

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

EST-CE QUE LA POSITION ET L'ESPÈCE DES VOISINS COMPTENT? UNE
COMPARAISON D'INDICES DE COMPÉTITION DANS DES PEUPLEMENTS
ÂGÉS DE HUIT À QUINZE ANS DE LA FORÊT BORÉALE MIXTE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

FRÉDÉRIC BOIVIN

MARS 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 -Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise est écrit sous la forme d'un article scientifique en anglais qui, au moment du dépôt, est sur le point d'être soumis à la revue « *Annals of Botany* » pour publication. Je suis l'auteur principal de l'article pour lequel j'ai effectué la presque totalité de l'échantillonnage, des analyses et de l'écriture. Pour ce faire, j'ai eu un grand support des membres de mon comité et coauteurs qui m'ont grandement aidé par leurs commentaires et suggestions. Christian Messier, mon directeur, qui m'a orienté tout au long du travail tout en me laissant beaucoup de latitude pour explorer des voies alternatives. Alain Paquette, mon codirecteur dont je suis fier d'être le premier étudiant gradué, pour les réponses quasi instantanées à mes nombreuses questions. Michael J. Papaik qui a programmé le logiciel à partir duquel les analyses ont été effectuées, qui m'a enseigné les techniques liées à la comparaison de modèles et m'a grandement assisté pour les analyses. Nelson Thiffault pour les judicieux conseils et l'aide pour les analyses de sols. J'en profite également pour remercier famille et amis pour avoir été là lorsque la motivation se faisait plus rare. Je lève mon chapeau bien haut aux membres de mon laboratoire et autres membres du CEF pour les heures de plaisirs, les nombreux 5 à 7 au Benelux ainsi qu'au Lumberjacks/Bûcherons pour les défaites en demi-finales et les après-matches au Grimoire. Finalement, je remercie les nombreux aides de terrains qui ont fait un travail exceptionnel dans des conditions de pluies et de diptères parfois difficiles. Ces aides précieuses sont : Léa Langlois, Éric Harvey, Vincens Côté, Judith Vadeboncoeur, Tania Perron, Laurent Torres, Maryline Robidoux et Caroline Tanguay! Je remercie également les employés d'Abitibowater inc. pour l'aide logistique et les professionnels de recherche du CEF pour l'aide technique. Sans vous tous, je n'aurais pu effectuer ce travail! Merci!

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ii
LISTE DES FIGURES	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
RÉSUMÉ.....	xi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Problématique	1
État des connaissances.....	3
Objectifs de travail	14
Méthodologie.....	15
1. CHAPITRE I.....	16
1.1 Abstract	17
1.2 Introduction.....	18
1.3 Methods.....	20
1.3.1 Study area and sites.....	20
1.3.2 Data collection.....	20
1.3.3 Data analysis.....	22
1.4 Results.....	26
1.4.1 Environmental gradient.....	26
1.4.2 Model evaluation.....	26
1.4.3 Size effect	27
1.4.4 Site effect.....	27
1.4.5 Crowding effect	27
1.5 Discussion.....	29
1.5.1 Competition in young stands	29
1.6 Conclusion	31
CONCLUSION GÉNÉRALE	42
RÉFÉRENCES	45

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
Figure 1.1 : Exemple of target tree selection method for a given cardinal direction (dotted line = north/south axis) and one species. Grey trees were sampled, whites were not. The five trees located in the first 5m radius from plot center and closest to the line defined by the cardinal direction were selected (trees within a distance “d” ≤ “a” of the line). When fewer than five trees per species were available in a given cardinal direction, more trees were sampled in the next direction turning clockwise until the sample size was reached for that species (20 trees/site) or all trees were selected.	33
Figure 1.2 : Principal component analysis (PCA) of the soil characteristics of the 25 sample sites (numbers). Axes 1 and 2 explained 53 % and 21 % of the variance, respectively. “Sand”: % of sand content; “N”: N concentration; “P”: P concentration; “CEC”: cation exchange capacity. Site scores on axis 1 were used as an environmental gradient in growth models.	34
Figure 1.3 : Radial growth as a function of target tree DBH for four species. Solid lines are predicted growth rates from the best model when environmental condition are optimal and without competition. Dashed lines are predicted growth rates from the ‘size-only’ model.	35
Figure 1.4 : Fraction of the predicted radial growth (determined by tree size and species) as a function of sites scores (axis 1 of the PCA, Figure 1.3) as estimated by the best model for each species. Higher CEC and [N] and more acidic soils are associated with negative axis 1 scores.	36

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
Table 1.1: Sample size (n), species shade tolerance index (I) where 9 is very intolerant and 1 very tolerant (Humbert <i>et al.</i> , 2007), mean and maximum DBH (in cm) of each target species.	37
Table 1.2 : Scientific and common names of all mapped species, as well as group membership of species that were pooled for analyses. OB: other broadleaves: or OC: other conifers.....	38
Table 1.3: AIC _c of the best model and difference in AIC _c (Δ AIC _c) of alternate growth models with respect to the best model for each target species, and R ² of each model. AIC _c and R ² of the best models are highlighted in bold. Models from left to right are the size only, the size effect + site effect model and four different size effect + site effect + crowding effect models varying in their crowding effect component. For the crowding effect, “BA” is the stand basal area, “NCI” is the neighbourhood crowding index, “equi” is the equivalent competitors model and “full” is the competition model assigning different competitive effects to each neighbouring species.	39
Table 1.4: Estimated interspecific competition coefficient (λ) of each pair of target (row) and competitor (column) species for the best model of each species. SI (in <i>italic</i>) is the 2 AIC _c unit asymptotic support interval for each parameter. Intraspecific λ are highlighted in bold.	40
Table 1.5: Estimated parameter values for the best model of each species. SI (in <i>italic</i>) is the 2 AIC _c units asymptotic support interval for each parameter.	41

RÉSUMÉ

Dans les milieux riches de la sapinière à bouleau jaune, les dernières décennies d'exploitation forestière ont créé une mosaïque forestière comprenant une forte proportion de jeunes forêts en régénération naturelle. Ces forêts sont caractérisées par une densité élevée de gaules et d'arbustes. Cependant, dû à un manque de connaissance des interactions entre ces espèces, les prédictions de rendement et de composition de ces forêts à partir d'inventaires effectués en bas âge sont souvent imprécises ou incorrectes.

Afin de pallier à ces difficultés et de mieux comprendre les principaux facteurs influençant la croissance des gaules dans ces milieux, nous avons cartographié 25 jeunes peuplements forestiers en régénération naturelle après coupe dans la région du Haut St-Maurice. Nous y avons récolté des échantillons de sol afin de déterminer les conditions édaphiques et mesuré la croissance radiale d'individus des quatre espèces les plus abondantes soit: le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), le cerisier de Pennsylvanie (*Prunus pensylvanica*), le bouleau blanc (*Betula papyrifera*) et le sapin baumier (*Abies balsamea*). Nous avons comparé la capacité de modèles de compétition à prédire la croissance des gaules. Ces modèles mesuraient la compétition directement à partir du voisinage de l'arbre (NCI, de l'anglais « *Neighbourhood Competition Index*») ou à partir de mesures faites à l'échelle du peuplement, et permettaient ou non à chaque espèce voisine de varier dans son effet compétitif. Les modèles incluait également l'effet du site et de la taille des gaules.

Nos résultats montrent que le meilleur modèle pour chacune des espèces étudiées (basé sur la théorie de l'information) est celui accordant un effet compétitif différent à chacune des espèces voisines. En général, les voisins de la même espèce sont les compétiteurs les plus forts. Contrairement à ce qui est généralement admis dans les critères de compétition utilisés présentement au Québec et ailleurs au Canada (indices « libre de croître »), les peupliers semblent être de faibles compétiteurs comparés aux conifères. Les indices de compétition spatialement explicites (basés sur le voisinage) sont plus efficaces que ceux basés sur le peuplement, mais le gain en précision est faible. Ceci est probablement dû à la forte densité des peuplements échantillonnés (21 000 individus/hectares en moyenne). L'effet des voisins ne variait pas en fonction de leur orientation relative au nord. Également, la taille de la zone d'influence, la distance maximale à laquelle les voisins influence la croissance, variait en fonction de l'espèce étudiée et semblait diminuer avec l'augmentation de la tolérance à l'ombre. Le fait d'ajouter l'effet de l'environnement produit de meilleurs modèles mais l'effet est faible, probablement parce que seuls des sites riches ont été échantillonnés.

À la lumière de cette étude, il appert que les indices « libre de croître » actuels nécessitent d'être révisés. Également, dans une perspective

d'aménagement à grande échelle, la complexité et le coût supérieur des indices de compétition basé sur le voisinage comparé à ceux basés sur le peuplement ne semble pas justifiable dans les jeunes peuplements. En effet, dans cette optique les ressources seraient mieux affectées à la couverture de plus de types forestiers et à la modélisation de la croissance de plus d'espèces. Cependant, l'avantage des modèles spatialement explicites réside dans leur capacité à représenter localement les conditions de croissance des gaules. Cette plus grande précision permet de simuler des peuplements aux structures complexes tels ceux créés par des coupes partielles mises de l'avant dans la tendance actuelle vers l'aménagement écosystémique. Afin d'y parvenir, les recherches futures devraient viser à déterminer l'effet de l'exclusion compétitive et de la mortalité différentielle entre les espèces et à simuler la croissance des arbres matures.

Mots clefs : forêt boréale mixte, compétition, modèle de voisinage, effet de la taille sur la croissance, indice de compétition

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Problématique

Les forêts fournissent d'innombrables services à l'humain (bois, nourriture, etc.). Leur exploitation ainsi que l'expansion des villes et des zones industrielles et agricoles les bordant créent une pression énorme sur ces écosystèmes (Kozlowski, 2002). Dans les zones forestières commerciales, l'exploitation des forêts matures modifie de façon importante la composition et la dynamique forestière et crée une augmentation importante de la proportion de jeunes peuplements dans le paysage. Par exemple, dans la zone de la sapinière à bouleau jaune, les semis des essences provenant des forêts matures entrent alors en compétition avec des espèces pionnières telles le cerisier de Pennsylvanie (Lafèche, Ruel et Archambault, 2000) et des arbustes comme les framboisiers (*Rubus spp*) (Ruel, 1992) qui profitent de la grande quantité de ressources disponibles. Comprendre la dynamique des interactions entre les espèces qui croissent dans ces peuplements est indispensable afin de prédire efficacement le rendement et la composition à long terme de ces sites. La compréhension de ces systèmes est également nécessaire au développement de méthodes d'exploitation et d'intervention assurant le maintien de la productivité, de la biodiversité et de la résilience.

Actuellement, au Québec, les compagnies forestières sont tenues de procéder à des inventaires forestiers dix ans après la récolte afin d'évaluer la quantité et la qualité de la régénération établie et la nécessité d'une intervention (dégagement, regarni, etc.). Cette évaluation se fait par l'entremise de coefficient de distribution ainsi que par le nombre de tiges considérées « libres de croître » (LDC) (MRNF, 2002). Ces mesures sont censées représenter la composition et le rendement à long terme du peuplement. Cependant, il a été démontré que les coefficients de distribution étaient peu représentatifs de la composition future des peuplements (Dubois et al., 2006) et qu'il peut exister des différences

importantes entre la composition des jeunes peuplements et les forêts qui en découlent (Ruel *et al.*, 1998). Il a également été montré qu'une fois l'effet de taille pris en compte, il n'existe pas de relation entre l'état LDC et la croissance chez les gaules d'épinette blanche (Lieffers, Stadt et Feng, 2007). Le manque de connaissance sur la dynamique des jeunes peuplements (CEGFPQ, 2004) a de ce fait des répercussions importantes sur notre capacité à évaluer le devenir des forêts à partir de la composition des strates de régénération.

La dynamique des forêts est fortement dépendante des interactions entre les individus qui les constituent. Les indices de compétition sont depuis longtemps utilisés afin de caractériser la force de ces relations (Weigelt et Jolliffe, 2003). Ces indices peuvent ensuite être incorporés dans des modèles de simulation de croissance des forêts. Ces modèles de croissance forestière sont des instruments importants, permettant de diminuer les coûts et d'accélérer les processus d'évaluation des techniques d'aménagement actuelles et novatrices (Phillips *et al.*, 2003). Différents types de modèles existent et de ceux-ci, les modèles spatialement explicites centrés sur l'arbre semblent être les plus adéquats pour aider la recherche et les processus décisionnels en sylviculture et en aménagement de forêts complexes (Gratzer *et al.*, 2004 ; Porté et Bartelink, 2002). SORTIE-ND est l'un de ces modèles qui permet de simuler la croissance des arbres selon l'espèce et la taille ainsi qu'en fonction de la compétition des voisins (Canham, Murphy et Papaik, 2005). La compétition est mesurée à l'aide d'indice spatialement explicite (NCI) qui nécessite la connaissance de la position, de l'espèce et de la taille des arbres voisins. Ce modèle a jusqu'à présent été utilisé pour prédire la croissance d'arbre dans des forêts matures où la structure est plus variable que dans les jeunes forêts. De ce fait, il est nécessaire d'établir si le NCI est plus efficace que des indices de compétition à l'échelle du peuplement, plus simples et moins coûteux à développer (e.g. densité, surface terrière) dans les jeunes peuplements. C'est dans cette optique que la présente étude vise à déterminer les meilleurs modèles de croissance basés sur la

compétition pour les jeunes forêts afin de poursuivre le développement des simulateurs de croissance forestière.

État des connaissances

La succession forestière

Les forêts sont en constante évolution, mais la dynamique des forêts matures est plus lente que celle des peuplements en développement (Caspersen et Pacala, 2001). Cependant, en considérant une échelle de temps assez longue, tous les peuplements sont affectés par des perturbations initiant à nouveau le stade de régénération (Frelich et Reich, 1999). Dans les forêts en régénération, la mort d'individus entraîne une modification dans la distribution des ressources. Le processus de colonisation et d'extinction continue d'espèces qui s'effectue par la suite se nomme succession (Bazzaz, 1979). La succession primaire a lieu sur des sites sans matériel biologique (par exemple après une éruption volcanique) contrairement à la succession secondaire où du matériel biologique est déjà présent (par exemple après un feu ou une coupe forestière) (Tilman, 1988).

