

TABLES DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES	V
LISTE DES TABLEAUX.....	VI
RÉSUMÉ	VII
CHAPITRE I	
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Problématique.....	1
1.2 État des connaissances	4
1.2.1 Interactions compétitives en plantations résineuses	4
1.2.2 Compétition symétrique et asymétrique.....	6
1.2.3 Interactions positives dans les peuplements forestiers	7
1.2.4 La facilitation	8
1.2.5 La ségrégation des niches et la complémentarité	9
1.2.6 Effets des espèces sur la disponibilité en eau du sol	12
1.2.7 Effets indirects des espèces compétitrices sur le stress hydrique des plants	13
1.2.8 Modélisation des interactions et indices de compétition.....	14
1.3 Objectifs de l'étude et hypothèses de travail	15
1.4 Approche méthodologique.....	16
1.5 Retombées du projet	17
CHAPITRE II	
EFFECTS OF DECIDUOUS ENCROACHMENT IN SPRUCE PLANTATIONS OF THE EASTERN BOREAL FOREST.....	18
2.1 Résumé	18
2.2 Abstract.....	19
2.3 Introduction	20
2.4 Methods	22
2.4.1 Study area and sites	22

2.4.2	Field methods	23	
2.4.3	Laboratory analyses.....	24	
2.4.4	Carbon isotope analysis.....	24	
2.4.5	Soil sample analysis	26	
2.4.6	Data analyses.....	27	
2.5	Results	33	
2.5.1	Plantation characteristics	33	
2.5.2	Species size effect	39	
2.5.3	Neighbors' crowding effect.....	40	
2.5.4	Neighbors' shading effect.....	47	
2.5.5	Relationship between deciduous species and tree moisture stress	49	
2.6	Discussion.....	52	
2.6.1	Crowding versus shading effects on target tree growth	52	
2.6.2	Inter-specific versus intra-specific competition	53	
2.6.3	Crowding competition from large deciduous trees.....	53	
2.6.4	Tree water status improves with deciduous and high-shrubs abundance.....	54	
2.6.5	Understory vegetation effect on spruce moisture stress	56	
2.6.6	Management implications	57	
2.7	Conclusion.....	58	
CHAPITRE III			
CONCLUSION GÉNÉRALE.....			60
APPENDICE A			
CALCULE DE L'OMBRAJE DU «SHADING EFFECT».....			62
BIBLIOGRAPHIE.....			65

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
2.1 Goodness of fit (R ²) and bias (slope) for the full model for black spruce (R ² = 0.54, slope=1.005) and white spruce (R ² = 0.69, slope=1.008).....	35
2.2 Estimated potential radial growth rates (mm per year) for black spruce and white spruce as a function of stem diameter (dbh).....	40
2.3 Estimated competition indices (λ) and 95% support intervals for the species effect of each of the six species of competitors on black spruce and white spruce target trees.....	41
2.4 Decline in the competitive effect of neighboring tree as a function of distance from target trees for black spruce and white spruce.....	44
2.5 Black spruce and white spruce potential growth variation with neighbor size (dbh in cm) according to the best models.....	45
2.6 Black spruce and white spruce fraction of potential radial growth as a function of the number of neighbors of each species and according to best crowding model for each target species.....	46
2.7 Black and white spruce fraction of potential radial growth as a function of crowding estimated based on neighborhood competition index (NCI) and target tree size.....	47
2.8 Predicted decline in potential growth of black spruce and white spruce target tree as a function of shading by neighbors.....	48
2.9 Predicted decline in potential growth of black spruce and white spruce as a function of the degree of neighbors' shading and crowding effect using best model for each target species.....	49
2.10 Path diagram of causal relationship between target trees water status (¹³ C discrimination), canopy opening, soil water retention, herb cover, and deciduous trees and high-shrubs density (basal area in m ² ha ⁻¹).....	51

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
2.2 Equation formulas of the competition model's components and parameters description.....	31
2.2 Vegetation abundance, target trees and soil characteristics in 15 to 30 year old plantations growing on mesic clayey sites in northwestern Quebec.....	34
2.3 Comparison among alternative competition models for black spruce and white spruce based on AICc.....	38
2.4 Parameter estimates and support intervals (S.I) for the best fitting model for black spruce and white spruce target tree radial growth.....	39
2.5 Direct and indirect causal relationships between tree water status (TWS) canopy opening (CanOp), soil water retention (FC), herb abundance and stand composition (high shrubs and deciduous trees densities).....	51
A.1 Paramètres utilisés pour simuler l'ombrage pour la région de l'Abitibi	63
A.2 Paramètres utilisés pour les relations allométriques.....	64

RÉSUMÉ

Le renouvellement des forêts par le biais des plantations est une importante pratique sylvicole dans la forêt boréale mixte de l'est du Canada. Lors de l'établissement de ces plantations, la disponibilité de lumière ainsi que celle des nutriments favorisent la venue d'espèces opportunistes, tels les feuillus de lumière et les plantes herbacées. Celles-ci captent les ressources au détriment des arbres plantés et ont ainsi le potentiel de réduire la croissance des semis. Cependant, l'effet des espèces compétitrices à plus long terme est peu connu et certaines études laissent croire que la composante feuillue pourrait avoir des effets bénéfiques sur la croissance des essences résineuses.

L'objectif global de cette étude est de déterminer les effets de la proximité des essences feuillues, arborescentes et arbustives, sur la croissance et le stress hydrique d'épinettes noires (*Picea mariana*) et d'épinettes blanches (*Picea glauca*) issues de plantations de 15 à 30 ans. Le premier objectif de cette étude est de qualifier et quantifier les interactions compétitives entre les épinettes et les feuillus en déterminant l'importance de l'espèce compétitrice, de la densité du peuplement, de la taille des compétiteurs ainsi que leur proximité sur la croissance radiale de l'épinette noire et de l'épinette blanche. Afin de répondre à cet objectif, nous avons formulé 3 hypothèses de travail. Premièrement (1), compte tenu de la plus grande tolérance à l'ombre de l'épinette noire relativement à l'épinette blanche, nous nous attendons à ce que l'ombrage des voisins affecte davantage l'épinette blanche et, comme ces deux essences sont tolérantes à l'ombre, on s'attend à ce que la compétition par encombrement soit plus déterminante que celle pour la lumière. Deuxièmement (2), en raison des différences physiologiques entre les épinettes et les feuillus en ce qui a trait à l'utilisation des ressources nous émettons l'hypothèse que les feuillus sont de plus faibles compétiteurs pour les épinettes qu'elles ne le sont pour elles-mêmes. Troisièmement (3), nous nous attendons à ce que la compétition par encombrement se produise seulement lorsque les feuillus sont plus gros que les épinettes.

Le deuxième objectif vise à déterminer si la composante feuillue diminue le stress hydrique des plants selon 2 hypothèses. En accélérant la fermeture de la canopée (1), la composante feuillue diminue la pression de compétition pour l'eau par les plantes herbacées. (2) La composante feuillue, pour une même texture de sol, améliore les propriétés physiques du sol telles la structure, la porosité et la rétention en eau.

L'aire d'étude se situe dans le sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de l'ouest, dans la région écologique des basses terres de l'Abitibi. Vingt plantations d'épinettes noires et d'épinettes blanches, âgées de 15 à 30 ans, ont été sélectionnées sur des sites argileux mésiques. Une analyse de compétition à l'échelle de l'arbre a été effectuée sur la croissance radiale de 378 arbres-cibles distribués sur 126 placettes. Le modèle utilisé répartit la compétition en effets d'ombrage et effets de densité. Le rapport isotopique de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ du bois des arbres-cibles a été analysé afin d'évaluer le stress hydrique des plants en fonction des propriétés physiques du sol et en fonction de la densité de la végétation. Une analyse de piste a été effectuée afin de déterminer l'effet de la composante feuillue sur le stress hydrique des plants.

Le meilleur modèle de compétition pour l'épinette noire est dépendant de la distance et inclut un effet de taille et d'espèce alors que l'effet d'ombrage est faible. Les plus forts compétiteurs sont les feuillus arborescents par leur effet de densité. Pour l'épinette blanche, le modèle inclut un effet d'ombrage et de densité en fonction de l'espèce où les plus forts compétiteurs sont les conspécifiques et les feuillus arborescents sont de faibles compétiteurs. Dans les deux cas, les plus petits individus sont plus sensibles à la compétition et l'effet compétitif des feuillus arbustifs est négligeable. En fait, les feuillus arbustifs diminuent le stress hydrique des plants en augmentant la capacité de rétention en eau du sol. Dans l'ensemble, nos résultats démontrent que les arbres et les arbustes feuillus en plantations d'épinette de 15 à 30 ans ont des interactions à la fois compétitives et facilitantes.

MOTS CLÉS : Compétition, plantation, épinette noire, épinette blanche, enfeuillage, stress hydrique.

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Problématique

Au Québec, de 130 à 160 millions de plants sont annuellement mis en terre sur des superficies totalisant en moyenne 72 000 ha (Parent, 2010). De celles-ci, 70 % sont reboisées en épinette blanche ou en épinette noire. Dans ces plantations, l'espèce à reboiser est choisie en fonction des caractéristiques du site (Barbier *et al.*, 2008) et peut modifier de façon importante la composition et la dynamique forestière. Ainsi, lors de l'établissement de ces plantations, la disponibilité de la lumière et des nutriments favorisent l'arrivée d'espèces opportunistes, tels les feuillus de lumière, les arbustes et les plantes herbacées. Ces espèces ont le potentiel de réduire la croissance des semis (Balandier *et al.*, 2006). Les jeunes plantations sont donc soumises à un aménagement intensif visant le retrait de la végétation compétitrice (Wagner *et al.*, 1999; Biring *et al.*, 2003) souvent en ayant recours à des phytocides. Or, au Québec, l'abandon de l'utilisation de phytocides adopté en 2001 dans le cadre de la stratégie de protection des forêts a complexifié la gestion de cette compétition (Roy *et al.*, 2003). Ainsi, depuis 2001, la végétation compétitrice est principalement gérée par des traitements mécaniques tels le dégagement et les éclaircies, ce qui en limite le contrôle.

De plus en plus, on considère le maintien ou l'augmentation de la diversité à l'échelle de la plantation par l'utilisation d'une variété d'espèces plantées. Selon Brockerhoff *et al.* (2008), le rôle des plantations dans la conservation de la biodiversité peut être amélioré si les plantations sont aménagées de manière à ce

qu'elles contribuent à la conservation de la biodiversité à travers tout le paysage, plutôt que de se concentrer sur les valeurs de la plantation elle-même. Dernièrement, des études ont démontré l'effet positif de la complémentarité et de la diversité fonctionnel sur la productivité forestière (Potvin et Gotelli, 2008; Paquette et Messier, 2011). Des plantations mixtes, bien planifiées pourraient émuler le développement structurel naturel des peuplements, tout en rendant les plantations moins vulnérables aux perturbations naturelles (Jactel et Brockerhoff, 2007). De plus, des plantations mixtes complémentaires pourraient être plus productives que des monocultures, en permettant une meilleure utilisation des ressources (Erskine *et al.*, 2006). Les modèles théoriques prédisent qu'une plus grande diversité de plantes mène à une plus grande diversité fonctionnelle et ainsi à une meilleure productivité primaire (Tilman *et al.*, 1996; Hector *et al.*, 1999; Balvanera *et al.*, 2006; Paquette et Messier, 2011). Toutefois, l'aménagement mixte est peu pratiqué et les plantations monospécifiques sont encore largement la norme.

Les avantages reliés à la présence de feuillus en forêts résineuses sont nombreux. Parmi ceux-ci figurent l'augmentation de la stabilité au vent (Lugo, 1997), l'augmentation de la productivité du site dans le temps (Man et Lieffers, 1999; Caspersen et Pacala, 2001) ainsi qu'une meilleure résilience et résistance du peuplement face aux épidémies d'insectes (Su *et al.*, 1996). Certains feuillus fournissent une structure bénéfique aux arbres plantés par la formation d'ombre, la protection contre les variations de température et la diminution de compétition par les plantes herbacées (Groot et Carlson, 1996; Holmgren *et al.*, 1997). De plus, les feuillus et les épinettes présentent différents modes d'utilisation des ressources édaphiques et de tolérance à l'ombre qui limitent leurs interactions compétitives et leur permettent de coexister. Ainsi, bien que la présence de feuillus puisse nuire à la productivité de bois marchand résineux, il y a lieu de se questionner sur les

conditions où cette présence pourrait être favorable ainsi que sur les mécanismes impliqués dans ces interactions de compétition ou de facilitation.

Plusieurs études ont démontré que les peuplements mixtes ont une productivité plus élevée que les monocultures autant en forêt tropicale (Khanna, 1997; Menalled *et al.*, 1998) qu'en forêt boréale (Man et Lieffers, 1999; Legare *et al.*, 2004; Man *et al.*, 2005; Sainte-Marie, 2009). Cependant, d'autres études ont démontré l'effet contraire (Jobidon, 2000). Ainsi, la présence de feuillus dans les plantations résineuses peut avoir des effets négatifs et positifs, en limitant ou facilitant la croissance (Callaway et Walker, 1997). Or, les processus de compétition ne sont jamais constants dans le temps et dans l'espace et les mécanismes physiologiques et physiques impliqués dans la compétition ne sont pas bien documentés. Des connaissances sur la base écophysologique des interactions entre les arbres plantés et la végétation voisine sont donc nécessaires pour comprendre, prédire et mieux manipuler la végétation compétitrice et les processus successionnels forestiers (Fotelli *et al.*, 2001).

Les interactions entre les feuillus et les épinettes, notamment entre l'épinette et le tremble en forêt boréale naturelle, ont principalement été étudié pour des peuplements juvéniles ou des peuplements surannés (Jobidon et Charette, 1997; Thiffault *et al.*, 2003; Légaré *et al.*, 2005). Parallèlement, les études effectuées en plantations résineuses se sont surtout intéressées à la compétition à la phase d'établissement des plantations et à l'échelle du peuplement. Or, peu d'études ont évalué l'effet de la présence des feuillus, arbustifs et arborescents, à plus long terme au moment où la canopée commence à se refermer, stade associé à une forte compétition, et aucune ne l'a fait à l'échelle de l'arbre (Simard et Vyse, 2006).

Les interactions compétitives peuvent varier selon les espèces présentes, leur âge, leur taille et leur densité. Tous ces éléments doivent être considérés à l'échelle de

l'individu puisque c'est à cette échelle qu'ils sont observables. D'ailleurs, de récentes études ont démontré l'importance d'utiliser des modèles à l'échelle de l'arbre plutôt qu'à l'échelle du peuplement, car ils sont plus adéquats lorsqu'il s'agit de processus écologiques et d'interactions complexes (Gratzer *et al.*, 2004). L'approche du Neighborhood Competition Index (NCI) est l'un de ces modèles spatialement explicites qui permettent de quantifier les effets des interactions de croissance à fine échelle plutôt que de mesurer leur effet cumulatif à l'échelle du peuplement (Canham *et al.*, 2004; Coates *et al.*, 2009). L'utilisation de ce modèle permet d'explorer les processus écologiques régissant les interactions entre espèces.

L'objectif principal de cette étude est donc de qualifier et quantifier les interactions compétitives des espèces feuillues sur l'épinette noire (*Picea mariana*) et l'épinette blanche (*Picea glauca*) issues de plantations âgées de 15 et 30 ans en mesurant leur effet sur la croissance.

1.2 État des connaissances

1.2.1 Interactions compétitives en plantations résineuses

Toutes les plantes nécessitent de la lumière, de l'eau et des nutriments. La demande combinée de chaque individu pour une ressource peut excéder la disponibilité immédiate menant à une diminution de la survie, de la croissance et de la reproduction. Cette interaction inhibitrice entre individus est la compétition (Begon *et al.*, 1996). La compétition survient lorsque les individus prospectent pour le même volume d'espace d'exploitation des ressources, aérien et souterrain, au même moment et son importance dépend de la disponibilité des ressources. L'habileté à compétitionner est donc reliée à l'efficacité avec laquelle les espèces obtiennent et

utilisent les ressources ou à leurs capacités de s'adapter et survivre lorsque les ressources sont limitantes (Goldberg *et al.*, 1990; Balandier *et al.*, 2006).

Dans les plantations résineuses, l'importance et l'intensité de la compétition varient grandement selon l'espèce plantée (Mitchell *et al.*, 1999), la taille des semis (Thiffault *et al.*, 2003), la composition de la végétation (Wagner *et al.*, 1996; Miller *et al.*, 2003) ainsi que les caractéristiques du site (Powers et Reynolds, 1999; Thiffault *et al.*, 2003). Balandier *et al.* (2006) comptent 5 principaux groupes d'espèces susceptibles d'entrer en compétition avec les arbres plantés : les plantes herbacées, les graminées, les arbustes bas, les arbustes hauts et les arbres de la canopée. Chaque groupe d'espèces démontre des mécanismes de compétition communs (Balandier *et al.*, 2006). Les plantes herbacées, les arbustes bas ainsi que les graminées sont de forts compétiteurs pour l'eau et les nutriments (Sands et Nambiar, 1984; Mitchell *et al.*, 1999; Fotelli *et al.*, 2001; Robinson *et al.*, 2001) alors que les arbustes hauts et les arbres compétitionnent principalement pour la lumière (Jobidon, 2000).

