

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LA RÉGÉNÉRATION DU BOULEAU JAUNE (*BETULA ALLEGHANIENSIS*)  
DANS LES FORÊTS FEUILLUES AMÉNAGÉES DE L'EST DE L'AMÉRIQUE  
DU NORD : IMPORTANCE DU BOIS MORT

MÉMOIRE DE MAÎTRISE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

©JEAN-BASTIEN LAMBERT

JANVIER 2013

## AVANT-PROPOS

J'écris ces dernières lignes avec un sentiment de fierté et d'accomplissement personnel. Ce projet a été fait avec toute la persévérance, la rigueur scientifique et le cœur et que j'ai pu donner. Cela constitue en quelque sorte ce qui importe le plus! Évidemment, la réalisation d'une maîtrise est avant tout un travail d'apprentissage où plusieurs personnes, de près ou de loin, viennent aider, guider, inspirer, remettre en question, conforter, confronter, socialiser, suggérer, complimenter, etc. Merci à tous ces acteurs qui ont su me faire progresser tout en faisant progresser, par la même occasion, ce projet! Mes premiers remerciements vont donc à mon directeur et à mon codirecteur qui ont si bien su m'offrir tout le support nécessaire tout au long de ce processus de recherche. Christian, merci pour ta grande humanité, ta franchise, tes connaissances nombreuses, ton audace, pour m'avoir fait cogité comme il se doit et même pour ta provocation! Sylvain, merci pour ces belles discussions liées à l'écophysiologie de l'arbre, pour le temps accordé, pour ta gentillesse, pour ta confiance. J'espère vraiment pouvoir vous recroiser à l'avenir dans un cadre amical ou scientifique et même au cours d'un autre tremblement de terre!

Pour toute l'aide apportée lors de la réalisation du terrain dans ces belles contrées de l'Outaouais, un immense merci à Isabeau Pratte. Merci aussi à Daniel Schönig et Ariane Paquin. Défeuiller des arbres, creuser le sol et le bois mort à la recherche de

racines fines n'est pas toujours une mince affaire surtout avec ces milliers de mouches! Votre présence et votre dévouement ont fortement été appréciés.

Pour tout le travail de laboratoire réalisé, merci à Nadia Bergeron, Mathieu et Emilie Messier, Sophie Carpentier, Thomas André, Yann Gauthier, et tous les autres ayant aussi eu la chance de laver, trier, peser, sécher, couper, numériser tous ces petits arbres! Un immense MERCI à mes collègues et amis du laboratoire Messier pour le partage d'idées, l'entraide et tout le support autant scientifique que personnel. Merci à tous les professionnels du CEF et de l'ISFORT pour leur aide et soutien technique. Vous êtes nos sauveurs! Merci à la présence de mes ami(e)s lorsque je me devais de décrocher, merci pour votre folie et votre humour... Nous avons du temps à rattraper! Finalement, MERCI à mes parents (Colette et Jean-Marc), à mes sœurs (Edith, Evelyne et Claudia) et à mes neveux et nièces (Éloé, Aimeric, Marin, Joseph et Laurier). Je vous aime! Merci pour cette passion que vous avez fait naître en moi, pour votre présence, pour votre amour de la nature, pour ce que vous êtes...

Merci au FQRNT et à l'UQAM pour les bourses de recherche accordées.

Je terminerai ce mémoire en remerciant la société dans laquelle je vis de m'avoir permis d'accéder aux cycles supérieurs. Le savoir est un bien collectif que l'on se doit de protéger, qui se doit d'être et de demeurer accessible à tous. L'émancipation de notre société passe par l'accès aux connaissances...

Ce mémoire de maîtrise est écrit sous la forme d'un article scientifique en anglais. La totalité de l'échantillonnage a été réalisée par moi-même, de même que et les analyses en laboratoire subséquentes. Je serai le premier auteur de cet article. M. Christian Messier et Sylvain Delagrangé seront respectivement les second et troisième auteurs.

## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	ii
LISTE DES FIGURES.....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
RÉSUMÉ.....	x
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
La problématique.....	1
État des connaissances.....	3
Hypothèses de travail.....	21
Méthodologie.....	23
CHAPITRE I SEEDBED EFFECTS ON ESTABLISHMENT, MORPHOLOGICAL AND ALLOCATIONAL PLASTICITY OF YELLOW BIRCH SEEDLINGS AND SAPLINGS: DOES DEADWOOD MATTER?.....	24
1.1 Abstract.....	25
1.2 Introduction.....	27
1.3 Methods.....	31
1.3.1 Study sites and stand selection.....	31
1.3.2 Descriptive sampling (first survey).....	32
1.3.3 Destructive sampling (second survey).....	34

1.3.4	Data analysis .....	37
1.4	Results .....	38
1.4.1	Occurrences among seedbed types and microsites .....	38
1.4.2	Height distribution .....	41
1.4.3	Pattern of establishment .....	42
1.4.4	Species origin of deadwood and seedling distribution.....	44
1.4.5	Deadwood species and age distribution .....	46
1.4.6	Effect of seedbed, canopy opening and size on sapling traits.....	48
1.4.7	Biomass partitioning .....	50
1.4.8	Leaf and root morphology.....	50
1.5	Discussion .....	56
1.5.1	Spatio-temporal patterns of establishment in relation to seedbeds and microsites .....	56
1.5.2	Growth, biomass partitioning, and morphological variation of YB in relation to seedbed type.....	62
1.6	Conclusion .....	66
1.7	References .....	68
	CONCLUSION GÉNÉRALE .....	81
	RÉFÉRENCES .....	87

## LISTE DES FIGURES

- Figure 1: Plasticité phénotypique en réponse à la lumière (a) et survie juvénile (b) de semis de deux différentes espèces (feuillus et conifère) selon une disponibilité en eau variable. Le stress de disponibilité en eau réduit à la fois la plasticité à la lumière mais aussi la survie sous ombrage (Valladares *et al.*, 2007), élaboré à partir des données de Sánchez-Gómez *et al.* (2006a, c)..... 17
- Figure 2: A) Proportion of the occurrences of YB juveniles found in summer 2010 according to the corresponding seedbed types across stands managed by SC (Old, 1994-95; Young, 2004) ( $\pm$  1S.E.) (DW; MDW; MS; Other includes mosses and humus seedbed types). B) Proportion of the occurrences of YB juveniles found in summer 2010 according to the corresponding microsite types across stands managed by SC (Old, 1994-95; Young, 2004) ( $\pm$  1S.E (pit and mound: PM; skid trail: ST; stump: S; trunk: T and wood debris: WD). Asterisk denotes significant ( $p < 0.05$ ) differences between species' frequencies based on chi-square test results..... 40
- Figure 3: Box-and-whisker plots showing the distribution of total YB height for all measured individuals in summer 2010, according to the corresponding seedbed types across stands that were managed by selection cutting (SC; Old, 1994-95; Young, 2004). Different letters indicate significantly different values among seedbed types within corresponding stands ( $P < 0.05$ ) for ANOVA tests, where seedbed is a fixed factor, and the site and site x seedbed interaction are considered random effects. The line across the box is the 50<sup>th</sup> percentile (median), the lower and upper edges of the box denote the 25<sup>th</sup> and 75<sup>th</sup> percentiles, respectively, and the lower and upper bars (whiskers) denote the 10<sup>th</sup> and 90<sup>th</sup> percentiles of the distribution. Open circles are outliers beyond the 90<sup>th</sup> percentile. .... 41

- Figure 4: Temporal distribution of stem establishment (year of birth), relative to time-since-harvest (old, 1994-95; young, 2004) across stands managed by selection cutting (SC; Old: DW, n = 43; MDW, n = 62; MS, n = 41); (Young: DW, n = 50; MDW, n = 35; MS, n = 43). These individuals come from the destructive phase of sampling, but we decided to show the results here because the corresponding information is in accordance with the present objective and provides valuable insights into seedling demography. .... 43
- Figure 5: A) Mean ( $\pm 1$  SE) proportion of basal area of main tree species that were measured across all stands managed by SC (Old, 1994-95; Young, 2004). DECI category includes all deciduous species other than sugar maple (ACSA) and YB (BEAL). CONI includes all conifer species measured. Absolute basal area values: ACSA ( $10.41 \text{ m}^2/\text{ha} \pm 1.35 \text{ m}^2/\text{ha}$ ), BEAL ( $3.76 \text{ m}^2/\text{ha} \pm 1.42 \text{ m}^2/\text{ha}$ ), DECI ( $3.44 \text{ m}^2/\text{ha} \pm 0.24 \text{ m}^2/\text{ha}$ ), CONI ( $3.05 \text{ m}^2/\text{ha} \pm 0.54 \text{ m}^2/\text{ha}$ ). B) Average proportion ( $\pm 1$  SE) based on wood pieces where at least one individual was established (by site) in summer 2010; Total samples: Sugar maple (ACSA), n = 20; YB (BEAL) n = 145; deciduous species (DECI), n = 7; conifers (CONI), n = 283; unknown (UNKN), n = 131. DECI species = *Fagus grandifolia* and unknown deciduous species; CONI = *Abies balsamea*, *Picea glauca* and *P. rubens*, *Pinus strobus*, *Tsuga canadensis*, *Thuja occidentalis*, and other conifers species. The sample was considered Unknown when wood was too decomposed to be accurately identified to species. .... 45
- Figure 6: Age distribution (years) of stems according to the species of deadwood upon which they had been sampled. DECI (n = 4) category includes all deciduous species including sugar maple. BEAL (n = 52) category refers to YB. CONI includes all conifer species that were measured (*Abies balsamea*, n = 18; *Pinus strobus*, n = 22, *Picea* sp., n = 5; *Thuja occidentalis*, n = 26; *Tsuga canadensis*, n = 7; and deadwood of conifer spp., n = 13). UNKN category refers to all deadwood pieces that could not be identified to species (n = 40). These individuals came from the destructive phase of sampling, but we decided to show the results here because they provide broad valuable insights concerning survival capacity linked to specific origins of deadwood. .... 47

- Figure 7: Effect of YB height on growth parameters measured within seedbed types across all stands managed by SC (Old, 1994-95 and Young, 2004). Dots represent predicted values obtained by the ANCOVA models while lines represent corresponding fitted regressions on predicted values (DW, triangles and black line; MDW, circles and dark-grey line; MS, crosses and mid-grey line). A): absolute growth of 2010 (AG; cm), and B): averaged height growth (AHG; total height divided by age; cm/year)..... 49
- Figure 8: Average ratios of A) fine root mass (FRMR;  $\text{g.g}^{-1}$  plant), B) total leaf area on aerial mass (Aerial LAR;  $\text{cm}^2.\text{g}^{-1}$  plant). Error bars represent standard errors and statistically significant differences ( $P < 0.05$ ) between seedbed types are denoted with different letters at the 5% threshold (Tukey–Kramer HSD)..... 51
- Figure 9: Effect of YB size on crown morphological parameters within seedbed types for all stands managed by SC (Old, 1994-95 and Young, 2004) in Quebec Canada. Points represent predicted values obtained by the ANCOVA models while lines represent corresponding fitted regressions (DW, triangles and black line; MDW, circles and dark-grey line; MS, crosses and medium grey line). A) % of branches mass by total dry plant mass. B) Total number of branches (short buds and branches summed). ..... 52
- Figure 10: Effect of YB total height on leaf area ratio within seedbed types across all stands managed by selection cutting (SC; Old, 1994-1995; Young, 2004). Points represent observed values while lines represent corresponding fitted regressions based on a log-log transformation (DW, triangles and black line; MDW, circles and dark-grey line; MS, crosses and medium-grey line). ..... 53



## LISTE DES TABLEAUX

- Table 1: Description of juvenile YB harvested in the summer 2010 from four stands in young and old selection cuts (SC) within the Réserve Papineau Labelle, Québec, Canada. Values for tree height (cm), canopy opening (CO; %) and age (years) are means  $\pm$  1 SE. .... 54
- Table 2: Summary of ANCOVA *P*-values for relationships between growth, allocation, leaf performance and morphological root parameters, with canopy opening (C) and total height (Size) as covariates. Seedbed (Sd) as a fixed factor and site as a random factor..... 55

## RÉSUMÉ

L'abondance du bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*) tend à diminuer dans plusieurs forêts décidues aménagées de l'est de l'Amérique du Nord. Le manque de lits de germination adéquats, notamment une faible exposition du sol minéral, expliquerait en partie cette tendance. Bien que le bois mort soit également reconnu comme étant un lit de germination pour l'espèce, son importance pour le maintien des processus de régénération demeure peu documentée. Par exemple, l'impact de l'identité spécifique du bois mort pour l'établissement et la survie du bouleau jaune n'a que rarement été considéré. De plus, la présence occasionnelle d'une régénération pré-établie de bouleau jaune sur bois mort et en sous-couvert amène à penser que ces individus auraient une meilleure capacité de tolérance à l'ombre. Cela dit, les traits morphologiques et l'allocation de la biomasse d'individus juvéniles de bouleau jaune occupant des lits de germination contrastés n'ont jamais été comparés.

Le premier objectif de cette étude était de caractériser et comparer les patrons d'établissement du bouleau jaune, en lien avec les lits de germination connus comme étant importants pour cette espèce (bois mort avec ou sans mousse, sol minéral). Un échantillonnage aléatoire a ainsi été réalisé à l'intérieur de 4 érablières à bouleau jaune du sud-ouest du Québec, aménagées par coupes de jardinage (6 et 15 ans). Le lit de germination, le microsite, l'espèce de bois mort et la hauteur de chaque individu répertorié ont été identifiés. En second lieu, un échantillonnage destructif d'individus établis sur bois mort (avec ou sans mousse) et sur sol minéral a été réalisé. Un large gradient de taille (15 à 330 cm) et de lumière (3,5 et 50% de lumière incidente) a été couvert. Les patrons de croissance, la répartition de biomasse dans les différents compartiments de l'arbre et divers traits morphologiques foliaires et racinaires ont ainsi été comparés en fonction du lit de germination.

Nos résultats ont montré que le bois mort soutient une plus grande proportion des individus répertoriés comparativement au sol minéral. Le bois mort provenant des

conifères et du bouleau jaune lui-même soutenait une plus grande proportion de ces individus. Les individus établis sur le sol minéral étaient majoritairement localisés sur les sentiers de débardage rendant cette cohorte d'individus sujette à être négativement affectée par la réutilisation de ces sentiers lors de coupes subséquentes. Lié à notre second objectif, il ressort que la taille des individus influence fortement la majorité des paramètres estimés alors que le lit de germination n'avait que relativement peu d'effet direct. Par contre, les individus sur bois mort, en produisant significativement plus de racines fines par unité de biomasse et en conservant une taille plus petite sur une plus longue période de temps, sont plus aptes à survivre en sous-couvert. Ces variations intraspécifiques permettent d'amoindrir les effets ontogéniques associés avec une augmentation de taille pour certains paramètres importants (LAR, FRMR). Les semis de bouleau jaune sur bois mort peuvent ainsi conserver une plus grande efficacité dans la capture des ressources ce qui affecte positivement leur capacité de tolérance à l'ombre.

En somme, nos résultats démontrent que le bois mort du bouleau jaune et d'espèces conifériennes permet de maintenir une abondante régénération naturelle de bouleau jaune bien distribuée au sein des sites. De plus, la présence d'une banque de candidats pré-établis et prêts à réagir à une ouverture de couvert forestier y est favorisée. Cet élément structural, important pour les processus de régénération du bouleau jaune, devrait être davantage pris en compte dans une perspective d'aménagement écosystémique des forêts feuillues du Québec.

**Mots Clefs :** *Betula alleghaniensis*, lit de germination, identité spécifique du bois mort, répartition de la biomasse, effet ontogénique, coupe de jardinage.

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### La problématique

La proportion de la matrice forestière occupée par le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britt.), au sein des forêts feuillues du nord-est de l'Amérique du Nord, tend à diminuer sur plusieurs territoires marqués par les interventions forestières (Lorenzetti *et al.*, 2008 ; Burton *et al.*, 2009 ; Gronewold *et al.*, 2010). À une échelle plus large, il est remarqué que la superficie du territoire occupée par les espèces tolérantes à l'ombre devient de plus en plus importante alors qu'une tendance opposée s'observe chez les espèces semi tolérantes comprenant le bouleau jaune (Webster et Lorimer, 2005 ; Shields *et al.*, 2007). Diverses études ont tenté de déterminer les causes à l'origine du faible recrutement de cette espèce, donnant lieu à une diminution de son abondance relative pour les stades subséquents d'histoire de vie. Une ouverture insuffisante du couvert forestier, résultante directe de l'application des coupes de jardinage (McClure *et al.*, 2000 ; Webster et Lorimer, 2005 ; Webster et Jensen, 2007), aurait un effet nuisible en défavorisant le bouleau jaune au profit des espèces plus tolérantes ayant souvent une banque de semis et gaulis préétablis en sous-couvert. En somme, les patrons de succession semblent être modifiés par les coupes forestières. D'autre part, il est reconnu que le sol minéral et le bois décomposé au sol sont les principaux lits de germination que nécessite l'espèce pour assurer son établissement (Erdmann, 1990 ; Perala et Alm, 1990a ; McGee et Birmingham, 1997 ; Lorenzetti *et al.*, 2008). L'échec des interventions forestières à fournir, voire conserver, ces microsites spécifiques pour la régénération de l'espèce jouerait également un rôle dans le déclin actuel observé (Houle, 1992 ; Caspersen et

Saprunoff, 2005 ; Gastaldello *et al.*, 2007 ; Shields *et al.*, 2007 ; Marx et Walters, 2008 ; Bolton et D'Amato, 2011).

Dans une perspective plus fondamentale, maintes études ont étudié la plasticité phénotypique de différentes espèces arborescentes sous des conditions variables de disponibilité des ressources. L'ensemble des acclimations dont les espèces végétales sont capables pour répondre à moyen terme à des variations de leur environnement dans le but d'améliorer leur performance permet de mieux comprendre la structure des communautés de plantes et leur dynamique (Silvertown, 2004 ; Sanchez-Gomez *et al.*, 2006a). Il a été mis en évidence que la disponibilité en lumière (Bloor et Grubb, 2004 ; Sanchez-Gomez *et al.*, 2006c ; Paquette *et al.*, 2007 ; Portsmouth et Niinemets, 2007) et la taille (Claveau *et al.*, 2005 ; Kneeshaw *et al.*, 2006 ; Lusk, 2007) sont deux exemples de facteurs influençant la plasticité phénotypique des semis de diverses espèces incluant le bouleau jaune. La plasticité phénotypique peut-être ainsi définie comme étant la capacité d'un génotype donné à fournir différents phénotypes sous différentes conditions environnementales (Valladares *et al.*, 2007). D'autres études, aidant à mieux comprendre quelles conditions environnementales et quels mécanismes permettent la régénération du bouleau jaune, ont cherché à vérifier si, et dans quelle mesure, la performance des semis pourrait être influencée par le type de lit de germination (Godman et Krefting, 1960 ; Shields *et al.*, 2007 ; Lorenzetti *et al.*, 2008). Considérant que la présence sporadique d'une régénération préétablie chez le bouleau jaune a été relevée à quelques reprises (White *et al.*, 1985 ; McClure *et al.*, 2000 ; Webster et Lorimer, 2005), il est légitime de s'attarder à mieux comprendre les conditions favorisant ce pré-établissement en s'attardant au lit de germination comme facteur potentiellement important.

L'objectif général de ce projet avait pour but de comparer les patrons d'établissement et la plasticité phénotypique de divers traits des semis de bouleau jaune poussant sur des lits de germination différents (bois mort et sol minéral) en forêts aménagées par coupes de jardinage. Plus précisément, ce projet s'articulait

autour de deux objectifs. Le premier consistait à évaluer si l'établissement et la survie des semis de bouleaux jaunes seraient favorisés sur le bois mort (avec et sans mousse) comparativement au sol minéral. Cet objectif permettait donc de vérifier si un lit de germination particulier pourrait (i) résulter en une distribution d'âge et de taille variée et (ii) favoriser si la formation d'une banque d'individus préétablis. Une attention particulière a été portée à l'identité du bois mort dans le but de vérifier si ce facteur pouvait influencer les patrons observés. Le deuxième objectif s'attardait à comparer l'allocation de la biomasse, la morphologie et la performance des semis de bouleau jaune (large gradient de taille et de lumière) suivant le lit de germination. À terme, cette étude pourrait contribuer à l'amélioration des techniques forestières actuelles, contribuant au maintien du bouleau jaune, une composante écologique et économique majeure des forêts du Québec.

#### État des connaissances

##### *Dynamique des forêts décidues du Nord-est américain*

Le passage des perturbations naturelles induit des changements au niveau de la structure et de la disponibilité des ressources des écosystèmes affectés (Pickett et White, 1985 ; Fraver *et al.*, 2009). L'hétérogénéité spatio-temporelle qui en résulte, autant dans les ressources que dans les conditions environnementales, permet la coexistence des espèces entre-elles (Barot, 2004 ; Beaudet *et al.*, 2007). Bien que des perturbations catastrophiques de grande envergure puissent survenir au sein de la matrice forestière des forêts feuillues de l'est de l'Amérique du nord (Seymour *et al.*, 2002), les perturbations à petite et moyenne échelle sont celles ayant une plus grande fréquence (Runkle, 1985 ; Runkle et Yetter, 1987 ; Lorimer, 1989). Selon Seymour *et al.* (2002), une aire de plus ou moins 50 m<sup>2</sup> serait la moyenne de l'ouverture du couvert pour le nord-est de l'Amérique du Nord avec un intervalle de retour évalué entre 50 et 200 ans. Ce régime de perturbation naturelle par trouées est créé par la mort de branches, d'arbres isolés ou de petits groupes d'arbres dans le couvert

forestier (Runkle, 1985; Coates, 1997; Yamamoto, 2000). La dynamique forestière des forêts feuillues est donc largement influencée par ces ouvertures périodiques de la canopée (Canham *et al.*, 1990), communément désignées comme étant un régime par micro-trouée. Il en résulte une structure complexe d'âge et de taille d'arbres, de même qu'une composition spécifique irrégulière et diversifiée (Hart et Grissino-Mayer, 2009).

#### *Hétérogénéité des ressources induite par la dynamique de trouée*

L'éventail de la disponibilité des ressources et des variables micro-environnementales modifiées par la création d'une trouée dans le continuum du couvert forestier est large et varié. Généralement, les effets sur le sous-bois comprennent une modification de la disponibilité en eau, en éléments nutritifs, du régime lumineux, de même que la température de l'air et du sol (variable dans le temps et dans son intensité) (Beaudet, 1994 ; Gasser, 2007). L'augmentation soudaine de la disponibilité en lumière est par contre le résultat le plus évident de l'ouverture du couvert forestier (Poulson et Platt, 1989; Canham *et al.*, 1990; Bazzaz et Wayne, 1994; Beaudet *et al.*, 2000). La dynamique de régénération des forêts est donc fortement influencée, à la fois par l'augmentation soudaine d'incidence lumineuse en sous-étage forestier, mais aussi par ses effets sur la compétition pour les ressources. Tel que mentionné précédemment, d'autres facteurs peuvent exercer une influence, mais la lumière serait la plus limitante pour la croissance des semis et des gaules en sous-étage (Coomes et Grubb, 2000 ; Ricard *et al.*, 2003 ; Delagrangé *et al.*, 2004) dans nos régions. L'interaction de la disponibilité en eau et en éléments nutritifs (limitation multiple) avec la lumière a également été relevée comme ayant un effet potentiel important sur divers paramètres fonctionnels des semis (Baltzer, 2005), influant par le fait même sur la dynamique forestière. La co-occurrence de facteurs limitatifs dans les systèmes forestiers est une évidence de plus en plus reconnue (Sanchez-Gomez *et al.*, 2006a).

Malgré cela, certains attributs fonctionnels (physiologiques et morphologiques) permettent aux espèces de se ségréger le long d'un gradient de tolérance à l'ombre. Ces attributs peuvent être, par exemple, la morphologie et la physiologie de la feuille, l'arrangement spatiale de ces dernières et l'architecture générale de la plante (Baltzer, 2005). Par ailleurs, les stratégies des espèces vont aussi varier, selon qu'elles soient tolérantes, semi-tolérantes ou intolérantes à l'ombre. Il est ici justifié de considérer tout de même que la classification de tolérance à l'ombre n'est pas un trait fixe et absolu, invariable quels que soient les conditions du sol et le stade ontogénique de la plante. En effet, le niveau de tolérance à l'ombre peut varier pour une espèce donnée dépendamment de la disponibilité des ressources du sol (Coomes et Grubb, 2000 ; Baltzer, 2005), mais aussi avec la taille (Delagrangé *et al.*, 2004 ; Kneeshaw *et al.*, 2006) et l'âge (Niinemets, 2006).

#### *Autécologie et dynamique de population du bouleau jaune*

Le bouleau jaune est considéré comme étant une espèce semi-tolérante à l'ombre (Baker, 1949) et n'est rencontré que rarement en peuplements purs. C'est une espèce de milieu et de fin de succession. La plus grande proportion du territoire occupée par ce taxon au Québec est celle du domaine de l'érablière à bouleau jaune et de la sapinière à bouleau jaune (Gouvernement du Québec, 2003).

