



Université du Québec
à Rimouski

Modélisation de la croissance et de la qualité du bois de l'épinette blanche (*Picea glauca*) à l'échelle individuelle en fonction de la compétition inter- et intra-spécifique

Mémoire présenté dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© **Alexa Bérubé Deschênes**

Février 2016

Composition du jury :

Luc Sirois, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Robert Schneider, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Tony Franceschini, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

**Hugues Power, examinateur externe, Direction de la recherche forestière, Ministère
de la Forêt, de la Faune et des Parcs**

Dépôt final le 9 février 2016

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

Un merci particulier à Mathieu pour sa patience, son soutien et son optimisme ainsi qu'à ma famille pour leurs précieux encouragements.

AVANT-PROPOS

Cette étude a été réalisée sous la direction de Robert Schneider, professeur et cotitulaire de la Chaire de recherche sur la Forêt Habitée au département de Biologie, Chimie et Géographie de l'Université du Québec à Rimouski, ainsi que sous la direction de Tony Franceschini, post-doctorant sous la direction de Robert Schneider. Ce travail porte sur les modules de croissance et de propriétés du bois. Ceux-ci seront intégrés dans un outil d'aide à la décision mis sur pied par la Chaire de recherche de la Forêt Habitée, à l'Université du Québec à Rimouski.

Ce présent travail a été rédigé dans le cadre d'une maîtrise menant à l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.). Celui-ci est divisé en trois chapitres. Le premier chapitre est dédié à la mise en contexte générale du travail et comporte une revue de littérature. Le second chapitre porte sur la comparaison d'indices de compétition distance-indépendants et distance-dépendants utilisés dans le développement de modèles de croissances propre aux plantations du Bas-Saint-Laurent. Ce chapitre a été écrit sous la forme d'un article en anglais qui sera soumis à des fins de publication. Le troisième chapitre traite de la comparaison de ces mêmes indices de compétitions mais, cette fois, utilisé dans des modèles de vitesse acoustique.

En premier lieu, je voudrais remercier mon directeur de m'avoir donné la possibilité de mener un projet de A à Z (en passant de la récolte de données sur le terrain à l'analyse de celles-ci). Je suis reconnaissante du temps qu'il m'a accordé et de ses conseils prodigués tout au long du projet, plus particulièrement lors de l'analyse de mes données. J'aimerais également remercier mon codirecteur pour sa disponibilité et son aide lors de la programmation sur R.

Je voudrais également remercier les assistants qui m'ont aidé lors de la récolte des données sur le terrain, ainsi que lors de la préparation et de l'analyse des carottes de

croissance. Je pense notamment, à Jérôme Lavoie, Emmanuel Caron-Garant, David Grenier-Héon, Laurie Dupont-Leduc et Batistin Bour. Enfin, j'ai une pensée particulière envers mes collègues d'étude Olivier Martin, Vincent Gauthray-Guyénet, Ulysse Rémillard et Sharad Kumar Baral pour leur aide et leur humour.

RÉSUMÉ

Au Bas-Saint-Laurent, 36 000 ha de plantations seront prêtes à une première éclaircie commerciale. L'éclaircie commerciale peut servir à maintenir l'investissement passé des plantations et réduire les écarts entre les forêts actuelles et préindustrielles. Afin d'identifier des traitements sylvicoles répondant aux objectifs du régime écosystémique, un modèle de croissance ainsi qu'un modèle de vitesse acoustique à l'échelle de la tige individuelle ont été étalonnés à l'aide de données provenant de plantations d'épinettes blanches (*Picea Glauca*). Un échantillonnage aléatoire stratifié selon le type écologique, la hauteur des arbres et la densité de plantation a permis la mise en place d'un réseau de 96 placettes-échantillons permanentes de 0.01 ha au Bas-Saint-Laurent. De plus, dans chaque placette-échantillon, la position de chaque arbre a été notée. La croissance relative de l'épinette blanche a été modélisée sous une forme linéaire et non-linéaire en fonction de la taille des arbres, de l'indice de qualité de station et un indice de compétition. L'indice de compétition a été sélectionné parmi des indices de compétition indépendants et dépendants. La même démarche a été appliquée pour les modèles de vitesse acoustique. Toutefois, seule la forme linéaire a été utilisée. Le type de compétition exercée par les feuillus et les résineux a été incorporé aux modèles. Pour les modèles de croissance relative, la forme non-linéaire donne de meilleurs résultats que la forme linéaire. Le modèle présentant le plus faible AIC (Akaike's index criterion) est celui où la surface terrière des arbres plus gros que l'arbre-cible (indice distance-indépendant) a été utilisé. De plus, considérer l'effet de la compétition exercée par les feuillus et les résineux améliore le modèle. Dans le cas des modèles de vitesse acoustique, le modèle présentant le plus faible AIC est celui ayant utilisé l'indice de surface terrière (indice distance-indépendant). Dans ce cas, la discrimination de la compétition des feuillus et des résineux n'améliore pas la performance du modèle. Les meilleurs indices sont distance-indépendants pour l'ensemble des modèles, ce qui peut s'expliquer par la structure équiennne des plantations. En effet, les indices distance-indépendants performant bien dans des peuplements où la variabilité spatiale est faible (Boivin et al. 2010; Prévosto 2005). Ces modèles de croissance et de qualité du bois seront ensuite intégrés dans un simulateur tactique d'aide à la prise de décision dédié aux gestionnaires. Des modalités d'éclaircies commerciales pourront par la suite être identifiées en fonction des caractéristiques du peuplement.

Mots clés : Modélisation, vitesse acoustique, croissance, compétition, épinette blanche (*Picea glauca*)

ABSTRACT

In the Bas-Saint-Laurent region, 36 000 ha of plantations are ready for a first commercial thinning. Commercial thinning can be used to sustain past plantation investment and reduce the gaps between current and pre-industrial forests. To identify silvicultural treatments that respect the ecosystem-based forest management objectives, an individual stem growth model and an individual stem acoustic velocity model were calibrated using data from white spruce plantations (*Picea glauca*). A stratified random sampling plan by ecological type, tree height and plantation density allowed the establishment of 96 permanent sample plots in the region. The white spruce relative growth was modeled with linear and non-linear models where distance-independent and distance-dependent competition indices were used. The same competition indices were tested for acoustic velocity models. However, only the linear forms were used. The type of competition (conifers vs broadleaves) was incorporated into the models. For relative growth models, the non-linear form gave better results than the linear form. The model with the lowest AIC (Akaike's index criterion) was the one using the basal area of larger trees where the effect of competition from conifers and broadleaves was discriminated. In the case of the acoustic velocity models, the model with the lowest AIC used the diameter at breast height to mean stand diameter ratio squared. In this case, the discrimination of the competition from conifers and broadleaves did not improve the model results. For both relative growth and acoustic velocity models, distant independent competition indices provided the best results, and can be explained by the even-aged structure of the sampled plantations. These relative growth and acoustic velocity models will then be integrated into a tactical growth simulator that will help forest managers to make informed decisions. Subsequently, commercial thinning methods will be identified based on stands characteristics.

Keywords: Modelling, acoustic velocity, growth, competition, white spruce (*Picea glauca*)

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ix
RÉSUMÉ.....	xii
ABSTRACT	xiv
TABLE DES MATIÈRES	xvi
LISTE DES TABLEAUX.....	xviii
LISTE DES FIGURES.....	xxi
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 REVUE DE LITTÉRATURE.....	4
1.1 LA CROISSANCE DES ARBRES	4
1.2 LA COMPETITION	7
1.3 LA QUALITE DU BOIS	13
CHAPITRE 2 MODÈLE DE CROISSANCE À L'ÉCHELLE INDIVIDUELLE POUR L'ÉPINETTE BLANCHE (PICEA GLAUCA) DANS LES PLANTATIONS DU BAS-SAINT-LAURENT	16
ABSTRACT.....	16
2.1 INTRODUCTION.....	17
2.2 METHODS.....	19
2.2.1 STUDY AREA AND SITES.....	19
2.2.2 DATA COLLECTION	21
2.2.3 DATA ANALYSIS.....	22
2.2.3.1 COMPETITION INDICES	22
2.2.4 GROWTH MODELS	24

2.2.4.1 PARAMETERS ESTIMATION AND MODEL EVALUATION	27
2.3 RESULTS	26
2.4 DISCUSSION.....	34
CONCLUSION	37
CHAPITRE 3 FACTEURS DENDROMÉTRIQUES QUI INFLUENCENT LA VITESSE ACOUSTIQUE CHEZ L'ÉPINETTE BLANCHE (PICEA GLAUCA) DES PLANTATIONS DU BAS-SAINT-LAURENT.....	38
ABSTRACT.....	38
3.1 INTRODUCTION	40
3.2 METHODS	42
3.2.1 STUDY AREA AND SITES	42
3.2.2 DATA ACQUISITION.....	43
3.2.3 STATISTICAL ANALYSES.....	46
3.3 RESULTS	47
3.4 DISCUSSION.....	49
CONCLUSION	52
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	54
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	58

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Exemples d'indices de compétition distance-indépendants	10
Tableau 2 : Exemples d'indices de compétition distance-dépendants	12
Tableau 3: Descriptive statistics of dataset with standard deviations in parenthesis. Bold characters indicate species groups for which models were calibrated.....	21
Tableau 4 : Tested distance-independent and distance-dependent competition indices	23
Tableau 5 : Akaike's information criterion (AIC) for linear and nonlinear models. Best AIC for each species and mathematical forms are in bold.....	29
Tableau 6 : Parameter estimation for linear mixed relative growth models using the pooled MEI competition index using Equation 1.....	30
Tableau 7 : Parameter estimation for linear mixed relative growth models using the pooled BAL competition index using Equation 1	30
Tableau 8 : Parameter estimation for linear mixed relative growth models using MEI where competition effect is discriminated using Equation 1	30
Tableau 9 : Parameter estimation for linear mixed relative growth models using BAL index where competition effect is discriminated using Equation 1.	31
Tableau 10 : Parameter estimation for non-linear mixed relative growth models using the pooled MEI competition index using Equation 2.....	32
Tableau 11 : Parameter estimation for non-linear mixed relative growth models using the pooled BAL competition index using Equation 2.....	32
Tableau 12 : Parameter estimation for non-linear mixed relative growth models using MEI index where competition effect is discriminated using Equation 2.	33

Tableau 13 : Parameter estimation for non-linear mixed relative growth models using BAL index where competition effect is discriminated using Equation 2.	33
Tableau 14 : Descriptive statistics for white spruce	44
Tableau 15 : Stand descriptive statistics of dataset	44
Tableau 16 : Tested distance-independent and distance-dependent competition indices	45
Tableau 17 : Acoustic velocity models comparison based on Akaike's criterion (AIC)	47
Tableau 18 : Parameters of the best acoustic velocity models	48

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Permanent sample plot network established in the Bas-Saint-Laurent region of Eastern Quebec	20
Figure 2 : Residuals against predicted values for linear growth models	27
Figure 3 : Residuals against predicted values for non-linear relative growth models	28
Figure 4 : Permanent sample plot network established on the Bas-Saint-Laurent region of Eastern Quebec	42
Figure 5 : Acoustic velocity models residuals against the predicted values for the model using a) the pooled DRS, b) the pooled MEI and c) the clade MEI	49

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Problématique

L'ancien régime forestier (1986-2014) considérait l'aménagement comme une dépense. La récolte de bois était basée sur une cueillette en forêt naturelle caractérisée par des volumes abondants. Ces forêts étaient situées à proximité des usines, ce qui engendrait des coûts d'exploitation peu élevés pour les investisseurs (Del Degan 2010). L'exploitation des forêts à l'échelle de la province a alors contribué à créer des écarts en terme de composition et de structure entre les forêts préindustrielles et les forêts modernes (Boucher et al. 2009, 2006). Les coupes répétées ont engendré des changements fondamentaux dans la structure forestière, notamment, en générant une simplification de celle-ci (diminution des essences de fin de succession, progression vers une structure équiennne etc.) (Boucher et al. 2009; Gauthier et al. 2008). A titre d'exemple, au Bas-Saint-Laurent, des milliers d'hectares de plantations composés d'épinettes blanches, d'épinettes noires et de sapins baumiers sont présents (Gagné et al. 2012). Ces forêts équiennes, âgées de 30 ans et moins (Gagné et Lavoie 2014; Gauthier et al. 2008) constituent environ 30% des tenures publiques du territoire (CRRNT et CRÉ 2012; CRRNT et CRÉ 2010). Selon la Conférence régionale des élus du Bas-Saint-Laurent (CRÉBSL) (Gagné et Lavoie 2014), 36 000 ha de ces plantations, situées en forêt publique, atteindront d'ici 2022 l'âge de la première éclaircie commerciale (Gagné and Lavoie 2014). L'éclaircie commerciale peut sert généralement à maintenir l'investissement passé des plantations (Gagné and Lavoie 2014b) en s'assurant de maintenir, ou accroître, la croissance des arbres du peuplement éclaircie. Toutefois, l'éclaircie commerciale pourrait aider à réduire les écarts de structure entre une forêt équiennne et inéquiennne, si une conversion de structure est établie comme objectif sylvicole de l'éclaircie (Nyland 2003). Ainsi, dans l'optique où le nouveau régime d'aménagement écosystémique vise à réduire les écarts entre les forêts préindustrielles et

les forêts actuelles (Ministère des ressources naturelles (MRN) 2013), l'éclaircie commerciale peut être un outil intéressant.

Les éclaircies commerciales affectent la croissance des arbres ainsi que leur qualité. D'abord, l'éclaircie commerciale a pour effet d'augmenter la croissance des arbres en forêts naturelles et en plantations (Cameron 2002; Pape 1999). Également, il est aussi important de considérer l'effet des traitements sylvicoles sur la qualité du bois étant que les propriétés du bois sont intimement liées aux conditions de croissance (Pape 1999; Zobel and Buijtenen 1989; OFBSL 2005; Pape 1999). Les gestionnaires ont alors besoin d'outils pour prendre les bonnes décisions, en se basant à la fois sur l'effet des éclaircies sur la croissance que sur la valeur future des forêts. De plus, la direction régionale du Bas-Saint-Laurent, en partenariat avec plusieurs intervenants, ajustent les modalités d'intervention de l'éclaircie commerciale et développent de nouvelles modalités, sans avoir des informations sur le rendement ligneux et sur la qualité du bois. Bien que des dispositifs de recherche puissent répondre à cette question, cela peut prendre de 20 à 60 ans avant d'avoir une réponse, et seulement pour les modalités incluses dans les dispositifs de recherche. Des outils de simulation flexibles s'avèrent alors nécessaire pour que les gestionnaires puissent prendre des décisions dès à présent. La comparaison entre les différentes modalités d'intervention pour établir le traitement optimal peut donc être réalisée à l'aide de modèles de croissance qui intègrent différentes propriétés du bois (Pretzsch et al. 2002).

Objectifs du travail

En considérant que la croissance des arbres dépend de la compétition entre les tiges et que ces deux facteurs influencent les propriétés du bois, cette étude comporte deux objectifs. Le premier objectif consiste à développer un modèle de croissance de l'épinette blanche (*Picea glauca*) à l'échelle de la tige individuelle appliqué à la situation du Bas-Saint-Laurent. Le développement nécessite l'identification de la forme fonctionnelle du modèle et de la façon de quantifier le modèle. Ce modèle sera alors étalonné pour prédire la croissance de l'épinette blanche en fonction de la compétition inter- et intra-spécifique. Le

second objectif vise à déterminer l'effet de la compétition inter- et intra-spécifique sur la vitesse de déplacement des ondes acoustiques dans le bois, qui est intimement reliée au module d'élasticité. Afin d'atteindre ces objectifs, deux hypothèses ont été émises. La première hypothèse est que la croissance de l'épinette blanche sera inférieure dans des peuplements denses (Objectif 1) alors que la vitesse acoustique sera supérieure (Objectif 2). La seconde hypothèse est que la croissance de l'épinette blanche sera supérieure dans des peuplements mixtes puisque la compétition inter-spécifique est moins contraignante (Objectif 1), tandis que la vitesse acoustique sera inférieure (Objectif 2). Afin de répondre à ces objectifs, le présent travail est divisé en trois parties. Le premier chapitre est constitué d'une revue de littérature portant sur les notions de croissance, de compétition et de qualité des tiges. Quant aux deuxième et troisième chapitres, ils ont été rédigés sous forme d'articles et portent sur la modélisation de la croissance et de la vitesse acoustique.

CHAPITRE 1 REVUE DE LITTÉRATURE

1.1 LA CROISSANCE DES ARBRES

Le terme « croissance des arbres » réfère à une augmentation des dimensions d'un arbre sur une période de temps donnée (Blais et al. 2009; Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 2009; Vanclay 1994). Les changements dans la forme et les dimensions d'une tige sont dus à l'ajout de matière ligneuse au cours d'une saison de végétation. En conditions tempérées et boréales, ces cernes permettent d'estimer l'âge des arbres et les accroissements annuels courants en diamètre (Blais et al. 2009). La largeur des cernes de croissance tend à diminuer avec l'âge. Puisque la quantité de matière ligneuse produite est répartie sur une plus grande surface, cela n'implique pas toujours une réduction de l'accroissement en volume (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 2009). Malgré cela, il est connu que l'accroissement en volume diminue lorsque l'âge d'un arbre augmente (Seymour and Kenefic 2002).

Afin de prédire la croissance des arbres, des modèles ont été développés. Plus précisément, ces modèles sont constitués d'équations mathématiques permettant de simplifier la dynamique forestière d'un peuplement. Ils sont utilisés pour prédire le rendement et la croissance des peuplements (Pothier and Auger 2011). La croissance est sous l'influence de multiples variables telles que l'âge de l'arbre (Courbaud et al. 2001), les caractéristiques de la station (Pretzsch et al. 2002) et la compétition entre les arbres (Dutilleul et al. 1998). Finalement, le modèle de croissance peut-être développé à l'échelle du peuplement pour prédire le développement de son volume, de sa surface terrière ou de sa hauteur dominante, ou à l'échelle de la tige individuel. Les modèles par tige individuelle décompose alors l'accroissement à l'échelle du peuplement en trois principales composantes soit, le recrutement, la croissance et la mortalité (Blais et al. 2009).

