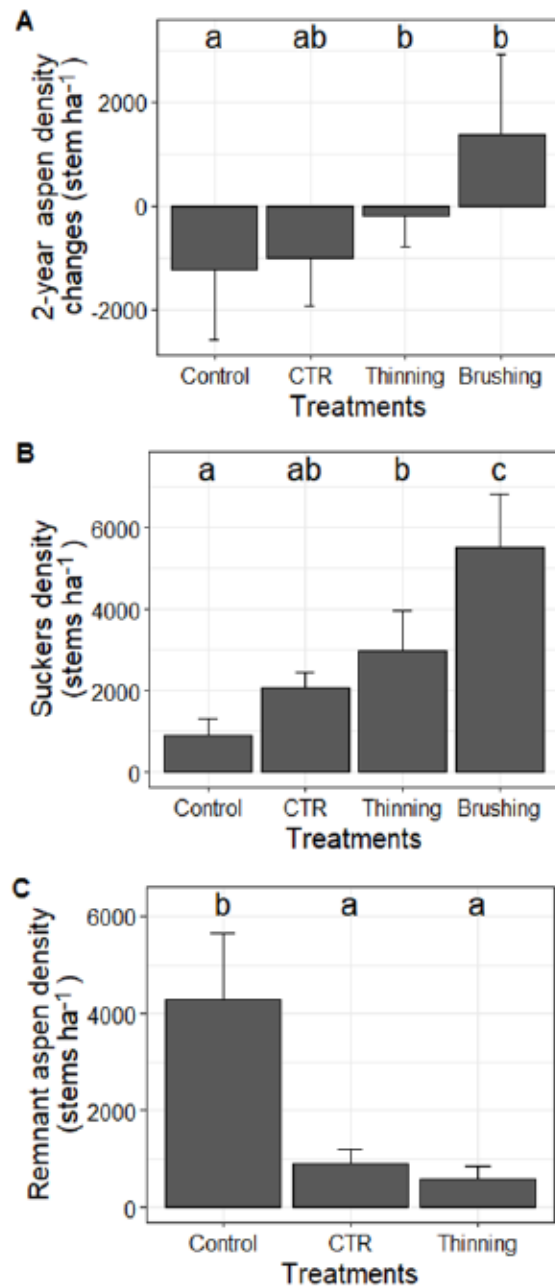


Figure 2
 (A) 2-year aspen density changes (2021-2022), (B) $aspen_{new}$ and (C) $aspen_{rem}$ density (2020) for each release treatment: control, crop tree (CTR), thinning and broadcast brushing (brushing). Means \pm SEM. Different letters above bars for each graph indicate a significant difference ($P < 0.05$).

Table 2
Analyses of deviance (Type II Wald chi-square tests) and associated probabilities ($P > \text{Chisq}$) for aspen regeneration between the release treatments. The models were all built as follow: Parameter ~ Treatment + (1 | Block).

	Parameter	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
Aspen regeneration	2-year total density change	6.974	3	0.073*
	Sucker density in 2020	29.611	3	<0.01
	Remnant aspen density in 2020	48.814	2	< 0.01

Note: Significant differences between at least two treatments ($\text{Pr}(>\text{Chisq}) < 0.05$) are indicated in bold. To simplify the presentation, the source of variation "Treatment" (fixed) and the random effect "block" are not presented. Remnant aspens represent the suckers left on site during the release treatments ($\text{aspen}_{\text{rem}}$) and suckers represent the new suckers ($\text{aspen}_{\text{new}}$). Df = degrees of freedom. The $\text{Pr}(>\text{Chisq})$ with an * was investigated for multiple comparisons of means despite being > 0.05 .

1.5.2 Aspen growth

Between 2020 and 2022 (i.e., two and four growing seasons after release), $\text{aspen}_{\text{total}}$ in all treatments grew at the same rate, with basal area increments between 50.5 ± 48.1 and $94.7 \pm 97.6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ($p > 0.05$, Table 3). $\text{Aspen}_{\text{total}}$ basal area in the thinning treatment and control were the greatest in both years ($1.97 \pm 0.6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ in 2020 and $3.04 \pm 1.1 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ in 2022 on average) compared to the CTR and brushing treatments ($0.66 \pm 0.2 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ in 2020 and $1.89 \pm 0.4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ in 2022 on average, $P < 0.05$, Annexe A). On a per stem basis, $\text{aspen}_{\text{total}}$ in the thinning treatment had the highest mean BA, both in 2020 ($5.58 \pm 0.8 \text{ cm}^2 \text{ stem}^{-1}$) and 2022 ($9.42 \pm 1.2 \text{ cm}^2 \text{ stem}^{-1}$), while the brushing treatment produced $\text{aspen}_{\text{total}}$ stems with the smallest basal area ($1.10 \pm 0.1 \text{ cm}^2 \text{ stem}^{-1}$ in 2020 and $1.93 \pm 0.4 \text{ cm}^2 \text{ stem}^{-1}$ in 2022, $P < 0.05$, Annexe A). basal area of aspen stems in the control and CTR treatments was intermediate, both in 2020 ($3.26 \pm 0.4 \text{ cm}^2 \text{ stem}^{-1}$ on average) and 2022 ($6.67 \pm 0.7 \text{ cm}^2 \text{ stem}^{-1}$ on average, Annexe A).

Mean basal area of $\text{aspen}_{\text{new}}$ per stem or per ha were smaller in the control ($0.5 \pm 0.05 \text{ cm}^2 \text{ stem}^{-1}$ and $0.047 \pm 0.02 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, respectively) compared to those in the thinning and brushing treatments ($1.36 \pm 0.1 \text{ cm}^2 \text{ stem}^{-1}$ and $0.5 \pm 0.2 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ on average

respectively, $P < 0.05$, Figs. 3A, 3B, Table 3). $Aspen_{rem}$ had the highest mean basal area per ha in the control ($1.93 \pm 0.5 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) and the smallest in the CTR treatment ($0.60 \pm 0.2 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, $P < 0.05$, Fig. 3C), with the thinning being intermediate ($1.51 \pm 0.6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$). When investigating $aspen_{rem}$'s basal area per stem, the thinning treatment had the largest aspens ($25.14 \pm 1.8 \text{ cm}^2 \text{ stem}^{-1}$), almost four times the basal area in the CTR treatment ($6.6 \pm 1.2 \text{ cm}^2 \text{ stem}^{-1}$) and 5 times that in the control ($4.43 \pm 0.3 \text{ cm}^2 \text{ stem}^{-1}$, $P < 0.01$, Fig. 3D, Table 3).

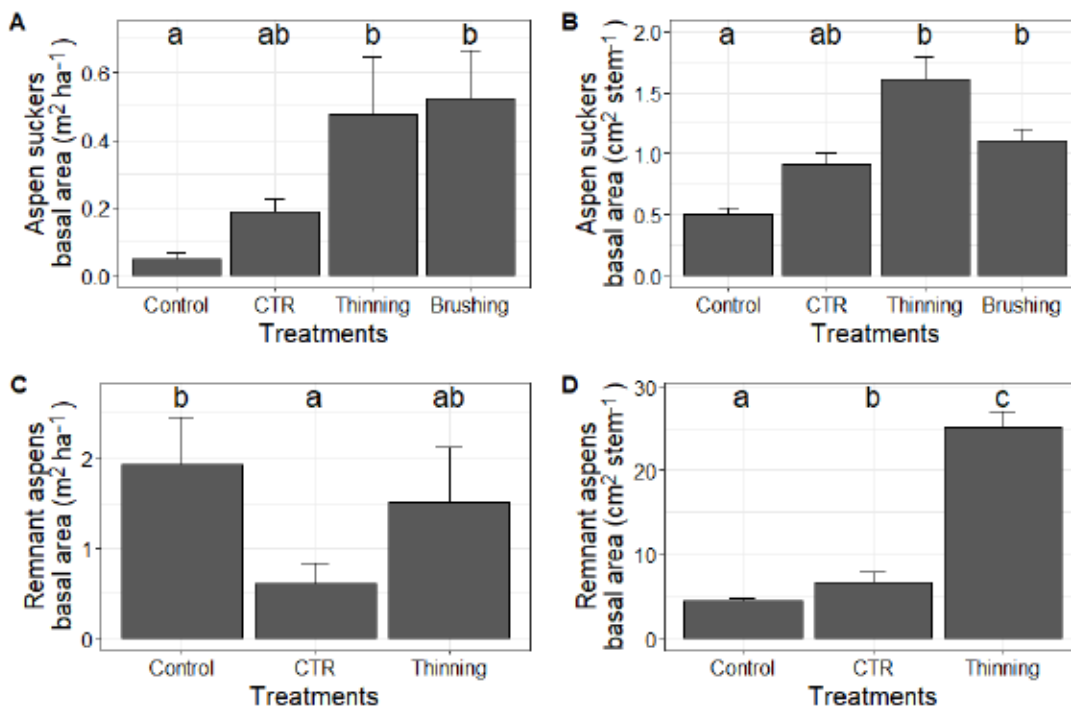


Figure 3

Basal area of $aspen_{new}$ (A) per ha and (B) per stem, as well as $aspen_{rem}$ (C) per ha and (D) per stem in 2020, for each release treatment: control, crop tree (CTR), thinning and broadcast brushing (brushing). Means \pm SEM. Different letters above bars for each graph indicate a significant difference ($P < 0.05$). Note that the y-axes are different between the 4 panels.

Two years after release, height of $aspen_{new}$ was similar among all treatments and the control ($97.2 \pm 4.5 \text{ cm}$ on average). $Aspen_{rem}$ were the tallest in the thinning treatment ($469.9 \pm 14.3 \text{ cm}$, $P < 0.05$), almost twice the height of $aspen_{rem}$ in the control and in the CTR treatments ($264.4 \pm 31.2 \text{ cm}$ on average, $P < 0.01$). In 2020, the shortest

aspen_{total} were in the brushing treatment (96.5 ± 2.6 cm), followed by the ones in the CTR and thinning treatments (152.3 ± 11.2 cm on average, $P < 0.01$). Aspen_{total} in the control were the tallest (208 ± 7.2 cm, $P < 0.01$, Annexe A). In 2022 (i.e., 4 years after release), the brushing treatment still had the shortest aspen_{total} (137.8 ± 4.5 cm), compared to the ones in the control, CTR and thinning treatment, that had similar heights (302.1 ± 16.4 cm on average, $P < 0.01$, Annexe A).

The 2-year aspen_{total} volume increment was respectively 8 and 5 times greater in the thinning treatment (7.76 ± 3.9 m³ ha⁻¹) and the control (5.18 ± 1.4 m³ ha⁻¹) than in the brushing treatment (0.93 ± 0.3 m³ ha⁻¹, $P \leq 0.05$, Fig. 4, Table 3). Aspen_{total} volume increment in the CTR treatment was similar to the other treatments (2.49 ± 1.21 m³ ha⁻¹, Fig. 4). In 2020, the highest volume of aspen_{total} per ha was in the control and the thinning treatment (2.86 ± 0.9 m³ ha⁻¹ on average), which was approximately 8 times greater than the volume found in the brushing treatment (0.36 ± 0.08 m³ ha⁻¹, $p < 0.01$, Annexe A). The CTR treatment had intermediate aspen_{total} volumes (1.1 ± 0.45 m³ ha⁻¹), significantly greater than in the brushing treatment ($P < 0.01$, Annexe A). When considering individual stem volume, the thinning treatment produced the largest aspen_{total} stems in 2020 (813.8 ± 139.8 cm³ stem⁻¹), 12 times the size of the aspens found in the brushing treatment (66.3 ± 4.9 cm³ stem⁻¹) and twice the volume of aspens in the CTR treatment (398.3 ± 93.5 cm³ stem⁻¹, $P < 0.01$, Annexe A). This pattern was the same for the stem volume in 2022 ($P < 0.01$, Annexe A).

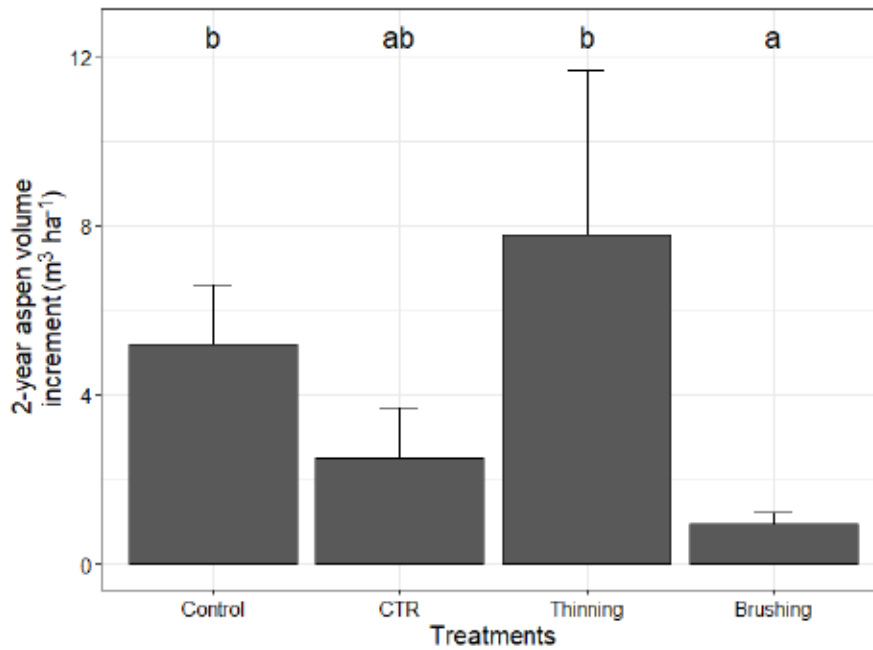


Figure 4
Two-year aspen_{total} volume increment (2020-2022) for each release treatment: control, crop tree (CTR), thinning and broadcast brushing (brushing). Means \pm SEM. Different letters above bars for each graph indicate a significant difference ($P < 0.05$).

In 2020, the volume of aspen_{new} stems was similar between CTR, thinning and brushing treatments ($71.8 \pm 8.1 \text{ cm}^3 \text{ stem}^{-1}$ on average), while they were smaller in the control ($38.2 \pm 4.9 \text{ cm}^3 \text{ stem}^{-1}$, $P < 0.05$, Fig. 5B, Table 3). Volume of aspen_{rem} was the greatest in the thinning treatment ($4447.9 \pm 309.1 \text{ cm}^3 \text{ stem}^{-1}$) compared to CTR treatment and control (1136 ± 273.6 and $605.7 \pm 56.8 \text{ cm}^3 \text{ stem}^{-1}$ respectively, $P < 0.01$, Fig. 5D, Table 3). On a per ha basis, the brushing treatment had an approximately ten-fold greater aspen_{new} volume per ha ($0.33 \pm 0.08 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) compared to the control and two-fold compared to CTR treatment (0.037 ± 0.015 and $0.15 \pm 0.03 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ respectively, $P < 0.01$, Fig. 5A, Table 3) in 2020. The thinning treatment produced intermediate mean aspen_{new} volume per ha ($0.22 \pm 0.08 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, Fig. 5A). Mean volume per ha of aspen_{rem} in the control and thinning treatment were similar and highest ($2.73 \pm 0.9 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) while it was lowest in the CTR treatment ($1.04 \pm 0.43 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, $P < 0.01$, Fig. 5C, Table 3).

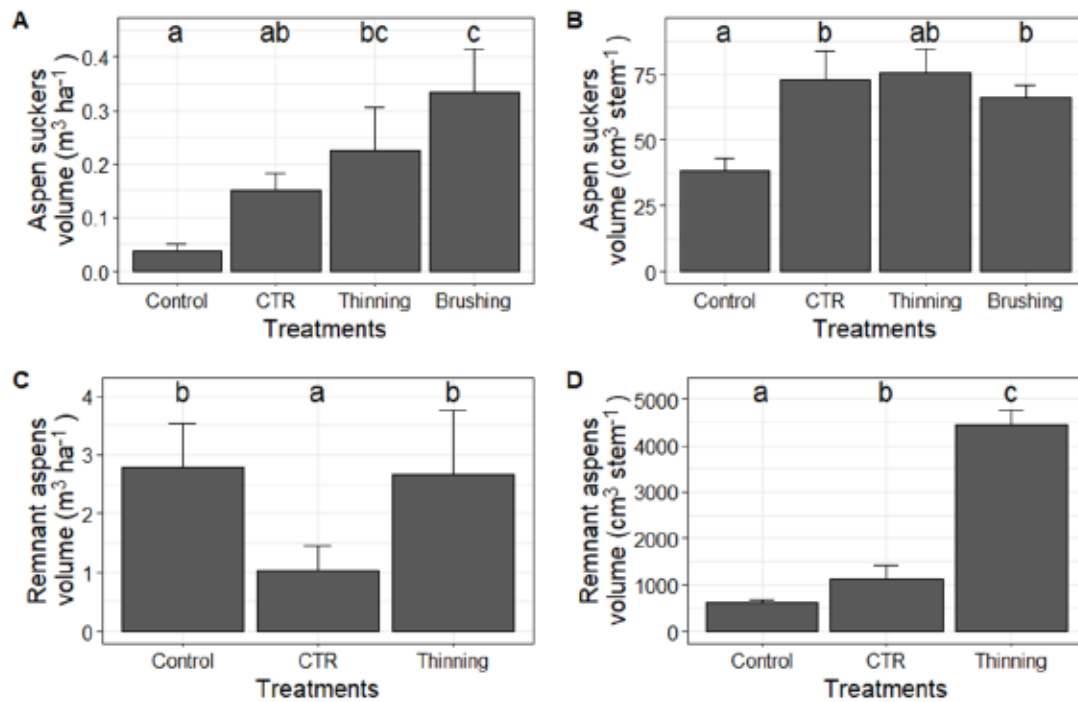


Figure 5

Mean aspen volume of aspen_{new}, expressed in (A) m^3 per ha and (B) cm^3 per stem, and aspen_{rem} in (C) m^3 per ha and (D) cm^3 per stem for each release treatment: control, crop tree (CTR) thinning and broadcast brushing (brushing). Means \pm SEM. Different letters above bars for each graph indicate a significant difference ($P < 0.05$). Note that the y-axes are different between the 4 panels.

Table 3
Analyses of deviance (Type II Wald chisquare tests) and associated probabilities ($P > \text{Chisq}$) for aspen growth between the release treatments. The models were all built as follows: $\text{Parameter} \sim \text{Treatment} + (1 | \text{Block})$.

	Parameter	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
Aspen growth	2-year basal area increment	0.627	3	0.890
	Sucker basal area per ha in 2020	12.889	3	< 0.01
	Remnant aspen basal area per ha in 2020	7.596	2	0.022
	Sucker basal area per stem in 2020	7.463	3	0.059*
	Remnant aspen basal area per stem in 2020	938.86	2	< 0.01
	2-year stem volume per ha increment	7.656	3	0.054*
	Sucker volume per ha in 2020	23.231	3	< 0.01
	Remnant aspen volume per ha in 2020	5.545	2	0.063*
	Sucker volume per stem in 2020	7.923	3	0.048
	Remnant aspen volume per stem in 2020	183.71	2	< 0.01

Note: Significant differences between at least two treatments ($\text{Pr}(>\text{Chisq}) < 0.05$) are indicated in bold. To simplify the presentation, the source of variation "Treatment" (fixed) and the random effect "block" are not presented. Remnant aspens represent the suckers left on site during the release treatments ($\text{aspen}_{\text{rem}}$) and suckers represent the new suckers ($\text{aspen}_{\text{new}}$). Df = degrees of freedom. The Pr(>Chisq) with an * were investigated for multiple comparisons of means despite being > 0.05 .

1.5.3 Spruce growth and light availability

The 2-year density increment as well as mean density of spruce seedlings in 2020 and 2022 were similar between all treatments ($P > 0.05$, Table 4, Annexe A). Two-year spruce height increment was similar between all treatments, ranging between $15.62 \pm 3 - 18.5 \pm 1.27$ cm ($P > 0.05$, Table 4). Between 2020 and 2022, spruce seedlings GCD increment in the thinning treatment was greater (2.06 ± 0.9 mm) than for seedlings in the control and the CTR treatment (0.95 ± 0.4 mm on average, $P < 0.01$, Fig. 6, Table 4), with the brushing treatment being intermediate ($1.66 \pm .05$ mm).

Nevertheless, GCD was statistically similar between all treatments in 2020 (3.9 ± 2.8 mm on average, $P > 0.05$, Annexe A) and 2022 (4.8 ± 1 mm on average, $P > 0.05$, Annexe A), and similar between both years for each treatment ($P > 0.05$).

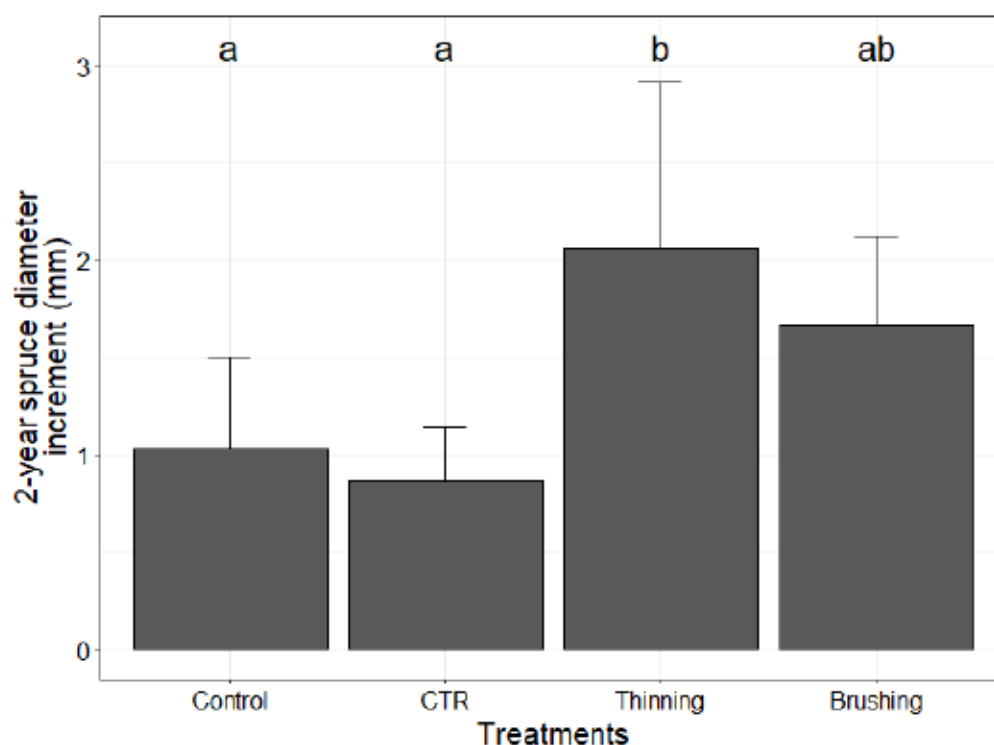


Figure 6
Two-year ground collar diameter increment (2021-2022) of spruce seedlings in each release treatment: control, crop tree (CTR), thinning and broadcast brushing (brushing). Means \pm SEM. Different letters above bars for each graph indicate a significant difference ($P < 0.05$).

Spruce seedlings in the brushing treatment had better access to light in 2020 ($53 \pm 2\%$), compared to the control and thinning treatments ($41 \pm 2\%$ on average, $P < 0.05$, Table 4). Incident light in the CTR treatment was intermediate ($48 \pm 2\%$). No relationship was found between incident light and $\text{aspen}_{\text{total}}$ BA, volume per ha, density or height in 2020 ($P > 0.05$, Annexe B).

Table 4
Analyses of deviance (Type II Wald chisquare tests) and associated probabilities ($P > \text{Chisq}$) for light availability and spruce growth between the release treatments. The models were all built as follow: Parameter ~ Treatment + (1 | Block).

	Parameter	Chisq	Df	Pr(>Chisq)
Light availability	Incident light in 2020	10.563	3	0.0143
Spruce growth	2-year density increment	4.177	3	0.243
	2-year height increment	0.934	3	0.817
	2-year CGD increment	20.314	3	< 0.01

Note: Significant differences between at least two treatments ($\text{Pr}(>\text{Chisq}) < 0.05$) are indicated in bold. To simplify the presentation, the source of variation "Treatment" (fixed) and the random effect "block" are not presented. Df = degrees of freedom.

1.6 Discussion

The aim of our study was to find an alternative manual release treatment in order to avoid abundant re-suckering of aspen in aspen-dominated mixed stands. Considering the natural suckering self-regulation by hormonal balance and the interconnected root network, the general hypothesis was that keeping a small percentage of the biggest aspen stems on site and alive would naturally reduce re-suckering.

1.6.1 Aspen regeneration and growth

Our short-term results show that the thinning treatment is an effective alternative to the CTR treatment, as the post-release suckering was similar between both treatments and the application in the field easier. Since remnant aspens continue producing auxins that travel down into the communal root system (DesRochers and Lieffers, 2001b), we expect that re-suckering will remain low in the long term.

As expected, the number of aspen_{new} after brushing release reached pre-treatment levels two years later, with similar densities and height than in the control treatment where nothing was done. Moreover, density of aspens in the brushing treatment was the only one where density increased between 2020 and 2022. This means that 4

years after the release treatment, the number of aspen stems in the brushing treatment was greater than in the control, up to nearly 7000 stems ha⁻¹ versus 4000 stems ha⁻¹. This result is consistent with previous studies (Bell *et al.*, 1999; Harper *et al.*, 1999; Pitt *et al.*, 2000; Mulak *et al.*, 2006; Hamberg *et al.*, 2011) and confirms the short-term inefficiency of brushing treatment to control aspen suckering in regenerating mixedwood stands. The densities measured here appear significantly lower than in other studies: 91,000 stems ha⁻¹ for Mulak *et al.* (2006), 50,000 stems ha⁻¹ for Harper *et al.* (1999) and 24,000 stems ha⁻¹ for Pitt *et al.* (2000). This could be due to different site conditions as observed by Pitt *et al.* (1999) and Comeau (2022), and the fact that the site preparation by scraping may have removed/killed parts of the aspen root system.