Dans les écosystèmes forestiers, la disponibilité en eau et en nutriments montre une grande variabilité spatio-temporelle à laquelle les plantes doivent s'ajuster (Stark, 1994). La disponibilité en eau est un facteur qui régule les interactions compétitives (Fotelli *et al.*, 2001). Les espèces colonisatrices de l'horizon supérieur du sol (herbacées) vont souvent assécher progressivement les couches plus profondes du sol par un retrait quasi complet de l'eau pouvant ainsi diminuer sa disponibilité aux espèces dont l'enracinement est plus profond (Balandier *et al.*, 2006). La lumière est un autre facteur qui régule les interactions compétitives. Lors de l'établissement de la plantation, les essences de début de succession, tels le peuplier faux-tremble et le bouleau à papier, vont rapidement coloniser l'espace perturbé. Leur croissance rapide crée de l'ombrage aux arbres plantés dans leur sous-étage entraînant en une diminution de croissance lorsque cet ombrage est trop important.

Outre la nature des compétiteurs, la densité est un facteur déterminant dans les interactions compétitives. L'effet de la compétition sur un individu augmente avec le niveau d'encombrement des individus dans un espace donné (Townsend *et al.*, 2008). Ainsi, certains effets compétitifs dépendent de la densité (Townsend *et al.*, 2008).

1.2.2 Compétition symétrique et asymétrique

Les interactions compétitives entre les plantes mettent en jeu leurs parties aériennes et souterraines. Les racines se disputent l'eau et les nutriments alors que les parties aériennes compétitionnent pour la lumière et l'espace (Ricklefs et Miller, 2005). Lorsque les espèces entrent en compétition, les parties aériennes et souterraines sont susceptibles d'être affectées différemment. La compétition symétrique se réfère aux cas où les ressources sont partagées également ou proportionnellement à la taille des individus en compétition (Ricklefs et Miller, 2005). Chaque individu retire du sol les éléments nutritifs nécessaires à sa croissance proportionnellement à sa taille, mais crée ainsi une zone d'appauvrissement. Lorsque les zones d'appauvrissements des individus se chevauchent, les deux plantes souffriront d'une diminution de croissance. C'est donc la position des plantes par rapport aux autres qui détermine l'intensité de cette compétition.

La compétition asymétrique entre les individus est définie comme une interaction compétitive dans laquelle les plus grands individus ont un avantage disproportionné (par rapport à leur taille ou leur masse) sur les petits individus. Cette asymétrie conduit à la suppression de la croissance des plus petits individus et ainsi à accentuer les différences de taille relative entre les compétiteurs (Weiner, 1990).

Par ailleurs, une espèce peut être très affectée par la présence d'une autre alors que certaines espèces ne l'affectent pas (Boivin *et al.*, 2010). De plus, une espèce

peut ne pas être affectée par une autre, mais cette autre peut être fortement affectée par sa présence. Par exemple, dans les peuplements surannés (90 ans), le peuplier faux-tremble serait un faible compétiteur pour l'épinette alors que l'épinette est un fort compétiteur pour le peuplier et pour les individus de son espèce (Sainte-Marie, 2009). De même, Boivin *et al.* (2010) ont démontré que dans des peuplements âgés de 8 et 15 ans, l'effet compétiteur d'une espèce varie selon l'espèce qui subit la compétition. Cette étude a aussi démontré que les voisins de la même espèce sont souvent les plus forts compétiteurs.

La force de l'interaction compétitive peut aussi varier en fonction de l'âge des individus. Simard *et al.* (2004) ont observé que la variation de croissance dans les peuplements âgés de 25 et 50 ans est en grande partie expliquée par les interactions compétitives contrairement à ce qui a été observé dans les peuplements plus jeunes. La compétition par les feuillus serait ainsi plus intense dans les jeunes peuplements alors que les conifères sont de plus forts compétiteurs dans les peuplements matures (Simard *et al.*, 2004).

1.2.3 Interactions positives dans les peuplements forestiers

Les interactions positives peuvent jouer un rôle important dans la dynamique végétale d'une communauté (Callaway, 1995). Conformément aux théories écologiques, il y a deux principes de base concernant les interactions entre espèces qui pourraient entraîner en une meilleure productivité des peuplements mixtes comparativement à des monocultures de mêmes espèces, soit la facilitation et la complémentarité par la différenciation (Vandermeer, 1992; Loreau *et al.*, 2001; Potvin et Gotelli, 2008).

1.2.4 La facilitation

Une relation de facilitation se produit lorsqu'une espèce affecte positivement le fitness (la croissance, la survie et la reproduction) d'une autre (Callaway et Walker, 1997). Une plante peut en affecter une autre positivement par divers mécanismes directs telles l'amélioration des conditions environnementales, la modification de la disponibilité des ressources, ou indirectes telles l'éviction d'un compétiteur et une protection contre les herbivores (Callaway, 1995).

Plusieurs mécanismes de facilitation sont reconnus entre les feuillus et les conifères (Su *et al.*, 1996; Lugo, 1997; Man et Lieffers, 1999; Caspersen et Pacala, 2001; Legare *et al.*, 2005). Le tremble joue un rôle important dans le cycle des nutriments de la forêt boréale où la décomposition de la litière et le cycle des nutriments sont lents (Paré et Cleve, 1993). Ces processus peuvent être améliorés en raison de l'habileté du tremble à prélever les nutriments des horizons profonds du sol et à les ramener en surface par sa litière de feuilles et ses racines. En accélérant la décomposition de la matière organique, le tremble réduit l'épaisseur de la couverture morte ce qui favorise la croissance des arbres (Legare *et al.*, 2005). La composante feuillue dans les peuplements mélangés peut aussi agir à titre « d'arbre-abris ». Ceux-ci peuvent améliorer les conditions environnementales, augmenter l'humidité de l'air, prévenir les fluctuations extrêmes de températures, améliorer les propriétés du sol par l'accumulation de nutriments et de matières organiques, diminuer les risques de gel tardifs des bourgeons terminaux et réduire les risques d'attaque d'insectes (Holmgren *et al.*, 1997).

1.2.5 La ségrégation des niches et la complémentarité

Les espèces diffèrent dans leur habileté à utiliser la lumière soit par leur capacité d'interception de la lumière soit par leur efficacité à la métaboliser. Par exemple, les essences tolérantes à l'ombre ont un niveau de compensation et de saturation de la photosynthèse plus bas, mais une meilleure efficacité d'utilisation de la lumière que les espèces intolérantes à l'ombre (Boardman, 1977). De plus, les essences tolérantes ont une meilleure habileté à fixer le carbone (C) dans des conditions lumineuses faibles par des rajustements physiques et morphologiques. Les espèces diffèrent aussi par leur structure racinaire et la profondeur à laquelle elles exploitent le sol. Par conséquent, les espèces diffèrent dans leur utilisation et leur besoin en ressources souterraines. Cette stratification racinaire différentielle se retrouve notamment chez certains feuillus et conifères. La ségrégation physique des niches écologiques est observable chez l'épinette et certains feuillus, dont le tremble, relativement à l'utilisation de la lumière, des ressources du sol et de leur phénologie (Man et Lieffers, 1999).

L'épinette noire et l'épinette blanche, des essences tolérantes à l'ombre, atteignent généralement une hauteur de cime moindre que celle du peuplier faux-tremble, une essence intolérante à l'ombre. En général, la canopée de peuplier transmet plus de lumière que celle de l'épinette blanche, spécialement en début et en fin de développement du peuplement (Constabel et Lieffers, 1996). Le peuplier faux-tremble utilise plus efficacement la lumière directe alors que l'épinette capte efficacement la lumière diffuse (Perala, 1990; Kelty, 1992). Par exemple, l'épinette blanche n'a pas besoin de la pleine lumière pour saturer son système photosynthétique et peut ainsi utiliser la lumière transmise à travers une canopée de peupliers faux-trembles (Man et Lieffers, 1997). En effet, quoique la presque pleine lumière soit nécessaire pour une croissance en diamètre maximal, l'épinette blanche

peut atteindre une hauteur maximale avec 40% à 60% de la pleine lumière (Lieffers et Stadt, 1994).

Parallèlement, le système racinaire de l'épinette noire et de l'épinette blanche est superficiel comparativement à celui du peuplier faux-tremble (Strong et Roi, 1983; Gale et Grigal, 1987). Par exemple, les racines latérales de l'épinette blanche sont concentrées dans l'horizon organique du sol tandis que celles du peuplier faux-tremble sont concentrées dans le sol minéral (Strong et Roi, 1983). Les radicelles de l'épinette blanche se retrouvent jusqu'à 50 cm de profondeur alors que celles des trembles peuvent aller jusqu'à 150 cm (Strong et Roi, 1983). En peuplement mixte, ces différences sont reconnues pour s'accroître (Rothe et Binkley, 2001; Jose *et al.*, 2006). En plus de cette séparation physique de la canopée et du système racinaire, les espèces de peupliers et les espèces d'épinettes montrent des différences temporelles dans l'utilisation de la lumière. L'épinette noire conserve son feuillage toute l'année lui permettant d'amorcer sa photosynthèse plus tôt alors que le peuplier faux-tremble renouvelle son feuillage chaque année, retardant sa photosynthèse au printemps (Constabel et Lieffers, 1996).

Cette différenciation qu'ont certains feuillus et conifères leur permet de diminuer le degré de compétition interspécifique et ainsi de coexister. De surcroît, ces différenciations peuvent être complémentaires. La complémentarité se produit lorsque deux ou plusieurs espèces occupant un même milieu font une utilisation différente des ressources et, ainsi, exercent peu de compétition interspécifique. Cette complémentarité est possible grâce à l'utilisation différentielle des ressources aériennes (lumière) et/ou des ressources souterraines (eau, nutriments) et/ou temporelles. En mélange, les espèces utiliseront plus efficacement les ressources du milieu que les mêmes espèces individuellement pour une même surface (Vandermeer, 1992). Ainsi, une canopée composée d'arbres intolérants à l'ombre, tel le peuplier

faux-tremble, dans l'étage dominant et des arbres tolérants à l'ombre, telles l'épinette noire ou l'épinette blanche, en sous-étage est susceptible d'utiliser une plus grande proportion de la lumière disponible comparativement à une monoculture (Kelty, 1992).

Une utilisation plus efficace des ressources pourrait résulter de la présence de feuillus dans des plantations résineuses. Elle pourrait résulter de la stratification racinaire (Strong et Roi, 1983; Gale et Grigal, 1987; Rothe et Binkley, 2001) ou de différences relativement à leur tolérance à l'ombre, taux de croissance, forme (Menalled *et al.*, 1998), demande en nutriments (Kelty, 1992), composition chimique de la litière et à leur habileté à fixer le carbone (Caspersen et Pacala, 2001). Des peuplements mixtes, où l'on retrouvait du tremble dans la canopée et de l'épinette blanche en sous-étage, ont montré une meilleure productivité que les mêmes espèces en peuplements purs (Kabzems *et al.*, 2007). Le tremble utiliserait des nutriments que les racines superficielles de l'épinette ne peuvent atteindre. Le tremble agirait ainsi comme une « pompe nutritive » en rendant les nutriments, prélevés en profondeurs, disponibles en surface par la décomposition de sa litière. Par ailleurs, certaines études ont aussi suggéré la possibilité d'un effet neutre de peuplier faux-tremble sur la croissance de l'épinette noire. Par exemple, Légaré *et al.* (2005) ont observé que le volume d'épinette noire reste stable avec l'augmentation du volume de peuplier dans le peuplement tandis que Sainte-Marie *et al.* (2009) ont observé que 30% de peuplier dans ces peuplements ne réduit pas le volume total d'épinette. Or, ces études ont été effectuées dans des peuplements matures et cette relation pourrait varier dans des peuplements plus jeunes.

1.2.6 Effets des espèces sur la disponibilité en eau du sol

L'eau du sol est essentielle à la croissance des plantes. Outre les précipitations, sa disponibilité, son accumulation et sa circulation dans le sol dépendent de la texture et de la structure du sol (Pachepsky et Rawls, 2003). Alors que la texture se réfère aux particules minérales de sol, la structure se réfère plutôt à leur mode d'arrangement en agrégats. Les agrégats sont une combinaison de particules minérales et de matières organiques (Brais *et al.*, 1996). Les agrégats résultent d'un ensemble de processus pédologiques impliquant les racines et l'activité microbienne, les cycles de gel et de dégel ainsi que l'humidification et l'assèchement du sol (Kay, 1998). Les incidences de la structure du sol sont considérables en sol argileux puisque les particules fines d'argile ont tendance à retenir l'eau en excès engendrant des conditions asphyxiantes pour les racines. Une structure du sol bien développée permettra alors de corriger cet effet défavorable en améliorant l'aération (Brais *et al.*, 1996; Franzluebbers, 2002). La structure du sol peut ainsi affecter la croissance des plantes par son influence sur la distribution des racines et leur capacité à absorber l'eau (Pardo *et al.*, 2000).

En retour, les plantes affectent aussi l'agrégation du sol par plusieurs mécanismes, dont la production et la qualité de leur matière organique, leurs effets sur le microclimat du sol et leurs influences sur les communautés microbiennes (Harris *et al.*, 1966; Jastrow *et al.*, 1998; Scott, 1998; Moussavou Boussougou *et al.*, 2010). Par exemple, les racines empêtrent et réalignent les particules entraînant des réarrangements physiques, chimiques et biologiques des agrégats. L'agrégation des particules tend à augmenter avec l'étendue des racines, la quantité de matière organique et la présence de mycorhizes (Rilling *et al.*, 2002). Ainsi, le biote contribue au développement de la structure du sol influençant ainsi la circulation des gaz, la disponibilité en eau et la productivité (Bronick et Lal, 2005).

1.2.7 Effets indirects des espèces compétitrices sur le stress hydrique des plants

L'eau peut-être un facteur limitant et, généralement, les végétaux entrent en compétition pour celle-ci. En forêt boréale mixte, plusieurs exemples d'échec de la régénération sur des sites coupés sont dus à la croissance vigoureuse de plantes herbacées et d'arbustes de sous-étage, reconnus comme de forts compétiteurs pour l'eau (Lieffers *et al.*, 1993; Jobidon *et al.*, 1998; Martin-DeMoor *et al.*, 2010). Cependant, il existe des interactions de facilitation dans lesquelles, la disponibilité en eau pour une espèce est améliorée par la présence d'une autre (Callaway, 1995).

La présence de feuillus dans le peuplement d'épinette pourrait réduire le stress hydrique des plants de plusieurs manières. Premièrement, l'abri (ou l'ombrage) créé par un étage dominant de feuillus permettrait le contrôle des compétiteurs de sous-étage tout en permettant la croissance d'essences tolérantes (Lieffers et Stadt, 1994; Man et Lieffers, 1997; Man et Lieffers, 1999). Le couvert ombragé protégerait les arbres de sous-étages contre les températures extrêmes, la photo-inhibition et la perte d'eau excessive (Callaway, 1995). D'ailleurs, il a été démontré que la présence d'arbres-abris feuillus peut protéger les épinettes de pertes d'eau excessives (Jobidon *et al.*, 1998).

Deuxièmement, certaines essences feuillues, tels le peuplier, le bouleau et l'aulne, ont la capacité de former des connexions avec des mycorhizes qui sont reconnues pour faciliter le transfert d'eau entre plantes (Malloch et Malloch, 1981, 1982; Perry *et al.*, 1992; Simard *et al.*, 1997). La présence de ces feuillus, par leur système racinaire, leur litière de feuilles ou leurs associations, pourrait aussi augmenter la quantité de matière organique du sol et en améliorer les propriétés (Légaré *et al.*, 2005). Couplée à une diminution de l'abondance d'herbacées, compétiteurs pour l'eau, ainsi qu'une protection contre la perte d'eau excessive, la

présence de feuillus pourrait provoquer une diminution du stress hydrique des épinettes. Mais, comme les interactions compétitives et facilitantes entre feuillus et conifères peuvent se produire en même temps (Callaway et Walker, 1997; Simard et Vyse, 2006), l'effet néfaste de la compétition par les feuillus pourrait l'emporter sur les effets bénéfiques reliés à la facilitation. Quantifier l'effet compétitif des feuillus apparaît alors nécessaire pour déterminer l'importance de leurs effets bénéfiques.

1.2.8 Modélisation des interactions et indices de compétition

L'approche basée sur le NCI (de l'anglais «Neighbourhood Competition Index») (Canham *et al.*, 2004) repose sur un modèle mécanistique qui mesure la compétition directement à partir du voisinage de l'arbre. Cette analyse de voisinage permet de quantifier les effets des interactions entre les individus à fine échelle plutôt que de mesurer leur effet cumulatif à l'échelle du peuplement (Puettmann *et al.*, 1992). L'analyse permet ainsi de tenir compte de l'effet compétitif de chacune des espèces, de la taille des individus, de leur abondance et de leur position (localisation spatiale) (Canham *et al.*, 2004). Ce modèle est spatialement explicite et analyse les effets compétitifs des arbres voisins sur la croissance radiale de l'arbre-cible.