Proprement dit, les modèles de croissance à l'échelle des tiges individuelles peuvent varier en complexité selon la forme mathématique utilisée (modèles linéaire vs non-linéaires) (Girard et al. 2014). Ils permettent, par exemple, de modéliser le diamètre (Pretzsch et al. 2002) en fonction de plusieurs variables comme la taille des tiges, les caractéristiques de station et l'effet de la compétition (Boivin et al. 2010; Porté and Bartelink 2002; Vanclay 1994). Cette dernière représente une des composantes majeures utilisées dans les modèles de croissance des tiges individuelles et des peuplements (Canham et al. 2006).

Les caractéristiques de station réfèrent à plusieurs variables telles que le climat régional, le mésoclimat, la topographie, le sol, la composition floristique ou la structure de la végétation (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 2009). Afin de quantifier la productivité d'un site, la mesure dendrométrique la plus couramment utilisée est l'indice de qualité de station (IQS). Plus exactement, l'IQS se définit comme étant la hauteur moyenne des arbres dominants à un âge de référence donné (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 2009). Il a été démontré qu'il existe une relation étroite entre l'IQS et la production en volume d'un peuplement forestier (Pretzsch 2009).

Afin d'explorer différentes options de sylviculture et de prendre des décisions d'aménagement, les sylviculteurs se basent sur les modèles de rendement et de croissance des peuplements (Fortin and Langevin 2010b; Pothier and Auger 2011; Pretzsch et al. 2002). Pour ce faire, deux types de modèles sont utilisés au Québec : des modèles stratégiques (Fortin and Langevin 2010a; Pothier and Auger 2011b) et des modèles tactiques (Fortin et al. 2009; Porté and Bartelink 2002). Plus précisément, les modèles stratégiques sont utiles dans le cadre des calculs de la possibilité forestière et aident à définir les stratégies d'aménagement à l'échelle d'une unité d'aménagement. Ces modèles ont la caractéristique d'être robustes et requièrent peu d'intrants.

Les modèles tactiques, quant à eux, aident à scénariser localement les stratégies sylvicoles, c'est-à-dire à établir les interventions et la fréquence de celles-ci dans un peuplement donné. Contrairement aux modèles stratégiques, ils sont situés à une échelle plus fine comme celle des régions (Leduc et al. 2009). Les principaux intrants sont des

variables liées aux sites telles que la fertilité de ceux-ci (i.e. IQS), leur composition en espèces, ainsi que leur densité. L'horizon de simulation de ces modèles s'avère plus court que pour les modèles stratégiques (15 à 20 ans au lieu de 150 à 200 ans) (Fortin et al. 2009; Fortin and Langevin 2010b). Également, ces modèles sont souvent développés à l'échelle des classes de diamètre ou des tiges individuelles (Hökkä and Groot 1999; Vanclay 1994).

Les superficies de forêts mélangées augmentent au Québec (Boucher et al. 2009, 2006). Toutefois, il existe seulement quelques modèles développés au Québec qui estiment la croissance dans les peuplements mélangés. À titre d'exemple, il y a le modèle Artémis-2009 pour les peuplements mixtes (Fortin and Langevin 2010b), le modèle CroirePlant pour les plantations pures d'épinettes blanches (Prégent et al. 2010) et le modèle SaMARE pour les érablières (Fortin et al. 2009). Le modèle Artémis-2009 a été étalonné afin de prédire la croissance diamétrale de vingt-cinq types de peuplements fréquemment rencontrés dans la province, et repose sur un indice de compétition qui ne prend pas en compte la position des arbres (distance indépendant). Bien qu'il tienne compte de l'effet des coupes partielles dans un peuplement, c'est un modèle stratégique qui n'est pas conçu pour prévoir des croissances immédiatement après des traitements sylvicoles particuliers (Fortin and Langevin 2010b). CroirePlant est quant à lui un modèle stratégique à l'échelle du peuplement qui assume que les plantations ne contiennent qu'une seule espèce. Plus précisément, il a été conçu afin de prédire la croissance en fonction de diverses variables dendrométrique (surface terrière, diamètre quadratique moyen, volume etc.) dans des plantations d'épinettes blanches en fonction de l'âge de la plantation, sa hauteur dominante, sa surface terrière et sa densité (Prégent et al. 2010). Finalement, SaMARE est un modèle de croissance tactique distance-indépendant à l'échelle de la tige individuelle. Il est étalonné pour prédire la croissance des érablières à structure inéquienne du Québec méridional (Fortin et al. 2009).

1.2 LA COMPÉTITION

La compétition est définie comme étant l'interaction entre des individus utilisant des ressources limitées, ce qui résulte dans la réduction de la valeur adaptative d'un ou des

individus en compétition (Brand and Magnussen 1988). Le niveau de compétition entre les tiges peut être déterminé par l'espacement entre les arbres (Dutilleul et al. 1998; Ordre des ingénieurs forestiers du Québec 2009) ou la densité des peuplements (Gagné et al. 2012). D'abord, il est connu que l'espacement entre les arbres au sein d'un peuplement est une variable qui permet d'expliquer une partie du taux de croissance des tiges (Dutilleul et al. 1998). Ainsi, un espacement large des arbres engendre une croissance rapide des tiges (Alteyrac 2005; Dancause 2008; Gagné et al. 2012) puisque celles-ci bénéficient d'un plus grand accès aux nutriments, à l'eau et à la lumière. Également, il a été démontré que le niveau de compétition entre les arbres augmente avec la densité d'un peuplement (Gagné et al. 2012). Ainsi, plus un peuplement est dense, plus les tiges présentent de faibles diamètres (Zobel and Buijtenen 1989). Il est possible de s'attendre à une augmentation de la croissance des tiges suite au retrait d'un certain nombre de tiges lors d'éclaircies commerciale (Gagné et al. 2012). Toutefois, seuls les petits arbres qui ne contribuent pas directement à la compétition sont retirés lors d'éclaircies par le bas. Il se peut alors que la croissance des arbres dominants ne soient pas favorisée.

Les notions de composition en espèce dans les peuplements (Pretzsch et al. 2013) et de statut social (Gagné et al. 2012) sont également à prendre en considération lorsqu'on s'intéresse aux effets de la compétition sur la croissance des arbres. Dans le cas de la composition du peuplement, une étude réalisée par Pretzsch et al. (2013) sur la productivité de peuplements purs et mixtes composés de chênes sessiles, de hêtres ou des deux espèces, a démontré que la compétition intra-spécifique a un effet plus prononcé que la compétition inter-spécifique. Il a aussi été démontré la compétition peut être asymétrique, où les individus dominants et codominants ont tendance à acquérir une plus grosse part des ressources nutritives, lorsque comparé aux plus petits individus (Fournier 1997; Gagné et al. 2012).

Pour intégrer l'aspect de compétition dans les modèles, des indices de compétition (IC) ont été développés. Plus précisément, un indice de compétition permet de quantifier la distribution spatiale et l'accès aux ressources des arbres dans un peuplement. Les indices de

compétition peuvent combiner diverses informations comme l'espèce, le diamètre ou la hauteur des arbres (Pretzsch 2009). Les indices de compétition se classent en deux grandes catégories : les indices distance-indépendants et distance-dépendants (Daniels et al. 1986). La connaissance de la position de chaque arbre dans les peuplements est nécessaire pour les indices de compétition distance-dépendants, alors que les indices distance-indépendants n'ont pas besoin d'une telle information (Courbaud et al. 2001; Porté and Bartelink 2002; Pretzsch 2009). Selon plusieurs études, les indices sans information spatiale sont aussi performants que les indices distance-dépendants pour prédire la croissance des arbres dans les peuplements purs à structure équiennne (Lorimer 1983; Martin and Ek 1984).

Les indices distance-indépendants sont depuis longtemps utilisés pour quantifier la compétition dans un peuplement forestier (Reineke 1933). Ces derniers peuvent être subdivisés en trois catégories : les indices utilisant la surface terrière et la densité, les indices basés sur le ratio de tailles, ainsi que les indices de vigueur ou reposant sur des mesures du houppier. Dans le premier cas, la compétition peut être obtenue en calculant la surface terrière des arbres compétiteurs situés dans un peuplement où l'arbre sujet se trouve (Glover and Hool 1979). Par exemple, (Wykoff et al. 1982) ont quantifié la compétition comme étant la somme cumulative de la surface terrière des arbres ayant un diamètre à hauteur de poitrine supérieur à l'arbre sujet (BAL) (Tableau 1). Il est également possible de différencier la compétition selon la position sociale et les dimensions des arbres dans un peuplement (Gagné et al. 2012). La compétition peut également être calculée en tenant compte de la densité des tiges (p.ex. la densité relative) (Biging and Dobbertin 1995; Reineke 1933) et/ou de la densité des tiges combinée à la surface terrière de l'arbre et du peuplement (Tome and Burkhart 1989).

Pour la deuxième catégorie d'indices aspatiaux, la compétition peut être quantifiée en utilisant des ratios de tailles. Pour ce faire, l'indice de compétition pour l'arbre-sujet est défini comme le rapport entre sa dimension et la dimension moyenne du peuplement. Des études ont testé des indices qui utilisaient des ratios basés sur les surfaces terrières et les diamètres (Tome and Burkhart 1989). Glover et Hool (1979) ont développé un indice basé

sur un ratio de diamètres (DRS). Plus exactement, ils interprètent ce ratio comme étant la surface terrière de l'arbre sur la surface terrière moyenne des arbres dans une placette donnée (Tableau 1).

Dans le cas de la dernière catégorie d'indices distance indépendants, les indices basés sur la vigueur des arbres sont conçus pour quantifier la vitalité d'un arbre, ainsi que son statut social. Pour ce faire, ils peuvent se baser sur des variables issues de certaines dimensions aériennes d'un arbre comme la longueur du houppier, la quantité et la disposition des branches (Colin and Houllier 1992). Quant aux indices basés sur le houppier, ils utilisent les caractéristiques des couronnes comme la surface ou le volume de la couronne (Prévosto 2005) (Tableau 1).

Chaque famille d'indices de compétition distance-indépendants possède leurs avantages et leurs inconvénients. Par exemple, les indices basés sur la surface terrière et la densité sont régulièrement utilisés de par leur simplicité. Ils performant généralement bien en peuplements à structure équiennne, là où la variabilité spatiale est faible. Au contraire, lorsqu'il s'agit de quantifier la compétition en peuplements mélangés et hétérogènes, les indices basés sur la distance donnent de meilleurs résultats (Prévosto 2005). Il en est de même pour les indices aspatiaux basés sur les ratios les ratios de taille (Daniels et al. 1986). Quant aux indices basés sur les caractéristiques du houppier, ils parviennent parfois à surpasser les indices distance-dépendants en peuplements à structure inéquiennne (Biging and Dobbertin 1995, 1992).

Tableau 1: Exemples d'indices de compétition distance-indépendants

Noms des indices	Équations	Auteurs
Surface terrière des plus gros arbres (BAL) (en m ² .ha ⁻¹)	$IC = \sum_j \pi \left(\frac{D_j}{200} \right)^2 \times \frac{10\,000}{\text{Aire de la placette}}$ Pour $D_j \geq D_i$	Wykoff et al. (1982)
Indice de surface terrière (DRS) (sans unité)	$IC = \frac{D_i^2}{\bar{D}^2}$	Glover et Hool (1979)
Indices basés sur les dimensions de la couronne	Surface de la couronne Volume de la couronne	

Où D_i : dhp de l'arbre i (cm) ; D_j : dhp de l'arbre j (cm) ; \bar{D} : dhp moyen des arbres de la placette ; Aire de la placette en m²

L'utilisation d'indices de compétition distance dépendants doit se réaliser après avoir identifié les arbres compétiteurs des arbres-cibles. Ainsi, deux étapes distinctes sont à suivre : l'identification des arbres compétiteurs et le calcul des indices avec ces arbres. Il existe plusieurs méthodes de sélection des arbres compétiteurs. Une première méthode communément utilisée est de d'employer un cercle de rayon fixe (p. ex. 3 m) autour de l'arbre cible, puis de considérer que tous les arbres à l'intérieur de ce rayon sont des compétiteur (Hegyi 1974). Une seconde méthode est d'utiliser un cône inversé à partir du sol ou de la base de la couronne (Pukkala and Kolström 1987). L'angle d'ouverture du cône peut varier entre 40 et 60 degrés. Également, il existe la méthode de chevauchement des couronnes. Pour ce faire, la dimension des couronnes doit être connue. Ainsi, deux arbres sont considérés comme des compétiteurs lorsque leurs couronnes se chevauchent (Bella 1971). Enfin, la tessellation de voronois est une autre méthode utilisée. Elle consiste à partitionner l'espace en « zones d'influences » autour des tiges où les arbres vont subir de la compétition (Lee and Schachter 1980).

Une fois les compétiteurs identifiés, on peut calculer un indice de compétition distance-dépendant. Les indices de compétition distance-dépendants peuvent être subdivisés en 2 catégories selon qu'ils: (i) quantifient la zone d'influence où la compétition s'exerce autour d'un arbre comme par exemple l'aire potentiellement disponible (APA) et (ii) se basent sur une considération explicite de la distance entre les arbres (Daniels et al. 1986). Pour les indices qui quantifient l'APA, le principe est de diviser l'aire totale du peuplement en parties potentiellement disponibles pour la croissance de chaque arbre par le biais de polygones (Pretzsch 2009). Ces aires peuvent être calculées à partir des diamètres et des distances mesurées entre l'arbre cible et ses compétiteurs (Alemdag 1978; Pretzsch 2009). Afin d'obtenir ces polygones, une bissectrice est dessinée entre tous les deux arbres séparés par une distance x (Daniels et al. 1986). Les indices basés sur l'aire d'influence peuvent aussi s'appuyer sur les dimensions de la couronne. Plus précisément, ils considèrent que le rayon d'influence est équivalent à celui de la couronne de l'arbre et que le niveau de compétition se mesure grâce à des angles soutenus par le chevauchement de plusieurs couronnes (Pretzsch 2009). Enfin, les indices basés sur la distance mettent en relation le ratio de taille du compétiteur et de l'arbre cible en fonction de la distance entre ceux-ci (Tableau 2). Ceux-ci peuvent faire intervenir le diamètre des arbres, leur hauteur ou les deux.

Tableau 2: Exemples d'indices de compétition distance-dépendants

Noms des indices	Équations	Auteurs
Hegyi's competition index (1) (m ⁻¹)	$IC = \sum_{j=1}^n (D_j / D_i) / Dist_{ij}$	Hegyi (1974)
Hegyi's competition index (2) (m ⁻¹)	$IC = \sum_{i=j} \frac{D_j}{D_i (Dist_{ij} + 1)}$	Hegyi (1974)
Area potentially available index (m ²)	Zone déterminée par des polygones, par la superficie de Voronoï ou pondéré par le DHP d'un arbre et ses compétiteurs	Biging et Dobbertin (1995)
Martin-Ek index (sans unité)	$IC = \sum_{i=j} \frac{D_j}{D_i} \exp \left[\frac{16 Dist_{ij}}{D_i + D_j} \right]$	Martin et Ek (1984)
Spurr's point density index (cm ² /m ²)	$IC = \frac{75.625}{n} \sum_{j=1}^n (j + 1/2) \frac{D_j^2}{Dist_{ji}^2}$	Spurr (1962)

Où D_i : dhp de l'arbre i ; D_j : dhp de l'arbre compétiteur j ; \bar{D} : dhp moyen des arbres de la placette; **DHP** : diamètre à hauteur de poitrine; n : nombre de compétiteurs et **Dist**_{ij} : distance entre l'arbre i et son compétiteur j

Parmi les différentes familles d'indices de compétition distance-dépendants, chacune possède leurs forces et leurs faiblesses. Par exemple, selon Daniels et *al.* (1986) (Daniels et al. 1986), les IC basés sur l'aire potentiellement disponible (APA) seraient ceux ayant le mieux contribués à la prédiction de la croissance dans des peuplements de pins (*Pinus taeda*) (Biging and Dobbertin 1995). Toutefois, selon Biging et Dobbertin (1992),

l'indice d'Heygi (1974) et l'indice de Martin-Ek (1984), faisant partis de la famille d'indices basés sur la distance, performeraient bien lorsqu'il s'agit d'espèces ombrophiles. De plus, ces deux indices sont largement utilisés étant donné leur simplicité (Daniels et al. 1986) et le fait qu'ils peuvent être utilisés pour quantifier la compétition pour les ressources souterraines (Prévosto 2005).

Le choix de l'indice de compétition à utiliser peut varier selon le type de peuplement. L'utilisation d'indices de compétition distance-dépendants dans les modèles est particulièrement adaptée pour les peuplements à structure irrégulière (Pretzsch 2009). Toutefois, dans les peuplements équiennes à forte densité, les indices de compétitions distance-dépendants donnent de bons résultats (Boivin et al. 2010). Les indices de compétition distance-dépendants permettent de caractériser plus exactement l'interaction entre les tiges puisque la variation structurale à l'intérieur des peuplements est considérée. Également, l'utilisation d'indice de compétition distance-dépendants est recommandée lorsqu'il est question de simuler de nouveaux traitements sylvicoles ayant pour but de convertir des peuplements à structure équiennne vers une structure inéquiennne (Boivin et al. 2010).

