

Institut de recherche
en biologie végétale

IRBV

**JARDIN BOTANIQUE
DE MONTRÉAL**

Université 
de Montréal

Stratégie de croissance des arbres feuillus en condition d'enrichissement



Rapport final préparé par

**Mélanie Lapointe, Alain Cogliastro et
Stéphane Daigle**

Présenté au
Ministère des Ressources naturelles et
de la Faune du Québec
Programme de mise en valeur
des ressources du milieu forestier – Volet II

Projet 2-06-63-35

Juin 2007

**STRATÉGIE DE CROISSANCE DES ARBRES FEUILLUS EN
CONDITIONS D'ENRICHISSEMENT**

Projet 2-06-63-35

Présenté au

Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec
Programme de mise en valeur
des ressources du milieu forestier – Volet II

**PAR MÉLANIE LAPOINTE,
ALAIN COGLIASTRO ET STÉPHANE DAIGLE**

**Institut de recherche en biologie végétale
Université de Montréal &
Jardin botanique de Montréal
4101 rue Sherbrooke est, Montréal H1X 2B2**



Équipe de travail

Institut de recherche en biologie végétale

L'Institut de recherche en biologie végétale (IRBV) est un centre de formation supérieure dont la mission porte sur la biologie des plantes dans tous ses aspects : fonctionnement, développement, évolution, écologie, etc. Issu d'un partenariat entre l'Université de Montréal et la Ville de Montréal, l'IRBV occupe des locaux modernes sur le site du Jardin botanique de Montréal. Il regroupe une quinzaine de chercheurs autonomes (chercheurs à la Division de la recherche et du développement scientifique du Jardin botanique de Montréal ou professeurs au Département de sciences biologiques de l'Université de Montréal) sans compter les nombreux assistants et chargées de recherche, étudiants à la maîtrise et au doctorat et chercheurs post-doctoraux. Les recherches sont de nature fondamentale et appliquée. Les chercheurs ont à leur disposition des laboratoires et des équipements scientifiques de pointe, en plus de serres expérimentales, de chambres de croissance, d'équipement de microscopie électronique et d'analyse d'image, de l'herbier Marie-Victorin (700 000 spécimens) et de 2 bibliothèques spécialisées en botanique.

MÉLANIE LAPOINTE (candidate M.Sc.
Écologie)

Institut de recherche en biologie végétale
(IRBV)
Université de Montréal,
Département des Sciences biologiques

ALAIN COGLIASTRO (Ph.D. Écologie)

IRBV, Jardin Botanique de Montréal
Université de Montréal,
Département des Sciences biologiques

STÉPHANE DAIGLE, STATISTICIEN

Institut de recherche en biologie végétale
(IRBV)

Pour fin de citation :

Lapointe, M., A. Cogliastro et S. Daigle. 2007. **Stratégie de croissance des arbres feuillus en condition d'enrichissement**. Rapport final préparé pour le ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Programme de mise en valeur des ressources du milieu forestier-VoletII Projet 2-06-63-35. Institut de recherche en biologie végétale, Montréal. 24 pages.

Table des matières

ÉQUIPE DE TRAVAIL	3
TABLE DES MATIÈRES	4
INTRODUCTION	5
MÉTHODOLOGIE	5
<i>DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL</i>	5
<i>MESURES DE LUMIÈRE ET DE BIOMASSE</i>	6
<i>ANALYSE</i>	7
RÉSULTATS	7
<i>EFFET DE L'HERBICIDE SUR LE RECOUVREMENT ET LA HAUTEUR DE LA VÉGÉTATION COMPÉTITRICE</i>	7
<i>RÉPARTITION DE LA BIOMASSE DES 5 ESPÈCES ÉTUDIÉES</i>	8
<i>EFFET DE LA LUMIÈRE ET DU TRAITEMENT HERBICIDE SUR LA CROISSANCE ET LA TAILLE FINALE DES PLANTS</i> ..	9
<i>EFFET DE LA LUMIÈRE DISPONIBLE ET DU TRAITEMENT HERBICIDE SUR LA RÉPARTITION DE LA BIOMASSE</i>	11
<i>EFFET DE LA LUMIÈRE DISPONIBLE ET DU TRAITEMENT SUR LA MORPHOLOGIE ET LA SURFACE FOLIAIRE DES PLANTS</i>	15
<i>CORRÉLATIONS ENTRE LES VARIABLES MESURÉES ET L'ACCROISSEMENT EN HAUTEUR ET LA TAILLE FINALE POUR LES 5 ESPÈCES ÉTUDIÉES</i>	17
DISCUSSION	18
<i>CROISSANCE, LUMIÈRE ET COMPÉTITION</i>	18
<i>LA PHASE D'ÉTABLISSEMENT, LE SYSTÈME RACINAIRE ET LA CROISSANCE</i>	20
CONCLUSION	21
BIBLIOGRAPHIE	22

Introduction

En Montérégie, les peuplements de feuillus intolérants, issus de l'abandon de terres agricoles marginales, représentent une opportunité considérable pour la production de bois de feuillus de haute valeur commerciale. En raison de ses faibles impacts sur le paysage forestier, l'enrichissement sous couvert est une technique de plantation à privilégier. L'enrichissement sous couvert mène à l'établissement d'une régénération artificielle appropriée, là où la régénération naturelle est insuffisante, tout en conservant le couvert forestier déjà présent afin de protéger les arbres nouvellement plantés. Malgré l'intérêt grandissant pour cette pratique, il y a un déficit de connaissances au niveau des conditions optimales qui favorisent l'établissement des arbres plantés et des réponses des plants aux gradients naturels de lumière et de compétition que l'on retrouve dans les peuplements de feuillus intolérants.

La phase d'établissement, c'est-à-dire les premières années suivant la plantation d'un arbre, est une phase critique pour la survie des arbres plantés et détermine souvent le succès ou l'échec d'une plantation (Burdett 1990, Brand 1991, Cogliastro et al. 1993, Jacobs et al. 2004). Au moment de la plantation, les plants subissent un stress important puisque leur feuillage est immédiatement sujet à la transpiration due à la demande atmosphérique alors que leur accès à l'eau est limité : le contact entre les racines et le sol n'est pas encore bien établi (Burdett 1990, Margolis and Brand 1990). Pendant la phase d'établissement, l'accès aux ressources hydriques du sol est donc critique. De plus, des résultats préliminaires provenant de la première année de croissance d'arbres plantés sous couvert, nous ont permis d'observer que la croissance en hauteur et en diamètre et la surface foliaire des arbres plantés n'étaient pas reliées au climat lumineux dans lequel ils se trouvaient. Nous supposons que d'autres facteurs, reliés à la façon dont la biomasse est distribuée entre les feuilles, les branches et les racines, aient eu une influence sur la croissance aérienne des semis. Par conséquent, il est important d'étudier la croissance racinaire et la répartition de la biomasse des plants durant la phase d'établissement.

L'objectif de ce projet est de déterminer comment se distribue la biomasse entre les différentes parties des arbres plantés sous couvert après la deuxième saison de croissance et comment les gradients naturels de lumière et de compétition affectent l'accroissement et la répartition de la biomasse. Nous nous intéressons à savoir si certains critères morphologiques sont associés positivement à la croissance de la tige des arbres plantés.

Méthodologie

Dispositif expérimental

La plantation des arbres a eu lieu au printemps 2005 dans une bétulaie grise située dans la MRC d'Acton en Montérégie. Sur ce site d'un hectare, la régénération naturelle en espèces tolérantes et semi-tolérantes d'intérêt économique n'était pas présente en quantité suffisante. La strate arborescente du site est dominée par le bouleau gris (*Betula populifolia*) qui représente 97% de la surface terrière alors que la strate herbacée et

arbustive est dominée par la spirée à large feuille (*Spirea latifolia*), le framboisier (*Rubus idaeus*) et la verge d'or (*Solidago* sp.).

En mai 2005, 243 plants de chêne à gros fruits (*Quercus macrocarpa*), 239 plants de cerisier tardif (*Prunus serotina*), 240 plants d'érable à sucre (*Acer saccharum*), 235 plants de noyer noir (*Juglans nigra*) et 53 plants de chêne rouge (*Quercus rubra*) ont été plantés, pour un total de 1010 plants (Tableau 1). Le chêne rouge a été planté en plus petite proportion parce que la pépinière provinciale ne disposait que d'un faible nombre de plants au printemps 2005. Tous les plants provenaient de la pépinière de Berthier (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Québec). Il s'agissait de plants à racines nues de deux ans pour les chênes et les érables et d'un an pour les cerisiers et les noyers. Les arbres ont été plantés en rangées parallèles distantes de 3 m selon un espacement de 3m entre les plants, en évitant les sites de plantation inadéquats, ce qui équivaut à une densité d'environ 900 plants à l'hectare. Les arbres ont été regroupés en triplet (3 arbres successifs de chaque espèce sur le rang) distribués aléatoirement et selon leur proportion dans 6 placettes expérimentales. Tous les plants ont reçu au moins trois applications de répulsif à chevreuils au cours de chaque saison de croissance (Plant Skydd ou Deer Away).