Le modèle contient des composantes spatiales et non spatiales. La composante non spatiale estime le potentiel maximal de croissance par une méthode qui extrapole la croissance des arbres libres de compétition (MaxRG), dépendamment de leur taille et de l'espèce (Canham *et al.*, 2004). La composante spatialement explicite divise les effets compétitifs en effet d'ombrage ("shading effect"), relié à l'interception de lumière par la canopée avoisinante, et en effet de densité ("crowding effect") exercée par les arbres environnants. Le modèle reflète ainsi à la fois la compétition souterraine par encombrement et l'inhibition du développement de la couronne par compétition aérienne. Les analyses permettent également d'estimer empiriquement

les coefficients de compétition par espèce et de quantifier l'importance relative de l'effet de la densité d'une espèce donnée sur l'espèce cible (Canham *et al.*, 2004; Coates *et al.*, 2009).

1.3 Objectifs de l'étude et hypothèses de travail

Ce travail vise principalement à mieux comprendre les éléments influençant la croissance radiale des épinettes blanches et des épinettes noires en plantations évoluant en compagnie de feuillus arborescents et arbustifs. L'objectif principal de cette étude est donc de qualifier et quantifier les interactions compétitives entre les feuillus et les épinettes, noires (*Picea mariana*) ou blanches (*Picea glauca*), issues de plantation à un stade associé à la fermeture du couvert. Plus précisément, on cherche à déterminer l'importance de l'espèce compétitrice, de la densité du peuplement, de la taille des compétiteurs ainsi que leur distance sur la croissance radiale des arbres plantés et comparer la réponse de l'épinette noire et l'épinette blanche. Afin de répondre à cet objectif, nous avons formulé 3 hypothèses de travail.

Premièrement, compte tenu de la plus grande tolérance à l'ombre de l'épinette noire relativement à l'épinette blanche, nous nous attendons à ce que l'ombrage des voisins affecte davantage l'épinette blanche. Deuxièmement, en raison des différences physiologiques entre les épinettes et les feuillus en ce qui a trait à l'utilisation des ressources nous émettons l'hypothèse que les feuillus sont de plus faibles compétiteurs pour les épinettes qu'elles ne le sont pour elles-mêmes. Troisièmement, nous nous attendons à ce que la compétition par encombrement soit dépendante de la taille des feuillus et que celle-ci se produise seulement lorsque les feuillus sont plus gros que les épinettes.

L'étude vise également à déterminer si la composante feuillue diminue le stress hydrique des plants selon 2 hypothèses. En accélérant la fermeture de la canopée, la composante feuillue diminuerait la pression de compétition pour l'eau exercée par les plantes herbacées. Puis, la composante feuillue améliorerait la rétention en eau du sol par son impact sur la structure du sol. Ceci aurait pour effet de diminuer le stress hydrique des plants.

1.4 Approche méthodologique

L'aire d'étude se situe dans le sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de l'ouest, dans la région écologique des basses terres de l'Abitibi. Quinze plantations d'épinettes noires et cinq d'épinettes blanches, âgées de 15 à 30 ans, ont été sélectionnées sur des sites argileux mésiques. Un total de 378 arbres-cibles y a été échantillonné. La compétition a été caractérisée dans des cellules de compétition (rayon = 10 m) ayant chacune 3 arbres-cibles. L'espèce, la taille (dhp), la distance et la position cartésienne (azimut) des arbres et arbustes, l'abondance des voisins et le recouvrement en plantes herbacées ont été notés. L'analyse de compétition a été effectuée sur la croissance radiale annuelle des arbres-cibles déterminée par dendrométrie. Le modèle utilisé estime la croissance maximale potentielle d'un arbre libre de croître, détermine la variation de l'importance de la compétition en fonction de la taille d'un arbre et divise la compétition aérienne et souterraine en effet d'ombrage et de densité. Aussi, dans chacune des cellules de compétition, des échantillons de sol ont été prélevés afin de déterminer sa capacité de rétention en eau. Finalement, le rapport du C^{13}/C^{12} du bois des arbres-cibles a été analysé afin d'évaluer leur stress hydrique ainsi que l'effet des propriétés physiques du sol.

1.5 Retombées du projet

Cette étude se penche sur la gestion de la compétition dans les plantations d'âge intermédiaire. Elle profite du vaste réseau de plantations mis en place sur les sites riches de l'Abitibi au cours des années '80 et '90. Elle permettra d'identifier les conditions où la compétition présente un risque sérieux pour le rendement des plantations et les conditions où la présence de feuillus a peu d'impact sur la croissance des résineux, voire lui être favorable. Ces informations permettront d'éviter ainsi des interventions sylvicoles coûteuses et parfois inutiles. Du point de vue fondamental, cette étude permettra de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à la compétition et à la facilitation entre les espèces forestière

CHAPITRE II

EFFECTS OF DECIDUOUS ENCROACHMENT IN SPRUCE PLANTATIONS OF THE EASTERN BOREAL FOREST

2.1 Résumé

Bien que plusieurs études se soient intéressées aux interactions entre les feuillus et les épinettes lors de l'établissement des plantations, peu d'études ont évalué celles-ci dans les peuplements d'âge intermédiaire. Dans cette étude, nous utilisons une analyse spatialement dépendante reposant sur un indice de compétition du voisinage afin de qualifier et quantifier les interactions feuillus-épinettes dans des plantations d'épinettes noires (*Picea mariana* (Mill) B.S.P.) ou d'épinettes blanches (*Picea glauca* (Moench) Voss) âgées de 15 à 30 ans. Le modèle considère les effets de densité, de distance, d'espèce et de taille du voisinage sur la croissance à l'échelle de l'arbre. Deuxièmement, l'étude vérifie l'hypothèse selon laquelle la composante feuillue augmente la disponibilité en eau par son impact sur la rétention en eau du sol, diminuant le stress hydrique des plants.

Une analyse de compétition a été effectuée sur la croissance radiale de 378 arbres-cibles distribués sur 126 placettes. Le modèle utilisé partitionne la compétition aérienne et souterraine en effet d'ombrage et de densité. Le rapport isotopique de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ du bois des arbres-cibles a été analysé afin d'évaluer le stress hydrique des plants en fonction de la rétention en eau du sol et la végétation.

Le meilleur modèle pour l'épinette noire inclut un effet de taille et d'espèce alors que l'effet d'ombrage est faible. Les plus forts compétiteurs sont les feuillus arborescents par leur effet de densité. Pour l'épinette blanche, le modèle inclut un effet d'ombrage et de densité dépendant de l'espèce où les plus forts compétiteurs sont les conspécifiques alors que feuillus sont de faibles compétiteurs. Dans les deux cas, les plus petits individus sont plus sensibles à la compétition et l'effet compétitif des feuillus arbustifs est négligeable. En fait, ceux-ci diminuent le stress hydrique des plants en augmentant la capacité de rétention en eau du sol. Dans l'ensemble, nos résultats démontrent que la proximité d'essences feuillues, arborescentes et arbustives, en plantations d'épinette peut être à la fois compétitive et facilitante. L'étude identifie des situations dans lesquelles la présence de feuillus présente un risque sérieux pour la croissance des plants et celles où leur présence est neutre sinon bénéfique.

2.2 Abstract

While several studies have examined the interactions between deciduous and coniferous tree species immediately following plantation establishment, few studies have evaluated these interactions at later stages. We used a spatially explicit model at the tree-scale based on tree-level neighborhood competition index (NCI) in order to qualify and quantify the effects of competition on individual growth in 15 to 30 year old black (*Picea mariana* (Mill) B.S.P.) and white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) plantations. The study assessed the effects of density, distance, species and size of neighborhood trees. Second, the study tested the hypothesis that the deciduous component of plantations increases water availability through its impact on soil physical properties, reducing crop trees' moisture stress.

The analyses were conducted on the radial growth of 378 trees distributed on 126 plots in which all individuals were mapped. The model used separated belowground and aboveground competition into shading and crowding effects. The isotopic $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio of crop tree wood was analyzed to assess their moisture stress in relation to soil water holding capacity and vegetation. The relationship between the presence of competitive species, water stress of target trees and soil properties was explored using path analysis.

The best model for black spruce showed that competition included a species size effect while the shading effect was low. Deciduous trees were the strongest competitors, due to their crowding effect. For white spruce, the best model indicated that competition included shading and crowding effects. The strongest competitors were the conspecifics. In both cases, smaller individuals were the most sensitive to competition and the competitive effect of deciduous high-shrub was negligible. High-shrubs had a beneficial effect on crop tree moisture status by increasing soil water holding capacity. Overall, our results demonstrate that the deciduous component in spruce plantations of 15 to 30 years can be both competitive and facilitative. The study identifies situations in which the presence of deciduous presents a serious risk to spruces' growth and those where their presence is neutral if not beneficial.

2.3 Introduction

Softwood plantation establishment following clear cutting is a common practice in the boreal mixedwood forests of Canada. When plantations are established, available light and nutrients favor site colonisation and occupation by opportunistic species including high-shrubs and herbaceous and intolerant deciduous trees species (Lieffers et al., 1993; Balandier et al., 2006). These invasive species can capture resources at the expense of planted trees and thus can reduce seedling growth (Jobidon, 2000). However, little is known about the effects of competition at later stages as the stand reaches canopy closure (Thompson et Pitt, 2003), a stage associated with high competition pressure (Simard et al., 2004).

Differences in niche characteristics between deciduous and spruce trees, such as shade tolerance, physical separation of canopies and root exploitation of soil, may help to avoid competition and facilitate coexistence (Man et Lieffers, 1999). Moreover, facilitative interactions in addition to low competitive interactions can lead to niche complementarities and increase productivity (Vandermeer, 1992). Many studies have reported on the beneficial effects of deciduous species in coniferous forests such as increases in wind stability (Lugo, 1997), site productivity (Man et Lieffers, 1999; Caspersen et Pacala, 2001), nutrient availability (Paré et Cleve, 1993; Legare et al., 2005), resilience and resistance to insect outbreaks (Su et al., 1996) and protection against extremes of temperature and moisture (Groot et Carlson, 1996; Holmgren et al., 1997; Gómez-Aparicio et al., 2004).

Species also have a different effect on soil physical properties (Scott, 1998; Moussavou Boussougou et al., 2010). Deciduous tree species, through their root system length and density as well as their microbial and mycorrhizal associations, can increase soil organic matter content and improve soil physical properties such as soil

water retention (Franzluebbers, 2002; Rilling et al., 2002; Légaré et al., 2005; Simard et Vyse, 2006). Coupled with a concomitant decrease in herb cover due to shading (Lieffers et Stadt, 1994), these conditions may increase soil water availability for crop trees. However, presence of deciduous species may also result in an increase in competition for above and belowground resources (Jobidon, 2000) and the question remains: do the direct effects of deciduous and high-shrubs competition outweigh indirect positive effects exerted by their occurrence?

Recent studies have shown the advantage of using spatially explicit models at the tree-scale when dealing with complex ecological interactions (Gratzer et al., 2004). The use of these models allowed a better understanding of tree interactions by separating and quantifying aboveground and belowground competitive effects into shading and crowding, as well as inter- and intra-specific competition at the individual-scale (Canham et al., 2004).

In this study we used a spatially explicit model at the tree-scale (Canham et al., 2004) to qualify and quantify competitive effects of deciduous trees and high-shrubs in 15 to 30 year old black spruce and white spruce plantations (*Picea mariana* (Mill) B.S.P., *Picea glauca* (Moench) Voss). We assessed the effect of neighborhood shading and crowding competition on spruce radial growth. To do this, we considered neighbors' species, density, distance and size effects on spruce radial growth. We also compared black spruce and white spruce's growth response and sensitivity to competitive interactions. Secondly, we tested the causal relationships between deciduous trees and high-shrub abundance, herb cover, soil physical properties and water stress experienced by spruce trees in these plantations. We also looked at the importance of this facilitative process giving the competitive interactions of deciduous trees and high-shrub species.

Because black spruce and white spruce are both shade tolerant (Humbert et al., 2007), we expected crowding competition to have a larger effect on radial growth than shading competition. Moreover, because conspecific individuals exploited the same niche for soil resources, we expected intra-specific competition to be the largest component of competition. While deciduous trees had a deep root system that contrasted with that of spruce trees (Strong et Roi, 1983; Gale et Grigal, 1987), we expected belowground competitive effects of deciduous trees to occur when they are larger than crop trees leading to niche overlapping. We also expected deciduous and high-shrubs presence to improve soil water retention and to decrease understory abundance. This soil improvement and water competitor's inhibition would facilitate crop tree's access to water. As a result, a tree's water stress would then decrease.

2.4 Methods

2.4.1 Study area and sites

The study was conducted in the Lake Duparquet Research and Teaching Forest in the balsam fir-white birch bioclimatic domain (Parent, 2010) of northwestern Quebec (Canada) 47 km southwest of La Sarre (48°47' N, 79°13' W). The topography is generally gentle with short slopes. Soils have evolved from fine clayey to fine loamy textured glaciolacustrine deposits formed by sedimentation at the bottom of glacial Lake Barlow-Ojibway (Veillette et al., 2000). Climate is continental with mean annual temperature of 0.7 °C and total precipitation of 890 mm, falling mainly as rain (73%) (La Sarre weather station, Environment Canada, 2013). The gentle topography favours rapid drainage of surface water resulting in highly productive sites on upland soils (Brais et Camiré, 1992; Pare et Bergeron, 1995).

Fifteen black spruce and 5 white spruce forest plantations were selected from the Quebec Natural and Resources Ministry's forest inventory database. Plantations were between 15 and 30 years old, growing on clayey soils with slopes less than 10% and with a mesic moisture regime. Plantations with traces of natural disturbance or precommercial thinning were not used.

2.4.2 Field methods

During the summer of 2011, 126 10 m. radius circular plots were sampled within selected plantations to cover a broadleaf composition gradient ranging from 0% to 80%. Each plot was centered relative to three target trees, either black spruce or white spruce depending on the plantation. Plots were established to cover a range of density of competitive species to the target trees and for the uniformity of these conditions within the plots. Target trees were selected based on their social status and their size (diameter at breast height (dbh)) to ensure having a wide range of neighborhood's crowding and shading conditions over the selected plantation age. Plots were located at least 15 m from away from roads and machinery trails to minimize edge effects. Individual plots were separated by at least 30 m. The co-occurring tree species found in these sites were black spruce, white spruce, aspen (*Populus tremuloides* Michx.), white birch (*Betula papyrifera* Marsh.), and balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.). High-shrubs included alder (*Alnus rugosa* (Du Roi) Spreng, *Alnus crispa* (Ait.) Pursh), cherry (*Prunus pensylvanica* L.f., *Prunus virginiana* L.) and willow (*Salix discolor* Mühl., *Salix bebiiana* Sarg.).

Within each plot, all high-shrub and tree individuals were identified to species and their position was mapped in relation to the center of the plot. The dbh of all individuals was measured to the closest mm. The azimuth from each tree or shrub to the center of the plot was determined with a 1° precision using a compass attached to

a monopod located on the plot center. Distance to center was measured with a 0.1 m precision using Vertex III digital hypsometer (Haglöf Sweden AB, Langsele, Sweden). Neighbors' position was rescaled from the plot center to the tree scale by using trigonometric relations. Three wood cores were extracted from each target tree 30 cm above ground and at three orthogonal positions around the trunk (n=378).

In each plot, we sampled understory vegetation cover in four 2 m² quadrats located between the target trees and 3 m from the plot center. Understory vegetation cover was assessed for 3 functional groups (moss, herbaceous and graminoid) and for total herb species (all groups except mosses). In three of the four quadrats, we measured the thickness of the organic layer and collected an undisturbed soil sample (100 cm³) from the center of the 0-20 cm mineral soil layer with a double-cylinder soil sampler (Eijkelkamp Agrisearch Equipment, the Netherlands) for bulk density, macroporosity, and field capacity measurements. Finally, a bulk soil sample was also taken for permanent wilting point analyses and soil texture determination.

2.4.3 Laboratory analyses

Wood cores were air dried for 48 hours. Two cores per target trees were sanded successively to 80, 120, 220 grits to measure annual radial growth increment of the past 5 years (2006-2010). Tree ring measurements were done using a measuring table (Velmex Inc., Bloomfield, NY) with a 0.01 mm precision. Annual growth was average over each tree.

