

**Revue de littérature et recommandations à propos des pratiques  
sylvicoles associées au Bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*)**

Rapport volet 1

par:  
Christian Messier  
Marilou Beaudet  
Sylvain Delagrangé  
Annie Morin  
et  
Julie Poulin

**Groupe de recherche en écologie forestière interuniversitaire  
(GREFi)  
Université du Québec à Montréal**

**Novembre 2002**

## **AUTÉCOLOGIE DU BOULEAU JAUNE**

### *Climat, aire de répartition et peuplements*

Le bouleau jaune est une espèce que l'on trouve sous des climats frais où les précipitations sont abondantes. Cette essence requiert généralement, pour sa germination et sa croissance, des sols riches et humides<sup>1</sup> (ex.: loams fertiles bien drainés ou loams sableux à drainage intermédiaire). Au Québec, le bouleau jaune est à la limite nord de son aire de distribution, ce qui pourrait le prédisposer à une sensibilité accrue aux stress (insectes, maladies, blessures causées par la machinerie ou encore sécheresse). Le bouleau jaune forme rarement des peuplements purs, excepté sur de petites superficies (suite à un feu ou à l'abandon d'un espace défriché). Il est présent en forêt feuillue (érablière à bouleau jaune) mais aussi en forêt mixte (sapinière à bouleau jaune, bétulaie jaune à sapin).

### *Production et dispersion des graines*

La production de graines viables du bouleau jaune est extrêmement variable d'une année à l'autre et est meilleure lors des bonnes années semencières (tous les 2 ou 3 ans). Normalement, la production des graines commence vers l'âge de 40 ans et est optimale à l'âge de 70 ans<sup>1</sup>. La dispersion des graines est assurée par le vent et s'effectue sur une période relativement longue (d'août à mars, maximum en octobre<sup>2</sup>). Les graines voyagent sur des distances moyennes de 100 à 400m, mais peuvent atteindre 1km sur de la neige durcie<sup>1,3</sup>. Une perturbation du sol est reconnue pour très profitable à la germination des graines de cette essence<sup>4</sup>.

### *Germination et établissement des semis*

Seulement 1% des graines viables parviennent au stade de semis<sup>2</sup>. Ce taux de mortalité élevé est attribuable à la prédation, aux attaques de pathogènes, ou à l'épuisement des réserves. De plus, le nombre de semis s'établissant avec succès ne semble pas être limité par la disponibilité en graines mais plutôt par la présence d'un substrat adéquat.

Le bois en décomposition et les souches recouvertes de mousses constituent de bons substrats de germination pour le bouleau jaune. White *et al.* ont démontré que malgré la faible proportion de ces microsites dans les parterres forestiers (12%), ils représentent 58% des sites d'établissement de cette espèce<sup>5</sup>. Cependant, les microsites permettant une bonne germination du bouleau jaune ne permettent pas nécessairement sa survie à long terme ; une mortalité peut survenir suite à un mauvais enracinement et/ou à une intensité lumineuse insuffisante.

En revanche, les microsites où le sol minéral a été exposé après une perturbation sont souvent décrits comme étant particulièrement favorables à la germination du bouleau jaune. Si le sol minéral est mélangé à l'humus, ces microsites peuvent aussi être favorable à la croissance et la survie du bouleau jaune. La perturbation du sol ramène les graines à la surface du sol forestier,

les exposant aux températures plus clémentes nécessaires à leur germination. Sans cette perturbation, la faible quantité de réserves contenues dans la petite graine de bouleau jaune ne lui permettrait pas de produire un hypocotyle assez robuste pour percer la couche de feuilles mortes, à l'inverse de l'érule et du hêtre.

Concernant l'ouverture du couvert, il n'est pas réellement démontré qu'une augmentation de la lumière soit propice à la germination du bouleau jaune. En effet, les bénéfices d'une augmentation de la lumière ou de la modification spectrale sur la germination du bouleau jaune sont mal connus. Une étude réalisée au Québec<sup>4</sup> a montré que l'absence de litière semblait plus importante pour la germination que le degré d'ouverture du couvert. La bonne germination du bouleau jaune observée dans les trouées causées par des chablis pourrait donc être liée à la perturbation du sol associée à la chute de l'arbre plus qu'à l'augmentation de la lumière. D'un autre côté, une ouverture du couvert pourrait augmenter la température au sol et donc être favorable à l'établissement du bouleau jaune<sup>6</sup>, mais dans certains cas, cette augmentation de la température pourrait également entraîner un assèchement du sol.

#### *Croissance et survie en relation avec la disponibilité de la lumière*

Le bouleau jaune est depuis longtemps considéré comme une espèce semi tolérante à l'ombre<sup>7,8</sup>. Il a effectivement déjà été montré qu'un ombrage partiel est plus favorable à sa croissance que la pleine lumière<sup>9,10</sup>. En pleine lumière, les jeunes arbres seraient soumis à des conditions environnementales (vents, température, humidité de l'air) plus sévères qu'en condition ombragée, ce qui forcerait un investissement en carbone plus important pour les mécanismes de protections au détriment de la croissance de l'arbre.