L'une des exigences les plus largement relevées comme étant majeure pour la germination et l'implantation des semis de cette espèce concerne son lit de germination. En effet, il est établi que le lit optimal doit être composé d'un mélange de sol minéral et de matière organique décomposée avec un niveau d'humidité relativement élevé (Godman et Krefting, 1960 ; Erdmann, 1990 ; Houle et Payette, 1990 ; Perala et Alm, 1990a ; Morin *et al.*, 2003 ; Gasser, 2007). Bien que le sol minéral est également un substrat propice à la germination du bouleau jaune, ce dernier ne semble pas être adéquat pour la survie juvénile, une déficience en éléments nutritifs étant possiblement à l'origine de ce faible succès (Willis et Johnson, 1978 ; Beaudet et Messier, 1997). En milieu naturel, le bois mort et les souches



décomposées, les crevasses de roche et les buttes et monticules issus de chablis procurent des lits de germination favorables à l'établissement du bouleau jaune (White *et al.*, 1985 ; Erdmann, 1990 ; Houle et Payette, 1990 ; Perala et Alm, 1990a ; Beaudet et Messier, 1997 ; Papaik et Canham, 2006 ; Lorenzetti *et al.*, 2008). Le fait d'avoir des semences de petite taille est un caractère souvent partagé entre les espèces dont le succès de germination est fortement corrélé au bois mort et aux monticules de chablis (Christie et Armesto, 2003). La faible épaisseur de litière rencontrée sur ces sites serait à l'origine de cette corrélation. Ruel *et al.* (1988) ont démontré que dans une érablière à bouleau jaune, les monticules sont les sites les plus favorables aux bouleaux jaunes notamment par le fait d'une accumulation de litière moindre. Les semences de bouleau jaune sont de petite taille (Houle, 1998), elles sont donc plus aptes à germer sur le bois mort. L'incapacité des racines des semis de bouleau jaune à percer la litière forestière provoque une mortalité juvénile très élevée sur ce type substrat, car les semis sont alors hautement sujets aux stress des conditions abiotiques (Erdmann, 1990). En effet, les individus germant sur litière subiront une grande mortalité d'ici la fin de la saison de croissance, soit par cause de sécheresse, soit par cause de gel (Erdmann, 1990). Par contre, lorsque les conditions où un apport d'humidité est suffisamment constant pour permettre aux racelles d'atteindre le sol minéral, l'établissement sur litière peut être possible, mais demeure peu commun (McGee, 2001). L'humidité du sol semble donc ici être un des paramètres clés pour optimiser les chances d'établissement juvénile et seul un nombre restreint de micro-habitats est en mesure de pourvoir à ces exigences hydriques (constance, approvisionnement). Une banque de semences et un ensemencement fréquent empêchent que la disponibilité des graines ne soit limitante à l'implantation des semis (Houle et Payette, 1990 ; Houle, 1992 ; Morin *et al.*, 2003 ; Gasser, 2007).

La température et le contenu en éléments nutritifs du sol ont également été relevés comme étant des facteurs exogènes influant la germination des semis (Lorenzetti *et al.*, 2008). La germination ne semble pas dépendre de l'intensité lumineuse. Une étude réalisée par Houle (1992) a mis en relief cette capacité en ne

dénotant aucune différence significative pour l'émergence des semis de bouleau jaune entre celle observée en sous-couvert versus celle observée sous une trouée de taille intermédiaire ( $< 200 \text{ m}^2$ ). Cependant, il semble en être autrement pour les stades de développement ultérieurs (semis, gaulis, perche, jeune futaie) qui semblent dépendants d'une ouverture de la canopée pour assurer la survie et subséquemment le recrutement. En effet, bien qu'il ait été démontré que la croissance du bouleau jaune puisse généralement être élevée sous un large gradient de conditions lumineuses (Beaudet et Messier, 1998 ; Messier et Nikinmaa, 2000 ; Delagrangé *et al.*, 2004 ; Gasser, 2007), une probabilité élevée de survie des semis et gaulis, et donc de recrutement, n'est observée que dans un spectre d'incidences lumineuses plus restreint soit au-delà de 45% à 50% du rayonnement solaire total (Logan, 1965 ; Perala et Alm, 1990a ; Beaudet et Messier, 1997 ; Morin *et al.*, 2003). En deçà de ce seuil, le patron d'allocation de la biomasse serait déséquilibré entre la partie aérienne et les racines, augmentant ainsi les chances de mortalité juvénile. Les individus à un stade de développement plus avancé (stade gaulis) auraient la capacité de supporter un ombrage artificiel brusquement provoqué pour quelques années (Delagrangé *et al.*, 2004), mais la durée de ces périodes de suppression (en milieu naturel) n'est pas clairement définie.

La réponse des individus à la réouverture du couvert, suite à ces épisodes de suppression, reste, elle-aussi, peu documentée. De plus, la capacité à supporter un ombrage artificiel chez les gaules semble être possible, mais seulement si les conditions d'incidence lumineuse n'étaient pas contraignantes dans les premiers stades ontogéniques, pour permettre aux semis d'atteindre un stade critique de développement (gaule). En effet, en conditions naturelles, il ressort que la taille maximale des semis pouvant être atteinte sous faible intensité lumineuse (1%) soit inférieure à 1 mètre (Messier et Nikinmaa, 2000). McClure *et al.* (2000) et White *et al.* (1985) ont réussi à révéler qu'au moins trois ans de survie juvénile en sous-couvert était possibles après la germination, sans toutefois spécifier les conditions de luminosité sous lesquelles ce pré-établissement a été possible. Webster et Lorimer

(2005) avancent que les gaules des espèces mi-tolérantes se doivent d'atteindre la strate de la canopée en un seul événement de comblement de la trouée, car elles ne peuvent supporter des périodes de suppressions de plusieurs décennies telles que le font les espèces tolérantes. Il ressort donc que bien qu'une survie juvénile soit possible dans certaines conditions particulières, et ce, pour une durée limitée, une luminosité intermédiaire ou élevée est nécessaire pour optimiser l'accès aux stades subséquents dans le processus de comblement des trouées.

#### *Régénération du bouleau jaune par régime de perturbation naturel*

En milieu naturel, l'occurrence des individus matures de bouleau jaune serait directement reliée à la présence, dans le passé, d'une ouverture localisée de la canopée. L'espèce est par conséquent fortement associée avec la dynamique du régime de trouées. En effet, la présence du bouleau jaune dans les forêts dominées par les espèces tolérantes ne serait rendue possible que sur les sites où une ouverture préalable de la canopée aurait été suffisante pour assurer un approvisionnement en ressources lumineuses temporellement adéquat (Gasser, 2007). Le recrutement du bouleau jaune serait donc corrélé, en forêts naturelles, avec le passage de perturbations initiant des ouvertures du couvert de faible moyenne superficie (100 à 400 m<sup>2</sup>), (Woods, 2000 ; Webster et Lorimer, 2005 ; Webster et Jensen, 2007). Ces perturbations plus larges, d'occurrence moins fréquente comparativement aux ouvertures plus petites, joueraient un rôle déterminant pour le recrutement du bouleau jaune en favorisant un taux de croissance optimal et une survie juvénile plus élevée (Webster et Jensen, 2007). Il est à noter que ces données sont relatives à une étude effectuée au Michigan et la portée de celles-ci pour le territoire québécois (érablière à bouleau jaune) se doit d'être évaluée avec prudence, car elle comporte ses limites d'inférence. Par ailleurs, le passage d'incendies forestiers peut également jouer un rôle favorable à la régénération du bouleau jaune (Ruel, 1987 ; Woods, 2000). L'espèce n'est pas dépendante aux feux pour son recrutement, mais adopte un comportement d'opportuniste en colonisant les sites libérés de compétition par le feu

(Sullivan, 1994). L'importance quantifiée du régime de feu (cycle, intensité, intervalle) pour l'autécologie du bouleau jaune en forêt naturelle n'a cependant jamais été clairement définie et les données pour le Québec sont très restreintes (voir Ruel, 1987 à cet effet). Qui plus est, cette importance pourrait ne pas être constante pour l'ensemble de l'aire de distribution de l'espèce en ayant joué le rôle d'agent dynamisant plus fortement sur certaines portions du territoire.

### *Problématique de régénération de l'espèce et impacts des pratiques forestière*

#### *Les coupes à diamètre limite*

La structure des forêts feuillues du Québec a, historiquement, fortement été affectée par l'application d'un régime de coupe à diamètre limite (CDL), (Szewczyk et Szwagrzyk, 1996 ; Beaudet et Messier, 1997 ; Angers *et al.*, 2005 ; Archambault *et al.*, 2009). Ce type de coupes consistant à prélever les tiges de gros calibre à forte valeur marchande a contribué à une perte de diversité structurale des peuplements (perte des classes de diamètre supérieures) et de la qualité de tiges marchandes résiduelles (Bédard et Majcen, 2003). Une étude réalisée par Angers *et al.* (2005) a relevé l'existence d'une différence structurale considérable entre des peuplements exploités par coupe à diamètre limite et des forêts anciennes. Cette étude a permis de démontrer que le recrutement de divers éléments structuraux (ex. bois mort grossier) était compromis à plus ou moins long terme, ce qui pourrait avoir un effet délétère dans le futur pour la régénération des espèces (végétales et animales) dépendantes de cet élément (tel que le bouleau jaune). Cet effet sera probablement plus marqué sur les territoires où ce type de coupe a été appliqué de manière plus récurrente et/ou sévère. Ajoutons que la formation d'une strate inférieure dense, dans une bonne proportion des peuplements soumis à ce type de coupe, influe grandement les conditions lumineuses rencontrées en sous-étage en induisant une homogénéisation de celles-ci (Angers *et al.*, 2005). L'influence de cette modification structurale sur la régénération du bouleau jaune n'a jamais été étudiée à notre connaissance, mais il peut être avancé que la survie juvénile du bouleau jaune pourrait en être négativement affectée.

### *Les coupes de jardinage*

Au début des années 1980, les coupes de jardinage (CJ) ont progressivement remplacé les coupes à diamètre limite dans le but de remédier à la perte de qualité anticipée des peuplements aménagés par les méthodes jusque-là préconisées (Bédard et Majcen, 2003). De plus, la foresterie contemporaine tendant à émuler les effets du régime de perturbation naturel dans le but de maintenir les patrons et processus naturels des forêts (Landres *et al.*, 1999 ; Seymour *et al.*, 2002 ; Long, 2009), a ainsi contribué à l'instauration d'un régime de CJ au sein des forêts feuillues du Québec. Ce régime de coupe est théoriquement celui dont l'approche correspond le plus au régime de perturbation naturel par micro-trouée. L'une des tendances fréquemment relevées dans la littérature à l'égard des effets de ce type de coupe est l'augmentation de la représentation des espèces tolérantes aux dépens des espèces semi-tolérantes (Perala et Alm, 1990b ; Leak et Sendak, 2002 ; Schuler, 2004 ; Angers *et al.*, 2005 ; Webster et Lorimer, 2005 ; Shields *et al.*, 2007 ; Webster et Jensen, 2007 ; Lorenzetti *et al.*, 2008). La création de plusieurs petites trouées éphémères dans la matrice forestière serait responsable de cet évincement graduel des espèces mi-tolérantes incluant le bouleau jaune. En effet, ces habitats sont des environnements marginaux pour ces espèces alors qu'ils favorisent le recrutement des espèces tolérantes ayant la capacité de tolérer des périodes de suppression prolongée (Shields *et al.*, 2007 ; Webster et Jensen, 2007). Plus précisément, le taux de mortalité du bouleau jaune en sous-couvert serait plus élevé, comparativement à des espèces plus tolérantes (Kobe *et al.*, 1995), notamment dû à son incapacité à assurer les coûts associés à l'entretien de ses structures ligneuses (Beaudet et Messier, 1998). Qui plus est, il a été démontré que la plasticité de l'architecture de la cime du bouleau jaune, sous un gradient de luminosité non modifié, n'a pas une plasticité significative (Beaudet et Messier, 1998 ; Delagrange *et al.*, 2004). Par contre, lorsque soumise à un ombrage artificiel pendant 3 ans (50% de l'incidence lumineuse initiale), la cime du bouleau jaune a été modifiée par la mort des branches localisées à la base de cette dernière (Delagrange *et*

*al.*, 2004). L'incapacité de maintenir un bilan de carbone positif expliquerait ces répercussions sur la cime soumise au traitement d'ombrage. Par conséquent, la capacité des espèces tolérantes à répondre vigoureusement à la création d'une petite trouée (détente) confère une habileté compétitive accrue pour ces environnements (Canham, 1988).

Une étude de Webster *et al.* (2007) a tentée d'élucider comment les individus matures de bouleau jaune parvenaient à accéder à la canopée forestière. Pour ce faire, les patrons des cernes de croissance ont été étudiés sur sites où une CJ a eu lieu. Ces auteurs ont ainsi mis en lumière que ces cohortes d'individus accèdent à la canopée grâce à l'agrandissement des trouées créées au cours d'une coupe antérieure (2<sup>e</sup> cycle de coupe). Avant l'aménagement des forêts, le recrutement du bouleau jaune par dégagement était rare et l'installation de la régénération du bouleau jaune était majoritairement associée à la formation d'ouvertures de plus grande dimension (> 200m<sup>2</sup>) (Webster et Jensen, 2007). Ces auteurs concluent que les CJ ne répondent pas bien aux exigences lumineuses du bouleau jaune pour assurer son recrutement. Par conséquent, les effets négatifs des CJ sur le bouleau jaune semblent moins accentués avec une augmentation de la grandeur des trouées réalisées. En effet, la croissance du bouleau jaune a été relevée comme étant plus forte et réactive suivant l'augmentation de la lumière incidente, mais aussi sous des conditions de faible disponibilité en lumière (Beaudet et Messier, 1998). Ce patron de croissance du type indéterminé permet une compétitivité accrue du bouleau jaune, stratégie permettant à l'espèce de conserver et/ou d'atteindre rapidement une position dominante comparativement à ses voisins (Beaudet et Messier, 1998). Selon ces mêmes auteurs, l'accès à l'étage supérieur de la canopée, suite à l'ouverture du couvert forestier, pourra également être favorisé par ce patron de croissance. Ainsi, les CJ par groupes d'arbres, seules ou en association avec les CJ par pied d'arbre, ont été suggérées comme approches plus susceptibles d'assurer à la fois la régénération du bouleau jaune et des espèces plus tolérantes (Beaudet et Messier, 1997 ; MRN, 2003 ; Gasser *et al.*, 2010).

### *La scarification*

Par ailleurs, le manque de substrats adéquats pouvant limiter l'établissement du bouleau jaune, la scarification a largement été recommandée comme méthode palliative sur les sites où de grandes ouvertures sont créées (ex. : scarification par poquets dans les coupes de jardinage par parquets). Cette technique vise à augmenter la proportion de sol minéral après la récolte, contribuant ainsi à un établissement des semis plus élevé (Perala et Alm, 1990a ; Lorenzetti *et al.*, 2008). Qui plus est, la régénération préétablie peut-être fortement réduite par ce traitement rendant ainsi la compétition post-ouverture moins agressive et facilitant la colonisation par les individus s'établissant après la création de la trouée. Le bouleau jaune serait ainsi favorisé par la scarification, à la fois par la destruction de la régénération préétablie, mais aussi par une plus grande disponibilité d'un lit de germination propice à son établissement, et aussi par l'augmentation de l'hétérogénéité du sol forestier. Différents niveaux de sévérité de scarification ont été récemment étudiés par Lorenzetti *et al.* (2008) dans le but de vérifier si différents niveaux de perturbation du sol forestier (fort à faible) pouvait favoriser l'établissement et la croissance des semis de bouleau jaune. Tous les traitements réalisés, incluant le témoin, ont permis la formation d'une banque de semis suffisamment importante pour permettre la reconstruction (théorique) d'une représentativité de l'espèce dans les stades avancés de développement. Par contre, un suivi de la survie à long terme des individus (> 7 ans), établis par scarification n'a jamais été réalisé, ainsi l'établissement initialement obtenu avec ce traitement n'est peut-être pas garant d'une survie et d'une croissance constante. Néanmoins, il ressort que la scarification réussit à induire un établissement des semis en rendant suffisamment disponible le sol minéral nécessaire à la germination de l'espèce.

### *Importance du micro-habitat pour la régénération du bouleau jaune*

L'importance du bois mort comme lit de germination a été relevée pour plusieurs espèces arborescentes des forêts feuillues du nord-est de l'Amérique du

Nord (Harmon *et al.*, 1986 ; McGee, 2001 ; Caspersen et Saprunoff, 2005 ; Harmon, 2009 ; Weaver *et al.*, 2009) et ce, même si la fraction du sol forestier occupée par le bois décomposé est généralement faible dans la majorité des écosystèmes terrestres (Harmon *et al.*, 1986). Pour les forêts du nord-est de l'Amérique du Nord, le pourcentage de couverture du bois mort se situe généralement entre 1 et 5 % de l'aire totale (McGee et Birmingham, 1997 ; McGee, 2001 ; Weaver *et al.*, 2009). Cela dit, il serait hâtif de conclure qu'il est donc une composante d'importance marginale pour les processus de régénération. Tel qu'il a été mentionné précédemment dans cette section, le bois mort est l'un des lits de germination fréquemment relevés pour le bouleau jaune (sans y être inféodé), mais peu d'études ont tenté de quantifier la performance et la proportion des semis occupant ce micro-habitat. McGee et Birmingham (1997), ont relevé que l'établissement des semis de bouleau jaune, en forêt non aménagée, était 24 fois supérieur sur les troncs décomposés que sur le sol forestier (sites adjacents aux troncs et de même superficie).

Plus récemment, Marx et Walters (2008) et Bolton *et al.* (2011) ont étudié l'établissement et la survie de différentes espèces de semis sur bois décomposé préalablement identifié à l'espèce. Le bois décomposé de pruche du Canada (*Tsuga canadensis*) et de conifères en général, s'est avéré comme étant celui des espèces soutenant non seulement la plus grande densité de semis de bouleau jaune, mais résultant aussi en une survie et une croissance accrues. Cette étude a amené les auteurs à souligner l'importance de la prise en compte du niveau spécifique lorsqu'il est question d'études portant sur le bois décomposé, plutôt que de traiter cet élément comme une composante générale aux caractéristiques interspécifiques peu variables. Ajoutons qu'il a été démontré que les processus de décomposition de différentes espèces d'arbre (feuillus et conifères) ont une dynamique temporelle variable (Arthur *et al.*, 1993 ; Goodburn et Lorimer, 1998). Bien que différents résultats puissent suggérer l'importance du bois décomposé comme substrat adéquat pour la germination, peu d'études ont tenté de vérifier si cette tendance peut-être également applicable pour les stades ultérieurs de développement (recrutement). La présence



d'individus matures exhibant des racines du type « *stilt-rooted* » (racines du type échasse), de même qu'une disposition linéaire sporadique de gaules et arbres, sont cependant considérés comme des évidences de la capacité des semis établis sur le bois décomposé d'atteindre la canopée (Harmon *et al.*, 1986 ; Marx et Walters, 2006).

Dans une perspective similaire, McGee (2001) a révélé que le recrutement des semis de bouleau jaune sur bois mort, vers les stades plus avancés (à l'échelle du peuplement), s'est révélé être systématiquement limité par différents facteurs environnementaux (p. ex. la disponibilité en lumière). En effet, sur les sites aménagés par coupe de jardinage, les individus de bouleau jaune échantillonnés étaient plus nombreux et de taille supérieure sur bois mort, indiquant qu'une faible augmentation de la lumière pourrait avoir contribué à une performance et une survie accrue (comparativement aux autres sites où la disponibilité en lumière était moindre). Au terme de cette étude, il ressort que les conditions (p. ex. la disponibilité en lumière) favorisant le recrutement du bouleau jaune sur bois mort, semblent indépendantes de celles nécessaires à sa germination (p. ex. disponibilité du bois mort), (McGee, 2001). Par contre, étant donné que le bouleau jaune a la capacité de germer en sous-couvert, il peut être avancé que plus grande sera la surface couverte (et sa diversité spécifique) en bois mort, sous de faibles conditions lumineuses, plus grande seront les chances d'établissement des semis, constituant donc une plus grande banque de semis en pré-établissement. Par conséquent, cette banque serait prête à réagir aux événements stochastiques d'ouverture de la canopée et ce, même en l'absence d'exposition du sol minéral.

Bien que l'âge maximal pouvant être supporté en suppression par cette espèce n'est pas clairement défini, il se peut que la survie juvénile soit plus élevée sur bois mort que sur le sol minéral, contribuant également à un recrutement plus probable à l'ouverture du sous-couvert. L'eau contenue dans le bois mort serait en grande partie responsable de cette survie juvénile accrue. L'importance du bois mort pour le recrutement d'espèces intolérantes a été démontrée dans les forêts chiliennes (Christie

et Armesto, 2003), la présente revue de littérature semble indiquer une tendance similaire pour le bouleau jaune des forêts feuillues du Québec.

*Facteurs affectant la performance des semis de bouleau jaune sous un gradient de lumière variable et selon le lit de germination*

La performance des semis réfère ici aux patrons de croissance et à la survie de ces derniers sous un gradient de disponibilité en ressources (ex. lumière, éléments nutritifs, humidité). Les facteurs intrinsèques responsables d'un succès de germination optimisé du bouleau jaune sur le bois mort sont nombreux et l'explication précise des mécanismes impliqués sort largement du cadre de cette étude.

Voici les principaux :

La capacité de rétention d'humidité plus élevée du bois mort décomposé, de même que son taux d'humidité plus constant, comparativement à la litière, en font un site de germination et d'établissement de choix pour les espèces sensibles à la sécheresse (Harmon *et al.*, 1986 ; Cornett *et al.*, 2000 ; McGee, 2001 ; Fraver *et al.*, 2002).

L'épaisseur réduite de la litière et une compétition moindre (causée par l'incapacité de plusieurs espèces à coloniser de tels sites) jouerait également un rôle favorable (Marx, 2005).

L'atteinte d'une température adéquate de substrat plus tôt au printemps favoriserait également le succès de germination et contribuerait à l'allongement de la saison de croissance (Cornett *et al.*, 2000).

En somme, le caractère singulier du bois mort comme lit de germination a été montré dans diverses études, cela dit les traits liés à la plasticité morphologique et d'allocation de la biomasse des semis de bouleau jaune sur ce lit de germination restent à être étudié à une échelle plus fine. Les différents lit de germination (sol minéral, bois mort, monticule) offrant un micro-habitat variable au niveau des conditions environnementales qui les caractérisent peuvent ainsi influencer

différemment certains traits importants pour la survie et la performance des semis. De plus, les exigences en lumière d'une espèce, voire sa tolérance à l'ombre, seraient modulables selon la co-occurrence de différents facteurs environnementaux (Valladares et Niinemets, 2008). Ceci serait lié au fait que la tolérance à un stress, chez une plante, repose sur des traits structurels et physiologiques spécifiques, limitant ainsi la capacité de pouvoir exhiber un optimum de performance sur la pléthore de facteurs environnementaux susceptibles d'être rencontrés (Valladares et Niinemets, 2008).

À titre d'exemple, il a été montré que la capacité de tolérance à la sécheresse est souvent négativement corrélée à une forte capacité de tolérance à l'ombre (Sack, 2004 ; Niinemets et Valladares, 2006 ; Valladares *et al.*, 2007); (Fig. 1). En considération de ces faits, il ressort clairement que la plasticité phénotypique chez les semis, pour des conditions données, sera influencée par l'interaction de divers facteurs. Dans le cadre de cette étude, il sera tenté de discerner comment la plasticité des semis de bouleau jaune est affectée selon le lit de germination, sous différents niveaux de lumière, afin de mieux cerner les conditions favorisant l'optimum de sa performance.

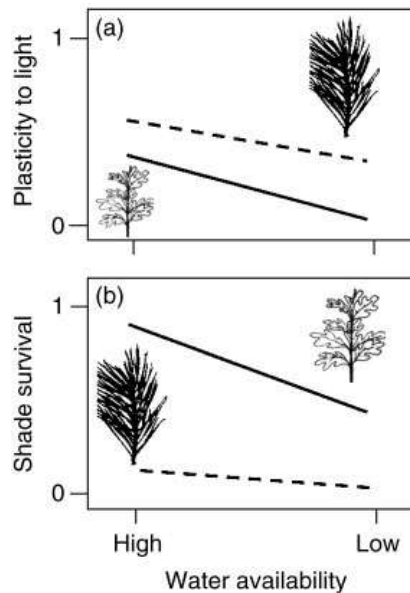


Figure 1: Plasticité phénotypique en réponse à la lumière (a) et survie juvénile (b) de semis de deux différentes espèces (feuillus et conifère) selon une disponibilité en eau variable. Le stress de disponibilité en eau réduit à la fois la plasticité à la lumière mais aussi la survie sous ombrage (Valladares *et al.*, 2007), élaboré à partir des données de Sánchez-Gómez *et al.* (2006a, c).

