

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

THÈSE
PRÉSENTÉE À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI
ET
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
ANNIE PLOURDE
BIOLOGISTE M.Sc.

**CROISSANCE, DÉVELOPPEMENT ET ARCHITECTURE DES STRUCTURES AÉRIENNES ET
SOUTERRAINES DE PINS GRIS (*Pinus banksiana* Lamb.) DANS UN PEUPEMENT NATUREL
ET UNE PLANTATION**

12 mars 2007



Mise en garde/Advice

Afin de rendre accessible au plus grand nombre le résultat des travaux de recherche menés par ses étudiants gradués et dans l'esprit des règles qui régissent le dépôt et la diffusion des mémoires et thèses produits dans cette Institution, **l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** est fière de rendre accessible une version complète et gratuite de cette œuvre.

Motivated by a desire to make the results of its graduate students' research accessible to all, and in accordance with the rules governing the acceptance and diffusion of dissertations and theses in this Institution, the **Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** is proud to make a complete version of this work available at no cost to the reader.

L'auteur conserve néanmoins la propriété du droit d'auteur qui protège ce mémoire ou cette thèse. Ni le mémoire ou la thèse ni des extraits substantiels de ceux-ci ne peuvent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

The author retains ownership of the copyright of this dissertation or thesis. Neither the dissertation or thesis, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

AVANT-PROPOS

Lors de la rédaction d'une thèse, deux choix de style s'offrent au thésard: la thèse standard et la thèse sous forme d'articles. Afin de faciliter la transition vers la publication des articles, j'ai personnellement privilégié la deuxième forme. Vous trouverez donc six chapitres dans cette thèse. Le premier et le sixième constituent l'introduction et la conclusion générales de la thèse. Les chapitres II à V en forment le cœur et ils concernent les quatre principaux aspects abordés au cours de mon travail. Ces quatre chapitres étant rédigés sous la forme d'articles scientifiques, ils constituent des entités normalement indépendantes l'une de l'autre. Certains passages consistent donc à des répétitions de parties présentes dans l'un ou l'autre des autres chapitres, particulièrement pour la section Méthodologie (Description des sites, Architecture des plantes). Bonne lecture.

REMERCIEMENTS

Mes premiers remerciements vont à Mme Cornelia Krause, qui a dirigé mon travail de recherche. Sa disponibilité et sa bienveillance ont constitué deux des remparts les plus solides pour me permettre d'atteindre la réussite. Je remercie également MM. Daniel Lord et Daniel Barthélémy, qui ont su me donner des conseils toujours appréciés lorsque je venais frapper à leurs portes. Mes remerciements s'étendent également à tous les membres de leurs équipes de recherche, soit le personnel du Laboratoire d'écologie végétale et du Pavillon de la recherche forestière du l'UQAC, ainsi qu'à l'UMR AMAP de Montpellier. Je remercie aussi Mme Francine Tremblay, MM. Christian Messier, Nelson Thiffault et Patrick Heuret pour leur collaboration. Ce projet a été initié par M. Jean-Pierre Girard, du MRNF, organisme qui a contribué pour la majeure partie du financement au projet. Merci également à Bowater, Abitibi-Consolidated, au Gouvernement du Québec, au bureau de chômage du Canada, à l'ACFAS, au CMRF ainsi qu'à mon père, pour votre soutien financier.

Les sorties terrains n'ont pas toujours été faciles et je remercie chacune des personnes qui a eu le courage d'affronter les Chinois, les pandas, les trous de météorites et autres mouches noires avec moi. Un merci tout spécial à Michaël Tremblay qui, en plus de supporter mes crises de nerfs, a réussi à survivre à la chaleur, aux mouches, à la truelle et aux racines d'éricacées, sans compter les matchs d'impro avec Audrey! Bravo Ti-Gars!

En laboratoire, la tâche a été menée à bien avec une équipe tout aussi variée que sur le terrain. Merci à vous tous. Mes remerciements particuliers s'adressent à Marie-Josée Tremblay, qui est maintenant imbattable dans l'utilisation du vernier!!!

Merci également à Agathe Plourde, Audrey Turcotte, Dominic Dufour, François Hébert, Geneviève Gobeil, Germain Savard, Guillaume Dallaire, Jacques Allaire, Jean-Luc St-Germain, Jean-Philippe Marcotte, Mireille Boulianne, Patrice Desmeules, Sabrina Duchesne, Sonia Simard, Véronique Leclerc. J'espère n'oublier personne et si c'est le cas, veuillez m'en excuser (sauf un).

Deu persone courageuze on accepté de lyre ma tèse afin d'en améllioré la kalité du frensai, mersi pour votre bô travail, Dauphin et Maureen.

Le support moral des amis et de la famille est primordial dans ce genre d'aventure. J'ai pleuré souvent pendant ma thèse, mais j'ai toujours trouvé une épaule pour essuyer mes yeux. Merci donc à vous tous qui m'avez supportée dans mes sautes d'humeurs, joyeuses et tristes, en espérant que vous retiendrez surtout les joyeuses! Un merci spécial à ma meilleure amie, Momo, sans toi, ma vie ne serait pas la même! Claude, Jean-Philippe, Étienne et tous les Genzeureux, merci d'être là tout simplement. Je ne peux passer sous silence mes amis du labo, Annie Deslauriers, les François³, Édith, Mick, Marie, Isabelle, Natalie, Pâscâl, Sonia, Audrey, Andrée-Anne, Jacques, Daniel, DiDi, Linda, M. Loïselle (va falloir que je change pour Robert un de ces 4'). Je tiens également à remercier ma « gang de l'informatique », pas seulement pour les services rendus (ça c'est la petite partie), mais surtout pour votre présence tout au long de ces années de dur labeur, les bons soupers, et les soirées de jeux. Il y a aussi mes amis ailleurs dans le monde, qui sont souvent là sur MSN, avec un petit ☺ pour m'encourager: Cloé, Pierre, Nicolas, Bruce, Carine. Quant à ma famille, je tiens à tous vous mentionner ici, parce que vous êtes tous géniaux: Papa, Maman, Éric, Agathe, Jérôme. Et ma tante Lucie! Vous avez tous été super avec moi.

Et tous ces petits trucs qui font la différence: Yohan, le camping des chutes Fraser, la Rickard's Red, le chocolat, les ParolesPotes, la musique, Harry Potter, le bon vin, le cinéma, l'Expo-Science, le soleil, la mer, la France, l'Écosse, le whisky, les colocs, les chats des colocs, les croûtons à l'ail calcinés, les spectacles, une vieille civic rouillée, popcap games, MSN, le porto, les pauses café (à Chicoutimi), les pauses thé (à Montpellier), les soupers entre amis, et le Monbazillac.

RÉSUMÉ

Au Québec, la zone de la forêt boréale, qui se distingue par de grandes superficies de peuplements de conifères, se caractérise par un aménagement forestier important. Parmi les quatre espèces de pins qui se retrouvent naturellement au Québec, le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) présente la plus importante valeur économique en raison de son abondance et de sa distribution sur un vaste territoire. La régénération naturelle du pin gris est assurée par une banque de graine aérienne, enfermée dans des cônes sérotineux qui s'ouvrent lors du passage d'un feu de forêt. Après une coupe forestière, la régénération préétablie est insuffisante dans la majorité des peuplements, ce qui implique un recours accru à la plantation pour assurer le renouvellement des pinèdes exploitées. Les plants utilisés sont produits dans des récipients à paroi rigide qui induisent des déformations importantes du système racinaire et qui affectent plus de 95% des plants de pins gris. D'un autre côté, jusqu'à 30% des individus plantés arborent une tige sinueuse qui réduit la qualité du bois. Les études comparatives entre des peuplements dont l'origine diffère restent rares pour le pin gris, rendant difficile la compréhension globale des déformations racinaires et de la sinuosité des tiges sur le développement des arbres. Enfin, les études qui portent sur l'impact de la plantation considèrent le plus souvent la performance des plants (volume, accroissement annuel) et elles tiennent rarement compte de la qualité du bois. Pour les racines, lorsqu'elles sont étudiées, les observations portent surtout sur l'allocation de la biomasse et les ratios entre les structures aériennes et souterraines. L'objectif de cette recherche consiste à caractériser la croissance et le développement des structures aériennes et souterraines des pins gris, par une approche novatrice, à savoir l'architecture des plantes. Cette méthode est rarement utilisée au Québec, et le pin gris n'a fait l'objet d'aucune étude portant sur son architecture. Il s'agit d'une approche multi échelle qui prend en considération l'ensemble des structures d'un arbre, dont elle décrit leur nature et leur organisation relative dans l'arbre. Les objectifs secondaires sont: 1) de caractériser l'architecture de l'axe principal (la tige) du pin gris; 2) de comparer les variables utilisées pour l'analyse architecturale entre des pins gris naturels et plantés et présentant une tige droite ou sinueuse; 3) de déterminer le développement architectural, spatial et temporel des racines de pins gris plantés et naturels; 4) de caractériser comment les systèmes aériens et souterrains des pins gris s'harmonisent dans le temps et l'espace, en fonction de l'origine des peuplements. L'étude porte sur deux sites du domaine de la pessière à mousse de l'Ouest, dans la zone de la forêt boréale québécoise. La plantation date de 1987 et les individus étaient âgés de 15 ans. Le peuplement naturel s'est établi après un feu de 1983 et l'âge des arbres variait de 13 à 16 ans. Les sites ont été retenus pour minimiser les variations dues à l'âge, au climat et au sol. La tige, les branches et les racines de 40 pins gris ont été récoltées. Sur chaque site, dix individus présentaient une tige droite et dix autres, une tige sinueuse. La variabilité de la forme des tiges et la densité des peuplements ont été caractérisées. Les structures aériennes sont divisées en quatre échelles d'observation: l'arbre, les axes (tige et branches), les pousses annuelles et les unités de croissance. Les structures souterraines se divisent en trois échelles: le système racinaire, les axes et les segments. Les variables analysées diffèrent selon les structures et les échelles d'observation considérées, mais elles concernent l'une ou l'autre des données suivantes: le nombre, la longueur, le diamètre, la biomasse photosynthétique, le volume, l'évolution temporelle ou la répartition spatiale. Les pins sinueux sont moins fréquents sur le site naturel, ils se trouvent sous forte compétition (opprimés) et vont éventuellement être éliminés du peuplement avec son vieillissement. En plantation, le nombre élevé de tiges sinueuses (62%) est associé à l'origine du site. Ces tiges présentent une qualité du bois réduite et la croissance des arbres en est affectée. Le caractère polycyclique des pousses annuelles apparaît avec un retard de 3 ans sur les tiges sinueuses par rapport aux tiges droites du même site. La quantité de biomasse disponible pour la photosynthèse s'acquiert donc avec un certain retard pour les tiges sinueuses, du moins en milieu naturel, car en plantation la biomasse reste comparable entre les deux formes de tiges. L'utilisation de l'énergie pour développer du bois de compression pourrait expliquer en partie la taille réduite des arbres sinueux. Au niveau des systèmes racinaires, après 15 ans de croissance, les pins gris plantés ne présentent pas de racine

pivotante et les racines principales sont initiées à 97% dans les 20 premiers cm de sol. À l'opposé, en milieu naturel, tous les individus présentent un pivot, et 30% des racines principales sont initiées à plus de 20 cm de profondeur. De plus, 50% de la longueur des racines des arbres plantés se concentre sur une superficie correspondant au tiers de la surface du sol, secteur qui concorde avec la position du sillon. En milieu naturel, les racines se répartissent régulièrement tout autour des tiges. Dans la couronne des pins gris naturels, la longueur des branches est maximale dans un secteur opposé aux racines, alors qu'en plantation, les branches présentent une longueur maximale dans la même direction que les racines. Ainsi, en milieu naturel, lorsque les facteurs externes (vent, neige) agitent la couronne, les arbres auraient tendance à osciller moins que les pins plantés. Ces derniers offrent un moins bon support perpendiculairement au sillon, alors que la couronne présente la plus forte emprise aux facteurs externes dans cette direction. À ces éléments spatiaux s'ajoutent le fait que la croissance annuelle en longueur des racines latérales des arbres plantés montre un retard de cinq ans par rapport au milieu naturel, bien que la tige se développe normalement pendant cette période. Ainsi, en plantation, le développement rapide de la tige ne s'appuie pas sur un système racinaire étendu pour la période de 1 à 5 ans après la germination. Tous ces facteurs augmentent les risques de sinuosité des tiges plantées, cette sinuosité pouvant être induite, entre autre, par le vent ou la neige. L'impact de ces deux facteurs sur les arbres risque de prendre d'autant plus d'importance avec le temps, en raison de l'augmentation de la taille de la couronne (jusqu'à un certain point) avec le vieillissement des arbres. L'effet des facteurs externes se trouve encore augmenté si la stabilité de l'arbre n'est pas assurée dans toutes les directions, comme c'est le cas en plantation. La conséquence ultime d'un système racinaire déformé consiste au renversement des tiges, à laquelle s'ajoute la diminution permanente de la qualité induite par la sinuosité chez les arbres juvéniles. De plus, la densité des plantations favorise un accès plus grand à la lumière, ce qui conduit à une augmentation du nombre et du diamètre des nœuds présents sur les tiges. Hors, ces derniers diminuent la qualité du bois, tout comme la sinuosité. D'un autre côté, la faible densité des plantations favorise une croissance plus rapide des arbres. La recherche d'un équilibre entre gain en croissance et qualité du bois serait appropriée pour cette espèce, d'autant plus qu'elle est reconnue pour avoir un haut potentiel d'héritabilité des caractères génétiques. Parmi les critères qui expriment un potentiel intéressant, le polycyclisme des tiges est sans doute le prochain à prendre en compte. En effet, l'accroissement du nombre de cycles formés par année agit directement sur le gain en longueur des tiges, donc sur le volume de bois produit. Par contre, tous les cycles n'apportent pas un gain valable: certaines UC sont très courtes, bien qu'elles induisent une augmentation du nombre de branches, ce qui diminue la qualité totale du bois. Afin de produire du bois de bonne qualité, particulièrement au niveau mécanique, et en quantité suffisante pour répondre à la demande, il est nécessaire d'améliorer les techniques de production des plants et de déterminer les méthodes de préparation du sol qui présentent le moins d'incidence sur les racines, afin de diminuer les risques liés à la plantation. La réduction du temps requis pour la production des plants, l'utilisation des récipients différents de ceux employés traditionnellement, l'absence de sillons ou un scarifiage à double passage, la variation de la densité des peuplements font partis des critères qui méritent d'être analysés quant à leurs impacts sur le développement des tiges et des racines des pins gris.

Mots clés: *Pinus banksiana*; pin gris; architecture; sinuosité; racine; croissance; évolution spatiale; évolution temporelle; ratio aérien / souterrain; plantation; régénération naturelle; qualité du bois; branches; polycyclisme.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS.....	I
REMERCIEMENTS	II
RÉSUMÉ	III
TABLE DES MATIÈRES.....	V
LISTE DES FIGURES	VIII
LISTE DES TABLEAUX.....	X
LISTE DES ABRÉVIATIONS ET SYMBOLES.....	XII
CHAPITRE I INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 PROBLÉMATIQUE.....	2
1.2 MÉTHODOLOGIE: L'ARCHITECTURE DES PLANTES	4
1.2.1 Structures aériennes et modèle de Rauh	5
1.2.2 Structures souterraines.....	6
1.3 OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES.....	7
1.4 RÉFÉRENCES.....	9
CHAPITRE II ÉVOLUTION TEMPORELLE DES CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES DES POUSSES ANNUELLES DES TIGES DE <i>Pinus banksiana</i> Lamb. DE 16 ANS	12
2.1 INTRODUCTION.....	13
2.2 MÉTHODOLOGIE.....	14
2.2.1 Sites d'étude	14
2.2.2 Dispositif expérimental.....	15
2.2.3 Morphologie du pin gris	16
2.2.4 Reconstruction de la croissance a posteriori.....	17
2.2.5 Variables mesurées et analyses.....	17
2.3 RÉSULTATS.....	19
2.3.1 Évolution du polycyclisme.....	19
2.3.2 Longueur des pousses annuelles (PA) et des unités de croissance (UC)	19
2.3.3 Développement des verticilles.....	20

2.4 DISCUSSION	21
2.5 RÉFÉRENCES	33

CHAPITRE III CARACTÉRISATION DU DÉVELOPPEMENT AÉRIEN DE *Pinus banksiana* Lamb. EN RÉGÉNÉRATION NATURELLE ET EN PLANTATION.... 37

3.1 INTRODUCTION	38
3.2 MÉTHODOLOGIE	40
3.2.1 Sites d'étude	40
3.2.2 Dispositif expérimental	41
3.2.3 Morphologie des pins gris	42
3.2.4 Reconstruction de la croissance a posteriori	43
3.2.5 Variables mesurées	44
3.2.6 Analyses statistiques	45
3.3 RÉSULTATS	45
3.3.1 Caractérisation de la sinuosité	45
3.3.2 Croissance des arbres aux différentes échelles d'observation	46
3.3.2.1 Échelle des arbres	46
3.3.2.2 Échelle des pousses annuelles	46
3.3.2.3 Échelle des unités de croissance	47
3.4 DISCUSSION	48
3.5 RÉFÉRENCES	62

CHAPITRE IV CARACTÉRISATION DE L'ARCHITECTURE ET DU DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME RACINAIRE DE *Pinus banksiana* Lamb. EN PEUPLEMENT NATUREL ET EN PLANTATION..... 67

4.1 INTRODUCTION	68
4.2 MÉTHODOLOGIE	70
4.2.1 Sites d'étude	70
4.2.2 Dispositif expérimental	71
4.2.3 Structures racinaires et échelles d'observation utilisées	72
4.2.4 Acquisition des données et variables analysées	72
4.2.5 Évaluation de la croissance des racines dans le temps	74
4.2.6 Distribution dans l'espace des systèmes racinaires	75
4.2.7 Analyses statistiques	76
4.3 RÉSULTATS	76
4.3.1 Patron de ramifications	76
4.3.2 Croissance et volume des racines	77
4.3.3 Évolution temporelle de la croissance en longueur	77
4.3.4 Répartition spatiale des racines	79
4.4 DISCUSSION	80

4.4.1 Croissance des racines du pin gris.....	80
4.4.2 Distribution des racines dans l'espace	82
4.5 RÉFÉRENCES.....	96
 CHAPITRE V INTERRELATIONS ENTRE LE DÉVELOPPEMENT, LA CROISSANCE ET L'ARCHITECTURE DES STRUCTURES AÉRIENNES ET SOUTERRAINES DE <i>Pinus banksiana</i> Lamb. NATURELS ET PLANTÉS.....	101
5.1 INTRODUCTION.....	102
5.2 MÉTHODOLOGIE.....	104
5.2.1 Sites d'étude	104
5.2.2 Dispositif expérimental.....	105
5.2.3 Morphologie des pins gris.....	106
5.2.3.1 Structures aériennes	106
5.2.3.2 Structures souterraines	107
5.2.4 Acquisition des données et variables mesurées	107
5.2.5 Croissance cumulée dans le temps des tiges et des racines.....	109
5.2.6 Distribution dans l'espace des structures aériennes et souterraines	110
5.2.6.1 Projection latérale.....	110
5.2.6.2 Localisation des racines et des branches autour de l'axe principal (tige, pivot)	110
5.2.7 Analyses statistiques	111
5.3 RÉSULTATS.....	112
5.3.1 Croissance en longueur.....	112
5.3.2 Projection de la couronne et des racines	112
5.3.3 Répartition spatiale	112
5.4 DISCUSSION	113
5.5 RÉFÉRENCES.....	127
 CHAPITRE VI CONCLUSION GÉNÉRALE	133
6.1 SYNTHÈSE DES RÉSULTATS.....	134
6.1.1 Évolution du polycyclisme.....	134
6.1.2 Peuplement naturel, plantation et forme de tige.....	136
6.1.3 Origine du peuplement et systèmes racinaires	136
6.2 PERSPECTIVES.....	138
6.3 CONTRIBUTION DE LA THÈSE.....	138
6.4 RÉFÉRENCES.....	140

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.1** Répartition des terres forestières au Canada. A) Répartition en fonction du type de territoire. B) Les terres forestières pouvant être exploitées sont classées en fonction de leur potentiel de productivité. C) Répartition des terres forestières canadiennes exploitables et productives en fonction des provinces ou des territoires. Les quatre provinces atlantiques et les trois territoires sont fusionnés sur le graphique (Service canadien des forêts 2003). 2
- Figure 1.2** Aire de distribution naturelle du pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.). Tiré de Burns et Honkala (1990). 3
- Figure 1.3** Représentation schématique du modèle architectural de Rauh. 6
- Figure 2.1** A) Morphologie des unités de croissance (UC) et position des structures anatomiques dans l'UC chez le pin gris. B) Identification des différents types de pousses annuelles (PA) et d'UC des tiges de pin gris. C) Types d'UC en fonction de sa position morphologique dans la PA (adaptée de Caraglio et Barthélémy 1997). 27
- Figure 2.2** Caractérisation du polycyclisme des tiges chez le pin gris. A) Évolution du taux de polycyclisme dans le temps. Croissance annuelle en longueur (cm); B) des pousses annuelles (PA) et C) des unités de croissance (UC) pour chaque type d'UC. 28
- Figure 2.3** Évolution temporelle des caractéristiques des branches au total par verticille. I) Nombre; II) longueur (cm); III) diamètre (mm) et IV) biomasse photosynthétique (g). Les données sont présentées A) en moyenne pour toutes les pousses annuelles (PA) confondues; B, C et D) en fonction du type de PA (mono-, bi- et tricycliques) et de la position morphologique des unités de croissance (UC) dans leur PA (UC 1-1, 2-1, 2-2, 3-1, 3-2 et 3-3). 30
- Figure 2.4** Distribution des cônes sur les tiges des pins gris étudiés. A) En pourcentage par rapport à la position morphologique de l'unité de croissance (UC¹) dans la pousse annuelle (PA²). B) et C) Évolution temporelle du nombre total de cônes pour les PA bicycliques et tricycliques respectivement³. 31
- Figure 2.5** Schématisation des caractéristiques des verticilles en fonction des valeurs moyennes des unités de croissance (UC) concernées¹. Les portions d'axes (tige et branches) développées au cours de chacune des trois années illustrées sont représentées par les aires de cercle (n-1), de briques (n) et de carrés (n+1). 32
- Figure 3.1** A) Morphologie des unités de croissance (UC) et position des structures anatomiques dans l'UC chez le pin gris. B) Identification des différents types de pousses annuelles (PA) et d'UC des pins gris (adaptée de Caraglio et Barthélémy 1997). 54
- Figure 3.2** Caractérisation de la croissance des pins gris pour chaque catégorie d'arbre¹ à l'échelle d'observation des arbres / axe de la tige². Longueur (cm) et diamètre basal (mm) de la tige, nombre de branches et d'unités de croissance (UC), biomasse photosynthétique (g). 57
- Figure 3.3** Variation annuelle du taux de polycyclisme pour les quatre catégories d'arbres¹. Trois types de pousses annuelles (PA) sont identifiées: monocyclique (1 unité de croissance (UC) par an); bicyclique (2 UC an⁻¹); tricyclique (3 UC an⁻¹)². 58
- Figure 4.1** Exemple d'une racine et de la numérotation utilisée pour les différents ordres d'axe racinaires (OA 1 à 6). Chaque ramification est indiquée par le symbole +. Un segment (s) de racine est défini entre chaque ramification. Les diamètres ont été mesurés aux deux extrémités des segments. 86

Figure 4.2 A) Schéma du gabarit utilisé pour dessiner les racines dans l'espace autour des tiges. B) Position du sillon sur le site planté et des trois secteurs qui ont été utilisés pour délimiter la surface du sol entourant la tige. 87

Figure 4.3 Caractérisation du développement et de la croissance des racines pour les deux sites (naturel et planté) au total des systèmes racinaires (Tout) et pour chaque ordre d'axe (OA 2 à 6)¹. A) Nombre de ramifications; B) longueur (m) et C) volume (m³). Deux approches différentes sont utilisées pour comparer les données: 1) entre les sites, pour chaque OA²; 2) entre les OA pour un même site³. 90

Figure 4.4 Variation annuelle de la longueur¹ (cm) des systèmes racinaires pour les trois individus analysés sur chacun des deux sites (naturel et planté) et pour les ordres d'axe 2, 3 et 4, considérés ensembles et séparément. L'échelle de longueur (axe vertical) varie entre les ordres d'axe. 91

Figure 4.5 Distribution de la longueur des racines dans trois secteurs répartis autour de la tige, pour les deux sites étudiés. Le secteur 1 correspond à la position du sillon sur le site planté, la même orientation étant utilisée pour le site naturel. 93

Figure 4.6 Pourcentage de la fréquence des racines principales (OA2) par classe de profondeur. 1: 0 à -10 cm; 2: -10 à -20 cm; 3: -20 à -30 cm; 4: < -30 cm. La distribution de fréquence est comparée entre les sites¹. Une photo d'un système racinaire pour chaque site est présentée. L'arbre issu du site Naturel avait un diamètre de 8.6 cm au niveau du sol et une profondeur d'enracinement de 47.6 cm. L'arbre issu du site Planté avait un diamètre de 8.9 cm et une profondeur d'enracinement de 20.9 cm. 95

Figure 5.1 Représentation schématique d'une pousse annuelle (PA) polycyclique (plusieurs unités de croissance – UC). Morphologie des UC et position des structures botaniques dans l'UC chez le pin gris. Adaptée de Caraglio et Barthélémy (1997). 119

Figure 5.2 Exemple d'une racine et de la numérotation utilisée pour les différents ordres d'axe racinaires (OA 1 à 4). Chaque ramification est indiquée par le symbole +. Un segment (S) de racine est défini entre chaque ramification et l'âge des racines a été compté à l'extrémité proximale des segments. 120

Figure 5.3 A) Schéma du gabarit utilisé pour dessiner les racines dans l'espace autour des tiges. B) Position du sillon sur le site planté et des trois secteurs qui sont utilisés pour délimiter la surface du sol entourant la tige. 121

Figure 5.4. Relation entre la croissance en longueur cumulée (m) des tiges et des racines dans le temps, pour trois individus naturels (à gauche) et trois plantés (à droite). 124

Figure 5.5 Représentation de la projection des branches et des racines, basée sur la moyenne des pourcentages de longueur (des branches ou des racines) dans chaque secteur. Les lignes passant par la tige indiquent les différences significatives pour la structure (milieu naturel: secteur 2 pour les branches, pas de différence pour les racines; plantation: secteur 1 pour les branches et les racines). 126

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 2.1 Densité (n) et pourcentage (%) des espèces d'arbre par hectare sur les deux sites étudiés. Densité de plantation: 2 500 plants ha^{-1} .	26
Tableau 2.2 Caractéristiques de la croissance ¹ des pousses annuelles (PA) et des unités de croissance (UC) des pins gris, en fonction du type de PA ou d'UC. Longueur (cm) des PA, des UC et des branches, nombre de branches et de cônes, diamètre (mm) des branches et biomasse photosynthétique (g).	29
Tableau 3.1 Densité (n) et pourcentage (%) des espèces d'arbre par hectare sur les deux sites étudiés. Densité de plantation: 2 500 plants ha^{-1} .	53
Tableau 3.2 Nombre de structures botaniques de la partie aérienne des tiges de pins gris pour les quatre catégories d'arbres à l'étude ¹ et pour chaque échelle d'observation.	55
Tableau 3.3 Distribution de fréquence de 100 arbres provenant de deux sites (50 arbres par site) en fonction de leur statut social et de la forme de leur tige ¹ .	56
Tableau 3.4 Caractéristique de la croissance des pins gris, à l'échelle d'observation des pousses annuelles (PA). Longueur (cm), nombre de branches et d'unités de croissance (UC) et biomasse photosynthétique (g) pour les PA considérées ensembles ou en fonction du type de PA ¹ pour chacune des quatre catégories d'arbres.	59
Tableau 3.5 Moyennes des variables mesurées (\pm l'erreur type) à l'échelle d'observation des unités de croissance (UC) en fonction des catégories d'arbre ¹ . Les données sont présentées pour toutes les UC regroupées et pour chaque type d'UC ² .	60
Tableau 4.1 Densité (n) et pourcentage (%) des espèces d'arbre par hectare sur les deux sites étudiés. Densité de plantation: 2 500 plants ha^{-1} .	85
Tableau 4.2 Nombre d'individus (Ind.) et nombre cumulé de racines (Rac.) pour chaque ordre d'axe (OA), par site et pour les différentes analyses.	88
Tableau 4.3 Distribution des arbres (nombre et pourcentage) en fonction de la valeur maximale d'ordre d'axe (OA) ¹ atteinte par les individus ² . Nombre moyen d'OA produit par système racinaire par site.	89
Tableau 4.4 Pourcentage de la croissance en longueur des racines et taux d'accroissement annuel moyen (cm an^{-1}), par classe d'âge ¹ . Les données sont présentées pour l'ensemble du système racinaire (Tout) et pour chaque ordre d'axe (OA2, OA3 et OA4) ² .	92
Tableau 4.5 Pour chaque arbre, le secteur ayant le pourcentage de la longueur des racines le plus élevé est déterminé et la distribution comparée entre les sites ¹ .	94
Tableau 5.1 Densité (n) et pourcentage (%) des espèces d'arbre par hectare sur les deux sites étudiés. Densité de plantation: 2 500 plants ha^{-1} .	118
Tableau 5.2 Nombre (n) de structures botaniques aériennes et souterraines utilisées pour les analyses, pour les deux sites à l'étude.	122
Tableau 5.3 Comparaison de la longueur totale (m) des structures aériennes (tige et branches) et souterraines (racine pivotante et racines principales) des pins gris entre les sites étudiés, ainsi que la projection (m) de la cime et du système racinaire. Les ratios ajustés des longueurs des structures aériennes sur les longueurs des structures souterraines sont également présentés.	123

Tableau 5.4 Pourcentage de la longueur des branches ou des racines localisées dans l'un des trois secteurs (sect.) divisant l'espace autour de la tige ET distribution de fréquence des secteurs de répartition latérale dont le pourcentage de la longueur de branches ou de racines est le plus élevé. Lorsqu'un individu présentait un pourcentage comparable de la longueur entre deux secteurs ($< 1\%$ de différence), les deux secteurs étaient alors comptés¹. Le secteur 1 correspond à la position du sillon sur le site planté. 125

LISTE DES ABRÉVIATIONS ET SYMBOLES

Br.	branches
D	tige droite
N ou Nat.	site naturel
ND	tige naturelle droite
NS	tige naturelle sinueuse
OA	ordre d'axe
P ou Pla.	site planté
PA	pousse annuelle
PD	tige plantée droite
PS	tige plantée sinueuse
p_A	ANOVA (analyse de variance)
p_{KW}	test de Kruskal-Wallis
p_{RL}	ratio de Likelihood
p_{TP}	test de Pearson
p_W	test de Wilcoxon
Rac.	racines
S	tige sinueuse
UC	unité de croissance

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 PROBLÉMATIQUE

Les forêts sont largement distribuées sur la planète, faisant du bois une ressource renouvelable accessible et abondante. La matière ligneuse constitue un matériau essentiel pour plusieurs raisons. Elle peut être transformée avec des technologies simples et la diversité des espèces d'arbres permet l'accès à une gamme variée de produits dont les propriétés mécaniques, physiques, visuelles et texturales influencent l'utilisation finale. Il s'agit d'une ressource renouvelable, car tout territoire forestier perturbé peut se régénérer naturellement ou être replanté en cas de mauvaise régénération naturelle, assurant ainsi le retour des peuplements. Le développement de l'industrie forestière d'un pays dépend de plusieurs facteurs liés aux espèces disponibles, à la taille et à l'accessibilité des forêts, aux possibilités de transport et à la proximité des marchés mondiaux. En 2001, 3,06 milliards de mètres³ de bois ont été récoltés à l'échelle mondiale. 54% était utilisé comme source d'énergie, le reste se trouvant transformé en divers produits d'utilisation (Briggs et Crosby 2004).

Le domaine forestier au Canada recouvre 40% de la superficie du pays, soit 418 millions d'hectares. Les terres forestières exploitables représentent 96% de ce domaine (figure 1.1A), dont 41% correspond à des terres inaccessibles ou protégées (figure 1.1B). La récolte forestière canadienne a atteint 145 millions de mètres cube en 2003, ce qui constitue un important facteur de l'économie du pays. Les principales exploitations se trouvent en Colombie-Britannique, en Ontario et au Québec (Briggs et Crosby 2004; Service canadien des forêts 2003). Le Québec possède 22,8% de la surface totale des terres forestières canadiennes (figure 1.1C). La zone de la forêt boréale, qui couvre 107 millions d'hectares, se caractérise par un aménagement forestier important.

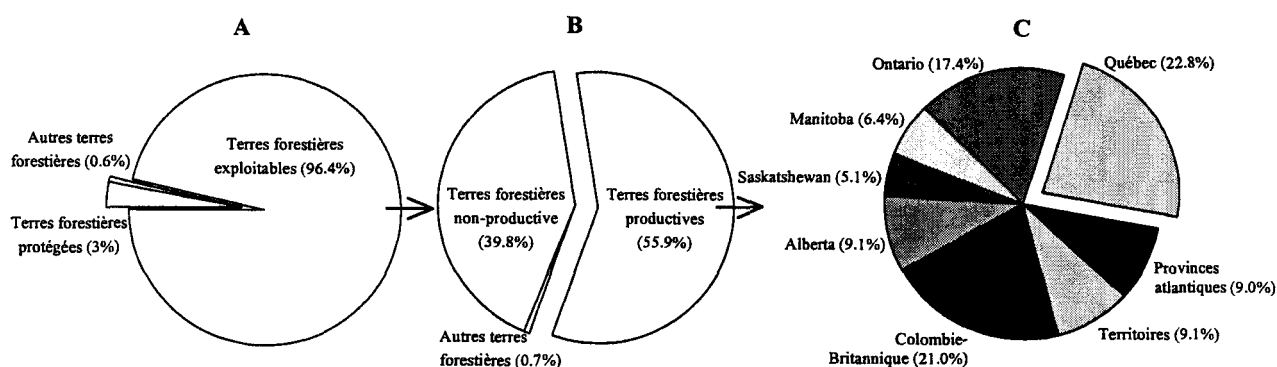


Figure 1.1 Répartition des terres forestières au Canada. A) Répartition en fonction du type de territoire. B) Les terres forestières pouvant être exploitées sont classées en fonction de leur potentiel de productivité. C) Répartition des terres forestières canadiennes exploitables et productives en fonction des provinces ou des territoires. Les quatre provinces atlantiques et les trois territoires sont fusionnés sur le graphique (Service canadien des forêts 2003).

(Parent et Fortin 2004). Ce domaine forestier se caractérise par l'importance des peuplements de conifères. Ces derniers constituaient, en 2003, 86% de toute la récolte du Québec. Les principales espèces rencontrées sont *Picea mariana* (Mill.) BSP, *P. glauca* (Moench) Voss, *Abies balsamea* (L.) Mill. et *Pinus banksiana* Lamb. (Parent et Fortin 2004).

Le genre *Pinus* est le plus important de la famille des *Pinaceae*, avec 110 espèces, dont 35 sont présentes en Amérique du Nord (Briggs et Crosby 2004). Quatre espèces de pins se retrouvent naturellement au Québec: le pin gris, le pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.), le pin blanc (*Pinus strobus* L.) et dans une moindre mesure le pin rigide (*Pinus rigida* Mill.). Le pin gris a une importance économique plus élevée que les trois autres espèces en raison de son abondance et de sa distribution sur un vaste territoire (figure 1.2; Burns et Honkala 1990). Conifère de taille petite à moyenne, le pin gris atteint, à maturité, une hauteur de 17 à 20 mètres et un diamètre à hauteur de poitrine de 20 à 25 cm. Il se développe normalement sur un sol minéral préalablement exposé par des perturbations majeures telles que le feu. La régénération naturelle du pin gris est assurée par

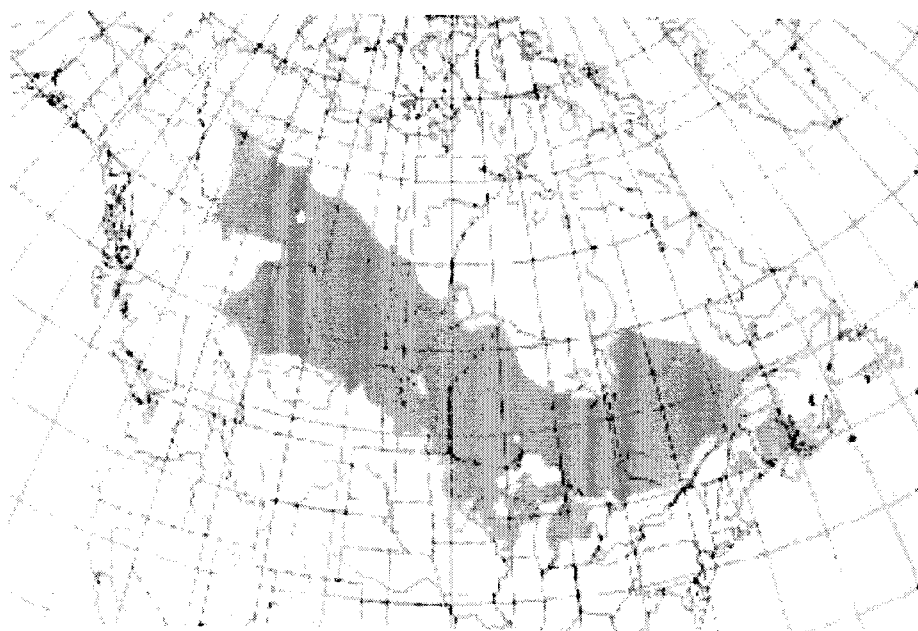


Figure 1.2 Aire de distribution naturelle du pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.). Tiré de Burns et Honkala (1990).

une banque aérienne de graines enfermées dans des cônes sérotineux. Certains cônes s'ouvrent en cas de sécheresse et si la température ambiante dépasse 27°C ou descend sous les -46°C. Cependant, la majorité s'ouvre seulement lors du passage d'un feu de forêt, qui permet d'atteindre

des températures beaucoup plus élevées. En conditions naturelles, les racines du pin gris se développent rapidement. Après deux saisons de croissance, le pivot, qui persiste toute la vie de l'individu, peut atteindre 30 cm de profondeur alors que le système latéral s'étend jusqu'à 60 cm en largeur. Lorsque le sol est profond et bien drainé, la racine pivotante peut atteindre 2,70 mètres. Chez les individus adultes qui ne présentent pas de racines pivotantes, des racines latérales peuvent adopter une croissance verticale se dirigeant vers le bas (Burns et Honkala 1990).

Après une coupe forestière avec protection de la régénération et des sols (CPRS), la régénération préétablie dans les peuplements de pin gris est suffisante dans seulement 4 à 7% des sites (Ruel 1997; Tremblay 1987). Au Québec, de 21 à 31 millions de pins gris sont plantés chaque année (Parent et Fortin 2004). Les plants utilisés sont produits dans des récipients à paroi rigide (Ressources naturelles et Faune Québec 2003), mais cette méthode est reconnue pour induire des déformations importantes du système racinaire (Rune 2003; Sheedy 1997; Halter et al. 1993; Gilman 1990; Burdett et al. 1986). Ces défauts affectent plus de 95% des plants de pins gris (Sheedy 1997). De plus, jusqu'à 30% des individus plantés pour cette espèce arborent une tige sinueuse qui réduit la qualité du bois (Krause et al. 2002; Sheedy 1996; Janas et Brand 1988). Del Rio et al. (2004) ont comparé la sinuosité des tiges de plusieurs peuplements de *Pinus pinaster* Ait. et ils ont éliminé plusieurs causes pouvant l'expliquer telles que le sol, le drainage, la pente, le climat, l'altitude, l'exposition, la densité du peuplement et le statut social des tiges. Cependant, les peuplements étudiés étaient tous d'origine naturelle et ils avaient subi les mêmes traitements sylvicoles. Seule la densité des peuplements variait entre les sites (via des éclaircies). Pourtant, la comparaison entre des peuplements forestiers d'origines différentes permet de déterminer l'impact de la plantation sur la croissance (Janas et Brand 1988), le développement (Rudolph 1964) et la qualité du bois (Jozsa et Middleton 1997). Il est donc de première importance de déterminer l'impact de l'origine du peuplement sur le développement du pin gris, puisque la plantation assure le plus souvent le renouvellement de cette espèce après une coupe.