La succession est caractérisée par quatre phases : 1- l'initiation et la régénération, où les essences s'implantent, 2- l'exclusion, où la canopée fermée inhibe la régénération et où plusieurs individus meurent, 3- la régénération de transition en sous-bois et 4- la forêt mature composée d'un mélange d'arbres d'âges et de tailles variables (Oliver, 1981).

Dans le cas de la succession secondaire, plusieurs éléments expliquent en partie la densité et la composition des espèces lors de l'initiation de la régénération. Les plus importants sont : la variation spatiale des microsites de germination, les caractéristiques édaphiques du peuplement, la composition du site avant perturbation, la disponibilité des semences dans le sol, la présence de semis établis avant la perturbation et la présence et l'identité de semenciers à

proximité (Dubois *et al.*, 2006 ; Thurston *et al.*, 1992). La composition avant la perturbation permet à certaines espèces de se régénérer de façon asexuée par drageonnement (Frey *et al.*, 2003), rejet de souches (Thurston *et al.*, 1992) ou par marcottage (Lussier, Morin et Gagnon, 1992). Les végétaux s'implantent aussi à l'aide de graines libérées par des semenciers ou issues de banques de graines pouvant survivre plusieurs décennies dans les sols (Tierney et Fahey, 1998). Certaines essences colonisent les sites à la fois de façon sexuée et végétative (Hibbs, 1983). De nombreux semis peuvent également parvenir de la régénération préétabli ayant survécu à la perturbation (Haeussler et Bergeron, 2004).

Lorsque leur croissance est possible, la majorité des semis d'espèces ligneuses s'établissent dans les premières années suivant la perturbation (Liptzin et Ashton, 1999 ; Myster et Pickett, 1994). Ces semis sont surtout composés d'espèces pionnières caractérisées par une maturité sexuelle précoce, la petite taille des semences et une croissance rapide (Canham et Marks, 1985). Une fois établis, les semis doivent faire face à une compétition élevée par les herbacées, arbustes et arbres ce qui peut ralentir de façon importante le renouvellement des forêts (Balandier *et al.*, 2006). Le développement du peuplement est fonction de la vitesse de croissance, de la durée de vie et de la survie des plantes (Hibbs, 1983) ainsi que des interactions entre elles (Kozlowski, 2002).

Les essences ligneuses, une fois détachées de la compétition par les herbacées, forment souvent des peuplements très denses (Frey *et al.*, 2003 ; Mallik, Bell et Gong, 1997). La croissance des gaules entraîne la fermeture de la canopée qui coïncide avec une diminution de la densité, c'est la phase d'auto-éclaircissement (*self-thinning*). L'augmentation de la masse moyenne des individus correspond à une augmentation de la respiration globale du peuplement alors que la photosynthèse totale plafonne (Dewar, 1993). Conséquemment, le bilan énergétique de certains individus devient négatif, ce

qui entraîne leur mort et une diminution de la densité. Le taux élevé de mortalité peut également être lié à la diminution des nutriments disponibles (Fahey, Battles et Wilson, 1998).

La diminution de la densité de certaines essences est parfois drastique pouvant atteindre près de 70 % en deux ans pour le peuplier faux-tremble (Mallik, Bell et Gong, 1997). Malgré la diminution en densité, les espèces pionnières peuvent demeurer dominantes dans le peuplement et reléguer les essences tolérantes à l'ombre en sous-étage pendant des décennies (Liptzin et Ashton, 1999). Cette présence peut avoir des conséquences mesurables sur le volume des espèces tolérantes à l'ombre longtemps après la mort des espèces pionnières (Archambault, Morissette et Bernier-Cardou, 1998 ; Nyland *et al.*, 2007). Cependant, lorsque leur densité est faible, les espèces pionnières ont une influence négligeable sur la productivité à long terme des espèces tolérantes (De Luis *et al.*, 1998 ; Nyland *et al.*, 2007).

La canopée fermée inhibe la régénération des arbres intolérants à l'ombre et à mesure que les arbres intolérants dominants meurent, ils sont remplacés par des individus tolérants présents en sous-bois (Liptzin et Ashton, 1999 ; Woods, 2000). Étant donné qu'il existe une relation positive entre la tolérance à l'ombre et l'intensité de l'ombre projetée par la couronne, les essences tolérantes sont d'autant plus favorisées à mesure que leur proportion dans la canopée augmente (Canham *et al.*, 1994 ; Yoshida et Kamitani, 2000).

La succession dans les forêts perturbées est un phénomène complexe et difficilement prévisible du fait des nombreuses interactions entre les facteurs biotiques et abiotiques (Kozlowski, 2002). De ce fait, la composition initiale des peuplements ne permet pas forcément de prédire le résultat à maturité, bien qu'elle puisse fortement influencer la dynamique à long-terme (Dubois *et al.*, 2006 ; Ruel *et al.*, 1998). Pour les systèmes sylvicoles où il faut prédire le rendement et la composition, notamment à des fins d'attribution des volumes de

coupes, il est essentiel de comprendre l'autécologie des plantes présentes (Wagner et Zasada, 1991) et également de tenir compte de leurs interactions (Thurston *et al.*, 1992).

Les interactions végétales

Les interactions entre les plantes sont des éléments déterminant du développement des peuplements par l'intermédiaire de leur influence sur la croissance (De Luis *et al.*, 1998 ; Gerry et Wilson, 1995 ; Ruel *et al.*, 1998) et la survie des végétaux (Bokalo, Comeau et Titus, 2007 ; He et Duncan, 2000 ; Woods, 2000). Les plantes interagissent de plusieurs façons, et l'effet net d'un individu sur un autre est la résultante de plusieurs éléments qui peuvent être positifs (facilitation) ou négatifs (compétition). La compétition ayant souvent un effet plus important, l'effet total observé est généralement négatif (Callaway et Walker, 1997).

Toutes les plantes ont besoin des mêmes ressources: de la lumière, de l'eau et des nutriments. Ces ressources étant limitées, les plantes doivent entrer en compétition les unes avec les autres pour leur obtention. Hou et al. (2006) définissent d'ailleurs la compétition comme l'interaction entre des individus utilisant des ressources limitées et résultant dans la réduction du *fitness* d'un ou des individus en compétition.

Les principes par lesquels les plantes entrent en compétition ont été source de nombreux débats centrés principalement sur deux théories (Pierce, Vianelli et Cerabolini, 2005). La première fut proposée par Grime (1977 ; 2007) qui sépare les plantes en trois groupes : les compétitrices à croissance rapide en milieu riche, les tolérantes au stress croissant lentement sur des sites peu fertiles et perturbés et les rudérales adaptées aux milieux hautement perturbés et fertiles. Ces dernières sont caractérisées par une croissance rapide et une courte durée de vie. Selon cette théorie, la compétition est considérée moins importante dans les milieux pauvres et/ou très perturbés car l'effet de l'environnement y est supérieur. La compétition s'effectue principalement comme

une course pour l'accumulation des ressources disponibles. La seconde théorie est celle de Tilman (1988, 2007) pour qui les plantes les plus compétitives sont celles étant les mieux adaptées à maximiser l'utilisation des ressources limitantes en diminuant la ressource au dessous de la concentration nécessaire pour la survie des compétiteurs. De ce fait, les plantes les plus compétitrices ne sont pas nécessairement celles qui accumulent les ressources le plus rapidement mais plutôt celles qui sont aptes à croître, survivre et se reproduire malgré de faibles concentrations de la ressource la plus limitante du milieu. Pour Tilman (1988, 2007) la compétition joue un rôle similaire dans tous les environnements, seule la ressource limitante varie d'un milieu à l'autre.

Plusieurs études sont venues appuyer l'une ou l'autre des théories (Pierce, Vianelli et Cerabolini, 2005). D'autres ont tenté d'extirper des éléments de chacune pour lancer les bases d'une nouvelle théorie générale (Craine, 2005, 2007). Certains ont plutôt argumenté que le débat provenait de la confusion entre l'intensité et l'importance de la compétition, deux mesures qui ne sont pas nécessairement liées (Brooker *et al.*, 2005 ; Brooker *et al.*, 2008). L'intensité de la compétition est le degré de réduction de la croissance d'une espèce dû à la présence d'une autre (Welden et Slauson, 1986). L'importance de la compétition représente le rapport de la diminution de croissance d'une plante attribuable à l'effet de la compétition par rapport à l'impact combiné de la compétition et des facteurs abiotiques (Welden et Slauson, 1986).

La compétition a longtemps été regardée comme l'élément le plus déterminant dans la structuration des communautés végétales. Cependant, il est de plus en plus reconnu que l'interaction inverse, la facilitation, joue également un grand rôle particulièrement avec l'augmentation du niveau de stress (altitude, milieux arides) (Callaway *et al.*, 2002 ; Lortie et Callaway, 2006 ; Pugnaire et Luque, 2001). La facilitation a lieu lorsque la présence d'une espèce améliore le *fitness* d'une autre (Callaway, 1997). La facilitation est observable avec l'augmentation du niveau de stress lorsque les bénéfices tirés de

l'amélioration du microenvironnement augmente le *fitness* au-delà de la réduction dû à la compétition pour les ressources (Maestre, Bautista et Cortina, 2003). La facilitation s'effectue aussi de façon indirecte lorsque la compétition entre deux espèces réduit l'effet compétitif d'une des deux espèces sur une troisième (Stone et Roberts, 1991). L'effet net entre la compétition et la facilitation peut varier dans le temps (Callaway et Walker, 1997 ; Maestre, Bautista et Cortina, 2003) et les résultats obtenus peuvent varier selon les caractéristiques observées (survie, densité, croissance, reproduction) (Maestre, Valladares et Reynolds, 2005).

Les interactions peuvent avoir lieu entre individus de la même espèce (intraspécifique) ou entre des individus d'espèces différentes (interspécifique) (Bristow *et al.*, 2006). La variation des réponses en fonction de l'espèce du compétiteur est surtout visible chez les plantes des milieux tempérés (Canham et Uriarte, 2006 ; Papaik et Canham, 2006). Les plantes des milieux tropicaux tendent à réagir de façon semblable à la majorité des espèces à l'exception de celles membres de taxons proches qui sont généralement des compétiteurs supérieurs (Svenning, Fabbro et Wright, 2008 ; Uriarte *et al.*, 2004). Uriarte *et al.* (2004) ont suggéré que la forte diversité de la forêt tropicale aurait poussé la plupart des espèces à développer une résistance à la compétition plus générale.

L'effet des interactions entre les espèces est souvent asymétrique, c'est-à-dire que l'effet de l'espèce A sur l'espèce B n'est pas nécessairement identique à celle de l'espèce B sur l'espèce A (Burton, 1993 ; Wagner et Radosovich, 1998 ; Zhao *et al.*, 2006). L'asymétrie de la compétition pourrait avoir une grande importance pour les traitements sylvicoles car en éliminant une espèce, l'équilibre entre d'autres espèces pourrait être modifié (Canham *et al.*, 2006). De plus, la force de ces interactions peut changer en fonction de l'âge (Canham, LePage et Coates, 2004 ; Filipescu et Comeau, 2007 ; Simard *et al.*, 2004) et/ou de la taille des individus (Coomes et Allen, 2007). Simard *et al.* (2004) ont observé que les interactions compétitives permettaient d'expliquer une plus

grande partie de la variation de croissance dans les peuplements âgés de 25 et 50 ans que dans les peuplements âgés de 11 ans. Les caractéristiques des sites (fertilité, humidité, type de sol, etc..) influencent également différemment la croissance et la mortalité des espèces et les relations entre les espèces (Fynn, Morris et Kirkman, 2005 ; Stadt *et al.*, 2007).

Théoriquement, l'ensemble des conditions nécessaires pour qu'une espèce soit capable de maintenir une reproduction positive à long terme, autant les conditions édaphiques que climatiques et biotiques, peut être représenté comme un hypervolume d'axes de ressources et de conditions environnementales. Cet hypervolume représente la niche fondamentale d'une espèce (Silvertown, 2004). Cependant, la compétition, la prédation et la facilitation peuvent diminuer ou augmenter la distribution des espèces. Cette distribution modifiée est alors appelée niche réalisée (Silvertown, 2004).

Des espèces occupant le même territoire peuvent posséder des niches distinctes si elles n'utilisent pas les mêmes ressources ou les utilisent à des moments différents (Hooper *et al.*, 2005). L'utilisation de niches distinctes peut permettre aux espèces coexistant dans un peuplement d'optimiser l'utilisation des ressources, c'est la complémentarité des niches (*niche complementarity*) (Tilman *et al.*, 2001). La complémentarité des niches est l'une des principales hypothèses avancées afin d'expliquer la productivité plus élevée de certains peuplements mélangés par rapport aux monocultures (Caspersen et Pacala, 2001 ; Potvin et Gotelli, 2008 ; Vilà *et al.*, 2007). Cependant, le lien entre productivité et augmentation de la biodiversité n'est pas toujours positif (Firn, Erskine et Lamb, 2007 ; Szwagrzyk et Gazda, 2007). De plus, lorsque celui-ci est positif, il peut également être expliqué partiellement par la plus forte probabilité d'avoir une espèce très productive dans un milieu très divers (*sampling or selection effect*) (Loreau *et al.*, 2001).

Les modèles de niche ont également été utilisés pour prédire la distribution et l'abondance des espèces dans de multiples environnements (Silvertown, 2004). Cependant, d'autres types de modèles découlant de la théorie neutre ont permis de simuler de façon efficace l'évolution de peuplements et la distribution des espèces (Volkov *et al.*, 2003). Dans ce cadre théorique, les espèces sont considérées équivalentes et les phénomènes stochastiques liés aux difficultés de dispersion et d'établissement sont considérés comme suffisamment importants pour permettre aux compétiteurs inférieurs de survivre (Hubbell, 2001). Ce modèle sous-entend que l'exclusion compétitive est si lente que la vitesse de spéciation compense la perte d'espèce (Hubbell, 2005).

De nombreuses études ont été effectuées dans les dernières années afin de déterminer lequel des phénomènes de niches ou de neutralité sont réellement déterminants dans le développement des communautés et le maintien de la biodiversité. Des recherches récentes montrent qu'une quasi neutralité des espèces peut apparaître dans des systèmes où la différenciation des niches existe (Holt, 2006). D'autres indiquent que les processus de niches et de neutralité peuvent agir de concert (Brokaw et Busing, 2000 ; Gravel *et al.*, 2006) ou encore à des stades différents du développement (Lortie *et al.*, 2004) dans la structuration des communautés.