#### *Le bois décomposé et la disponibilité des ressources du sol*

Tel qu'il a été mentionné précédemment, le bois mort est généralement plus humide comparativement aux conditions de la litière forestière et du sol minéral et ce, même sous des conditions de luminosité forte où il s'assèche plus lentement que la litière (Marx et Walters, 2006). Les semis de bouleau jaune ont une faible résistance à la sécheresse, limite écologique notamment liée au fait que ces semences sont petites (Erdmann, 1990). Qui plus est, sous des conditions d'ombrage et de faible disponibilité en eau, les semis (au sens large) auraient une croissance trop lente pour permettre aux racelles de se développer suffisamment pour conserver une connectivité avec l'humidité du sol en profondeur (Coomes et Grubb, 2000). Il peut donc être suspecté qu'une humidité, localement plus élevée et temporellement plus stable, pourrait permettre d'augmenter la performance et la survie juvénile, en permettant aux semis une plus grande amplitude de tolérance à l'ombre, et ce, même

si de faibles conditions lumineuses prévalaient au stade germinatif. Sous des conditions couplées d'ombre et de stress hydrique, un conflit d'allocation de la biomasse vers les différentes parties de la plante (racines et/ou parties aériennes) exige chez la plante un compromis à l'égard des structures responsables de la captation de différentes ressources. Ainsi, il y a un compromis constant chez la plante entre la nécessité d'augmenter sa surface foliaire pour une captation de la lumière accrue, et la nécessité d'augmenter sa masse racinaire pour capter l'eau plus efficacement (Valladares et Niinemets, 2008). Les mécanismes sous-jacents à une meilleure performance des semis de bouleau jaune sur un lit bien approvisionné en eau se situent tant au niveau de la réponse physiologique de la feuille aux ressources disponibles, qu'au niveau de la plante entière et des racines (architecture et allocation). Par contre, peu d'études ont porté sur la réponse de la performance des semis de bouleau jaune selon la disponibilité en eau et, de plus, aucune étude portant sur l'impact de la disponibilité en eau sur la tolérance à l'ombre n'a, à notre connaissance, été réalisée.

Le contenu en éléments nutritifs du lit de germination est un autre aspect des conditions abiotiques à prendre en compte pour évaluer la performance des semis. L'azote (N) est généralement considéré comme étant l'élément nutritif le plus limitant dans les forêts tempérées du Nord (Marx et Walters, 2006). À l'échelle de l'arbre, les éléments nutritifs considérés comme étant les plus importants pour la croissance du bouleau jaune sont respectivement le phosphore (P) et l'azote (N) (Perala et Alm, 1990a ; Marx et Walters, 2006 ; Gastaldello *et al.*, 2007). L'approvisionnement de ces éléments nutritifs semble être plus adéquat lorsque la matière organique est présente sur le lit de germination (Gastaldello, 2005). Par contre, le bois décomposé est généralement moins bien pourvu en substance nutritives comparativement au sol minéral (Harmon *et al.*, 1986 ; Bauhus, 2009). Cela dit, certaines études sont arrivées à des résultats divergents en trouvant des concentrations d'azote minéral (N) et des taux de minéralisation pour cet élément similaires sur sol minéral et sur bois décomposé (Marx, 2005). L'espèce d'où provient le bois aura également une

influence sur le contenu en éléments nutritifs. Finalement, le stade de décomposition a, lui aussi, un effet au niveau de la chimie du bois avec un bilan de disponibilité des nutriments à la hausse suivant l'avancement des processus de décomposition (Harmon *et al.*, 1986 ; Arthur *et al.*, 1993). L'évaluation de la performance des semis selon la composition nutritionnelle de la matrice sol reste sommaire et est généralement réalisée en milieux contrôlés. Marx et Walters (2006) ont comparé la performance des semis de bouleau jaune sur bois mort, en considérant l'échelle spécifique du bois mort, et ont réussi à démontrer que le bois de pruche de l'est était plus propice au succès des semis. Un équilibre plus adéquat du phosphore et de l'azote de même qu'un pH du substrat plus bas seraient les raisons de la croissance et de la survie accrues observées comparativement aux autres types de bois morts inventoriés.

Au niveau des traits morphologiques, il est reconnu que la disponibilité des ressources du sol (éléments nutritifs et humidité) influence directement le nombre d'apex de racines fines contenu dans le sol de même qu'à la longueur et la masse totale des racines (Coomes et Grubb, 2000). Selon ces auteurs, compte tenu que ces traits varient systématiquement sur un gradient de disponibilité des ressources, ils se doivent d'être pris en compte. À titre d'exemple, Canham, Berkowitz *et al.* (1996) ont démontré que la variation de disponibilité en azote était le facteur affectant le plus l'allocation aux racines, comparativement à la disponibilité en eau, dans une étude s'attardant aux patrons d'allocation. Bien que la disponibilité en éléments nutritifs et en eau puisse être parfois limitative, il semble que les individus établis sur les sites où les précipitations annuelles sont bien réparties et abondantes ne soient pas affectés significativement par l'élimination de la compétition souterraine (Ricard *et al.*, 2003). L'effet de la compétition racinaire et l'étude de la morphologie racinaire, au niveau du substrat bois mort, est peu connu. Il serait intéressant de voir si une compétition racinaire moindre pourrait venir affecter positivement les semis de bouleau jaune sur ces sites.

### *La disponibilité en lumière*

La lumière et ses effets sur les traits fonctionnels (physiologiques et morphologiques) du bouleau jaune est sans contredit l'un des facteurs abiotiques étudiés le plus exhaustivement que ce soit à l'échelle de la feuille ou à l'échelle l'arbre. La disponibilité en lumière est considérée comme l'un des facteurs limitants les plus importants pour la croissance des arbres lorsque, du moins, la disponibilité en éléments nutritifs et en eau n'est pas, elle-aussi, limitante (Putz et Canham, 1992 cité par Beaudet, 1994). Les études réalisées en lien avec les adaptations fonctionnelles des espèces sur un gradient de disponibilité en lumière sont généralement comparatives et s'attardent à évaluer la plasticité morphologique et physiologique d'espèces (échelle interspécifique) au degré de tolérance à l'ombre contrastant (p. ex. Beaudet et Messier, 1998 ; Messier et Nikinmaa, 2000 ; Delagrangé *et al.*, 2006 ; Sanchez-Gomez *et al.*, 2006c ; Baltzer et Thomas, 2007 ; Portsmouth et Niinemets, 2007). La comparaison de la plasticité fonctionnelle au niveau intraspécifique, et la détermination des facteurs induisant sa modulation en milieux naturels ont été beaucoup moins étudiées (p. ex. Henry et Aarssen, 2001).

Pour le cas particulier du bouleau jaune, l'emphase des études a été portée sur la réponse des semis selon un gradient de lumière et de taille (développement ontogénique) variable. Dans l'ensemble, la variation de divers traits physiologiques des feuilles de cette espèce est induite par la variation de l'incidence lumineuse, comparativement à l'influence exercée par la taille (Delagrangé *et al.*, 2004). En effet, dans cette étude, la capacité photosynthétique maximale ( $A_{\max}$ ) et la conductance stomatique maximale ( $G_{\max}$ ) se sont révélées comme étant variables (à la hausse) suivant la plus grande disponibilité en lumière. Également, l'augmentation de la masse sèche de feuilles par unité de surface (LMA), selon une plus grande disponibilité des ressources lumineuses, est une modification du trait morphologique foliaire très universellement relevé (Pearcy, 2007). Cette augmentation de LMA résulte en une plus grande concentration de la machinerie photosynthétique par unité

de surface (Pearcy, 2007) et donc, d'une plus grande performance des feuilles pour la captation des ressources lumineuses.

Le ratio de surface foliaire (LAR), paramètre lié à l'allocation de la biomasse en carbone, est aussi généralement considéré comme étant utile à déterminer la croissance et comme étant variable selon la luminosité (Beaudet *et al.*, 2000). Chez le bouleau jaune, le LAR tend à diminuer rapidement avec la taille des individus jusqu'à une taille d'environ 1 mètre (Messier et Nikinmaa, 2000 ; Delagrange *et al.*, 2004) et avec l'augmentation de l'intensité lumineuse (Beaudet *et al.*, 2000). La plus haute valeur de LAR relevée chez les individus de petite taille (< 1 mètre), sous faible condition lumineuse, serait liée à une plus grande efficacité d'interception de la lumière par unité de tissus totaux produits (Delagrange *et al.*, 2004). La survie des individus serait par le fait même favorisée.

#### Hypothèses de travail

Le présent état des connaissances a permis de relever plusieurs facteurs et mécanismes importants, tant au niveau de l'établissement, mais aussi au niveau de la survie juvénile du bouleau jaune et des conditions favorisant son recrutement. La capacité d'ajuster certains traits morphologiques et d'allocation de la biomasse du bouleau jaune, selon les variations de l'environnement caractérisant le site de croissance de l'individu, a également permis de mieux discriminer quelles conditions sont susceptibles d'assurer un optimum de performance.

L'objectif principal de cette étude vise ainsi à comparer, à l'échelle de l'individu, la plasticité phénotypique des semis de bouleau jaune poussant sur des lits de germination différents (bois mort, bois mort avec mousses et sol minéral). La performance des semis de bouleaux jaune sera ainsi comparée selon le lit de germination où ces derniers poussent. Cette comparaison a pour but de déterminer si la nature de l'un des lits de germination peut favoriser la performance et la vigueur.



*Objectifs spécifiques:*

- 1) Déterminer si l'établissement et la survie des semis de bouleaux jaunes seraient favorisés sur le bois mort comparativement au sol minéral
- 2) Déterminer quel(s) lits de germination est le plus aptes à fournir des conditions environnementales susceptibles d'augmenter la performance (croissance, vigueur) des semis sous un gradient de disponibilité en lumière et sous un gradient de taille le plus large possible.

*Hypothèses (objectif 1-)*

- 1a) L'abondance relative des semis et des gaules sera plus élevée sur les lits de germination de bois mort dans les peuplements jardinés
- 1b) La distribution d'âge et de tailles des individus établis sur le bois mort devraient être plus diversifiée comparativement à ceux des individus établis sur le sol minéral.
- 1c) Le bois mort d'espèces conifériennes favorisera davantage l'établissement du bouleau jaune comparativement au bois mort d'espèces décidues.

*Hypothèses (objectif 2-)*

La performance et la vigueur des semis de bouleau jaune établis sur bois mort sont optimisées comparativement au sol minéral. Dans ce cas, on s'attend à ce que :

- 2a) La croissance moyenne relative (en hauteur) des semis et gaules sur le bois mort sera inférieure à celle observée sur les individus établis sur le sol minéral pour une large gamme de disponibilité en lumière et de taille
- 2b) Le ratio de surface foliaire (LAR) et le ratio de la masse racinaire sur masse de tissus aériens sera plus grand sur le bois mort que sur le sol minéral.
- 2d) Le statut nutritif foliaire devrait être plus élevé sur les individus relevés sur bois morts.

## Méthodologie

Une description détaillée du protocole d'échantillonnage pour cette étude est présentée dans la section « Material and Methods » du chapitre rédigé.

CHAPITRE I

SEEDBED EFFECTS ON ESTABLISHMENT, MORPHOLOGICAL  
AND ALLOCATIONAL PLASTICITY OF YELLOW BIRCH  
SEEDLINGS AND SAPLINGS: DOES DEADWOOD MATTER?

Jean-Bastien Lambert<sup>1</sup>, Christian Messier<sup>1</sup> and Sylvain Delagrange<sup>1-2</sup>

<sup>1</sup> Centre d'étude de la forêt (CEF), Université du Québec à Montréal, Département des sciences biologiques, Montréal (Québec) H3C 3P8, Canada.

<sup>2</sup> Institut des Sciences de la Forêt feuillue tempérée (ISFORT), Ripon (Québec) J0V 1V0, Canada.

## 1.1 Abstract

A large number of small-seeded tree species from forests worldwide have been shown to be restricted in their establishment to specific microsites, a phenomenon which is thought to influence strongly the maintenance of tree species diversity. Surprisingly, very few studies have examined the demography and functional ecology of seedlings and saplings growing on highly contrasting substrates such as deadwood (DW) vs. mineral soil (MS). The main objectives of this study were thus (i) to characterize patterns of establishment of the intermediate shade-tolerant yellow birch (YB: *Betula alleghaniensis* Britt.) in stands managed with selective-cuts (SC), and (ii) to compare its growth, whole-tree biomass partitioning (above- and below-ground parts), and morphological plasticity on three different seedbed types (DW, deadwood; MDW, deadwood with moss cover; MS, mineral soil). To do this, a total of 274 juveniles that covered large gradients of size (between 15 and 330 cm) and light (between 3.5 and 50 % of full sunlight) were sampled destructively in four stands of the temperate deciduous forest of South Quebec, where selective-cuts had been applied (5 or 10 years prior to sampling).

Results showed that the relative abundance of individuals was higher on DW/MDW and that individuals on MS were almost all restricted to skid trails, thereby making their spatial distribution clustered across the stands. Establishment on MDW occurred continuously through time independently of the year of harvest and advance regeneration as old as 20-year-old was well-represented on DW/MDW. Specific identity of deadwood (deciduous, conifer, birch, and maple) influenced the occurrence of the individuals, with conifer and YB deadwood sustaining a higher proportion of all recorded individuals. Linked to our second objective, we found that size had a very strong effect on measured traits whereas relatively few, but seemingly effective phenotypic acclimations were found among seedbed types. YB juveniles growing on deadwood allocated more biomass to fine root per unit mass. Mean height growth (total height/age) was lower on DW/MDW after individuals attained a height of about 1 metre.

We argue that YB could benefit from an increased survival under shaded conditions when establishing on deadwood. This would be related to its capacity to maintain a smaller size on this seedbed (as compared to MS seedbed), thereby diminishing the changes in many important traits that are associated with carbon balance and that vary with tree size. Indeed, a higher leaf area ratio (LAR) and fine root mass ratio (FRMR) can be sustained for a longer period of time for individuals that have established on deadwood, which positively affects their efficiency in resource capture and shade tolerance. On such a seedbed, advance regeneration of YB exists and can be sustained until the next canopy disturbance occurs.

Furthermore, our results showed that the greater the proportion of conifers and YB in decaying wood, the greater the chances that YB advance regeneration will establish. Our results demonstrate the importance of deadwood in maintaining an abundant, natural, spatially well-distributed, and multi-storied regeneration of YB.

**Keywords:** *Betula alleghaniensis*, seedbed, species-specific deadwood, establishment, biomass partitioning, ontogenetic effect, mid-tolerant species, selective-cut.

## 1.2 Introduction

Deadwood is a key structural element of the forest floor, creating special microhabitats for a wide spectrum of organisms. At the stand level, deadwood increases small-scale heterogeneity in resource availability and often provides contrasting environmental conditions for seedlings compared to those that prevail on the forest floor (Harmon *et al.*, 1986; Gray and Spies, 1997). Moreover, the seedling stage is a critical period in the life-history of trees where a large suite of environmental and physical factors, together with unpredictable hazards, can act as filters (Imaji and Seiwa, 2010), creating a strong bottleneck that limits the capacity of all individuals to reach adulthood (Reich *et al.*, 2003; Leck *et al.*, 2008; Parker *et al.*, 2008). Deadwood is thus often considered as a safe site (*sensu* Harper *et al.*, 1961; Grubb, 1977), where the survival capabilities of tree seedlings are enhanced by an intricate set of favourable conditions compared to other seedbed types. In fact, many tree species from different biomes depend on deadwood (facultative or obligatory) to insure their regeneration and recruitment and, as such, some types of deadwood (i.e., downed boles) have been frequently referred to as nurse logs (e.g., Harmon and Franklin, 1989; Cornett *et al.*, 2000; Christie and Armesto, 2003; Simard *et al.*, 2003; Baier *et al.*, 2006). For example, a higher proportion of forest floor covered by deadwood has been found to be beneficial for the regeneration of different tree species by increasing the chances that their seeds reach the appropriate seedbed and germinate (Harmon, 1989a; Houle, 1998; Beckage and Clark, 2003; Christie and Armesto, 2003). Thus, for species that depend upon deadwood to regenerate, the availability and spatial distribution of this seedbed can have a strong influence on their regeneration processes, which can affect the future composition and spatial patterns in some forest types (Harmon and Franklin, 1989; Caspersen and Saprunoff, 2005; Marx and Walters, 2008).

Trees that are deemed to be dependent on deadwood for regeneration are largely small-seeded species (Lusk, 1995; Rooney and Waller, 1998; Christie and Armesto, 2003; Sanchez *et al.*, 2009) and many of these are pioneer species.

Numerous causes underlie this strong association. One of the important indirect effects of deadwood is to provide a small-scale environment where forest litter is reduced or absent, thereby allowing radicals of small-seeded seedlings with few carbohydrate reserves to penetrate substrates more rapidly and more deeply than on litter-rich forest floors (Lusk, 1995; Narukawa and Yamamoto, 2003). This improved access to soil resources is critical for preventing the death of tree seedlings at this early stage where they tend to be very sensitive to periods of shortage for any resource. Moreover, the high water-holding capacity of deadwood plays also a desirable role in seedling survival, protecting them from desiccation under water-stress conditions (Cornett *et al.*, 2000; Marx and Walters, 2006; Zielonka, 2006). Reduced competition (Harmon and Franklin, 1989; Coomes *et al.*, 2005), protection against fungal pathogens (Cornett *et al.*, 2001; O'Hanlon-Manners and Kotanen, 2004; Yano and Shibuya, 2008), and the presence of beneficial decomposer fungi (Yu, 2012) have also been shown to improve the early survival of seedlings on deadwood. Moreover, some intrinsic physical properties of deadwood can affect seedlings. For example, the ability to establish on deadwood has been recently shown to be influenced by the species identity of wood pieces (Gray and Spies, 1997; Cornett *et al.*, 2001; Marx and Walters, 2008; Bolton and D'Amato, 2011) and to be also varying according to the decay class of deadwood (Takahashi *et al.*, 2000; Mori and Mizumachi, 2005; Ran *et al.*, 2010). Some deleterious effects of deadwood on seedlings and saplings growth have also been reported, such as substrate instability in advanced decay stages (Harmon, 1989b) and low mineral nutrient availability (Gray and Spies, 1997; Takahashi *et al.*, 2000). Nevertheless, the presence of such a substrate remains beneficial to species that are associated with it.

Little work has compared how traits of one tree species would vary as a function of seedbeds, with an emphasis on the possible effects of deadwood. The general assumption is that individuals of a given species (i.e., at the intra-specific level) will perform in a more or less consistent manner under similar light conditions

and at an equivalent size, despite the fact that individuals in close proximity may occupy highly contrasting substrates (i.e., deadwood versus MS). As reported in many studies, the relative importance of light-driven modifications on seedling and sapling traits is strong (Beaudet and Messier, 1998; Bloor and Grubb, 2004; Niinemets and Valladares, 2004; Sanchez-Gomez *et al.*, 2006b; Paquette *et al.*, 2007; Portsmouth and Niinemets, 2007), as are plastic responses related to ontogenic changes (Messier and Nikinmaa, 2000; Claveau *et al.*, 2002; Delagrange *et al.*, 2004; Claveau *et al.*, 2005; Niinemets, 2005; Lusk, 2007; Niinemets, 2010) which in turn can influence the growth, survival and performance of many tree species. Similarly, a growing number of studies have shown that other micro-environmental factors may also influence the performance and vigour of individuals (e.g., water and nutrient availability), (Canham *et al.*, 1996; Sack, 2004; Sanchez-Gomez *et al.*, 2006a; Baltzer and Thomas, 2007; Portsmouth and Niinemets, 2007). For example, the capacity of some woody seedlings to simultaneously tolerate conditions of shade and drought has been shown to be often limited by trade-off conflicts in resource allocation between above- and below-ground parts (Gleeson and Tilman, 1992; Sanchez-Gomez *et al.*, 2006a; Valladares *et al.*, 2007). Therefore, the capacity of individuals to exhibit a high degree of survival and performance under shade is to be expected when water is well-provided (Valladares *et al.*, 2007). Because plant community structure is influenced by species-specific responses in seedlings performance and survival along a gradient of resources (Grubb, 1977; Silvertown, 2004; Sanchez-Gomez *et al.*, 2006a), there is a need to better understand the mechanistic responses of species on various seedbeds, such as on deadwood vs. mineral soil.

Yellow birch (YB; *Betula alleghaniensis* Britton) is a valuable shade mid-tolerant species of Northeastern temperate deciduous forests that is reputed to regenerate preferentially on litter-free substrates and on deadwood (Erdmann, 1990; Perala and Alm, 1990a; Houle, 1998). In recent years, relative abundance and seedling recruitment of this species have greatly diminished, while the abundance of shade-



tolerant species has significantly increased in stands that have been managed by single-tree selection (Lorenzetti *et al.*, 2008; Burton *et al.*, 2009; Gronewold *et al.*, 2010; Bolton and D'Amato, 2011). Insufficient gap-size (Webster and Lorimer, 2005; Shields *et al.*, 2007; Webster and Jensen, 2007), the paucity of adequate seedbeds for seedling establishment in managed stands (Caspersen and Saprunoff, 2005; Gastaldello *et al.*, 2007; Bolton and D'Amato, 2011), and browsing by white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in some areas (Russell *et al.*, 2001; Kern *et al.*, 2012) are the principal factors that have been singled out as being responsible for YB decline. Overall, even if deadwood is recognized as being an important seedbed for YB regeneration, studies comparing juvenile demography and performance of this species on deadwood and other seedbeds, are conspicuously absent from the literature.

The first objective of this study was to assess abundance and patterns of establishment of YB juveniles between the two main seedbed types known to be important for YB (i.e., deadwood vs MS). In relation with this first objective, we investigated the following questions: (i) Does the relative abundance of YB vary spatially as a function of seedbed types? (ii) Does the deadwood species identity affect its capacity to foster establishment of YB seedlings? (iii) How do the age and size distribution of YB individuals vary as a function of seedbeds? As our second objective, we examined variation in growth, biomass partitioning, root architecture, and other morphological traits of YB seedlings and saplings in relation to light availability, tree size, and seedbed types. Our main hypothesis here is that the numerous traits that are important for YB growth and survival would differ in their expression between decaying wood and MS, and that this could influence YB's ability to tolerate shade. More specifically, our hypothesis for this second objective was that, for equal light conditions and tree size, seedlings established on deadwood would have (i) a lower average height growth (AHG), (ii) a greater leaf area ratio, and (iii) a higher root/shoot ratio as compared to seedlings established on MS.

## 1.3 Methods

### 1.3.1 Study sites and stand selection

This study was conducted from early May through mid-September 2010 in the Réserve faunique Papineau-Labelle (46°1'N, 75°19'W), which is located in the Outaouais region of southwestern Québec, Canada. The forest in this region is part of the sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.)–yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britt.) bioclimatic domain of the temperate deciduous forest zone (Robitaille and Saucier 1998). The forest overstory of the sampled stands was representative of this domain type. Sugar maple and YB were the dominant tree species in the canopy, but several other tree species were present in mixture, including balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Miller), red maple (*Acer rubrum* L.), eastern white-cedar (*Thuja occidentalis* L.), American basswood (*Tilia americana* L.), American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.), eastern hemlock (*Tsuga canadensis* (L.) Carrière), black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) and American hophornbeam (*Ostrya virginiana* (Miller) K. Koch). The understory was dominated by tree seedlings and saplings of sugar maple, YB and American beech. Hobblebush (*Viburnum alnifolium* Mich.) and striped maple (*Acer pensylvanicum* L.) were the most frequent shrub species, with some locally occurring mountain maple (*Acer spicatum* Lam.). Mean annual rainfall in the study area is around 1000 mm, with about 25% falling as snow (Robitaille and Saucier, 1998). Mean annual daily temperature ranges from 2.5 to 5°C and growing season length varies from 163 to 182 days. Surface deposits of the region are thin glacial tills where bedrock outcrops are sporadic. Soils are well- to moderately well-drained and range from eluviated dystric brunisols to humo-ferric podzols (Robitaille and Saucier, 1998). Humus consists of mainly moder and mor types, depending on the location and the associated tree species.

In this forest, we selected four stands that had been harvested by selective cutting (SC) and in which stand basal area was approximately 20 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> after treatment. No intentional scarification was performed with the mechanized equipment

that was used in these stands, but incidental exposure of MS occurred during log skidding. Of the four stands, two were cut in winter 2004 (young cut) and two were cut in winter 1994-1995 (old cut). We sampled at different times since harvest (TSC) to allow for a wide size gradient of YB understory juveniles. Moreover, we used different TSC to encompass the widest possible environmental heterogeneity across the full range of light levels where individuals were scattered within the stands (Table 1). All stands had been harvested in accordance with provincial guidelines prescribed for SC treatment. Accordingly, about 30% of initial total basal area was removed and the next entry is planned 20 to 30 years later (Bédard and Majcen, 2003; Forget et al., 2007). We could not find records concerning the precise silvicultural treatments that had been previously imposed on those stands. As has been reported in many stands of deciduous forests of Québec, it is highly probable that they were subjected to some degree of high grading in the past. The presence of frequent large stumps of eastern white pine (*Pinus strobus* L.) indicated a history of logging in the early 20th century. To avoid any undesirable environmental gradients, selected stands were as close as possible to one another and without any strong environmental discontinuities (i.e., more or less homogeneous slope, deposit and composition). No signs of recent disturbance, such as damage from the severe 1998 ice storm, were noted in any of the selected stands and American beech was not sufficiently abundant to detect any potential effects of beech bark disease on stand composition.