1.2 MÉTHODOLOGIE: L'ARCHITECTURE DES PLANTES

La croissance des arbres peut être caractérisée à l'aide de plusieurs méthodes. La dendrochronologie, telle que décrite par Schweingruber (1988), est une des plus courantes. Elle permet de déterminer les taux de croissance et la productivité du bois des essences commerciales. Cependant, cette méthode présente des limites quant à la caractérisation de la qualité des tiges. Bien qu'il soit possible de déterminer la quantité et la position du bois de compression, qui diminue la qualité du bois (Timell 1986), les causes qui conduisent à sa formation ne peuvent pas être mises en évidence par cette méthode. L'analyse architecturale des arbres est privilégiée dans notre

étude. Cette approche intégrée prend en considération l'ensemble des structures des arbres, dont elle décrit la nature (topologie) et leur organisation relative (géométrie) (Godin 2000; Sabatier et Barthélémy 1999; Barthélémy 1988). Elle permet d'identifier des critères morphologiques discriminants entre différentes espèces d'arbre, ou encore entre des arbres issus de sites différents (Sabatier et al. 2003; de Foresta 1983).

Un arbre se présente comme une entité dynamique qui évolue au cours du temps. La description de son architecture à un stade donné de son développement représente l'expression de l'équilibre entre les processus de croissance (facteurs endogènes) et les stress dus à l'environnement (facteurs exogènes) à ce moment (Aussenac 1977; Hallé et Oldeman 1970). Ainsi, l'observation des critères morphologiques d'un individu à une seule étape de sa croissance exclut toute possibilité de comprendre l'ensemble de sa dynamique. Il est donc important de considérer le fait qu'une plante est toujours en croissance et qu'elle devient de plus en plus élaborée et complexe au cours du temps (Barthélémy et al. 1997; Bell 1993; Barthélémy et al. 1989).

L'architecture de l'arbre se définit à plusieurs échelles d'observation, de l'unité architecturale de base à l'arbre entier, et à toutes les étapes de l'organogenèse de la plante, de la germination à la sénescence. La partie aérienne tend à présenter une distribution relativement régulière de ses structures, dont la séquence peut être décrite et associée à un modèle architectural. La partie souterraine quant à elle présente une distribution irrégulière de ses structures, ce qui la rend difficile à classifier dans un modèle.

1.2.1 Structures aériennes et modèle de Rauh

Jusqu'à maintenant, toutes les espèces d'arbre dont l'architecture a été caractérisée se conforment à l'un ou l'autre des 25 modèles architecturaux proposés pour la partie aérienne (Bell 1993; Hallé et Oldeman 1970). Ce nombre limité de modèles architecturaux s'explique par le fait que les observations se basent sur un nombre restreint de critères liés au mode de fonctionnement des méristèmes apicaux, tels que leur structure, le rythme de leurs activités, leur morphogenèse ou leur durée de vie (Hallé et Oldeman 1970). Ainsi, un méristème apical présente une croissance définie ou non, continue ou rythmique. Les caractéristiques des ramifications concernent leur arrangement entre elles, leur position sur l'axe botanique, leur orientation dans l'espace et le moment de la ramification. Enfin, les critères liés à la reproduction sont aussi pris en compte (Bell 1993). Plusieurs publications décrivent la méthode de l'architecture des plantes et la manière de caractériser les structures observées (Godin et Guédon 2001; Godin 2000; Barthélémy et al. 1997; Caraglio et Barthélémy 1997; Sinoquet et Rivet 1997; Hallé et Edelin 1986).

L'architecture des espèces de conifères se conforme à quatre modèles seulement (Édelin 1977), soit les modèles de Rauh (ex.: *Pinus*, *Picea*), de Massart (ex.: *Abies*), d'Attims (ex.: *Thuja*) et de Mangenot (ex.: *Tsuga*; Édelin 1977; Hallé et Oldeman 1970). Le pin gris se conforme donc au modèle architectural de Rauh (figure 1.3), qui est le plus répandu parmi les conifères, « en raison de l'importance systématique, biogéographique et numérique des genres concernés » (Édelin 1977). Hallé et Oldeman (1970) décrivent le modèle de Rauh comme suit:

« Le tronc est un monopode dont la croissance rythmique confère aux branches une disposition verticillée ou subverticillée. Les branches sont orthotropes, donc morphologiquement identiques au tronc. Chaque branche est un monopode dont la croissance rythmique confère aux rameaux une disposition verticillée ou subverticillée. La floraison est toujours latérale, sur les branches ou le tronc, et n'influence donc pas la croissance de l'appareil végétatif aérien. La différenciation branche-tronc n'est pas irréversible, et certaines branches peuvent régénérer des troncs par bouturage, ainsi qu'en cas de destruction de l'apex du tronc. »

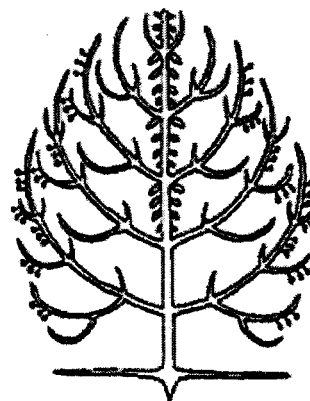


Figure 1.3 Représentation schématique du modèle architectural de Rauh.

Édelin (1977) recommande que l'étude d'une espèce d'arbre ne se limite pas à la seule identification du modèle architectural auquel elle appartient. Il existe des différences importantes au niveau structural entre des espèces appartenant au même genre et une même espèce se développant dans des milieux différents peut présenter une variation plus ou moins importante autour de ce modèle. Le nombre, la nature, la forme et la taille des structures botaniques peuvent varier d'un individu à l'autre ou d'une espèce à l'autre, d'où l'intérêt des études portant sur l'ensemble des critères de la croissance des arbres.

1.2.2 Structures souterraines

Les études architecturales portant sur les systèmes racinaires rencontrent des difficultés importantes, le principal obstacle consistant à se procurer les racines. En effet, toute extraction provoque une modification des structures extraites: perte de racines, changement dans la répartition, perte des caractéristiques du sol (Fitter 1994). Comme le substrat de croissance des racines influence directement leur répartition, il devient difficile, voire impossible, d'établir des

modèles architecturaux qui permettraient de décrire le développement dans l'espace de ces racines et d'établir des regroupements (Danjon et al. 2000; Sutton 1991). La caractérisation de l'architecture racinaire concerne principalement l'arrangement entre elles de structures précises, leur importance à l'intérieur du système, ou leur présence / absence (racines pivotantes, piliers, fusion, racines verticales ou horizontales, etc.). La forme générale du système est aussi considérée, à savoir la forme du plateau racinaire ou encore s'il s'agit d'un système de surface, en profondeur ou ramifiant (Polomski et Kuhn 2001; Nicoll et Ray 1996; Sutton et Tinus 1983). L'analyse de l'architecture du système souterrain et de ses critères de croissance est possible, car il présente des structures botaniques identifiables et des échelles variées, tout comme pour la partie aérienne (Danjon et al. 2005; 1999; Jourdan et al. 1995; Atger et Édelin 1994). Cependant, l'information obtenue ne permet pas d'établir de modèle schématique par espèce, la variabilité étant trop importante.

1.3 OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

La sinuosité de la tige des pins gris plantés représente un problème important pour les forestiers. Même si elles parviennent à se redresser, les tiges produisent, pendant au moins une période, un bois dont la qualité est plus ou moins réduite par le bois de compression. Selon différentes observations, les pins gris issus du milieu naturel (régénération après un feu) sont peu sinueux, et ce défaut se rencontre moins fréquemment que pour les arbres plantés. L'objectif général de la thèse consiste à caractériser le développement des pins gris provenant de deux peuplements dont l'origine diffère. L'un d'eux est issu de la régénération naturelle après un feu et l'autre d'une plantation après une coupe. L'utilisation de l'architecture des plantes permettra de mieux comprendre l'impact de la plantation sur le développement des individus et de déterminer les différences morphologiques entre les arbres des deux origines. Cette méthode apportera éventuellement un éclairage nouveau sur les conséquences de la sinuosité sur la croissance des pins gris et des arbres en général. L'hypothèse proposée est que l'architecture des plantes permettra de mettre en évidence des critères discriminants entre des pins gris naturels et plantés, dont la tige est droite ou sinueuse. La thèse se divise en quatre volets différents.

Le deuxième chapitre décrit le polycyclisme des tiges du pin gris. Les objectifs consistent 1) à caractériser l'évolution du polycyclisme des tiges des pins gris pendant la phase juvénile; 2) à déterminer l'évolution temporelle des variables morphologiques des pousses annuelles (PA) et des unités de croissance (UC; longueur de l'axe, caractéristiques des verticilles de branches). Comme ce volet est entièrement descriptif, aucune hypothèse n'est posée pour ce chapitre.

Le troisième chapitre concerne la variabilité morphologique de l'architecture des structures aériennes pour les deux sites et les deux formes de tiges. Les objectifs sont de: 1) caractériser le développement de l'axe principal (tige) et des branches (au total par verticille) du pin gris par l'analyse architecturale des arbres; 2) comparer les variables utilisées pour l'analyse architecturale du pin gris entre des arbres: a) issus d'un site naturel et d'un site planté; b) ayant une tige droite ou sinueuse. Deux hypothèses sont proposées. D'abord, que les pins gris plantés sont plus grands que les pins gris naturels du fait qu'ils édifient davantage d'UC, donc plus de branches, donc plus de biomasse photosynthétique, ce qui favorise la croissance de l'axe principale. Ensuite, que les arbres sinueux naturels et plantés se développent au même rythme que les arbres droits.

Le quatrième chapitre se concentre sur les caractéristiques des racines des pins gris. L'objectif principal de ce volet permettra de comparer le développement architectural ainsi que l'évolution spatiale et temporelle des racines de pins gris plantés et naturels. Les objectifs spécifiques sont: de 1) caractériser l'architecture et la distribution dans l'espace des systèmes racinaires des pins gris pour les deux types de peuplements étudiés; 2) évaluer le développement des racines à tous les ordres de ramification et leur croissance en longueur dans le temps. L'hypothèse posée est que le modelage d'un sillon pour la plantation peut influencer l'architecture du système racinaire.

Le cinquième chapitre établira les liens structuraux et architecturaux entre les parties aériennes et souterraines des pins gris étudiés. L'objectif principal consiste à déterminer comment les systèmes aériens et souterrains des pins gris s'harmonisent dans le temps et l'espace, en fonction de l'origine des peuplements. L'hypothèse posée est que l'abondance de tiges sinueuses en plantation découle d'un système racinaire incapable de stabiliser correctement la partie aérienne des individus.

L'architecture du pin gris n'a jamais été caractérisée auparavant, tant pour les structures aériennes que souterraines. De plus, les analyses architecturales qui comparent une même espèce en fonction de différents historiques semblent inexistantes. Comme le projet porte sur ces deux facteurs peu ou pas connus pour le pin gris (architecture) et les arbres en général (historique), nous avons choisi de réaliser une analyse très détaillée des différents éléments structuraux de l'espèce, en mettant l'accent sur la fiabilité de la moyenne plutôt que sur la répétition du critère du site. Nous sommes conscients que les résultats ne pourront pas être élargis à l'échelle du paysage. Par contre, cela permettra de déterminer quels sont les éléments influencés par l'origine du peuplement ou par la forme des tiges. Les variables de l'architecture et de la croissance des pins gris qui montreront une réponse par rapport à l'origine ou la sinuosité fourniront les pistes d'analyse pour le futur. Il sera alors possible d'effectuer les études en se concentrant sur ces critères discriminants, de réduire le temps requis pour les analyses, d'augmenter le nombre de sites et d'étendre les résultats à plus grande échelle.

1.4 RÉFÉRENCES

- Atger, C. et Édelin, C.** 1994. Stratégie d'occupation du milieu souterrain par les systèmes racinaires des arbres. *Revue d'Écologie (Terre et vie)*. 49:343-356.
- Aussenac, G.** 1977. Influences du couvert forestier sur la croissance de quelques résineux dans le jeune âge. *Canadian Journal of Forest Research*. 7:8-18.
- Barthélémy, D.** 1988. Architecture et sexualité chez les plantes tropicales: le concept de floraison automatique. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. Thèse.
- Barthélémy, D.; Caraglio, Y. et Costes, E.** 1997. Architecture, gradient morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. *In*: Bouchon, J., de Reffye, P., et Barthélémy, D. Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux. Sciences Update eds. Inra-Versailles Éditeurs. 89-136.
- Barthélémy, D.; Édelin, C. et Hallé, F.** 1989. Some architectural aspects of tree ageing. *Annales des Sciences Forestières*. 46(supplément):194s-198s.
- Bell, A.D.** 1993. Les plantes à fleurs - Guide morphologique illustré. Éditions Masson, Paris Milan Barcelone Bonn. 341p.
- Briggs D. et Crosby, M.R.** 2004. Encyclopedia Encarta. Microsoft Corporation.
- Burdett, A.N.; Coates, H.; Erenko, R. et Martin, P.A.F.** 1986. Toppling in British Columbia's Lodgepole pine plantations: significance, cause and prevention. *Forestry Chronicle*. 62:433-439.
- Burns, R.M. et Honkala, B.H.** 1990. Silvics of North America: 1. Conifers. Agriculture Handbook 654. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. 675p.
- Caraglio, Y. et Barthélémy, D.** 1997. Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. *In*: Bouchon, J.; de Reffye, P. et Barthélémy, D. Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux. Sciences Update. INRA, Versailles. 11-87.
- Danjon, F.; Fourcaud, T. et Didier B.** 2005. Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *New Phytologist*. 168: 387-400.
- Danjon, F.; Pot, D.; Raffin, A. et Courdier, F.** 2000. Genetics of root architecture in 1-year-old *Pinus pinaster* measured with the WinRhizo image analysis system: preliminary results. *In*: Stokes, A. The supporting roots of trees and woody plants: form, function, and physiology. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers. 77-81.
- Danjon, F.; Sinoquet, H.; Godin, C.; Colin, F. et Drexhage, M.** 1999. Characterisation of structural tree root architecture using 3d digitising and AMAPmod software. *Plant and Soil*. 211:241-258.
- De Foresta, H.** 1983. Le spectre architectural: Application à l'étude des relations entre architecture des arbres et écologie forestière. *Bulletin du Musée national d'histoire naturelle*. Paris. 4^e série, volume 5, section B, *Adansonia*, no 3. 295-306.

- Del Rio, M.; Bravo, F.; Pando, V.; Sanz, G.; et de Grado, R.S.** 2004. Influence of individual tree and stand attributes in stem straightness in *Pinus pinaster* Ait. stands. *Annals of Forest Science*. 61:141-148.
- Édelin, C.** 1977. Images de l'architecture des conifères. Montpellier (FRA), USTL, Thèse de Doctorat, Sciences Biologiques mention Biologie Végétale. 255p.
- Fitter, A.H.** 1994. Architecture and biomass allocation as components of the plastic response of root system to soil heterogeneity. *In*: Caldwell, M.M. et Pearcy R.W. Exploiting of environmental heterogeneity by plants. Academic Press, San Diego New York Boston London Sydney Tokyo Toronto. 305-323.
- Gilman, E.F.** 1990. Tree root growth and development. 2. Response to culture, management and planting. *Journal of Environmental Horticulture*. 8:220-227.
- Godin, C.** 2000. Representing and encoding plant architecture: a review. *Annals of Forest Science*. 57:413-438.
- Godin, C. et Guédon, Y.** 2001. AMAPmod: Introduction and reference manual .Version 1.8 Ed. Montpellier: INRA (Marie-Hélène Lafond, marie-helene.lafond@cirad.fr);pp.
- Hallé, F. et Édelin, C.** 1986. L'analyse architecturale des arbres. 6ème Colloque Recherches Fruitières. Bordeaux, France: 5-19.
- Hallé, F. et Oldeman, R.A.A.** 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Monographie de Botanique et de Biologie Végétale. Éditions Masson, Paris. 176p.
- Halter, M.R.; Chanway, C.P. et Harper, G.J.** 1993. Growth reduction and root deformation of containerized Lodgepole pine saplings 11 years after planting. *Forest Ecology and Management*. 56:131-146.
- Janas, P.S. et Brand, D.G.** 1988. Comparative growth and development of planted and natural stands of jack pine. *Forestry Chronicle*. 64:320-328.
- Jourdan, C.; Rey, H. et Guédon, Y.** 1995. Architectural analysis and modelling of the branching process of the young oil-palm root system. *Plant and Soil*. 177:63-72.
- Jozsa, L.A. et Middleton, G.R.** 1997. Les caractéristiques déterminant la qualité du bois: nature et conséquences pratiques. Forintek Canada Corp, Sainte-Foy. 1-42.
- Krause, C.; Plourde, P.-Y. et Gagnon, R.** 2002. Gauchissement de la tige d'épinette noire et de pin gris après plantation. UQAC, Chicoutimi. 31p.
- Nicoll, B.C. et Ray, D.** 1996. Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions. *Tree Physiology*. 16:891-898.
- Parent, B. et Fortin, C.** 2004. Ressources et industries forestières – Portrait statistique édition 2004. Ministère des ressources naturelles et de la faune, Québec.
- Polomski, J. et Kuhn, N.** 2001. Root habits and wind stability of trees. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*. 120:303-317.

- Ressources naturelles et Faune Québec.** 2003. La production des semences et des plants forestiers au Québec.
<http://www.mrn.gouv.qc.ca/forets/quebec/quebec-regime-gestion-plans.jsp#resineux>
- Rudolph, T.D.** 1964. Lammas growth and prolepsis in jack pine in the lake states. Society of American Foresters, Washington, D.C. Forest Science Monograph 6. 70p.
- Ruel, J.C.** 1997. Importance de la régénération préétablie dans les forêts publiques du Québec. Ministère des ressources naturelles et de la faune. Gouvernement du Québec. 1-39.
- Rune, G.** 2003. Slits in container wall improve root structure and stem straightness of outplanted Scots pine seedlings. *Silva Fennica*. 37:333-342.
- Sabatier, S. et Barthélémy, D.** 1999. Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). *Annals of Botany*. 84:387-392.
- Sabatier, S.; Baradat, P. et Barthélémy, D.** 2003. Intra and interspecific variations of polycyclism in young trees of *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex. Carrière and *Cedrus libani* A. Rich (Pinaceae). *Annals of Forest Science*. 60:19-29.
- Schweingruber, F.H.** 1988. Tree rings basic and applications of dendrochronology. Dordrecht. Kluwer Academic Publishers. 276p.
- Service canadien des forêts.** 2003. L'état des forêts au Canada 2002-2003: Regard sur l'avenir. Ressources naturelles Canada, Ottawa.
- Sheedy, G.** 1996. La stabilité des plantations: résultats des évaluations réalisées en 1989 et en 1994 dans six plantations de pin gris de l'Abitibi. Direction de la recherche forestière, Québec. Note de recherche forestière no. 69. 10p.
- Sheedy, G.** 1997. La stabilité des plants en contenant: qu'en est-il exactement? (résultats des évaluations réalisées dans 43 plantations de pin gris et d'épinette noire de l'Abitibi). Ministère de la forêt, Québec. Note de recherche forestière no. 45. 16 p.
- Sinoquet, H. et Rivet, P.** 1997. Measurement and visualization of the architecture of an adult tree based on a three-dimensional digitising device. *Trees: Structure and Function*. 11:265-270.
- Sutton, R.F.** 1991. Soil properties and root development in forest trees: a review. Canadian Forest Service. Great Lakes Forestry Center. Report no. O-X-413. 42p.
- Sutton, R.F. et Tinus, R.W.** 1983. Root and root system terminology. Society of America foresters. Forest Science. Monograph 24. 137p.
- Timell, T.E.** 1986. Mechanism of compression wood action. Compression wood in gymnosperms. Vol. 1,2 and 3. Berlin: Springer-Verlag. 2150p.
- Tremblay, M.** 1987. La régénération naturelle des forêts résineuses au Québec, une vision provinciale. Présentation dans le cadre du 68^e congrès annuel de l'Association Canadienne des Producteurs de pâtes et papiers, Montréal.

CHAPITRE II
ÉVOLUTION TEMPORELLE DES CARACTÉRISTIQUES
MORPHOLOGIQUES DES POUSSES ANNUELLES DES TIGES DE
***Pinus banksiana* Lamb. DE 16 ANS**

2.1 INTRODUCTION

Les recherches relatives à la matière ligneuse se concentrent principalement sur la croissance radiale, l'accroissement en hauteur et en volume ou sur la morphologie des individus, le tout en fonction de l'espèce, des facteurs de l'environnement ou des pratiques sylvicoles (De Chantal et al. 2004; Del Rio et al. 2004; Makinen et Isomaki 2004a; 2004b; Ruel et al. 2004; Vallée et Payette 2004; Wang et al. 2004; Thomsen 2001). La connaissance des facteurs qui influencent la croissance des arbres permet de cibler les interventions qui vont favoriser la quantité et la qualité du bois produit, deux critères majeurs pour évaluer la valeur des espèces commerciales (de Moraes Gonçalves et al. 2004; Smith 2003; Amarasekara et Denne 2002). L'analyse de l'architecture d'un arbre permet de considérer à la fois les facteurs temporels, spatiaux, topologiques (type de structures) et géométriques (variables mesurées; Godin et Guédon 2001; Godin et Caraglio 1998). Cette approche se fonde sur l'observation et la mesure d'une unité de base, le métamère, dont les éléments constitutifs et leur arrangement diffèrent pour chaque type de plantes (Caraglio et Barthélémy 1997). Chez les pins, les métamères sont regroupés dans une structure plus macroscopique, l'unité de croissance (Caraglio et Barthélémy 1997).

Plusieurs études portent sur la croissance et le développement du pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.; Hamel et al. 2004; Conway et al. 1999; Sheedy 1997; Moris et al. 1994; Béland et Bergeron 1993; Janas et Brand 1988; Godman et Cooley 1970; Boldt 1969; Rudolph 1964), mais l'évolution de son architecture précise n'est pas analysée à ce jour. Quelques auteurs mentionnent la capacité de cette espèce à produire des pousses annuelles polycycliques, soit la mise en place de plusieurs cycles morphogénétiques au cours d'une même année de croissance (Debazac 1964; Rudolph 1964). Ainsi, Rudolph (1964) signale la présence de cinq unités de croissance (UC) pour une même année chez des pins gris de la région des Grands lacs (secteur ouest, États-Unis). À notre connaissance, l'évolution morphologique du critère du polycyclisme de l'axe principale (la tige) du pin gris n'a jamais fait l'objet d'une étude détaillée, bien qu'il soit reconnu que ce caractère influence la croissance différemment pour chaque espèce. Ainsi, Leroy (1999) mentionne pour *Pinus brutia* Ten. que la longueur des entre-nœuds qui portent des rameaux augmente pour les verticilles intraannuels, distribuant les nœuds sur une plus grande surface de tige. Dans le même sens, la deuxième UC formée pour une même année est courte chez *P. edulis* Engelm., ce qui réduit la distance des verticilles et augmente donc la densité des nœuds dans la tige (Lanner 1970). Chez *P. palustris* P. Mill., l'augmentation du nombre d'UC produites par an agit positivement sur la longueur finale (Allen et Scarbrough 1970). En plus d'un accroissement du nombre de nœuds et de la longueur des pousses annuelles (PA), la formation de pousses polycycliques influence négativement la forme des tiges de *P. pinaster* Ait.

(Coudurier et al. 1993; Kremer et Roussel 1986; Kremer 1981; Alazard 1979). La capacité du pin gris de produire plusieurs UC par an et l'impact de ce critère sur la croissance demandent à être évalués.

L'analyse architecturale de l'axe principal du pin gris permettra d'établir l'évolution temporelle du polycyclisme, de déterminer ses impacts sur le développement de la tige et de définir les caractéristiques morphologiques propres à chaque type d'UC. Les objectifs de cette étude permettront 1) de caractériser l'évolution du polycyclisme des tiges des pins gris pendant la phase juvénile; 2) de déterminer l'évolution temporelle des variables morphologiques des PA et des UC (longueur de l'axe, caractéristiques des verticilles de branches).

2.2 MÉTHODOLOGIE

2.2.1 Sites d'étude

L'étude porte sur deux peuplements de pin gris du domaine de la pessière noire à mousse de l'Ouest, dans la zone de la forêt boréale québécoise (Saucier et al. 1998), une plantation (405 m; 49°19'23"N, 73°27'38"O) et un peuplement naturel (335 m; 49°25'00"N, 73°27'27"O). La région à l'étude se caractérise par une température moyenne de 12,1°C et des précipitations totales moyennes de 568 mm, pour la période de mai à octobre des années 1983 à 2001 (Environnement Canada 2005).

La sélection du site planté a été basée sur trois critères. Les pins gris devaient être âgés d'au moins 15 ans, avoir été produits en récipient et se situer à proximité d'un peuplement naturel d'âge comparable. Le choix de l'âge et du type de production des plants prenait comme objectif d'analyser des pins gris plantés les plus âgés possible, mais dont la méthode de production se rapprochait le plus de celles en cours actuellement. Le peuplement antérieur à la plantation se composait d'épinettes noires (*Picea mariana* (Mill.) BSP), il était mur et régulier, avec une densité de recouvrement de 60 à 80%. Une coupe préalable à la plantation s'est déroulée en 1980, en coupe totale par arbre entier. Le site en régénération naturelle se composait de pins gris jeunes et équiens, avec un recouvrement de 40 à 60%. Le site naturel a été brûlé en 1983, et le feu a touché un territoire de 450 km². La régénération s'est établie de 1983 à 1987, avec une émergence de semis majoritairement en 1985 (St-Pierre et al. 1991). Aucune intervention de nature anthropique n'a eu lieu sur ce site entre le moment du feu et celui de l'étude.

Le sol du site planté se caractérisait par un till indifférencié. La couche superficielle a été scarifiée par la méthode de TTS-35 conventionnel, en 1986. Dans l'entre-sillon, l'humus Mor était de 14.5 cm en moyenne, alors que dans le sillon, son épaisseur ne dépassait pas 5 cm, 16 ans après le scarifiage. En milieu naturel, le sol se caractérisait par un dépôt fluvio-glaciaire. La matière organique n'avait pas été entièrement brûlée lors du feu (St-Pierre et al. 1991) et l'humus de type Mor présentait une épaisseur moyenne de 8.5 cm, 17 ans après le feu. Pour les deux sites, la pente était faible (<12%), le drainage rapide et le sol profond (>1 m). L'horizon B correspondait à un podzol humo-ferrique.

Les deux sites ont été caractérisés par une placette de 400 m², représentative du peuplement. La fréquence de chaque espèce d'arbres a été notée et extrapolée à l'hectare afin de déterminer la densité du peuplement (tableau 2.1). En plantation, la densité de peuplement s'élevait à 4 625 tiges ha⁻¹. Le pin gris constituait 79% du peuplement, le reste des individus étant représenté par de l'épinette noire et du cerisier de Pennsylvanie (*Prunus pensylvanica* L.f.). Les pins gris présentaient une hauteur moyenne de 4.9 m ($n = 50$) et un diamètre à la base de 83.1 mm ($n = 50$). La densité du peuplement naturel était de 12 075 tige ha⁻¹. Le pin gris représentait 85% des individus, le reste du peuplement comportait de l'épinette noire et du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx). Au moment de l'échantillonnage, les pins gris avaient une hauteur moyenne de 4.3 m ($n = 50$) et un diamètre à la base de 60.8 mm ($n = 50$).

Les plants de pin gris utilisés dans cette région ont deux provenances possibles: soit la 83F91, de la zone écologique 8C1 (48°40'N, 77°50'O); soit la 82I40, de la zone écologique 8C2 (48°15'N, 76°50'O) (Saucier et al. 1998). Les plants se sont développés un an en serre et un an en aire de croissance extérieure (2-0), dans des récipients de type 45-110 (45 cavités de 110 cm³ chacune), dont les parois intérieures présentaient des rainures verticales (Pépinière Trécesson, Abitibi). Ils avaient une hauteur moyenne de 35 cm, un diamètre moyen de 4.2 mm et un ratio hauteur/diamètre de 8.33. Ils ont été plantés à une densité visée de 2 500 tiges ha⁻¹ dans le fond du sillon, à l'aide d'un plantoir. La grille de plantation était de 1,8 m entre les plans d'une même rangée et de 2 m entre les rangées.

2.2.2 Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental présentait deux sites à l'étude considérés comme des répétitions même si leur origine différait. Sur chacun des deux sites, 20 pins gris ont été récoltés en entier (tiges et branches). Les 40 individus ont été apportés au laboratoire pour les analyses de la croissance et de l'architecture. La récolte des échantillons s'est déroulée pendant les saisons de

croissance de 2001 et 2002 et les données relatives à ces deux années ont été exclues des analyses, puisque la croissance de la flèche terminale n'était pas complétée. Les vingt pins gris plantés présentaient 15 cycles complets de croissance. En milieu naturel, une certaine variabilité est observée au niveau de l'âge, du fait que la dispersion et la germination des graines après le feu s'étale sur une période généralement de cinq ans. Ainsi, six individus présentaient 13 années complètes de croissance, sept en présentaient 14, trois en avaient 15 et quatre en avaient 16.

2.2.3 Morphologie du pin gris

L'architecture de l'arbre se définit à plusieurs échelles d'observation, de l'unité architecturale de base à l'arbre entier. Elle permet de considérer le développement d'une plante à toutes les étapes de son organogenèse, de la germination à la sénescence, en se basant sur l'étude de critères morphologiques discriminants (Sabatier et al. 2003; de Foresta 1983). L'architecture du pin gris se rapporte au modèle de Rauh, qui se caractérise par :

un tronc monopodiale à croissance rythmique qui confère aux branches une disposition verticillée ou subverticillée. Les branches sont orthotropes et morphologiquement identiques au tronc (Hallé et Oldeman 1970).

Chez les pins en général, l'unité de croissance (UC) est utilisée comme élément de base des observations pour étudier la morphogenèse. L'UC se compose d'une séquence répétitive des trois structures suivantes (figure 2.1A; Caraglio et Barthélémy 1997):

- 1) une zone de cataphylles stériles;
- 2) une zone de rameaux courts, les cataphylles axillant les brachyblastes (deux aiguilles);
- 3) un verticille de ramification, dont les bourgeons axillaires formeront des rameaux longs ou des cônes femelles.

Lorsque des cônes mâles se développent, ils se situent entre la zone stérile et la zone des rameaux courts. Le verticille de ramifications latérales se situe toujours au sommet de l'UC (acrotonie). Il édifie des branches ou des cônes femelles et les deux structures peuvent se retrouver sur un même verticille. Sur un même axe, les UC se développent l'une à la suite de l'autre à l'intérieur d'une structure plus macroscopique, la pousse annuelle (PA), qui correspond à la portion d'un axe mise en place au cours d'une année de croissance (figure 2.1B; Caraglio et Barthélémy 1997). Les PA se décomposent en un nombre variable d'UC. Les PA **monocycliques** comportent une seule UC, nommée **UC1-1** (figure 2.1B). Les PA **bicycliques** se divisent en deux UC, soit l'**UC2-1**, la première UC de l'année, suivie de l'**UC2-2** au sommet de la PA. Les PA **tricycliques** se composent de trois UC. L'**UC3-1** apparaît à la base de la PA

(première UC de l'année), l'**UC3-2** vient en deuxième et l'**UC3-3** se développe en troisième et elle constitue la dernière UC de l'année.

2.2.4 Reconstruction de la croissance a posteriori

Dans la plupart des cas, la différenciation des UC s'effectue par l'identification de la zone stérile et du verticille de ramifications latérales. Cependant, sur la partie basse du tronc, l'élagage des branches et l'épaississement de l'écorce rendent difficiles à voir ces deux éléments. L'observation des cicatrices laissées par les branches (en forme de triangle écrasé ou de losange) ou les cônes femelles (de forme ronde) permet alors de repérer les UC dans la partie basse de la tige. Dans la couronne, certains verticilles n'édifient pas de ramification, l'identification de la zone stérile est alors primordiale pour distinguer les UC les unes des autres. Les pousses annuelles des pins gris ont été identifiées par l'observation des cicatrices du bourgeon apical, selon la méthode décrite par Fantin et Morin (2002) et par le décompte des cernes de croissance (Schweingruber 1988) à trois centimètres de la base de toutes les UC. Ces dernières ont ainsi été datées et mises en relation avec sa PA mère. Enfin, les ramifications portées par les UC débutent leur croissance pendant la même saison de végétation que la PA mère ou encore l'année suivant. Les UC 2-1, 3-1 et 3-2 des PA polycycliques sont dites intraannuelles, car les ramifications qu'elles portent se développent en même temps que la PA mère (figure 2-1 B et C). Les UC 1-1, 2-2 et 3-3 se situent en position terminale sur les PA, elles sont dites interannuelles, et les ramifications de leur verticille se développent l'année suivante.

La récolte des échantillons ayant eu lieu pendant la période de croissance, les données des saisons de 2001 et 2002 sont exclues des analyses. De 13 à 16 PA sont étudiées, selon les individus. Leurs variables sont combinées entre elles en fonction de leur âge ontogénique, de sorte que la première PA de toutes les tiges (base du tronc) soit associée, jusqu'à la dernière PA formée dans la couronne (O'Reilly et Owens 1989). Cette méthode permet de caractériser les stades de développement du pin gris pendant les 16 premières années de son développement.

2.2.5 Variables mesurées et analyses

Toutes les données ont été mesurées à l'échelle d'observation de l'UC et sur toute la tige. La longueur a été prise pour toutes les UC des tiges. Pour chacun des verticilles, le nombre de branches et de cônes femelles a été compté et des mesures de la croissance ont été prises pour chaque branche individuellement. La longueur a été mesurée, au centimètre près, à partir de la tige, en suivant l'axe principal de la branche jusqu'à son extrémité. Le diamètre a été déterminé

par une mesure prise au millimètre près à la base des branches, juste après le renflement de l'écorce dû à l'insertion de la branche dans la tige. Les sections de branches portant des aiguilles ont été séparées des sections n'en portant pas, puis elles ont été séchées et pesées, au gramme près (bois plus aiguilles) pour établir la biomasse photosynthétique sèche. Le nombre, la longueur, le diamètre et la biomasse photosynthétique des branches ont été additionnés par verticille, pour chaque UC (Björklund 1997).

Les branches imprègnent dans l'écorce de la tige une déformation visible longtemps après sa formation ou son élagage (cicatrice). Les commissures de cette déformation indiquent à quel hauteur une branche, et par extension un verticille, s'est formée sur la tige. La longueur des UC a été mesurée en millimètre, à partir d'une commissure de branche d'un verticille donné jusqu'à la commissure d'une autre branche située sur le verticille suivant. Pour chaque arbre, les mesures de longueur des UC ont été effectuées du même côté de la tige, en suivant les courbes du tronc. La longueur des PA a été obtenue en additionnant la longueur des UC qui la constituent.

Les variables mesurées ont été intégrées dans un fichier d'analyse de l'architecture des plantes, de type MTG (de l'anglais « Multi-scale Tree Graph »; Godin et al. 1999a). Ce type de base de données prend en considération les relations botaniques qui existent entre les différentes structures d'un arbre et leurs variables. Les données ont été extraites du fichier à partir du logiciel AMAPmod (Godin et al. 1999b).

La croissance de la tige est analysée à partir du nombre d'UC formée par année, ainsi que de la longueur des UC et des PA. La variation du nombre d'UC par an a été déterminée en calculant le taux de polycyclisme selon la formule suivante:

$$\text{Taux de polycyclisme}_x^i = \frac{nPA_x^i}{nPA_t^i}$$

Où

nPA = nombre de pousses annuelles (PA)

i = l'année considérée

x = type de PA pour lequel le taux est calculé (une, deux ou trois UC)

t = toutes les PA de l'année

Les valeurs obtenues pour les trois types de PA s'échelonnent sur les 16 années analysées et varient de 0 à 1.

La variance n'était pas homogène entre les types de données, tant pour la longueur des PA et des UC que pour le nombre, la longueur, le diamètre et la biomasse photosynthétique des branches. Le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis a donc été utilisé pour comparer la distribution de ces données entre les trois types de PA (mono-, bi- ou tricyclique) et les six types d'UC (1-1, 2-1, 2-2, 3-1, 3-2 et 3-3). Les valeurs moyennes, toutes années confondues, sont présentées pour chacune des données. Pour les PA, seule la variable de la longueur est comparée entre les types de PA. Au niveau des UC, la longueur et les variables des verticilles (nombre, longueur, diamètre et biomasse des branches) sont comparées tant au niveau des moyennes par type d'UC que de leur évolution temporelle en fonction du type de PA dont elles sont issues. Enfin, la distribution des cônes femelles sur la tige est soumise à un test de khi-carré en tableau de contingence. L'évolution temporelle des cônes est aussi présentée pour les PA bi- et tricycliques.

2.3 RÉSULTATS

2.3.1 Évolution du polycyclisme

Les analyses portent sur 40 tiges de pins gris, 585 pousses annuelles (PA) et 1095 unités de croissance (UC). Le nombre d'UC produites par année augmente graduellement avec le vieillissement des tiges (figure 2.2A). Pour les six premières années de croissance, les PA monocycliques représentent de 45 à 90% des PA. À partir de la 7^e année, ce taux chute à moins de 20%. La proportion de PA bicycliques augmente progressivement à partir de la 1^{re} année, pour atteindre des valeurs de 40 à 75% de toutes les PA, entre la 3^e et la 14^e année de la croissance. Deux individus seulement édifient des PA tricycliques la 1^{re} année. Autrement, les PA tricycliques sont produites à partir de la 5^e et les quatre arbres de 16 ans ont tous édififiés trois UC. La longueur des PA augmente avec le nombre d'UC produites (figure 2.2B; tableau 2.2). La croissance annuelle en longueur est lente de 1 à 5 ans et elle augmente rapidement de la 6^e à la 11^e année. De 12 à 16 ans, la croissance se stabilise ($>40 \text{ cm an}^{-1}$) jusqu'au moment de la récolte des échantillons.

2.3.2 Longueur des pousses annuelles (PA) et des unités de croissance (UC)

La longueur moyenne des PA monocycliques est de 9,9 cm, alors qu'elle atteint 30,2 cm pour les PA bicycliques et 45,9 cm chez les PA tricycliques. Le nombre d'UC qui constitue une PA influence significativement sa longueur ($p < 0,001$, tableau 2.2). Ainsi, les PA monocycliques mesurent seulement le tiers de la longueur des PA bicycliques, alors que les PA tricycliques font 1,5 fois les PA bicycliques. La variation temporelle de la longueur des UC se caractérise par une

augmentation graduelle de la 1^e à la 10^e année, et par une stabilisation de la 11^e à la 16^e année (figure 2.2C). La longueur des deux UC des PA bicycliques se compare entre elles (tableau 2.2), pour les 16 ans de croissance étudiée (figure 2.2C). La longueur moyenne des trois UC des PA tricycliques varie significativement (tableau 2.2), l'UC3-3 étant la plus courte et l'UC3-2 la plus grande. De plus, le patron de croissance des PA tricycliques évolue avec le temps. Pendant quatre ans, soit de la 5^e à la 8^e année, la taille des trois UC des PA tricycliques est comparable (UC3-1: 11,1 cm \pm 1,24; UC 3-2: 13,6 cm \pm 1,24; UC3-3: 13,3 cm \pm 1,24; $p=0,318$; figure 2.2C). L'UC3-3 devient significativement plus courte à partir de la 9^e année (UC3-1: 17,0 cm \pm 0,53; UC 3-2: 20,4 cm \pm 0,43; UC3-3: 10,5 cm \pm 0,48; $p<0,001$).