Le très grand nombre de relations existantes entre les espèces rend très difficile la prédiction de la composition et du volume futur des peuplements à partir d'inventaires effectués dans les stades juvéniles. Ces prédictions sont particulièrement difficiles dans des régions diversifiées comme celle de la sapinière à bouleau jaune au Québec (Laflèche, Ruel et Archambault, 2000). Afin de comprendre la dynamique des peuplements les modèles de croissances des forêts peuvent être des outils efficaces (Coates *et al.*, 2003 ; Phillips *et al.*, 2003). Ces modèles peuvent simuler la croissance du peuplement en entier sans tenir compte des individus ou suivre le destin de chaque arbre à l'intérieur du peuplement (Porté et Bartelink, 2002). Ils peuvent également inclure des

processus écologiques et physiologiques ou être paramétrés de façon empirique sans tenir compte des processus sous-jacent. Pour les modèles où le destin de chaque arbre est suivi, leur position peut être spécifiée (dépendant de la distance ou spatialement explicite) ou non (indépendant de la distance) (Porté et Bartelink, 2002).

Les modèles de croissance végétales

Au Québec et dans plusieurs autres régions du monde, le calcul de la possibilité forestière est refait tous les cinq ans. Au Québec, ce calcul est fait à partir du modèle simulant la croissance des peuplements SYLVA II. Ce modèle simule la croissance de chaque espèce de façon indépendante des autres espèces présentes et les combinent ensuite en proportion de leur poids relatif dans les volumes initiaux pour obtenir le volume final (CEGFPQ, 2004). La croissance de chaque espèce est prédite en fonction d'un indice de fertilité du site (indice de qualité de station ou IQS), de l'âge moyen, de la densité et de la région où se situe le peuplement à l'aide de tables de rendement calibrées sur des données obtenues en peuplements purs (CEGFPQ, 2004). Bartelink (2000) a montré qu'une telle combinaison de la croissance individuelle pouvait donner des résultats biaisés concernant la productivité réelle des peuplements. Ces résultats peuvent être expliqués en partie par le fait que la compétition intraspécifique n'est pas nécessairement égale à la compétition interspécifique. De ce fait, la croissance de chaque espèce en peuplements purs et mélangés peut différer.

Même si certains modèles agissant au niveau du peuplement peuvent fournir de meilleurs prédictions sur le rendement que ceux centrés sur l'arbre, ces derniers sont plus appropriés afin de comprendre les interactions entre les individus d'espèces différentes (Hartmann *et al.*, 2009 ; Porté et Bartelink, 2002 ; Stadt *et al.*, 2007). De plus, les modèles de croissance spatialement explicites basés sur l'individu offrent la possibilité d'incorporer de la variabilité dans le milieu afin de simuler de nouvelles méthodes d'aménagement (Gratzer *et al.*,

2004 ; Porté et Bartelink, 2002). En général, les modèles empiriques sont plus efficaces à prédire le futur lorsque les conditions ressemblent à celles du passé tandis que les modèles mécanistiques sont plus efficace pour simuler le développement de peuplements différents des conditions précédentes (Messier *et al.*, 2003). Dans les forêts mixtes, les combinaisons d'essences varient d'un site à l'autre et la dynamique entre les espèces tolérantes et intolérantes varie dans le temps. De ce fait, les modèles mécanistiques semblent plus aptes à simuler ces variations et donc à prédire le rendement des peuplements.

SORTIE (Pacala *et al.*, 1996 ; Pacala, Canham et Silander Jr, 1993) et sa version plus récente SORTIE-ND (Canham, Murphy et Papaik, 2005) font partie de ce groupe de modèles. Une des caractéristiques de SORTIE est qu'il a été créé spécifiquement afin de pouvoir être paramétré de façon empirique (Pacala *et al.*, 1996). SORTIE-ND et les versions précédentes ont déjà été utilisés avec succès pour l'étude de sujets variés¹. La version récente a été renommée SORTIE-ND car elle permet de mesurer les interactions entre les plantes au niveau local (ND = *neighborhood dynamics*) (Canham, Murphy et Papaik, 2005).

SORTIE-ND, tout comme d'autres modèles tel SYMFOR (Phillips *et al.*, 2003), calcul l'effet du voisinage à l'aide d'indices de compétition (Canham, Murphy et Papaik, 2005). Une grande variété d'indices de compétition ont été développés. À titre d'exemple, Weigelt et Jolliffe (2003) en ont répertorié 50. Ces indices de compétition, en plus d'être utiles dans les exercices de simulation, permettent de condenser des jeux de données complexes et de comparer les résultats de différentes études (Weigelt et Jolliffe, 2003).

Les indices de compétition

Les indices de compétition peuvent être séparés en deux grandes catégories selon qu'ils sont dépendants de la distance ou indépendants de la

¹ <http://www.sortie-nd.org/research/pubs.html>

distance. Les deux types d'indices possèdent une longue histoire d'utilisation (Bella, 1971 ; Daniels, Burkhart et Clason, 1986 ; Hegyi, 1974 ; Lorimer, 1983 ; Stadt *et al.*, 2007 ; Wagner et Radosevich, 1998 ; Weiner, 1984 ; Zhao, Borders et Wilson, 2004). Les indices indépendants de la distance peuvent, sous certaines conditions, être aussi performants que ceux indépendants de la distance (Filipescu et Comeau, 2007 ; Lorimer, 1983 ; Wimberly et Bare, 1996). Lorimer (1983) a déduit que ce résultat obtenu dans des forêts naturelles pourrait être dû à la plasticité de la couronne des feuillus. Dans le cas des études menées en plantations, la raison se situe probablement au niveau de la distribution homogène des individus à l'intérieur du peuplement (Wimberly et Bare, 1996). Filipescu et Comeau (2007) ont quant à eux proposé que l'homogénéité de leur peuplement naturel constitué d'une seule espèce pourrait expliquer ce résultat. D'autres études sont parvenues à de meilleurs résultats avec des indices dépendants de la distance (Larocque, 2002 ; Soares et Tome, 1999 ; Stadt *et al.*, 2007 ; Tome et Burkhart, 1989). De plus, le meilleur type d'indice de compétition peut varier en fonction de l'espèce étudiée (Lorimer, 1983 ; Stadt *et al.*, 2007), la taille, la densité, le site, etc...

L'efficacité des différents indices de compétition a été comparé pour la plupart en plantation (Larocque, 2002 ; Wagner et Radosevich, 1998), en peuplements monospécifiques (Bella, 1971 ; Coomes et Allen, 2007 ; Simard et Zimonick, 2005 ; Weiner, 1984) ou bien en forêts matures (Holmes et Reed, 1991 ; Stadt *et al.*, 2007). À notre connaissance, une seule étude a eu lieu dans de jeunes forêts naturelles (Simard *et al.*, 2004) et l'espèce du compétiteur n'y était pas considérée dans les analyses. La dynamique des gaules jouant un rôle central dans le développement des peuplements (Kork, 1996), il est essentiel de déterminer la meilleure façon de mesurer la compétition affectant les gaules afin de développer des modèles dynamiques de croissance des forêts.

D'autres types d'indices, les indices « libre de croître » (LDC), sont également utilisés comme indication de la compétition que rencontrera un arbre

dans l'avenir. Un arbre LDC est, selon le Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec (MRNF);

Un arbre qui est exempt de tout obstacle occasionné par d'autres arbres ou arbustes empêchant son développement normal en hauteur et qui démontre le potentiel pour faire partie du peuplement final. Cette notion est utilisée pour constater la capacité d'un jeune peuplement forestier de produire un rendement selon l'effet escompté retenu pour chaque production prioritaire (MRNF, 2003).

Le principe général étant qu'un arbre libre de croître ne devrait pas avoir d'arbre ou arbuste plus grand que lui à proximité. Or, il a été montré que les indices LDC, qui sont utilisés sous des formes très semblables dans la majorité des provinces canadiennes, ne permettent pas de discriminer les arbres recevant beaucoup ou peu de lumière (Lieffers, Pinno et Stadt, 2002). La lumière étant une ressource essentielle à la croissance et à la survie des gaules (Kobe et al., 1995 ; Pacala et al., 1994 ; Wright et al., 1998), l'efficacité des indices LDC à prédire la croissance des arbres nécessite d'être évaluée de façon rigoureuse. De plus, il a été observé dans l'Ouest canadien que la différence de croissance entre les épinettes blanches LDC ou non n'était pas significative si l'influence de la taille initiale était considérée (Lieffers, Stadt et Feng, 2007).

Objectifs de travail

Ce travail vise principalement à mieux comprendre les éléments influençant la croissance des gaules dans les jeunes peuplements en régénération après coupe. Ceci se fera par le paramétrage et l'évaluation de modèles de croissance pour quatre espèces importantes des forêts mixtes de la région du Haut-St-Maurice, soit : le peuplier faux-tremble, le cerisier de Pennsylvanie, le bouleau à papier (*Betula papyrifera*) et le sapin baumier (*Abies balsamea*). Afin d'alléger le texte, ces espèces seront identifiées comme peuplier, cerisier, bouleau et sapin respectivement. Entre autre, il est important de déterminer si les indices de compétition spatialement explicites et ceux non

spatiaux possèdent une efficacité semblable dans ces jeunes peuplements. Cet élément est important pour les recherches subséquentes car les indices spatialement explicites nécessitent un effort d'échantillonnage beaucoup plus important et cette étude nous permettra de déterminer si l'effort supérieur est récompensé par une plus grande efficacité. La présente étude cherche également à déterminer si l'identification des espèces voisines est importante afin de prédire la croissance des gaules dans ces jeunes peuplements. Ce travail est la première phase de paramétrage du modèle de croissance des forêts spatialement explicite et centré sur l'arbre SORTIE-ND pour la région du Haut-St-Maurice. Cette première phase de paramétrage sera suivie d'autres permettant à moyen terme d'utiliser SORTIE-ND afin d'évaluer l'impact de traitements sylvicoles écosystémiques sur les forêts de la région du Haut St-Maurice.

Méthodologie

Afin d'atteindre ces objectifs, tous les arbres et arbustes de 25 jeunes peuplements de la sapinière à bouleau jaune ont été cartographiés sur 450m² et la croissance radiale d'individus de quatre espèces importantes a été mesurée. Ces données ont été utilisées afin de paramétrer des modèles de croissance spatialement explicites ou non et considérant ou pas l'identité des espèces voisines. Pour chacune des quatre espèces cibles, le meilleur modèle a été sélectionné à l'aide du critère d'information d'Akaike. La signification biologique des modèles sélectionnés a ensuite été évaluée. Une description détaillée du protocole d'échantillonnage et des analyses effectuées est présentée dans la section « *Methods* » du Chapitre 1.

CHAPITRE I

DO POSITION AND SPECIES IDENTITY OF NEIGHBOURS MATTER? A COMPARISON OF COMPETITION INDICES IN 8 TO 15 YEAR OLD POST HARVEST STANDS IN THE BOREAL MIXEDWOOD

Frédéric Boivin, Alain Paquette, Michael J. Papaik, Nelson Thiffault and
Christian Messier

1.1 Abstract

Neighbourhood competition indices (NCI) have been used recently to investigate growth and competitive interactions among adult trees. In this study, we used NCI in 8 to 15 year-old stands following clear-cutting, in a boreal mixedwood forest of eastern Canada, to improve our understanding of early successional forest dynamics. All trees $\geq 1\text{cm}$ in diameter were mapped in twenty-five 450m² plots. Target trees were sampled to determine their annual radial stem growth. For each species, we compared a set of growth models using either a spatially explicit NCI or a non-spatial competition index (basal area of the plot). Both types of indices also estimated a species specific competition coefficient for each pair of competitor - target species. NCI were selected as the best competition model for all species although differences in variance explained relative to the non spatial index were small. This was likely due to the high density of the young stands. The effective search radius for competitors varied among species and was smaller for shade tolerant species. The exact position of competitors (distance and cardinal direction) within the search radius had little influence on the strength of competition. Intraspecific neighbours were the strongest competitors for all species except for aspen (*Populus tremuloides* Michx.) for which balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) was the strongest. Aspen, the most abundant species, was a weak competitor for all species as opposed to balsam fir which was a strong competitor in all cases. For these early successional forests, NCI were only slightly better for growth prediction than non-spatial indices and, in most cases, might not justify their use in these high-density stands. Nonetheless, spatial indices offer some advantages in the development of sustainable forest management that requires sophisticated simulation of novel harvest techniques.

Keywords: boreal mixedwood, second growth forest, competition, neighbourhood model, spatial competition index, non-spatial competition index, size effect on growth

1.2 Introduction

In boreal mixedwood forests, naturally regenerating post-harvest stands originate from seedlings and saplings left from the previous forest undergrowth (Haeussler et Bergeron, 2004) or emerge from seed sources (Tierney et Fahey, 1998), as well as root and stump sprouts (Frey *et al.*, 2003). These multiple plant sources create dense even-sized pioneer stands with complex species distribution patterns that are not necessarily representative of the future forest. Predictions of the future composition of these stands from regeneration surveys executed shortly after harvests is often inaccurate due to the lack of understanding of species specific growth and mortality dynamics (Dubois *et al.*, 2006 ; Ruel *et al.*, 1998). These dynamics are controlled in part by plant interactions (Tilman, 1988 ; Woods, 2000) and, although the net outcome of these interactions can range from negative (competition) to positive (facilitation), a net negative balance from competition is usually observed (Callaway et Walker, 1997).

Consequently, numerous indices, spatially explicit or not, have been developed to measure competition with the objective of predicting tree growth. Spatially explicit indices are often considered better growth predictors (Larocque, 2002 ; Stadt *et al.*, 2007), but similar predictive power for both types of indices is often found when stands exhibit a uniform density (Filipescu et Comeau, 2007 ; Lorimer, 1983). Most of these indices are not mechanistic and do not allow for the partitioning of above- (light) and belowground (nutrients and water) competition. Recent studies included explicit calculation of the shading caused by neighbours to competition measurements resulting in an improved predictive power of the models (Canham, LePage et Coates, 2004 ; Coates, Canham et LePage, 2009 ; Stadt *et al.*, 2007). The calculation of shading requires species specific knowledge of crown allometry and shading properties not readily available for most species. In the northern hemisphere, competitors located to the south of the target tree block more light due to the sun trajectory and could

be stronger competitors for light (Lieffers, Pinno et Stadt, 2002). The use of a simple sine function modifying the competitive effect of trees as a function of their cardinal direction could serve as a surrogate to shading when informations necessary for the later are lacking.