Aspen_{new} in all treatments were the same height in 2020, but their individual basal area differed, which means that the release treatments only impacted their diameter growth, at least for the first two years after release. Overall, basal area of aspen_{new} in the thinning treatment was 30% greater and density decreased by 86% compared to brushing treatment. Aspen_{new} in the thinning treatment were also 70% larger and less numerous (68% less) compared to the aspen_{new} in the control, while they were of similar size and density to the CTR treatment. These results show that keeping the largest basal area aspens on site is a better approach to limit aspen re-suckering after release and improves aspen sawlog potential. When considering all aspen stems (aspen_{total}), the thinning and CTR treatments had 35–51% and 45–71% fewer aspens respectively, than the brushing treatment 2 and 4-year post-release. The 2-year post-release aspen density decrease observed in our thinning treatment compared to brushing is similar to results found in 38% decrease (Mulak *et al.*, 2006). While the CTR treatment was already known to be more efficient to control aspen's aggressive re-suckering than the brushing release method (Jobidon and Charette, 1992; Cyr and Thiffault, 2009; Comeau, 2022; Kabzems *et al.*, 2022; Comeau *et al.*, 2023), its application *in situ* can be difficult when the planted spruce seedlings are small and have to be located underneath the competition for the workers to cut around.

Since the largest stems were kept in the thinning treatment, mean aspen size variables (volume, BA, height) naturally shifted upward compared to the CTR treatment or the brushing treatment, explained as the “chainsaw” effect by Bjelanovic *et al.* (2021) and also observed by others (Penner *et al.*, 2001; Bokalo *et al.*, 2007). The higher mean volume increment per ha in the thinning treatment is likely a byproduct of this chainsaw effect. Remnant aspens in the thinning treatment were twice as high as those in the control or the CTR treatments. This increased height and basal area could increase merchantable stem length and volume (i.e., an increased potential sawlog, Perala, 1977; Stiell, 1980; Kabzems *et al.*, 2015).

We did not find any relationship between incident light and aspen size variables such as density and BA. Comeau *et al.* (2006) found that aspen basal area did not influence light availability when below 5 m² ha⁻¹. Knowing that the highest aspen basal area found in our study was calculated from GCD (instead of DBH) and only reached 3.16 m² ha⁻¹, our results were expected. Comeau (2002) also reported that stem density was a poor predictor of light availability.

1.6.2 Spruce growth

The main goal of manual release is to increase spruce survival and growth where heavy competition reduces access to light (Thiffault and Hébert, 2013). Black spruce’s light threshold for vegetation management was set at 60% incident light (Jobidon, 1994; Thiffault *et al.*, 2003). The highest percentage of incident light measured in this study was 53%, in the brushing treatment, while the lowest light levels were found in the control and thinning treatments (mean of 41%), two years after the release treatments were applied. Since we found no relationship between light and aspen density or growth, the light levels may have been the results of differing site conditions or the effect of understory competition such as ferns, red raspberry (*Rubus idaeus* L.) or other hardwood species (mainly red maple [*Acer rubrum* L.] and alders [*Alnus spp.*]). Spruce seedlings nevertheless showed a positive response to release in the thinning and brushing treatments, as mean GCD increment was the highest in these treatments. Bokalo *et al.* (2007) as well as Prévost and Charette (2017) found a delay in black and white spruce response to release (4 years and 10 years, respectively). It

is thus likely that spruce diameter growth response to release will be stronger later on. Comeau (2022) yet reported that CTR treatment increased white spruce diameter compared to the control, as early as two years after release whereas the GCD increment for the CTR treatment in our study was the lowest, and similar to the control. As the spot cutting radius for our treatment was 60 to 90 cm, and Comeau's was 1.5 to 2 m, it may be that our radius was not large enough to have a significant effect on spruce diameter growth despite reducing aspen re-suckering. The increase in spruce height was similar in all treatments; it is well known that diameter growth is more impacted by competition than height (Jobidon, 2000; Wagner, 2000).

Early thinning of aspens was proven to increase individual volume of the remaining stems, which in turn reduces the rotation time to reach commercial size (Rice *et al.*, 2001; Pitt *et al.*, 2015; Prévost and Gauthier, 2012) and promotes survival and growth of conifers (Rice *et al.*, 2001; Prévost and Charette, 2017). As our short-term results agreed with the increased individual aspen volume and spruce diameter increment was the highest in the thinning treatment, we can assume that hypothetical long-term results would follow Rice *et al.* (2001) as well as Comeau (2021) and offer a better environment for spruce survival and growth than the other treatments. Comeau (2021) also reported a reduced aspen yield but higher spruce yield at age 26 when aspens were thinned under 4000 trees ha⁻¹ at age 5. Considering that our thinning treatment led to an aspen density of 3355 trees h⁻¹ compared to the 6875 trees ha⁻¹ found in the brushing treatment at age 4, we can expect larger spruces in the thinning treatment in the long term.

According to our results showing similar spruce growth between thinning and brushing treatments, one can assume that the short-term effect of less but larger aspens on spruce growth is the same as a large density of small aspens. However, early competition affects stand structure, favoring small spruce stems and a greater diversity in sizes (Thiffault *et al.*, 2003). This – coupled with the knowledge that release and thinning treatments promote spruce survival and growth – seems to indicate that the earlier the application of the release, the greater the effect on spruce seedlings growth on the long term. However, timing (i.e., when the manual release is applied) may also

influence aspen suckering and spruce responsiveness, as showed by Bell *et al.* (1999). According to their study, thinning is more effective on reducing aspen regeneration when done in June or July. Applying a well-adapted and effective release method as early as the seedling stage in a regenerating aspen-dominated stand is essential to promote black spruce growth and could potentially reduce rotation time for spruce – and aspen – harvest (Bjelanovic *et al.*, 2021; Cyr and Thiffault, 2009). Considering that aspen will inevitably return by root suckering into mechanically treated stands, it seems more advantageous to select release treatments that decrease its density and at the same time increase the quality of stems such as the thinning treatment tested here. Even if spruce growth did not significantly increase in the thinning compared to the brushing treatment in the short term, having a small proportion of large aspens in mixed stands was shown to enhance spruce growth (Man and Lieffers, 1999; Légaré *et al.*, 2004; Légaré *et al.*, 2005a) and stand productivity (MacPherson *et al.*, 2001) in the long term. We thus expect that spruce growth will continue to increase in the thinning treatment while it could start decreasing in the brushing treatment because of the high aspen densities that it generated. Although we only conducted our study in black spruce-aspen mixture, the thinning treatment should also be effective in other mixtures where aspen suckers aggressively take over a stand to the detriment of other naturally regenerated or planted species. Indeed, we speculate that the effects of the thinning treatment should be similar in most stands as it only considers aspen auto-ecology and not of the other species. Species such as white spruce (Kabzems *et al.*, 2015), red pine (*Pinus resinosa* Ait.; Puettmann and Reich, 1995), balsam fir (Prévost and Gauthier, 2012) or ponderosa pine (*Pinus ponderosa*; Dey *et al.*, 2019) for example could also benefit from a more effective thinning treatment during the early development stage of mixed stands with aspen.

1.7 Conclusion

Because of its regeneration strategy by root suckering, aspen should be treated differently than other seed-origin species when developing silvicultural approaches to control its density in young mixedwood stands. The brushing treatment, although easier to plan and apply, produced the highest amount of re-suckering and the smallest aspen stems, while the thinning from below treatment significantly reduced

aspen density and increased individual stem volume. The root connections between aspen stems allow hormones to continue circulating and exert a certain level of apical dominance, reducing the amount of re-suckering after treatment. Keeping the largest aspen stems during the release treatment produced mixedwood stands with less aspen suckers of better quality (larger) and no negative impact on spruce survival and growth after four years.

1.8 Acknowledgements

The research was funded by the ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (now the ministère des Ressources Naturelles et des Forêts du Québec, project #142332153-2017-D), West Fraser Timber Co. Ltd. and the Natural Sciences and Engineering Research Council through a CRD grant (#RDCPJ522016-17) to A. DesRochers. We are grateful to the many summer interns for their help gathering field data.

2. MOTOR-MANUAL RELEASE CHANGES CARBON DISTRIBUTION IN SOIL AND TREE BIOMASS POOLS IN THE SHORT TERM

Ce chapitre a été accepté avec modifications majeures en septembre 2024 à
Canadian Journal of Forest Research.

Léa Darquié^{1*}, Vincent Poirier², Annie DesRochers¹.

¹ Institut de Recherche sur les Forêts – Université du Québec en Abitibi-
Témiscamingue, 341 Principale Nord, Amos, QC J9T 2L8, Canada.

² Station de Recherche Agroalimentaire, URDAAT, Université Du Québec en Abitibi-
Témiscamingue, 79, Rue Côté, Notre-Dame-du-Nord, Québec J0Z 3B0, Canada

* Corresponding author at : Institut de Recherche sur les Forêts – Université du
Québec en Abitibi-Témiscamingue, 341 Principale Nord, Amos, QC J9T 2L8, Canada.
Email address : lea.darquie@uqat.ca (L. Darquié).

2.1 Résumé

Les forêts boréales étant parmi les plus grands puits de carbone terrestres, l'un de leurs services écosystémiques les plus importants est leur capacité à séquestrer le carbone ©. Bien qu'elles offrent de multiples services écosystémiques, les forêts boréales mixtes en régénération ne sont souvent gérées que pour augmenter leur part de conifères en contrôlant leur concurrence. Les opérations forestières qui éliminent la végétation, quelle que soit leur nature, ont un impact sur les stocks de carbone du sol, des racines et de la surface. L'objectif de cette étude était de comparer l'effet à court terme (2 ans) de traitements de dégagement manuel d'intensités variables : dégagement en plein, dégagement par puits de lumière et dégagement par le bas, ainsi qu'un témoin non traité, sur les stocks de carbone dans le sol (« Soil organic carbon », SOC) et la biomasse vivante (stocks de carbone aériens et racinaires). Les peuplements dégagés en plein avaient deux fois plus de stocks de SOC que les autres peuplements, à une profondeur de 5 à 10 cm, alors que les stocks totaux de SOC (0 à 15 cm) étaient similaires entre les traitements. Le dégagement par le bas a permis de conserver les plus grandes tiges de peuplier dans les peuplements et de conserver suffisamment de biomasse vivante totale pour compenser la perte initiale due au dégagement. Bien que ces deux traitements soient considérés d'intensité sévère, les peuplements dégagés par le bas avaient plus de deux fois la quantité de biomasse vivante que les peuplements dégagés en plein. Les peuplements traités par puits de lumière, qui était le traitement le moins intense, avaient des stocks de SOC et une biomasse vivante similaires à ceux des témoins. Dans l'ensemble, les stocks totaux de carbone (SOC et biomasse vivante) n'ont pas changé entre les traitements, mais la répartition entre les différents réservoirs de carbone a changé, la biomasse vivante étant plus affectée par les traitements que le SOC. Le modèle du dégagement par le bas semble prometteur pour atténuer la perte de carbone pendant les opérations forestières tout en contrôlant les concurrents à croissance rapide.

2.2 Abstract

As boreal forests are among the biggest terrestrial carbon sinks, one of their most important ecosystem services is their ability to sequester carbon. Despite offering multiple ecosystem services, regenerating boreal forests are often only managed to increase their coniferous part by controlling their competition. Forest operations that remove vegetation, regardless of their nature, have an impact on soil, root, and aboveground C stocks. The aim of this study was to compare the short-term effect (2 years) of motor-manual release treatments of variable intensities: broadcast brushing (brushing), thinning from below (thinning) and crop-tree release (CTR) as well as an untreated control on carbon stocks in soil (SOC) and live biomass (aboveground and root C stocks). The stands treated by brushing had twice as much SOC stocks than in the other stands, at the 5- to 10 cm depth while total SOC stocks (0- to 15 cm) was similar between treatments. Thinning treatment kept the largest aspen stems in the stands and retained enough total live biomass to compensate for the initial loss. Despite being similar in intensity, stands treated with thinning had more than twice the amount of live biomass than stands treated by brushing. Stands treated by CTR, which was the least intense treatment, had similar SOC stocks and live biomass than the untreated control. Overall, total C stocks (SOC and live biomass) did not change between the stands but the distribution among the different C pools did, with the live biomass being more impacted by the treatments than the SOC. The design of the thinning treatment seemed promising to mitigate C loss during forest operations while still controlling fast-growing competitors.

2.3 Introduction

One of the boreal forest's greatest ecosystem services is its carbon sequestration capacity, as it is one of the largest terrestrial C sinks (Poeplau *et al.*, 2011) and as such, can play an important role in climate change mitigation efforts. Small scale environmental factors such as slope, soil moisture, soil type and vegetation are known to locally impact the size of soil organic carbon pool (SOC, Wiesmeier *et al.*, 2019). By changing vegetation composition and structure, forest management practices can have significant impacts on carbon sequestration rates and stocks (Mayer *et al.*, 2020; Ameray *et al.*, 2021). Mixedwood forests are well-known to offer multiple ecosystem services (Gamfeldt *et al.*, 2013, Ratcliffe *et al.*, 2017) but management efforts are usually put on their coniferous parts as they are favored by the timber industry. To increase growth and survival of planted conifer seedlings, vegetation control operations during the regeneration stage such as release or pre-commercial thinning are often necessary in mixedwood stands (Thiffault and Hébert, 2013; Tremblay *et al.*, 2013). However, forest operations, regardless of their nature, have an impact on soil, root, and aboveground C stocks (Nave *et al.*, 2010; Achat *et al.*, 2015; James and Harrison, 2016). Some operations, like afforestation, can improve C storage capacity but most lead to C stocks or sequestration decrease (Poeplau *et al.*, 2011; Wei *et al.*, 2014, Ola *et al.*, 2024).

By reducing stand density, release operations are expected to increase soil temperatures leading to an increase in decomposition rates and in a reduction of SOC stocks (Vesterdal *et al.*, 1995). However, thinning practices did not impact SOC stocks (Zhang *et al.*, 2018; Mayer *et al.*, 2020), except for the first 2 years where SOC stocks increased (+30%, Zhang *et al.*, 2018). It was presumed that the important organic matter input from release debris initiated a negative priming effect – defined as «an extra decomposition of organic C after addition of easily-decomposable organic substances to the soil» (Dalenberg and Jager, 1989) – that counteracted soil C losses from the increased decomposition (Zhang *et al.*, 2018; Mayer *et al.*, 2020). Release also reduces aboveground biomass proportionally to its intensity, which impacts C storage in aboveground tree biomass (Kim *et al.*, 2009) and in roots (Kim *et al.*, 2009; Asaye and Zewdie, 2013, Pang *et al.*, 2022).

Boreal mixed forest stands composed of spruce [black, i.e. *Picea mariana* (Mill.) BSP or white, i.e. *P. glauca* (Moench) Voss] and aspen (trembling, i.e. *Populus tremuloides* Michx. Or largetooth, i.e. *P. grandidentata* Michx.), are often released to promote spruce growth and reduce aspen competition (Lieffers and Beck, 1994), since the conifers are more prized by the forest industry. As aspen is a fast-growing species and an aggressive competitor compared to spruce, manual or chemical release operations must be done during the early stages of regeneration to increase spruce survival and growth (Prevost and Charette, 2017). However, a large amount of C is stored in aspen aboveground and root biomass, and the level of aspen retention during release could be an important factor to maintain the amounts of C stored in tree biomass at the ecosystem scale. In the soil, it was found that C stocks in aspen stands stayed relatively constant throughout their life and were not affected in the long term by anthropic disturbances (Alban and Perala, 1992), suggesting that maintaining aspens may stabilise SOC stocks (Laganière *et al.*, 2013; Laganière *et al.*, 2017).

To evaluate the impact of release operations on tree biomass (aboveground and roots) and SOC stocks and concentrations, three manual release operations of varying intensity were used in this study and compared to an untreated control. From the most to the least severe, the treatments were: (1) broadcast brushing (brushing), which removed all aspen stems, (2) thinning-from-below (thinning), removing all but the 20% largest diameter aspen stems; (3) crop tree release treatment (CTR), removing aspen stems 60-90 cm around all planted spruce, and (4) an untreated control. Different micro-environments (ME) were also delimited inside the treatments, depending on their slope, drainage and vegetation type. We predicted that SOC stocks would increase with release intensity, two years after application of the treatments. In contrast, we expected that release intensity would decrease aboveground and root biomass, except for the thinning from below treatment where the loss of root biomass and aboveground carbon would be mitigated by leaving the largest aspen stems.

2.4 Materials and Methods

2.4.1 Study site and experimental design

The study site was located in the balsam fir (*Abies balsamea* (L) Mill.) – yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton) bioclimatic domain (Gosselin *et al.*, 1998), in the Témiscamingue region of western Quebec, Canada (47°12'0"N, 79°22'0"W). It was composed of largetooth and trembling aspens, balsam fir, with red maple (*Acer rubrum* L.) and balsam fir regeneration before the site was harvested in 2013. The closest weather record location (Ville-Marie, 47°20'0"N, 79°26'0"W) reports an average annual total precipitation of 836 mm (656 of rain and 181 of snow), with a daily temperature of 3.1°C (climate 65normal 1981-2010, Environment and Natural Resources Canada, 2013). The soil was typically silty-clay and 0 to 50 cm thick with infrequent to common rocky outcrops that originated from glacial till sediments (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2021).

The site was harvested using careful logging around advanced growth (CLAAG; Larouche *et al.*, 2013) to protect advanced regeneration and minimize equipment traffic on the cutblock (MFFP, 2016b). The lack of pre-established conifer regeneration among the aspen suckers prompted practitioners to mechanically prepare the site in 2016 to allow for planting spruce seedlings. An excavator was used to scrape 2 m x 2 m plots (395 ± 43 microsites ha⁻¹) so that four black spruce seedlings could be planted in each plot in 2017. The site was motor-manually released in July 2019, as the use of chemical is prohibited in the province of Quebec since 2001, to free the spruce seedlings from competition (Thiffault and Roy, 2011).

We divided the research site into three 4-ha replicate blocks in June 2019, with each block being further divided into four 1-ha experimental units (EU). The three mechanical release treatments of various intensity and an untreated control were randomly allocated to each EU. The release treatments included (1) brushing treatment, which involved clearing all vegetation aside from any encountered softwood species, (2) thinning treatment, where all vegetation was removed, aside from any encountered softwood species and 20 % of the largest aspen stems, and (3) CTR treatment, which involved clearing all competing vegetation 60 to 90 cm around any

softwood species. For the thinning treatment, the diameter threshold (1.97 cm) beyond which aspen stems were kept was determined with an initial inventory done before the release treatments, in June 2019. In each EU, three 5.64-m-radius plots (100 m²) were randomly set up in July 2020 and used for aboveground biomass inventory. Two of these plots were also used for soil sampling in August 2020. We noticed a distinctive difference between the upper slope, where the soil was well drained and dominated by trees while the lower slope was poorly drained, with a higher clay content and dominated by grasses. Consequently, each EU was sub-divided into 3 micro-environments (ME): High (upper slope), Low (lower slope) and Middle (intermediate between High and Low).

2.4.2 Soil carbon concentration and stock

Soil sampling was done at the end of the summer 2020 growing season (i.e., 14 months after release), at two of the 100-m² plots and for each ME, totalling 6 sampling plots in each EU. Fresh and decomposed litter was removed from the mineral soil surface before a soil core was collected using a steel cylinder (5.08 cm deep by 5.08 cm diameter, 90.95 cm³). Only the 15 first cm of the mineral soil were sampled as it was considered that most of the carbon concentration changes occurred in the first few cm due to the young age of the stands (Chomel *et al.*, 2014). The samples were separated by depth (i.e., 0-5, 5-10 and 10-15 cm). It was not always possible to sample down to 15 cm depth or to use the steel cylinder due to the high rock content in the soil. In this case, a copper tube (7.6 cm deep by 1.9 cm diameter, 21.66 cm³) was used horizontally at the center of each depth segment (i.e., 2.5, 7.5 and 12.5 cm depth). In total, 176 samples were collected and analyzed.

Soil samples were oven-dried at 60°C and sieved at 2 mm to determine stone content. Bulk density was calculated as the mass of previously dried and sieved soil divided by its volume after correcting for the presence of coarse fragments (> 2 mm). The correction was done by weighting the fragments separated by the sieve and calculating their volume with a given particle density of 2.65 g cm⁻³. SOC concentration (g kg⁻¹) was determined using an elemental analyzer (LECO CNS 2000). SOC stock (Mg C ha⁻¹) was calculated for each depth with its concentration and the samples' bulk

density. Total C stocks were also calculated for a depth of 15 cm, by totalling the values of each depth.

2.4.3 Root biomass and C stocks

In August 2020 (i.e, 14 months post-release) a 15 cm x 15 cm plastic square was used to sample soil at 15 cm depth to extract all roots. When rock content in the soil prevented sampling at 15 cm, soil depth was measured at each corner of the pit to calculate sample real volume. Roots were manually extracted by hand, oven-dried at 60°C and weighted every 24h until constant. Root mass density (RMD, g cm⁻³) was calculated by dividing the mass of dried roots by the volume of the soil sample; root biomass (W_{root} , Mg ha⁻¹) was calculated as follow:

$$W_{root} = RMD \times depth \times 100 \quad (\text{eq. 2.1})$$

Where depth is the depth of the sample.

It was assumed that 50% of dry organic matter was carbon (Lieth, 1975) and so root C stocks (Mg C ha⁻¹) were calculated as half the amount of root biomass (W_{root}).

2.4.4 Aboveground biomass and C stocks

We developed allometric equations to estimate aboveground biomass using ground-collar diameter (GCD) since trees were too small to use diameter at breast height (DBH). All woody species were considered, be they commercial or non-commercial (Table 5).

Table 5
Commercial and non-commercial woody species found on site in 2020, two years after the release treatments (control, CTR, thinning or brushing) and used for the aboveground biomass calculation.

	Commercial species (%)					Non commercial species (%)					
	Hardwood			Softwood		Hardwood					Other
	<i>Betula</i> spp	<i>Populus</i> spp	<i>Acer</i> <i>rubrum</i>	<i>Picea</i> spp	<i>Abies</i> <i>balsamea</i>	<i>Alnus</i> spp	<i>Acer</i> <i>spicatum</i>	<i>Corylus</i> <i>cornuta</i>	<i>Prunus</i> spp	<i>Salix</i> spp	
Control	6.3	14.0	21.8	1.8	5.1	21.1	0.2	2.7	13.1	12.8	1.1
CTR	6.5	15.6	17.9	3.0	7.0	15.6	2.7	4.7	10.3	14.1	2.9
Thinning	14.3	13.5	26.2	1.8	5.9	7.3	5.3	3.6	12.2	8.5	1.3
Brushing	7.6	21.5	20.3	3.2	10.1	15.7	4.0	0.5	9.3	6.8	1.0

Note: White (*Betula papyrifera* Marsh.) and yellow birch were grouped into the same category (*Betula* spp). White and black spruce were grouped into *Picea* spp, and trembling aspen and largetooth aspen were grouped into *Populus* spp. For the non-commercial species, we grouped all alder species, fruit trees and willow species into *Alnus* spp, *Prunus* spp and *Salix* spp respectively. Species present in negligible percentage (< 1%) were grouped in the column Other. It included *Amelanchier* spp (0.88%), white pine (*Pinus strobus* L., 0.63%) and tamarack (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch, 0.04%). Mountain maple: *Acer spicatum* Lamb. And beaked hazelnut: *Corylus cornuta* Marsh.

To develop species allometric equations, 10 individuals over the same range of sizes found in our sites were collected outside of the Eus, for each species. Leaves and woody components (stem and branches) were separated, oven-dried to constant weight at 60°C and used to develop allometric equations to predict biomass from GCD. According to these equations, the relationship between GCD and biomass of leaves or woody components (i.e. stem and branches) was a log-log linear function, and data were fitted to the following equation:

$$\log(W) = a + b \times \log(GCD) \quad (\text{eq. 2.2})$$

Where W is the biomass (g of dry mass per stem) and a and b are specific parameters for each species and biomass pools (i.e., leaves and woody components) estimated from the model (Annexe C). It was assumed that 50% of dry organic matter was carbon (Lieth, 1975). Total aboveground carbon per ha and for all species (C_{AG} , Mg C ha⁻¹) was obtained as followed:

$$C_{AG} = (W_{leaves} + W_{wood}) \times 1e^{-4} \quad (\text{eq. 2.3})$$

Where W_{leaves} and W_{wood} are the leaves and woody components respectively of the concerned species. Belowground carbon was calculated by summing SOC and root C stocks, C stock in live biomass was calculated by summing aboveground and root C stocks and total carbon was the sum of all C stocks.

2.4.5 Statistical analysis

Mean values (SOC concentration and stock, root C stocks) were compared among treatments and ME with linear mixed models (LMM) using the *lmer* function of the *lme4* package (Bates *et al.*, 2014) of R (Version 4.0.4, R core Team 2021) and a significance level of $p < 0.05$. Aboveground biomass C stocks were compared between treatments. Site replicates (Blocks) were treated as a random effect. When needed, a fourth root transformation was applied on the mean values to meet normality and homoscedasticity assumptions. Tukey's multiple comparison tests were done when the ANOVA showed significant differences between at least two treatments or ME (differences were noted as $a > b > c > d$). Analyses of SOC stocks and concentrations were done independently for each depth (0-5, 5-10 and 10-15 cm) to avoid interdependence between the layers, and for the total depth (0-15 cm).

2.5 Results

2.5.1 Soil carbon concentrations and stocks

Two years after release, SOC concentrations in the 0-5 cm horizon were higher in the brushing treatment ($19.4 \pm 4.4 \text{ g kg}^{-1}$), compared to the other three treatments ($9.4 \pm 2.7 \text{ g kg}^{-1}$ on average, $P < 0.05$, Fig. 7, Table 6), but not between Mes ($P = 0.5$). The 5-10 and 10-15 cm soil horizons had similar C concentrations between treatments or ME (Annexe D). The overall SOC concentration decreased with soil depth regardless of the release operation. There was approximately twice as much SOC in the 0-5 cm layer ($11.9 \pm 1.7 \text{ g kg}^{-1}$) than in the 5-10 and 10-15 cm layers ($5.7 \pm 1 \text{ g kg}^{-1}$ on average, $P < 0.05$, Annexe E).