2.4.4 Carbon isotope analysis

The third core of each target tree was use for ¹³C discrimination analysis, an indicator of tree moisture stress deficit (McNulty et Swank, 1995; Warren et al.,

2001). The cores were oven dried (60°C) and tree rings corresponding to year 2007, 2009 and 2010 were extracted with a scalpel. Those years were the driest of the past five years while 2006 and 2008 were moister years. Hence, 2007, 2009 and 2010 were expected to provide a good indication of soil moisture status (Leavitt, 1993). Rings were pooled by plot (n=126) to take stems size variability and trees' position in the canopy into account. Samples were ball-milled after being cooled with liquid nitrogen in order to prevent overheating of the sample in the mill. The $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio ($\delta^{13}\text{C}$) of samples was determined with a Costech ECS 4010 Elemental Analyzer System (Costech International Strumatzione, Florence, IT) connected to a Conflo III and Continuous Flow Delta Plus Avantage IRMS (ThermoFinnigan, Bremen, Germany). Samples were flash combusted under helium in the presence of oxygen and the resulting gases were separated by gas chromatography and detected by a thermal conductivity detector (TCD). Internal standards, calibrated against the International Reference scale (i.e. ^{13}C vs. VPDB), were used to determine sample isotopic results. The isotopic composition of a carbon compound $\delta^{13}\text{C}$ ‰ was calculated with respect to the PDB standard with the following formula:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ‰} = \left[\frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{sample}}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{standard}}} - 1 \right] \times 1000.$$

We rescaled the $\delta^{13}\text{C}$ values to obtain a measure of ^{13}C isotope discrimination (Δ) by the trees (Farquhar et al., 1989). The higher the Δ , the more the trees discriminate ^{13}C and the less pronounced is the soil moisture deficit. The value of Δ is obtained from δ_a and δ_p , where a and p refer to air and plant. On the PDB scale, free atmospheric CO_2 has a deviation (δ_a) of -8‰. Discrimination can then be calculated with the following equation:

$$\Delta = (\delta_a - \delta_p) / (1 + \delta_p).$$

2.4.5 Soil sample analysis

Soil analyses were conducted according to Moussavou et al. (2010). Soil texture was estimated by the Bouyoucos hydrometer method (Kroetsch et Wang, 2008). Undisturbed soil samples were brought to saturation under vacuum and weighed (*W1*). Samples were set on the porous surface of a sand-box apparatus (Eijkelkamp Agrisearch Equipment), and brought to equilibrium at a tension of -10 kPa corresponding to field capacity. The samples were weighed again (*W2*), then oven dried at 105°C for 48 hours and weighed one more time (*W3*). Bulk soil subsamples were dried and sieved (2 mm) before being submerged and brought to equilibrium with a tension of -1500 kPa corresponding to permanent wilting point using a pressure membrane apparatus and weighed (*W4*). The samples were dried for 48 h at 105°C and weighed again (*W5*). Macroporosity, bulk density (BD), water holding capacity (field capacity (FC)), permanent wilting point (PWP) and available water holding capacity (AWHC) were estimated with the following:

$$\text{FC (\% g/g)} = 100((W2-W3)/W3)$$

$$\text{PWP (\% g/g)} = 100((W4-W5)/W5)$$

$$\text{AWHC (\% g/g)} = \text{FC-PWP}$$

2.4.6 Data analyses

2.4.6.1 Competition model

Our analysis is based on models resulting from previous studies of Canham et al. (Canham et al., 1999; Canham et al., 2004; Canham et al., 2006; Canham et Uriarte, 2006). This approach has shown its efficacy, parsimony and ecological relevance in a wide range of ecosystems (Canham et al., 2004; Papaik et Canham, 2006). This model allows for the exploration of ecological processes that determine individuals' growth at the tree-scale by testing hypotheses as alternate models. The full model (Eq. 1.1) predicts a target tree annual radial growth (RG) as a function of the maximum annual radial growth (MaxRG) modulated by the target tree size, shading effects of neighboring individuals and a crowding effect which accounts for belowground competition and aboveground interactions, other than shading (see Table 2.1 for the formulas). RG and MaxRG are both in mm/year while the three other components are expressed as inflation factors varying between 0 and 1.

Full model:

$$\text{RG (mm/year)} = \text{MaxRG} * \text{Size effect} * \text{Crowding effect} * \text{Shading effect} \quad (0.1)$$

In this model, MaxRG is the expected growth of a tree when the other components are equal to 1, that is, without size effect, no crowding and no shading (Canham et al., 2006). So, MaxRG is estimated in all models and the other model components act on MaxRG to obtain the predicted tree's radial growth.

Target tree's size effect on potential radial growth

Size effects of the target individuals were taken into account in order to control the undesirable effects of dbh on radial growth in the analysis. Size effect is a lognormal function representing the effect of target tree size (dbh) on MaxRG (Eq. 1.2, Table 2.1). This function is flexible and then can monotonically increase, decrease or have a single hump and be skewed to the left. The δ parameter is the function's maximum dbh at which MaxRG happens and σ parameter is the breadth of the function. Both parameters are estimated. The DBH_t is the observed size of the target tree (Canham et al., 2004; Canham et al., 2006).

Crowding effect on target tree radial growth

The effect of increasing competition is assumed to reduce the growth of target trees following a negative exponential function (Eq. 1.3, Table 2.1). Where C is estimated and gives the steepness of the decline in growth with increasing competition (Coates et al., 2009). Parameter C is calculated for each target species and an optimisation algorithm estimates the influence radius (R), a result of the model referring to the average distance at which neighbours no longer influence a target tree.

The NCI term in the crowding effect is a neighbor's competition index which can reflect the effect of neighbor species, size, density, and distance from the target individuals. The parameters α and β are estimated and determine the shape of the effect of neighbors' size (dbh) and distance on NCI. The α parameter acts on the effect of neighbors' size (dbh) on crowding effect. An $\alpha = 0$ indicates that it is the density of neighbors that matters regardless of their size, an $\alpha \sim 1$ indicates that neighbors size effect is proportional to their size and an $\alpha \sim 2$ indicates that neighbors

size effect is proportional to their basal area. An $\alpha > 2$ indicates that neighbors have a disproportionately large effect relative to their size: target trees would be sensitive to much larger neighbors while small ones would have little effect (Canham et al., 2006; Coates et al., 2009). The β parameter evaluates the decay in the effect of neighbors distance up until the neighborhood radius (R) is reached (Coates et al., 2009). A $\beta \sim 0$ indicates that there is little decline in the net effect of neighbors within R while a $\beta \sim 1$ indicates that neighbors' competitive effect decreased with distance from the target tree.

Different formulations of the NCI allow testing different interactions between the target and its neighbors. The delta dbh effect accounts for the difference in size between the target tree and its neighbors (Eq. 1.4, Table 2.1) whereas the equation 1.5 (Table 2.1) accounts for neighbors of any size. A NCI with delta dbh is then a function of the sum of the differences between the dbh of the neighboring trees and target tree. A neighboring tree has an effect only if it is larger than the target tree.

Species' competitiveness is characterized by a specific index: λ . The model enables us to test for species-specific competitiveness effects where different λ are estimated for each species of neighbor (Coates et al., 2009) or for a no species effect, where λ is set to 1 for all neighbors (Eq. 1.6, Table 2.1). The λ parameters vary between 0 and 1 whereas a value of 0 indicates no competitive effect of the species while a λ value of 1 indicates that the species is a very strong competitor.

The γ parameter represents the sensitivity of a target tree to neighbors' competition given the target tree size (DBHt). The parameter indicates if larger target trees are more sensitive ($\gamma > 0$) or less sensitive ($\gamma < 0$) to neighborhood competition. A γ of 0 implies a similar sensitivity to neighborhood competition whatever the size of the target tree. Target tree sensitivity to neighborhood competition is included in

equations 1.4 to 1.6 and its importance was tested in equation 1.7 where it was removed from (Table 2.1).

Shading effect

Neighbors' light interception (shading effect) is predictable given their location, size, and species (Canham et al., 1999). Shading is calculated given a spatially explicit model of light transmission created specifically for the studied species at the study region (Poulin et Messier, 2006). The model calculated neighbors' crown geometry given their dbh and location by using specific tree allometry functions, sun declination at this latitude, amount of growing days, a cloudiness index and then calculated the sky area blocked for a given target tree crown exposition (Coates et al., 2009). The shading effect reduces MaxRG following a negative exponential function (Eq. 1.8. Table 2.1). The parameter m is the target tree species sensitivity to shading and % shade is the proportion area blocked by neighbors' crown (Canham et al., 2004; Coates et al., 2009).

Parameters optimisation and model selection

Different models resulting from different combinations of equations 1.2, 1.3 and 1.8 and different estimation of the NCI (Equations 1.4 to 1.7, Table 2.1) were tested for their capacity to adequately predict radial growth based on maximum likelihood.

First, we assumed a Gaussian distribution for the error terms with homogeneous variances and a complete independence of the error terms. From these assumption, a likelihood function of the parameters with respect to the data were derive. Simulated annealing, a global optimization algorithm, was then used to find parameter estimates

that maximize the likelihood function and their strength of evidence, an asymptotic 2 unit support intervals (SI) (Edwards, 1992; Goffe et al., 1994). Analyses were performed using a program specifically written for such studies, with Delphi 6 for Windows (Borland Software Corp). Model fit and bias were assessed respectively using goodness-of-fit (R^2) and the 1:1 slope of the regression of observed on predicted values of tree radial growth. Global model residuals' normality was verified visually. Analyses were conducted separately for each spruce species.

Table 2.1 Equation formulas of the competition model's components and parameters description.

Effects	Eq.	Formulas	Parameters	
Size	1.2	$e^{-0.5((\ln(DBH_t)/\delta)/\sigma)^2}$	δ = function's maximum σ = function's breadth	
Crowding	1.3	$e^{-C(NCI)}$	C = Slope of decline in growth with NCI	
NCI formulations	Delta dbh	1.4	$(DBH_t)^\gamma \frac{\sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^n \lambda_{ij} (dbh_{ij} - DBH_t)^a}{(distance)^\beta}$	α = Neighbors dbh β = Neighbors distance λ = Species specific competition index γ = Target sensitivity to competition
	No delta dbh	1.5	$(DBH_t)^\gamma \frac{\sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^n \lambda_{ij} (dbh_{ij})^a}{(distance)^\beta}$	
	No species	1.6	$(DBH_t)^\gamma \frac{\sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^n 1 (dbh_{ij} - DBH_t)^a}{(distance)^\beta}$	
	No target sensitivity	1.7	$\sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^n \lambda_{ij} \frac{(dbh_{ij} - DBH_t)^a}{(distance)^\beta}$	
Shading	1.8	$e^{(-\eta * \%shade)}$	η = Target sensitivity to shade	

Models were compared based on information theory and the Akaike Information Criterion for small sample size (AICc). The AICc was calculated giving

the models' maximum likelihood and number of parameters (k). Lower AICc values indicated a model is better support from the data (Burnham et Anderson, 2002). The delta AICc (ΔAICc) gives the difference between the models and the lower AICc model. We also computed Akaike weight (ω_i) measuring the relative strength of evidence for competing models. The ω_i is the probability of a model being selected if analyses were repeated using independent samples from the same population (Burnham et Anderson, 2002).

2.4.6.2 Relationship between moisture stress and plantation composition

Path analyses (Legendre et Legendre, 1998) were used to assess the direct and indirect relationships between abiotic (canopy opening and soil physical properties) and biotic effects (herb cover, high-shrubs and deciduous trees basal area) on target tree water status defined as ^{13}C discrimination. Causal ordering among variables was determined from the hypothesis stated in the introduction: deciduous tree species, through their root system, improve soil water retention. Coupled with a concomitant decrease in herb cover due to shading, these conditions could increase soil water availability for the crop trees.

The analyses were conducted on plantations and all variables were averaged over plantations ($n=20$). Three plantations were discarded from the analyses to ensure uniformity of soil sand and silt content. To assess the relative importance of explanatory variables, variables were first standardized and centered (correlation and covariance between variables were equal). Regression coefficients were estimated using the `lm` function in the R software (version 2.15.0). To account for differences in plantation species (black spruce and white spruce) and age (15-30 years), the analyses were conducted on the residuals of the linear regression of ^{13}C discrimination over plantation age and species. We selected the best soil and herb cover explanatory

variables on ^{13}C discrimination residuals for further path analyses using AICc. The difference between 100% and the percent shade estimated from the above described models was used as a measure of canopy opening. Assumptions of the regression model were verified for all regression relations used in the causal model.

2.5 Results

2.5.1 Plantation characteristics

The age of sampled plantations ($n=20$) ranged from 18 to 27 years (Table 2.2) with the average height of spruce plantations ranging from 8 to 13 m for black spruce and from 6 to 13 m for white spruce. Target tree dbh ranged from 6 to 18 cm for black spruce and from 6 to 22 cm for white spruce. Total basal area of the plantations ranged from 11 to 56 m^2ha^{-1} . This variation in basal area is mainly due to the encroachment of plantations by shrubs and other non-planted species. Competitor species were alder, willow, aspen, birch, cherry and fir. Average spruce, deciduous tree and high-shrub basal area represented 56%, 8%, and 35% respectively of the total basal area of the plantation while balsam fir's basal area was negligible. Soils were all clayey to heavy clayey soils.

Mean annual radial growth varied from 1.1 to 3.5 mm for black spruce and from 2.7 to 6.1 mm for white spruce. All tested models (Table 2.3) produced unbiased estimates of radial growth with a 1:1 relationship between predicted and observed and symmetrically distributed residuals (Figure 2.1).

Table 2.2 Vegetation abundance, target trees and soil characteristics in 15 to 30 year old plantations growing on mesic clayey sites in northwestern Quebec. The total category includes spruce, high-shrubs, deciduous trees and balsam fir density ($\text{m}^2/\text{ha}^{-1}$).

Characteristics	Black spruce			White spruce		
	Min	Mean	Max	Min	Mean	Max
Total number of plots		65			61	
Total number of target trees		195			183	
Number of plots in plantation	1	4	13	1	12	22
Plantation age (years)	18	22	26	19	25	27
Spruce height (m)	8	10	13	6	9	13
Total basal area (m^2ha^{-1})	23	38	56	11	29	49
Spruce basal area (m^2ha^{-1})	8	20	30	10	17	24
High-shrub basal area (m^2ha^{-1})	0	14	31	0	9	22
Deciduous basal area (m^2ha^{-1})	0	3	10	0	2	5
Balsam fir basal area (m^2ha^{-1})	0	1	4	0	0	1
Target dbh (cm)	6	12	18	6	12	22
Radial growth (mm/year)	1.1	2.1	3.5	2.7	3.9	6.1
Wood ^{13}C discrimination	18.32	19.25	19.71	17.55	18.30	18.95
Herb cover (%)	5	29	70	24	51	88
Canopy opening (%)	22	36	46	38	52	77
Clay content (%)	47	60	72	54	61	66
Mineral soil textural class	Clay to Heavy Clay			Clay to Heavy Clay		
Mineral soil water retention (%)	26	35	50	28	37	43
Mineral soil permanent wetting point (%)	14	19	26	14	19	22
Mineral soil available water holding capacity (%)	11	16	29	14	18	23
Mineral soil macroporosity (%)	8	15	19	11	14	19
Mineral soil density (g/cm^3)	0.9	1.1	1.2	0.9	1.1	1.3

All tested models, except the model including only a target tree size effect, explained an important part of the variance with goodness of fit ranging from 0.22 to 0.54 for black spruce and 0.47 to 0.69 for white spruce (Table 2.3). For both spruce species, models that excluded the crowding effect were the least plausible as indicated by their high delta AICc and low ω_i values. Also, for both species, all plausible models including crowding effect also included a specific competitive effect for each group of competitors.

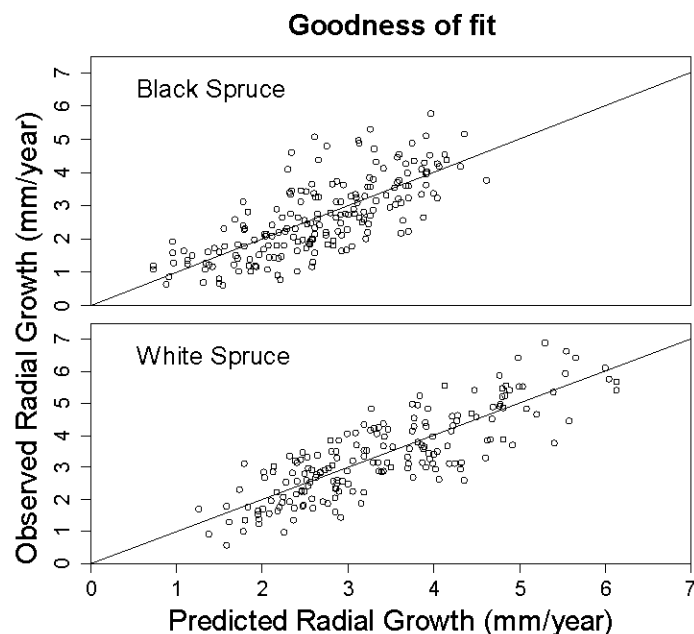


Figure 2.1 Goodness of fit (R^2) and bias (slope) for the full model for black spruce ($R^2= 0.54$, slope=1.005) and white spruce ($R^2= 0.69$, slope=1.008). Lines are a 1:1 relationship between predicted and observed radial growth.