En ce qui concerne la quantification de cet ombrage partiel, plusieurs études convergent pour fixer à 45% de la lumière totale l'intensité optimale pour la croissance du bouleau jaune. L'expérience de référence de Logan<sup>11</sup> citée par ces études montre effectivement que la *biomasse totale* est supérieure lorsque les arbres sont soumis à 45% de la lumière totale relativement aux intensités lumineuses inférieures. Cependant, cette différence ne s'observe pas pour la *hauteur* entre les arbres soumis à 45 et 20% de lumière (cf. Figure 1 tirée d'une expérimentation en pépinière en 2001 et décrivant les mêmes résultats<sup>10</sup>). De plus, pour cette expérience, Logan a arrosé seulement les plants soumis à 45% de la lumière totale afin de prévenir le dessèchement causé par l'évapotranspiration qui était de 10% supérieure à celle mesurée aux intensités lumineuses plus faibles. Si les intensités lumineuses plus fortes provoquent une augmentation de la consommation en eau par une évapotranspiration plus importante, il semble qu'une ouverture plus grande du couvert en milieu naturel conduirait aux mêmes résultats, surtout en période de sécheresse en période estivale. Conséquemment, les grandes ouvertures seraient en théorie plus favorables pour le bouleau jaune dans les climats plus frais et plus humides<sup>12</sup>. Plusieurs études

existent sur les relations entre la croissance en hauteur et en diamètre et la lumière en milieu naturel, mais les résultats varient quelque peu selon les sites et la taille des bouleaux jaunes étudiés. Plusieurs études<sup>13,14,15</sup> montrent très clairement que la croissance de bouleau jaune de 0,5 à 3m de haut est supérieure à celle de l'érable à sucre et du hêtre à grandes feuilles le long d'un gradient de lumière de 1 à 40%. Donc, pour obtenir une croissance supérieure aux autres espèces, il n'est pas nécessaire d'augmenter la lumière de façon dramatique. Cependant, le bouleau jaune augmenterait sa croissance radiale et en hauteur de façon plus marquée que l'érable à sucre et le hêtre à grandes feuilles au fur et à mesure que la lumière augmente pour atteindre un maximum entre 20 et 50% de la lumière totale. Une étude récente<sup>16</sup> montre, par exemple, que la croissance en hauteur et la production de biomasse atteint un maximum dans des trouées de surface allant de 80 à 100m<sup>2</sup> (Figure 3). De même, la mortalité juvénile du bouleau jaune diminuerait très rapidement avec l'augmentation de la lumière pour être minimale dès 15% de la lumière totale<sup>17</sup>. Au cours de son développement en taille, les besoins en lumière du bouleau jaune augmentent<sup>18</sup>, ce qui sous-entend que même si sa germination et sa croissance juvénile peuvent s'effectuer en conditions de faibles intensités lumineuses, sa croissance et sa survie à long terme nécessitent une ouverture durable ou fréquente du couvert<sup>19</sup> car le bouleau jaune tolère peu les périodes de suppression soit au maximum pendant 3 à 5 ans<sup>5,20</sup>. Cependant, une étude<sup>21</sup> montre clairement que la taille maximale que le bouleau jaune, l'érable à sucre et le hêtre à grandes feuilles peuvent atteindre est de moins de 1m pour des intensités lumineuses d'environ 1%, et atteint 4m à des intensités lumineuses de seulement 5%. Donc, même sous de très faibles intensités lumineuses, il est possible de retrouver du bouleau jaune d'environ 4m, si les conditions de germination étaient adéquates. Cependant, la survie et la croissance à long terme du bouleau jaune sont menacées à moins de 10% de lumière.

#### *Effet du sol et de la compaction*

La disponibilité en eau et en nutriments dans le sol est également primordiale à la croissance des semis. Actuellement, de plus en plus d'études sont réalisées sur l'impact de l'action de la machinerie lourde (principalement compaction du sol et orniérage) sur la productivité des sols. Il est maintenant bien connu que la compaction diminue la disponibilité en eau<sup>22,23</sup> (baisse de la porosité) et en minéraux<sup>24</sup> (lessivage) dans les sols. Mais la compaction diminue également la croissance racinaire<sup>23,24</sup> (asphyxie racinaire, baisse de la pénétration dans le sol, etc.) ainsi que le développement global des plantes<sup>23</sup> (diminution de la photosynthèse, de la production de graine, etc.). Il est aussi possible que le passage répété de la machinerie lourde a pour effet de compacter le sol et d'ainsi limiter la capacité des racines fines (< 5mm) à assumer leur rôle d'absorption de l'eau et des minéraux, et même d'endommager directement une forte proportion des racines fines, causant ainsi une mortalité prématurée des tiges résiduelles (proposition de recherche soumise

par C. Messier et collaborateurs au Fond FQRNT-Fond forestier). Un autre étude<sup>23</sup> montre qu'il est parfois possible de contrecarrer les effets négatifs de la compaction des sols (ex.: par la fertilisation, l'aération du sol, etc.), mais cela nécessite des interventions coûteuses. La prévention demeure donc le meilleur outil pour la conservation de l'intégrité des sols.