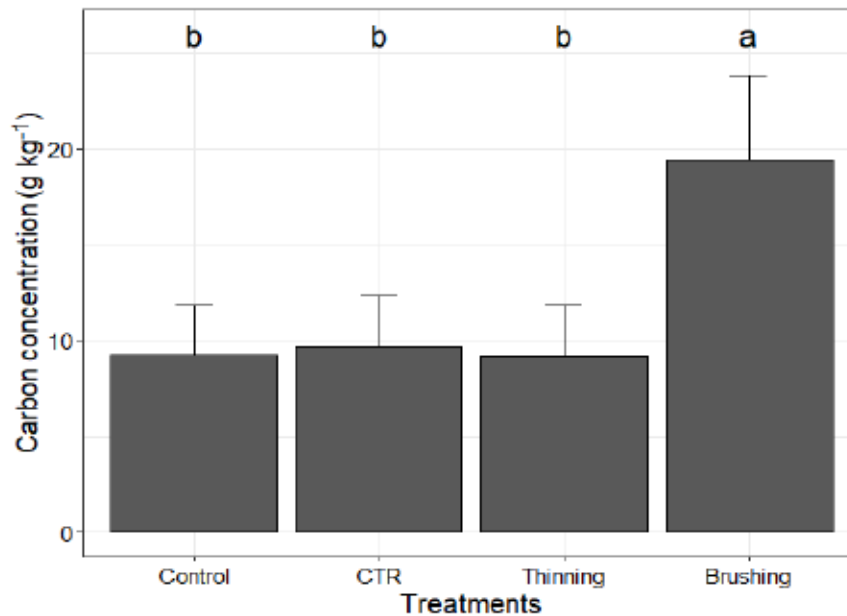


Figure 7

Mean soil organic C (SOC) concentration at 0-5 cm depth after two years for each release treatment: control, crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing). Vertical bars represent the standard error of the mean. Different letters above vertical bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) according to Tukey's multiple comparisons test.

Soil organic C stocks were similar between treatments and Mes in the 0-5 and 10-15 cm soil horizons (Table 6, Annexe F). At 5-10 cm, the brushing treatment had a different effect on SOC in the High ME ($26.5 \pm 8.4 \text{ Mg C ha}^{-1}$) compared to the control and thinning treatment in the Low ME ($8.9 \pm 1.5 \text{ Mg C ha}^{-1}$ on average, $P = 0.03$, Fig. 8, Table 6). The other SOC stocks values were intermediate regardless of treatment and ME (Fig. 8, Table 6). Total SOC stock (all soil layers combined) was similar among the treatments or MEs.

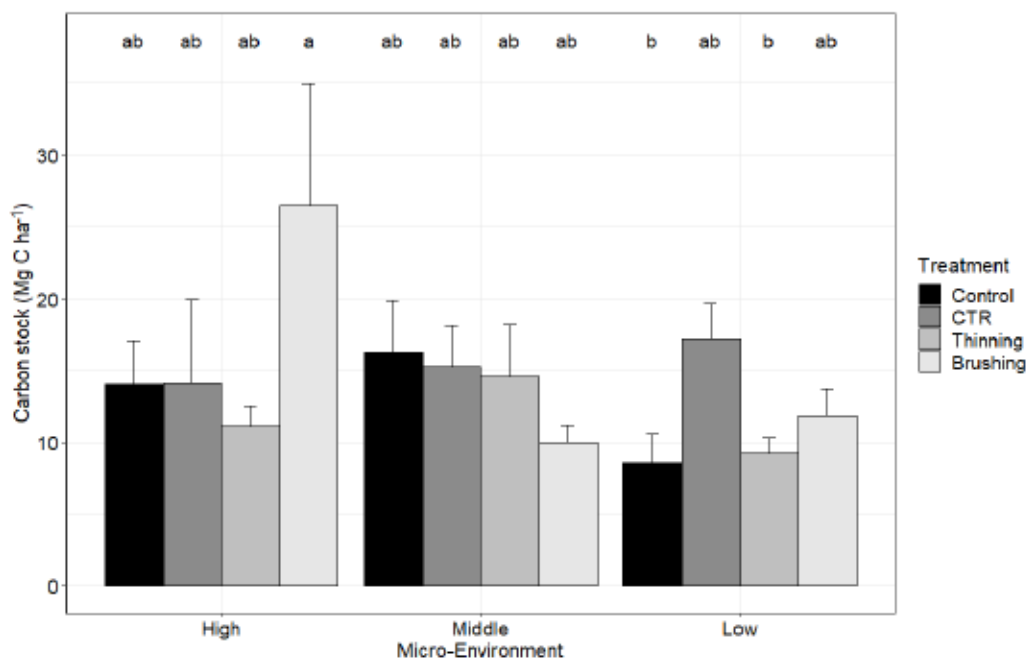


Figure 8

Mean SOC stock at 5 to 10 cm depth, after two years for each release treatment (control, crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing) for each ME: High, Middle and Low. Different letters above vertical bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) according to Tukey's multiple comparisons test.

Mean C:N ratios were the same for each treatment and ME in the 0-5 and 10-15 cm layers, while they differed in 5-10 cm horizon according to the ME ($P = 0.02$, Table 6); C:N ratios were higher in the High ME (22.1 ± 1.5) compared to the Low ME (18.7 ± 0.7 , $P = 0.006$, Fig. 9), while the C:N ratio in the middle ME was intermediate but not different from the other two Mes (21 ± 1 , Fig 9).

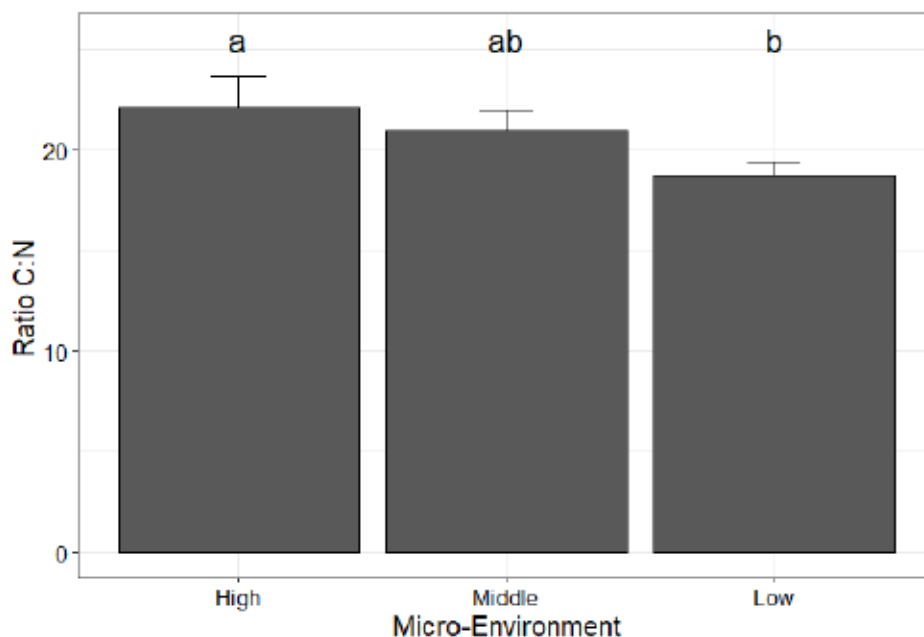


Figure 9

Mean ratio C:N, at 5 to 10 cm depth, after two years for each ME: High, Middle and Low. Vertical bars represent the standard error of the mean. Different letters above vertical bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) according to Tukey's multiple comparisons test.

Table 6

Analyses of variance and associated probabilities ($Pr(>F)$) for the main and interacting effect of release treatments and micro-environments on SOC concentration and stocks, as well as the C:N ratio, for each depth.

Parameter	Explanatory variables					
	Treatment		Micro-Environment (ME)		Treatment*ME	
	Df	Pr(>F)	Df	Pr(>F)	Df	Pr(>F)
Concentration						
<i>0-5 cm</i>	3	0.049	2	0.5	6	0.086
<i>5-10 cm</i>	3	0.11	2	0.12	6	0.22
<i>10-15 cm</i>	3	0.44	2	0.93	6	0.57
Stocks						
<i>0-5 cm</i>	3	0.57	2	0.49	6	0.74
<i>5-10 cm</i>	3	0.1	2	0.15	6	0.03
<i>10-15 cm</i>	3	0.87	2	0.99	6	0.36
<i>Total depth</i>	3	0.78	2	0.83	6	0.6

C/N ratio						
<i>0-5 cm</i>	3	0.74	2	0.55	6	0.76
<i>5-10 cm</i>	3	0.43	2	0.023	6	0.22
<i>10-15 cm</i>	3	0.2	2	0.87	6	0.69
<i>Total depth</i>	3	0.63	2	0.15	6	0.41

Note: Significant differences between at least two treatments, ME or their interaction ($Pr(>F) < 0.05$) are indicated in bold. Df = degrees of freedom.

2.5.2 Aboveground biomass and root C stocks

Mean root C stock was greater in the High ME ($3.4 \pm 0.8 \text{ Mg C ha}^{-1}$) than in the Middle and Low Mes ($1.9 \pm 0.4 \text{ Mg C ha}^{-1}$ on average, $P = 0.01$, Annexe G, Table 7). In the High ME, root C stock was the highest in the control and thinning treatment ($5.1 \pm 1.7 \text{ Mg C ha}^{-1}$, on average), more than four times the C stock found in the brushing treatment ($1.2 \pm 0.2 \text{ Mg C ha}^{-1}$, $p < 0.01$, Fig. 10), while it was intermediate in the CTR treatment ($2.6 \pm 0.9 \text{ Mg C ha}^{-1}$, Fig. 10). Root C stock was similar among treatments for Low and Middle Mes.

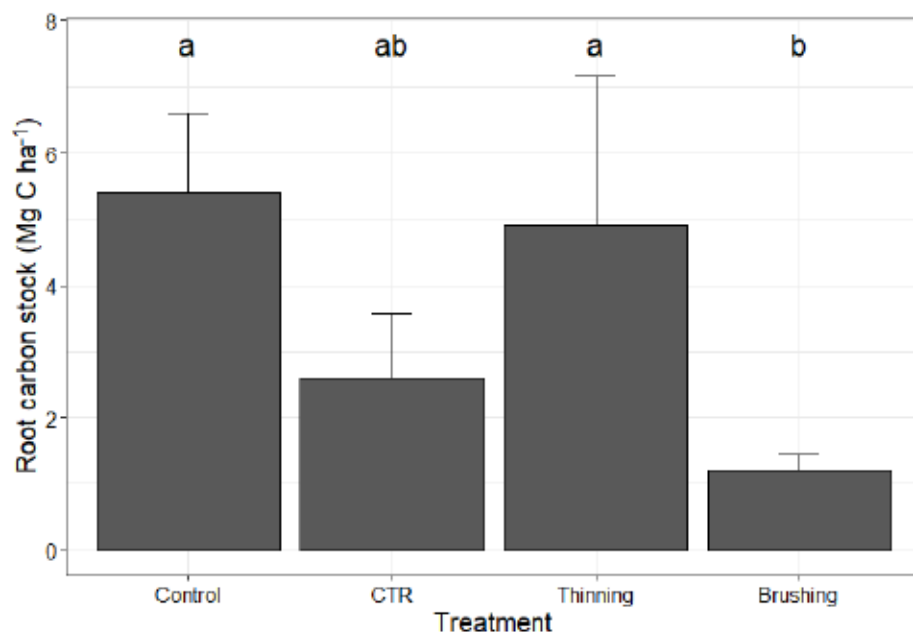


Figure 10

Mean root C stock in the ME High, on a 15 cm depth, after two years for each treatment: control, crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing). Vertical bars represent the standard error of the mean. Different letters above vertical bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) according to Tukey's multiple comparisons test.

Total aboveground C stock was the highest in the control ($1.8 \pm 0.3 \text{ Mg C ha}^{-1}$), lowest in the thinning and brushing treatments ($0.8 \pm 0.2 \text{ Mg C ha}^{-1}$ on average, $P < 0.001$) and intermediate in the CTR treatment ($1.3 \pm 0.3 \text{ Mg C ha}^{-1}$, Fig. 11, Table 7).

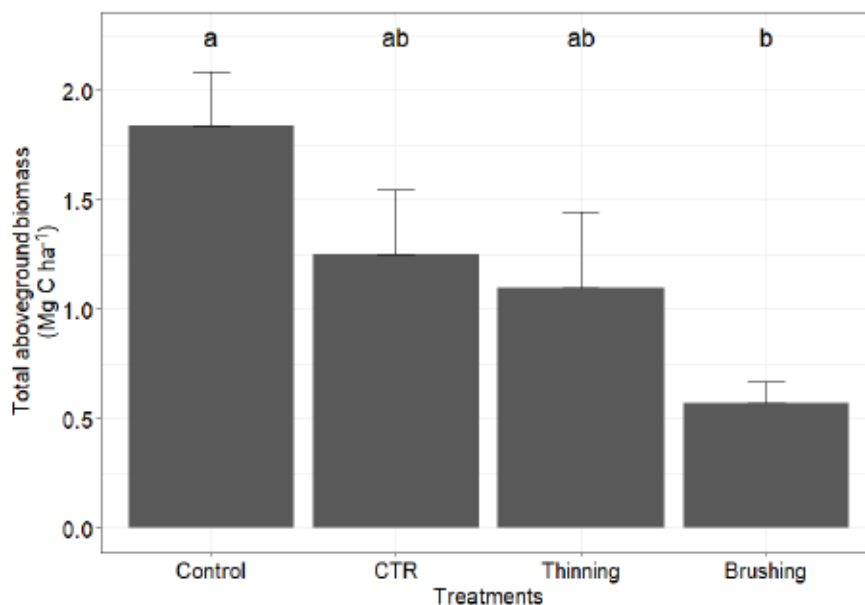


Figure 11
Mean aboveground C stock, after two years for each release treatment: control, crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing). Vertical bars represent the standard error of the mean. Different letters above vertical bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) according to Tukey's multiple comparisons test.

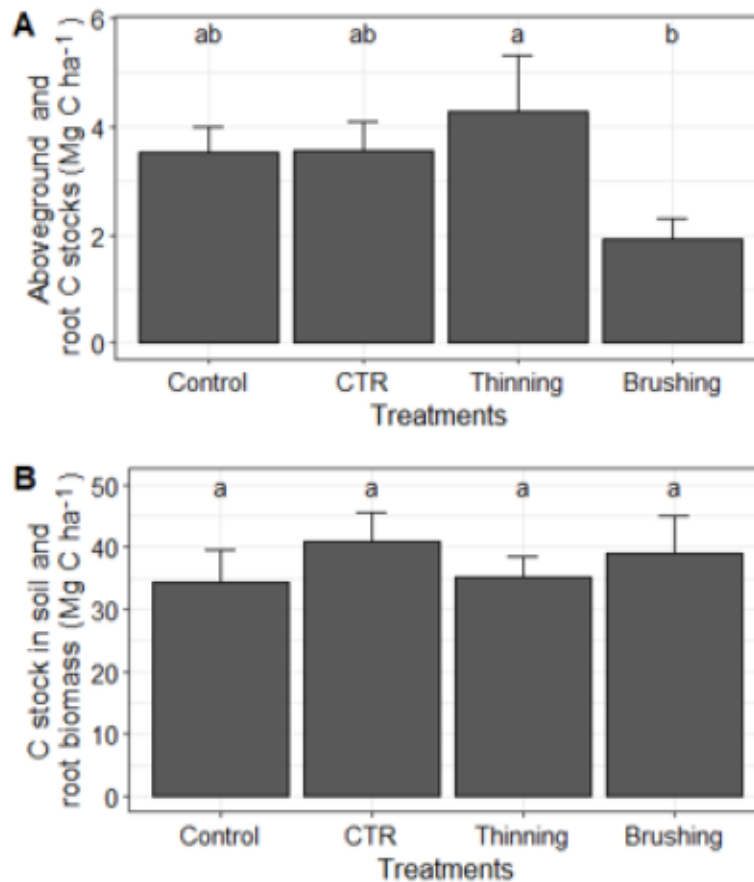
Table 7
Analyses of variance and associated probabilities ($Pr(>F)$) for the main and interacting effect of release treatment and micro-environment on carbon stocks in root biomass, as well as the effect of release treatment on carbon stocks in aboveground biomass

Response variables	Df	F-statistic	Pr(>F)
Root biomass			
<i>Treatment</i>	3	2.05	0.14
<i>Micro-environment</i>	2	5.71	0.012
<i>Treatment*ME</i>	6	2.02	0.12
Aboveground biomass			
<i>Treatment</i>	3	7.23	< 0.01

Note: Significant differences between at least two treatments, ME or their interaction ($Pr(>F) < 0.05$) are indicated in bold. Df = degrees of freedom.

2.5.3 Total Carbon

When grouping root and aboveground C stocks, the thinning treatment accumulated more C ($4.3 \pm 1 \text{ Mg C ha}^{-1}$) than the brushing treatment ($2 \pm 0.4 \text{ Mg C ha}^{-1}$, $P = 0.04$, Fig. 12A) while the control and CTR treatment were intermediate ($3.5 \pm 0.5 \text{ Mg C ha}^{-1}$, Fig. 12A). However, for the total belowground C (SOC and root C), C stocks were similar across treatments ($37.4 \pm 4.8 \text{ Mg C ha}^{-1}$ on average, $P > 0.05$, Fig. 12B). Total C stocks (SOC, roots and aboveground C) were also similar between treatments ($38.4 \pm 2.8 \text{ Mg C ha}^{-1}$ on average, Fig. 12C).



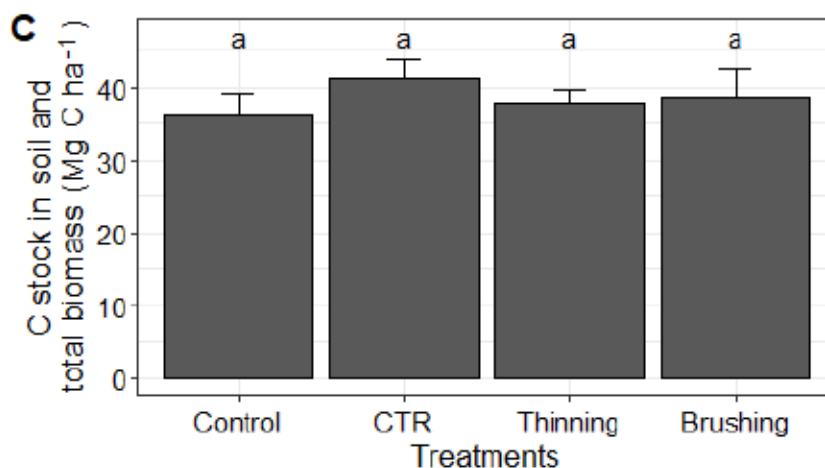


Figure 12

Mean C stocks in (A) the live biomass (aboveground and roots), (B) belowground pools (soil and roots) and (C) all pools (soil, aboveground and root biomass) after two years for each treatment: control, crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing). Vertical bars represent the standard error of the mean. Different letters above vertical bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) according to Tukey's multiple comparisons test.

2.6 Discussion

Two years after release, total C stocks (in trees [aboveground and root biomass] and soil) were similar between the control and the treated stands (Fig. 12A). However, C distribution among pools differed between treatments (Annexe H), markedly more for the aboveground and root biomass pools that were the most impacted by release. The overall unchanging stock of carbon can be explained by different mechanisms depending on the treatment. Stands treated by broadcast brushing lost their aboveground biomass, opening the vegetation cover and increasing soil temperature (up to 16%, Ryu *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2018). With a higher soil temperature, microbial activity likely increased (Pang *et al.*, 2013) and so decomposition of thinning debris and dead roots as well. However, the debris from brushing release significantly increased the input of organic matter, initiating negative priming effect and counteracting soil C losses (Zhang *et al.*, 2018; Mayer *et al.*, 2020). Priming effect seemed to be stronger than organic matter decomposition which may explain the

increased soil organic carbon stocks in our study. We expect this increase to be temporary as there was no difference between SOC stocks in treated and untreated stands after two years in other studies (Zhang *et al.*, 2018). In the overall C stock, the higher SOC stock compensated the decrease of C stocks in the aboveground biomass as well as regrowing vegetation which also stored carbon. In contrast, stands treated by CTR or thinning (i.e., that retained a large proportion of their biomass) or those that were untreated maintained their living carbon stock, but did not see their soil carbon stock increase. These results support several other studies on short- and potential long-term effect of release and thinning on stand C stocks and distribution among the different pools (Alban and Perala, 1992; McHenry *et al.*, 2006; Strukelj *et al.*, 2015; Schaedel *et al.*, 2017, Ameray *et al.*, 2021).

2.6.1 Soil organic carbon

The stands treated by broadcast brushing had twice the concentration of SOC in the shallow soil layer (0-5 cm), compared to the other treatments and the control. As all stems were cut in this treatment, the subsequent root decay as well as larger amounts of thinning residues increased SOC concentrations and stocks (Hwang and Son, 2006; Ayase and Zewdie, 2013). In contrast, the thinning treatment that kept the largest aspen stems alive probably allowed the interconnected root network (DesRochers and Lieffers, 2001b) to stay alive, reducing root decay and most likely explaining why SOC concentration and stocks were similar between the untreated control and this treatment (DesRochers and Lieffers, 2001b). In addition, keeping the largest trees on site might also have buffered microenvironmental changes, especially for light incidence. We also previously showed (Darquié *et al.*, 2024) that incident light in the thinning treatment was similar to the control. By limiting changes in light intensity and soil temperature, organic matter decomposition was probably slower than in the brushing treatment. This most likely resulted in less C inputs into the soil in the thinning treatment than in the brushing one.

Several studies found that C:N ratios increased in thinned compared to unthinned stands, resulting from either slower mineralization in the thinned stands or from higher C inputs, and indicating a decrease in soil organic matter quality (Boerner *et al.*, 2006;

Giai and Boerner, 2007; Bolat, 2014). In our study, however, thinning treatments did not affect C:N ratios whereas the Mes did. We noticed that the high ME had more larger trees than the other Mes, which could explain the greater C inputs in this ME resulting from thinning and the subsequent increase in C:N ratios. In addition, soil type in the low ME was more fine-textured than in the high ME, which was found to lower the C:N ratio (Callesen *et al.*, 2007).

2.6.2 Live biomass

We expected the higher effect of release in the High ME compared to the Middle and Low, as the tree density was higher. As no tree nor understorey vegetation was cut in the control, we had also expected to find a greater root biomass in this treatment (Smith *et al.*, 2005) and least root biomass in the brushing treatment. Several studies already showed that heavy thinning (starting from 50% tree density removal) led to a decrease in root biomass and consequently root C stocks in the short term (Santantano and Santantano, 1987; Smith *et al.*, 2005; Tüfekçioğlu *et al.*, 2005; Asaye and Zewdie, 2013). It is interesting to note that despite being a heavy release treatment (80% tree density removal), the thinning treatment had similar C root stock than in the control treatment, and five times the C stock found in the brushing treatment. It is known that cutting too much aspen or retaining only the smallest stems is detrimental to the root network and leads to gradual root death (DesRochers and Lieffers, 2001a). These results show that most of the root system was maintained by the 20% retained aspen trees. On the opposite, the brushing and CTR treatments had the most SOC but the least root biomass likely reflecting that C transferred from the dead root biomass into the soil.

Two years after treatments were applied, aboveground biomass in the control was unsurprisingly the highest and was similar to the biomass in the CTR treatment while the thinning and brushing treatments, that removed the most trees, had the lowest aboveground biomass. Harvesting forests containing aspen stems induce re-suckering, aspen's main regeneration strategy (Frey *et al.* 2003). As a result, lots of small aspens were found in the stands treated by broadcast brushing as soon as 2 years after release. In contrast, the thinning treatment limited re-suckering, since

leaving the largest stems allowed apical dominance to continue acting as a root suckering suppressor (Darquié *et al.*, 2024). Accordingly, very few suckers appeared in the CTR and control treatments that removed little or no aspen stems during release. Having lots of small aspens or few larger stems was the same in terms of biomass recovery in the short term. However, both keeping the largest aspen stems in the thinning treatment and re-suckering in the brushing treatment were not sufficient to mitigate the initial loss of biomass in the short-term. This loss of biomass was expected in the brushing treatment, despite the high regeneration rate, as similar results were found in other studies (Eriksson, 2006; Campbell *et al.*, 2009; Hu *et al.*, 2020), but not for the thinning treatment. Interestingly, combining both live biomass pools showed very different results than if we had only considered root or aboveground biomass. The total live biomass was more than twice as high in the thinning treatment compared to the brushing treatment. Therefore, while aboveground biomass was similar between both treatments, the loss of root biomass in the brushing treatment significantly lowered the total live biomass.

Despite C stocks differences between our release treatments not being significant in the short term, long-term studies and predictions showed the importance of the stand structure left after thinning (i.e., remaining basal area per hectare and density; Hoover and Stout, 2006; Briceño-Elizondo *et al.*, 2006; Garcia-Gonzalo *et al.*, 2007). Thinning from below is known to increase long term C sequestration and stocks, mainly in the live biomass (McHenry *et al.*, 2006; Schaedel *et al.*, 2017; Ameray *et al.*, 2021) because it leaves the largest trees on site. In contrast, treatments such as our broadcast-brushing release removed all vegetation which led to a very small initial stocking and a smaller basal area than the thinning treatment two years later (Darquié *et al.*, 2024). In this case, C stocks in the biomass were greatly reduced and may stay smaller than C stocks found in the thinning treatment or in the control in the long term (Hoover and Stout, 2006; Bravo-Oviedo *et al.*, 2015; D'Amore *et al.*, 2015). It is also interesting to note that we found the same quantity of live biomass in the CTR than in the thinning treatment, despite being a less intensive treatment, two years later. It showed that increasing thinning intensity does not necessarily lead to a decrease in C

stocks in the live biomass. However, it had been showed that untreated controls would always have higher aboveground C stocks than thinned stands, even in the long term (up to 100 years, D'Amore *et al.*, 2015). This suggests that thinning operations of any intensity will reduce C stocks. Our results do not exactly concur, since the thinning and CTR treatments had similar quantities of C stored in the live biomass as the control. This could be explained by the fact that we thinned our stands while they were still young (5 years old), and their initial stocking was small enough that the loss of C stock in live biomass was less important than in other studies.

