

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

IMPACT DE LA SÉVÉRITÉ DE BRÛLAGE SUR LA RÉGÉNÉRATION
NATURELLE DE PIN BLANC ET DE PIN ROUGE

Mémoire
présenté
comme exigence partielle
de la maîtrise en écologie

Par
Sylvain Gagnon

Juin 2024

REMERCIEMENTS

Je souhaite exprimer ma profonde gratitude envers mes directeurs de recherche, Yves Bergeron et Jonathan Boucher, dont la guidance a été inestimable à toutes les étapes de ce projet. Leur soutien et leurs conseils ont été cruciaux pour la réalisation de cette étude et leur passion pour la recherche continue de m'inspirer. Je tiens à remercier spécialement Jonathan pour son support tant logistique qu'intellectuel. Il a su remettre mes opinions en cause et améliorer grandement mes aptitudes tant scientifiques que professionnelles. Mes remerciements vont également à Sylvie Gauthier, membre de mon comité d'encadrement, pour ses conseils avisés et ses critiques constructives qui ont grandement contribué à la conception de l'étude.

Merci aux différents partenaires qui ont permis à ce projet d'exister : le CRSNG via son programme de subventions Alliance, le Service canadien des forêts de Ressources Naturelles Canada, Parc Canada, la Société des établissements de plein air du Québec, les Produits Matra Inc. et les Chantiers Chibougamau Ltée. Un sincère remerciement s'adresse également à Tadeusz Bartek Splawinski, Danielle Charon, Mélanie Nicoletti et Janie Lavoie avec qui j'ai collaboré étroitement dans l'élaboration du design expérimental, le travail sur le terrain et le traitement des données. J'exprime ma gratitude au personnel du Parc national de la Mauricie, notamment Kim Charron-Charbonneau et Philippe Moisan-Gaudet, sans qui mes excursions dans le parc n'auraient pu être aussi bien préparées.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance envers Jonathan Caron-Champagne, dont la participation au travail sur le terrain a été essentielle; sans lui, la réalisation du projet aurait été impossible. Au-delà de son précieux soutien professionnel, Jonathan est devenu un véritable ami qui reste présent dans ma vie.

Un merci spécial à Philippe Marchand, Gabriel Pigeon, Fabio Gennaretti, Juanita C. Rodríguez-Rodríguez, Stéphane Daigle et Maryse Marchand pour leur collaboration au projet. Leurs compétences en statistiques ont été indispensables et j'apprécie

grandement leur assistance rapide et efficace tout au long de ma maîtrise. Sans leur expertise, la réalisation du projet n'aurait pas été possible.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance envers ma conjointe, Gabrielle Lemire, qui m'apporte un soutien incommensurable et me pousse constamment à repousser mes limites autant sur le plan professionnel que personnel. Sa patience et sa générosité sont incalculables et ont été d'une aide certaine dans la réalisation de ce projet. Mes remerciements les plus sincères pour tout ce qu'elle apporte à ma vie. À ma famille, je me sens privilégié de poursuivre des études de deuxième cycle et votre soutien indéfectible m'a permis d'avancer sereinement. Je vous ai toujours senti à mes côtés, cherchant toujours le meilleur pour moi et m'encourageant dans les moments difficiles.

AVANT-PROPOS

Le mémoire est présenté sous forme d'article. Le chapitre I a été rédigé en anglais sous forme de manuscrit scientifique afin d'être soumis à la revue *Forest Science* avec comme auteurs : « Sylvain Gagnon, Jonathan Boucher et Yves Bergeron ». Je suis le principal responsable de l'étude, de la collecte des données, de leur analyse et de la rédaction de l'article. Ma direction de recherche a contribué au financement et à la conception de l'étude et m'a assisté dans l'interprétation des résultats. Elle a aussi révisé de manière critique et constructive le contenu de l'article. La collecte des données a été faite conjointement avec Mélanie Nicoletti, Tadeusz Bartek Splawinski et Jonathan Caron-Champagne. Anne Cotton-Gagnon, Ioan Nicolae et Philippe Labrie m'ont aidé dans la préparation et la lecture de mes échantillons de carottes d'arbres. Pierre Grondin, Anne Cotton-Gagnon et le personnel du Laboratoire de chimie organique et inorganique du ministère des Ressources Naturelles et des Forêts du Québec ont contribué aux traitements et à l'analyse de mes échantillons de sols forestiers.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	II
AVANT-PROPOS	IV
TABLE DES MATIÈRES	V
LISTE DES FIGURES.....	VII
LISTE DES TABLEAUX.....	VIII
RÉSUMÉ	IX
ABSTRACT	X
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1. IMPACT OF BURN SEVERITY ON NATURAL POST-FIRE REGENERATION OF EASTERN WHITE PINE AND RED PINE	19
1.1 Abstract	19
1.2 Introduction.....	20
1.3 Methods.....	23
1.3.1 Study Area and Site Selection.....	23
1.3.2 Field Measurements	25
1.3.3 Statistical Analysis.....	27
1.4 Results.....	30
1.4.1 Canopy Opening and Saplings.....	30
1.4.2 Seedlings Stratum and Understory Competition.....	33
1.4.3 Soil Quality for Germination	36
1.4.4 Complete Model for Pine Regeneration.....	37
1.5 Discussion	40
1.5.1 Canopy Openness and Saplings	41
1.5.2 Seedlings Stratum and Understory Competition.....	43

1.5.3 Soil Quality for Germination	44
1.5.4 Complete Model for Pine Regeneration.....	46
1.5.5 Conclusion and Implication for Forest Management.....	47
1.6 Acknowledgements.....	48
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	50
ANNEXE A – Aire d'étude	65
ANNEXE B – Cartes des sites d'échantillonnage	66
ANNEXE C – Tableaux des résultats statistiques des analyses de sols	69
ANNEXE D – Graphiques des résultats statistiques des analyses de sols.....	71
ANNEXE E – Fiche terrain du CBI.....	74
LISTE DE RÉFÉRENCES	75

LISTE DES FIGURES

Figure 1 Distribution des pins blancs et des pins rouges sur le continent américain {National Park Service, 2021, Wildland Fire in Red Pine and White Pine}	2
Figure 2 Visual representation of the field sampling design of the 100-m ² plots carried out in summer 2021.....	26
Figure 3 Left and centre columns show logistic regression models with 95% confidence intervals of survival rate (%) for pine seed trees (DBH ≥20 cm) as well as some tree (DBH ≥10 cm) and sapling species along burn severity, as represented by the CBI rating. Spp: all species except pines. Red dashed lines indicate 50% survival rate threshold. The right column represents zero-inflated negative binomial models with 95% confidence intervals of seedling density along burn severity. Black dots represent the original survival rate values for the 29 100-m ² plots.....	32
Figure 4 Logistic regression models with 95% confidence intervals of average percent area cover of shrubs and understory competition plants as a function of burn severity, as represented by the CBI rating. Black dots represent observed data.	35
Figure 5 Partial effect plots for the best-fit zero-inflated negative binomial model of pine seedling density, with 95% confidence intervals. Variables include (A) burn severity, as represented by the CBI rating; (B) % resulting from the combination of sandy loam and sand in the mineral soil. Coloured dots by scale represent the original data values. Red dotted line served as a guideline for optimal regeneration density targets.	38

LISTE DES TABLEAUX

Table 1 Distribution and description of the inventory plots by region.	24
Table 2 Results of logistic regression survival rates of trees and saplings for different species and groups of species as well as for canopy openness across 29 burned and unburned. McKelvey-Zavoina pseudo- R^2 was used for logistic regressions. Asterisks indicate statistical significance. $p < 0.1$; $*p < 0.05$; $**p < 0.01$; $***p < 0.001$:	31
Table 3 Results of zero-inflated negative binomial for the density of seedlings for the different species groups (white pine, red pine, all pines, balsam fir, red maple, all species (except pines)) across the 29 burned and unburned plots. SE = Standard errors, CBI = Composite Burn Index, df = degrees of freedom. McFadden's pseudo- R^2 was used for zero-inflated negative binomial regressions. Asterisks indicate statistical significance. $p < 0.1$; $*p < 0.05$; $**p < 0.01$; $***p < 0.001$:	34
Table 4 Results of logistic regression on the average percent covered by different groups of competing understory species across 29 burned and unburned plots. SE = Standard errors, CBI = Composite Burn Index, df = degrees of freedom. McKelvey-Zavoina pseudo- R^2 was used for logistic regressions. Asterisks indicate statistical significance. $p < 0.1$; $*p < 0.05$; $**p < 0.01$; $***p < 0.001$:	35
Table 5 Results of logistic on the average percent ground cover type and mineral soil texture composition across 29 burned and unburned plots. SE = Standard errors, CBI = Composite Burn Index, $F = F$ statistics, df = degrees of freedom. McKelvey-Zavoina pseudo- R^2 was used for logistic regressions. Asterisks indicate statistical significance. $p < 0.1$; $*p < 0.05$; $**p < 0.01$; $***p < 0.001$:	36
Table 6 Ranking of zero-inflated negative binomial models predicting the abundance of pine regeneration based on AICc.....	39
Table 7 Average coefficients and confidence intervals (CI) at 90% for each variable of the most parsimonious ZINB model	40

RÉSUMÉ

Le pin blanc (*Pinus strobus* L.) et le pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.) ont vu leurs abondances déclinées en raison de l'exploitation forestière, de l'exclusion des feux et de l'altération du régime des feux de forêt depuis l'industrialisation. Le brûlage dirigé est un outil potentiel pour restaurer ces pins, mais il manque de bases scientifiques solides. Pour étudier l'impact du feu sur la régénération des pins, nous avons sélectionné des régions dans les provinces canadiennes du Québec et de l'Ontario qui ont connu des feux naturels et brûlages dirigés entre 2016 et 2018. Notre objectif était d'évaluer les conditions optimales pour le succès de régénération des semis de pin blanc et de pin rouge dans leur aire de répartition septentrionale, à la suite d'un brûlage dirigé. Nous avons émis l'hypothèse d'une densité de semis plus élevée en cas de sévérité moyenne des feux, de forte mortalité des arbres, d'abondance suffisante de pins semenciers, de lumière adéquate et de réduction de la compétition de la strate de sous-bois. En 2021, nous avons collecté des données sur la densité des semis et les conditions forestières dans 22 parcelles brûlées et 7 sites non brûlés. Nous avons constaté des corrélations négatives entre la sévérité des feux et la profondeur de la couche organique, de même qu'avec la survie des arbres et des gaules ainsi qu'une association positive entre la sévérité et la compétition du sous-bois. Les pins semenciers matures ont survécu jusqu'à une sévérité moyenne à élevée. Les densités de semis de pins variaient de 0 à 145 500 semis·ha⁻¹, avec une tendance quadratique significative (R^2 de 0.38), culminant à des sévérités modérées. Grâce à un processus de sélection de modèles en trois étapes, nous avons identifié la sévérité des feux et les variables de texture du sol expliquant 64% de la variabilité de la densité des semis. Notre étude souligne le rôle des sources de semences, des conditions du lit de germination et de la sévérité des feux dans le succès de la régénération des pins après un incendie. Elle offre des perspectives aux gestionnaires forestiers sur où et comment réaliser des brûlages dirigés pour accroître la proportion de ces espèces de pins dans les forêts septentrionales du Nord-Est américain et ainsi rétablir les écosystèmes qui en dépendent.

Mots-clés : Contrôle de la végétation; écologie des feux; lits de germination; *Pinus resinosa* Ait; *Pinus strobus* L.

ABSTRACT

Eastern white pine (*Pinus strobus* L.) and red pine (*Pinus resinosa* Ait.) have declined in abundance due to logging, fire exclusion and change in fire regimes since industrialization. Prescribed fire is a potential tool for restoring these pines but lacks science-based guidelines. We considered regions in the Canadian provinces of Quebec and Ontario that experienced natural and prescribed burns between 2016 and 2018 to investigate the fire impact on pine regeneration. Our aim was to evaluate optimal conditions for the white and red pine seedling regeneration in their northern range, specifically focusing on prescribed burn severity. We hypothesized higher seedling density in medium burn severity, high tree mortality, sufficient pine seed trees, adequate light, and reduced understory competition. In 2021, we collected data on seedling density and forest conditions across 22 burned plots and 7 unburned sites. We found negative associations between burn severity and organic layer depth, tree and sapling survival, and positive associations with understory competition. Mature seed pine trees survived up to medium-high severity. Pine seedling density ranged from 0 to 145,500 per hectare, with a significant quadratic trend (R^2 of 0.38), peaking at moderate severities. Through a three-step selection process, we identified burn severity and soil texture variables explaining 64% of seedling density variability. The findings underscore the role of seed sources, seedbed conditions and burn severity in post-burn pine regeneration success. It offers forest managers insights into where and how to conduct prescribed burns to increase the abundance of these pine species in the forests they originally dominated.

Keywords: fire ecology, *Pinus resinosa* Ait., *Pinus strobus* L., seedbed, vegetation management.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Mise en contexte et problématique. Depuis le 1^{er} avril 2013, le Québec s'est doté d'un nouveau régime de gestion durable des forêts dite écosystémique, sous la ("Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier," 2023). Concrètement, ceci fait en sorte que les pratiques forestières cherchent à reproduire la variabilité induite par les perturbations naturelles afin de favoriser la résilience des écosystèmes existants par le maintien de leur diversité biologique et de leurs fonctions (Bergeron et al., 2002; Gauthier et al., 2023). Au Québec, le paysage forestier de référence sélectionné est celui de l'ère précoloniale, avec des forêts dépourvues d'influence humaine majeure. Depuis la colonisation par les premiers Européens, la forêt de l'est de l'Amérique du Nord a subi plusieurs changements dans sa composition, mais aussi dans son régime de perturbations naturelles (Aakala et al., 2023; Bergeron et al., 2002; Marschall et al., 2019; Nowacki & Abrams, 2008; Puettmann et al., 2015). En comparant la composition des forêts actuelles avec celle des forêts passées, le constat est que certaines espèces d'arbres tendent vers une raréfaction de leur présence à l'échelle du paysage (Bergeron et al., 2002). Parmi celles-ci, le pin blanc (*Pinus strobus* Linné) et le pin rouge (*Pinus resinosa* Aiton.) ont subi une diminution marquée de leur abondance dans l'est de l'Amérique du Nord.

L'aire de distribution des pins blancs et des pins rouges s'étend sur une bonne partie des forêts tempérées nordiques et boréales méridionales de l'est de l'Amérique du Nord. Les deux essences partagent presque exactement la même aire de répartition (Anand et al., 2013; McRae et al., 1994). Respectivement, ces espèces couvrent des étendues sur des bandes approximatives de 1 900 km de longitude par 1 900 km pour le pin blanc et de 2 400 km par 800 km de latitude pour le pin rouge (Burns & Honkala, 1990). On les retrouve au nord jusqu'à Rouyn-Noranda (Québec) et au sud jusque dans l'état de la Géorgie dans le cas du pin blanc et l'état de la Pennsylvanie dans le cas du

pin rouge (Figure 1; Flannigan & Bergeron, 1998; Latremouille et al., 2008; McRae et al., 1994; Uprety et al., 2013). Au Québec, ces deux résineux occupent les domaines bioclimatiques de l'érablière à bouleau jaune et la partie méridionale de la sapinière à bouleau blanc. Dans le cas du pin rouge, il est plus abondant dans l'ouest de la province (Boulet & Huot, 2013). Bien que ces pins atteignent des hauteurs imposantes dans le couvert en vieillissant, cette position dominante cache pourtant une problématique inquiétante : la régénération de ces pins ne se trouve ici et là que de façon sporadique en sous-étage (Anand et al., 2013; Carleton et al., 1996; Uprety et al., 2013). En effet, non seulement peu de semences de pins blancs et rouges germent, mais leur mortalité est grande lors des premières années (Carleton et al., 1996). Conséquemment, peu de ces semis accèdent à l'état de gaules, diminuant ultimement les chances de renouvellement et de perpétuation des peuplements de pins blancs et rouges dans les forêts du Nord-est américain (Frelich, 1995; Nappi, 2013).

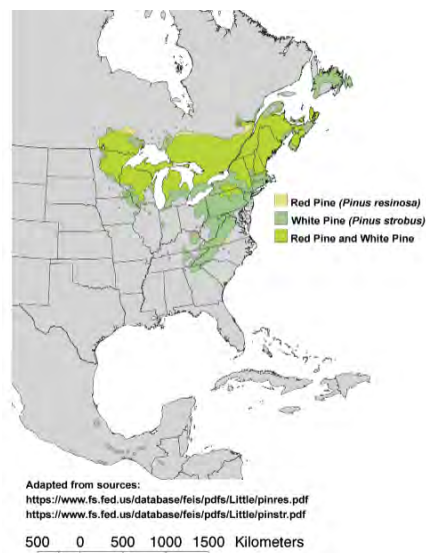


Figure 1
Distribution des pins blancs et des pins rouges sur le continent américain
(National Park Service, 2021)

Avec l'exploitation forestière intensive, les épisodes de brûlis forestiers suivants la colonisation, la conversion des terres, la diminution des feux observée avec des épisodes de sécheresse plus rares depuis la fin du Petit âge glaciaire ainsi que les

politiques de suppression des feux, l'abondance des pins dans les paysages forestiers naturels a grandement diminué au cours des deux derniers siècles (Aakala et al., 2023; Anand et al., 2013; Bergeron, 1991; Bergeron & Archambault, 1993; Bergeron & Brisson, 1990; Nowacki & Abrams, 2008; Thompson et al., 2006). À ces phénomènes climatiques et anthropiques s'ajoutent différents pathogènes et maladies indigènes et exotiques, contribuant à la mortalité des pins blanc et rouge (Fajvan & Seymour, 1993; Latremouille et al., 2008; Rogers & Lindquist, 1992; Thompson et al., 2006; Tomback & Achuff, 2010; Uprety et al., 2013). Les politiques de suppression systématique des feux ont également grandement contribué à la réduction de la prédominance des pins. En altérant la dynamique naturelle des feux des écosystèmes dans laquelle les pins évoluaient, la diminution des perturbations par le feu a créé des conditions favorables pour l'envahissement des sites par des espèces plus tolérantes à l'ombre et sensibles au feu, dont le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), l'érable rouge (*Acer rubrum* Linné) et le thuya occidental (*Thuja occidentalis* Linné) dans un contexte nordique (Anand et al., 2013; Hebert et al., 2019; Latremouille et al., 2008; Nyamai et al., 2014; Thompson et al., 2006; Uprety et al., 2013).

Les vieilles forêts de pins rouges n'occupent maintenant que moins de 1% de leur aire de distribution de l'ère précoloniale en Amérique du Nord (Anand et al., 2013). Ce constat est également observé dans la portion nordique de leur aire de distribution, où les conditions de dynamique forestière sont bien différentes de celles qui prévalent plus au sud (Anand et al., 2013; Hebert et al., 2019; Latremouille et al., 2008; McRae et al., 1994; Thompson et al., 2006; Uprety et al., 2013). De leur côté, Thompson et al. (2006) estiment à 80% la diminution en densité de pins blancs comparativement à ce qu'elle avait été avant le 19^e siècle dans les forêts mixtes du parc Algonquin en Ontario. Dans une étude mesurant les changements de composition des forêts de la Vallée de la rivière Gatineau entre la période préindustrielle (1804-1864) et celle plus récente (1982-2006), Laflamme et al. (2016) ont constaté que les pins sont maintenant moins prévalents (de 20% en moins) et maintenant exclusivement confiné à des dépôts peu profonds et

grossiers leur étant les plus favorables, alors qu'ils étaient fréquemment rencontrés sur une plus grande variété de sols dans les forêts préindustrielles du sud-ouest du Québec, Canada. Selon les auteurs, la restauration complète des deux espèces de pins à des niveaux préindustriels est impossible, car les changements ayant eu cours sont irréversibles. Cependant, un rétablissement partiel à l'aide d'une gestion active est envisageable. Selon Tomback et Achuff (2010), plusieurs peuplements de pins pourraient disparaître si aucune stratégie proactive n'est appliquée. Toujours selon l'auteur, cette éventualité provoquerait des effets importants sur la biodiversité, les fonctions des écosystèmes associés, mais aussi sur l'économie ainsi que sur les valeurs sociales et spirituelles de certaines communautés s'y rattachant.

État des connaissances. *Autécologie du pin blanc et du pin rouge.* Tous deux d'une longévité moyenne de 200 ans, le pin blanc et le pin rouge peuvent atteindre respectivement des âges d'environ 450 ans et 300 ans. Le pin blanc peut grandir jusqu'à des hauteurs de 35 mètres et s'élargir à un diamètre à hauteur de poitrine (DHP) d'un mètre, alors que le pin rouge peut atteindre 32 mètres avec un DHP de 90 cm dans les meilleurs sites (Boulet & Huot, 2013; McRae et al., 1994). Les plus vieux pins blancs sont souvent qualifiés d'arbres de « supercanopée » car, à partir d'un certain âge, ils atteignent une hauteur leur permettant de surplomber le reste du peuplement (Fajvan & Seymour, 1993; Rogers & Lindquist, 1992). À la limite nord de sa distribution, Uprety et al. (2014) mentionnent qu'en l'absence de feu, la dynamique naturelle de succession du pin blanc serait associée à celle par petites trouées. Avec une telle dynamique de perturbations partielles sur le long terme, les peuplements ayant une composante en pins développent une stratification en cohortes multiples dans laquelle le pin blanc domine la strate supérieure. Fajvan et Seymour (1993) avancent que ce phénomène a son origine dans les différences interspécifiques en matière de tolérance à l'ombre et de croissance en hauteur, pour lesquelles le pin blanc est avantagé à long terme.

Le pin blanc est adapté pour occuper un large spectre de sol en matière de texture et de drainage. Toutefois, on ne le retrouve pas sur les sites calcaires. Il est plus fréquemment

rencontré dans les sols secs, minces, sableux, plutôt infertiles et à pH élevé (Boulet & Huot, 2013; Latremouille et al., 2008; McRae et al., 1994). On retrouve souvent le pin rouge en association avec le pin blanc sur les mêmes sols (McRae et al., 1994). Toutefois, le pin rouge s'établira et aura une meilleure croissance que le pin blanc sur des sites pauvres et secs (Boulet & Huot, 2013; McRae et al., 1994). Les dunes, gravières et crêtes rocheuses en sont des exemples. Sa capacité à s'enraciner profondément grâce à ses racines secondaires pivotantes lui procure un avantage pour vivre dans ces environnements arides (Boulet & Huot, 2013). Tout comme pour le pin blanc, les sols calcaires ne lui sont pas favorables.

Les pins blanc et rouge privilégient un mode de reproduction sexuée basé sur la production annuelle et la réserve de cônes, ils n'ont pas de capacité de reproduction végétative en forêt naturelle (Wendel & Smith, 1990). Le pin blanc peut commencer à produire des graines dès l'âge de 15 ans, alors que pour le pin rouge, la production est plus tardive aux environs de 20-25 ans (Boulet & Huot, 2013; Latremouille et al., 2008; McRae et al., 1994). Selon les travaux de Sutton et al. (2002), la production de graines des pins rouges serait directement proportionnelle à l'accroissement radial des tiges une fois que celles-ci ont atteint l'âge de maturité sexuelle. Selon les travaux de Stiell (1971) dans des plantations de la Forêt expérimentale de Petawawa en Ontario, des pins rouges de DHP <12.5 cm ne produisaient pas de semences. Cette production ne commençait à devenir importante qu'à des DHP >20 cm (Stiell, 1971). Selon les observations de Weyenberg et al. (2004), des pins blancs des forêts du nord-est du Minnesota sont considérés comme étant des semenciers à partir de DHP supérieur à 25 cm. D'ailleurs, cette production de semences suit un cycle où les bonnes années semencières surviennent aux 3 à 5 ans avec des années exceptionnelles aux 10 à 12 ans pour le pin blanc et de 3 à 12 ans, selon les sources, pour le pin rouge (Boulet & Huot, 2013; Flannigan & Bergeron, 1998; Latremouille et al., 2008; McRae et al., 1994). Compte tenu de cette période d'ensemencement longue et variable, Heinselman (1996) avance que l'établissement d'une régénération de pins peut parfois souffrir d'un

synchronisme inopportun entre une perturbation et une année semencière. Cela peut prendre de 5 à 10 ans après un feu, parfois même aussi longtemps que 15 à 25 ans, pour qu'une nouvelle cohorte de pins s'établisse. La densité idéale de semenciers à avoir ou à préserver après feu peut ainsi être plutôt hasardeuse à estimer. À titre de comparaison, pour des coupes totales avec réserve des semenciers, le ministère des Ressources naturelles de l'Ontario (OMNR) suggère de conserver une densité de 10 à 35 pins matures·ha⁻¹ pour un apport adéquat en semences (OMNR, 1998). La chute des semences des deux espèces s'effectue principalement à l'automne dès septembre et se poursuit ensuite à un degré moindre jusqu'à l'été suivant. La distance de dispersion peut atteindre une longueur équivalente à la hauteur du semencier concerné, parfois même le double. Une fois au sol, les graines sont rarement viables plus d'un an et sont souvent la proie de petits rongeurs (Boulet & Huot, 2013; McRae et al., 1994). La germination et l'établissement des semis des deux essences sont optimaux sur des substrats associés à un mélange de sol minéral et d'humus ou de matériaux organiques partiellement brûlés (Carleton et al., 1996; Flannigan & Bergeron, 1998; McRae et al., 1994). Dans une étude sur la germination et la croissance en jeune âge de 12 types d'herbes, arbustes et arbres, dont les *P. strobus* et *P. resinosa*, sur cinq types de litière caractérisant les stages de succession des forêts du nord-est du Minnesota, Ahlgren et Ahlgren (1981) ont observé que les pins blancs ont germé et se sont développés au maximum sur leur propre litière. Les auteurs suggèrent donc que le pin blanc a un potentiel de se maintenir dans les forêts non perturbées. À l'inverse, les pins rouges n'ont que faiblement germé et se sont peu développés sur leur propre litière. Les auteurs avancent que ceci reflète le besoin du pin rouge d'un sol minéral comme lit de germination pour s'établir naturellement. Fait d'autant plus intéressant, Ahlgren et Ahlgren (1981) ont constaté que la litière d'aiguilles de sapin baumier a réduit significativement la germination de tous les types de semis de conifères, dont ceux des pins. En plus du type de substrat, la profondeur de la litière a également un impact sur la capacité de germination des pins. Une litière trop épaisse empêche la pénétration adéquate des racines jusqu'à la couche minérale sous-jacente, augmentant ainsi le

risque de mortalité des jeunes pins blancs à cause d'un stress hydrique (Beverly & Martell, 2003; Hebert et al., 2019; McRae et al., 1994). Un couvert partiel au-dessus des microsites permet de diminuer ce risque de sécheresse en plus de ceux liés au stress thermique. Il faut également noter qu'une présence trop abondante de sapin baumier dans le peuplement nuit à la capacité du pin blanc à germer et à s'établir. En effet, dans une étude visant à mettre en évidence les facteurs influençant le plus la régénération naturelle des pins blancs dans des peuplements naturels à la limite nord de leur aire de distribution au Québec, Uprety et al. (2014) ont obtenu une forte relation négative de la surface terrière en sapin baumier à l'aide de leurs modèles. Selon les auteurs, en plus d'occasionner de l'ombrage aux semis, les aiguilles de sapin baumier créent un lit de germination peu favorable à la régénération du pin blanc en inhibant la nitrification et l'oxydation de l'ammoniaque. De leur côté, en raison de changement dans le climat et dans le régime des feux de forêt, Payette et al. (2023) ont constaté l'envahissement des pinèdes blanches nordiques par le sapin baumier depuis la fin de la période de l'Holocène.