#### *Végétation compétitrice*

Selon les hypothèses de Grime<sup>25</sup>, une augmentation des ressources amène une augmentation de la densité de plantes et donc une augmentation de la compétition entre les individus d'une même espèce et d'espèces différentes. Ainsi, l'augmentation de l'ouverture du couvert augmenterait la diversité et la densité d'espèces, ce qui tend à augmenter la compétition, d'autant plus que les espèces de lumière sont généralement considérées comme très agressives<sup>26</sup>. Afin de limiter cette compétition potentiellement nuisible, tant au-dessus comme au-dessous du sol, il est recommandé de réduire la taille des ouvertures de façon à favoriser la croissance du bouleau jaune sans favoriser celle des espèces compétitrices. Une autre étude<sup>27</sup> montre qu'une ouverture du couvert qui maintiendrait le niveau de lumière à moins de 10% de la lumière totale serait très fortement défavorable aux espèces compétitrices de lumière. Par contre, une telle ouverture ne devrait pas défavoriser la croissance juvénile du bouleau jaune par rapport aux autres espèces comme l'érable à sucre et le hêtre<sup>28</sup>. Par ailleurs, si la mise à nu du sol minéral favorise la germination du bouleau jaune, elle pourrait aussi retarder celle d'espèces compétitrices en éliminant leurs banques de graines<sup>29</sup>.

#### *Simulation de la distribution de la lumière en sous-bois selon différentes surfaces terrières résiduelles dans l'érablière*

Le module de lumière du modèle SORTIE<sup>30,31</sup> fut paramétré pour l'érablière à bouleau jaune du Québec<sup>32</sup>. À l'aide de ce modèle, des simulations furent effectuées pour évaluer les effets de plusieurs scénarios sylvicoles sur la distribution de microsites de différentes intensités lumineuses (Figures 3, 4 et 5). Il est clair, par exemple, que la même intensité de récolte (30% de la surface terrière) n'a pas le même effet sur la distribution de la lumière en sous-bois si la récolte est faite de façon régulière (comme pour un jardinage conventionnel) vs par trouées ou par parquets (Figure 3). De plus, nous avons évalué l'effet d'une diminution de la surface terrière résiduelle, jusqu'à 9m<sup>2</sup>, sur la proportion moyenne de lumière pour deux types de peuplement et deux densités de végétation de sous-bois (500 et 5000 tiges/ha de 1 à 10cm de dhp) (Figure 4). La figure 4 illustre bien les effets possibles de la composition de la canopée et de la densité des gaules sur la disponibilité de la lumière en sous-bois. À la figure 5, on s'aperçoit qu'une moyenne de 22% de pleine lumière que l'on trouve dans un peuplement de 9m<sup>2</sup> avec peu de gaules (Figure 4a) se traduit par une distribution de microsites allant de 0,5% à 73% de la lumière totale. Ces

différentes simulations démontrent très bien que peu importe la surface terrière résiduelle, la distribution de la lumière sera aussi affectée par la répartition spatiale et la composition des arbres résiduels. Pour créer des microsites propices à la croissance à long terme du bouleau jaune, il peut être approprié d'intervenir en deux étapes ; la première serait de créer des lits de germination propices au bouleau jaune tout en augmentant la lumière pour avoir une bonne proportion de microsites ayant au moins 10% de la lumière totale (Figure 3 b ou c) et la deuxième serait de revenir après 10-15 ans pour effectuer une coupe plus importante pour ainsi augmenter la proportion de microsites ayant une forte intensité lumineuse (ex.: 20 à 40%) ce qui permettrait au bouleau jaune de continuer à se développer normalement.

### *Dynamique de la régénération naturelle du bouleau jaune*

De plus en plus d'auteurs semblent en accord avec l'importance d'appliquer des approches sylvicoles qui imitent le mieux possible les perturbations naturelles qui sont à l'origine de la régénération des espèces forestières<sup>33</sup>. En forêt feuillue (érablière à bouleau jaune), les perturbations sont généralement localisées, de petite taille (< à 200m pour 88% des trouées) et de fréquences élevées<sup>34,35</sup>. Selon un groupe de chercheurs<sup>36</sup>, les plus petites perturbations seraient favorables aux espèces tolérantes (telle que l'érable à sucre) à cause de la fermeture horizontale du couvert qui limite rapidement l'entrée de la lumière. En revanche, les plus grandes ouvertures (idéalement avec débris ligneux) permettraient une fermeture verticale de la trouée par les espèces moins tolérantes (ex: le bouleau jaune). Dans ces forêts, le bouleau jaune se retrouve souvent en population inéquienne et dispersé sur le territoire. Sa présence pourrait également s'expliquer grâce à la fréquence élevée des petites perturbations du couvert (chablis) qui maintiendrait une intensité lumineuse suffisamment élevée en sous-couvert pour sa survie à long terme. Dans certain cas, la présence du bouleau jaune a aussi été liée à de plus grandes perturbations du couvert<sup>37</sup> (telles que les feux), mais ces dernières sont toutefois beaucoup plus rares.