By retaining a portion of live biomass during motor-manual release, we managed to mitigate C losses in this pool. C stocks returned at their initial level two years after thinning. This opens possibilities for managers to use vegetation control operations to re-establish the spruce component of stands without compromising C stocks and stability.

2.7 Conclusion

The effect of thinning operations – regardless of the intensity – on soil carbon stocks and concentrations were limited in the short-term. The carbon pool that was the most influenced by thinning was the live biomass (aboveground and roots). The stands treated by brushing, which was the most intensive treatment, were the only ones showing a higher SOC stock but also had the lowest quantity of C in the aboveground and root biomass. By keeping the largest aspen stems, the thinning treatment likely avoided gradual root decay which in turn kept live biomass stocks high. In the context of climate change, finding a thinning treatment able to increase C storage in live biomass of regenerating stands as early as two years post-release has the potential to help mitigate C loss. Further research may determine if this thinning method could limit C loss in the long term.

2.8 Acknowledgements

This project was funded by the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (now the Ministère des Ressources naturelles et des Forêts du Québec, project #142332153-2017-D), West Fraser Timber Co. Ltd. And the Natural Sciences

and Engineering Research Council through a CRD grant (#RDCPJ522016-17) to A. DesRochers.

3. SHORT-TERM EFFECTS OF VEGETATION CONTROL ON SNOWSHOE HARE HABITAT QUALITY AND USE IN REGENERATING MIXEDWOOD STANDS

Ce chapitre sera soumis à la revue *The Journal of Wildlife Management*

Léa Darquié^{1*}, Gabriel Pigeon², Louis Imbeau², Annie DesRochers¹

¹ Institut de Recherche sur les Forêts - Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 341 Principale Nord, Amos, QC J9T 2L8, Canada

² Institut de Recherche sur les Forêts - Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 Boulevard de l'Université, Rouyn-Noranda, QC J9X 5E4, Canada

* Corresponding author at : Institut de Recherche sur les Forêts - Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 341 Principale Nord, Amos, QC J9T 2L8, Canada

Email address: lea.darquie@uqat.ca (L. Darquié).

3.1 Résumé

Les traitements d'éducation tels que le dégagement manuel ou l'éclaircie pré-commerciale sont couramment utilisés dans les forêts mixtes, où la régénération des conifères est limitée par la compétition des feuillus. En retirant la végétation feuillue, les opérations d'éclaircie réduisent la couverture protectrice disponible pour le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus* Erxleben, « lièvre »), diminuant ainsi la qualité de l'habitat pour cette espèce clé. Cette étude vise à déterminer l'impact à court terme du dégagement manuel sur la qualité de l'habitat et l'utilisation par le lièvre, car les effets de cette opération sur l'habitat faunique sont rarement étudiés, alors qu'il s'agit d'un service écosystémique très important fourni par ce type de forêt. Nous avons comparé trois scénarios de dégagement manuel d'intensité variable : par puits de lumière, par le bas et en plein, ainsi qu'un témoin non traité. Des paramètres d'habitat tels que la couverture végétale, la disponibilité de nourriture, le broutage et la surface terrière totale ont été mesurés pour expliquer l'abondance des crottes de lièvre. L'analyse d'inférence multi-modèles a montré que la couverture verticale était le paramètre d'habitat le plus important influençant l'abondance des lièvres en fonction de la disponibilité de nourriture, et que l'abondance des crottes était la plus élevée dans le témoin et le traitement par puits de lumière. L'utilisation de l'habitat était aussi faible dans les peuplements traités par le bas que dans ceux traités en plein, malgré une couverture verticale plus élevée. Bien que les peuplements libérés par puits de lumière et les témoins aient montré une abondance de crottes plus élevée, ils indiquaient toujours une densité de lièvres inférieure à celle généralement observée. Le broutage était également faible dans tous les traitements et dans le témoin. Comme les traitements de dégagement ont été appliqués cinq ans après la récolte, nous avons supposé que le stade de régénération des peuplements était trop précoce pour fournir une protection adéquate aux lièvres, même dans les peuplements témoins. En fin de compte, les traitements de dégagement manuel ont eu un effet marginal sur la qualité de l'habitat du lièvre d'Amérique.

3.2 Abstract

Tending operations such as motor-manual release or precommercial thinning are commonly used in mixedwood forests, where coniferous regeneration is limited by hardwood competition. By removing hardwood vegetation, thinning operations decrease available protective cover for snowshoe hare (*Lepus americanus* Erxleben), and thus decrease habitat quality for this keystone species. This study aims to determine short-term impact of motor-manual release on habitat quality and use by snowshoe hare, as the effect this operation on wildlife habitat is rarely studied. We compared three motor-manual release scenarios of increasing intensity: crop tree release ("CTR"), thinning from below ("thinning") and broadcast brushing release ("brushing") and as well as an untreated control. Habitat parameters such as vegetation cover, food availability, browsing and total basal area were measured to explain the abundance of snowshoe hare pellets. Multimodel inference analysis showed that vertical cover was the most important habitat parameter influencing snowshoe hare abundance along food availability, and that pellet abundance was the highest in the control and the CTR treatment. Habitat use was as low in the stands treated with thinning than with the brushing treatment, despite having a higher vertical cover. Although stands released by CTR and controls showed higher abundance of pellets, they still indicated lower snowshoe hare densities than typically observed. Browse was also low across all treatments and in the control. As the release treatments were applied five years post-harvest, we hypothesized that stand regeneration stages were too early to provide adequate hare protection, even in control stands. Ultimately, manual release treatments had a marginal effect on snowshoe hare habitat quality.

3.3 Introduction

Forests are often subjected to natural disturbances, such as storms, fire or pest outbreaks, influencing their structure and dynamics (Attiwill, 1994). These disturbances are likely to increase in intensity and frequency due to climate change, which may compromise the services these ecosystems can provide (Boyd *et al.*, 2013), such as wood production or carbon sequestration. Increasing biodiversity in forests is seen as a viable solution as it also increases resistance and resilience against disturbances (Jactel *et al.*, 2005; 2017). Consequently, forest management needs to adapt to allow for a more diversified tree composition rather than the traditional softwood-focused management (Knoke *et al.*, 2008). Stands composed of black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP.) and trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) are commonly found but tend to revert to hardwood dominated stands after harvesting due to the high competitiveness of vegetatively regenerated aspen. Motor-manual release (MR) and precommercial thinning (PCT) are tending operations aiming to control competing vegetation and promote growth of black spruce (Tremblay *et al.*, 2013; Thiffault and Hébert, 2013). Without tending operations, survival and growth of planted spruce seedlings are threatened in these stands (Wang *et al.*, 2000).

However, young mixedwood stands are an important habitat for several wildlife species of importance, such as moose (*Alces alces*) and snowshoe hare (*Lepus americanus* Erxleben), and MR and PCT may affect habitat quality for these species. Snowshoe hare, in particular, is a key species that plays a major role in many food webs of the boreal biome – mixedwood forests included – as a prey to most predators and often the only prey species available in winter (Krebs *et al.*, 2018). As such, their abundance is linked to the density of predators such as Canada lynx (*Lynx canadensis* Kerr), coyotes (*Canis latrans* lestes) or great horned owl (*Bubo virginianus* Gmelin) (Keith *et al.*, 1993; Etcheverry *et al.*, 2005). Due to predation threat, snowshoe hare winter habitat is typically characterized by 1) dense shrub cover, also called lateral cover (Bois *et al.*, 2012; Simard *et al.*, 2018), 2) high tree density (Ewacha *et al.*, 2014), and 3) closed canopy (Thomas *et al.*, 2019). These three habitat parameters provide both protection – from terrestrial and aerial predators – and food (Wolff 1980; Litvaitis *et al.* 1985; Bois *et al.*, 2012; Gigliotti *et al.*, 2018; Simard *et al.*, 2018). Winter diet is

mainly composed of small diameter hardwood twigs (< 3 mm) that are more nutritious than larger ones (Wolff, 1980), with a preference for *Betula spp* and *Salix spp* (Smith *et al.*, 1988). Softwood species, such as black spruce or balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) are less desired food sources (Newbury and Simon, 2005) but could be browsed if nothing else is available (Smith *et al.*, 1988). As a result, snowshoe hare is more likely to be found in dense, multi-storied and with a mixture of softwood and hardwood species (Litvaitis *et al.*, 1985; Berg *et al.*, 2012; Holbrook *et al.*, 2017).

Harvest and tending operations in softwood-dominated forests have been shown to decrease snowshoe hare habitat quality in the short-term, along an intensity gradient (Darveau *et al.*, 1998; Ferron *et al.*, 1998b; Potvin *et al.*, 1999; Thornton *et al.*, 2012). Clear-cut stands do not become suitable for snowshoe hare again before 10-15 years at the earliest (Bellefeuille *et al.*, 2001; Potvin *et al.*, 2005), even when advanced regeneration is protected (Ferron *et al.*, 1998b). PCT was also found to reduce snowshoe hare habitat quality (Homyack, 2003; Griffin and Mills, 2007; Homyack *et al.*, 2007), forcing snowshoe hare to avoid thinned stands in favor of denser adjacent stands (Ausband and Baty, 2005; Griffin and Mills, 2007; Abele *et al.*, 2013). MR's effects on habitat quality are less known, but Bellefeuille *et al.* (2001) found no difference in site occupancy of snowshoe hare in between treated and untreated stands, likely because protective cover was still inadequate even in untreated stands as they were still at the seedling stage after 7 to 9 years in the boreal biome.

In this study, we compared the short-term effects of three MR treatments of different intensities and an untreated control on snowshoe hare habitat quality and use, in spruce-aspen mixedwood stands. Winter habitat parameters (vertical cover, lateral cover, total basal area and food availability) were used to determine habitat quality and snowshoe hare pellets count helped us determine habitat use. The most severe treatment, broadcast brushing release ("brushing", all aspen stems were cut) was expected to have the lowest habitat quality and use as all protection cover was removed. Thinning from below ("thinning", only 20% of the largest diameter stems were retained on site) kept the bigger trees so we expected this treatment to have a greater habitat quality and use than the brushing treatment despite also being of high

intensity. Finally, crop tree release (CTR, removal of aspen stems 60 to 90 cm around spruce stems) and the untreated control were expected to provide the highest habitat quality and use by snowshoe hare as these stands were the least disturbed.

3.4 Materials and Methods

3.4.1 Study area

The study was conducted in the Abitibi-Témiscamingue region, Western Quebec, Canada (47°12'0"N, 79°22'0"W), in the balsam fir – yellow birch bioclimatic domain (Saucier *et al.*, 2009). Before harvest, the site was dominated by aspens (trembling aspen and largetooth aspen (*P. grandidentata* Michx.) and balsam fir, with an understory of balsam fir and red maple (*Acer rubrum* L.) advanced regeneration. Average total precipitation from the closest weather record location (Ville-Marie, 47°20'0"N, 79°26'0"W) is 836 mm (656 of rain and 181 of snow), with a daily temperature of 3.1°C (Climate normals 1981-2010, Environment and Natural Resources Canada, 2013).

Harvest was done in 2013 using careful logging around advanced growth (CLAAG; Larouche *et al.*, 2013), which allowed for the protection of advanced regeneration and minimized equipment traffic on the cutblock (MFFP, 2016b). Due to poor conifer regeneration, the site was mechanically prepared using an excavator that scraped 2 m x 2 m plots (395 ± 43 microsites ha⁻¹) in 2016, followed by seedling planting of black spruce in 2017. Due to aspens suckers invading the site, MR operations were performed in 2019 to increase spruce seedlings' access to light. Three MR treatments or variable intensity were performed in 2019 (Darquié *et al.*, 2024): crop tree release (removal of competitors 60-90 cm around seedlings, "CTR"), thinning from below (only 20% of the largest diameter aspens were retained, "thinning") and broadcast brushing (100% removal of competitors, "brushing").

3.4.2 Sampling design

Winter habitat. In July 2019, the research site was divided into three 4-ha replicate blocks, within which four 1-ha experimental units (EU) were delimited. Each EU was randomly assigned a MR treatment or an untreated control. Within each EU, three 50

m-long transects were established, each containing 10 sampling stations spaced every 5 m (Fig. 13A). At each station, lateral cover was measured from 0 to 2 m and vertical cover from 2 to 5 m after snowmelt but before bud burst of 2021. Winter lateral cover was measured using a 2 m high x 30 cm wide vegetation cover board, separated in four 50 cm high sections of contrasting colors (Nudds, 1977). The amount of obstruction was estimated by the same person for each section by 10% classes, at 15 m from each sampling station, perpendicular to the transect axis and in both directions (Fig. 13B). Two additional measures of lateral cover were estimated at the 5th sampling station, along the transect. We averaged the 4 sections to obtain a unique percentage cover per board, for a total of 22 values per transect. Winter vertical cover was assessed by noting the presence (1) or absence (0) of shrub cover (> 2 m and < 5 m) at five intersection points spaced 3 m apart, until 15 m was reached, on the same transects used to estimate lateral cover (Fig. 13B). We expressed it as a percentage of cover occurrence by summing the visual interception (presence) of all observation points for each transect (Bois *et al.*, 2012; Simard *et al.*, 2018). We also measured basal area of all stems at the end of summer 2020 from ground collar diameter (15 cm aboveground, GCD) in 4 m-radius plots (50 m²) centred on the 5th sampling station of each transect.

Food availability. Winter food availability was measured in the spring of 2021 by counting the number of twigs (<5 mm diameter), browsed and non-browsed, within microplots of 1.13 m radius (4 m²) located at the centre of each sampling station (Fig. 13B; Blanchette *et al.*, 2003). The species (or families) that could be used as winter food by snowshoe hare were as follows: speckled alder (*Alnus incana* subsp. *rugosa* (Du Roi) J. Clausen), lowbush blueberry (*Vaccinium angustifolium* Aiton), paper birch (*Betula papyfera* Marsh), sweet fern (*Comptonia peregrina*), red maple, wild red raspberry (*Rubus idaeus* L. ssp. *strigosus* (Michx.) Focke), sheep-laurel (*Kalmia angustifolia* L.), largetooth and trembling aspens (grouped into *Populus spp*), pin cherry (*Prunus pensylvatica* L. f.), various willows (grouped into *Salix spp*) and bog labrador tea (*Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron and Judd). Coniferous twigs were excluded as it is seldom grazed by snowshoe hare when other types are

available (Guay, 1994). Snowshoe hare can reach twigs up to 60 cm above the ground and the snow surface (Keith *et al.*, 1984), so available food was counted from 0 to 2 m aboveground to account for the snow accumulation (Potvin, 1995).

Hare abundance. Relative abundance of snowshoe hare was assessed by counting their pellets (Suffice *et al.*, 2015), which are easily recognizable by their spherical shape and small size (~ 1 cm diameter). The inventory was done in the same microplots as the winter food availability (Fig. 13B). As the microplots were not previously cleared of the summer pellets in the previous autumn, we differentiated both kind of pellets by their decay stage (i.e., we considered that no decomposition occurred during winter) and only considered new pellets in the counts.

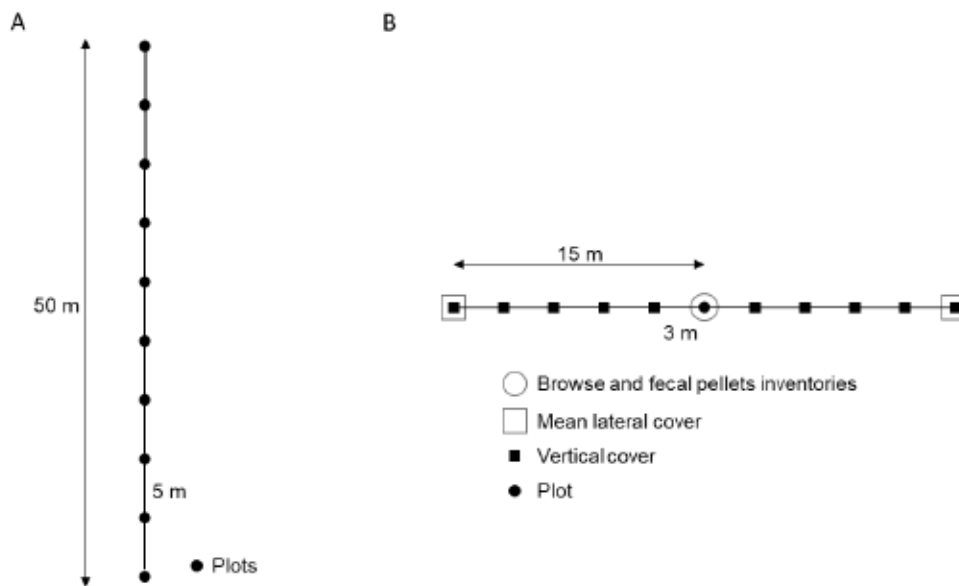


Figure 13

Sampling design. (A) a 50 m transect was laid with 10 plots (black dots) that were 5 m apart. (B) Four inventory measurements were taken at each plot along the transect: fecal pellets and browse counts, mean lateral and vertical cover.

3.4.3 Statistical analysis

All statistical analysis were performed using R 4.3.2 (R Core Team, 2023), with a significance level of $p < 0.05$.

Winter habitat. Mean lateral cover, vertical cover, food availability (i.e., non-browsed twigs for all species) and basal area in each transect were analyzed using a linear mixed-effect model. The three MR treatments and the control were treated as fixed effect, and the blocks were considered as a random effect. Mean lateral cover and food availability were square-root transformed and mean vertical cover was fourth-root transformed to meet the model assumptions (normality of the residuals and homoscedasticity). If the analysis of variance (ANOVA) showed a significant difference between treatments, we further investigated by using pairwise Tukey post-hoc tests. Correlations between the habitat parameter variables were also examined using Pearson correlation tests.

Habitat use by snowshoe hare. To determine which habitat characteristics best explained the number of pellets found in the transects, we developed 11 candidate models (Annexe I) using negative binomial generalized linear models after testing overdispersion. These candidate models combined the following variables: lateral cover, vertical cover, hardwood twigs available for browsing, live tree basal area and MR treatments. As the treatments, vertical cover and lateral cover were highly correlated to each other (r above 0.56), we could not combine them in a same model. The models were ranked using the second order Akaike information criterion (AICc), and Aikake weights (ω_i) (*AICcmodavg* package; Mazerolle, 2023). Since Delta AICc (Δ AICc) of several models were below 2, we proceeded with multimodel inference of the best models ($\omega_i > 0.1$).

Food production and browsing intensity were calculated using Potvin' equations for production (Eq. 3.1) and use (Eq. 3.2) respectively (Potvin, 1995). Total production and use were also calculated by summing all twigs per plot (twigs plot⁻¹) and by excluding species in Eq. 3.2 (%) respectively.

$$\text{Production (\%)} = \frac{\text{Total number of twigs per species}}{\text{Total number of twigs for all species}} \times 100 \quad (\text{Eq. 3.1})$$

$$\text{Use (\%)} = \frac{\text{Number of twigs browsed per species}}{\text{Total number of twigs per species}} \times 100 \quad (\text{Eq. 3.2})$$

All four variables were tested using a generalized linear mixed model, with a quasi-binomial error distribution to account for overdispersion. The replicate blocks were considered as a random effect, and samplings stations were nested in the transects. Pairwise Tukey post-hoc tests were conducted afterward for models including the species.

3.5 Results

3.5.1 Winter habitat

Unsurprisingly, mean vertical cover was highest in the control and the CTR treatments (45.6 ± 5.7 % on average), while it was intermediate in the thinning treatment (28.7 ± 12 %, Fig. 14A) and lowest in the brushing (10.2 ± 3.3 %, $P < 0.01$, Fig. 14A). Lateral cover was also the highest in the control and CTR treatments (51.8 ± 1.5 % on average), while the thinning and brushing treatments had less lateral cover (43.3 ± 2.7 on average, $P < 0.05$, Fig. 14B). However, total basal area of live trees was similar between all treatments ($P > 0.05$, Fig. 14C). The number of twigs available for browsing in the control was higher (547.5 ± 63.7 twigs plot⁻¹) than in the thinning and brushing treatments (343.2 ± 36 twigs plot⁻¹ on average, $P < 0.01$, Fig. 14D), while there was an intermediate number of available twigs in the CTR treatment (463 ± 26.7 twigs plot⁻¹, Fig. 14D).

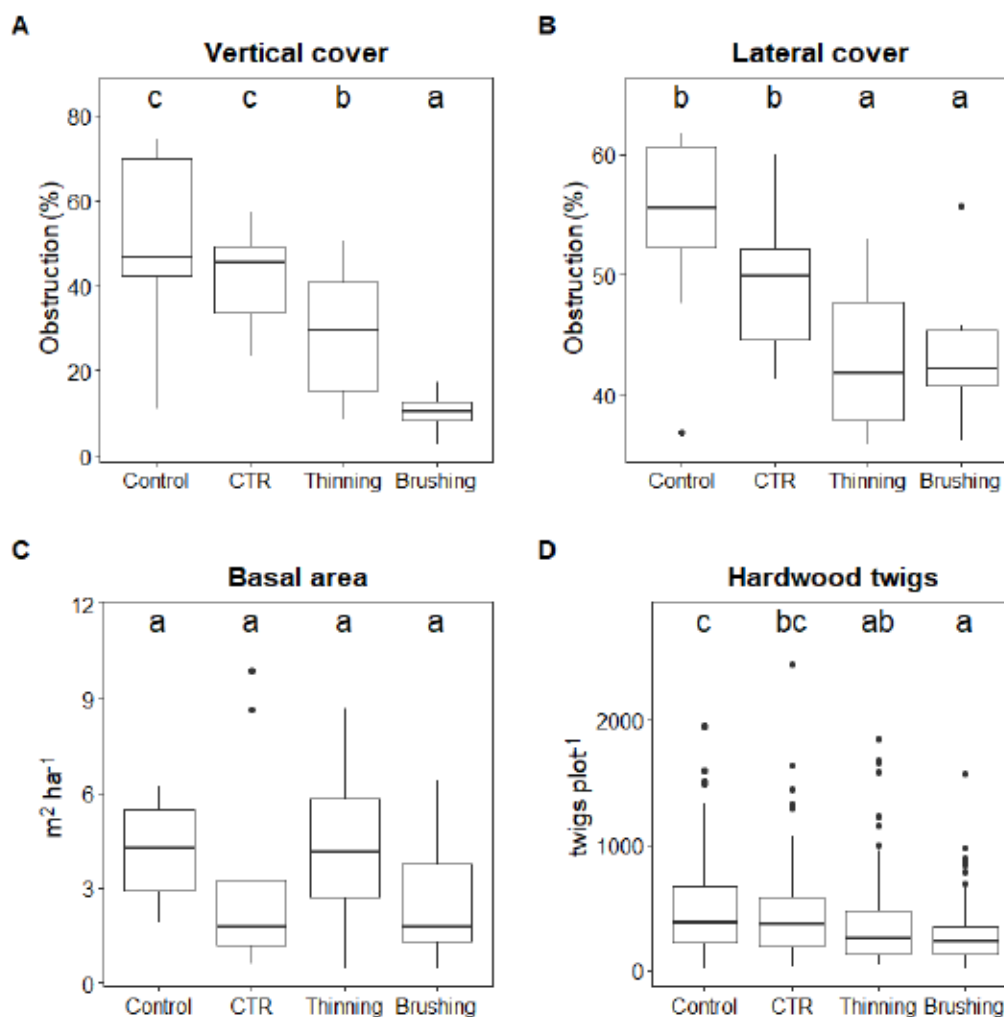


Figure 14

Mean distribution of habitat characteristics in an untreated control and 3 motor-manual release treatments: crop tree (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing). The characteristics investigated are (A) vertical cover (N = 36), (B) lateral cover (N = 757), (C) total basal area (N = 34) and (D) the number of hardwood twigs available for browsing (N = 345). The whiskers of the box plots indicate their respective 10th and 90th percentiles, the lower and upper edges of the boxes are the 25th and 75th percentiles, and the horizontal bars are the 50th percentiles (medians). Different letters above bars for each graph indicate a significant difference ($P < 0.05$).

3.5.2 Habitat use by snowshoe hare

Snowshoe hare fecal pellets. Two models explained snowshoe hare pellets abundance best ($\Delta AICc < 2$, Annexe I): the model including the effect of vertical cover ($AICc = 143.1$, $w_i = 0.41$) and the model including the effect of the MR treatments and food availability ($AICc = 145$, $w_i = 0.15$). According to multimodel inference, abundance of fecal pellets increased with vertical cover (Annexe J, Fig. 15A), while food availability did not have a significant influence (Annexe J). The number of pellets were also higher in the control and CTR treatments, but similar in the thinning treatment and brushing treatments (Annexe J, Fig. 15B).