1.3 LA QUALITÉ DU BOIS

La qualité du bois est une notion subjective qui dépend de l'utilisation du produit final (Alteyrac 2005; Jozsa and Middleton 1994; Observatoire de la foresterie du Bas-Saint-Laurent (OFBSL) 2005). Étant donné les multiples utilisations du bois, toutes les caractéristiques chimiques, anatomiques, physiques et mécaniques peuvent être considérées comme des indicateurs de qualité. Par exemple, la densité du bois, la proportion de bois juvénile, ainsi que la quantité de bois de compression ou de tension sont des notions utiles pour déterminer la qualité du bois pour l'industrie papetière (Alteyrac 2005).

Les différentes variables servant à définir la qualité du bois dépendent des conditions de croissance de l'arbre (Zubizarreta Gerendiain et al. 2007), de la compétition entre les tiges (Alteyrac 2005) et des traitements sylvicoles (Gagné et al. 2012). D'abord, il

est connu qu'une augmentation de la vitesse de croissance (largeur des cernes ou volume des tiges) induit généralement une diminution de la densité du bois. C'est ce qui est observé chez l'épinette de Norvège (Pape 1999; Zubizarreta Gerendiain et al. 2007). Plus spécifiquement, la densité du bois et le module d'élasticité (MOE) tendent à augmenter sur des sites où l'espacement entre les tiges est faible et où la compétition est grande (Achim et al. 2011; Lenz et al. 2013). Le module d'élasticité mesure l'aptitude d'une pièce de bois à résister à la déformation sous l'effet d'une charge puis revenir à son état initial (Northeastern Lumber Manufacturers Association (NELMA) 2015). En ce qui a trait aux traitements sylvicoles, les éclaircies commerciales engendrent une augmentation de la croissance et de la quantité de gros nœuds (Alteyrac 2005; Vincent et al. 2011). Quant à l'effet des éclaircies commerciales sur la densité du bois, la relation entre ces deux variables n'est encore pas très claire (Mansfield et al. 2007). Également, dans le cas de l'épinette blanche, la densité du bois ne serait pas influencée négativement par une sylviculture intensive et cela, peu importe l'intensité d'éclaircie et la classe sociale (Gagné et al. 2012). Différentes modalités d'éclaircies commerciales auraient pour effet d'augmenter le module de rupture et le module d'élasticité chez les dominants et les codominants de cette espèce (Gagné et al. 2012).

L'une des caractéristiques mécaniques régulièrement utilisée pour déterminer la qualité des tiges est le module d'élasticité (Alteyrac 2005; Jessome 1977). Le MOE peut être obtenue par l'entremise de la vitesse acoustique. Ceci correspond à la vitesse de propagation d'une onde acoustique dans l'arbre, et cette vitesse est proportionnellement au MOE (Achim et al. 2011; Lenz et al. 2013) :

$$v = \sqrt{\frac{MOE}{\rho}} \quad \text{où } v : \text{vitesse acoustique (km/s), } MOE : \text{module d'élasticité (N mm}^{-2}\text{),}$$

ρ : densité (kg m⁻³)

La mesure de la vitesse acoustique peut être préférée afin d'obtenir la qualité des tiges sur pied car cette technique est non-destructive (Auty and Achim 2008).

Une des variables jouant un rôle important sur le module d'élasticité est la compétition entre les tiges dans un peuplement. En effet, le module d'élasticité est influencé positivement par une compétition plus forte qui engendre une diminution du taux de croissance des arbres (Achim et al. 2011). À l'opposé, il semble que le MOE diminue lorsque la vigueur des arbres augmente (Auty and Achim 2008). Ainsi, lorsque la densité des peuplements est faible, cela engendre des arbres plus vigoureux qui allouent davantage de ressources à l'augmentation de la croissance radiale. Cela a pour effet de produire du bois de plus faible densité (Lenz et al. 2013). Puisque cette dernière est proportionnelle au module d'élasticité, celui-ci diminue également (Achim et al. 2011). De plus, lorsque la compétition est faible, les branches croissent pour atteindre des dimensions considérables. Il y a alors formation de plus gros nœuds, ce qui a pour effet de diminuer la résistance mécanique, notamment chez les épinettes blanches et noires (Observatoire de la foresterie du Bas-Saint-Laurent (OFBSL) 2005).

CHAPITRE 2
MODÈLES DE CROISSANCE À L'ÉCHELLE INDIVIDUELLE POUR
L'ÉPINETTE BLANCHE (*PICEA GLAUCA*) DANS LES PLANTATIONS DU
BAS-SAINT-LAURENT

ABSTRACT

The establishment of ecosystem-based forest management led to new plantation thinning patterns being proposed in order to convert them to irregular or uneven-aged stands. Forest managers thus need new tools to predict tree growth at an individual tree level which also takes into account the important ingrowth observed in the plantations of Eastern Quebec. We calibrated an individual tree growth model for white spruce (WS), balsam fir (BF), other coniferous (OC) and broadleaved species (BL) using data obtained from 96 sample plots in 48 white spruce plantations from Eastern Quebec. We considered both linear and nonlinear models of relative basal area increment (RBAI) as a function of site index, tree size and tree competition, quantified by comparing three distance-independent and four distance-dependent competition indices. The indices were also discriminated according to competitor clade (conifers or broadleaves). For all species, nonlinear models showed better results than the linear ones. The best competition index for BF was distance-dependent whereas a distant-independent one was retained for the other species groups. Broadleaves had stronger effect on RBAI for WS when compared to coniferous competition. These models are a first step in producing an individual tree growth simulator for Eastern Quebec white spruce plantations.

2.1 INTRODUCTION

Forest management in the province of Quebec was for a long time based on harvesting natural forests and was characterized by large volumes and clearcutting (Del Degan 2010). However, this resulted in important changes in stand structure and composition (Boucher et al. 2009, 2006). A new Sustainable Forestry act was proposed (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs 2013) and forest management must now be ecosystem-based. This concept ensures the maintenance of biodiversity and ecosystem variability by reducing the differences between managed and unmanaged forests (Gauthier et al. 2008). As a consequence, 10 to 20 percent of the plantations in Eastern Quebec will be converted from even-aged stands to uneven-aged or irregular stands (Gagné and Lavoie 2014b).

This conversion can be performed by selection thinning in order to establish new age classes and maintain tree vigor (Nyland 2003; Schütz 2002, 2001).

White spruce (*Picea glauca*) plantations in Eastern Quebec, of which more than 36 000 ha will be ready for a first commercial thinning, have a lot of balsam fir (*Abies Balsamea*) and broadleafed ingrowth (Gagné et al. 2012). A compromise between maintaining the initial investment in white spruce and favouring the natural regeneration must therefore be found. Moreover, the natural ingrowth contributes to reducing the differences between managed and unmanaged stands. Forest managers thus need tools such as growth and yield models which can compare different thinning strategies as well as consider the interaction between several species.

In Quebec, there are only a few models developed to estimate mixed stand growth. For example, the Artemis-2009 is an individual tree level model adapted for natural regenerated forests (Fortin and Langevin 2010a) and SaMARE for uneven-aged sugar maple (*Acer saccharum*) stands (Fortin et al. 2009). The stand level CroirePlant model is adapted to white spruce plantations (Prégent et al. 2010). This latter model is however not calibrated for plantations with large amounts of natural regeneration ingrowth. There is thus

a need to develop an individual tree growth model adapted to mixed white spruce plantations which may be used to help forecast stand growth after atypical thinning patterns.

Individual tree growth models can vary in complexity depending on their mathematical formulation (linear vs. non-linear models) and how competition is quantified (Boivin et al. 2010; Porté and Bartelink 2002; Vanclay 1994). Competition can be assessed using distance-independent or distance-dependent indices (Daniels et al. 1986). Distance-independent indices have long been used to quantify the competition within a forest stand (Reineke 1933). They usually perform well in even-aged stands, where spatial variability is low (Pretzsch 2009). Distance-dependent competition indices use tree position in order to characterize resource acquisition potential, and thus integrate the within-stand structural variation. These indices have also been shown to work well in even-aged stands (Boivin et al. 2010), although generally they are used for modelling tree growth in complex stands (Prévosto 2005). Moreover, distant-dependant indices are better for simulating new silvicultural treatments that have for objective to convert even-aged stands to uneven-aged ones (Boivin et al. 2010).

Furthermore, it has been shown that intra-specific competition has a stronger effect on growth than inter-specific competition (Pretzsch and al. 2013). In other words, when a tree is surrounded by other species, its growth will be larger than when it is in competition with trees of the same species (Getzin et al. 2006; Pretzsch 2009). This has been used to explain larger stem biomass observed in mixed white spruce-trembling aspen (*Populus tremuloides*) stands when compared to pure stands of either white spruce or aspen (Wang et al. 1995).

Finally, intra-specific competition changes with stand developmental stage. According to Simard et al. (2004), broadleaved species competition is stronger in young stands while conifer competition is more important in older ones. Indeed, young conifer growth and survival are hindered by white birch and trembling aspen (Comeau et al. 2003). Early successional species such as white birch and trembling aspen use more effectively

direct light when compared to late successional species (Valladares and Niinemets 2008; Valladares and Pearcy 1998). Thus, shade intolerant species like lodgepole pine (*Pinus contorta*) or jack pine (*Pinus banksiana*) growth is higher following thinning when compared to Dougals fir (*Pseudotsuga menziesii*) or black spruce which are both shade tolerant species (Goudiaby et al. 2012; Simard et al. 2005). However, the competitive abilities of early successional species decline as mixed stands develop (Simard et al. 2004).

Considering the advent of ecosystem-based forest management, the main objective of the present study is to model the individual tree growth of the main species found in the white spruces plantations of Eastern Quebec. The first sub-objective is to determine the competition index that will best represent the effect of competition on tree growth. The second sub-objective is to determine which mathematical form (linear vs non-linear) ought to be used to model tree growth. The third sub-objective is to determine whether the discrimination between conifer and broadleaf competition improves the model performance. To achieve these sub-objectives, three hypotheses were made. The first hypothesis is that distance-dependent competition indices will present better model fit statistics than distance-independent competition indices, as Eastern Quebec white spruce plantations have important natural regeneration ingrowth. The second hypothesis is that non-linear models will better explain tree growth than linear models since growth is often described to be nonlinear with tree size (Canham et al. 2006). Finally, discrimination between conifers and broadleaves competition will significantly improve model performance, as intra-specific competition is more important than inter-specific competition (Pretzsch 2009).

2.2 METHODS

2.2.1 Study area and sites

A permanent sample plot network of 94 plots within 48 white spruce plantations was established in 2013 in the Bas-Saint-Laurent region of Eastern Quebec, Canada (Fig.

1). This region is in the eastern balsam fir-yellow birch bioclimatic subdomain of the boreal mixedwood forest zone. The mean annual temperature and precipitations are 3.1°C and 929 mm, respectively (Robitaille and Saucier 1998).

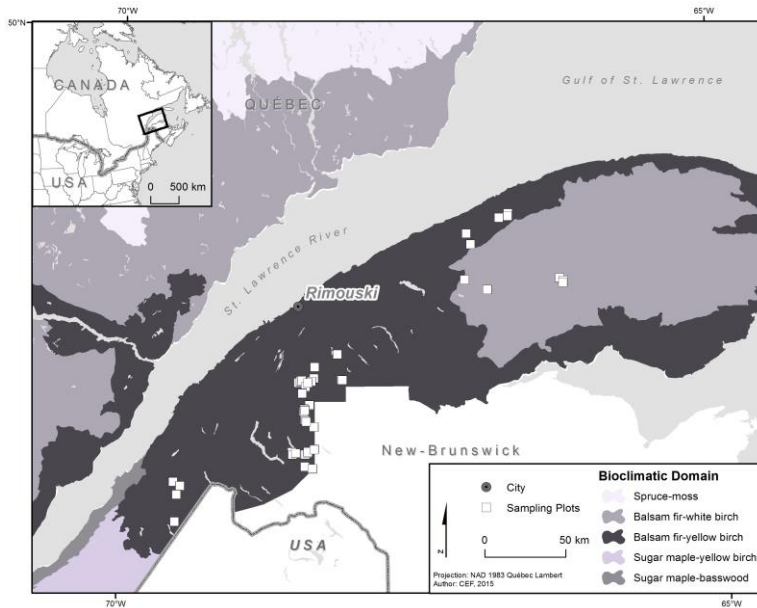


Figure 1: Permanent sample plot network established in the Bas-Saint-Laurent region of Eastern Quebec

The plantations were chosen with a stratified random sampling scheme based on three criteria available from the provincial ecoforest maps: (i) ecological type, (ii) stand density and (iii) stand height. The four ecological types with the highest proportion of white spruce plantations were retained: sugar maple-yellow birch, balsam fir-yellow birch, balsam fir-white birch and balsam fir-eastern white cedar ecotypes. Within each ecotype, plantations with high (crown cover > 80%), moderate (crown cover between 60 and 80%) and low densities (crown cover between 40 and 60%) were then selected. Finally, we retained two classes of dominant height: (i) height between 7 and 12 m (ii) height between 4 and 7 m. A total of 24 combinations (four ecotypes, three stand densities and two dominant stand height classes) were possible. Two plantations per combination were randomly selected, and within each plantation two plots established for a total of 96

permanent sample plots (24 stand types x 2 plantations x 2 sample plots). Two sample plots (PL4-1 and PL20-2) were discarded as no white spruce trees were found in the plot.

2.2.2 Data collection

Each plot had a radius of 5.64 m (area of 100 m²). All living trees with a DBH greater than 5 cm were numbered and measured using a diameter tape. In each plot, height of two randomly selected dominant trees for each species was measured using a Vertex IV Hypsometer. The DBH of the closest trees outside the plot (i.e. trees outside the plot that overshadow trees inside the plot) were also measured. An increment core was extracted on each tree within the plot, with the borer orientated towards the center of the plot. The cores were sanded and the five-year increment was then measured using an electronic caliper. For the closest tree outside the plot where no increment core was extracted, the DBH five years ago was interpolated with a linear regression calibrated with the increment core data: $DBH_{t-5} = -12.5 + 0.9 DBH_{t=0}$ ($R^2=0.93$). Site indices (SI) were then calculated for each plantation according the method described in Prégent and al. (2010). A summary of the dataset is given in Table 3.

Table 3: Descriptive statistics of dataset with standard deviations in parenthesis. Bold characters indicate species groups for which models were calibrated.

Species	DBH (cm)	Increment (cm)	Dominant height (m)	Number of individuals	Basal area (m ² /ha)	Stand density (nbstem/ha)
White spruce (<i>Picea glauca</i>)	13.6 (4.3)	2.7 (1.3)	11.4 (2.8)	1048	13.4 (7.2)	1272.3 (668.3)
Balsam fir (<i>Abies balsamea</i>)	13.0 (5.6)	2.8 (1.6)	12.0 (3.2)	365	4.5 (6.2)	453.0 (591.5)
Other conifers						
Black spruce (<i>Picea mariana</i>)	11.6 (3.8)	1.8 (1.1)	10.2 (2.5)	150	1.6 (4.7)	180.7 (506.7)
Eastern larch (<i>Larix laricina</i>)	18.8 (6.6)	2.8 (1.5)	16.1 (4.7)	15	0.4 (3.1)	18.1 (118.1)
White cedar (<i>Thuja occidentalis</i>)	6.9 (2.6)	0.9 (1.0)	4.4 (0.0)	2	0.0 (0.1)	2.4 (15.4)
Norway spruce (<i>Picea abies</i>)	9.5 (3.5)	3.3 (1.1)	9.6 (0.4)	8	0.0 (0.3)	9.6 (87.8)
Broadleaves						
Red maple (<i>Acer rubrum</i>)	7.5	2.5	7.6	1	0.1 (0.4)	32.5 (137.1)
Sugar maple (<i>Acer saccharum</i>)	9.9 (6.3)	1.5 (0.5)	12.1 (3.9)	11	0.1 (0.8)	13.3 (58.0)
Paper birch (<i>Betula papyrifera</i>)	8.8 (3.7)	1.9 (0.9)	9.9 (1.3)	32	0.2 (0.6)	41.0 (125.0)
Quaking aspen (<i>Populus tremuloides</i>)	10.1 (5.1)	2.7 (1.6)	12.2 (3.4)	66	0.5 (1.5)	80.7 (192.2)

2.2.3 Data analysis

Tree maps of each plot were obtained from terrestrial laser scanner (TLS) data. Each plot was scanned with a FARO Focus 3D from three to four scanning points, in order to reduce occlusion. First, Faro Scene 5.0 (FARO technologies) was used to assemble the multiple scans from each plot to produce a three dimensional point cloud. Computree (Othmani et al. 2011) was then used to extract a 10 cm slice centered on 1.30 m above the digital terrain model. Cloud points belonging to the branches were then manually removed from the 10 cm slice and the cleaned point cloud used to determine the XY tree coordinates. This last step was performed using the functions contained in the ‘fpc’ (Martin et al. 1996) and ‘pracma’ packages (Gander et al. 1994) of the R statistical software. The center of the circle was assumed to be the XY coordinate of each tree. Finally, each coordinate was given a tree number obtained from the extraction process from the first step. Unidentified tree numbers were manually marked in R using maps drawn during the forest inventory. To ensure concordance between tree numbers assigned automatically and those given manually, a DBH obtained from the cloud point and the DBH measured in the field were compared.

2.2.3.1 Competition indices

Competition was quantified with both distance-independent and distance-dependent indices and their mathematical definitions are given in Table 4. Three distance-independent competition indices were computed: (i) the diameter squared ratio (DRS) (Glover and Hool, 1979), (ii) the standardized stand density (SSD) (Reineke 1933) and (iii) the basal area of trees larger than the target tree (BAL) (Wykoff and al., 1982). Four distance-dependent indices were computed: (i) two variants of Hegyi’s index (HI1 and HI2) (Hegyi, 1974), (ii) the Martin-Ek index (MEI) (Martin and Ek, 1984) and (iii) Spurr’s point density index (SPDI) (Spurr, 1962). For these latter competition indices, competitors of a specific tree were identified using the voronoi method of the ‘tripack’ package (Renka et al. 2013) implemented in R. Specifically, two trees were considered as competitors when they share a common line segment of their voronoi polygon. All of the competition indices were

calculated for all of competitor species pooled together as well as the competitor species separated according to their clades, i.e. conifers and broadleaves. The DRS per clade could not be calculated, since the absence of a clade would lead to a division by 0. Furthermore, the inverse of the DRS was tested, but led to results which weren't as good as those observed for the DRS, and thus $1/\text{DRS}$ was dropped.