En forêt mixte, la régénération du bouleau se ferait principalement après la création de trouées causées par des épidémies de tordeuses des bourgeons de l'épinette. Ces trouées sont de taille très variable suivant l'importance de l'attaque de l'insecte et la composition du couvert<sup>38</sup> (proportion de sapin), mais peu de données sont disponibles pour ces types de peuplements mixtes au Québec. Aux États-Unis, il a été observé que la régénération de forêts mixtes pouvait être réalisée par le biais de trouées inférieures à 175m<sup>2</sup><sup>5,39</sup>.

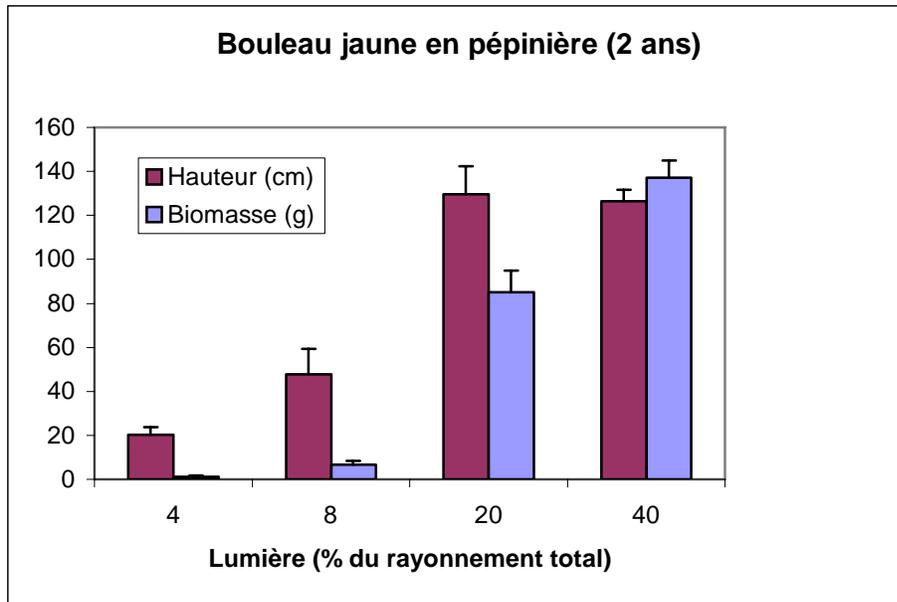
## **RECOMMANDATIONS**

En terme de recommandations, nous croyons que nous ne devrions pas développer des stratégies sylvicoles pour augmenter la proportion d'une seule espèce. On devrait plutôt voir comment différentes stratégies sylvicoles affectent toute la panoplie d'espèces qui sont présentes et essayer de maintenir une structure et une composition diversifiées et aussi naturelles que possible. De plus, on devrait commencer à réfléchir aux conditions futures du climat qui risquent d'être grandement différentes de celles d'aujourd'hui. Donc, nous croyons qu'une stratégie sylvicole qui vise à maintenir 9m<sup>2</sup> de surface terrière résiduelle est convenable seulement si elle fait partie d'une gamme de traitements visant à maintenir une diversité de composition et de structure qui se rapproche de celles présentes naturellement en forêt. On devrait d'ailleurs mettre beaucoup plus d'emphase sur la création de peuplements et de tiges de qualité au lieu d'extrapoler uniquement la composition du peuplement. De plus, il faut se souvenir que pour une certaine surface terrière résiduelle, les conditions de lumière en sous-bois vont changer énormément selon la distribution spatiale des tiges résiduelles et que peu importe la distribution, on trouvera une grande variété de microsites. Finalement, les besoins optimaux de lumière chez le bouleau jaune varient probablement en fonction des sites et de la taille de l'arbre. Il est clair que les petits semis n'ont pas besoin de beaucoup de lumière pour s'établir et croître. Cependant, les besoins en lumière augmentent avec la taille et pour maintenir une bonne croissance et survie du bouleau jaune, il faut éventuellement créer des conditions d'au moins 15% de la lumière totale. Ceci est possible en utilisant une diversité de traitements sylvicoles, mais il faut aussi faire attention de ne pas favoriser la compétition, surtout au tout début de la croissance du bouleau jaune. De ce fait, un traitement qui maintient la lumière en dessous de 10% pour les 15 premières années suite à une coupe pourrait permettre l'établissement du bouleau jaune sans favoriser la compétition. Évidemment, cela dépend des conditions initiales lors de la coupe. Un peuplement fermé avec une forte proportion d'érable à sucre, de hêtre à grandes feuilles, d'érable à épis ou de Viorne risque de se refermer très rapidement suite à la coupe et de défavoriser l'établissement du bouleau jaune peu importe l'ouverture que l'on crée.