De tolérance intermédiaire à l'ombre, le semis de pin blanc s'établit et croît mieux sous un couvert partiel alors que, de son côté, le pin rouge est typiquement héliophile (Bergeron et al., 2002; Boulet & Huot, 2013; McRae et al., 1994). Les semis de pin blanc ont besoin d'un minimum de 20 à 25% d'enseillement pour atteindre une croissance minimalement compétitive, alors que pour ceux du pin rouge, un minimum de 35% de luminosité leur est nécessaire pour survivre dans les premiers cinq ans (Boulet & Huot, 2013; Flannigan & Bergeron, 1998). À partir de la cinquième année, les semis de pins blancs commencent à croître beaucoup plus rapidement. Ils profitent d'une croissance optimale à plus de 45% d'enseillement (Boulet & Huot, 2013; McRae et al., 1994). Dans un suivi de coupe d'intensité de 34 à 49% en surface terrière dans cinq peuplements de pins blancs (>70% du volume initial) du comté de Shelburne en Nouvelle-Écosse, il a été observé que la régénération de pins blancs âgés de 1.5 à 7.5 ans était considérée plus que satisfaisante avec des densités variant entre 41 000

et 91 000 semis·ha⁻¹ et des hauteurs moyennes entre 5 et 17 cm (Beyeler, 1995). À titre de comparaison, Hébert et al. (2019) ont considéré qu'une moyenne de 21 333 semis·ha⁻¹, entre 5 et 10 cm de hauteur, constituait une bonne densité de régénération de pins blancs pour des sites ayant subi le passage de brûlages dirigés 3 à 5 ans auparavant au Parc national de la Mauricie. Par ailleurs, dans l'ensemble des traitements, les deux autres principales essences compétitrices au stade semis retrouvées étaient l'érable rouge et le sapin baumier. Ces deux dernières essences compétitionnaient significativement en hauteur avec les semis de pins blancs. De leur côté, les semis de pins rouges nécessitent de 65 à 100% d'ensoleillement pour atteindre une croissance optimale (Boulet & Huot, 2013; McRae et al., 1994). Le pin rouge est très sensible à la concurrence exercée autant par les plantes herbacées et arbustives à l'état semis que par les autres arbres une fois l'état gaulis atteint (Boulet & Huot, 2013; Flannigan & Bergeron, 1998; Nyamai et al., 2014)

Adaptations au feu du pin blanc et du pin rouge. Les pins blanc et rouge sont des essences intimement liées à la dynamique des feux (Carleton et al., 1996; Flannigan & Bergeron, 1998; Hébert et al., 2019; McRae et al., 1994; Quigley et al., 2020; Uprety et al., 2013). Les semences de pins, issues de semenciers encore vivants à proximité, sont capables de coloniser des sites fraîchement brûlés contenant une mince litière, donc préférablement associées à un régime de feux de surface. Ces perturbations permettent d'améliorer la qualité du lit de germination, d'augmenter l'apport en lumière et de diminuer suffisamment la compétition occasionnée par les espèces tolérantes à l'ombre (Flannigan & Bergeron, 1998; Nyamai et al., 2014; Uprety et al., 2013). Selon McRae et al. (1994), il faut s'assurer que les brûlages soient suffisamment intenses pour consommer la partie supérieure de la couche organique (horizons L et F) sans toutefois éliminer l'humus décomposé sous-jacent, celui-ci contribuant à un apport suffisant d'éléments nutritifs pour le développement des semis de pins. Plus de 5 cm de matière organique pourrait réduire significativement la croissance de racelles et l'établissement des jeunes semis de pins blancs selon le guide de sylviculture datant

de 1998 de l'OMNR (OMNR, 1998). Van Wagner (1970) est plus strict quant aux conditions de germination des pins rouges. En effet, il suggère qu'il faut soit un sol minéral dénudé ou légèrement couvert de litière en plus d'une grande exposition en lumière sans toutefois avoir une compétition herbacée et arbustive trop importante. Mentionnés précédemment, Ahlgren et Ahlgren (1981) ont observé que les semis de pin rouge n'ont qu'une faible capacité de germination sur leur propre litière et encore moins sur celle de sapin baumier. Par extension, ceci peut donc témoigner de la nécessité du passage d'un feu pour la création d'un lit de germination optimale aux pins rouges par l'élimination de ces types de litières. (OMNR, 1998)

Les feux de surface ne posent généralement pas un problème aux pins matures grâce à l'épaisseur de leur écorce, la base élaguée de leur tronc, le faible contenu en résine inflammable dans leurs aiguilles ainsi que leurs racines profondes (Flannigan & Bergeron, 1998; Rodriguez-Cubillo et al., 2021; Uprety et al., 2013). Berverly et Martell (2003) ont établi que les facteurs clés expliquant la survie post-feux des pins blancs sont la taille de la tige et l'intensité de la perturbation. Ils ont aussi suggéré que des pins blancs de plus de 20 cm de DHP sont assez résistants pour survivre à des feux de surface, parfois même de forte intensité ($1\ 200\ \text{kW}\cdot\text{m}^{-1}$). De leur côté, dans une étude suivant les effets sur la végétation et le recrutement en pins blancs deux ans après le passage de trois brûlages dirigés de faible intensité dans la Daniel Boone National Forest au Kentucky, Blankenship et Arthur (1999) ont eu comme résultat que toutes les tiges de pins blancs de DHP de moins de 2 cm sont mortes après le passage du feu en plus d'une mortalité significative des tiges entre 6 et 14 cm de DHP. Cependant, les auteurs ont constaté que la mortalité était plutôt faible pour des tiges de DHP de plus de 14 cm. Ils suggèrent ainsi que les pins blancs de DHP de plus de 14 cm sont suffisamment matures pour avoir développé une écorce assez épaisse et résistante aux feux.

Bien que les brûlages soient dirigés par définition, des incendies de trop forte intensité risquent toutefois de survenir lors de ces opérations. Auquel cas, ces brûlages peuvent

occasionner des dommages partiels au cambium ou aux racines des pins pouvant diminuer leur vigueur ensuite. En général, plus le pin est large au DHP, plus ses chances de survie sont garanties et c'est pourquoi McConkey & Gedney (1951) suggèrent de ne conserver comme semenciers que les pins de 30 cm [12 po] de DHP et plus avec le moins de dommage aux racines. Lors de brûlages trop intenses, des feux de cimes peuvent se produire et causent une grande mortalité au sein des pins en plus de brûler les semences encore potentiellement viables au sol. De plus, pour limiter la mortalité des pins rouges matures, Van Wagner (1970) recommande de ne pas dépasser des intensités d'environ $1\ 700\ \text{kW}\cdot\text{m}^{-1}$ [$500\ \text{BTU}\cdot\text{ft}^{-1}\cdot\text{sec}^{-1}$]. Au-delà de quoi, un roussissement trop important de la couronne (>75%) des pins rouges entraînerait leur mort. Selon lui, seul le passage de feux de faible intensité pourrait satisfaire de telles conditions sans toutefois être trop fréquent dans le temps. Selon lui, l'idéal serait de viser des intensités frontales d'environ $400\ \text{à}\ 600\ \text{kW}\cdot\text{m}^{-1}$ avec des flammes hautes de 50 à 100 cm (Van Wagner & Methven, 1977). Flannigan (1993) penche plutôt pour des feux d'intensité un peu plus fortes. En effet, à partir d'une analyse à large échelle de données d'inventaires forestiers provenant du Canada et des États-Unis ainsi que des données historiques associées, il a constaté qu'alors que des indices moyens et extrêmes de sécheresses sont liés positivement à un plus grand volume de pin rouge, des indices d'intensités frontales de feux de cimes sont à l'inverse négativement liés à leur abondance. Flannigan a cependant observé qu'un régime de feux d'intensité moyenne-forte, entre $10\ 000$ et $40\ 000\ \text{kW}\cdot\text{m}^{-1}$ dans un carburant de forêt mélangée avec ses feuilles (M2), est capable de supporter de grands volumes de pins rouges. Il s'agit cependant d'incendies entraînant le remplacement des peuplements, c'est-à-dire que le grand volume de pin rouge mentionné par Flannigan proviendrait d'une nouvelle cohorte s'installant après la perturbation. En ce qui concerne la mortalité latente après feux, toujours selon Van Wagner (1970), elle serait davantage due à la brûlure du cambium de l'arbre qu'au roussissement de la cime. Toutefois, Methven (1971) avance de son côté que le pin blanc mature a 50% de chance de survivre s'il a conservé jusqu'au trois quarts de son feuillage après un feu. De leur côté, les pins rouges

semblent se perpétuer davantage avec un régime de feux marqué par des incendies de sévérité modérée. Dans des peuplements denses à des stades de gaules ou de futaie, les branches basses des pins meurent rapidement et s'élaguent naturellement une fois qu'elles sont privées de lumière (Boulet & Huot, 2013). Ce phénomène contribue dans une moindre mesure à la prévention de feux de cimes puisqu'il y a une diminution de la continuité de la structure étagée du combustible, surtout du sapin baumier qui s'accumule en sous-étage.

La dynamique des feux de forêt. Le feu joue un rôle prépondérant comme agent perturbateur dans la dynamique naturelle des écosystèmes forestiers en provoquant des changements dans leur structure et dans leur composition. En affectant ces attributs, les feux contribuent au maintien de la biodiversité de certains écosystèmes. Dans une étude examinant les effets dans les sous-bois après le passage de brûlages dirigés dans la *Menominee Indian Reservation* dans le Nord-est du Wisconsin, Cook et al. (2008) concluent que des incendies de faibles intensités contribuent à une plus grande biodiversité autant au niveau du changement de composition, de la diversité alpha (nombre d'espèces présentes) et du changement de couvert. Ainsi, on observe une grande variation dans les patrons de forêts affectées par le feu allant au-delà des limites administratives, qui dépend de facteurs biophysiques tels que la topographie, le climat et la composition forestière, pour ne nommer que ceux-là. L'étendue et les caractéristiques expliquant ces variations sont à la base même de l'étude des régimes de feux, et ce, en regard du contexte temporel et spatial auxquels ils s'appliquent.

L'intensité d'un feu, souvent associée au front d'un incendie qui se propage, se définit comme la force physique, ou l'énergie calorifique, directement dégagée par la combustion du feu par unité de surface et de temps, communément mesurée en kilowatts par mètre ($\text{kW}\cdot\text{m}^{-1}$) (Alexander & Cruz, 2012; Byram, 1959; Van Wagner, 1983). Selon le type de combustible impliqué, un feu est considéré de faible intensité s'il atteint des valeurs en dessous de $500 \text{ kW}\cdot\text{m}^{-1}$ alors que des feux de forte intensité vont au-delà de $3\ 000 \text{ kW}\cdot\text{m}^{-1}$ (Alexander & Cruz, 2012; Van Wagner, 1983).

L'estimation indirecte de l'intensité frontale est couramment employée en se basant sur des observations directes (la hauteur des flammes) ou a posteriori (la hauteur de roussissement des cimes des arbres).

La sévérité est l'impact sur l'écosystème qu'a engendré le passage d'un feu (Key & Benson, 2006). Elle s'observe autant par la mortalité, directe ou latente, de la végétation qu'au niveau de la combustion de la matière organique. Ces deux types d'observations de la sévérité sont toutefois relativement indépendantes (Ryan, 2002). Les feux de forêt produisent une grande variabilité en sévérité au sein même des superficies perturbées, pouvant même laisser des blocs forestiers intouchés (Bergeron et al., 2002). L'utilisation du *difference Normalized Burn Ratio* (dNBR) est un indice spectral caractérisant l'état de la végétation post-feu et calculé à partir d'imageries satellitaires prises avant et immédiatement après un incendie forestier (Key & Benson, 2006). Comportant des valeurs continues, cet outil permet de mieux comprendre l'étendue et la sévérité d'un feu précis. La sévérité d'un incendie peut ensuite être évaluée sur le terrain à l'aide du *Composite Burn Index* (CBI) selon la technique établie par Key et Benson (2006) pour un point précis dans l'espace.

Impacts des feux sur les sols forestiers. Les incendies de forêt produisent des effets éphémères, mais significatifs sur plusieurs propriétés physiques, chimiques et biologiques des sols (Arocena & Opio, 2003; Quigley et al., 2020; Ulery & Graham, 1993). D'abord, la stabilité des sols peut être améliorée avec le passage de feux de faible ou de moyenne intensité. Ceci s'explique par la formation d'une couche hydrophobe sur la surface externe des agrégats du sol (Alexander & Cruz, 2012; Mataix-Solera & Doerr, 2004). La densité apparente augmente à la suite d'un feu avec l'obstruction des pores du sol par les cendres et les argiles libérées des agrégats (Giovannini et al., 1988). Cette plus grande densité entraîne en conséquence une diminution de la capacité de rétention en eau des sols avec une augmentation de son ruissellement (Martin & Moody, 2001). Ultiment, l'érosion de la surface du sol s'accélère lorsque la sévérité des feux augmente. L'augmentation de la température

moyenne des sols et les extrêmes quotidiens sont d'autres phénomènes physiques s'accompagnant à la suite d'un feu (Barnes et al., 1998). Extrêmement dépendante de la sévérité, l'albédo, soit le pouvoir réfléchissant d'une surface, diminue immédiatement après un feu. Cette diminution est le résultat du dépôt de cendre noircissant les surfaces et augmentant alors le flux de chaleur s'y accumulant (Rother et al., 2022). En parallèle, la disparition de la végétation, partielle ou totale, contribue à l'augmentation des températures de la surface du sol en éliminant le pouvoir refroidissant de leur évapotranspiration (Rother et al., 2022). Ces changements sont toutefois de courte durée en raison de la dispersion des cendres par le vent et les précipitations ainsi que du retour graduel de la végétation.

Après le passage d'un incendie forestier, l'impact direct le plus évident sur les sols est la perte variable de la matière organique selon la sévérité du feu. La variation de cette perte s'échelonne de la volatilisation de constituants mineurs jusqu'à la carbonisation complète de la matière organique en passant par la combustion lente de l'humus (Giovannini et al., 1988; Miyanishi & Johnson, 2002). Alors que le contenu en matière organique des horizons supérieurs s'appauvrit après le passage d'un feu, une augmentation à long terme en carbone organique s'observe dans le sol (Johnson & Curtis, 2001). Les phénomènes en cause seraient liés à l'incorporation de résidus organiques dans le sol, à la transformation de constituants organiques peu décomposables et la végétalisation post-feux de plantes fixatrices d'azote. Ultimement, la couche de matière organique du sol affecté se reconstitue avec l'apparition d'espèces végétales pionnières.

À la suite du passage d'un feu, le pH du sol augmente (Quigley et al., 2020). Ce phénomène s'explique par la dénaturation des acides organiques contenus dans la matière organique, la combustion d'autres composés organiques ainsi que l'apport de cations basiques présents dans les cendres (Arocena & Opio, 2003; Quigley et al., 2020). Avec les événements de ruissellement, les composés solubles, dont les cations de calcium (Ca), de potassium (K) et de magnésium (Mg), sont graduellement lessivés

et ne persistent pas dans les sols (Arocena & Opio, 2003; Quigley et al., 2020; Ulery & Graham, 1993). Le feu a également tendance à réduire le contenu total en éléments nutritifs des sols. Ce phénomène s'explique en partie par leur volatilisation par la convection dans la colonne de fumée ou par le transport par le vent des cendres durant ou après le passage du feu (Raison et al., 1985). Lors du passage d'un feu, une partie de l'azote organique est perdu par volatilisation à la suite de la combustion de la matière organique. Des feux de faible intensité contribuent moins à ce phénomène (Raison et al., 1985). On observera cependant une augmentation des formes d'azotes inorganiques (ammonium et nitrate), disponibles pour la nutrition des microorganismes et végétaux, via la transformation de molécules d'azote organique par l'entremise de feux de plus forte intensité. Pour ce qui est des pertes de phosphore par volatilisation ou par lessivage, elles sont généralement négligeables (Cade-Menun et al., 2000). Le passage d'un feu a au contraire tendance à en augmenter l'accessibilité pour la nutrition des plantes en transformant le phosphore de la matière organique en orthophosphate, plus facilement disponible. Également, la hausse du pH du sol fait en sorte de rapprocher la matière organique de la neutralité et donc de rendre le phosphore plus disponible pour les végétaux. Il faut toutefois noter que cette disponibilité du phosphore n'est qu'éphémère.

Brûlage dirigé comme outil sylvicole. Le brûlage dirigé est l'application du feu dans un but d'aménagement d'écosystèmes en imitant certains des effets des feux de forêt naturels. Il est utilisé dans plusieurs environnements forestiers à travers le monde pour atteindre une panoplie d'objectifs sylvicoles différents (Elliott et al., 2021; Lindberg et al., 2020; Renard et al., 2016). Au Canada, le brûlage dirigé n'est que peu utilisé en raison de contraintes opérationnelles, de coûts, de manque de connaissances sur son utilisation et de sécurité associée à une perte éventuelle de son contrôle (McRae et al., 1994; Renard et al., 2016). Bien que pratiqué à une échelle modeste encore, le brûlage dirigé est utilisé en Finlande depuis 1989 dans des programmes de recherches expérimentales et dans des opérations commerciales depuis les années 2000,

notamment dans le but de restaurer des habitats d'espèces dépendantes au feu (Lindberg et al., 2020). En ce sens, le brûlage dirigé peut redémarrer une succession forestière (à l'aide de feux de fortes sévérités), diversifier la structure et la composition d'écosystèmes, réduire la compétition d'espèces sensibles au feu ou même accroître le cycle des nutriments et l'activité microbienne des sols (Lindberg et al., 2020; Renard et al., 2016). Selon ce qu'avance McRae et al. (1994), la réintroduction du feu dans les écosystèmes de pins blancs et rouges à travers un programme de brûlages dirigés aurait déjà fait ses preuves par le passé. L'utilisation du brûlage dirigé dans un tel contexte devrait être employée pour satisfaire deux principaux objectifs : (1) produire un bon lit de germination en réduisant le plus possible les couches supérieures de l'horizon organique et (2) contrôler la compétition indésirable d'espèces herbacées et arbustives. Pour le premier objectif, McRae et al. (2001) avance que le but n'est pas véritablement d'exposer le sol minéral, mais bien de réduire les couches de litière et d'humus pour obtenir des lits de germination moins susceptibles d'occasionner du stress hydrique aux semis de pins en période de sécheresse prolongée. Pour le deuxième objectif, l'auteur indique également la nécessité d'effectuer un second brûlage pour contrôler certaines espèces compétitrices capables de drageonner. D'ailleurs, Weyenberg et al. (2004) arrivent au même constat. Il faut cependant opérer un feu assez sévère ou plusieurs feux consécutifs de faible sévérité si on veut espérer limiter la compétition pour au moins 10 ans afin de laisser une fenêtre de croissance optimale aux semis de pins. L'utilisation du brûlage est donc un outil idéal pour régénérer le pin blanc en limitant le drageonnement de la compétition arbustive, mais il permettra également de prévenir la formation de combustibles étagés, notamment composés de sapins baumiers, susceptibles de mener à des feux de cimes et qui pourraient tuer les pins matures (Methven & Murray, 1974). Pour le pin rouge, plus intolérant à l'ombre que le pin blanc, McRae et al. (1994) identifie un troisième objectif : ouvrir suffisamment la canopée pour allouer plus de luminosité au sol et ainsi donner de meilleures conditions de croissance à ces semis.

Les conditions d'application du brûlage dirigé sont néanmoins difficiles à respecter. Parmi les facteurs à considérer, il y a la météo, la topographie du site, le type de combustible sur pied et au sol puis le comportement du feu (Allaire et al., 2018; McRae et al., 1994). Les spécialistes délimitent d'abord le brûlage en ayant recours à des obstacles naturels (falaises, marais, cours d'eau, etc.) et des obstacles artificiels (routes et coupe-feu aménagés). L'équipe affectée décrit ensuite les conditions de météo dans lesquelles le brûlage peut être allumé pour assurer un comportement du feu désiré, notamment en matière de vitesse de propagation du feu et d'intensité du front de flammes. L'équipe passe à l'action une fois les conditions réunies en surveillant étroitement l'évolution des conditions météorologiques et de l'incendie.

Au Québec, le seul endroit où s'effectue le brûlage dirigé est au parc national de la Mauricie (PNLM). En effet, Parcs Canada y a effectué 22 brûlages dirigés de 1991 à 2020 (Montour et al., 2020). L'objectif principal était de restaurer l'intégrité écologique d'écosystèmes de chêne rouge et de pin blanc à leurs conditions préindustrielles (Hebert et al., 2019; Montour et al., 2020). Leurs procédés sont en constante évolution et permettent des changements issus des expériences de brûlage antérieures. Notamment, après un brûlage trop intense ayant eu lieu à l'été 1995, les spécialistes en brûlage du PNLM ont décidé de séparer le type de combustible C-5 de la méthode canadienne de prévision du comportement des incendies de forêt (Hirsch, 1996; Wotton et al., 2009) en deux variations pour mieux ajuster la charge combustible entrant dans les calculs d'intensités frontales (Therriault & Quenneville, 1996). La première variation inclut une litière d'aiguilles de pins et de brindilles alors que la deuxième se présente avec des feuilles mortes et des brindilles. Cette dernière variation engendre des comportements de feu moins intenses que la première étant donné sa capacité légèrement plus grande de retenir l'humidité. Ainsi, cette discrimination permet d'utiliser un type de combustible qui soit plus associé aux peuplements rencontrés au PNLM dans un contexte opérationnel exigeant plus de flexibilité (Therriault & Quenneville, 1996). Presque 20 ans depuis les premiers brûlages, Hébert

et al. (2019) affirme que les objectifs de restauration de pin blanc semblent avoir été atteints en éliminant de 38 à 67% de la compétition exercée par le sapin baumier et en augmentant la densité de semis de pin blanc à plus de 20 000 plants·ha⁻¹ dans les sites traités. Puisque la croissance initiale des semis de pins blancs est lente (10-15 cm en 5 ans) (Logan, 1962), il semblerait que l'application d'autres traitements sylvicoles (un débroussaillage par exemple) soit nécessaire pour ralentir la compétition exercée par le sapin baumier sur une nouvelle jeune cohorte de pins.

Avec les tendances actuelles des changements climatiques pour le futur (2009), il est anticipé que l'activité des feux de forêt augmentera globalement sur la planète (IPCC, 2021; Jones et al., 2022; Wotton et al., 2017). C'est notamment le cas pour ce qui est de l'occurrence et des superficies prévues des feux. Pour les régions tempérées et boréales, la durée de la saison des feux est prévue d'augmenter avec, en contrepartie, une grande variabilité spatiale (Aakala et al., 2023; Flannigan et al., 2009). L'utilisation du brûlage dirigé peut alors devenir un moyen efficace pour restaurer certaines espèces désirées, dont les pins, tout en prévenant de possibles épisodes de feux trop intenses.

Objectifs et hypothèses de recherche. L'adaptation du pin blanc et du pin rouge aux feux offre une fenêtre d'opportunité pour utiliser le brûlage dirigé comme outil de restauration. Cette technique peut contribuer à régénérer ces essences et ainsi augmenter leur abondance dans le couvert dans certaines zones de leur aire de répartition. L'objectif général de cette étude est d'identifier les paramètres qui permettent de maximiser le succès de la régénération des pins rouges et blancs à l'aide du brûlage dirigé, autant dans un contexte de conservation que d'outils sylvicoles. Plus spécifiquement, cet objectif se divise en trois sous-objectifs :

1. Évaluer l'effet du passage des feux sur les attributs forestiers ainsi que les propriétés chimiques et physiques du sol. En donnant la priorité à cette exploration, nous préparons le terrain pour comprendre de manière exhaustive

les dynamiques qui influencent la régénération des pins dans les environnements post-feu;

2. Étudier la relation entre la densité de la régénération (nombre de semis·ha⁻¹) et la sévérité du feu, telle qu'estimée sur le terrain à l'aide de l'indice CBI;
3. Proposer des recommandations concrètes guidant l'utilisation du brûlage dirigé à travers le lien entre l'intensité et la sévérité du feu à partir des résultats obtenus pour le premier objectif. À partir des recommandations, les aménagistes pourront estimer les conditions de brûlage (par exemple, valeurs des paramètres météo et les indices de la Méthode canadienne de l'Indice forêt-météo [IFM]) recherchées pour obtenir l'intensité voulue, et ce, en fonction du combustible et de la topographie.

Nous émettons l'hypothèse que la sévérité des feux, comme indiqué par l'indice CBI présenterait une relation quadratique avec la densité des semis de pins blancs et rouges. Autrement dit, nous prédisons que la sévérité moyenne des brûlages, avec un indice CBI moyen, serait associée à une plus forte occurrence de régénération de ces deux espèces de pins comparativement à des niveaux de sévérité faibles ou élevés qui ne créeraient pas des conditions optimales pour leur régénération.