### 1.3.2 *Seedling abundance and patterns in establishment (first survey)*

We used the line-transect method (grid) to evaluate YB abundance in the understory. Transect lines were oriented north-south and separated from one another by 50 m. Depending on stand size and shape, transect length (from 50 to 500 m) and number per stand (from 4 to 12) thus varied. Starting points for each transect were pre-determined using ARC GIS software and a GPS receiver was used to locate these points within the stands. Along each transect, every understory YB occurrence (ranging between 15 and 330 cm in height) was recorded within 5 metres on either

side of the transect line. We did not include seedlings of less than 15 cm in height because we didn't want to include first year seedlings in our study. Occurrences corresponded to a single individual YB or to a group of individuals having the same seedbed type. When density was greater than five individuals in one occurrence, we randomly selected two to five individuals along the size gradient represented to ensure a representative sampling in size. This allows us to have a greater gradient in seedling size for the second destructive sampling. Total number of individuals in one occurrence was not recorded because in some cases density was extremely high (> 50 individuals). Spacing between any two occurrences was generally more than 5 m. Every selected individual was identified in the field by a unique number for further measurements and its GPS location was recorded. For these individuals, an estimation of canopy opening was obtained by using a spherical densitometer (Lemmon, 1956). Finally, their height (along the main stem) was recorded, as was their seedbed and microsite type.

A microsite type refers to the fine-scale ground heterogeneity where the individuals are established, whereas a seedbed type refers to the nature of the substrate. We defined the different microsite types as mound (M), pit (P), rocks (R), skid trail (ST), stump (S), trunk (T), and wood debris (WD). Wood debris (WD) was used for small pieces of deadwood that we could not differentiate from stumps to trunks. Seedbed types were labelled as deadwood (DW), deadwood with mosses (MDW), mineral soil (MS), mosses (M), and humus (H). MDW vs. DW was used when mosses were enough abundant to be clearly visually detectable without any further observations. Other microsite/seedbed categories were used when the predetermined ones did not apply to particular cases. An "unknown" category was assigned when a clear determination of origin was not possible. We determined the decay stage of deadwood (following the same criteria as Angers *et al.*, 2005) and its species of origin for every occurrence on this seedbed type. When possible, the species from which the deadwood was derived was determined in the field using the presence of bark covering the bole as an accurate criterion for species identification.

Small samples of less-decomposed sections were collected for later species determinations (generally when bark was absent from the bole or when we had doubts regarding the species identification). Precise steps for deadwood identification have been included in the protocol presented by Marx and Walters (2008). For the first survey, a total of 1015 YB occurrences were counted among four stands.

### *1.3.3 Tree measurements and harvesting (second survey)*

For the second survey, we realized a semi-random subsample from the entire population of juveniles that had been previously marked (first survey) to determine which individuals to use for destructive sampling. From early August to mid-September 2010, 274 individuals (with no signs indications of browsing) that ranged in height from 15 cm to 330 cm were selected so that a large gradient of size and light conditions was represented within each stand (see Table 1). We also selected about the same number of individuals from each seedbed type: DW (N = 85), MDW (N = 97); and MS (N = 93). To better characterize light availability, hemispherical canopy photographs were taken to evaluate forest light transmission reaching the top of each individual included in the subsample. To accomplish these measurements, an extendable monopod that was topped with a bubble level was used in conjunction with a digital camera (D3100, Nikon corporation, Tokyo, Japan) equipped with a fisheye lens converter (FC-E8, Nikon corporation, Tokyo, Japan). Photographs were taken, preferably when the sky was completely overcast, and when this was not possible, at early/late times of the day to attain the greatest light contrast. To correct for magnetic declination during analysis, photographs were taken after we oriented the top of the camera with magnetic north. Gap Light Analyser (GLA v.2.0,) software was used for image analyses and the latter were performed by the same observer. To evaluate the stand basal area of each species, we used a species with a factor 2 prism (metric). Basal area sample points were estimated from the spatial location of every individuals used for the destructive sampling within stand (a minimal distance of 30

meters apart two sample points was kept). Measurements taken from each individual were averaged to estimate values for the stand.

Height increment (cm) for the current year (2010) was measured from bud-scale scars on the leader by measuring from the shoot apex to the bud scales of the penultimate year's shoot. For each individuals, trunk size, crown height and crown diameter, total number of live branches (see Delagrange *et al.*, 2004), and total number of short bud-branches on the main stem were evaluated. Both above- and belowground parts of selected individuals were then collected to accurately calculate a various set of traits. The entire root system was very carefully hand-excavated, paying particular attention to the fine roots. We collected the greatest quantity of fine root biomass as possible for each tree. For each excavated individual, a portion of the root system (at a depth of 5 to 15 cm; at least 20 cm length) was selected and placed in a sealed plastic bag with dilute alcohol (about 50 mL of 25% aqueous ethanol). These samples were refrigerated for further analysis of root traits with WinRhizo system (Regent Instruments Inc., Quebec City, Quebec, Canada).

Similarly, a subsample of leaves (at least 25 leaves per tree) was also selected for calculating leaf mass area (LMA;  $\text{g/m}^2$ ). We measured the leaf area (LI-3100, Licor Inc., Lincoln, NE) of the subsample at the end of the day of leaf harvesting. Subsamples were then dried and weighed separately from the total leaf samples. After excavation, the fresh materials was separated into roots, stem, branches, and leaves, which were then oven-dried at  $65^\circ\text{C}$  for 48 h. Roots were washed free of mineral soil and deadwood after drying, and dried again before we weighed them. We used a 32-mesh sieve during washing to avoid loss of fine roots. Entire dry root systems of all individuals were separated in different diameter classes (fine,  $\leq 1$  mm; medium, 1.01 mm - 2mm; coarse,  $> 2$  mm), which were evaluated using a digital caliper. We summed all components to obtain total tree dry mass (DM) and calculated the fine root mass ratio (FRMR, fine root to total tree dry mass), the root:shoot ratio (RSR;

using total root mass), the percentage of all plant components in total tree DM (branch, stem, leaf and total root), and the ratio of photosynthetic (PT) to non-photosynthetic tissue (NPT) by using dry mass. Total leaf area for each tree was calculated, by using the subsampled leaf areas and their corresponding masses, by applying the following formula:

$$\text{Total leaf area (cm)} = \frac{\text{total leaf dry mass (g)} \times \text{subsample leaf area(cm)}}{\text{subsample leaf dry mass (g)}}$$

Leaf area as a ratio of total plant dry mass (LAR;  $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$  plant) and leaf area as a ratio of aerial plant dry mass (aerial LAR;  $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$  plant) were also estimated. Relative height growth (RHG) was determined as total height growth in 2010 divided by total height (see Delagrange *et al.*, 2004). Averaged annual height growth rate was calculated by dividing total height by age (AGR, cm/year). Age was evaluated by counting growth rings using a 50x dissecting microscope after we air dried for several weeks all disks (cut immediately above collar root systems) and sanded up to 600 grit. To describe the root morphology, the length/biomass ratio (SRL, specific root length,  $\text{m g}^{-1}$ ) of subsampled roots was calculated. After we carefully washed the root subsamples kept in alcohol, at least three root sections of less than 0.5 mm diameter (sub-subsamples) were selected for each individual. A WinRhizo system (Regent Instruments Inc., Québec City, Québec, Canada) was used to scan the root sections (resolution of 500 dpi) for each tree and to measure the root length. After measurement, the subsamples was weighed, dried, weighted again and added to the rest of the root system. Finally, sections at the base of the stem were sanded to determine the age of each individual under a dissecting microscope. For some individuals harvested on DW, we noted appearance of adventitious roots above collar intersections and the precise localization of the true collar was impossible. For these individuals, measurements thus corresponded to a minimum estimate of individual age, but they were obviously several years older.

#### 1.3.4 *Data analysis*

All analyses were conducted using JMP 9.0 (SAS Institute Inc., Cary, NC). To assess whether frequency distributions of occurrences among seedbed and microsite classes occurred more or less frequently in old vs. young selection cuts we performed a two-way contingency analysis. A chi-square test was used to compare the observed distributions of seedbed and microsite occurrences with an expected distribution computationally calculated. The null hypothesis of the chi-square test was that the selection cuts had identical frequency distributions of occurrences. When an overall significant departure of values from those expected was detected, we used the chi-square analysis to test for differences between species within seedbed and microsite classes.

For comparing means (light conditions, tree height, and age) among stands relative to time-since-harvest, a two-way analysis of variance (ANOVA) was performed (Table 1). We treated site and the site by seedbed interaction as random effects, whereas seedbed alone was considered a fixed effect. Corresponding results of these analyses are descriptive, but they showed that naturally regenerated individuals of different sizes were present over a wide gradient of light conditions that were encountered within the stands.

To determine the effect of seedbed types on many morphological traits and growth patterns (dependent variables) we used mixed-model analysis of covariance (ANCOVA) employing restricted maximum likelihood (REML) to estimate parameters in the model. Predictors were seedbed, light, total height, site and their respective interactions. To insure that mean differences were attributable to the effect of seedbed type (fixed main effect), we treated light availability (canopy openness) and total height (plant size) as covariates to control for their effects. Site was treated as a random effect. We did not consider time-since-harvest as a fixed factor in our



models to avoid autocorrelation and insure independence of site and light variables. In some cases, dependent variables were transformed (log- or square-root) to meet assumptions of homoscedasticity and normality. We verified the assumption of homogeneity of slopes by determining whether the interaction terms between seedbed and the covariates (size and canopy openness) were significant. When the interactions between factor (seedbed) and covariates (size and/or canopy openness) were significant, interpretations were made only on the interactions and not on the main effect terms (Quinn and Keogh, 2002). In contrast, when slopes were equal, we removed the interactions (factor by covariates) from the initial model before rerunning the final analysis to obtain the adjusted means. When a significant difference was found among means of the species characteristics across seedbed types, post-hoc Tukey–Kramer HSD tests revealed which seedbeds were significantly differed from one another. Finally, the response of growth, biomass distribution and morphological variables to variation in plant height was investigated for each seedbed type using linear regression analysis on predicted values. This was done only for parameters where interaction between size and seedbed was found to be significant. Significance level was set to  $\alpha = 0.05$  for all analyses.

## 1.4 Results

### 1.4.1 Occurrences among seedbed types and microsites

The comparison of the frequency distributions of seedbed and microsite occurrences indicated a significant difference between old and young SC (Fig. 2A and B) (Seedbed:  $\chi^2 = 36.87$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.0001$ ; Microsite:  $\chi^2 = 81.58$ ,  $df = 5$ ,  $p < 0.0001$ ). Overall, in old and young SC, YB juveniles were found mainly on MS and MDW, and were less well-represented on DW. Old as compared to young selection cuts had a significantly higher proportion of individuals growing on MDW (0.46 and 0.32 respectively) (Fig. 2A). Young selection cuts had considerably more of YB occurrences on other seedbed (humus and mosses) compare to old SC (Fig. 2A).

Within microsites (Fig. 2B), we observed a significant differences for stump class where YB occurred with a much higher frequency in the old (0.37) than in the young SC (0.17). Occurrences on mineral soil were restricted to skid trails (ST) and to pits and mounds (PM). In fact, ST had three-fold higher frequencies of YB compared to the pit and mound microsite type.

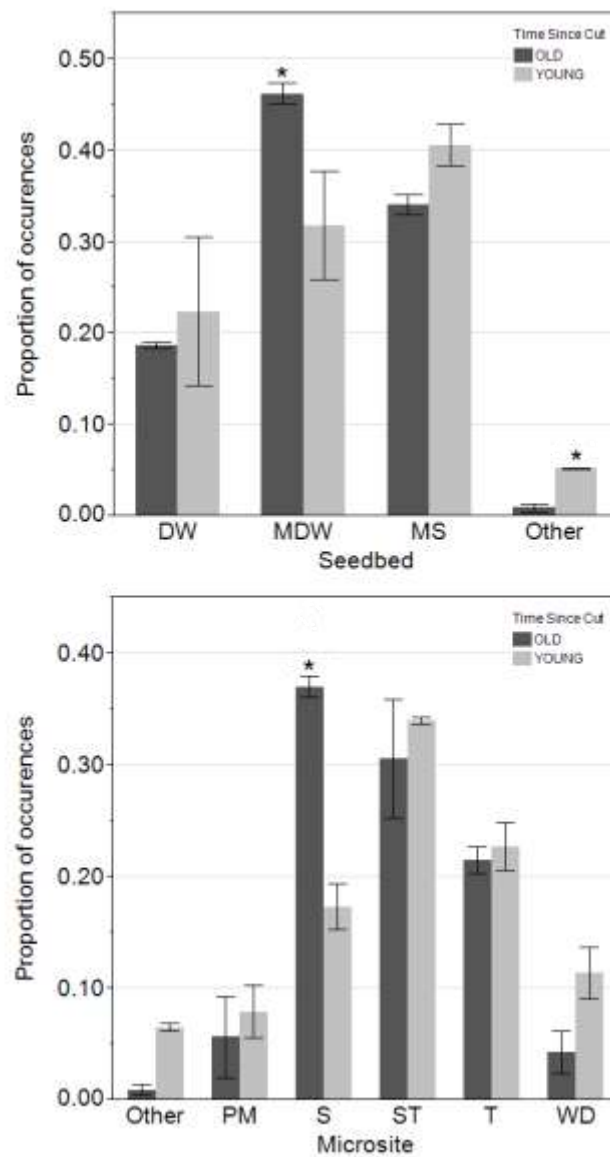


Figure 2: A) Proportion of the occurrences of YB juveniles found in summer 2010 according to the corresponding seedbed types across stands managed by SC (Old, 1994-95; Young, 2004) ( $\pm$  1S.E.) (DW; MDW; MS; Other includes mosses and humus seedbed types). B) Proportion of the occurrences of YB juveniles found in summer 2010 according to the corresponding microsite types across stands managed by SC (Old, 1994-95; Young, 2004) ( $\pm$  1S.E (pit and mound: PM; skid trail: ST; stump: S; trunk: T and wood debris: WD). Asterisk denotes significant ( $p < 0.05$ ) differences between species' frequencies based on chi-square test results.

### 1.4.2 Height distribution

Box-plots showed that height distributions of juveniles (by TSC) tended to be lower on MDW compared to DW and MS in both young and old SC (Fig. 3). The lower median value on MDW indicated greater representativeness of small individuals on this substrate even if some tall individuals were observed (outliers). Furthermore, a significant difference was revealed among seedling means in old cuts for MDW (Table 1) with a similar trend in young cuts (but not significantly different). Comparison of the distributions between old and young cuts indicated that taller individuals were more abundant in old cuts (medians were higher).

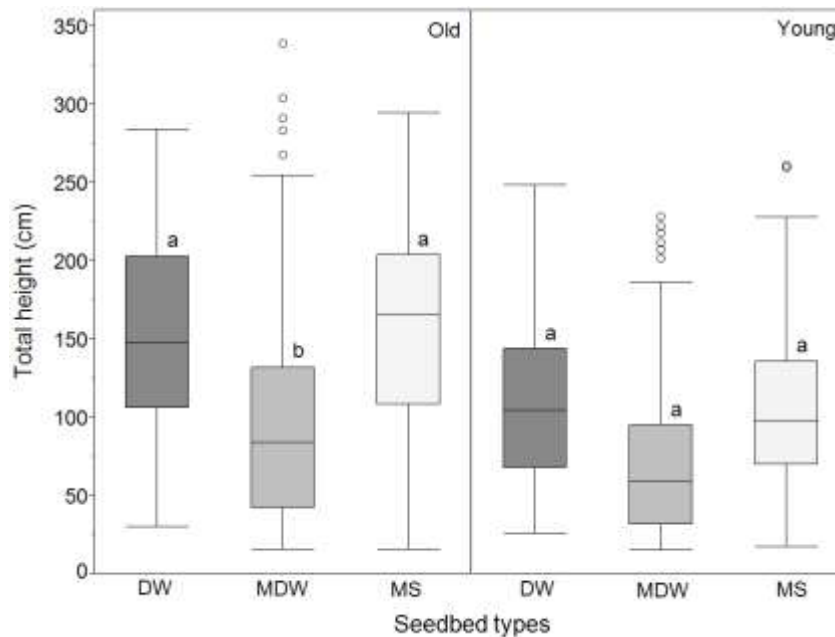


Figure 3: Box-and-whisker plots showing the distribution of total YB height for all measured individuals in summer 2010, according to the corresponding seedbed types across stands that were managed by selection cutting (SC; Old, 1994-95; Young, 2004). Different letters indicate significantly different values among seedbed types within corresponding stands ( $P < 0.05$ ) for ANOVA tests, where seedbed is a fixed factor, and the site and site  $\times$  seedbed interaction are considered random effects. The line across the box is the 50<sup>th</sup> percentile (median), the lower and upper edges of the box denote the 25<sup>th</sup> and 75<sup>th</sup> percentiles, respectively, and the lower and upper bars (whiskers) denote the 10<sup>th</sup> and 90<sup>th</sup> percentiles of the distribution. Open circles are outliers beyond the 90<sup>th</sup> percentile.

### 1.4.3 *Pattern of establishment*

The temporal pattern of stem establishment varied substantially across seedbed types. A higher proportion of the stems on DW and MDW was present as advanced regeneration (Fig. 4) for both young and older TSC. Broadly, stems established at higher level on DW and MDW prior to harvest (20% in old cuts and up to 76% in young cuts) than on MS (7 % in old cuts vs. 55%). On MS, a peak of establishment surrounding the year of cut is present for at least three years long. Establishment on MDW was higher for the last years near 2008 compared to DW where in that last case there were very few individuals. Stem age did not differ across seedbed types within the old cuts (see Table 1) but did differ in young cuts, where seedbeds could be ordered, based on mean seedling age (+ SE), as: MS (7.56 years  $\pm$  0.66 years)  $\leq$  MDW (9.34 years  $\pm$  0.75 years) = DW (9.92 years  $\pm$  0.63 years). The ranges of stem age (all stands together) spanned two to four decades on MS (4-19 years), MDW (2-24 years), and DW (4-33 years).

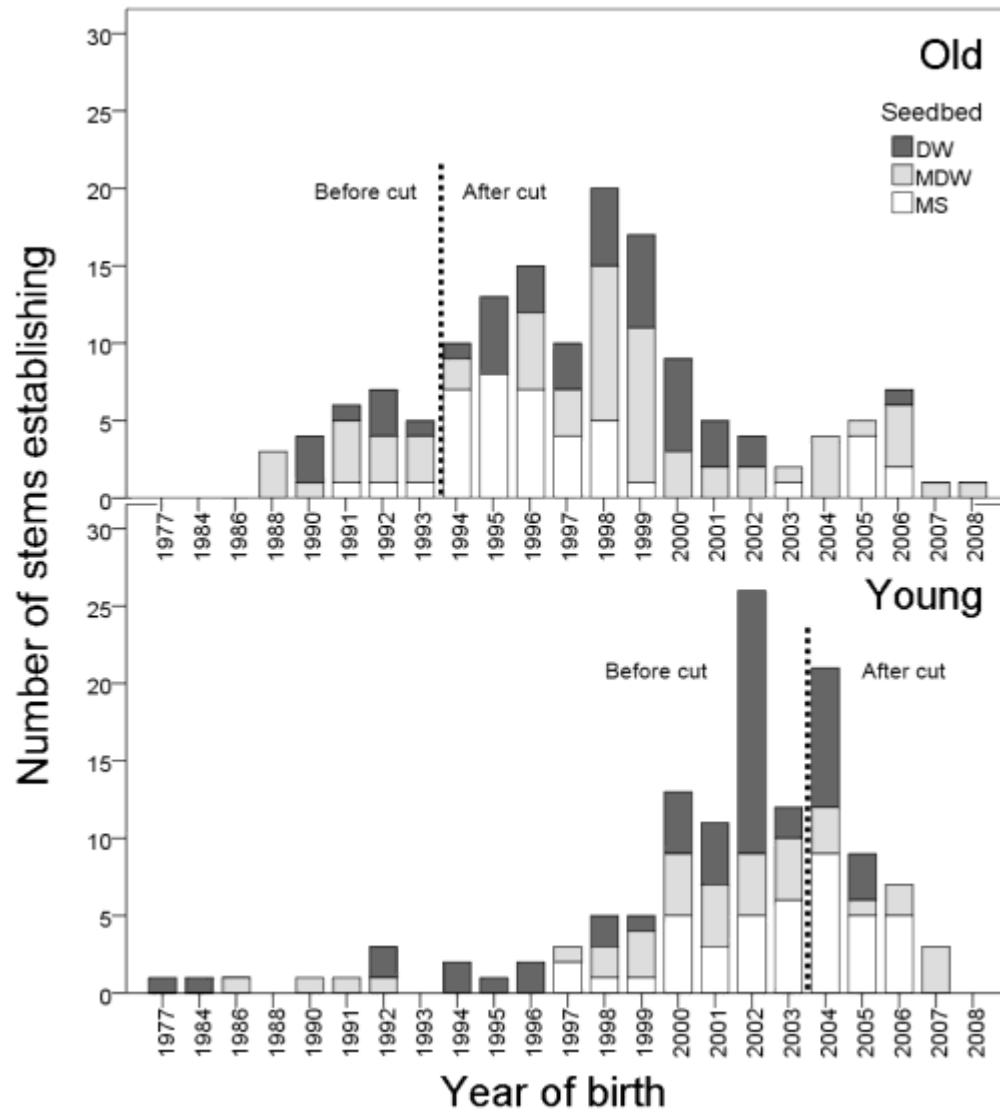


Figure 4: Temporal distribution of stem establishment (year of birth), relative to time-since-harvest (old, 1994-95; young, 2004) across stands managed by selection cutting (SC; Old: DW,  $n = 43$ ; MDW,  $n = 62$ ; MS,  $n = 41$ ); (Young: DW,  $n = 50$ ; MDW,  $n = 35$ ; MS,  $n = 43$ ). These individuals come from the destructive phase of sampling, but we decided to show the results here because the corresponding information is in accordance with the present objective and provides valuable insights into seedling demography.

#### *1.4.4 Species origin of deadwood and seedling distribution*

A higher proportion of YB established on both conifer and YB decaying wood compared to sugar maple and other deciduous species (see description of Fig. 5B for conifer species). Deadwood originating from sugar maple and other deciduous species had a much lower proportion of stems ( $< 10\%$  in both cases). Deadwood of unknown origin supported a substantial proportion of YB stems (more or less 20%). Tree species composition of all stands varied little (Fig. 5A). The dominant species was clearly sugar maple with an average proportion of 50%, followed by YB with about 20% of relative basal area. Since all other deciduous and coniferous species had a mean relative basal area  $< 5\%$ , no further comparisons were made for individual species and they were pooled together.

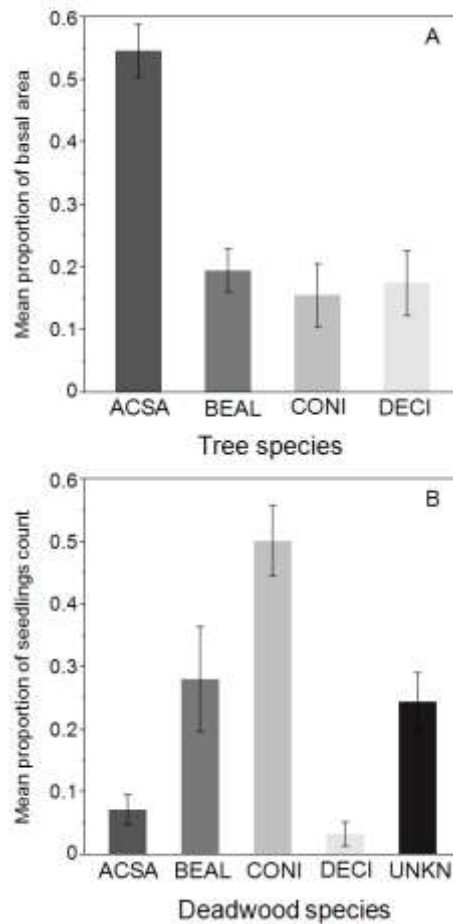


Figure 5: A) Mean ( $\pm 1$  SE) proportion of basal area of main tree species that were measured across all stands managed by SC (Old, 1994-95; Young, 2004). DECI category includes all deciduous species other than sugar maple (ACSA) and YB (BEAL). CONI includes all conifer species measured. Absolute basal area values: ACSA ( $10.41 \text{ m}^2/\text{ha} \pm 1.35 \text{ m}^2/\text{ha}$ ), BEAL ( $3.76 \text{ m}^2/\text{ha} \pm 1.42 \text{ m}^2/\text{ha}$ ), DECI ( $3.44 \text{ m}^2/\text{ha} \pm 0.24 \text{ m}^2/\text{ha}$ ), CONI ( $3.05 \text{ m}^2/\text{ha} \pm 0.54 \text{ m}^2/\text{ha}$ ). B) Average proportion ( $\pm 1$  SE) based on wood pieces where at least one individual was established (by site) in summer 2010; Total samples: Sugar maple (ACSA),  $n = 20$ ; YB (BEAL)  $n = 145$ ; deciduous species (DECI),  $n = 7$ ; conifers (CONI),  $n = 283$ ; unknown (UNKN),  $n = 131$ . DECI species = *Fagus grandifolia* and unknown deciduous species; CONI = *Abies balsamea*, *Picea glauca* and *P. rubens*, *Pinus strobus*, *Tsuga canadensis*, *Thuja occidentalis*, and other conifers species. The sample was considered Unknown when wood was too decomposed to be accurately identified to species.