For black spruce, four models were plausible with delta AICc lower than 10 (Table 2.3). NCI formulations for these models considered the delta dbh effect and then the competitive effects of neighbors larger than the target trees. Of these 4

models, those excluding the shading effect and the target tree sensitivity (γ) were more parsimonious (fewer parameters and lower AIC_C) while the inclusion of the target tree size effect increased the plausibility of the models (more parameters and lower AIC_C value). Hence, black spruce target tree radial growth varied according to their size and was affected by crowding from larger neighbors whereas each neighboring species had a different competitive effect.

For white spruce, five models were plausible with delta AIC_C lower than 10 (Table 2.3). All five models included a crowding effect with the sensitivity of the target tree to neighbor's crowding (γ) and species specific competitiveness (λ). Of these five models, those that included individual neighbor size in the crowding effect were more plausible (lower AIC_C , higher probability (ω_i)) (Table 2.3). Including shading effects decreased the AIC_C while removing the size effect of target tree increased the model probability. Hence, white spruce target tree radial growth varied according to shading and crowding from their neighbors whereas neighboring species had different competitive effects.

There was strong evidence for both black and white spruce's best model, as indicated by their ω_i of 0.52 and 0.66 respectively (Table 2.3), to be the best one. All estimated parameters support intervals were narrow indicating strong support within the data set (Table 2.4).

Inference based on the best model (BMI) was used to explore ecological processes governing target tree growth. However, the full models ranked as third and second best for black spruce and white spruce respectively (Table 2.3). Moreover, full models produced estimates close to those of the best models and included parameters that were not retained in best models. Hence, full models were used to compare the response of the two target species to intrinsic size effect, species sensitivity to

neighbors' shading (parameter η) and their sensitivity to neighbors' crowding (parameter γ) (Table 2.4 in italic and bold) that were not retained in the best models.

Table 2.3 Comparison among alternative competition models for black spruce and white spruce based on AICc. The “all effect” model includes the effect of target size (Eq. 1.2), crowding (Eq. 1.3) and shading (Eq. 1.8) effects.

Terms included in the models	Tested NCI effect formulations														
	Delta dbh (Eq. 1.4)			No delta dbh (Eq. 1.5)			No species (Eq. 1.6)			No target sensitivity (Eq. 1.7)			No crowding effect		
	$\Delta AICc$ (k)	GF	ω_i	$\Delta AICc$ (k)	GF	ω_i	$\Delta AICc$ (k)	GF	ω_i	$\Delta AICc$ (k)	GF	ω_i	$\Delta AICc$ (k)	GF	ω_i
Black Spruce n=195															
Size Crowding	1.7 (16)	0.53	0.22	23.9 (16)	0.49	0	72.2 (10)	0.31	0	0 (15)	0.53	0.52	130.0 (5)	0.02	0
Crowding	22.0 (14)	0.46	0	20.4 (14)	0.49	0	90.7 (8)	0.22	0	31.0 (13)	0.42	0	n/a	n/a	n/a
Shading Crowding	22.6 (15)	0.46	0	24.0 (15)	0.49	0	48.7 (9)	0.38	0	26.7 (14)	0.45	0	50.9 (4)	0.34	0
All	3.0 (17)	0.54	0.11	27.5 (17)	0.50	0	33.7 (11)	0.44	0	2.4 (16)	0.53	0.15	39.9 (6)	0.39	0
White Spruce n=183															
Size Crowding	14.6 (16)	0.66	0	11.6 (16)	0.67	0	73.1 (10)	0.51	0	35.6 (15)	0.61	0	185.8 (5)	0.03	0
Crowding	24.9 (14)	0.63	0	8.3 (14)	0.67	0.01	79.8 (8)	0.47	0	80.9 (13)	0.48	0	n/a	n/a	n/a
Shading Crowding	9.0 (15)	0.67	0.01	0 (15)	0.69	0.66	27.9 (9)	0.61	0	38.0 (14)	0.61	0	43.8 (4)	0.55	0
All	2.7 (17)	0.69	0.17	3.0 (17)	0.69	0.15	27.3 (11)	0.62	0	15.4 (16)	0.66	0	46.8 (6)	0.55	0

Table 2.4 Parameter estimates and support intervals (S.I) for the best fitting model for black spruce and white spruce target tree radial growth. Values in italic and bold are parameter estimates from the full model when the best model did not include such parameters.

Parameters	Black Spruce	S.I	White Spruce	S.I
1 MaxRG	7.581	7.503 - 7.657	7.893	7.814-8.051
2 m	0.269	0.259 - 0.289	0.589	0.569-0.599
3 C	0.674	0.574 - 0.774	1.294	1.194-1.394
4 α	0.000	0.000 - 0.005	2.977	2.947-3.006
5 β	0.945	0.935 - 0.955	0.000	0.000-0.006
6 γ	-0.302	-0.310 - -0.298	-0.992	-1.002- -0.982
7 R (m)	7.360	7.300 – 7.440	8.960	8.860- 9.040
8 δ	5.304	5.054 - 5.554	10.467	10.217 – 10.717
9 σ	0.848	0.798 - 0.898	0.889	0.839 – 0.939
10 $\lambda_{\text{Black Spruce}}$	0.184	0.180 - 0.186	0.137	0.000-0.139
11 $\lambda_{\text{White Spruce}}$	0.133	0.000 - 0.134	0.695	0.681-0.702
12 λ_{Aspen}	0.545	0.539 -0.550	0.139	0.110-0.141
13 λ_{Birch}	1.000	0.990 - 1.000	0.000	0.000-0.020
15 λ_{Shrubs}	0.050	0.046 - 0.051	0.011	0.010-0.011
16 λ_{BFir}	0.195	0.172 - 0.197	1.000	0.999 -1.000

2.5.2 Species size effect

Black spruce potential radial growth was strongly dependant on its size (dbh). Black spruce's best model predicted a decrease in potential growth with increasing tree dbh over the data range. For white spruce, the full model predicted a maximum radial growth at 10 cm dbh with a slight decline in potential radial growth with increasing tree dbh. The white spruce's best model for radial growth excluded a size effect indicating negligible variation in growth with white spruce dbh over the data range (Figure 2.2). The results also suggested a greater productivity of white spruce on the studied sites compared to black spruce.

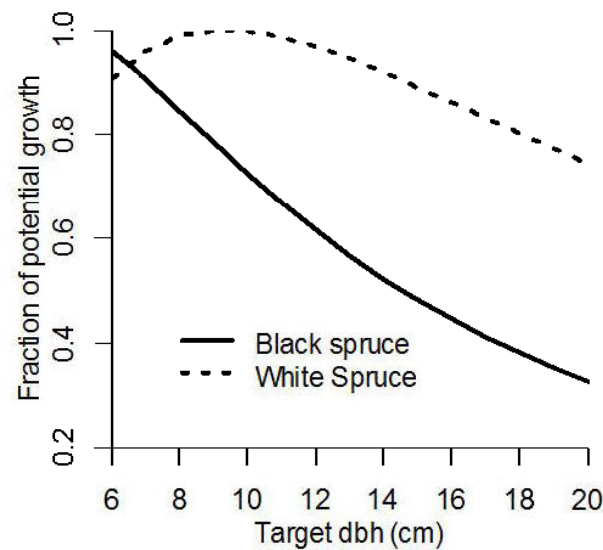


Figure 2.2 Estimated potential radial growth rates (mm per year) for black spruce and white spruce as a function of stem diameter (dbh). Fraction of the potential growth indicates how much a target tree's maximum growth is reduced or increased relative to its size (1 is the maximum growth and 0 is the inhibition of growth). Parameters used for black spruce are those from the best model and include a size effect while parameters for white spruce were estimated with the full model. Error as support intervals is not shown in the figure; it is addressed in table 2.4.

2.5.3 Neighbors' crowding effect

2.5.3.1 Species specific competitive effect

For black spruce (Figure 2.3), intraspecific competition and interspecific competition from balsam fir and high-shrubs was negligible while aspen and paper birch had strong negative effects on spruce radial growth. In contrast, white spruce (Figure 2.3), intraspecific competition and interspecific competition from balsam fir was very strong while interspecific competition from aspen and paper birch was less so and high-shrubs exerted no crowding competition. Growth interactions between black spruce and white spruce were not well estimated (as can be seen by the width of the support intervals).

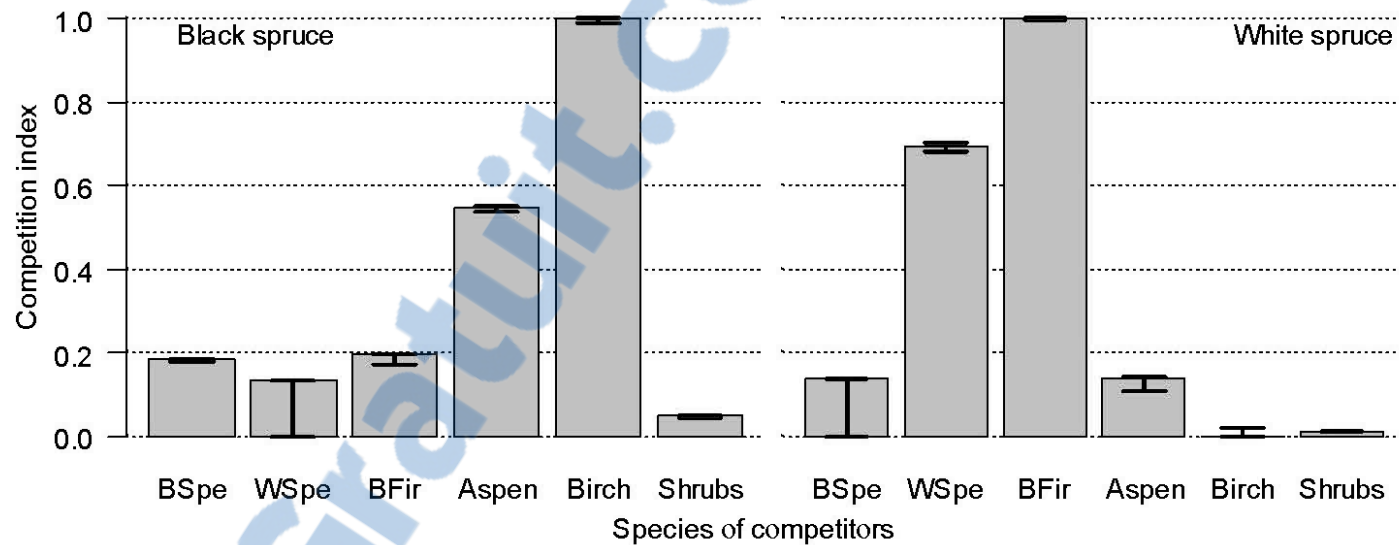


Figure 2.3 Estimated competition indices (λ) and 95% support intervals for the species effect of each of the six species of competitors on black spruce and white spruce target trees. BSpe=black spruce, WSpe=white spruce, BFir= balsam fir, Aspen= trembling aspen, Birch=parper birch and Shrubs= alder, willow and cherry.

2.5.3.2 Neighbors' size effect and their distance of influence

The influence radius (R), of competitive interactions between a target tree and its neighbors were estimated at 7.4 m for black spruce and 9 m for white spruce (Table 2.4). For black spruce, the decline in neighbors' effect (β parameter) was 0.95 indicating that the neighbors' effect decreased proportionately with distance from the target tree (Figure 2.4). Highest competitive effect of the neighbors was when they were at 2.5 meters or closer of a black spruce target tree, exerting then 50% to 100% of their competitive effect. For white spruce, the estimate of β was zero indicating a very little decline in the net effect of a neighbour within R and that the crowding effect of each competitive species was constant within R .

The NCI's α parameter is a measure of the effect of neighbors' size on crowding. For black spruce (Table 2.4), α was estimated to be zero indicating that black spruce individuals respond to the density of their neighbours, regardless of competitors' size. Black spruce's best model also included a NCI whereas only neighbors larger than the target tree accounted for (Figure 2.5). Taken together, these parameters value indicate that black spruce respond to the density of larger neighbors regardless of the importance of the size difference. Unlike for black spruce, white spruce's best NCI model excluded the delta dbh. So, neighbor effect is dependant of its size. White spruce's α estimates was 3, indicating that white spruce is disproportionately sensitive to the presence of very large neighbors (3 times its size) while the smaller and same size neighbors had little to no effect (Figure 2.5).

The combination of species competitiveness with the crowding effect of the best model allowed us to model the effect of neighbors' densities on the growth of an

average size spruce (Figure 2.6). For black spruce, the presence of all larger deciduous trees within the influence radius R (Table 2.4) has strong effects while high-shrub density of 2030 to 4075 stems per hectare, equivalent to 1 to 2 larger high-shrub neighbors, steal allows 98% to 100% of the potential black spruce growth. The optimal black spruce growth, meaning over 90% of the potential growth, was achieved with 1 black spruce trees in a 2.5 meter radius, equivalent to densities below 2030 stems per hectare. For white spruce, deciduous trees and high-shrubs density had little effect on growth (Figure 2.6) and optimal white spruce growth (over 90% of the potential growth) can be achieve with the presence of less than 36 deciduous trees in its neighborhood, equivalent to 1400 to 1460 stems per hectare. White spruce growth declined with increasing conspecific density. The optimal white spruce growth was achieved with less than 8 white spruces neighbors in R (Table 2.4) equivalent to a white spruce density below 330 stems per hectare. To achieve 80% of white spruce maximal growth, this density would be below 700 per hectare.

2.5.3.3 Target tree sensitivity to neighbors crowding

Sensitivity to crowding decreased with increasing target dbh for both target species (Figure 2.7). The estimate of γ in the black spruce's full model was -0.3 and white spruce best model resulted in a γ of -1. Both estimates indicated that smaller target trees were more sensitive to crowding than larger trees (Figure 2.7). But, while sensitivity to crowding relative to target size was strong for white spruce, black spruce's best model ignored the effect of γ suggesting a less pronounced effect for this species.

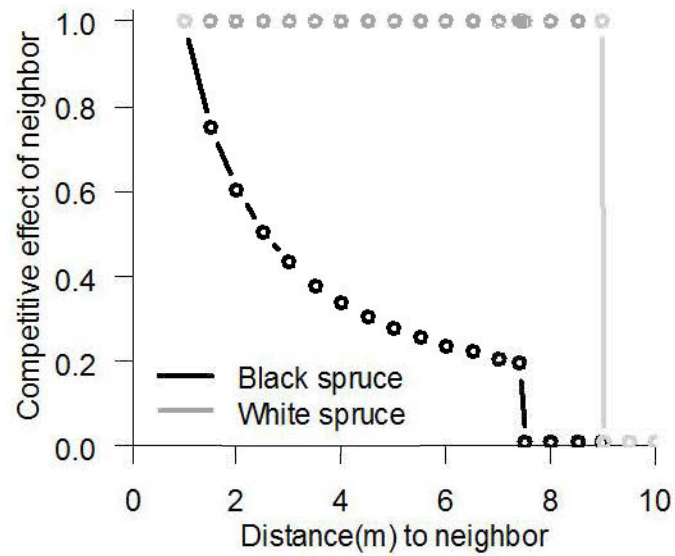


Figure 2.4 Decline in the competitive effect of neighboring tree as a function of distance from target trees for black spruce and white spruce. The relations are based on parameters R and β . The curves are truncated at the distance R beyond which neighborhood crowding no longer affects tree growth.

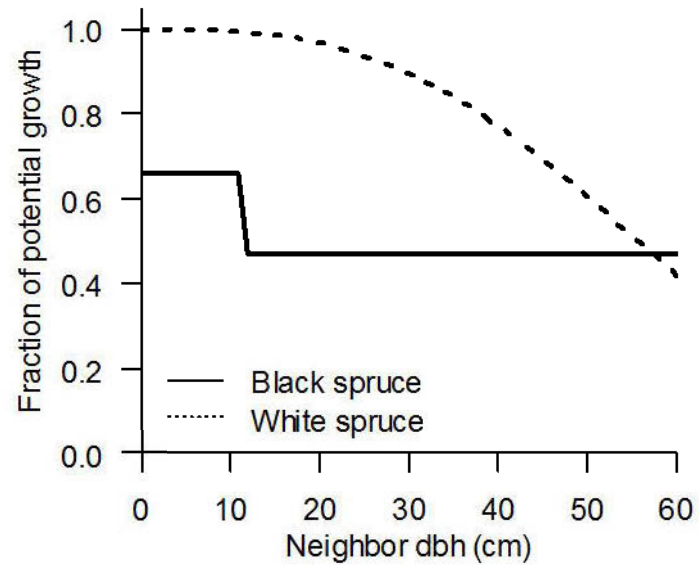


Figure 2.5 Black spruce and white spruce potential growth variation with neighbor size (dbh in cm) according to the best models. This figure illustrates the response of an average sized black spruce target (11.5 cm), including its size effect (potential growth starting at 0.66), and white spruce target (12.2cm) to a neighbor located at 1 m, the minimum average distance observed in the dataset. Fraction of potential growth indicates how much a target tree maximum growth is reduced by the effect of its dbh (1 is the maximum growth and 0 is the inhibition of growth). Error as support intervals is not shown in the figure; it is addressed in table 2.4.