1. IMPACT OF BURN SEVERITY ON NATURAL POST-FIRE REGENERATION OF EASTERN WHITE PINE AND RED PINE

1.1 Abstract

Eastern white pine (*Pinus strobus* L.) and red pine (*Pinus resinosa* Ait.) have seen a decline in abundance due to logging, fire exclusion and change in fire regimes since industrialization. Prescribed fire is a potential tool for restoring these pines but lacks science-based guidelines. In regions of the Canadian provinces of Quebec and Ontario that experienced natural and prescribed fires between 2016 and 2018, we investigated the fire impact on pine regeneration. Our aim was to identify optimal conditions for the white and red pine seedling regeneration in their northern range, specifically focusing on prescribed burn severity. We hypothesized higher seedling density in medium burn severity, with high tree mortality, sufficient pine seed trees, where there is adequate light and reduced understory competition. In 2021, we collected data on seedling density and forest conditions across 22 burned plots and 7 unburned sites. We found negative associations between burn severity and organic layer depth, tree and sapling survival, and positive associations with understory competition. Mature pine trees survived up to medium-high severity. Pine seedling density ranged from 0 to 145,500 per hectare, with a significant quadratic trend (R^2 of 0.38), peaking at moderate severities. Through a three-step selection process, we identified burn severity and soil texture variables explained 64% of the variability of the distribution of the seedling density. Our findings underscore the role of seed sources, seedbed conditions and burn severity in post-fire pine regeneration success. It offers a better understanding for forest managers on where and how to conduct prescribed burns with the objective to increase pine abundance in originally pine-dominated forests.

Keywords: fire ecology, *Pinus resinosa* Ait., *Pinus strobus* L., seedbed, vegetation management.

1.2 Introduction

Fire has long been recognized as a natural component and driver of Northeastern American forests ecosystems (Aakala et al., 2023; Bergeron et al., 2002; Marschall et al., 2022), but there has been significant alterations to the fire regimes of this region over the past century (Bergeron et al., 2002; Drever et al., 2006; Drobyshev et al., 2012; Marschall et al., 2019; Nowacki & Abrams, 2008). Indeed, since the end of the Little Ice Age in the latter half of the 19th century, there has been a notable decrease in the frequency and size of wildfires in the Northeastern American forests, notably with a reduction in drought episodes (Girona, Aakala, et al., 2023). This reduction can be attributed to an overall rise in precipitation, much of it in snow, thereby diminishing the conducive conditions for wildfires (Bergeron & Archambault, 1993). Simultaneously, the depopulation of Native American communities (Abrams & Nowacki, 2019) and systematic fire suppression programs implemented in the 20th century have contributed to the decline of fire on the land, and thus of fire-associated tree species (Ellison et al., 2005; Grenier et al., 2005). To sustain the abundance of these species, active restoration efforts are now necessary, requiring the reintroduction of fire into the ecosystem (Drever et al., 2006). As such, prescribed burning programs have been recognized as a valuable tool for forest management (Renard et al., 2016; Ryan et al., 2013).

Among the fire-associated species in Northeastern America, both the eastern white pine (*Pinus strobus* L., hereafter white pine) and the red pine (*Pinus resinosa* Ait.) have suffered significant decline. This trend is evident not only in their core range but also applies to the northern part of their distribution of the Great Lakes Region, where forest dynamics differ from the hardwood forests further south (Anand et al., 2013; Drever et al., 2006; Latremouille et al., 2008; Thompson et al., 2006). White pine and red pine are often considered as early successional species as they can originate as pioneers after disturbances like fire. However, they can also be regarded as late successional species since they can dominate stands for centuries due to their longevity (Burns & Honkala,

1990; Fajvan & Seymour, 1993; Scherer et al., 2016). White pine is more shade tolerant than red pine and can regenerate itself under fewer than 25% of full sunlight (Flannigan & Bergeron, 1998; Wendel & Smith, 1990). Despite reaching heights of over 30 m in the canopy as they mature, seedlings and saplings of these pine species are only sporadically found in the forest understory (Anand et al., 2013; Uprety et al., 2013). In Canada for instance, only 4% of all white pine forests are considered well regenerated in the province of Quebec (Nappi, 2013). This situation results from a complex historical process involving various factors, including over-exploitation by extensive logging that eliminated seed sources and created poor seedbed quality, altering forest structure and composition (Carleton et al., 1996; Weyenberg et al., 2004). However, changes in the disturbance regime, with a longer fire cycle relative to historical rates, have also played a crucial role (Drever et al., 2006). Fire is essential for the pine regeneration dynamics, creating favourable seedbeds, reducing competition from other plant species, and increasing light availability (Flannigan, 1993; McRae et al., 1994). With the lack of fire, shade tolerant and less fire-tolerant species like white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss), balsam fir (*Abies balsamea* L.-Mill) and red maple (*Acer rubrum* L.) can proliferate and compete against pine regeneration, while the associated increase of fuel loads and vertical continuity in the stands augment the risk of high intensity crown fires that can kill mature pine trees, thus burning their available cones of the pine (Drever et al., 2006; Nowacki & Abrams, 2008). Consequently, while logging activities may have contributed to the depletion of the white and red pine seed stocks, the significant alteration of the natural fire regime has also disrupted the essential ecological characteristics and processes required for their renewal (Bergeron & Brisson, 1990; Nyamai et al., 2014). Without proactive strategies to promote their regeneration, several pine forests face the risk of disappearing in the future.

Prescribed burning stands out as one of the methods already in use to reverse this trend. This tool has already proved its effectiveness by facilitating the natural regeneration of several pine species associated with fire dynamics, including *P. ponderosa* L., *P.*

pungens L. and *P. rigida* M. (Harrod et al., 2009; Welch et al., 2000). The regeneration of red and white pines serves as a crucial gauge for the success of these restoration burns, as it represents the initial step in ensuring the long-term persistence of pine-dominated ecosystems. In mature white pine stand in northern Ontario, Shicks et al. (2024) concluded that low to moderate severity fire is effective to retain white pine components in mature white pine-dominated forests. Since 1995, La Mauricie National Park (LMNP) has consistently employed this technique in some of its stands dominated by red and white pines (Montour et al., 2020) and it appears to have achieved a degree of success in regenerating these species with cost-efficiency (Hebert et al., 2019). Nevertheless, the use of prescribed fire as ecological tool by the LMNP remains an exception in Canada. Comprehensive studies that investigate multiple prescribed burns for ecological restoration across diverse forested landscapes and burn severity gradients are notably lacking. Consequently, there is a lack of research examining the intricate relationships between the initial burn conditions, post-burn stand characteristics, and the regeneration of these specific pine species to improve the success of prescribed burning programs.

The successful implementation of prescribed fire as a restoration method hinges on the ability to gauge and anticipate the impact of burning on forest composition, structure, and processes across a spectrum of weather and stand conditions. Accurate prediction of these effects is the key for achieving management objectives within restoration planning programs. Meanwhile, the extent to which the ecosystem undergoes changes due to fire is often described as burn severity. The Composite Burn Index (CBI) proposed by Key and Benson (2006) presents an ecologically meaningful, on-site measurement of burn severity. Originally designed for validating burn severity in the field for remotely sensed data using the difference Normalized Burn Ratio (dNBR), the CBI attempts to integrate various post-burn impact measures through visual assessment.

The objective of this paper is to evaluate the post-fire environmental conditions leading to a higher density of red and white pine regeneration (i.e., seedlings·ha⁻¹). This involves considering factors such as above-ground forest variables of the overstories and the understories, chemical and physical soil properties of the seedbed, as well as burn severities. Regarding the latter, the hypothesis is that pine seedling density would exhibit a quadratic relationship with burn severity, as quantified by the Composite Burn Index (Key & Benson, 2006). Specifically, it is expected that medium burn severity, with a mid-range CBI rating, would be associated with the highest densities of pine regeneration. On the other hand, we expected that both low and high burn severity levels would not create optimal conditions for white and red pine regeneration.

1.3 Methods

1.3.1 Study Area and Site Selection

We selected recently burned areas, where in most burned stands red and white pines were a dominant component of the overstory, or where there were at least some mature pines overhanging the canopy. All burns were located at the northernmost extent of the distribution of white and red pine, i.e., in the sugar maple-yellow birch bioclimatic domain (Annex A); where red and white pines typically grow with companion species such as the red maple, balsam fir, black spruce (*Picea mariana* (Mill.)), white spruce, paper birch (*Betula papyrifera* Marsh), aspen (*Populus tremuloides* Michx.), and eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.). Non-exhaustively, typical shrub and herbaceous species in these stands are common bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn), pin cherry (*Prunus pennsylvanica* L. f.), northern bush honeysuckle (*Diervilla lonicera* Mill.), red raspberry (*Rubus idaeus* L.), and large leaf aster (*Eurybia macrophylla* (L.) Cass.) (Crins et al., 2009; Gosselin, 2002, 2014).

Overall, four burns were selected. Two (Lac Bryer and Lac Solitaire) at La Mauricie National Park (Quebec, Canada), which originated from prescribed fires used by the park authorities to aid the reestablishment of red and white pine populations (Hebert et

al., 2019); Table 1; Annex B). The other two were burns originating from wildland fire that ignited in 2018 and located at the Opémican National Park (Quebec, Canada) and in the Temagami (Ontario, Canada) region. Our burned study plots had to be spread across the widest burn severity range, and in burned patches of homogenous burn severity with a minimum density of 40 red and/or white stems·ha⁻¹. This criterion was based on the definition of pine stands managed with the clearcut with seed tree system in order to ensure and control a minimal seed source potential of the sites (Latremouille et al., 2008; OMNR, 1998). Field plot selection was supported by remotely sensed burn severity assessment through dNBR (Key and Benson, 2006) using the methodology presented by Parks et al. (2018). This led to the establishment of 29 plots of 100-m² (measuring 10 m × 10 m); 22 burned plots were distributed across the four burns, plus seven unburned (control) plots, with at least one in each region. Unburned plots also had to respect the same pine stand density criteria. These unburned plots are intended to facilitate a comparison of soil and vegetation characteristics in a fire-free environment with those that have burned.

Table 1
Distribution and description of the inventory plots by region

Region	Fire's name	Cause	Date of initiation	Size (ha)	Number of burned plots	Number of control plots in the region
Temagami (ON)	Finlayson	Lightning	07-08-2018	221.0	10	4
Opémican National Park (QC)	Opémican	Human-caused	07-08-2018	16.6	2	1
La Mauricie National Park (QC)	Lake Solitaire	Prescribed burn	08-31-2018	57.8	4	2
	Lake Bryer	Prescribed burn	05-20-2016	188.0	6	

1.3.2 Field Measurements

To quantify various environmental variables that could potentially influence white and red pine regeneration, a field inventory campaign was conducted between mid-June and mid-August 2021. During this field campaign, burn severity was visually assessed within a circular plot with a 15-m radius from the centre of the original 100-m² squared plot, using the CBI method proposed by Key and Benson (2006). Final CBI rating for each plot was obtained by consensus within a team of two individuals and expressed as a decimal value ranging between 0 (no fire effect) and 3 (maximum burn severity) for each of the 22 burned plots. All seven unburned plots were assigned a CBI value of 0.

The AD segment of the 100-m² plot was consistently oriented along the north-south axis (Figure 2). For each 100-m² plot, information regarding the species, state (i.e., fire killed or alive), and diameter at breast height (DBH) of each overstory stem with a DBH \geq 5 cm was recorded. A core was extracted, one metre above the ground, from each of the two trees with the highest DBH in each plot, with careful removal of the tree centre. These collected cores were subsequently dried, precisely cut, and scanned to count the amount of growth rings, enabling the estimation of the average maximum stand age.

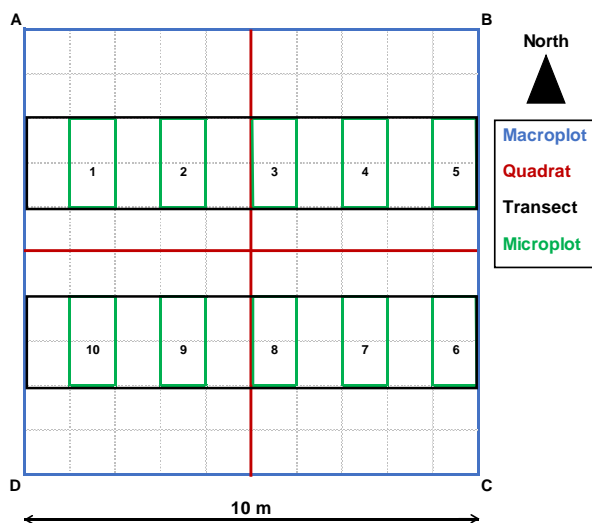


Figure 2
Visual representation of the field sampling design of the 100-m² plots carried out in summer 2021

Large plots were further subdivided into four 25-m² subplots (measuring 5 m × 5 m), corresponding to quadrants A, B, C, and D (Figure 2). To assess the impact of burning on the saplings, stems with a DBH <5 cm were counted and characterized in quadrants A and C. The same data collected for mature trees was recorded for these smaller stems. Hemispherical photos were taken at a height of 30 cm above the ground, at the centres of quadrants A and C, using a cellphone camera. These photos were later analyzed using the freely available image analysis software ImageJ 1.53t (Schneider et al., 2012) to calculate the percentage of canopy cover and sky cover. To assess the impact of fire on the forest soils, soil samples were collected from the organic layer and mineral soil, with texture and depth being also recorded within the same A and C quadrants. Each type of soil (i.e., organic and mineral) were pooled respectively together from the A and C quadrants samples to create two single composite samples per plot. These samples were air-dried, ground to pass through a 1 mm screen following standard protocol by Carter & Gregorich (2007) before being sent at the Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts (MRNF) Organic and Inorganic Lab to measure nutrient concentrations and physical properties. This also allows for a comprehensive

understanding of the nutrient pools available on each site, through parameters such as organic matter (OM), total carbon (C_{tot}), total nitrogen (N_{tot}), nitrite and nitrate ($NO_2^- + NO_3^-$), ammonium (NH_4^+), phosphorus (P), potassium (K^+), calcium (Ca^{2+}), magnesium (Mg^{2+}), Mn, Cu^+ , Zn^{2+} , Al^{3+} , Fe^{3+} , Mo, sodium (Na^+), B^+ , SO_4^{2-} and pH in $CaCl_2$. Organic matter was calculated through loss on ignition, and the remaining subsamples were finely pulverized before undergoing analysis for total C and N through combustion (Carter & Gregorich, 2007). The micronutrients, P, and exchangeable cation capacity (CEC) were extracted using the Mehlich-3 method. CEC were estimated from the forest floor pH in water. Granulometry and texture of the mineral soil samples were assessed through a 2-hour process.

To assess the impact of fire on natural regeneration and seedbeds, ten 2-m² plots were nested within two 10-m long by 2-m wide transects along an east-west axis (Figure 2). Within each of these 2-m² plots, all seedlings (with a height <1.3 m) of various tree species were counted, categorized by 1.0 cm height size class ([0.0-1.0], [1.0-2.0], [2.0-3.0], etc.) and species, and the surface substrate on which they had germinated was documented. The percentage cover of different types of seedbeds within the 2-m² plots was estimated. Additionally, the depth of both organic and mineral layers up to a maximum depth of 25 cm within the 2-m² plots was recorded, along with the percentage of cover by different ground vegetation species.

1.3.3 Statistical Analysis

Since there were few occurrences of red pine seedlings across all study plots ($n = 17$, representing 2% of the seedlings observed for both pine species), we first pooled, at plot scale, the density of white pine and red pine seedlings from the ten 2-m² plots. We then transformed these pooled density values at plot scale to seedlings·ha⁻¹; this became our main response variable. Since pine seedling density for the FIN-08 plot differed extremely from the range of the other values (145,500 seedlings·ha⁻¹), we chose to substitute its value by the mean value of pine seedlings density value plus twice the

standard deviation. This resulted in a value of 80,277 seedlings·ha⁻¹ for FIN-08, a value that accounts for about 95% of the distribution for a normal dataset. Data exploration was carried out following the protocols described in Zuur et al. (2009) and Zuur & Ieno (2016), this supported selection of link functions used in the analysis.

To identify the best environmental conditions for pine seedling density, we developed a three-step approach. We first examined the relationship between seedling density and all the collected predictor variables individually. Predictors were grouped into four broad categories: burn severity; above-ground forest environment characteristics; soil characteristics and characteristics of the tree species regeneration. When data exploration suggested it, quadratic terms were introduced to better capture the relationship with the response variable, this was especially true for burn severity. This was done through linear models (LMs) and generalized linear models (GLMs). For LMs, we transformed predictors using the square root or logarithmic transformations when necessary to ensure normality of residuals and reduce skewness. We also visually assessed residuals to ensure normality. The *F*-Statistic and Adjusted-*R*² were used to gauge model significance and the goodness-of-fit. Additionally, we computed the pseudo-*R*² values for each binomial logistic model with the logit link using the McKelvey and Zavoina's formula (Dunn & Smyth, 2018; McKelvey & Zavoina, 1975). We then retained predictive variables with a significant (*p*-value <0.10) relationship with pine seedling density for subsequent steps of the analysis. This method allowed us to filter and keep only highly influential factors, since their number and possible two-way interactions were high relative to the number of plots (*n* = 27). The second step aimed at preventing collinearity and multicollinearity of CBI with other predictive variables, since the CBI is already a composite of many strata in the post-fire environment (Key and Benson, 2006). We thus looked for any existing statistical relationships between burn severity (CBI) and each of our other predictive variables individually, using GLM. Only variables with no significant statistical relationship (*p*-value >0.05) with CBI were kept for the next step. The third step

consisted in using results from the two previous, to develop 14 candidate models to better predict pine seedling density. These candidate models were composed of a maximum of four predictors, due to our relatively small number of plots (Hair et al., 2009) and all included CBI and its quadratic form. Seven models included soil texture variables, two models included soil nutrients, two models included seedbed cover, one model with the canopy openness variable, one model only the CBI variable, plus the null model. Due to a high number of zeros in the pine seedling dataset (24% of the dataset), we used zero-inflated negative binomial models (ZINBs) with a log link to account for count variable (pine seedling density). This also allowed for coping with overdispersion (Crotteau et al., 2014; Zuur et al., 2009). The best model was identified through a forward-stepwise regression to obtain the best fit to the ZINB model (excluding random effects) by adding terms that significantly improve fit and minimized Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AICc) (Barton & Barton, 2023; Bates et al., 2023; Mazerolle, 2023). When more than one model had been supported ($\Delta AIC_c < 2.0$), models with strong ecological support and the most parsimonious ones were considered as evidence of a model dissimilarity from each model set. We also compared models through Bayesian information criterion (BIC), as well as log-likelihood (LL) values. The smaller values of AICc, BIC and LL indicate that the model is a better fit. Final model skill was evaluated using AICc, marginal pseudo- R^2 values (Barton & Barton, 2023) and raw (ρ) Spearman correlation coefficients between observed and predicted values and dispersion parameters (θ). We assessed residuals visually. Partial effects and 95% confidence intervals were calculated using the *Effects* R package (Fox & Weisberg, 2018). All data exploration and statistical analysis were conducted using the software R v. 4.3.1 (R Core Team, 2022) along with *AICcmodavg* (Mazerolle, 2023), *dplyr* (Wickham et al., 2023), *ggplot2* (Wickham, 2016), *DHARMA* (Hartig & Hartig, 2022), *glmmTMB* (Brooks et al., 2017), *MASS* (Venables & Ripley, 2002), *MuMIn* (Barton & Barton, 2023), and *tidyverse* (Wickham et al., 2019) R packages.

While primarily designed to identify best conditions for the highest pine seedling density, our three-step approach also allowed to identify fire impacts on above-ground forest environment and soil characteristics, which may in turn affect the pine seedling density.

1.4 Results

1.4.1 Canopy Opening and Saplings

Our analysis showed that the proportion of living mature and commercial size pines followed a consistent negative trend with increasing burn severity (Table 2; Figure 3 a & b), remaining relatively stable with near no mortality (mean survival of 96% and 90% respectively) at low and medium severities but sharply declining to zero at higher severities (CBI >1.9). Balsam firs were even more severely affected, with almost no trees surviving in the presence of fire at low to medium severities (mean survival of 12% between CBI > 0 and 1.9) and no survival at high severities (Figure 3 d). However, other conifers and broadleaf species did not exhibit significant patterns due to limited stem counts in our plots. When examining the combined survival rate of all tree species except pines, we found a consistent negative trend with severity, exhibiting a steep drop to zero at low-medium severity levels with no stems remaining alive at CBI ratings exceeding 0.9 (Figure 3 g).

Table 2

Results of logistic regression survival rates of trees and saplings for different species and groups of species as well as for canopy openness across 29 burned and unburned. McKelvey-Zavoina pseudo- R^2 was used for logistic regressions. Asterisks indicate statistical significance. $p < 0.1$; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.001$:**

	Plant specie groups	Int. \pm SE ^a	CBI \pm SE	R ²	Model p-value	df
Tree survival (%)	Mature pines ^a	6.25 \pm 2.30 **	-2.91 \pm 1.1 **	0.71	0.0085	27
	Pines (DBH \geq 10 cm)	4.88 \pm 1.74 **	-2.37 \pm 0.88 **	0.62	0.0071	27
	Balsam firs	2.04 \pm 1.32	3.35 \pm 1.52 *	0.78	0.028	17
	Other conifers	1.57 \pm 1.18	2.12 \pm 1.17 •	0.55	0.071	14
	Broadleaves	5.71 \pm 10.86	-8.01 \pm 13.96	0.93	0.57	8
	All other trees ^b	1.56 \pm 0.88 •	-2.59 \pm 0.097 **	0.66	<0.0001	27
Sapling survival (%)	Pines (DBH < 10 cm)	117.80 \pm 186848.0	-118.90 \pm 182 331.4	1.00	0.99	5
	Balsam firs	0.77 \pm 0.81	-2.24 \pm 0.97 *	0.62	0.02	25
	Other conifers	1.24 \pm 1.032	-2.06 \pm 1.061	0.54	0.052	15
	Broadleaves	530.40 \pm 175 142.0	-638.80 \pm 398.1 •	1.00	0.99	14
	All saplings ^b	0.97 \pm 0.78	-2.45 \pm 0.98 *	0.70	0.012	27
Canopy Openness (%)		-1.35 \pm 0.73 •	0.04 \pm 0.42	0.04	0.37	27

^a Mature pine: \geq 20 cm DBH red and Eastern white pine-living trees

^b All other species except for white and red pines

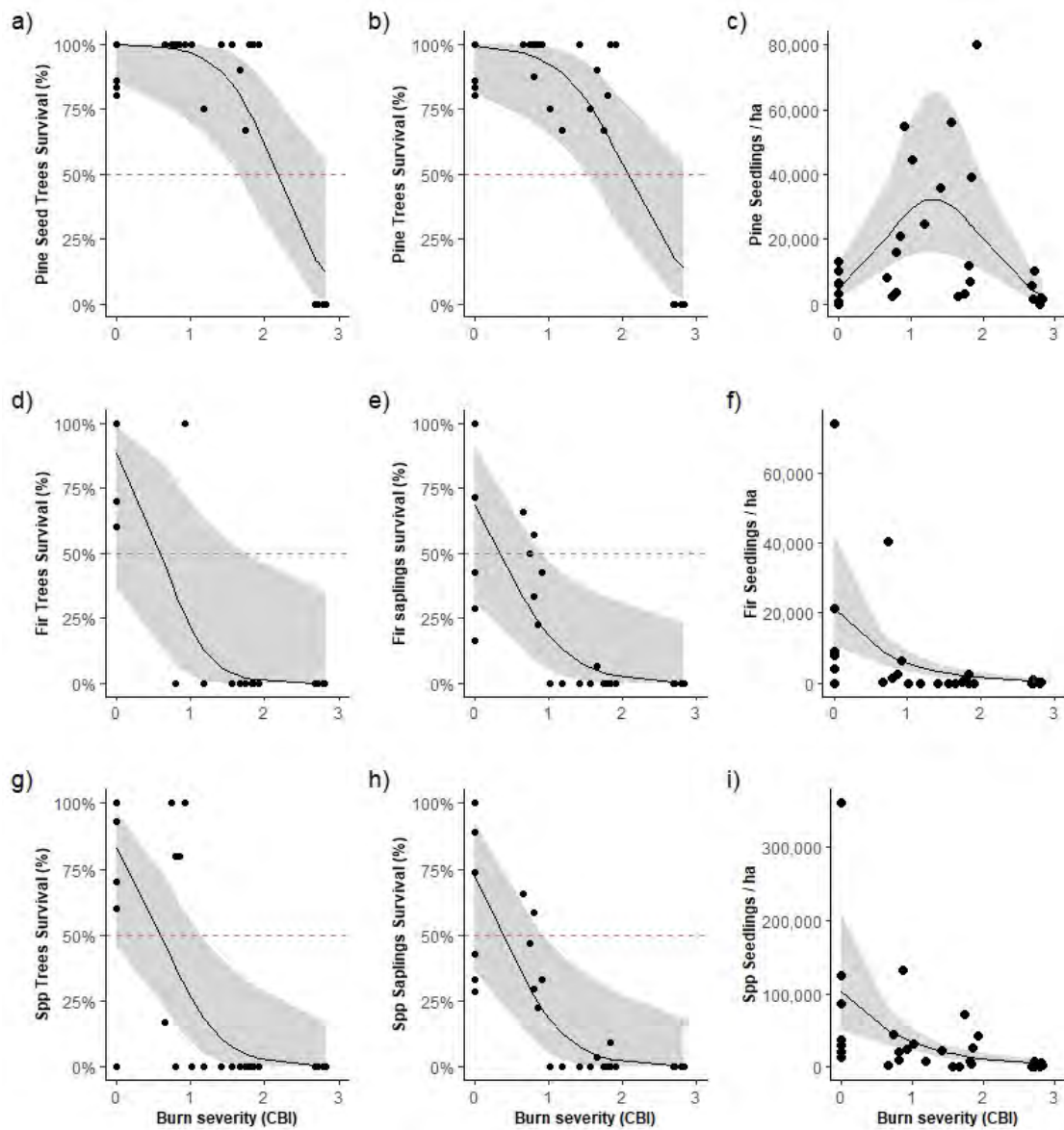


Figure 3

Left and centre columns show logistic regression models with 95% confidence intervals of survival rate (%) for pine seed trees (DBH ≥ 20 cm) as well as some tree (DBH ≥ 10 cm) and sapling species along burn severity, as represented by the CBI rating. Spp: all species except pines. Red dashed lines indicate 50% survival rate threshold. The right column represents zero-inflated negative binomial models with 95% confidence intervals of seedling density along burn severity. Black dots represent the original survival rate values for the 29 100-m² plots

No significant pattern was found for pine sapling survival rates due to their small number in our plots ($n = 13$; 23% alive). Only balsam firs ($n = 285$; 34% alive) and combined competitive species saplings were significantly affected by burn severity ($n = 183$; 22% alive), showing a negative impact on their survival rate (Table 2; Figure 3 e & h). Their survival was abruptly affected from near low-medium severities (CBI > 0.91). No significant relationship was found between burn severity and canopy openness since these variables displayed highly variable values across the 29 plots (Table 2).