Un traitement d'enlèvement de la compétition herbacée et arbustive à la périphérie du plant fut intégré au projet dès le début de l'été 2006, c'est-à-dire au début de la deuxième saison de croissance. Des blocs de 6 arbres (formés de deux triplets) de la même espèce évoluant en conditions de lumière et de compétition semblables ont été délimités à l'intérieur de chaque parcelle. Un des deux triplets a reçu un traitement d'enlèvement de la végétation compétitrice (application de glyphosate, Roundup® par un applicateur à mèche) et l'autre nous a servi de témoin. Les blocs ont été associés à une des trois classes de lumière suivante selon les données prises à l'été 2005: 1, moins de 10% de lumière disponible, 2, entre 10 et 15% de lumière disponible et 3, plus de 15% de lumière disponible. Nous avons utilisé une solution (1:5) de glyphosate (Roundup) pour maîtriser la végétation compétitrice à la périphérie du plant. L'application a été faite directement sur les feuilles de la végétation compétitrice à l'aide d'un applicateur-éponge. L'enlèvement de la végétation a été maintenu tout au long de l'été : une première application de glyphosate a eu lieu au début juin et une seconde application a eu lieu au début juillet pour se débarrasser des plantes restantes.

Tableau 1 : Nombre d'arbres plantés et récoltés.

	Cerisier tardif	Chêne à gros fruits	Chêne rouge	Érable à sucre	Noyer noir	Total
Plantés en 2005	239	243	53	240	235	1010
Diamètre initial (mm)	5.7	9.0	9.1	8.9	6.4	7.6
Hauteur initiale (cm)	64	62	89	69	56	64
Récoltés en 2006	26	28	16	20	28	118

Mesures de lumière et de biomasse

Des mesures de lumière disponible ont été prises à l'été 2005 et à l'été 2006 à l'aide de sondes à fractionnement lumineux (BF2 Sunshine Sensor). La biomasse initiale des tiges

et racines des arbres plantés a été calculée par régression allométrique à l'aide des données prises sur 20 chênes rouges et 50 arbres de chacune des autres espèces, choisis de façon aléatoire au début de l'étude. Ces données nous ont permis de déterminer la biomasse acquise par les semis récoltés au cours des deux premières années de croissance sous couvert.

En août 2006, après deux saisons de croissances complètes, nous avons récolté 118 plants : récolte de 2 à 5 arbres par condition de lumière disponible (3 classes) et par condition de compétition (présence ou absence), pour un total de 16 à 28 plants par espèces (Tableau 1). Les plants ont été excavés à la main en conservant le maximum de racines possible. Les plants récoltés ont été divisés en 5 parties : les feuilles, les branches, la tige, le pivot, les racines grossières et les racines fines (< 2 mm). Après séchage, la masse de chaque partie a été déterminée. La distribution en biomasse pour chaque partie a été calculée en gramme d'une partie sur la biomasse (g) totale du plant. Au cours de l'été 2006, nous avons récolté 3 feuilles situées à différents endroits sur le plant et nous avons déterminé leur surface pour estimer la surface foliaire moyenne du plant. Puis à l'aide des données de biomasse foliaire, nous avons déterminé la surface foliaire spécifique. Nous avons calculé plusieurs ratios dont le ratio de biomasse des racines et de la tige et le ratio de surface foliaire sur la biomasse totale du plant (LAR).

Analyse

L'analyse de variance a été utilisée pour déterminer les effets de la lumière disponible et du traitement d'enlèvement de la végétation compétitrice basse sur l'accroissement en biomasse, la répartition de la biomasse et la morphologie foliaire pour chacune des espèces. Des corrélations non-paramétriques nous ont permis de déterminer comment les variables mesurées influencent la croissance des plants.

Résultats

Effet de l'herbicide sur le recouvrement et la hauteur de la végétation compétitrice

Le recouvrement et la hauteur des herbacées et des arbustes à la périphérie du plant sont significativement différents après le traitement de glyphosate ($p < 0.0001$) (Tableau 2). Le recouvrement des herbacées et des arbustes étaient de 68% pour les placettes non-traités et de 7% pour les placettes traités ($p < 0.0001$) alors que la hauteur moyenne était de 37 cm en 2005 et de 11 cm en 2006 ($p < 0.0001$).

Tableau 2 : Recouvrement et hauteur (SE) de la végétation compétitrice à la périphérie des plants sur le site Grenier.

	Recouvrement 2005 (%)		Hauteur 2005 (cm)		Recouvrement 2006 (%)		Hauteur 2006 (cm)	
	N=146		N=146		N=304		N=304	
	Contrôle	Traitement	Contrôle	Traitement	Contrôle	Traitement	Contrôle	Traitement
Moyenne	70 (2)a	70 (2)a	37 (1.3)a	37 (1.9)a	68 (1)a	7 (0.4)b	37 (1.2)a	11 (0.3)b

Répartition de la biomasse des 5 espèces étudiées

La répartition de la biomasse est variable selon l'espèce étudiée, mais elle varie peu selon le traitement herbicide et la lumière disponible pour une espèce donnée (Figure 1). Chez le noyer, on retrouve près de 60% de la biomasse dans les racines et moins de 10% de biomasse dans les branches et les feuilles. Par ailleurs, les cerisiers et les chênes rouges allouent une plus grande proportion de biomasse à leur appareil foliaire (plus de 15% en moyenne). Finalement, l'érable à sucre et le cerisier tardif investissent relativement plus de biomasse dans leurs racines fines (plus de 15% en moyenne).

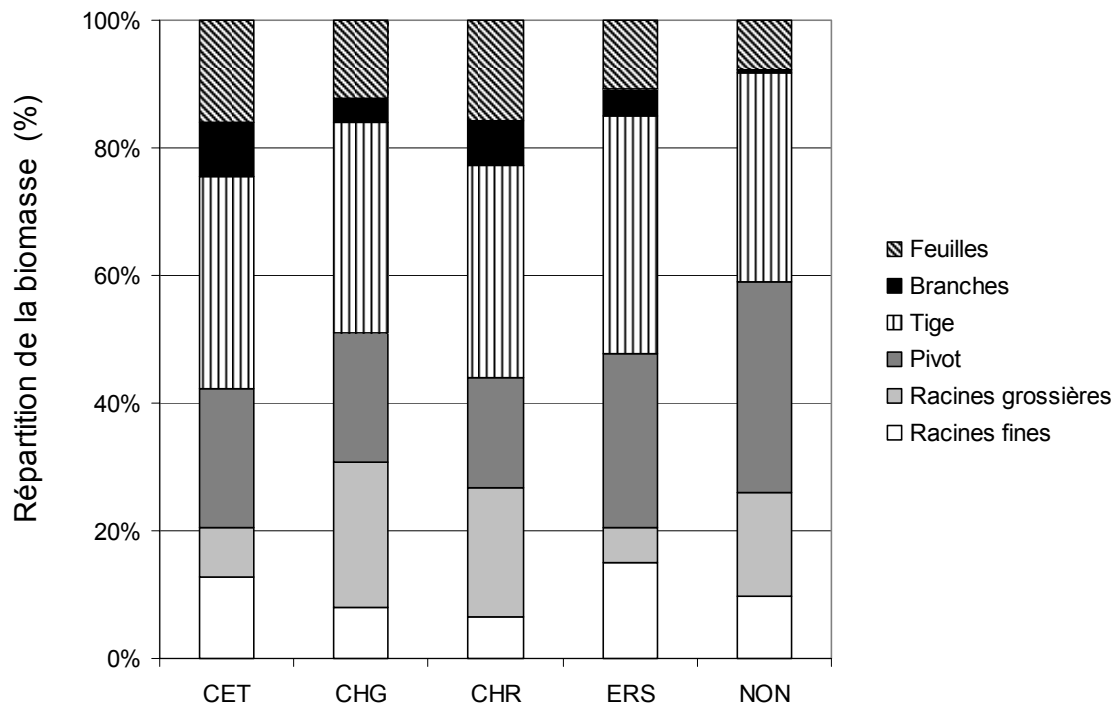


Figure 1 : Répartition de la biomasse des 5 espèces étudiées après deux saisons de croissance sous la canopée d'un peuplement pure de bouleaux gris.

À la fin de la deuxième saison de croissance, les ratios racine:tige de certaines espèces diffèrent de leur ratio initial (Figure 2). Le ratio racine:tige du cerisier est presque égal à 1 après 2 saisons de croissance. Il a donc investi relativement plus de biomasse dans sa tige que dans ses racines au cours de la phase d'établissement. Cela correspond aux caractéristiques d'une espèce qui a une faible tolérance à l'ombre. À la fin de deux saisons de croissance sous couvert, le noyer a presque deux fois plus de biomasse dans ses racines que dans sa tige ce qui résulte en un ratio racine:tige significativement différent de son ratio initial. Le ratio racine:tige du chêne à gros fruit, du chêne rouge et de l'érable à sucre est demeuré semblable au cours de la phase d'établissement.

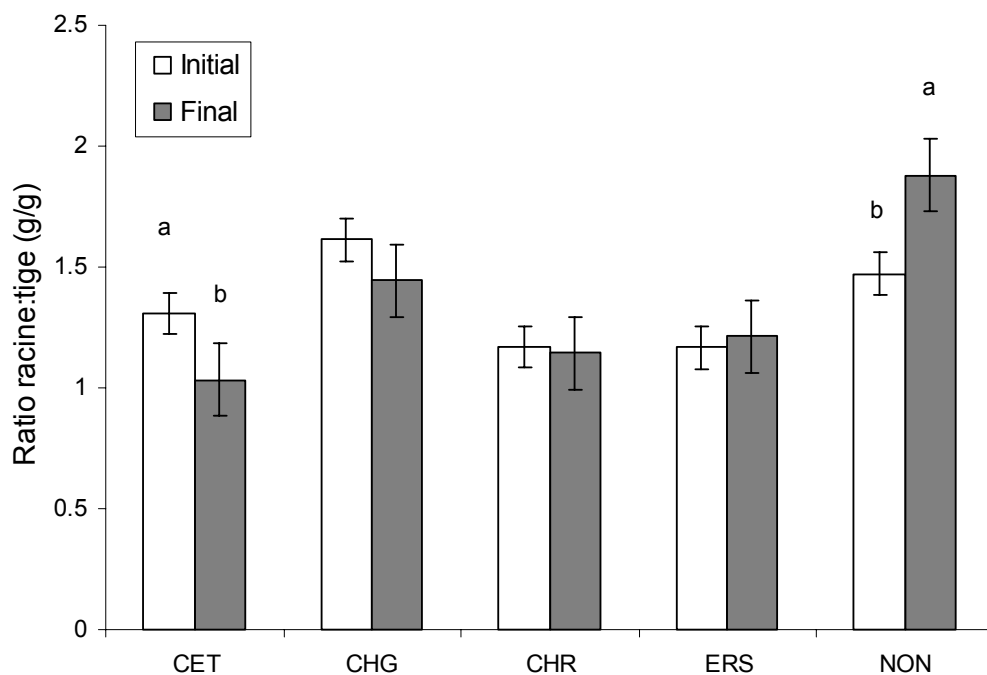


Figure 2 : Différences entre le ratio racine:tige initial et le ratio final des plants des 5 espèces étudiées.