2.3.3 Développement des verticilles

Le nombre de branches varie de 3,5 à 5,1 par verticille et diffère significativement entre les types d'UC (tableau 2.2). Les verticilles en position terminale sur les PA (UC 2-2 et 3-3) en initient le plus. La production annuelle de branches augmente rapidement de la 1^{re} à la 8^e année, passant de une à neuf branches en moyenne, avant de se stabiliser à 10 ou 11 branches à partir de la 9^e année (figure 2.3-IA). La quantité de branches des PA monocycliques varie de deux à cinq par an en moyenne, à l'exception de la 13^e année (sept branches; figure 2.3-IB). Les PA bicycliques produisent plus de branches que les PA monocycliques. Leur nombre augmente graduellement pendant les cinq premières années et le verticille de l'UC2-2 en initie davantage que celui de l'UC2-1 (figure 2.3-IC). Les PA tricycliques élaborent plus de branches que les deux autres types de pousses (tableau 2.2), avec une certaine variation interannuelle (figure 2.3-ID), en raison principalement d'une oscillation du nombre de branches au niveau des UC3-3. Le verticille de l'UC3-2 (intraannuel) produit moins de branches que les deux autres verticilles de la même pousse, alors que le verticille de l'UC3-3 (interannuel) en comporte davantage.

Les verticilles 1-1, 2-1 et 3-2 portent les plus petites branches (longueur et diamètre), alors que celles de l'UC3-1 sont de taille intermédiaire (tableau 2.2). Les verticilles élaborant les plus grosses branches se situent en position interannuelle, soit au sommet des UC 2-2 et 3-3 (tableau 2.2). La distribution de la biomasse photosynthétique présente un patron presque identique à celui de la longueur et du diamètre des branches, les verticilles en position interannuelle (UC 2-2 et 3-3) supportant la biomasse la plus élevée (tableau 2.2). Cette différence entre les UC inter- et intra- annuelles est notée pour les 16 années observées (figure 2.3- II, III, IV C et D). De plus, la répartition des variables des branches présente un patron particulier pour les PA tricycliques. Le premier verticille de la PA, au sommet de l'UC3-1 montre une taille intermédiaire, le deuxième verticille de la PA, au sommet de l'UC3-2, présente les plus petites valeurs mesurées pour les

caractéristiques des branches, alors que le plus gros verticille se situe au sommet de la PA (tableau 2.2). Ce patron s'observe pour les 16 années analysées (figure 2.3 - II, III, IV D).

L'évolution temporelle de la longueur, du diamètre et de la biomasse des branches indique que, pour l'ensemble des PA, les valeurs augmentent graduellement avec le temps (figure 2.3 - II, III, IV A). Elles atteignent leur maximum à la 9^e année pour la longueur, à la 10^e année pour la biomasse et au cours de la 9^e et 10^e année pour le diamètre. Par la suite, les valeurs décroissent jusqu'à la dernière année observée. Les trois types de PA (mono-, bi- et tricycliques) suivent ce patron.

Parmi les 183 cônes femelles dénombrés sur la tige des pins gris étudiés, 88,5% se situent sur les verticilles intraannuels (tableau 2.2 et figure 2.4A), soit sur les UC 2-1 (66 cônes), 3-1 (35 cônes) et 3-2 (61 cônes). Les 21 cônes restant se distribuent sur les verticilles interannuels des UC 2-2 (18 cônes) et 3-3 (deux cônes). Parmi les 182 pousses monocycliques (UC1-1), le seul cône observé se localise sur la 6^e PA. Les PA polycycliques forment des cônes à partir de la 8^e année et continuellement jusqu'à la 16^e année (figure 2.4 B et C). Les cônes observés sur les PA bicycliques se situent dans 78,6% des cas sur les UC2-1 (tableau 2.2). Au niveau des PA tricycliques, les cônes se distribuent sur les UC 3-1 (35,7%) et 3-2 (62,2%). De la 8^e à la 12^e année, les cônes se localisent de manière équivalente sur les deux premières UC des PA tricycliques (figure 2.4C). À partir de la 13^e année, ils se concentrent au niveau de l'UC3-2.

2.4 DISCUSSION

Les pousses annuelles (PA) des pins gris ont pu être identifiées sur la totalité de la longueur des tiges grâce au caractère rythmique de la croissance (modèle de Rauh, Hallé et Oldeman 1970, Bell 1993), qui laisse des marqueurs morphologiques externes (cicatrice du bourgeon apical, Fantin et Morin 2002; ramifications latérales ou leur cicatrice, Caraglio et Barthélémy 1997) et internes (cernes de croissance, Schweingruber 1988). Ces critères permettent de différencier des sections de tige et les branches qu'elles portent en fonction de leur année de formation. De plus, l'année de croissance en temps depuis la germination (ce qui comprend la période en pépinière) et la position morphologique de chaque unité de croissance (UC) à l'intérieur de la pousse ont été identifiées.

Le pin gris se caractérise par une augmentation de sa complexité morphologique avec le vieillissement, ce qui correspond à l'*effet de base*, tel que décrit par Barthélémy et al. (1997). Tout d'abord, le nombre des UC qui composent les PA s'accroît avec le temps. Les PA

polycycliques représentent plus de 50% de toutes les PA dès la 6^e année de la croissance (figure 2.2A). Comme chaque UC est associée à un verticille de ramifications latérales, le nombre de branches produites par an augmente également (tableau 2.2, figure 2.3). L'accroissement du nombre total de branches initiées par année se reflète directement sur deux facteurs du développement des arbres, la biomasse photosynthétique et les nœuds.

La biomasse photosynthétique dépend du nombre et de la longueur des branches (figure 2.3), puisque ces dernières portent les aiguilles responsables de la photosynthèse (Little et al. 2003). Le potentiel énergétique des pins gris augmente en même temps que les caractéristiques des branches, ce qui se répercute sur la croissance primaire et secondaire de l'arbre. Ainsi, la longueur des PA augmente avec le nombre d'UC (tableau 2.2), particulièrement pendant les 10 premières années de la croissance (figure 2.2B). Cette observation corroborent celles d'autres auteurs, qui mentionnent que le nombre d'éléments qui composent une structure (ex.: l'UC par rapport à la PA) influence davantage la longueur finale de cette structure que la longueur même de ses éléments constitutifs (Cannell et al. 1976; Lanner 1976; *Pinus halepensis* P. Mill., Martinez 1993, *P. pinaster* Ait., Coudurier et al. 1993; Kremer et Roussel 1986; *P. contorta* Dougl. ex Loud., O'Reilly et Owens 1989; *P. palustris* P. Mill., Allen et Scarborough 1970).

Le 2^e facteur affecté par l'augmentation du nombre de branches concerne les nœuds qui en découlent et dont le nombre et le diamètre influencent la qualité du bois (Timell 1986). La présence d'une branche déforme la fibre ligneuse et induit la formation de bois de réaction. Ces deux éléments diminuent les propriétés mécaniques du bois dans ces zones (Timell 1986). L'augmentation du nombre de branches due à la complexification morphologique du pin gris pourrait donc influencer négativement la qualité du bois.

La capacité de reproduction et la formation de PA polycycliques sont étroitement liées chez le pin gris. Tous les cônes (sauf un noté sur une PA monocyclique) se situent principalement sur les UC intraannuelles des PA polycycliques (tableau 2.2, figure 2.4). L'importance du polycyclisme pour la reproduction s'observe également pour *P. pinaster* Ait., dont 19% des individus à tendance monocyclique portent des cônes, contre 49% chez ceux à tendance polycyclique (Alazard 1979). Le même type d'observation a été faite pour *P. halepensis* P. Mill., dont les PA monocycliques ne portent aucun cône femelle (Martinez 1993).

La production des cônes femelles débute à la 8^e année et devient plus abondante à partir de la 11^e année de la croissance. Plusieurs changements de la morphologie des pins gris surviennent

au cours de cette période. La valeur maximale de la croissance annuelle en longueur des PA serait atteinte et stabilisée, autant pour les PA bi- et tricycliques (figure 2.2C; *Pinus brutia* Ten., Leroy 1999; *P. pinaster* Ait., Coudurier et al. 1993). De plus, l'UC3-3 devient significativement plus courte à partir de la 9^e année, soit lorsque la croissance des PA se stabilise et que les cônes femelles apparaissent. Pour le pin gris, il n'y a pas d'impact de l'apparition de la sexualité sur la longueur des PA monocycliques (figure 2.2C), probablement parce qu'un seul cône a été produit pour ce type de pousse (tableau 2-2) et qu'il s'agirait donc d'une exception. Les cônes femelles se localisent majoritairement sur les UC intraannuelles (tableau 2.2, figure 2.4) et ils influencent la distribution de la longueur entre les UC composant les PA. En effet, lorsque l'abondance des cônes augmente (figure 3.4), les UC 2-2 et 3-3 deviennent plus courtes que les autres UC de la même PA, et le reste jusqu'à la dernière année observée (figure 2.2C). Ainsi, pour les PA bi- et tricycliques, la croissance en longueur des UC qui portent le plus de cônes (UC 2-1 et 3-2) semble favorisée par rapport aux UC qui en portent le moins (UC2-2, 3-1 et 3-3; figures 2.2C et 2.4). Le fait que les branches portées sur ces verticilles soient significativement moins nombreuses et de plus petites tailles (tableau 2.2, figure 2.3) pourrait favoriser une meilleure croissance de l'axe de la tige pour l'UC concernée.

Les observations d'autres chercheurs indiquent que le pin gris pourrait produire plus de trois UC par année (Tremblay 2005; Rudolph 1964). Aussi, il convient de déterminer si la longueur des PA sera plus élevée avec des UC supplémentaires ou si la longueur totale sera redistribuée entre toutes les UC, puisque les cônes femelles semblent directement liés à l'atteinte de la vigueur maximale de l'axe de la tige. Cette question devra être analysée par l'étude d'individus plus âgés, car la longueur des UC influence directement la distribution des branches. Si les verticilles sont rapprochés par l'ajout d'une UC supplémentaire, l'impact sur la qualité serait immédiat, par le rapprochement des zones de nœuds (verticilles de branches).

L'augmentation de la complexité morphologique des pins gris n'est pas complétée après 16 ans de croissance. Le taux de PA tricycliques augmente et ne montre aucun signe de ralentissement après dix ans, lorsque la longueur des PA se stabilise (figure 2.2B). Ainsi, le critère du polycyclisme n'atteindrait pas sa complexité maximale avec la fin de la phase exponentielle de croissance ou l'apparition des cônes femelles. Cette proposition tend à être confirmée par deux autres études. Des PA tétracycliques (quatre UC), formées à la 16^e et 17^e année de croissance, ont été observées chez des pins gris de 18 ans originaires de la même région géographique (Tremblay 2005). Dans le secteur ouest de la région des Grands Lacs (États-Unis.), où le climat est de type continental et la période de végétation plus longue, Rudolph (1964) mentionne des

PA pentacycliques (cinq UC) chez le pin gris. Cependant, il n'a pas caractérisé l'évolution de ce critère, tant sur le plan morphologique que temporel.

La répartition sur la tige des caractéristiques des verticilles des pins gris étudiés est typique de la couronne en forme de cône des conifères intolérants à l'ombre (O'Connell et Kelty 1994). L'élagage naturel des branches pourrait expliquer la réduction du nombre et de la taille des branches pour les verticilles à la base de la tige. Les verticilles présentent des valeurs maximales de biomasse, de diamètre et de longueur des branches à la 9^e ou 10^e année de croissance. Enfin, le reste de la couronne adopte une forme conique, où la taille des branches diminue progressivement vers le sommet de la tige.

L'architecture de la couronne affecte la transmission de la lumière et la capacité photosynthétique des arbres (Niinemets et al. 2004; Hilbert et Messier 1996). La position des UC à l'intérieur de la PA influence donc le développement des pins gris. Les verticilles en position interannuelle des PA polycycliques (UC 2-2 et 3-3) présentent des valeurs comparables entre elles, mais significativement plus élevées que les verticilles intraannuels (figure 2.3). Les branches associées à l'UC interannuelle contribuent à plus de 50% de la biomasse photosynthétique de l'année. Elles proviennent de bourgeons de dormance hivernale, mis en place à la fin de la saison de croissance, alors que les branches des verticilles intraannuels dérivent de méristèmes préformés dans le bourgeon apical de la tige (Tremblay 2005). Les branches des verticilles interannuels se développent un an après les verticilles intraannuels même si elles sont, morphologiquement, initiées la même année. Ce délai favorise une capacité photosynthétique maximale pour la jeune couronne, du moins la première année (figure 2.5, année n+1), soit avant que le verticille interannuel supérieur occupe l'espace (figure 2.5, année n).

Lorsque la distance verticale des branches est inférieure à 10 ou 15 cm, la lumière utile à la photosynthèse est significativement réduite pour les branches du dessous (Hilbert et Messier 1996). Chez les pins gris, les verticilles des UC3-2 risquent d'être les moins efficaces à court terme (un an ou deux), car cette UC supporte les plus petites branches (longueur, diamètre, biomasse), alors que celles des UC3-3 se situent en moyenne à seulement 10 cm au-dessus (figure 2.2C; tableau 2.2). Des analyses portant sur la transmission de la lumière, l'intercalation des branches d'un verticille à l'autre et le taux de photosynthèse des aiguilles sont nécessaires pour déterminer la contribution réelle des différents types d'UC formées par les pins gris.

La capacité des pins gris à produire des PA polycycliques influence la croissance en volume (longueur des tiges), la qualité du bois (nombre, distribution et taille des nœuds) et la reproduction (cônes femelles) de cette espèce. Plusieurs auteurs suggèrent que ce facteur soit pris en compte dans les programmes d'amélioration des arbres (Leroy 1999; Björklund 1997; O'Reilly et Owens 1989; Kremer 1981; Alazard 1979; von Wedel et al. 1968). Le pin gris présente un bon niveau d'hérédité pour plusieurs critères de la croissance (Magnussen et Keith 1990), ce qui rendrait possible un choix basé sur le polycyclisme, dans les programmes de sélection. Cependant, des analyses portant sur des pins gris plus âgés sont nécessaires afin de déterminer les impacts positifs (croissance plus rapide) et négatifs (qualité du bois) des PA bi-, tri-, tétra- et éventuellement pentacycliques dans le temps.

Tableau 2.1 Densité (n) et pourcentage (%) des espèces d'arbre par hectare sur les deux sites étudiés. Densité de plantation: 2 500 plants ha⁻¹.

	Naturel		Planté	
	n	%	n	%
Pin gris	10 250	84,9	3 650	78,9
Épinette noire	1 425	11,8	500	10,8
Feuillus	400	3,3	475	10,3
Total	12 075	100,0	4 625	100,0

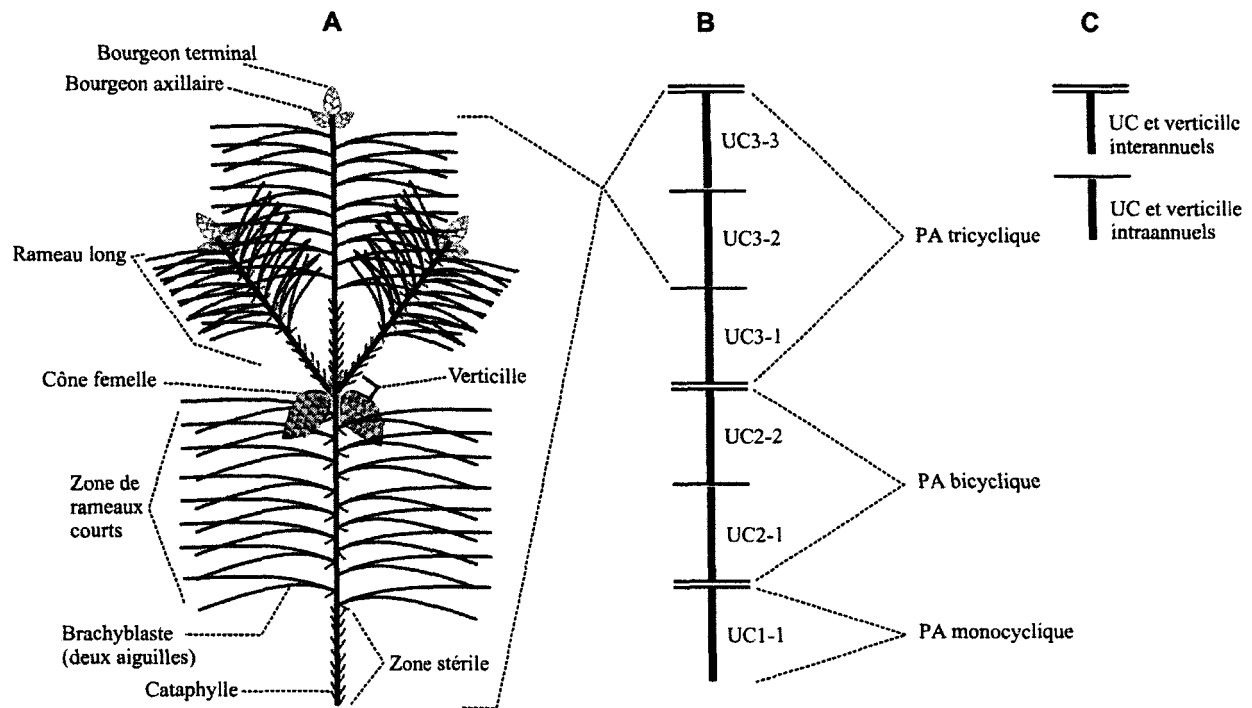


Figure 2.1 A) Morphologie des unités de croissance (UC) et position des structures anatomiques dans l'UC chez le pin gris. B) Identification des différents types de pousses annuelles (PA) et d'UC des tiges de pin gris. C) Types d'UC en fonction de sa position morphologique dans la PA (adaptée de Caraglio et Barthélémy 1997).

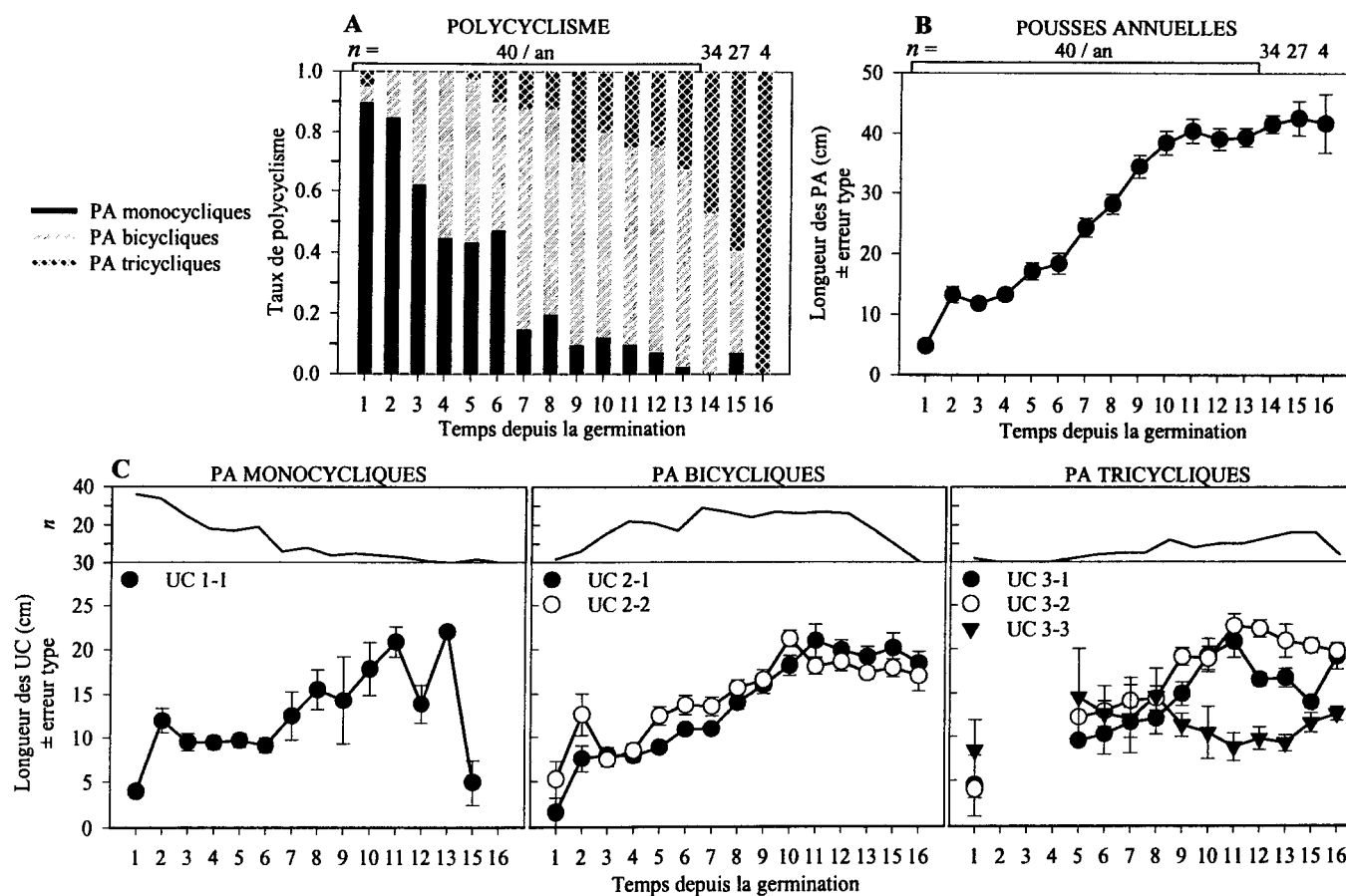


Figure 2.2 Caractérisation du polycyclisme des tiges chez le pin gris. A) Évolution du taux de polycyclisme dans le temps. Croissance annuelle en longueur (cm): B) des pousses annuelles (PA) et C) des unités de croissance (UC) pour chaque type d'UC.

n = nombre d'individus par année ayant servi au calcul de la longueur moyenne et de l'erreur type.

Tableau 2.2 Caractéristiques de la croissance¹ des pousses annuelles (PA) et des unités de croissance (UC) des pins gris, en fonction du type de PA ou d'UC. Longueur (cm) des PA, des UC et des branches, nombre de branches et de cônes, diamètre (mm) des branches et biomasse photosynthétique (g).

Pousses annuelles (PA)				UNITÉS DE CROISSANCE (UC)											
Type de PA	Nombre total de PA	Longueur des PA (cm)	Type d'UC	Longueur des UC (cm)	Branches, au total par verticille								Nombre de cônes		
					Nombre		Longueur (cm)		Diamètre (mm)		Biom. photo. (g)				
Tricyclique	107	45,89 ±0,95	a ²	3-3	10,89 0±,48	c	5,09 ±0,17	a	248,65 ±15,20	a	31,90 ±1,64	a	88,52 ±9,61	a	2
				3-2	19,07 ±0,50	a	4,21 ±0,12	c	117,36 ±8,48	c	17,54 ±0,91	c	24,15 ±3,26	c	61
				3-1	15,92 ±0,52	b	4,64 ±0,13	b	189,89 ±11,50	b	27,68 ±1,28	b	52,18 ±5,39	b	35
Bicyclique	296	30,18 ±0,66	b	2-2	15,38 ±0,35	b	5,08 ±0,10	a	255,63 ±9,50	a	34,79 ±1,14	a	102,84 ±7,36	a	18
				2-1	14,67 ±0,39	b	4,18 ±0,07	c	143,91 ±5,99	c	20,53 ±0,72	c	45,54 ±3,79	b	66
Monocyclique	182	9,88 ±0,48	c	1-1	9,88 ±0,48	c	3,54 ±0,13	d	127,12 ±9,28	c	19,40 ±1,19	c	35,04 ±6,82	bc	1
Total	585	26,74 ±0,66	total	14,25 ±0,20			4,38 ±0,05		185,77 ±4,38		26,18 ±0,52		65,27 ±3,01		183

¹ La valeur indiquée pour chaque donnée représente la moyenne ± erreur type de la moyenne.

² Les différences observées entre les types de PA ou entre les types d'UC sont hautement significatives ($p < 0.001$)³.

³ Les variances ne sont pas homogènes entre les types d'UC ou de PA, le test non paramétrique de Kruskal-Wallis a été appliqué.

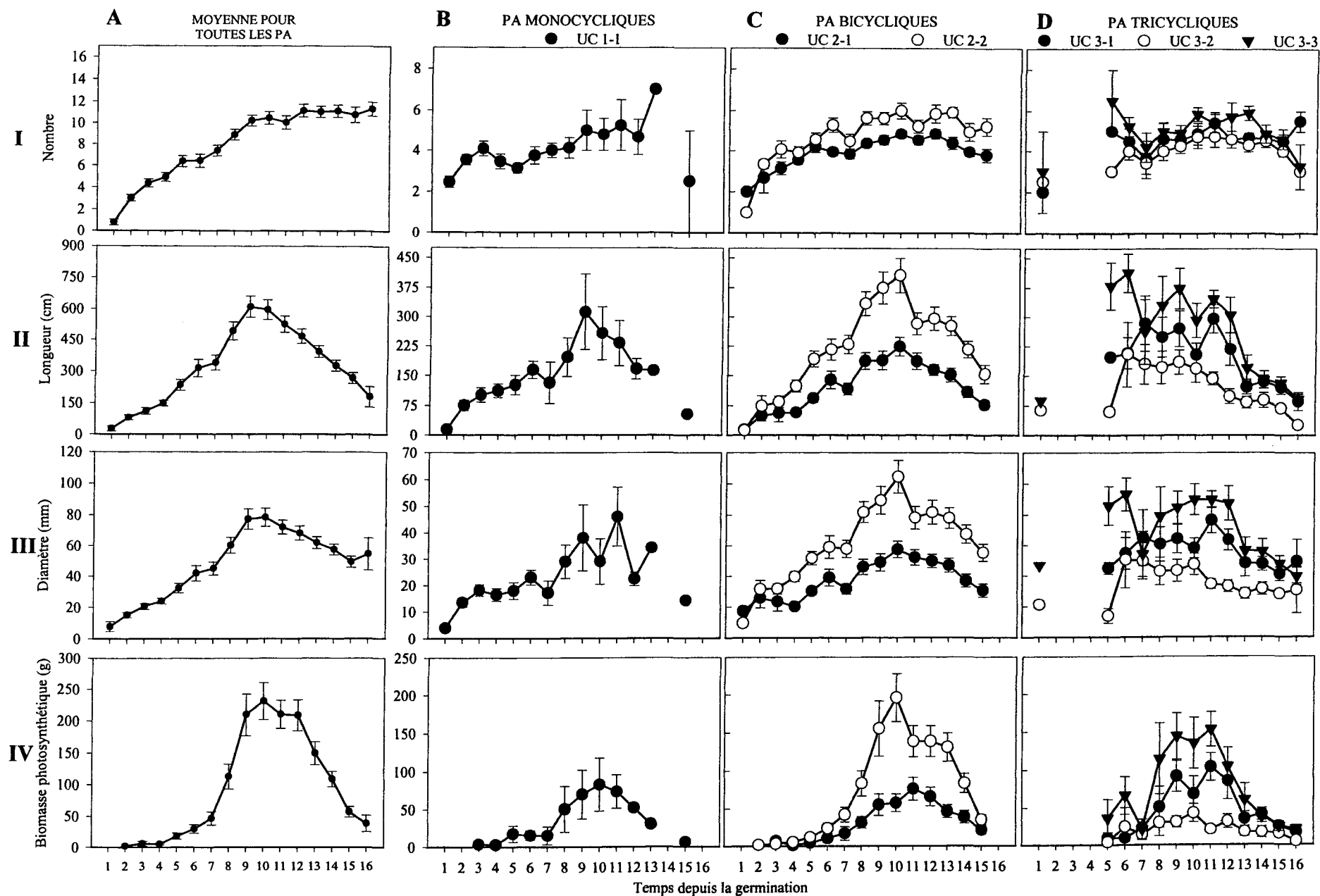


Figure 2.3 Évolution temporelle des caractéristiques des branches au total par verticille. I) Nombre; II) longueur (cm); III) diamètre (mm) et IV) biomasse photosynthétique (g). Les données sont présentées A) en moyenne pour toutes les pousses annuelles (PA) confondues; B, C et D) en fonction du type de PA (mono-, bi- et tricycliques) et de la position morphologique des unités de croissance (UC) dans leur PA (UC 1-1, 2-1, 2-2, 3-1, 3-2 et 3-3).

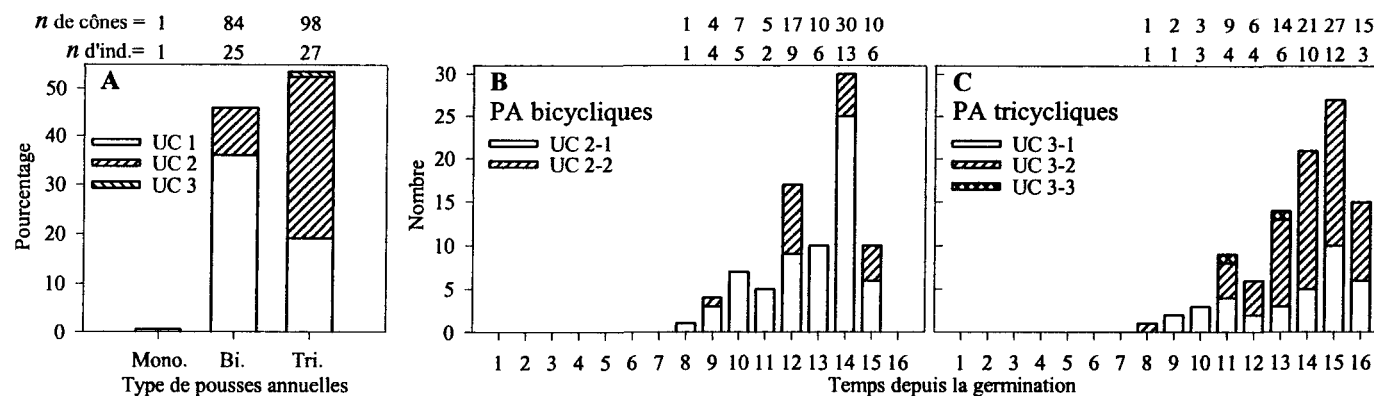


Figure 2.4 Distribution des cônes sur les tiges des pins gris étudiés. A) En pourcentage par rapport à la position morphologique de l'unité de croissance (UC¹) dans la pousse annuelle (PA²). B) et C) Évolution temporelle du nombre total de cônes pour les PA bicycliques et tricycliques respectivement³.

¹ UC 1 = 1^{re} UC de l'année; UC 2 = 2^e UC de l'année; UC 3 = 3^e UC de l'année.

² Mono.: PA monocyclique (une UC); Bi.: PA bicyclique (deux UC); Tri.: PA tricyclique (trois UC).

³ Le seul cône observé sur les PA monocycliques se situait sur la 6^e PA.

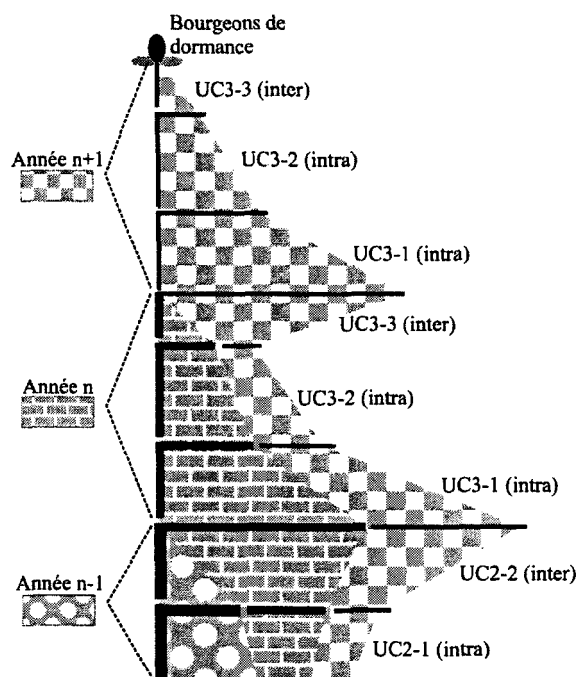


Figure 2.5 Schématisation des caractéristiques des verticilles en fonction des valeurs moyennes des unités de croissance (UC) concernées¹. Les portions d'axes (tige et branches) développées au cours de chacune des trois années illustrées sont représentées par les aires de cercle (n-1), de briques (n) et de carrés (n+1)

¹ Tirées du tableau 2.2

2.5 RÉFÉRENCES

- Alazard, P.** 1979. Le polycyclisme chez le pin maritime. Annales AFOCEL. Paris, AFOCEL. 7-27.
- Allen, R.M. et Scarbrough, N.M.** 1970. Morphology and length correlated in terminal flushes of longleaf pine saplings. Southern Forest Experiment Station - Forest Service - U.S. Department of Agriculture, Lakehead University Library. 15p.
- Amarasekara, H. et Denne, M.P.** 2002. Effects of crown size on wood characteristics of Corsican pine in relation to definition's of juvenile wood, crown formed wood and core wood. Forestry. 75:51-61.
- Barthélémy, D.; Caraglio, Y. et Costes, E.** 1997. Architecture, gradient morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. *In*: Bouchon, J.; de Reffye, P. et Barthélémy, D. Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux. Sciences Update eds. Versailles, Inra Éditeurs. 89-136.
- Béland, M. et Bergeron, Y.** 1993. Ecological factors affecting abundance of advanced growth in jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) stands of the boreal forest of northwestern Quebec. The Forestry Chronicle. 561-538.
- Bell, A.D.** 1993. Les plantes à fleurs - Guide morphologique illustré. Éditions Masson, Paris Milan Barcelone Bonn. 341p.
- Björklund, L.** 1997. The interior knot structure of *Pinus sylvestris* stems. Scandinavian Journal of Forest Research. 12:403-412.
- Boldt, C.E.** 1969. Jack Pine plantations in the Nebraska sandhills. Journal of Forestry. 67:96-100.
- Cannell, M.G.R.; Thompson, S. et Lines, R.** 1976. An analysis of inherent differences in shoot growth within some north temperate conifers. *In*: Cannell, M.G.R. et Last, F.T. Tree physiology and yield improvement. Academic Press. 173-205.
- Caraglio, Y. et Barthélémy, D.** 1997. Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. *In*: Bouchon, J.; de Reffye, P. et Barthélémy, D. Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux. Sciences Update. INRA, Versailles. 11-87.
- Conway, B.E.; McCullough, D.G. et Leefers, L.A.** 1999. Long-term effect of jack pine budworm outbreaks on the growth of jack pine trees in Michigan. Canadian Journal of Forest Research. 29:1510-1517.
- Coudurier, T.; Barthélémy, D.; Chanson, B.; Courdier, F. et Loup, C.** 1993. Modélisation de l'architecture du pin maritime, *Pinus pinaster* Ait. (Pinaceae): premiers résultats Bouchon, *In*: Architecture des arbres fruitiers et forestiers. Colloque 23-25 Novembre 1993, Montpellier. Les Colloques, No.74:305-321.
- Debazac, E.F.** 1964. Manuel des Conifères (genre *Pinus*). École Nationale des Eaux et Forêts, Nancy. 82-112.

- De Chantal, M.; Leinonen, K.; Iivesniemi, H. et Westman, C.J.** 2004. Effects of site preparation on soil properties and on morphology of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings sown at different dates. *New Forests*. 27:159-173.
- De Foresta, H.** 1983. Le spectre architectural: Application à l'étude des relations entre architecture des arbres et écologie forestière. *Bulletin du Musée national d'histoire naturelle*. Paris. 4^e série, volume 5, section B, *Adansonia*, no 3. 295-306.
- De Moraes Goncalves, J.L.; Stape, J.L.; Laclau, J.P.; Smethurst, P. et Gava, J.L.** 2004. Silvicultural effects on the productivity and wood quality of eucalypt plantations. *Forest Ecology and Management*. 193:45-61.
- Del Rio, M.; Bravo, F.; Pando, V.; Sanz, G. et de Grado, R.S.** 2004. Influence of individual tree and stand attributes in stem straightness in *Pinus pinaster* Ait. stands. *Annals of Forest Science*. 61:141-148.
- Environnement Canada.** 2005. Archives nationales d'information et de données climatologiques. Normales climatiques: http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/index_f.html
- Fantin, N. et Morin, H.** 2002. Croissance juvénile comparée de deux générations successives de semis d'épinette noire issus de graines après feu en forêt boréale, Québec. *Canadian Journal of Forest Research*. 32:1478-1490.
- Godin, C. et Guédon, Y.** 2001. AMAPmod: Introduction and reference manual .Version 1.8 Ed. Montpellier: INRA (Marie-Hélène Lafond, marie-helene.lafond@cirad.fr);pp.
- Godin, C. et Caraglio, Y.** 1998. A multiscale model of plant topological structures. *Journal of Theoretical Biology*. 191:1-46.
- Godin, C.; Costes, E. et Sinoquet, H.** 1999a. A Method for Describing Plant Architecture which Integrates Topology and Geometry. *Annals of Botany*. 84:343-357.
- Godin, C.; Guédon, Y. et Costes, E.** 1999b. Exploration of a plant architecture database with the AMAPmod software illustrated on an apple tree hybrid family. *Agronomie*. 19:163-184.
- Godman, R.M. et Cooley, J.H.** 1970. Effect of initial spacing on jack pine growth and yield. *Michigan Academician*. 2:107-111.
- Hallé, F. et Oldeman, R.A.A.** 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Monographie de Botanique et de Biologie Végétale. Éditions Masson, Paris. 176p.
- Hamel, B.; Bélanger, N. et Paré, D.** 2004. Productivity of black spruce and Jack pine stands in Quebec as related to climate, site biological features and soil properties. *Forest Ecology and Management*. 191:239-251.
- Hilbert, D.W. et Messier, C.** 1996. Physical simulation of trees to study the effects of forest light environment, branch type and branch spacing on light interception and transmission. *Functional-Ecology*. 10:777-783.
- Janas, P.S. et Brand, D.G.** 1988. Comparative growth and development of planted and natural stands of jack pine. *Forestry Chronicle*. 64:320-328.

- Kremer, A.** 1981. Déterminisme génétique de la croissance en hauteur du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). I- Rôle du polycyclisme. Annales des Sciences Forestières. 38:199-222.
- Kremer, A. et Roussel, G.** 1986. Décomposition de la croissance en hauteur du pin maritime (*Pinus pinaster*): Variabilité géographique des composantes morphogénétiques et phénologiques. Annales des Sciences Forestières. 43:15-34.
- Lanner, R.M.** 1970. Origin of the summer shoot of pynion pines. Canadian Journal of Botany. 48:1759-1765.
- Lanner R.M.** 1976. Patterns of shoot development in *Pinus*. In: Cannell, M.G.R. et Last, F.T. Tree physiology and yield improvement. Academic Press. 233-243.
- Leroy, C.** 1999. Comparaison de la croissance chez de jeunes individus de pin de Brutie (*Pinus brutia* Ten.) et de pin pignon (*Pinus pinea* L.): aspects morphologiques et quantitatifs. Mémoire d'initiation à la recherche, Montpellier, Programme de modélisation des plantes, Cirad-Amis.12p.
- Little, C.H.A.; Lavigne, M.B.; et Ostaff, D.P.** 2003. Impact of old foliage removal, simulating defoliation by the balsam fir sawfly, on balsam fir tree growth and photosynthesis of current-year shoots. Forest Ecology and Management 186:261-269.
- Magnussen, S. et Keith, C.T.** 1990. Genetic improvement of volume and wood properties of Jack pine: Selection strategies. Forestry Chronicle. 66:281-286.
- Mäkinen, H. et Isomäki, A.** 2004a. Thinning intensity and long-term changes in increment and stem form of Scots pine trees. Forest Ecology and Management. 203:21-34.
- Mäkinen, H. et Isomäki, A.** 2004b. Thinning intensity and growth of Scots pine stands in Finland. Forest Ecology and Management. 201:311-325.
- Martinez, P.** 1993. Modélisation de la croissance et de l'architecture du pin d'Alep, jusqu'a l'âge de 35 ans. Montpellier, Programme de modélisation des plantes, Cirad-Amis. 39p.
- Morris, D.M.; Bowling, C. et Hills, S.C.** 1994. Growth and form responses to Pre-Commercial thinning regimes in aerially seeded jack pine stands - 5th year results. Forestry Chronicle. 70:780-787.
- Niinemets, U.; Cescatti, A. et Christian, R.** 2004. Constraints on light interception efficiency due to shoot architecture in broad-leaved *Nothofagus* species. Tree Physiology. 24:617-630.
- O'Connell, B.M. et Kelty, M.J.** 1994. Crown architecture of understory and open-grown white pine (*Pinus strobus* L.) saplings. Tree Physiology. 14:89-102.
- O'Reilly, C. et Owens, J.N.** 1989. Polycyclic growth and branching in the upper crown in provenances of lodgepole pine. Canadian Journal of Forest Research. 19:79-87.
- Rudolph, T.D.** 1964. Lammas growth and prolepsis in jack pine in the lake states. Society of American Foresters, Washington, D.C. Forest Science Monograph 6. 70p.