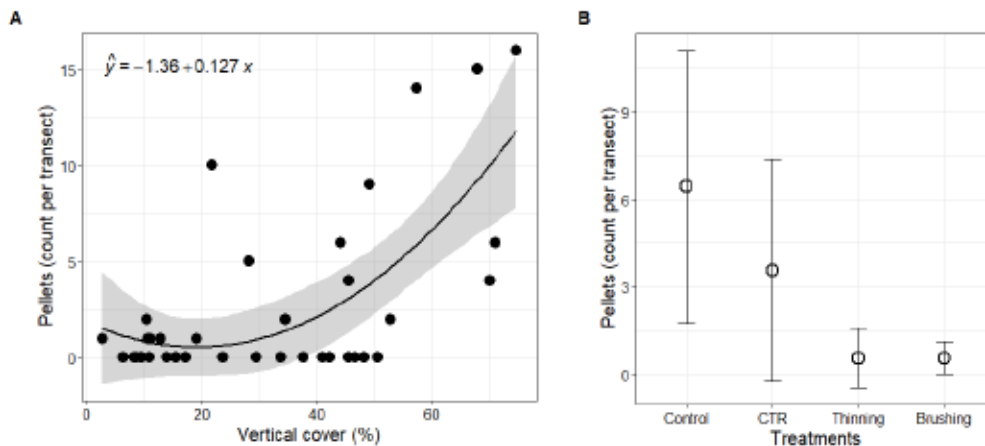


Figure 15

(A) Evolution of snowshoe hare fecal pellets along vertical cover. The black line is the regression line, and the grey area is the 95% confidence interval. (B) Mean abundance of snowshoe hare fecal pellet for each motor-manual release treatments: crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing), as well as an untreated control. The vertical bars are the 95% confidence interval.

Snowshoe hare browsing. Total food production was similar between the treatments. Pairwise comparisons for each species among the MR treatments showed a smaller production of lowbush blueberry in the brushing treatment than in the control, CTR and thinning treatments ($P < 0.01$, Fig. 16).

Regardless of the species, browsing was lower in the thinning and CTR treatments than in the control and brushing treatment ($P < 0.05$). Pairwise comparison for each

species among the treatments showed differences in browsing for several species: paper birch, red maple, *Populus spp* and *Salix spp*. Paper birch was more browsed in the control than in all MR treatments ($P < 0.01$, Fig. 16). Red maple was more browsed in the brushing treatment compared to the CTR and thinning treatments ($P < 0.01$) but browsing in the control was intermediate ($P < 0.05$, Fig. 16). Twigs produced by *Salix spp* were more browsed in the brushing treatment than in the control, the CTR and thinning ($P < 0.01$, Fig. 16) treatments. Twigs from *Populus spp* were more browsed in the brushing treatment than in the CTR and thinning treatments ($P < 0.05$, Fig. 16). Browsing in the control was intermediate ($P > 0.05$, Fig. 16).

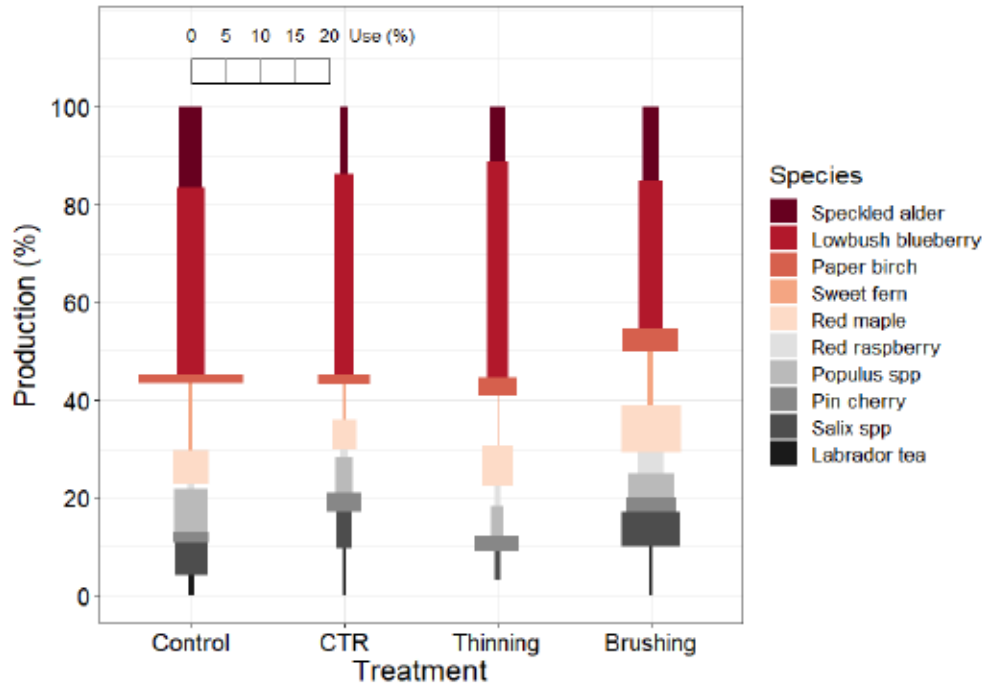


Figure 16

Production and use of each species by snowshoe hare among the motor-manual release treatments: control, crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing). Each rectangle represents one species, and their width shows intensity of browsing (i.e., use).

3.6 Discussion

Contrary to our prediction, snowshoe hare abundance was as low in the stands treated by thinning from below, where 20% of our largest aspen stems were kept, as in the broadcast brushing. However, as expected, the control and stands treated with CTR had higher fecal pellet counts, indicating a higher abundance of snowshoe hare in both stands. MR was applied 5 years after clearcut with CLAG, which is known to immediately reduce snowshoe hare density (Ferron *et al.*, 1998b; Potvin *et al.*, 1999). Several studies showed that boreal forests are rarely re-colonized before 10 years following logging, even though snowshoe hare is known to prefer stands in young successional stage (Bellefeuille *et al.*, 2001; Potvin *et al.*, 2005). Protective cover is probably inadequate as softwood species in 10-year-old boreal stands are still at the seedling stage and hardwood species – which were taller – offer less cover as they are deciduous (Ferron *et al.*, 1998b; Bellefeuille *et al.*, 2001).

When investigating habitat parameters (mean lateral and vertical cover, food availability and basal area) used to describe winter habitat use, only vertical cover increased snowshoe hare density. This result confirms that protective cover (i.e., lateral and vertical cover) is the most important parameter explaining snowshoe hare abundance during winter, as found by other studies for older stands in eastern Canada (Bois *et al.*, 2012; Suffice *et al.*, 2015; Simard *et al.*, 2018). Despite having better vertical cover, snowshoe hare pellet count in the stands treated by thinning was similar than in the stands treated by brushing. However, vertical cover in the thinning treatment was still very low, compared to the control and CTR treatment (28 % versus 45% on average) which could explain why snowshoes hare avoided the stands treated by thinning as much as the ones treated by brushing. Wolfe *et al.* (1982) found that optimal lateral cover for snowshoe hare was above 80%, and that they tended to avoid stands with a lateral cover below 40%. Our lateral cover ranged between 43% (brushing and thinning) and 54% (control), suggesting that this cover was likely too low even for the untreated stands to be optimal for snowshoe hare use.

We had not expected that stands treated by CTR would have less browsing than in the control stands, since snowshoe hare density was similar between both treatments.

This result does not appear to be linked to food availability, as production was similar for all plant species among the treatments. Browsing in stands treated by brushing was also as high as in the control stands, despite having the lowest vertical cover. It could be explained by the fact that snowshoe hare increases their movement patterns during winter and are known to use multiple vegetation types even when protection cover and food are both present in one habitat (Feierabend and Kielland, 2014). Since snowshoe hare home range is 9 ha on average, and even as they spend at least 80% of their time in a core-area of less than 3 ha (Wolff, 1980), their habitat range exceeded our 1-ha plots. As the control stands had the highest vertical cover and browsing, it appears that snowshoe hare used these stands both as resting site and for foraging while stands treated by CTR and brushing were preferred for resting and foraging respectively.

On average, less than 10% of the hardwood twigs were browsed, regardless of the MR treatments. Winter diet of snowshoe hare is based on the nutritive value or palatability of each species (Wolff, 1978). The most browsed species in our study were paper birch, lowbush blueberry, aspens (*Populus* spp) and red maple, which were also favored by snowshoe hare in other studies (Conroy *et al.*, 1979; Newburry and Simon, 2005). Only the most nutritive species are normally chosen as winter food when there is no food shortage (Keith *et al.*, 1984), explaining why highly unpalatable species such as labrador tea were untouched (Fig. 16). Snowshoe hare must forage in the snow to find food during winter, especially as the smallest stems and twigs are the most nutritious and often near ground level (Wolff, 1980). Depending on the snow conditions of the years and growth rate of each species – which can change between treatments, food accessibility may change between the treated stands. Consequently, the difference in browsing among the nutritious species might simply be accessibility of the twigs. For example, aspen suckers were found in higher quantities in the brushing treatment than in the other stands (Darquié *et al.*, 2024) and have a higher growth rate than the other tree species, which could explain why they were favoured in this treatment.

3.7 Conclusion

With increasing treatment intensity, snowshoe hare density decreases due to the disappearance of protective cover. Contrary to our hypothesis, preserving 20% of the largest aspens within the thinning from below treatment did not suffice to maintain adequate cover for mitigating the adverse effects of an intensive MR treatment. However, the stands which were clear-cut in 2013 (i.e., 5 years before release) had low snowshoe hare density even in the control stands, possibly due to overall low levels of protection cover. This reduced contrast between treatments likely explains the marginal, but significant, effect of the motor-manual release treatments. From a silvicultural standpoint, implementing motor-manual release in mixedwood stands five years post-harvest did not significantly compromise snowshoe hare protection cover. Quality of foraging was high in all stands, with lots of nutritious species and high number of twigs but it was not sufficient to attract individuals toward a specific treatment. However, these stands were still used as a foraging area during winter when snowshoe hare is highly mobile, provided that stands with sufficient vegetation density to offer adequate protective cover are present within their home range.

3.8 Acknowledgments

The research was funded by the ministère des Ressources Naturelles et des Forêts du Québec (formerly the ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec, project #142332153-2017-D), West Fraser Timber Co. Ltd. and the Natural Sciences and Engineering Research Council through a CRD grant (#RDCPJ522016-17) to A. DesRochers. We are grateful to the many summer interns for their help gathering field.

CONCLUSION GÉNÉRALE

La présence d'essences pionnières dans des peuplements mixtes récemment récoltés entraîne des difficultés de régénération pour les essences d'intérêt qui sont généralement longévives et ont donc une vitesse de croissance plus lente et sont plus susceptibles à la compétition. De toutes ces espèces pionnières, le peuplier se distingue comme particulièrement difficile à contrôler à cause de sa régénération par drageonnement et son réseau racinaire interconnecté. La densité de drageons apparaissant après une perturbation sera proportionnelle à la taille du réseau racinaire afin de le garder en vie (DesRochers et Lieffers, 2001a, 2001b). Le dégagement manuel est couramment utilisé pour contrôler la compétition lorsque les plants sont encore au stade de semis. La stratégie de régénération des peupliers par drageonnement rend cependant ce traitement peu efficace car couper les tiges de peupliers supprime leur dominance apicale et entraîne la pousse immédiate de nouveaux drageons en quantité suffisante pour maintenir le réseau racinaire en vie. Plusieurs interventions sont donc nécessaires dans ce type de peuplement pour limiter la compétition des peupliers, et leur effet sur l'écosystème est peu documenté. La sylviculture de la forêt mixte dans l'Est du Canada a pour but principal de favoriser le rétablissement et l'accroissement des conifères – qui sont favorisés par l'industrie du bois – souvent au détriment des autres essences présentes, comme le peuplier. Ce dernier est donc considéré comme « envahissant » dans les peuplements mixtes québécois, notamment à cause de sa plus faible valeur économique. Sa valeur écologique est cependant importante et bien documentée : c'est l'espèce feuillue la plus présente dans le biome boréal, avec une biomasse aérienne estimée à 2066 Tg (c'est-à-dire un stock de C de 1000g Tg) au début des années 2000 (Penner *et al.*, 1997 ; Hogg *et al.*, 2002). Sa présence importante dans les écosystèmes forestiers et sa croissance rapide en font une espèce à fort potentiel de séquestration de C, ainsi qu'une source de nourriture riche pour les espèces fauniques. De même, le peuplier améliore la fertilité du sol sur lequel il s'établit, particulièrement dans les peuplements mixtes où les essences résineuses ont l'effet inverse (Légaré *et al.*, 2005). Par conséquent, adapter sa stratégie d'aménagement pour inclure le peuplier et diriger sa

régénération, comme dans l'Ouest canadien, plutôt qu'essayer de le réprimer est une solution pour protéger les peuplements mixtes qui se raréfient.

Cette thèse avait deux objectifs principaux : le premier était de tester une nouvelle modalité de dégagement qui prend en compte l'autoécologie du peuplier pour limiter son drageonnement et augmenter la productivité du peuplement. Le second objectif était d'étudier l'effet des différentes variantes du dégagement manuel sur trois services écosystémiques : 1) la production de bois, 2) le stockage de carbone et 3) l'habitat faunique. Ces deux derniers services avaient été peu pris en compte jusqu'à récemment mais sont maintenant considérés comme étant primordiaux à la santé et la stabilité des forêts mixtes.

Le premier objectif a été abordé dans le premier chapitre, où nous avons comparé l'effet du dégagement par le bas par le bas avec deux types de dégagement déjà utilisés d'intensité variable, le dégagement en plein, d'intensité sévère et par puits de lumière, d'intensité modérée. Le dégagement en plein est le traitement habituellement utilisé car il est facile d'application mais il est mal adapté en présence de peuplier dû à leur drageonnement. Couper tous les peupliers entraîne la suppression de la dominance apicale des plus grosses tiges et commence le processus de drageonnement pour compenser la perte de surface foliaire immédiatement. La densité de drageons apparus dans les peuplements dégagés en plein était similaire deux ans plus tard à la densité de peupliers présents dans les peuplements non dégagés, et avait augmentée de 70% après 4 ans. À une densité identique (i.e., deux ans après dégagement), la plus petite taille des nouveaux drageons a cependant permis aux épinettes noires plantées d'avoir un plus grand accès à la lumière que les épinettes dans le contrôle, ce qui est le but du dégagement (Thiffault et Hébert, 2013). Le dégagement en plein est donc efficace à très court terme, mais l'augmentation de la densité des drageons 4 ans plus tard indique que l'accès à la lumière sera rapidement limité. Pour garder l'efficacité de ce traitement à plus long terme, il sera donc nécessaire d'intervenir régulièrement dans ce type de peuplement. Le dégagement par puits de lumière est un traitement déjà utilisé et qui marche contre le drageonnement, comme montré par nos résultats dans le premier chapitre et des

études précédentes (Jobidon and Charette, 1992; Cyr and Thiffault, 2009; Comeau, 2022; Kabzems *et al.*, 2022; Comeau *et al.*, 2023). L'application de ce traitement est cependant difficile quand les plants sont de petite taille et qu'ils sont cachés par la compétition, comme dans nos sites d'étude. Les travailleurs sont payés à l'hectare et non à l'heure, ils vont donc passer moins de temps à chercher les plants à dégager s'ils sont peu visibles. Nos résultats à court terme montrent également que malgré un drageonnement moindre, la croissance des épinettes plantées était plus lente que dans les peuplements dégagés en plein, similaire aux épinettes dans les peuplements non dégagés. Ces premiers résultats montrent que plus le traitement était sévère, plus l'accès à la lumière est important et bénéfique à la croissance des épinettes, à très court terme. Cette augmentation en productivité dans les peuplements dégagés en plein est cependant tempérée par une perte importante de biomasse vivante (aérienne et racinaire), ce qui limite la capacité de stockage de C de ce peuplement (Chapitre 2). Cette capacité de stocker du C est un service écosystémique primordial de la forêt mixte, et est un outil de lutte contre le changement climatique reconnu (Poeplau *et al.*, 2011). En outre, les peuplements dégagés en plein étaient également les peuplements ayant la plus petite présence de lièvres, dû à la très faible couverture de végétation verticale, qui est le principal paramètre de qualité d'habitat dans notre étude (Chapitre 3). Suite à ces résultats, nous voyons une relation apparaître – sur du court terme et pour ces services écosystémiques spécifiques – où l'augmentation de l'intensité du dégagement augmente la productivité du peuplement tout en diminuant sa capacité à rendre les autres services écosystémiques. Le dégagement par le bas, qui est d'intensité similaire au dégagement en plein avec juste 20% des plus grosses tiges de peupliers non coupées, pourrait être un bon compromis pour garder la multifonctionnalité de l'écosystème.

Le dégagement par le bas a été conçu de la même manière que l'EC sélective par le bas, mais l'objectif est différent. Une éclaircie commerciale a pour but d'augmenter la valeur marchande des arbres dominants en récoltant les arbres de mauvaise qualité et opprimés (Lafleche *et al.*, 2013). Nous avons adapté ce modèle au besoin auquel répond le dégagement, et changé le patron d'application pour garder 20% des tiges

les plus grosses plutôt qu'une surface terrière résiduelle. Le drageonnement des peupliers a ainsi pu être diminué de 86% par rapport au drageonnement apparu dans les peuplements dégagés en plein après 2 ans, et de 50% après 4 ans, tout en gardant la même hausse de croissance des épinettes trouvée dans ce traitement (Chapitre 1). En gardant les plus gros peupliers, le peuplement dégagé par le bas a gardé un stock de C dans la biomasse vivante (biomasse aérienne et racinaire) similaire aux stocks dans le contrôle et les peuplements dégagés par puits de lumière, qui est significativement moins sévère. Par contraste, les peuplements dégagés en plein avaient environ deux fois moins de biomasse vivante, malgré la régénération importante des peupliers. La biomasse aérienne et la biomasse racinaire sont donc les deux réservoirs qui sont le plus impactés par le dégagement ou, plus largement, par toute opération forestière (Strukelj *et al.*, 2015 ; Ameray *et al.*, 2021), et la proportion de biomasse racinaire est proportionnelle à la taille des arbres résiduels. En effet, malgré une biomasse aérienne similaire dans les peuplements dégagés en plein et par le bas, la biomasse racinaire était plus de 4 fois supérieure dans les peuplements dégagés par le bas que dans ceux dégagés en plein, et était similaire à la biomasse racinaire dans les peuplements non dégagés (Chapitre 2). Contrairement à ce que nous avons supposé dans le Chapitre 3, le dégagement par le bas n'a pas amélioré par la qualité de l'habitat du lièvre par rapport au dégagement en plein. Malgré un couvert vertical plus haut dans les peuplements dégagés par le bas que dans ceux dégagés en plein, ce couvert était visiblement encore très insuffisant pour offrir une protection hivernale adéquate au lièvre, avec une abondance de fèces aussi faible dans les deux traitements.

Le dégagement par le bas a donc montré un grand potentiel à court terme pour protéger les stocks de C dans la biomasse vivante de peuplements en régénération. Plus le traitement est appliqué tôt pendant le stade de régénération, plus le peuplement a le potentiel de compenser la perte de biomasse rapidement (Schaedel *et al.*, 2017). Les résultats de notre étude ont montré qu'appliquer le dégagement par le bas 5 ans après coupe permettait de retrouver une biomasse vivante similaire dans les peuplements non dégagés, ou dégagés par puits de lumière, dès la deuxième

année post-traitement. Nous avons également une légère tendance montrant que les peuplements dégagés par le bas ont le potentiel d'avoir une plus grande biomasse vivante. Un suivi sur du plus long terme serait nécessaire pour confirmer cette hypothèse, mais des études à long terme ont montré que les différentes opérations sylvicoles qui récoltent par le bas (coupe partielle, EPC) permettaient aux tiges résiduelles dans ces sites de stocker plus de C dans leurs biomasse vivante que dans les peuplements non touchés (McHenry *et al.*, 2006 ; Schaedel *et al.*, 2017; Ameray *et al.*, 2021). A contrario, ce dégagement ne permettait pas de protéger la qualité d'habitat du lièvre, qui se traduit par le % de couverture verticale. L'impact du dégagement, quel que soit la modalité, est cependant plus marginal sur ce service écosystémique car c'est la CPRS appliquée 5 ans avant le dégagement qui a eu le plus gros impact et les peuplements étaient encore peu favorables aux lièvres, même non dégagés. Si l'objectif d'aménagement d'un peuplement est de fournir un habitat de qualité pour la petite faune, alors c'est le type de coupe qu'il faudrait adapter et non le type de dégagement.

Le dégagement par le bas a donc le potentiel de répondre à l'objectif de notre thèse, qui était de trouver une modalité de dégagement qui pouvait améliorer la productivité du peuplement tout en limitant l'impact que cela peut avoir sur d'autres services écosystémiques. Un suivi à long terme sur l'évolution des différents peuplements dégagés et non dégagés permettra de vérifier si ce potentiel continue pendant le reste de la régénération du peuplement, et si le temps de rotation est réduit (i.e., les épinettes ont atteint leur taille commerciale plus rapidement). De même, notre étude s'est intéressée au mélange avec l'épinette noire mais appliquer également ce dégagement dans les mélanges avec d'autres essences résineuses à forte valeur commerciale devrait donner des résultats similaires puisque la conception du dégagement par le bas est basée uniquement sur l'autoécologie du peuplier. Le dégagement est le premier d'une série de traitements d'éducation, comprenant également le nettoyage au stade de gaule, l'EPC au stade perchis et finalement l'EC au stade précoce. L'application de ces 4 traitements l'un après l'autre, et parfois plus d'une fois, tout le long de la régénération d'un peuplement productif a montré des

résultats indéniables sur la croissance des essences d'intérêt et la maîtrise de la végétation. L'intervention régulière dans ces peuplements entraîne cependant un certain niveau de perturbation qui pourrait nuire à la multifonctionnalité de l'écosystème. S'assurer de limiter le nombre d'interventions en améliorant l'efficacité des traitements signifie que le dégagement est l'étape clé qui va déterminer le nombre d'intervention par la suite. Pour évaluer le dégagement par le bas dans un contexte d'aménagement durable permettant de garder le plus haut niveau de multifonctionnalité dans un peuplement, il est nécessaire de comparer l'évolution de la régénération au complet du peuplement avec les autres peuplements dégagés. Cela permettra ainsi d'évaluer le besoin d'une intervention supplémentaire, que ce soit un dégagement supplémentaire, un nettoyage ou une éclaircie pour chaque modalité de dégagement. Le nombre final d'interventions, l'intensité de chaque intervention et le niveau de perturbation associé, les conséquences sur les divers services écosystémiques ainsi que le gain final en productivité du peuplement pourra ainsi être mesuré au moment de la coupe finale. Le compromis réel entre les divers services écosystémiques pourra être évalué, et les forestiers pourront décider des diverses interventions à appliquer lors du cycle suivant, suivant leur objectif d'aménagement.

Cette thèse a tout d'abord permis de venir compléter les connaissances sur l'effet à court terme du dégagement manuel sur les peuplements mixtes dont la composante feuillue est le peuplier. Nous pouvons décrire cette thèse comme étant un projet pilote, avec le potentiel de le poursuivre sur le long terme. Elle a également montré des résultats très prometteurs, notamment en prouvant qu'augmenter la productivité tout en maintenant les autres services écosystémiques est possible, à court terme. Si un suivi à long terme confirme nos résultats, remplacer la modalité de dégagement par le bas dans les traitements d'éducation pour les peuplements composés de peupliers en lieu et place des dégagements plus traditionnels permettrait de commencer à répondre aux objectifs d'aménagement écosystémique. Le fait que ce traitement se fasse au tout début de la régénération rend la maximisation de son efficacité primordiale. En effet, diriger la régénération d'un peuplement le plus tôt possible

permet de limiter par la suite les interventions pour modifier la structure et composition de la végétation pour la conformer aux objectifs d'aménagement spécifique du peuplement.

ANNEXE A – GROWTH PARAMETERS FOR SPRUCE AND ASPEN

Motor-manual release effects on aspen density, height, volume, and basal area per ha and per stem as well as spruce density, ground collar diameter (GCD) and height, 2 years (2020) after each release treatment: control, crop tree (CTR), thinning and broadcast brushing (brushing). Adjusted means and (SE) are presented, and different letters after each parameter and year indicate a significant difference ($P < 0.05$).

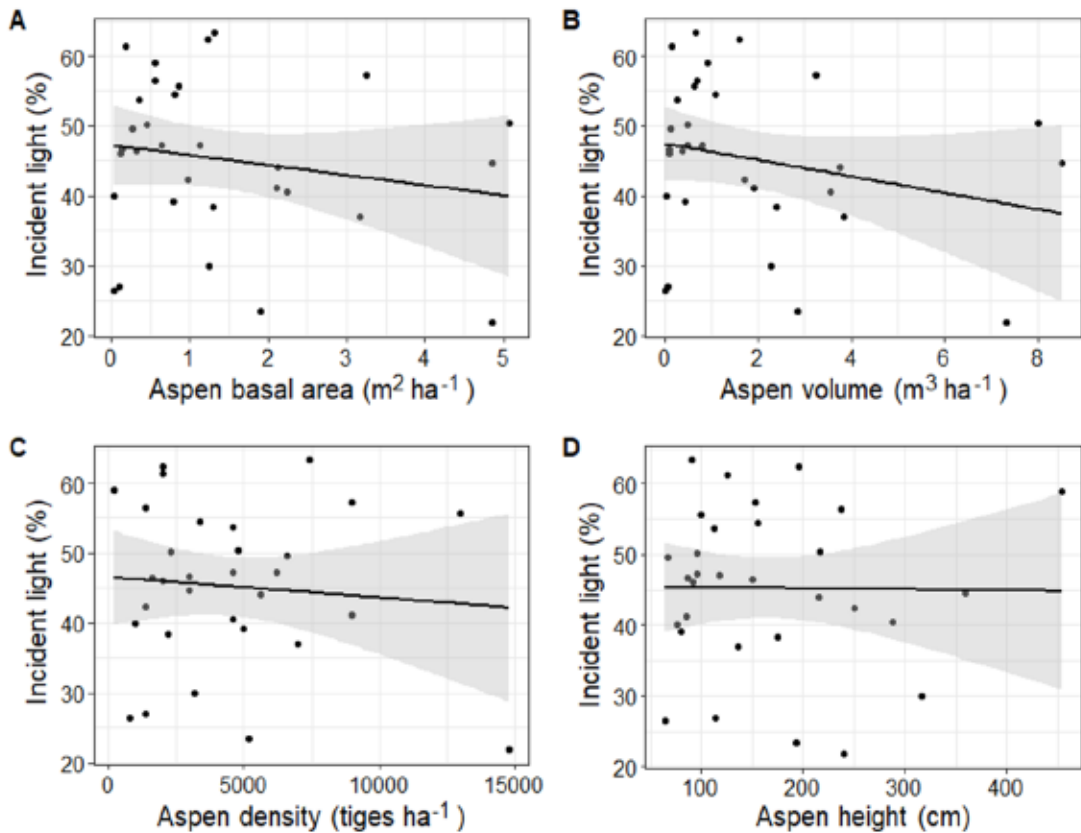
		2020				
		Control	CTR	Thinning	Brushing	<i>p</i> -value
Aspen	Density (stem ha ⁻¹)	5200 (1637) b	2978 (500) a	3555.5 (1046) a	5512.5 (1317) b	< 0.01
	Height (cm)	218.79 (24) c	151.39 (23.4) b	196.4 (50.2) bc	100.03 (6.5) a	< 0.01
	Volume (m ³ ha ⁻¹)	2.82 (0.75) c	1.1 (0.45) b	2.89 (1.1) bc	0.36 (0.08) a	< 0.01
	Volume (cm ³ stem ⁻¹)	521.5 (49.9) bc	398.3 (93.5) b	813.8 (139.8) c	66.3 (4.9) a	< 0.01
	Basal area (m ² ha ⁻¹)	1.97 (0.53) b	0.79 (0.26) a	1.98 (0.66) b	0.52 (0.14) a	< 0.01
	Basal area (cm ² stem ⁻¹)	3.85 (0.3) b	2.67 (0.44) b	5.58 (0.78) c	1.10 (0.096) a	< 0.01
	Spruce	Density (stem ha ⁻¹)	1050 (299)	1000 (141)	978 (313)	1062.5 (321)
GCD (mm)		3.5 (0.9)	4.6 (0.25)	3.5 (0.88)	4.13 (0.72)	0.22
Height (cm)		25.1 (5.6)	34.8 (1.9)	24.6 (6.2)	32.3 (5.3)	0.31

Motor-manual release effects on aspen density, height, volume, and basal area per ha and per stem as well as spruce density, ground collar diameter (GCD) and height, 4 years (2022) after each release treatment: control, crop tree (CTR), thinning and broadcast brushing (brushing). Adjusted means and (SE) are presented, and different letters after each parameter and year indicate a significant difference ($P < 0.05$).