Effet de la lumière et du traitement herbicide sur la croissance et la taille finale des plants

Le traitement herbicide et la quantité de lumière disponible n'ont pas eu d'effets significatifs sur la hauteur finale des plants des 5 espèces (Tableau 3). Par contre, chez le chêne à gros fruits, le chêne rouge et l'érable à sucre, on décèle une tendance : la hauteur finale des plants semble augmenter en fonction de la lumière disponible. L'accroissement en hauteur pour la dernière saison de croissance n'a pas été influencé significativement par le traitement herbicide ou la quantité de lumière disponible sauf pour le chêne rouge où l'accroissement a été significativement plus élevé à plus de 15% de lumière qu'à moins de 15% de lumière.

Tableau 3 : Effet de l'herbicide et de la lumière sur la hauteur finale et l'accroissement en hauteur des plants des 5 espèces étudiées.

	<i>Prunus serotina</i>		<i>Quercus macrocarpa</i>		<i>Quercus rubra</i>		<i>Acer saccharum</i>		<i>Juglans nigra</i>	
	Herbicide	Témoin	Herbicide	Témoin	Herbicide	Témoin	Herbicide	Témoin	Herbicide	Témoin
Hauteur finale										
< 10%	93	94	56	63	76	68	61	53	62	70
10-15%	107	98	64	76	92	64	66	65	66	72
> 15%	99	97	79	87	105	108	83	93	67	65
Accroissement en hauteur										
< 10%	8.8	17.9	6.1	7.2	10.7b	-1.7b	-5.8	-5.1	6.5	6.0
10-15%	24.3	28.6	7.4	11.2	3.9b	4.5b	-0.4	10.5	4.3	8.1
> 15%	21.5	19.3	9.5	18	38.2a	45.5a	1	7.2	0.9	8

Les valeurs accompagnées de lettres différentes (par espèce) sont significativement différentes à $p < 0.05$.

L'accroissement en biomasse des 5 espèces étudiées augmente avec la quantité de lumière disponible (Figure 3). Toutefois, les différences observées ne sont pas significatives. Concernant l'effet de la compétition, les chênes rouges traités par herbicide ont un accroissement en biomasse supérieur aux plants non-traités ($p=0.0225$). On observe une tendance semblable entre les plants traités et les non-traités chez le cerisier tardif et le chêne à gros fruits.

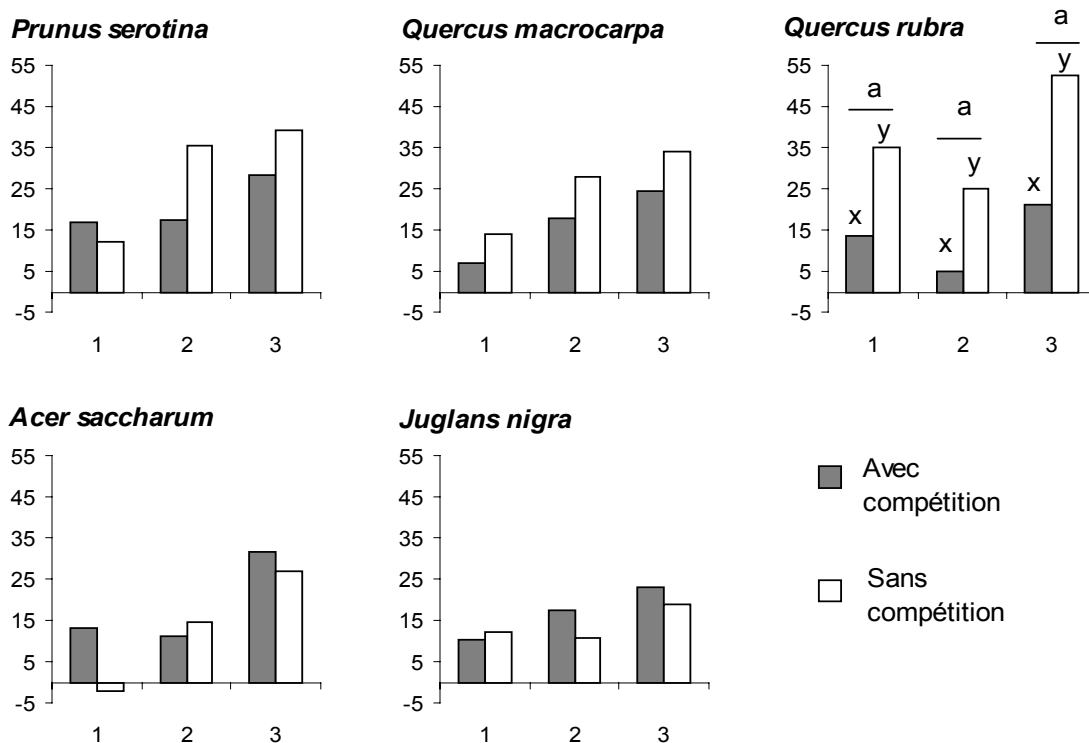


Figure 3: Effet de la lumière et du traitement herbicide sur l'accroissement en biomasse (g) des 5 espèces étudiées. Sur l'axe horizontal, les chiffres correspondent aux classes de lumière suivantes : 1 = <10%, 2 = 10-15%, 3 = >15%.

Nous avons noté des patrons intéressants en ce qui concerne l'accroissement en biomasse racinaire au cours de la deuxième saison de croissance (Figure 4). L'accroissement en biomasse racinaire de l'érable à sucre est significativement influencé par la quantité de lumière disponible ($p=0.0496$). Des tendances similaires peuvent être observées chez les 4 autres espèces étudiées quoique les différences ne soient pas significatives entre les classes de lumières. Contrairement à nos hypothèses, l'accroissement en biomasse racinaire a été significativement plus élevé chez les chênes traités par herbicide que chez les chênes non-traités ($p=0.0476$ pour le chêne à gros fruits et $p=0.0007$ pour le chêne rouge). Une démonstration que les chênes tolèrent peu la compétition et qu'ils sont avantagés lorsque celle-ci est absente.

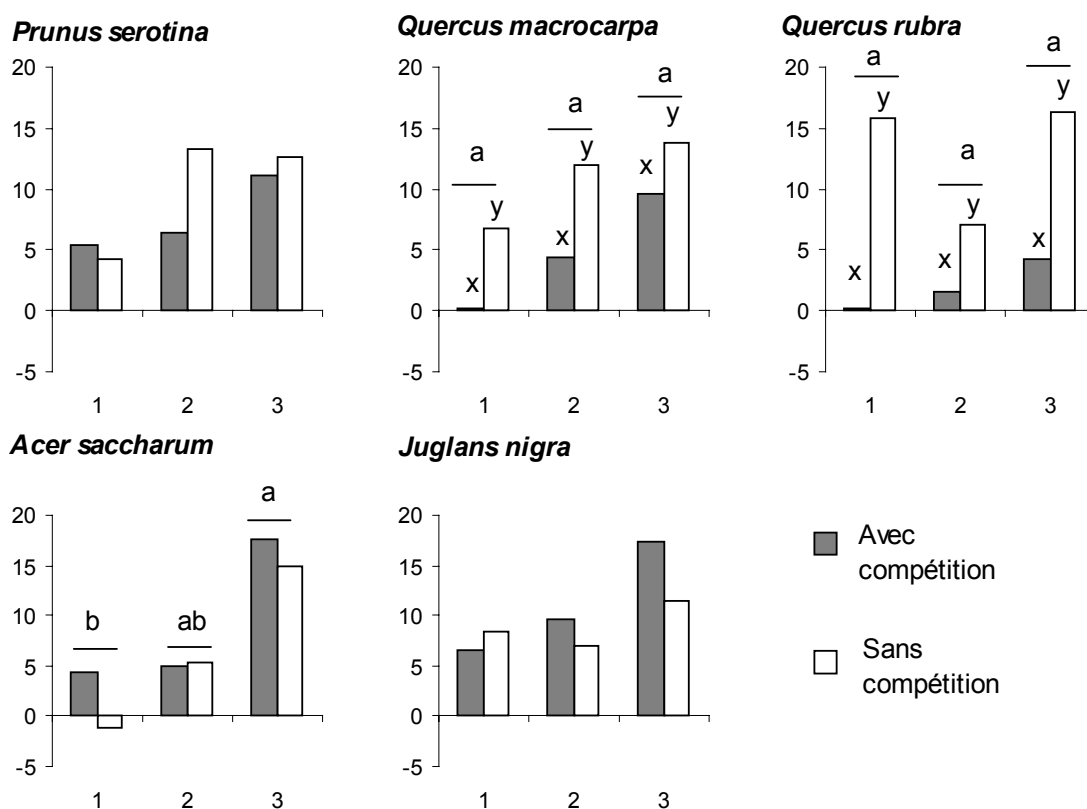


Figure 4: Effet de la lumière et du traitement herbicide sur l'accroissement en biomasse racinaire (g) des 5 espèces étudiées. Sur l'axe horizontal, les chiffres correspondent aux classes de lumière suivantes : 1 = <10%, 2 = 10-15%, 3 = >15%.