#### 1.4.5 *Deadwood species and age distribution*

Age distributions of YB (Fig. 5) varied little according to the type of deadwood upon which individuals had established. Because very few individuals were found on deadwood of deciduous species (e.g., sugar maple), it was difficult to demonstrate a clear trend related to YB age distribution on this deadwood type. Many individuals that were older than 10-year-old were found on deadwood of YB and on coniferous species. Conifers included *A. balsamea*, *P. strobus*, *T. canadensis*, and *T. occidentalis*, as well as occasional individuals of *Picea glauca* (Voss) Moench (white spruce) and *P. rubens* Sargent (red spruce). These species were pooled, as no trend was found that revealed a higher capacity for survival on any one particular species.

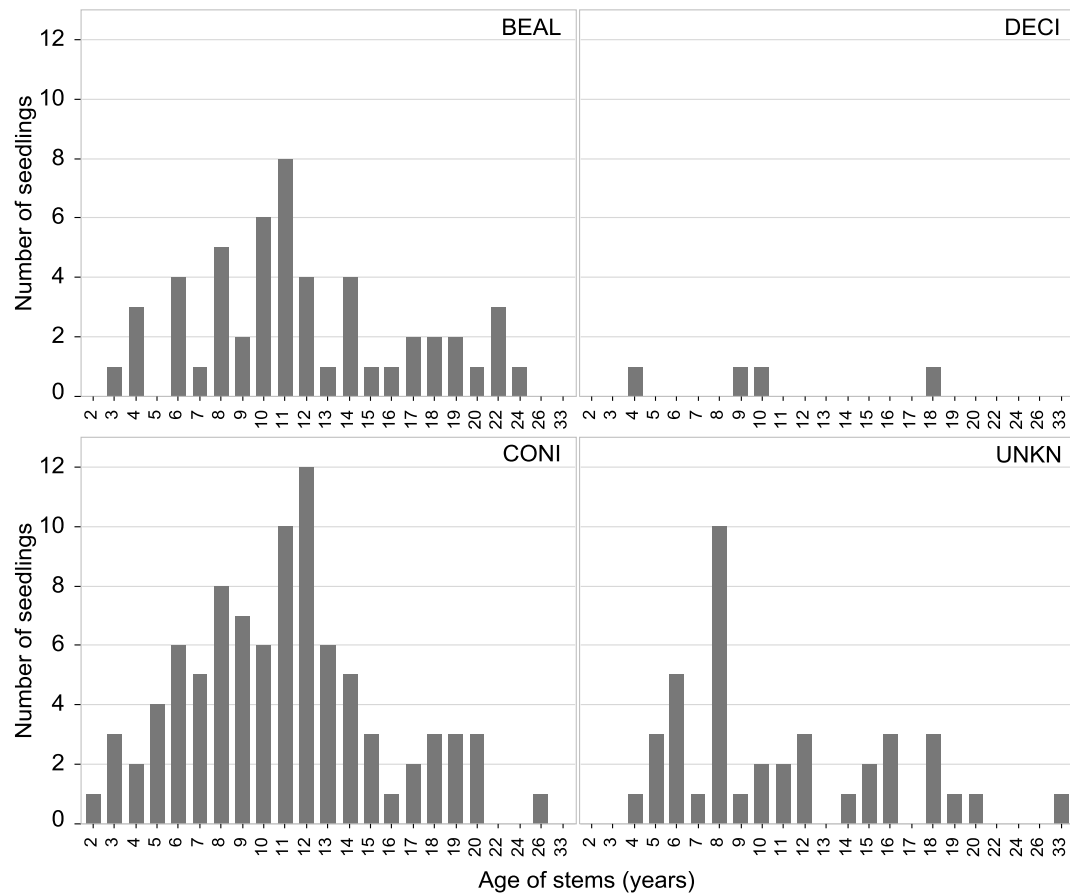


Figure 6: Age distribution (years) of stems according to the species of deadwood upon which they had been sampled. DECI ( $n = 4$ ) category includes all deciduous species including sugar maple. BEAL ( $n = 52$ ) category refers to YB. CONI includes all conifer species that were measured (*Abies balsamea*,  $n = 18$ ; *Pinus strobus*,  $n = 22$ , *Picea* sp.,  $n = 5$ ; *Thuja occidentalis*,  $n = 26$ ; *Tsuga canadensis*,  $n = 7$ ; and deadwood of conifer spp.,  $n = 13$ ). UNKN category refers to all deadwood pieces that could not be identified to species ( $n = 40$ ). These individuals came from the destructive phase of sampling, but we decided to show the results here because they provide broad valuable insights concerning survival capacity linked to specific origins of deadwood.

#### *1.4.6 Effect of seedbed, canopy opening and size on sapling traits*

##### *1.4.6.1 Growth parameters*

Absolute height growth (AG) in 2010 and relative height growth (RHG) were strongly influenced by tree height and canopy opening (see Growth section in Table 2). Tree height had also a highly significant effect on average height growth (AHG). Interaction between tree size and seedbed had significant effects on AHG and AG. In fact, individuals above a height of about 100 cm that were growing on MS had a higher AG rate, but others exhibited a higher AG above this tree height threshold (Figure 6A). A similar pattern also occurred for AHG (Figure 6B), indicating that an interaction between seedbed and tree size is occurring through time. In fact, apical averaged height growth rate of individuals established on MS is faster up to a size of 100 cm, whereas individuals on deadwood showed a much lower growth rate along the size gradient.

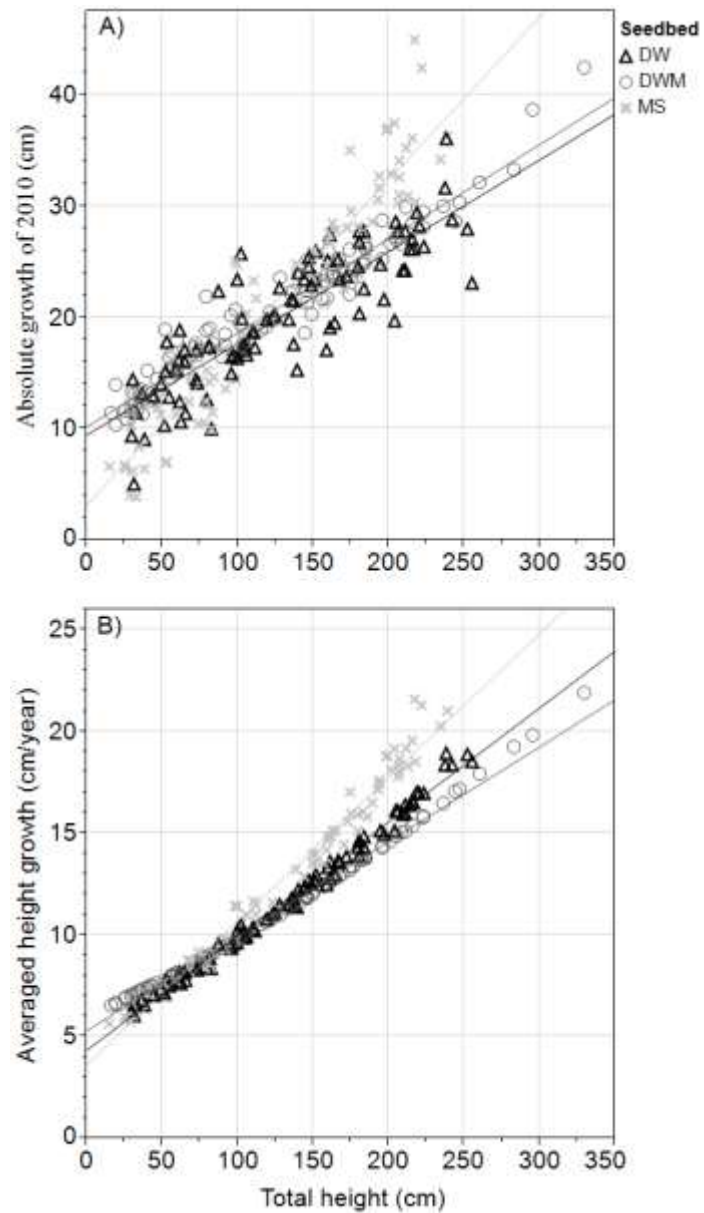


Figure 7: Effect of YB height on growth parameters measured within seedbed types across all stands managed by SC (Old, 1994-95 and Young, 2004). Dots represent predicted values obtained by the ANCOVA models while lines represent corresponding fitted regressions on predicted values (DW, triangles and black line; MDW, circles and dark-grey line; MS, crosses and mid-grey line). A): absolute growth of 2010 (AG; cm), and B): averaged height growth (AHG; total height divided by age; cm/year).

#### 1.4.7 *Biomass partitioning*

The entire sets of parameters related to biomass partitioning were strongly affected by tree size, except for the percentage of biomass allocated to roots and the root: shoot ratio. The biomass percentages apportioned to stems and branches increased with size, whereas all other parameters decreased (cf. Table 2). The leaf mass as a percentage of total plant mass was significantly affected by the availability of light, while the ratio of photosynthetic tissues to non-photosynthetic tissues (TP/TNP) was almost significantly influenced by light resources. The fine root mass ratio (FRMR) and aerial LAR were the parameters where seedbed had a highly significant effect. In fact, we found evidence that individuals on DW and MDW had a significantly higher proportion of fine root mass relative to whole-plant mass (FRMR; see Figure 7A) than individuals established on MS. Similarly, seedbed type affected the ratio of foliar area to aerial biomass (Aerial LAR; see Figure 7B) and was higher on MDW. In contrast to aerial LAR, leaf area ratio to whole plant mass (LAR; root system biomass included), was not affected significantly by the seedbed type but decreased strongly with increasing tree size (Figure 10). The interactions between tree size and seedbed for branch percentage and absolute number of branches were also significant, indicating that biomass allocated to branches along the size gradient varies between seedbeds (Figure 9A and 9B). With an initial higher allocation to branches when they were small, individuals on DW invested less biomass in branches with increasing size compared to those individuals growing on MS and MDW.

#### 1.4.8 *Leaf and root morphology*

Tree size had significant effects on leaf mass per unit area (LMA) and specific root length (SRL), whereas light showed only a significant effect on LMA. An increase in tree size resulted in lower values for both of these parameters (cf. Table 2).

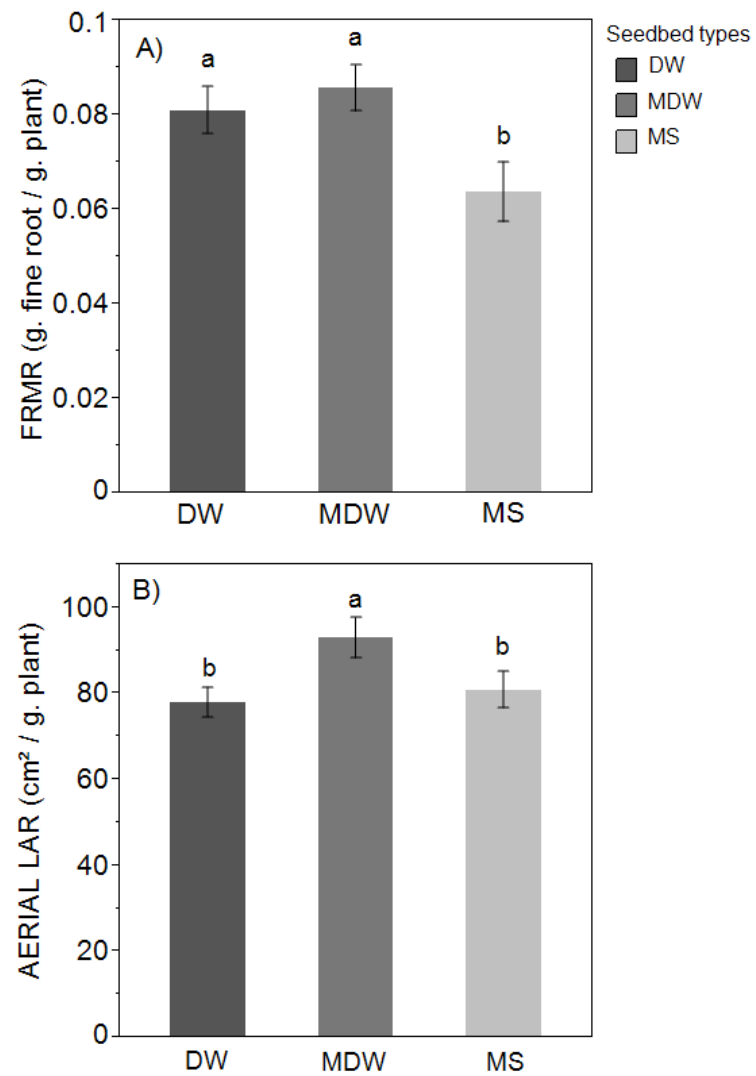


Figure 8: Average ratios of A) fine root mass (FRMR; g.g<sup>-1</sup> plant), B) total leaf area on aerial mass (Aerial LAR; cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup> plant). Error bars represent standard errors and statistically significant differences ( $P < 0.05$ ) between seedbed types are denoted with different letters at the 5% threshold (Tukey–Kramer HSD).

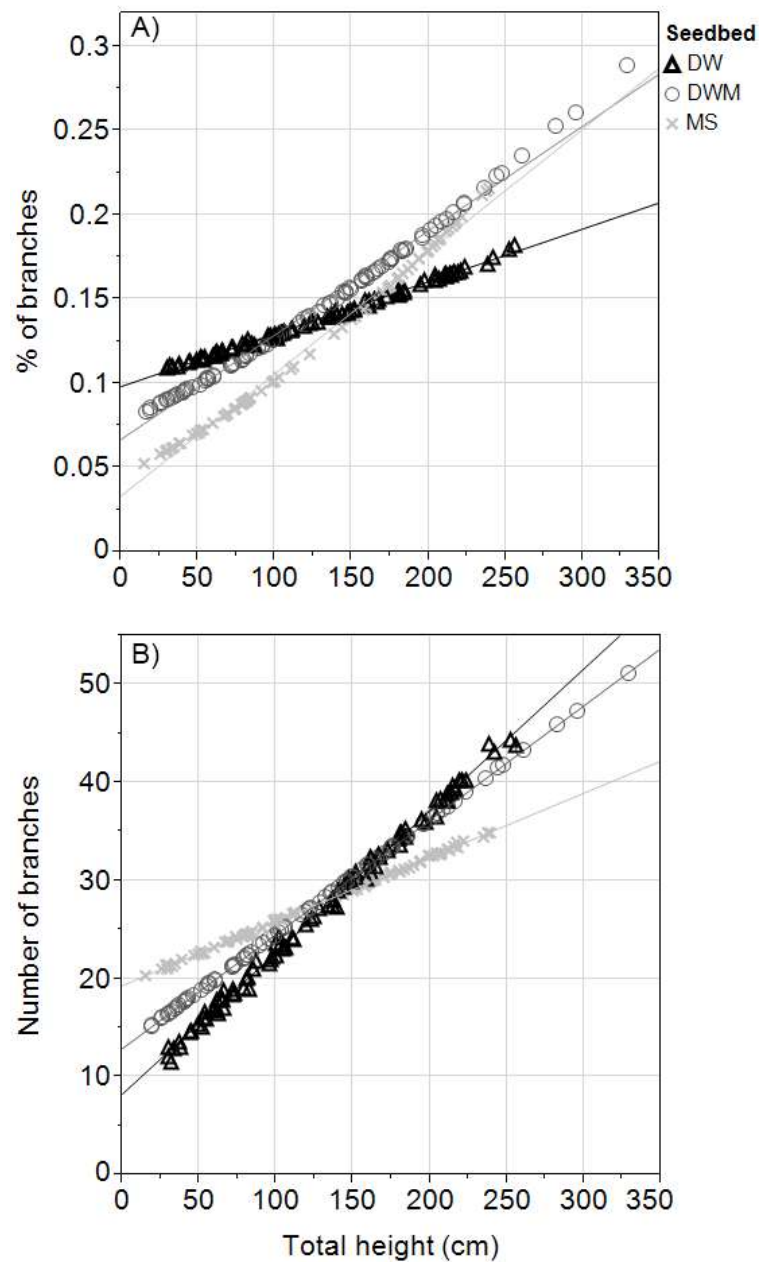


Figure 9: Effect of YB size on crown morphological parameters within seedbed types for all stands managed by SC (Old, 1994-95 and Young, 2004) in Quebec Canada. Points represent predicted values obtained by the ANCOVA models while lines represent corresponding fitted regressions (DW, triangles and black line; MDW, circles and dark-grey line; MS, crosses and medium grey line). A) % of branches mass by total dry plant mass. B) Total number of branches (short buds and branches summed).

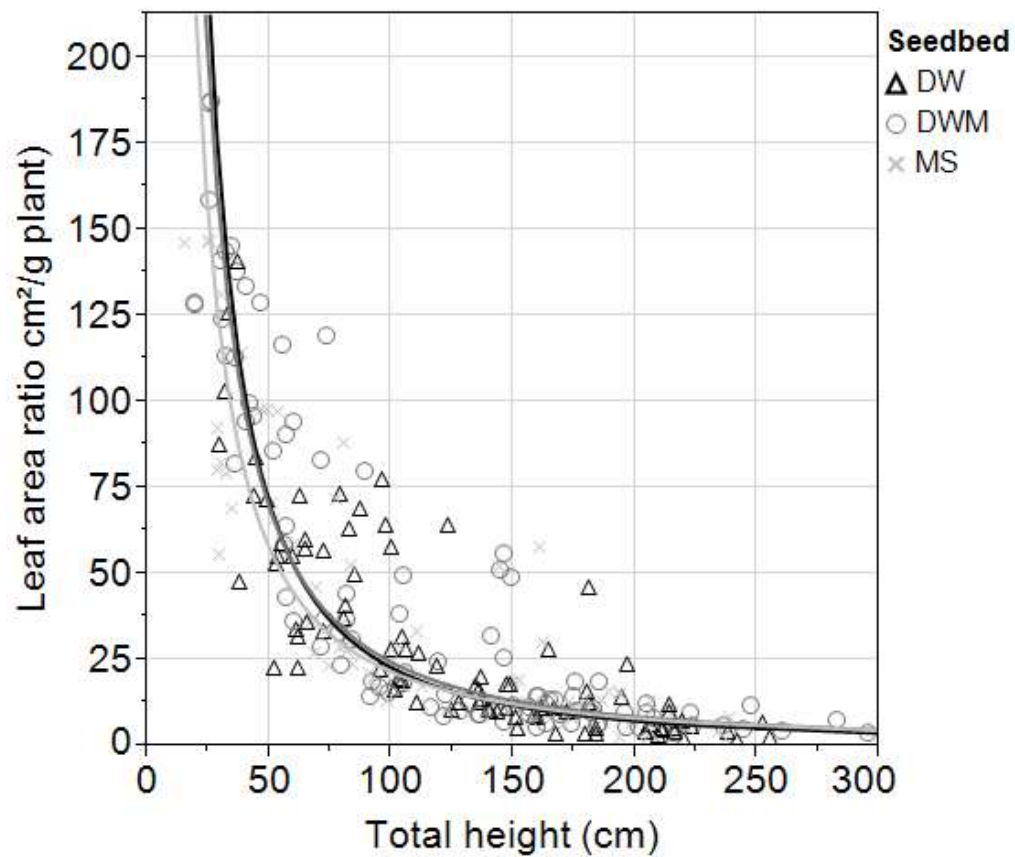


Figure 10: Effect of YB total height on leaf area ratio within seedbed types across all stands managed by selection cutting (SC; Old, 1994-1995; Young, 2004). Points represent observed values while lines represent corresponding fitted regressions based on a log-log transformation (DW, triangles and black line; MDW, circles and dark-grey line; MS, crosses and medium-grey line).



Table 1: Description of juvenile YB harvested in the summer 2010 from four stands in young and old selection cuts (SC) within the Réserve Papineau Labelle, Québec, Canada. Values for tree height (cm), canopy opening (CO; %) and age (years) are means  $\pm$  1 SE.

	<b>n</b>	<b>Tree height</b> (cm)	<b>CO</b> (%)	<b>Age</b> (years)
<b>Old (1994-95)</b>				
MS	42	136.32 ( $\pm$ 16.57) a	21.37 ( $\pm$ 2.16) a	12.83 ( $\pm$ 0.98) a
MDW	62	131.96 ( $\pm$ 15.64) a	21.53 ( $\pm$ 2.09) a	11.64 ( $\pm$ 0.92) a
DW	42	137.20 ( $\pm$ 16.44) a	21.11 ( $\pm$ 2.15) a	12.80 ( $\pm$ 0.97) a
<b>Young (2002)</b>				
MS	43	118.25 ( $\pm$ 12.04) a	25.74 ( $\pm$ 1.40) a	7.56 ( $\pm$ 0.66) b
MDW	35	101.37 ( $\pm$ 12.88) a	24.08 ( $\pm$ 1.51) a	9.34 ( $\pm$ 0.75) ab
DW	51	121.70 ( $\pm$ 12.30) a	23.30 ( $\pm$ 1.40) a	9.92 ( $\pm$ 0.63) a

*Notes:* Means followed by the same letter do not significantly differ at the 5% threshold (Tukey–Kramer HSD). Means have been evaluated by computing a mixed-model ANOVA. We performed the same model for old and young cuts.

Table 2: Summary of ANCOVA *P*-values for relationships between growth, allocation, leaf performance and morphological root parameters, with canopy opening (CO; %) and total height (Size; cm) as covariates. Seedbed (Sd) as a fixed factor and site as a random factor.

	CO	Size	Sd	CO x Sd	S x Sd	R <sup>2</sup>
<b><i>Growth</i></b>						
AHG	0.2513	<.0001	0.5739	0.5672	<b>0.0087</b>	0.64
RHG	<b>0.0027</b>	<.0001	0.3433	0.7535	0.1172	0.32
AG	<b>0.0005</b>	<.0001	0.6701	0.7616	<b>0.0233</b>	0.35
<b><i>Allocation</i></b>						
PT/NPT	<b>0.0562</b>	<.0001	0.0794	0.3466	0.3467	0.62
% Branch	0.8847	<.0001	0.0532	0.9948	<b>0.0065</b>	0.36
% Stem	0.3043	<.0001	0.1016	0.8677	0.8992	0.27
% Leaf	<b>0.0480</b>	<.0001	0.1367	0.3346	0.5186	0.62
% Root	0.8501	0.8108	0.1430	0.5895	0.3164	0.23
LAR	0.9816	<.0001	0.7235	0.6767	0.4144	0.82
Aerial LAR	0.4273	<.0001	<b>0.0039</b>	0.4246	0.6572	0.68
FRMR	0.2137	<.0001	<.0001	0.8443	0.1984	0.50
Root/Shoot	0.9135	0.6647	0.1299	0.6025	0.3340	0.23
NB Branch	0.8005	<.0001	0.8169	0.9468	<b>0.0219</b>	0.32
<b><i>Morphology</i></b>						
LMA	<b>0.0003</b>	<.0001	0.4004	0.4004	0.8101	0.38
SRL	0.8996	<b>0.0033</b>	0.2011	0.5565	0.1350	0.26

Abbreviations: averaged height growth (AHG); relative height growth (RHG); absolute apical growth of 2010 (AG; cm); percentage of total tree dry mass in photosynthetic tissues (%PT), non-photosynthetic tissue (%NPT), branch (%Branch), stem (%Stem), leaf (%leaf), root (%Root); leaf area ratio (LAR; cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup> plant); aerial leaf area ratio (Aerial LAR cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup> plant); fine root to whole plant mass ratio (FRMR); total root mass to aerial plant mass ratio (Root/Shoot); number of branches (NB Branch); leaf mass per area (LMA; g/m<sup>2</sup>); specific root length (SRL; m/g<sup>1</sup>). Significant effects ( $P \leq 0.05$ ) are shown in bold.

## 1.5 Discussion

### 1.5.1 *Spatio-temporal patterns of establishment in relation to seedbeds and microsites*

Greater relative proportions of YB occurrences were found on decaying wood (DW and MDW) compared to MS in both old and young SC (Fig. 2a). The results reported here contribute to the growing body of studies demonstrating that deadwood is a major structural element for both the establishment (McGee, 2001; Bolton and D'Amato, 2011; Kern *et al.*, 2012; Robert *et al.*, 2012) and subsequent survival of YB (Marx and Walters, 2006; Marx and Walters, 2008), at least in forests where we can assume an adequate level of seed availability. Moreover, under the assumption that deadwood generally constitutes only a small portion of the forest floor in eastern North America (McGee *et al.*, 1999; Jenkins *et al.*, 2004; Angers *et al.*, 2005; Weaver *et al.*, 2009), our results emphasize its importance for YB establishment. In reporting from study areas that were located near the present study, Angers *et al.* (2005) found that average total volume of coarse woody debris (CWD) that was present in SC stands was 100.9 m<sup>3</sup>/ha, while McGee *et al.* (1999) reported 69.1 m<sup>3</sup>/ha in stands located in New York state. Maine forests that were managed by gap harvesting (guidelines similar to those of SC) had a relative projected area for CWD (relative to ground surface area) of 2.52% (Fraver *et al.*, 2002), which is close to 5% estimates made in other studies (e.g., McGee and Birmingham, 1997; Beaudet, 2004; Lorenzetti *et al.*, 2008; Weaver *et al.*, 2009).