1.4.2 Seedlings Stratum and Understory Competition

Pine seedling density followed a significant quadratic relationship (Table 3, Figure 3) where the density from low to medium burn severity, with an optimum around CBI values of about 1.3, and after decreases along higher burn severity. However, balsam fir seedlings and seedlings from other tree species except pines were primarily found on unburned or in low burn severity plots, where they outnumbered pine seedlings, and they all had a lower density at higher burn severity values (CBI > 1.0, Figure 3 f & i).

Our analysis also revealed that burn severity had a significant impact on the percentage of ground cover of all understory plant types (Table 4, Figure 4). When looking at each type separately, shrubs cover exhibited a positive increase with higher severity levels ($p < 0.0001$, $R^2 = 0.21$). The dominant shrub species were bush honeysuckle, red raspberries, and pin cherry. Meanwhile, no distinctive pattern was found for herbs and ferns alone.

Table 3

Results of zero-inflated negative binomial for the density of seedlings for the different species groups (white pine, red pine, all pines, balsam fir, red maple, all species (except pines)) across the 29 burned and unburned plots. SE = Standard errors, CBI = Composite Burn Index, *df* = degrees of freedom. McFadden's pseudo- R^2 was used for zero-inflated negative binomial regressions. Asterisks indicate statistical significance. $p < 0.1$; $*p < 0.05$; $p < 0.01$; $***p < 0.001$:**

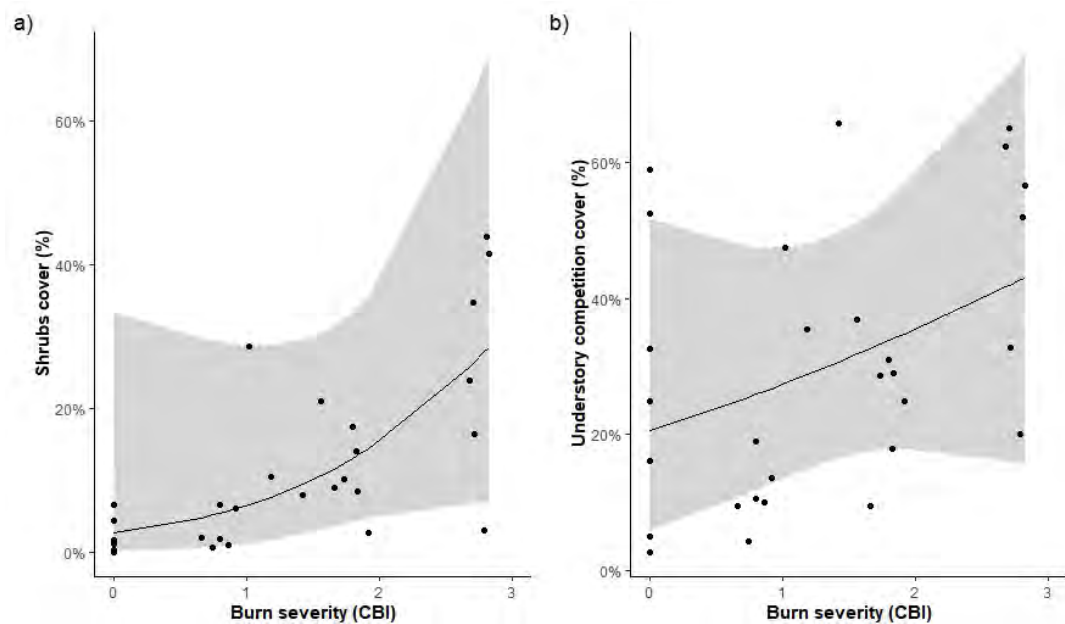
	Species	Int. \pm SE	CBI \pm SE	CBI ² \pm SE	R^2	<i>df</i>
Density (seedlings·ha ⁻¹)	White pine	8.61 \pm 0.37 ***	2.75 \pm 0.66 ***	-1.00 \pm 0.26 ***	0.32	24
	Red pine	6.09 \pm 0.37 *	0.79 \pm 0.52	-0.14 \pm 0.17	0.20	24
	All pines	8.65 \pm 0.33 ***	2.56 \pm 0.57 ***	-0.98 \pm 0.21 ***	0.38	24
	Balsam fir	9.96 \pm 1.29 ***	0.35 \pm 0.24 ***		0.65	25
	Red maple	11.23 \pm 0.48 ***	-1.08 \pm 0.32 ***		0.44	25
	All species (except pines)	11.55 \pm 0.36 ***	-1.11 \pm 0.23 ***		0.49	27

^a ZINB: zero-inflated negative binomial model

Table 4

Results of logistic regression on the average percent covered by different groups of competing understory species across 29 burned and unburned plots. *SE* = Standard errors, CBI = Composite Burn Index, *df* = degrees of freedom. McKelvey-Zavoina pseudo- R^2 was used for logistic regressions. Asterisks indicate statistical significance. • $p < 0.1$; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$:

	Type	Int. \pm <i>SE</i>	CBI \pm <i>SE</i>	R^2	Model <i>p</i> -value	<i>df</i>
Ground cover (%)	Herbaceous	-1.60 \pm 0.08 ***	-0.09 \pm 0.05	0.00	0.10	27
	Ferns	-3.48 \pm 0.18 ***	0.11 \pm 0.10	0.00	0.29	27
	Shrubs	-3.62 \pm 0.15 ***	0.96 \pm 0.07 ***	0.21	<0.0001	27
	All types	1.36 \pm 0.07 ***	0.38 \pm 0.04 *	0.04	<0.0001	27

**Figure 4**

Logistic regression models with 95% confidence intervals of average percent area cover of shrubs and understory competition plants as a function of burn severity, as represented by the CBI rating. Black dots represent observed data

1.4.3 Soil Quality for Germination

Analysis of organic soils showed that many elements had a negative relationship with burn severity: quantity, mean depth, and humidity content of organic matter (O.M.), carbon content (C_{tot}), N_{tot} , NH_4 , N_{min} , potassium (K), and sulfur (S) stocks, as well as cation exchange capacity (CEC). On the other hand, NO_2^- , NO_3^- stocks, aluminum (Al) and iron (Fe) stocks all increased with higher burn severity. The forest floor pH ($CaCl_2$) and base saturation exhibited a quadratic relationship with burn severity, with positive optimum occurring at mid-CBI ratings (i.e., between pH of 5.5 to 7.0). Nothing came out significant for mineral soils (Table 5). No significant relationship was found between burn severity and ground cover types (Table 5) since these variables displayed highly variable values across the 29 plots. Detailed results for soil analysis are presented in Annex C and D, here only significant results are described.

Table 5
Results of logistic on the average percent ground cover type and mineral soil texture composition across 29 burned and unburned plots. *SE* = Standard errors, CBI = Composite Burn Index, *F* = *F* statistics, *df* = degrees of freedom. McKelvey-Zavoina pseudo- R^2 was used for logistic regressions. Asterisks indicate statistical significance. $p < 0.1$; $*p < 0.05$; $p < 0.01$; $***p < 0.001$:**

	Type	Int. \pm <i>SE</i>	CBI \pm <i>SE</i>	R^2	Model <i>p</i> -value	<i>df</i>
Ground cover (%)	Moss	-3.53 \pm 1.48 *	0.87 \pm 0.71	0.18	0.22	27
	Mineral	-6.99 \pm 7.17	1.04 \pm 3.11	0.24	0.73	27
	Needles/duff	1.33 \pm 0.71 •	-0.57 \pm 0.42	0.04	0.18	27
Soil texture and composition (%)	Clay	-2.08 \pm 0.99 *	0.13 \pm 0.58	0.005	0.82	25
	Sand	0.35 \pm 0.65	-0.17 \pm 0.40	0.008	0.67	25
	Sandy loam	-1.74 \pm 0.89 •	0.07 \pm 0.53	0.002	0.89	25
	Silt loam	-1.71 \pm 0.88 •	0.11 \pm 0.52	0.004	0.82	25
	Loam	-0.83 \pm 0.69	0.12 \pm 0.42	0.004	0.78	25

1.4.4 Complete Model for Pine Regeneration

Following our model selection methodology, the best model for estimating the total pine seedling density included burning severity (CBI), its quadratic form (CBI²), as well as the percentage of sandy loam and sand in the mineral soil (mod9; Table 6). The resulting increase in the marginal pseudo- R^2 from 38% for the model containing only CBI and its quadratic form (mod0) to 64% (mod9) showed that soil texture had a substantial influence on the pine seedling density, with quadratic effects indicating an optimum in seedling density at specific mid-range CBI values. We used the best-fitting model to draw prediction inferences about the predictor variables correlated to pine regeneration (Figure 5). The predictors in this model were CBI, % sandy loam and sand and their quadratic form. The 90% unconditional confidence interval (CI) of the coefficients for all variables excluded 0, suggesting that these were significantly correlated with pine seedling density (Table 7). Because of the quadratic nature of these variables, an optimum in pine seedling density could be reached at a specific CBI value, thus no positive or negative correlation could be directly assumed.

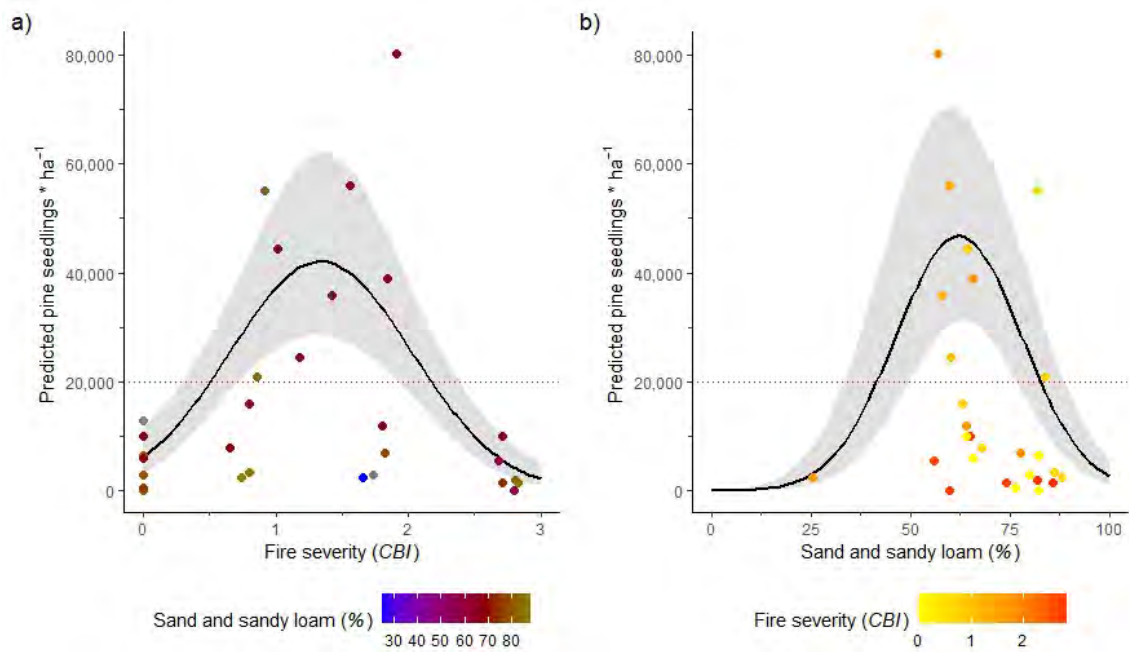


Figure 5
Partial effect plots for the best-fit zero-inflated negative binomial model of pine seedling density, with 95% confidence intervals. Variables include (A) burn severity, as represented by the CBI rating; (B) % resulting from the combination of sandy loam and sand in the mineral soil. Coloured dots by scale represent the original data values. Red dotted line served as a guideline for optimal regeneration density targets

Table 6
Ranking of zero-inflated negative binomial models predicting the abundance of pine regeneration based on AICc

Model	Tested terms	Log-Likelihood	K	AIC _c	ΔAIC _c	W _i	BIC	ρ (obs~pred)	R ^{2 a}
Mod9	(% sandy loam + sand) ^{2b} + (CBI) ^{2c}	-263.09	7	546.07	0.00	0.92	549.25	0.82	0.64
Mod8	(% sandy loam + sand) + (CBI) ²	-267.40	6	551.00	4.93	0.08	554.58	0.72	0.52
Mod6	(% sandy loam + sit loam) + (CBI) ²	-274.98	5	562.82	16.74	0.00	566.44	0.80	0.26
Mod3	% sand + (CBI) ²	-275.28	5	563.41	17.34	0.00	567.03	0.73	0.26
Mod7	% sandy loam + (CBI) ²	-275.73	5	564.32	18.24	0.00	567.94	0.76	0.23
Mod5	% clay + (CBI) ²	-275.82	5	564.50	18.43	0.00	568.12	0.73	0.23
Mod4	(% sand) ² + (CBI) ²	-274.21	6	564.62	18.54	0.00	568.19	0.81	0.29
Mod11	(Duff cover) ² + (CBI) ²	-284.60	7	588.53	42.45	0.00	592.76	0.75	0.66
Mod2	Iron in mineral soil + (CBI) ²	-287.59	6	591.00	44.92	0.00	595.38	0.66	0.42
Mod10	(Canopy openness) ² + (CBI) ²	-286.18	7	591.70	45.62	0.00	595.93	0.77	0.55
Mod1	Manganese in organic soil + (CBI) ²	-287.97	6	591.77	45.69	0.00	596.15	0.72	0.46
Mod0	Model with only (CBI) ²	-290.16	5	592.93	46.86	0.00	597.16	0.63	0.38
Mod.null	Null model	-297.55	3	602.05	55.98	0.00	605.19	NA	NA
Mod12	(Mineral cover) ² + (CBI) ²	-297.16	5	606.92	60.85	0.00	611.15	0.12	0.21

Note: ΔAIC_c gives the difference in AIC_c of each model compared to the top-ranked model, and Akaike weight (w_i) indicate the probability that any given model is the best among the candidate models set.

^a Marginal coefficient of determination calculated by “trigamma” method based on Nakagawa et al. (2017) paper.

^b Predictor in parentheses indicates combinations.

^c Predictor indicates the use of degree one and two forms (quadratic)

Table 7
Average coefficients and confidence intervals (CI) at 90% for each variable of the most parsimonious ZINB model

Variable	Average coefficient	Confidence intervals (lower and upper limits)
Intercept	1.1480	[-2.2090, 4.5051]
CBI	2.856	[1.9897, 3.7230]
(CBI) ²	-1.066	[-1.3616, -0.7712]
(% sandy loam + sand)	24.783	[14.5821, 34.9841]
(% sandy loam + sand) ²	-0.1995	[-0.2792, -0.1198]

Note: The 90% confidence intervals of coefficients in bold excluded 0.

1.5 Discussion

Our findings provide valuable insights into how burn severity, more specifically the post-fire environment, affects the pine regeneration and thus the ability of the pine component to perpetuate in mixed pine stands at the northernmost extent of their range. The multifactorial approach of burn severity assessment through CBI (Key and Benson, 2006), allowed us to test for the impact of fire on seedling density. Our final model indicated that burn severity, as assessed with CBI, has great influence on the pine seedling density, and that it follows a quadratic relationship as we previously suggested in our hypothesis. The optimal density for pine regeneration following a treatment can vary based on specific management objectives and site conditions. Based on the literature, to properly regenerate red or white pine-dominated stands, a minimum of 20 000 pine seedlings per hectare is needed (Beyeler, 1995; Brissette, 1996; Hebert et al., 2019; Horton, 1962). According to our model, these densities are most likely to occur in stands affected by fires resulting in mean severity, i.e., between CBI values of 0.50 and 2.18 (Figure 3 a). Although, our final model could not include more than four predictive variables, due to our number of samples, looking at how these variables (i.e., CBI, CBI² and % (sandy loam + sand) and its quadratic form) are affected by burn severity helped in a better comprehension of fire effects on the pine seedling density.

1.5.1 Canopy Openness and Saplings

The foremost requirement for post-burn pine regeneration is a viable seed source (Fredericksen & Agramont, 2013; Nyamai et al., 2020; Weyenberg et al., 2004). Unlike jack pine, white and red pine seeds are not serotinous and therefore die quickly in the heat of fire, especially if crown fire happens (Ahlgren, 1976; Carleton et al., 1996; Van Wagner, 1970). Because surviving seed yields is rarely sufficient to restock an area after a burn, the perpetuation of these pine species in the cover may require a sparse but sufficient abundance of residual mature trees that could serve as seed sources (Ahlgren, 1976; Palik & Pregitzer, 1994; Weyenberg et al., 2004). Palik & Pregitzer (1994) suggest that at least one or two remaining white pine trees per hectare is sufficient enough for the development of a minimal white pine component in aspen stands. Meanwhile, the implementation of the clearcut with seed trees system in the province of Ontario typically involves preserving 10 to 35 white pine trees per hectare, well distributed across the site (OMNR, 1998). However, 42 seed trees or more per hectare would allow better pollination and provide a good residual source of seed for optimal natural regeneration (Latremouille et al., 2008). However, some heavily burned plots had a high mortality rate, with few or no lived mature pines, but still had some seedling density (Figures 2.1. a and c). Given that these species do not regenerate by sprouting and that their seed dispersal effective range is limited, which typically corresponds to one or two heights of the trees themselves, it is unlikely that seedlings originate from parent trees outside the plots (Burns & Honkala, 1990; Drews & Fredericksen, 2013).

The complete decrease in the survival rate of both mature ($DBH \geq 20$ cm) and commercial ($DBH \geq 10$ cm) pine during high-severity burns (CBI values of 1.91, Figure 3 a and b), demonstrated the vulnerability of these stand's regeneration. As Van Wagner (1970) pointed out, prescribed burning underscores an apparent paradox, as the fire intensity required for optimal light availability conditions for pine tree regeneration is also likely to lead to the mortality of the pine seeds trees. Therefore,

predicting the mortality of mature pine trees becomes crucial for regulating and adjusting the appropriate intensity of prescribed burns in order to preserve a minimal density of pine seeds trees. Surface fires generally do not pose a significant threat to mature pines due to several protective factors (Beverly & Martell, 2003; Van Wagner, 1970). These include the thickness of their bark, the pruned lower trunk, the relatively low flammable resin content in their needles, and their deep root systems (Flannigan & Bergeron, 1998; Roberts & Mallik, 1994; Rodriguez-Cubillo et al., 2021; Uprety et al., 2014). Methven (1977) also noted that the post-burn mortality of white and red pines at a given percent scorch may be a function of the diameter. Beverly & Martell (2003) suggested that white pines with a DBH ≥ 20 cm are robust enough to withstand surface fires, and even those of high intensity, reaching up to $1,200 \text{ kW}\cdot\text{m}^{-1}$. While Blankenship & Arthur (1999) suggest that pines with a DBH exceeding 14 cm have likely developed thick and fire-resistant bark. Considering that mature pine tree with a DBH ≥ 20 cm in our plots exhibits a survival rate exceeding 50% under low to medium severity conditions (Figure 3 a), it is probable that seed sources originate from these remaining seed trees.

Fire-intolerant tree and sapling species were severely impacted in our study, with nearly all succumbing to the presence of fire with CBI values exceeding 0.9 (Figure 3 g and h). Similar observations of effective mortality by fire of shade-tolerant and fire-intolerant species have been reported in other studies (Hebert et al., 2019; Heinselman, 1996; McRae et al., 1994; Methven & Murray, 1974). Among fire intolerant tree species, balsam fir is a frequent competitor for pine seedlings in the understory, especially in the northern part of their range (Hebert et al., 2019; McRae et al., 1994). Balsam fir is a shade-tolerant species that tends to form dense, compact stands, blocking a significant amount of light from reaching the forest floor (Carleton et al., 1996) which could result in a very strong negative impact on pine regeneration (Uprety et al., 2014). Ahlgren & Ahlgren (1981) concluded that balsam fir needle litter had a negative impact on the germination of all conifer seedlings, including white pine and

red pine. However, with its thin-barked stem, balsam firs can be rapidly eliminated by single burns that girdle them (Schiks et al., 2024), which seemed to be the case within our plots with low survival rates at severities exceeding a CBI of 0.9 (Figure 3 g and e). Then, the absence of living seed trees could explain the low balsam fir seedling densities observed within these plots. The lower density of competing shade-tolerant balsam firs, even at the seedling stage, allows for greater potential for a new pine generation to establish and thrive in the understory.

1.5.2 Seedlings Stratum and Understory Competition

Our findings uncovered noticeable responses in pine seedling density to burn severity. The quadratic effects observed in our models (Figure 3) suggest an optimal range of burn severity that maximizes seedling density, emphasizing the importance of considering the conditions created by low to moderate fire intensities in forest management to maintain sufficiently dense pine regeneration. In contrast, red maple and balsam fir seedlings were primarily found in unburned or lightly burned plots and decreased significantly in density and mean height in higher severity conditions. These patterns are similar to those described by Hébert (2019) who reported 38% and 67% mortality of the competing balsam trees and saplings on low to medium intensity burned sites.

Our results suggest that optimal pine seedling regeneration benefits from a certain level of burn severity, potentially associated with improved growth-limiting nutrient availability, seedbed conditions, reduced competition from other vegetation and enough understory light available to ensure their optimal growth (Elliott & Vose, 1995). This challenges the assumption that a low-severity surface fire is always the most favourable condition (Brown, 2009; Drews & Fredericksen, 2013; Heinselmann, 1981). However, excessively high burn severity was detrimental to pine regeneration, aligning with our initial hypothesis. High-severity burns could lead to low pine seedling density, possibly due to factors like moisture stress on exposed bare soil, heightened

competition for resources such as light and nutrients with herbaceous and woody vegetation (Pitt et al., 2011; Waldrop et al., 2002).

While we didn't observe a significant number of deciduous tree species sprouts (e.g., aspen, red maple, or white birch) in our plots, we did notice a general increase in understory competition from shrubs as the severity levels increased, with the most pronounced impact occurring at high severity levels. These pioneering shrub species thrive in open-growing conditions, benefiting from ample access to solar energy without the shade of the overstory, along with a fresh release of nutrients following a burn (Blankenship & Arthur, 1999; Dovčiak et al., 2003; Elliott et al., 2021; Palik & Pregitzer, 1994; Scherer et al., 2016; Stearns & Likens, 2002). The presence of shrubs may have created excessive shading or competition for resources, which may have hindered the growth of newly germinated pine seedlings in the early years, especially on high severity plots.

1.5.3 Soil Quality for Germination

Fire impacts organic matter both directly, altering its chemical composition, and indirectly, by affecting subsequent chemical processes. Our results suggest that magnitude of some of these changes are tied to burn severity. The decline in organic matter content with increasing burn severity is expected and can be associated, in part, to the reduction in the depth of the forest organic layer induced by the combustion and volatilization during the fire. The low-temperature combustion threshold of organic matter, which can be as low as 100°C, makes it highly sensitive to soil heating during a fire, increasing its susceptibility to alteration processes (DeBano et al., 1998; Neary et al., 2005; Thiffault et al., 2008). This decrease in organic layer depth coupled with the accumulation of mineral elements from the resulting ash deposits (DeBano, 1991) would certainly contribute to a better seedbed for pine seedlings, especially white pine seedlings (Ahlgren & Ahlgren, 1981; Wendel & Smith, 1990). In the case of less severe burn, the humic layer in the organic material is less prone to combustion.

Complemented by ashes, this layer serves as a nutrient-rich foundation and a water source which supports pine seedling growth. Importantly, it shields the seedlings from complete exposure to bare mineral soil, which could lead to moisture stress during extended drought periods (Burns & Honkala, 1990; McRae et al., 1994).

As observed in our results, both carbon and nitrogen content from the organic layer decrease along burn severity. The net reduction of the C:N ratio of the organic layer along burn severity could also be explained over time by a higher rate of mineralization, that is the conversion of organic nitrogen to inorganic forms of nitrogen, as nitrification is known to be stimulated at higher pH (Klimas et al., 2020; Neary et al., 2005; Thiffault et al., 2008). Elliott & Vose (1995) identified nitrogen as the primary resource limiting seedling growth during the first year. The reduction of the C:N ratio of the organic layer along burn severity may suggest that more organic nitrogen forms were available for the post-burn plants and seedling growth directly after the burn.

The quadratic increase in pH levels, as observed in our study with higher values at medium burn severity, positively affects the availability of essential nutrients crucial for pine growth (DeBano et al., 1998). Driven by the nutrient-rich ash bed and denaturation of the organic matter, the post-burn pH change, although temporary and contributing to an Assart effect (a temporary increase in nutrient availability following a disturbance; Roberts & Mallik, 1994), significantly influences the accumulation of biologically available nutrients, including ammonium nitrate, phosphate and calcium (Fernández-García et al., 2019; Hatten & Zabowski, 2010; Neary et al., 2005). As mentioned previously, there is a strong relationship between pH and nitrification (Ste-Marie & Paré, 1999) which underscores the sensitivity of nitrifying organisms to pH changes. Red pine seedlings thrive in relatively nutrient-poor sites with a pH level within the range of 5.1 to 5.5 (Burns & Honkala, 1990; Sims et al., 1990). The greater nutrient demands of white pine seedlings, along with a broader optimum pH range of 4.7 to 7.3 (Burns & Honkala, 1990; Sims et al., 1990), may contribute to the higher abundance of white pine seedlings in our plots.