Effet de la lumière disponible et du traitement herbicide sur la répartition de la biomasse

Le ratio racine:tige des plants de chênes à gros fruits qui ont reçu le traitement herbicide est plus élevé que le rapport observé chez les plants non-traités ($p=0.0384$) (Figure 5). Initialement, les plants traités et non-traités avaient des ratios racine:tige semblables. Nous nous attendions à ce que les plants évoluant en présence de végétation compétitrice basse aient un ratio racine:tige plus élevé puisque dans cette situation, la compétition racinaire est plus importante. Toutefois, comme la lumière est probablement la ressource la plus limitante dans notre étude, le traitement herbicide a eu peu d'effets sur la

répartition de la biomasse. D'ailleurs, chez les autres espèces, on ne dénote pas de différences significatives.

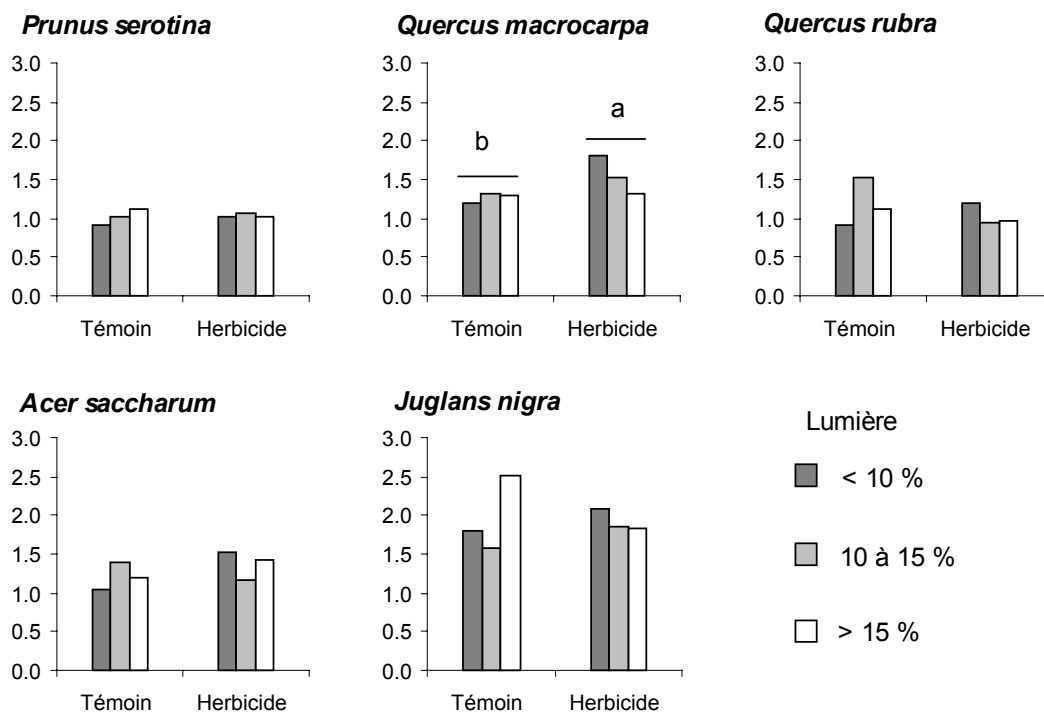


Figure 5 : Effet de la lumière et du traitement herbicide sur le ratio racine-tige (g/g) des 5 espèces étudiées.

La proportion de biomasse allouée aux feuilles chez le chêne rouge est significativement plus élevée en zone plus lumineuse (classe 3) qu'en zone moins lumineuse (classe 1 et 2) ($p=0.0136$) (Figure 6). Les noyers traités par herbicide présentent la tendance à une plus forte proportion de biomasse allouée aux feuilles, peu importe la quantité de lumière disponible.

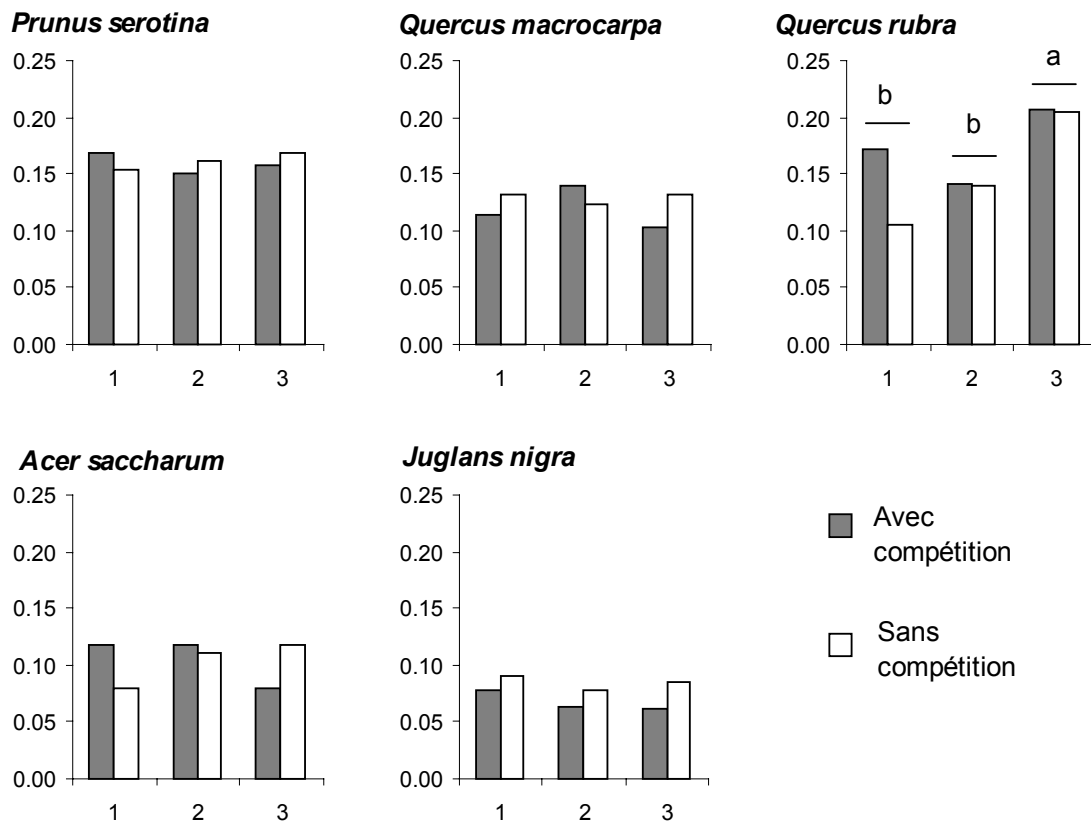


Figure 6 : Effet de la lumière et du traitement d'enlèvement de la végétation compétitrice basse sur la proportion de biomasse (%) allouée aux feuilles des 5 espèces étudiées. Sur l'axe horizontal, les chiffres correspondent aux classes de lumière suivantes : 1 = <10%, 2 = 10-15%, 3 = >15%.

Pour ce qui est de la proportion de biomasse allouée aux racines et aux racines fines, nous n'avons pas observé d'effets significatifs de la lumière et du traitement herbicide (Figure 7 et 8). Il se peut que ce soit lié aux limites de précision de la technique de récolte des racines, ou à l'été 2006 très pluvieux assurant une grande disponibilité en eau ou encore que les deux années de croissance ne suffisent pas à ce que les arbres se démarquent en fonction des facteurs de croissance auxquels ils ont été soumis.

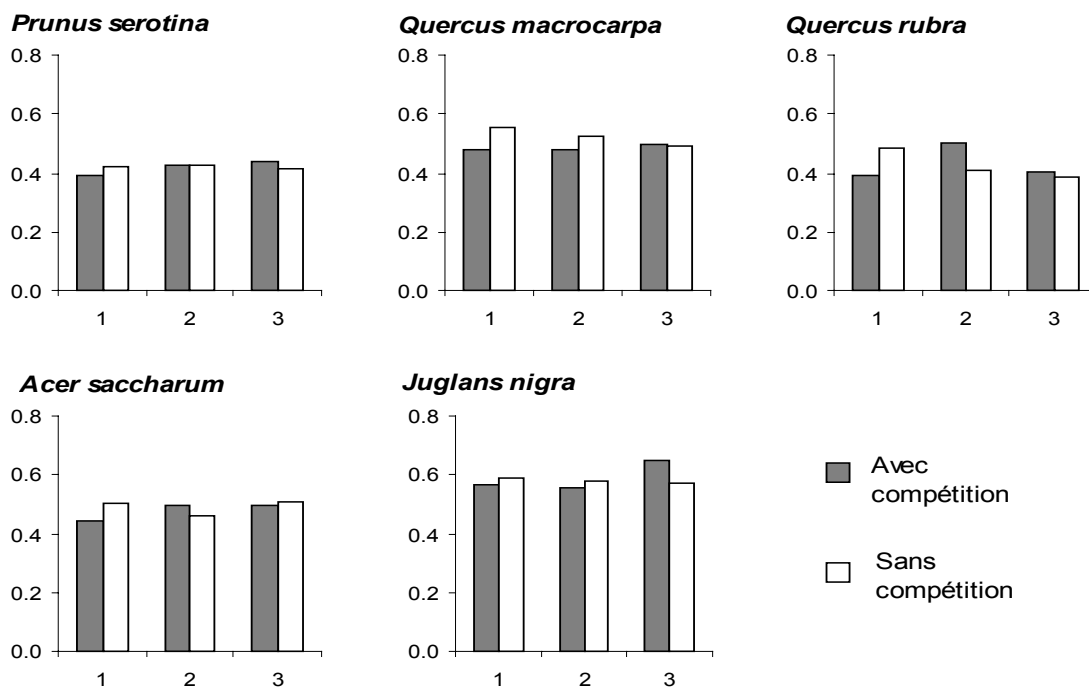


Figure 7: Effet de la lumière et du traitement herbicide sur la proportion de biomasse (%) allouée aux racines des 5 espèces étudiées. Sur l'axe horizontal, les chiffres correspondent aux classes de lumière suivantes : 1 = <10%, 2 = 10-15%, 3 = >15%.