These assessments are likely representative of deadwood volume and projected area of ground occupied by this element in our stands. In contrast, total projected area of forest ground surface that was occupied by MS was more variable and directly depended on the magnitude of soil disturbance resulting from machinery operations and the creation of skid trails. Such harvesting disturbances can affect 15 to 25% of ground surface area (Malo and Messier, 2011). For example, Lorenzetti *et al.* (2008) measured a relative proportion of 35% for seedbeds with mineral

component (mineral, organic-mineral, disturbed organic) in experimental gaps where soil disturbances were low (selection cut without soil preparation). Although, we cannot argue that deadwood was less represented than MS in our stands, the deadwood component clearly made a larger contribution to YB natural regeneration processes in stands managed by SC than did other substrate types. The long-lasting lack of consideration for this structural element within managed stands, where favourable regeneration is frequently said to require MS, is likely to have a negative effect on both the regeneration of YB and our capacity to maintain it in our managed stands. Moreover, YB occurrences on MS were located almost exclusively on skid trail microsites (with few individuals on pit and mounds), whereas individuals on DW and MDW were randomly distributed throughout the stands, as this structural element (stumps, trunks, and woody debris) did not exhibit a particular systematic pattern (Fig. 2b). Spatial distribution and suitability of specific microhabitats have a demonstrably significant impact on YB spatial distribution, which in some cases can create patchy regeneration patterns (Schaeztl *et al.*, 1988; Kuuluvainen and Juntunen, 1998; Messaoud and Houle, 2006). When a rotation period is completed (every 20-30 years), the reutilization of old skid trails can strongly affect survival of the YB cohort that was established on MS following the previous harvest. Thus, studies that are designed specifically to assess spatial regeneration patterns of YB with respect to the spatial distribution of microsites within stands should be done to improve the actual techniques of harvest.

In addition to these findings, analysis of juvenile height distributions (Fig. 3) revealed that mean YB height was significantly lower on MDW compared to the two other seedbeds (at least in old cuts;  $p = 0.15$  in young cuts). Moreover, the presence of mosses on deadwood can act as a positive plant cover that facilitates YB seedling establishment. Additionally, individuals of smaller stature (between 15 and 30 cm) were very abundant on MDW, which leads us to hypothesize, that YB establishment on deadwood cannot be readily achieved without the positive presence of

bryophytes. Although we did not sample individuals with heights less than 15 cm, field observations of newly established YB were very rare on deadwood where moss cover was absent, whereas they were quite common in the presence of mosses. These results are corroborated by a study examining epiphyte succession on logs in western North America, which revealed that the presence of bryophytes favoured tree seedling establishment (Harmon, 1989b). Other studies that have looked at tree seedling establishment and survival on logs that are covered by moss have also shown that the presence of this layer can be beneficial, depending on its thickness, by improving moisture conditions of the humus-layer immediately beneath the moss (Nakamura, 1992; Hörnberg *et al.*, 1997; Takahashi *et al.*, 2000; Parent *et al.*, 2003; Iijima *et al.*, 2006), but also by favouring seed retention on this structural element and providing conditions required to form an organic soil layer underneath the bryophytes (Harmon, 1989a).

The distribution of YB juveniles in relation to their year of birth revealed that regeneration cohorts on different seedbed types did not follow the same temporal pattern of establishment. Pre-established YB individuals tended to be older, and proportionally more numerous on DW and MDW than on MS before harvesting (Fig. 4). YB has long been recognized as having a limited capacity for maintaining a bank of suppressed individuals in the understory, while its capacity to rapidly germinate, when seeds and suitable seedbeds are available, indicates its opportunistic regeneration capacity (Houle and Payette, 1991). Indeed, YB recruitment in natural forests is largely attributed to large-scale disturbance events (McClure *et al.*, 2000; Woods, 2000; Webster and Jensen, 2007; Gasser *et al.*, 2010), which strongly increase light availability near the forest floor, rather than ephemeral small gaps, which alter the light environment very little. The presence of numerous advanced individuals prior to the harvest is consistent with casual observations made in other studies (Stearns, 1951; White *et al.*, 1985; McClure *et al.*, 2000; Webster and Lorimer, 2005), but these were generally considered as exceptions and not the rule.

In evaluating the importance of coarse woody debris for YB regeneration natural disturbance-based silvicultural systems, Bolton and D'Amato (2011) showed that the capacity for establishment prior to gap formation can be stronger than previously suggested, and that this species can persist for at least a decade on deadwood. Our observations are in agreement with these findings. Moreover, we found that YB has the potential to establish almost continuously, if adequate seedbeds (especially deadwood) are available, and can persist for more than 20 years in the understory as seedlings or saplings.

Pronounced mineral soil exposure resulting from harvesting strengthens YB establishment and generally leads to a peak in its abundance during the first three years following treatment application. Under natural system conditions (unmanaged forests), YB establishment on MS remains possible, but it is sporadic and restricted to pit-and-mound microsites. Because this type of microsite depends on natural disturbance for its creation (i.e., uprooted trees), levels observed here on pit-and-mounds are not necessarily representative of the full range that can occur over a longer time period. Pits and mounds might have a greater importance with the occurrence of infrequent, large catastrophic events that create pronounced mineral soil exposure. YB establishment on DW and MDW did not exhibit distinguishable peaks and occurred continuously both prior to or following harvest (individuals as young as 2 to 3-years-old were recorded). YB seedling emergence has been shown as quite independent of the light environment (Houle, 1992), and we suspect that constant germination can be maintained on deadwood, even under a closed-canopy. Adequate light conditions are probably more important in assuring the subsequent survival of those individuals in years following the establishment phase. We also argue that the occurrence of YB advanced regeneration is not as anecdotal as previously reported. Because of this advanced regeneration, YB remains well-represented in the juvenile stage, even if no major canopy disturbance has occurred

over a very long period. Presumably, a good growth response may be expected when gaps are created that are big enough to support individual requirements.

Finally, our results regarding the species identity of deadwood suggests that, consistent with our initial hypothesis, not only the capacity of establishment, but also the age structure of individuals will be affected. Potential impacts of deadwood at the species-specific level and its implications for tree regeneration processes have been little studied. Marx and Walters (2006, 2008) were the first to specifically look at deadwood using a robust design; they found that the density of first-year seedlings (YB and eastern hemlock) and their subsequent survival was higher on eastern hemlock wood. In fact, tree seedlings older than three years were almost always restricted to eastern hemlock and YB wood and almost always absent from sugar maple deadwood (refer to Marx and Walters, 2006; and Marx and Walters, 2008 for details). Our results agree with these results, and because we recorded individuals of greater heights, we could discern if trends revealed in the early establishment phase were valuable in subsequent life-stages. Overall, we found a greater proportion of YB juveniles on deadwood of conifer species and of YB (see Fig. 5B). Similarly, Bolton *et al.* (2011) showed a greater representativeness of YB saplings and seedlings on large pieces of coniferous coarse woody debris compared to wood of other deciduous tree species. We did not evaluate the fraction of the forest floor that was occupied by each deadwood species, but we assumed that, based on the proportion of total basal area by species, the proportion of decaying sugar maple wood was the greatest (Fig. 5a). In contrast, all coniferous species only collectively accounted for 15% of total canopy tree basal area, but nearly half of all recorded YB individuals were found on conifer deadwood.

Exact mechanisms that could be implicated in explaining why higher survival has been previously found on deadwood of coniferous species (and also on YB in this study) have remained hypothetical. Nonetheless, as wood of deciduous species is reputed to decay more rapidly than that of coniferous species (Harmon *et al.*, 1986;

Tyrrell and Crow, 1994; Campbell and Gower, 2000), it is possible that slower decay rates played a beneficial role in the survival of YB juveniles by allowing individuals to develop a larger root system anchored within the underlying MS before the wood substrate collapsed. Also, YB wood exhibits a low decay rate compared to other hardwoods such as sugar maple (Marx, 2005). The bark of the former is highly resistant to disintegration and remains on the bole for a long time, even in advanced-decay stages when the bark of maple is lost (Arthur *et al.*, 1993; Marx, 2005). In our study, the few YB individuals that were found on sugar maple deadwood were strictly present on wood fragments of large dimensions. In this case, the residence time of wood pieces would have been long enough to favour YB survivorship. Moreover, the age distribution of YB individuals on coniferous versus YB deadwood (see Fig. 6 for details) seems to indicate that distribution showed a similar pattern without evidence that survival would have gained an advantage on one particular deadwood type (coniferous, YB, deciduous). For both of these deadwood types, some individuals were more than 20-year-old, a result that has not been previously mentioned in any study for sampled YB of this height. We could not find a clear, strong association of YB abundance with a particular deadwood species or with a different age distribution, as found by Marx and Walters (2006). It is possible that our stands had higher specific diversity of deadwood, which allows a higher probability for YB establishment. Finally, other intrinsic characteristics of deadwood may have contributed to increased seedling abundance and survival on conifer and birch deadwood. Greater nutrient availability (Marx and Walters, 2006), higher mycorrhizal inoculation (Tedersoo *et al.*, 2008), and fungal decay type (Marx, 2005) are all plausible factors which could have promoted the greater presence of YB on YB and conifer deadwood.

Reduction in coarse woody debris volume and size in SC has already been reported in different studies (e.g., Angers *et al.*, 2005), so potential long-term impacts on YB regeneration may be enhanced, even more so if no efforts are made to



increase and stabilize the retention of various sizes and species of this structural element in managed stands. Moreover, the depletion of coniferous tree species that has been reported in many managed stands across northeastern North America (Cornett *et al.*, 1998; Ziegler, 2000; Burton *et al.*, 2009; Dupuis *et al.*, 2011) is likely to affect deadwood recruitment of those species. This could have contributed to the decline of YB in the past. For the future, it might also worsen it by disrupting and lowering the chance that YB seeds establish successfully and uniformly, with the ability to persist until the next canopy opening.

#### *1.5.2 Growth, biomass partitioning, and morphological variation of YB in relation to seedbed type*

Overall, our results showed that measured traits were greatly influenced by tree size and light, whereas seedbed had relatively few strong direct effects. The effect of tree height, in fact, was disproportionate in explaining the variability found in the entire set of measured traits, except for some traits that were related to root partitioning (% root and root/shoot ratio) where no variables were found to have a significant effect (Table 2). As has been highlighted in many studies, the effect of developmental stage (or size of the plant) on most allocational ratios, together with morphological traits and growth, can be very strong (Messier and Nikinmaa, 2000; Delgrange *et al.*, 2004; Lusk, 2004; Kneeshaw *et al.*, 2006; Niinemets, 2006; Coll *et al.*, 2008; Valladares and Niinemets, 2008; Boyden *et al.*, 2009). A significant effect of light was noted only for traits that were related to leaf (allocation and morphology) and growth (no interactive effect of light with seedbed). Seedbed induced a direct, significant effect on FRMR and Aerial LAR (Table 2; Figs. 8a, 8b), but the significant effect on the latter parameter was lost when we considered entire tree biomass (including the root component) to calculate whole-tree LAR. Further, an interactive effect of seedbed with size of the individuals was revealed for growth parameters (AHG and AG) and for parameters related to biomass partitioning (percentage and number of branches). The interactive effect of seedbed with size for

AHG showed that individuals on DW and MDW seem to slow their growth rate at around 100 cm (Table 2, Figure 7b) suggesting that an ontogenetic effect is influencing growth patterns. The greater root/shoot ratio initially expected on deadwood also was not confirmed by our results. Thus, the seedbed apparently causes subtle but seemingly effective differences, which can be adaptive for individuals growing on DW and MDW compared to mineral soil.

The observed decreasing values for many of the estimated traits with an increasing size (i.e., TP/TNP, LAR, FRMR, percentage of leaves) is presumably related to the mechanical and physical constraints that accompany increased height, where non-photosynthetic structures become a bigger component of the biomass (Messier and Nikinmaa, 2000; Delagrange *et al.*, 2004). Different studies have shown that plasticity is generally more fully expressed in small individuals and that shade-tolerance of different tree species tends to decrease and converge among species as their size increase (Delagrange *et al.*, 2004; Kneeshaw *et al.*, 2006; Valladares and Niinemets, 2008; Kunstler *et al.*, 2009). Accordingly, greater height effects on the capacity of trees to survive under low light conditions were caused in part by an increased non-photosynthetic:photosynthetic tissue ratio (Messier *et al.*, 1999; Claveau *et al.*, 2002), which affected carbon gain when light conditions are too limited. For example, Kneeshaw *et al.* (2006) showed that larger trees experienced greater risk of mortality in low light environments compared to smaller individuals, which was caused by the emergence of several ontogenetic constraints that negatively affected the larger individuals. The advantage of being small may also be related to the fact that higher LAR and FRMR (responsible for resource capture) are observed for juveniles smaller than 100 cm in height (Claveau *et al.*, 2002; Delagrange, 2004; Cheng *et al.*, 2005). Our estimates of LAR (Fig. 10) were of the same order of magnitude as those reported elsewhere and, accordingly, values decreased until a height of about 150 cm was attained (consistent with Messier and Nikinmaa, 2000; Delagrange *et al.*, 2004). By maximizing light capture per unit mass

of leaf invested, LAR should also favour carbon capture, which in turn can influence overall efficiency and performance in shade. This light-seeking strategy has been demonstrated for many intolerant and mid-tolerant species that are growing under low light conditions and which has allowed a high level of carbon gain (Walters and Reich, 1999; Portsmouth and Niinemets, 2007; Valladares and Niinemets, 2008). Generally, this strategy cannot be sustained for the long-term in a deeply shaded understory (long-term carbon balance).

Given the previous explanations, it can be argued that the lower growth rates observed on DW and MDW after a height of about 100 cm had been attained gives these individuals an enhanced capacity for survival in shade, thereby increasing their capacity to survive as advance regeneration in light-limited environments. In fact, individuals on deadwood can decrease their growth and, hence, have the capacity to maintain a smaller size for extended periods. Many shade-tolerant species under low irradiance conditions invest a greater proportion of fixed carbon in their stems, and roots, with a correspondingly slower growth rate than that observed in shade-intolerant species (Reich *et al.*, 1998; Messier *et al.*, 1999; Walters and Reich, 1999; Sanchez-Gomez *et al.*, 2006b; Portsmouth and Niinemets, 2007). By doing this, costs associated with maintenance of respiratory structures can potentially be minimized and a greater carbon pool can be allocated to storage tissues (Beaudet and Messier, 1998; Messier and Nikinmaa, 2000; Sanchez-Gomez *et al.*, 2006b). Presumably, this capacity is not as limited for mid-tolerant species, at least under some particular conditions such as on deadwood. Moreover, the fact that a smaller size can be sustained for a longer time enables the capacity for maintaining higher values for many important traits (i.e., LAR, FRMR) in a manner that overall efficiency in capturing resources can be more greatly sustained. Frequent field observations lead us to suspect that gradual burial of the stem under mosses covering deadwood could induce the formation of adventitious roots (increasing the proportion of fine roots), while also affecting age estimates of the individuals (Parent *et al.*, 2006; Woods,

2008). Branching pattern also played a possible role in increasing light interception of the individuals growing on deadwood. The higher number of branches found on YB growing in deadwood did not necessarily increase biomass that was allocated to this compartment (Fig. 9a and 9b), indicating that short shoots probably represented a higher proportion of branches on deadwood. This multi-layered crown type is believed to minimize energy investment in woody structures and to favour height growth of the individuals in competitive environments (Goulet *et al.*, 2000). Short shoots may also increase light capture at a lower cost, which would help saplings to better survive in the understory, but this will need more information to be confirmed.

Finally, it is important to mention that the high water-holding capacity of deadwood may increase the capacity of the individuals to tolerate shade. Drought has been shown to reduce the plasticity of light response but also to reduce survival in deep shade for some woody species (Sanchez-Gomez *et al.*, 2006b; Sanchez-Gomez *et al.*, 2006c; Valladares *et al.*, 2007). In fact, different trade-offs that are needed to cope with many co-occurring environmental limitations (i.e., drought and shade) seems to curtail the capacity to perform well when contrasting conditions co-occur (Sack, 2004; Niinemets and Valladares, 2006). Individuals growing on deadwood may have an increased facility for shade tolerance because of fewer conflicting requirements in dealing with drought and shade, but this argument remain hypothetical and will need more studies to be confirmed.

Contrary to our expectation, our results did not show any significant effect of seedbed type on growth patterns of YB. Microsites in which individuals have become established have been shown to strongly influence growth in some instances (Gray and Spies, 1996; Bellingham and Richardson, 2006). For example, tip-up mounds have been shown to produce conditions that favour rapid growth rate of YB (Carlton and Bazzaz, 1998). Individuals in previous studies were very young seedlings (< 3 years) and models rarely took into account the potential effects of size differences when estimating growth rates on each seedbed type. Because deadwood

is reputed to have a lower nutrient content (except in late stages of decay), we assumed that there would be overall slower growth on this seedbed type compared to MS. However, no significant effect of seedbed type was revealed for any of the leaf nutrients that have been analysed (N, P, K, Ca, Mg, Mn; results not shown). Therefore, differences in average growth do not seem to be related to differences in nutrient availability of the seedbed. It is difficult to attribute slower growth rates observed on deadwood above 100 cm to any precise mechanism but is probably the result of multiple factors (environmental conditions, morphological and physiological adjustments under physical or mechanical pressures). From a whole-plant perspective, the higher level of carbon allocated to fine roots on DW/MDW (Fig 8a) and the branch component on MDW (Fig. 9a) restricts the carbon pool that can be used in apical growth, which is not the case on mineral soil. Also, MS frequently creates conditions that are conducive to high rates of establishment; thus, density of stems can be locally very high on this substrate, as has been reported in other studies and possibly leading to density-dependant mortality (i.e. thinning). High density of stems on MS has been shown to influence the growth of individuals by increasing their height–diameter ratios, a morphological response that was likely caused by intense competition from surrounding vegetation (Bouffard *et al.* 2007; Lorenzetti *et al.*, 2008). Lorenzetti *et al.* (2008) showed that this morphological response negatively affected stem vigour, an effect which decreased in severity as neighbouring competitors decreased in density. In our study, a similar growth pattern on MS may be in part an explanation for the interactive effect of size and seedbed.

## 1.6 Conclusion

The results of our study underscore the important role that deadwood plays in providing an adequate seedbed for establishment and survival of yellow birch in stands that are managed by SC. Deadwood of yellow birch and conifers seems to be particularly adequate for YB's survival, as has been shown in previous studies for the

seedling stage and partly for the sapling stage (respectively, Marx and Walters, 2008; Bolton and D'Amato, 2011). Our study also highlighted establishment limitations for the cohort of individuals that were found on mineral soil and which are mainly restricted to skid trails. Thus, the spatial distribution of YB can be restricted within stands. Seedbed had a relatively limited, but direct and significant effect in explaining some trait variation compared to strong ontogenetic effects. However, the lower growth rate that was reported for individuals that had attained a height of about 100 cm on deadwood dramatically influenced traits linked with ontogenic effects. This slowed growth, coupled with higher values of FRMR, allowed individuals to have an increased capacity for survival in the shaded understory. We suggest that these intra-specific responses favour the capacity for creating and maintaining a bank of suppressed individuals as advanced regeneration. The natural regeneration processes of this species have to be reconsidered under these conditions and SC practices should be implemented in maintaining an adequate level of deadwood that originates from YB and conifers.

## 1.7 References

- Angers, V.A., C. Messier, M. Beaudet and A. Leduc. 2005. Comparing composition and structure in old-growth and harvested (selection and diameter-limit cuts) northern hardwood stands in Quebec. *Forest Ecology and Management* 217(2-3): 275-293.
- Arthur, M.A., L.M. Tritton and T.J. Fahey. 1993. Dead bole mass and nutrients remaining 23 years after clear-felling of a northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* 23(7): 1298-1305.
- Baier, R., R. Ettl, C. Hahn and A. Göttlein. 2006. Early development and nutrition of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings on different seedbeds in the Bavarian limestone Alps - A bioassay. *Annals of Forest Science* 63(4): 339-348.
- Baltzer, J.L., and S.C. Thomas. 2007. Physiological and morphological correlates of whole-plant light compensation point in temperate deciduous tree seedlings. *Oecologia* 153(2): 209-223.
- Beaudet, M. 2004. Modélisation des effets du jardinage de différentes intensités dans les érablières en Estrie. Université du Québec à Montréal. Groupe de recherche en écologie forestière interuniversitaire (GREFi). Rapport final CRSNG présenté à Domtar: 108 p.
- Beaudet, M., and C. Messier. 1998. Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Canadian Journal of Forest Research* 28(7): 1007-1015.
- Beckage, B., and J.S. Clark. 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84(7): 1849-1861.
- Bédard, S., and Z. Majcen. 2003. Growth following single-tree selection cutting in Québec northern hardwoods. *Forestry Chronicle* 79(5): 898-905.
- Bellingham, P.J., and S.J. Richardson. 2006. Tree seedling growth and survival over 6 years across different microsites in a temperate rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 36(4): 910-918.

- Bloor, J.M.G., and P.J. Grubb. 2004. Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes. *Functional Ecology* 18(3): 337-348.
- Bolton, N.W., and A.W. D'Amato. 2011. Regeneration responses to gap size and coarse woody debris within natural disturbance-based silvicultural systems in northeastern Minnesota, USA. *Forest Ecology and Management* 262(7): 1215-1222.
- Bouffard, D., P. Nolet, S. Delagrangue, F. Lorenzetti, and S. Yamasaki. 2007. Vegetation control treatments to favor naturally regenerated *Betula alleghaniensis* saplings following seed-tree cut: Sapling monitoring two years after treatment. *Restoration Ecology* 15(4): 679-687.
- Boyden, S.B., P.B Reich, K.J Puettmann, and T.R Baker. 2009. Effects of density and ontogeny on size and growth ranks of three competing tree species. *Journal of Ecology* 97(2): 277-288.
- Burton, J.I., E.K. Zenner, L.E. Frelich, and M.W. Cornett. 2009. Patterns of plant community structure within and among primary and second-growth northern hardwood forest stands. *Forest Ecology and Management* 258(11): 2556-2568.
- Campbell, J.L., and S.T. Gower. 2000. Detritus production and soil N transformations in old-growth eastern hemlock and sugar maple stands. *Ecosystems* 3(2): 185-192.
- Canham, C.D., A.R. Berkowitz, V.R. Kelly, G.M. Lovett, S.V. Ollinger, and J. Schnurr. 1996. Biomass allocation and multiple resource limitation in tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 26(9): 1521-1530.
- Carlton, G.C., and F. A. Bazzaz. 1998. Regeneration of three sympatric birch species on experimental hurricane blowdown microsites. *Ecological Monographs* 68(1): 99-120.
- Caspersen, J.P., and M. Sapruff. 2005. Seedling recruitment in a northern temperate forest: The relative importance of supply and establishment limitation. *Canadian Journal of Forest Research* 35(4): 978-989.



- Cheng, S., P. Widden, and C. Messier. 2005. Light and tree size influence belowground development in yellow birch and sugar maple. *Plant and Soil* 270(1): 321-330.
- Christie, D.A., and J.J. Armesto. 2003. Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloe Island, Chile. *Journal of Ecology* 91(5): 776-784.
- Clark, J.S., E. Macklin, and L. Wood. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in Southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68(2): 213-235.
- Claveau, Y., C. Messier, P.G. Comeau, and K.D. Coates. 2002. Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height. *Canadian Journal of Forest Research* 32(3): 458-468.
- Claveau, Y., C. Messier, and P.G. Comeau. 2005. Interacting influence of light and size on aboveground biomass distribution in sub-boreal conifer saplings with contrasting shade tolerance. *Tree Physiology* 25(3): 373-384.
- Coll, L., C. Potvin, C. Messier, and S. Delagrange. 2008. Root architecture and allocation patterns of eight native tropical species with different successional status used in open-grown mixed plantations in Panama. *Trees - Structure and Function* 22(4): 585-596.
- Coomes, D.A., R.B. Allen, W.A. Bentley, L.E. Burrows, C.D. Canham, L. Fagan, D.M. Forsyth, A. Gaxiola-Alcantar, R.L. Parfitt, W.A. Ruscoe, D.A. Wardle, D.J. Wilson, and E.F. Wright. 2005. The hare, the tortoise and the crocodile: the ecology of angiosperm dominance, conifer persistence and fern filtering. *Journal of Ecology* 93(5): 918-935.
- Cornett, M.W., K.J. Puettmann, and P.B. Reich. 1998. Canopy type, forest floor, predation, and competition influence conifer seedling emergence and early survival in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research* 28(2): 196-205.