- Ruel, J.C.; Horvath, R.; Ung, C.H. et Munson, A.** 2004. Comparing height growth and biomass production of black spruce trees in logged and burned stands. *Forest Ecology and Management*. 193:371-384.
- Sabatier, S.; Baradat, P. et Barthélémy, D.** 2003. Intra and interspecific variations of polycyclism in young trees of *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex. Carrière and *Cedrus libani* A. Rich (Pinaceae). *Annals of Forest Science*. 60:19-29.
- Saucier, J.-P.; Bergeron, J.-F.; Grondin, P. et Robitaille A.** 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3e version) : un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des Ressources naturelles du Québec. Supplément de l'Aubelle, no 124, 12 p.
- Schweingruber, F.H.** 1988. Tree rings basic and applications of dendrochronology. Dordrecht. Kluwer Academic Publishers. 276p.
- Sheedy, G.** 1997. La stabilité des plants en contenant: qu'en est-il exactement? (résultats des évaluations réalisées dans 43 plantations de pin gris et d'épinette noire de l'Abitibi). Ministère de la forêt, Québec. Note de recherche forestière no. 45. 16 p.
- Smith, D.M.** 2003. Effect of method of thinning on wood production in a red pine plantation. *Northern Journal of Applied Forestry*. 20:39-42.
- St-Pierre, H.; Gagnon, R. et Bellefleur, P.** 1991. Distribution spatiale de la régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Réserve faunique Ashuapmushuan, Québec. *Canadian Journal of Botany*. 69:717-721.
- Timell, T.E.** 1986. Mechanism of compression wood action. Compression wood in gymnosperms. Vol. 1,2 and 3. Berlin: Springer-Verlag. 2150p.
- Thomsen, G.** 2001. Response to winter precipitation in ring-width chronologies of *Pinus sylvestris* L. from the Northwestern Siberian Plain, Russia. *Tree-Ring Research*. 57:15-29.
- Tremblay, M.-J.** 2005. Caractérisation du polycyclisme chez *Pinus Banksiana* Lamb. par l'analyse anatomique du bourgeon. Initiation à la recherche. Université du Québec à Chicoutimi. 19p.
- Vallée, S. et Payette, S.** 2004. Contrasted growth of black spruce (*Picea mariana*) forest trees at treeline associated with climate change over the last 400 years. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 36:400-406.
- von Wedel, K.W.; Zobel, B.J. et Shelbourne, C.J.A.** 1968. Prevalence and effect of knots in young loblolly pine. *Forest product journal*. 18:97-103.
- Wang, G.G., Huang, S.M. et Morgan, D.J.** 2004. Height growth pattern of lodgepole pine in relation to natural subregions in Alberta. *Western Journal of Applied Forestry*. 19:154-159.

CHAPITRE III
CARACTÉRISATION DU DÉVELOPPEMENT AÉRIEN DE *Pinus*
***banksiana* Lamb. EN RÉGÉNÉRATION NATURELLE ET EN**
PLANTATION

3.1 INTRODUCTION

La qualité du bois utilisé pour la production de papier ou de bois de structure est importante, car elle influence la résistance des matériaux. La rectitude de l'axe principal (tige) d'un arbre et les caractéristiques des branches et des nœuds (nombre, diamètre, distribution dans la tige) interviennent sur la qualité. Ces éléments sont influencés par plusieurs critères dont la stabilité des arbres (Del Rio et al 2004; Krause et al. 2002; Lindström et Rune 1999; Sundström et Keane 1999), la densité des peuplements (Penner et al. 2001; Björklund 1997; Kellomäki 1993), les conditions du site (vent, neige, pente, etc.; Danjon et al. 2005; Del Rio et al. 2004; Nicoll et Dunn 2000; Stokes 1999; Petty et Worrell 1981) et les pratiques sylvicoles (Mickovski et Ennos 2003; Malinauskas 1999; Chavassee 1978). Lorsqu'un arbre est incliné, la formation de bois de compression permet de réorienter la tige verticalement et de la stabiliser (Timell 1986). La croissance secondaire qui suit le déséquilibre sera, en partie ou en totalité, constituée de cellules plus courtes, plus rigides et aux parois plus épaisses (le bois de compression). Ces facteurs diminuent la qualité du bois (Loup et al. 1991; Timell 1986; Low 1964). De plus, les caractéristiques liées aux branches influencent également la qualité du bois, du fait que les nœuds déforment la fibre ligneuse et induisent aussi la formation de bois de compression nécessaire pour soutenir les branches (Timell 1986). Les caractéristiques des branches dépendent entre autres de la densité des peuplements. La taille du houppier diminue dans les sites denses, car les branches s'élaguent plus rapidement qu'en milieu ouvert. À l'opposé, les peuplements ouverts induisent une augmentation de la fréquence et du diamètre des branches, en raison d'une diminution de la compétition pour la lumière (Penner et al. 2001; Kellomäki 1993; Björklund 1997; Maguire et al. 1991; Kellogg 1985; Jokinen et Kellomäki 1982; Godman et Cooley 1970, von Wedel et al. 1968).

En forêt boréale, le renouvellement des peuplements de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) dépend du passage des feux. La chaleur permet l'ouverture des cônes sérotineux et la libération des graines, ce qui assure la régénération. Les peuplements qui en découlent atteignent une densité avoisinant 10 000 tiges ha⁻¹ après cinq ans, et une réduction graduelle du nombre de tiges se produit avec le temps (Burns et Honkala 1990; Abrams et al. 1985; Cayford et McRae 1983; Maissurow 1941). L'exploitation forestière perturbe ce cycle naturel et la régénération des pinèdes grises s'avère suffisante pour seulement 4 à 7% des peuplements exploités (Béland et al. 1999; Tremblay 1987, dans Béland et Bergeron 1993; Chrosciewicz 1988). Ce faible taux de régénération implique une utilisation accrue de la plantation afin d'assurer le renouvellement des peuplements de pin gris qui ont été exploités (Béland et al. 1999; Chrosciewicz 1988). Au Québec, de 21 à 31 millions de semis de pin gris sont plantés annuellement (Parent et Fortin

2004). La majorité des semis utilisés provient de récipients à paroi rigide (Ressources naturelles et Faune Québec 2003). Cette méthode de production ainsi que les modes de plantation conduisent à des déformations importantes du système racinaire (Rune 2003; Sheedy 1997; Halter et al. 1993; Gilman 1990; Burdett et al. 1986) et plus de 95% des plants de pins gris en sont affectés (Sheedy 1997). De plus, jusqu'à 30% des pins gris plantés présentent une tige sinueuse, proportion qui s'avère plus élevée qu'en milieu naturel (Krause et al. 2002; Sheedy 1996; Janas et Brand 1988).

Malgré ces différences, très peu d'études portent sur la comparaison du développement de pins gris issus de peuplements naturels et de plantation. Nous n'avons trouvé qu'une seule étude, dont le principal objectif concernait la performance des plants (volume marchand, accroissement en hauteur) en fonction des déformations (Janas et Brand 1988). Étant donné que la qualité d'une tige dépend à la fois de la rectitude du tronc et des caractéristiques des branches (nombre, diamètre, distribution sur la tige), l'impact de ces deux critères sur la croissance et le développement demande à être mieux compris. L'analyse architecturale pourrait apporter une meilleure compréhension de ces deux phénomènes. Cette approche définit le patron de développement des arbres dans le temps et dans l'espace et détermine l'organisation et les liens qui régissent les différentes structures de la plante (Godin et Caraglio 1998; Guédon et al. 1997; Barthélémy 1991).

L'utilisation fréquente de la plantation chez le pin gris nécessite une analyse détaillée des caractéristiques des arbres qui ne doit pas se limiter au gain en volume. La qualité des tiges et les risques à long terme liés à la plantation doivent aussi être considérés, puisque la qualité du bois influence la possibilité forestière (Coulombe et al. 2004). Les objectifs de cette étude sont de: 1) caractériser le développement de l'axe principal (tige) et des branches (au total par verticille) du pin gris par l'analyse architecturale des arbres; 2) comparer les variables utilisées pour l'analyse architecturale du pin gris entre des arbres: a) issus d'un site naturel et d'un site planté; b) ayant une tige droite ou sinueuse. Deux hypothèses sont proposées. D'abord, que les pins gris plantés sont plus grands que les pins gris naturels du fait qu'ils édifient davantage d'UC, donc plus de branches, donc plus de biomasse photosynthétique, ce qui favorise la croissance de l'axe principal. Ensuite, que les arbres sinueux naturels et plantés se développent au même rythme que les arbres droits.

3.2 MÉTHODOLOGIE

3.2.1 Sites d'étude

L'étude porte sur deux peuplements de pin gris du domaine de la pessière noire à mousse de l'Ouest, dans la zone de la forêt boréale québécoise (Saucier et al. 1998), une plantation (405 m; 49°19'23"N, 73°27'38"O) et un peuplement naturel (335 m; 49°25'00"N, 73°27'27"O). La région à l'étude se caractérise par une température moyenne de 12,1°C et des précipitations totales moyennes de 568 mm, pour la période de mai à octobre des années 1983 à 2001 (Environnement Canada 2005).

La sélection du site planté a été basée sur trois critères. Les pins gris devaient être âgés d'au moins 15 ans, avoir été produits en récipient et se situer à proximité d'un peuplement naturel d'âge comparable. Le choix de l'âge et du type de production des plants prenait comme objectif d'analyser des pins gris plantés les plus âgés possible, mais dont la méthode de production se rapprochait le plus de celles en cours actuellement. Le peuplement antérieur à la plantation se composait d'épinettes noires (*Picea mariana* (Mill.) BSP), il était mur et régulier, avec une densité de recouvrement de 60 à 80%. Une coupe préalable à la plantation s'est déroulée en 1980, en coupe totale par arbre entier. Le site en régénération naturelle se composait de pins gris jeunes et équiens, avec un recouvrement de 40 à 60%. Le site naturel a été brûlé en 1983, et le feu a touché un territoire de 450 km². La régénération s'est établie de 1983 à 1987, avec une émergence de semis majoritairement en 1985 (St-Pierre et al. 1991). Aucune intervention de nature anthropique n'a eu lieu sur ce site entre le moment du feu et celui de l'étude.

Le sol du site planté se caractérisait par un till indifférencié. La couche superficielle a été scarifiée par la méthode de TTS-35 conventionnel, en 1986. Dans l'entre-sillon, l'humus Mor était de 14.5 cm en moyenne, alors que dans le sillon, son épaisseur ne dépassait pas 5 cm, 16 ans après le scarifiage. En milieu naturel, le sol se caractérisait par un dépôt fluvio-glaciaire. La matière organique n'avait pas été entièrement brûlée lors du feu (St-Pierre et al. 1991) et l'humus de type Mor présentait une épaisseur moyenne de 8.5 cm, 17 ans après le feu. Pour les deux sites, la pente était faible (<12%), le drainage rapide et le sol profond (>1 m). L'horizon B correspondait à un podzol humo-ferrique.

Les deux sites ont été caractérisés par une placette de 400 m², représentative du peuplement. La fréquence de chaque espèce d'arbres a été notée et extrapolée à l'hectare afin de déterminer la densité du peuplement (tableau 3.1). En plantation, la densité de peuplement s'élevait à

4 625 tiges ha⁻¹. Le pin gris constituait 79% du peuplement, le reste des individus étant représenté par de l'épinette noire et du cerisier de Pennsylvanie (*Prunus pensylvanica* L.f.). Les pins gris présentaient une hauteur moyenne de 4.9 m ($n = 50$) et un diamètre à la base de 83.1 mm ($n = 50$). La densité du peuplement naturel était de 12 075 tige ha⁻¹. Le pin gris représentait 85% des individus, le reste du peuplement comportait de l'épinette noire et du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx). Au moment de l'échantillonnage, les pins gris avaient une hauteur moyenne de 4.3 m ($n = 50$) et un diamètre à la base de 60.8 mm ($n = 50$).

Les plants de pin gris utilisés dans cette région ont deux provenances possibles: soit la 83F91, de la zone écologique 8C1 (48°40'N, 77°50'O); soit la 82I40, de la zone écologique 8C2 (48°15'N, 76°50'O) (Saucier et al. 1998). Les plants se sont développés un an en serre et un an en aire de croissance extérieure (2-0), dans des récipients de type 45-110 (45 cavités de 110 cm³ chacune), dont les parois intérieures présentaient des rainures verticales (Pépinière Trécesson, Abitibi). Ils avaient une hauteur moyenne de 35 cm, un diamètre moyen de 4.2 mm et un ratio hauteur/diamètre de 8.33. Ils ont été plantés à une densité visée de 2 500 tiges ha⁻¹ dans le fond du sillon, à l'aide d'un plantoir. La grille de plantation était de 1,8 m entre les plans d'une même rangée et de 2 m entre les rangées. L'alignement et la position des pins gris dans les sillons de scarification ont permis de différencier les individus naturels de ceux plantés, permettant de s'assurer que seuls les individus plantés ont été analysés pour les fins de ce travail.

3.2.2 Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental présentait deux facteurs de comparaison : l'origine du site (plantation et régénération naturelle) et, en sous-parcelle, la forme de la tige (droite et sinueuse). Pour caractériser le critère de sinuosité des tiges, 50 pins gris par placette de 400 m² ont été sélectionnés au hasard, leur statut social et la sinuosité de leur tige ont été évalués. Trois statuts sociaux sont utilisés, en se basant sur les critères d'observation suivants:

- les arbres dominants correspondaient à ceux se situant au sommet de la canopée;
- les arbres co-dominants n'atteignaient pas la canopée;
- les arbres opprimés étaient entièrement recouverts par les autres individus.

Deux classes ont été utilisées pour caractériser la forme des tiges. Les arbres sinueux (S) présentaient plus d'une courbe sur leur tige ou encore une déviation de la verticale de plus 5 cm. Ce critère d'écart a été établi afin de fixer une limite objective sur laquelle se baser pour classer

les tiges, car aucune norme fixe relative à une telle limite n'a été trouvée dans la littérature. Les autres individus sont considérés comme droits (D).

En considérant les deux traitements liés à l'origine des peuplements et les deux facteurs de forme de la tige en sous-parcelle, quatre combinaisons ont été définies: Naturel Droit (ND); Naturel Sinueux (NS); Planté Droit (PD) et Planté Sinueux (PS). La fréquence de tiges droites et de tiges sinueuses n'était pas la même et la proportion de chacune des formes différait également entre les deux sites. Cependant, le même nombre d'individus a été récolté dans chacune des catégories, afin d'accorder un poids comparable à chaque combinaison de facteurs. Ainsi, parmi les arbres dominants et co-dominants, dix individus droits et 10 individus sinueux ont été sélectionnés dans l'ensemble de la parcelle par un tirage aléatoire et ce, pour les deux sites. Les tiges présentant une perte de bourgeon apical, qui représentaient une faible proportion des individus sur les deux sites, n'ont pas été retenues pour les analyses portant sur la croissance, afin de limiter les facteurs de variation. Enfin, en milieu naturel, le faible nombre d'individus sinueux dans les strates dominantes et co-dominantes a forcé la sélection d'arbres opprimés.

Les 40 tiges et toutes leurs branches ont été récoltées pour les analyses de la croissance et de l'architecture effectuées en laboratoire. La récolte des échantillons s'est déroulée pendant les saisons de croissance de 2001 et 2002 et les données relatives à ces deux années sont exclues des analyses. Les vingt pins gris plantés présentaient 15 cycles complets de croissance. En milieu naturel, une certaine variabilité est observée du fait que la dispersion des graines après le feu s'étale sur une période généralement de cinq ans. Ainsi, six individus présentaient 13 années complètes de croissance, sept en présentaient 14, trois en avaient 15 et finalement quatre en avaient 16.

L'effort d'échantillonnage a été concentré sur une seule plantation et un seul peuplement naturel. Le facteur « origine » n'est pas répliqué dans la présente étude alors que le facteur « forme de tige » est en pseudo-réplication.

3.2.3 Morphologie des pins gris

L'analyse architecturale des arbres a été utilisée pour caractériser la croissance et le développement des pins gris. Cette méthode permet de considérer le développement d'une plante à toutes les étapes de son organogenèse, en se basant sur l'étude de critères morphologiques discriminants (Sabatier et al. 2003; de Foresta 1983). L'architecture du pin gris se rapporte au modèle de Rauh, qui se caractérise par :

un tronc monopodiale à croissance rythmique qui confère aux branches une disposition verticillée ou subverticillée. Les branches sont orthotropes et morphologiquement identiques au tronc (Hallé et Oldeman 1970).

L'étude a été réalisée en fonction de quatre échelles d'observation: les unités de croissance (UC), les pousses annuelles (PA), les axes et l'arbre (Godin 2000; Guédon et al. 1997; Barthélémy 1991). Chez les pins en général, l'unité de croissance (UC) est utilisée comme élément de base des observations pour étudier la morphogenèse. L'UC se compose d'une séquence répétitive des trois structures suivantes (figure 2.1A; Caraglio et Barthélémy 1997):

- 1) une zone de cataphylles stériles;
- 2) une zone de rameaux courts, les cataphylles axillant les brachyblastes (deux aiguilles);
- 3) un verticille de ramification, dont les bourgeons axillaires formeront des rameaux longs ou des cônes femelles.

Lorsque des cônes mâles se développent, ils se situent entre la zone stérile et la zone des rameaux courts. Le verticille de ramifications latérales se situe toujours au sommet de l'UC (acrotonie). Il édifie des branches (rameaux longs) ou des cônes femelles et les deux structures peuvent se retrouver sur un même verticille. Sur un même axe, les UC se développent l'une à la suite de l'autre à l'intérieur d'une structure plus macroscopique, la pousse annuelle (PA), qui correspond à la portion d'un axe mise en place au cours d'une année de croissance (figure 2.1B; Caraglio et Barthélémy 1997). Les PA se décomposent en un nombre variable d'UC. Cette capacité a été considérée dans les analyses de comparaison entre les différentes catégories d'arbres, car il s'agit d'un indicateur de la croissance (Caraglio et Barthélémy 1997). Après 16 ans de développement, les pins gris édifient trois types de PA différentes. Elles sont dites **monocycliques** lorsqu'elles comportent une seule UC (figure 3.1B); **bicycliques** lorsqu'elles se divisent en deux UC; et **tricycliques** si elles se composent de trois UC.

3.2.4 Reconstruction de la croissance a posteriori

Dans la plupart des cas, la différenciation des UC s'effectue par l'identification de la zone stérile et du verticille de ramifications latérales. Cependant, sur la partie basse du tronc, l'élagage des vieilles branches et l'épaississement de l'écorce rendent difficiles à reconnaître ces deux éléments. L'observation des cicatrices laissées par les branches (en forme de losange ou de triangle écrasé) ou les cônes femelles (de forme ronde) permet alors de repérer les UC dans la partie basse de la tige. Dans la couronne, certains verticilles n'édifient pas de ramification, l'identification de la zone stérile est alors primordiale pour distinguer les UC les unes des autres. Les pousses annuelles des pins gris ont été identifiées par l'observation des cicatrices du

bourgeon apical, selon la méthode décrite par Fantin et Morin (2002) et par le décompte des cernes de croissance (Schweingruber 1988) à trois centimètres de la base de toutes les UC. Ces dernières ont été datées et associées à sa PA mère. Le plus jeune arbre de cette étude est âgé de 14 ans, mais comme la récolte des échantillons s'est déroulée pendant la période de croissance, les données des saisons de 2001 et 2002 sont exclues des analyses. Ainsi, un total de 13 PA a été analysé sur chaque arbre. Leurs variables sont combinées entre elles en fonction de leur âge ontogénique, de sorte que la première PA de toutes les tiges (base du tronc) soit associée, jusqu'à la 13^e PA formée dans la couronne (O'Reilly et Owens 1989).

3.2.5 Variables mesurées

Les données ont été mesurées à l'échelle d'observation de l'UC, en partant de la première UC de la première PA des tiges jusqu'à la dernière UC de la 13^e PA. Les branches imprègnent dans l'écorce de la tige une déformation visible longtemps après sa formation ou son élagage (cicatrice). Les commissures de cette déformation indiquent précisément à quel endroit une branche, donc un verticille, s'est formée sur la tige. La longueur des UC a été mesurée en millimètre, à partir d'une commissure de branche d'un verticille donné jusqu'à la commissure d'une autre branche située sur le verticille suivant. Pour chaque arbre, les mesures de longueur des UC ont été effectuées du même côté de la tige, en suivant les courbes du tronc. La longueur des PA a été obtenue en additionnant les longueurs des UC qui la constituent.

Pour chacun des verticilles, le nombre de branches et de cônes femelles a été compté et des mesures de la croissance ont été prises pour chaque branche individuellement. La longueur a été mesurée, au centimètre près, à partir de la tige, en suivant l'axe principal de la branche jusqu'à son extrémité. Le diamètre a été déterminé par une mesure prise au millimètre près à la base des branches, juste après le renflement de l'écorce dû à l'insertion de la branche dans la tige. Les sections de branches portant des aiguilles ont été séparées des sections n'en portant pas, puis elles ont été séchées et pesées, au gramme près (bois plus aiguilles) pour établir la biomasse photosynthétique sèche. Le nombre, la longueur, le diamètre et la biomasse photosynthétique des branches ont été additionnés par verticille, pour chaque UC (Björklund 1997).

Les variables aux échelles plus macroscopiques (PA, axe de la tige et arbre) ont été additionnées à partir des informations récoltées pour les UC. À l'échelle des PA, le nombre de branches et d'UC, la longueur et la biomasse photosynthétique sont considérés. À l'échelle de l'arbre / axe de la tige, le nombre total de branches et d'UC, la longueur totale (pour les 13 première PA), le diamètre basal (mm) et la biomasse photosynthétique sont analysés.

Les variables ont été intégrées dans un fichier d'analyse de l'architecture, de type MTG (de l'anglais « Multi-scale Tree Graph »; Godin et al. 1999a). Ce type de base de données prend en considération les relations botaniques qui existent entre les différentes structures d'un arbre et les valeurs mesurées pour chacune de ces structures. Les variables ont été extraites de ce fichier à partir du logiciel AMAPmod (Godin et al. 1999b).

3.2.6 Analyses statistiques

L'organisation des données en échelles d'observation (UC, PA, axes, arbre) et en types de structures (PA mono-, bi- ou tricycliques) conduit à une variation de la fréquence des éléments entre les catégories d'arbres (ND, NS, PD, PS; tableau 3.2).

Les variables ont été analysées par des statistiques descriptives et le seuil limite est fixé à 0,05. Les analyses portaient sur l'ensemble des échelles d'observations (UC, PA, axes, arbre) et des types de PA (mono-, bi- et tricycliques). Pour chaque variable et échelle d'observation, les quatre catégories d'arbres (ND, NS, PD, PS) sont comparées entre elles. La distribution de fréquence des pins en fonction de leur forme de tige, de leur position dans la canopée et de l'origine du peuplement a été analysée par des tableaux de contingence et un test du khi carré. Les variables qui correspondent à des valeurs ordinales (fréquence de branches et d'UC) ont été comparées par des tableaux de contingence, qui ne sont pas présentés ici, puisqu'il s'agissait de tests préliminaires. Lorsque les résultats indiquaient des différences significatives entre les types de données (ratio de Likelihood et test de Pearson $<0,05$), une analyse de variance (ANOVA) était réalisée pour déterminer quelles catégories d'arbres différaient. L'égalité des variances a été vérifiée entre les catégories d'arbres, pour chaque variable mesurée. Lorsque la variance était homogène, une ANOVA était effectuée (prob. $>F$, p_A). Lorsque la variance des données n'était pas homogène, le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis était appliqué (prob. $>K_{hiSq}$, p_{KW}). La longueur, le diamètre et la biomasse ont été comparés en considérant ces facteurs (Zar 1984).

3.3 RÉSULTATS

3.3.1 Caractérisation de la sinuosité

Les pins gris des deux sites se répartissent dans trois classes de statut social. Les arbres co-dominants sont les plus nombreux (tableau 3.3) et ceux opprimés s'avèrent les moins fréquents. Des tiges sinueuses sont présentes sur les deux sites et elles se distribuent de manière analogue entre les statuts sociaux des tiges ($k_{hi^2}=0,303$). La fréquence de tiges sinueuses est significativement plus élevée en plantation qu'en milieu naturel ($k_{hi^2}=0,009$).

3.3.2 Croissance des arbres aux différentes échelles d'observation

3.3.2.1 Échelle des arbres

À l'échelle d'observation de l'arbre, les quatre catégories de tiges (ND, NS, PD et PS) présentent des différences significatives en ce qui concernent la longueur totale après 13 ans de croissance, le diamètre à la base, le nombre d'UC et de branches, ainsi que la biomasse photosynthétique (figure 3.2). Sur un même site, les arbres droits sont plus grands que les sinueux, et les arbres NS s'avèrent les plus petits des quatre catégories de tiges pour toutes les variables. Seule la biomasse photosynthétique présente une variance non homogène entre les catégories de tiges (figure 3.2). Les arbres PD ont un volume de tige plus important, qui s'explique par leur diamètre basal plus élevé, la longueur de leur tige étant comparable à celle des arbres ND.

3.3.2.2 Échelle des pousses annuelles

Le taux de polycyclisme, qui représente la proportion de PA ayant produit une, deux ou trois UC pour une année donnée, varie avec le temps et entre les quatre catégories d'arbres (figure 3.3). Pour les quatre catégories d'arbre, les PA monocycliques s'avèrent plus abondantes pendant les premières années de la croissance. Pour les arbres droits des deux sites, les PA bicycliques deviennent plus nombreuses que les monocycliques à partir de la 4^e en milieu naturel et de la 5^e année en plantation. Les arbres sinueux des deux sites présentent un retard à ce niveau, les PA bicycliques sont plus abondantes à partir de la 7^e année seulement. Les PA tricycliques sont de plus en plus nombreuses à partir de la 6^e année pour les arbres ND et de la 9^e année pour les PD. Pour les individus sinueux des deux sites, la quantité de PA tricycliques est irrégulière et ne montre pas de tendance vers une augmentation de leur nombre pour les 13 années observées.

Les arbres ND et PD produisent significativement des PA plus longues et un nombre de branches plus élevé que ceux des catégories PS et NS ($p < 0,001$; tableau 3.4). La biomasse photosynthétique est significativement plus petite pour les arbres NS et plus élevée pour les PD ($p < 0,001$). La longueur des PA est comparable entre les quatre catégories de tiges, et ce pour les trois types de PA: monocycliques ($p = 0,083$), bicycliques ($p = 0,054$) et tricycliques ($p = 0,401$). Les PA monocycliques sont significativement plus courtes ($9,93 \pm 0,48$; $p < 0,001$), les bicycliques sont de longueur intermédiaire ($29,49 \pm 0,70$) et les PA tricycliques sont les plus longues ($44,94 \pm 1,26$). Le nombre de branches produites par les PA mono- et tri- cycliques se compare entre les catégories de tiges (tableau 3.4; $p_{\text{mono}} = 0,112$ et $p_{\text{tri}} = 0,282$). Elle varie significativement au niveau des PA bicycliques ($p_{\text{bi}} = 0,007$), pour lesquelles les arbres PD en produisent le plus et les NS le moins. Les PA monocycliques ($3,55 \pm 0,13$) présentent significativement moins de

branches que les PA bicycliques ($9,35 \pm 0,16$; $p < 0,001$), tandis que les PA tricycliques en produisent le plus ($14,23 \pm 0,36$). La biomasse photosynthétique des PA monocycliques se compare entre les quatre catégories de tiges (tableau 3.4; $p_{\text{mono}} = 0,408$). Pour les PA bicycliques et tricycliques, la biomasse s'avère significativement la plus petite pour les arbres NS ($p_{\text{bi}} < 0,001$ et $p_{\text{tri}} = 0,005$). Les PA monocycliques présentent la biomasse la plus faible ($35,57 \pm 6,92$; $p < 0,001$), elle est intermédiaire pour les PA bicycliques ($149,89 \pm 10,59$) alors que les PA tricycliques ont la biomasse la plus élevée ($201,56 \pm 19,86$).

3.3.2.3 Échelle des unités de croissance

Les UC des arbres NS s'avèrent significativement plus courtes que celles des autres catégories d'arbres ($p < 0,001$, tableau 3.5 – toutes les UC). Les arbres ND et PD produisent plus de branches par UC que les NS ($p < 0,001$). La longueur, le diamètre et la biomasse photosynthétique des branches des arbres NS sont toujours significativement moins élevés ($p < 0,001$), alors que les PD sont les plus productifs.

Les UC des PA monocycliques (**UC1-1**) ne présentent pas de différence significative pour les variables analysées (longueur de l'UC, nombre, longueur diamètre et biomasse photosynthétique des branches; tableau 3.5). Cependant, la moyenne de chacune des variables est toujours plus petite pour les arbres sinueux que les arbres droits du même site, à l'exception de la longueur des UC en milieu naturel.

UC2-1: la longueur de l'UC2-1 est en moyenne plus élevée pour les arbres droits ($p = 0,003$). Le nombre moyen de branches tend vers une différence significative ($p = 0,048$), mais cette dernière est trop faible pour déterminer quelle catégorie de tiges diffère des autres. Les arbres PD développent les branches les plus imposantes, tant pour leur longueur, leur diamètre et leur biomasse photosynthétique, alors que les arbres NS présentent les plus petites branches ($p < 0,001$). Pour les arbres ND et PS, les valeurs se comparent entre elles, et elles sont intermédiaires par rapport aux deux autres catégories de tiges.

UC2-2: la longueur de l'UC2-2 montre une faible différence entre les catégories de tiges ($p = 0,048$, 2,5 cm de différence entre les valeurs extrêmes). Les arbres NS supportent les branches les moins nombreuses et les plus petites (longueur, diamètre et biomasse). Les arbres ND présentent des valeurs intermédiaires entre la catégorie NS et les arbres plantés. Ces derniers édifient es branches les plus imposantes. Enfin, les valeurs sont plus élevées pour les

arbres droits par rapport aux arbres sinueux du même site, même si elles ne diffèrent pas toujours significativement.

UC3-1: la longueur des UC3-1 est significativement plus élevée pour les arbres PD par rapport aux arbres NS, alors que les catégories ND et PS montrent une longueur intermédiaire. Le nombre de branches est comparable entre les quatre catégories de tiges ($p=0,507$). La longueur, le diamètre et la biomasse photosynthétique des branches sont plus élevés pour les arbres plantés, intermédiaires pour les arbres ND et plus faibles pour les NS. Cependant, la différence est significative pour la longueur ($p=0,010$) et le diamètre ($p=0,008$) des branches, mais pas pour la biomasse photosynthétique ($p=0,093$).

UC3-2: la longueur et le nombre de branches des UC3-2 ne diffèrent pas entre les catégories de tiges. Les arbres PD montrent des branches dont la longueur, le diamètre et la biomasse photosynthétique présentent une différence significative avec les arbres NS. Cette différence est aussi notée pour le diamètre des branches entre les arbres PD et ND. Autrement, les arbres ND et PS sont intermédiaires entre les PD et les NS.

UC3-3: la longueur de l'UC3-3 se compare entre les catégories de tiges ($p=0,925$). Le nombre de branche est significativement plus élevé pour les arbres ND par rapport aux arbres plantés ($p=0,008$). La longueur, le diamètre et la biomasse photosynthétique sont significativement plus petits pour les arbres NS par rapport aux trois autres catégories de tiges ($p\leq 0,009$). De plus, les valeurs sont plus élevées pour les arbres droits par rapport aux arbres sinueux du même site, même si elles ne diffèrent pas toujours significativement.

De façon générale, la longueur des deux UC des pousses bicycliques se compare alors que la longueur des UC3-3 est plus courte que les deux autres UC des PA tricycliques. Pour toutes les variables des branches (nombre, longueur, diamètre et biomasse photosynthétique), les moyennes obtenues sont plus élevées lorsque le verticille est en position interannuelle (UC2-2 comparée à l'UC 2-1; UC3-3 comparée aux UC 3-1 et 3-2).

3.4 DISCUSSION

La plantation de pin gris étudiée comporte une proportion de tiges sinueuses plus élevée que le site naturel (tableau 3.3). La différence de densité entre les deux sites pourrait expliquer cette différence, puisque les facteurs externes comme le vent ou la neige présentent une emprise plus importante sur la couronne dans les peuplements ouverts (Malinauska 1999). Cependant, des

observations réalisées par Del Rio et al. (2004) indiquent que la densité influence peu la rectitude des tiges de *Pinus pinaster* Ait. Par contre, les sites étudiés par ces auteurs provenaient exclusivement de la régénération naturelle et seule la densité des peuplements variait, modifiée artificiellement par des éclaircies. D'autres raisons pourraient donc contribuer à la plus grande récurrence de tiges sinueuses dans les plantations de pins gris.

Une de ces raisons concerne les méthodes de production des plants en récipient, qui induit une déformation des racines dès les premières années de leur développement (enroulement, absence de pivot, enracinement superficiel, etc.; Rune 2003; Sheedy 1997; Girouard 1995). Ces types de défauts conduisent à une instabilité de la tige (Sheedy 1997; Selby et Seaby 1982). La mauvaise qualité du support apporté par ce type de défaillances du système racinaire peut favoriser une oscillation régulière ou une inclinaison permanente du tronc (Del Rio et al. 2004; Sheedy 1997; Burdett et al. 1986). Comme le méristème terminal tend à se diriger naturellement en position verticale, de tels mouvements pourraient conduire à une sinuosité de la tige (Timell 1986). D'autres causes de l'instabilité pourraient découler de la croissance des racines dans le temps ou de leur distribution finale dans l'espace autour des tiges. Ces deux éléments demandent cependant à être caractérisés.

Un autre facteur de risque pour la sinuosité concerne les méristèmes à croissance rapide (Gartner et Johnson 2006). La longueur des PA de même type (mono-, bi- ou tri- cycliques) se comparent entre les quatre catégories de tiges (tableau 3.4). Pour les PA tricycliques, qui sont les plus longues (40 à 47 cm; tableau 3.4), la valeur atteinte pourrait être insuffisante pour établir un lien entre la sinuosité et la taille de la PA. En effet, les longueurs moyennes des PA tricycliques se comparent à celles atteintes par *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (40 à 51 cm), pour laquelle aucun lien n'a pu être établi entre les méristèmes à croissance rapide et la sinuosité de la tige (Gartner et Johnson 2006). Pour vérifier cette hypothèse, des PA dont la croissance atteint des valeurs plus élevées devraient être analysées.

Les causes expliquant la sinuosité doivent être établies clairement afin de diminuer la quantité de tiges sinueuses dans les plantations de pins gris. Non seulement la sinuosité diminue la qualité du bois (Timell 1986), mais elle semble influencer la croissance des individus étudiés. Les arbres sinueux sont plus petits que les arbres droits et ce, pour les deux sites (figure 3.2), bien que les différences ne soient pas toujours significatives. Les arbres sinueux produisent moins d'UC (figure 3.2), principalement parce que leur complexité architecturale présente un retard par rapport aux arbres droits (figure 3.3). Les PA monocycliques persistent deux à trois ans plus

longtemps que pour les arbres droits. À l'opposé, les PA tricycliques sont moins fréquentes pour les arbres sinueux. Comme la longueur des PA dépend davantage du nombre d'UC qui la compose que de leur longueur, la tige se trouve aussi plus courte du fait de la diminution du nombre des UC (tableau 3.5; Isik et al. 2002; Nicolini et al. 2000; Coudurier et al. 1993; O'Reilly et Owens 1989; Kremer et Roussel 1986).

De plus, chaque UC est associée à la formation d'un verticille et la variation du nombre total de branches dépend davantage de la quantité de verticilles produits que du nombre de branches par verticille, qui varie peu (figure 3.2 et tableau 3.5; *Pinus sylvestris* L., Björklund 1997; *P. contorta* Dougl., O'Reilly et Owens 1989; *P. taeda* L., von Wedel et al. 1968). Les caractéristiques de chaque type de verticilles s'avèrent plus petites pour les arbres sinueux par rapport aux arbres droits du même site. Les différences observées sont plus importantes en milieu naturel qu'en plantation. La forte densité du site naturel réduit l'espace disponible pour la croissance des branches et la biomasse photosynthétique est d'ailleurs largement inférieure à celle des arbres droits (figure 3.2; Claveau et al. 2002; Niemisto 1995), ce qui diminue l'énergie disponible pour le développement des arbres. Étant moins vigoureux, les arbres sinueux en milieu naturel subissent une plus forte compétition pour la lumière et l'espace, réduisant la capacité d'augmenter leur taille. Ils seront éventuellement éliminés du peuplement via une auto-éclaircie, puisque leur taille réduite en fait de mauvais compétiteurs par rapport aux arbres droits sur ce site.

En plantation, la compétition est moindre du fait que la densité du peuplement est peu élevée en comparaison du site naturel (tableau 3.1). La diminution de la densité des sites favorise l'augmentation de la biomasse photosynthétique, car les branches ont plus d'espace pour se développer (Claveau et al. 2002; Niemisto 1995). Ainsi, la biomasse photosynthétique totale ne diffère pas entre les deux catégories de tiges en plantation (figure 3.2). Bien que légèrement inférieure au total pour les individus sinueux, les différences s'atténuent pour les structures botaniques de même type (PA: tableau 3.4; UC: sauf UC2-1, tableau 3.5). Les individus sinueux tendent tout de même à être plus courts que les droits (longueur de la tige, nombre des UC, figure 3.2). Une partie de l'énergie serait donc investie ailleurs que dans la croissance primaire de la tige. Le redressement continu que les tiges sinueuses doivent effectuer se fait par la production de bois de compression. Ce type de bois contient davantage de lignine que le bois dit « normal » (Timell 1986), ce qui requiert plus d'énergie pour son édification. Comme la compétition pour les ressources est moins élevée en plantation, les individus sinueux ne seront pas nécessairement éliminés par l'auto-éclaircie du peuplement. Ainsi, il est primordial de

même si les individus étudiés sur les deux sites se trouvaient dans la phase juvénile de la croissance, période reconnue pour produire du bois de moindre qualité (Jozsa et Middleton 1997), les arbres plantés restent tout de même plus sinueux et plus souvent sinueux que les arbres naturels. Le risque de diminution de la qualité du bois s'avère donc réel en plantation par rapport au milieu naturel, même si, une fois adulte, cette réduction de la qualité risque de ne pas être visible, du fait de la croissance secondaire des tiges.