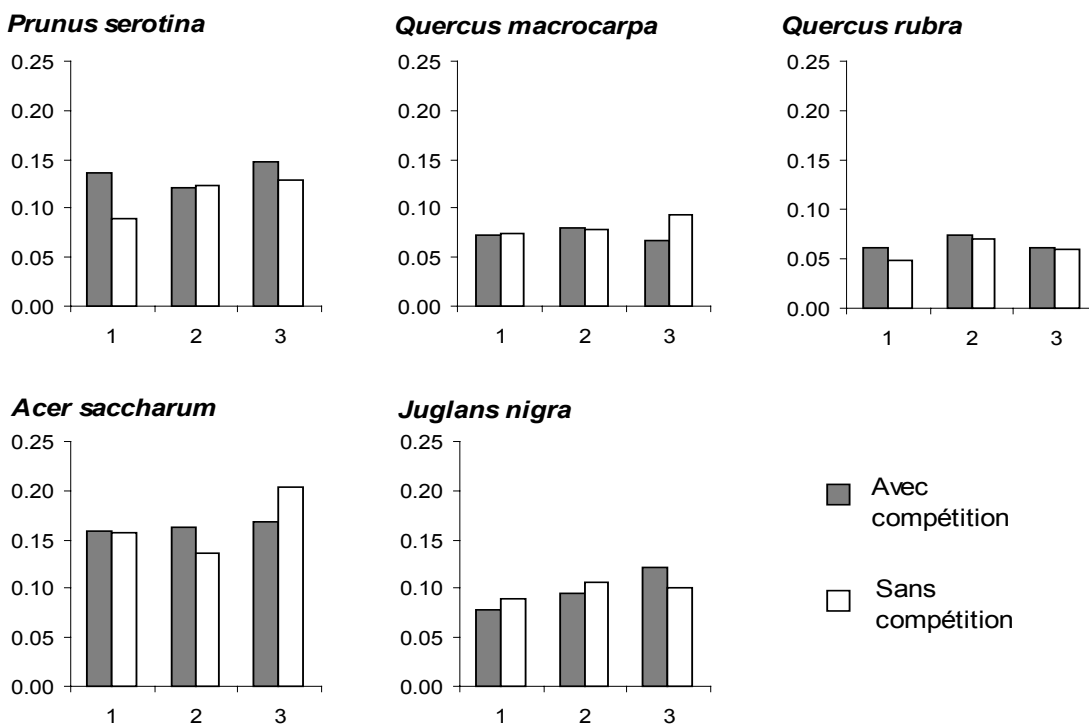


Figure 8: Effet de la lumière et du traitement herbicide sur la proportion de biomasse (%) allouée aux racines fines des 5 espèces étudiées. Sur l'axe horizontal, les chiffres correspondent aux classes de lumière suivantes : 1 = <10%, 2 = 10-15%, 3 = >15%.

Effet de la lumière disponible et du traitement sur la morphologie et la surface foliaire des plants

La surface foliaire spécifique du cerisier est plus élevée chez les plants témoin que chez les plants traités à l'herbicide ($p=0.0262$) (Figure 9). Les plants non-traités reçoivent un peu moins de lumière (moyenne de 12% vs 11%, différence non-significative) et les feuilles ont une surface plus grande par unité de masse afin de capter le plus de lumière possible. Nous nous attendions également à ce que la surface foliaire spécifique soit plus grande chez les plants installés dans les zones les plus sombre (moins de 10% de lumière) et que les espèces intolérantes à l'ombre (Prunus, Juglans et Quercus) soient plus aptes à modifier leur surface foliaire spécifique selon la quantité de lumière disponible. Ces tendances sont présentes chez le noyer et le chêne à gros fruits.

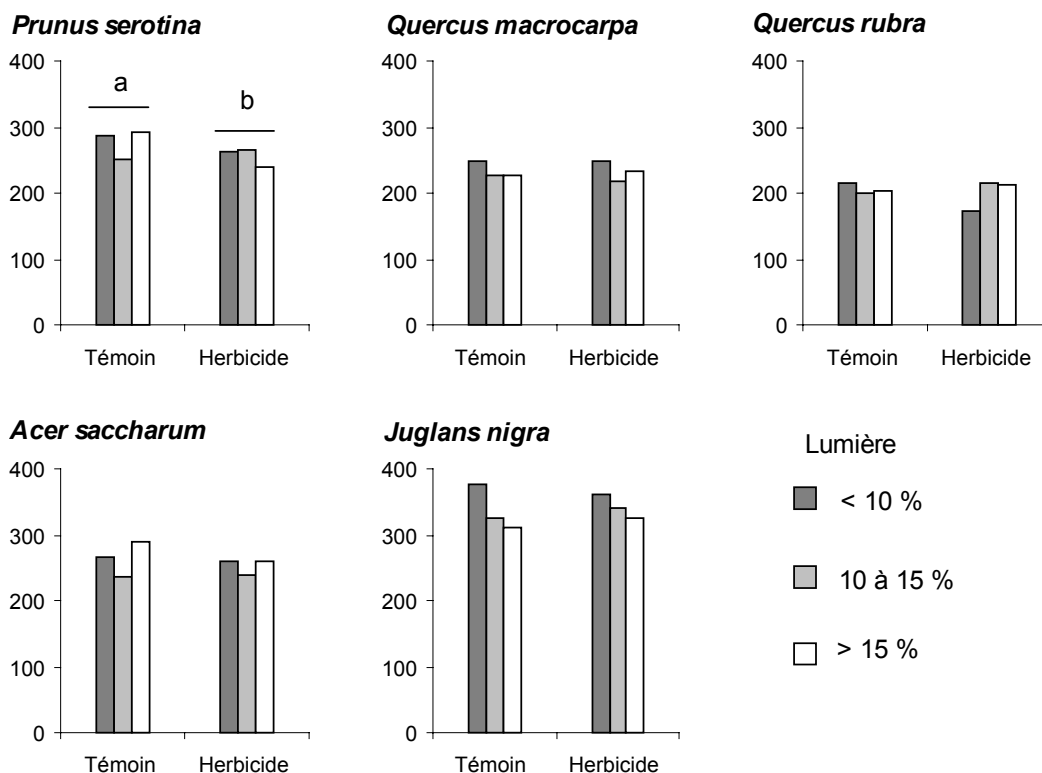


Figure 9 : Effet de la lumière et du traitement d'enlèvement de la végétation compétitrice basse sur la surface foliaire spécifique (cm^2/g) des 5 espèces étudiées.

La surface foliaire totale des plants de chêne rouge varie selon la quantité de lumière disponible ($p=0.0052$) (Figure 10). En lumière moyenne ($>15\%$), les plants ont une surface foliaire significativement plus grande qu'à moins de 15% de lumière. Pour toutes les espèces sauf le noyer noir, on peut noter une tendance à l'augmentation de la surface foliaire totale avec l'augmentation de la lumière disponible.

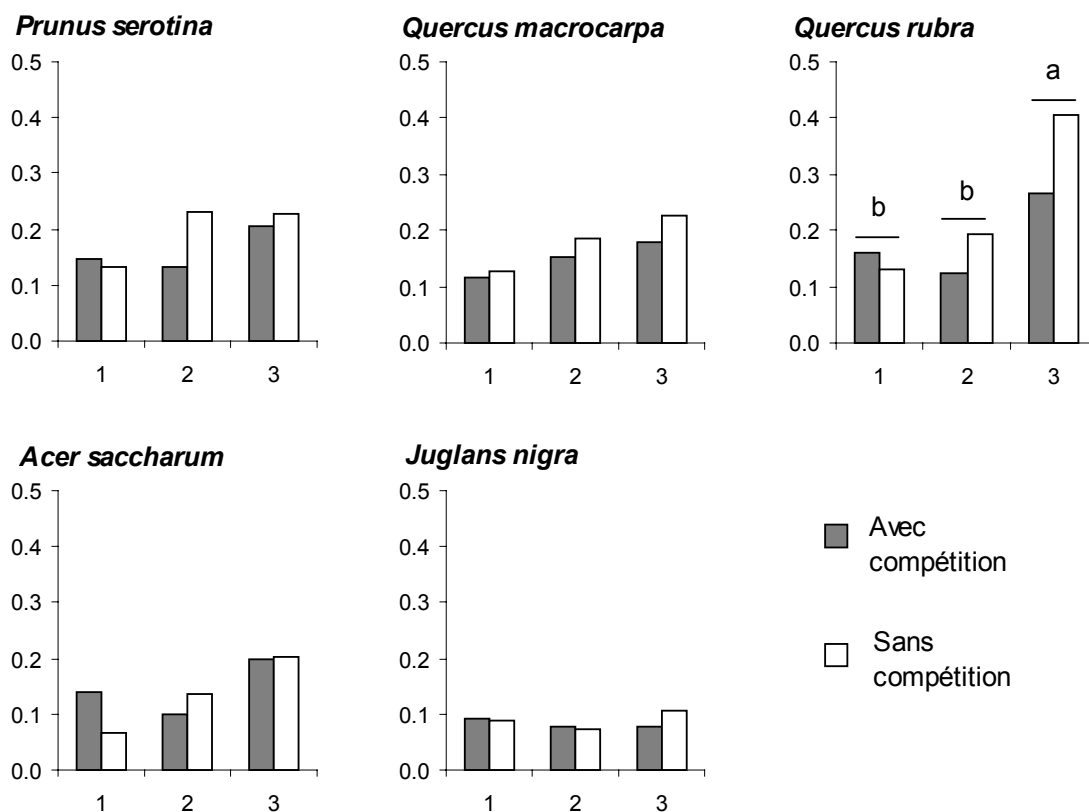


Figure 10 : Effet de la lumière et du traitement d'enlèvement de la végétation compétitrice basse sur la surface foliaire totale (m²) des 5 espèces étudiées. Sur l'axe horizontal, les chiffres correspondent aux classes de lumière suivantes : 1 = <10%, 2 = 10-15%, 3 = >15%.