Table 4: Tested distance-independent and distance-dependent competition indices

	Equations	References
Distance-independent competition indices	Diameter squared ratio (DRS) $IC = \frac{D_i^2}{\bar{D}^2}$	Glover et Hool (1979)
	Standardized stand density (SSD) $IC = \frac{1}{500} \cdot N \cdot \left[\frac{\bar{D}}{10} \right]^{1.605}$	Reineke (1933)
	Basal area of larger trees (BAL) $IC = \sum_j \left[\pi \cdot \left(\frac{D_j}{200} \right)^2 \right] \cdot \frac{10\,000}{\text{Plot area}}$ For $D_j \geq D_i$	Wykoff et al. (1982)
Distance-dependent competition indices	Hegyi's competition index (HI1) $IC = \sum_{j=1}^n \frac{D_j}{D_i \cdot \text{Dist}_{ij}}$	Hegyi (1974)
	Hegyi's competition index (HI2) $IC = \sum_{i \neq j} \frac{D_j}{D_i \cdot (\text{Dist}_{ij} + 1)}$	Hegyi (1974)
	Martin-Ek index (MEI) $IC = \sum_{i \neq j} \left[\frac{D_j}{D_i} \cdot e^{\left(\frac{16 \cdot \text{Dist}_{ij}}{D_i + D_j} \right)} \right]$	Martin et Ek (1984)
	Spurr's point density index (SPDI) $IC = \frac{75.625}{n} \cdot \sum_{j=1}^n \left[\left(j + \frac{1}{2} \right) \frac{D_j^2}{\text{Dist}_{ji}^2} \right]$	Spurr (1962)

Where D_i : DBH of tree i ; D_j : DBH of tree competitor j ; \bar{D} average DBH of trees in the plot; N : total number of tree /acre; n : number of tree competitors with the voronoï method; e_{ij} : linear expansion factor and Dist_{ij} : distance between tree i and tree competitor j

2.2.4 Growth models

Linear (Eq. 1) and a nonlinear (Eq. 2) mixed-effects models were developed to predict the 5-year relative basal area annual increment (RBAI, in $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{year}^{-1}$) for white spruce, balsam fir, other conifers species and broadleaves species independently. Random effects were applied on the intercepts for the plantation and plot within plantation hierarchical levels.

$$\text{RBAI}_{ijk} = b_{00} + b_{01} \cdot \text{SI}_{ij} + b_{02} \cdot \ln(\text{DBH}_{ijk}) + f(\text{CI}_{ijk}) + u_k + v_{jk} + e_{ijk} \quad \text{Eq.1}$$

$$\text{RBAI}_{ijk} = b_{10} + \text{Potential growth} \cdot \text{Size effect} \cdot \text{Competition effect} + u_k + v_{jk} + e_{ijk} \quad \text{Eq.2}$$

Where:

- b_{00} , b_{01} , b_{02} , b_{03} and b_{10} are fixed effect parameters estimated by the regression.
- SI is the site index (in m),
- DBH is the diameter at breast height (in mm)
- $f(\text{CI}_{ijk})$ the competition function using the indices listed in Table 2 (see competition effect section below)
- u_k is the plantation random effect, where $u \sim N(0, \sigma^2_k)$
- v_{jk} is the plot random effect, where $v \sim N(0, \sigma^2_{jk})$
- i, j and k are indices representing respectively the plantation, plot and tree
- e is the residual error, where $e \sim N(0, g(\text{DBH}) \sigma^2)$ and $g(\text{DBH}) = |\text{DBH}|^\delta$ in order to account for the observed heteroscedasticity.

For the additive models (Eq. 1), the natural logarithm of the DBH was used in order to obtain the curvilinear relationship between RBAI and DBH. All possible combinations of the linear terms were tested. Each competition index presented in Table 4 was subsequently compared. In all, seven combinations were tested for each species.

For the nonlinear models, the different components of the model were defined as follows.

Potential growth: Potential growth corresponds to the maximum tree growth in absence of competition. The potential growth was assumed to be linear with site index, after visual inspection of the data:

$$\text{Potential growth} = (b_{11} + b_{12}SI_{ij}) \quad \text{Eq.3}$$

Where b_{11} and b_{12} are fixed effect parameters estimated by the regression.

Size effect: Size effect is the change in relative growth with the size of the tree. The effect of target tree on RBAI was modelled with a lognormal function (Canham et al. 2006).

$$\text{Size effect} = e^{-0.5 \frac{\ln((DBH_{ijk})/b_{13})^2}{b_{14}}} \quad \text{Eq. 4}$$

Where b_{13} is the estimated DBH at which potential growth occurs and b_{14} the parameter that determines the width of the function. Both parameters are fixed effects estimated by the regression. For all the nonlinear models except for the one using the clade-separated BAL, b_{14} was set to 1 in order to obtain model convergence.

Competition effect: The competition effect is the reduction in growth of a tree due to competition. The relative growth of a target tree is assumed to decrease with an increase in competition. It is defined using the function proposed by Canham and al. (2006):

$$\text{Competition effect} = e^{(f(CI_{ijk}))^{b_{16}}} \quad \text{Eq.5}$$

As for Eq. 4, the fixed effect parameter b_{16} was either estimated by the regression or set to 1 in order to obtain model convergence for the models using the pooled MEI for the other conifers and the pooled BAL for balsam fir, other conifers and broadleaves.

Finally, both the pooled and clade separated competition indices were tested. The competition effect was thus expressed as $f(CI_{ijk}) = b_{03} \cdot CI_{pooled_{ijk}}$ for the linear models

and $f(CI_{ijk}) = -b_{15} \cdot CI_{pooled_{ijk}}$ for the non-linear models, where b_{03} and b_{15} are fixed effect parameters estimated by the regression and $CI_{pooled_{ijk}}$ the pooled competition index.

For the clade separated competition indices, $f(CI_{ijk})$ was expressed as

$f(CI_{ijk}) = b_{04} \cdot CI_{B_{ijk}} + b_{05} \cdot CI_{C_{ijk}}$ for the linear models and as

$f(CI_{ijk}) = -\left(b_{17} \cdot CI_{B_{ijk}} + b_{18} \cdot CI_{F_{ijk}}\right)$ for the nonlinear models, where $CI_{B_{ijk}}$ and

$CI_{F_{ijk}}$ are the competition indices calculated from broadleaf or conifer competition,

respectively, and b_{04} , b_{05} , b_{17} and b_{18} fixed effect parameters estimated by the regression.

We will hereafter refer to the pooled competition index or the clade competition index to distinguish between these two methods of quantifying the competition around a given target tree.

Models were calibrated with the ‘nlme’ package in R (Pinheiro et al. 2015). Akaike’s information criterion (AIC) was used for model comparison (Pinheiro and Bates 2000). Model evaluation was also carried out through inspection of the residuals versus the predicted values and the different covariates used in the models. Normality and homoscedasticity were checked visually.

2.3 RESULTS

For all species and mathematical forms, the best distance-independent competition index was the BAL (at least 100 AIC points difference, not shown) while the best distance-dependent competition index was the MEI (at least 60 AIC points difference, not shown). The pooled competition index was always better than the clade competition index for the linear models (Table 5). In the case of the nonlinear models, the pooled competition index also had the lowest AIC except for white spruce for which the best AIC was obtained for the clade competition index. Furthermore, the nonlinear models generally had the lowest

AIC. These results are supported by plots of the residuals, where trends can be observed for the linear models and not for the nonlinear ones (Figures 2 and 3).

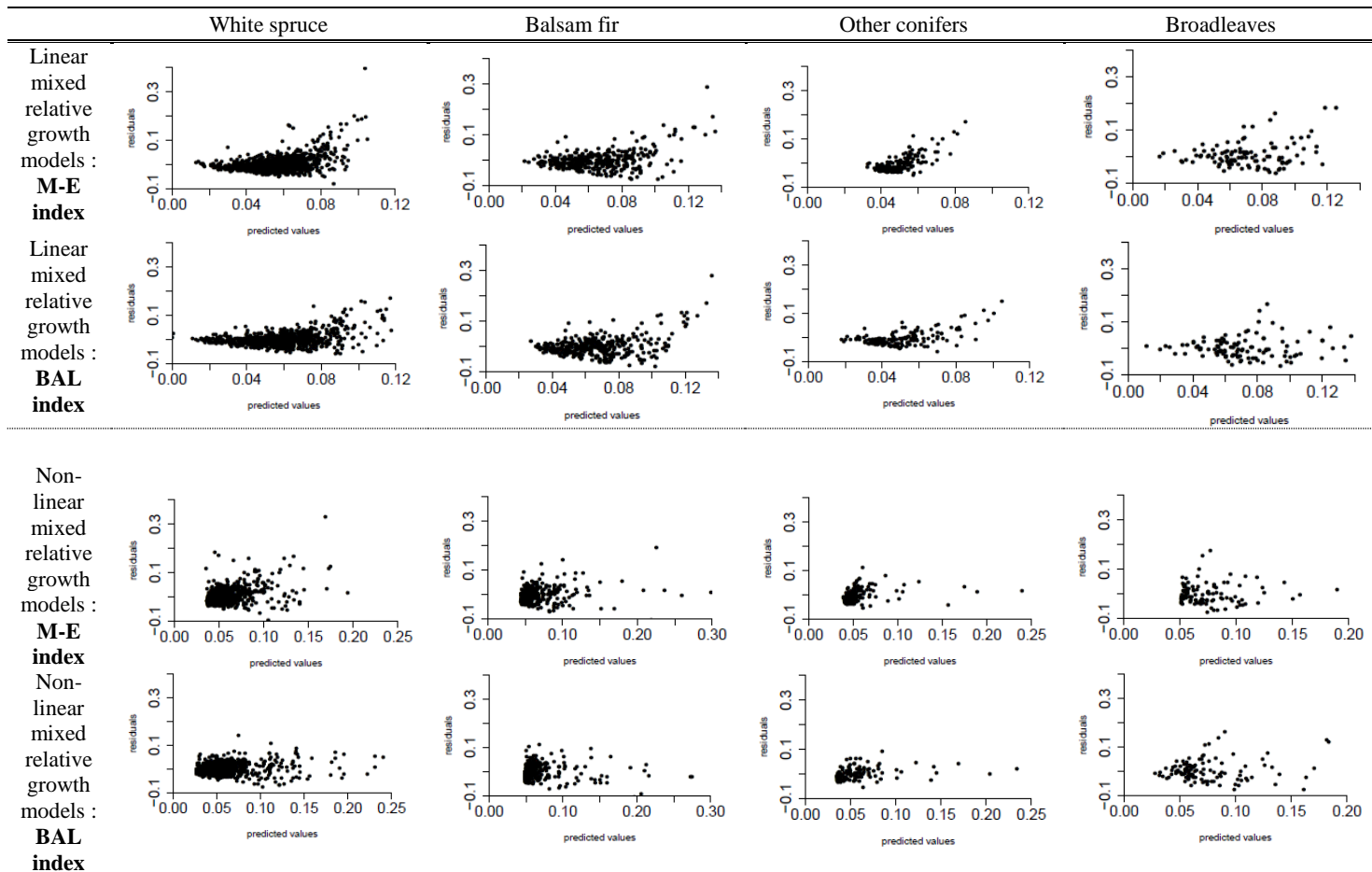


Figure 2: Residuals against predicted values for linear and non-linear growth models where the effect of conifers and broadleaves are discriminated

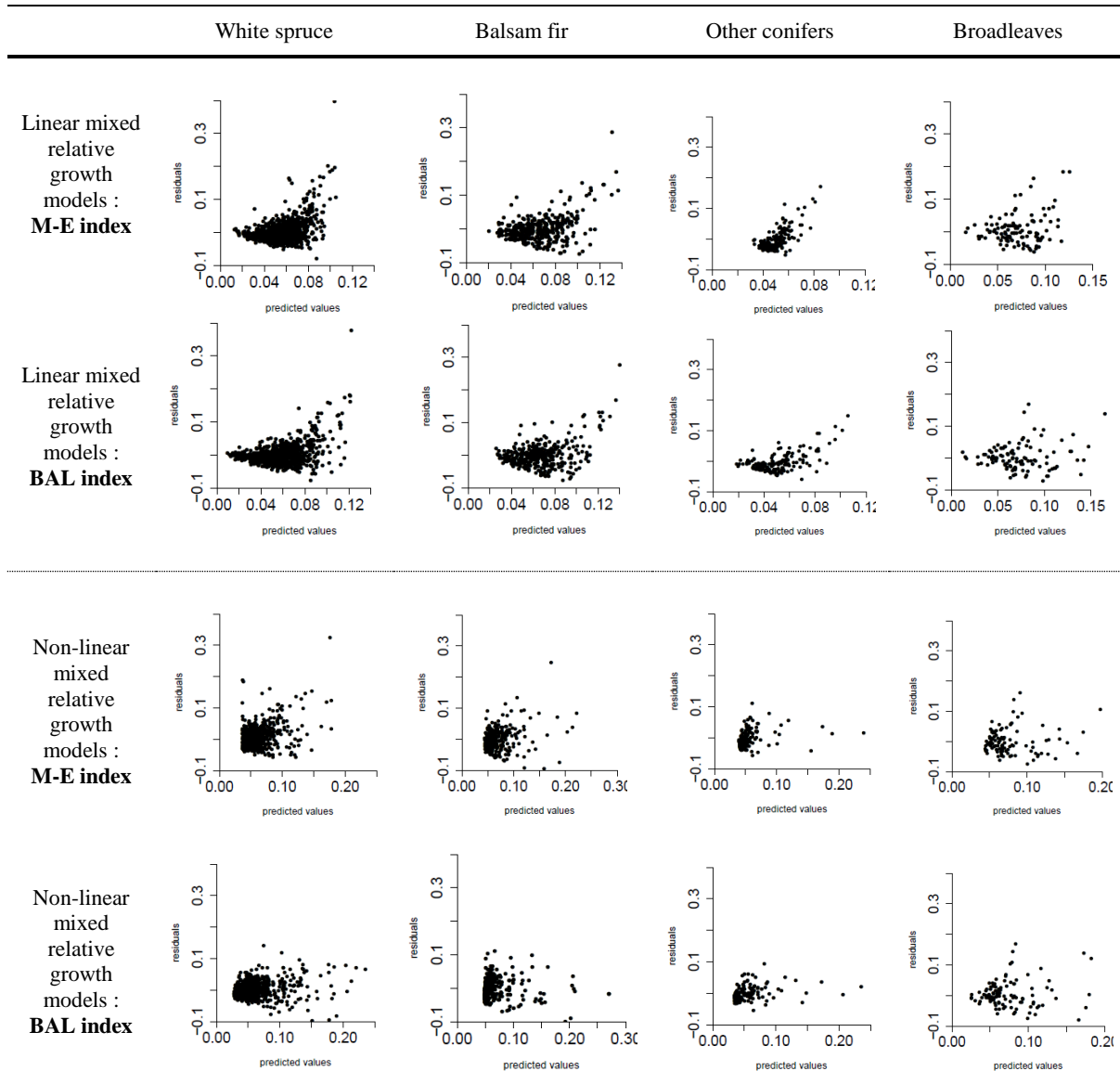


Figure 3: Residuals against predicted values for linear and non-linear relative growth models where the effect of conifers and broadleaves are not discriminated)

Table 5: Akaike's information criterion (AIC) for linear and nonlinear models. Best AIC for each species and mathematical forms are in bold.

		Linear mixed models			
		White spruce	Balsam fir	Other conifers	Broadleaves
MEI	Pooled competition index	-5449.7	-1561.1	-874.3	-376.7
	Clade competition index	-5438.7	-1552.6	-875.2	-376.7
BAL	Pooled competition index	-5411.5	-1519.0	-875.6	-367.8
	Clade competition index	-5402.2	-1526.3	-875.3	-366.5
		Non-linear mixed models			
MEI	Pooled competition index	-5523.2	-1623.1	-937.4	-396.0
	Clade competition index	-5515.5	-1608.3	-939.2	-394.2
BAL	Pooled competition index	-5526.8	-1602.4	-950.0	-398.7
	Clade competition index	-5539.1	-1601.4	-949.0	-397.2

Parameter estimates of linear models

The parameters associated to the site index (b_{01}) was found to be significantly positive for white spruce and broadleaves (Table 6 to 9). However, for the other species (i.e. balsam fir and other conifers), site index was not found to have a significant effect on the RBAI. The parameters associated to DBH (b_{02}) was found to be significantly negative for all models constructed and for all species (Table 6 to 9).

For the pooled competition indices, MEI and BAL were found to be negatively related to white spruce and balsam fir RBAI (Table 6 and 7). The parameter associated to broadleaves competition was greater ($b_{04} = -0.162$ for MEI, $b_{04} = -0.0030$ for BAL) than the parameter associated to coniferous competition ($b_{04} = -0.143$ for MEI, $b_{04} = -0.0010$ for BAL), when clade competition indices was used for white spruce. Such a difference was also observed for balsam fir when the MEI is used (Table 9).

Table 6: Parameter estimation for linear mixed relative growth models using the pooled MEI competition index using Equation 1.