Cette étude portait sur deux sites d'origine différente: une plantation et un site en régénération naturelle. L'effort d'échantillonnage et l'utilisation d'une méthode nouvelle pour l'analyse du pin gris nous ont conduit à favoriser la validité de la moyenne. De cette façon, les conclusions tirées de la comparaison des sites sont considérées comme justes. Par contre, elles ne peuvent pas être étendues à l'ensemble des plantations et des sites naturels pour cette espèce, du fait de l'absence de répétition sur le critère du site. Cependant, les résultats apportent des éléments d'information nouveaux concernant l'importance de l'impact de la sinuosité des tiges sur le développement et la croissance des arbres. Cet impact devra être caractérisé sur d'autres peuplements de pins gris afin de confirmer son ampleur.

Tableau 3.1 Densité (n) et pourcentage (%) des espèces d'arbre par hectare sur les deux sites étudiés. Densité de plantation: 2 500 plants ha^{-1} .

	Naturel		Planté	
	n	%	n	%
Pin gris	10 250	84,9	3 650	78,9
Épinette noire	1 425	11,8	500	10,8
Feuillus	400	3,3	475	10,3
Total	12 075	100,0	4 625	100,0

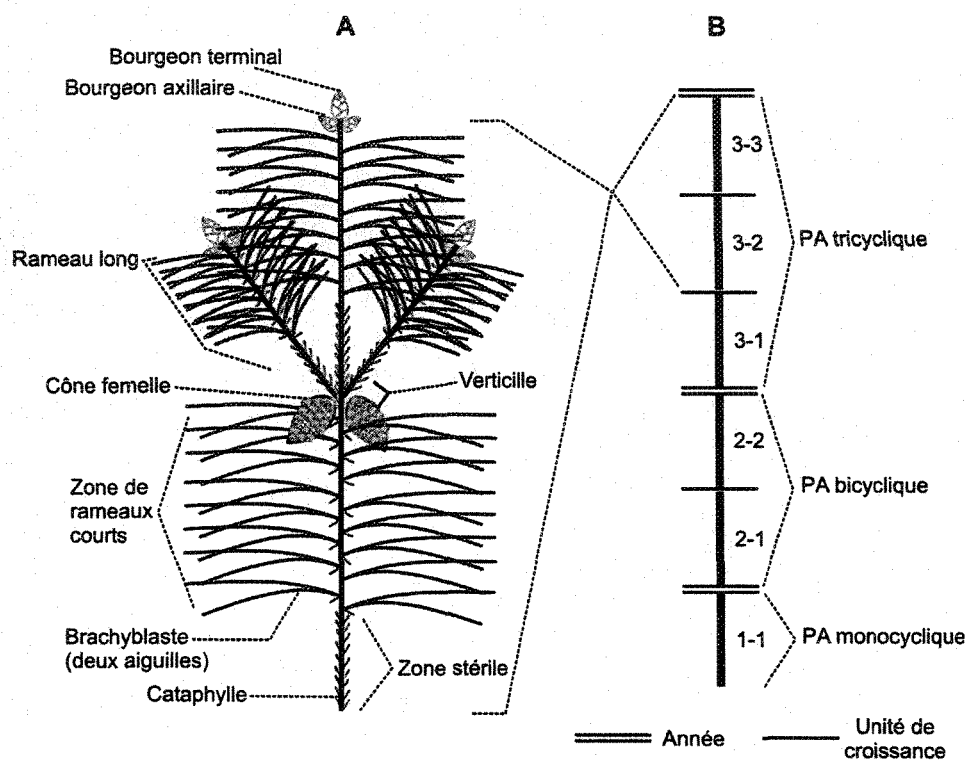


Figure 3.1 A) Morphologie des unités de croissance (UC) et position des structures anatomiques dans l'UC chez le pin gris. B) Identification des différents types de pousses annuelles (PA) et d'UC des pins gris (adaptée de Caraglio et Barthélémy 1997).

Tableau 3.2 Nombre de structures botaniques de la partie aérienne des tiges de pins gris pour les quatre catégories d'arbres à l'étude¹ et pour chaque échelle d'observation.

Échelles d'observation		Catégories d'arbres				
		ND	NS	PD	PS	
Arbre / Axe de la tige		10	10	10	10	
Toutes les PA ²		130	130	130	130	
Pousse annuelle (PA)	Types de PA	Monocyclique	33	55	40	52
		Bicyclique	70	66	70	63
		Tricyclique	27	9	20	15
Unité de croissance (UC) ³		254	214	240	223	

¹ ND: Naturel Droit; NS: Naturel Sinueux; PD: Planté Droit; PS: Planté Sinueux

² Toutes les PA: 13 années de croissance ont été analysées pour chaque tige, à partir de la première année de développement, située à la base du tronc.

³ Le nombre d'UC des types 1-1, 2-1, 2-2, 3-1, 3-2 et 3-3 correspond au nombre de PA dont l'UC est issue.

Tableau 3.3 Distribution de fréquence de 100 arbres provenant de deux sites (50 arbres par site) en fonction de leur statut social et de la forme de leur tige¹.

		Statut social			Forme	
		Dominant	Co-dominant	Opprimé	Droit	Sinueux
Sites	Naturel	5	28	5	32	18
	Planté	21	26	3	19	31
Statut * Sites $\chi^2 = 1,001, p = 0,606$					Formes * Sites	
Formes	Droit	22	26	2	$\chi^2 = 6,912, p = 0,009$	
	Sinueux	17	27	6		
Statut * Formes $\chi^2 = 2,386, p = 0,303$						

¹ Test de Khi² en tableau de contingence.

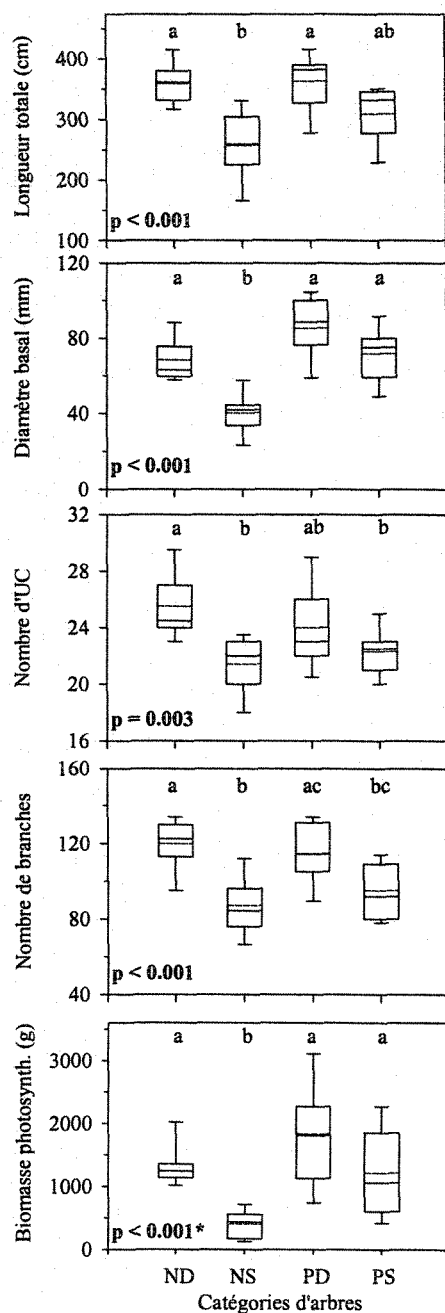


Figure 3.2 Caractérisation de la croissance des pins gris pour chaque catégorie d'arbre¹ à l'échelle d'observation des arbres / axe de la tige². Longueur (cm) et diamètre basal (mm) de la tige, nombre de branches et d'unités de croissance (UC), biomasse photosynthétique (g).

¹ ND: Naturel Droit; NS: Naturel Sinueux; PD: Planté Droit; PS: Planté Sinueux

² Ligne pleine: médiane; ligne pointillée: moyenne.

* La variance n'était pas homogène entre les catégories. Tests statistiques: ANOVA pour les variances homogènes; Kruskal-Wallis pour les variances non homogènes.

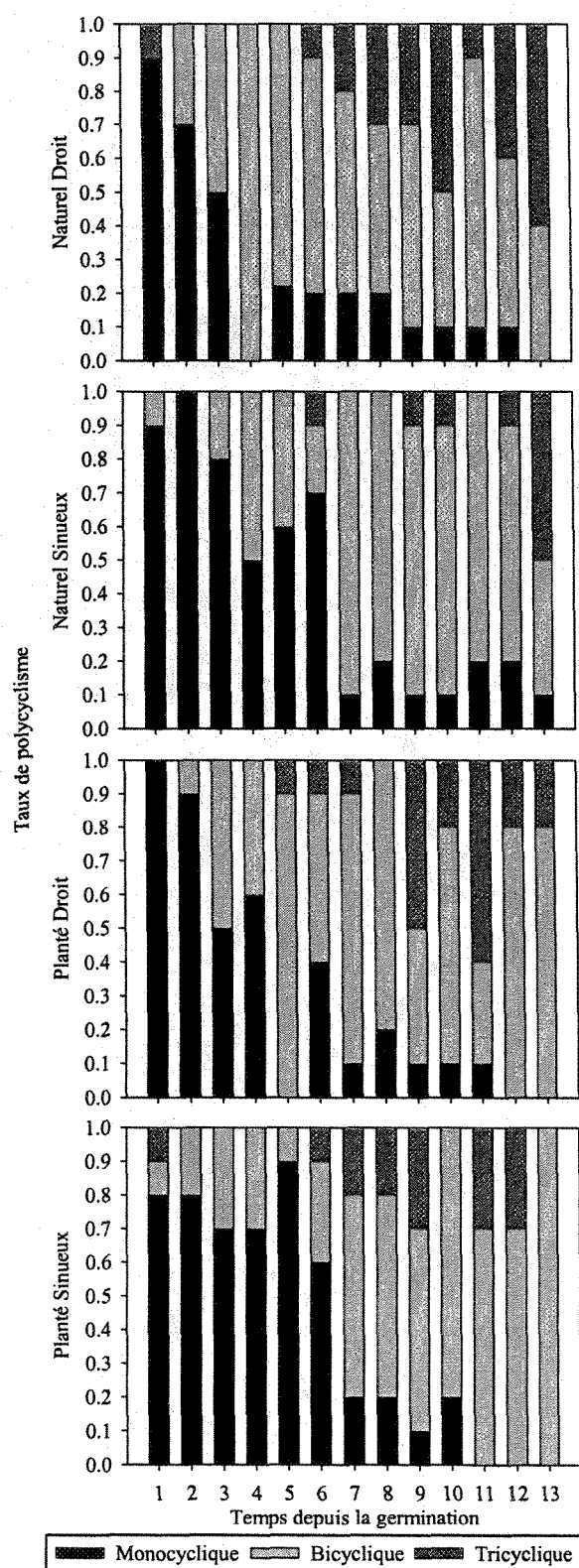


Figure 3.3 Variation annuelle du taux de polycyclisme pour les quatre catégories d'arbres¹. Trois types de pousses annuelles (PA) sont identifiées: monocyclique (1 unité de croissance (UC) par an); bicyclique (2 UC an⁻¹); tricyclique (3 UC an⁻¹)².

¹ Naturel Droit; Naturel Sinueux; Planté Droit; Planté Sinueux.

Tableau 3.4 Caractéristique de la croissance des pins gris, à l'échelle d'observation des pousses annuelles (PA). Longueur (cm), nombre de branches et d'unités de croissance (UC) et biomasse photosynthétique (g) pour les PA considérées ensemble ou en fonction du type de PA¹ pour chacune des quatre catégories d'arbres.

		Moyenne ± erreur type	Longueur des PA		Nombre de branches		Biomasse photosynthétique	
			cm	test	n	test	g	test
Toutes les PA	Naturel	Droit	27,78 ±1,44	a	9,22 ±0,39	a	142,77 ±14,0	b
		Sinueux	19,79 ±1,09	c	6,71 ±0,33	b	44,21 ±4,64	c
	Planté	Droit	27,93 ±1,40	a	8,78 ±0,38	a	212,07 ±20,1	a
		Sinueux	23,81 ±1,37	b	7,32 ±0,37	b	154,95 ±18,4	b
		p < 0,001*		p < 0,001		p < 0,001*		
PA monocycliques	Naturel	Droit	8,41 ±1,02		4,03 ±0,31		48,59 ±16,3	
		Sinueux	9,01 ±0,82		3,24 ±0,20		20,48 ±6,39	
	Planté	Droit	11,82 ±1,25		3,83 ±0,29		32,02 ±12,2	
		Sinueux	10,43 ±0,79		3,37 ±0,24		27,28 ±11,6	
		p = 0,083		p = 0,112		p = 0,408		
PA bicycliques	Naturel	Droit	29,99 ±1,39		9,43 ±0,30	ab	126,05 ±15,9	b
		Sinueux	25,99 ±0,98		8,61 ±0,26	b	51,34 ±5,85	c
	Planté	Droit	31,68 ±1,45		10,10 ±0,33	a	228,16 ±26,6	a
		Sinueux	30,15 ±1,60		9,19 ±0,33	ab	183,80 ±23,0	a
		p = 0,054*		p = 0,007		p < 0,001*		
PA tricycliques	Naturel	Droit	45,74 ±2,03		15,00 ±0,56		205,25 ±31,1	a
		Sinueux	40,18 ±3,87		14,00 ±0,71		47,76 ±14,7	b
	Planté	Droit	47,00 ±2,04		14,10 ±0,64		261,00 ±32,5	a
		Sinueux	43,58 ±3,07		13,13 ±0,94		201,94 ±51,5	a
		p = 0,401		p = 0,282		p = 0,005*		

¹ Pousses annuelles: mono- (une unité de croissance – UC), bi- (2 UC) ou tricyclique (3UC)

* La variance n'était pas homogène entre les catégories d'arbres. Test statistiques: ANOVA (variance homogène); Kruskal-Wallis (variance non homogène).

Tableau 3.5 Moyennes des variables mesurées (\pm l'erreur type) à l'échelle d'observation des unités de croissance (UC) en fonction des catégories d'arbre¹. Les données sont présentées pour toutes les UC regroupées et pour chaque type d'UC².

Moyenne \pm erreur type			Longueur des UC		Nombre de branches		Longueur des branches		Diamètre des branches		Biom. photo. ⁵	
			cm	test	n	test	cm	test	mm	test	g	test
				p		p		p		p		p
				diff. ⁴		diff.		diff.		diff.		diff.
Toutes les UC	Naturel	Droit	14,28 $\pm 0,42$		4,56 $\pm 0,11$		172,09 $\pm 9,19$		29,14 $\pm 1,23$		69,49 $\pm 5,64$	
		Sinueux	12,02 $\pm 0,39$		3,79 $\pm 0,11$		109,64 $\pm 5,85$		17,98 $\pm 0,82$		25,53 $\pm 2,42$	
			15,19 $\pm 0,45$	< 0,001*	4,57 $\pm 0,11$	< 0,001	230,96 $\pm 10,53$	< 0,001*	32,19 $\pm 1,22$	< 0,001*	105,42 $\pm 8,16$	0,001*
	Planté	Droit	14,00 $\pm 0,48$		4,17 $\pm 0,12$		198,07 $\pm 10,79$		28,44 $\pm 1,33$		84,51 $\pm 9,14$	
		Sinueux										
PA ³ monocycliques	UC1-1	Droit	8,41 $\pm 1,02$		4,03 $\pm 0,31$		98,21 $\pm 26,61$		24,09 $\pm 3,25$		48,59 $\pm 16,3$	
		Sinueux	9,01 $\pm 0,82$		3,24 $\pm 0,20$		64,70 $\pm 9,44$		15,32 $\pm 2,04$		20,48 $\pm 6,39$	
			11,82 $\pm 1,25$	0,083	3,83 $\pm 0,29$	0,112	115,43 $\pm 21,22$	0,175*	22,34 $\pm 2,80$	0,056	32,02 $\pm 12,2$	0,408
	Planté	Droit	10,43 $\pm 0,79$		3,37 $\pm 0,24$		109,13 $\pm 14,67$		18,83 $\pm 1,89$		27,28 $\pm 11,6$	
		Sinueux										
PA bicycliques	UC2-1	Droit	13,38 $\pm 0,73$		3,75 $\pm 0,15$		131,53 $\pm 12,75$		21,54 $\pm 1,54$		41,11 $\pm 5,32$	
		Sinueux	11,82 $\pm 0,54$		3,71 $\pm 0,15$		95,20 $\pm 7,27$		14,74 $\pm 0,86$		18,06 $\pm 3,01$	
			16,10 $\pm 0,85$	0,003*	4,25 $\pm 0,18$	0,048	186,66 $\pm 15,38$	< 0,001*	26,57 $\pm 1,79$	< 0,001*	82,82 $\pm 11,42$	< 0,001*
		Droit	15,67 $\pm 0,94$		3,72 $\pm 0,16$		136,25 $\pm 11,64$		20,12 $\pm 1,41$		43,79 $\pm 7,63$	
		Sinueux										
	UC2-2	Droit	16,61 $\pm 0,76$		5,07 $\pm 0,21$		240,23 $\pm 19,06$		35,36 $\pm 2,09$		92,86 $\pm 12,72$	
		Sinueux	14,17 $\pm 0,68$		4,23 $\pm 0,19$		164,37 $\pm 12,19$		22,62 $\pm 1,45$		38,22 $\pm 4,87$	
			15,58 $\pm 0,76$	0,048	5,23 $\pm 0,22$	0,006	319,30 $\pm 21,98$	< 0,001*	41,66 $\pm 2,56$	< 0,001*	152,73 $\pm 18,51$	< 0,001*
		Droit	14,13 $\pm 0,74$		5,11 $\pm 0,27$		300,28 $\pm 24,39$		40,83 $\pm 2,95$		148,57 $\pm 20,51$	
		Sinueux										

Suite page suivante

Tableau 3.5 Suite

Moyenne ± erreur type			Longueur des UC			Nombre de branches			Longueur des branches			Diamètre des branches			Biom. photo. ³		
			cm	test		n	test		cm	test		mm	test		g	test	
				p	diff. ²		p	diff.		p	diff.		p	diff.		p	diff.
PA tricycliques	UC3-1	Naturel	Droit	15,72		4,81			176,84			28,48			58,13		
				±1,13		±0,26			±26,63			±2,11			±10,69		
		Sinueux		12,10		4,22			109,99			17,09			21,21		
				±1,86	0,030	±0,22	0,507		±17,58	0,010		±2,54	0,008		±6,21	0,093*	
		Planté	Droit	18,13		4,45			242,38			31,10			76,52		
				±1,20		±0,33			±25,28			±3,11			±15,54		
	UC3-2	Naturel	Sinueux	14,20		4,29			265,20			35,23			85,68		
				±0,97		±0,30			±34,69			±3,29			±22,25		
		Sinueux	Droit	19,18		3,93			93,61			17,01			28,52		ab
				±1,15		±0,29			±13,53			±1,34			±5,98		
		Planté	Sinueux	18,62	0,951	3,67	0,610		62,24	< 0,001		10,58	0,002		7,62	0,012	b
				±1,42		±0,53			±15,86			±2,47			±2,80		
	UC3-3	Naturel	Droit	18,13		4,35			193,51			24,47			38,73		a
				±1,33		±0,30			±23,73			±2,69			±6,03		
		Sinueux	Droit	18,71		4,07			153,67			19,86			16,18		ab
				±1,89		±0,29			±18,7			±2,38			±3,81		
		Planté	Droit	10,84		6,07		a	261,30		a	42,70		a	119,68		a
				±1,02		±0,29			±32,60			±3,11			±19,18		
	UC3-3	Naturel	Sinueux	9,45		5,44		ab	135,90		b	22,27		b	18,92		b
				±1,01	0,925	±0,47	0,008		±24,66	0,009*		±4,02	0,008		±7,21	0,003*	
		Planté	Droit	10,74		4,85		b	333,18		a	41,50		a	142,10		a
				±1,49		±0,26			±26,45			±3,02			±21,26		
		Sinueux	Droit	10,66		4,64		b	314,01		a	40,26		a	93,70		ab
				±1,22		±0,43			±43,61			±4,83			±22,31		

¹ Naturel Droit; Naturel Sinueux; Planté Droit; Planté Sinueux² UC1-1, UC2-1, UC2-2, UC3-1, UC3-2, UC3-3³ PA = pousse annuelle⁴ diff. = catégories de tiges présentant des différences significatives⁵ Biom. photo. = Biomasse photosynthétique

* L'astérisque indique que la variance entre les groupes de données n'était pas homogène. Les tests statistiques diffèrent. Variance homogène: ANOVA; variance non homogène: Kruskal-Wallis.

3.5 RÉFÉRENCES

- Alazard, P. 1979. Le polycyclisme chez le pin maritime. Annales AFOCEL. Paris, AFOCEL. 7-27.
- Abrams, M.D.; Sprugel, D.G. et Dickmann, D.I. 1985. Multiple successional pathways on recently disturbed jack pine sites in Michigan. Forest Ecology and Management 10:31-48.
- Barthélémy, D. 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. Acta Biotheoretica. 39:309-323.
- Béland, M. et Bergeron, Y. 1993. Ecological factors affecting abundance of advanced growth in Jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) stands of the boreal forest of northwestern Quebec. The Forestry Chronicle. 69:561-568.
- Béland, M.; Bergeron, Y. et Zarnovican, R. 1999. Natural regeneration of jack pine following harvesting and site preparation in the Clay Belt of northwestern Quebec. Forestry Chronicle. 75:821-831.
- Björklund, L. 1997. The interior knot structure of *Pinus sylvestris* stems. Scandinavian Journal of Forest Research. 12:403-412.
- Burdett, A.N.; Coates, H.; Erenko, R. et Martin, P.A.F. 1986. Toppling in British Columbia's Lodgepole pine plantations: significance, cause and prevention. Forestry Chronicle. 62:433-439.
- Burns, R.M. et Honkala, B.H. 1990. Silvics of North America: 1. Conifers. Agriculture Handbook 654. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. 675p.
- Caraglio, Y. et Barthélémy, D. 1997. Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. In: Bouchon, J.; de Reffye, P. et Barthélémy, D. Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux. Sciences Update. INRA, Versailles. 11-87.
- Cayford, J.H. et McRae, D.J. 1983. The ecological role of fire in jack pine forests. In: Wein, R.W. et MacLean, D.A. The role of fire in northern circumpolar ecosystems. John Wiley & Sons Ltd, New York. 183-199.
- Chavasse, C.G.R. 1978. The root form and stability of planted trees with special reference to nursery and establishment practice. In: Van Eerden, E. et Kinghorn, J.M. Root form of natural trees. Proceedings of the symposium, held in Victoria, British Columbia, May 16-19, 1978. Victoria, British Columbia. Ministry of Forests, Canadian Forestry Service. Joint Report no.8:54-64.
- Chrosciewicz, Z. 1988. Jack pine regeneration following postcut burning under seed trees in central Saskatchewan. Forestry Chronicle. 64:315-319.
- Claveau, Y.; Messier, C.; Comeau, P. G. et Coates, K.D. 2002. Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height. Canadian Journal of Forest Research. 32:458-468.

- Coudurier, T.; Barthélémy, D.; Chanson, B.; Courdier, F. et Loup, C.** 1993. Modélisation de l'architecture du pin maritime, *Pinus pinaster* Ait. (Pinaceae): premiers resultats. In: Bouchon, J. Architecture des arbres fruitiers et forestiers. Paper given at a conference held 23-25 November 1993 at Montpellier, Les Colloques, No. 74:305-321.
- Coulombe, G.; Huot, J.; Arsenault, J.; Bause, É., Bernard, J.T.; Bouchard, A.; Liboiron, M.A. et Szaraz, G.** 2004. Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. Québec: Bibliothèque nationale du Québec. 307p.
- Danjon, F.; Fourcaud, T. et Bert, D.** 2005. Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. New Phytologist. 168: 387-400.
- De Foresta, H.** 1983. Le spectre architectural: Application à l'étude des relations entre architecture des arbres et écologie forestière. Bulletin du Musée national d'histoire naturelle. Paris. 4^e série, volume 5, section B, *Adansonia*, no 3. 295-306.
- Del Rio, M.; Bravo, F.; Pando, V.; Sanz, G. et de Grado, R.S.** 2004. Influence of individual tree and stand attributes in stem straightness in *Pinus pinaster* Ait. stands. Annals of Forest Science. 61:141-148.
- Environnement Canada.** 2005. Archives nationales d'information et de données climatologiques. Normales climatiques: http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/index_f.html
- Fantin, N. et Morin, H.** 2002. Croissance juvénile comparée de deux générations successives de semis d'épinette noire issus de graines après feu en forêt boréale, Québec. Canadian Journal of Forest Research. 32:1478-1490.
- Gartner, B.L. et Johnson, G.R.** 2006. Is long primary growth associated with stem sinuosity in Douglas-fir? Canadian Journal of Forest Research. 36:2351-2356.
- Gilman, E.F.** 1990. Tree root growth and development. II. Response to culture, management and planting. Journal of Environmental Horticulture. 8:220-227.
- Girouard, R.M.** 1995. Root form and stability of outplanted trees: results of a 1989 survey. Arboricultural Journal. 19:121-146.
- Godin, C.** 2000. Representing and encoding plant architecture: a review. Annals of Forest Science. 57:413-438.
- Godin, C. et Caraglio, Y.** 1998. A multiscale model of plant topological structures. Journal of Theoretical Biology. 191:1-46.
- Godin, C.; Costes, E. et Sinoquet, H.** 1999a. A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. Annals of Botany. 84:343-357.
- Godin, C.; Guédon, Y. et Costes, E.** 1999b. Exploration of a plant architecture database with the AMAPmod software illustrated on an apple tree hybrid family. Agronomie. 19:163-184.
- Godman, R.M. et Cooley, J.H.** 1970. Effect of initial spacing on jack pine growth and yield. Michigan Academician. 2:107-111.

- Guédon, Y.; Barthélémy, D. et Caraglio, Y. 1997. Analyzing spatial structures in forest tree architecture. In: Amaro, A. et Tomé, M. Empirical and process-based models for forest tree and stand growth simulation. Workshop. Edicoes Salamandra. Oeiras, Portugal. 21-27 september 1997. 23-42.
- Hallé, F. et Oldeman, R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Monographie de Botanique et de Biologie Végétale. Éditions Masson, Paris. 176p.
- Halter, M.R.; Chanway, C.P. et Harper, G.J. 1993. Growth reduction and root deformation of containerized Lodgepole pine saplings 11 years after planting. Forest Ecology and Management. 56:131-146.
- Isik, F.; Isik, K.; Yildirim, T. et Li, B. 2002. Annual shoot growth components related to growth of *Pinus brutia*. Tree Physiology. 22:51-58.
- Janas, P.S. et Brand, D.G. 1988. Comparative growth and development of planted and natural stands of jack pine. Forestry Chronicle. 64:320-328.
- Jokinen, P. et Kellomäki, S. 1982. Observations on the effect of spacing on branchiness of Scots pine stems at pole stage. Folia Forestalia. 508:1-12.
- Jozsa, L.A. et Middleton, G.R. 1997. Les caractéristiques déterminant la qualité du bois: nature et conséquences pratiques. Forintek Canada Corp, Sainte-Foy. 1-42.
- Kellogg, R.M. 1985. Silvicultural control of lumber value through branch-size and frequency effects. Canadien Forest Service. Hull (QC), Canada. Contract No: 02-80-12-015. 20p.
- Kellomäki, S. 1993. Modelling growth and crown development in the Scots pine, and implications for wood quality. In: Chhun-Hour Ung (ed.). Proceedings of international workshop in Québec City, Canada. 18-19 novembre 1993. 22-33.
- Krause, C.; Plourde, P.-Y. et Gagnon, R. 2002. Gauchissement de la tige d'épinette noire et de pin gris après plantation. UQAC, Chicoutimi. 31p.
- Kremer, A. 1981. Déterminisme génétique de la croissance en hauteur du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). I- Rôle du polycyclisme. Annales des Sciences Forestières. 38:199-222.
- Kremer, A. et Roussel, G. 1986. Décomposition de la croissance en hauteur du pin maritime (*Pinus pinaster*): variabilité géographique des composantes morphogénétiques et phénologiques. Annales des Sciences Forestières. 43:15-34.
- Lindström, A. et Rune, G. 1999. Root deformation in plantations of container-grown Scots pine trees: effects on root growth, tree stability and stem straightness. Plant and Soil. 217:29-37.
- Loup, C.; Fournier, M. et Chanson, B. 1991. Relation entre architecture, mécanique et anatomie de l'arbre. Cas d'un pin maritime (*Pinus pinaster* Soland.). In: Édelin, C. L'arbre: biologie et développement. Naturalia Monspeliensia. 181-195.
- Low, A.J. 1964. A study of compression wood in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). Forestry. 37:179-201.

- Magnussen, S. et Keith, C.T.** 1990. Genetic improvement of volume and wood properties of Jack pine: Selection strategies. *Forestry Chronicle*. 66:281-286.
- Maguire, D.A.; Kershaw, J.A. et Hann, D.W.** 1991. Predicting the effects of silvicultural regime on branch size and crown wood core in Douglas-Fir. *Forest Science*. 37:1409-1428.
- Maissurow, D.K.** 1941. The role of fire in the perpetuation of virgin forests of northern Wisconsin. *Journal of Forestry*. 39:201-207.
- Malinauskas, A.** 1999. The influence of the initial density and site conditions on Scots pine growth and wood quality. *Baltic Forestry*. 5:8-19.
- Mickovski, S.B. et Ennos, A.R.** 2003. The effect of unidirectional stem flexing on shoot and root morphology and architecture in young *Pinus sylvestris* trees. *Canadian Journal of Forest Research*. 33:2202-2209.
- Ministère des Forêts.** 1991. Classification des tiges d'essences feuillues – Normes techniques. Gouvernement du Québec. Bibliothèque nationale du Québec. 72p.
- Ressources naturelles et Faune Québec.** 2003. La production des semences et des plants forestiers au Québec.
<http://www.mrn.gouv.qc.ca/forets/quebec/quebec-regime-gestion-plans.jsp#resineux>
- Nicolini, E.; Barthélémy, D. et Heuret, P.** 2000. Influence de la densité du couvert forestier sur le développement architectural de jeunes chênes sessiles, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) en régénération forestière. *Canadian Journal of Botany*. 78:1531-1544.
- Nicoll, B.C. et Dunn, A.J.** 2000. The effects of wind speed and direction on radial growth of structural roots. In: Stokes, A. The supporting roots of trees and woody plants: form, function and physiology. Kluwer Academic Publishers. 219-225.
- Niemisto, P.** 1995. Influence of initial spacing and row-to-row distance on the crown and branch properties and taper of silver birch (*Betula pendula*). *Scandinavian Journal of Forest Research*. 10:235-244.
- O'Reilly, C. et Owens, J.N.** 1989. Polycyclic growth and branching in the upper crown in provenances of lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Research*. 19:79-87.
- Parent, B. et Fortin, C.** 2004. Ressources et industries forestières – Portrait statistique, édition 2004. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. Direction du développement de l'industrie de produits forestiers. Québec, Canada. pp.
- Penner, M.; Robinson, C. et Burgess, D.** 2001. *Pinus resinosa* product potential following initial spacing and subsequent thinning. *Forestry Chronicle*. 77:129-139.
- Petty, J.A. et Worrell, R.** 1981. Stability of coniferous tree stems in relation to damage by snow. *Forestry*. 54:115-128.
- Rasmussen, H.N.; Nielsen, C.N. et Jorgensen, F.V.** 2005. Crown architecture and dynamics in *Abies procera* as influenced by cutting for greenery. *Trees - Structure and Function*. 19:619-627.

- Rune, G.** 2003. Slits in container wall improve root structure and stem straightness of outplanted Scots pine seedlings. *Silva Fennica*. 37:333-342.
- Sabatier, S.; Baradat, P. et Barthélémy, D.** 2003. Intra and interspecific variations of polycyclism in young trees of *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex. Carrière and *Cedrus libani* A. Rich (Pinaceae). *Annals of Forest Science*. 60:19-29.
- Saucier, J.-P.; Bergeron, J.-F.; Grondin, P. et Robitaille A.** 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3e version) : un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des Ressources naturelles du Québec. Supplément de l'Aubelle, no 124, 12 p.
- Schweingruber, F.H.** 1988. Tree rings basic and applications of dendrochronology. Dordrecht. Kluwer Academic Publishers. 276p.
- Selby, C. et Seaby, D.A.** 1982. The effect of auxins on *Pinus contorta* seedling root development. *Forestry*. 55:125-135.
- Sheedy, G.** 1996. La stabilité des plantations: résultats des évaluations réalisées en 1989 et en 1994 dans six plantations de pin gris de l'Abitibi. Direction de la recherche forestière, Québec. Note de recherche forestière no. 69. 10p.
- Sheedy, G.** 1997. La stabilité des plants en contenant: qu'en est-il exactement? (résultats des évaluations réalisées dans 43 plantations de pin gris et d'épinette noire de l'Abitibi). Ministère de la forêt, Québec. Note de recherche forestière no. 45. 16 p.
- Stokes, A.** 1999. Strain distribution during anchorage failure of *Pinus pinaster* Ait. at different ages and tree growth response to wind-induced root movement. *Plant and Soil*. 217:17-27.
- St-Pierre, H.; Gagnon, R. et Bellefleur, P.** 1991. Distribution spatiale de la régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Réserve faunique Ashuapmushuan, Québec. *Canadian Journal of Botany*. 69:717-721.
- Sundström, E. et Keane, M.** 1999. Root architecture, early development and basal sweep in containerized and bare-rooted Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Plant and Soil*. 217:65-78.
- Timell, T.E.** 1986. Mechanism of compression wood action. Compression wood in gymnosperms. Vol. 1,2 and 3. Berlin: Springer-Verlag. 2150p.
- Tremblay, M.** 1987. La régénération naturelle des forêts résineuses au Québec: une vision provinciale. Paper presented at the 68th annual congress of the Canadian Pulp and Paper Producers Association. March 1987, Montréal, Québec.
- von Wedel, K.W.; Zobel, B.J. et Shelbourne, C.J.A.** 1968. Prevalence and effect of knots in young loblolly pine. *Forest product journal*. 18:97-103.
- Zar, J.H.** 1984. Biostatistical Analysis. Second edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 717p.

CHAPITRE IV
CARACTÉRISATION DE L'ARCHITECTURE ET DU DÉVELOPPEMENT
DU SYSTÈME RACINAIRE DE *Pinus banksiana* Lamb. EN
PEUPLEMENT NATUREL ET EN PLANTATION

4.1 INTRODUCTION

Le système racinaire des arbres remplit plusieurs fonctions essentielles à la survie des individus. Le support mécanique et la stabilité (Danjon et al. 2005), l'apport en eau et en nutriments (Coomes et Brubb 2000) et la production d'hormones (Selby et al. 1992) résument assez bien ces fonctions. Pourtant, plusieurs auteurs mentionnent le manque de connaissances sur cette structure, pour les conifères (Cucchi et al. 2004; De Silva et al. 1999; Coutts et al. 1999; Berntson et al. 1995; Gilman 1990a; Coutts 1983; Selby et Seaby 1982; Fayle 1975). Par exemple, les études portant sur les plantations en Amérique du Nord se consacrent principalement à la performance des plants, soit la productivité de la partie aérienne pendant la première décennie suivant la plantation. Les recherches portant sur la seconde décennie s'avèrent quasiment inexistantes. Celles concernant la morphologie et les niveaux de ramification des racines, la profondeur de l'enracinement et la croissance temporelle touchent peu d'espèces et sont limitées par la difficulté d'acquérir les racines (Krause et Morin 2005; Del Rio et al. 2004; Rune 2003; Polomski et Kuhn 2001; Zhang et al. 1998; Strong et La Roi 1983). De plus, les comparaisons d'arbres plantés avec des individus régénérés naturellement ou ensemencés sont manquantes. Ce type de comparaison est pourtant de première importance, car il permet d'identifier les défauts racinaires liés aux pratiques sylvicoles, puis d'envisager des solutions pour améliorer les interventions. Par exemple, Halter et al. (1993) ont démontré des différences significatives de la croissance et de la morphologie des racines de *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. entre des peuplements naturels et plantés. Ils ont ainsi pu déterminer que la production des plants en récipient expliquait le moins bon développement des racines de *P. contorta* plantés.

L'utilisation de récipients lors de la production des semis affecte la qualité des systèmes racinaires de plusieurs espèces de conifères (Gilman 1990b; Grene 1978; *Pinus sylvestris* L., Rune 2003; *P. banksiana* Lamb., Sheedy 1997; *Picea mariana* (Mill.) BSP, Girouard 1995; *Pinus contorta* Dougl. ex Loud., Halter et al. 1993; Burdett et al. 1986). Les défauts les plus couramment mentionnés se rapportent à l'enroulement des racines (Rune 2003; Sheedy 1997; Halter et al. 1993; Grene 1978), l'enracinement peu profond (Sheedy 1997), la réduction du nombre de racines principales (Burdett et al. 1986), le développement d'une courbure basale sur les tiges (Del Rio et al. 2004; Sheedy 1997; Burdett et al. 1986), l'instabilité (Sheedy 1997; Selby et Seaby 1982; Hulten et Jansson 1978) et le renversement des plants (Burdett et al. 1986). La mauvaise répartition latérale mentionnée par Rune (2003) concernait les racines dans un rayon de dix centimètres de la tige chez des individus de sept ans. Il n'a donc pas pris en considération les caractéristiques des microsites sur la distribution des racines. L'impact du sillon sur la morphologie du système racinaire ne semble pas avoir été analysé auparavant.

La capacité intrinsèque de certains conifères à produire un nouveau système racinaire après la plantation, tel qu'un système adventif ou réitéré, est de première importance pour la correction des défauts. Cela a été démontré pour des espèces des genres *Picea* et *Abies* (Krause et Morin 2005; Parent et al. 2000; Girouard 1995; Sutton 1995; Atger et Édelin 1994; Coutts et al. 1990; Gilman 1990b; Carlson et al. 1980). Cette capacité ne s'applique pas à la majorité des espèces du genre *Pinus*, car celles-ci ne peuvent développer de nouvelles racines ou des racines adventives (Sundström et Keane 1999; Burdett et al. 1986; Selby et Seaby 1982; Nambiar 1980).

En forêt boréale, le renouvellement des peuplements de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) est étroitement lié au passage des feux. La chaleur permet l'ouverture des cônes sérotineux et la libération des graines, assurant ainsi la régénération naturelle des peuplements (Burns et Honkala 1990; Abrams et al. 1985; Cayford et McRae 1983; Maissurow 1941). L'exploitation forestière de cette espèce peut perturber ce cycle naturel et la régénération apparaît comme suffisante après une coupe dans seulement 4% des peuplements exploités (Béland et al. 1999; Tremblay 1987 dans Béland et Bergeron 1993; Chrosciewicz 1992). Ce faible taux de succès de la régénération après coupe implique une utilisation accrue de la plantation afin d'assurer le renouvellement des peuplements de pin gris qui ont été exploités (Béland et al. 1999; Chrosciewicz 1988). Au Québec, entre 21 et 31 millions de semis de pin gris ont été plantés annuellement entre 2001 et 2004 (Parent et Fortin 2004). La production des semis servant au reboisement prévoit l'utilisation de récipients à paroi rigide, ajourée ou présentant des rainures verticales. Des travaux mécaniques sont également réalisés sur les sites afin d'exposer le sol minéral et de faciliter l'installation des semis (Sheedy 1997; Doucet et al. 1996). Sheedy (1997; 1996) a réalisé plusieurs études sur des plantations de pins gris, mais sans les comparer avec le milieu naturel. Il est donc difficile d'évaluer l'ensemble des impacts de la production et de la plantation sur les plants, en particulier sur les systèmes racinaires.

L'objectif principal de cette étude permettra de comparer le développement architectural, spatial et temporel des racines de pins gris plantés et naturels. Les objectifs spécifiques sont: de 1) caractériser l'architecture et la distribution dans l'espace des systèmes racinaires des pins gris pour les deux types de peuplements étudiés; 2) évaluer le développement des racines à tous les ordres de ramification et leur croissance en longueur dans le temps. L'hypothèse posée pour cette étude est que le modelage d'un sillon pour la plantation avec la technique TTS-35 conventionnelle favorise le développement des racines dans l'axe du sillon et influence l'architecture des systèmes racinaires.