Chez le chêne rouge, la surface foliaire allouée par unité de biomasse totale du plant (LAR) est significativement plus élevée à plus de 15% de lumière qu'à moins de 15% de lumière ($p=0.0174$) (Figure 11). On note une augmentation du LAR chez les érables à sucre traités en fonction de la quantité de lumière disponible. Par ailleurs, les noyers noirs traités ont un LAR plus élevé que les plants témoins et ce, dans toutes les classes de lumière. En lumière faible, nous nous attendions à ce que les plants allouent plus de surface foliaire par unité de biomasse totale du plant pour tenter de capter le plus de lumière possible.

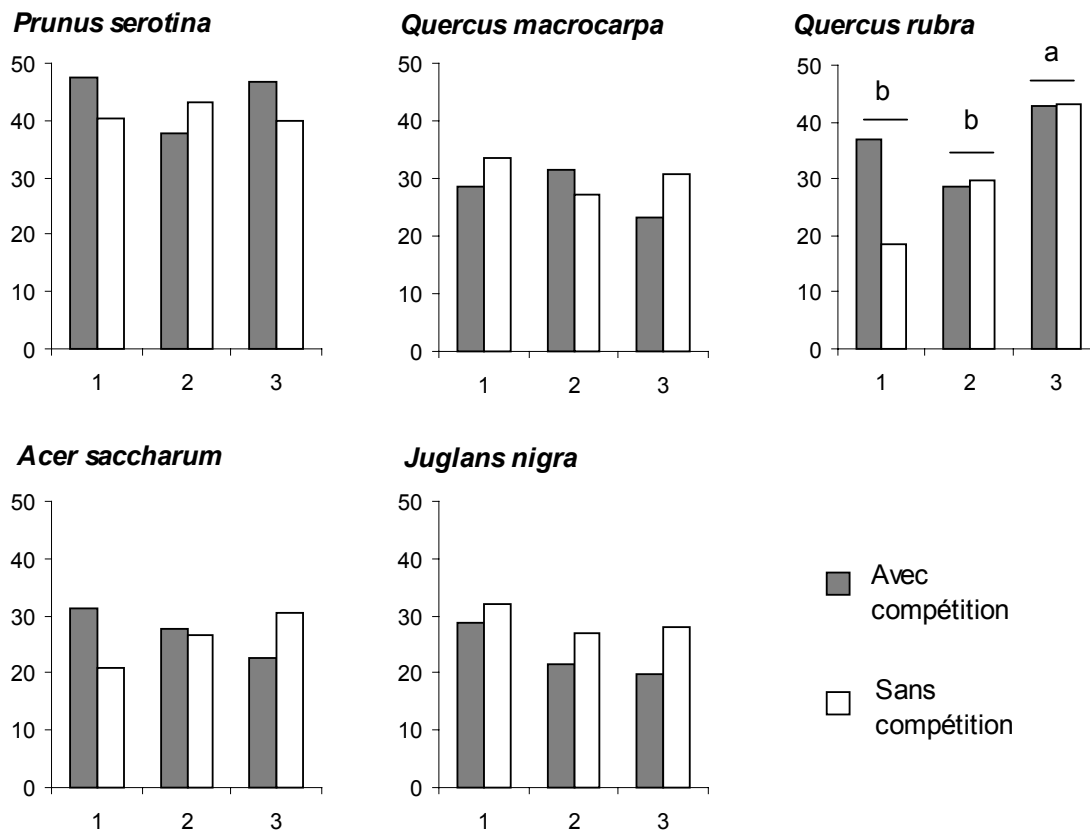


Figure 11 : Effet de la lumière et du traitement d'enlèvement de la végétation compétitrice basse sur la surface foliaire allouée par unité de biomasse du plant (LAR, cm²/g) des 5 espèces étudiées. Sur l'axe horizontal, les chiffres correspondent aux classes de lumière suivantes : 1 = <10%, 2 = 10-15%, 3 = >15%.

Corrélations entre les variables mesurées et l'accroissement en hauteur et la taille finale pour les 5 espèces étudiées

Plusieurs des variables étudiées sont corrélées à la taille finale et à l'accroissement des plants (Tableau 3). Une forte proportion de biomasse allouée aux racines est liée à un accroissement et à une taille finale plus faibles chez toutes les espèces étudiées. Par contre, un accroissement important de la biomasse racinaire au cours des 2 années de l'étude est corrélé positivement à l'accroissement en hauteur et à la hauteur finale des plants. De plus, la proportion de biomasse allouée aux feuilles et à la surface foliaire sont corrélées positivement à la croissance en hauteur et à la taille finale des plants. Le cas du noyer est plutôt inquiétant puisque aucune des variables mesurées n'influence sa taille finale et que seulement la surface foliaire totale influence positivement son accroissement en hauteur. Comme certaines de ces variables sont influencées par la quantité de lumière disponible et le traitement herbicide, nous pouvons conclure que même si la lumière et le traitement ont eu peu d'influences directes sur la croissance et la taille finale, ils ont des effets sur des variables morphométriques qui peuvent influencer le potentiel de croissance des plants. Il est donc peut-être trop tôt pour que ces effets se répercutent de manière significative sur les dimensions des plants tel que mesuré ici.

Tableau 3: Coefficients de corrélation de Spearman entre les variables de biomasse et de morphologie et l'accroissement en hauteur et la hauteur finale des 5 espèces étudiées.

	<i>Prunus serotina</i>		<i>Quercus macrocarpa</i>		<i>Quercus rubra</i>		<i>Acer saccharum</i>		<i>Juglans nigra</i>	
	Hfinal	Acch	Hfinal	Acch	Hfinal	Acch	Hfinal	Acch	Hfinal	Acch
SLA	0.2385	0.0732	-0.0216	0.0986	0.1882	-0.1413	0.0409	-0.0172	-0.1146	-0.1124
LWR	0.5079	0.5258	0.1119	0.4487	0.2706	0.5224	0.0401	0.2694	-0.1742	0.0162
Sfol	0.7608	0.6038	0.6953	0.6190	0.7570	0.4901	0.3224	0.3128	0.1209	0.3619
LAR	0.5449	0.4518	0.1003	0.4558	0.2971	0.3576	0.0953	0.2551	-0.2423	0.0207
RWR	-0.4268	-0.2691	-0.6129	-0.3993	-0.4588	-0.3694	-0.4658	-0.1190	-0.2356	0.1095
fRWR	-0.2821	-0.0339	0.1408	0.1991	-0.3206	-0.4489	-0.0946	-0.0339	-0.3046	-0.0436
Accbiom	0.5910	0.5849	0.4318	0.3887	0.7471	0.4812	0.3523	0.3537	0.1324	0.2993
Accrac	0.4925	0.5093	0.2178	0.2427	0.6412	0.3164	0.2368	0.4210	0.1026	0.2826

Les coefficients en gras sont significatifs ($p < 0.05$). SLA = surface foliaire spécifique, LWR : proportion de biomasse allouée aux feuilles. Sfol = surface foliaire totale. LAR = surface foliaire allouée par unité de biomasse. RWR = proportion de biomasse allouée aux racines. fRWR = proportion de biomasse allouée aux racines fines. Accbiom = accroissement en biomasse 2005-2006. Accrac = accroissement en biomasse racinaire 2005-2006. Hfinal = hauteur finale. Acch = accroissement en hauteur pour l'année 2006.

Discussion

Croissance, lumière et compétition

La lumière est un facteur environnemental important qui limite la croissance et la survie des espèces qui évoluent sous le couvert d'une forêt (Canham 1988, Chazdon and Pearcy 1991, Pacala and Canham 1994, Beckage et al. 2000, Beckage and Clark 2003, Ricard et al. 2003). Sous le couvert d'une forêt tempérée, la quantité de lumière disponible est souvent la ressource la plus limitée (Ricard et al. 2003, Curt et al. 2005) devenant par le fait même, le facteur abiotique qui influencent le plus la survie et la croissance des arbres plantés. Les semis et les plants s'adaptent aux conditions lumineuses dans lesquelles ils évoluent. Ces adaptations se font tant au niveau physiologique qu'au niveau morphologique et architectural afin d'optimiser l'acquisition des ressources les plus limitées et de maximiser les gains en carbone. Par exemple, la répartition de la biomasse (Aerts et al. 1991, Beaudet and Messier 1998, Van Hees and Clerkx 2003, Delagrangé et al. 2004), la morphologie foliaire (Beaudet and Messier 1998, Curt et al. 2005), la morphologie racinaire (Van Hees and Clerkx 2003, Curt et al. 2005) et le taux de croissance (Kobe et al. 1995, Kaelke et al. 2001) peuvent varier selon les conditions lumineuses.