		2022				
		Control	CTR	Thinning	Brushing	<i>p</i> -value
Aspen	Density (stem ha ⁻¹)	3975 (881) b	1955.5 (857.5) a	3355.5 (832) ab	6875 (1489) c	< 0.01
	Height (cm)	286.58 (20.9) b	277.40 (41.4) b	283.27 (69.3) b	136.51 (9.9) a	< 0.01
	Volume (m ³ ha ⁻¹)	5.91 (1.91) b	2.32 (1.01) a	7.97 (3.44) b	1.29 (0.32) a	< 0.01
	Volume (cm ³ stem ⁻¹)	1392.2 (174.4) bc	1188.9 (182.8) ab	2374.3 (325.9) c	205.1 (43.7) a	< 0.01
	Basal area (m ² ha ⁻¹)	2.91 (0.82) ab	1.24 (0.55) a	3.16 (1.29) b	1.28 (0.28) a	0.043
	Basal area (cm ² stem ⁻¹)	6.99 (0.67) bc	6.35 (0.8) b	9.42 (1.2) c	1.93 (0.37) a	< 0.01
	Spruce	Density (stem ha ⁻¹)	1087.5 (299)	1244 (310.5)	889 (267)	1387.5 (422)
GCD (mm)		5 (0.83)	4.7 (0.64)	4.8 (1.25)	4.6 (1.08)	0.99
Height (cm)		47 (7.1)	46 (6.2)	40.6 (8.8)	40.9 (9.3)	0.82

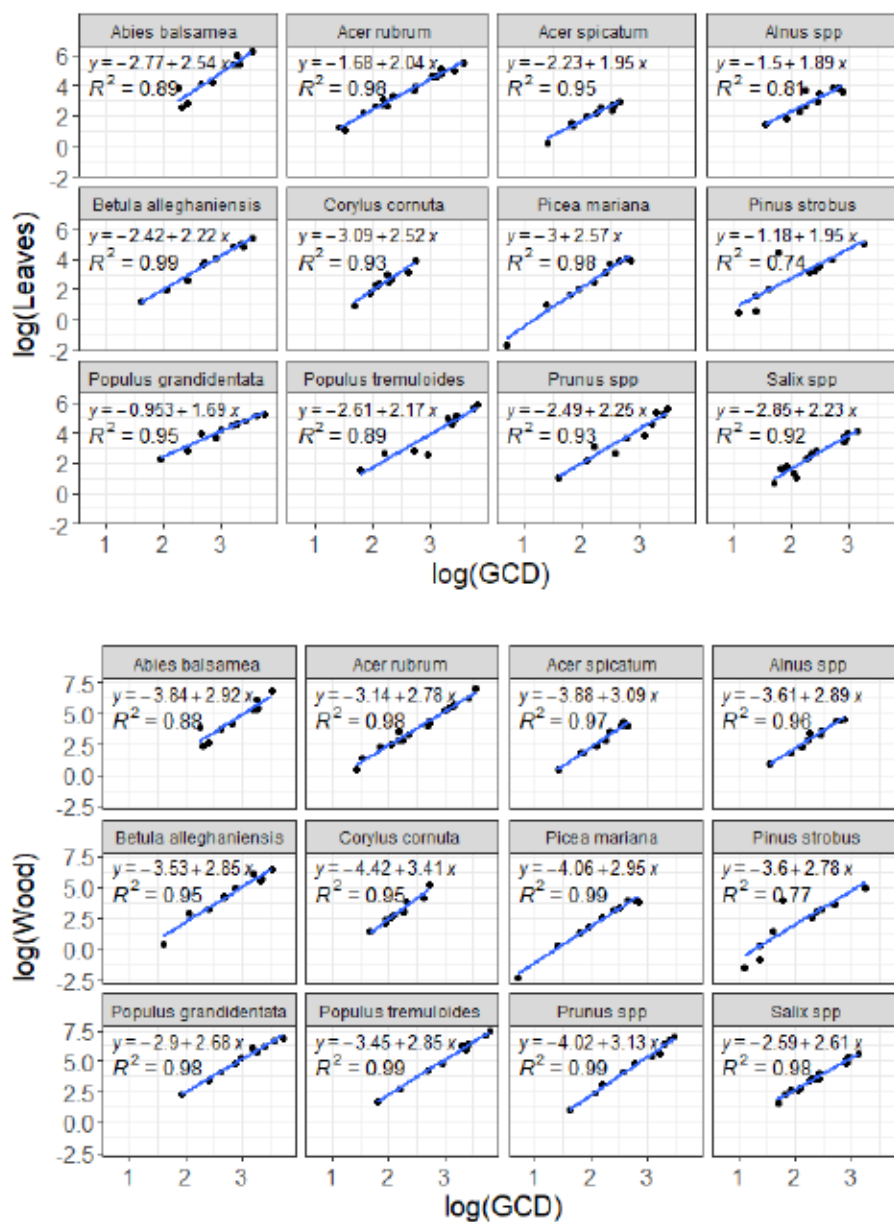
ANNEXE B – RELATIONSHIP BETWEEN INCIDENT LIGHT AND ASPEN GROWTH PARAMETERS

Scatter plot showing the relationship between incident light and aspen (A) basal area, (B) volume per ha, (C) density and (D) height. The black line is the regression line, and the grey area is the 95% confidence interval.



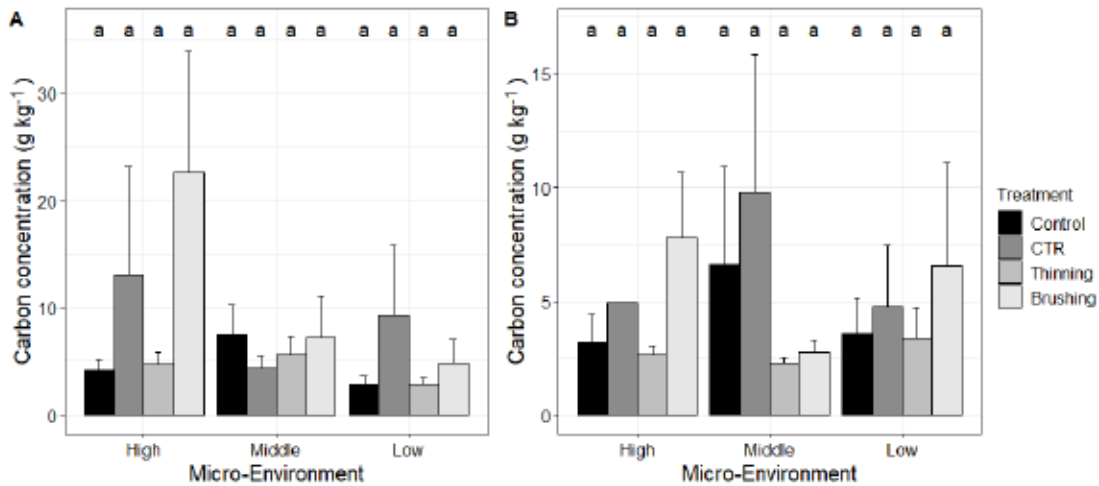
ANNEXE C – EQUATIONS PREDICTING BIOMASS FROM GCD

Allometric equations and their R² predicting biomass from ground collar diameter (GCD) in the leaves (up) and the woody components (stems + branches, bottom), for each species. The blue line is the regression line.



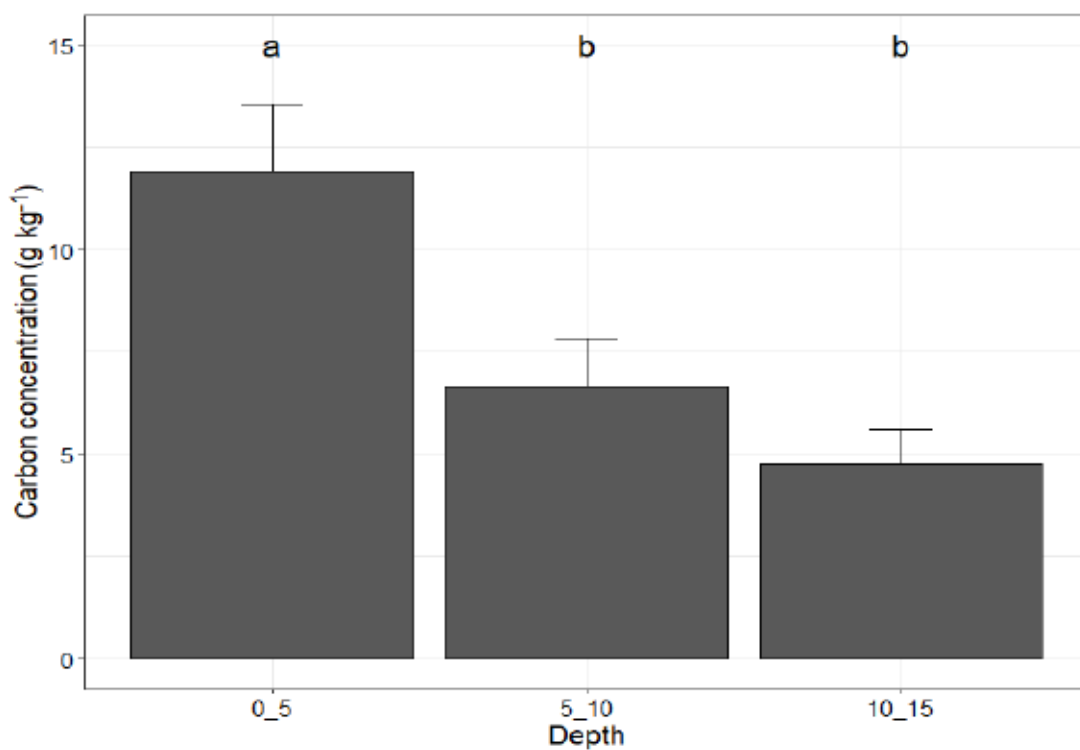
ANNEXE D – SOC CONCENTRATION AT 5-10 AND 10-15 CM DEPTH

Mean SOC concentration, at (A) 5 to 10 cm and (B) 10 to 15 cm depth, after two years for each release treatment: control, crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing); separated between three ME: High, Middle and Low. Vertical bars represent the standard error of the mean. Different letters above vertical bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) according to Tukey's multiple comparisons test.



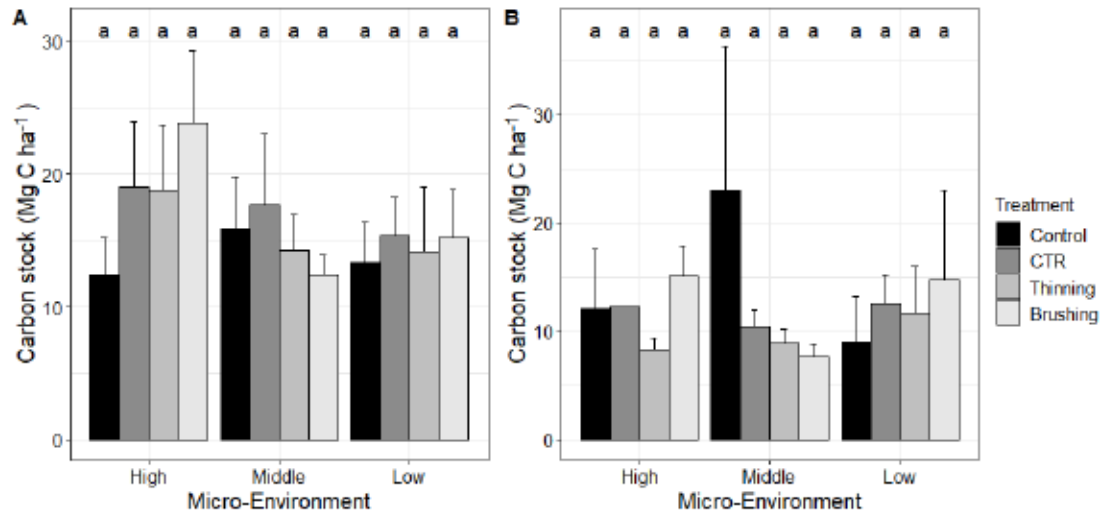
ANNEXE E – SOC CONCENTRATION FOR EACH SAMPLING DEPTH

Mean SOC concentration, after two years for each depth: 0 to 5 cm, 5 to 10 cm and 10 to 15 cm. Vertical bars represent the standard error of the mean. Different letters above vertical bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) according to Tukey's multiple comparisons test.



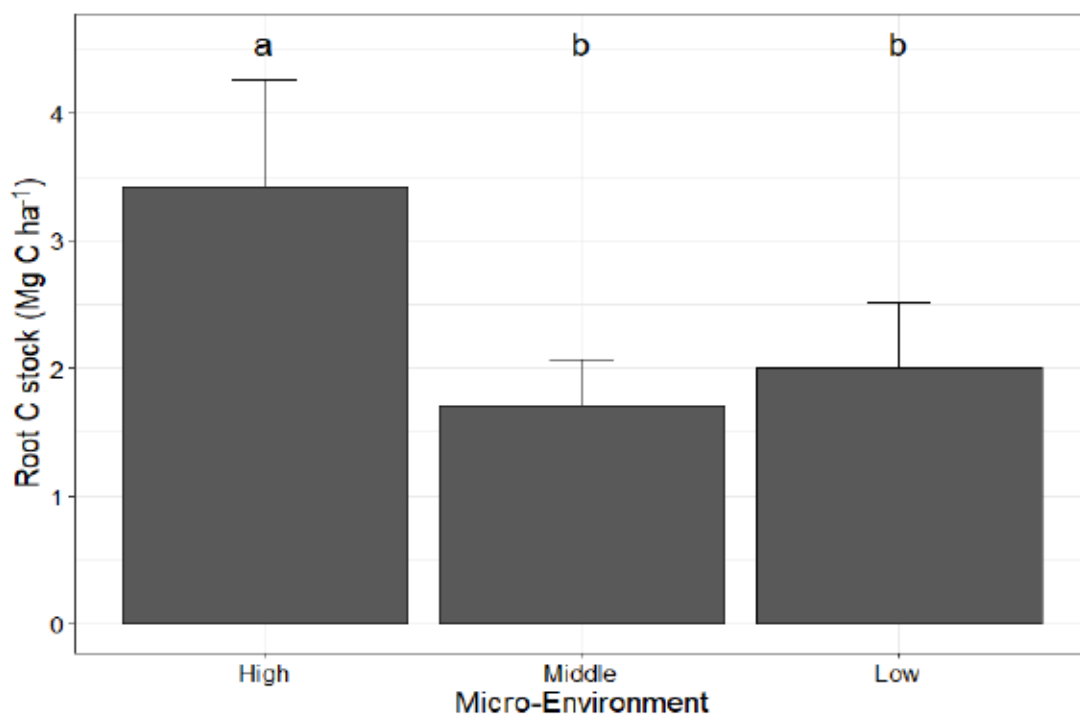
ANNEXE F – SOC STOCKS AT 0-5 AND 10-15 CM DEPTH

Mean SOC stock, at (A) 0 to 5 cm and (B) 10 to 15 cm depth, after two years for each release treatment: control, crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing); separated between three ME: High, Middle and Low. Vertical bars represent the standard error of the mean. Different letters above vertical bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) according to Tukey's multiple comparisons test.



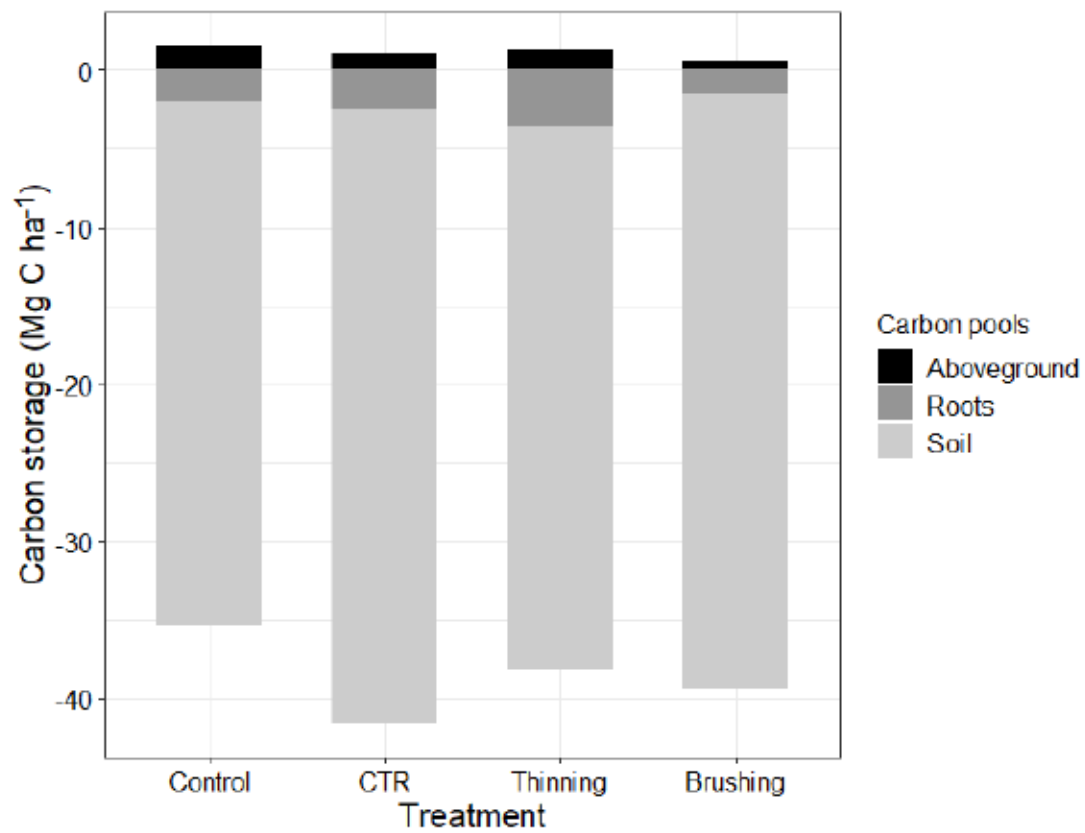
ANNEXE G – ROOT C STOCK

Mean root C stock, on a 15 cm depth, after one year for each ME: High, Middle and Low. Vertical bars represent the standard error of the mean. Different letters above vertical bars indicate a significant difference ($P < 0.05$) according to Tukey's multiple comparisons test.



ANNEXE H – C STORAGE DISTRIBUTION

C storage distributed among 3 different pools (aboveground biomass, root biomass and soil) after two years for each release treatment: control, crop tree release (CTR), thinning from below (thinning) and broadcast brushing (brushing).



ANNEXE I – MODEL SELECTION EXPLAINING SNOWSHOE HARE ABUNDANCE

Result of model selection explaining snowshoe hare fecal pellets abundance for each motor-manual release treatment: crop tree (CTR), thinning and broadcast brushing (brushing), and the untreated control.

Models	K	Log-likelihood	AICc	ΔAIC_c	ω_i
VC	5	-65.51	143.01	0	0.41
Tr + Br	8	-61.83	145	1.99	0.15
VC + BA	6	-65.42	145.74	2.72	0.1
VC + Br	6	-65.47	145.83	2.82	0.1
Tr	7	-64.2	146.41	3.4	0.07
LC	5	-67.82	147.63	4.62	0.04
Tr + Br + BA	9	-61.51	147.93	4.92	0.03
VC + BA + Br	7	-65.4	148.79	5.78	0.02
LC + BA	6	-66.97	148.84	5.83	0.02
Tr + BA	8	-63.83	148.99	5.98	0.02
LC + Br	6	-67.81	150.52	7.51	0.01
null	4	-70.95	151.19	8.18	0.01
LC + BA + Br	7	-66.94	151.88	8.86	0
BA	5	-70.72	153.43	10.42	0
Br	5	-70.93	153.86	10.84	0
Br + BA	6	-70.71	156.32	13.31	0

**ANNEXE J – MODEL-AVERAGED ESTIMATES OF BETA PARAMETERS FOR
SNOWSHOE HARE ABUNDANCE**

Model-averaged estimates of β parameters explaining the abundance of snowshoe hare (*Lepus americanus*) fecal pellets. Confidence intervals (95%) excluding 0 indicates that a parameter influences the variable (bold).

Parameter	Intercept	Model-averaged estimate	SE	Lower 95% CI	Upper 95% CI	R ²
Vertical cover	-0.77	0.05	0.02	0.02	0.08	0.27
Treatments (reference = control)	1.86					0.33
CTR		-0.92	0.59	-2.07	0.59	
Thinning		-2.85	0.8	-4.42	-1.28	
Brushing		-3.19	0.91	-4.96	-1.41	
Browse	1.45	-0.01	0.01	-0.03	0.01	0.008

LISTE DE RÉFÉRENCES

- Abele, S. L., Wirsing, A. J. et Murray, D. L. (2013). Precommercial forest thinning alters abundance but not survival of snowshoe hares. *The Journal of Wildlife Management*, 77(1), 84-92. <https://doi.org/10.1002/jwmq.426>
- Achat, D. L., Fortin, M., Landmann, G., Ringeval, B. et Augusto, L. (2015). Forest soil carbon is threatened by intensive biomass harvesting. *Scientific Reports*, 5(1), 15991. <https://doi.org/10.1038/srep15991>
- Alban, D. H. et Perala, D. A. (1992). Carbon storage in Lake States aspen ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 22(8), 1107-1110. <https://doi.org/10.1139/x92-146>
- Ameray, A., Bergeron, Y., Valeria, O., Montoro Girona, M. et Cavard, X. (2021). Forest Carbon Management: a Review of Silvicultural Practices and Management Strategies Across Boreal, Temperate and Tropical Forests. *Current Forestry Reports*, 7(4), 245-266. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00151-w>
- Asaye, Z. et Zewdie, S. (2013). Fine root dynamics and soil carbon accretion under thinned and un-thinned *Cupressus lusitanica* stands in, Southern Ethiopia. *Plant and Soil*, 366(1-2), 261-271. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1420-3>
- Attwill, P. M. (1994). The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, 63(2-3), 247-300. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)90114-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(94)90114-7)
- Ausband, D. E. et Baty, G. R. (2005). Effects of precommercial thinning on snowshoe hare habitat use during winter in low-elevation montane forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(1), 206-210. <https://doi.org/10.1139/x04-152>
- Balandier, P., Collet, C., Miller, J. H., Reynolds, P. E. et Zedaker, S. M. (2006). Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 79(1), 3-27. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi056>
- Bastien, Y. et Gauberville, C. (2011). *Vocabulaire forestier: écologie, gestion et conservation des espaces boisés*. Institut pour le développement forestier.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. et Walker, S. (2014). *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4*. R package version 1.1-7.