4.2 MÉTHODOLOGIE

4.2.1 Sites d'étude

L'étude porte sur deux peuplements de pin gris du domaine de la pessière noire à mousse de l'Ouest, dans la zone de la forêt boréale québécoise (Saucier et al. 1998), une plantation (405 m; 49°19'23"N, 73°27'38"O) et un peuplement naturel (335 m; 49°25'00"N, 73°27'27"O). La région à l'étude se caractérise par une température moyenne de 12,1°C et des précipitations totales moyennes de 568 mm, pour la période de mai à octobre des années 1983 à 2001 (Environnement Canada 2005).

La sélection du site planté a été basée sur trois critères. Les pins gris devaient être âgés d'au moins 15 ans, avoir été produits en récipient et se situer à proximité d'un peuplement naturel d'âge comparable. Le choix de l'âge et du type de production des plants prenait comme objectif d'analyser des pins gris plantés les plus âgés possible, mais dont la méthode de production se rapprochait le plus de celles en cours actuellement. Le peuplement antérieur à la plantation se composait d'épinettes noires (*Picea mariana* (Mill.) BSP), il était mur et régulier, avec une densité de recouvrement de 60 à 80%. Une coupe préalable à la plantation s'est déroulée en 1980, en coupe totale par arbre entier. Le site en régénération naturelle se composait de pins gris jeunes et équiens, avec un recouvrement de 40 à 60%. Le site naturel a été brûlé en 1983, et le feu a touché un territoire de 450 km². La régénération s'est établie de 1983 à 1987, avec une émergence de semis majoritairement en 1985 (St-Pierre et al. 1991). Aucune intervention de nature anthropique n'a eu lieu sur ce site entre le moment du feu et celui de l'étude.

Le sol du site planté se caractérisait par un till indifférencié. La couche superficielle a été scarifiée par la méthode de TTS-35 conventionnel, en 1986. Dans l'entre-sillon, l'humus Mor était de 14.5 cm en moyenne, alors que dans le sillon, son épaisseur ne dépassait pas 5 cm, 16 ans après le scarifiage. En milieu naturel, le sol se caractérisait par un dépôt fluvio-glaciaire. La matière organique n'avait pas été entièrement brûlée lors du feu (St-Pierre et al. 1991) et l'humus de type Mor présentait une épaisseur moyenne de 8.5 cm, 17 ans après le feu. Pour les deux sites, la pente était faible (<12%), le drainage rapide et le sol profond (>1 m). L'horizon B correspondait à un podzol humo-ferrique.

Les deux sites ont été caractérisés par une placette de 400 m², représentative du peuplement. La fréquence de chaque espèce d'arbres a été notée et extrapolée à l'hectare afin de déterminer la densité du peuplement (tableau 4.1). En plantation, la densité de peuplement s'élevait à

4 625 tiges ha⁻¹. Le pin gris constituait 79% du peuplement, le reste des individus étant représenté par de l'épinette noire et du cerisier de Pennsylvanie (*Prunus pensylvanica* L.f.). Les pins gris présentaient une hauteur moyenne de 4.9 m ($n = 50$) et un diamètre à la base de 83.1 mm ($n = 50$). La densité du peuplement naturel était de 12 075 tige ha⁻¹. Le pin gris représentait 85% des individus, le reste du peuplement comportait de l'épinette noire et du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx). Au moment de l'échantillonnage, les pins gris avaient une hauteur moyenne de 4.3 m ($n = 50$) et un diamètre à la base de 60.8 mm ($n = 50$).

Les plants de pin gris utilisés dans cette région ont deux provenances possibles: soit la 83F91, de la zone écologique 8C1 (48°40'N, 77°50'O); soit la 82I40, de la zone écologique 8C2 (48°15'N, 76°50'O) (Saucier et al. 1998). Les plants se sont développés un an en serre et un an en aire de croissance extérieure (2-0), dans des récipients de type 45-110 (45 cavités de 110 cm³ chacune), dont les parois intérieures présentaient des rainures verticales (Pépinère Trécesson, Abitibi). Ils avaient une hauteur moyenne de 35 cm, un diamètre moyen de 4.2 mm et un ratio hauteur/diamètre de 8.33. Ils ont été plantés à une densité visée de 2 500 tiges ha⁻¹ dans le fond du sillon, à l'aide d'un plantoir. La grille de plantation était de 1,8 m entre les plans d'une même rangée et de 2 m entre les rangées. L'alignement et la position des pins gris dans les sillons de scarification ont permis de différencier les individus naturels de ceux plantés, permettant de s'assurer que seuls les individus plantés ont été analysés pour les fins de ce travail. De plus, ils étaient reconnaissables lors du prélèvement, par le fait de l'enroulement racinaire qui était visible.

4.2.2 Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental se basait sur la comparaison des systèmes racinaires de pins gris issus de deux peuplements, une plantation et un site régénéré naturellement. Cet élément n'est pas répété dans le cadre de cette étude. Les 14 pins gris plantés présentaient 15 cycles complets de croissance. En milieu naturel, une certaine variabilité est observée, du fait que la dispersion des graines après le feu s'étale sur une période généralement de cinq ans. Ainsi, quatre individus présentaient 13 années complètes de croissance, quatre en présentaient 14, trois en avaient 15 et finalement trois en avaient 16. Sur les deux sites, les systèmes racinaires de 14 arbres, sélectionnés par un tirage aléatoire parmi les dominants et les co-dominants, ont été déterrés. Ils ont été apportés au laboratoire pour les analyses ultérieures.

4.2.3 Structures racinaires et échelles d'observation utilisées

L'analyse architecturale des arbres a été choisie pour caractériser la morphogenèse du système racinaire des pins gris. Cette méthode permet d'établir les liens qui régissent les différents niveaux d'organisation de la plante en se basant sur l'étude de critères morphologiques définis (Danjon et al. 2005; 1999; Godin et Caraglio 1998; de Foresta 1983). Les recherches portant sur l'architecture des racines décomposent ce système en échelles d'observation (Danjon et al. 2005; 1999; Atger et Édelin 1994). Le système racinaire en entier, les axes et les segments forment les trois échelles utilisées dans cette étude. À l'échelle du **système racinaire**, toutes les structures sont considérées, sans égard à leur position spatio-temporelle ou à leur fonction. Il s'agit d'un système ramifié composé de plusieurs **axes** différents (figure 4.1). La croissance en longueur d'un axe en particulier découle de la partie terminale de cet axe (méristème). L'ordre d'axe 1 (OA1) se rapporte à la souche ou la racine pivotante et une ramification correspond à un ordre d'axe supérieur. Ainsi, les ramifications qui débutent leur croissance à partir du pivot sont de niveau 2 (ordre d'axe 2 ou OA2) et elles constituent les racines principales («first order lateral»). L'ordre d'axe 3 (OA3) est associé aux racines ramifiées à partir des racines d'OA2; et ainsi de suite jusqu'à l'OA6. Dans le cadre de cette étude, les axes sont décomposés en une troisième échelle d'observation, appelée le **segment**. Un segment est défini entre chaque ramification portée par un axe racinaire (figure 4.1). Celui-ci se compose donc d'un ou plusieurs segments dont le nombre correspond à $[1 + \text{le nombre de ramifications portées par l'axe}]$.

4.2.4 Acquisition des données et variables analysées

Sur chacun des deux sites, 14 systèmes racinaires ont été extraits du sol manuellement, en respectant deux contraintes: 1) maintenir les racines dans leur position initiale de développement dans le sol pour la cartographie; 2) extraire les racines jusqu'à un diamètre de moins de 5 mm. Un gabarit de 1,5X1,0 m, gradué à tous les 25 cm et subdivisé par des fils en trois sections a été utilisé comme référence pour la schématisation des racines (figure 4.2A). Il était posé sur le sol avec la tige située dans l'un des quatre angles qui était encoché (10X10 cm). En faisant pivoter le gabarit autour de la tige, toute la surface du sol pouvait être quadrillée et chaque racine reproduite à l'échelle sur papier. Une fois les racines numérotées et dessinées, les systèmes racinaires entiers ont été récupérés pour les analyses en laboratoire.

Les dessins ont été numérisés et les racines calquées dans un logiciel de dessin (AutoCAD LT 2000, Cohn 1995). À partir des calques numériques, le système ramifié de chaque individu a été établi en considérant les axes et les segments. Le patron ainsi obtenu a été intégré dans un

fichier d'analyse de l'architecture des plantes, de type MTG (de l'anglais « Multi-scale Tree Graph », Godin et al. 1999a). Ce type de base de données prend en considération les relations botaniques qui existent entre les différentes structures d'un système ramifié. Ainsi, le nombre d'ordres d'axe par système racinaire et le nombre d'axes composant chaque ordre ont été extraits directement de ce fichier à partir du logiciel AMAPmod (Godin et al. 1999b).

La longueur des segments correspond à la mesure en millimètre entre deux ramifications tout en suivant l'axe de la racine. La longueur a été extraite à partir d'une fonction d'AutoCAD puis intégrée pour chaque segment particulier dans le fichier d'analyse MTG. La longueur des racines a été calculée pour chaque ordre d'axe (2 à 6) et pour le système racinaire entier à partir de la somme de la longueur des segments (fonction de sommation, AMAPmod).

Pour chacun des deux sites, six systèmes racinaires ont été sélectionnés par un tirage aléatoire parmi les 14 individus de départ pour des mesures plus détaillées de la croissance racinaire. Sur ces individus, la correspondance entre le patron de ramification et les dessins a été établie, ce qui a permis de confirmer la représentativité des dessins par rapport à la réalité. Sur chaque segment de racine, deux diamètres ont été mesurés perpendiculairement l'un à l'autre, aux extrémités proximales et distales, pour un total de quatre valeurs par segment (figure 4.1). La mesure de deux diamètres par extrémité a permis d'obtenir une évaluation plus juste de l'aire de la section radiale des segments de racine, souvent de forme elliptique. Le diamètre moyen (en mm) de chaque extrémité des segments de racines a été calculé à partir d'une transformation de la formule de l'aire des ellipses ($\pi * R * r$, où R et r représentent les deux rayons de l'ellipse; Paré et al. 1967):

$$diam(P \text{ ou } D) = \left\langle \sqrt{\frac{\pi \cdot diam1 \cdot diam2}{4}} \right\rangle \cdot 2$$

Où:

$diamP$ = diamètre à l'extrémité proximale du segment (vers la souche, figure 4.1)

$diamD$ = diamètre à l'extrémité distale du segment (vers l'extrémité de la racine, figure 4.1)

$diam1$ et $diam2$ = diamètres mesurés sur les segments (figure 4.1)

Le volume des racines a été analysé pour chaque OA (2 à 6) et pour le système racinaire entier. Le volume d'un axe (V_{axe}) correspond à la somme de tous les volumes des segments (cône tronqué, V_{seg}) de l'axe en question (Paré et al. 1967). Il est calculé à partir des variables mesurées de la longueur et du diamètre des segments selon la formule:

$$V_{axe} = \sum_{seg=1}^n V_{seg} \text{ où } V_{seg} = \frac{\pi \cdot longueur_segment \cdot \left(\left(\frac{diamP}{2} \right)^2 + \left(\frac{diamD}{2} \right)^2 + \left(\frac{diamP}{2} \cdot \frac{diamD}{2} \right) \right)}{3}$$

Enfin, sur ces six systèmes racinaires analysés en détail, la profondeur de ramification des racines principales (OA2) et la longueur totale du pivot après la dernière ramification ont été mesurées (mm). Seul le point de ramification des OA2 est considéré, car la profondeur n'ayant pas été mesurée sur le terrain, l'information était perdue une fois les systèmes extraits. Halter et al. (1993) ont observé que le nombre de racines principales était faible dans les 10 premiers cm de sol chez des *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. plantés. En considérant ce point, le nombre des racines principales des pins gris étudiés a été calculé en fonction de quatre classes de profondeur:

- 1: 0 à -10 cm;
- 2: -10 à -20 cm;
- 3: -20 à -30 cm;
- 4: > -30 cm.

et la distribution obtenue a été comparée entre les deux sites.

4.2.5 Évaluation de la croissance des racines dans le temps

La croissance en longueur des racines a été évaluée pour trois systèmes racinaires par site, sélectionnés par un tirage aléatoire parmi les six individus analysés en détails (mesure du diamètre et calcul du volume). Chaque segment a été identifié et sectionné à un centimètre de son extrémité proximale (figure 4.1). Les sections radiales ainsi obtenues ont été coupées à l'aide de lames de rasoir et colorées à la craie pour bien faire ressortir les cernes de croissance des racines (Schweingruber 1988). Ceux-ci étant excentrés, leur nombre a été calculé sur le rayon le plus long, en utilisant une loupe binoculaire. La croissance annuelle en longueur des racines a été estimée, compte tenu de l'absence de marqueurs externes indiquant les phases de repos entre les pousses. La longueur des segments a été additionnée lorsque le nombre de cernes était identique entre deux segments consécutifs. Si le nombre de cernes différait, la longueur du 1^{er} des deux segments consécutifs était divisée par [1 + la différence du nombre de cernes entre les deux segments]. La valeur obtenue correspondait alors à la longueur estimée pour chaque année séparant les deux segments consécutifs. Cette estimation peut conduire à une sur- ou une sous- estimation de la croissance annuelle en longueur des racines. Cependant, la fréquence de ramifications près de la tige était élevée (segments courts, < 15 cm), permettant une grande

précision dans ce secteur. D'autre part, en s'éloignant de la tige, bien que la longueur des segments augmentait, la différence du nombre de cernes entre deux segments était de 2 ou 3 seulement. En tenant compte du fait que, pour les racines, il n'y a pas de marqueur externe pour déterminer les arrêts de la croissance, donc les pousses annuelles, l'estimation de la croissance en longueur est considérée représentative.

L'âge des racines a été compté pour tous les OA, à l'exception de la souche, mais les analyses ont porté uniquement sur les OA 2, 3 et 4, car les OA 5 et 6 comptaient un nombre de ramifications trop faible pour être considéré (tableau 4.2). L'âge a été ramené en temps depuis la germination et les 13 premières années de la croissance sont considérées. Cette opération a permis de comparer la croissance racinaire entre les deux sites en fonction de leur cycle de développement, et non en fonction des conditions environnementales. La variation annuelle de la longueur des racines a été comparée entre les deux sites pour les OA 2, 3 et 4, ensemble et séparément. Le taux d'accroissement annuel moyen, en cm an^{-1} , a été calculé en fonction de deux périodes de temps, soit de 1 à 5 ans et de 6 à 10. Le pourcentage de longueur des racines développées pendant ces deux périodes a été calculé par rapport à longueur totale après 13 ans. Le pourcentage après 10 ans n'est pas présenté du fait que le nombre d'année de la classe d'âge n'aurait pas été le même. Le taux d'accroissement et le pourcentage par classe de temps ont été comparés entre les deux sites.

4.2.6 Distribution dans l'espace des systèmes racinaires

L'étude de la distribution des racines porte sur les 28 individus déterrés (14 par site), car ils ont tous été dessinés. Les sillons de plantation, orientés nord-ouest / sud-est, ont été utilisés comme point de départ pour diviser le sol autour des tiges en sept secteurs. Le secteur central est circulaire, centré sur la tige et mesure 60 cm de diamètre, ce qui équivaut à la largeur des sillons (figure 4.2B). Les secteurs périphériques, au nombre de six, sont de forme triangulaire. Ils partent de la tige et s'ouvrent en un angle de 60° et la portion du triangle correspondant au secteur central en est exclue (triangle tronqué). Les secteurs opposés sont groupés par deux (figure 4.2B). Sur le site planté, le secteur 1 se superpose au sillon et les secteurs 2 et 3 se situent sur les côtés. Sur le site naturel, les secteurs ont été orientés de la même manière que sur le site planté (sect. 1: NO-SE), afin de favoriser une meilleure parité entre les données en réduisant l'influence potentielle de l'exposition. Les secteurs ont été délimités précisément avec le logiciel AutoCad et la longueur des racines dans chacun a été déterminée. Le pourcentage de la longueur des racines a été calculé pour les trois secteurs périphériques par rapport à la longueur totale du système racinaire. Ces trois valeurs ont été comparées, pour un même site. De plus, le

secteur ayant le plus de racines a été déterminé pour chaque individu et la fréquence comparée entre les sites.

4.2.7 Analyses statistiques

Le nombre d'individus utilisé varie en fonction du type d'analyse effectué et des différentes variables mesurées (tableau 4.2). Le temps nécessaire pour obtenir certaines des variables explique cette réduction dans le nombre de systèmes racinaires analysés. Les distributions de fréquence (nombre d'OA par système racinaire, nombre de racines par OA, secteurs les plus utilisés dans la distribution spatiale des racines) ont été comparées avec un test de khi carré en tableau de contingence et en fonction de leur distribution autour de la moyenne. Au niveau des variables de la longueur, du volume et de la répartition en surface, les comparaisons entre les sites ont été réalisées via la distribution des données autour de la moyenne. L'homogénéité des variances a été vérifiée pour chaque comparaison. Dans le cas de variances homogènes, une analyse de variance (ANOVA, plus de deux catégories) ou un test *t* (deux catégories) a été utilisé. Dans le cas de variances non homogènes, un test de Kruskal-Wallis (plus de deux catégories) ou un test *t* adapté (deux catégories) a été utilisé. La fréquence des OA a été comparée entre les sites. La fréquence des racines par OA, la longueur et le volume des racines ont été comparés entre les sites à tous les OA et pour un même site, entre les OA. Le pourcentage de racines par secteur a été comparé à l'intérieur des sites, alors que la distribution des racines en profondeur a été comparée entre les sites. Les analyses temporelles n'ont pas été soumises à des tests statistiques, car le *n* était trop petit (tableau 4.2). Les analyses statistiques ont été appliquées selon les méthodes décrites par Zar (1984) et à l'aide du logiciel Jump (JMP user's guide 2002).

4.3 RÉSULTATS

4.3.1 Patron de ramifications

Vingt-huit systèmes racinaires totalisant 3 656 racines sont analysés. De ce nombre, 1 479 axes de racine appartiennent aux arbres du milieu naturel et 2 177 à ceux du site planté (tableau 4.2). Le nombre maximal d'OA formés par les systèmes racinaires des pins gris étudiés varie de quatre à six pour les deux sites (tableau 4.3). La majorité des arbres édifie jusqu'à cinq OA racinaires, soit huit individus en milieu naturel et sept en plantation. Les arbres du site naturel semblent former plus d'OA que ceux du site planté, quoique la probabilité soit tout juste au-dessus de la valeur seuil ($p=0,054$). Sur les deux sites, les OA3 et OA4 présentent les effectifs les plus élevés (tableau 4.2, figure 4.3A). Les OA 5 et 6 en ont le moins, alors que les OA2, soit

les racines principales, sont en nombre intermédiaire. La quantité moyenne de ramifications par arbre est plus élevée en plantation (155 ± 20) par rapport au milieu naturel (106 ± 16). Cette différence n'est pas significative bien qu'elle se situe au seuil de la valeur limite de 0,05 ($p=0,066$). Les arbres plantés initient plus de racines des OA2 (20 ± 2), OA3 (87 ± 12) et OA4 (43 ± 8) que les arbres du site naturel (14 ± 2 ; 52 ± 8 et 29 ± 5 respectivement). Cependant, seul l'OA3 présente une différence significative entre les sites ($p=0,019$).

4.3.2 Croissance et volume des racines

La longueur totale des racines est significativement plus élevée en plantation qu'en milieu naturel ($p=0,004$, figure 4.3B – tout). Il en va de même pour l'OA2 ($p=0,001$) et l'OA3 ($p=0,004$), dont les racines totalisent une longueur plus élevée en plantation. La longueur des OA4, OA5 et OA6 s'avère comparable entre les deux sites. En milieu naturel, les racines des OA2 et OA3 présentent des longueurs analogues, alors que celles des OA4, OA5 et OA6 sont significativement plus courtes ($p<0,001$). Les racines produites par les arbres plantés sont plus longues pour l'OA3, de longueur intermédiaire pour l'OA2 et plus courtes pour les OA4, OA5 et OA6 ($p<0,001$).

La variance du volume des racines est plus élevée pour les arbres plantés que pour les arbres naturels (figure 4.3C). Cela pourrait expliquer en partie l'absence de différence significative entre les deux sites bien que les racines des arbres plantés présentent des volumes plus importants ($p_{\text{tout}}=0,179$; $p_{\text{OA2}}=0,125$; $p_{\text{OA3}}=0,234$). D'un autre côté, le volume des systèmes racinaires se concentre principalement au niveau de l'OA2, suivi de l'OA3, cela pour les deux sites. Les racines des OA4, OA5 et OA6 forment à peine 3% du volume total des systèmes racinaires ($p<0,002$).

4.3.3 Évolution temporelle de la croissance en longueur

La croissance en longueur des OA2 a été évaluée de l'année de germination (1^{re} année de la croissance) jusqu'à 13 ans. Sur les plus vieilles racines, le nombre de cernes de croissance est identique à celui de la base de la tige (figure 4.4). Les racines principales (OA2) des arbres plantés présentent deux ou trois cernes de moins par rapport à la tige. Cette apparente absence de croissance s'expliquerait par l'enroulement des racines autour de la souche et par le chignon qui en englobe une partie. De ce fait, les racines n'ont pu être coupées à leur point de ramification pour compter les cernes, ce point étant localisé dans la masse compacte issue de cet enroulement.

Les racines des arbres naturels croissent en longueur plus rapidement pendant les cinq premières années de leur développement (figure 4.4), suivi d'une croissance maximale d'une durée de un à trois ans, puis d'un ralentissement. La longueur maximale élaborée par les racines au cours d'une année atteint 3,4 m à cinq ans, 3,9 m à sept ans et 5,0 m à onze ans pour les trois individus du site naturel. La phase de croissance rapide des racines des arbres plantés débute après quatre ans et la croissance en longueur par année atteint les valeurs maximales entre huit et 12 ans (figure 4.4). Le ralentissement de la croissance annuelle des racines se produit dès l'année suivante. La longueur maximale annuelle des racines des arbres plantés équivaut presque au double de celle atteinte par les arbres du site naturel, soit à 8 ans avec 6,5 m, et à 12 ans avec 7,2 m et 11,3 m.

Pour les deux sites, les racines des OA2 et OA3 influencent le plus le patron temporel de la croissance en longueur des systèmes racinaires (figure 4.4). Sur le site naturel, les racines de l'OA2 atteignent rapidement les valeurs maximales, soit entre la 4^e et la 6^e année (1,0 m, 2,1 m et 3,5 m). Le ralentissement de la croissance s'étend sur une période de neuf à dix ans. En plantation, les racines de l'OA2 atteignent leur maximum de croissance après six, huit et 12 ans (3,0 m, 3,1 m et 4,1 m). Le ralentissement de la croissance est plus rapide qu'en milieu naturel, soit sur une période de moins de cinq ans.

En milieu naturel, la croissance annuelle maximale des racines de l'OA3 survient à cinq (1,3 m), sept (3,0 m) et 12 ans (3,5 m; figure 4.4). Le ralentissement qui s'en suit se déroule sur une période de quatre à cinq ans. Les racines de l'OA3 des arbres plantés atteignent leurs valeurs maximales après huit (5,0 m), 12 (6,6 m) et 13 ans (4,6 m). Le ralentissement de la croissance en longueur des racines des arbres plantés est plus rapide comparativement aux arbres du milieu naturel.

Les racines de l'OA4 ne présentent pas de patron défini de croissance annuelle. Celle-ci varie d'une année à l'autre, d'un individu à l'autre et en fonction des sites (figure 4.4). Pour le site naturel, les maxima surviennent à sept, neuf et 11 ans, mais les longueurs maximales pour une année restent faibles en comparaison avec les autres OA (0,8 m, 0,2 m et 1,4 m). Pour le site planté, les maxima surviennent plus tard, à la 12^e (0,7 m et 0,9 m) et à la 13^e (1,0 m) année.

La croissance des systèmes racinaires des arbres du site naturel est plus importante de 6 à 10 ans après la germination, à la fois pour le pourcentage de la longueur de toutes les racines (49%) et pour le taux d'accroissement annuel (288 cm an^{-1} ; tableau 4.4). En plantation, le pourcentage

de la longueur des racines et le taux de croissance sont peu élevés de 1 à 5 ans après la germination (7% et 55 cm an⁻¹). Pour la période de 6 à 10 ans, la croissance est très rapide (486 cm an⁻¹), conduisant à la mise en place de 55% de toutes les racines développées en 13 ans.

Les racines de chaque OA n'atteignent pas leur croissance maximale en même temps pour les deux sites. En milieu naturel, les racines de l'OA2 se développent de manière quasi identique entre les deux classes de temps, et ce pour la longueur mise en place (47 et 42%) et pour le taux d'accroissement annuel (106 et 101 cm an⁻¹; tableau 4.4). En plantation, les racines de l'OA2 croissent principalement pendant la 2^e période (6 à 10 ans après la germination, 63%). Le taux d'accroissement annuel est 2,5 fois plus élevé qu'un milieu naturel (243 cm an⁻¹). Certaines racines de l'OA3 des arbres naturels sont initiées dès la première année de la croissance (figure 4.4) et cette dernière est maximale pour la période de 6 à 10 ans (51%; tableau 4.4), avec un taux d'accroissement moyen de 168 cm an⁻¹. En plantation, les premières racines de l'OA3 apparaissent seulement à partir de la 4^e année de la croissance des arbres (figure 4.4). Elles représentent seulement 3% de la longueur de cet OA pour les cinq premières années, contre 49% pour la période de 6 à 10 ans. Le taux d'accroissement annuel atteint 228 cm an⁻¹). Ce décalage temporel s'observe aussi pour les racines de l'OA4, qui sont observées à partir de la 4^e année sur le site naturel et seulement de la 7^e année en plantation (figure 4.4). Le taux d'accroissement de l'OA4 est faible en comparé aux autres OA. Elles s'édifient majoritairement après cinq ans pour les deux sites.

4.3.4 Répartition spatiale des racines

Les observations effectuées lors de l'échantillonnage ont permis de constater que les racines principales des arbres issus du site naturel forment un angle de 90° par rapport à la souche, et qu'elles s'éloignent ainsi rapidement de la tige. En plantation, par contre, l'enroulement des racines autour de la souche concerne tous les arbres échantillonnés et la majorité des racines principales.

Les racines des arbres naturels apparaissent comme bien distribuées autour des tiges. Le pourcentage de longueur de ces racines dans chacun des trois secteurs (29%, 34% et 39%) est comparable ($p=0,168$, figure 4.5). En plantation, près de 50% de la longueur des racines se concentre dans le secteur 1, soit celui superposé au sillon. Les secteurs 2 et 3 en contiennent respectivement 25% et 27%. Cette différence dans la répartition spatiale des racines des arbres plantés est significative ($p<0,001$). En milieu naturel, la longueur maximale de racines se situe dans le secteur 1 pour six arbres, dans le secteur 2 pour cinq arbres et dans le secteur 3 pour

trois arbres (tableau 4.5). En plantation, 13 des 14 individus ont une longueur maximale de racines dans le secteur 1. Cette distribution de fréquence est significativement différente entre les deux sites ($p_{RL}=0,005$; $p_{TP}=0,014$).

Les arbres du site naturel édifient un maximum de racines près de la surface du sol (0 à -10 cm), suivi d'une diminution graduelle du nombre de ramifications avec l'augmentation de la profondeur. En plantation, les racines se concentrent à la surface et pour les six systèmes racinaires confondus, la racine principale la plus profonde se ramifie de la souche à -26 cm. Le pourcentage de racines situées dans les classes de profondeur 2, 3 et 4 et leur distribution de fréquence par classe de profondeur sont significativement différents entre les sites ($\text{prob.}>|t|$; $p<0,05$; χ^2 : p_{RL} et $p_{TP}<0,0001$; figure 4.6). Les systèmes racinaires extraits sur le site naturel montrent tous un pivot, contre aucun pour les arbres issus de la plantation (photos figure 4.6). De 0 à 20 cm de profondeur, les arbres naturels produisent de 11 à 16 OA2 (13,3 en moyenne), ce qui représente 70% des racines principales (figure 4.5, classe de profondeur 1 et 2). En plantation, le nombre d'OA2 initié dans les 20 premiers centimètres de sol varie de 16 à 33 par arbre (25,3 en moyenne), ce qui correspond à 97% de toutes les racines principales. À plus de 20 cm sous la surface du sol, tous les arbres naturels présentent au moins une racine principale pour une moyenne de 5,7 par individu. En plantation, seulement deux individus ont des racines à plus de 20 cm de profondeur, pour un total de cinq racines.

4.4 DISCUSSION

4.4.1 Croissance des racines du pin gris

Le patron de ramification du système racinaire des pins gris naturels et plantés se caractérise par le développement d'au moins six ordres d'axe (OA, tableau 4.3). L'absence d'un OA7 s'expliquerait par la jeunesse relative des arbres étudiés. La superficie maximale du plateau racinaire des conifères est atteinte au cours des 20 premières années du développement (Fayle et Scott 1995; Fayle 1975). Les individus analysés sont âgés de 13 à 16 ans, ce qui laisse encore du temps au système pour se complexifier. De plus, l'absence de poils absorbants dépendrait aussi de leur diamètre largement inférieur à la limite fixée à 5 mm pour les extractions des racines, les excluant *de facto* lors de la récolte.

L'évolution temporelle de la croissance des racines des arbres plantés présente un retard à trois niveaux par rapport aux racines des arbres du site naturel.

- 1) Le début de la phase exponentielle de la croissance est retardé de cinq ans (tableau 4.4);

- 2) La valeur maximale de la croissance en longueur des racines est atteinte six ans plus tard (basée sur la moyenne des trois individus analysés sur chacun des deux sites, figure 4.4);
- 3) Le développement des OA 3 et 4 survient trois à quatre ans plus tard (figure 4.4).

Ces retards dans la croissance des racines des arbres plantés se répercutent sur l'ensemble du système racinaire. Le décalage temporel de la croissance en longueur (figure 4.4) entre les deux sites serait dû au mode de production des plants en récipient, qui limite la croissance des racines pendant cette phase (Halter et al. 1993), ainsi qu'au choc de plantation (Sundström et Keane 1999). Ce dernier induit une période d'adaptation pour le développement des racines de plus de deux ans selon les espèces plantées (*Picea glauca* (Moench) Voss et *P. mariana* (Mill.) BSP, Gingras et al. 2002; *P. sitchensis* (Bong.) Carr., Nieuwenhuis et Wills 2002; *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, Sundström et Keane 1999; *Pinus sylvestris* L., Insley et Patch 1980). Les racines des pins gris plantés présenteraient, à l'instar des autres espèces d'arbres, une période d'adaptation à la plantation de trois à cinq ans.

Le développement hâtif des racines des pins gris naturels (30% en 5 ans; tableau 4.4) correspond à celui d'autres espèces de la même région géographique (*Picea mariana* (Mill.) BSP et *Abies balsamea* (L.) Mill., Krause et Morin 2005). À l'opposé, les pins gris plantés développent seulement 7% de la longueur de leur racine pendant les cinq premières années. Un espace maximal autour des tiges des pins gris serait occupé avant l'âge de 20 ans. En effet, pendant les dernières années précédant la récolte des échantillons, la croissance annuelle en longueur des racines diminue pour les deux sites (figure 4.4). Le ralentissement rapide de la croissance annuelle des racines en plantation s'expliquerait par le fait que les maxima sont atteints plus tard qu'en milieu naturel, mais qu'ils ne disposent pas de plus de temps pour étendre leur système racinaire. La croissance en longueur des racines montre une capacité limite d'extension dans l'espace et dans le temps (*Picea glauca* (Moench) Voss, Fayle et Scott 1995; *Pinus resinosa* L., Fayle 1975). Le vieillissement de la racine, la réduction de la capacité du méristème à conserver un taux d'accroissement rapide, la distance de la racine par rapport à l'arbre et sa capacité à transporter les éléments nutritifs et l'eau de l'extrémité racinaire jusqu'à la tige pourraient expliquer cette limite spatio-temporelle de la croissance racinaire (Fayle et Scott 1995; Fayle 1975).

Le patron de croissance des racines de l'OA4 varie d'une année à l'autre, d'un arbre à l'autre et d'un site à l'autre (figure 4.4). Les fonctions de support et d'exploration du milieu diminuent avec l'augmentation de l'OA, afin de favoriser les fonctions de transport et d'absorption (Bernston et al.

1995; Atger et Édelin 1994). Les racines de l'OA4 sont plus adaptatives, car le positionnement spatio-temporel adéquat des racines d'absorption (OA 5, 6 et 7) en dépend (Bernston et al. 1995; Atger et Édelin 1994). Si elles rencontrent une poche de sol particulièrement favorable, leur rythme et leur mode de croissance s'adaptent pour exploiter cette zone de façon extensive. Le taux d'accroissement diminue pour occuper l'espace le plus longtemps possible et la fréquence de ramifications augmente afin d'exploiter l'ensemble de la zone favorable (George et al. 1997; Fitter 1994; Taylor 1974; Fayle 1968).

4.4.2 Distribution des racines dans l'espace

En fonction de l'origine du peuplement, deux stratégies distinctes sont utilisées pour diminuer les risques de carence en eau et en nutriments: le développement d'un pivot et de racines latérales en profondeur; un surdéveloppement du système latéral en surface. Le développement d'une racine pivotante augmente la capacité d'explorer et d'exploiter des couches de sol en profondeur, ce qui constituerait un avantage sur les sites secs pour les espèces qui en sont habituellement pourvues (Kodrik 1995; Yura 1993; Gilman 1990a; Strong et La Roi 1983; Fayle 1975). Le volume de sol que les systèmes racinaires des pins gris naturels peuvent exploiter est potentiellement plus élevé qu'en plantation, puisque les racines se situent tout autour de la tige (figure 4.5) et jusqu'à deux fois plus profondément qu'en plantation (figure 4.6). L'absence de pivot chez les pins gris plantés serait compensée par un surdéveloppement du système de surface. Ils édifient plus de ramifications que les arbres du site naturel, pour les OA associés au support et à l'exploration (OA 2, 3 et 4, figure 4.3A). L'augmentation de la fréquence des ramifications latérales et l'exploration plus intensive du sol en surface constitueraient un processus de défense ou d'acclimatation permettant de limiter les risques liés à la sécheresse et d'augmenter la stabilité de la tige (De Silva et al. 1999; Yura 1993).

La stature plus imposante du système racinaire des pins gris en plantation (nombre des ramifications, longueur et volume; figure 4.5) devrait induire une capacité de support importante pour les structures aériennes. Cependant, les pins gris plantés n'ont développé aucune racine pivotante. Cette absence est aussi notée par Sheedy (1997). Les raisons qui provoquent l'arrêt de la croissance du pivot chez les pins gris plantés sont difficiles à cerner, mais elles peuvent être associées en grande partie aux modes de production (récipient et plantation), qui pourraient induire la mort du méristème de cette racine. D'autre part, tous les pins gris du site naturel exhibaient un pivot (figure 4.6). En considérant que la présence d'une racine pivotante assure un bon soutien, les pins gris plantés présenteraient une déficience au niveau de l'ancrage des tiges.

Il est en effet reconnu que la profondeur des racines d'un arbre augmente sa résistance au renversement (Danjon et al. 2005; Dupuis et al. 2005; Somerville 1979).

L'augmentation de l'enracinement latéral de surface des arbres plantés ne règle pas les problèmes liés à la stabilité, l'ancrage et l'apport en éléments nutritifs. En effet, les racines se localisent principalement dans le sillon et à moins de 20 cm sous la surface du sol (figures 4.5 et 4.6). Cela a pour effet de concentrer l'exploitation du sol dans un volume relativement restreint. De plus, la distribution rectiligne dans le sillon (50% des racines; figure 4.5) contribue à augmenter le déséquilibre des tiges perpendiculairement au sillon, où peu de racines sont développées.

Le peuplement planté présenterait un risque plus élevé de renversement que le site naturel, compte tenu de l'absence du pivot, de la distribution rectiligne des racines de surface (figure 4.5), de la faible profondeur d'enracinement (figure 4.6) et de l'enroulement des racines principales. De plus, le retard observé dans l'apparition des OA supérieurs pour les pins gris plantés aurait pu apporter un déficit en nutriments et en eau pour la partie aérienne. En effet, le nombre et la longueur des structures de la partie aérienne des pins gris plantés tendent à être plus élevés que ceux des arbres du site naturel (Janas et Brand 1988). Il est donc important d'atteindre rapidement un équilibre entre la capacité d'absorption des racines et les besoins de la partie aérienne des arbres (Sundström et Keane 1999; Lopushinsky et Beebe 1976).

Sheedy (1997) avançait deux solutions pour diminuer les déformations des racines chez les pins gris plantés. D'abord, il proposait de mélanger le sol minéral et l'humus plutôt que de modeler des sillons. L'avantage principal serait de limiter l'impact physique du sillon sur le confinement des racines dans ce secteur. Ce faisant, la capacité exploratoire du sol et l'étalement latéral des racines de surface pourraient être améliorés, ce qui favoriserait l'apport en eau et en nutriments ainsi que la stabilité des plants. Comme une seule méthode de scarifiage a été analysée (TTS-35 conventionnel), il serait intéressant d'étendre l'étude aux autres méthodes de préparation du sol préalable à la plantation, comme le scarifiage à double passage perpendiculaire (Thiffault et al. 2005). Cela permettrait de déterminer la méthode favorisant le meilleur développement spatial des racines.

Sheedy suggérerait également un temps de production plus court dans des récipients différents de ceux utilisés actuellement. Des plantations expérimentales sont réalisées avec des plants de *Picea mariana* (Mill.) BSP développés en 17 semaines dans des récipients de petite dimension

(126-25). Ces récipients sont plus de taille réduite, en comparaison avec ceux de format conventionnel les plus petits utilisés au Québec (67-50). Les résultats obtenus à ce jour démontrent que les taux de croissance et de survie sont comparables entre les deux gabarits de plants pour *P. mariana* (Hébert et al. 2005a; 2005b; Walsh et al. 2002). Avec un temps de résidence en récipient plus court, il sera intéressant de vérifier l'impact de ce type de production sur les déformations racinaires pré- et post- plantation, chez le pin gris.

L'absence de réplication au niveau des traitements (une plantation et un peuplement naturel) limite les conclusions de l'étude aux deux sites étudiés. Cependant, les résultats obtenus ouvrent des possibilités pour des recherches futures et ont permis de déterminer l'importance de connaître le développement des racines dans le temps, dans l'espace et dans son ensemble. Le choix de la méthode de base utilisée pour l'analyse, l'architecture des plantes, n'avait pas été testée auparavant pour les racines du pin gris et les résultats indiquent l'intérêt de poursuivre son application pour confirmer, par exemple, le retard dans l'apparition des différents OA racinaires. En absence de répétition, la qualité et la fiabilité des moyennes ont été privilégiées, ce qui a demandé un temps important pour la prise des mesures. Cependant, en contrôlant le plus possible les facteurs liés aux sites, les différences majeures peuvent en grande partie être assimilées à l'origine du peuplement. Ainsi, nous émettons l'hypothèse d'un risque accru de renversement des pins gris plantés, du fait de la piètre qualité du développement spatio-temporel des racines. Cette hypothèse demande à être validée par l'étude de plusieurs sites présentant différents modes de scarifiage et des pins gris plus âgés.

Tableau 4.1 Densité (n) et pourcentage (%) des espèces d'arbre par hectare sur les deux sites étudiés. Densité de plantation: 2 500 plants ha⁻¹.