Beaucoup de chercheurs se sont intéressés à la façon dont les semis d'arbre s'adaptent à leur environnement de croissance tant en laboratoire qu'en forêts naturelles. Parmi ceux-ci, peu se sont intéressés à la phase d'établissement d'une plantation sous couvert et peu ont intégré l'allocation aux racines et la croissance racinaire dans leurs études. Au cours de la phase d'établissement, on souligne souvent que les plants répondent peu à leur environnement de croissance, mais on suggère tout de même d'ouvrir la canopée et de maîtriser la végétation compétitrice basse (Johnson et al. 1986, Hannah 1988, Gemmel et

al. 1996, Zaczek 2002). Notre étude nous a permis de mesurer que les conditions de lumière et de compétition n'ont pas affecté de façon significative la croissance et la taille finale des plants des différentes espèces. La quantité de lumière disponible et le traitement herbicide ont eu peu d'effets significatifs sur la croissance en hauteur et la taille finale des plants, mais ils ont affecté soit la morphologie foliaire, soit l'accroissement en biomasse ou soit la distribution de la biomasse aux différentes structures des cerisiers tardifs, des chênes à gros fruits, des érables à sucre et des noyers noirs. Le chêne rouge a présenté des résultats singuliers puisque l'espèce a modifié sa morphologie foliaire, son accroissement en hauteur et sa proportion de biomasse foliaire en fonction de la lumière disponible, et son accroissement en biomasse a été plus grand en absence de compétition. Kaelke et al. (2001) se sont interrogé sur l'utilisation appropriée du chêne rouge en plantations sous couvert puisque, selon eux, c'est une espèce peu plastique qui aurait de la difficulté à répondre à des conditions de croissance variable. Dans les conditions de la présente étude, le chêne rouge a définitivement démontré une plasticité en modifiant de façon significative son accroissement en biomasse, sa morphologie foliaire et la répartition de sa biomasse.

Les résultats obtenus sont similaires à ceux obtenus par Paquette et al. (2007) à propos du chêne rouge et du cerisier tardif: en plantation sous couvert, le chêne rouge, de tolérance intermédiaire, réagissait plus fortement à une augmentation de lumière que le cerisier tardif, une espèce de début de succession, intolérante à l'ombre. Par contre, plusieurs études ont démontré que les espèces intolérantes à l'ombre sont plus plastiques que les espèces de fin de succession (Bazzaz 1979, Wayne and Bazzaz 1993, Küppers et al. 1996, Montgomery 2004). Il est bien probable que le niveau moyen de lumière observé dans le jeune peuplement de bouleaux gris étudié ici ne permette pas la pénétration de suffisamment de lumière pour favoriser la croissance du cerisier tardif comme celle du noyer noir, deux espèces intolérantes à l'ombre. La plus forte allocation de biomasse aux racines mesurée chez le noyer noir correspond bien à ce qui est attendu de la plantation sous couvert: des plants qui développent minimalement bien le système racinaire en situation d'ombrage ce qui permettrait de répondre à l'ouverture de la canopée. Cette ouverture devra cependant permettre d'élever le niveau de lumière au dessus des valeurs maximales de 15% de la présente étude. Bien qu'il y ait peu de résultats significatifs chez le chêne à gros fruit, une espèce de tolérance intermédiaire à l'ombre, l'espèce semble être favorisée par une augmentation de la lumière disponible et une diminution de la compétition herbacée et arbustive à sa périphérie.

La compétition herbacée et arbustive présente sous la canopée d'une forêt, même si elle est généralement plus faible que celle rencontrée en milieu ouvert, peut affecter la croissance des semis (De Stevens 1991, Berkowitz et al. 1995, George and Bazzaz 1999, Beckage et al. 2000, Beckage and Clark 2003). Au moment de la plantation et durant la phase d'établissement, la hauteur des plantes compétitrices peut être plus élevée que celle des arbres plantés. Par conséquent, la compétition périphérique basse influence aussi la quantité de lumière qui atteint la cime de l'arbre et peut donc limiter la croissance des plants (Wagner and Radosevich 1998, George and Bazzaz 1999, Balandier et al. 2006). Dans la présente étude, la surface foliaire spécifique (surface déployée par gramme de tissus) du cerisier était plus importante chez les plants non-traités que chez les plants

traités à l'herbicide, une adaptation reconnue à la réduction de la disponibilité de la lumière.

La présence de compétition herbacée et arbustive peut aussi augmenter la compétition pour l'eau et les éléments nutritifs présents dans le sol. En conditions de compétition pour les ressources du sol, les plants allouent généralement plus de biomasse à leur système racinaire de façon à favoriser une meilleure exploration du sol et une meilleure absorption de l'eau et des éléments nutritifs (Kolb and Steiner 1990, Lambers and Poorter 1992). L'enlèvement de la végétation compétitrice basse n'a pas eu l'effet escompté chez toutes les espèces et n'a pas modifié la distribution de la biomasse aux racines et à la tige. Les chênes à gros fruits traités à l'herbicide ont présenté une plus grande proportion de biomasse de racines que les chênes non-traités ce qui est contraire à notre hypothèse de départ. Nous n'avons pas mesuré sur l'espace traité le niveau d'occupation par les racines des plantes compétitrices qui poussaient à la marge de la zone traitée et il est possible qu'elles aient eu un développement racinaire important dans la zone traitée, induisant une compétition racinaire. Il est aussi possible que le traitement au glyphosate ait eu un effet négatif sur le niveau d'humidité du sol, mais l'analyse des données d'humidité ne nous a pas permis de déceler cette différence. Plusieurs études abordant l'enrichissement sous-couvert ont démontré que l'enlèvement de la végétation compétitrice basse avait peu d'influence sur la croissance et la survie des arbres plantés (Smidt et Puettman 1998; Lorimer et al 1994; Buckley et al. 1998, Adjers et al. 1995) alors que d'autres ont conclu à des effets négatifs (De Stevens 1991, Berkowitz et al. 1995, George and Bazzaz 1999, Beckage et al. 2000, Beckage and Clark 2003).

Un débat existe toujours sur l'influence spécifique de la compétition souterraine sur la croissance de la régénération naturelle ou artificielle évoluant en conditions de basse lumière. En condition de faible lumière, plusieurs études n'ont pas réussi à déceler un effet important de la diminution de la compétition souterraine, dû à l'enlèvement de la compétition herbacée et arbustive et à l'utilisation de tranchées, sur la croissance de semis ou d'arbres plantés (Teclaw and Isebrands 1993, Pacala and Canham 1994, Gordon et al. 1995, Buckley et al. 1998, George and Bazzaz 1999, Finzi and Canham 2000, Ricard et al. 2003, Curt et al. 2005). D'autres chercheurs ont, par ailleurs, démontré que la lumière n'était pas la seule ressource limitant la croissance des plants sous couvert et que la compétition souterraine pour l'eau ou les éléments nutritifs avait aussi un rôle important à jouer (Kolb and Steiner 1990, Coomes 2000, Spetich et al. 2002, Beckage and Clark 2003, Lindh et al. 2003). Il semblerait que les conditions de sol et la quantité de lumière disponible déterminent la portée de la compétition souterraine : en sols plus pauvres et plus secs et en conditions lumineuses plus fortes, la compétition souterraine devient de plus en plus importante (Putz and Canham 1992, Coomes 2000, Ricard et al. 2003).

La phase d'établissement, le système racinaire et la croissance

La période de 3 ans entre la plantation et la récolte des arbres formant le couvert dans la méthode du « shelterwood » américain permettrait aux plants, selon Johnson (1984) et Dey and Parker (1997), de se remettre du choc de transplantation et de développer un

système racinaire efficace avant que la compétition avec la végétation périphérique ne devienne plus importante. Même si la phase d'établissement est généralement reconnue comme étant une phase critique sur le plan hydrique, nous avons observé que les plants qui présentaient une proportion plus importante de biomasse racinaire étaient ceux qui obtenaient un accroissement en hauteur et une taille finale plus faibles. D'ailleurs, le traitement herbicide et la lumière disponible n'ont pas eu d'effets significatifs sur la proportion de biomasse allouée aux racines et aux racines fines. Quelques études avaient aussi conclu que les conditions de lumière et de compétition ont plus d'influence sur la morphologie, soit foliaire ou racinaire, que sur l'allocation en biomasse aux différentes parties de l'arbre ou de la plante (Cahill Jr 2003, Curt and Prevosto 2003, Curt and Prevosto 2003, Machado et al. 2003, Curt et al. 2005). D'un autre côté, nous avons mesuré que les plants qui ont eu un accroissement important de leur biomasse racinaire au cours des deux années de l'étude sont ceux qui ont eu une croissance en hauteur et une hauteur finale plus élevée : la proportion de biomasse racinaire était cependant plus faible que dans le cas des arbres de faible croissance. Chez les cinq espèces étudiées, l'augmentation de la taille du système racinaire était plus importante en zone plus lumineuse, où les plants avaient la possibilité de réaliser plus de photosynthèse ce qui, selon Van den Driessche (1987), favorise le développement de nouvelles racines et une meilleure croissance des plants. L'accroissement de la lumière disponible dans les secteurs les plus ombragés par une ouverture prochaine devrait permettre d'avantager les plants de faible croissance qui ont un ratio racine:tige élevé.