	Parameters	White spruce	Balsam fir	Other Conifers	Broadleaves
Fixed part	b_{00}	0.1517 (0.0204)	0.2629 (0.0191)	0.1470 (0.0238)	0.0687 (0.0410)
	b_{01}	0.0043 (0.0015)	n.s.	n.s.	0.0111 (0.0028)
	b_{02}	-0.0278 (0.0021)	-0.0389 (0.0036)	-0.0184 (0.0044)	-0.0280 (0.0056)
	b_{03}	-0.0144 (0.0013)	-0.0155 (0.0021)	-0.0096 (0.0028)	n.s.
Random effects	σ_{jk}	0.0158	0.0090	0.0208	0.0000
	σ_k	0.0107	0.0111	0.0064	0.0178
	σ^2	4.4560	4.9708	3.3294	4.5534
	δ	-1.2252	-1.1848	-1.1889	-1.1880

n.s.: not significant parameter (p-value > 0.05)

Table 7: Parameter estimation for linear mixed relative growth models using the pooled BAL competition index using Equation 1.

	Parameters	White spruce	Balsam fir	Other Conifers	Broadleaves
Fixed part	b_{00}	0.2206 (0.0217)	0.2715 (0.0229)	0.2304 (0.0356)	0.1924 (0.0602)
	b_{01}	0.0046 (0.0013)	n.s.	n.s.	0.0110 (0.0030)
	b_{02}	-0.0439 (0.0032)	-0.0426 (0.0045)	-0.0357 (0.0069)	-0.0500 (0.0093)
	b_{03}	-0.0010 (0.0001)	-0.0008 (0.0002)	-0.0010 (0.0002)	-0.0014 (0.0005)
Random effects	σ_{jk}	0.0124	0.0129	0.0176	0.0085
	σ_k	0.0104	0.0000	0.0072	0.0164
	σ^2	4.1129	4.7621	3.5362	2.0249
	δ	-1.2021	-1.1570	-1.2048	-0.9985

n.s.: not significant parameter (p-value > 0.05)

Table 8: Parameter estimation for linear mixed relative growth models using MEI where competition effect is discriminated using Equation 1.

	Parameters	White spruce	Balsam fir	Other Conifers	Broadleaves
Fixed part	b_{00}	0.1523 (0.0203)	0.2623 (0.0191)	0.1493 (0.0236)	0.0687 (0.0410)
	b_{01}	0.0043 (0.0015)	n.s.	n.s.	0.0111 (0.0028)
	b_{02}	-0.0279 (0.0021)	-0.0388 (0.0036)	-0.0188 (0.0044)	-0.0280 (0.0056)
	b_{04}	-0.0162 (0.0039)	-0.0231 (0.0059)	n.s.	n.s.
	b_{05}	-0.0143 (0.0013)	-0.0149 (0.0021)	-0.0099 (0.0027)	n.s.
Random effects	σ_{jk}	0.0157	0.0094	0.0205	0.0000
	σ_k	0.0107	0.0109	0.0063	0.0178
	σ^2	4.4393	5.1239	3.2521	4.5534
	δ	-1.2243	-1.191969	-1.1840	-1.1880

n.s.: not significant parameter (p-value > 0.05)

Table 9: Parameter estimation for linear mixed relative growth models using BAL index where competition effect is discriminated using Equation 1.

	Parameters	White spruce	Balsam fir	Other Conifers	Broadleaves
Fixed part	b_{00}	0.2241 (0.0219)	0.2612 (0.0231)	0.2294 (0.0357)	0.1536 (0.0570)
	b_{01}	0.0045 (0.0013)	n.s.	n.s.	0.0112 (0.0031)
	b_{02}	-0.0441 (0.0032)	-0.0407 (0.0045)	-0.0356 (0.0069)	-0.0428 (0.0083)
	b_{04}	-0.0030 (0.0009)	n.s.	n.s.	n.s.
	b_{05}	-0.0010 (0.0001)	-0.0007 (0.0002)	-0.0010 (0.0002)	-0.0013 (0.0006)
Random effects	σ_{jk}	0.0122	0.0103	0.0179	0.0104
	σ_k	0.0111	0.0097	0.0071	0.0169
	σ^2	4.0353	5.3915	3.4848	3.0628
	δ	-1.1990	-1.1922	-1.2015	-1.1002

n.s.: not significant parameter (p -value > 0.05)

Parameter estimates of nonlinear models

As with the linear models, white spruce RBAI was found to be proportional to site index while balsam fir RBAI was not found to vary with site index (Table 10 to 13). Furthermore, RBAI was found to decrease with DBH for all species, whatever the competition index used. RBAI was also found to decrease with increasing competition for both MEI (Table 10) and BAL (Table 11). As with the linear models, the clade competition indices (Table 12 and 13) revealed that broadleaves competition ($b_{17} = 1.4262$ for MEI, $b_{17} = 0.3326$ for BAL) is more important than coniferous competition ($b_{19} = 0.8886$ for MEI, $b_{19} = 0.0457$ for BAL) for white spruce. The same trend was observed in the case of the balsam fir ($b_{17} = 0.9996$ for MEI, $b_{17} = 0.1321$ for BAL versus $b_{19} = 0.9020$ for MEI, $b_{19} = 0.0798$ for BAL).

Table 10: Parameter estimation for non-linear mixed relative growth models using the pooled MEI competition index using Equation 2.

	Parameters	White spruce	Balsam fir	Other Conifers	Broadleaves
Fixed part	b_{10}	0.0365 (0.0031)	0.0426 (0.0034)	0.0387 (0.0063)	0.0444 (0.0078)
	b_{11}	-0.0342 (0.0673)	2.4850 (1.4347)	0.3785 (0.1520)	-0.2996 (0.2455)
	b_{12}	0.0184 (0.0072)	n.s.	n.s.	0.0447 (0.0306)
	b_{13}	-15.5588 (2.3740)	-12.8471 (1.7331)	-9.8028 (2.7813)	-8.8537 (3.9482)
	b_{14}	1*	1*	1*	1*
	b_{15}	0.5435 (0.1143)	2.8134 (0.6927)	0.8016 (0.1719)	n.s.
	b_{16}	2.1027 (0.4353)	0.2607 (0.0912)	1*	n.s.
Random effects	σ_{ik}	0.0153	0.0146	0.0213	0.0202
	σ_k	0.0095	x	x	x
	σ^2	4.5746	1.8034	1.3459	1.4208
	δ	-1.2340	-0.9661	-1.0103	-0.8980

n.s.: not significant parameter (p-value > 0.05)

*fixed value to 1 (e.g. not estimated by the regression)

Table 11: Parameter estimation for non-linear mixed relative growth models using the pooled BAL competition index using Equation 2.

	Parameters	White spruce	Balsam fir	Other Conifers	Broadleaves
Fixed part	b_{10}	0.0255 (0.0029)	0.0487 (0.0032)	0.0336 (0.0064)	0.0179 (0.0132)
	b_{11}	-0.1302 (0.0972)	2.0527 (0.4851)	-0.9071 (0.8982)	-0.1552 (0.0933)
	b_{12}	0.0438 (0.0115)	n.s.	0.1718 (0.1238)	0.0265 (0.0089)
	b_{13}	-14.1059 (1.5029)	-4.8198 (0.6377)	-8.0235 (2.1179)	-28.2363 (6.9015)
	b_{14}	1*	1*	1*	1*
	b_{15}	0.0444 (0.0174)	0.0840 (0.0162)	0.0656 (0.0119)	0.0238 (0.0093)
	b_{16}	1.0997 (0.1250)	1*	1*	1*
Random effects	σ_{ik}	0.0079	0.0149	0.0193	0.0140
	σ_k	0.0088	x	x	x
	σ^2	2.5953	1.2201	0.6286	2.6173
	δ	-1.1059	-0.8714	-0.8495	-1.0421

n.s.: not significant parameter (p-value > 0.05)

*fixed value to 1 (e.g. not estimated by the regression)

Table 12: Parameter estimation for non-linear mixed relative growth models using MEI index where competition effect is discriminated using Equation 2.

	Parameters	White spruce	Balsam fir	Other Conifers	Broadleaves
Fixed part	b_{10}	0.0350 (0.0031)	0.0431 (0.0032)	0.0381 (0.0062)	0.0510 (0.0076)
	b_{11}	-0.0545 (0.0776)	0.5828 (0.1155)	0.3629 (0.1363)	1.2712 (1.4528)
	b_{12}	0.0225 (0.0083)	n.s.	n.s.	n.s.
	b_{13}	-18.0355 (2.5395)	10.4629 (1.3265)	-10.2557 (2.7621)	3.1874 (1.5634)
	b_{14}	1*	1*	1*	1*
	b_{17}	1.4262 (0.4141)	0.9568 (0.3652)	n.s.	n.s.
	b_{18}	1*	1*	n.s.	n.s.
	b_{19}	0.8886 (0.1014)	0.9020 (0.1273)	0.8211 (0.1710)	n.s.
	b_{20}	1*	1*	1*	n.s.
	Random effects	σ_{jk}	0.0146	0.0139	0.0208
σ_k		0.0094	x	x	x
σ^2		4.4431	2.7921	1.3400	1.2093
δ		-1.2263	-1.0582	-1.0101	-0.8599

n.s.: not significant parameter (p-value > 0.05)

*fixed value to 1 (e.g. not estimated by the regression)

Table 13: Parameter estimation for non-linear mixed relative growth models using BAL index where competition effect is discriminated using Equation 2.

	Parameters	White spruce	Balsam fir	Other Conifers	Broadleaves
Fixed part	b_{10}	0.0265 (0.0033)	0.0482 (0.0032)	0.0345 (0.0064)	0.0277 (0.0108)
	b_{11}	-0.2801 (0.1475)	1.8498 (0.4372)	-1.2474 (1.1588)	-0.1874 (0.1004)
	b_{12}	0.0663 (0.0237)	n.s.	0.2176 (0.1598)	0.0281 (0.0104)
	b_{13}	-11.1794 (5.2466)	-5.0813 (0.6626)	-7.4898 (2.0537)	-23.3101 (6.7866)
	b_{14}	1.0504 (0.1562)	1*	1*	1*
	b_{17}	0.3326 (0.0983)	0.1321 (0.0598)	n.s.	n.s.
	b_{18}	1*	1*	n.s.	n.s.
	b_{19}	0.0457 (0.0192)	0.0798 (0.0166)	0.0708 (0.0133)	0.0214 (0.0118)
	b_{20}	1.0826 (0.1293)	1*	1*	1*
	Random effects	σ_{jk}	0.0079	0.0147	0.0196
σ_k		0.0081	x	x	x
σ^2		2.2881	1.2738	0.6273	2.3353
δ		-1.0795	-0.8811	-0.8486	-1.0156

n.s.: not significant parameter (p-value > 0.05)

*fixed value to 1 (e.g. not estimated by the regression)

2.4 DISCUSSION

Our results demonstrated that non-linear models gave better results than linear models for all species. The discussion will however focus on white spruce (n = 1048) and

balsam fir ($n = 365$), as the number of trees of the two grouped species (other conifers and broadleaves) is very low. The best competition index varies between species and model forms. Indeed, for white spruce, the best competition index was the BAL in the nonlinear form and MEI in the linear form. Moreover, we were able to demonstrate that white spruce growth is more negatively affected by broadleaved competition than from conifer competition.

For all species, non-linear models gave better AIC than linear models. Indeed, nonlinear models are more flexible than the linear models, even with the transformation of the predictor variables. Specifically, the potential growth reduction model (Canham et al. 2006) was designed to precisely represent the relative growth process. This model structure takes into account the important variables influencing tree growth, such as site index, tree size and competition. Moreover, although they are mathematically more complex than linear models, they are more biologically meaningful. In addition, these models are expected to extrapolate tree growth outside the range of data with lower erroneous predictions than linear models, even though extrapolation is never recommended (Pretzsch 2009; Weiskittel and al. 2011; Schneider and al. 2015).

It is well known that tree growth rates are highest for small trees and declines to an asymptote with increasing tree size as the wood is distributed over a larger area (Canham and al. 2006). Furthermore, the nonlinear model was adapted to include an intercept (b_{10}), when compared to the model proposed by Canham et al. (2006). This intercept corresponds to the relative growth of a very large tree. In other words, the minimum relative growth varies between 0.0255 and 0.0365 m/year, depending on the model for a big white spruce.

There was a large between-plantation variability in environmental factors even if the sampling area was restricted to a region of Eastern Quebec. This variability was quantified using the site index. White spruce relative growth was thus found to increase

with site quality (SI) in accordance with previous results (Canham et al. 2006; Prigent et al. 2010).

Balsam fir growth was however not related to site index in our models. This may be a consequence of the SI computation as the SI was computed for white spruce and then applied to the balsam fir growth model as a specific balsam fir SI could not be estimated. Our hypothesis was that balsam fir SI is highly correlated to white spruce SI, which doesn't seem to be the case. More importantly however might be the fact that balsam fir was naturally regenerated, and thus was found in all of the social classes (from understory to dominant). Even if its growth is related to site quality, other factors such as competition might be more important.

The dominant and codominant cover was formed by the planted white spruce. The stands were even-aged and the spatial variability is low, explaining why distance-independent competition indices performed better in our analysis (Boivin et al. 2010; Prévosto 2005). In the case of balsam fir, the MEI was found to be the best competition index. As balsam fir was ingrown, one could argue that the competition of fir was more varied and thus similar to that what is observed in mixed and/or heterogeneous stands. It is thus normal to observe better results for distance-dependent indices as they integrate the structural variation within the stand (Pretzsch 2009). Furthermore, such indices should be better when the objective is to simulate new atypical thinnings such as those proposed for converting even-aged stands into uneven-aged ones (Boivin et al. 2010).

The effect of the conifers and broadleaves competition on tree growth differs according to the target tree species. Indeed, the reduction in white spruce relative growth is more important when the direct competitors are deciduous than when they are conifers. For balsam fir, even though deciduous competition reduces growth more than coniferous competition, model comparison using the AIC indicates that distinguishing competitor clades does not improve the model. This is in accordance with previous results which

demonstrated that balsam fir was only poorly affected by hardwood (especially trembling aspen) competition (Boivin et al. 2010). Such differences between balsam fir and white spruce can be explained by the differences in shade tolerance, whereby balsam fir is a very shade tolerant species while white spruce is a shade tolerant species (Humbert et al. 2007) . According to Canham and al. (Canham et al. 2006) shade tolerant trees are less sensitive to competition.

It is worthy to note that our results contradict our third hypotheses, which stated that intraspecific competition has a stronger effect on tree growth than interspecific competition (Pretzsch 2009; Boivin and al. 2010). Specifically, we found that broadleaves have a stronger effect on white spruce growth and, to a lesser extent, balsam fir. This may be related to the fact that broadleaves have large crown radii when compared to conifers (Millet 2012) . Larger crowns thus imply that the broadleaves exert more competition (Canham et al. 2006; Dieler and Pretzsch 2013). In addition, deciduous trees from our stands were mainly trembling aspen and paper birch which are both shade intolerant (Humbert and al. 2007). These species thus have stronger juvenile height growth (Franceschini and Schneider 2014) and it is likely that they may be of the same height or taller than the dominant white spruce trees. To confirm this interpretation, it would be valuable to take into account the light availability in the model. The possibility of using light-tracing algorithms (Groot et al. 2014) with some type of light extinction coefficients (Duursma et al. 2010) might strengthen our results. Another way to confirm this interpretation would be to separate competition by species to quantify the effects of intraspecific competition versus interspecific competition. This could not be undertaken with our dataset as there was a limited number of trees for certain species.

CONCLUSION

We developed growth models at the individual tree level for white spruce and balsam fir growing in Eastern-Quebec white spruce plantations with emphasis put on the type of competition. Our results showed that for the planted white spruce, the best competition index was distance-independent as these trees are regularly spaced despite balsam fir and broadleaves ingrowth. However, when predicting long-term mixed stand development, it may be valuable to consider distance-dependent competition indices as they are known to be flexible and adapted in case of stand structure complexification. Moreover, we demonstrated that white spruce growth is more influenced by broadleaves than by conifers. Such results pave the way to further studies separating competition species by species. This would help to determine which broadleaved species reduces white spruce growth and give silvicultural recommendations. Indeed, the growth models we developed will enable forest managers to explore different silviculture options and their effects on tree growth. This would lead to an estimation of stand dynamics in the plantations which are being converted towards uneven-aged or irregular structures. This however requires additional ingrowth and mortality modules to be developed and field trials to validate the simulations.

CHAPITRE 3
FACTEURS DENDROMETRIQUES QUI INFLUENCENT LA VITESSE
ACOUSTIQUE CHEZ L'EPINETTE BLANCHE (PICEA GLAUCA) DES
PLANTATIONS DU BAS-SAINT-LAURENT

ABSTRACT

In Eastern Quebec, thousands of hectares of plantations will be ready for a first commercial thinning in the next few years. With an increase in the amount of thinnings being carried out, managers are being asked to also integrate the financial return of their operations into their decision process. They must thus also take into consideration the quality of the harvested trees. Softwood is mainly used for commodity lumber production in Quebec, with mechanical properties being an important wood quality trait. In order to evaluate standing wood properties, the modulus of elasticity can be estimated non-destructively by measuring acoustic velocity. Using data from 94 sample plots in 48 plantations, the effects of tree size, competition, growth rates and site index on the acoustic velocity of planted white spruce were studied. Competition was quantified using both distance-independent distance-dependent competition indices. The various competition indices were also subdivided according to the competition type (conifer/broadleaved). The acoustic velocity was found to be proportional to tree size, and inversely proportional to growth rate, site index and competition. The ratio of diameter at breast height to mean quadratic diameter with no discrimination between competition types was found to be the best competition index to model acoustic velocity. These results will help foresters evaluate

tree quality prior to harvesting. However, the larger between-tree variation implies that there is a need for further investigations.