	Naturel		Planté	
	n	%	n	%
Pin gris	10 250	84,9	3 650	78,9
Épinette noire	1 425	11,8	500	10,8
Feuillus	400	3,3	475	10,3
Total	12 075	100,0	4 625	100,0

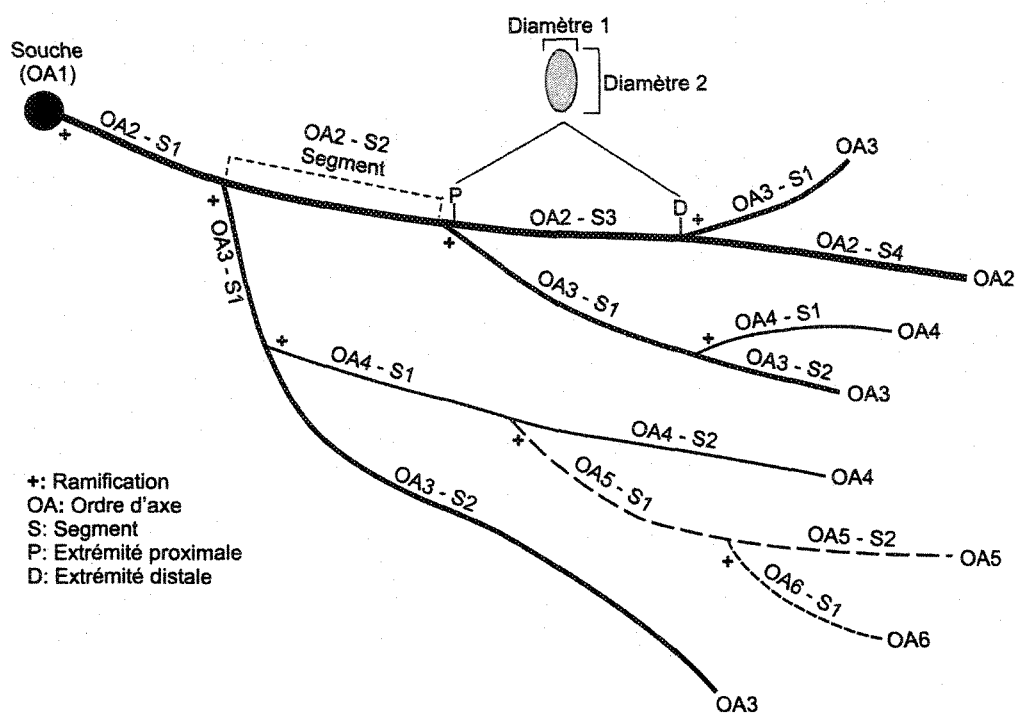


Figure 4.1 Exemple d'une racine et de la numérotation utilisée pour les différents ordres d'axe racinaires (OA 1 à 6). Chaque ramification est indiquée par le symbole +. Un segment (s) de racine est défini entre chaque ramification. Les diamètres ont été mesurés aux deux extrémités des segments.

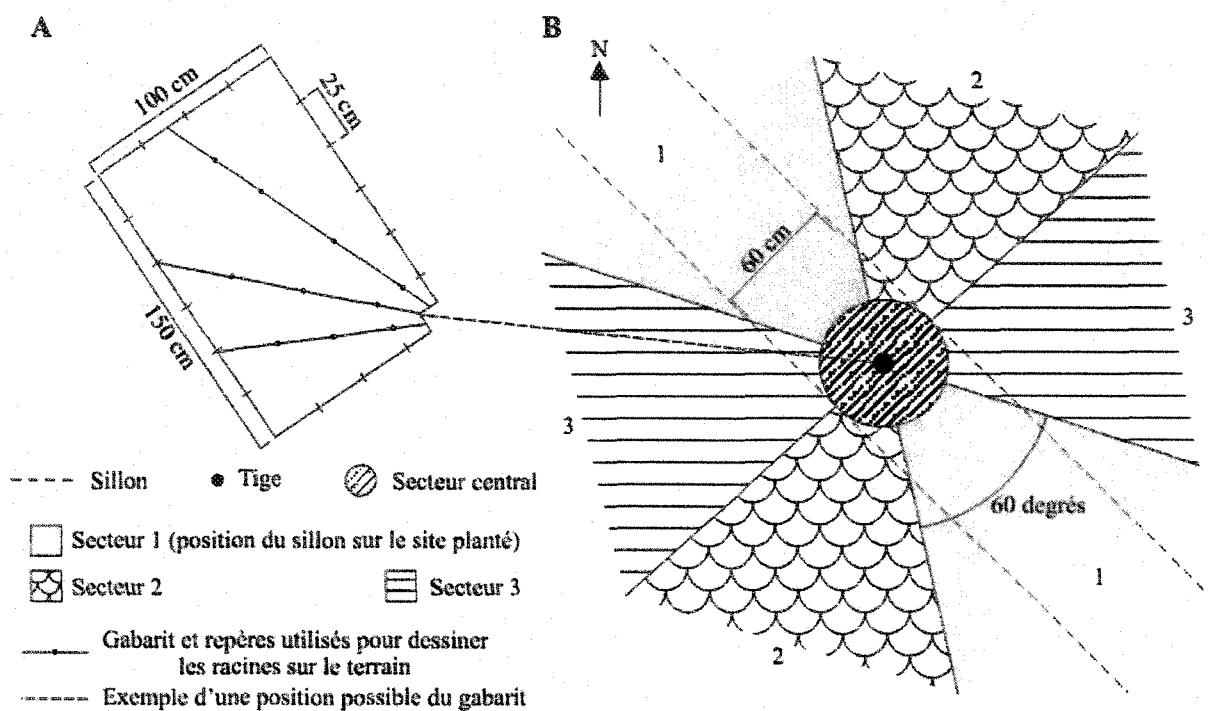


Figure 4.2 A) Schéma du gabarit utilisé pour dessiner les racines dans l'espace autour des tiges. B) Position du sillon sur le site planté et des trois secteurs qui ont été utilisés pour délimiter la surface du sol entourant la tige.

Tableau 4.2 Nombre d'individus (Ind.) et nombre cumulé de racines (Rac.) pour chaque ordre d'axe (OA), par site et pour les différentes analyses.

		Croissance ¹		Volume		Croissance annuelle ⁴	
		Répartition en surface ²		Profondeur des OA2 ³			
		Ind.	Rac.	Ind.	Rac.	Ind.	Rac.
OA2	Naturel	14	198	6	114	3	61
	Planté	14	273	6	157	3	78
OA3	Naturel	14	730	6	381	3	219
	Planté	14	1224	6	676	3	355
OA4	Naturel	14	411	6	232	3	102
	Planté	14	608	6	271	3	182
OA5	Naturel	13	121	6	81	3	29
	Planté	8	68	3	36	2	31
OA6	Naturel	5	19	3	12	1	1
	Planté	2	4	1	1	1	1
TOTAL	Naturel	14	1479	6	820	3	412
	Planté	14	2177	6	1141	3	647

¹ Les variables de la croissance sont: le nombre d'ordres d'axe et de ramifications, ainsi que la longueur des racines

² La répartition en surface consiste à l'étude de la distribution des racines dans trois secteurs définis autour des tiges

³ La répartition en profondeur concerne la souche (OA1⁵) et les racines principales (OA2)

⁴ Estimation de la croissance en longueur par année des racines

⁵ L'OA1 correspond à la souche / pivot, la fréquence est la même que pour l'échelle d'observation «individu», soit 14, 6 ou 3 par site selon les variables considérées.

Tableau 4.3 Distribution des arbres (nombre et pourcentage) en fonction de la valeur maximale d'ordre d'axe (OA)¹ atteinte par les individus². Nombre moyen d'OA produit par système racinaire par site.

		Nombre maximal d'OA			Moyenne (n) ± erreur type	Test t prob > t
		4	5	6		
Naturel	n	1	8	5	5.28 ± 0.16	0.054
	%	7,1	57,2	35,7		
Planté	n	5	7	2	4.78 ± 0.19	
	%	35,7	50,0	14,3		
Khi ²		p _{RL} = 0,116 ; p _{TP} = 0,134				

¹ Les systèmes racinaires présentent 4, 5 ou 6 niveaux de ramifications au maximum

² Comparaison de la distribution entre les site: test de khi² en tableau de contingence (p_{RL}: ratio de Likelihood, p_{TP}: test de Pearson)

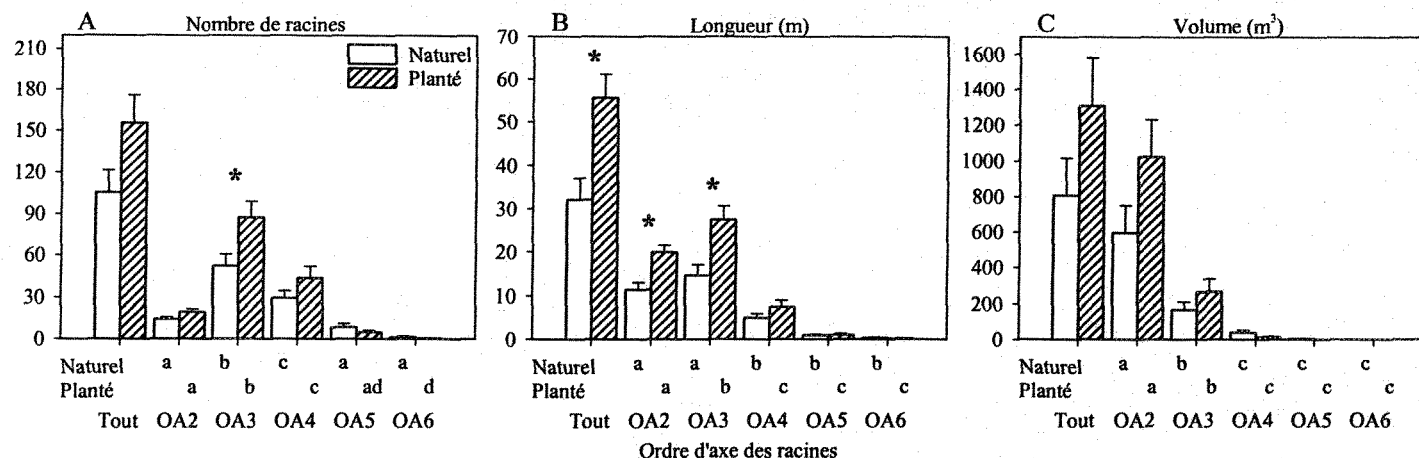


Figure 4.3 Caractérisation du développement et de la croissance des racines pour les deux sites (naturel et planté) au total des systèmes racinaires (Tout) et pour chaque ordre d'axe (OA 2 à 6)¹. A) Nombre de ramifications; B) longueur (m) et C) volume (m³). Deux approches différentes sont utilisées pour comparer les données: 1) entre les sites, pour chaque OA²; 2) entre les OA pour un même site³.

¹ Les histogrammes correspondent à la moyenne \pm erreur type.

² L'astérisque (*) indique que la moyenne est significativement différente entre les sites, pour cette variable et cet OA (test $t < 0,05$).

³ Résultat du test de Kruskal-Wallis (variance non homogène entre les OA) sur la ligne « Naturel » ou « Planté ». $p < 0,001$ pour les six comparaisons (deux sites, trois variables).

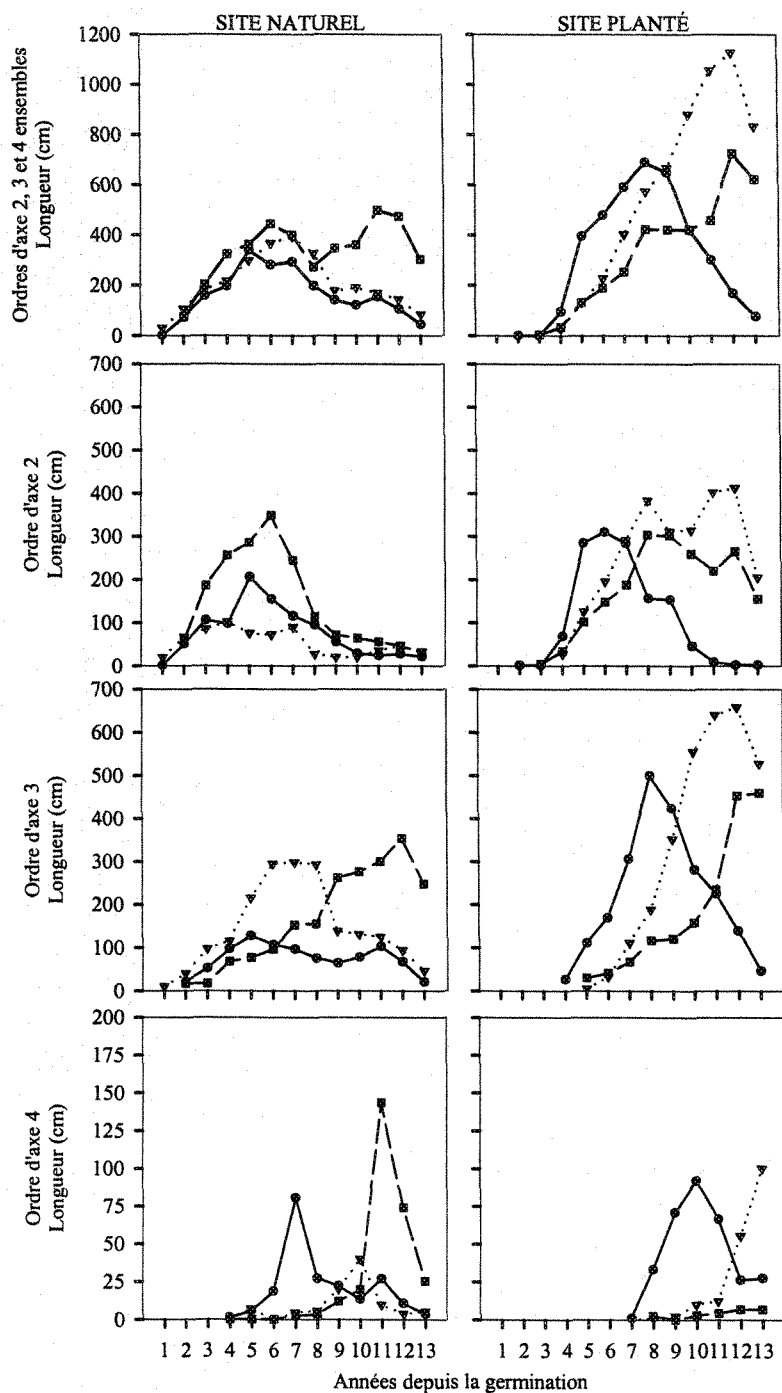


Figure 4.4 Variation annuelle de la longueur¹ (cm) des systèmes racinaires pour les trois individus analysés sur chacun des deux sites (naturel et planté) et pour les ordres d'axe 2, 3 et 4, considérés ensembles et séparément. L'échelle de longueur (axe vertical) varie entre les ordres d'axe.

¹ Longueur totale de toutes les racines pour un système racinaire donnée, pour l'année considérée.

Tableau 4.4 Pourcentage de la croissance en longueur des racines et taux d'accroissement annuel moyen (cm an^{-1}), par classe d'âge¹. Les données sont présentées pour l'ensemble du système racinaire (Tout) et pour chaque ordre d'axe (OA2, OA3 et OA4)².

	Site Naturel				Site Planté			
	1-5 ans		6-10 ans		1-5 ans		6-10 ans	
	%	cm an^{-1}	%	cm an^{-1}	%	cm an^{-1}	%	cm an^{-1}
Tout	30	171	49	288	7	55	55	486
OA2	47	106	42	101	13	43	63	243
OA3	22	64	51	168	3	12	49	228
OA4	4	1	54	18	0	0	31	15

¹ Classes d'âge: de 1 à 5 ans et de 6 à 10 ans après la germination. Les calculs sont réalisés par rapport au total de la longueur des racines après 13 ans. La classe d'âge 11-13 ans n'est pas considérée, car le nombre d'année diffèrait.

² Dans le cas des OA, le pourcentage est calculé par rapport à la longueur totale pour cet OA.

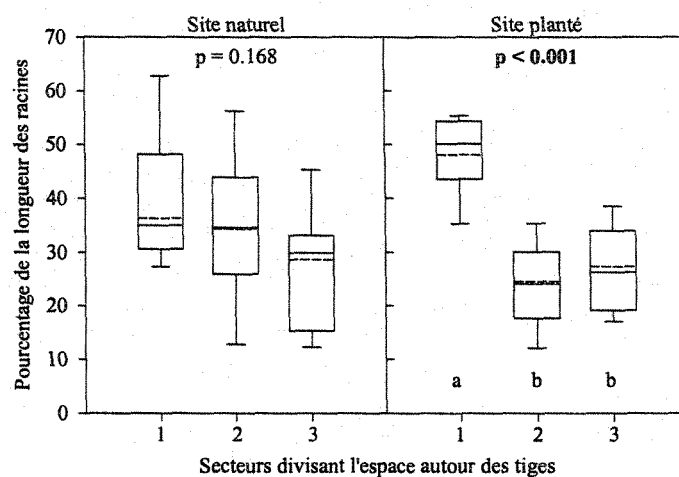


Figure 4.5 Distribution de la longueur des racines dans trois secteurs répartis autour de la tige, pour les deux sites étudiés. Le secteur 1 correspond à la position du sillon sur le site planté, la même orientation étant utilisée pour le site naturel.

Le pourcentage de la longueur des racines est comparé par secteur pour un même site (ANOVA). Ligne pleine: médiane. Ligne pointillée: moyenne.

Tableau 4.5 Pour chaque arbre, le secteur ayant le pourcentage de la longueur des racines le plus élevé est déterminé et la distribution comparée entre les sites¹.

Sites	Secteurs		
	1	2	3
Naturel	6	5	3
Planté	13	0	1
Khi ²	P _{RL} = 0,005 ; p _{TP} = 0,014		

¹ Test de khi² en tableau de contingence (p_{RL}: ratio de Likelihood, p_{TP}: test de Pearson).

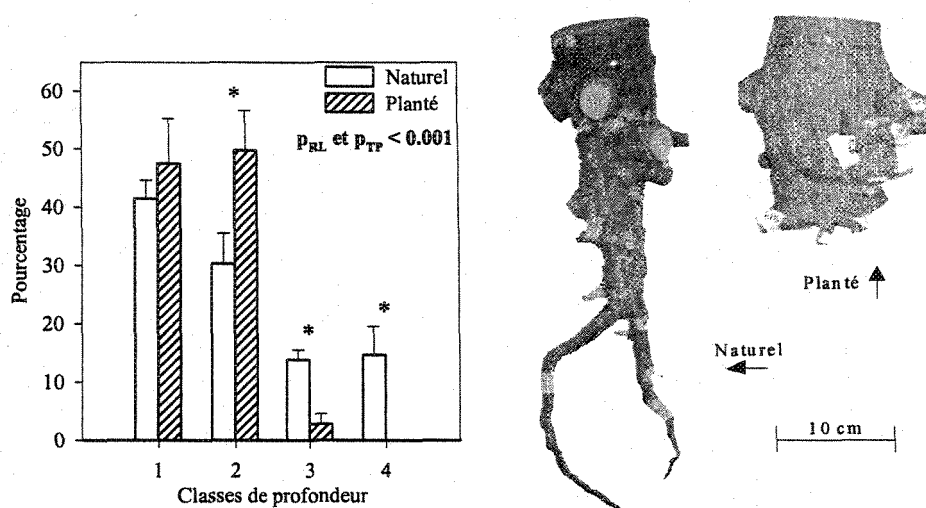


Figure 4.6 Pourcentage de la fréquence des racines principales (OA2) par classe de profondeur. 1: 0 à -10 cm; 2: -10 à -20 cm; 3: -20 à -30 cm; 4: < -30 cm. La distribution de fréquence est comparée entre les sites¹. Une photo d'un système racinaire pour chaque site est présentée. L'arbre issu du site Naturel avait un diamètre de 8.6 cm au niveau du sol et une profondeur d'enracinement de 47.6 cm. L'arbre issu du site Planté avait un diamètre de 8.9 cm et une profondeur d'enracinement de 20.9 cm.

¹ Test de χ^2 en tableau de contingence (p_{RL} = ratio de Likelihood; p_{TP} = test de Pearson).

4.5 RÉFÉRENCES

- Abrams, M.D.; Sprugel, D.G. et Dickmann, D.I. 1985. Multiple successional pathways on recently disturbed jack pine sites in Michigan. *Forest Ecology and Management* 10:31-48.
- Atger, C. et Édeline, C. 1994. Stratégie d'occupation du milieu souterrain par les systèmes racinaires des arbres. *Revue d'Écologie (Terre et vie)*. 49:343-356.
- Béland, M. et Bergeron, Y. 1993. Ecological factors affecting abundance of advanced growth in jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) stands of the boreal forest of northwestern Quebec. *The Forestry Chronicle*. 561-538.
- Béland, M.; Bergeron, Y. et Zarnovican, R. 1999. Natural regeneration of jack pine following harvesting and site preparation in the Clay Belt of northwestern Quebec. *Forestry Chronicle*. 75:821-831.
- Berntson, G.M.; Farnsworth, E.J. et Bazzaz, F.A. 1995. Allocation, within and between organs, and the dynamics of root length changes in two birch species. *Oecologia*. 101:439-447.
- Burdett, A.N.; Coates, H.; Erenko, R. et Martin, P.A.F. 1986. Toppling in British Columbia's Lodgepole pine plantations: significance, cause and prevention. *Forestry Chronicle*. 62:433-439.
- Burns, R.M. et Honkala, B.H. 1990. *Silvics of North America: 1. Conifers*. Agriculture Handbook 654. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. 675p.
- Carlson, W.C.; Preisig, C.L. et Promnitz, L.C. 1980. Comparative root system morphologies of seeded-in-place, bareroot, and container-cultured plug Sitka spruce seedling after outplanting. *Canadian Journal of Forest Research*. 10:250-256.
- Cayford, J.H. et McRae, D.J. 1983. The ecological role of fire in jack pine forests. In: Wein, R.W. et MacLean, D.A. *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. John Wiley & Sons Ltd, New York. 183-199.
- Chrosciewicz, Z. 1988. Jack pine regeneration following postcut burning under seed trees in central Saskatchewan. *Forestry Chronicle*. 64:315-319.
- Cohn, D.S. 1995. *AutoCAD LT - The Complete Guide*. Addison Wesley Publishing Company. Boston, MA (USA). 625p.
- Coomes, D.A. et Grubb, P.J. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*. 70:171-207.
- Coutts, M.P. 1983. Root architecture and tree stability. *Plant and Soil*. 71:171-188.
- Coutts, M.P.; Nielsen, C.C. N. et Nicoll, B.C. 1999. The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers. *Plant and Soil*. 217:1-15.
- Coutts, M.P.; Walker, C. et Burnand, A.C. 1990. Effects of establishment method on root form of lodgepole pine and sitka spruce and on the production of adventitious roots. *Forestry*. 63:143-159.

- Cucchi, V.; Meredieu, C.; Stokes, A.; Berthier, S.; Bert, D.; Najar, M.; Denis, A. et Lastennet, R. 2004. Root anchorage of inner and edge trees in stands of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) growing in different podzolic soil conditions. *Trees*. 18:460-466.
- Danjon, F.; Fourcaud, T. et Didier B. 2005. Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *New Phytologist*. 168: 387-400.
- Danjon, F.; Bert, D.; Godin, C. et Trichet, P. 1999. Structural root architecture of 5-year-old *Pinus pinaster* measured by 3D digitising and analysed with AMAPmod. *Plant and Soil*. 217:49-63.
- De Foresta, H. 1983. Le spectre architectural: Application à l'étude des relations entre architecture des arbres et écologie forestière. *Bulletin du Musée national d'histoire naturelle*. Paris. 4^e série, volume 5, section B, *Adansonia*, no 3. 295-306.
- Del Rio, M.; Bravo, F.; Pando, V.; Sanz, G. et de Grado, R.S. 2004. Influence of individual tree and stand attributes in stem straightness in *Pinus pinaster* Ait. stands. *Annals of Forest Science*. 61:141-148.
- De Silva, H.N.; Hall, A.J.; Tustin, D.S. et Gandar, P.W. 1999. Analysis of distribution of root length density of apple trees on different dwarfing rootstocks. *Annals of Botany*. 83:335-345.
- Doucet, R.; Pineau, M.; Ruel, J.-C. et Sheedy, G. 1996. Sylviculture appliquée. In: *Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, Manuel de foresterie*, chapitre 22. Les presses de l'Université Laval, Ste-Foy. 967-1004.
- Dupuy, L.; Fourcaud, T. et Stokes, A. 2005. A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage. *Plant and Soil*. 278:119-134.
- Environnement Canada. 2005. Archives nationales d'information et de données climatologiques. Normales climatiques: http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/index_f.html
- Fayle, D.C.F. 1968. Radial growth in tree roots. Distribution, timing, anatomy. Faculty of Forestry, Toronto. Technical report no. 9. 183 p.
- Fayle, D.C.F. 1975. Extension and longitudinal growth during the development of red pine root systems. *Canadian Journal of Forest Research*. 5:109-121.
- Fayle, D.C.F. et Scott, P.A. 1995. Woody root system development of white spruce layering in a tundra environment. *Ecoscience*. 2:408-414.
- Fitter, A.H. 1994. Architecture and biomass allocation as components of the plastic response of root system to soil heterogeneity. In: Caldwell, M.M. et Pearcy R.W. *Exploiting of environmental heterogeneity by plants*. Academic Press, San Diego New York Boston London Sydney Tokyo Toronto. 305-323.
- George, E.; Seith, B.; Schaffer, C. et Marschner, H. 1997. Responses of *Picea*, *Pinus* and *Pseudotsuga* roots to heterogeneous nutrient distribution in soil. *Tree Physiology*. 17:39-45.
- Gilman, E.F. 1990a. Tree root growth and development. 1. Form, spread, depth and periodicity. *Journal of Environmental Horticulture*. 8:215-220.

- Gilman, E.F.** 1990b. Tree root growth and development. 2. Response to culture, management and planting. *Journal of Environmental Horticulture*. 8:220-227.
- Gingras, B.-M.; Richard, S. et Robert, N.** 2002. Performance de cinq ans en plantations comparatives de plants résineux de fortes dimensions et de feuillus cultivés dans des récipients à parois ajourées. Direction de la recherche forestière, Forêt Québec, Ste-Foy. Mémoire de recherche forestières No. 141. 100p.
- Girouard, R.M.** 1995. Root form and stability of outplanted trees: results of a 1989 survey. *Arboricultural Journal*. 19:121-146.
- Godin, C. et Caraglio, Y.** 1998. A multiscale model of plant topological structures. *Journal of Theoretical Biology*. 191:1-46.
- Godin, C.; Costes, E. et Sinoquet, H.** 1999a. A Method for Describing Plant Architecture which Integrates Topology and Geometry. *Annals of Botany*. 84:343-357.
- Godin, C.; Guédon, Y. et Costes, E.** 1999b. Exploration of a plant architecture database with the AMAPmod software illustrated on an apple tree hybrid family. *Agronomie*. 19:163-184.
- Greene, S.** 1978. Rot deformation reduce root growth and stability. *In*: Van Eerden, E. et Kinghorn, J.M. Proceedings of the Root form of planted trees symposium. Victoria, B.-C. 16-19 mai 1978. British Colombia Ministry of Forest; Canadian Forest Service. 150-155.
- Halter, M.R.; Chanway, C.P. et Harper, G.J.** 1993. Growth reduction and root deformation of containerized Lodgepole pine saplings 11 years after planting. *Forest Ecology and Management*. 56:131-146.
- Hébert, F.; Gagnon, D. et Lord, D.** 2005a. Production de plants d'épinette noire de petites dimensions (PPD): Transfert technologique. Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale. Université du Québec à Chicoutimi. Chicoutimi QC (Canada). 53p.
- Hébert, F.; Tremblay, P.; Allaire, J.; Walsh, D.; Lord, D.** 2005b. Remise en production des milieux ouverts sur stations sèches dans la pessière à mousses du Saguenay-Lac-St-Jean, Chibougamau-Chapais: Résultats 3 ans après plantation. Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale. Université du Québec à Chicoutimi. Chicoutimi QC (Canada). 56p.
- Hulten, H. et Jansson, K.-A.** 1978. Stability and root deformation of pine plants (*Pinus sylvestris*). *In*: Van Eerden, E. et Kinghorn, J.M. Proceedings of the Root form of planted trees symposium. Victoria, B.-C. 16-19 mai 1978. British Colombia Ministry of Forest; Canadian Forest Service. 145-149.
- Insley, H. et Patch, D.** 1980. Root deformation by biodegradable containers. *Arboriculture Research Note*, Department of the Environment, UK. 4p.
- Janas, P.S. et Brand, D.G.** 1988. Comparative growth and development of planted and natural stands of jack pine. *Forestry Chronicle*. 64:320-328.
- JMP User's guide.** 2002. Jump software, version 5. SAS Institute Inc. Cary, NC (USA).
- Kodrik, M.** 1995. Distribution of root biomass and length in *Picea abies* ecosystem under different immersion regimes. *Plant and Soil*. 167:173-179.

- Krause, C. et Morin, H. 2005 Adventive-root development in mature black spruce and balsam fir in the boreal forests of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*. 35:2642-2654.
- Lopushinsky, W. et Beebe, T. 1976. Relationship of shoot-root ratio to survival and growth of outplanted Douglas-fir and ponderosa pine seedlings. USDA, Washington-DC. Forest Service Research Note, No. PNW-274. 7p.
- Maissurow, D.K. 1941. The role of fire in the perpetuation of virgin forests of northern Wisconsin. *Journal of Forestry*. 39:201-207.
- Nambiar, E.K.S. 1980. Root configuration and root regeneration in *Pinus radiata* seedlings. *New Zealand Journal of Forestry Science*. 10:249-263.
- Nieuwenhuis, M.A. et Wills, J.M. 2002. The effect of cultivation technique on root architecture of young Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) trees on surface water gleys. *New Forests*. 24:195-213.
- Paré, E.G.; Loving, R.O. et Hill, I.L. 1967. Descriptive geometry. Third edition. The Macmillan Company, New York. Collier-Macmillan limited, London. 383p.
- Parent, S.; Morin, H. et Messier, C. 2000. Effects of adventitious roots on age determination in balsam fir (*Abies balsamea*) regeneration. *Canadian Journal of Forest Research*. 30:513-518.
- Polomski, J. et Kuhn, N. 2001. Root habits and wind stability of trees. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*. 120:303-317.
- Parent, B. et Fortin, C. 2004. Ressources et industries forestières: portrait statistique, édition 2004. Ministère des ressources naturelles et de la faune, gouvernement du Québec. <http://www.mrnf.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissances-statistiques-complete.jsp#0>
- Rune, G. 2003. Slits in container wall improve root structure and stem straightness of outplanted Scots pine seedlings. *Silva Fennica*. 37:333-342.
- Saucier, J.-P.; Bergeron, J.-F.; Grondin, P. et Robitaille, A. 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3e version) : un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des Ressources naturelles du Québec. Supplément de l'Aubelle, no 124, 12 p.
- Selby, C. et Seaby, D.A. 1982. The effect of auxins on *Pinus contorta* seedling root development. *Forestry*. 55:125-135.
- Selby, C.; Kennedy, S.J. et Harvey, B.M.R. 1992. Adventitious root formation in hypocotyl cuttings of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr.-the influence of plant growth regulators. *New Phytologist*. 120:453-457.
- Schweingruber, F.H. 1988. Tree rings basic and applications of dendrochronology. Dordrecht. Kluwer Academic Publishers. 276p.
- Sheedy, G. 1996. La stabilité des plantations: résultats des évaluations réalisées en 1989 et en 1994 dans six plantations de pin gris de l'Abitibi. Direction de la recherche forestière, Québec. Note de recherche forestière no. 69. 10p.

- Sheedy, G.** 1997. La stabilité des plants en contenant: qu'en est-il exactement? (Résultats des évaluations réalisées dans 43 plantations de pin gris et d'épinette noire de l'Abitibi). Ministère de la forêt, Québec. Note de recherche forestière no. 45. 16p.
- Somerville, A.** 1979. Root anchorage and root morphology of *Pinus radiata* on a range of ripping treatments. *New Zealand Journal of Forest Science*. 9:294-315.
- St-Pierre, H.; Gagnon, R. et Bellefleur, P.** 1991. Distribution spatiale de la régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Réserve faunique Ashuapmushuan, Québec. *Canadian Journal of Botany*. 69:717-721.
- Strong, W.L. et La Roi, G.H.** 1983. Root system morphology of common boreal forest trees in Alberta, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*. 13:1164-1173.
- Sundström, E. et Keane, M.** 1999. Root architecture, early development and basal sweep in containerized and bare-rooted Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Plant and Soil*. 217:65-78.
- Sutton, R.F.** 1995. Advantages of deep planting black spruce. Canadian Forest Service, Great Lakes Forest Centre, Sault-Ste-Marie, Ontario. Technical note no. 50. 3p.
- Taylor, H.M.** 1974. Root behaviour as affected by soil structure and strength. *IN*: Carson, E.W. The plant root and its environment. Proceedings of an institute sponsored by the Southern Regional Education Board, held at Virginia Polytechnic Institute and State University, July 5-16, 1971. Charlottesville. University Press of Virginia. 271-291.
- Thiffault, N.; Titus, B.D. et Munson, A.D.** 2005. Silvicultural options to promote seedling establishment on *Kalmia-Vaccinium*-dominated sites. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 20:110-121.
- Tremblay, M.** 1987. La régénération naturelle des forêts résineuses au Québec: une vision provinciale. 68^e congrès annuel de « Canadian Pulp and Paper Producers Association ». March 1987. Montréal, Québec.
- Walsh, D.; Allaire, J. et Lord, D.** 2002. Performance en plantation de plants d'épinette noire de petites dimensions: rapport d'étape pour la période 2000-2001. Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi. 30p.
- Yura, H.** 1993. Comparative ecophysiology of *Larix kaempferi* (Lamb) Carr and *Abies veitchii* Lindl. 3. Analysis of factors determining the differences in root depth. *Ecological Research*. 8:73-80.
- Zar, J.H.** 1984. Biostatistical Analysis. Second edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 717p.
- Zhang, S.Y.; Corneau, Y. et Chauret, G.** 1998. Impact of pre-commercial thinning on tree and wood characteristics, and product quality and value in balsam fir. Forintek Canada Corp. Project no.: 1108, Canadian Forest service No. 39. 74 p.

CHAPITRE V
INTERRELATIONS ENTRE LE DÉVELOPPEMENT, LA
CROISSANCE ET L'ARCHITECTURE DES STRUCTURES
AÉRIENNES ET SOUTERRAINES DE *Pinus banksiana* Lamb.
NATURELS ET PLANTÉS

5.1 INTRODUCTION

Les connaissances portant sur la stabilité des arbres en milieu forestier sont de première importance, car il s'agit d'un indicateur de deux éléments majeurs de l'évaluation des peuplements: le risque de renversement (Watson et Tombleson 2002; Burdett et al. 1986; Burdett 1979; Chavasse 1978) et le développement de tiges sinueuses (Del Rio et al 2004; Lindström et Rune 1999). Les études portant sur la stabilité des arbres se concentrent sur la forme du plateau racinaire (Danjon et al. 2005; Gartner 2004; Coutts et al. 1999; Atger et Édeline 1994), le patron de ramification des racines (Danjon et al. 2005; Martinez-Sanchez et al. 2003; Atger et Édeline 1994), les racines structurales (Danjon et al. 1999b; Drexhage et al. 1999) ou le moment de cassure des racines en fonction d'un stress (Stokes 1999; Coutts 1983). Les études racinaires les plus détaillées se concentrent sur des individus jeunes, de moins de 10 ans (Martinez-Sanchez et al. 2003; Rune 2003; Danjon et al. 1999b). Lorsque les arbres sont plus âgés, les études se bornent souvent à un rayon dépassant rarement 30 cm à partir de la tige (Rune 2003; Lindström et Rune 1999; Coutts et al. 1990; Sheedy 1989). Lorsque les arbres sont matures, les études se limitent principalement aux racines dont le diamètre atteint au moins deux centimètres (Danjon et al. 2005; Krause et Morin 2005; Sakals et Sidle 2004). Enfin, les études qui traitent du lien tige-racine se concentrent sur la performance des plants (taux de survie, volume de la tige; Paterson et Maki 1994; Feret et Kreh 1985) ou sur l'allocation des ressources et les ratios de biomasse (Bert et Danjon 2006; Bond-Lamberty et al. 2002; Watson et Tombleson 2002). La croissance annuelle en longueur, la projection latérale et la répartition dans l'espace des structures aériennes et souterraines sont rarement mises en parallèle, bien que plusieurs études portent sur leur architecture respective (ex. racines: Danjon et al. 2005; Nicoll et al. 1995; Stokes et al. 1995; Atger et Édeline 1994; ex. tiges: Sabatier et al. 2003; Nicoloni et al. 2000; Bégin et Fillion 1999; Hallé et Édeline 1986).

Plusieurs études réalisées sur différentes espèces concluent que la plantation augmente la quantité de tiges instables (*Pinus sylvestris* L., Rune 2003; Lindström et Rune 1999; *P. banksiana* Lamb., Sheedy 1997; *P. pinaster* Ait., Crémère 1994; *P. contorta* Dougl. ex Loud. et *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, Halter et al. 1993; Smit et Van den Driessche 1992). Ce type de peuplement présente donc un risque plus élevé de renversement et de sinuosité que les peuplements naturels.

Au Québec, l'exploitation forestière est encadrée par la loi sur les forêts (Gouvernement du Québec 2006) qui définit, entre autres, les normes d'intervention en milieu forestier. Parmi les actions que les compagnies forestières doivent effectuer, le reboisement des secteurs mal

régénérés est nécessaire, comme c'est le cas dans plus de 90% des peuplements de pins gris (*Pinus banksiana* Lamb.; Béland et al. 1999; Tremblay 1987 dans Béland et Bergeron 1993; Chrosciewicz 1988). Le renouvellement naturel des peuplements de cette espèce requiert le passage d'un feu de forêt qui permet l'ouverture des cônes sérotineux et la dispersion des graines (Burns et Honkala 1990). La coupe forestière des pinèdes grises doit donc souvent être suivie d'une plantation. L'utilisation de récipients pour la production des plants cause des déformations racinaires majeures chez 95 à 100% des individus (Sheedy 1984; 1997; chapitre IV). Ces déformations racinaires s'observent aussi pour d'autres espèces (*Pinus sylvestris* L., Rune 2003; Lindström et Rune 1999; *P. pinaster* Ait., Crémère 1994; Auberlinger 1983; *P. contorta* Dougl. ex Loud. et *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, Halter et al. 1993; Smit et Van den Driessche 1992). Les plus courantes réfèrent à l'enroulement des racines, la formation d'un chignon, des racines en forme de J et l'absence de pivot. Ces types de déformations racinaires induisent de l'instabilité au niveau des tiges pendant la phase juvénile (Lindström et Rune 1999; Sheedy 1997; Burdett et al. 1986; Chavassee 1978).

Les risques liés au problème de stabilité, soit la sinuosité et le renversement, demandent une attention de première ligne. En effet, la possibilité forestière se calcule à partir d'informations associées à la croissance des peuplements (diamètre et hauteur des arbres, densité des sites; Blais et al. 1996). Le modèle mathématique (Silva II; Barette et al. 1996) qui prédit cette possibilité ne prend pas en considération les pertes potentielles induites par une diminution de la qualité ou une augmentation du risque de renversement (Coulombe et al. 2004; Sheedy 1997). Pour le pin gris, l'instabilité des semis plantés touche 12% des individus (Sheedy 1997). Jusqu'à 30% des tiges présentent des déformations (Krause et al. 2002), alors qu'en milieu naturel, les tiges sinueuses sont rares (Janas et Brand 1988). L'utilisation accrue de la plantation pour cette espèce (plus de 21 millions de plants par an au Québec, Parent et Fortin 2004) nécessite une meilleure compréhension des liens qui unissent les structures aériennes et souterraines, pour déterminer l'impact global de l'instabilité sur le développement.

L'objectif principal de l'étude consiste à déterminer comment les systèmes aériens et souterrains des pins gris s'harmonisent dans le temps et l'espace, en fonction de l'origine des peuplements. L'hypothèse attendue est que les pins gris issus de la plantation présentent plus de sinuosité de la tige en lien avec un système racinaire incapable de stabiliser la partie aérienne des individus.