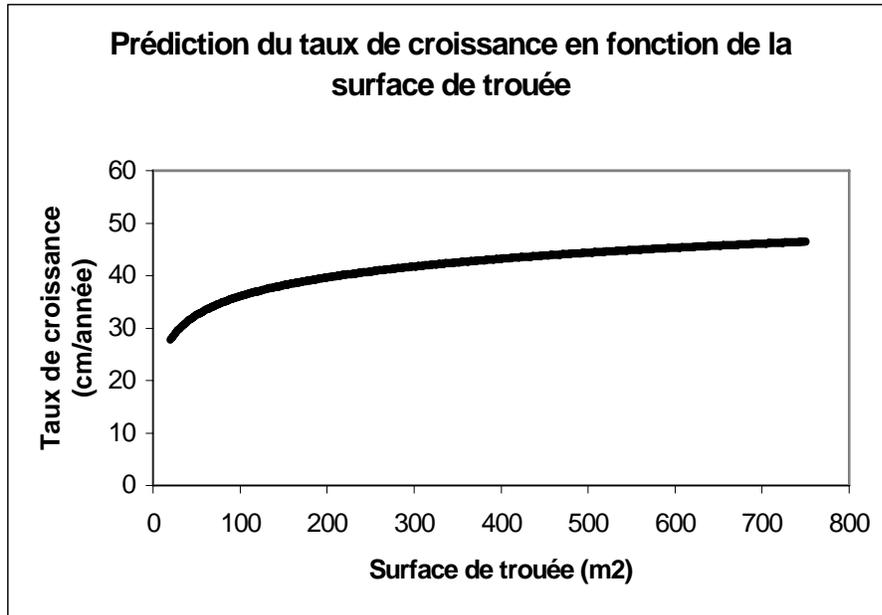
Conséquemment, pour s'assurer que l'on conserve des conditions de croissance et d'habitats favorables à l'ensemble des espèces végétales et animales qui se retrouvent normalement dans nos érablières, il faudrait **DIVERSIFIER les types et les intensités de coupes de façon à IMITER le plus possible ce que la nature fait naturellement.** Cela veut dire de varier dans le temps et l'espace, le type et l'intensité de la coupe de façon à assurer le maintien de conditions de croissance optimales pour l'ensemble de la communauté végétale que constitue l'écosystème forestier « ÉRABLIÈRE ». Un mélange de jardinage par pied d'arbre et par groupes pourrait être, selon plusieurs, la meilleure combinaison pour régénérer à la fois les espèces tolérantes et semi

tolérantes à l'ombre<sup>28,40,41,42,43,44</sup>. Nos observations personnelles dans les nombreux sites jardinés par le Dr. Macjen au cours des 15 dernières années semblent suggérer que la coupe jardinatoire, qui consiste à prélever environ 20% de surface terrière uniformément sur l'ensemble du peuplement, ne permet pas d'assurer la croissance et la survie, jusqu'au prochain cycle de coupe, d'espèces semi tolérantes comme le bouleau jaune. Donc, pour espérer maintenir des espèces intolérantes à l'ombre comme le frêne, le chêne rouge, le noyer et le caryer, il faut inévitablement créer des trouées de surfaces importantes<sup>15</sup>.