1.5.4 Complete Model for Pine Regeneration

The biophysical characteristics of the post-fire environments, as represented by our chosen model, accounted for 64% of the observed variation in the pine tree seedling density. Despite having only two types of explanatory variables, our model seemed to explain a good portion of the variability. With CBI values between 0.50 and 2.18, density over 20,000 pine seedlings could be expected with the average texture in the mineral soil of our plots (Figure 3a). Pine seedling density followed a quadratic relationship with burn severity, as expressed by CBI values, and soil texture, as expressed by sandy loam and sand percentage values. These quadratic relationships have reflected the idea of an intermediate optimum (which are maximums in our cases) whereas this would not have been the case with a linear regression. The quadratic relationship between a dependent variable and burn severity have already been observed in different studies evaluating the environmental impact after fire in boreal forest of Québec (Boucher et al., 2020; Boulanger et al., 2013). Our results suggested that in post-burn forest environment, the optimal of pine seedling density would be reached around intermediate burn severity values (CBI = 1.34) but could drop at higher severity levels such as those suggested by (as discussed further in section 2.5.2.). As burn severity is indicative of the energy released during fire (Byram, 1959), the environmental impacts of fire are expected to intensify with increasing burn severity through the depth of organic matter consumed, the release of nutrients, the opening of the canopy by mortality of the overstory, etc. (Beverly & Martell, 2003; Keeley, 2009; Miesel et al., 2015). However, at some point, the magnitude of environmental changes caused by fire would have been too high for pine seedlings to thrive and be sufficiently competitive with other post-fire pioneer species, which would have been more shade intolerant and less drought sensitive. Along with burning severity, our modelling approach has evidenced that soil texture, represented by the percentage of sandy loam and sand in the mineral layer, play a role in explaining post-burn pine regeneration. With a 62% of sandy loam and sand content, an optimum density of 46,738 pine

seedlings could be reached with the average burn severity of our plots (Figure 3b). There is a positive correlation between both soil porosity and sand content and soil hydraulic conductivity, which determines how easily water moves through soil pores. Quigley et al. (2021) suggest that repeated prescribed burning at moderate to high severities may enhance soil hydraulic conductivity, thus reducing soil water retention and potentially restore the functional mechanisms that limit the growth of woody plants. Drainage conditions play a role in shaping plant community composition by restricting water availability for plant growth (Mader & Owen, 1961; Mader, 1976; Quigley et al., 2021). Over the last decades, many studies have underlined that, fire-tolerant species like white and red pine are more frequently encountered in dry, sandy, rocky, rather infertile soils (Coop & Schoettle, 2009; Roberts & Mallik, 1994; Stearns & Likens, 2002). Its ability to root deeply thanks to its secondary taproots give it an advantage for living in these arid environments.

1.5.5 Conclusion and Implication for Forest Management

According to our results, burn severity, as described by CBI, with microsite conditions, particularly soil texture, are key drivers of pines' regeneration density. Understanding how burn severity, as a substitute for fire intensity, influences pine-fire succession and regeneration can provide critical insights for the resilience and restoration of pine species forests in Northeastern America, at least for *P. strobus*. Our findings suggest that moderately severe fire, rather than the usual surface fires of low severity previously recommended could be beneficial for establishing a new cohort of white pine seedlings, by influencing critical above-ground and forest soil characteristics. Therefore, prescribing medium severity fires on sandy-loamy soils, while ensuring the conservation of sufficient mature pines, emerges as a key factor in increasing the abundance of fire-maintained pine stands while reducing the dominance of fire-intolerant species in the treated area.

Although our study demonstrates that a single fire of appropriate severity can successfully regenerate pines, it might not be operationally feasible for fire management programs to implement prescribe fires leading to such conditions. However, it's essential to acknowledge, as pointed out by Maissurow (1935), that while medium-severity fires do cause substantial pine mortality, including young pine seed trees, this disturbance should not be considered catastrophic but a necessary impact to favour new cohorts. Despite killing the youngest trees, it does not compromise the long-term survival of the pine component among the stands. Important challenges remain in balancing the preservation of mature pine trees with the risk of uncontrolled wildfires that could destroy the cones. Forest managers should also consider maintaining a sufficient number of mature pine trees to ensure that the residual canopy density that deters weevils damage and blister rust (Pitt et al., 2011) and implementing mechanical clearing to reduce shrub competition to pine seedlings in order to create optimal growing conditions.

1.6 Acknowledgements

We would like to thank J. Lavoie, M. Nicoletti and T. Bartek Splawinski from *l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue* (UQAT), student J. Caron-Champagne for their help with the field work. We also acknowledge A. Cotton-Gagnon, I. Nicolae, and P. Labrie from the Canadian Forest Service of Natural Resources Canada (CFS-NRCan) as well as P. Grondin from the *Ministère des Ressources et des Forêts* (MNR) for their help with laboratory treatment and analysis of soil samples and tree cores. We also acknowledged K. Charron-Charbonneau and P. Moisan-Gaudet (Parks Canada) as well as D. Charon (UQAT) for their logistical support. The burn description and weather conditions would not be possible without the data acquired from D. Lemke from Ontario Ministry of Natural Resources and Forestry's Aviation, Forest Fire & Emergency Services (OMNR-AFFES) and C. Plante from the *Société de protection des forêts contre le feu* (SOPFEU). We also express our gratitude to J. C. Rodríguez-Rodríguez and S. Daigle from *Centre d'études de la forêt*

(CEF) as well as M. Marchand (CFS-NRCan) for valuable statistical advice. We also thank J. Laganière and D. Paré (CFS_NRCan) for sharing their valuable expertise on forest soils. The authors thank the NSERC Alliance grant funding and its partner organizations from the for their financial contribution to this project; these include: CFS-NRCan, MRNF, Parks Canada, *Parc national d'Opémican (Société des établissements de plein air du Québec, Sépaq)*, Produits Matra Inc. and Chantiers Chibougamau Ltée.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Plusieurs auteurs rapportent que les feux de surfaces contribuent à la régénération des pins blancs et des pins rouges (Drews & Fredericksen, 2013; Heinselman, 1996; McRae et al., 1994; Nyamai et al., 2020; Scherer et al., 2016; Weyenberg et al., 2004). Notamment, Hébert et al. (2019) ont observé dans leur étude que le brûlage dirigé avait permis d'augmenter la densité de semis de pins blancs à 21 000 semis·ha⁻¹ comparativement à 5 135 semis·ha⁻¹ pour les sites non brûlés. Comprendre plus en détail comment la sévérité des feux influence la succession et la régénération des pins après-feu peut fournir des informations cruciales pour la résilience et la restauration des forêts tempérées mixtes du nord-est de l'Amérique dominées par ces essences de pins.

Rappel des objectifs et des principaux résultats. L'objectif général de cette étude est d'identifier les paramètres qui permettent de maximiser le succès de la régénération des pins rouges et blancs à l'aide du brûlage dirigé. Dans un premier temps, nous avons exploré l'effet du passage du feu sur les variables relatives à différentes composantes forestières. À l'aide de l'indice d'estimation de la sévérité du feu CBI, nous avons pu observer que la sévérité engendrait une plus grande mortalité dans les arbres d'espèces compagnes lorsque celle-ci augmentait, sans toutefois compromettre la survie des pins matures jusqu'à des sévérités moyennes. L'ouverture du couvert à la suite de cette mortalité des arbres induit une plus grande disponibilité de la lumière dans le peuplement, celle-ci étant profitable autant aux semis de pins qu'aux espèces compétitrices de sous-bois. Également, nous avons observé que plus la sévérité augmentait, plus les changements dans la couche organique des sols étaient marqués; notamment avec diminution de l'épaisseur de cette couche, une élévation du pH, une augmentation de la concentration en carbone et en phosphore disponible. Le cycle de l'azote semblait lui aussi avoir subi des changements plus importants selon la sévérité

des brûlages. Alors que les concentrations des nitrites et nitrates ont subi une augmentation marquée dans les sols organiques, celles des ions ammonium diminuaient lorsque la sévérité augmentait.

Dans un deuxième temps, il s'agissait de vérifier la relation entre la sévérité des feux et la densité des semis des deux essences de pins. À l'aide d'un modèle de régression binomiale négative avec excès de zéros (*zero-inflated negative binomial model*), nous avons pu mettre en évidence l'effet quadratique entre la sévérité du feu et la densité de semis des pins. Aucune analyse effective n'a pu être déterminée pour les semis de pins rouges seuls étant donné leur faible présence dans l'ensemble des placettes d'échantillonnage.

Dans un troisième et dernier temps, nous avons utilisé un processus de sélection de modèles afin de dégager les variables affectant la régénération de pins après feu et qui n'étaient pas déjà comprises ou corrélées avec la variable de sévérité du feu. Nos résultats ont révélé que notre capacité à prédire la densité de semis de pins en fonction de la sévérité du CBI peut être combinée aux propriétés physiques des sols, telles que la texture du sol. Ce modèle de prédiction peut alors s'avérer un atout précieux pour l'application de brûlages dirigés comme outil sylvicole pouvant contribuer à la pérennité des forêts dominées par le pin blanc, ou tout simplement pour améliorer notre compréhension de l'écologie du pin blanc dans les latitudes étudiées.

Forces de l'étude. Conçu à l'origine pour valider les données de sévérités des feux issues de la télédétection à l'aide du dNBR, le CBI tente d'intégrer diverses mesures des effets du passage d'un feu par le biais d'une évaluation visuelle sur le terrain (Key & Benson, 2006). Bien que l'utilité de la notion de sévérité dans la modélisation des réponses écologiques après le passage d'un feu ait déjà été explorée dans quelques études, son évaluation s'est souvent limitée à des évaluations *in situ* axées sur des aspects spécifiques des caractéristiques post-feux, tels que la combustion de la matière organique, la destruction d'une partie de la végétation au-dessus du sol, le niveau de

brûlure de la couronne des arbres ou leur taux de mortalité (Keeley, 2009; Lentile et al., 2006). L'utilisation du CBI, comme dans notre étude, permet d'intégrer tous ces effets du passage d'un feu et d'en obtenir un seul indice global. Cet indice pourra ensuite être récupéré à des fins de comparaison avec d'autres études, permettant ainsi de standardiser les valeurs de sévérités des brûlages et d'en accroître l'utilisation par les praticiens en aménagement des forêts. Par ailleurs, l'évaluation de la sévérité des brûlages a souvent été confinée à un classement quelque peu arbitraire à des fins pratiques, avec des classements de sévérités faibles à élevées (Crotteau et al., 2013; Jayen et al., 2006; Keeley, 2009). L'utilisation d'une variable continue plutôt que catégorique pour évaluer la sévérité offre l'avantage de suivre un gradient plus nuancé des effets du passage d'un feu (Boucher et al., 2016; Boucher et al., 2020). Ceci offre alors l'opportunité d'être plus sensible aux variations plus fines des tendances des variables dépendantes impliquées. L'observation dans notre étude d'une tendance quadratique entre la sévérité des brûlages et la régénération des pins en est un exemple. On arrive ainsi à prédire des densités de régénération de pins de plus de 20 000 semis·ha⁻¹ à des sévérités aux valeurs de CBI entre 0.50 et 2.18 sur des sols comportant une texture moyenne de 62% en sable et sable-loameux. Ceci permettra de donner des cibles plus précises pour de prochaines opérations de brûlage dirigé. Également, bien qu'elle soit sensible à la subjectivité, la méthode CBI offre l'avantage d'être rapide et rentable. Pour notre projet, un maximum de 30 minutes seulement par placette était nécessaire pour l'évaluation conjointe du CBI entre deux personnes. Faire ces évaluations en équipe permet d'ailleurs de diminuer les biais subjectifs potentiels. Par conséquent, l'utilisation du CBI est une solution à faible coût et efficace pour effectuer sur le terrain l'évaluation des effets post-feu issus des perturbations par les feux, notamment ceux des brûlages dirigés.

Limites de l'étude. L'utilisation du CBI permet une évaluation rapide et plutôt exhaustive des effets du passage d'un feu sur la végétation. Cependant, la limite de son utilisation dans notre étude repose sur le fait que cet outil a d'abord été élaboré pour

une utilisation dans une courte période après le feu. Dans notre étude se déroulant trois à cinq ans après le passage du feu, il était laborieux d'évaluer correctement deux des critères de la première strate (strate A, le substrat au sol, Annexe E). Notamment, il n'était pas possible d'évaluer directement l'étendue de la litière consumée par le passage du feu en raison d'une couche d'aiguilles accumulées provenant des pins restés vivants. Également, il était pratiquement impossible de vérifier l'ampleur du changement de couleur (noirâtre) du sol et des roches résultant de la combustion directement après le passage du feu. Il est fort probable que les intempéries aient déjà lessivé une partie des cendres. En raison de ces estimations quelque peu hasardeuses, nous avons souvent tout simplement omis ces deux critères de la première strate dans le calcul du CBI. Il s'ensuit qu'une portion d'information manquait dans les résultats globaux du CBI de ces placettes. Néanmoins, il faut garder à l'esprit que même avec le retrait de deux critères, il en restait trois autres pour la strate A et sur l'ensemble, c'est 21 critères sur 23 qui subsistaient. Si la valeur finale du CBI peut avoir été sous-estimée ou surestimée, ce ne serait que faiblement.

Avec seulement 29 placettes, il est certain que nos modèles d'évaluation ne peuvent pas prendre en compte suffisamment bien les effets liés à la région (trois régions; Temagami, Témiscamingue et Mauricie) et aux années des brûlages (2016 et 2018). Pourtant, l'effort d'échantillonnage de l'étude a nécessité une planification minutieuse en amont. Il s'avère que non seulement des peuplements comportant une bonne proportion de semenciers de pin blancs et rouges sont désormais relativement rares, comme discuté en introduction, mais il est d'autant plus contraignant d'en trouver des candidats ayant subi le passage récent d'un feu d'une superficie minimale suffisante. Encore là, comme le témoigne l'emplacement géographique du brûlage du Lac Bryer au PNLN avec une heure de canot et une heure de marche au minimum pour y accéder, ces peuplements sont parfois difficilement accessibles. Ainsi, bien que l'intégration de ces variables n'apportât pas plus de précision dans la création des modèles de notre étude, il se peut que nous ayons sous-estimé l'influence des processus pouvant y être

liés. Notamment, les sols et les conditions météorologiques peuvent avoir été très différents entre les régions de Temagami et le Parc national de la Mauricie, moins avec le Parc national d'Opémican en raison de sa proximité géographique. De la même manière, le brûlage du Lac Bryer ayant été initié deux années plus tôt que tous les autres, c'est deux années supplémentaires pour les pins à se régénérer, mais aussi à subir des événements météorologiques possiblement adverses (sécheresse, gel, inondations, etc.). Ainsi, c'est le potentiel de régénération des pins qui peut varier et, ultimement, les densités de semis par placette qui peuvent être difficilement comparables. Pour s'assurer de contrôler cet aspect de l'étude, des modèles mixtes avec des variables aléatoires de la région et de l'année ont été testés. Aucune différence significative n'a été observée entre les modèles originaux et les modèles mixtes, ce qui suggère que l'année et la région n'avaient pas beaucoup d'influence sur les densités de régénérations des pins. Pour ce qui est du contrôle des événements météorologiques selon la région, nous nous sommes assuré que les régions échantillonnées soient toutes situées à la même latitude. Ainsi, on peut supposer que l'effet des événements météorologiques sur le potentiel de régénération des pins était sensiblement le même sur l'ensemble de l'aire d'étude.

Étonnamment, nous n'avons trouvé aucune relation significative entre la sévérité des feux et l'ouverture du couvert forestier telle qu'évaluée avec les photos prises lors de nos inventaires terrain. Cette dernière variable présentait des valeurs très disparates, peu importe la valeur de CBI de la parcelle d'étude observée. Cette observation inattendue pourrait être attribuée au fait que nous avons collecté des photos à seulement 30 cm du sol dans le but de représenter les conditions lumineuses perçues par les plants. Par conséquent, les photos prises dans des sites ayant subi des sévérités plus élevées étaient souvent obstruées par une concurrence herbacée et arbustive post-feu, réduisant ainsi la quantité de lumière reçue et, par conséquent, la valeur estimée d'ouverture du couvert forestier. Il aurait été plus judicieux de capturer systématiquement des photos

à 1 m du sol afin de minimiser la potentielle présence de végétation après feu en sous-étage.

Il aurait également été opportun d'avoir l'information sur les bonnes années semencières. Il est bien connu que ces espèces produisent une abondance de cônes, avec des productions plus faibles lors des années intermédiaires, tous les trois à cinq ans pour le pin blanc et tous les trois à sept ans pour le pin rouge (Boulet & Huot, 2013; Burns & Honkala, 1990; McRae et al., 1994). Même des années de production exceptionnelle avec des rendements plus impressionnants pourraient se produire pour les deux espèces. Dès 1935, Maissurow (1935) mentionnait que les gestionnaires forestiers attachaient de l'importance à la synchronisation des traitements de régénération du pin rouge avec leurs années de production de semences. Si nous ne prenons pas en considération ces données, nous ne pouvons pas mettre en évidence que c'est l'absence de conditions favorables produites par le feu qui limite la régénération des pins blancs et rouges dans nos sites de contrôle. Autrement, la faible régénération de pins pourrait être due à un échantillonnage suivant des années de disponibilité plus limitée de graines. Néanmoins, notre modèle ne semblait pas démontrer de différence significative en incorporant un effet aléatoire selon la région ou l'année. Il est d'ailleurs peu probable qu'une bonne année semencière soit si différente selon l'emplacement des placettes échantillonnées. Tout étant presque égal par ailleurs, notre modèle de densité des semis de pins semble expliquer une partie de la variation causée par les facteurs de sévérité du feu et de la texture du site. C'est déjà deux facteurs qui peuvent être mieux contrôlés par les aménagistes pour anticiper une meilleure densité de semis de pins après un brûlage. L'intégration de l'année semencière, ou son contrôle du moins, dans un modèle de régénération permettrait aux gestionnaires forestiers de prévoir plus précisément les variations de densité des semis de pins après un incendie en fonction d'années spécifiques et mieux les préparer dans la planification du calendrier de brûlage. Ce constat ne faisait pas partie de mes travaux, mais il serait bien qu'un tel suivi soit effectué par la province et/ou le PNLM.

Notre modèle aurait aussi bénéficié de l'intégration des conditions du microclimat, car elles peuvent faciliter ou limiter la régénération des plants de pin après un incendie. Nous pouvons notamment penser aux températures extrêmes, aux gels tardifs ou précoces, aux variations de précipitations annuelles sous forme de pluie ou de neige, etc. Les conditions microclimatiques exercent leur influence la plus significative sur la régénération pendant les premiers stades de la vie lorsque les semis sont particulièrement sensibles à la dessiccation ou à la mortalité induite par la chaleur (Ahlgren & Ahlgren, 1981; Elliott & Vose, 1995; Raymond et al., 2006).

Nos résultats indiquent qu'un feu de sévérité moyenne peut améliorer considérablement la régénération des pins en général. Cependant, nous n'avons observé que des densités minimales de semis de pins rouges dans l'ensemble de nos parcelles. Cette disparité de densité de régénération entre les deux espèces n'est pas tout à fait surprenante et elle peut être attribuée à plusieurs facteurs. D'abord, il convient de spécifier qu'à l'exception des parcelles présentant une sévérité et une mortalité très élevées, le nombre d'arbres semenciers ($DHP \geq 20$ cm) n'est pas un facteur significatif à prendre en compte en soi. En effet, nous nous sommes assurés que chaque parcelle contenait un nombre minimum de tiges matures des deux espèces. Dans l'ensemble des 29 placettes d'échantillonnage, le nombre de semenciers vivants était le même pour les deux espèces de pins (53 tiges chacune). Il en va de même pour l'ensemble des 10 placettes de sévérités moyennes (CBI entre 1.0 et 3.0) avec 25 semenciers vivants dénombrés pour chacune de ces deux essences. Il est bien sûr important de mentionner cette nuance : alors que ces 10 placettes de sévérités moyennes contenaient toutes au moins un semencier de pin blanc vivant, seulement six de ces placettes contenaient au moins un semencier de pin rouge vivant. Néanmoins, pour défendre la validité des résultats de notre étude, nous pouvons affirmer que des huit placettes contenant de fortes densités de semis de pins ($20\,000$ semis \cdot ha $^{-1}$ et plus), six d'entre elles comportaient au moins un semencier de pin rouge vivant susceptible d'avoir pu ensemençer les sites après perturbation. Par ailleurs, la variation de la synchronisation

des années semencières pourrait être un facteur expliquant la différence dans la régénération de ces deux espèces (OMNR, 1998; Van Wagner, 1970), mais nous n'avons pas pris en compte ce facteur dans notre étude comme mentionné ci-dessus. Les semis de pin rouge présentent une exigence de lumière plus importante par rapport aux semis de pin blanc. Effectivement, la régénération de pin blanc peut se produire dans le sous-étage d'un couvert fermé avec un besoin de lumière aussi faible que 20% (Fredericksen & Agramont, 2013; McRae et al., 1994). En revanche, le semis de pin rouge est plus intolérant à l'ombre et a besoin d'un minimum de 35% de lumière pour survivre les cinq premières années (Flannigan & Bergeron, 1998). Cette divergence dans leurs besoins en lumière concorde avec nos résultats, car nous avons observé visuellement et directement sur le terrain un plus grand ombrage (implicitement déduit dans nos modèles présentant la mortalité des arbres) dans les parcelles de sévérités faibles à moyennes ayant davantage profité aux semis de pin blanc qu'à ceux de pin rouge. Ensuite, un autre facteur contribuant à la différence de densité de régénération entre ces deux espèces est leurs besoins spécifiques en substrat du sol. Dans une étude examinant la germination et la croissance précoce de 12 types de plantes, dont les pins blancs et rouges, dans cinq types de litière représentant les stades de succession dans les forêts du nord-est du Minnesota, Ahlgren et Ahlgren (1981) ont observé que les pins blancs présentaient une croissance optimale sur leur propre litière, ce qui implique leur adaptabilité à des environnements forestiers non perturbés, implicitement sous une canopée d'arbres semenciers vivants. À l'inverse, les pins rouges présentaient une germination et une croissance limitées sur leur propre litière, soulignant leur dépendance à l'égard du sol minéral pour leur régénération naturelle. Cela pourrait expliquer en partie le succès limité des semis de pin rouge dans notre étude, puisque nous avons principalement observé des litières d'aiguilles de pin sur la majorité de nos parcelles. Également, il a été observé que les peuplements de pins rouges ont tendance à être limités aux affleurements de sol sec et peu profond et aux plaines bien drainées, alors que ceux dominés par les pins blancs présentent une répartition plus large (Carleton et al., 1996; Drever et al., 2006). Ces derniers réussissent même à mieux

s'établir que les pins rouges sur les sites bien drainés et relativement pauvres en nutriments. De même, Nyamai (2020) a affirmé que, comparativement au pin blanc, les semis de pin rouge nécessitent des conditions plus restrictives, notamment une germination naturelle optimale sur un sol minéral exposé, sur des sols comportant un minimum de cendre et de litière et présentant une concurrence limitée d'autres types de végétations. Par conséquent, compte tenu de leurs exigences plus restrictives en matière de germination et d'établissement, y compris des facteurs tels que la compétition et l'ouverture du couvert forestier, il n'est pas surprenant que les semis de pin rouge aient été moins abondants que ceux du pin blanc dans notre étude.

Implications pour les aménagistes et perspectives d'avenir. Nos résultats suggèrent que des brûlages modérément plus sévères que les feux de surface traditionnellement recommandés peuvent être bénéfiques pour l'établissement d'une nouvelle cohorte de semis de pins blancs en influençant des caractéristiques cruciales de la forêt au-dessus du sol et du sol. Également, nos résultats suggèrent que les aménagistes devraient promouvoir l'application de brûlages sur des sites aux sols sableux ou loameux pour augmenter le succès de régénération des pins blancs. Cependant, ils pourraient ne pas être opérationnellement faisables pour de nombreux programmes de gestion des incendies de mettre en œuvre de telles conditions en raison des risques et contraintes que cela impose. Ainsi, il reste important pour les aménagistes de bien définir les objectifs désirés dans leur plan de brûlage. Si l'objectif est de produire une nouvelle cohorte de pins blancs et rouges, il est essentiel de reconnaître, comme l'a souligné Maissurow (1935), que bien que les feux de sévérité moyenne causent une mortalité substantielle des pins, y compris les jeunes pins matures, cette perturbation ne devrait pas être considérée comme catastrophique dans son ensemble. Ces brûlages n'affectent principalement que les arbres les plus jeunes et n'ont pas d'impact durable sur la survie à long terme de l'espèce puisque les conditions seront alors propices à une meilleure régénération. De plus, un des avantages de promouvoir des brûlages un peu plus sévères que traditionnellement est que cela permet

d'allonger la fenêtre temporelle d'opportunité pour les effectuer. En effet, pour atteindre des intensités plus élevées qui mèneront ultimement à des brûlages plus sévères, il est nécessaire d'avoir des conditions météorologiques plus élevées en matière d'indices forêt-météo (Van Wagner, 1987) : chaleur plus grande, humidité plus faible, vents relativement plus forts, topographie plus accidentée, etc. Ces conditions sont difficilement atteignables tôt au printemps dans les forêts tempérées mixtes où on rencontre des peuplements de pins blancs et rouges. Ainsi, il serait possible d'envisager des brûlages plus tard au printemps, plus tôt à l'automne ou même à l'été (en s'assurant la quantité d'espèces feuillues présentes susceptibles d'augmenter le taux d'humidité des combustibles). Cette fenêtre de conditions plus grande permettrait certainement plus de flexibilité dans la planification des opérations de brûlage à des fins de restauration des peuplements dominés par les pins blancs et rouges.

Comme mentionné dans notre article, bien que notre étude se concentre spécifiquement sur l'abondance de semis des pins blancs et rouges après un brûlage, le premier prérequis pour un potentiel de régénération optimal est une source de graines viables (Fredericksen & Agramont, 2013; Nyamai et al., 2020; Weyenberg et al., 2004). Contrairement au pin gris, les graines de pin blanc et de pin rouge ne sont pas sérotineuses et meurent donc rapidement par la chaleur du feu, surtout en cas de feux intenses comme ceux de cimes (Ahlgren, 1976; Carleton et al., 1996; Van Wagner, 1970). Comme les quantités de cônes viables sont rarement suffisantes pour restaurer une zone après un feu, la perpétuation de ces espèces de pins peut nécessiter un minimum d'arbres matures survivants prêts à ensemençer (Ahlgren, 1976; Palik & Pregitzer, 1994; Weyenberg et al., 2004). Nous suggérons donc les recommandations sylvicoles de la province de l'Ontario pour assurer la perpétuation de la composante de pins dans le peuplement. Cela implique de conserver un minimum effectif de 42 semenciers vivants de pins ou rouges par hectare et bien répartis sur le site (OMNR, 1998). Bien entendu, cette cible ne représente qu'une valeur minimale (« plancher ») permettant aux gestionnaires de feu (et aux aménagistes forestiers) d'avoir une marge

de manœuvre dans l'équilibre à atteindre entre un brûlage dirigé efficace susceptible de créer les conditions optimales pour une densité de régénération maximale des pins à venir et une mortalité importante des semenciers occasionnée par une intensité trop élevée.