It has long been hypothesized that the identity of neighbouring species is an important factor in the characterization of their competitive effect (Bella, 1971). While the debate around species functional equivalence is still active on theoretical grounds (e.g. Hubbell, 2005 ; Pueyo, He et Zillio, 2007), studies that have looked for differences in competitive effect found no compelling evidence for it among tropical species (Uriarte *et al.*, 2004), but at times found striking differences among temperate and boreal species (Canham *et al.*, 2006 ; Coates, Canham et LePage, 2009). It is unclear if these observed differences also exist in young even-age stands and how this could affect measures of competition and their predictive power.

The last few decades of industrial forestry has created a large quantity of regenerating young stands in the boreal mixedwood landscape for which the understanding of the competition dynamics among pioneer species is lacking. On a management perspective, this knowledge is needed to evaluate present competition indices and, if needed, develop new ones that will allow better growth predictions. Efficient tree growth models are needed for the development of new forest simulators to evaluate the effects of present and new logging techniques on future stands' structure and composition. This project aims at developing tree growth models and their competition sub-parts for four widespread tree species of the boreal mixedwood forest (hereafter referred to as target species): pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.f.), aspen (*Populus tremuloides* Michx.), paper birch (*Betula papyrifera* Marsh.) and balsam fir (*Abies balsamea* [L.] Mill.). To evaluate the efficacy of the models, we: 1) compared non-spatial and spatial competition indices to predict tree growth in young stands, 2) evaluated whether cardinal direction of neighbours changes

their competitive effect, and 3) assessed whether competitive effects vary with species identity.

1.3 Methods

1.3.1 Study area and sites

Our research was conducted in the vicinity of La Tuque, Quebec, Canada (47°27'N, 72°47'W) in the balsam fir - yellow birch bioclimatic domain of the boreal mixedwood forest zone (Saucier *et al.*, 2009). The landscape is dominated by low hills with thick glacial tills (> 1 m thickness over more than 50 % of the area). Thin glacial tills are found on hill tops and steep slopes while fluvioglacial deposits cover large valleys (Robitaille et Saucier, 1998). The mean annual temperature is 3.4°C, the mean annual precipitation is 940mm (25% falling as snow) and the number of degree days above 5°C is 1677 (La Tuque weather station, Environment Canada: 47°24'N, 72°48'W, 125m a.s.l.).

We sampled 25 sites based on the following criteria. Each site was clearcut 8 to 15 years prior to the study (between 1993 and 1999), representative of the dominant forest compositions of the region and had to contain at least individuals of one of the four target species. The sites were characterised by: mesic conditions, thick soil deposits of average textural class, and the potential to develop mixedwood canopies at maturity. Stands where pre-commercial thinning occurred were excluded, as were plantations. Moreover, sample sites had to present a homogeneous topography and be devoid of residual trees with DBH > 15cm. Plots were located at least 40m from forest roads to minimize edge effects.

1.3.2 Data collection

The 25 sites were sampled during the 2007 and 2008 summers. On each site, the exact position of all individuals of large shrub and tree species

(hereafter only referred to as trees) with a diameter at breast height (1.30m, DBH) ≥ 5 cm were identified and mapped in a 12m radius (species, DBH, azimuth and distance from plot center). The same measurements were made for trees with a DBH ≥ 3 cm within a 9m radius and within a 7m radius for trees with DBH ≥ 1 cm. DBH was measured to the closest mm (averaged over two orthogonal measurements), azimuth was determined to 0.5° precision using a Suunto-14D compass (Vantaa, Finland) affixed to a monopod located at plot center. Given the high density of the stands, distance to center was measured to a 0.1m precision with a Vertex III ultrasound device (Haglöf Sweden AB, Langsele, Sweden).

Up to 20 individuals of each of the four target species with DBH ≥ 1 cm located within 5 m of the plot center were sampled for growth analysis at each site using three steps. 1) Lines were drawn on the ground from plot center in each cardinal direction. 2) For each cardinal direction the five individuals closest to the line were selected. 3) When fewer than five trees were available in a given cardinal direction, more trees were sampled in the next cardinal direction turning clockwise until the sample size was reached or all available trees for a given species on that site had been selected (Figure 1.1, Table 1.1).

The crown width of each target tree was measured in two orthogonal directions and averaged. Target trees were cut 10cm above ground and disks were collected from stumps. Disks were oven dried (50 °C for 48 hours) and sanded to 320 grit. Using a tree-ring measuring table (0.01mm precision, Velmex inc., Bloomfield, N.Y.), annual radial growth was assessed by averaging tree-ring width measured in two directions separated by 90-180°. Average yearly growth of the four last complete years of growth, ignoring the last incomplete ring, was used for analysis.

On each site, composite mineral soil samples were taken at 3m from plot center in the four cardinal directions, each consisting of three combined samples taken one meter apart, 10 to 20cm beneath the organic layer. For each sample, pH, extractable N and P, cation exchange capacity (CEC) and granulometry were

evaluated following established protocols (Carter, 1993 ; McKeague, 1978 ; Mehlich, 1984).

1.3.3 Data analysis

Growth models

Our analysis is an adaptation of the method and the additive model developed by Canham et al. (2004) which was later modified to the actual multiplicative form used here (Canham *et al.*, 2006 ; Papaik et Canham, 2006). For each species, analyses were conducted to determine the best radial growth (hereafter, growth) model in mm/year from a set of alternate models. The models predict growth as a function of potential growth (PotG) affected by a combination of three scalar components (values between 0 and 1). The three components are: I- target tree size effect, II- site effect and, III- crowding effect (Eq.1) (Canham *et al.*, 2006 ; Papaik et Canham, 2006).

$$Growth = PotG \times Size\ effect \times Site\ effect \times Crowding\ effect \quad Eq.1$$

PotG is a parameter estimated by the analysis and corresponds to the average growth of a tree of optimal size, growing in the absence of competition in the best site conditions.

I- Size effect. The effect of target tree size (DBH) on potential growth was modelled using a lognormal function (Eq.2):

$$Size\ effect = e^{-0.5\left(\frac{\ln((DBH)/\delta)}{\sigma}\right)^2} \quad Eq.2$$

where δ is the estimated DBH at which PotG occurs and σ is the parameter that determines the breadth of the function. δ and σ are parameters estimated by the analysis. Over the data range, this function can monotonically increase (when $\delta >$ maximum DBH) or decrease (when $\delta <$ minimum DBH) or have a single hump and be skewed to the left (when δ is within the DBH range). With a few

exceptions, all target trees had a DBH < 10 cm which is under the estimated size where maximum PotG occurs for most species (Canham *et al.*, 2006 ; Coates, Canham et LePage, 2009 ; Papaik et Canham, 2006 ; Uriarte *et al.*, 2004). Consequently, we did not expect δ values to reflect the “true” DBH at which maximum growth occurs. Nonetheless, this function is flexible enough to allow us to adequately represent the size effect over our data range.

II- Site effect. We used principal component analysis (PCA) to summarise soil differences across sites within the MASS package of the R statistical software (R Development Core Team, 2008). Site pH, CEC, % sand content and log-transformed [P] and [N] were used as inputs in the PCA. Sites scores on the first PCA axis were used to represent an environmental gradient. We compared models with or without the effect of the environmental gradient on growth to determine if such an effect existed (Eq.3, Canham *et al.*, 2006 ; Papaik et Canham, 2006):

$$Site\ effect = e^{-0.5\left(\frac{axis_s - K_0}{K_b}\right)^2} \quad Eq.3$$

where $axis_s$ is the site score on the first axis of the PCA, K_0 is the estimated position along the gradient where maximum growth occurs and K_b is the estimated breadth of the function. This function can produce sigmoid curves or a Gaussian distribution depending on the parameter values.

III- Crowding effect. The effect of increasing competition, as measured by a competition index, is assumed to decrease the growth of target trees following a negative exponential function (Eq. 4):

$$Crowding\ effect = e^{-C \times (competition\ index)} \quad Eq.4$$

where C is a parameter estimated by the analysis that determines the steepness of the decline in growth with increasing competition. Parameter C is dependent on competition scale which itself depends on species-specific parameters estimate

(α and β , see below) and, therefore, cannot be compared between species (Coates, Canham et LePage, 2009).

Models using different competition indices were then compared. The first two models were the spatially explicit NCI model (NCI, Eq.5) (Canham, LePage et Coates, 2004) and a modified version that included the effect of the cardinal direction of neighbours (NCI_{cd}, Eq.6). For both NCI models, the total neighbourhood competitive effect is measured by summing the ratio of the effect of DBH to distance of the j individuals of each of i species (or group of species) within a fraction “R” of the potential neighbourhood. R is a parameter estimated by the analysis that determines the fraction of the potential neighbourhood affecting growth (the “effective neighbourhood”). The potential neighbourhood consist of a 7m radius area, centered on the target tree. It includes any neighbour trees fitting a defined size limit which increases with distance from the center (DBH \geq 1cm within the first 2m radii, DBH \geq 3cm neighbours within 4m and DBH \geq 5cm within 7m). The size of the potential neighbourhood is the maximum allowed by our sampling design. The effect of size and distance of neighbours are determined by the α and β exponents respectively, both estimated by the analysis (Canham, LePage et Coates, 2004).

$$NCI = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^n \lambda_i \frac{(DBH_{ij})^\alpha}{(Distance_{ij})^\beta} \quad \text{Eq.5}$$

NCI_{cd} included a sinusoidal function that estimated the variation of neighbour competition effect depending on the cardinal direction from the target tree:

$$NCI_{cd} = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^n \lambda_i \left(\frac{\sin(A_{ij} + \varphi) + 1 + v}{2 + v} \right) \frac{(DBH_{ij})^\alpha}{(Distance_{ij})^\beta} \quad \text{Eq.6}$$

where A_{ij} is a neighbour cardinal direction (in radians) relative to north, and $(\varphi + \pi / 2)$ is the cardinal direction where maximum competition occurs (sine function = 1). Parameter v determined the function minimal value that occurs at the opposite (180°) of $(\varphi + \pi / 2)$. Function values are symmetric at $(\varphi + \pi / 2) \pm A$.

Stand basal area (BA, Eq.7) is a non-spatial competition index that sums the squared DBH of all trees (DBH > 1 cm) within a 7 m radius from plot center. BA was chosen among many non-spatial competition indices as it is routinely gathered in forest surveys. It is also a proven good predictor of tree growth for mature aspen and paper birch (Stadt *et al.*, 2007).

$$BA = \sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^n \lambda_i (DBH_{ij})^2 \quad \text{Eq.7}$$

For each competition model, we also tested for differences in competitive effect among species or groups of species with the addition of one species specific competition coefficient (λ_i) per species or group of species i (full competitors model) and compared it to another model where the effect of all neighbour species was considered equal (λ fixed to 1, equivalent competitors model). Six λ 's were included in the full model, one for each of the four target species, while the remaining species were grouped under "other conifers" (4 species) or "other broadleaves" (10 species) (Table 1.2). This was done because most species, except for the target species, were rare and their effects could not be estimated individually. To facilitate the comparison between competitive effects of species in the full model, λ_i values were rescaled as a fraction of the strongest competitive species or group i (Canham, LePage et Coates, 2004).

Parameter estimations and model evaluations

Model parameter values and asymptotic 2-unit support intervals (SI) were estimated using simulated annealing (Goffe, Ferrier et Rogers, 1994). This was performed using software specifically written for this study with Delphi 6 for Windows (Borland Software Corporation, Cupertino, California). For each species, models were compared using Akaike information criterion corrected for small sample size (AIC_c, Burnham and Anderson, 2002). A smaller AIC_c indicates a model that is better supported by the data. The absolute difference between AIC_c values (ΔAIC_c) of competing models is a relative measure of

support of the model by the empirical data (Burnham et Anderson, 2002). Lower and upper SI were determined for each parameter by varying parameter values up and down while keeping all other parameters constant until global AIC_c for the model had changed by two units (Edwards, 1992). To evaluate model performance, the slope of the linear regression between predicted and observed radial growth with a forced zero intercept was used as a measure of bias and R^2 was used as a measure of goodness of fit. Residuals were assumed to be normally distributed and this was incorporated in the analyses by estimating an additional parameter scaling the variance to the mean (Canham, LePage et Coates, 2004).

1.4 Results

1.4.1 Environmental gradient

Site pH, CEC, % sand content and log-transformed [P] and [N] were used as inputs in the PCA to order our sites along an environmental gradient using soil factors known to influence tree growth (Brais *et al.*, 1996 ; Pinno, Thomas et Bélanger, 2009) (Figure 1.2). Axis 1 of the PCA was positively associated with pH and negatively with [N] and CEC while containing 53% of the total variance. Site scores on axis 1 were then used as an environmental gradient in growth models. Stand density was not a function of site scores on axis 1 (linear regression, $p = 0.22$) so site and crowding effects were considered independent.

1.4.2 Model evaluation

All models produced unbiased estimates of growth (slope of predicted vs observed growth ~ 1). For all species, the best growth model included size, site, and crowding effects and explained a substantial part of the variance ($R^2 = 0.65 - 0.82$ depending on target species, Table 1.3). The NCI was a better competition model than the simpler BA model ($\Delta AIC_c > 5$), but the difference in predictive power was small for all species ($\Delta R^2 \leq 0.03$). The NCI was also more efficient than the NCI_{cd} for all species ($\Delta AIC_c > 5$, not shown). Moreover, differences in

competitive effects of neighbours due to their cardinal direction as estimated with NCI_{cd} were always low ($< 2\%$) suggesting a weak effect, if any. In all cases, full competition models that allowed different competitive effects for each neighbouring tree species were a better fit than the equivalent competitor models ($\Delta AIC_c > 18$, Table 1.3).

1.4.3 Size effect

For all tree species, the best model predicted a monotonic increase in potential growth with increasing tree size over our data range (Figure 1.3). Estimates for PotG (Eq.1) and δ (Eq.2) were above 17mm/yr and 120cm respectively for all species. As was expected, these values are likely not representative of “true” values since the peak in maximum growth in other studies was found at much larger DBH than those that we sampled (Canham, LePage et Coates, 2004 ; Coates, Canham et LePage, 2009 ; Papaik et Canham, 2006). Therefore, size dependant growth curves should not be extrapolated much beyond the sampled size range (Figure 1.3).