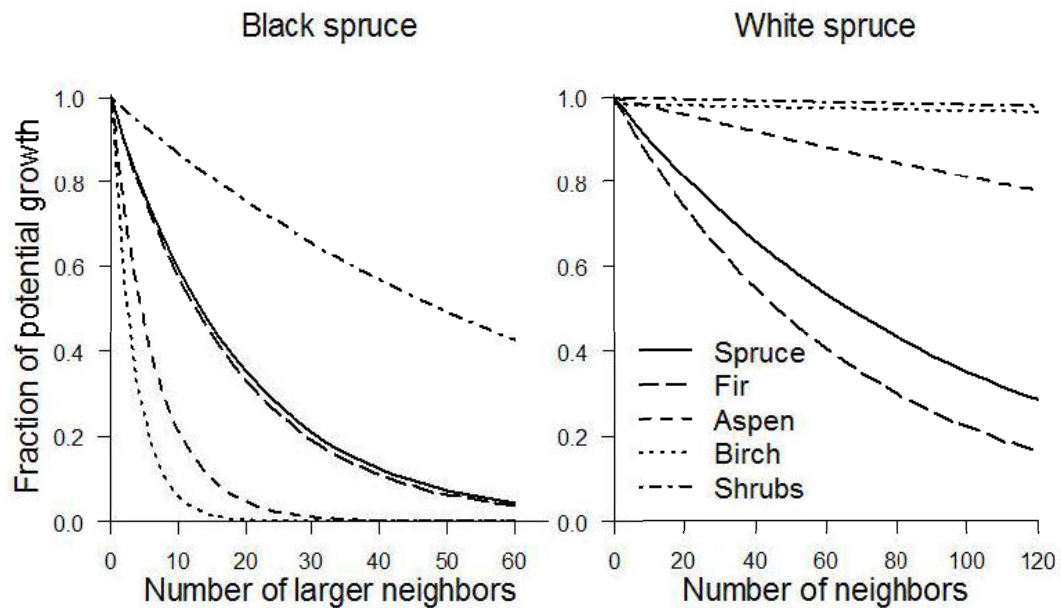


Figure 2.6 Black spruce and white spruce fraction of potential radial growth as a function of the number of neighbors of each species and according to best crowding model for each target species. This figure illustrates the response of an average-sized black spruce target or white spruce neighbors located at a distance of 2.5 meters. Fraction of potential growth indicates how much a target tree's maximum growth is reduced by the neighbors' (1 is the maximum growth and 0 is the inhibition of growth). Error as support intervals is not shown in the figure; it is addressed in table 2.4.

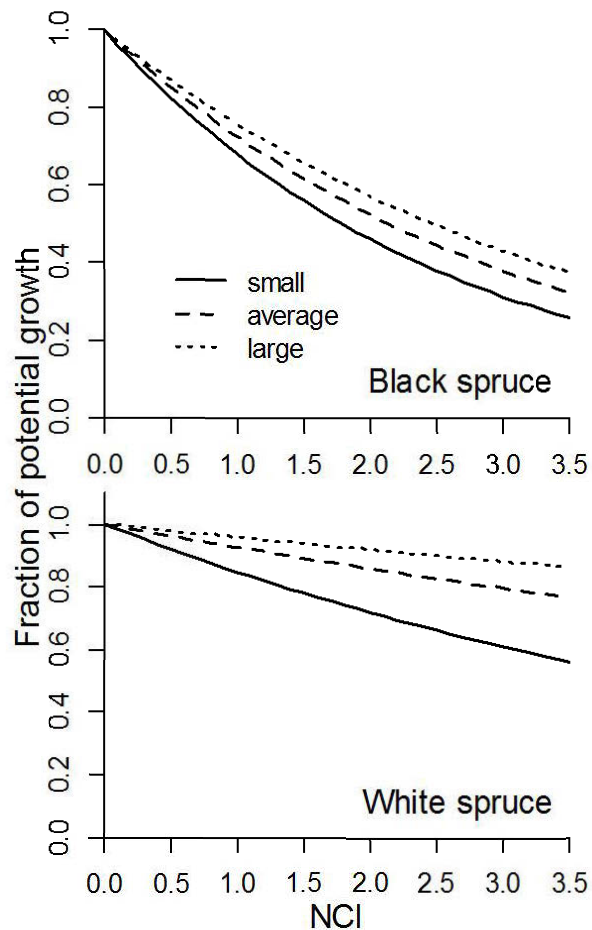


Figure 2.7 Black and white spruce fraction of potential radial growth as a function of crowding estimated based on neighborhood competition index (NCI) and target tree size. Error as support intervals is not shown in the figure; it is addressed in table 2.4.

2.5.4 Neighbors' shading effect

Shading from neighbors ranged respectively from 9% to 96 % and from 6% to 92% for black spruce and white spruce target trees. Sensitivity to shading (parameter η , Table 2.4) varied between the two species and black spruce showed little sensitivity to shading while white spruce was more sensitive (Figure 2.8) as shading

alone explained a good part of target tree growth. However, including the crowding effect decreased the AICc of the white spruce target model (Table 2.3). This suggested important above and below ground interactions between white spruce and its neighbors (Figure 2.9). For black spruce shading effect was not selected in the best model and the parameter of the full model showed that shading had little effect on radial growth (Figure 2.9).

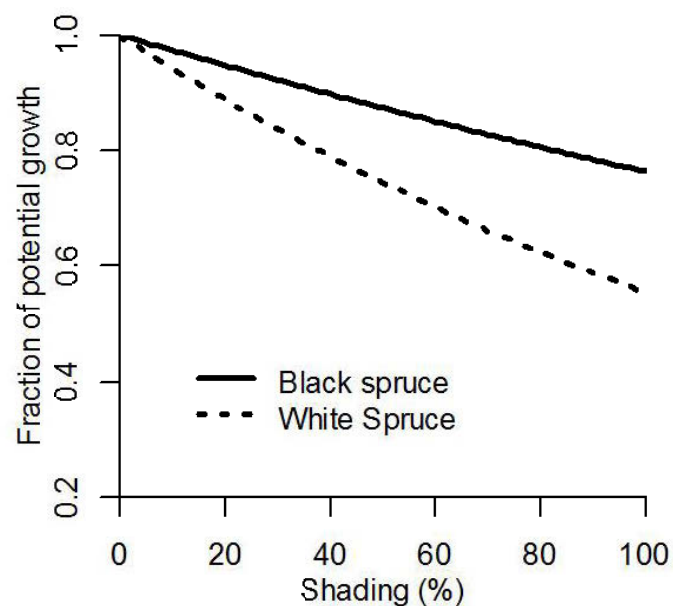


Figure 2.8 Predicted decline in potential growth of black spruce and white spruce target tree as a function of shading by neighbors. Fraction of potential growth indicates how much a target tree's maximum growth is reduced or increased by the effect. Parameters used for white spruce are from the best model and includes a shading effect (Table 2.4) while those for black spruce come from the full model.

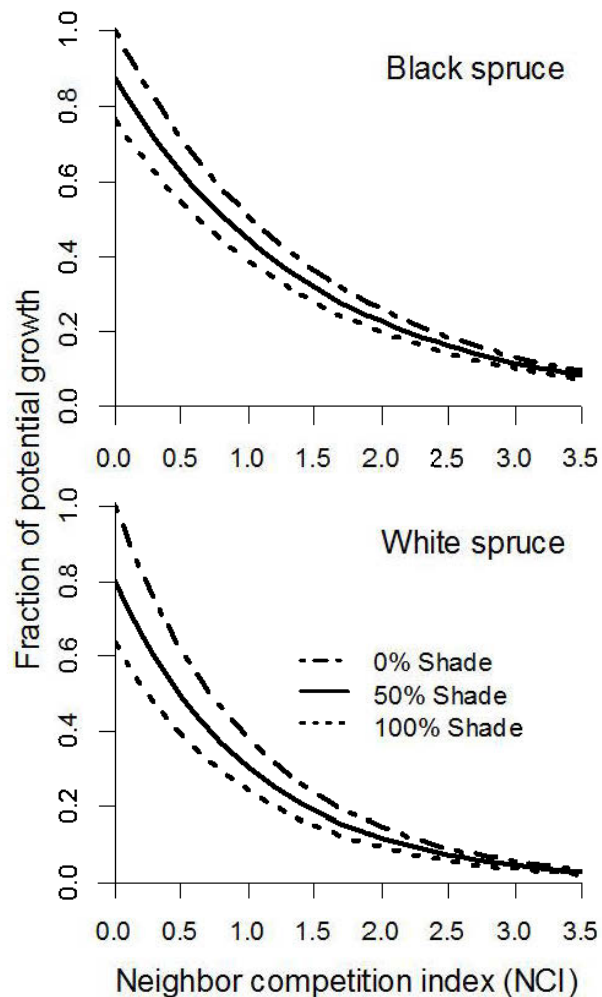


Figure 2.9 Predicted decline in potential growth of black spruce and white spruce as a function of the degree of neighbors' shading and crowding effect using best model for each target species. Shading of the black spruce model comes from the full model.

2.5.5 Relationship between deciduous species and tree moisture stress

Sampled plantations represented a gradient of deciduous trees and high-shrubs densities (basal area) as well as soil physical properties but were characterized by similar soil textural classes (Table 2.2). Tree water status expressed as ^{13}C

discrimination ranged from 16.7 to 18.7. Mineral soil field capacity ranged from 26.4% to 49.8%, and permanent wilting point from 13.3 to 25.6% resulting in available water holding capacity of 11.3 to 28.6%. Mineral soil macroporosity ranged from 7.5 to 18.8%.

The regression of ^{13}C discrimination as a function of plantation age and species explained a large part of ^{13}C discrimination variance ($R^2=0.72$) with both explanatory variables significant ($p < 0.05$). Further analyses were conducted on the residuals of this model. The best correlated soil variable with ^{13}C residuals was mineral soil field capacity. Deciduous trees and high shrubs densities had a not-significant direct effect on tree water status (path coefficient of -0.16 and 0.08, figure 2.10) but had indirect effect by their impact on canopy opening, herb abundance and soil field capacity (Table 2.5).

Canopy opening, herb abundance and field capacity had a strong direct effect on ^{13}C discrimination (Figure 2.10). Canopy opening had a strong direct negative effect on tree water status and a positive effect on herb abundance. Herb abundance and field capacity both had a positive effect on tree water status. High shrubs density had a strong positive effect on soil field capacity and a negative effect on herb abundance while deciduous trees effect was not-significant. Seventy eight percent of the tree water status (^{13}C discrimination) residuals were explained by the model.

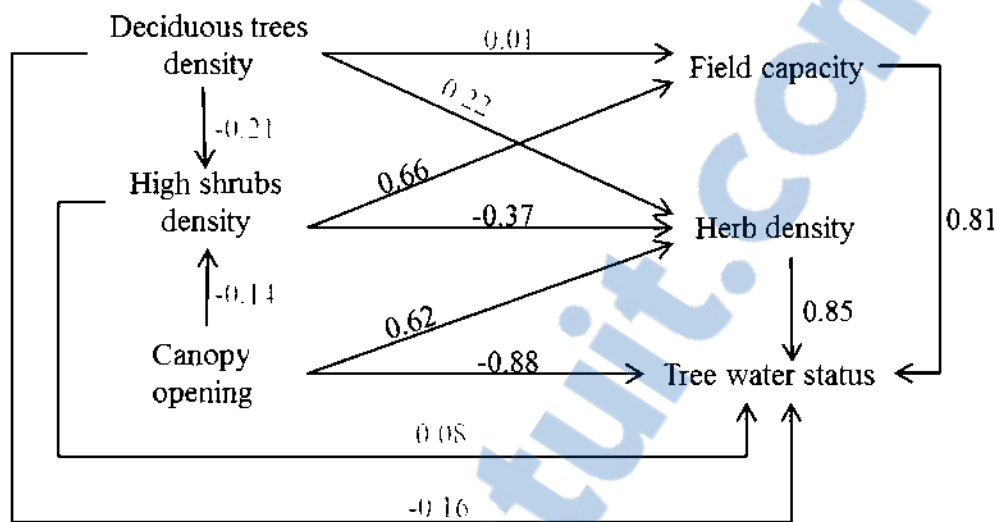


Figure 2.10 Path diagram of causal relationship between target trees water status (^{13}C discrimination), canopy opening, soil water retention, herb cover, and deciduous trees and high-shrubs density (basal area in m^2ha^{-1}). Path coefficients (next to the arrow) are a measure of the strength of the relationship. Path coefficients in grey are not-significant.

Table 2.5 Direct and indirect causal relationships between tree water status (TWS) canopy opening (CanOp), soil water retention (FC), herb abundance and stand composition (high shrubs and deciduous trees densities).

Relationships	Total covariation	Causal covariation direct	Causal covariation indirect	Causal Covariation Total	Spurious correlation
Deciduous-Herb	0.10	0.22	0.00	0.22	-0.12
High-Shrubs-Herb	-0.59	-0.37	0.00	-0.37	-0.22
CanOp-TWS	-0.37	-0.88	0.48	-0.40	0.03
Deciduous-TWS	0.02	-0.16	0.25	0.09	-0.07
High-shrubs-TWS	0.41	0.08	0.22	0.30	0.11

2.6 Discussion

White spruce and black spruce are both shade tolerant species, with black spruce being the more tolerant of the two species (Burns et Honkala, 1990; Humbert et al., 2007). Also, white spruce growth potential is known to be higher than that of black spruce (Thiffault et al., 2003; Power, 2012). Moreover, in natural conditions white spruce distribution is limited to rich mesic sites while black spruce can be found on a large range of site conditions (Lamhamedi et Bernier, 1994; Harvey et al., 2002). In the context of forest plantations established on mesic clayey soils, similarity and dissimilarity of black and white spruce response to competition sheds more light on contrasting species traits of northeastern boreal spruce species.

2.6.1 Crowding versus shading effects on target tree growth

The series of tested models allowed us to assess the importance of different mechanisms of competition mainly that for light (shading) and mechanisms associated with crowding. While shading is simply a function of light interception by neighboring trees (Canham et al., 1999), crowding is a more complex function of belowground competition and aboveground interactions (other than shading) such as physical interactions between tree crown (Thorpe et al., 2010). We hypothesised that given the shade tolerance of both species, competition would mostly result from crowding effects. Our results indicate that both species are sensitive to crowding. However, while black spruce showed little sensitivity to shading, shading alone explained a good part of white spruce radial growth, no matter its size in the data range, and its response to crowding was mostly limited to the smaller trees.

Our results are consistent with other studies (Burns et Honkala, 1990; Humbert et al., 2007) reporting higher shade tolerance for black spruce than for white spruce

resulting in higher growth under low light. Power et al. (2012) found that under similar growth conditions, black spruce developed a larger total foliar biomass than white spruce explaining its greater shade tolerance. They also observed that black spruce kept a larger amount of leaves per unit area of sapwood. They attributed this difference to a reduced water demand from black spruce given its lower productivity and adaptation to shade.

2.6.2 Inter-specific versus intra-specific competition

Working in mature natural stands, Sainte-Marie (2009) reported that black spruce intraspecific competition was four times that of deciduous trees. We found similar results for white spruce but, in contrast, we found low intraspecific competition among black spruce as the strongest competitors were deciduous trees. Plantations studied were young compared to the mature black spruce stands studied by Sainte-Marie (2009). Our results coupled with those of Sainte-Marie (2009) are nonetheless consistent with those of Cavard et al. (2011) and Simard et al. (2004) who found that black spruce competition from deciduous trees is more important and intense in young stands and conifer competition becomes more important as stands reach maturity. It is also possible that the low intraspecific competition found in the studied black spruce plantations reflect an ability to link its root systems with conspecifics and share soil resources, a result found for many conifers species (Graham et Bormann, 1966; Tarroux et al., 2010).

2.6.3 Crowding competition from large deciduous trees

We found that deciduous trees were strong crowding competitors for black spruce and in accordance with our third hypothesis, a significant competitive effect was found only when deciduous trees were larger and in a 2.5 meters radius from a

target tree. Our results showed that black spruce was highly tolerant to neighbors' shade. Our results are thus consistent with Sainte-Marie's (2009) findings that attributed black spruce growth reductions in mature stands to crowding effects by large deciduous trees resources uptake although Légaré et al. (2004) attributed the lower black spruce growth when it is near a large deciduous tree to shading.

For white spruce, deciduous trees were weak competitors either by shading or crowding and their competitive effect could only be important if their presence produced over 40% of shade or if their density exceeds 1460 stems per hectare. Power et al. (2012) attributed the high sensitivity of white spruce to stand density to its wider crown. They stated that white spruce is more subject to crown physical interactions and shading in dense stands. Wider white spruce crowns would then experience more physical interactions with neighbors' crowns (Putz et al., 1984). As a result, stand density and tree position would both affect tree crown expansion and growth (Hann, 1999; Ducey, 2009). The low white spruce's crowding exerted by the deciduous trees compared to coniferous species expressed by the species-specific competition index (λ) would then be due to low crown physical interactions between these species.