- Cornett, M.W., P.B. Reich, K.J. Puettmann, and L.E. Frelich. 2000. Seedbed and moisture availability determine safe sites for early *Thuja occidentalis* (*Cupressaceae*) regeneration. *American Journal of Botany* 87(12): 1807-1814.
- Cornett, M.W., K.J. Puettmann, L.E. Frelich, and P.B. Reich. 2001. Comparing the importance of seedbed and canopy type in the restoration of upland *Thuja occidentalis* forests of northeastern Minnesota. *Restoration Ecology* 9(4): 386-396.
- Delagrange, S., C. Messier, M.J. Lechowicz, and P. Dizengremel. 2004. Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree Physiology* 24(7): 775-784.
- Dupuis, S., D. Arseneault, and L. Sirois. 2011. Change from pre-settlement to present-day forest composition reconstructed from early land survey records in eastern Québec, Canada. *Journal of Vegetation Science* 22(3): 564-575.
- Erdmann, G.G. 1990. *Betula alleghaniensis* Britton Yellow birch.. pp. 133-147. In *Silvics of North America. Volume 2. Hardwoods*. R.M. Burns and B.H. Honkala (technical coordinators). USDA Forest Service. Agriculture Handbook 654. Washington, DC.
- Forget, E., P. Nolet, F. Doyon, S. Delagrange, and Y. Jardon. 2007. Ten-year response of northern hardwood stands to commercial selection cutting in southern Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management* 242(2-3): 764-775.
- Fraver, S., R.G. Wagner, and M. Day. 2002. Dynamics of coarse woody debris following gap harvesting in the Acadian forest of central Maine, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research* 32(12): 2094-2105.
- Gasser, D., C. Messier, M. Beaudet, and M.J. Lechowicz. 2010. Effect of gap size, liming and competition control on the density growth and survival of sugar maple and yellow birch regeneration following selection cutting. *Forest Ecology & Management* 259: 2006-2014.

- Gastaldello, P., J.C. Ruel, and D. Paré. 2007. Micro-variations in yellow birch (*Betula alleghaniensis*) growth conditions after patch scarification. *Forest Ecology and Management* 238(1-3): 244-248.
- Gleeson, S.K., and D. Tilman. 1992. Plant allocation and the multiple limitation hypothesis. *American Naturalist* 139(6): 1322-1343.
- Goulet, J., C. Messier, and E. Nikinmaa. 2000. Effect of branch position and light availability on shoot growth of understory sugar maple and yellow birch saplings. *Canadian Journal of Botany* 78(8): 1077-1085.
- Gray, A.N., and T.A. Spies. 1996. Gap size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. *Journal of Ecology* 84(5): 635-645.
- Gray, A.N., and T.A. Spies. 1997. Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps. *Ecology* 78(8): 2458-2473.
- Gronewold, C.A., A.W. D'Amato, and B.J. Palik. 2010. The influence of cutting cycle and stocking level on the structure and composition of managed old-growth northern hardwoods. *Forest Ecology and Management* 259(6): 1151-1160.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52(1): 107-145.
- Harmon, M.E., J.F. Franklin, F.J. Swanson, Sollins, S.V., Gregory, J.D. Lattin, N.H., Anderson, S.P., Cline, N.G., Aumen, J.R., Sedell, G.W., Lienkaemper, K., Cromack Jr. K., W. Cummins, A. MacFadyen, and E.D. Ford. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15: 133-302.
- Harmon, M.E. 1989a. Retention of needles and seeds on logs in *Picea sitchensis*-*Tsuga heterophylla* forests of coastal Oregon and Washington. *Canadian Journal of Botany* 67(6): 1833-1837.
- Harmon, M.E. 1989b. Effects of bark fragmentation on plant succession on conifer logs in the *Picea-Tsuga* forests of Olympic National Park, Washington. *American Midland Naturalist* 121(1): 112-124.

- Harmon, M.E., and J.F. Franklin. 1989. Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology* 70(1): 48-59.
- Harper, J.L., J.N. Clatworthy, I.H. McNaughton, and G.R. Sagar. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution* 15(2): 209-227.
- Hörnberg, G., M. Ohlson, and O. Zackrisson. 1997. Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. *Canadian Journal of Forest Research* 27(7): 1015-1023.
- Houle, G., and S. Payette. 1991. Seed dynamics of *Abies balsamea* and *Acer saccharum* in a deciduous forest of northeastern North America. *American Journal of Botany* 78(7): 895-905.
- Houle, G. 1992. The reproductive ecology of *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in the Tantare Ecological Reserve, Quebec. *Journal of ecology* 80, no 4): 611-623.
- Houle, G. 1998. Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: spatial inconsistency in time. *Ecology* 79(3): 807-818.
- Iijima, H., M. Shibuya, H. Saito, and K. Takahashi. 2006. The water relations of seedlings of *Picea jezoensis* on fallen logs. *Canadian Journal of Forest Research* 36(3): 664-670.
- Iijima, H., and M. Shibuya. 2010. Evaluation of suitable conditions for natural regeneration of *Picea jezoensis* on fallen logs. *Journal of Forest Research* 15(1): 46-54.
- Imaji, A., and K. Seiwa. 2010. Carbon allocation to defense, storage, and growth in seedlings of two temperate broad-leaved tree species. *Oecologia* 162(2): 273-281.
- Jenkins, M.A., C.R. Webster, G.R. Parker, and M.A. Spetich. 2004. Coarse woody debris in managed central hardwood forests of Indiana, USA. *Forest Science* 50(6): 781-792.

- Kern, C.C., P.B. Reich, R.A. Montgomery, and T.F. Strong. 2012. Do deer and shrubs override canopy gap size effects on growth and survival of yellow birch, northern red oak, eastern white pine, and eastern hemlock seedlings? *Forest Ecology and Management* 267: 134-143.
- Kneeshaw, D.D., R.K. Kobe, K.D. Coates, and C. Messier. 2006. Sapling size influences shade tolerance ranking among southern boreal tree species. *Journal of Ecology* 94(2): 471-480.
- Kunstler, G., D.A. Coomes, and C.D. Canham. 2009. Size-dependence of growth and mortality influence the shade tolerance of trees in a lowland temperate rain forest. *Journal of Ecology* 97(4): 685-695.
- Kuuluvainen, T., and P. Juntunen. 1998. Seedling establishment in relation to microhabitat variation in a windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* forest. *Journal of Vegetation Science* 9(4): 551-562.
- Leck, M.A., R.L. Simpson, and V.T. Parker. 2008. Why seedlings? pp. 3-12. In *Seedling Ecology and Evolution*. M.A. Leck, R. L. Simpson and V. T. Parker (Eds.). Cambridge University Press. Cambridge. UK.
- Lemmon, P.E. 1956. «A spherical densimeter for estimating forest overstory density». *Forest Science* 2(1): 314-320.
- Lorenzetti, F., S. Delagrange, D. Bouffard, and P. Nolet. 2008. Establishment, survivorship, and growth of yellow birch seedlings after site preparation treatments in large gaps. *Forest Ecology and Management* 254(2): 350-361.
- Lusk, C.H. 1995. Seed size, establishment sites and species coexistence in a Chilean rain forest. *Journal of Vegetation Science* 6(2): 249-256.
- Lusk, C.H. 2004. Leaf area and growth of juvenile temperate evergreens in low light: species of contrasting shade tolerance change rank during ontogeny. *Functional Ecology* 18(6): 820-828.
- Lusk, C.H. 2007. Seedling size influences relationships of shade tolerance with carbohydrate-storage patterns in a temperate rainforest. *Functional Ecology* 21(1): 78-86.

- Malo, C., and C. Messier. 2011. Impact of primary and secondary machinery tracks on fine root growth of sugar maple after selection cutting. *Canadian Journal of Forest Research* 41(4): 892-897.
- Marx, L.M. 2005. Substrate limitations of *Tsuga canadensis* and *Betula alleghaniensis* seedling establishment. Ph.D. thesis. Michigan State University. East Lansing. MI. 114 p.
- Marx, L.M., and M.B. Walters. 2006. Effects of nitrogen supply and wood species on *Tsuga canadensis* and *Betula alleghaniensis* seedling growth on decaying wood. *Canadian Journal of Forest Research* 36(11): 2873-2884.
- Marx, L., and M.B. Walters. 2008. Survival of tree seedlings on different species of decaying wood maintains tree distribution in Michigan hemlock-hardwood forests. *Journal of Ecology* 96(3): 505-513.
- McClure, J.W., T.D. Lee, and W.B. Leak. 2000. Gap capture in northern hardwoods: patterns of establishment and height growth in four species. *Forest Ecology and Management* 127(1-3): 181-189.
- McGee, G.G., and J.P. Birmingham. 1997. Decaying logs as germination sites in northern hardwood forests. *Northern Journal of Applied Forestry* 14(4): 178-182.
- McGee, G.G., D.J. Leopold, and R.D. Nyland. 1999. Structural characteristics of old-growth, maturing, and partially cut northern hardwood forests. *Ecological Applications* 9(4): 1316-1329.
- McGee, G.G. 2001. Stand-level effects on the role of decaying logs as vascular plant habitat in Adirondack northern hardwood forests. *Journal of the Torrey Botanical Society* 128(4): 370-380.
- Messaoud, Y., and G. Houle. 2006. Spatial patterns of tree seedling establishment and their relationship to environmental variables in a cold-temperate deciduous forest of eastern North America. *Plant Ecology* 185(2): 319-331.
- Messier, C., R. Doucet, J.-C. Ruel, Y. Claveau, C. Kelly, and M.J. Lechowicz. 1999. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29(6): 812-823.

- Messier, C., and E. Nikinmaa. 2000. Effects of light availability and sapling size on the growth, biomass allocation, and crown morphology of understory sugar maple, yellow birch, and beech. *Écoscience* 7(3): 345-356.
- Mori, A., and E. Mizumachi. 2005. Season and substrate effects on the first-year establishment of current-year seedlings of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management* 210(1-3): 461-467.
- Nakamura, T. 1992. Effect of bryophytes on survival of conifer seedlings in subalpine forests of central Japan. *Ecological Research* 7(2): 155-162.
- Narukawa, Y., and S. Yamamoto. 2003. Development of conifer seedlings roots on soil and fallen logs in boreal and subalpine coniferous forests of Japan. *Forest Ecology and Management* 175(1-3): 131-139.
- Niinemets, Ü., and F. Valladares. 2004. Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: Optimality and constraints. *Plant Biology* 6(3): 254-268.
- Niinemets, Ü. 2005. Light capture efficiency decreases with increasing tree age and size in the southern hemisphere gymnosperm *Agathis australis*. *Trees* 19(2): 177-190.
- Niinemets, Ü. 2006. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: Ontogenetic changes revisited. *Journal of Ecology* 94(2): 464-470.
- Niinemets, Ü., and F. Valladares. 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs* 76(4): 521-547.
- Niinemets, Ü. 2010. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management* 260(10): 1623-1639.

- O'Hanlon-Manners, D.L., and P.M. Kotanen. 2004. Logs as refuges from fungal pathogens for seeds of eastern hemlock (*Tsuga canadensis*). *Ecology* 85(1): 284-289.
- Paquette, A., A. Bouchard, and A. Cogliastro. 2007. Morphological plasticity in seedlings of three deciduous species under shelterwood under-planting management does not correspond to shade tolerance ranks. *Forest Ecology and Management* 241(1-3): 278-287.
- Parent, S., M.J. Simard, H. Morin, and C. Messier. 2003. Establishment and dynamics of the balsam fir seedling bank in old forests of northeastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 33(4): 597-603.
- Parent, S., H. Morin, C. Messier, and M.J. Simard. 2006. Growth, biomass allocation, and adventitious roots of balsam fir seedlings growing in closed-canopy stands. *Écoscience* 13(1): 89-94.
- Parker, V.T., L.R. Simpson, and M.A. Leck. 2008. The seedling in an ecological and evolutionary context. pp. 373-389. In *Seedling Ecology and Evolution*. V. T. Parker, L.R. Simpson and M.A. Leck(Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Perala, D.A., and A.A. Alm. 1990. Reproductive ecology of birch: A review. *Forest Ecology and Management* 32(1): 1-38.
- Portsmouth, A., and Ü Niinemets. 2007. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Functional Ecology* 21(1): 61-77.
- Quinn, G.P., and M.J. Keogh. 2002. Analyses of covariance. pp. 339-358. In *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ran, F., C. Wu, G. Peng, H. Korpelainen, and C. Li. 2010. Physiological differences in *Rhododendron calophytum* seedlings regenerated in mineral soil or on fallen dead wood of different decaying stages. *Plant and Soil* 337(1): 205-215.



- Reich, P.B., M.G. Tjoelker, M.B. Walters, D.W. Vanderklein, and C. Buschena. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* 12(3): 327-338.
- Reich, P.B., I.J. Wright, J. Cavender-Bares, J.M. Craine, J. Oleksyn, M. Westoby, and M.B. Walters. 2003. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164(S3): 143-164.
- Robert, E., S. Brais, B. D. Harvey, and D. Greene. 2012. «Seedling establishment and survival on decaying logs in boreal mixedwood stands following a mast year». *Canadian Journal of Forest Research* 42(8): 1446-1455.
- Robitaille, A., and Saucier, J.-P. 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*. Les publications du Québec, Ste-Foy, Québec.
- Rooney, T.P., and D.M. Waller. 1998. Local and regional variation in hemlock seedling establishment in forests of the upper Great Lakes region. USA. *Forest Ecology and Management* 111(2-3): 211-224.
- Russell, F.L., D.B. Zippin, and N.L. Fowler. 2001. Effects of white-tailed Deer (*Odocoileus virginianus*) on plants, plant populations and communities: A review. *American Midland Naturalist* 146(1): 1-26.
- Sack, L. 2004. Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: Do trade-offs limit potential niche differentiation?. *Oikos* 107(1): 110-127.
- Sanchez-Gomez, D., F. Valladares, and M.A. Zavala. 2006a. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: Trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist* 170(4): 795-806.
- Sanchez-Gomez, D., F. Valladares, and M.A. Zavala. 2006b. Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species. *Tree Physiology* 26(11): 1425-1433.

- Sanchez-Gomez, D., M.A. Zavala, and F. Valladares. 2006c. Seedling survival responses to irradiance are differentially influenced by low-water availability in four tree species of the Iberian cool temperate-Mediterranean ecotone. *Acta Oecologica* 30(3): 322-332.
- Sanchez, E., R. Gallery, and J.W. Dalling. 2009. Importance of nurse logs as a substrate for the regeneration of pioneer tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 25(4): 429-437.
- Schaetzl, R.J., S.F. Burns, D.L. Johnson, and T.W. Small. 1988. Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. *Plant Ecology* 79(3): 165-176.
- Shields, J.M., C.R. Webster, and L.M. Nagel. 2007. Factors influencing tree species diversity and *Betula alleghaniensis* establishment in silvicultural openings. *Forestry* 80(3): 293-307.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* 19(11): 605-611.
- Simard, M.J., Y. Bergeron, and L. Sirois. 2003. Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 33(4): 672-681.
- Sokal, R.R., and F.J. Rohlf. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York: W.H. Freeman & Co., 88 p.
- Stearns, F. 1951. The composition of the sugar maple-hemlock-yellow birch association in Northern Wisconsin. *Ecology* 32(2): 245-265.
- Takahashi, M., Y. Sakai, R. Ootomo, and M. Shiozaki. 2000. Establishment of tree seedlings and water-soluble nutrients in coarse woody debris in an old-growth *Picea-Abies* forest in Hokkaido, northern Japan. *Canadian Journal of Forest Research* 30(7): 1148-1155.
- Tedersoo, L., T. Suvi, T. Jairus, and U. Kõljalg. 2008. Forest microsite effects on community composition of ectomycorrhizal fungi on seedlings of *Picea abies* and *Betula pendula*. *Environmental Microbiology* 10(5): 1189-1201.

- Tyrrell, L.E., and T.R. Crow. 1994. Structural characteristics of old-growth hemlock-hardwood forests in relation to age. *Ecology* 75(2): 370-386.
- Valladares, F., E. Gianoli, and J.M. Gómez. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* 176(4): 749-763.
- Valladares, F., and Ü. Niinemets. 2008. Shade tolerance. a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39(1): 237-257.
- Walters, M.B., and P.B. Reich. 1999. Research review: Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: Do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist* 143(1): 143-154.
- Weaver, J.K., L.S. Kenefic, R.S. Seymour, and J.C. Brissette. 2009. Decaying wood and tree regeneration in the Acadian Forest of Maine, USA. *Forest Ecology and Management* 257(7): 1623-1628.
- Webster, C.R., and C.G. Lorimer. 2005. Minimum opening sizes for canopy recruitment of midtolerant tree species: A retrospective approach. *Ecological Applications* 15(4): 1245-1262.
- Webster, C.R., and N.R. Jensen. 2007. A shift in the gap dynamics of *Betula alleghaniensis* in response to single-tree selection. *Canadian Journal of Forest Research* 37(3): 682-689.
- White, P.S., M.D. Mackenzie, and R.T. Busing. 1985. Natural disturbance and gap phase dynamics in southern Appalachian spruce-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research* 15(1): 233-240.
- Woods, K.D. 2000. Dynamics in late-successional hemlock-hardwood forests over three decades. *Ecology* 81(1): 110-126.
- Woods, K.D. 2008. Living long by staying small: stem layering as an adaptive life-history trait in shade-tolerant tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 38(3): 480-487.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans un premier temps, cette étude s'intéressait aux patrons d'établissement naturel du bouleau jaune en forêts aménagées par coupes de jardinage (6 et ~15 ans), en lien avec les principaux lits de germination connus comme étant importants pour cette espèce (bois mort, bois mort avec mousse et sol minéral). Pour cet objectif, une attention particulière a été portée à considérer l'identité spécifique du bois mort dans le but de vérifier si ce facteur pouvait influencer les patrons observés. Par ailleurs, un deuxième objectif visait à comparer la plasticité phénotypique de semis et gaules de bouleau jaune poussant sur chacun des principaux lits de germination rencontrés. Il est largement établi que le succès d'établissement du bouleau jaune, que ce soit en forêts naturelles ou en forêts aménagées, requiert des microsites et/ou des lits de germination particuliers. Pourtant, très peu d'étude s'était intéressée jusqu'à maintenant à quantifier précisément l'effet du bois mort dans les processus de régénération de cette espèce et ce n'est que très récemment que la prise en compte de l'identité spécifique du bois mort a été effectuée (Marx et Walters, 2008 ; Bolton et D'Amato, 2011). Bien que parfois relevé, la présence d'une régénération pré-établie du bouleau jaune en sous-couvert (Stearns, 1951 ; White *et al.*, 1985 ; McClure *et al.*, 2000 ; Webster et Lorimer, 2005) était davantage vue comme secondaire et les mécanismes favorisant sa présence peu connus. De plus, l'absence d'études comparatives s'attardant à la variation intraspécifique de divers traits des gaules de bouleau jaune en milieu naturel (morphologie, partition de la biomasse) en lien avec le lit de germination occupé, fait qu'il était difficile jusqu'à présent de savoir si la performance générale (croissance, survie) pouvait en être influencée.

L'approfondissement de nos connaissances sur l'autécologie de cette espèce en forêts aménagées s'inscrit ultimement dans un contexte d'aménagement écosystémique où l'émulation des processus naturels par les coupes forestières ne peut se faire qu'à partir d'une connaissance approfondie des mécanismes impliqués pour assurer le succès de régénération. Par conséquent, ce mémoire représente l'une des études les plus exhaustives réalisées jusqu'à présent à l'égard du bois mort et de ses impacts sur les processus de régénération du bouleau jaune.

Les résultats liés à notre premier objectif ont permis de mettre en évidence que la proportion relative des occurrences d'individus établis sur un lit de germination de bois mort (avec ou sans mousse) était supérieure à celle observée sur sol minéral. Bien que la surface relative occupée par chacun des lits n'ait pas été mesurée, nos travaux suggèrent que le bois mort permet l'établissement d'une part importante des individus, et ce même si cet élément structural ne représente généralement qu'une faible proportion du sol forestier dans les forêts de l'est de l'Amérique du Nord. En effet, la surface relative occupée par le bois mort en forêts aménagées par coupes de jardinage représente une faible surface du sol forestier (Fraver *et al.*, 2002; Beaudet, 2004; Angers *et al.*, 2005; Weaver *et al.*, 2009). Les processus de régénération naturels du bouleau jaune sont donc grandement favorisés par la présence de cet élément structural en forêts aménagées. De plus, comme les individus établis sur le sol minéral sont majoritairement établis au sein des sentiers de débardage, la réutilisation de ces sentiers lors de coupes subséquentes (~20-30ans) pourrait avoir des conséquences importantes sur la survie de cette cohorte pré-établie. Cette distribution spatiale devrait être étudiée plus attentivement dans le but de pouvoir mieux planifier la réalisation du deuxième cycle de coupe sur ces sites.

Toujours en lien avec notre premier objectif, l'analyse de la distribution d'âge des individus a montré que la capacité d'établissement sur bois mort est indépendante du moment où la coupe a eu lieu et peut s'effectuer continuellement au fil du temps (du moins lorsque la disponibilité de ce substrat n'est pas limitante). Il ressort donc

que la capacité d'établissement du bouleau jaune avant l'occurrence d'une perturbation importante (p.ex. coupe forestière, trouée) soit plus élevée que ce qui est généralement relevé. Cette capacité semble plus propice sur un lit de germination de bois mort. La présence d'un tapis de mousse sur le bois mort semble importante pour l'établissement des individus puisque très peu d'individus de faible hauteur ont été répertoriés sur le bois mort sans mousse. L'âge avancé de plusieurs individus établis sur bois mort montre que la possibilité de maintenir une régénération pré-établie existe dans certaines conditions et semble plus propice sur le substrat de bois mort. Les conditions lumineuses qui prévalent, une fois l'établissement effectué, sont probablement importantes pour assurer la survie des individus sur bois mort puisque le bouleau jaune tolère dans une certaine limite les périodes prolongées d'ombrage.

Finalement, l'influence de l'identité spécifique du bois mort a clairement été confirmée par nos résultats. Le bois mort provenant d'espèces conifériennes de même que du bouleau jaune lui-même, s'est avéré être non seulement plus propice à l'établissement du bouleau jaune, mais également plus favorable à sa survie subséquente tel que démontré dans certaines études pour de jeunes semis (Marx et Walters, 2008 ; Bolton et D'Amato, 2011). Ce résultat ne serait pas relié à une plus forte représentativité de ces types de bois mort sur les sites. En effet, la surface terrière mesurée a permis de montrer que l'érable à sucre dominait fortement nos sites donc une proportion élevée de ce type de bois mort était attendue. Cette association serait en partie explicable par le fait que le taux de décomposition du bois mort des conifères et du bouleau jaune est plus lent (temps de résidence plus long), ce qui permettrait un enracinement complet et solidifié avant que la matrice de bois ne commence à se fragmenter. Il appert donc qu'il est important de s'assurer d'une représentativité des différentes espèces de bois mort après l'application de traitements sylvicoles dans le but d'assurer la pérennité de substrats favorables à l'établissement du bouleau jaune de même qu'à sa survie subséquente. Les normes forestières actuelles n'incluent que peu ou pas du tout l'identité spécifique du bois mort.

En ce qui a trait à notre second volet, il a été démontré que le lit de germination n'avait d'effet direct que pour quelques-uns des traits mesurés. L'effet de la taille s'est révélé comme étant très marqué sur la quasi-totalité des traits mesurés et expliquait une grande part de la variabilité observée. Cet effet ontogénique était anticipé au départ puisque plusieurs études ont démontré la forte influence qu'il peut exercer sur la morphologie et le partitionnement de la biomasse de différentes espèces ligneuses (voir Delagrange *et al.*, 2004 ; Kneeshaw *et al.*, 2006 ; Niinemets, 2006). Le ratio de racine fine par unité de biomasse produite (FRMR) est en fait le seul paramètre pour lequel le lit de germination avait un effet hautement significatif. En effet, l'allocation vers les racines fines est significativement plus élevée sur les lits de bois mort. Une interaction significative entre la taille et le lit de germination a toutefois permis de montrer que le taux de croissance moyen des individus sur le bois mort est plus faible que celui des individus sur le sol minéral quand ils atteignent une taille d'environ 100 cm. Le nombre de branches est quant à lui plus élevé sur le bois mort selon l'avancement en taille, mais ne signifie pas nécessairement qu'une plus grande proportion de la biomasse est allouée vers ce compartiment (plus élevé sur sol minéral et bois mort avec mousse seulement). La diminution de croissance relevée ne serait pas liée à une disponibilité différentielle des ressources du sol, puisque le contenu nutritif foliaire ne variait pas selon le lit de germination. La plus grande allocation vers les racines fines sur le bois mort et une compétition plus forte sur sol minéral expliquerait la différence dans le taux de croissance moyen.