1.4.4 Site effect

For all species, the best model included a site effect, as measured by site scores on axis 1 of the PCA. The maximum estimated potential growth for paper birch and balsam fir occurred at the end of the gradient with higher [N] and CEC and declined by 24 and 19 % respectively at the other end. Maximum potential growth for aspen and pin cherry occurred towards the middle of the gradient with respective maximum reduction of their potential growth of 36 and 30 % (Figure 1.4).

1.4.5 Crowding effect

Effect of neighbouring tree species

For all species, the model that discriminated among species competitive effects was the best ($AIC_c > 18$, Table 1.3, Table 1.4). The strongest competitive

effect was from intraspecific neighbours for all species except for aspen for which balsam fir was the strongest. Balsam fir was always a strong competitor ($\lambda = 0.8 - 1$) as opposed to aspen which was generally a weak one ($\lambda = 0 - 0.28$). Competitive effects of pin cherry ($\lambda = 0.03 - 0.99$), paper birch ($\lambda = 0.01 - 1$) and other conifers ($\lambda = 0.37 - 1$) were highly variable depending on target species identity. In all cases, the competitive effects of other broadleaf species was about half that of the strongest competitor ($\lambda = 0.3 - 0.65$). Most of the relationships were highly asymmetric which implies that the competitive effect of species “a” on species “b” was different than the effect of “b” on “a”. The λ estimates of the BA models (not shown) were well correlated ($r = 0.88$) to those of the NCI models.

Effect of the position and size of neighbours

There was a highly significant linear relationship ($R^2 = 0.62$, $p < 0.0001$) between their crown width and their DBH. Therefore, when $\alpha = 1$ the competition effect of neighbours scales proportionally to their crown radius. An estimated α value of 0 means that the competitive effect of neighbours is solely dependant on their density and an α value of 2 indicates that the competitive effect of neighbours is proportional to their basal area. For all target species, there was a positive relationship between the size of neighbours and their competitive effect. The increase in competitive effect with DBH was weak in the model for aspen ($\alpha \sim 0.5$), proportional to the crown radius of neighbours for balsam fir and pin cherry ($\alpha \sim 1$) and stronger for paper birch ($\alpha \sim 1.5$).

Except for aspen, the size of the effective neighbourhood was smaller than the maximum 7m allowed by the sampling design (Table 1.5) indicating that the mapped neighbourhood was large enough to include all significant competitors. There was a strong correlation ($r = -0.97$) between species shade tolerance ranks (Table 1.1) and the estimated radius of their effective neighbourhood. This result indicates that shade intolerant species are influenced by more distant neighbours than shade tolerant species. Within the effective neighbourhood, the

decline of the competitive effect of increasingly distant neighbours was null or near to null in all cases ($\beta \sim 0$, Table 1.5).

1.5 Discussion

Even though the “size-only” model was the least supported by the data for all species, this simple model still explained a large fraction of the variance (Table 1.3; Figure 1.3). The only other published results for a size only model using this type of analysis explained far less variance than ours (average $R^2 = 0.23$ vs. 0.58), even though the performances of their complete models were similar to ours (average $R^2 = 0.72$ vs. 0.73) (Coates, Canham et LePage, 2009). Our sites were very homogenous both in terms of age and size, resulting in low variability in stand structure whereas, in Coates *et al.* (2009), stands were of different age and disturbance histories. Small size differences in homogenous stands should be an indication of a tree’s relative status in the canopy and its ability to compete for light, thus explaining the difference in variance explained by both studies.

1.5.1 Competition in young stands

The sampled stands were all characterized by a high density of trees ranging from roughly 8 500 to 40 000 trees/hectare. This high density resulted in stands where gaps were rare and in a relatively homogeneous distribution of neighbours around trees. The low occurrence of gaps limited the number of situations where neighbours were isolated in a given direction which would have been required to detect variation in light interception. This likely explains why the cardinal direction of neighbours was not detected.

For all species, we found no decrease in competitive effects of neighbours with increasing distance ($\beta \sim 0$) within their respective effective neighbourhoods. It is possible that the small estimated β values are artifacts of the sampling method used that included only larger neighbours as we moved further from the target tree and, therefore, could not account, for example, for the effect of small

neighbours with DBH < 3cm beyond 2m. Even so, our results indicate that the competitive effect is more constant with distance than the linear relation often assumed in competition indices (e.g. Hegyi, 1974). The most variable element among target species was the size of the effective neighbourhood which was larger for shade intolerant species. This trend was also observed for young conifers in western Canada (Simard et Sachs, 2004) and could be the result of higher resource requirements (light, water and/or nutrients) for shade intolerant species. There were important differences in species specific competitive effects (λ). Most of the relationships were highly asymmetric and, as in other studies using this technique, no consistent pattern of asymmetry was noticeable (e.g. Canham *et al.*, 2006 ; Coates, Canham et LePage, 2009). The most consistent pattern was that all species except aspen were stronger competitor to their conspecific neighbours than to other species.

The free-to-grow (FTG) standards are simple competition indices that define the level of competition that should not reduce their normal height development. They are used in several regions of North America to determine whether further treatments are warranted to improve the establishment of a vigorous regrowth of commercial tree species following harvest. For example, in the province of Quebec, as elsewhere in Canada (Lieffers, Stadt et Feng, 2007), FTG standards consider commercial broadleaf species, such as aspen, to be stronger competitors than conifers (MRNF, 2002). Therefore, height and proximity criteria relative to target trees are more severe for these competing species, than they are for competing conifers. The abundance of aspen (42 % of all stems on our sites) in the boreal mixedwood often results in few trees considered FTG and to the prescription of clearing of broadleaf trees to release conifers from competition. Our results suggest that, at least for naturally established balsam fir, aspen is the weakest competitor in young stands. The high variance and asymmetry in species competitive effects also highlight the importance of developing species specific competition indices.

Our analysis also showed that NCI is a better predictor of tree growth in young stands than BA but that the gain in R^2 was small (Table 1.3). Except for balsam fir, R^2 of the equivalent competitors NCI was slightly poorer than the BA model that gave different competitive effect to neighbour species. This difference is important because measuring stand BA of each species is much faster than mapping all of the trees in a stand which is required to parameterise NCI models. In the context of broad scale management, predictions of yield and composition of stands need to be performed over a large territory for many species mixtures and edaphic conditions. Our analysis has shown that for young homogeneous stands, the gathering of simple measures like basal area weighted by species can do practically as well as complex spatially explicit indices. Development of such simple models could serve to parameterise growth models for more species and stand conditions.

Forest management models often predict species yield from species specific growth curves that are calibrated from pure stands (CEGFPQ, 2004). The individual growth of each species is then combined to the *pro rata* of their presence in a mixed-species stand to obtain total yield. Such method as been shown to produce biased predictions as it does not take into account variations in species competitive effects (Balandier *et al.*, 2006). This type of error is likely to be important in mixedwood stands populated by several tree species differing markedly in their competitive effects. Ultimately, growth models like those developed here could be used in novel forest simulators to create a range of potential growth curves for any particular stand composition.

1.6 Conclusion

We gathered high precision maps of dense naturally regenerating post-harvest stands which allowed us to explore the effect of the species and position of neighbours on competition and tree growth. Our results suggest that the size of the effective neighbourhood is species specific and smaller for shade tolerant species. The exact position of neighbours within the effective neighbourhood was

not an important factor when measuring competition. We also found important differences in competitive effects among species of neighbors. BA models weighted by species composition had lower precision than NCI models for all species, but differences were small. The BA model is much less expensive and time consuming to develop and appears to be adequate for homogeneous regenerating stands in broad scale management. This advantage could translate into the development of models for many more species and stand conditions, although they would be less precise. Nonetheless, the best AIC_c model for all species was the neighbourhood competition models that require stand mapping. These models are needed to meet the challenges of multi-objective sustainable forest management that requires sophisticated simulations of novel forest management techniques. This study was the first step in that direction for the studied region, but before full simulations can be performed, models need to be expanded to include larger DBH trees for the boreal mixedwood. The simulator will also require species-specific mortality rates and regeneration models before it will be fully operational. To achieve these goals, the establishment of long term non-destructive plots in young stands appears to be the best solution. These plots would permit the calculation of the influence of trees' neighbourhood on their survival and growth.

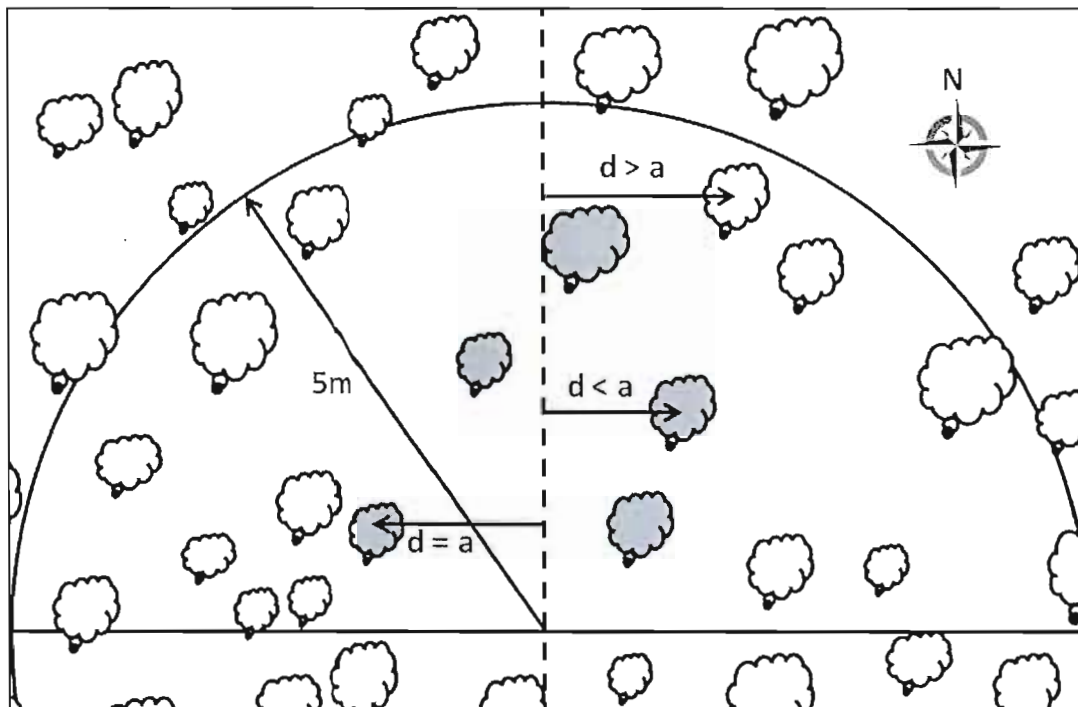


Figure 1.1: Example of target tree selection method for a given cardinal direction (dotted line = north/south axis) and one species. Grey trees were sampled, whites were not. The five trees located in the first 5m radius from plot center and closest to the line defined by the cardinal direction were selected (trees within a distance “ $d \leq a$ ” of the line). When fewer than five trees per species were available in a given cardinal direction, more trees were sampled in the next direction turning clockwise until the sample size was reached for that species (20 trees/site) or all trees were selected.

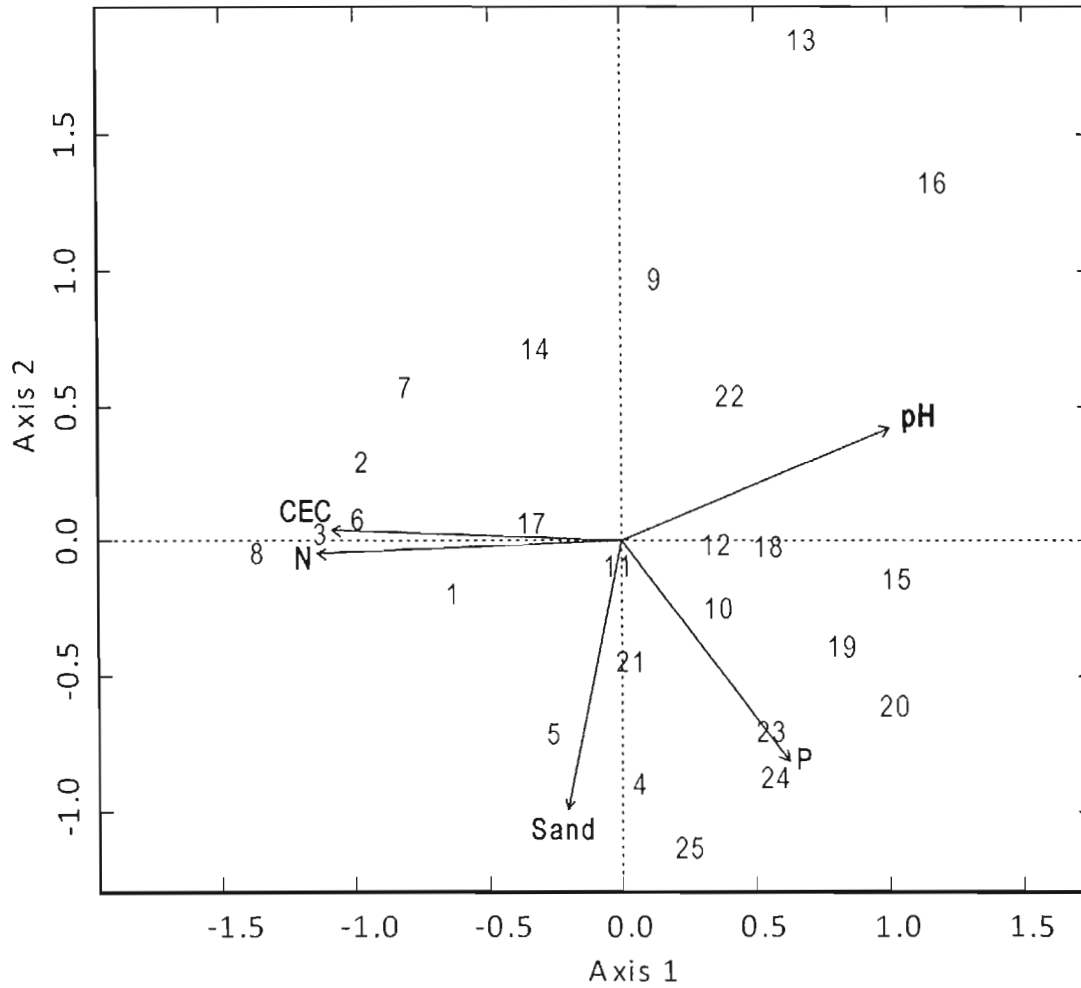


Figure 1.2 : Principal component analysis (PCA) of the soil characteristics of the 25 sample sites (numbers). Axes 1 and 2 explained 53 % and 21 % of the variance, respectively. “Sand”: % of sand content; “N”: N concentration; “P”: P concentration; “CEC”: cation exchange capacity. Site scores on axis 1 were used as an environmental gradient in growth models.