2.6.4 Tree water status improves with deciduous and high-shrubs abundance

As stated in our fourth hypothesis, deciduous species may improve soil available water retention capacity and decrease understory abundance. Both mechanisms would improve the water status of target trees by increasing the water supply and reducing below ground competition.

Our results indicate that black spruces of all size and small white spruces are sensitive to crowding. Whether crowding was linked to moisture stress is only

partially demonstrated by our results. As expected, path analyses revealed that basal area of deciduous shrubs reduced herbaceous cover but this effect was not-significant for deciduous trees indicating no clear impact of the deciduous trees on the herb cover. The analyses also indicate that the abundance (basal area) of deciduous shrubs improved the field capacity of soils, a measure of the capillary water retained in the soil. This in turn improved the water status of spruces. However, herbaceous cover, which was assumed to reduce available water, had positive effects on tree water status.

Black spruce and white spruce may benefit from a reduction in moisture stress when mixed with high-shrubs species due to high shrubs effect on mineral soil water retention, especially in clay soils showing a high bulk density. Moreover, unlike deciduous trees, high-shrubs have low shading potential, since their maximum height is 6 to 8 meters (Farrar, 1995) and that the mean height of spruce was 9-10 meters. Biota and their organic products contribute to the development of soil structure that in turn influences soil water movement and retention (Bronick et Lal, 2005). Bormann and DeBell (1981) found that mineral soil characteristics beneath alder stands differed markedly from those of conifers. The mineral soil of alder stands would have higher organic matter content and lower bulk density, both having effect on water retention. Thus, shrubs could improve mineral soil water retention by adding their organic products.

Different root systems affect soil differently, relating to different root properties, exudates and functions as root length density, microbial associations, mycorrhizal fungi, and percent cover (Harris et al., 1966; Jastrow et al., 1998; Rilling et al., 2002). Augé et al. (2001) found that the presence of mycorrhizal symbiosis had a positive impact on soil moisture retention properties by their impact on soil structure. Deciduous trees species (aspen and birch) and high-shrubs (alder, cherry

and willow) that were in spruce plantations all have the potential to grow in symbiosis with mycorrhizal fungi (Malloch et Malloch, 1981, 1982; Simard et al., 1997) and then have the potential to improve soil organic matter. Unlike high-shrubs, deciduous trees had no significant impact in soil water retention. Deciduous trees range from 0 to 67% (9% in average) of the total basal area while that of high-shrubs occupy between 1% and can reach 81% (33% in average) with a frequency of occurrence of 100%. The lowest relative basal area (9%) of deciduous trees in these spruce plantations could account for their non-significant effect on mineral soil water retention.

2.6.5 Understory vegetation effect on spruce moisture stress

Miller et al. (2003) found an important change in the competitive effect of the herb cover and the high-shrubs on crop trees through time. They showed that high competition from herb and high-shrubs occurs in the first years after the establishment of the plantation after which both competitive effects decrease with time. The competitive effect is then close to zero at about 15-20 years. Herbs species may also interact with target trees. While grass can be important water competitors, Coll et al. (2003) showed that wooded herbaceous species are less competitive for soil resources. Pepin et al. (2002) demonstrated a high sensitivity of black spruce to upper soil water deficits. He suggested that black spruce enhance stomata closure when the top soil layer dries or when deeper layers are moist. Hence, the presence of the herb cover may act as a buffer and limit the impacts of water stress perceived by black spruce trees.

2.6.6 Management implications

Without competition, white spruce productivity was higher than that of black spruce; the latter showed an important decrease in growth with its increasing dbh. The size effect function is the variation in growth with increasing size. Our study was performed in plantations of a predetermined small-age range and stands were relatively uniform in term of trees size compared to other studies that used that function (Papaik and Canham, 2006; Coates et al., 2009). Thus, controlling for white spruce's size effect was not necessary in that case and black spruce function should not be extrapolated beyond the study dbh range. Yet, results indicate the higher productivity potential of white spruce on the studied sites.

As many studies have reported, the presence of deciduous trees in spruce plantations can be both competitive and facilitative (Man et Lieffers, 1999; Simard et Vyse, 2006; Cavard et al., 2011). We found that deciduous trees can be strong crowding competitors for black spruce. Nevertheless, it is interesting to note that they exert a competitive effect only if they are larger and close to a black spruce, meaning that black spruce trees do not see smaller and same size deciduous trees as competitors at all. Black spruce's optimal growth was found in absence of larger neighbors in a 2.5 meter radius. Pre-commercial thinning treatment should then concentrate to maintain a black spruce density below 2030 stems per hectare and by keeping 2.5 meters between crop trees. As the presence of larger deciduous trees in a 2.5 m radius around a crop tree had important competitive effects on its growth, all larger deciduous trees should be removed. In counterpart, as smaller and same size deciduous trees do not have competitive effects at all, their presence should be maintained for their potential beneficial effect on soil conditions.

For white spruce, deciduous trees were weak crowding competitors and their competitive effect could only be important if their presence produced more than 40% of shade or if their density exceeded 1460 stems per hectare. Thus, as we observed that deciduous trees have a beneficial effect on spruce's moisture stress by decreasing canopy opening, this could also result in a reduction of growth due to shading, especially for white spruce as its maximal radial growth was achieved with less than 18% of shade. Intraspecific competition was high and release should maintain spruce density below 700 stems per hectare respectively to optimize white spruce individual growth. White spruce is also very sensitive to the presence of neighbors of 3 times its dbh size. Thus, spruces as well as deciduous trees that measure 3 times the mean dbh of white spruce should be removed to promote radial growth. The reduction of spruce density and the removal of very large neighbors are then expected to maximise white spruce radial growth at this stage.

The presence of high-shrubs had a beneficial effect on crop trees' moisture stress for both spruce species and was shown to be weak crowding and shading competitors. For black spruce, release should be performed when high-shrubs are in densities exceeding 4075 stems per hectare as deleterious effects on growth have been observed past this threshold. For white spruce, high-shrubs should be maintained as they decreased moisture stress without having competitive effects.

2.7 Conclusion

Our work has led us to conclude that the deciduous component in spruce plantations can be both competitive and facilitative. Our results reveal the importance of the individual's characteristics in the stand in the interactions' issues. We observed a neutral coexistence of black spruce and white spruce with deciduous trees and high-shrubs at this stage as both spruce species do not compete with same size deciduous

trees and high-shrubs. The competitive power of high-shrubs was very low and we observed a beneficial effect of their presence on soil water and a decrease of direct light by deciduous trees. These effects decreased crop trees' moisture stress.

In counterpart, there are situations where deciduous trees can be strong competitors and it is from these situations that plantations should be released, not from the species. As white spruce conspecific neighbors are strong competitors, through their shading effect and their crown overlapping, a reduction in white spruce density at this stage is expected to increase white spruce growth rate. We also suggest that white spruce is a more appropriate species than black spruce in those kinds of sites since its productivity is higher.

Finally, as we could not find an explanation to the beneficial effect of the herb cover on crop tree moisture stress, further experimental investigations are needed to understand this relation.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

Cette étude avait pour objectif global de déterminer les effets de la proximité des essences feuillues, arborescentes et arbustives, sur la croissance et le stress hydrique d'épinettes noires et d'épinettes blanches issues de plantations de 15 à 30 ans. Pour ce faire, nous avons quantifié les interactions compétitives entre les feuillus et les épinettes à l'aide d'un modèle à l'échelle de l'arbre. Puis, nous avons déterminé l'effet de la présence des feuillus sur le stress hydrique des plants à l'aide d'analyses de pistes.

Notre travail nous a permis de conclure que, dans les plantations d'épinettes de la présence des feuillus peut être à la fois source d'interactions compétitives et facilitantes. Nos résultats ont d'abord révélé l'importance des caractéristiques des individus dans le peuplement dans l'issue de l'interaction. Ainsi, les interactions compétitives varient en fonction de l'espèce, de la taille, de la position et de la distance du voisin ainsi que de la taille de l'arbre cible. Nous avons observé une coexistence bénéfique entre les épinettes et les feuillus arborescents et arbustifs à ce stade de croissance. Les deux espèces d'épinettes ne voient pas les feuillus plus petits et ceux de même taille qu'eux même comme des compétiteurs, leur présence n'ayant aucun effet sur la croissance. La pression compétitive exercée par les arbustes était très faible, tant au niveau de l'ombrage que de l'encombrement, et nous avons observé un effet bénéfique de leur présence sur l'amélioration de la rétention en eau du sol. Cet effet améliorant du sol a eu comme résultat de diminuer le stress hydrique

des épinettes. Pris ensemble, ces résultats suggèrent que le dégagement des feuillus en plantation résineuse n'est pas toujours souhaitable pour favoriser leur productivité et enlever tous les feuillus prive les épinettes de leurs effets bénéfiques.

En contrepartie, il y a des situations où les feuillus arborescents peuvent être de forts compétiteurs. Pour l'épinette noire, les arbres feuillus ont de forts effets négatifs sur la croissance s'ils sont plus gros que la cible et s'ils sont très près. Pour l'épinette blanche, l'effet compétitif des feuillus est très faible et se fait ressentir seulement s'ils sont disproportionnellement gros, s'ils sont denses ou si leur position dans la canopée crée trop d'ombrage. Ces conditions sont donc favorables au dégagement des individus feuillus correspondant à ces termes. De plus, dans le cas de l'épinette blanche, les résultats ont démontré que les conspécifiques sont de très forts compétiteurs par leur effet d'ombrage et par le chevauchement de leur cime. Une diminution de la densité en épinette blanche à ce stade est attendue d'augmenter la croissance des individus restants.

L'étude a aussi permis de mettre en évidence la plus grande productivité de l'épinette blanche. Nous suggérons aussi que l'épinette blanche est une espèce plus appropriée pour un contexte de plantation. Finalement, comme nous n'avons pu déterminer la cause exacte de l'effet bénéfique des plantes herbacées sur le stress hydrique des plants, davantage d'expérimentations sont nécessaires afin de comprendre les causes de cette relation.

APPENDICE A

CALCULE DE L'OMBRAJE DU «SHADING EFFECT»

A.1 Paramètres utilisés pour la région simulée

L'ombrage est calculé pour chaque arbre en fonction de la quantité de lumière qui provient de chaque région du ciel et de l'agencement des couronnes des arbres avoisinants susceptibles d'intercepter cette lumière (Poulin et Messier, 2006). Le modèle calcule d'abord la disponibilité lumineuse en simulant la vision hémisphérique au-dessus de chaque point d'intérêt. Le modèle permet de quantifier l'environnement lumineux en considérant le déplacement du soleil en fonction de la latitude de la région simulée (48.5, tableau A.1), du coefficient de transmission de la lumière du ciel dégagé (65%) et de la période de croissance la région étudiée (jour julien 105 à 258 pour l'Abitibi). La portion du ciel d'où provient la lumière est ensuite subdivisée en 216 fenêtres représentant une estimation de l'environnement lumineux. Le modèle calcule la quantité de lumière potentielle de chaque fenêtre pour le point d'intérêt et détermine la proportion interceptée par les arbres environnants déterminée par les données de la cartographie (position, azimuth et distance du voisin) et des relations allométriques des espèces (Éq. A.1 à A.3, tableau A.2).

Tableau A.1 Paramètres utilisés pour simuler l'ombrage pour la région de l'Abitibi.

Paramètres pour la région d'Abitibi		
Latitude (°)	Coefficient de Transmission lumineuse (%)	Période de croissance (jours juliens)
48.5	65	105 à 258

Équation A.1 Hauteur en mètres de l'arbre

$$\text{Hauteur} = 1.35 + (H_1 - 1.35) * (1 - e^{-(B * \text{DHP})}) \quad (\text{A.1})$$

Équation A.2 Rayon de la cime de l'arbre

$$\text{Rayon de la couronne} = C_1 * \text{DHP}^a \quad (\text{A.2})$$

Équation A.3 Profondeur de la cime

$$\text{Profondeur de la couronne} = C_2 * \text{Hauteur}^b \quad (\text{A.3})$$

Où H_1 est la hauteur maximale pour l'espèce donnée, B est la pente initiale de la régression entre la hauteur (m) et le dhp (cm), C_1 est la pente de la régression entre le rayon de la cime (m) et le dhp (cm) et C_2 est la fraction de la hauteur de l'arbre occupée par la cime vivante. Les paramètres estimés avec ces relations pour les espèces de la présente étude sont rapportés dans le tableau A.2.

Tableau A.2 Paramètres utilisés pour les relations allométriques.

Espèces	H₁	B	C₁	a	C₂	b
Épinette noire	27.765	0.041	0.153	0.669	0.362	1.1805
Épinette blanche	34.561	0.0301	0.2621	0.3611	0.63	1.01
Peuplier faux-tremble	26.261	0.0671	0.0921	0.7611	0.262	1.11
Bouleau à papier	20.741	0.0841	0.2201	0.5061	0.966	0.751
Arbuste haut	8.002	0.2263	0.1773	0.4723	0.357	0.877
Sapin baumier	39.201	0.0271	0.2661	0.3661	0.345	1.188

BIBLIOGRAPHIE

- Augé, R., A. Stodola, J. Tims, et A. Saxton. (2001). Moisture retention properties of a mycorrhizal soil. *Plant and Soil*, 230, 87-97.
- Balandier, P., C. Collet, J. Miller, P. Reynolds, et S. Zedaker. (2006). Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry*, 79(1), 3-27.
- Balvanera, P., A. B. Pfisterer, N. Buchmann, J. S. He, T. Nakashizuka, D. Raffaelli, et B. Schmid. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9(10), 1146-1156.
- Barbier, S., F. Gosselin, et P. Balandier. (2008). Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved: A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254(1), 1-15.
- Begon, M., J. L. Harper, et C. R. Townsend. (1996). *Ecology: Individuals, Populations, and Communities* (3e édition). Malden: Wiley-Blackwell scientific publications.
- Biring, B. S., P. G. Comeau, et P. Fielder. (2003). Long-term effects of vegetation control treatments for release of Engelmann spruce from a mixed-shrub community in Southern British Columbia. *Annals of Forest Science*, 60(7), 681-690.
- Boardman, N. (1977). Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 28(1), 355-377.
- Boivin, F., A. Paquette, M. J. Papaik, N. Thiffault, et C. Messier. (2010). Do position and species identity of neighbours matter in 8-15-year-old post harvest mesic stands in the boreal mixedwood? *Forest Ecology and Management*, 260, 1124-1131.
- Bormann, B. et D. DeBell. (1981). Nitrogen content and other soil properties related to age of red alder stands. *Soil Science Society of America Journal*, 45(2), 428-432.
- Brais, S., M. Brazeau, J. Brown, C. Camiré, D. Paré, et A. Robitaille. (1996). *Manuel de Foresterie. Géologie, dépôts de surface et sols forestiers*. Sainte-Foy: Les Presses de l'Université Laval.
- Brais, S. et C. Camiré. (1992). Keys for soil moisture regime evaluation for northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 22(5), 718-724.

- Brockerhoff, E., H. Jactel, J. Parrotta, C. Quine, et J. Sayer. (2008). Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation*, 17(5), 925-951.
- Bronick, C. J. et R. Lal. (2005). Soil structure and management. *Geoderma*, 124, 3 – 22.
- Burnham, K. P. et D. R. Anderson. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. New York: Springer-Verlag.
- Burns, R. M. et B. H. Honkala. (1990). *Silvics of North America: 1. Conifers; 2. Hardwoods*. Washington: Coll. «Agriculture Handbook».
- Callaway, R. M. (1995). Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61(4), 306-349.
- Callaway, R. M. et L. R. Walker. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1958-1965.
- Canham, C., M. Papaik, M. Uriarte, W. McWilliams, J. Jenkins, et M. Twery. (2006). Neighborhood analyses of canopy tree competition along environmental gradients in New England forests. *Ecological Applications*, 16(2), 540-554.
- Canham, C. et M. Uriarte. (2006). Analysis of neighborhood dynamics of forest ecosystems using likelihood methods and modeling. *Ecological Applications*, 16(1), 62-73.
- Canham, C. D., K. D. Coates, P. Bartemucci, et S. Quaglia. (1999). Measurement and modeling of spatially explicit variation in light transmission through interior cedar-hemlock forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(11), 1775-1783.
- 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*, 34(4), 778-787.
- Caspersen, J. P. et S. W. Pacala. (2001). Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research*, 16(5), 895-903.
- Cavard, X., Y. Bergeron, H. Y. Chen, D. Paré, J. Laganière, et B. Brassard. (2011). Competition and facilitation between tree species change with stand development. *Oikos*, 120(11), 1683-1695.
- 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*, 97(1), 118-130.
- Coll, L., P. Balandier, C. Picon-Cochard, B. Prevosto, et T. Curt. (2003). Competition for water between beech seedling and surrounding vegetation in different light

- and vegetation composition conditions. *Annals of Forest Science*, 60, 593-600.
- Constabel, A. et V. Lieffers. (1996). Seasonal patterns of light transmission through boreal mixedwood canopies. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(6), 1008-1014.
- Ducey, M. J. (2009). Predicting crown size and shape from simple stand variables. *Journal of Sustainable Forestry*, 28(1-2), 5-21.
- Edwards, E. W. (1992). *The framework of inference in Likelihood*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Erskine, P., D. Lamb, et M. Bristow. (2006). Tree species diversity and ecosystem function: Can tropical multi-species plantations generate greater productivity? *Forest Ecology and Management*, 233(2-3), 205-210.
- Farquhar, G. D., J. R. Ehleringer, et K. T. Hubick. (1989). Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual review of plant biology*, 40(1), 503-537.
- Farrar, J. L. (1995). *Trees in Canada*. Markham: Fitzhenry and Whiteside and Canadian Forest Service
- Fotelli, M. N., A. Geßler, A. D. Peuke, et H. Rennenberg. (2001). Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: responses of growth, water status and ¹³C composition. *New Phytologist*, 151(2), 427-435.
- Franzluebbers, A. J. (2002). Water infiltration and soil structure related to organic matter and its stratification with depth. *Soil Tillage Res*, 66, 197– 205.
- Gale, M. et D. Grigal. (1987). Vertical root distributions of northern tree species in relation to successional status. *Canadian Journal of Forest Research*, 17(8), 829-834.
- Goffe, W. L., G. D. Ferrier, et J. Rogers. (1994). Global optimization of statistical functions with simulated annealing. *Journal of Econometrics*, 60, 65-99.
- Goldberg, D. E., J. Grace, et D. Tilman. (1990). Components of resource competition in plant communities. *Perspectives on plant competition.*, 27-49.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. M. Gómez, J. A. Hódar, J. Castro, et E. Baraza. (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 14(4), 1128-1138.
- Graham, B. et F. Bormann. (1966). Natural root grafts. *The Botanical Review*, 32(3), 255-292.