- Bédard, S., Bégin, J., De Grandpré, L., Duchesne, L., Grondin, P., Jetté, J., Jobidon, R., Lussier, J., Pothier, D. et Prigent, G. (2003). Éclaircie commerciale pour le groupe de production prioritaire SEPM - Avis scientifique - Comité consultatif scientifique du Manuel d'aménagement forestier. *Ministère des Ressources naturelles du Québec, Direction de la recherche forestière, Québec.*
- Bell, F. W., Pitt, D. G., Morneau, A. E. et Pickering, S. M. (1999). Response of Immature Trembling Aspen to Season and Height of Cut. *Northern Journal of Applied Forestry*, 16(2), 108-114. <https://doi.org/10.1093/njaf/16.2.108>
- Bell, F. W., Thiffault, N., Szuba, K., Luckai, N. et Stinson, A. (2011). Synthesis of Silviculture Options, Costs, and Consequences of Alternative Vegetation Management Practices Relevant to Boreal and Temperate Conifer Forests: Introduction. *The Forestry Chronicle*, 87(02), 155-160. <https://doi.org/10.5558/tfc2011-005>
- Bellefeuille, S. D., Bélanger, L., Huot, J. et Cimon, A. (2001). Clear-cutting and regeneration practices in Quebec boreal balsam fir forest: effects on snowshoe hare. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(1), 41-51. <https://doi.org/10.1139/x00-140>
- Berg, N. D., Gese, E. M., Squires, J. R. et Aubry, L. M. (2012). Influence of forest structure on the abundance of snowshoe hares in western Wyoming. *The Journal of Wildlife Management*, 76(7), 1480-1488. <https://doi.org/10.1002/jwmq.385>
- Bernier, P., Gauthier, S., Jean, P.-O., Manka, F., Boulanger, Y., Beaudoin, A. et Guindon, L. (2016). Mapping Local Effects of Forest Properties on Fire Risk across Canada. *Forests*, 7(8), 157. <https://doi.org/10.3390/f7080157>
- Bissonnette, J., Bélanger, L., Marchand, S., Larue, P. et Huot, J. (1997). L'inventaire forestier multiressource : les variables critiques de l'habitat faunique. *The Forestry Chronicle*, 73(2), 241-247. <https://doi.org/10.5558/tfc73241-2>
- Bjelanovic, I., Comeau, P., Meredith, S. et Roth, B. (2021). Precommercial Thinning Increases Spruce Yields in Boreal Mixedwoods in Alberta, Canada. *Forests*, 12(4), 412. <https://doi.org/10.3390/f12040412>
- Blanchette, P., Desjardins, S., Poirier, M., Legris, J. et LaRue, P. (2003). *Utilisation par le lièvre d'amérique de peuplements traités par éclaircie précommerciale dans le domaine de l'érablière à bouleau jaune et de la pessière à mousses.* Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune.
- Boerner, R. E., Waldrop, T. A. et Shelburne, V. B. (2006). Wildfire mitigation strategies affect soil enzyme activity and soil organic carbon in loblolly pine

- (*Pinus taeda*) forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(12), 3148-3154. <https://doi.org/10.1139/x06-222>
- Bois, G., Imbeau, L. et Mazerolle, M. J. (2012). Recovery time of snowshoe hare habitat after commercial thinning in boreal Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(1), 123-133. <https://doi.org/10.1139/x11-170>
- Bokalo, M., Comeau, P. G. et Titus, S. J. (2007). Early development of tended mixtures of aspen and spruce in western Canadian boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 242(2-3), 175-184. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.038>
- Bolat, İ. (2014). The effect of thinning on microbial biomass C, N and basal respiration in black pine forest soils in Mudurnu, Turkey. *European Journal of Forest Research*, 133(1), 131-139. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0752-8>
- Boucher, Y., Arseneault, D. et Sirois, L. (2006). Logging-induced change (1930-2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(2), 505-517. <https://doi.org/10.1139/x05-252>
- Boutin, S., Krebs, C. J., Boonstra, R., Dale, M. R. T., Hannon, S. J., Martin, K., Sinclair, A. R. E., Smith, J. N. M., Turkington, R., Blower, M., Byrom, A., Doyle, F. I., Doyle, C., Hik, D., Hofer, L., Hubbs, A., Karels, T., Murray, D. L., Nams, V., ... Schweiger, S. (1995). Population Changes of the Vertebrate Community during a Snowshoe Hare Cycle in Canada's Boreal Forest. *Oikos*, 74(1), 69. <https://doi.org/10.2307/3545676>
- Boyd, I. L., Freer-Smith, P. H., Gilligan, C. A. et Godfray, H. C. J. (2013). The Consequence of Tree Pests and Diseases for Ecosystem Services. *Science*, 342(6160), 1235773. <https://doi.org/10.1126/science.1235773>
- Bravo-Oviedo, A., Ruiz-Peinado, R., Modrego, P., Alonso, R. et Montero, G. (2015). Forest thinning impact on carbon stock and soil condition in Southern European populations of *P. sylvestris* L. *Forest Ecology and Management*, 357, 259-267. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.08.005>
- Briceño-Elizondo, E., Garcia-Gonzalo, J., Peltola, H. et Kellomäki, S. (2006). Carbon stocks and timber yield in two boreal forest ecosystems under current and changing climatic conditions subjected to varying management regimes. *Environmental Science & Policy*, 9(3), 237-252. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2005.12.003>
- Callesen, I., Raulund-Rasmussen, K., Westman, C. J. et Tau-Strand, L. (2007). Nitrogen pools and C: N ratios in well-drained Nordic forest soils related to climate and soil texture. *Boreal environment research*, 12(6), 681-692.

- Campbell, J., Alberti, G., Martin, J. et Law, B. E. (2009). Carbon dynamics of a ponderosa pine plantation following a thinning treatment in the northern Sierra Nevada. *Forest Ecology and Management*, 257(2), 453-463. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.09.021>
- Carey, A. B. et Harrington, C. A. (2001). Small mammals in young forests: implications for management for sustainability. *Forest Ecology and Management*, 154(1-2), 289-309. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00638-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00638-1)
- Cavard, X., Bergeron, Y., Chen, H. Y. H. et Paré, D. (2010). Mixed-species effect on tree aboveground carbon pools in the east-central boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(1), 37-47. <https://doi.org/10.1139/X09-171>
- Cavard, X., Bergeron, Y., Chen, H. Y. H., Paré, D., Laganière, J. et Brassard, B. (2011a). Competition and facilitation between tree species change with stand development. *Oikos*, 120(11), 1683-1695. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19294.x>
- Cavard, X., Macdonald, S. E., Bergeron, Y. et Chen, H. Y. H. (2011b). Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: Evidence for understory plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests. *Environmental Reviews*, 19(NA), 142-161. <https://doi.org/10.1139/a11-004>
- Chen, H. Y. et Popadiouk, R. V. (2002). Dynamics of North American boreal mixedwoods. *Environmental Reviews*, 10(3), 137-166. <https://doi.org/10.1139/a02-007>
- Chomel, M., DesRochers, A., Baldy, V., Larchevêque, M. et Gauquelin, T. (2014). Non-additive effects of mixing hybrid poplar and white spruce on aboveground and soil carbon storage in boreal plantations. *Forest Ecology and Management*, 328, 292-299. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.048>
- Comeau, P. G. (2002). Relationships between stand parameters and understorey light in boreal aspen stands. *Journal of Ecosystems and Management*. <https://doi.org/10.22230/jem.2002v1n2a240>
- Comeau, P. G. (2021). Effects of Thinning on Dynamics and Drought Resistance of Aspen-White Spruce Mixtures: Results From Two Study Sites in Saskatchewan. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, 621752. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.621752>
- Comeau, P. G. (2022). Can Spot Motor-Manual Brushing Treatments Be Effective for Controlling Aspen and Increasing Spruce Growth in Regenerating Mixedwood Stands? *Forests*, 13(11), 1784. <https://doi.org/10.3390/f13111784>

- Comeau, P. G., Hoepting, M. K. et Mihajlovich, M. (2023). Using spot treatments to regenerate an intimate mixture of trembling aspen and white spruce in Alberta: Results at age 15. *The Forestry Chronicle*, 99(1), 80-91. <https://doi.org/10.5558/tfc2023-010>
- Comeau, P., Heineman, J. et Newsome, T. (2006). Evaluation of relationships between understory light and aspen basal area in the British Columbia central interior. *Forest Ecology and Management*, 226(1-3), 80-87. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.060>
- Comité d'experts sur l'aménagement écosystémique des forêts et. (2017). *L'aménagement écosystémique des forêts dans le contexte des changements climatiques - Rapport du comité d'experts*. Ministère des forêts, de la faune et des parcs, Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers.
- Conroy, M. J., Gysel, L. W. et Dudderar, G. R. (1979). Habitat Components of Clear-Cut Areas for Snowshoe Hares in Michigan. *The Journal of Wildlife Management*, 43(3), 680. <https://doi.org/10.2307/3808747>
- Cyr, G. et Thiffault, N. (2009). Long-term black spruce plantation growth and structure after release and juvenile cleaning: A 24-year study. *The Forestry Chronicle*, 85(3), 417-426. <https://doi.org/10.5558/tfc85417-3>
- D'Amore, D. V., Oken, K. L., Herendeen, P. A., Steel, E. A. et Hennon, P. E. (2015). Carbon accretion in unthinned and thinned young-growth forest stands of the Alaskan perhumid coastal temperate rainforest. *Carbon Balance and Management*, 10(1), 25. <https://doi.org/10.1186/s13021-015-0035-4>
- Dalenberg, J. W. et Jager, G. (1989). Priming effect of some organic additions to ¹⁴C-labelled soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 21(3), 443-448. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(89\)90157-0](https://doi.org/10.1016/0038-0717(89)90157-0)
- Darquié, L., Raymond, P. et DesRochers, A. (2024). Retaining the largest aspen stems during motor-manual release allows to control aspen suckering in young mixedwood stands. *Forest Ecology and Management*, 555, 121703. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121703>
- Darveau, M., Huot, J. et Bélanger, L. (1998). Riparian forest strips as habitat for snowshoe hare in a boreal balsam fir forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(10), 1494-1500. <https://doi.org/10.1139/x98-110>
- Davis, J. H. (1960). Proposals Concerning the Concept of Habitat and A Classification of Types. *Ecology*, 41(3), 537-541. <https://doi.org/10.2307/1933327>

- De Grandpré, L. et Bergeron, Y. (1997). Diversity and Stability of Understorey Communities Following Disturbance in the Southern Boreal Forest. *The Journal of Ecology*, 85(6), 777. <https://doi.org/10.2307/2960601>
- Desrochers, A. (2009). Aménagement des habitats de la faune. Dans *Manuel de foresterie* (2e éd, p. 771-798). Éditions MultiMondes.
- DesRochers, A. et Lieffers, V. J. (2001a). Root biomass of regenerating aspen (*Populus tremuloides*) stands of different densities in Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(6), 1012-1018. <https://doi.org/10.1139/cjfr-31-6-1012>
- DesRochers, A. et Lieffers, V. J. (2001b). The coarse-root system of mature *Populus tremuloides* in declining stands in Alberta, Canada. *Journal of Vegetation Science*, 12(3), 355-360. <https://doi.org/10.2307/3236849>
- de Vos, A. (1964). Food utilization of snowshoe hares on Manitoulin Island, Ontario. *Journal of Forestry*, 62(4), 238-244. <https://doi.org/10.1093/jof/62.4.238>
- Dey, D. C., Knapp, B. O., Battaglia, M. A., Deal, R. L., Hart, J. L., O'Hara, K. L., Schweitzer, C. J. et Schuler, T. M. (2019). Barriers to natural regeneration in temperate forests across the USA. *New Forests*, 50(1), 11-40. <https://doi.org/10.1007/s11056-018-09694-6>
- Dupuis, S., Arseneault, D. et Sirois, L. (2011). Change from pre-settlement to present-day forest composition reconstructed from early land survey records in eastern Québec, Canada: Change from pre-settlement to present-day forest composition. *Journal of Vegetation Science*, 22(3), 564-575. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01282.x>
- Eliasson, L. (1971). Growth Regulators in *Populus tremula*. III. Variation of Auxin and Inhibitor Level in Roots in Relation to Root Sucker Formation. *Physiologia Plantarum*, 25(1), 118-121. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1971.tb01099.x>
- Environment and Natural Resources Canada. (2013). *Données des stations pour le calcul des normales climatiques au Canada de 1981 à 2010*. Climate normal 1981-2021. https://climat.meteo.gc.ca/climate_normals/results_1981_2010_f.html?searchType=stnProx&txtRadius=25&selCity=&selPark=&optProxType=custom&txtCentrall.atDeg=47&txtCentrall.atMin=12&txtCentrall.atSec=0&txtCentrall.onqDeg=79&txtCentrall.onqMin=22&txtCentrall.onqSec=0&txtLatDecDeg=&txtLongDecDeg=&stnID=6002&dispBack=0
- Eriksson, E. (2006). Thinning operations and their impact on biomass production in stands of Norway spruce and Scots pine. *Biomass and Bioenergy*, 30(10), 848-854. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2006.04.001>

- Etcheverry, P., Crête, M., Ouellet, J.-P., Rivest, L.-P., Richer, M.-C. et Beaudoin, C. (2005). Population dynamics of snowshoe hares in relation to furbearer harvest. *Journal of Wildlife Management*, 69(2), 771-781. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2005\)069\[0771:PDOSHI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2005)069[0771:PDOSHI]2.0.CO;2)
- Ewacha, M. V. A., Roth, J. D. et Brook, R. K. (2014). Vegetation structure and composition determine snowshoe hare (*Lepus americanus*) activity at arctic tree line. *Canadian Journal of Zoology*, 92(9), 789-794. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0058>
- Farmer, R. E. (1962). Aspen root sucker formation and apical dominance. *Forest Science* 8 (4): 403-410, 8(4), 403-410. <https://doi.org/10.1093/forestscience/8.4.403>
- Feierabend, D. et Kielland, K. (2014). Movements, activity patterns, and habitat use of snowshoe hares (*Lepus americanus*) in interior Alaska. *Journal of Mammalogy*, 95(3), 525-533. <https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-199>
- Ferron, J., Couture, R. et Lemay, Y. (1998a). *Manuel d'aménagement des boisés privés pour la petite faune*. Fondation de la faune du Québec.
- Ferron, J., Potvin, F. et Dussault, C. (1998b). Short-term effects of logging on snowshoe hares in the boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(9), 1335-1343. <https://doi.org/10.1139/x98-113>
- Filipescu, C. N. et Comeau, P. G. (2007). Aspen competition affects light and white spruce growth across several boreal sites in western Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(9), 1701-1713. <https://doi.org/10.1139/X07-011>
- Foster, D. R. (1983). The history and pattern of fire in the boreal forest of southeastern Labrador. *Canadian Journal of Botany*, 61(9), 2459-2471. <https://doi.org/10.1139/b83-269>
- Frey, B. R., Lieffers, V. J., Landhäusser, S. M., Comeau, P. G. et Greenway, K. J. (2003). An analysis of sucker regeneration of trembling aspen. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(7), 1169-1179. <https://doi.org/10.1139/x03-053>
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M. C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, C. D., Mikusiński, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F., Moen, J. et Bengtsson, J. (2013). Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, 4(1), 1340. <https://doi.org/10.1038/ncomms2328>

- Garcia-Gonzalo, J., Peltola, H., Briceño-Elizondo, E. et Kellomäki, S. (2007). Changed thinning regimes may increase carbon stock under climate change: A case study from a Finnish boreal forest. *Climatic Change*, 81(3-4), 431-454. <https://doi.org/10.1007/s10584-006-9149-8>
- Garland, G., Banerjee, S., Edlinger, A., Miranda Oliveira, E., Herzog, C., Wittwer, R., Philippot, L., Maestre, F. T. et Van Der Heijden, M. G. A. (2021). A closer look at the functions behind ecosystem multifunctionality: A review. *Journal of Ecology*, 109(2), 600-613. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13511>
- Giai, C. et Boerner, R. E. J. (2007). Effects of ecological restoration on microbial activity, microbial functional diversity, and soil organic matter in mixed-oak forests of southern Ohio, USA. *Applied Soil Ecology*, 35(2), 281-290. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2006.08.003>
- Gigliotti, L. C., Jones, B. C., Lovallo, M. J. et Diefenbach, D. R. (2018). Snowshoe hare multi-level habitat use in a fire-adapted ecosystem. *The Journal of Wildlife Management*, 82(2), 435-444. <https://doi.org/10.1002/jwmq.21375>
- Gosselin, J., Grondin, P. et Saucier, J. P. (1998). *Rapport de classification écologique: Sapinière à bouleau jaune de l'ouest*. Ministère des Ressources naturelles du Québec, Direction de la gestion forestière.
- Gradowski, T., Lieffers, V. J., Landhäusser, S. M., Sidders, D., Volney, J. et Spence, J. R. (2010). Regeneration of *Populus* nine years after variable retention harvest in boreal mixedwood forests. *Forest Ecology and Management*, 259(3), 383-389. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.10.033>
- Griffin, P. C. et Mills, L. S. (2007). Precommercial Thinning Reduces Snowshoe Hare Abundance in the Short Term. *The Journal of Wildlife Management*, 71(2), 559-564. <https://doi.org/10.2193/2004-007>
- Guay, S. (1994). *Modèle d'indice de qualité d'habitat pour le lièvre d'Amérique (Lepus americanus) au Québec*. Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources naturelles, Ministère de l'Environnement et de la Faune, Gestion intégrée des ressources, document technique 93/6.
- Guillemette, F., Patricia Raymond et Larouche, C. (2013). Chapitre 1 - La place de la sylviculture. Dans *Le guide sylvicole du Québec, Tome 2 – Les concepts et l'application de la sylviculture*. Les publications du Québec.
- Hamberg, L., Malmivaara-Lämsä, M., Löfström, I., Vartiamäki, H., Valkonen, S. et Hantula, J. (2011). Sprouting of *Populus tremula* L. in spruce regeneration areas following alternative treatments. *European Journal of Forest Research*, 130(1), 99-106. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0372-5>

- Harper, G. J., Comeau, P. G., Hintz, W., Wall, R. E., Prasad, R. et Becker, E. M. (1999). *Chondrostereum purpureum* as a biological control agent in forest vegetation management. II. Efficacy on Sitka alder and aspen in western Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(7), 852-858. <https://doi.org/10.1139/x99-121>
- Helms, J. A. (1998). Dictionary of forestry. Society of American Foresters.
- Hobson, K. A. et Bayne, E. (2000). Breeding Bird Communities in Boreal Forest of Western Canada: Consequences of "Unmixing" the Mixedwoods. *The Condor*, 102(4), 759-769. <https://doi.org/10.1093/condor/102.4.759>
- Hogg, E. H., Brandt, J. P. et Kochtubajda, B. (2002). Growth and dieback of aspen forests in northwestern Alberta, Canada, in relation to climate and insects. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(5), 823-832. <https://doi.org/10.1139/x01-152>
- Holbrook, J. D., Squires, J. R., Olson, L. E., Lawrence, R. L. et Savage, S. L. (2017). Multiscale habitat relationships of snowshoe hares (*Lepus americanus*) in the mixed conifer landscape of the Northern Rockies, USA : Cross-scale effects of horizontal cover with implications for forest management. *Ecology and Evolution*, 7(1), 125-144. <https://doi.org/10.1002/ece3.2651>
- Holmes, R. T. et Robinson, S. K. (1981). Tree species preferences of foraging insectivorous birds in a northern hardwoods forest. *Oecologia*, 48(1), 31-35. <https://doi.org/10.1007/BF00346985>
- Homyack, J. A. (2003). *Effects of precommercial thinning on snowshoe hares, small mammals, and forest structure in northern Maine* [Thèse, Université du Maine].
- Homyack, J. A., Harrison, D. J. et Krohn, W. B. (2007). Effects of Precommercial Thinning on Snowshoe Hares in Maine. *The Journal of Wildlife Management*, 71(1), 4-13. <https://doi.org/10.2193/2005-481>
- Hoover, C. et Stout, S. (2007). The Carbon Consequences of Thinning Techniques: Stand Structure Makes a Difference. *Journal of Forestry*, 105(5), 266-270. <https://doi.org/10.1093/jof/105.5.266>
- Homer, G. J., Baker, P. J., Nally, R. M., Cunningham, S. C., Thomson, J. R. et Hamilton, F. (2010). Forest structure, habitat and carbon benefits from thinning floodplain forests: Managing early stand density makes a difference. *Forest Ecology and Management*, 259(3), 286-293. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.10.015>
- Hu, J., Herbohn, J., Chazdon, R. L., Baynes, J. et Vanclay, J. K. (2020). Above-ground biomass recovery following logging and thinning over 46 years in an

- Australian tropical forest. *Science of The Total Environment*, 734, 139098. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139098>
- Hwang, J. et Son, Y. (2006). Short-term effects of thinning and liming on forest soils of pitch pine and Japanese larch plantations in central Korea. *Ecological Research*, 21(5), 671-680. <https://doi.org/10.1007/s11284-006-0170-1>
- Jactel, H., Bauhus, J., Boberg, J., Bonal, D., Castagneyrol, B., Gardiner, B., Gonzalez-Olabarria, J. R., Koricheva, J., Meurisse, N. et Brockerhoff, E. G. (2017). Tree Diversity Drives Forest Stand Resistance to Natural Disturbances. *Current Forestry Reports*, 3(3), 223-243. <https://doi.org/10.1007/s40725-017-0064-1>
- Jactel, H., Brockerhoff, E. et Duelli, P. (2005). A Test of the Biodiversity-Stability Theory: Meta-analysis of Tree Species Diversity Effects on Insect Pest Infestations, and Re-examination of Responsible Factors. Dans M. Scherer-Lorenzen, C. Körner et E.-D. Schulze (dir.), *Forest Diversity and Function* (vol. 176, p. 235-262). Springer-Verlag. https://doi.org/10.1007/3-540-26599-6_12
- James, J. et Harrison, R. (2016). The Effect of Harvest on Forest Soil Carbon: A Meta-Analysis. *Forests*, 7(12), 308. <https://doi.org/10.3390/f7120308>
- Jelínková, H., Tremblay, F. et DesRochers, A. (2009). Molecular and dendrochronological analysis of natural root grafting in *Populus tremuloides* (Salicaceae). *American Journal of Botany*, 96(8), 1500-1505. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800177>
- Jobidon, R. (1994). Light threshold for optimal black spruce (*Picea mariana*) seedling growth and development under brush competition. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(8), 1629-1635. <https://doi.org/10.1139/x94-211>
- Jobidon, R. (1995). *Autécologie de quelques espèces de compétition d'importance pour la régénération forestière au Québec : Revue de littérature*. Ministère des Ressources naturelles, Direction de la recherche forestière.
- Jobidon, R. (2000). Density-dependent effects of northern hardwood competition on selected environmental resources and young white spruce (*Picea glauca*) plantation growth, mineral nutrition, and stand structural development – a 5-year study. *Forest Ecology and Management*, 130(1-3), 77-97. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00176-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00176-0)
- Jobidon, R. et Charette, L. (1992). *Dégagement mécanique et manuel de jeunes plantations de conifères, étude d'efficacité cinq ans après le traitement*. Ministère des Forêts.

- Jobidon, R., Roy, V. et Cyr, G. (2003). Net effect of competing vegetation on selected environmental conditions and performance of four spruce seedling stock sizes after eight years in Québec (Canada). *Annals of Forest Science*, 60(7), 691-699. <https://doi.org/10.1051/forest.2003063>
- Kabzems, R., Bokalo, M., Comeau, P. et MacIsaac, D. (2015). Managed Mixtures of Aspen and White Spruce 21 to 25 Years after Establishment. *Forests*, 7(12), 5. <https://doi.org/10.3390/f7010005>
- Kabzems, R., Harper, G. et Elkin, C. (2022). Growing Space Management in Boreal Mixedwood Forests: 22 Year Results. *Journal of Sustainable Forestry*, 1-20. <https://doi.org/10.1080/10549811.2022.2090381>
- Keith, L. B., Bloomer, S. E. M. et Willebrand, T. (1993). Dynamics of a snowshoe hare population in fragmented habitat. *Canadian Journal of Zoology*, 71(7), 1385-1392. <https://doi.org/10.1139/z93-191>
- Keith, L. B., Cary, J. R., Rongstad, O. J. et Brittingham, M. C. (1984). Demography and Ecology of a Declining Snowshoe Hare Population. *Wildlife Monographs*, (90), 3-43.
- Kenefic, L. S., Kabrick, J. M., Knapp, B. O., Raymond, P., Clark, K. L., D'Amato, A. W., Kern, C. C., Vickers, L. A., Dey, D. C. et Rogers, N. S. (2021). Mixedwood silviculture in North America: the science and art of managing for complex, multi-species temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 51(7), 921-934. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0410>
- Kim, C., Son, Y., Lee, W.-K., Jeong, J. et Noh, N.-J. (2009). Influences of forest tending works on carbon distribution and cycling in a *Pinus densiflora* S. et Z. stand in Korea. *Forest Ecology and Management*, 257(5), 1420-1426. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.12.015>
- Knoke, T., Ammer, C., Stimm, B. et Mosandl, R. (2008). Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. *European Journal of Forest Research*, 127(2), 89-101. <https://doi.org/10.1007/s10342-007-0186-2>
- Krebs, C. J., Boonstra, R. et Boutin, S. (2018). Using experimentation to understand the 10-year snowshoe hare cycle in the boreal forest of North America. *Journal of Animal Ecology*, 87(1), 87-100. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12720>
- Krebs, C. J., Boutin, S., Boonstra, R., Sinclair, A. R. E., Smith, J. N. M., Dale, M. R. T., Martin, K. et Turkington, R. (1995). Impact of Food and Predation on the Snowshoe Hare Cycle. *Science*, 269(5227), 1112-1115. <https://doi.org/10.1126/science.269.5227.1112>

- Kunhamu, T. K., Kumar, B. M. et Viswanath, S. (2009). Does thinning affect litterfall, litter decomposition, and associated nutrient release in *Acacia mangium* stands of Kerala in peninsular India? *Canadian Journal of Forest Research*, 39(4), 792-801. <https://doi.org/10.1139/X09-008>
- Kurz, W. A., Shaw, C. H., Boisvenue, C., Stinson, G., Metsaranta, J., Leckie, D., Dyk, A., Smyth, C. et Neilson, E. T. (2013). Carbon in Canada's boreal forest — A synthesis. *Environmental Reviews*, 21(4), 260-292. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0041>
- Kuzyakov, Y., Friedel, J. K. et Stahr, K. (2000). Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(11-12), 1485-1498. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00084-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00084-5)
- Lafèche, V., Larouche, C. et Guillemette, F. (2013). Chapitre 15 - L'éclaircie commerciale. Dans *Le guide sylvicole du Québec, Tome 2 – Les concepts et l'application de la sylviculture* (p. 273-299). Les publications du Québec.
- Laganière, J., Boča, A., Van Miegroet, H. et Paré, D. (2017). A Tree Species Effect on Soil That Is Consistent Across the Species' Range: The Case of Aspen and Soil Carbon in North America. *Forests*, 8(4), 113. <https://doi.org/10.3390/f8040113>
- Laganière, J., Cavard, X., Brassard, B. W., Paré, D., Bergeron, Y. et Chen, H. Y. H. (2015). The influence of boreal tree species mixtures on ecosystem carbon storage and fluxes. *Forest Ecology and Management*, 354, 119-129. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.029>
- Laganière, J., Paré, D., Bergeron, Y., Chen, H. Y. H., Brassard, B. W. et Cavard, X. (2013). Stability of Soil Carbon Stocks Varies with Forest Composition in the Canadian Boreal Biome. *Ecosystems*, 16(5), 852-865. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9658-z>
- Lal, R. (2008). Carbon sequestration. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1492), 815-830. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2185>
- Lamhamedi, M. et Bernier, P. (1994). Ecophysiology and field performance of black spruce (*Picea mariana*): a review. *Annales des Sciences Forestières*, 51(6), 529-551. <https://doi.org/10.1051/forest:19940601>
- Larouche, C., Gauthier, M.-M. et Tremblay, S. (2013). Chapitre 18 : les coupes totales. Dans *Le guide sylvicole du Québec, Tome 2 – Les concepts et l'application de la sylviculture*. Les publications du Québec.
- Le Quéré, C., Andrew, R. M., Friedlingstein, P., Sitch, S., Hauck, J., Pongratz, J., Pickers, P. A., Korsbakken, J. I., Peters, G. P., Canadell, J. G., Armeth, A.,