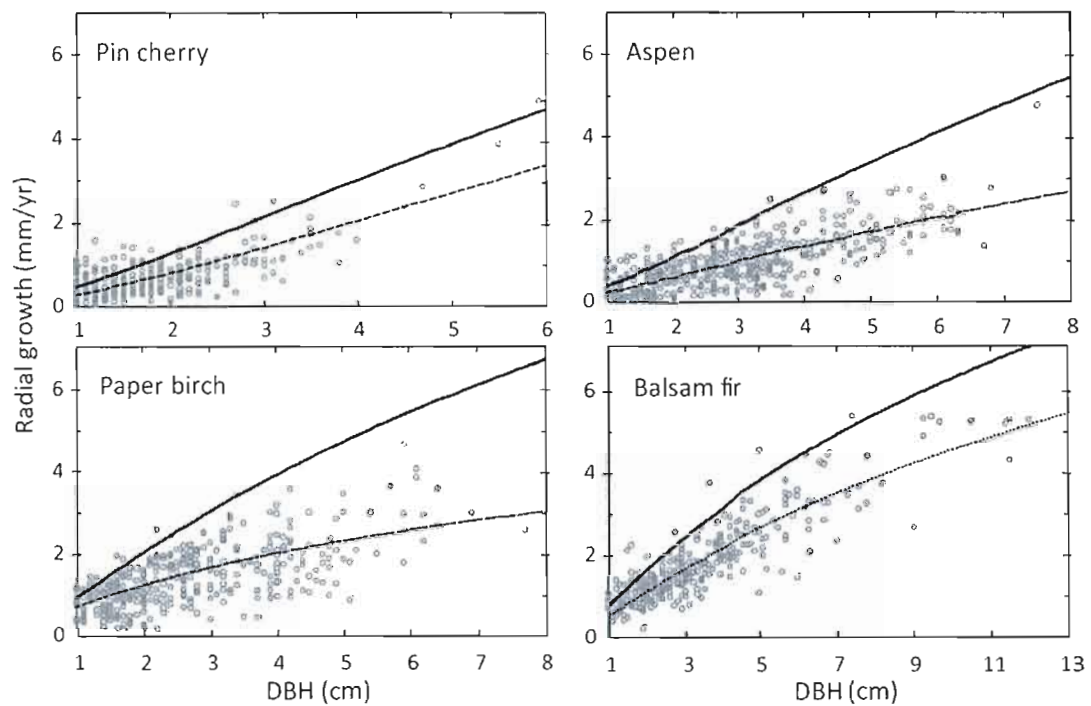


Figure 1.3 : Radial growth as a function of target tree DBH for four species. Solid lines are predicted growth rates from the best model when environmental condition are optimal and without competition. Dashed lines are predicted growth rates from the 'size-only' model.

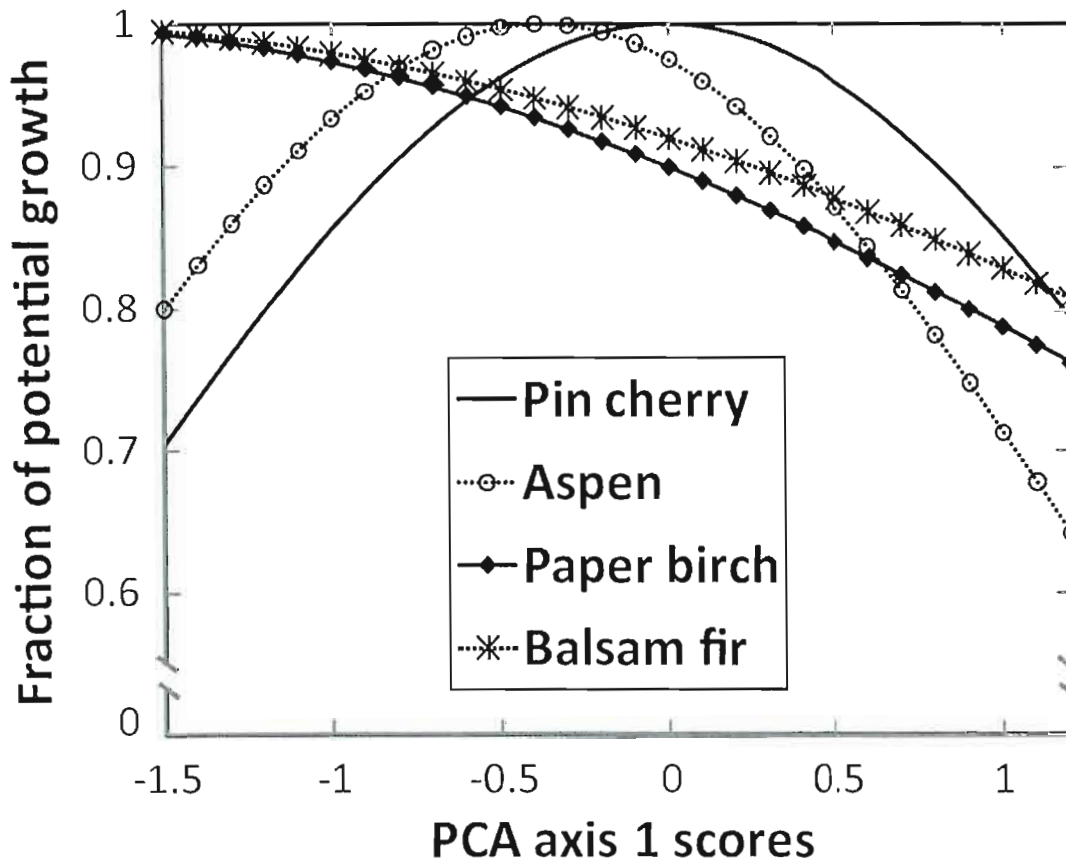


Figure 1.4 : Fraction of the predicted radial growth (determined by tree size and species) as a function of sites scores (axis 1 of the PCA, Figure 1.3) as estimated by the best model for each species. Higher CEC and [N] and more acidic soils are associated with negative axis 1 scores.

Table 1.1: Sample size (n), species shade tolerance index (I) where 9 is very intolerant and 1 very tolerant (Humbert *et al.*, 2007), mean and maximum DBH (in cm) of each target species.

Species	n	I	Mean DBH	Maximum DBH
Pin cherry	318	9	1.8	6
Aspen	442	9	3	7.5
Paper birch	367	7	2.7	7.7
Balsam fir	328	3	3.4	12

Table 1.2 : Scientific and common names of all mapped species, as well as group membership of species that were pooled for analyses. OB: other broadleaves: or OC: other conifers.

Scientific name	Commun name	Group
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	Balsam fir	
<i>Acer rubrum</i> L.	Red maple, OB	OB
<i>Acer spicatum</i> Lam.	Mountain maple, OB	OB
<i>Alnus rugosa</i> (Du Roi) Spreng.	Speckled alder, OB	OB
<i>Amelanchier sp</i>	Serviceberry, OB	OB
<i>Betula alleghaniensis</i> Britton	Yellow birch, OB	OB
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	Paper birch	
<i>Corylus cornuta</i> Marsh.	Beaked hazelnut, OB	OB
<i>Nemopanthus mucronatus</i> (L.) Loes.	Catberry, OB	OB
<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss	White spruce, OC	OC
<i>Picea mariana</i> (Mill.) (BSP)	Black spruce, OC	OC
<i>Pinus banksiana</i> Lamb.	Jack pine, OC	OC
<i>Pinus strobus</i> L.	White pine, OC	OC
<i>Populus tremuloides</i> Michx.	Aspen	
<i>Prunus pensylvanica</i> L.f.	Pin cherry	
<i>Salix sp</i>	Willow, OB	OB
<i>Sorbus americana</i> Marsh.	American mountain ash, OB	OB
<i>Viburnum cassinoides</i> L.	White rod, OB	OB

Table 1.3: AIC_c of the best model and difference in AIC_c (ΔAIC_c) of alternate growth models with respect to the best model for each target species, and R^2 of each model. AIC_c and R^2 of the best models are highlighted in bold. Models from left to right are the size only, the size effect + site effect model and four different size effect + site effect + crowding effect models varying in their crowding effect component. For the crowding effect, “BA” is the stand basal area, “NCI” is the neighbourhood crowding index, “equi” is the equivalent competitors model and “full” is the competition model assigning different competitive effects to each neighbouring species.

Species	Size only		+ Site		+ Crowding							
	ΔAIC_c	R^2	ΔAIC_c	R^2	BA (equi)		NCI (equi)		BA (full)		NCI (full)	
	ΔAIC_c	R^2	ΔAIC_c	R^2	ΔAIC_c	R^2	ΔAIC_c	R^2	ΔAIC_c	R^2	AIC_c	R^2
Pin cherry	37.2	0.541	23.9	0.572	67.1	0.501	18.3	0.601	5.8	0.619	228.7	0.653
Aspen	165.3	0.543	122.7	0.589	34.2	0.673	25.6	0.688	9.7	0.7	341.2	0.72
Paper birch	210.7	0.448	168.1	0.514	153.3	0.538	74	0.635	9.8	0.699	395.7	0.71
Balsam fir	50.9	0.778	45	0.784	46.4	0.784	30.6	0.8	40	0.793	405.1	0.824

Table 1.4: Estimated interspecific competition coefficient (λ) of each pair of target (row) and competitor (column) species for the best model of each species. SI (in *italic*) is the 2 AIC_c unit asymptotic support interval for each parameter. Intraspecific λ are highlighted in bold.

<u>Target species</u>	<u>Competitor species</u>					
	Pin cherry	Aspen	Paper birch	Balsam fir	Other conifers	Other broadleaves
Pin cherry	0.99	0	0.01	1	0.4	0.65
<i>SI</i>	<i>0.97 - 1</i>	<i>0 - 0</i>	<i>0 - 0.01</i>	<i>0.99 - 1</i>	<i>0.4 - 0.41</i>	<i>0.64 - 0.65</i>
Aspen	0.03	0.28	0.79	1	0.37	0.56
<i>SI</i>	<i>0.03 - 0.12</i>	<i>0.28 - 0.29</i>	<i>0.78 - 0.81</i>	<i>0.99 - 1</i>	<i>0.37 - 0.44</i>	<i>0 - 1</i>
Paper birch	0.41	0.09	1	0.8	1	0.5
<i>SI</i>	<i>0.36 - 0.42</i>	<i>0.09 - 0.09</i>	<i>0.99 - 1</i>	<i>0.79 - 0.81</i>	<i>0.99 - 1</i>	<i>0.49 - 0.5</i>
Balsam fir	0.33	0.06	0.45	1	0.7	0.3
<i>SI</i>	<i>0.32 - 0.39</i>	<i>0.06 - 0.07</i>	<i>0.41 - 0.45</i>	<i>0.99 - 1</i>	<i>0.68 - 0.71</i>	<i>0.29 - 0.3</i>

Table 1.5: Estimated parameter values for the best model of each species. SI (in italic) is the 2 AICc units asymptotic support interval for each parameter.

Target species	R	α	β	C	K_1	K_2
Pin cherry	6.48	1.02	0.28	0.8	-0.01	1.78
<i>SI</i>	<i>6.41 - 6.54</i>	<i>1.01 - 1.04</i>	<i>0.28 - 0.37</i>	<i>0.7 - 0.9</i>	<i>-0.01 - 0.04</i>	<i>1.76 - 1.9</i>
Aspen	7	0.54	0	0.11	-0.38	1.68
<i>SI</i>	<i>6.95 - 7</i>	<i>0.54 - 0.55</i>	<i>0 - 0</i>	<i>0.01 - 0.21</i>	<i>-0.39 - (-0.38)</i>	<i>0.66 - 1.74</i>
Paper birch	4.82	1.53	0.24	3.54	-2	4.33
<i>SI</i>	<i>4.77 - 4.86</i>	<i>1.52 - 1.55</i>	<i>0.24 - 0.27</i>	<i>3.44 - 3.64</i>	<i>-2 - (-1.98)</i>	<i>4.29 - 4.38</i>
Balsam fir	3.23	1.04	0.14	0.6	-2	4.89
<i>SI</i>	<i>3.19 - 3.26</i>	<i>1.02 - 1.04</i>	<i>0.13 - 0.21</i>	<i>0.5 - 0.7</i>	<i>-2 - (-1.98)</i>	<i>4.84 - 4.94</i>

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude avait pour objectif principal de développer des modèles de croissance pour quatre espèces d'arbres dans de jeunes forêts mixtes (~ 10 ans) en régénération naturelle après coupe totale. Pour ce faire, nous avons paramétré et comparé des modèles de croissance considérant l'effet de la taille des gaules, des conditions de site ainsi que l'effet de l'agencement spatial et de l'identité des voisins.

Dans tous les cas, le meilleur modèle attribuait des effets compétitifs différents aux voisins en fonction de leur identité. Les fortes différences observées dans l'effet compétitif des espèces de la forêt boréale mixte vont à l'encontre d'une des prémisses principales de la théorie neutre qui est l'équivalence fonctionnelle des espèces. Cette différence était particulièrement flagrante entre le sapin, le plus fort compétiteur, et le peuplier dont l'effet compétitif était souvent nul. D'ailleurs, le peuplier était la seule espèce pour laquelle la compétition intraspécifique était faible. Le bouleau et le cerisier avaient des effets très variables selon l'espèce cible. En fait, le modèle utilisé ne permettant pas de détecter les interactions positives, les nombreuses relations compétitives nulles observées entre les espèces masquent peut-être l'existence de ce phénomène dans la forêt boréale mixte.