3.1 INTRODUCTION

In the 80s, the province of Quebec put forth an important reforestation program. At that time, foresters were dealing with an important spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreak, and the number of trees planted in the province reached 251 million seedlings in 1987 (Dancause 2008). The objective was to increase forest production and improve the wood supply in order to reduce the effects of the budworm defoliation and ensure the industry's competitiveness. In the Bas-Saint-Laurent region of Eastern Quebec, there are now 250 000 ha of white (*Picea glauca*), black (*Picea mariana*) and Norway (*Picea abies*) spruce plantations, with 36 000 ha having reached the age for first commercial thinning (~ 30 years in age). In these stands, thinning from below, neutral thinning and selection thinning are presently being carried out operationally. The type of thinning and the selection of harvested trees will greatly influence the operational cost and the value of the residual stand.

The Quebec softwood industry produces mainly commodity lumber from white and black spruce, balsam fir and jack pine. The lumber is either visually graded or machine stress rated (MSR). The visual grading serves as a proxy for MSR, as the grades are related to minimum design values (NLGA 2008). Thus internal wood mechanical properties are an important property needed to estimate wood quality. The modulus of elasticity (MOE) may be used to assess the mechanical properties as it measures the resistance of wood to a deformation. In resource evaluation studies, it is often obtained through destructive sampling. Recent studies have however shown for Canadian tree species that it can also be estimated on standing trees using acoustic velocity (AV) measurements, as the acoustic velocity is proportional to MOE (Achim et al. 2011; Lenz et al. 2013).

The objective of commercial thinning is to free the residuals trees from competition, and thus increase their growth. The effects of thinning on white spruce wood properties remains poorly understood. It has been shown that commercial thinning increases the modulus of elasticity of dominant and co-dominant white spruce trees (Gagné et al. 2012).

This result is however counter intuitive as thinning is known to increase tree growth (Amarasekara and Denne 2002; Liu et al. 2007) . It may thus be reasonably expected that the MOE of residual trees after thinning should decrease. In addition, commercial thinning increases the proportion of large knots, and hence in turn should decrease the MOE (Alteyrac 2005; Vincent et al. 2011) .

Between-tree competition was found to influence the modulus of elasticity. Indeed, trees under strong competition have lower growth rates (Bérubé-Deschênes and al. In review), which in turn have been linked to larger MOE (Lenz et al. 2013). In addition, MOE was found to decrease with increasing tree vigor (Auty and Achim 2008). Low stocking density generates vigorous trees that allocate their resources to radial growth. This has the effect of producing wood of lower density (Lenz et al. 2013), which may also influences the acoustic velocity. Furthermore, when the competition is low, branch diameters are larger (Beaulieu et al. 2011) , leading to larger knots (Duchateau et al. 2013) and thus lower mechanical properties (Observatoire de la foresterie du Bas-Saint-Laurent (OFBSL) 2005).

The main objective of the study is to understand the variations in acoustic velocity measured on planted white spruce standing trees. This work is expected to help foresters better plan their thinnings and have an impartial method to compare felling patterns using wood properties obtained from dendrometric data. Acoustic velocity was modelled as a function of tree size, site index, growth rates and competition. Competition was integrated using various distance-independent and distance-dependent competition indices. It is expected that the best competition index will be distance-independent, as it has been shown that planted white spruce growth is better explained by such indices (Bérubé-Deschênes et al. In review). Competition was also further divided into conifer and broadleaved competition. Discrimination between conifers and broadleaved competition is expected to

significantly improve model results, as it is known that broadleaved species do not have the same effect on growth as conifers (Canham et al. 2006; Millet 2012).

3.2 METHODS

3.2.1 Study area and sites

A network of 94 plots established in 48 white spruce plantations from the Bas-Saint-Laurent region of Eastern Quebec, Canada was established used in this study (Fig. 4). The sampling zone is located in the eastern balsam fir-yellow birch bioclimatic subdomain of the boreal mixed-wood zone. The mean annual temperature is 3.1°C and the mean annual precipitation is 929 mm (Robitaille and Saucier 1998).

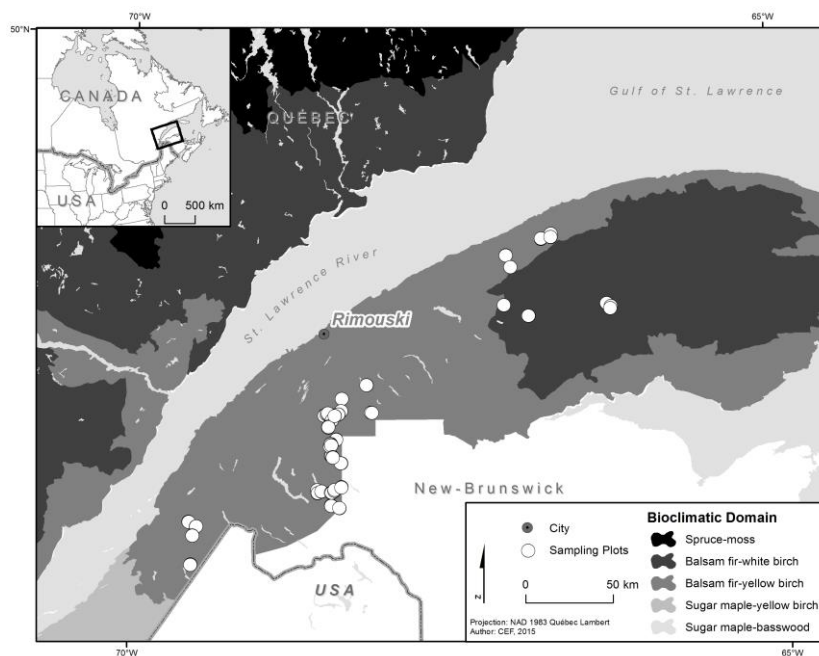


Figure 4: Permanent sample plot network established on the Bas-Saint-Laurent region of Eastern Quebec

A stratified random sampling scheme was used to choose the visited white spruce plantations. Three criteria were considered from the provincial ecoforest maps: (i) ecological type, (ii) stand density and (iii) stand height. First, the four ecological types with

the highest proportion of white spruce plantations were retained: sugar maple-yellow birch, balsam fir-yellow birch, balsam fir-white birch and balsam fir-eastern white cedar ecotypes. Second, within each ecotype, three categories of crown cover were used: high (crown cover > 80%), moderate (crown cover between 60 and 80%) and low densities (crown cover between 40 and 60%). Last, we selected two dominant stand height classes: (i) height between 7 and 12 m (ii) height between 4 and 7 m. A total of 24 combinations (four ecotypes, three stand densities and two dominant stand height classes) were possible. A total of two plantations per combination were randomly selected, and within each plantation two plots were randomly established. No white spruces was found on two sample plots and were thus discarded leading to 94 sample plots available for the study (24 stand types x 2 plantations x 2 sample plots – 2 discarded plots).

3.2.2 Data acquisition

Each plot was circular with a radius of 5.64 m (area of 100 m²). The diameter at breast height (DBH) greater than 5 cm of all living trees inside the plot as well as the DBH of the trees outside the plot that overshadow trees inside the plot were measured using a diameter tape. An increment core with the borer orientated towards the center of the plot of each white spruce tree was also extracted and the mean annual increment (MAI) over the last 5 years (in mm) was measured with an electronic caliper. The acoustic velocity of all the white spruce trees was measured with a Hitman ST300 (Fibergen). The height of two dominant white spruce trees was measured using a Vertex IV Hypsometer. Site indices (SI) were then calculated for each plantation according the method described in Prégent and al. (2010). A summary of the statistics for white spruce is given in Table 14 and the general characteristics of plots is given in Table 15.

Table 14: Descriptive statistics for white spruce

	Value	Standard deviation
5-year increment (cm)	2.7	1.3
Dominant height (m)	11.4	2.8
Acoustic velocity (km/s)	3.1	0.6
Tree age	19.0	6.3

Table 15: Stand descriptive statistics of dataset

Species	DBH (cm)	Number of individuals	Basal area (m ² ·ha ⁻¹)	Stand density (nbstems·ha ⁻¹)
White spruce (<i>Picea glauca</i>)	13.6 (4.3)	1048	13.4 (7.2)	1272.3 (668.3)
Balsam fir (<i>Abies balsamea</i>)	13.0 (5.6)	365	4.5 (6.2)	453.0 (591.5)
Other conifers				
Black spruce (<i>Picea mariana</i>)	11.6 (3.8)	150	1.6 (4.7)	180.7 (506.7)
Eastern larch (<i>Larix laricina</i>)	18.8 (6.6)	15	0.4 (3.1)	18.1 (118.1)
Eastern white cedar (<i>Thuja occidentalis</i>)	6.9 (2.6)	2	0.0 (0.1)	2.4 (15.4)
Norway spruce (<i>Picea abies</i>)	9.5 (3.5)	8	0.0 (0.3)	9.6 (87.8)
Broadleaves				
Trembling aspen (<i>Populus tremuloides</i>)	10.1 (5.1)	66	0.5 (1.5)	80.7 (192.2)
Paper birch (<i>Betula papyrifera</i>)	8.8 (3.7)	32	0.2 (0.6)	41.0 (125.0)
Sugar maple (<i>Acer saccharum</i>)	9.9 (6.3)	11	0.1 (0.8)	13.3 (58.0)
Red maple (<i>Acer rubrum</i>)	7.5	1	0.1	32.5

The tree positions within the plots were obtained from terrestrial laser scanner (TLS) data. Each plot was scanned with a FARO Focus 3D from three to four scanning points, in order to reduce occlusion. First, the multiple scans were aligned to create a single three dimensional point cloud with Faro Scene 5.0 (FARO technologies). Computree (Othmani et al. 2011) was then used to extract a 10 cm slice centered on 1.30 m above the digital terrain model. The points belonging to the branches in the 10 cm slice were then manually removed. Finally, the exact tree coordinates were obtained from these cloud points using the functions contained in the ‘fpc’ (Martin et al. 1996) and ‘pracma’ packages (Gander et al. 1994) of the R statistical software (R Development Core Team 2011).

Both distance-independent and distance-dependent competition indices were constructed (Table 16). Three distance-independent competition indices were considered: (i) the diameter squared ratio (DRS) (Glover and Hool, 1979), (ii) the standardized stand density (SSD) (Reineke 1933) and (iii) the basal area of trees larger than the target tree (BAL) (Wykoff and al., 1982). Four distance-dependent indices were computed: (i) two variants of Hegyi's index (HI1 and HI2) (Hegyi, 1974), (ii) the Martin-Ek index (MEI) (Martin and Ek, 1984) and (iii) the Spurr's point density index (SPDI) (Spurr, 1962). The competitors were defined using voronois calculated using the 'tripack' package (Renka et al. 2013) implemented in R. Specifically, two trees were considered as competitors when they were found to have a common line segment of their voronoi polygons.

Table 16: Tested distance-independent and distance-dependent competition indices

	Equations	References
Distance-independent competition indices	Diameter squared ratio (DRS) $IC = \frac{D_i^2}{\bar{D}^2}$	Glover et Hool (1979)
	Standardized stand density (SSD) $IC = \frac{1}{500} \cdot N \cdot \left[\frac{\bar{D}}{10} \right]^{1.605}$	Reineke (1933)
	Basal area of larger trees (BAL) $IC = \sum_j \left[\pi \cdot \left(\frac{D_j}{200} \right)^2 \right] \cdot \frac{10\,000}{Plot\ area}$ For $D_j \geq D_i$	Wykoff et al. (1982)
Distance-dependent competition indices	Hegyi's competition index (HI1) $IC = \sum_{j=1}^n \frac{D_j}{D_i \cdot Dist_{ij}}$	Hegyi (1974)
	Hegyi's competition index (HI2) $IC = \sum_{i \neq j} \frac{D_j}{D_i \cdot (Dist_{ij} + 1)}$	Hegyi (1974)
	Martin-Ek index (MEI) $IC = \sum_{i \neq j} \left[\frac{D_j}{D_i} \cdot e^{\left(\frac{16 \cdot Dist_{ij}}{D_i + D_j} \right)} \right]$	Martin et Ek (1984)
	Spurr's point density index (SPDI) $IC = \frac{75.625}{n} \cdot \sum_{j=1}^n \left[\left(j + \frac{1}{2} \right) \frac{D_j^2}{Dist_{ji}^2} \right]$	Spurr (1962)

D_i : DBH of tree i ; D_j : DBH of tree competitor j ; \bar{D} average DBH of trees in the plot; N : number of tree per acre; n : number of tree competitors identified by the voronoi method; and $Dist_{ij}$: distance between tree i and tree competitor j

Competition indices were computed by pooling all of the competitors and by separating them by their clade (conifer or broadleaved). The clade competition indices thus separate the competitors according to their clade. The DRS however could not be calculated per clade, as some plots did not have any broadleaved trees. This led to a division by 0. The inverse of the DRS (1/DRS) was used, in order to overcome this difficulty. However, the inverse of the DRS was not as good as the DRS, and thus not used in this study.

3.2.3. Statistical analyses

A linear mixed-effect model of acoustic velocity was built as described in Eq. 1.

$$V_{ijk} = b_{00} + b_{01} SI_{ij} + b_{02} DBH_{ijk} + b_{03} MAI_{ijk} + b_{04} CI_{P,ijk} + u_{jk} + v_k + e_{ijk} \quad \text{Eq.1}$$

Where:

- $b_{00}, b_{01}, b_{02}, b_{03}$ and b_{04} are parameters to be estimated
- i, j and k represent the plantation, plot and tree hierarchal level
- SI_{ij} is the site index (in m)
- DBH_{ijk} the diameter at breast height (in cm)
- $CI_{P,ijk}$ one of the pooled competition indices listed in Table 2
- MAI_{ijk} is the mean annual increment of trees over the last 5 years (in mm)
- u_i the plantation random effect, where $u_i \sim N(0, \sigma^2_i)$
- v_{ij} the plot random effect, where $v_{ij} \sim N(0, \sigma^2_{ij})$
- e_{ijk} the residual error, where $e_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)$

This model (Eq. 1) can be decomposed into 42 sub-models, where all possible combinations of one to four linear terms were tested without changing the random effect and error structures. The complete and reduced models were then ranked using Akaike's Information Criterion. Model comparison was carried out for each competition index presented in Table 16 and by considering both pooled and clade competition indices. In

other words, the term $b_{04} \cdot CI_{Pijk}$ was replaced by $b_{05} \cdot CI_{Bijk} + b_{06} \cdot CI_{Cijk}$ where CI_{Bijk} and CI_{Cijk} are the clade competition indices for broadleaves and conifers respectively. All the models were calibrated with the *lme* function from the ‘nlme’ package (Pinheiro and al. 2015) in the R statistical software (R Development Core Team 2011). Normality and homoscedasticity of residuals were checked visually.

3.3 RESULTS

The best distance-independent index was the DRS competition index (AIC = 1003.717, Table 17). In the case of the distance-dependent indices, only the Martin-Ek index was significantly ($p \leq 0.05$) correlated with the acoustic velocity, whereas the parameter estimates of the other indices were not found to be statistically different from zero ($p > 0.05$). The best AIC score for the Martin-Ek index was obtained when the effect of conifers and broadleaves was not discriminated (AIC = 1024.081, Table 17).

Table 17: Acoustic velocity models comparison based on Akaike’s criterion (AIC)

		Pooled competition indices	Clade competition indices
Distance-independent competition indices	DRS index	1003.717	n.c.
	BAL index	1004.401	1005.263
	SSD index	1019.91	n.c.
Distance-dependent competition indices	MEI	1024.081	1025.250
	HI1	1029.341	1029.341
	HI2	1029.341	1029.341
	SPDI	1029.341	1029.341

n.c.: no convergence achieved

The acoustic velocity is inversely proportional to site index for all the models (b_{01} between -0.0847 and -0.101, Table 18). Acoustic velocity was found to increase with DBH in the model with DRS ($b_{02} = 0.0050$). Acoustic velocity was also found to be inversely proportional to mean annual increment when either the clade M-E index ($b_{03} = -0.0109$) or pooled DRS ($b_{03} = -0.0346$) is used. The acoustic velocity was found to be proportional to competition for the pooled MEI ($b_{04} = 0.0969$), for the conifer MEI ($b_{06} = 0.0748$) and for the DRS ($b_{03} = -0.3308$).

Table 18: Parameters of the best acoustic velocity models

		Pooled competition index		Clade competition index
		DRS	MEI	MEI
Fixed effects	Intercept (b_{00})	4.15 (0.311)	4.06 (0.370)	4.09 (0.365)
	SI (b_{01})	-0.101 (0.0278)	-0.0899 (0.033)	-0.0847 (0.0328)
	DBH (b_{02})	0.00500 (0.00100)	n.s.	n.s.
	MAI (b_{03})	-0.0346 (0.00900)	n.s.	-0.0109 (0.00740)
	CI (b_{04})	-0.331 (0.0578)	0.0969 (0.0271)	-
	CI _B (b_{05})	-	-	n.s.
	CI _C (b_{06})	-	-	0.0748 (0.0303)
Random effects	σ_i (plantation)	0.260	0.337	0.334
	σ_{ij} (plot)	0.200	0.204	0.197
	residuals	0.376	0.377	0.378

n.s.: not significant

Visual inspection of the residuals shows no clear trend between residuals and predicted variables (Fig. 5). Furthermore, no trends within the residuals versus the different predictors were observed.