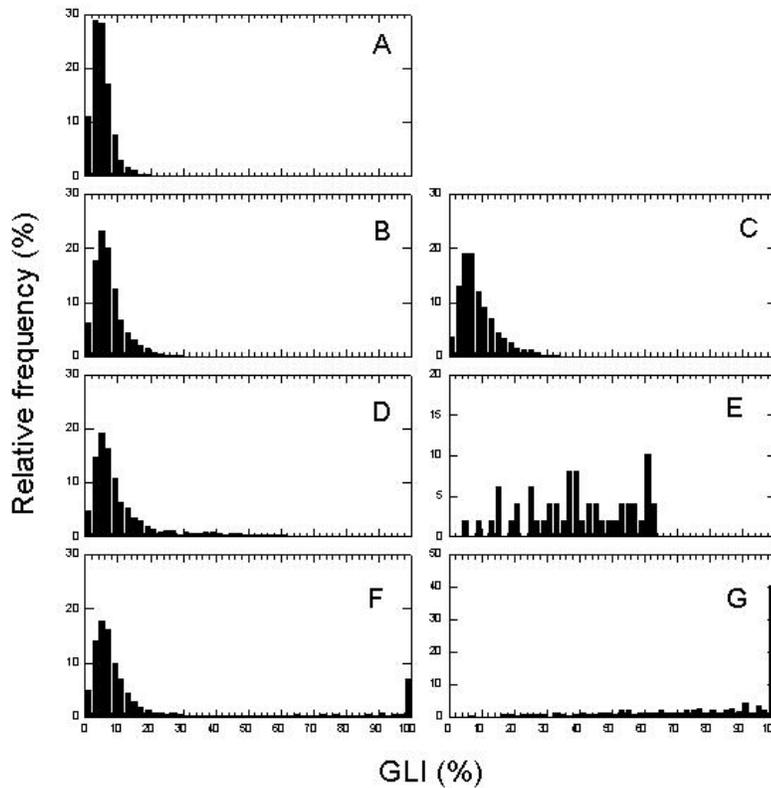
## FIGURES



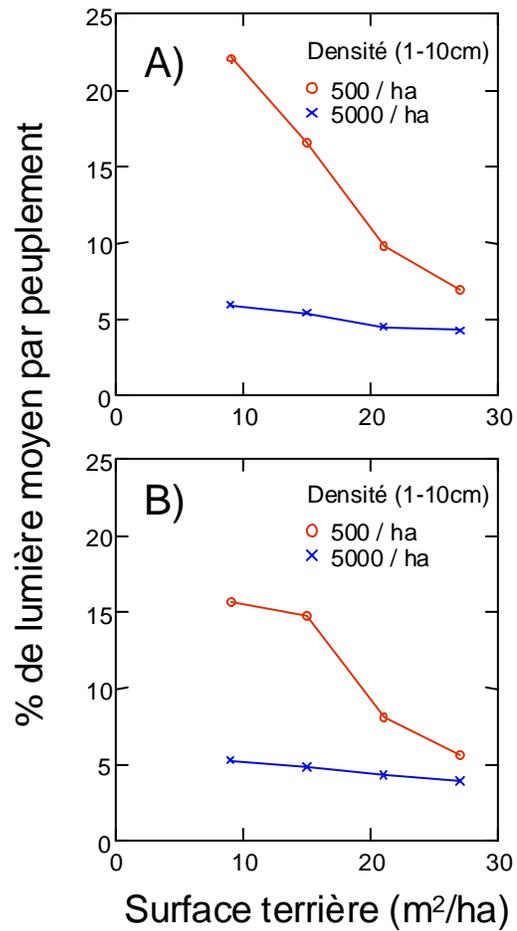
**Figure 1.** Hauteur et biomasse totale de semis de bouleau jaune en pépinière (milieu contrôlé sans limite d'éléments nutritifs et d'eau) après 2 ans selon un gradient de lumière. Comme indiqué par Logan<sup>11</sup>, la biomasse totale est maximale à environ 40% de pleine lumière, mais la hauteur maximale est atteinte à environ 20% de pleine lumière (tiré de Delagrange<sup>10</sup>).



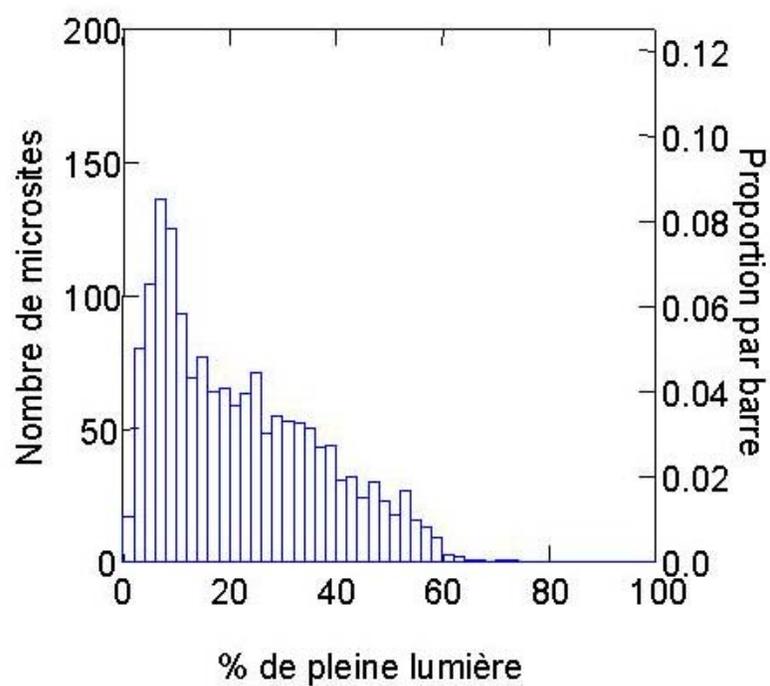
**Figure 2.** Taux de croissance de la flèche terminale de gaulis et de jeunes bouleaux selon le degré d'ouverture de la canopée (Tiré de Webster et Lorimer<sup>14</sup>).