Bien entendu, avec des brûlages de moyennes sévérités à atteindre pour la création de meilleures conditions de régénération, il peut y avoir un risque de dommages collatéraux, dont la mort de semenciers de pins. Ainsi, il serait important de travailler en amont des brûlages et de mettre toutes les conditions à notre avantage pour protéger ces arbres matures. Des initiatives dans ce but précis existent déjà en Scandinavie. Lors d'opérations de brûlages sylvicoles, les forestiers finlandais protègent leurs semenciers en recouvrant le bas de leur tronc d'un amoncellement de terre et de gravier en plus d'en retirer les combustibles autour de ces tiges (Cogos et al., 2020). Il est aussi possible d'envisager l'épandage sur les semenciers à protéger de produits ignifuges ou difficilement inflammables, comme celui à base d'ester de phosphate développé par le professeur François Brouillette du Département de chimie, biochimie et physique de l'Université du Québec à Trois-Rivières (UQTR) (Descoteaux, 2022). Il faut bien sûr se rappeler que le produit peut théoriquement empêcher l'écorce des semenciers de brûler, mais cela ne l'empêchera pas de mourir par la brûlure du cambium à de hautes températures. Ce serait toutefois une avenue novatrice à explorer lorsque les sites à brûler comportent plusieurs semenciers regroupés à proximité et pouvant ainsi limiter la propagation des flammes. À l'inverse, si trop de semenciers ou d'espèces d'arbres concurrents sont vivants après les feux, il peut être possible d'envisager, sans égard à la rentabilité économique, de les anneler ensuite pour s'assurer de conditions de lumière suffisantes propices à la régénération des nouveaux semis de pins blancs et rouges. Il ne s'agirait pas ici d'un objectif en soi, mais plutôt d'une option flexible de dernier recours, pour éventuellement minimiser l'échec d'un brûlage plus ou moins bien réussi.

Comme mentionné précédemment, il est important que les aménagistes prennent en considération les années de production de semences des espèces dans leurs planifications annuelles. Cela leur permettra de synchroniser leurs opérations de brûlage avec ces bonnes années afin d'en retirer le maximum du potentiel de régénération de ces espèces de pins lorsque toutes les autres conditions sont satisfaites. Bien entendu, il faudrait établir un suivi préalable pour recueillir les données de variations de ces années pour en espérer une bonne synchronisation. Pour cela, il serait possible de récolter des données à partir de la pépinière forestière de Grandes-Piles appartenant au MRNF et située sur la rive est de la rivière Saint-Maurice à 20 km au nord de Shawinigan. Il serait sans doute possible de recueillir des données sur la production de semences annuelles ou du pollen des pins blancs et rouges. Ainsi, il serait possible d'allouer davantage de ressources à certains brûlages à composantes de pins lorsque les années semencières sont prévues d'être fructueuses. Si les objectifs de régénération des essences de pins ne sont pas atteints deux à cinq ans après les brûlages, il serait autrement possible d'envisager l'ensemencement à partir de semences comportant idéalement une certaine diversité génétique pour une meilleure résilience future des espèces. Si la compétition de sous-étages s'annonce forte, il est également possible d'envisager un dégagement mécanique ou même le regarni ou la plantation de plants de pins de fortes dimensions dans une solution de dernier recours (justement disponible à la pépinière forestière de Grandes-Piles dans le cas du PNLN).

Au-delà de l'aspect des semenciers, les gestionnaires forestiers devraient également veiller à maintenir un nombre suffisant d'arbres résiduels vivants pour maintenir une luminosité adéquate. En effet, en maintenant suffisamment d'ombre, cela assure que les conditions restent défavorables aux charançons du pin blanc (*Pissodes engelmanni* Hopkins) et à la rouille vésiculeuse (*Cronartium ribicola* J.C. Fisher ex Rabh). Ce maintien d'un certain couvert partiel ne devrait pas non plus compromettre les besoins en lumière pour une croissance optimale des semis de pins, idéalement dans une plage de 50% à 60% de l'ensoleillement complet (Pitt et al., 2011). Il faut arriver à maintenir

sur un moyen long terme un équilibre entre les conditions de croissance optimale et le risque de maladie et d'envahissement par des essences d'ombre. Éventuellement, des espèces d'arbres plus tolérantes à l'ombre et sensibles au feu, comme le sapin baumier et l'érable rouge, augmenteront naturellement leur présence en l'absence d'autres perturbations. Il sera donc sans doute nécessaire d'effectuer une forme de dégagement mécanique pour offrir aux semis de pins les conditions lumineuses et de croissance nécessaire à leur développement optimal. Cela n'implique pas de maintenir au minimum la concurrence de manière permanente, mais plutôt d'offrir aux semis de pin des périodes assez longues exemptes de concurrence avec des conditions de croissance proches de leur potentiel maximal, soit entre cinq et dix ans environ.

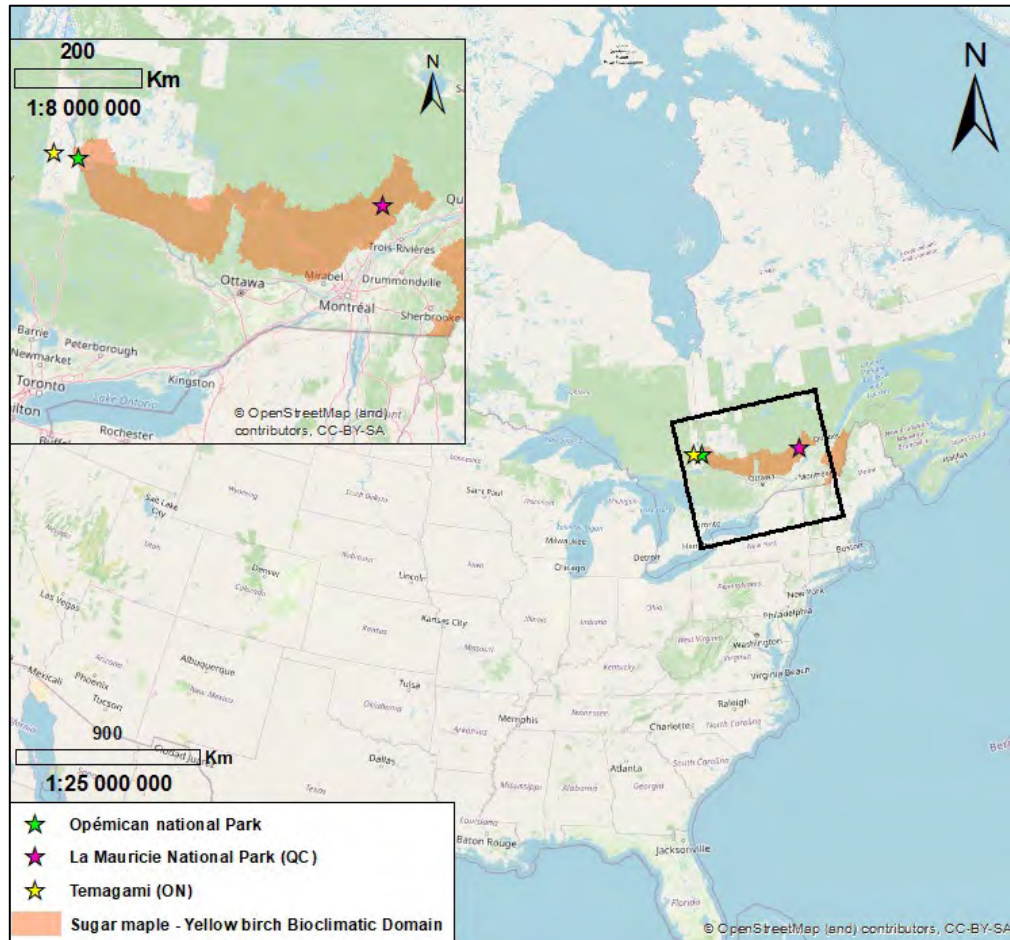
Il est attendu que les changements climatiques augmenteront la sévérité des épisodes de sécheresse en forêt boréale augmentant les risques de feux naturels plus sévères (Barnes et al., 2023; Flannigan et al., 2005; Girardin & Mudelsee, 2008; Girona, Morin, et al., 2023). Au niveau de la forêt tempérée mixte, où prospèrent naturellement les pins blancs et rouges, les prévisions sont incertaines (Danneyrolles et al., 2016). Nous pouvons toutefois avancer l'hypothèse que le climat de la limite nordique de la forêt tempérée mixte risque de suivre les mêmes tendances que la forêt boréale. La différence au niveau du régime des feux dans cette zone reposera alors sur la réponse des perturbations avec un type de combustible moins inflammable, dues à une composante de feuillus plus abondante. Cependant, avec des périodes de sécheresse plus longues et prononcées suivant une augmentation des températures globales dans le futur, même ce type de végétation caduque risque d'alimenter des feux de cime, en particulier au printemps et à l'automne (Gauthier et al., 2023; Girardin & Mudelsee, 2008). Ainsi, les risques d'augmentation des feux de sévérités plus élevées risquent de compromettre les capacités de renouvellement des peuplements aux composantes de pins blancs et rouges. Ultiment, d'autres essences plus adaptées aux régimes de feux plus courts et sévères pourraient prendre le relais à l'échelle du paysage. Nous pouvons envisager que le pin gris, aux cônes sérotineux résistants aux chaleurs intenses, pourrait être

favorisé par ce type de scénarios (De Groot et al., 2004; Gauthier et al., 1996). Cependant, ces scénarios climatiques extrêmes pourraient aussi mener à des échecs de régénérations si aucun semencier ni graine ne subsistent après le passage de feux trop sévères ou si les peuplements concernés sont trop jeunes au moment de cette perturbation (Splawinski et al., 2019).

Notre étude s'insère dans un projet englobant plusieurs autres travaux : le projet PINEFIRE. Celui-ci avait pour but de développer une stratégie de gestion durable pour les forêts mixtes et pures de pins blancs et rouges situées à la limite nordique de leur répartition, en émulant la dynamique des perturbations naturelles pendant les pratiques forestières commerciales afin de recréer des conditions similaires. Plus spécifiquement dans l'insertion dans ce projet, notre étude avait pour objectif d'élaborer un cadre de brûlage dirigé qui maximise la régénération et la croissance des pins blancs et rouges dans le contexte de la gestion et de la conservation forestière, notamment en décrivant les limitations écologiques opérationnelles et économiques de l'utilisation du brûlage dirigé. À la lumière des résultats de notre étude et sans égard aux limitations opérationnelles, il en ressort que les conditions pour que les brûlages soient efficaces à maximiser la régénération de pins, via la sévérité optimale, sont peut-être plus élevées que ce que la littérature laisse entrevoir et ce qui est couramment appliqué sur le terrain par les gestionnaires. Il existe une fine ligne à balancer entre l'atteinte de sévérités suffisamment élevées, via des feux suffisamment intenses, pour maximiser la régénération et le risque qu'occasionne trop d'effets adverses, notamment une trop grande mortalité des semenciers ou même, à l'extrême, un risque trop grand d'échappée. Cette limitation opérationnelle peut certainement avoir ses propres répercussions auprès des perceptions du public et même du politique. Dans un contexte de changements climatiques et d'augmentation des feux croissants (en nombre, superficies et intensités), à quel point est-ce possible de mettre de l'avant l'importance la régénération et la restauration d'essences en déclin comme celles des pins en utilisant des brûlages de plus fortes sévérités sans craindre une appréhension peut-être

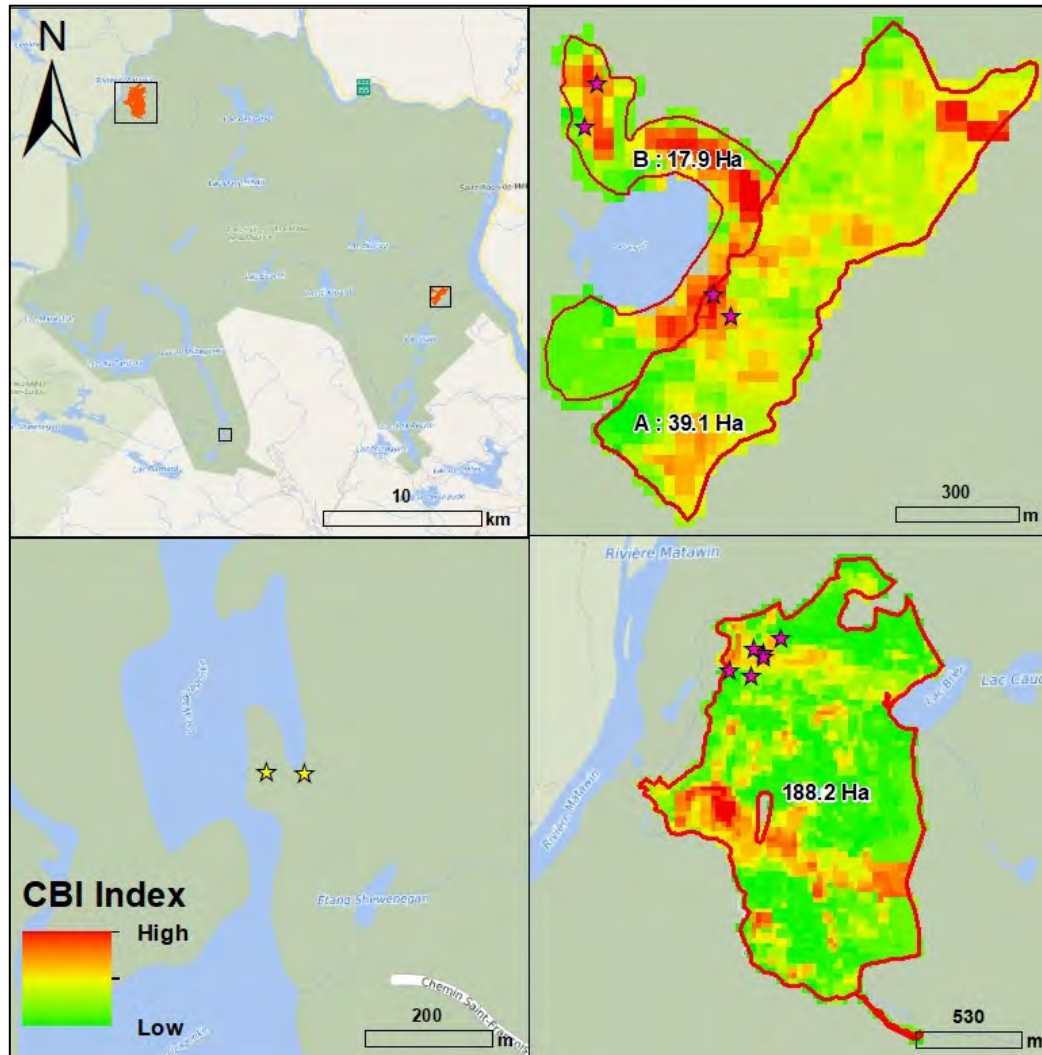
irraisonnée, mais légitime de la population? La solution est peut-être de considérer des brûlages de plus faibles intensités avec une combinaison de traitements sylvicoles complémentaires plus conventionnels pour atteindre ces conditions de sévérités plus élevées recherchées. On peut penser à l'utilisation de coupes partielles, de la scarification du sol ou même de dégagements mécaniques. Cette accumulation de traitements permet alors d'atteindre les conditions après feu adéquates d'ouverture du couvert, de préparation du sol et de réduction de la compétition. C'est difficile de dire si les conditions pour la régénération et l'établissement des semis seront toujours maximales, mais ce serait peut-être le choix le plus adéquat pour répondre à l'intégration des critères écologiques, sociaux et opérationnels.

ANNEXE A – AIRE D'ÉTUDE

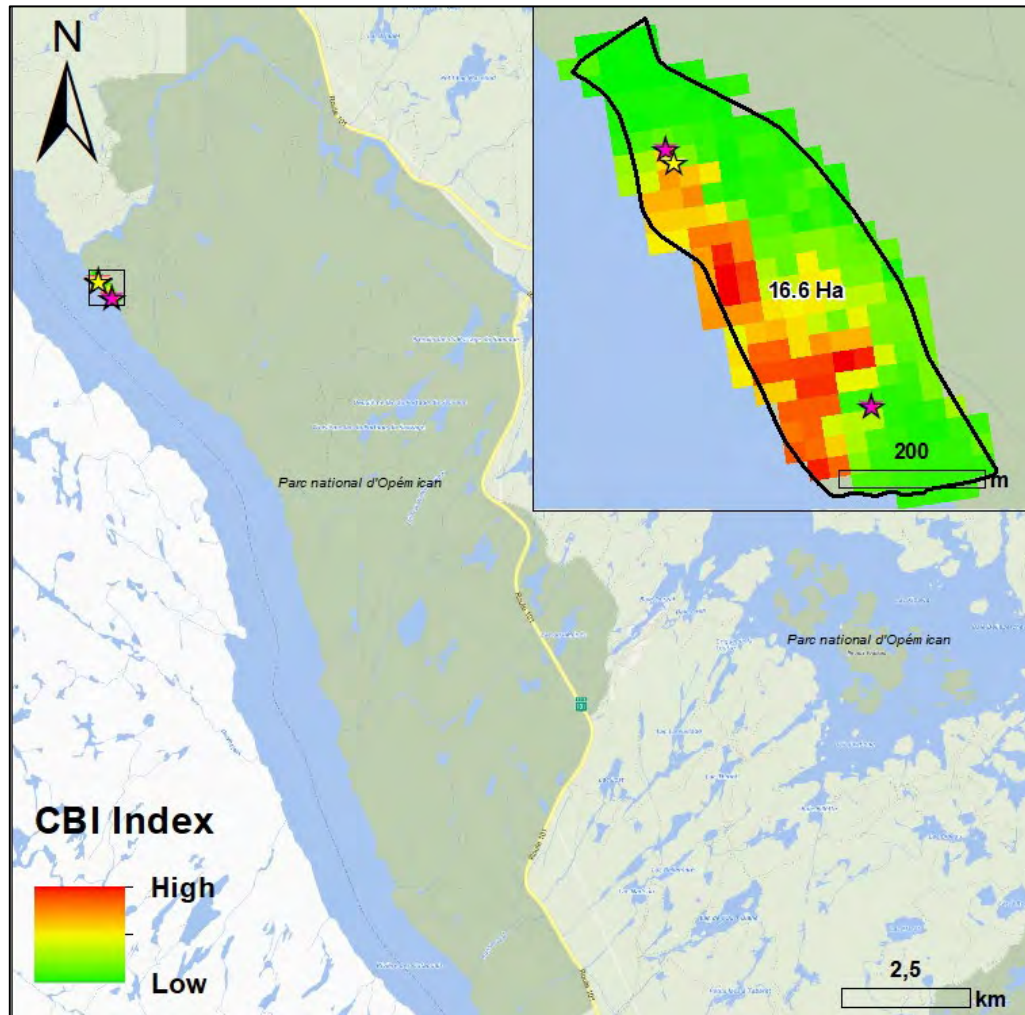


Map presenting the study area, which is located across the sugar maple and yellow birch bioclimatic domain in the provinces of Quebec on Ontario (Canada), as well as the distribution of the three studied regions (coloured stars).

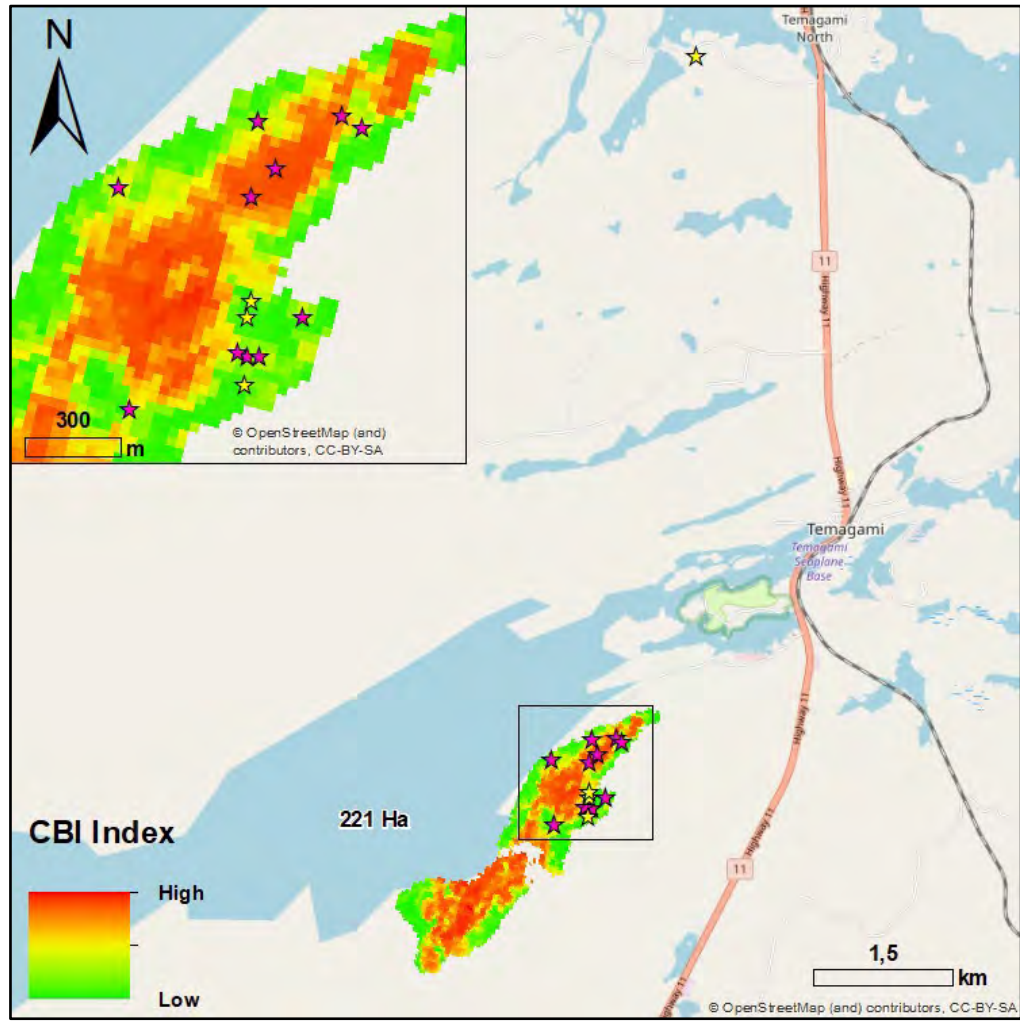
ANNEXE B – CARTES DES SITES D'ÉCHANTILLONNAGE



Location of burn sites in the studied region of La Mauricie National Park (upper left): Lake Bryer up north, Lake du Camping down south, and Lake Solitaire on the east side of the park. The three inset maps show the location of the burn plots (pink stars) and unburned (yellow stars) for the Lake Solitaire (upper right), Lake Bryer (lower right), and Lake Camping (lower left) burns. The colour scale for the CBI index shows low (green) to high (red) burn severity.



Location of burn sites in the studied region of Opémican National Park: the inset map shows the location of the burned plots (pink stars) and the unburned plots (yellow star). The colour scale for the CBI index shows low (green) to high (red) burn severity.



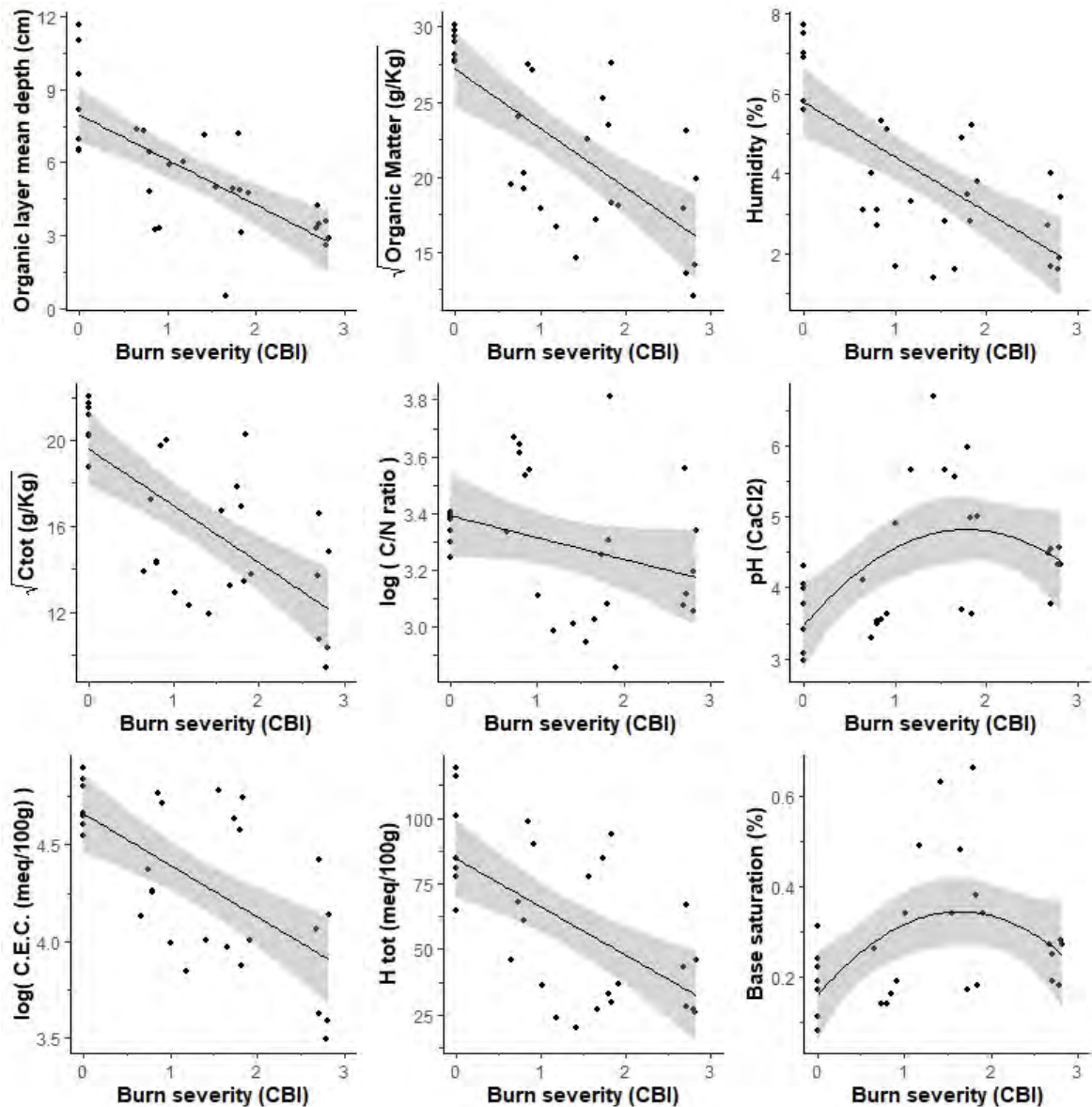
Location of burn sites in the studied region of Temagami. The inset map shows the location of the burned plots (pink stars) and unburned plots (yellow stars). The colour scale for the CBI index shows low (green) to high (red) burn severity.