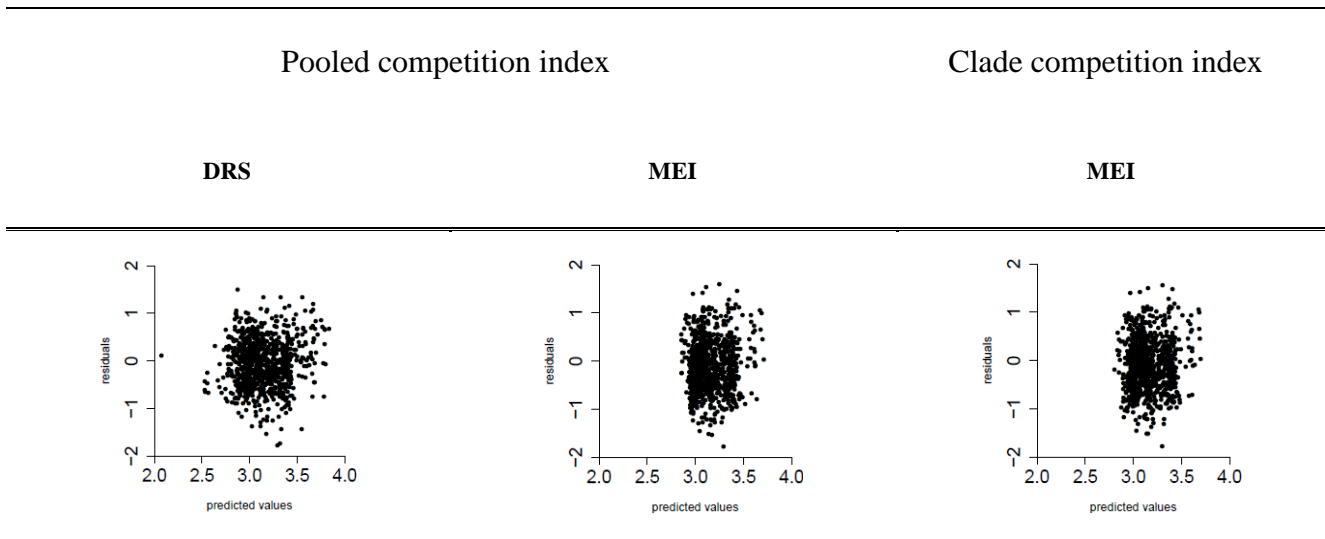


Figure 5: Acoustic velocity models residuals against the predicted values for the model using a) the pooled DRS, b) the pooled MEI and c) the clade MEI

3.4 DISCUSSION

It is well known that wood properties in general, and specifically MOE, vary with tree size. Moreover, the measured acoustic velocity is proportional to the modulus of elasticity, and thus our results will mainly be compared to previous MOE studies (Achim et al. 2011). It is generally admitted that MOE decreases with increasing tree size for conifers (Amarasekara and Denne 2002; Kuprevicius et al. 2013; Liu et al. 2007), which is opposite to the results observed in this study. In our data, the trees were relatively young (average age of 20 years), and therefore have high juvenile wood proportions. The transition between juvenile and mature wood occurs at a cambial age of around 15 years in white spruce (Mvolo et al. 2015). Mature wood is known to have higher microfibril angles and thus larger MOE (Lachenbruch et al. 2010; Watt et al. 2011). Hence trees with more mature wood (e.g. the larger trees in this study) will have higher MOE and thus larger

acoustic velocities, explaining the apparently contradictory results obtained in the present analysis.

Wood mechanical properties have also been related to growth rate (Zhang 1995). Conifers with narrow rings have higher latewood proportion (Franceschini et al. 2013; Koubaa et al. 2007; Schneider et al. 2008) and thus higher mean ring densities (Mansfield et al. 2007; Wang and Stewart 2013; Watt et al. 2011). As MOE varies with wood density, trees with high growth rates are expected to have lower MOE and acoustic velocities, as observed with the models using the pooled DRS and the clade MEI.

The acoustic velocity was also found to be inversely proportional to site index, after having taken into account for the effects of growth rate and tree size. Site index represents the site fertility and have been related to climatic conditions, local topography and soil nutrient availability (McKenney and Pedlar 2003; Weiskittel et al. 2011a). Water availability or air temperature also influence the modulus of elasticity (Watt et al. 2005). Specifically, such climatic variables on MOE can be attributed to shifts in wood density: drier conditions have been related to high wood density (Franceschini et al. 2013; Martinez-Vilalta et al. 2009) and in turn may induce larger values of MOE (Lenz et al. 2013). In *Pinus radiata*, MOE was found to decrease after nitrogen fertilisation (Downes et al. 2002). Soil properties such as phosphorus content have also been positively related to MOE (Watt et al. 2006). This clearly shows that there are strong site-to-site variations, and that these influence the wood properties, which in turn affects acoustic velocity.

Finally, the acoustic velocity was also found to change positively with competition, for constant tree size, site index and growth rates. MOE was found to be inversely proportional to tree vigour (Auty and Achim 2008), which is inversely proportional to competition (Dancause 2008; Gagné et al. 2012). In addition, trees under high competition have smaller crowns (Canham et al. 2006) which is known to increase MOE (Amarasekara and Denne 2002; Kuprevicius et al. 2013; Liu et al. 2007). As a consequence, it was

expected to observe an increase in acoustic velocity with an increase in competition. Although the DRS was negatively related to acoustic velocity, this relationship is consistent with our interpretation as DRS decreases with increasing competition. Distance-independent indices were found to have the lowest AIC, which could be explained by the fact that the studied plantations were even-aged, and thus such indices are sufficient to express the between-tree competition.

However, differentiating the type of competition did not lower the AIC of the models. The effect of broadleaved and conifer competition on growth rate has been reported as being different (Boivin et al. 2010) Bérubé-Deschênes and al. In review). These differences however did not translate into significant changes in acoustic velocity. The measurements obtained with the Hitman ST-300 were found to be sensitive to a few user-based parameters, such as the insertion depth of the probes. As a consequence, there is a large intra-tree acoustic velocity variation due to measurement imprecisions. Thus, it may be hard to quantify marginal processes, such as establishing competition effects of different species groups on the measured acoustic velocity.

Different thinning regimes are being used in the field in Eastern Quebec, the main ones being thinning from below (e.g. harvesting only small trees), neutral thinning (e.g. harvesting trees from all size classes) and selection harvesting (e.g. freeing selected trees from competition on 2 to 4 sides). Based on the DRS model results, trees harvested during a thinning from below, i.e. the smallest trees, are suspected to have low acoustic velocity and small MOE. To the contrary, when thinning removes also larger sized trees, the average MOE of the lumber should increase. Finally, as the type of competition (broadleaves vs conifers) does not affect the white spruce acoustic velocity, maintaining broadleaved trees in the residual stand will not influence wood quality while at the same time increase species diversity. The presence of broadleaves will however reduce the neighbouring conifer growth rates (Bérubé-Deschênes et al. In review). To increase the stand species diversity is an objective of the new sustainable forest management regime

(Ministère des ressources naturelles (MRN) 2013) and thus leaving residuals broadleaves stems as competitors would decrease wood quality attributes.

CONCLUSION

We modelled white spruce acoustic velocity and thus evidenced an influence of the between-tree competition on acoustic velocity. Our results showed that the best competition index was distance independent and the consideration of competition type was unnecessary. This is in contradiction with the hypothesis we proposed but may be partly explained by the low measurement repeatability. This wood quality model is a major step in order for forester managers to consider wood quality attributes during commercial thinning planning. The model will further be integrated into an individual tree growth model in order to provide an estimation of both wood productivity and quality. Together, they will be useful to test new commercial thinning modalities that will aim to convert a part of the even-age plantations towards uneven-aged or irregular stands (Ministère des ressources naturelles (MRN) 2013).

CONCLUSION GÉNÉRALE

Deux principaux objectifs ont été poursuivis au cours de cette étude. Dans un premier temps, un modèle de croissance de l'épinette blanche (*Picea Glauca*) à l'échelle de la tige individuelle a été développé pour la région du Bas-Saint-Laurent. Ce modèle a été étalonné pour prédire la croissance de l'épinette blanche en fonction de la compétition inter- et intra-spécifique. Dans un deuxième temps, l'effet de la compétition inter- et intra-spécifique sur la vitesse de déplacement des ondes acoustiques dans le bois a été déterminé. Afin d'atteindre ces objectifs, deux hypothèses ont été testées.

La première hypothèse avance que la croissance de l'épinette blanche est inférieure dans des peuplements denses (Objectif 1) alors que la vitesse acoustique est supérieure (Objectif 2) a été confirmée. En sachant qu'un espacement large des arbres engendre un accroissement rapide des tiges et que le niveau de compétition entre les arbres augmente avec la densité d'un peuplement, une diminution de la croissance relative a été observée dans les peuplements les plus denses. Dans le cas de la vitesse acoustique, celle-ci a également changée selon la densité des peuplements. En effet, dans les peuplements les plus denses, où la compétition était plus élevée, la vitesse acoustique augmentait. Dans les deux types de modèles étalonnés (croissance relative et vitesse acoustique), les meilleurs indices de compétition étaient des indices distance-indépendants (BAL et DRS respectivement). Cela a été expliqué grâce à la structure équiennne des plantations échantillonnées.

La seconde hypothèse mentionnant que la croissance de l'épinette blanche est supérieure dans des peuplements mixtes puisque la compétition inter-spécifique est moins contraignante (Objectif 1), tandis que la vitesse acoustique est inférieure (Objectif 2) a,

quant à elle, été infirmée. En effet, la croissance relative de l'épinette blanche était davantage réduite dans les peuplements les plus mélangés, en particulier ceux comportant des feuillus. Cela a été expliqué par le fait que les feuillus héliophiles présents avaient de plus larges cimes que les conifères. Ceci pourrait signifier qu'une banque de graines correspondant à la régénération feuillue était déjà présente au moment de la plantation. Les épinettes étant des espèces de deuxième succession, où la croissance apicale est moins rapide par rapport aux espèces de première succession, leur hauteur était moindre que celle de leurs compétiteurs. Couplé au manque de lumière, cela réduisait alors leur croissance. La lumière n'ayant toutefois pas été intégrée dans les modèles, il serait judicieux de considérer celle-ci dans de futures analyses. Pour la vitesse acoustique, les résultats obtenus ont conduit à rejeter notre hypothèse. En effet, la discrimination entre le type de compétition (feuillus vs résineux) n'affecte pas la performance du modèle. Cela s'explique par la grande variation de la mesure de la vitesse acoustique pris sur un même arbre. Ainsi, il est alors très difficile d'évaluer l'effet du type de compétiteur sur la vitesse de propagation des ondes acoustiques.

Les résultats des modèles de croissance et de vitesse acoustique ont permis d'acquérir de nouvelles connaissances relatives aux plantations d'épinettes blanches du Bas-Saint-Laurent. Entre autres, il a été déterminé que l'utilisation d'indices de compétition aspatiaux permet d'estimer de manière satisfaisante la compétition entre les tiges. Cela peut s'expliquer par la structure équienne présente actuellement dans ces peuplements. Toutefois, il est fort possible que les indices de compétition spatiaux donnent de meilleurs résultats pour simuler le développement de peuplements ayant fait l'objet d'une conversion structurale (structure équienne vers structure inéquienne). La validation de cette hypothèse sera effectuée dans les prochaines années.

Cette étude a également permis de déterminer l'importance de discriminer le type de compétition entre les tiges (feuillus vs résineux) pour la croissance de l'épinette blanche. En effet, le modèle de croissance a démontré que l'effet de la compétition exercée par les compétiteurs feuillus était supérieur à l'effet de la compétition exercée par les compétiteurs

résineux. Ainsi les recommandations sont différentes selon les modalités d'éclaircie commerciale appliquées.. Par exemple, dans le cas d'une éclaircie par le bas, la priorité de récolte est mise sur les tiges défectueuses de 10 à 12 cm de diamètre (Gagné and Lavoie 2014b) qui exercent une compétition faible qu'ils soient feuillus ou résineux. Les arbres résiduels étant pour la plupart de tailles similaires, il est possible que la compétition entre ces tiges reste soutenue. Ainsi, ces arbres posséderont un bois de bonne qualité mais démontreront une croissance inférieure aux tiges résiduelles issues d'une éclaircie neutre par dégagement d'arbre élite. Ce dernier traitement vise à long terme une forêt à structure irrégulière. Pour ce faire, la récolte priorise deux gros arbres compétiteurs dans un rayon de quatre mètres autour d'un arbre cible. Actuellement, la priorité de récolte est axée sur le sapin baumier (Gagné and Lavoie 2014b). Toutefois, en sachant que les feuillus exercent une plus grande pression de compétition sur les épinettes, il pourrait être intéressant d'axer la priorité de récolte sur ceux-ci lorsqu'ils sont en compétition directe avec les tiges d'avenir. Il serait alors possible d'observer une croissance plus élevée des tiges résiduelles d'épinette blanche. Il est cependant important de conserver des compétiteurs feuillus indirects puisqu'une certaine mixité doit être présente afin d'atteindre l'objectif de conversion de forêts à structure équiennne vers une structure inéquiennne.

Enfin, les modèles de croissance et de vitesse acoustique seront combinés sur la plateforme Capsis (Dufour-Kowalski et al. 2012). Ils serviront d'outils afin de tester de nouvelles modalités d'éclaircies commerciales qui tiendront compte à la fois de la qualité et de la croissance des tiges, tout en respectant l'objectif de conversion de structure de 10 à 20 % des plantations d'épinettes blanches du Bas-Saint-Laurent. Parmi les nouvelles modalités d'éclaircies commerciales qui pourront être simulées, des éclaircies par le bas, par le haut et neutres seront adaptées aux plantations de la région selon le type écologique, la composition du peuplement et l'espacement entre les arbres. Ainsi, les modèles de croissance relative et de qualité de l'épinette blanche serviront aux gestionnaires forestiers afin de prendre des décisions éclairées quant aux plantations ayant atteint l'âge de la première éclaircie commerciale.

.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Achim, A., N. Paradis, P. Carter, and R.E. Hernández. 2011. Using Acoustic Sensors to Improve the Efficiency of the Forest Value Chain in Canada: A Case Study with Laminated Veneer Lumber. *Sensors* 11: 5716–5728.
- Alemdag, I.S. 1978. Evaluation of some competition indexes for the prediction of diameter increment in planted white spruce. *Information Report Forest Management Institute (Canada)*. no. FMR-X-108.
- Alteyrac, J. 2005. Influence de la densité de peuplement et de hauteur dans l'arbre sur les propriétés physico-mécaniques du bois de l'épinette noire (*Picea Mariana* (Mill.) B.S.P.). Université Laval, Québec.
- Amarasekara, H., and M.P. Denne. 2002. Effects of crown size on wood characteristics of Corsican pine in relation to definitions of juvenile wood, crown formed wood and core wood. *Forestry* 75: 51–61.
- Auty, D., and A. Achim. 2008. The relationship between standing tree acoustic assessment and timber quality in Scots pine and the practical implications for assessing timber quality from naturally regenerated stands. *Forestry* 81: 475–487.
- Beaulieu, E., R. Schneider, F. Berninger, C.-H. Ung, and D.E. Swift. 2011. Modeling jack pine branch characteristics in Eastern Canada. *Forest Ecology and Management* 262: 1748–1757.
- Bella, I.E. 1971. A New Competition Model for Individual Trees. *Forest Science* 17: 364–372.
- Biging, G.S., and M. Dobbertin. 1995. Evaluation of Competition Indices in Individual Tree Growth Models. *Forest Science* 41: 360–377.
- Biging, G.S., and M. Dobbertin. 1992. A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. *Forest Science* 38: 695–720.
- Blais, G., L. Blais, J.-P. Carpentier, J. Cloutier, B. Del Degan, D. Demers, M. Fortin, R. Gagnon, J.-P. Létourneau, P. Morin, J.-Y. Perron, Y. Richard, and C.-H. Ung. 2009. Chapitre 13: Dendrométrie et inventaire forestier. *Ordre des ingénieurs forestiers du Québec. Manuel de foresterie*, MultiMondes. ed. Boisbriand, Québec.
- Boivin, F., A. Paquette, M.J. Papaik, N. Thiffault, and C. Messier. 2010. Do position and species identity of neighbours matter in 8–15-year-old post harvest mesic stands in the boreal mixedwood? *Forest Ecology and Management* 260: 1124–1131.
- Boucher, Y., D. Arseneault, and L. Sirois. 2006. Logging-induced change (1930-2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 505–517.

- Boucher, Y., D. Arseneault, L. Sirois, and L. Blais. 2009. Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada. *Landscape Ecol* 24: 171–184.
- Brand, D.G., and S. Magnussen. 1988. Asymmetric, two-sided competition in even-aged monocultures of red pine. *Revue canadienne de recherche forestière*: 901–910.
- Cameron, A.D. 2002. Importance of early selective thinning in the development of long-term stand stability and improved log quality: a review. *Forestry* 75: 25–35.
- Canham, C.D., M.J. Papaik, M. Uriarte, W.H. McWilliams, J.C. Jenkins, and M.J. Twery. 2006. Neighborhood analyses of canopy tree competition along environmental gradients in New England forests. *Ecological Applications* 16: 540–554.
- Colin, F., and F. Houllier. 1992. Branchiness of Norway spruce in northeastern France: predicting the main crown characteristics from usual tree measurements. *Annales des Sciences Forestières* 49: 511–538.
- Comeau, P.G., J.R. Wang, and T. Letchford. 2003. Influences of paper birch competition on growth of understory white spruce and subalpine fir following spacing. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 1962–1973.
- Commission régionale sur les ressources naturelles et le territoire (CRRNT) Bas-Saint-Laurent, and Conférence régionale des élus (CRÉ) Bas-Saint-Laurent. 2012. Consultation sur les aires d'intensification de la production ligneuse en territoire public. Rimouski, Québec.
- Commission régionale sur les ressources naturelles et le territoire (CRRNT) Bas-Saint-Laurent, and Conférence régionale des élus (CRÉ) Bas-Saint-Laurent. 2010. Plan régional de développement intégré des Ressources et du territoire (PRDIRT). Rimouski, Québec.
- Courbaud, B., F. Goreaud, P. Dreyfus, and F.R. Bonnet. 2001. Evaluating thinning strategies using a tree distance dependent growth model: some examples based on the CAPSIS software “uneven-aged spruce forests” module. *Forest Ecology and Management* 145: 15–28.
- Dancause, A. 2008. Le reboisement au Québec, Les publications du Québec. ed. Québec, Québec.
- Daniels, R.F., H.E. Burkhart, and T.R. Clason. 1986. A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees. *Canadian Journal of Forest Research* 16: 1230–1237.
- Del Degan, B. 2010. Projet de loi 57 sur l'aménagement durable du territoire forestier. Synthèse des études d'impacts et analyse critique. Del Degan, Massé, Québec, Québec.
- Dieler, J., and H. Pretzsch. 2013. Morphological plasticity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed-species stands. *Forest Ecology and Management* 295: 97–108.
- Downes, G.M., J.G. Nyakuengama, R. Evans, R. Northway, P. Blakemore, R.L. Dickson, and M. Lausberg. 2002. Relationship between wood density, microfibril angle and stiffness in thinned and fertilized *Pinus radiata*. *Iawa Journal* 23: 253–265.