**Figure 3.** Comparaison de l'effet de différents types de coupe sur la distribution de fréquence des conditions lumineuses à 0,2m au-dessus du parterre forestier dans un peuplement de 9ha composé de 70% d'érable à sucre, 20% de bouleau jaune et 10% de hêtre (% de surface terrière [s.t.]), tel qu'obtenu à l'aide du module de lumière de SORTIE paramétré à Duchesnay<sup>45</sup>: A) avant coupe (s.t. 27m<sup>2</sup>/ha); B) suite à une coupe de jardinage à 20% (s.t. résiduelle 21,9m<sup>2</sup>/ha); C) suite à une coupe de jardinage à 30 % (s.t. résiduelle 19,0m<sup>2</sup>/ha); D) suite à une coupe de jardinage par trouées (trouées de 900m<sup>2</sup> couvrant 9% de la superficie traitée avec CJ20% entre les trouées) (s.t. résiduelle 19,9m<sup>2</sup>/ha); E) dans une trouée de 900m<sup>2</sup> du traitement de coupe de jardinage avec trouées; F) coupe de jardinage avec parquets (parquets de 1,44ha couvrant 16% de la superficie traitée et CJ20% entre les parquets) (s.t. résiduelle 18,3m<sup>2</sup>/ha); G) dans un parquets de 1,44ha.



**Figure 4.** Pourcentage de lumière moyen par peuplement en fonction de la surface terrière des tiges de dhp > 10 cm, pour deux densités de tiges de 1 à 10 cm de dhp, obtenu à l'aide du modèle de simulation SORTIE calibré pour Duchesnay, pour deux compositions forestières: A) 85% ers, 15% boj et 0% heg; B) 55% ers, 15% boj et 30% heg. La lumière a été simulée à 5 m de hauteur. La composition en espèces des tiges de 1-10 cm est la même que celle des tiges de plus de 10 cm de dhp.



**Figure 5**

Distribution de fréquence des intensités lumineuses observées en différents points, à 5 m de hauteur, d'un peuplement de 9 ha avec une surface terrière de 9m<sup>2</sup>/ha, une composition de 85% ers, 15% boj et 0% heg, et une densité de 500 tiges / ha dans les dhp 1 à 10 cm. Résultats obtenus à partir d'une simulation effectuée avec le modèle de lumière de SORTIE calibré pour Duchesnay.

## **BIBLIOGRAPHIE**

1. Erdmann GG. 1990. *Betula alleghaniensis* Britton - Yellow Birch. Dans Burns RM, Honkala BH, editors. Silvics of North America. Volume 2. Hardwoods. U.S.D.A. p 133-147.
2. Houle G, Payette S. 1990. Seed dynamics of *Betula alleghaniensis* in a deciduous forest of north-eastern North America. J. Ecol. 78: 677-690.
3. Bérard JA, coordonnateur. 1996. Manuel de foresterie. Ordre des ingénieurs forestiers du Québec. Les Presses de l'Université Laval, Québec.
4. Houle G. 1992. The reproductive ecology of *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in the Tantaré Ecological Reserve, Québec. J. Ecol. 80: 611-623.
5. White PS, MacKenzie MD, Busing RT. 1985. Natural disturbance and gap phase dynamics in southern Appalachian spruce-fir forests. Can. J. For. Res. 15: 233-240.
6. Crow TR, Metzger FT. 1987. Regeneration under selection cutting. Dans Nyland RD, ed. Managing northern hardwoods; 1986 Jun 23; State University of New York, College of Environmental Science and Forestry, Society of American Foresters. Syracuse, NY.
7. Baker FS. 1949. A revised tolerance table. J. For. 47:179-181.
8. Forcier LK. 1975. Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. Science 189:808-809.
9. Gordon JC. 1969. Effect of shade on photosynthesis and dry weight distribution in yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton) seedlings. Ecology 50(5):924-926.
10. Delagrange S. Données non publiées sur l'étude des plasticités physiologiques, morphologiques et d'allocation chez l'érable à sucre et le bouleau jaune sous différentes conditions de lumière en forêt de Duchesnay (Québec)
11. Logan KT. 1965. Growth of tree seedlings as affected by light intensity. I. White birch, yellow birch, sugar maple and silver maple. Department of Forestry of Canada, Petawawa Forest Experiment Station. Publication no. 1121. Chalk River, Ont.
12. Perala DA, Alm AA. 1990. Regeneration silviculture of birch: a review. For. Ecol. Manage. 32: 39-77.
13. Ricard JP, Messier C, Delagrange S, Beaudet M. 2002. Do understory sapling respond to light and below-ground competition?: a field experiment in a hardwood forest and a literature review. Accepté dans Ann. For. Sc. (August 22nd, 2002).
14. Goulet J, Messier C, Nikinmaa E. 2000. Effects of branch position and light availability on shoot growth of understory sugar maple and yellow birch saplings. Can. J. Bot., 78: 1077-1085
15. Beaudet M, Messier C. 1998. Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. Can. J. For. Res., 28: 1007-1015.
16. Webster CR, Lorimer CG. 2002. Single-tree versus group selection in hemlock-hardwood forest: are smaller opening less productive? Canadian Journal of Forest Research 32:591-604.
17. Kobe RK, Pacala SW, Silander Jr JA, Canham CD. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. Ecological Applications. 5:517-532.
18. Messier C, Nikinmaa E. 2000. Effect of light availability and sapling size on growth, biomass allocation and crown morphology of understory Sugar Maple, Yellow Birch and American Beech. Ecoscience 7:345-356.