Bien que les variations intraspécifiques relevées selon le lit de germination occupé soient dans l'ensemble limitées, nos résultats ont permis de démontrer que les individus établis sur bois mort semblent plus aptes à soutenir une taille plus faible pour une période de temps plus ou moins prolongée. Cette stratégie d'un ralentissement de croissance permet l'amointrissement des coûts associés au maintien et à la construction des structures respiratoires et donc plus de carbone peut être investi en tissus de réserve tel que les racines (Reich *et al.*, 1998 ; Portsmouth et

Niinemets, 2007 ; Valladares et Niinemets, 2008). Généralement relevés chez les espèces tolérantes, nos résultats montrent que le bouleau jaune peut également avoir une stratégie similaire sur le bois mort. Puisque suivant l'accroissement en taille des individus une part plus importante des tissus de soutien doit être maintenue, plusieurs traits voient leurs valeurs à la baisse comparativement aux individus ayant une plus petite taille (p. ex. LAR, FRMR), (Messier et Nikinmaa, 2000 ; Delagrange *et al.*, 2004). Il ressort donc que les gaules poussant sur le bois mort peuvent ainsi conserver une plus grande efficacité d'interception de lumière et d'acquisition des ressources du sol par unité de biomasse construite (LAR et FRMR plus élevés chez les petits individus). Qui plus est, cette plus grande efficacité chez les individus plus petits, semblerait être en mesure d'augmenter la survie et la capacité de tolérance permettant la construction d'une banque de candidats pré-établis de bouleau jaune en sous couvert du moins si les conditions lumineuses ne sont pas défavorables pour une période prolongée.

Nos résultats corroborent ainsi diverses études montrant que la capacité de tolérance à l'ombre est influencée par la taille et est plus fortement exprimée chez les petits individus ce qui peut influencer sur la probabilité de mortalité en sous-couvert (Kneeshaw *et al.*, 2006 ; Valladares et Niinemets, 2008 ; Kunstler *et al.*, 2009). Le plus grand nombre de branches relevés pour les individus sur bois mort dépassé une hauteur pourrait aussi favoriser une meilleure capacité d'interception des ressources lumineuses. Ceci serait lié au fait d'une plus grande présence de rameaux courts réduisant les coûts de maintien, mais augmentant la capacité d'interception lumineuse (Goulet *et al.*, 2000). Finalement, la forte capacité de rétention en eau du bois pourrait également avoir avantage dans une certaine mesure les individus établis sur bois mort dans leur capacité à survivre en sous-couvert. Puisque la co-occurrence de conditions de sécheresse et d'ombrage nécessite souvent des compromis importants, (Sack, 2004 ; Niinemets et Valladares, 2006) un environnement mieux pourvu en eau pourrait donc permettre une meilleure capacité de tolérance à l'ombre (tel qu'avancé



par Valladares *et al.*, 2007). D'autres études tenant en compte plus particulièrement de l'effet couplé de la disponibilité en eau et d'ombrage sur des gaules de bouleau jaune permettront peut-être de confirmer cette hypothèse.

L'ensemble des résultats relevés permettent de démontrer l'importance de bois mort pour la régénération du bouleau jaune à différentes échelles de processus (peuplement et individus). Dans le cadre d'un aménagement écosystémique des forêts feuillues, il serait pertinent d'assurer une meilleure rétention du bois mort sur les sites de coupes, autant au niveau de sa qualité (calibre, stade de décomposition) mais aussi au niveau de sa diversité spécifique. Certains sites étant plus fortement dégradés concernant la représentativité du bouleau jaune, il pourrait être avantageux d'éviter le prélèvement des individus restant et de les conserver à titre de semencier. De plus, le choix des arbres à enlever au sein des peuplements devrait tenir compte de la présence de la régénération préétablie de bouleau jaune. Ainsi, certains secteurs avec de hauts niveaux de pré-établissement en bouleau jaune auraient avantage à être valorisés (p.ex. martelage positif). Finalement, il serait hautement pertinent de comparer les processus de régénération du bouleau jaune ayant lieu en forêt naturelle dans le but de mieux évaluer l'importance du bois en tant que lit de germination, ceci dans le but d'émuler le mieux possible ces processus au sein des sites aménagés.

## RÉFÉRENCES

- Angers, V. A., C. Messier, M. Beaudet et A. Leduc. 2005. Comparing composition and structure in old-growth and harvested (selection and diameter-limit cuts) northern hardwood stands in Quebec. *Forest Ecology and Management*, vol. 217, no 2-3, p. 275-293.
- Archambault, L., C. Delisle et G.R. Larocque. 2009. Forest regeneration 50 years following partial cutting in mixedwood ecosystems of southern Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management*, vol. 257, no 2, p. 703-711.
- Arthur, M. A., L. M. Tritton et T. J. Fahey. 1993. Dead bole mass and nutrients remaining 23 years after clear-felling of a northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 23, no 7, p. 1298-1305.
- Baker, F. S. 1949. A revised tolerance table. *Journal of Forestry*, vol. 47, p. 179-181.
- Baltzer, J. L. 2005. The importance of multiple resource limitation to shade tolerance and habitat preferences in tropical and temperate tree saplings. Ph.D. Thesis, Canada, University of Toronto (Canada), 246 p.
- Baltzer, J. L., et S. C. Thomas. 2007. Physiological and morphological correlates of whole-plant light compensation point in temperate deciduous tree seedlings. *Oecologia*, vol. 153, no 2, p. 209-223.
- Barot, S. 2004. Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? *Oikos*, vol. 106, no 1, p. 185-192.

- Bauhus, J. 2009. Rooting patterns of old-growth forests: is aboveground structural and functional diversity mirrored belowground? In *Old-Growth Forests, fonction, fate and value*, Wirth Christian, Gleixner Gerd et Heimann Martin, p. 211-229. Berlin: Springer-Verlag.
- Bazzaz, F. A., et P. M. Wayne. 1994. Coping with environmental heterogeneity: The physiological ecology of tree seedling regeneration across the gap-understory continuum. In *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants, Ecophysiological Processes above and Belowground*, M. M. Caldwell et R. W. Pearcy (ed.) p. 349-390. San Diego: Academic Press.
- Beaudet, M. 1994. Effet de l'ouverture du couvert forestier sur la croissance, la morphologie et la réponse photosynthétique de semis de bouleau jaune, d'érable à sucre et de hêtre à grandes feuilles. Mémoire de maîtrise, Montréal, Département de biologie, Université du Québec à Montréal, 93 p.
- Beaudet, M., et C. Messier. 1997. Le bouleau jaune en peuplements feuillus et mixte: autécologie, dynamique forestière et pratiques sylvicoles. Revue de littérature préparée pour la Forêt Modèle du Bas-St-Laurent. Montréal, Groupe de recherche en écologie forestière (GREF), Université du Québec à Montréal: 60 p.
- Beaudet, M., et C. Messier. 1998. Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 28, no 7, p. 1007-1015.
- Beaudet, M., C. Messier, D. W. Hilbert, L. Ernest, M. W. Zhang et M. J. Lechowicz. 2000. Leaf- and plant-level carbon gain in yellow birch, sugar maple, and beech seedlings from contrasting forest light environments. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 30, no 3, p. 390-404.
- Beaudet, M. 2004. Modélisation des effets du jardinage de différentes intensités dans les érablières en Estrie. Université du Québec à Montréal, Groupe de recherche en écologie forestière interuniversitaire (GREFi), Rapport final CRSNG présenté à Domtar: 108 p.
- Beaudet, M. J. Brisson, D. Gravel et C. Messier. 2007. Effect of a major canopy disturbance on the coexistence of *Acer saccharum* and *Fagus grandifolia* in the understorey of an old-growth forest. *Journal of ecology*, vol. 95, no 3, p. 458-467.

- Bédard, S., et Z. Majcen. 2003. Growth following single-tree selection cutting in Québec northern hardwoods. *The Forestry chronicle*, vol. 79, no 5, p. 898-905.
- Bloor, J. M. G., et P. J. Grubb. 2004. Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes. *Functional ecology*, vol. 18, no 3, p. 337-348.
- Bolton, N.W. et A.W. D'Amato. 2011. Regeneration responses to gap size and coarse woody debris within natural disturbance-based silvicultural systems in northeastern Minnesota, USA. *Forest Ecology and Management*, vol. 262, no 7, p. 1215-1222.
- Burton, J. I., E. K. Zenner, L. E. Frelich et M. W. Cornett. 2009. Patterns of plant community structure within and among primary and second-growth northern hardwood forest stands. *Forest Ecology and Management*, vol. 258, no 11, p. 2556-2568.
- Canham, C. D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology*, vol. 69, no 3, p. 786-795.
- Canham, C. D., J. S. Denslow, W. J. Platt, J. R. Runkle, Thomas A. Spies et P. S. White. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 20, no 5, p. 620-631.
- Caspersen, J. P., et M. Sapruff. 2005. Seedling recruitment in a northern temperate forest: The relative importance of supply and establishment limitation. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, no 4, p. 978-989.
- Christie, D. A., et J. J. Armesto. 2003. Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloe Island, Chile. *Journal of ecology*, vol. 91, no 5, p. 776-784.
- Claveau, Y., C. Messier et P.G. Comeau. 2005. Interacting influence of light and size on aboveground biomass distribution in sub-boreal conifer saplings with contrasting shade tolerance. *Tree Physiol*, vol. 25, no 3, p. 373-384.

- Coates, K. D. 1997. A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. *Forest Ecology and Management*, vol. 99, no 3, p. 337-354.
- Coomes, D. A. et P. J. Grubb. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*, vol. 70, no 2, p. 171-207.
- Cornett, M. W., P. B. Reich, K. J. Puettmann et L. E. Frelich. 2000. Seedbed and moisture availability determine safe sites for early *Thuja occidentalis* (*Cupressaceae*) regeneration. *American Journal of Botany*, vol. 87, no 12, p. 1807-1814.
- Delagrangé, S. 2004. Influence de la disponibilité en lumière et de la taille sur les attributs fonctionnels et le bilan de carbone de l'arbre. Thèse de doctorat, Université du Québec à Montréal ; Université Henri Poincaré Nancy I. 175 p.
- Delagrangé, S., C. Messier, M. J. Lechowicz et P. Dizengremel. 2004. Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree Physiology*, vol. 24, no 7, p. 775-784.
- Delagrangé, S., P. Montpied, E. Dreyer, C. Messier et H. Sinoquet. 2006. Does shade improve light interception efficiency? A comparison among seedlings from shade-tolerant and intolerant temperate deciduous tree species. *New Phytologist*, vol. 172, no 2, p. 293-304.
- Erdmann, G.G. 1990. *Betula alleghaniensis* Britt. Yellow birch. In *Silvics of North America. Volume 2. Hardwoods.*, R.M. Burns et B.H. Honkala, p. 133-147. Washington, D. C. United States Department of Agriculture (USDA), Forest Service, Agriculture Handbook.
- Fraver, S., R. G. Wagner et M. Day. 2002. Dynamics of coarse woody debris following gap harvesting in the Acadian forest of central Maine, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 12, p. 2094-2105.
- Fraver, S., Alan S. White et R. S. Seymour. 2009. Natural disturbance in an old-growth landscape of northern Maine, USA. *Journal of ecology*, vol. 97, no 2, p. 289-298.

- Gasser, D. 2007. Compétition et coexistence de l'érable à sucre et du bouleau jaune au stade juvénile. Thèse de doctorat, Montréal, Département de biologie, Université du Québec à Montréal, 141 p.
- Gasser, D., C. Messier, M. Beaudet et M. J. Lechowicz. 2010. Sugar maple and yellow birch regeneration in response to canopy opening, liming and vegetation control in a temperate deciduous forest of Quebec. *Forest Ecology and Management*, vol. 259, no 10, p. 2006-2014.
- Gastaldello, Pierre. 2005. Remise en production des bétulaies jaunes résineuses dégradées. Étude du succès d'installation de la régénération et des variations abiotiques et physiologiques à l'intérieur du lit de germination. Maîtrise en sciences forestières, Québec, Faculté de foresterie et des sciences géomatiques, Université Laval, 81 p.
- Gastaldello, P., J. C. Ruel et D. Paré. 2007. Micro-variations in yellow birch (*Betula alleghaniensis*) growth conditions after patch scarification. *Forest Ecology and Management*, vol. 238, no 1-3, p. 244-248.
- Godman, R. M., et L. W. Krefting. 1960. Factors important to yellow birch establishment in upper Michigan. *Ecology*, vol. 41, no 1, p. 18-28.
- Goodburn, J. M., et C. G. Lorimer. 1998. Cavity trees and coarse woody debris in old-growth and managed northern hardwood forests in Wisconsin and Michigan. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 28, no 3, p. 427-438.
- Goulet, J., C. Messier et E. Nikinmaa. 2000. Effect of branch position and light availability on shoot growth of understory sugar maple and yellow birch saplings. *Canadian Journal of Botany*, vol. 78, no 8, p. 1077-1085.
- Gronewold, C. A., A. W. D'Amato et B. J. Palik. 2010. The influence of cutting cycle and stocking level on the structure and composition of managed old-growth northern hardwoods. *Forest Ecology and Management*, vol. 259, no 6, p. 1151-1160.

- Harmon, M. E., J. F. Franklin, F. J. Swanson, P. Sollins, S. V. Gregory, J. D. Lattin, N. H. Anderson, S. P. Cline, N. G. Aumen, J. R. Sedell, G. W. Lienkaemper, K. Cromack Jr, K. W. Cummins, A. MacFadyen et E. D. Ford. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. In *Advances in Ecological Research*, p. 133-302: Academic Press.
- Harmon, M. E. 2009. Woody detritus mass and its contribution to carbon dynamics of old-growth forests: the temporal context. In *Old-growth forests, fonction, fate and value*, Wirth Christian, Gerd Gleixner et Heimann Martin, p. 159-190. Berlin: Springer-Verlag.
- Hart, J., et H. Grissino-Mayer. 2009. Gap-scale disturbance processes in secondary hardwood stands on the Cumberland Plateau, Tennessee, USA. *Plant Ecology*, vol. 201, no 1, p. 131-146.
- Henry, H. A. L., et L. W. Aarssen. 2001. Inter- and intraspecific relationships between shade tolerance and shade avoidance in temperate trees. *Oikos*, vol. 93, no 3, p. 477-487.
- Houle, G. 1992. The reproductive ecology of *Abies Balsamea*, *Acer Saccharum* and *Betula Alleghaniensis* in the tantare ecological reserve, Quebec. *Journal of ecology*, vol. 80, no 4, p. 611-623.
- Houle, G. et S. Payette. 1990. Seed Dynamics of *Betula Alleghaniensis* in a deciduous forest of northeastern North America. *Journal of ecology*, vol. 78, no 3, p. 677-690.
- Houle, G. 1998. Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: spatial inconsistency in time. *Ecology*, vol. 79, no 3, p. 807-818.
- Kneeshaw, D. D., R. K. Kobe, K. D. Coates et C. Messier. 2006. Sapling size influences shade tolerance ranking among southern boreal tree species. *Journal of ecology*, vol. 94, no 2, p. 471-480.
- Kobe, R. K., Stephen W. Pacala, J. A. Silander, Jr. et C. D. Canham. 1995. Juvenile Tree Survivorship as a Component of Shade Tolerance. *Ecological Applications*, vol. 5, no 2, p. 517-532.

- Kunstler, G., D. A. Coomes et C. D. Canham. 2009. Size-dependence of growth and mortality influence the shade tolerance of trees in a lowland temperate rain forest. *Journal of ecology*, vol. 97, no 4, p. 685-695.
- Landres, P. B., P. Morgan et F. J. Swanson. 1999. Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems. *Ecological Applications*, vol. 9, no 4, p. 1179-1188.
- Leak, W. B., et P. E. Sendak. 2002. Changes in species, grade, and structure over 48 years in a managed New England Northern Hardwood stand. *Northern Journal of Applied Forestry*, vol. 19, no 1, p. 25-27.
- Logan, K. T. 1965. Growth of tree seedlings as affected by light intensity. I. White birch, yellow birch, sugar maple and silver maple. Departement of Forestry of Canada. Chalk River, Ont., Petawawa Forest Experiment Station. Publ. No. 1121
- Long, J. N. 2009. Emulating natural disturbance regimes as a basis for forest management: A North American view. *Forest Ecology and Management*, vol. 257, no 9, p. 1868-1873.
- Lorenzetti, F., S. Delagrange, D. Bouffard et P. Nolet. 2008. Establishment, survivorship, and growth of yellow birch seedlings after site preparation treatments in large gaps. *Forest Ecology and Management*, vol. 254, no 2, p. 350-361.
- Lorimer, C. G. 1989. Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure. *Ecology*, vol. 70, no 3, p. 565-567.
- Lusk, C. H. 2007. Seedling size influences relationships of shade tolerance with carbohydrate-storage patterns in a temperate rainforest. *Functional ecology*, vol. 21, no 1, p. 78-86.
- Marx, L. M. 2005. Substrate limitations of *Tsuga canadensis* and *Betula allegheniensis* seedling establishment. Ph.D. Thesis, United States, Michigan, Michigan State University, 114 p.



- Marx, L. M., et M. B. Walters. 2006. Effects of nitrogen supply and wood species on *Tsuga canadensis* and *Betula alleghaniensis* seedling growth on decaying wood. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 36, no 11, p. 2873-2884.
- Marx, L. et M. B. Walters. 2008. Survival of tree seedlings on different species of decaying wood maintains tree distribution in Michigan hemlock-hardwood forests. *Journal of ecology*, vol. 96, no 3, p. 505-513.
- McClure, J. W., T. D. Lee et W. B. Leak. 2000. Gap capture in northern hardwoods: patterns of establishment and height growth in four species. *Forest Ecology and Management*, vol. 127, no 1-3, p. 181-189.
- McGee, G. G., et J. P. Birmingham. 1997. Decaying logs as germination sites in northern hardwood forests. *Northern Journal of Applied Forestry*, vol. 14, no 4, p. 178-182.
- McGee, G. G. 2001. Stand-level effects on the role of decaying logs as vascular plant habitat in Adirondack northern hardwood forests. *Journal of the Torrey Botanical Society*, vol. 128, no 4, p. 370-380.
- Messier, C., et E. Nikinmaa. 2000. Effects of light availability and sapling size on the growth, biomass allocation, and crown morphology of understory sugar maple, yellow birch, and beech. *Écoscience*, vol. 7, no 3, p. 345-356.
- Morin, A., M. Beaudet, S. Delagrangé, L. Swift, D. Green, C. Messier et D. Kneeshaw. 2003. Revue de littérature, Principales causes de mortalité et principes de médéllisation de la régénération chez les semis de bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*). Rapport présenté à la compagnie Commonwealth Plywood Ltée, Groupe de recherche en écologie forestière interuniversitaire: 29 p.
- MRN, Ministère des ressources naturelles et faune du Québec. 2003. Aménagement de peuplements de structure inéquienne pour la production du bouleau jaune. Direction de la recherche forestière Forêt Québec. Québec, Gouvernement du Québec: 158 p.
- Niinemets, Ü. 2006. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited. *Journal of ecology*, vol. 94, no 2, p. 464-470.

- Niinemets, Ü. et F. Valladares. 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, vol. 76, no 4, p. 521-547.
- Papaik, M. J., et C. D. Canham. 2006. Species resistance and community response to wind disturbance regimes in northern temperate forests. *Journal of ecology*, vol. 94, no 5, p. 1011-1026.
- Paquette, A., A. Bouchard et A. Cogliastro. 2007. Morphological plasticity in seedlings of three deciduous species under shelterwood under-planting management does not correspond to shade tolerance ranks. *Forest Ecology and Management*, vol. 241, no 1-3, p. 278-287.
- Pearcy, R. W. 2007. Responses of plants to heterogeneous light environments. In *Functional plant ecology*, 2<sup>e</sup> édition, F. I. Pugnaire et F. Valladares, p. 213-257. Boca Raton, Floride: Taylor & Francis Group.
- Perala, D. A., et A. A. Alm. 1990a. Reproductive ecology of birch: A review. *Forest Ecology and Management*, vol. 32, no 1, p. 1-38.
- Perala, D. A., et A. A. Alm. 1990b. Regeneration silviculture of birch: A review. *Forest Ecology and Management*, vol. 32, no 1, p. 39-77.
- Pickett, S. T. A., et P. S. White. 1985. Patch dynamics: A synthesis. In *The ecology of natural disturbance and patch dynamics.*, S. T. A. Pickett et P. S. White, p. 371-384. New York: Academic Press.
- Portsmouth, A., et Ü Niinemets. 2007. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Functional ecology*, vol. 21, no 1, p. 61-77.
- Poulson, T. L., et W. J. Platt. 1989. Gap Light Regimes Influence Canopy Tree Diversity. *Ecology*, vol. 70, no 3, p. 553-555.
- Putz, F. E., et C. D. Canham. 1992. Mechanisms of arrested succession in shrublands: root and shoot competition between shrubs and tree seedlings. *Forest Ecology and Management*, vol. 49, no 3-4, p. 267-275.

- Québec, Gouvernement du. 2003. Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec. Ministère des Ressources naturelles et Faune du Québec (MRNF). En ligne : <http://www.mrnf.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissances-inventaire-zones-carte.jsp>. Consulté le 4 janvier 2010.
- Reich, P. B., M. G. Tjoelker, M. B. Walters, D. W. Vanderklein et C. Buschena. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional ecology*, vol. 12, no 3, p. 327-338.
- Ricard, J. P., C. Messier, S. Delagrange et M. Beaudet. 2003. Do understory sapling respond to both light and below-ground competition?: A field experiment in a north-eastern American hardwood forest and a literature review. *Annals of Forest Science*, vol. 60, no 8, p. 749-756.
- Ruel, J. C. 1987. Préparation du sol dans l'érablière à bouleau jaune: variabilité des conditions initiales et effets du brûlage contrôlé et de la scarification. Thèse de doctorat, Québec, Faculté de foresterie et de géodésie, Université Laval, 165 p.
- Runkle, J. R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. In *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*, S. T. A. Pickett, White, P.S. (éd.), p. 17-33. Orlando, FL: Academic Press.
- Runkle, J. R., et T. C. Yetter. 1987. Treefalls Revisited: Gap Dynamics in the Southern Appalachians. *Ecology*, vol. 68, no 2, p. 417-424.
- Sack, L. 2004. Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: Do trade-offs limit potential niche differentiation? *Oikos*, vol. 107, no 1, p. 110-127.
- Sanchez-Gomez, D., F. Valladares et M. A. Zavala. 2006a. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: Trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist*, vol. 170, no 4, p. 795-806.
- Sanchez-Gomez, David, Fernando Valladares et Miguel A. Zavala. 2006b. Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species. *Tree Physiol*, vol. 26, no 11, p. 1425-1433.

- Sanchez-Gomez, D., M. A. Zavala et F. Valladares. 2006c. Seedling survival responses to irradiance are differentially influenced by low-water availability in four tree species of the Iberian cool temperate-Mediterranean ecotone. *Acta Oecologica*, vol. 30, no 3, p. 322-332.
- Schuler, T. M. 2004. Fifty years of partial harvesting in a mixed mesophytic forest: Composition and productivity. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 5, p. 985-997.
- Seymour, R. S., A. S. White et P. G. DeMaynadier. 2002. Natural disturbance regimes in northeastern North America - Evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies. *Forest Ecology and Management*, vol. 155, no 1-3, p. 357-367.
- Shields, J. M., C. R. Webster et L. M. Nagel. 2007. Factors influencing tree species diversity and *Betula alleghaniensis* establishment in silvicultural openings. *Forestry*, vol. 80, no 3, p. 293-307.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 19, no 11, p. 605-611.
- Stearns, F. 1951. The composition of the sugar maple-hemlock-yellow birch association in northern Wisconsin. *Ecology*, vol. 32, no 2, p. 245-265.
- Sullivan, J. 1994. *Betula alleghaniensis* In Fire effects information system. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory (Producer). En ligne : <http://www.fs.fed.us/database/feis/plants/tree/betall/all.html>. Consulté le 11 janvier 2010.
- Szewczyk, J., et J. Szwagrzyk. 1996. Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. *Vegetatio*, vol. 122, no 1, p. 37-46.
- Valladares, F., E. Gianoli et J. M. Gómez. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, vol. 176, no 4, p. 749-763.
- Valladares, F. et Ü. Niinemets. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 39, no 1, p. 237-257.

- Walters, M. B., E. L. Kruger et P. B. Reich. 1993. Relative growth rate in relation to physiological and morphological traits for northern hardwood tree seedlings: species, light environment and ontogenetic considerations. *Oecologia*, vol. 96, no 2, p. 219-231.
- Weaver, J. K., L. S. Kenefic, R. S. Seymour et J. C. Brissette. 2009. Decaying wood and tree regeneration in the Acadian Forest of Maine, USA. *Forest Ecology and Management*, vol. 257, no 7, p. 1623-1628.
- Webster, C. R., et C. G. Lorimer. 2005. Minimum opening sizes for canopy recruitment of midtolerant tree species: a retrospective approach. *Ecological Applications*, vol. 15, no 4, p. 1245-1262.
- Webster, C. R., et N. R. Jensen. 2007. A shift in the gap dynamics of *Betula alleghaniensis* in response to single-tree selection. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 37, no 3, p. 682-689.
- White, P. S., M. D. Mackenzie et R. T. Busing. 1985. Natural disturbance and gap phase dynamics in southern Appalachian spruce- fir forests. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 15, no 1, p. 233-240.
- Willis, P. S., et J. A. Johnson. 1978. Regeneration of yellow birch following selective cutting of old-growth northern hardwoods. Michigan, Michigan Technological University, Ford Forestry Center.
- Woods, K. D. 2000. Dynamics in late-successional hemlock-hardwood forests over three decades. *Ecology*, vol. 81, no 1, p. 110-126.
- Yamamoto, S.-I. 2000. Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forest Research*, vol. 5, no 4, p. 223-229.