Ces résultats vont à l'encontre de ce qui est assumé dans les indices « libre de croître » (LDC) actuellement utilisés pour évaluer la compétition subite par les conifères dans les jeunes peuplements au Québec et ailleurs au Canada. Pour ces indices LDC, les feuillus commerciaux, tel le peuplier, sont considérés comme les compétiteurs les plus forts. Les peupliers étant très fréquents dans ce type de peuplement, les conifères sont généralement considérés non LDC. Or, la prescription sylvicole pour les peuplements où un nombre insuffisant de conifères sont considérés LDC est de procéder à des dégagements. Nos résultats suggèrent que l'influence négative des peupliers par rapport aux autres espèces est surévaluée ce qui peut se traduire sur le terrain

par des interventions sylvicoles coûteuses et inutiles pour atteindre les objectifs d'aménagement. De plus, l'effet compétitif variable observé pour le bouleau et le cerisier indique que les indices de compétition devraient être définis spécifiquement pour chaque espèce cible ce qui n'est pas le cas avec les indices LDC.

Pour les quatre espèces cibles, les modèles utilisant le NCI comme mesure de compétition ont été supérieurs à ceux utilisant la surface terrière, une mesure calculée à l'échelle du peuplement et commune en foresterie. Par contre, la différence de performance entre les modèles utilisant les deux types de mesures de compétition était faible. La surface terrière étant beaucoup plus rapide à obtenir, l'utilisation de cette mesure permettrait pour un même effort d'échantillonnage le développement de modèles pour plus d'espèces ou pour plus de conditions édaphiques. Dans un cadre d'aménagement forestier où les ressources sont limitées et le territoire à couvrir important, l'utilisation de ce type d'indice semble donc appropriée pour mesurer la compétition dans les jeunes peuplements équiens créés par les coupes totales.

Cependant, un récent projet de loi du gouvernement du Québec indique que les coupes totales seront bientôt remplacées sur une partie importante du territoire par des coupes imitant les perturbations naturelles ou « écosystémiques » (MRNF, 2008). Les coupes écosystémiques visent à reproduire les conditions de croissance créées par les perturbations naturelles et sont déjà à l'essai dans le cadre du projet TRIADE sur le territoire de notre étude, de même qu'ailleurs au Québec et dans le Monde. Les forêts résultant des coupes écosystémiques présentent une structure plus variable et l'utilisation des modèles de croissance mesurant la compétition au niveau local est probablement plus appropriée dans ce contexte. Ces modèles peuvent également être incorporés dans des simulateurs de forêt spatialement explicite et centrés sur l'arbre permettant l'exploration virtuelle de l'effet des nouveaux modes d'aménagement forestier avant leur application. D'ailleurs, ce projet de maîtrise s'inscrivait

comme la première du développement de l'un de ces simulateurs, SORTIE-ND, pour la région du Haut-St-Maurice. L'objectif d'utilisation de ce simulateur est de fournir des courbes de croissances réalistes pour les différentes espèces en fonction des traitements sylvicoles pour lesquels aucun précédent n'est disponible. C'est pourquoi malgré leur plus grand coût, le développement de modèles spatialement explicites demeure important. Les prochaines étapes dans le développement du simulateur SORTIE-ND consisteront à étendre les modèles de croissance aux arbres de plus grandes tailles et à simuler la mortalité des différentes espèces pour la région. À moyen terme, ces recherches permettront de simuler l'effet de nouveaux types de récolte et de comparer leurs effets sur la structure des forêts aux perturbations naturelles.

RÉFÉRENCES

- Archambault, L., J. Morissette et M. Bernier-Cardou. 1998. «Forest succession over a 20-year period following clearcutting in balsam fir-yellow birch ecosystems of eastern Quebec, Canada». *Forest Ecology and Management*. vol. 102, no 1, p. 61-74.
- Balandier, P., C. Collet, J. H. Miller, P. E. Reynolds et S. M. Zedaker. 2006. «Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation». *Forestry*. vol. 79, p. 3-27.
- Bartelink, H. H. 2000. «A growth model for mixed forest stands». *Forest Ecology and Management*. vol. 134, no 1-3, p. 29-43.
- Bazzaz, F. A. 1979. «The Physiological Ecology of Plant Succession». *Annual Review of Ecology and Systematics*. vol. 10, p. 351-371.
- Bella, I. E. 1971. «A New Competition Model for Individual Trees». *Forest Science*. vol. 17, p. 364-372.
- Bokalo, M., P. G. Comeau et S. J. Titus. 2007. «Early development of tended mixtures of aspen and spruce in western Canadian boreal forests». *Forest Ecology and Management*. vol. 242, no 2-3, p. 175-184.
- Brais, S., M. Brazeau, J-L. Brown, C. Camiré, D. Paré et A. Robitaille. 1996. «Géologie, dépôts de surface et sols forestiers». In *Manuel de Foresterie*, p. 5-95. Saint-Nicolas, Canada: Les presses de l'université Laval.
- Bristow, M., J. K. Vanclay, L. Brooks et M. Hunt. 2006. «Growth and species interactions of *Eucalyptus pellita* in a mixed and monoculture plantation in the humid tropics of north Queensland». *Forest Ecology and Management*. vol. 233, no 2-3, p. 285-294.
- Brokaw, N., et R. T. Busing. 2000. «Niche versus chance and tree diversity in forest gaps». *Trends in Ecology and Evolution*. vol. 15, no 5, p. 183-188.
- Brooker, R., Z. Kikvidze, F. I. Pugnaire, R. M. Callaway, P. Choler, C. J. Lortie et R. Michalet. 2005. «The importance of importance». *Oikos*. vol. 109, no 1, p. 63-70.
- Brooker, R. W., F. T. Maestre, R. M. Callaway, C. L. Lortie, L. A. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielbörger, J. M. J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, E. Corcket, S. Delzon, E. Forey, Z. Kikvidze, J. Olofsson, F. Pugnaire, C. L. Quiroz, P. Saccone, K. Schiffers, M. Seifan, B. Touzard et R. Michalet. 2008. «Facilitation in plant

communities: The past, the present, and the future». *Journal of Ecology*. vol. 96, no 1, p. 18-34.

Burnham, K. P. , et D. R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, Second edition. New York, New York, USA: Springer-Verlag.

Burton, P. J. 1993. «Some limitations inherent to static indices of plant competition». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 23, no 10, p. 2141-2152.

Callaway, R. M. 1997. «Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept». *Oecologia*. vol. 112, no 2, p. 143-149.

Callaway, R. M., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, R. Michalet, L. Paolini, F. I. Pugnaire, B. Newingham, E. T. Aschehoug, C. Armas, D. Kikodze et B. J. Cook. 2002. «Positive interactions among alpine plants increase with stress». *Nature*. vol. 417, no 6891, p. 844-848.

Callaway, R. M., et L. R. Walker. 1997. «Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities». *Ecology*. vol. 78, no 7, p. 1958-1965.

Canham, C. D., A. C. Finzi, S. W. Pacala et D. H. Burbank. 1994. «Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: Interspecific variation in light transmission by canopy trees». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 24, no 2, p. 337-349.

Canham, C. D., P. T. LePage et K. D. Coates. 2004. «A neighborhood analysis of canopy tree competition: Effects of shading versus crowding». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 34, no 4, p. 778-787.

Canham, C. D., M. J. Papaik, M. Uriarte, W. H. McWilliams, J. C. Jenkins et M. J. Twery. 2006. «Neighborhood analyses of canopy tree competition along environmental gradients in New England forests». *Ecological Applications*. vol. 16, no 2, p. 540-554.

Canham, C. D., et M. Uriarte. 2006. «Analysis of neighborhood dynamics of forest ecosystems using likelihood methods and modeling». *Ecological Applications*. vol. 16, no 1, p. 62-73.

Canham, C., et P.L. Marks. 1985. « The Response of Woody Plants to disturbance: Patterns of Establishment and Growth». In *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, p. 197-216. Orlando, Florida.

Canham, C., L.E. Murphy et M. J. Papaik (2005). SORTIE-ND: Software for spatially-explicit simulation of forest dynamics. Millbrook (NY), Insitute of Ecosystem Studies. En ligne. <<http://www.sortie-nd.org/>>.

- Carter, M.R. 1993. *Soil Sampling and Methods of Analysis*: Lewis publishers.
- Caspersen, J. P., et S. W. Pacala. 2001. «Successional diversity and forest ecosystem function». *Ecological Research*. vol. 16, no 5, p. 895-903.
- CEGFPQ (2004). Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise, ISBN 2-550-43626-1, Québec: Les publications du Québec.
- Coates, K. D., C. D. Canham, M. Beaudet, D. L. Sachs et C. Messier. 2003. «Use of a spatially explicit individual-tree model (SORTIE/BC) to explore the implications of patchiness in structurally complex forests». *Forest Ecology and Management*. vol. 186, no 1-3, p. 297-310.
- Coates, K.D., C.D. Canham et P. T. LePage. 2009. «Above- versus below-ground competitive effects and responses of a guild of temperate tree species». *Journal of Ecology*. vol. 97, p. 118-130.
- Coomes, D. A., et R. B. Allen. 2007. «Effects of size, competition and altitude on tree growth». *Journal of Ecology*. vol. 95, no 5, p. 1084-1097.
- Craine, J. M. 2005. «Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman». *Journal of Ecology*. vol. 93, no 6, p. 1041-1052.
- 2007. «Plant strategy theories: replies to Grime and Tilman». *Journal of Ecology*. vol. 95, no 2, p. 235-240.
- Daniels, R. F., H. E. Burkhart et T. R. Clason. 1986. «A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 16, no 6, p. 1230-1237.
- De Luis, M., J. Raventos, J. Cortina, M. J. Moro et J. Bellot. 1998. «Assessing components of a competition index to predict growth in an even-aged *Pinus nigra* stand». *New Forests*. vol. 15, no 3, p. 223-242.
- Dewar, R. C. 1993. «A mechanistic analysis of self-thinning in terms of the carbon balance of trees». *Annals of Botany*. vol. 71, no 2, p. 147-159.
- Dubois, J., J. C. Ruel, J. G. Elie et L. Archambault. 2006. «Dynamique et estimation du rendement des strates de retour après coupe totale dans la sapinière à bouleau jaune». *Forestry Chronicle*. vol. 82, no 5, p. 675-689.
- Edwards, E.W. 1992. *The framework of inference in Likelihood*. Baltimore, USA: Johns Hopkins University Press.

- Fahey, T. J., J. J. Battles et G. F. Wilson. 1998. «Responses of early successional northern hardwood forests to changes in nutrient availability». *Ecological Monographs*. vol. 68, no 2, p. 183-212.
- Filipescu, C. N., et P. G. Comeau. 2007. «Competitive interactions between aspen and white spruce vary with stand age in boreal mixedwoods». *Forest Ecology and Management*. vol. 247, no 1-3, p. 175-184.
- Firn, J., P. D. Erskine et D. Lamb. 2007. «Woody species diversity influences productivity and soil nutrient availability in tropical plantations». *Oecologia*. vol. 154, no 3, p. 521-533.
- Frelich, L. E., et P. B. Reich. 1999. «Neighborhood effects, disturbance severity, and community stability in forests». *Ecosystems*. vol. 2, no 2, p. 151-166.
- Frey, B.R., V. J. Lieffers, S.M. Landhausser, P.G. Comeau et K.J. Greenway. 2003. «An analysis of sucker regeneration of trembling aspen». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 33, p. 1169-1179.
- Fynn, R.W.S., C.D. Morris et K.P. Kirkman. 2005. «Plant strategies and trait trade-offs influence trends in competitive ability along gradients of soil fertility and disturbance». *Journal of Ecology*. vol. 93, no 2, p. 384-394.
- Gerry, A. K., et S. D. Wilson. 1995. «The influence of initial size on the competitive responses of six plant species». *Ecology*. vol. 76, no 1, p. 272-279.
- Goffe, William L., Gary D. Ferrier et John Rogers. 1994. «Global optimization of statistical functions with simulated annealing». *Journal of Econometrics*. vol. 60, no 1-2, p. 65-99.
- Gratzer, G., C.D. Canham, U. Dieckmann, A. Fischer, Y. Iwasa, R. Law, M. J. Lexer, H. Sandmann, T. A. Spies, B. E. Splechna et J. Szwagrzyk. 2004. «Spatio-temporal development of forests - Current trends in field methods and models». *Oikos*. vol. 107, no 1, p. 3-15.
- Gravel, D., C. D. Canham, M. Beaudet et C. Messier. 2006. «Reconciling niche and neutrality: The continuum hypothesis». *Ecology Letters*. vol. 9, no 4, p. 399-409.
- Grime, J. P. 1977. «Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory». *The American Midland Naturalist*. vol. 111, p. 1169-1194.

- Grime, J. Philip. 2007. «Plant strategy theories: a comment on Craine (2005)». *Journal of Ecology*. vol. 95, no 2, p. 227-230.
- Haeussler, S., et Y. Bergeron. 2004. «Range of variability in boreal aspen plant communities after wildfire and clear-cutting». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 34, no 2, p. 274-288.
- Hartmann, H., M. Beaudet, M. J. Mazerolle et C. Messier. 2009. «Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) growth is influenced by close conspecifics and skid trail proximity following selection harvest». *Forest Ecology and Management*. vol. 258, no 5, p. 823-831.
- He, F., et R. P. Duncan. 2000. «Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest». *Journal of Ecology*. vol. 88, no 4, p. 676-688.
- Hegyi, F. 1974. «A simulation model for managing jack-pine stands». In *Growth Models for Tree and Stand Simulation*, J. Fries, p. 74–90. Stockholm: Royal College of Forestry.
- Hibbs, D. E. 1983. «Forty years of forest succession in central New England». *Ecology*. vol. 64, no 6, p. 1394-1401.
- Holmes, M. J., et D. D. Reed. 1991. «Competition indices for mixed species northern hardwoods». *Forest Science*. vol. 37, no 5, p. 1338-1349.
- Holt, R. D. 2006. «Emergent neutrality». *Trends in Ecology and Evolution*. vol. 21, no 10, p. 531-533.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin III, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer et D. A. Wardle. 2005. «Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge». *Ecological Monographs*. vol. 75, no 1, p. 3-35.
- Hou, J. H., X. C. Mi, C. R. Liu et K. P. Ma. 2006. «Tree competition and species coexistence in a *Quercus-Betula* forest in the Dongling Mountains in northern China». *Acta Oecologica*. vol. 30, no 2, p. 117-125.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- . 2005. «Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence». *Functional Ecology*. vol. 19, no 1, p. 166-172.