19. Seymour RS. 1994. The northeastern region [Chapter 2]. *Dans* Barrett JW, editor. Regional silviculture of the United States. 3rd ed. John Wiley & Sons Inc., New York. p 31-77.
20. Delagrange S. Données non publiées sur l'étude du bilan carboné de l'érable à sucre et du bouleau jaune en fonction de l'éclaircissement de croissance en pépinière (INRA Nancy, France)
21. Messier C, Nikinmaa E. 2000. Effect of light availability and sapling size on the growth, biomass allocation and crown morphology of understory maple, yellow birch and beech. *Ecoscience*, 7: 345-356.
22. Gomez A, Powers RF, Singer MJ, Horwath WR. 2002. Soil compaction effects on growth of young ponderosa pine following litter removal in California's Sierra Nevada. *Soil Science Society of America Journal* 66 :1334-1343.
23. Kozłowski TT. 1999. Soil compaction and growth of woody plants. *Scandinavian Journal of Forest Research* 14:569-619.
24. Arvidsson J. 1999. Nutrient uptake and growth of barley as affected by soil compaction. *Plant and Soil* 208:9-19.
25. Grime JP 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242:344-347.
26. Chapin F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:233-260.
27. Lieffers V, Messier C, Gendron F, Comeau P. 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Can. J. For. Res.* 29: 796-811.
28. Messier C, Beaudet M. Vers un aménagement durable des érablières. *L'Aubelle*. 2000. 1<sup>ère</sup> partie janvier-février-mars:14-16; 2<sup>e</sup> partie avril-mai-juin: 22-23.
29. Godman R.M. and Krefting L.W. 1960. Factors important to yellow birch establishment in upper Michigan. *Ecology* 41(1): 18-28
30. Pacala SW, Canham C D, Saponara J, Jr. Silander JA, Kobe RK, Ribbens E. 1996. Forest models defined by field measurements: II Estimation, error analysis, and dynamics. *Ecol. Mon.* 66: 1-43.
31. Pacala SW, Canham CD, Jr. Silander JA. 1993. Forest models defined by field measurements. 1. The design of a northeastern forest simulator. *Can. J. For. Res.* 23: 1980-1988.
32. Coates KD, Messier C, Beaudet M, Canham CD. SORTIE: a resource mediated, spatially-explicit and individual-tree model that simulates stand dynamics in forest ecosystems. *Soumi en Oct 2002 à For Ecol & Manag.*
33. Beaudet M, Messier C. 1997. Le bouleau jaune en peuplements feuillus et mixte: autécologie, dynamique forestière et pratiques sylvicoles. *UQAM-GREFi*.
34. Runkle JR. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* 63(5): 1533-1546.
35. Runkle JR. 1991. Gap dynamics of old-growth eastern forests: management implications. *Natural Areas Journal* 11(1):19-25.
36. McClure JW, Lee TD, Leak WB. 2000. Gap capture in northern hardwoods: patterns of establishment and height growth in four species. *Forest Ecology and Management* 127:181-189.
37. Woods KD. 2000. Dynamics in late-successional hemlock-hardwood forests over three decades. *Ecology* 81:110-126.
38. Osawa A. 1994. Seedling responses to forest canopy disturbance following a spruce budworm outbreak in Maine. *Can. J. For. Res.* 24(4): 850-859.

39. Battles JJ, Fahey TJ, Harney EMB. 1995. Spatial patterning in the canopy gap regime of a subalpine *Abies-Picea* forest in the northeastern United States. *J. Veg. Sci.* 6(6):807-814.
40. Leak WB, Filip SM. 1997. Thirty-height years of group selection in New England northern hardwoods. *J. For.* 75(10):641-643.
41. Miller GW, Schuler TM, Smith HC. 1995. Method for applying group selection in central Appalachian hardwoods. Radnor, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station. 11p.
42. Nyland RD. 1987. (State University of New York, College of Environmental Science and Forestry, Syracuse). Selection system and its application to uneven-aged northern hardwoods. In: Nyland, R. D., editor. *Managing northern hardwoods*; 1986 Jun 23-1986 Jun 25; State University of New York, College of Environmental Science and Forestry, Syracuse, NY. Society of American Foresters.
43. Robitaille L, Majcen Z. 1991. Traitements sylvicoles visant à favoriser la régénération et la croissance du bouleau jaune. *L'Aubelle fév.*:10-12.
44. Tubbs CH, Jacobs RD, Cutler D. Northern Hardwoods. In: Burns RM, 1983. Techn. Compiler. *Silvicultural systems for the major forest types of the United States*. Washington, D.C.: USDA Forest Service. pp. 121-127.
45. Beaudet M, Messier C, Canham CD. Predictions of understory light conditions in northern hardwood forests following parameterization, sensitivity analysis, and tests of the SORTIE light model. *For. Ecol. Manage.* 2002; 165(1-3):231-244.