Conclusion

La plantation sous couvert est une technique à privilégier pour redonner une valeur écologique et économique aux peuplements de feuillus intolérants de la Montérégie. Afin de mettre sur pied une marche à suivre qui donnera de bons résultats, il est important de connaître les facteurs qui favorisent un meilleur établissement et une meilleure croissance des arbres plantés. La quantité de lumière disponible et le traitement herbicide ont eu peu d'effets significatifs sur la croissance en hauteur et la taille finale des plants, mais ils ont affecté soit la morphologie foliaire, soit l'accroissement en biomasse ou soit la distribution de la biomasse aux différentes structures des cerisiers tardifs, des chênes à gros fruits, des érables à sucre et des noyers noirs. Par contre, le chêne rouge a démontré une stratégie de croissance particulière : plusieurs des variables mesurées ont atteint des valeurs supérieures en conditions plus lumineuses et en absence de compétition. Chez toutes les espèces étudiées, l'accroissement en biomasse totale et racinaire pour les deux années de l'étude s'est avéré plus important lorsqu'il y avait plus de lumière disponible. D'ailleurs, certaines variables de morphologie et de biomasse mesurées sont positivement corrélées à la taille finale et à l'accroissement en hauteur des plants. Ainsi, durant la phase d'établissement, l'augmentation de la lumière disponible et l'enlèvement de la végétation compétitrice basse ont eu peu d'effets directs sur la taille et la croissance, mais ils ont pu influencer la stratégie de croissance des plants, ce qui pourrait influencer leur capacité à accélérer leur croissance en réponse à la prochaine ouverture du peuplement.

L'ouverture ultérieure de la canopée qui est normalement prescrite pour les cas de plantation sous couvert devrait favoriser une meilleure croissance en hauteur.

La lumière est le facteur qui semble avoir eu le plus d'influence sur les variables d'accroissement, de morphologie et de distribution de biomasse mesurées. Dans un peuplement où le recouvrement au sol des herbacées et des arbustes n'augmentent pas de façon importante en fonction de la lumière disponible comme c'est le cas ici, il serait envisageable d'étudier l'effet d'une ouverture plus forte de la canopée dès la première année et de maintenir la lumière disponible à plus de 15%.

Bibliographie

- Aerts, R., R. G. A. Boot, and P. J. M. van der Aart. 1991. The relation between above- and below ground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* **87**:551-559.
- Balandier, P., C. Collet, J. H. Miller, P. E. Reynolds, and S. M. Zedaker. 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* **79**:3-27.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual review of ecological systematics* **10**:351-371.
- 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 Resources* **28**: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**:1849-1861.
- Beckage, B., J. S. Clark, B. D. Clinton, and B. L. Haines. 2000. A long term study of tree seedling recruitment in southern Appalachian forests: the effects of canopy gaps and shrub understories. *Canadian Journal of Forest Research* **30**:1617-1631.
- Berkowitz, A. R., C. D. Canham, and V. R. Kelly. 1995. Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology* **76**:1156-1168.
- Brand, D. G. 1991. The Establishment of Boreal and Sub-Boreal Conifer Plantations - an Integrated Analysis of Environmental-Conditions and Seedling Growth. *Forest Science* **37**:68-100.
- Buckley, D. S., T. L. Sharik, and J. G. Isebrands. 1998. Regeneration of northern red oak: positive and negative effects of competitor removal. *Ecology* **79**:65-78.
- Burdett, A. N. 1990. Physiological Processes in Plantation Establishment and the Development of Specifications for Forest Planting Stock. *Canadian Journal of Forest Research* **20**:415-427.
- Cahill Jr, J. F. 2003. Lack of relationship between below-ground competition and allocation to roots in 10 grassland species. *Journal of ecology* **91**:532-540.

- Canham, C. D. 1988. Growth and canopy architecture of shade tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* **69**:786-795.
- Chazdon, R. L., and R. W. Pearcy. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience* **41**:760-766.
- Cogliastro, A., D. Gagnon, and A. Bouchard. 1993. Effet des sites et des traitements sylvicoles sur la croissance, l'allocation en biomasse et l'utilisation de l'azote de semis de quatre espèces feuillues en plantations dans le sud-ouest du Québec. *Canadian Journal of Forest Research* **23**:199-209.
- Coomes. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: A theoretical framework and review of experiments. *Ecological monographs* **70**:171-207.
- Curt, T., L. Coll, B. Prévosto, P. Balandier, and G. Kunstler. 2005. Plasticity in growth, biomass allocation and root morphology in beech seedlings as induced by irradiance and herbaceous competition. *Annals of Forest Science* **62**:51-60.
- Curt, T., and B. Prévosto. 2003. Rooting strategy of naturally regenerated beech in Silver birch and Scots pine woodlands. *Plant and soil* **255**:265-279.
- Curt, T., and B. Prévosto. 2003. Root biomass and rooting profile of naturally regenerated beech in mid-elevation Scots pine woodlands. *Plant Ecology* **167**:269-282.
- De Stevens, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology* **72**:1076-1088.
- 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**:775-784.
- Dey, C. D., and W. C. Parker. 1997. Overstory Density affects field performance of underplanted red oak (*Quercus rubra* L.) in Ontario. *Northern journal of applied forestry* **14**:120-125.
- Finzi, A. C., and C. D. Canham. 2000. Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest. *Forest Ecology and Management* **131**:153-165.
- Gemmel, P., U. Nilsson, and T. Welander. 1996. Development of oak and beech seedlings planted under varying shelterwood densities and with different site preparation methods in southern Sweden. *New forests* **12**:141-161.
- George, L. O., and F. A. Bazzaz. 1999. The fern understory as an ecological filter: Growth and survival of canopy-tree seedlings. *Ecology* **80**:846-856.
- Gordon, A. M., J. A. Simpson, and P. A. Williams. 1995. Six-year response of red oak seedlings planted under a shelterwood in central Ontario. *Canadian Journal of Forest Research* **25**:603-613.
- Hannah, P. R. 1988. The shelterwood method in northeastern forest types: a literature review. *Northern journal of applied forestry* **5**:70-77.
- Jacobs, D. F., A. L. Ross-Davis, and A. S. Davis. 2004. Establishment success of conservation tree plantations in relation to silvicultural practices in Indiana, USA. *New forests* **28**:23-36.
- Johnson, P. S., C. D. Dale, and K. R. Davidson. 1986. Planting northern red oak in the Missouri Ozarks: A prescription. *Northern journal of applied forestry* **3**:66-68.
- Kaelke, C. M., E. L. Kruger, and P. B. Reich. 2001. Trade-offs in seedling survival, growth, and physiology among seven species of contrasting successional status

- along a light-availability gradient. *Canadian Journal of Forest Research* **31**:1602-1616.
- Kobe, R. K., S. W. Pacala, and J. A. Silander. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological applications* **5**:517-532.
- Kolb, T. E., and K. C. Steiner. 1990. Growth and Biomass Partitioning of Northern Red Oak and Yellow-Poplar Seedlings - Effects of Shading and Grass Root Competition. *Forest Science* **36**:34-44.
- Küppers, M., H. Timm, F. Orth, J. Stegemann, R. Stöber, H. Schneider, K. Paliwal, K. S. T. K. Karunaichamy, and R. Ortiz. 1996. Effects of light environment and successional status on lightfleck use by understory trees of temperate and tropical forests. *Tree physiology* **16**:69-80.
- Lambers, H., and H. Poorter. 1992. Inherent variation in growth-rate between higher-plants - A search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in ecological research* **23**:187-261.
- Lindh, B. C., A. N. Gray, and T. A. Spies. 2003. Responses of herbs and shrubs to reduced root competition under canopies and in gaps: a trenching experiment in old growth Douglas fir forests. *Canadian Journal of Forest Research* **33**:2052-2057.
- Machado, J. L., M. B. Walters, and P. B. Reich. 2003. Below-ground resources limit seedling growth in forest understories but do not alter biomass distribution. *Annals of Forest Science* **60**:319-330.
- Margolis, H. A., and D. G. Brand. 1990. An ecophysiological basis for understanding plantation establishment. *Canadian Journal of Forest Research* **20**:375-390.
- Montgomery. 2004. Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient. *Tree physiology* **24**:155-167.
- Pacala, S. W., and C. D. Canham. 1994. Sapling growth as a function of resources in north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research* **24**:2172-2183.
- 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**:278-287.
- Putz, F. E., and C. D. Canham. 1992. Mechanisms of Arrested Succession in Shrublands - Root and Shoot Competition between Shrubs and Tree Seedlings. *Forest Ecology and Management* **49**:267-275.
- Ricard, J.-P., C. Messier, S. Delagrangé, and 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* **60**:749-756.
- Spetich, M. A., C. D. Dey, P. S. Jonhson, and D. L. Graney. 2002. Competitive Capacity of *Quercus rubra* L. planted in Arkansas' Boston Mountains. *Forest Science* **48**:504-517.
- Teclaw, R. M., and J. G. Isebrands. 1993. An artificial regeneration system for establishing northern red oak on dry-mesic sites in the Lake States, USA. *Annals of Forest Science* **50**:543-552.

- Van Hees, A. F. M., and A. P. P. M. Clerkx. 2003. Shading and root-shoot relations in saplings of silver birch, pedunculate oak and beech. *Forest Ecology and Management* **176**:439-448.
- Wagner, R. G., and S. R. Radosevich. 1998. Neighborhood approach for quantifying interspecific competition in coastal Oregon forests. *Ecological applications* **8**:779-794.
- Wayne, P. M., and F. A. Bazzaz. 1993. Birch seedling responses to daily time courses of light in experimental forest gaps and shadehouses. *Ecology* **74**:1500-1515.
- Zaczek, J. J. 2002. Composition, diversity, and height of tree regeneration, 3 years after soil scarification in a mixed-oak shelterwood. *Forest Ecology and Management* **163**:205-215.