- Humbert, L., D. Gagnon, D. Kneeshaw et C. Messier. 2007. «A shade tolerance index for common understory species of northeastern North America». *Ecological Indicators*. vol. 7, no 1, p. 195-207.
- Kobe, R. K., S. W. Pacala, J. A. Silander et C. D. Canham. 1995. «Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance». *Ecological Applications*. vol. 5, no 2, p. 517-532.
- Kork, R. K. 1996. «Intraspecific variation in sapling mortality and growth predicts geographic variation in forest composition». *Ecological Monographs*. vol. 66, no 2, p. 181-201.
- Kozlowski, T. T. 2002. «Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: Implications for forest management». *Forest Ecology and Management*. vol. 158, no 1-3, p. 195-221.
- Lafèche, V., J. C. Ruel et L. Archambault. 2000. «Evaluation de la coupe avec protection de la regeneration et des sols comme methode de regeneration de peuplements melanges du domaine bioclimatique de la sapiniere a bouleau jaune de l'est du Quebec, Canada». *The Forestry Chronicle*. vol. 76, no 4, p. 653-664.
- Larocque, G. R. 2002. «Examining different concepts for the development of a distance-dependent competition model for red pine diameter growth using long-term stand data differing in initial stand density». *Forest Science*. vol. 48, no 1, p. 24-34.
- Lieffers, V. J., B. D. Pinno et K. J. Stadt. 2002. «Light dynamics and free-to-grow standards in aspen-dominated mixedwood forests». *Forestry Chronicle*. vol. 78, no 1, p. 137-145.
- Lieffers, V. J., K. J. Stadt et Z. Feng. 2007. «Free-to-grow regeneration standards are poorly linked to growth of spruce in boreal mixedwoods». *Forestry Chronicle*. vol. 83, no 6, p. 818-824.
- Liptzin, D., et P. M. S. Ashton. 1999. «Early-successional dynamics of single-aged mixed hardwood stands in a southern New England forest, USA». *Forest Ecology and Management*. vol. 116, no 1-3, p. 141-150.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman et D. A. Wardle. 2001. «Ecology: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges». *Science*. vol. 294, no 5543, p. 804-808.
- Lorimer, C. G. 1983. «Tests of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands». *Forest Ecology & Management*. vol. 6, no 4, p. 343-360.

- Lortie, C. J., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F. I. Pugnaire et R. M. Callaway. 2004. «Rethinking plant community theory». *Oikos*. vol. 107, no 2, p. 433-438.
- Lortie, C. J., et R. M. Callaway. 2006. «Re-analysis of meta-analysis: Support for the stress-gradient hypothesis». *Journal of Ecology*. vol. 94, no 1, p. 7-16.
- Lussier, J. M., H. Morin et R. Gagnon. 1992. «Comparaison de la croissance de marcottes d'épinette noire (*Picea mariana*) adultes après coupe à celle d'individus issus de graines après feu». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 22, no 10, p. 1524-1535.
- Maestre, F. T., S. Bautista et J. Cortina. 2003. «Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands». *Ecology*. vol. 84, no 12, p. 3186-3197.
- Maestre, F. T., F. Valladares et J. F. Reynolds. 2005. «Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments». *Journal of Ecology*. vol. 93, no 4, p. 748-757.
- Mallik, A. U., F. W. Bell et Y. Gong. 1997. «Regeneration behavior of competing plants after clear cutting: Implications for vegetation management». *Forest Ecology and Management*. vol. 95, no 1, p. 1-10.
- McKeague, J.A. 1978. *Manuel de méthodes d'analyse des sols, 2ème édition*. Ottawa, Canada: Société canadienne de la science du sol.
- Mehlich, A. 1984. «Mehlich 3 soil test extractant: a modification of Mehlich 2». *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. vol. 15, p. 1409-1416.
- Messier, C., M.-J. Fortin, F. Schmiegelow, F. Doyon, S.G. Cumming, J.P. Kimmins, B. Seely, C. Welham et J. Nelson. 2003. «Modelling tools to assess the sustainability of forest management scenarios». In *Towards Sustainable Management of the Boreal Forest*, P. J. Burton, C. Messier, D.W. Smith et W.L. Adamowicz, p. 531-580. Ottawa, Ontario, Canada: NRC Research Press.
- MRNF. 2002. *Normes d'inventaire forestier, édition 2002*. Québec, Qc: Ministère des Ressources Naturelles et de la Faunes du Québec - Direction des inventaires forestiers.
- . 2003. *Manuel d'aménagement forestier, 4ème édition*. Québec, Canada: Gouvernement du Québec.

- (2008). La forêt, pour construire le Québec de demain. Québec, Canada, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune: 73 p
- Myster, R. W., et S.T.A. Pickett. 1994. «A comparison of rate of succession over 18 yr in 10 contrasting old fields». *Ecology*. vol. 75, no 2, p. 387-392.
- Nyland, R. D., A. L. Bashant, E. F. Heitzman et J. M. Verostek. 2007. «Interference to hardwood regeneration in northeastern north America: Pin cherry and its effects». *Northern Journal of Applied Forestry*. vol. 24, no 1, p. 52-60.
- Oliver, C.D. 1981. «Forest development in North America following major disturbances». *Forest Ecology and Management*. vol. 3, p. 1553-1168.
- Pacala, S. W., C. D. Canham, J. Saponara, J. A. Silander Jr, R. K. Kobe et E. Ribbens. 1996. «Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics». *Ecological Monographs*. vol. 66, no 1, p. 1-43.
- Pacala, S. W., C. D. Canham, J. A. Silander Jnr et R. K. Kobe. 1994. «Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 24, no 11, p. 2172-2183.
- Pacala, S. W., C. D. Canham et J. A. Silander Jr. 1993. «Forest models defined by field measurements: I. The design of a northeastern forest simulator». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 23, no 10, p. 1980-1988.
- Papaik, M. J., et C. D. Canham. 2006. «Multi-model analysis of tree competition along environmental gradients in southern New England forests». *Ecological Applications*. vol. 16, no 5, p. 1880-1892.
- Phillips, P. D., T. E. Brash, I. Yasman, P. Subagyo et P. R. Van Gardingen. 2003. «An individual-based spatially explicit tree growth model for forests in East Kalimantan (Indonesian Borneo)». *Ecological Modelling*. vol. 159, no 1, p. 1-26.
- Pierce, S., A. Vianelli et B. Cerabolini. 2005. «From ancient genes to modern communities: The cellular stress response and the evolution of plant strategies». *Functional Ecology*. vol. 19, no 5, p. 763-776.
- Pinno, B. D., B. R. Thomas et N. Bélanger. 2009. «Predicting the productivity of a young hybrid poplar clone under intensive plantation management in northern Alberta, Canada using soil and site characteristics». *New Forests*, p. 1-15.
- Porté, A., et H. H. Bartelink. 2002. «Modelling mixed forest growth: A review of models for forest management». *Ecological Modelling*. vol. 150, no 1-2, p. 141-188.

- Potvin, C., et N.J. Gotelli. 2008. «Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees». *Ecology Letters*. vol. 11, no 3, p. 217-223.
- Pueyo, S., F. He et T. Zillio. 2007. «The maximum entropy formalism and the idiosyncratic theory of biodiversity». *Ecology Letters*. vol. 10, no 11, p. 1017-1028.
- Pugnaire, F. I., et M. T. Luque. 2001. «Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress». *Oikos*. vol. 93, no 1, p. 42-49.
- Robitaille, A., et J.P. Saucier. 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*, 213 t. Québec, Canada: Les publications du Québec.
- Ruel, J. C. 1992. «Impact de la compétition exercée par le framboisier (*Rubus idaeus* L.) et les feuillus de lumière sur la croissance du sapin (*Abies balsamea* (L.) Mill.) en régénération». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 22, no 9, p. 1408-1416.
- Ruel, J. C., F. Quellet, R. Plusquellec et C. H. Ung. 1998. «Évolution de la régénération de peuplements résineux et mélangés au cours des 30 années après coupe à blanc mécanisée». *The Forestry Chronicle*. vol. 74, no 3, p. 428-443.
- Saucier, J.P., P. Grondin, A. Robitaille, J. Gosselin, C. Morneau, P.J.H. Richard, J. Brisson, L. Sirois, A. Leduc, H. Morin, E. Thiffault, S. Gauthier, C. Lavoie et S. Payette. 2009. «Écologie forestière». In *Manuel de foresterie*, 2^eéd, Éditions Multimondes, p. 165-316. Québec, Qc, Canada: Ordre des ingénieurs forestiers du Québec.
- Silvertown, Jonathan. 2004. «Plant coexistence and the niche». *Trends in Ecology & Evolution*. vol. 19, no 11, p. 605-611.
- Simard, S. W., et D. L. Sachs. 2004. «Assessment of interspecific competition using relative height and distance indices in an age sequence of seral interior cedar-hemlock forest in British Columbia». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 34, no 6, p. 1228-1240.
- Simard, S. W., D. L. Sachs, A. Vyse et L. L. Blevins. 2004. «Paper birch competitive effects vary with conifer tree species and stand age in interior British Columbia forests: Implications for reforestation policy and practice». *Forest Ecology and Management*. vol. 198, no 1-3, p. 55-74.
- Simard, S. W., et B. J. Zimonick. 2005. «Neighborhood size effects on mortality, growth and crown morphology of paper birch». *Forest Ecology and Management*. vol. 214, no 1-3, p. 251-265.
- Soares, P., et M. Tome. 1999. «Distance-dependent competition measures for eucalyptus plantations in Portugal». *Annals of Forest Science*. vol. 56, no 4, p. 307-319.

- Stadt, K. J., C. Huston, K. D. Coates, Z. Feng, M. R. T. Dale et V. J. Lieffers. 2007. «Evaluation of competition and light estimation indices for predicting diameter growth in mature boreal mixed forests». *Annals of Forest Science*. vol. 64, no 5, p. 477-490.
- Stone, L., et A. Roberts. 1991. «Conditions for a species to gain advantage from the presence of competitors». *Ecology*. vol. 72, no 6, p. 1964-1972.
- Svenning, J. C., T. Fabbro et S. J. Wright. 2008. «Seedling interactions in a tropical forest in Panama». *Oecologia*. vol. 155, no 1, p. 143-150.
- Szwagrzyk, J., et A. Gazda. 2007. «Above-ground standing biomass and tree species diversity in natural stands of Central Europe». *Journal of Vegetation Science*. vol. 18, no 4, p. 555-562.
- Thurston, S. W., M. E. Krasny, C. W. Martin et T. J. Fahey. 1992. «Effect of site characteristics and 1st- and 2nd-year seedling densities on forest development in a northern hardwood forest». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 22, no 12, p. 1860-1868.
- Tierney, G. L., et T. J. Fahey. 1998. «Soil seed bank dynamics of pin cherry in a northern hardwood forest, New Hampshire, U.S.A». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 28, no 10, p. 1471-1480.
- Tilman, D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Coll. «Monographs in Population Biology». Princeton, NJ, USA: Princeton University Press.
- 2007. «Resource competition and plant traits: A response to Craine et al. 2005: Forum». *Journal of Ecology*. vol. 95, no 2, p. 231-234.
- Tilman, D., P. B. Reich, J. Knops, D. Wedin, T. Mielke et C. Lehman. 2001. «Diversity and productivity in a long-term grassland experiment». *Science*. vol. 294, no 5543, p. 843-845.
- Tome, M., et H. E. Burkhart. 1989. «Distance-dependent competition measures for predicting growth of individual trees». *Forest Science*. vol. 35, no 3, p. 816-831.
- Uriarte, M., R. Condit, C. D. Canham et S. P. Hubbell. 2004. «A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: Does the identity of neighbours matter?». *Journal of Ecology*. vol. 92, no 2, p. 348-360.

- Vilà, M., J. Vayreda, L. Comas, J. J. Ibanez, T. Mata et B. Obon. 2007. «Species richness and wood production: A positive association in Mediterranean forests». *Ecology Letters*. vol. 10, no 3, p. 241-250.
- Volkov, I., J. R. Banavar, S. P. Hubbell et A. Maritan. 2003. «Neutral theory and relative species abundance in ecology». *Nature*. vol. 424, no 6952, p. 1035-1037.
- Wagner, R. G., et S. R. Radosevich. 1998. «Neighborhood approach for quantifying interspecific competition in coastal Oregon forests». *Ecological Applications*. vol. 8, no 3, p. 779-794.
- Wagner, R.G., et J.C. Zasada. 1991. «Integrating plant autecology and silvicultural activities to prevent forest vegetation management problems». *The Forestry Chronicle*. vol. 67, no 5, p. 506-513.
- Weigelt, A., et P. Jolliffe. 2003. «Indices of plant competition». *Journal of Ecology*. vol. 91, no 5, p. 707-720.
- Weiner, J. 1984. «Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals». *Journal of Ecology*. vol. 72, no 1, p. 183-195.
- Welden, C. W., et W. L. Slauson. 1986. «The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications». *The Quarterly review of biology*. vol. 61, no 1, p. 23-44.
- Wimberly, M. C., et B. B. Bare. 1996. «Distance-dependent and distance-independent models of douglas-fir and western hemlock basal area growth following silvicultural treatment». *Forest Ecology and Management*. vol. 89, no 1-3, p. 1-11.
- Woods, K. D. 2000. «Dynamics in late-successional hemlock-hardwood forests over three decades». *Ecology*. vol. 81, no 1, p. 110-126.
- Wright, E. F., K. D. Coates, C. D. Canham et P. Bartemucci. 1998. «Species variability in growth response to light across climatic regions in northwestern British Columbia». *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 28, no 6, p. 871-886.
- Yoshida, T., et T. Kamitani. 2000. «Interspecific competition among three canopy-tree species in a mixed-species even-aged forest of central Japan». *Forest Ecology and Management*. vol. 137, no 1-3, p. 221-230.
- Zhao, D., B. Borders et M. Wilson. 2004. «Individual-tree diameter growth and mortality models for bottomland mixed-species hardwood stands in the lower Mississippi alluvial valley». *Forest Ecology and Management*. vol. 199, no 2-3, p. 307-322.

Zhao, D., B. Borders, M. Wilson et S. L. Rathbun. 2006. «Modeling neighborhood effects on the growth and survival of individual trees in a natural temperate species-rich forest». *Ecological Modelling*. vol. 196, no 1-2, p. 90-102.