ANNEXE C – TABLEAUX DES RÉSULTATS STATISTIQUES DES ANALYSES DE SOLS

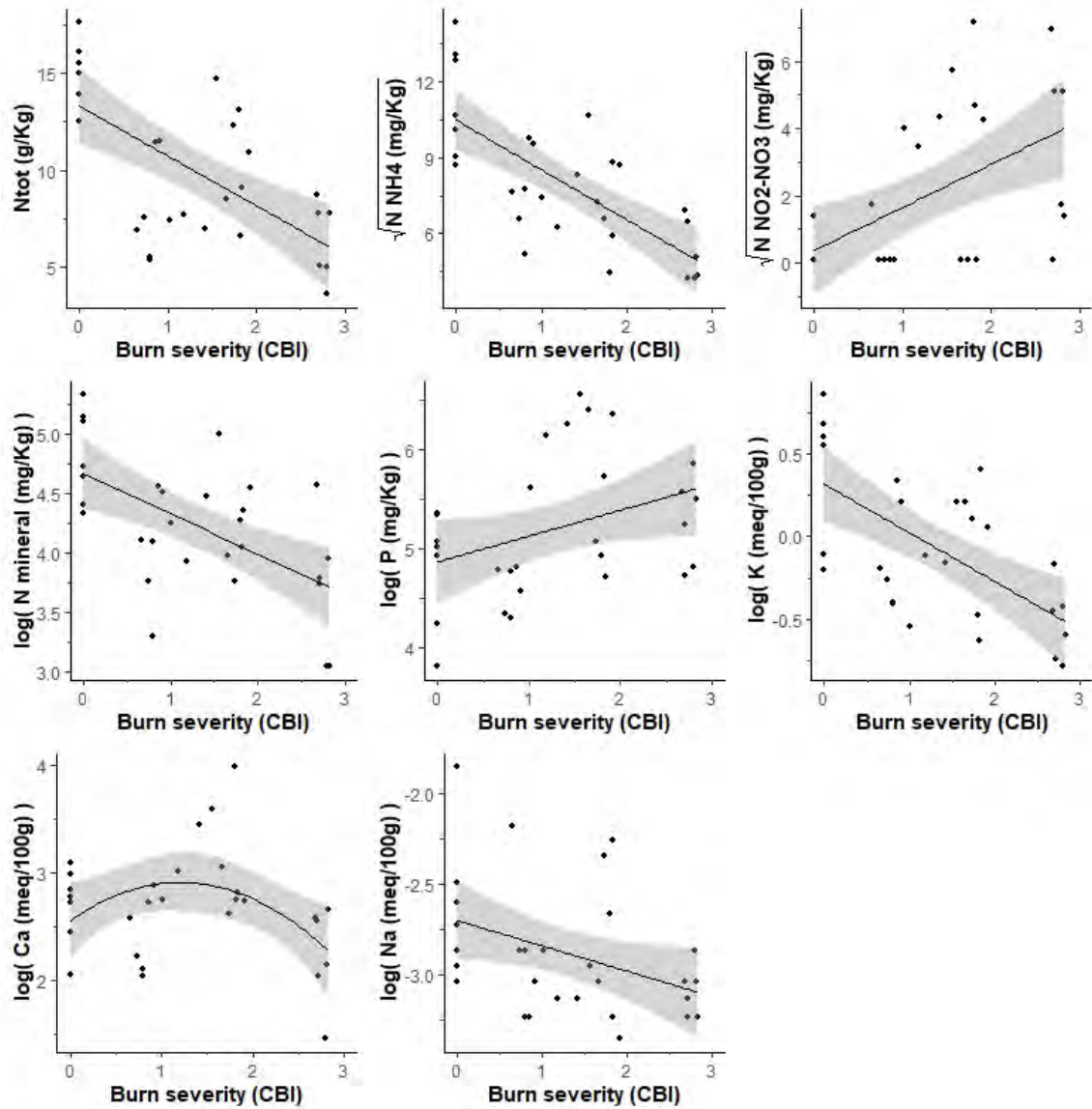
Results of linear regression on the concentration of organic soil nutrients as a function of burn severity, across the 29 burned and unburned plots. TF = transformation, *SE* = Standard errors, CBI = Composite Burn Index, *F* = *F* statistics, *df* = degrees of freedom, N/A = not applicable. Adjusted coefficient of determination (Adj.-*R*²) was used for linear regressions. Asterisks indicate statistical significance. •*p*<0.1; **p*<0.05; ***p*<0.01; ****p*<0.001:

	Soil variables	Unit	TF	Int. ± <i>SE</i>	CBI ± <i>SE</i>	CBI ² ± <i>SE</i>	Adj. <i>R</i> ²	<i>F</i>	<i>p</i> -value	<i>df</i>
Non-mineral elements	Mean depth	cm		7.97 ± 0.55 ***	-1.85 ± 0.34 ***		0.50	29.19	<0.0001	27
	Organic matter	g/Kg	Square root	27.20 ± 1.22 ***	-3.95 ± 0.76 ***		0.50	27.39	<0.0001	27
	Humidity	%		5.78 ± 0.43 ***	-1.36 ± 0.27 ***		0.47	26.26	<0.0001	27
	C tot	g/Kg	Square root	19.61 ± 0.85 ***	-2.65 ± 0.53 ***		0.47	25.42	<0.0001	27
	C:N ratio		Log	3.39 ± 0.07 ***	-0.08 ± 0.04 *		0.06	2.96	0.096	27
	pH CaCl ₂			3.47 ± 0.29 ***	1.51 ± 0.51 **	-0.42 ± 0.18 *	0.25	5.63	0.0093	26
	CEC	meq/100g	Log	4.66 ± 0.10 ***	-0.27 ± 0.06 ***		0.39	18.85	0.00031	27
	H. Tot	meq/100g		84.76 ± 7.34 ***	-18.46 ± 4.55 ***		0.36	16.47	0.00038	27
	Base saturation	%		0.16 ± 0.05 ***	0.23 ± 0.08 *	-0.07 ± 0.03 *	0.18	4.06	0.029	27
Macronutrients	N tot	g/Kg		13.29 ± 0.96 ***	-2.56 ± 0.59 ***		0.39	18.67	0.00019	27
	N NH ₄	mg/Kg	Square root	10.48 ± 0.57 ***	-1.96 ± 0.36 ***		0.51	30.46	<0.0001	27
	N NO ₂ +NO ₃	mg/Kg	Square root	0.37 ± 0.64	1.28 ± 0.40 **		0.25	10.43	0.0032	27
	N min	mg/Kg	Log	4.67 ± 0.14 ***	-0.34 ± 0.09 ***		0.32	14.24	0.0002	27
	P	mg/Kg	Log	4.86 ± 0.20 ***	0.26 ± 0.13 *		0.10	4.24	0.049	27
	K	meq/100g	Log	0.32 ± 0.11 ***	-0.29 ± 0.07 ***		0.38	17.96	0.00023	27
	Ca	meq/100g	Log	2.56 ± 0.17 ***	0.59 ± 0.30 *	-0.24 ± 0.11 *	0.13	3.02	0.066	26
	Mg	meq/100g	Log	0.91 ± 0.15 ***	-0.11 ± 0.09		0.018	1.52	0.23	27
	S	mg/Kg	Square root	7.80 ± 0.32 ***	-0.99 ± 0.20 ***		0.46	24.88	<0.0001	27
Micro-elements	Mn	mg/Kg		466.52 ± 70.27 ***	-72.21 ± 43.53		0.06	2.75	0.11	27
	Cu	mg/Kg		4.01 ± 1.25 **	0.20 ± 0.77		-0.03	0.07	0.79	27
	Zn	mg/Kg	Square root	6.10 ± 0.28 ***	-0.29 ± 0.17 *		0.07	2.95	0.097	27
	Al	meq/100g		8.41 ± 1.37 ***	3.74 ± 0.85 ***		0.40	19.31	0.00016	27
	Fe	mg/Kg	Log	5.93 ± 0.11 ***	0.30 ± 0.07 ***		0.39	18.65	0.00019	27
	Mo	mg/Kg	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
	Na	meq/100g	Log	2.70 ± 0.10 ***	-0.14 ± 0.06 *		0.12	4.68	0.040	27
	B	mg/Kg	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A

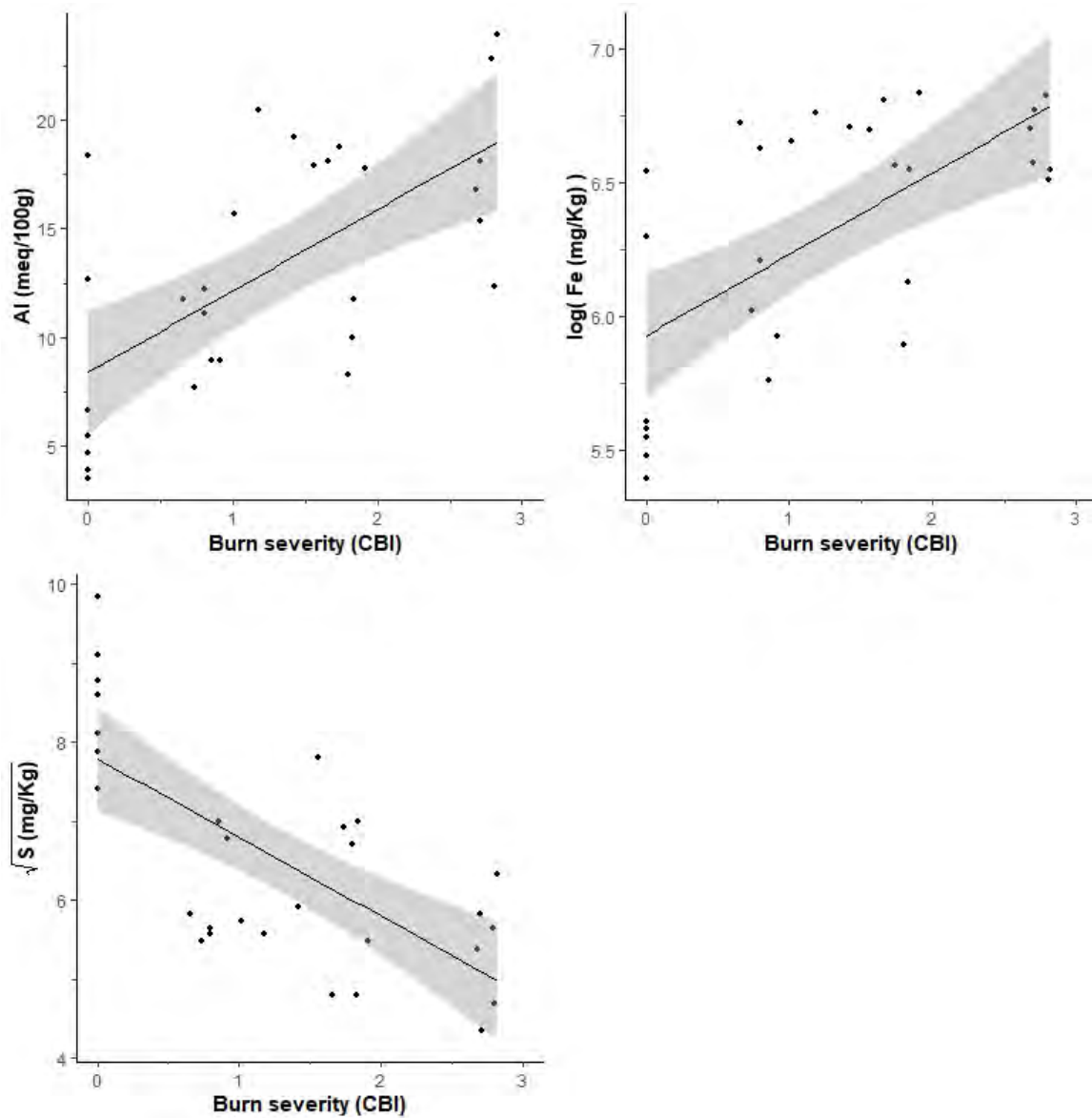
ANNEXE D – GRAPHIQUES DES RÉSULTATS STATISTIQUES DES ANALYSES DE SOLS



Graphical visualization of the significant regression models (black lines) for organic soil properties and nutrients as a function of burn severity (CBI). Shaded areas represent the 95% confidence intervals, black dots represent observed values. Transformation of the independent variables are indicated in the y-axis label when applied.



Graphical visualization of the significant regression models (black lines) for organic soil properties and nutrients as a function of burn severity (CBI). Shaded areas represent the 95% confidence intervals, black dots represent observed values. Transformation of the independent variables are indicated in the y-axis label when applied.



Graphical visualization of the significant regression models (black lines) for organic soil properties and nutrients as a function of burn severity (CBI). Shaded areas represent the 95% confidence intervals, black dots represent observed values. Transformation of the independent variables are indicated in the y-axis label when applied.

ANNEXE E – FICHE TERRAIN DU CBI

BURN SEVERITY -- COMPOSITE BURN INDEX (BI)

PD - Abridged		Examiners:			Fire Name:		
Registration Code		Project Code		Plot Number			
Field Date mmm/yyyy		Fire Date mmyyyy					
Plot Aspect		Plot % Slope		UTM Zone			
Plot Diameter Overstory		UTM E plot center		GPS Datum			
Plot Diameter Understory		UTM N plot center		GPS Error (m)			
Number of Plot Photos		Plot Photo IDs					

BI – Long Form		% Burned 100 feet (30 m) diameter from center of plot =					Fuel Photo Series =									
STRATA RATING FACTORS		BURN SEVERITY SCALE						FACTOR SCORES								
		No Effect 0.0	Low 0.5	1.0	Moderate 1.5	2.0	High 2.5		3.0							
A. SUBSTRATES																
% Pre-Fire Cover: Litter =		Duff =		Soil/Rock =		Pre-Fire Depth (inches): Litter =		Duff =		Fuel Bed =						
Litter/Light Fuel Consumed		Unchanged		--		50% litter		--		100% litter		>80% light fuel		98% Light Fuel		Σ =
Duff		Unchanged		--		Light char		--		50% loss deep char		--		Consumed		N =
Medium Fuel, 3-8 in.		Unchanged		--		20% consumed		--		40% consumed		--		>60% loss, deep ch		X̄ =
Heavy Fuel, > 8 in.		Unchanged		--		10% loss		--		25% loss, deep char		--		>40% loss, deep ch		
Soil & Rock Cover/Color		Unchanged		--		10% change		--		40% change		--		>80% change		
B. HERBS, LOW SHRUBS AND TREES LESS THAN 3 FEET (1 METER):																
Pre-Fire Cover =		% Enhanced Growth =								Σ =						
% Foliage Altered (blk-brn)		Unchanged		--		30%		--		80%		95%		100% + branch loss		N =
Frequency % Living		100%		--		90%		--		50%		< 20%		None		X̄ =
Colonizers		Unchanged		--		Low		--		Moderate		High-Low		Low to None		
Spp. Comp. - Rel. Abund.		Unchanged		--		Little change		--		Moderate change		--		High change		
C. TALL SHRUBS AND TREES 3 TO 16 FEET (1 TO 5 METERS):																
Pre-Fire Cover =		% Enhanced Growth =								Σ =						
% Foliage Altered (blk-brn)		0%		--		20%		--		60-90%		> 95%		Signifcant branch loss		N =
Frequency % Living		100%		--		90%		--		30%		< 15%		< 1%		X̄ =
% Change in Cover		Unchanged		--		15%		--		70%		90%		100%		
Spp. Comp. - Rel. Abund.		Unchanged		--		Little change		--		Moderate change		--		High Change		
D. INTERMEDIATE TREES (SUBCANOPY, POLE-SIZED TREES)																
Pre-Fire % Cover =		Pre-Fire Number Living =			Pre-Fire Number Dead =					Σ =						
% Green (Unaltered)		100%		--		80%		--		40%		< 10%		None		N =
% Black (Torch)		None		--		5-20%		--		60%		> 85%		100% + branch loss		X̄ =
% Brown (Scorch/Girdle)		None		--		5-20%		--		40-80%		< 40 or > 80%		None due to torch		
% Canopy Mortality		None		--		15%		--		60%		80%		%100		
Char Height		None		--		1.5 m		--		2.8 m		--		> 5 m		
Post Fire: % Girdled =		% Felled =			% Tree Mortality =											
E. BIG TREES (UPPER CANOPY, DOMINANT, CODOMNANT TREES)																
Pre-Fire % Cover =		Pre-Fire Number Living =			Pre-Fire Number Dead =					Σ =						
% Green (Unaltered)		100%		--		95%		--		50%		< 10%		None		N =
% Black (Torch)		None		--		5-10%		--		50%		> 80%		100% + branch loss		X̄ =
% Brown (Scorch/Girdle)		None		--		5-10%		--		30-70%		< 30 or > 70%		None due to torch		
% Canopy Mortality		None		--		10%		--		50%		70%		%100		
Char Height		None		--		1.8 m		--		4 m		--		> 7 m		
Post Fire: % Girdled =		% Felled =			% Tree Mortality =											
Community Notes/Comments:		CBI = Sum of Scores / N Rated:		Sum of Scores		N Rated		CBI								
		Understory (A+B+C)														
		Overstory (D+E)														
		Total Plot (A+B+C+D+E)														

% Estimators: **20 m Plot:** 314 m² 1% = 1x3 m 5% = 3x5 m 10% = 5x6 m *After, Key and Benson 1999, USGS NRMSC, Glacier Field Station.*
30 m Plot: 707 m² 1% = 1x7 m (<2x4 m) 5% = 5x7 m 10% = 7x10 m Version 4.0 8 27, 2004

Strata and Factors are defined in FIREMON Landscape Assessment, Chapter2, and on accompanying BI "cheatsheet." www.fire.org/firemon/lc.htm

The Composite Burn Index field form (Key and Benson, 2006) used in the summer of 2021 to assess global fire effects on vegetation and soil (i.e., burn severity) from five strata. It includes the scaled criteria for rating severity factors.

LISTE DE RÉFÉRENCES

- Aakala, T., Remy, C. C., Arseneault, D., Morin, H., Girardin, M. P., Gennaretti, F., Navarro, L., Kuosmanen, N., Ali, A. A., Boucher, É., Stivrins, N., Seppä, H., Bergeron, Y., & Girona, M. M. (2023). Millennial-Scale Disturbance History of the Boreal Zone. Dans M. M. Girona, H. Morin, S. Gauthier, & Y. Bergeron (Éds.), *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (pp. 53-87). Springer International Publishing.
- Abrams, M. D., & Nowacki, G. J. (2019). Global change impacts on forest and fire dynamics using paleoecology and tree census data for eastern North America. *Annals of Forest Science*, 76, 1-23.
- Ahlgren, C. E. (1976). Regeneration of red pine and white pine following wildfire and logging in northeastern Minnesota. *Journal of Forestry*, 74(3), 135-140.
- Ahlgren, C. E., & Ahlgren, I. F. (1981). Some effects of different forest litters on seed germination and growth. *Canadian Journal of Forest Research*, 11(3), 710-714.
- Alexander, M. E., & Cruz, M. G. (2012). Interdependencies between flame length and fireline intensity in predicting crown fire initiation and crown scorch height. *International Journal of Wildland Fire*, 21(2), 95.
- Allaire, P., Theriault, M., Genest, H., & Bernier, C.-R. (2018). *Rapport des opérations du brûlage dirigé du « Lac Solitaire » - Juin 2018*. Parc Canada.
- Anand, M., Leithead, M., Silva, L., Wagner, C., Ashiq, M. W., Cecile, J., Drobyshev, I., Bergeron, Y., Das, A., & Bulger, C. (2013). The scientific value of the largest remaining old-growth red pine forests in North America. *Biodiversity and Conservation*, 22(8), 1847–1861.
- Arocena, J., & Opio, C. (2003). Prescribed fire-induced changes in properties of sub-boreal forest soils. *Geoderma*, 113(1-2), 1-16.
- Barnes, B. V., Zak, D. R., Denton, S. R., & Spurr, S. H. (1998). *Forest ecology* (4th éd.). John Wiley and Sons.
- Barnes, C., Boulanger, Y., Keeping, T., Gachon, P., Gillett, N., Boucher, J., Roberge, F., Kew, S., Haas, O., & Heinrich, D. (2023). *Climate change more than doubled the likelihood of extreme fire weather conditions in eastern Canada 21-Aug-2023*

- Barton, K., & Barton, M. K. (2023). *Package 'MuMIn' : Multi-Model Inference*. Dans *R package version 1.47.5* <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R. H. B., Singmann, H., Dai, B., Scheipl, F., Grothendieck, G., & Green, P. (2023). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48.
- Bergeron, Y. (1991). The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology*, 72(6), 1980-1992.
- Bergeron, Y., & Archambault, S. (1993). Decreasing frequency of forest fires in the southern boreal zone of Quebec and its relation to global warming since the end of the 'Little Ice Age'. *The Holocene*, 3(3), 255-259.
- Bergeron, Y., & Brisson, J. (1990). Fire regime in red pine stands at the northern limit of the species' range. *Ecology*, 71(4), 1352-1364.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B., & Gauthier, S. (2002). Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica*, 36(1), 81-95.
- Beverly, J. L., & Martell, D. L. (2003). Modeling *Pinus strobus* mortality following prescribed fire in Quetico Provincial Park, northwestern Ontario. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(4), 740-751. 740
- Beyeler, J. (1995). *Regeneration following white pine shelterwood cuts in Sherburne CO., N.S.* (Forest Research Report No. 57).
- Blankenship, B. A., & Arthur, M. A. (1999). Prescribed fire affects eastern white pine recruitment and survival on eastern Kentucky ridgetops. *Southern Journal of Applied Forestry*, 23(3), 144-150.
- Boucher, J., Beaudoin, A., Hébert, C., Guindon, L., & Bauce, É. (2016). Assessing the potential of the differenced Normalized Burn Ratio (dNBR) for estimating burn severity in eastern Canadian boreal forests. *International Journal of Wildland Fire*, 26(1), 32-45.
- Boucher, J., Hébert, C., & Bauce, E. (2020). A flexible approach for predicting and mapping postfire wood borer attacks in black spruce and jack pine forests using the differenced normalized burn ratio (dNBR). *Canadian Journal of Forest Research*, 50(9), 880-889.

- Boulanger, Y., Sirois, L., & Hébert, C. (2013). Distribution Patterns of Three Long-Horned Beetles (Coleoptera: Cerambycidae) Shortly After Fire in Boreal Forest: Adults Colonizing Stands Versus Progeny Emerging From Trees. *Environmental Entomology*, 42(1), 17-28.
- Boulet, B., & Huot, M. (2013). Le guide sylvicole du Québec: Les fondements biologiques de la sylviculture. *Publications du Québec: Québec, QC, Canada*, 1, 1044.
- Brissette, J. (1996). Effects of intensity and frequency of harvesting on abundance, stocking and composition of natural regeneration in the Acadian forest of eastern North America. *Silva Fennica*, 30(2-3).
- Brooks, M., Kristensen, K., van Benthem, K., Magnusson, A., Berg, C., Nielsen, A., Skaug, H., Maechler, M., & Bolker, B. (2017). glmmTMB: Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2).
- Brown, M. (2009). Low-intensity Fire in Eastern White Pine A Supporting Role in Understory Diversity. *Fire Science Program Brief*(52).
- Burgess, D. M., & Methven, I. R. (1977). *The historical interaction of fire, logging and pine: a case study at Chalk River, Ontario*. <https://ostrnrcan-dostrnrcan.canada.ca/handle/1845/224907>
- Burns, R. M., & Honkala, B. H. (1990). *Silvics of North America: volume 1, Conifers* (vol. Agriculture Handbook 654). US Department of Agriculture, Forest Service.
- Byram, G. M. (1959). Combustion of forest fuels. *Forest fire: control and use*, 61-89.
- Cade-Menun, B. J., Berch, S. M., Preston, C. M., & Lavkulich, L. (2000). Phosphorus forms and related soil chemistry of Podzolic soils on northern Vancouver Island. II. The effects of clear-cutting and burning. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(11), 1726-1741.
- Carleton, T., Maycock, P., Arnup, R., & Gordon, A. (1996). In situ regeneration of *Pinus strobus* and *P. resinosa* in the Great Lakes forest communities of Canada. *Journal of Vegetation Science*, 7(3), 431-444.
- Carter, M. R., & Gregorich, E. G. (2007). *Soil sampling and methods of analysis* (2nd éd.). CRC press.

- Cogos, S., Roturier, S., & Östlund, L. (2020). The origins of prescribed burning in Scandinavian forestry: the seminal role of Joel Wretling in the management of fire-dependent forests. *European Journal of Forest Research*, 139, 393-406.
- Cook, J. E., Jensen, N., & Galbraith, B. (2008). Compositional, cover, and diversity changes after prescribed fire in a mature eastern white pine forest. *Botany*, 86(12), 1427-1439.
- Coop, J. D., & Schoettle, A. W. (2009). Regeneration of Rocky Mountain bristlecone pine (*Pinus aristata*) and limber pine (*Pinus flexilis*) three decades after stand-replacing fires. *Forest Ecology and Management*, 257(3), 893-903.
- Crins, W., Gray, P. A., Uhlig, P. W. C., & Wester, M. C. (2009). *The ecosystems of Ontario, Part 1: Ecozones and Ecoregions*. Science & Information Branch, Inventory, Monitoring and Assessment.
- Crotteau, J. S., Varner III, J. M., & Ritchie, M. W. (2013). Post-fire regeneration across a fire severity gradient in the southern Cascades. *Forest Ecology and Management*, 287, 103-112.
- Danneyrolles, V., Arseneault, D., & Bergeron, Y. (2016). Pre-industrial landscape composition patterns and post-industrial changes at the temperate-boreal forest interface in western Quebec, Canada. *Journal of Vegetation Science*, 27(3), 470-481.
- De Groot, W., Bothwell, P., Taylor, S., Wotton, B., Stocks, B., & Alexander, M. (2004). Jack pine regeneration and crown fires. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(8), 1634-1641.
- DeBano, L. F. (1991). The effect of fire on soil properties. Management and productivity of western-montane forest soils, Ogden, UT.
- DeBano, L. F., Neary, D. G., & Ffolliott, P. F. (1998). *Fire effects on ecosystems*. John Wiley & Sons.
- Descoteaux, F. (2022). Freiner les incendies de forêt grâce à un arbre ignifuge. *Neo-UQTR*. <https://neo.uqtr.ca/2022/02/14/freiner-les-incendies-de-foret-grace-a-un-arbre-ignifuge/>
- Dovčiak, M., Reich, P. B., & Frelich, L. E. (2003). Seed rain, safe sites, competing vegetation, and soil resources spatially structure white pine regeneration and recruitment. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(10), 1892-1904.