- Duchateau, E., F. Longuetaud, F. Mothe, C. Ung, D. Auty, and A. Achim. 2013. Modelling knot morphology as a function of external tree and branch attributes. *Canadian Journal of Forest Research* 43: 266–277.
- Dufour-Kowalski, S., B. Courbaud, P. Dreyfus, C. Meredieu, and F. De Coligny. 2012. Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of Forest Science* 69: 221–233.
- Dutilleul, P., M. Herman, and T. Avella-Shaw. 1998. Growth rate effects on correlations among ring width, wood density, and mean tracheid length in Norway spruce (*Picea abies*). *Canadian Journal of Forest Research* 28: 56–68.
- Duursma, R.A., A. Mäkelä, D.E.B. Reid, E.J. Jokela, A.J. Porté, and S.D. Roberts. 2010. Self-shading affects allometric scaling in trees. *Functional Ecology* 24: 723–730.
- Fortin, M., S. Bédard, and J. Deblois. 2009. SaMARE: un modèle par tiges individuelles destiné à la prévision de la croissance des érablière de structure inéquienne du Québec méridional (No. Mémoire de recherche forestion n. 155). Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche forestière.
- Fortin, M., and L. Langevin. 2010a. ARTÉMIS-2009.
- Fortin, M., and R. Langevin. 2010b. ARTEMIS-2009 : un modèle de croissance basé sur une approche par tiges individuelles pour les forêts du Québec (No. Mémoire de recherche forestière n°156). Direction de la recherche forestière.
- Fournier, M. 1997. Structure et croissance d'un peuplement d'épinette noire (*Picea mariana*) issu d'une coupe d'une vingtaine d'années dans la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Université du Québec à Chicoutimi Chicoutimi, Chicoutimi, Québec.
- Franceschini, T., F. Longuetaud, J.-D. Bontemps, O. Bouriaud, B.-D. Caritey, and J.-M. Leban. 2013. Effect of ring width, cambial age, and climatic variables on the within-ring wood density profile of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. *Trees* 27: 913–925.
- Franceschini, T., and R. Schneider. 2014. Influence of shade tolerance and development stage on the allometry of ten temperate tree species. *Oecologia* 1–11.
- Gagné, Lavoie, and Binot. 2012. Croissance et propriétés mécaniques du bois après éclaircie commerciale dans une plantation d'épinette blanche (*Picea glauca*) âgée de 32 ans. *Can. J. For. Res.* 42: 291–302.
- Gagné, L., and L. Lavoie. 2014. Rendement des jeunes forêts et potentiel d'éclaircie commerciale dans la forêt publique et privée. Conférence Régionale des ÉluEs du Bas-Saint-Laurent, Rimouski, Québec.
- Gagné, L., and L. Lavoie. 2014b. Comparaison des caractéristiques dendrométriques et du panier de produits de différentes modalités d'éclaircie commerciales en plantation au Bas-Saint-Laurent.
- Gagné, L., and L. Lavoie. 2014a. Rendement des jeunes forêts et potentiel d'éclaircie commerciale dans la forêt publique et la forêt privée du Bas-Saint-Laurent.
- Gander, W., G.H. Golub, and R. Strebel. 1994. Fitting of Circles and Ellipses --- Least Squares Solutions. Institut für Wissenschaftliches Rechnen.

- Gauthier, S., M.-A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau, and Y. Bergeron. 2008. Aménagement écosystémique en forêt Boréale, Presse de l'Université du Québec. ed. PUQ.
- Getzin, S., C. Dean, F. He, J. A. Trofymow, K. Wiegand, and T. Wiegand. 2006. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography* 29: 671–682.
- Girard, F., M. Beaudet, D. Mailly, and C. Messier. 2014. Integrating climatic response in competition dependent tree-level growth models for northern hardwoods. *Forest Ecology and Management* 323: 138–147.
- Glover, G.R., and J.N. Hool. 1979. A basal area ratio predictor of loblolly pine plantation mortality. *Forest Science* 25: 275–282.
- Goudiaby, V., S. Brais, F. Berninger, and R. Schneider. 2012. Vertical patterns in specific volume increment along stems of dominant jack pine (*Pinus banksiana*) and black spruce (*Picea mariana*) after thinning. *Canadian Journal of Forest Research* 42: 733–748.
- Groot, A., S. Adhikary, M. Sharma, N. Luckai, F.W. Bell, and G.R. Larocque. 2014. Effect of species composition on the production rate and efficiency of young *Picea glauca*–*Populus tremuloides* forests. *Forest Ecology and Management* 315: 1–11.
- Hegyí, F. 1974. A simulation model for managing jack-pine stands. *Growth models for tree and stand simulation* 74–90.
- Hökkä, H., and A. Groot. 1999. An individual-tree basal area growth model for black spruce in second-growth peatland stands. *Can. J. For. Res.* 29: 621–629.
- Humbert, L., D. Gagnon, D. Kneeshaw, and C. Messier. 2007. A shade tolerance index for common understory species of northeastern North America. *Ecological Indicators* 7: 195–207.
- Jessome, A.P. 1977. Résistance et Propriété Connexes des Bois Indigènes au Canada (Publication SP-514F). *Sainte-Foy, Québec: Forintek Canada Corp.*
- Jozsa, L.A., and G.R. Middleton. 1994. A discussion of wood quality attributes and their practical implications. Forintek Canada Corporation Vancouver.
- Koubaa, A., S.Y. Zhang, N. Isabel, J. Beaulieu, and J. Bousquet. 2007. Phenotypic Correlations Between Juvenile-Mature Wood Density and Growth in Black Spruce. *Wood and Fiber Science* 32: 61–71.
- Kuprevicius, A., D. Auty, A. Achim, and J.P. Caspersen. 2013. Quantifying the influence of live crown ratio on the mechanical properties of clear wood. *Forestry* 86: 361–369.
- Lachenbruch, B., G.R. Johnson, G.M. Downes, and R. Evans. 2010. Relationships of density, microfibril angle, and sound velocity with stiffness and strength in mature wood of Douglas-fir. *Canadian journal of forest research* 40: 55–64.
- Leduc, A., F. Raulier, R. Roy, and M.-A. Vaillancourt. 2009. Chapitre 15: Aménagement de la forêt. Ordre des ingénieurs forestiers du Québec. Manuel de foresterie., MultiMondes. ed. Boisbriand, Québec.
- Lee, D.T., and B.J. Schachter. 1980. Two algorithms for constructing a Delaunay triangulation. *International Journal of Computer and Information Sciences* 9: 219–242.

- Lenz, P., D. Auty, A. Achim, J. Beaulieu, and J. Mackay. 2013. Genetic Improvement of White Spruce Mechanical Wood Traits—Early Screening by Means of Acoustic Velocity. *Forests* 4: 575–594.
- Liu, C., S.Y. Zhang, A. Cloutier, and T. Rycabel. 2007. Modeling lumber bending stiffness and strength in natural black spruce stands using stand and tree characteristics. *Forest Ecology and Management* 242: 648–655.
- Lorimer, C.G. 1983. Tests of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands. *Forest Ecology and Management* 6: 343–360.
- Mansfield, S.D., R. Parish, J.W. Goudie, K.-Y. Kang, and P. Ott. 2007. The effects of crown ratio on the transition from juvenile to mature wood production in lodgepole pine in western Canada. *Can. J. For. Res.* 37: 1450–1459.
- Martin, E., H.-P. Kriegel, J. Sander, and X. Xu. 1996. A Density-Based Algorithm for Discovering Clusters in Large Spatial Databases with Noise. Institute for Computer Science, University of Munich.
- Martinez-Vilalta, J., H. Cochard, M. Mencuccini, F. Sterck, A. Herrero, J.F.J. Korhonen, P. Llorens, E. Nikinmaa, A. Nole, R. Poyatos, F. Ripullone, U. Sass-Klaassen, and R. Zweifel. 2009. Hydraulic adjustment of Scots pine across Europe. *New Phytologist* 184: 353–364.
- Martin, G.L., and A.R. Ek. 1984. A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. *Forest Science* 30: 731–743.
- McKenney, D.W., and J.H. Pedlar. 2003. Spatial models of site index based on climate and soil properties for two boreal tree species in Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* 175: 497–507.
- Millet, J. 2012. L'architecture des arbres des régions tempérées, MULTIMONDES. ed.
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. 2014. Norme d'inventaire écoforestier. Placettes-échantillons temporaires. Normes techniques. Direction de la recherche forestière, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs.
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. 2013. Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier.
- Ministère des ressources naturelles (MRN). 2013. Stratégie d'aménagement durable des forêts.
- Mvolo, C.S., A. Koubaa, J. Beaulieu, A. Cloutier, and M.J. Mazerolle. 2015. Variation in Wood Quality in White Spruce (*Picea Glauca* (Moench) Voss). Part I. Defining the Juvenile–Mature Wood Transition Based on Tracheid Length. *Forests* 6: 183–202.
- NLGA. 2008. Standard grading rules for Canadian lumber, National Lumber Grades Authority. ed. Vancouver, BC.
- Northeastern Lumber Manufacturers Association (NELMA). 2015. Northeastern Lumber Manufacturers Association (NELMA).
- Nyland, R.D. 2003. Even- to uneven-aged: the challenges of conversion. *Forest Ecology and Management* 172: 291–300.
- Observatoire de la foresterie du Bas-Saint-Laurent (OFBSL). 2005. Rapport technique sur l'évaluation du potentiel d'éclaircie commerciale dans les plantations situées dans la

- forêt publique du Bas-St-Laurent. Observatoire de la foresterie du Bas-Saint-Laurent (OFBSL), Rimouski, Québec.
- Ordre des ingénieurs forestiers du Québec. 2009. Manuel de foresterie. Éditions MultiMondes, Boisbriand, Québec.
- Othmani, A., A. Piboule, M. Krebs, C. Stolz, and L.F.C.L.Y. Voon. 2011. Towards automated and operational forest inventories with T-Lidar.
- Pape, R. 1999. Effects of Thinning Regime on the Wood Properties and Stem Quality of *Picea abies*. *Scandinavian Journal of Forest Research* 14: 38–50.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and R-core Team. 2015. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.
- Pinheiro, J.C., and D.M. Bates. 2000. Mixed-effects models in S and S-PLUS. Springer Verlag.
- Porté, A., and H.H. Bartelink. 2002. Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecological Modelling* 150: 141–188.
- Pothier, D., and I. Auger. 2011. NATURA-2009 : un modèle de prévision de la croissance à l'échelle du peuplement pour les forêts du Québec. (No. Mémoire de recherche forestière n°163). Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche forestière.
- Prégent, G., G. Picher, and I. Auger. 2010. Tarif de cubage, tables de rendement et modèles de croissance pour les plantations d'épinette blanche au Québec (No. Mémoire de recherche forestière no. 160). Direction de la recherche forestière, ministère des Ressources naturelles et de la Faune.
- Pretzsch, H. 2009. Forest Dynamics, Growth and Yield, Springer. ed. Springer, Germany.
- Pretzsch, H., P. Biber, and J. Ďurský. 2002. The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. *Forest Ecology and Management* 162: 3–21.
- Pretzsch, H., K. Bielak, J. Block, A. Bruchwald, J. Dieler, H.-P. Ehrhart, U. Kohnle, J. Nagel, H. Spellmann, M. Zasada, and A. Zingg. 2013. Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *Eur J Forest Res* 132: 263–280.
- Prévosto, B. 2005. Les indices de compétition en foresterie: exemples d'utilisation, intérêts et limites. *Revue forestière française* 5: 413–430.
- Pukkala, T., and T. Kolström. 1987. Competition indices and the prediction of radial growth in Scots pine. *Kilpailutekijät ja männyn sädekasvun ennustaminen*.
- R Development Core Team. 2011. R Development Core Team.
- Reineke, L.H. 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests.
- Renka, R.J., A. Gebhardt, S. Eglen, S. Zuyev, and D. White. 2013. tripack: Triangulation of irregularly spaced data.
- Robitaille, A., and J.-P. Saucier. 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Direction de la gestion des stocks forestiers et Direction des relations publiques, Ministère des ressources Naturelles du Québec, Les publications du Québec. ed. Québec.

- Sandford, J. 2009. Acoustic Velocity Sampling of Western Hemlock on Vancouver Island (Rapport final). J.S. Sandford and associate Ltd., Nanaimo, British Columbia.
- Schneider, R., T. Franceschini, M. Fortin, O. Martin-Ducup, V. Gauthray-Guyénet, G.R. Larocque, P.L. Marshall, and A. Bérubé-Deschênes. 2015. Growth and yield models for predicting tree and stand productivity, in: Ecological Forest Management Handbook. Taylor & Francis Group /CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Schneider, R., S.Y. Zhang, D.E. Swift, J. Bégin, and J.-M. Lussier. 2008. Predicting selected wood properties of jack pine following commercial thinning. *Can. J. For. Res.* 38: 2030–2043.
- Schütz, J.P. 2002. Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry* 75: 329–337.
- Schütz, J.P. 2001. Opportunities and strategies of transforming regular forests to irregular forests. *Forest Ecology and Management* 151: 87–94.
- Simard, S.W., S.M. Hagerman, D.L. Sachs, J.L. Heineman, and W.J. Mather. 2005. Conifer growth, *Armillaria ostoyae* root disease, and plant diversity responses to broadleaf competition reduction in mixed forests of southern interior British Columbia. *Canadian journal of forest research* 35: 843–859.
- Simard, S.W., D.L. Sachs, A. Vyse, and L.L. Blevins. 2004. Paper birch competitive effects vary with conifer tree species and stand age in interior British Columbia forests: implications for reforestation policy and practice. *Forest ecology and management* 198: 55–74.
- S. Seymour, R., and L. S. Kenefic. 2002. Influence of age on growth efficiency of *Tsuga canadensis* and *Picea rubens* trees in mixed-species, multiaged northern conifer stands - Canadian Journal of Forest Research Can. J. For. Res.: 2032–2042.
- Tome, M., and H.E. Burkhart. 1989. Distance-dependent competition measures for predicting growth of individual trees. *Forest science* v. 35(3) p. 816-831.
- 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: 237–257.
- Valladares, F., and R.W. Pearcy. 1998. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia* 114: 1–10.
- Vanclay, J.K. 1994. Modelling forest growth and yield: applications to mixed tropical forests, CAB International. ed. Wallingford, Australia.
- Vincent, M., C. Krause, and A. Koubaa. 2011. Variation in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) wood quality after thinning. *Annals of forest science* 68: 1115–1125.
- Wang, J.R., P. Comeau, and J.P. Kimmins. 1995. Simulation of mixedwood management of aspen and white spruce in northeastern British Columbia. *Water Air Soil Pollut* 82: 171–178.
- Wang, M., and J.D. Stewart. 2013. Modeling the transition from juvenile to mature wood using modulus of elasticity in lodgepole pine. *Western Journal of Applied Forestry* 28: 135–142.
- Watt, M.S., G. Coker, P.W. Clinton, M.R. Davis, R. Parfitt, R. Simcock, L. Garrett, T. Payn, B. Richardson, and A. Dunningham. 2005. Defining sustainability of

- plantation forests through identification of site quality indicators influencing productivity—a national view for New Zealand. *Forest Ecology and Management* 216: 51–63.
- Watt, M.S., J.R. Moore, J.-P. Façon, G.M. Downes, P.W. Clinton, G. Coker, M.R. Davis, R. Simcock, R.L. Parfitt, J. Dando, and others. 2006. Modelling the influence of stand structural, edaphic and climatic influences on juvenile *Pinus radiata* dynamic modulus of elasticity. *Forest ecology and management* 229: 136–144.
- Watt, M.S., B. Zoric, M.O. Kimberley, and J. Harrington. 2011. Influence of stocking on radial and longitudinal variation in modulus of elasticity, microfibril angle, and density in a 24-year-old *Pinus radiata* thinning trial. *Can. J. For. Res.* 41: 1422–1431.
- Weiskittel, A.R., N.L. Crookston, and P.J. Radtke. 2011a. Linking climate, gross primary productivity, and site index across forests of the western United States. *Canadian Journal of Forest Research* 41: 1710–1721.
- Weiskittel, A.R., D.W. Hann, J.A.K. Jr, and J.K. Vanclay. 2011b. *Forest Growth and Yield Modeling*. John Wiley & Sons.
- Wykoff, W.R., N.L. Crookston, A.R. Stage, I. Forest, and others. 1982. User's guide to the stand prognosis model.
- Zhang, D.S.Y. 1995. Effect of growth rate on wood specific gravity and selected mechanical properties in individual species from distinct wood categories. *Wood Sci. Technol.* 29: 451–465.
- Zobel, B.J., and J. van Buijtenen. 1989. *Wood variation: its causes and control*. Springer-Verlag.
- Zubizarreta Gerendiain, A., H. Peltola, P. Pulkkinen, R. Jaatinen, A. Pappinen, and S. Kellomäki. 2007. Differences in growth and wood property traits in cloned Norway spruce (*Picea abies*). *Can. J. For. Res.* 37: 2600–2611.