- Arora, V. K., Barbero, L., Bastos, A., Bopp, L., Chevallier, F., Chini, L. P., Ciais, P., Doney, S. C., ... Zheng, B. (2018). Global Carbon Budget 2018. *Earth System Science Data*, 10(4), 2141-2194. <https://doi.org/10.5194/essd-10-2141-2018>
- Légaré, S., Bergeron, Y. et Paré, D. (2005a). Effect of aspen (*Populus tremuloides*) as a companion species on the growth of black spruce (*Picea mariana*) in the southwestern boreal forest of Quebec. *Forest Ecology and Management*, 208(1-3), 211-222. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.12.004>
- Légaré, S., Paré, D. et Bergeron, Y. (2004). The responses of black spruce growth to an increased proportion of aspen in mixed stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2), 405-416. <https://doi.org/10.1139/x03-251>
- Légaré, S., Paré, D. et Bergeron, Y. (2005b). Influence of Aspen on Forest Floor Properties in Black Spruce-dominated Stands. *Plant and Soil*, 275(1-2), 207-220. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-1482-6>
- Leopold, A. (1933). *Game management*. Charles Scribner's Sons.
- Lieffers, V. J. et Beck Jr., J. A. (1994). A semi-natural approach to mixedwood management in the prairie provinces. *The Forestry Chronicle*, 70(3), 260-264. <https://doi.org/10.5558/tfc70260-3>
- Lieth, H. (1975). Modeling the Primary Productivity of the World. Dans H. Lieth et R. H. Whittaker (dir.), *Primary Productivity of the Biosphere* (vol. 14, p. 237-263). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-80913-2_12
- Litvaitis, J. A., Sherburne, J. A. et Bissonette, J. A. (1985). Influence of Understory Characteristics on Snowshoe Hare Habitat Use and Density. *The Journal of Wildlife Management*, 49(4), 866. <https://doi.org/10.2307/3801359>
- Liu, X. (2016). *Methods and Applications of Longitudinal Data Analysis*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-13082-6>
- MacArthur, R. H. (1958). Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. *Ecology*, 39(4), 599-619. <https://doi.org/10.2307/1931600>
- MacDonald, G. B. (1995). The case for boreal mixedwood management: An Ontario perspective. *The Forestry Chronicle*, 71(6), 725-734. <https://doi.org/10.5558/tfc71725-6>
- MacLean, D. A. et Clark, K. L. (2021). Mixedwood management positively affects forest health during insect infestations in eastern North America. *Canadian Journal of Forest Research*, 51(7), 910-920. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0462>

- MacPherson, D. M., Lieffers, V. J. et Blenis, P. V. (2001). Productivity of aspen stands with and without a spruce understory in Alberta's boreal mixedwood forests. *The Forestry Chronicle*, 77(2), 351-356. <https://doi.org/10.5558/tfc77351-2>
- Man, R. et Lieffers, V. J. (1999). Are mixtures of aspen and white spruce more productive than single species stands? *The Forestry Chronicle*, 75(3), 505-513. <https://doi.org/10.5558/tfc75505-3>
- Mayer, M., Prescott, C. E., Abaker, W. E. A., Augusto, L., Cécillon, L., Ferreira, G. W. D., James, J., Jandl, R., Katzensteiner, K., Laclau, J.-P., Laganière, J., Nouvellon, Y., Paré, D., Stanturf, J. A., Vanguelova, E. I. et Vesterdal, L. (2020). Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management*, 466, 118127. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118127>
- Mazerolle, M. J. (2023). Model selection and multimodel inference using the AICcmodavg package. *R Vignette*.
- McHenry, M. T., Wilson, B. R., Lemon, J. M., Donnelly, D. E. et Gowns, I. G. (2006). Soil and vegetation response to thinning White Cypress Pine (*Callitris glaucophylla*) on the Northwestern Slopes of New South Wales, Australia. *Plant and Soil*, 285(1-2), 245-255. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9011-9>
- Ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs. (2024). *Liste de la faune vertébrée du Québec (LFVQ)*. Récupéré le 4 avril 2024 de <https://www.donneesquebec.ca/recherche/dataset/liste-de-la-faune-verteebree-du-quebec>
- Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs. (2015). *Stratégie d'aménagement durable des forêts*. Ministère des forêts, de la faune et des parcs.
- Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs. (2018). *Glossaire forestier*. <https://glossaire-forestier.mffp.gouv.qc.ca/>
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. (2021). *Cartographie du 5e inventaire écoforestier du Québec méridional: méthodes et données associées*. Ministère des forêts, de la faune et des parcs, Secteur des forêts, Direction des inventaires forestiers.
- Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs. (2016b). *Fiches d'aide à la décision pour les traitements sylvicoles au Québec*. Gouvernement du Québec, Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers.
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. (2016a). *Intégration des enjeux écologiques dans les plans d'aménagement forestier intégré de 2018-2023*.

Cahier 4.1 – Enjeux liés à la composition végétale. Direction de l'aménagement et de l'environnement forestiers.

- Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts. (2022). *Ressources et industries forestières du Québec, portrait statistique 2021.*
- Mulak, T., Landhäusser, S. M. et Lieffers, V. J. (2006). Effects of timing of cleaning and residual density on regeneration of juvenile aspen stands. *Forest Ecology and Management*, 232(1-3), 198-204. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.05.071>.
- Nave, L. E., Vance, E. D., Swanston, C. W. et Curtis, P. S. (2010). Harvest impacts on soil carbon storage in temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 259(5), 857-866. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.009>
- Newbury, T. L. et Simon, N. P. P. (2005). The effects of clearcutting on snowshoe hare (*Lepus americanus*) relative abundance in central Labrador. *Forest Ecology and Management*, 210(1-3), 131-142. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.013>
- Nudds, T. D. (1977). Quantifying the Vegetative Structure of Wildlife Cover. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 5(3), 113-117.
- Ola, A., Devos, W., Bouchard, M., Mazerolle, M. J., Raymond, P. et Munson, A. D. (2024). Above- and belowground carbon stocks under differing silvicultural scenarios. *Forest Ecology and Management*, 558, 121785. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121785>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S. et Hayes, D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, 333(6045), 988-993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Pang, X., Bao, W., Zhu, B. et Cheng, W. (2013). Responses of soil respiration and its temperature sensitivity to thinning in a pine plantation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 171-172, 57-64. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.12.001>
- Pang, Y., Tian, J., Yang, H., Zhang, K. et Wang, D. (2022). Responses of Fine Roots at Different Soil Depths to Different Thinning Intensities in a Secondary Forest in the Qinling Mountains, China. *Biology*, 11(3), 351. <https://doi.org/10.3390/biology11030351>
- Paquette, A. et Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests: The effect of biodiversity on the productivity.

Global Ecology and Biogeography, 20(1), 170-180.
<https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x>

- Paré, D. et Bergeron, Y. (1996). Effect of colonizing tree species on soil nutrient availability in a clay soil of the boreal mixedwood. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(6), 1022-1031. <https://doi.org/10.1139/x26-113>
- Pastor, J. (1990). Nutrient cycling in aspen ecosystems (vol. General Technical Report NC-140, p. 21-38). Aspen Symposium '89 : Proceedings, USDA Forest Service North Central Forest Experiment Station.
- Payne, N. J., Allan Cameron, D., Leblanc, J.-D. et Morrison, I. K. (2019). Carbon storage and net primary productivity in Canadian boreal mixedwood stands. *Journal of Forestry Research*, 30(5), 1667-1678.
<https://doi.org/10.1007/s11676-019-00886-0>
- Penner, M., Power, K., Muhairwe, C., Tellier, R. et Wang, Y. (1997). *Canada's forest biomass resources: deriving estimates from Canada's forest inventory*.
- Penner, M., Robinson, C. et Woods, M. (2001). The response of good and poor aspen clones to thinning. *The Forestry Chronicle*, 77(5), 874-884.
<https://doi.org/10.5558/tfc77874-5>
- Perala, D. A. (1977). *Manager's handbook for aspen in the North Central States* (vol. 36). Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station.
- Perala, D., Burns, R. et Honkala, B. (1990). *Populus tremuloides* Michx.-Quaking Aspen. *Silvics of North America*, 2, 555-569.
- Peterson, E. B. et Peterson, N. M. (1992). *Ecology, management, and use of aspen and balsam poplar in the prairie provinces, Canada*. Forestry Canada, Northwest Region, Northern Forestry Centre.
- Pitt, D. G., Comeau, P. G., Parker, W. C., Hoepting, M. K., MacIsaac, D., McPherson, S. et Mihajlovich, M. (2015). Early vegetation control for the regeneration of a single-cohort, intimate mixture of white spruce and aspen on upland boreal sites – 10th year update. *The Forestry Chronicle*, 91(03), 238-251. <https://doi.org/10.5558/tfc2015-045>
- Pitt, D. G., Dumas, M. T., Wall, R. E., Thompson, D. G., Lanteigne, L., Hintz, W., Sampson, G. et Wagner, R. G. (1999). *Chondrostereum purpureum* as a biological control agent in forest vegetation management. I. Efficacy on speckled alder, red maple, and aspen in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(7), 841-851. <https://doi.org/10.1139/x99-122>

- Pitt, D. G., Mihajlovich, M. et Proudfoot, L. M. (2004). Juvenile stand responses and potential outcomes of conifer release efforts on Alberta's spruceaspen mixedwood sites. *The Forestry Chronicle*, 80(5), 583-597. <https://doi.org/10.5558/tfc80583-5>
- Pitt, D. G., Morneau, A. E., Bunce, P. et Bell, F. W. (2000). Five Years of Vegetation Succession Following Vegetation Management Treatments in a Jack Pine Ecosystem. *Northern Journal of Applied Forestry*, 17(3), 100-109. <https://doi.org/10.1093/njaf/17.3.100>
- Poepplau, C., Don, A., Vesterdal, L., Leifeld, J., Van Wesemael, B., Schumacher, J. et Gensior, A. (2011). Temporal dynamics of soil organic carbon after land-use change in the temperate zone - carbon response functions as a model approach: SOIL ORGANIC CARBON AND LAND-USE CHANGE. *Global Change Biology*, 17(7), 2415-2427. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02408.x>
- Post, W. M., Amonette, J. E., Birdsey, R., Garten, C. T., Izaurre, R. C., Jardine, P. M., Jastrow, J., Lal, R., Marland, G., McCarl, B. A., Thomson, A. M., West, T. O., Wullschlegel, S. D. et Metting, F. B. (2009). Terrestrial biological carbon sequestration: Science for enhancement and implementation. Dans B. J. McPherson et E. T. Sundquist (dir.), *Geophysical Monograph Series* (vol. 183, p. 73-88). American Geophysical Union. <https://doi.org/10.1029/2008GM000753>
- Potvin, F. (1995). *L'inventaire du brout: revue des méthodes et description des deux techniques* ([Ed. rév.]). Gouvernement du Québec, Ministère de l'environnement et de la faune, Direction de la faune et des habitats.
- Potvin, F., Breton, L. et Courtois, R. (2005). Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(1), 151-160. <https://doi.org/10.1139/x04-151>
- Potvin, F., Courtois, R. et Bélanger, L. (1999). Short-term response of wildlife to clear-cutting in Quebec boreal forest: multiscale effects and management implications. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(7), 1120-1127. <https://doi.org/10.1139/x99-040>
- Preston, C. M., Nault, J. R. et Trofymow, J. A. (2009). Chemical Changes During 6 Years of Decomposition of 11 Litters in Some Canadian Forest Sites. Part 2. ¹³C Abundance, Solid-State ¹³C NMR Spectroscopy and the Meaning of "Lignin". *Ecosystems*, 12(7), 1078-1102. <https://doi.org/10.1007/s10021-009-9267-z>

- Prévost, M. et Charette, L. (2017). Precommercial thinning of overtopping aspen to release coniferous regeneration in a boreal mixedwood stand. *The Forestry Chronicle*, 93(03), 259-270. <https://doi.org/10.5558/tfc2017-034>
- Prévost, M. et Gauthier, M.-M. (2012). Precommercial thinning increases growth of overstory aspen and understory balsam fir in a boreal mixedwood stand. *Forest Ecology and Management*, 278, 17-26. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.05.005>
- Prévost, M., Roy, V. et Raymond, P. (2003). *Sylviculture et régénération des forêts mixtes du Québec (Canada): une approche qui respecte la dynamique naturelle des peuplements*. Direction de la recherche forestière.
- Puettmann, K. J. et Reich, P. B. (1995). The differential sensitivity of red pine and quaking aspen to competition. *Canadian Journal of Forest Research*, 25(11), 1731-1737. <https://doi.org/10.1139/x95-187>
- R Core Team. (2021). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>
- R Core Team. (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Ratcliffe, S., Wirth, C., Jucker, T., Van Der Plas, F., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Allan, E., Benavides, R., Bruelheide, H., Ohse, B., Paquette, A., Ampoorter, E., Bastias, C. C., Bauhus, J., Bonal, D., Bouriaud, O., Bussotti, F., Carnol, M., Castagneyrol, B., ... Baeten, L. (2017). Biodiversity and ecosystem functioning relations in European forests depend on environmental context. *Ecology Letters*, 20(11), 1414-1426. <https://doi.org/10.1111/ele.12849>
- Raulier, F., Pothier, D. et Bernier, P. Y. (2003). Predicting the effect of thinning on growth of dense balsam fir stands using a process-based tree growth model. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(3), 509-520. <https://doi.org/10.1139/x03-009>
- Raymond, P., Guillemette, F. et Larouche, C. (2013). Chapitre 6 – Les grands types de couvert et les groupements d'essences principales. Dans *Le guide sylvicole du Québec, Tome 2 – Les concepts et l'application de la sylviculture* (p. 94-119). Les publications du Québec.
- Reinikainen, M., D'Amato, A. W., Bradford, J. B. et Fraver, S. (2014). Influence of stocking, site quality, stand age, low-severity canopy disturbance, and forest composition on sub-boreal aspen mixedwood carbon stocks. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(3), 230-242. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0165>

- Rice, J. A., MacDonald, G. B. et Weingartner, D. H. (2001). Precommercial thinning of trembling aspen in northern Ontario: Part 1 – Growth responses. *The Forestry Chronicle*, 77(5), 893-901. <https://doi.org/10.5558/tfc77893-5>
- Rooney, T. P. et Waller, D. M. (2003). Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 181(1-2), 165-176. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00130-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00130-0)
- Ryu, S.-R., Concilio, A., Chen, J., North, M. et Ma, S. (2009). Prescribed burning and mechanical thinning effects on belowground conditions and soil respiration in a mixed-conifer forest, California. *Forest Ecology and Management*, 257(4), 1324-1332. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.11.033>
- Santantonio, D. et Santantonio, E. (1987). Effect of thinning on production and mortality of fine roots in a *Pinus radiata* plantation on a fertile site in New Zealand. *Canadian Journal of Forest Research*, 17(8), 919-928. <https://doi.org/10.1139/x87-144>
- Saucier, J. P., Robitaille, A. et Grondin, P. (2009). Cadre bioclimatique du Québec. Dans *Manuel de foresterie* (vol. 2, p. 186-205). Éditions MultiMondes Québec.
- Schaedel, M. S., Larson, A. J., Affleck, D. L. R., Belote, R. T., Goodburn, J. M. et Page-Dumroese, D. S. (2017). Early forest thinning changes aboveground carbon distribution among pools, but not total amount. *Forest Ecology and Management*, 389, 187-198. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.12.018>
- Simard, V., Imbeau, L. et Asselin, H. (2018). Effects of selection cuts on winter habitat use of snowshoe hare (*Lepus americanus*) in northern temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 48(9), 1049-1057. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0014>
- Smith, J. E., McKay, D., Brenner, G., McIVER, J. et Spatafora, J. W. (2005). Early impacts of forest restoration treatments on the ectomycorrhizal fungal community and fine root biomass in a mixed conifer forest: Prescribed fire and EMF species richness. *Journal of Applied Ecology*, 42(3), 526-535. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01047.x>
- Smith, J. N. M., Krebs, C. J., Sinclair, A. R. E. et Boonstra, R. (1988). Population Biology of Snowshoe Hares. II. Interactions with Winter Food Plants. *Journal of Animal Ecology*, 57(1), 269-286. <https://doi.org/10.2307/4778>
- St. Clair, S. B., Cavard, X. et Bergeron, Y. (2013). The role of facilitation and competition in the development and resilience of aspen forests. *Forest Ecology and Management*, 299, 91-99. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.026>

- Stiell, W. M. (1980). Response of White Spruce Plantation to Three Levels of Thinning from Below 1958-1978. *The Forestry Chronicle*, 56(1), 21-27. <https://doi.org/10.5558/tfc56021-1>
- Strukelj, M., Brais, S. et Paré, D. (2015). Nine-year changes in carbon dynamics following different intensities of harvesting in boreal aspen stands. *European Journal of Forest Research*, 134(5), 737-754. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0880-4>
- Suffice, P., Joannisse, G., Imbeau, L., Mazerolle, M. J. et Lessard, G. (2015). Short-term effects of irregular shelterwood cutting on yellow birch regeneration and habitat use by snowshoe hare. *Forest Ecology and Management*, 354, 160-169. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.025>
- Sun, J., Peng, C., McCaughey, H., Zhou, X., Thomas, V., Berninger, F., St-Onge, Benoît. et Hua, D. (2008). Simulating carbon exchange of Canadian boreal forests. *Ecological Modelling*, 219(3-4), 276-286. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.03.031>
- Thiffault, N. et Hébert, F. (2013). Chapitre 13 - Le dégagement et le nettoyage. Dans *Le guide sylvicole du Québec, Tome 2 – Les concepts et l'application de la sylviculture* (vol. 2, p. 244-271). Les publications du Québec.
- Thiffault, N., Lafleur, B., Roy, V. et DeBlois, J. (2012). Large Planting Stock Type and Mechanical Release Effects on the Establishment Success of *Picea glauca* Plantations in Quebec, Canada. *International Journal of Forestry Research*, 2012, 1-12. <https://doi.org/10.1155/2012/617392>
- Thiffault, N. et Roy, V. (2011). Living without herbicides in Québec (Canada): historical context, current strategy, research and challenges in forest vegetation management. *European Journal of Forest Research*, 130(1), 117-133. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0373-4>
- Thiffault, N., Roy, V., Prigent, G., Cyr, G., Jobidon, R. et Ménétrier, J. (2003). La sylviculture des plantations résineuses au Québec. *Nat. can*, 127(1), 63-80.
- Thimann, K. V. (1977). *Hormone action in the whole life of plants*. University of Massachusetts Press.
- Thomas, J. P., Reid, M. L., Barclay, R. M. R. et Jung, T. S. (2019). Salvage logging after an insect outbreak reduces occupancy by snowshoe hares (*Lepus americanus*) and their primary predators. *Global Ecology and Conservation*, 17, e00562. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00562>
- Thornton, D. H., Wirsing, A. J., Roth, J. D. et Murray, D. L. (2012). Complex effects of site preparation and harvest on snowshoe hare abundance across a

- patchy forest landscape. *Forest Ecology and Management*, 280, 132-139.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.011>
- Tremblay, S., Guillemette, F. et Barette, M. (2013). Chapitre 14 - L'éclaircie précommerciale. Dans *Le guide sylvicole du Québec, Tome 2 – Les concepts et l'application de la sylviculture* (p. 273-299). Les publications du Québec.
- Tüfekçioğlu, A., Güner, S. et Tilki, F. (2005). Thinning effects on production, root biomass and soil properties in a young oriental beech stand in Artvin, Turkey. *Journal of environmental biology*, 26(1), 91-95.
- Turetsky, M. R. (2003). The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling. *The Bryologist*, 106(3), 395-409. <https://doi.org/10.1639/05>
- Ussiri, D. A. N. et Lal, R. (2017). *Carbon Sequestration for Climate Change Mitigation and Adaptation*. Springer International Publishing.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-53845-7>
- Van Der Plas, F., Manning, P., Allan, E., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C., Zavala, M. A., Hector, A., Ampoorter, E., Baeten, L., Barbaro, L., Bauhus, J., Benavides, R., Benneter, A., Berthold, F., Bonal, D., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Bussotti, F., ... Fischer, M. (2016). Jack-of-all-trades effects drive biodiversity–ecosystem multifunctionality relationships in European forests. *Nature Communications*, 7(1), 11109.
<https://doi.org/10.1038/ncomms11109>
- Vandermeer, J. H. (1989). *The ecology of intercropping*. Cambridge University Press.
- Vesterdal, L., Dalsgaard, M., Felby, C., Raulund-Rasmussen, K. et Jørgensen, B. B. (1995). Effects of thinning and soil properties on accumulation of carbon, nitrogen and phosphorus in the forest floor of Norway spruce stands. *Forest Ecology and Management*, 77(1-3), 1-10. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(95\)03579-Y](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)03579-Y)
- Wagner, R. G. (2000). Competition and critical-period thresholds for vegetation management decisions in young conifer stands. *The Forestry Chronicle*, 76(6), 961-968. <https://doi.org/10.5558/tfc76961-6>
- Wagner, R. G., Little, K. M., Richardson, B. et Mcnabb, K. (2006). The role of vegetation management for enhancing productivity of the world's forests. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 79(1), 57-79.
<https://doi.org/10.1093/forestry/cpi057>
- Wagner, R. G., Mohammed, G. H. et Noland, T. L. (1999). Critical period of interspecific competition for northern conifers associated with herbaceous

- vegetation. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(7), 890-897. <https://doi.org/10.1139/x99-055>
- Wagner, R. G. et Robinson, A. P. (2006). Critical period of interspecific competition for four northern conifers: 10-year growth response and associated vegetation dynamics. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(10), 2474-2485. <https://doi.org/10.1139/x06-058>
- Walstad, J. D. et Kuch, P. J. (dir.). (1987). *Forest vegetation management for conifer production*. Wiley.
- Wang, G. G. (2002). Fire severity in relation to canopy composition within burned boreal mixedwood stands. *Forest Ecology and Management*, 163(1-3), 85-92. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00529-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00529-1)
- Wang, G. G., Su, J. et Wang, J. R. (2000). Height growth of planted black spruce seedlings in response to interspecific vegetation competition: a comparison of four competition measures at two measuring positions. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(4), 573-579. <https://doi.org/10.1139/x99-238>
- Weber, M. G. et Van Cleve, K. (1981). Nitrogen dynamics in the forest floor of interior Alaska black spruce ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 11(4), 743-751. <https://doi.org/10.1139/x81-106>
- Wei, X., Shao, M., Gale, W. et Li, L. (2014). Global pattern of soil carbon losses due to the conversion of forests to agricultural land. *Scientific Reports*, 4(1), 4062. <https://doi.org/10.1038/srep04062>
- Wiensczyk, A., Swift, K., Morneau, A., Thiffault, N., Szuba, K. et Bell, F. W. (2011). An Overview of The Efficacy of Vegetation Management Alternatives for Conifer Regeneration in Boreal Forests. *The Forestry Chronicle*, 87(02), 175-200. <https://doi.org/10.5558/tfc2011-007>
- Wiesmeier, M., Urbanski, L., Hobbey, E., Lang, B., Von Lützow, M., Marin-Spiotta, E., Van Wesemael, B., Rabot, E., Ließ, M., Garcia-Franco, N., Wollschläger, U., Vogel, H.-J. et Kögel-Knabner, I. (2019). Soil organic carbon storage as a key function of soils - A review of drivers and indicators at various scales. *Geoderma*, 333, 149-162. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.07.026>
- Wolfe, M. L., Debyle, N. V., Winchell, C. S. et McCabe, T. R. (1982). Snowshoe Hare Cover Relationships in Northern Utah. *The Journal of Wildlife Management*, 46(3), 662-670. <https://doi.org/10.2307/3808557>
- Wolff, J. O. (1978). Food Habits of Snowshoe Hares in Interior Alaska. *The Journal of Wildlife Management*, 42(1), 148-153. <https://doi.org/10.2307/3800702>

- Wolff, J. O. (1980). The Role of Habitat Patchiness in the Population Dynamics of Snowshoe Hares. *Ecological Monographs*, 50(1), 111-130.
<https://doi.org/10.2307/2937249>
- Work, T. T., Spence, J. R., Volney, W. J. A. et Burton, P. J. (2003). Sustainable forest management as license to think and to try something different. Dans *Towards sustainable management of the boreal forest*. (Edited by PJ Burton, C. Messier, DW Smith, and WL Adamowicz., p. 953-970). NRC Research Press.
- Zhang, X., Guan, D., Li, W., Sun, D., Jin, C., Yuan, F., Wang, A. et Wu, J. (2018). The effects of forest thinning on soil carbon stocks and dynamics: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 429, 36-43.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.06.027>
- Zhang, Y., Chen, H. Y. H. et Reich, P. B. (2012). Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, 100(3), 742-749. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x>