- Gratzer, G., C. Canham, U. Dieckmann, A. Fischer, Y. Iwasa, R. Law, M. Lexer, H. Sandmann, T. Spies, et B. Splechna. (2004). Spatio-temporal development of forests—current trends in field methods and models. *Oikos*, 107(1), 3-15.
- Groot, A. et D. W. Carlson. (1996). Influence of shelter on night temperatures, frost damage, and bud break of white spruce seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(9), 1531-1538.
- Hann, D. W. (1999). An adjustable predictor of crown profile for stand-grown Douglas-fir trees. *Forest Science*, 45(2), 217-225.
- Harris, R. F., G. Chesters, et O. N. Allen. (1966). Dynamics of soil aggregation. *Adv. Agron.*, 18, 108– 169.
- Harvey, B. D., A. Leduc, S. Gauthier, et Y. Bergeron. (2002). Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 155(1-3), 369-385.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. Caldeira, M. Diemer, P. Dimitrakopoulos, J. Finn, H. Freitas, P. Giller, et J. Good. (1999). Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286(5442), 1123-1127.
- Holmgren, M., M. Scheffer, et M. A. Huston. (1997). The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1966-1975.
- Humbert, L., D. Gagnon, D. Kneeshaw, et C. Messier. (2007). A shade tolerance index for common understory species of northeastern North America. *Ecological indicators*, 7(1), 195-207.
- Jactel, H. et E. Brockerhoff. (2007). Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, 10(9), 835-848.
- Jastrow, J. D., R. M. Miller, et J. Lussenhop. (1998). Contributions of interacting biological mechanisms to soil aggregate stabilization in restored prairie. *Soil Biol. Biochem*, 30, 905– 916.
- Jobidon, R. (2000). Density-dependent effects of northern hardwood competition on selected environmental resources and young white spruce (*Picea glauca*) plantation growth, mineral nutrition, and stand structural development—a 5-year study. *Forest Ecology and Management*, 130(1-3), 77-97.
- Jobidon, R. et L. Charette. (1997). Effets, après 10 ans, du dégage­ment manuel simple ou répété et de la période de coupe de la végétation de compétition sur la croissance de l'épinette noire en plantation. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(12), 1979-1991.
- Jobidon, R., L. Charette, et P. Y. Bernier. (1998). Initial size and competing vegetation effects on water stress and growth of *Picea mariana* (Mill.)

- BSP seedlings planted in three different environments. *Forest Ecology and Management*, 103(2), 293-305.
- Jose, S., R. Williams, et D. Zamora. (2006). Belowground ecological interactions in mixed-species forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 233(2-3), 231-239.
- Kabzems, R., A. L. Nemeč, et C. Farnden. (2007). Growing trembling aspen and white spruce intimate mixtures: Early results (13–17 years) and future projections. *BC J. Ecosyst. Manag.*, 8(1), 1-14.
- Kay, B. D. (1998). Soil structure and organic carbon: a review. In Bronick, C.J. and R. Lal. 2005. *Soil structure and management. Geoderma* 124: 3–22.
- Kelty, M. J. (1992). *Comparative productivity of monocultures and mixed species stands*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Khanna, P. (1997). Comparison of growth and nutrition of young monocultures and mixed stands of Eucalyptus globulus and Acacia mearnsii. *Forest Ecology and Management*, 94(1-3), 105-113.
- Kroetsch, D. et C. Wang. (2008). *Soil sampling and methods of analysis. Particle size distribution* (2e edition). Boca Raton: CRC Press
- Lamhamedi, M. et P. Bernier. (1994). Ecophysiology and field performance of black spruce (*Picea mariana*): a review. *Annals of Forest Science*, 51(6), 529-551.
- Leavitt, S. W. (1993). Seasonal $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ changes in tree rings: species and site coherence, and a possible drought influence. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(2), 210-218.
- Légaré, S., Y. Bergeron, et D. Paré. (2005). Effect of aspen (*Populus tremuloides*) as a companion species on the growth of black spruce (*Picea mariana*) in the southwestern boreal forest of Quebec. *Forest Ecology and Management*, 208(1-3), 211-222.
- Legare, S., D. Pare, et Y. Bergeron. (2004). The responses of black spruce growth to an increased proportion of aspen in mixed stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(2), 405-416.
- Legare, S., D. Pare, et Y. Bergeron. (2005). Influence of aspen on forest floor properties in black spruce-dominated stands. *Plant and Soil*, 275(1), 207-220.
- Legendre, P. et L. Legendre. (1998). *Numerical ecology. Developments in Environmental Modeling* (2e edition). New York: Elsevier.
- Lieffers, V. et K. Stadt. (1994). Growth of understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis*, and *Epilobium angustifolium* in relation to overstory light transmission. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(6), 1193-1198.

- Lieffers, V. J., S. E. Macdonald, et E. H. Hogg. (1993). Ecology of and control strategies for *Calamagrostis canadensis* in boreal forest sites. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(10), 2070-2077.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. Grime, A. Hector, D. Hooper, M. Huston, D. Raffaelli, et B. Schmid. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543), 804-808.
- Lugo, A. E. (1997). The apparent paradox of reestablishing species richness on degraded lands with tree monocultures. *Forest Ecology and Management*, 99(1-2), 9-19.
- Malloch, D. et B. Malloch. (1981). The mycorrhizal status of boreal plants: species from northeastern Ontario. *Canadian Journal of Botany*, 59(11), 2167-2172.
- Malloch, D. et B. Malloch. (1982). The mycorrhizal status of boreal plants: additional species from northeastern Ontario. *Canadian Journal of Botany*, 60(7), 1035-1040.
- Man, R., K. Greenway, et J. Rice. (2005). Growth of aspen and white spruce in planted mixtures. *The Thin Green Line*, 102.
- Man, R. et V. Lieffers. (1999). Are mixtures of aspen and white spruce more productive than single species stands? *Forestry Chronicle*, 75, 505-514.
- Man, R. et V. J. Lieffers. (1997). Seasonal photosynthetic responses to light and temperature in white spruce (*Picea glauca*) seedlings planted under an aspen (*Populus tremuloides*) canopy and in the open. *Tree Physiology*, 17(7), 437.
- Martin-DeMoor, J., V. J. Lieffers, et S. E. Macdonald. (2010). Natural regeneration of white spruce in aspen-dominated boreal mixedwoods following harvesting. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(3), 585-594.
- McNulty, S. et W. Swank. (1995). Wood ($\Delta^{13}C$) as a Measure of Annual Basal Area Growth and Soil Water Stress in a *Pinus Strobus* Forest. *Ecology*, 1581-1586.
- Menalled, F. D., M. J. Kelty, et J. J. Ewel. (1998). Canopy development in tropical tree plantations: a comparison of species mixtures and monocultures. *Forest Ecology and Management*, 104(1-3), 249-263.
- Miller, J. H., B. R. Zutter, R. A. Newbold, M. B. Edwards, et S. M. Zedaker. (2003). Stand dynamics and plant associates of loblolly pine plantations to midrotation after early intensive vegetation management : a southeastern United States regional study. *Southern Journal of Applied Forestry*, 27(4), 221-236.

- Mitchell, R., B. Zutter, D. Gjerstad, G. Glover, et C. Wood. (1999). Competition among secondary-successional pine communities: a field study of effects and responses. *Ecology*, 80(3), 857-872.
- Moussavou Boussougou, I., S. Brais, F. Tremblay, et S. Gaussiran. (2010). Soil Quality and Tree Growth in Plantations of Forest and Agricultural Origin. *Soil Science Society of America Journal*, 74(3), 993-1000.
- Pachepsky, Y. A. et W. J. Rawls. (2003). Soil structure and pedotransfer functions. *Eur. J. Soil Sci*, 54, 443– 451.
- Papaik, M. et C. Canham. (2006). Multi-model analysis of tree competition along environmental gradients in southern New England forests. *Ecological Applications*, 16(5), 1880-1892.
- Paquette, A. et C. Messier. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 170-180.
- Pardo, A., M. Amato, et F. Q. Chiaranda. (2000). Relationships between soil structure, root distribution and water uptake of chickpea (*Cicer arietinum* L.). Plant growth and water distribution. *Eur. J. Agron*, 13, 39– 45.
- Pare, D. et Y. Bergeron. (1995). Above-ground biomass accumulation along a 230-year chronosequence in the southern portion of the Canadian boreal forest. *Journal of ecology*, 1001-1007.
- Paré, D. et K. V. Cleve. (1993). Aboveground biomass production and nutrient accumulation on postharvested white spruce sites in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(6), 1233-1239.
- Parent, B. (2010). Ressources et industries forestières. Portrait statistiques édition 2010. *MNRQ, Qc*.
- Pepin, S., A. P. Plamondon, et A. Britel. (2002). Water relations of black spruce trees on a peatland during wet and dry years. *Wetlands*, 22(2), 225-233.
- Perala, D. A. (1990). *Populus tremuloides* Michx. or quaking aspen. In *Silvics of North America: 2. Deciduous*. Edited by R.M. Burns and B.H. Honkala. *USDA For. Serv. Agric. Handb.*, 654, 555-569.
- Perry, D. A., B. T, et A. M.P. (1992). Mycorrhizal fungi in mixed-species forests and other tales of positive feedback, redundancy and stability. In Man, R. and V. Lieffers. (1999). Are mixtures of aspen and white spruce more productive than single species stands? *Forestry Chronicle*, 75, 505-514.
- Potvin, C. et N. Gotelli. (2008). Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees. *Ecology Letters*, 11(3), 217-223.

- Poulin, J. et C. Messier. (2006). *Rapport de paramétrisation du modèle de simulation de la dynamique forestière SORTIE-ND pour la forêt boréale et sub-boréale de l'ouest du Québec*. Montréal: Université du Québec à Montréal.
- Power, H. (2012). *Differences in pipe model ratios between two spruce species, within individuals and across different growing conditions*. Montréal: Université du Québec à Montréal.
- Power, H., V. LeMay, F. Berninger, D. Sattler, et D. Kneeshaw. (2012). Differences in crown characteristics between black (*Picea mariana*) and white spruce (*Picea glauca*). *Canadian Journal of Forest Research*, 42(9), 1733-1743.
- Powers, R. F. et P. E. Reynolds. (1999). Ten-year responses of ponderosa pine plantations to repeated vegetation and nutrient control along an environmental gradient. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(7), 1027-1038.
- Puettmann, K. J., D. E. Hibbs, et D. W. Hann. (1992). The dynamics of mixed stands of alnusrubran and pseudotsuga-menziesii - extension of size density analysis to species mixture. *Journal of ecology*, 80(3), 449-458.
- Putz, F. E., G. G. Parker, et J. H. Archibald. (1984). Mechanical abrasion and intercrown spacing. *American Midland Naturalist*, 112, 24-28.
- Ricklefs, R. E. et G. L. Miller. (2005). *Écologie. Interactions entre populations*. Bruxelles: De Boeck Université.
- Rilling, M. C., S. F. Wright, et V. T. Eviner. (2002). The role of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in soil aggregation: comparing effects of five plant species. *T. Plant Soil*, 238, 325– 333.
- Robinson, D. E., R. G. Wagner, F. W. Bell, et C. J. Swanton. (2001). Photosynthesis, nitrogen-use efficiency, and water-use efficiency of jack pine seedlings in competition with four boreal forest plant species. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(11), 2014-2025.
- Rothe, A. et D. Binkley. (2001). Nutritional interactions in mixed species forests: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(11), 1855-1870.
- Roy, V., N. Thiffault, et R. Jobidon. (2003). *Maîtrise intégrée de la végétation au Québec (Canada): une alternative efficace aux phytocides chimiques*: Direction de la recherche forestière. Note de recherche forestière n° 123. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière. 8 p.
- Sainte-Marie, G. (2009). *MSc dissertation. Interactions entre le peuplier faux-tremble et l'épinette noire en forêt boréale de l'ouest du Québec*. Montréal: Université du Québec à Montréal.

- Sands, R. et S. Nambiar. (1984). Water relations of *Pinus radiata* in competition with weeds. *Canadian Journal of Forest Research*, 14(2), 233-237.
- Scott, N. A. (1998). Soil aggregation and organic matter mineralization in forest and grasslands: plant species effects. *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, 62, 1081–1089.
- Simard, S., D. Sachs, A. Vyse, et 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*, 198(1-3), 55-74.
- Simard, S. et A. Vyse. (2006). Trade-offs between competition and facilitation: a case study of vegetation management in the interior cedar-hemlock forests of southern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(10), 2486-2496.
- Simard, S. W., D. A. Perry, M. D. Jones, D. D. Myrold, D. Durall, et R. Molina. (1997). Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature*, 388, 579-582.
- Stark, J. M. (1994). Causes of soil nutrient heterogeneity at different scales. Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants. Dans dans Balandier, P., C. Collet, J. Miller, P. Reynolds, et S. Zedaker. (2006). Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation *Forestry*, 79, 3-27.
- Strong, W. et G. H. L. Roi. (1983). Root-system morphology of common boreal forest trees in Alberta, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 13(6), 1164-1173.
- Su, Q., T. D. Needham, et D. A. MacLean. (1996). The influence of hardwood content on balsam fir defoliation by spruce budworm. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(9), 1620-1628.
- Tarroux, E., A. DesRochers, et C. Krause. (2010). Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (< i> *Pinus banksiana*</i>) after commercial thinning. *Forest Ecology and Management*, 260(4), 526-535.
- Thiffault, N., V. Roy, G. Prigent, G. Cyr, R. Jobidon, et J. Ménétrier. (2003). La sylviculture des plantations résineuses au Québec. *Nat. can*, 127, 63-80.
- Thompson, D. et D. Pitt. (2003). A review of Canadian forest vegetation management research and practice. *Annals of Forest Science*, 60(7), 559-572.
- Thorpe, H., R. Astrup, A. Trowbridge, et K. Coates. (2010). Competition and tree crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species. *Forest Ecology and Management*, 259(8), 1586-1596.

- Tilman, D., D. Wedin, et J. Knops. (1996). Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379(6567), 718-720.
- Townsend, C. R., M. Begon, et J. L. Harper. (2008). *Essentials Of Ecology. The impact of intraspecific competition on populations* (3e edition). Malden: Wiley-Blackwell
- Vandermeer, J. H. (1992). *The Ecology Of Intercropping*. New-York: Cambridge University Press.
- Veillette, J., Y. Bergeron, L. Gaudrault, F. Miron, et G. Drainville. (2000). *Abitibi-Témiscamingue, de l'emprise des glaces à un foisonnement d'eau et de vie: 10,000 ans d'histoire*. Sainte-Foy: Editions Multimondes.
- Wagner, R., G. Mohammed, et T. Noland. (1999). Critical period of interspecific competition for northern conifers associated with herbaceous vegetation. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(7), 890-897.
- Wagner, R., T. Noland, et G. Mohammed. (1996). Timing and duration of herbaceous vegetation control around four northern coniferous species. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 26(1/2), 39-52.
- Warren, C. R., J. F. McGrath, et M. A. Adams. (2001). Water availability and carbon isotope discrimination in conifers. *Oecologia*, 127(4), 476-486.
- Weiner, J. (1990). Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(11), 360-364.