- Drever, C. R., Messier, C., Bergeron, Y., & Doyon, F. (2006). Fire and canopy species composition in the Great Lakes-St. Lawrence forest of Témiscamingue, Québec. *Forest Ecology and Management*, 231(1-3), 27-37.
- Drews, M. J., & Fredericksen, T. S. (2013). The effect of experimental prescribed fire on white pine regeneration. *The Open Forest Science Journal*, 6(1), 31-35.
- Drobyshev, I., Goebel, P. C., Bergeron, Y., & Corace III, R. G. (2012). Detecting changes in climate forcing on the fire regime of a North American mixed-pine forest: A case study of Seney National Wildlife Refuge, Upper Michigan. *Dendrochronologia*, 30(2), 137-145.
- Dunn, P. K., & Smyth, G. K. (2018). *Generalized linear models with examples in R* (vol. 53). Springer.
- Elliott, M. G., Venn, T. J., Lewis, T., Farrar, M., & Srivastava, S. K. (2021). A prescribed fire cost model for public lands in south-east Queensland. *Forest Policy and Economics*, 132. 102579.
- Elliott, K. J., & Vose, J. M. (1995). Evaluation of the competitive environment for white pine (*Pinus strobus* L.) seedlings planted on prescribed burn sites in the southern Appalachians. *Forest Science*, 41(3), 513-530.
- Ellison, A. M., Bank, M. S., Clinton, B. D., Colburn, E. A., Elliott, K., Ford, C. R., Foster, D. R., Kloeppel, B. D., Knoepp, J. D., & Lovett, G. M. (2005). Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(9), 479-486.
- Fajvan, M. A., & Seymour, R. S. (1993). Canopy stratification, age structure, and development of multicohort stands of eastern white pine, eastern hemlock, and red spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(9), 1799-1809. 1799.
- Fernández-García, V., Marcos, E., Fernández-Guisuraga, J. M., Taboada, A., Suárez-Seoane, S., & Calvo, L. (2019). Impact of burn severity on soil properties in a *Pinus pinaster* ecosystem immediately after fire. *International Journal of Wildland Fire*, 28(5), 354-364.
- Flannigan, M. (1993). Fire regime and the abundance of red pine. *International Journal of Wildland Fire*, 3(4), 241-247.
- Flannigan, M. D., & Bergeron, Y. (1998). Possible role of disturbance in shaping the northern distribution of *Pinus resinosa*. *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 477-482. 477.

- Flannigan, M. D., Krawchuk, M. A., de Groot, W. J., Wotton, B. M., & Gowman, L. M. (2009). Implications of changing climate for global wildland fire. *International Journal of Wildland Fire*, 18(5), 483-507. 483.
- Flannigan, M. D., Logan, K. A., Amiro, B. D., Skinner, W. R., & Stocks, B. J. (2005). Future area burned in Canada. *Climatic change*, 72(1-2), 1-16.
- Fox, J., & Weisberg, S. (2018). Visualizing Fit and Lack of Fit in Complex Regression Models with Predictor Effect Plots and Partial Residuals. *Journal of Statistical Software*, 87, 1-27.
- Fredericksen, T. S., & Agramont, A. R. E. (2013). Regeneration patterns of Eastern white pine (*Pinus strobus* L.) in hardwood-dominated forests in Virginia, USA. *New Forests*, 44, 51-61.
- Frelich, L. E. (1995). Old forest in the lake states today and before European settlement. *Natural Areas Journal*, 15(2), 157-167.
- Gauthier, S., Bergeron, Y., & Simon, J.-P. (1996). Effects of fire regime on the serotiny level of jack pine. *Journal of ecology*, 84(4), 539-548.
- Gauthier, S., Kuuluvainen, T., Macdonald, S. E., Shorohova, E., Shvidenko, A., Bélisle, A.-C., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., Grosbois, G., Bergeron, Y., Morin, H., & Girona, M. M. (2023). Ecosystem Management of the Boreal Forest in the Era of Global Change. Dans M. M. Girona, H. Morin, S. Gauthier, & Y. Bergeron (Éds.), *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (pp. 3-49). Springer International Publishing.
- Giovannini, G., Lucchesi, S., & Giachetti, M. (1988). Effect of heating on some physical and chemical parameters related to soil aggregation and erodibility. *Soil Science*, 146(4), 255-261.
- Girardin, M. P., & Mudelsee, M. (2008). Past and future changes in Canadian boreal wildfire activity. *Ecological Applications*, 18(2), 391-406.
- Girona, M. M., Aakala, T., Aquilué, N., Bélisle, A.-C., Chaste, E., Danneyrolles, V., Díaz-Yáñez, O., D'Orangeville, L., Grosbois, G., Hester, A., Kim, S., Kulha, N., Martin, M., Moussaoui, L., Pappas, C., Portier, J., Teitelbaum, S., Tremblay, J.-P., Svensson, J., Versluijs, M., Wallgren, M., Wang, J., & Gauthier, S. (2023). Challenges for the Sustainable Management of the Boreal Forest Under Climate Change. Dans M. M. Girona, H. Morin, S. Gauthier, & Y. Bergeron (Éds.), *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (pp. 773-837). Springer International Publishing.

- Girona, M. M., Morin, H., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2023). *Boreal forests in the face of climate change: sustainable management*. Springer Nature.
- Gosselin, J. (2002). *Guide de reconnaissance des types écologiques des régions écologiques 3a – Collines de l'outaouais et du Témiscamingue et 3b – Collines du lac Nominique* (F. Q. Ministère des Ressources naturelles du Québec, Direction des inventaires forestiers, Division de la classification écologique et productivité des stations, Éd. vol. 188). Ministère des Ressources naturelles.
- Gosselin, J. (2014). *Guide de reconnaissance des types écologiques. Région écologique 3c : hautes collines du Bas-Saint-Maurice* (2e éd.). Ministère des Ressources naturelles, Direction des inventaires forestiers, Division de la classification écologique et productivité des stations.
- Grenier, D. J., Bergeron, Y., Kneeshaw, D., & Gauthier, S. (2005). Fire frequency for the transitional mixedwood forest of Timiskaming, Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(3), 656-666.
- Hair, J. F., Black, W. C., Babin, B. J., & Anderson, R. E. (2009). *Multivariate data analysis* (P. E. Limited, Éd. 7th éd.). Prentice Hall.
- Harrod, R. J., Peterson, D. W., Povak, N. A., & Dodson, E. K. (2009). Thinning and prescribed fire effects on overstory tree and snag structure in dry coniferous forests of the interior Pacific Northwest. *Forest Ecology and Management*, 258(5), 712-721.
- Hartig, F., & Hartig, M. F. (2022). *Package 'DHARMA' : Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models*. Dans *R package version 0.4.6* <https://cran.r-project.org/web/packages/DHARMA/index.html>
- Hatten, J. A., & Zabowski, D. (2010). Fire severity effects on soil organic matter from a ponderosa pine forest: a laboratory study. *International Journal of Wildland Fire*, 19(5), 613-623.
- Hebert, C., Domaine, É., & Bélanger, L. (2019). Prescribed Burning to Restore Eastern White Pine Forests of La Mauricie National Park of Canada. Dans S. Ahmad Naqiyuddin Bakar and Mohd Nazip (Éd.), *Protected Areas, National Parks and Sustainable Future*. IntechOpen.
- Heinselman, M. L. (1996). *The boundary waters wilderness ecosystem*. University of Minnesota Press.

- Heinselmann, M. (1981, December 11-15, 1978). Fire intensity and frequency as factors in the distribution and structure of northern ecosystems. Fire regimes and ecosystem properties, Honolulu (HI).
- Hirsch, K. G. (1996). *Canadian forest fire behavior prediction (FBP) system: user's guide* (vol. Special Report 7). Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Northern Forestry Centre.
- Horton, K. W. (1962). *Regenerating white pine with seed trees and ground scarification* Technical Note No. 118). Canada department of Forestry, Forest Research Division.
- IPCC. (2021). Weather and Climate Extreme Events in a Changing Climate. Dans I. P. o. C. Change (Éd.), *Climate Change 2021 – The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (pp. 1513-1766). Cambridge University Press
- Jayen, K., Leduc, A., & Bergeron, Y. (2006). Effect of fire severity on regeneration success in the boreal forest of northwest Quebec, Canada. *Ecoscience*, 13(2), 143-151.
- Johnson, D. W., & Curtis, P. S. (2001). Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis. *Forest ecology and management*, 140(2-3), 227-238.
- Jones, M. W., Abatzoglou, J. T., Veraverbeke, S., Andela, N., Lasslop, G., Forkel, M., Smith, A. J., Burton, C., Betts, R. A., & van der Werf, G. R. (2022). Global and regional trends and drivers of fire under climate change. *Reviews of Geophysics*, 60(3), 1-76.
- Keeley, J. E. (2009). Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International journal of wildland fire*, 18(1), 116-126.
- Key, C. H., & Benson, N. C. (2006). Landscape assessment (LA). Dans *FIREMON: Fire effects monitoring and inventory system. General Technical Report RMRS-GTR-164-CD* (vol. 164, pp. p. LA-1-55). USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station.
- Klimas, K., Hiesl, P., Hagan, D., & Park, D. (2020). Prescribed fire effects on sediment and nutrient exports in forested environments: A review. *Journal of Environmental Quality*, 49(4), 793-811.

- Laflamme, J., Munson, A. D., Grondin, P., & Arseneault, D. (2016). Anthropogenic Disturbances Create a New Vegetation Toposequence in the Gatineau River Valley, Quebec. *Forests*, 7(11), 254.
- Latremouille, C., Parker, W., McPherson, S., Pinto, F., Fox, B., & McKinnon, L. (2008). *Ecology and management of white pine in the Lake Abitibi (3E) and Lake Temagami (4E) ecoregions of Ontario - Report No. 004*. Ontario Ministry of natural Resources, Science and Development Transfer.
- Lentile, L. B., Holden, Z. A., Smith, A. M., Falkowski, M. J., Hudak, A. T., Morgan, P., Lewis, S. A., Gessler, P. E., & Benson, N. C. (2006). Remote sensing techniques to assess active fire characteristics and post-fire effects. *International Journal of Wildland Fire*, 15(3), 319-345.
- Lindberg, H., Punttila, P., & Vanha-Majamaa, I. (2020). The challenge of combining variable retention and prescribed burning in Finland. *Ecological Processes*, 9(4).
- Logan, K. (1962). *Growth of white pine seedlings beneath an aspen stand - Technical Note No. 121*. Canada Department of Forestry, Forest Research Branch.
- Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier, L.A.D.T.F. (2023). <https://www.legisquebec.gouv.qc.ca/fr/document/lc/A-18.1>
- Mader, D., & Owen, D. (1961). Relationships between soil properties and red pine growth in Massachusetts. *Soil Science Society of America Journal*, 25(1), 62-65.
- Mader, D. L. (1976). Soil-Site Productivity for Natural Stands of White Pine in Massachusetts. *Soil Science Society of America Journal*, 40(1), 112-115.
- Maissurow, D. K. (1935). Fire as a necessary factor in the perpetuation of white pine. *Journal of Forestry*, 33(4), 373-378.
- Marschall, J. M., Stambaugh, M. C., Abadir, E. R., Dey, D. C., Brose, P. H., Bearer, S. L., & Jones, B. C. (2022). Pre-Columbian red pine (*Pinus resinosa* Ait.) fire regimes of north-central Pennsylvania, USA. *Fire Ecology*, 18(1), 1-19.
- Marschall, J. M., Stambaugh, M. C., Jones, B. C., & Abadir, E. (2019). Spatial variability of historical fires across a red pine–oak landscape, Pennsylvania, USA. *Ecosphere*, 10(12), Article e02978.

- Martin, D. A., & Moody, J. A. (2001). Comparison of soil infiltration rates in burned and unburned mountainous watersheds. *Hydrological Processes*, 15(15), 2893-2903.
- Mataix-Solera, J., & Doerr, S. H. (2004). Hydrophobicity and aggregate stability in calcareous topsoils from fire-affected pine forests in southeastern Spain. *Geoderma*, 118(1-2), 77-88.
- Mazerolle, M. J. (2023). Package 'AICcmodavg': Model Selection and Multimodel Inference Based on (Q)AIC(c). Dans *R Package version 2.3-3* <https://cran.r-project.org/web/packages/AICcmodavg/index.html>
- McConkey, T. W., & Gedney, D. R. (1951). *A guide for salvaging white pine injured by forest fires*. Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station.
- McKelvey, R. D., & Zavoina, W. (1975). A statistical model for the analysis of ordinal level dependent variables. *Journal of mathematical sociology*, 4(1), 103-120.
- McRae, D., Duchesne, L., Freedman, B., Lynham, T., & Woodley, S. (2001). Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Environmental reviews*, 9(4), 223-260.
- McRae, D. J., Lynham, T. J., & Frech, R. J. (1994). Understory prescribed burning in red pine and white pine. *The Forestry Chronicle*, 70(4), 395-401.
- Methven, I. R. (1971). *Prescribed fire, crown scorch and mortality: field and laboratory studies on red and white pine - Information Report PS-X-31*. Canadian Forestry Service, Petawawa Forest Experiment Station.
- Methven, I. R., & Murray, W. (1974). Using fire to eliminate understory balsam fir in pine management. *The Forestry Chronicle*, 50(2), 77-79.
- Miesel, J. R., Hockaday, W. C., Kolka, R. K., & Townsend, P. A. (2015). Soil organic matter composition and quality across fire severity gradients in coniferous and deciduous forests of the southern boreal region. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 120(6), 1124-1141.
- Miyanishi, K., & Johnson, E. A. (2002). Process and patterns of duff consumption in the mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(7), 1285-1295. 1285

- Montour, S., Thériault, M., & Préfontaine, V. (2020). *Régénération du pin blanc et superficie brûlée - Protocole et analyse des données (mise à jour en 2020)*. Parc national de la Mauricie.
- Nakagawa, S., Johnson, P. C., & Schielzeth, H. (2017). The coefficient of determination R^2 and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *Journal of the Royal Society Interface*, 14(134), 20170213.
- Nappi, A. (2013). Pin blanc. Dans *Manuel de détermination des possibilités forestières 2013-2018* (vol. Fascicule 4.3, pp. 135-143). Bureau du Forestier en Chef, Gouvernement du Québec.
- National Park Service. (2021). *Distribution of red pine (Pinus resinosa) and white pine (Pinus strobus) in the United States, Canada, and Mexico*. Wildland Fire in Red Pine and White Pine. <https://www.nps.gov/articles/wildland-fire-red-pine-white-pine.htm>
- Neary, D. G., Ryan, K. C., & DeBano, L. F. (2005). *Wildland fire in ecosystems: effects of fire on soils and water - Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-42* (vol. 4). Forest Service, Rocky Mountain Research Station.
- Nowacki, G. J., & Abrams, M. D. (2008). The demise of fire and “mesophication” of forests in the eastern United States. *BioScience*, 58(2), 123-138.
- Nyamai, P. A., Goebel, P. C., Gregory Corace, R., & Hix, D. M. (2020). Regeneration patterns of key pine species in a mixed-pine forest indicate a positive effect of variable retention harvesting and an increase in recruitment with time. *Forest Ecosystems*, 7, 1-13.
- Nyamai, P. A., Goebel, P. C., Hix, D. M., Corace, R. G., & Drobyshev, I. (2014). Fire history, fuels, and overstory effects on the regeneration-layer dynamics of mixed-pine forest ecosystems of eastern Upper Michigan, USA. *Forest Ecology and Management*, 322, 37-47. 37.
- OMNR. (1998). *A Silvicultural Guide for the Great Lakes-St. Lawrence Conifer Forest in Ontario*. Queen's Printer for Ontario.
- Palik, B. J., & Pregitzer, K. S. (1994). White pine seed-tree legacies in an aspen landscape: influences on post-disturbance white pine population structure. *Forest Ecology and Management*, 67(1-3), 191-201.

- Payette, S., Frégeau, M., Couillard, P.-L., & Laflamme, J. (2023). The post-fire shift of temperate white pine-birch forest to boreal balsam fir forest in eastern Canada: climate-fire implications. *Botany*, *101*(9), 366-376.
- Pitt, D., Morneau, A., Parker, W., Lanteigne, L., Hoepting, M., & Stinson, A. (2011). Influence of herbaceous and woody competition on white pine regeneration in a uniform shelterwood. *The Forestry Chronicle*, *87*(5), 653-668.
- Puettmann, K. J., Wilson, S. M., Baker, S. C., Donoso, P. J., Drössler, L., Amente, G., Harvey, B. D., Knoke, T., Lu, Y., Nocentini, S., Putz, F. E., Yoshida, T., & Bauhus, J. (2015). Silvicultural alternatives to conventional even-aged forest management - what limits global adoption? *Forest Ecosystems*, *2*(1).
- Quigley, K. M., Kolka, R., Sturtevant, B. R., Dickinson, M. B., Kern, C. C., Donner, D. M., & Miesel, J. R. (2020). Prescribed burn frequency, vegetation cover, and management legacies influence soil fertility: Implications for restoration of imperiled pine barrens habitat. *Forest Ecology and Management*, *470-471*. 118163.
- Quigley, K. M., Kolka, R., Sturtevant, B. R., Dickinson, M. B., Kern, C. C., & Miesel, J. R. (2021). Restoring open canopy pine barrens from the ground up: Repeated burns correspond with increased soil hydraulic conductivity. *Science of the Total Environment*, *767*, 144258.
- R Core Team. (2022). R: a language and environment for statistical computing. Version 4.2.2. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. Freely available at <https://www.r-project.org>.
- Raison, R., Khanna, P., & Woods, P. (1985). Transfer of elements to the atmosphere during low-intensity prescribed fires in three Australian subalpine eucalypt forests. *Canadian Journal of Forest Research*, *15*(4), 657-664.
- Raymond, P., Munson, A. D., Ruel, J.-C., & Coates, K. D. (2006). Spatial patterns of soil microclimate, light, regeneration, and growth within silvicultural gaps of mixed tolerant hardwood white pine stands. *Canadian Journal of Forest Research*, *36*(3), 639-651.
- Renard, S. M., Gauthier, S., Fenton, N. J., Lafleur, B., & Bergeron, Y. (2016). Prescribed burning after clearcut limits paludification in black spruce boreal forest. *Forest Ecology and Management*, *359*, 147-155. 147.
- Roberts, B., & Mallik, A. (1994). Responses of *Pinus resinosa* in Newfoundland to wildfire. *Journal of Vegetation Science*, *5*(2), 187-196.

- Rodriguez-Cubillo, D., Pilon, N. A. L., & Durigan, G. (2021). Tree height is more important than bark thickness, leaf habit or habitat preference to survive fire in the cerrado of south-east Brazil. *International Journal of Wildland Fire*, 30(11), 899-910
- Rogers, L. L., & Lindquist, E. L. (1992, September 16-18, 1992). Supercanopy white pine and wildlife. White Pine Symposium Proceedings: History, Ecology, Policy and Management, Duluth, MN.
- Rother, D. E., De Sales, F., Stow, D., & McFadden, J. (2022). Impacts of burn severity on short-term postfire vegetation recovery, surface albedo, and land surface temperature in California ecoregions. *Plos one*, 17(11), e0274428.
- Ryan, K. C. (2002). Dynamic interactions between forest structure and fire behavior in boreal ecosystems. *Silva Fennica*, 36(1), 13-39.
- Ryan, K. C., Knapp, E. E., & Varner, J. M. (2013). Prescribed fire in North American forests and woodlands: history, current practice, and challenges. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(s1), e15-e24.
- Scherer, S. S., D'Amato, A. W., Kern, C. C., Palik, B. J., & Russell, M. B. (2016). Long-term impacts of prescribed fire on stand structure, growth, mortality, and individual tree vigor in *Pinus resinosa* forests. *Forest Ecology and Management*, 368, 7-16.
- Schiks, T., Bell, F. W., Searle, E. B., & Lynham, T. (2024). Prescribed fire promotes regeneration in a mature eastern white pine forest. *Forest Ecology and Management*, 553, 121590.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods*, 9(7), 671-675.
- Sims, R. A., Kershaw, H. M., & Wickware, G. M. (1990). *The autecology of major tree species in the north central region of Ontario*. Forestry Canada, Ontario Region, Great Lakes Forest Research Centre.
- Splawinski, T. B., Cyr, D., Gauthier, S., Jetté, J.-P., & Bergeron, Y. (2019). Analyzing risk of regeneration failure in the managed boreal forest of northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 49(6), 680-691.
- Ste-Marie, C., & Paré, D. (1999). Soil, pH and N availability effects on net nitrification in the forest floors of a range of boreal forest stands. *Soil Biology and Biochemistry*, 31(11), 1579-1589.

- Stearns, F., & Likens, G. E. (2002). One hundred years of recovery of a pine forest in northern Wisconsin. *American Midland Naturalist*, 148(1), 2-19.
- Stiell, W. M. (1971). *Comparative cone production in young red pine planted at different spacings - No. 1306*. Minister of the Environment.
- Sutton, A., Staniforth, R. J., & Tardif, J. (2002). Reproductive ecology and allometry of red pine (*Pinus resinosa*) at the northwestern limit of its distribution range in Manitoba, Canada. *Canadian Journal of Botany*, 80(5), 482-493.
- Therriault, M., & Quenneville, R. (1996). *Rapport d'opération brûlage dirigé « Lac Moucheté»*.
- Thiffault, E., Hannam, K., Quideau, S., Paré, D., Bélanger, N., Oh, S.-W., & Munson, A. (2008). Chemical composition of forest floor and consequences for nutrient availability after wildfire and harvesting in the boreal forest. *Plant and Soil*, 308(1), 37-53.
- Thompson, I. D., Simard, J. H., & Titman, R. D. (2006). Historical Changes in White Pine (*Pinus strobus* L.) Density in Algonquin Park, Ontario, During the 19th Century. *Natural Areas Journal*, 26(1), 61-71. 61.
- Tomback, D. F., & Achuff, P. (2010). Blister rust and western forest biodiversity: ecology, values and outlook for white pines. *Forest Pathology*, 40(3-4), 186-225.
- Ulery, A., & Graham, R. (1993). Forest fire effects on soil color and texture. *Soil Science Society of America Journal*, 57(1), 135-140.
- Uprety, Y., Asselin, H., & Bergeron, Y. (2013). Cultural importance of white pine (*Pinus strobus* L.) to the Kitcisakik Algonquin community of western Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(6), 544-551.
- Uprety, Y., Asselin, H., Bergeron, Y., & Mazerolle, M. J. (2014). White pine (*Pinus strobus* L.) regeneration dynamics at the species' northern limit of continuous distribution. *New Forests*, 45, 131-147.
- Van Wagner, C. (1970, Aug. 20-21, 1970). Fire and red pine. Proceedings of the Tall Timbers Fire Ecology Conference, Fredericton, NB.
- Van Wagner, C. (1983). Fire behavior in northern conifer forests and shrublands. *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*, 65-80.

- Van Wagner, C. (1987). *Development and structure of the Canadian forest fire weather index system. Forestry Technical Report. 35* (vol. 35).
- Van Wagner, C., & Methven, I. (1977, September 20-22, 1977). Prescribed fire for site preparation in white and red pine. White and red pine symposium, Chalk River, Ontario.
- Venables, W., & Ripley, B. (2002). *Package 'mass': Modern Applied Statistics with S* (4th éd., vol. 538). Springer.
- Waldrop, T. A., Brose, P. H., Welch, N. T., Mohr, H. H., Gray, E. A., Tainter, F. H., & Ellis, L. E. (2002). *High-intensity fires may be unnecessary for stand replacement of Table Mountain pine: An overview of current research*. Forest Service, Southern Research Station.
- Welch, N., Waldrop, T. A., & Buckner, E. (2000). Response of southern Appalachian table mountain pine (*Pinus pungens*) and pitch pine (*P. rigida*) stands to prescribed burning. *Forest Ecology and Management, 136*(1-3), 185-197.
- Wendel, G. W., & Smith, H. C. (1990). *Pinus strobus* L. Eastern white pine. Dans *Silvics of North America* (R.M. Burns and B.H. Honkala éd., vol. 1, pp. 476-488). U.S. Department of Agriculture.
- Weyenberg, S., Frelich, L. E., & Reich, P. (2004). Logging versus fire: how does disturbance type influence the abundance of *Pinus strobus* regeneration? *Silva Fennica, 38*, 179-194
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis* (2 éd.). Springer Cham.
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L. D. A., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T., Miller, E., Bache, S., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D., Spinu, V., Takahashi, K., Vaughan, D., Wilke, C., Woo, K., & Yutani, H. (2019). Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software, 4*(43), 1686.
- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., & Wickham, M. H. (2023). *Package 'dplyr': A Grammar of Data Manipulation*. Dans *R package version 1.1.4*
- Wotton, B. M., Alexander, M. E., & Taylor, S. W. (2009). *Updates and revisions to the 1992 Canadian forest fire behavior prediction system - Information Report GLC-X-10* (vol. Information Report GLC-X-10). Great Lakes Forestry Centre.

- Wotton, B. M., Flannigan, M. D., & Marshall, G. A. (2017). Potential climate change impacts on fire intensity and key wildfire suppression thresholds in Canada. *Environmental Research Letters*, 12(9), 095003.
- Zuur, A. F., & Ieno, E. N. (2016). A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(6), 636-645.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R* (vol. 574). Springer.