5.2 MÉTHODOLOGIE

5.2.1 Sites d'étude

L'étude porte sur deux peuplements de pin gris du domaine de la pessière noire à mousse de l'Ouest, dans la zone de la forêt boréale québécoise (Saucier et al. 1998), une plantation (405 m; 49°19'23"N, 73°27'38"O) et un peuplement naturel (335 m; 49°25'00"N, 73°27'27"O). La région à l'étude se caractérise par une température moyenne de 12,1°C et des précipitations totales moyennes de 568 mm, pour la période de mai à octobre des années 1983 à 2001 (Environnement Canada 2005).

La sélection du site planté a été basée sur trois critères. Les pins gris devaient être âgés d'au moins 15 ans, avoir été produits en récipient et se situer à proximité d'un peuplement naturel d'âge comparable. Le choix de l'âge et du type de production des plants avait comme objectif d'analyser des pins gris plantés les plus âgés possible, mais dont la méthode de production se rapprochait le plus de celles en cours actuellement. Le peuplement antérieur à la plantation se composait d'épinettes noires (*Picea mariana* (Mill.) BSP), il était mur et régulier, avec une densité de recouvrement de 60 à 80%. Une coupe préalable à la plantation s'est déroulée en 1980, en coupe totale par arbre entier. Le site en régénération naturelle se composait de pins gris jeunes et équiens, avec un recouvrement de 40 à 60%. Le site naturel a été brûlé en 1983, et le feu a touché un territoire de 450 km². La régénération s'est établie de 1983 à 1987, avec une émergence de semis majoritairement en 1985 (St-Pierre et al. 1991). Aucune intervention de nature anthropique n'a eu lieu sur ce site entre le moment du feu et celui de l'étude.

Le sol du site planté se caractérisait par un till indifférencié. La couche superficielle a été scarifiée par la méthode de TTS-35 conventionnel, en 1986. Dans l'entre-sillon, l'humus Mor était de 14.5 cm en moyenne, alors que dans le sillon, son épaisseur ne dépassait pas 5 cm, 16 ans après le scarifiage. En milieu naturel, le sol se caractérisait par un dépôt fluvio-glaciaire. La matière organique n'avait pas été entièrement brûlée lors du feu (St-Pierre et al. 1991) et l'humus de type Mor présentait une épaisseur moyenne de 8.5 cm, 17 ans après le feu. Pour les deux sites, la pente était faible (<12%), le drainage rapide et le sol profond (>1 m). L'horizon B correspondait à un podzol humo-ferrique.

Les deux sites ont été caractérisés par une placette de 400 m², représentative du peuplement. La fréquence de chaque espèce d'arbres a été notée et extrapolée à l'hectare afin de déterminer la densité du peuplement (tableau 5.1). En plantation, la densité de peuplement s'élevait à

4 625 tiges ha⁻¹. Le pin gris constituait 79% du peuplement, le reste des individus étant représenté par de l'épinette noire et du cerisier de Pennsylvanie (*Prunus pensylvanica* L.f.). Les pins gris présentaient une hauteur moyenne de 4.9 m ($n = 50$) et un diamètre à la base de 83.1 mm ($n = 50$). La densité du peuplement naturel était de 12 075 tige ha⁻¹. Le pin gris représentait 85% des individus, le reste du peuplement comportait de l'épinette noire et du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx). Au moment de l'échantillonnage, les pins gris avaient une hauteur moyenne de 4.3 m ($n = 50$) et un diamètre à la base de 60.8 mm ($n = 50$).

Les plants de pin gris utilisés dans cette région ont deux provenances possibles: soit la 83F91, de la zone écologique 8C1 (48°40'N, 77°50'O); soit la 82I40, de la zone écologique 8C2 (48°15'N, 76°50'O) (Saucier et al. 1998). Les plants se sont développés un an en serre et un an en aire de croissance extérieure (2-0), dans des récipients de type 45-110 (45 cavités de 110 cm³ chacune), dont les parois intérieures présentaient des rainures verticales (Pépinière Trécession, Abitibi). Ils avaient une hauteur moyenne de 35 cm, un diamètre moyen de 4.2 mm et un ratio hauteur/diamètre de 8.33. Ils ont été plantés à une densité visée de 2 500 tiges ha⁻¹ dans le fond du sillon, à l'aide d'un plantoir. La grille de plantation était de 1,8 m entre les plans d'une même rangée et de 2 m entre les rangées. L'alignement et la position des pins gris dans les sillons de scarification ont permis de différencier les individus naturels de ceux plantés, permettant de s'assurer que seuls les individus plantés ont été analysés pour les fins de ce travail. De plus, ils étaient reconnaissables lors du prélèvement, par le fait de l'enroulement racinaire qui était visible.

5.2.2 Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental présentait deux facteurs de comparaison : l'origine du site (plantation et régénération naturelle) et la forme de la tige (droite et sinueuse). Deux classes ont été utilisées pour caractériser la forme des tiges. Les arbres sinueux (S) présentaient plus d'une courbe sur leur tige ou encore une déviation de la verticale de plus 5 cm. Ce critère d'écart a été établi afin de fixer une limite objective sur laquelle se baser, car aucune information relative à une telle limite n'a été trouvée dans la littérature. Les autres individus sont considérés comme droits (D). Les tiges présentant une perte de bourgeon apical, qui représentaient une faible proportion des individus sur les deux sites, n'ont pas été retenues pour les analyses portant sur la croissance afin de limiter les facteurs de variation.

Au total, 28 individus (14 par site) ont été considérés dans cette étude. De ce nombre, 20 présentaient une tige droite et huit une tige sinueuse. Les 28 individus ont été récoltés en entier (tige, branches, racines) pour les analyses de la croissance et de l'architecture effectuées en

laboratoire. La récolte des échantillons s'est déroulée pendant les saisons de croissance de 2001 et 2002 et les données relatives à ces deux années sont exclues des analyses. Les pins gris plantés présentaient 15 cycles complets de croissance. En milieu naturel, une certaine variabilité est observée, du fait que la dispersion des graines après le feu s'étale sur une période généralement de cinq ans. Ainsi, six individus présentaient 13 années complètes de croissance, sept en présentaient 14, trois en avaient 15 et finalement quatre en avaient 16. Un nombre fixe d'années de croissance a été analysé, basé sur l'âge des plus jeunes individus étudiés, partant de la première année de croissance, à la base de la tige ou au départ des racines, jusqu'à la 13^e année après la germination.

L'effort d'échantillonnage a été concentré sur une seule plantation et un seul peuplement naturel. Le facteur « origine » n'est pas répliqué dans la présente étude, alors que le facteur « forme de tige » est en pseudo-réplication.

5.2.3 Morphologie des pins gris

L'architecture de l'arbre se définit à plusieurs échelles d'observation, de l'unité architecturale de base à l'arbre entier. Elle permet de considérer le développement d'une plante à toutes les étapes de son organogenèse, de la germination à la sénescence, en se basant sur l'étude de critères morphologiques discriminants (Sabatier et al. 2003; de Foresta 1983). Cette approche définit le patron de développement des arbres dans le temps et dans l'espace et il permet d'établir l'organisation et les liens qui régissent les différentes structures de la plante (Danjon et al. 1999a; Godin et Caraglio 1998; Guédon et al. 1997; Barthélémy 1991). De plus, l'analyse architecturale permet d'ordonner entre eux les systèmes aériens et souterrains, car la définition des structures botaniques renvoie aux mêmes postulats pour les deux systèmes.

5.2.3.1 Structures aériennes

Chez les pins en général, l'unité de croissance (UC) est utilisée comme élément de base des observations pour étudier la morphogenèse. L'UC se compose d'une séquence répétitive des trois structures suivantes (figure 5.1; Caraglio et Barthélémy 1997):

- 1) une zone de cataphylles stériles;
- 2) une zone de rameaux courts, les cataphylles axillant les brachyblastes (deux aiguilles);
- 3) un verticille de ramification, dont les bourgeons axillaires formeront des rameaux longs ou des cônes femelles.

Lorsque des cônes mâles se développent, ils se situent entre la zone stérile et la zone des rameaux courts. Le verticille de ramifications latérales se situe toujours au sommet de l'UC (acrotonie). Il édifie des branches (rameaux longs) ou des cônes femelles et les deux structures peuvent se retrouver sur un même verticille. Sur un même axe, les UC se développent l'une à la suite de l'autre à l'intérieur d'une structure plus macroscopique, la pousse annuelle (PA), qui correspond à la portion d'un axe mise en place au cours d'une année de croissance (figure 5.1; Caraglio et Barthélémy 1997).

Afin de caractériser le développement des structures aériennes des pins gris par rapport aux racines, l'échelle d'observation des axes a été retenue. La tige constitue le premier niveau d'axe (OA1) et les branches, le second (OA2; Atger et Édeline 1994; Barthélémy 1991).

5.2.3.2 Structures souterraines

Les recherches portant sur l'architecture des racines décomposent ce système en axes et en segments (figure 5.2; Danjon et al. 2005; 1999a; Atger et Édeline 1994). Un axe est une structure botanique issue du même méristème. Ainsi, l'ordre d'axe 1 (OA1) se rapporte à la souche ou la racine pivotante et une ramification correspond à un ordre d'axe supérieur. Les ramifications qui débutent leur croissance à partir du pivot sont de niveau 2 (ordre d'axe 2 ou OA2) et elles constituent les racines principales («first order lateral»). L'ordre d'axe 3 (OA3) est associé aux racines ramifiées à partir des racines d'OA2; et ainsi de suite pour les ordres d'axe successifs. La longueur (cm) des axes a été mesurée pour chaque échelle d'observation des systèmes racinaires.

5.2.4 Acquisition des données et variables mesurées

Lors de la récolte des échantillons, la position du nord a été identifiée sur chaque tige. Les individus ont été sectionnés en billes, et les branches ont été conservées, de sorte que l'ensemble de la couronne a été ramené en laboratoire pour les analyses subséquentes. La longueur de la tige pour les 13 premières années de la croissance et la longueur totale de chaque branche ont été mesurées. La position de chaque branche dans la couronne a également été notée. Cette mesure est définie par l'angle formé entre la position du nord, la moelle de tige et le point d'insertion de la branche sur la tige. Le patron de l'architecture et les mesures de la croissance des structures aériennes des pins gris étudiés ont été intégrés dans un fichier d'analyse de l'architecture des plantes, de type MTG (de l'anglais « Multi-scale Tree Graph », Godin et al. 1999a; 1999b). Le fichier MTG et le logiciel d'analyse AMAPmod prennent en

considération les relations botaniques qui existent entre les différentes composantes d'un arbre et les données mesurées pour chacune d'elles, les échelles d'observation et le type de structure. Cela permet d'établir des liens structuraux entre les différents types d'axes, qu'ils se situent dans le système ramifié aérien ou souterrain. Le logiciel, quant à lui, fournit les outils nécessaires pour classer, extraire et analyser l'information recueillie (Godin et Guédon 2001).

Sur chacun des deux sites, 14 systèmes racinaires ont été extraits du sol manuellement, en respectant deux contraintes: 1) maintenir les racines dans leur position initiale de développement dans le sol pour la cartographie; 2) extraire les racines jusqu'à un diamètre de moins de 5 mm. Un gabarit de 1,5X1,0 m, gradué à tous les 25 cm et subdivisé par des fils en trois sections a été utilisé comme référence pour la schématisation des racines (figure 5.3A). Il était posé sur le sol avec la tige située dans l'un des quatre angles qui était encoché (10X10 cm). En faisant pivoter le gabarit autour de la tige, toute la surface de sol pouvait être quadrillée et chaque racine reproduite à l'échelle sur papier. Une fois les racines numérotées et dessinées, les systèmes racinaires entiers ont été récupérés pour les analyses en laboratoire.

Les dessins ont été numérisés et les racines calquées dans un logiciel (AutoCAD LT 2000, Cohn 1995). À partir des calques numériques, le système ramifié de chaque individu a été établi puis intégré dans un fichier MTG (Godin et al. 1999a; 1999b). La longueur des racines ainsi que leur position spatiale dans une grille à deux dimensions ont été extraites à partir d'une fonction d'AutoCAD puis intégrée dans le fichier d'analyse MTG. La longueur totale du pivot a été mesurée sur six systèmes racinaires par site, sélectionnés par tirage aléatoire parmi les 14 individus de départ.

La longueur de la tige, des branches, du pivot et des racines principales a été comparée entre les sites. Le rapport de la longueur des structures aériennes sur leur équivalent structural au niveau souterrain (même catégorie d'axe) a été calculé pour chaque arbre. Afin de respecter les postulats de base de l'analyse de variance (ANOVA, Zar 1984), les ratios utilisés ont été ajustés sur un dénominateur commun selon l'équation proposée par Bauce et al. (1994). Les ratios ajustés suivants ont été calculés et comparés entre les sites:

OA1: Longueur totale Tige / Longueur totale Pivot

OA2: Longueur totale Branches / Longueur totale Racines principales

5.2.5 Croissance cumulée dans le temps des tiges et des racines

Sur chacun des deux sites, trois pins gris ont été sélectionnés par tirage aléatoire pour l'analyse de la croissance en longueur cumulée (m) des tiges et des racines.

Les pousses annuelles (PA) des tiges des pins gris ont été identifiées par l'observation des cicatrices du bourgeon apical, selon la méthode décrite par Fantin et Morin (2002) et par le décompte des cernes de croissance (Schweingruber 1988) à trois centimètres de la base de toutes les unités de croissance. Ces dernières ont été datées et mises en relation avec sa PA mère. Le plus jeune arbre de cette étude est âgé de 14 ans, mais comme la récolte des échantillons s'est déroulée pendant la période de croissance, les données des saisons de 2001 et 2002 sont exclues des analyses. Ainsi, un total de 13 PA a été analysé sur chaque arbre. Leurs variables sont combinées entre elles en fonction de leur âge ontogénique, de sorte que la première PA de toutes les tiges (base du tronc) soit associée, jusqu'à la 13^e PA formée dans la couronne (O'Reilly et Owens 1989).

Les racines des OA 2, 3 et 4 ont été sectionnées à un centimètre après chaque ramification. Les sections radiales ainsi obtenues ont été coupées à l'aide de lames de rasoir et colorées à la craie pour bien faire ressortir les cernes de croissance des racines (Schweingruber 1988). Ceux-ci étant excentrés, leur nombre a été compté sur le rayon le plus long, en utilisant une loupe binoculaire. La croissance annuelle en longueur des racines a été estimée compte tenu de l'absence de marqueurs externes indiquant les phases de repos entre les pousses annuelles. La longueur des segments (portion de racines délimitée par deux ramifications) a été additionnée lorsque le nombre de cernes était identique entre deux segments consécutifs. Si le nombre de cernes différait, la longueur du 1^{er} des deux segments consécutifs était divisée par $[1 + \text{la différence du nombre de cernes entre les deux segments}]$. La valeur obtenue correspondait alors à la longueur estimée pour chaque année séparant les deux segments consécutifs. Cette estimation peut conduire à une sur- ou une sous- estimation de la croissance annuelle en longueur des racines. Cependant, la fréquence de ramifications près de la tige était élevée (segments courts, < 15 cm), permettant une grande précision dans ce secteur. D'autre part, en s'éloignant de la tige, bien que la longueur des segments augmentait, la différence du nombre de cernes entre deux segments était de 2 ou 3 seulement. En tenant compte, pour les racines, qu'il n'y a pas de marqueur externe pour déterminer les arrêts de la croissance, donc les pousses annuelles, l'estimation de la croissance en longueur est considérée comme représentative. La longueur cumulée des OA 2, 3 et 4 a été additionnée en fonction de l'âge ontogénique, et ce pour

les 13 premières années du développement. La croissance en longueur cumulée des tiges et des racines a été comparée pour les six arbres, considérés individuellement.

5.2.6 Distribution dans l'espace des structures aériennes et souterraines

5.2.6.1 Projection latérale

La projection latérale se définit comme la longueur maximale des branches ou des racines à partir de la tige ou du pivot. Afin de limiter l'impact des valeurs extrêmes, la projection latérale de la cime correspondait à la moyenne de la longueur (en mètre) des quatre plus longues branches de la couronne. L'utilisation de quatre branches a été fixée du fait que les pins gris étudiés produisaient en moyenne 4,4 branches par verticille et que les valeurs extrêmes de la projection s'atténuaient à partir de quatre branches et cela, pour 90% des individus, tout en respectant la projection réelle de la cime.

Afin d'assurer une comparaison juste entre les structures aériennes et souterraines, quatre valeurs sont utilisées pour calculer la projection latérale des racines. La longueur des racines ne serait pas représentative, puisque celles-ci s'éloignent de la souche en utilisant une trajectoire non rectiligne. La projection a donc été calculée en fonction de la distance en ligne à partir de la souche jusqu'à l'extrémité de la racine. La distance a été mesurée pour les quatre extrémités de racines les plus éloignées de la souche et provenant de quatre racines différentes. La moyenne de ces quatre mesures a donnée la valeur de la projection latérale des racines.

5.2.6.2 Localisation des racines et des branches autour de l'axe principal (tige, pivot)

L'étude de la distribution des branches et des racines dans l'espace autour des pins gris porte sur 12 individus en milieu naturel et 14 en plantation. Les sillons de plantation, orientés nord-ouest / sud-est, ont été utilisés comme point de départ pour diviser l'espace autour des arbres en sept zones. La zone centrale était circulaire, centrée sur la tige et mesurait 60 cm de diamètre (largeur des sillons; figure 5.2B). Les zones périphériques, au nombre de six, présentaient une forme triangulaire, partant du tronc et s'ouvrant en un angle de 60°. La portion du triangle qui correspondait à la zone centrale a été exclue (triangle tronqué) pour la longueur des racines. Les zones opposées ont été groupées par deux, définissant trois secteurs autour des arbres (figure 5.2B). En plantation, le secteur 1 se superposait au sillon et les secteurs 2 et 3 se situaient sur les côtés. Sur le site naturel, les secteurs ont été orientés de la même manière, le secteur 1 se trouvant orienté selon un axe NO-SE. Cela a permis une meilleure parité entre les données des deux sites en réduisant l'influence potentielle de l'exposition.

Au niveau de la couronne, les branches ont été associées à l'un des trois secteurs (NO-SE / sillon, côté 1 ou côté 2) en fonction de son point d'insertion sur la tige (en degré par rapport au nord). La longueur des branches a été additionnée pour chaque secteur. Pour les racines, les secteurs ont été délimités précisément avec le logiciel AutoCad, ce qui a permis de déterminer la longueur des racines pour chaque secteur. Les données de longueur des branches et des racines par secteur ont été transformées en pourcentage de la longueur totale pour chaque arbre individuellement. Les valeurs ainsi obtenues ont été comparées entre les secteurs pour un même site et la même structure; entre les branches et les racines pour un même secteur et un même site; et finalement entre les sites pour une même structure et un même secteur. De plus, pour chaque arbre et chaque structure (branches ou racines), le secteur dont le pourcentage de la longueur était le plus élevé a été déterminé et comptabilisé. La distribution de fréquence qui en a résultée a été comparée entre les sites, pour les deux types de structures.

5.2.7 Analyses statistiques

L'organisation des données en plusieurs échelles influence la fréquence des éléments comparés pour chacune des analyses. Les 26 systèmes aériens étudiés ont édifié au total 1 663 branches en milieu naturel et 1 815 en plantation (tableau 5.2). Les 28 systèmes racinaires étudiés ont développé 198 racines principales en milieu naturel et 273 en plantation. La croissance en longueur, les ratios des structures aériennes / souterraines et la projection latérale des branches et des racines ont été analysés chez 12 individus en milieu naturel et 14 en plantation. La croissance en longueur cumulée par année a été analysée pour trois individus par site, du fait que l'âge des racines a été déterminé pour six individus seulement.

Le développement des arbres a été comparé entre le site naturel et la plantation. L'homogénéité des variances a été vérifiée pour chaque analyse, afin de s'assurer que le test statistique appliqué était le plus adéquat. Lorsque les données étaient réparties en deux catégories (site naturel ou plantation; branches ou racines), un test *t* pour variance homogène ou non, selon le cas, a été utilisé. Lorsque les données étaient réparties sur plus de deux catégories (répartition en surface), une analyse de variance (ANOVA) a été effectuée. Pour la comparaison de la distribution de fréquence, une analyse en tableau de contingence basée sur un test de khi-carré a été réalisée. Deux coefficients de comparaison, soit le ratio de Likelihood (RL) et le test de Pearson (TP), ont permis d'estimer les différences entre les distributions de fréquence. Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel Jump (JMP user's guide 2002).

5.3 RÉSULTATS

5.3.1 Croissance en longueur

Le ratio de la longueur totale des tiges sur la profondeur de la racine pivotante est significativement plus élevé en plantation qu'en milieu naturel ($p < 0,001$; tableau 5.3). Cela s'explique par le fait que la profondeur atteinte par la souche en plantation est près de deux fois plus petite que pour les arbres du site naturel ($p < 0,001$) alors que la longueur des tiges est comparable ($p = 0,220$). Le ratio de la longueur totale des branches sur la longueur totale des racines principales est plus petit en plantation qu'en milieu naturel ($p = 0,023$). Cette différence vient de la longueur des racines principales qui est significativement plus élevée en plantation ($p = 0,003$), alors que la longueur des branches entre les deux sites est comparable ($p = 0,066$).

Les racines des arbres plantés montrent un retard de croissance de trois à cinq ans par rapport au milieu naturel (figure 5.4). La longueur de la tige élaborée pendant la période de 1 à 5 ans après la germination correspond à 20% de la longueur totale des tiges après 13 ans en milieu naturel, et à 29% en plantation. Pour cette même période de 1 à 5 ans après la germination, les individus du site naturel ont déjà élaboré 29% de la longueur des racines, contre seulement 6% en plantation.

5.3.2 Projection de la couronne et des racines

La projection de la couronne des arbres plantés est de 1,3 m en moyenne et elle est significativement plus élevée que celle des arbres naturels (1,0 m; $p = 0,025$; tableau 5.3). Au niveau des systèmes racinaires, la projection moyenne atteint 2,4 m en plantation et 1,9 m en milieu naturel ($p = 0,052$). Ainsi, pour projection du système racinaire comparable, la couronne des arbres plantés est plus étalée que celle des arbres régénérés naturellement. Les arbres plantés tendent à développer un système racinaire plus étendu que la couronne, par rapport aux arbres du site naturel (tableau 5.3, ratio de la projection, $p = 0,012$).

5.3.3 Répartition spatiale

Le pourcentage de la longueur des branches dans l'espace autour des tiges se compare entre les deux sites, pour chacun des trois secteurs ($p_{br.} > 0,05$, tableau 5.4). Le pourcentage de la longueur des racines est significativement plus élevé dans le secteur 1 (sillon) pour les arbres plantés par rapport à ceux du site naturel ($p_{rac.} = 0,002$). En milieu naturel, le pourcentage de la longueur des branches se compare à celui des racines pour chacun des trois secteurs

($p_{nat.} > 0,05$). En plantation, le pourcentage de la longueur des racines dans le secteur 1 (sillon) est significativement plus élevé que pour les branches ($p_{pl.} < 0,001$).

Le pourcentage moyen de la longueur des branches et des racines est reproduit en considérant les valeurs pour les trois secteurs délimitant la surface autour des tiges, permettant de comparer la superposition de la couronne et du système racinaire (figure 5.5). En milieu naturel, la longueur (en pourcentage) des racines est comparable pour les trois secteurs ($p=0,168$), et significativement plus élevée pour les branches dans le secteur 2 ($p=0,033$). La couronne (ligne pleine, figure 5.5) se superpose aux racines (ligne pointillée) pour presque toute la surface (zone grise). En plantation, le patron diffère de celui observé en milieu naturel à trois niveaux. D'abord, la proportion de la longueur des branches et des racines est significativement plus élevée dans le secteur 1 (figure 5.5). Ensuite, le secteur 1 (celui correspondant au sillon) est privilégié pour la croissance des deux structures. Finalement, l'équilibre entre les surfaces occupées par la couronne et le système racinaire est moins important en comparaison du milieu naturel: la surface de la couronne qui ne se superpose pas au système racinaire est plus élevée.

Pour chaque arbre, le secteur ayant la valeur maximale de longueur a été identifié, pour les branches comme pour les racines. Au niveau des branches, la distribution de fréquence est comparable entre les deux sites, bien que neuf individus sur 14 en milieu naturel aient une longueur maximale de branches dans le secteur 2, alors qu'en plantation, huit arbres sur 14 présentent une longueur maximale dans le secteur 1 (tableau 5.4). Au niveau des racines, la distribution de fréquence diffère entre les sites ($p_{RL}=0,006$; $p_{TP}=0,015$). En milieu naturel, les trois secteurs présentent une longueur maximale de racines pour trois, cinq et six individus. En plantation, la longueur maximale de racines se situe dans le secteur 1 pour 13 des 14 individus; ce secteur comprend le sillon de scarifiage.

5.4 DISCUSSION

Les études portant sur la comparaison entre les structures aériennes et souterraines des arbres se concentrent plus souvent sur l'allocation des ressources et la distribution de la biomasse entre la couronne et le système racinaire (Bert et Danjon 2006; Xiao et Ceulemans 2004; Zerihun et Montagu 2004; McConnaughay et Coleman 1999). Cependant, l'étude de l'harmonisation entre ces deux éléments devrait aussi considérer l'équilibre nécessaire pour assurer le support et la stabilité de la tige. L'équilibre peut être analysé des points de vue mécanique (taille des éléments), spatial et temporel.

La longueur de la tige et de la racine pivotante s'ajuste mieux en milieu naturel (tableau 5.3). En plantation, la faible profondeur de la racine pivotante explique pourquoi le ratio est plus élevé (s'éloigne de la valeur idéale de 1). En effet, la longueur des tiges se compare entre les deux sites, alors que le pivot est près de deux fois plus profond sur le site naturel, apportant ainsi un support plus important pour la tige. Par contre, les pins gris issus de la plantation compenseraient en partie cette absence de pivot par une augmentation de la masse racinaire latérale. La longueur des racines principales, qui contribuent efficacement à la stabilité (Danjon et al. 2005; Coutts et al. 1999), atteint le double de celle des pins gris du site naturel (tableau 5.3). Les branches étant de longueur comparable entre les deux sites, le ratio de la longueur des branches sur les racines met en évidence que les arbres plantés présentent un meilleur équilibre entre ces deux structures, par rapport au milieu naturel. L'augmentation de la taille totale des ramifications latérales du système racinaire des pins gris plantés constituerait un processus de défense ou d'acclimatation permettant d'améliorer la stabilité de la tige (De Silva et al. 1999; Yura 1993).

Cependant, des différences majeures apparaissent entre les deux sites dès que les critères de comparaison se raffinent au niveau spatial et temporel, rarement comparé entre les tiges et les racines (Mickovski et Ennos 2003). Au niveau spatial, la projection de la couronne, plus élevée en plantation, découlerait de la différence de densité entre les deux sites (tableaux 5.1 et 5.3; Niemisto 1995). La projection des racines ne diffère pas, mais la probabilité se situe au seuil de la valeur alpha (0,05). Le ratio de la projection se trouve à l'avantage de la plantation, du fait que l'étendue de la couronne se juxtapose à un grand système racinaire. Cependant, cette valeur s'avère fiable seulement si les éléments structuraux se répartissent symétriquement dans l'espace, ce qui n'est pas le cas en plantation.

Ainsi, les racines des arbres plantés, bien plus nombreuses et plus longues que celles des pins gris du site naturel, se distribuent de manière rectiligne (50% des racines localisées sur le tiers de la surface, soit dans le secteur 1, tableau 5.4). Au niveau de la couronne, les branches s'avèrent plus longues dans le même sens que les racines, c'est-à-dire dans le secteur correspondant au sillon. La stabilité des arbres se trouverait donc réduite, perpendiculairement au sillon (figure 5.5). En milieu naturel, la stabilité de la tige se trouverait améliorer et les risques de renversement moindre, du fait que la longueur maximale des branches et des racines se situent dans des secteurs opposés, diminuant les risques liés à l'emprise du vent dans la couronne. Comme un arbre constitue une structure dynamique influencée par son environnement, la position spatiale des composantes doit donc être considérée pour évaluer les risques pour la sinuosité des tiges ou leur renversement (ce dernier demandant un suivi à très long terme).

Un autre élément majeur concernant l'harmonisation du développement des pins gris touche la croissance annuelle en longueur des racines. En plantation, la croissance des racines présente un retard de cinq ans par rapport au milieu naturel, bien que la tige se développe normalement pendant cette période (figure 5.4). Le pin gris est reconnu comme une essence à croissance rapide (Burns et Honkala 1990), d'où l'importance d'un ajustement de la croissance entre le système racinaire et la tige dès les premières années (Nielsen 1992 dans Sundström et Keane 1999). Cette lacune des pins gris plantés présente un risque pour le déséquilibre de la tige pendant cette période, ce qui pourrait découler vers une sinuosité.

La profondeur de l'enracinement, l'asymétrie de la répartition spatiale de la couronne et du système racinaire, ainsi que le décalage temporel de la croissance entre la tige et les racines augmentent les risques de sinuosité des tiges plantées (Rune 2003; Linsdtröm et Rune 1999; Sundström et Keane 1999; Édelin et Atger 1994; Burdett et al. 1986; Coutts 1983; Moss 1971). Cette sinuosité peut être induite par le vent ou la neige (Del Rio et al. 2004). Un vent unidirectionnel peut conduire soit à la formation d'une courbure basale (Del Rio et al. 2004; Mickovski et Ennos 2003), soit à une oscillation ou une inclinaison de la tige, donc à sa sinuosité (Nicoll et Dunn 2000; Chavasse 1978) soit à son renversement (Danjon et al. 2005; Lindström et Rune 1999; Stokes 1999).

Le poids de la neige peut provoquer une courbure de la tige. Le phénomène sera d'autant plus important en présence d'un déséquilibre dans la couronne, d'un vent dominant ou de l'âge des arbres (Petty et Worrell 1981). L'impact de ces deux facteurs (vent et neige) sur les arbres risque de prendre d'autant plus d'importance avec le temps. En effet, la couronne augmente en taille jusqu'à un certain point et les branches restent bien distribuées dans la couronne (tableau 5.4). L'effet des facteurs externes se trouve encore augmenté si la stabilité de l'arbre par les racines n'est pas assurée dans le temps dans toutes les directions, comme c'est le cas en plantation (tableau 5.4, figure 5.5). Sur les deux sites étudiés, l'impact de la neige pendant les premières années du développement présente sans doute un risque plus important que le vent. Le couvert de neige dans la région étudiée atteint une moyenne de 63 cm au cours de l'hiver, pour des précipitations totales de 303 cm (Environnement Canada 2005). Une accumulation de 60 cm s'avère suffisante pour incliner les tiges de certaines espèces (Homma 1997; Solantie 1994), induisant une courbure et la formation de bois de compression. Par contre, l'augmentation de la taille de la couronne avec le vieillissement des arbres amplifie l'emprise du vent, qui agirait alors de plus en plus sur l'oscillation des tiges. Les deux facteurs conjugués (une couronne remplie de neige et secouée par un vent important) pourraient accentuer les risques de renversement. À un

stade encore jeune, les risques restent faibles, mais à mesure que la couronne augmente en taille, la susceptibilité des individus au vent et à la neige va s'intensifier parallèlement (Rune 2003).

Compte tenu de la relation étroite entre le système racinaire et la stabilité de l'arbre, les caractéristiques et les déformations des racines influencent la rectitude des tiges, surtout en plantation (Del Rio 2004; Rune 2003; Lindström et Rune 1999; Édelin et Atger 1994). Chez les pins gris plantés, la distribution inégale des racines (tableau 5.4; figure 5.5), la distribution équilibrée des branches dans la couronne (tableau 5.4, figure 5.5), l'enracinement superficiel et l'absence de pivot (chapitre IV), le retard dans la croissance en longueur des racines (figure 5.4) contribuent tous au déséquilibre des tiges plantées. De plus, aucun réajustement ne survient après 15 ans de croissance pour limiter l'oscillation possible de la tige des pins gris plantés perpendiculairement au sillon. Danjon et al. (2005) ont noté que, lorsque le système racinaire de *Pinus pinaster* Ait. de jeunes individus est mal distribué, aucune correction n'apparaît avec le vieillissement, en raison de la réitération qui est rare ou absente chez les racines des pins en général (Sundström et Keane 1999; Burdett et al. 1986; Selby et Seaby 1982; Nambiar 1980). Le pin gris ne présente pas davantage de réitération des racines. Les déformations induites par les pratiques sylvicoles ne pourront pas être améliorées *a posteriori*. Les mesures d'amélioration devront donc être mises en place le plus tôt possible, pendant le processus de production des plants et leur mise en terre. Cela devient d'autant plus important que la diminution de la qualité du bois induite par la sinuosité subsiste, en raison du bois de compression formé pour améliorer la rigidité de la tige (Timell 1986), même si les déformations ne sont plus visibles à maturité (Rune 2003).

Sheedy (1997) suggérait de réduire le temps de production des plants, d'utiliser des récipients différents de ceux utilisés traditionnellement, et de ne plus creuser de sillons, qui limitent l'accès à l'ensemble des ressources du sol. La méthode de scarifiage utilisée sur le site planté (TTS-35 conventionnel) induit une concentration des racines dans un secteur restreint du sol. Des analyses portant sur d'autres types de préparation du sol pourraient démontrer l'avantage d'une pratique plutôt qu'une autre. Neuf ans après les recommandations de Sheedy, les méthodes ont peu (ou pas) changé et l'orientation des sillons ne prend en compte que le sens de la pente. En son absence, aucun autre facteur, tel que le vent dominant, n'est considéré pour déterminer l'orientation des sillons (J-P Girard, comm. pers.). Les problèmes de stabilité et de sinuosité des tiges de pins gris plantés découlent probablement des déformations et de la mauvaise répartition des racines dans le sol. La diminution de la qualité du bois des pins gris plantés pourrait conduire

à une surestimation du calcul de la possibilité forestière. Le risque accru de renversement d'individus dans les peuplements concernés constitue une préoccupation majeure qui devrait être incluse dans le suivi à long terme des peuplements forestiers. Ce risque, s'il s'avère important, pourrait réduire la possibilité forestière.

L'absence de réplication au niveau des traitements (une plantation et un peuplement naturel) limite les conclusions de l'étude aux deux sites étudiés. Cependant, les résultats obtenus ouvrent des possibilités pour des recherches futures et permettent de déterminer l'importance de caractériser le développement des pins gris dans leur ensemble, et pas seulement en fonction du type de structures analysées. La méthode de base utilisée pour les analyses, l'architecture des plantes, n'avait pas été testée auparavant pour le pin gris. En absence de répétition, la qualité et la fiabilité des résultats ont été privilégiées, ce qui a demandé un temps important pour la prise des mesures. Cependant, en contrôlant le plus possible les facteurs liés aux sites, les différences majeures peuvent en grande partie être assimilées à l'origine du peuplement. Ainsi, nous émettons deux hypothèses. D'abord que la sinuosité des tiges en plantation s'expliquerait par la mauvaise qualité du développement des racines dans le temps et l'espace. Ensuite, la plantation étudiée présenterait un risque accru de renversement avec le vieillissement des tiges et l'augmentation de la taille de la couronne, du fait ici aussi du développement spatio-temporel des racines. Ces hypothèses demandent à être validées par l'étude de plusieurs sites à différents stades de développement des pins gris, tant en plantation qu'en milieu naturel. Différents modes de scarifiage donneraient peut-être des résultats différents et un mode en particulier pourrait être moins dommageable pour les racines, ce qui mérite aussi une étude plus approfondie.

Tableau 5.1 Densité (n) et pourcentage (%) des espèces d'arbre par hectare sur les deux sites étudiés. Densité de plantation: 2 500 plants ha⁻¹.

	Naturel		Planté	
	n	%	n	%
Pin gris	10 250	84,9	3 650	78,9
Épinette noire	1 425	11,8	500	10,8
Feuillus	400	3,3	475	10,3
Total	12 075	100,0	4 625	100,0

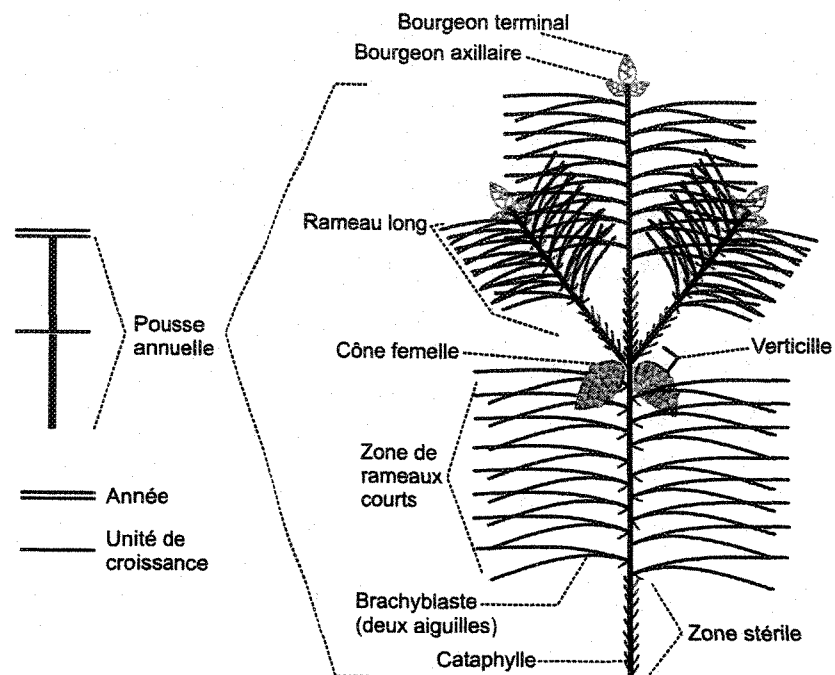


Figure 5.1 Représentation schématique d'une pousse annuelle (PA) polycyclique (plusieurs unités de croissance – UC). Morphologie des UC et position des structures botaniques dans l'UC chez le pin gris. Adaptée de Caraglio et Barthélémy (1997).

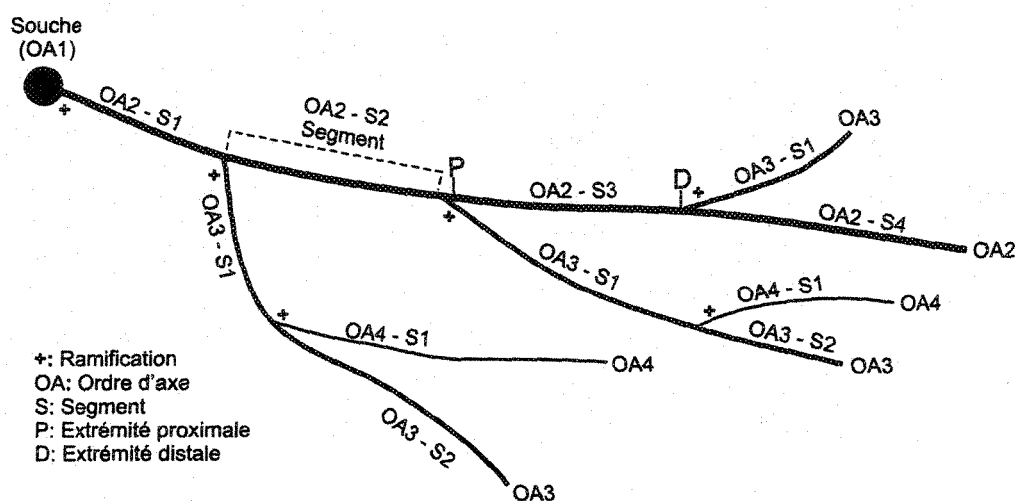


Figure 5.2 Exemple d'une racine et de la numérotation utilisée pour les différents ordres d'axe racinaires (OA 1 à 4). Chaque ramification est indiquée par le symbole +. Un segment (S) de racine est défini entre chaque ramification et l'âge des racines a été compté à l'extrémité proximale des segments.

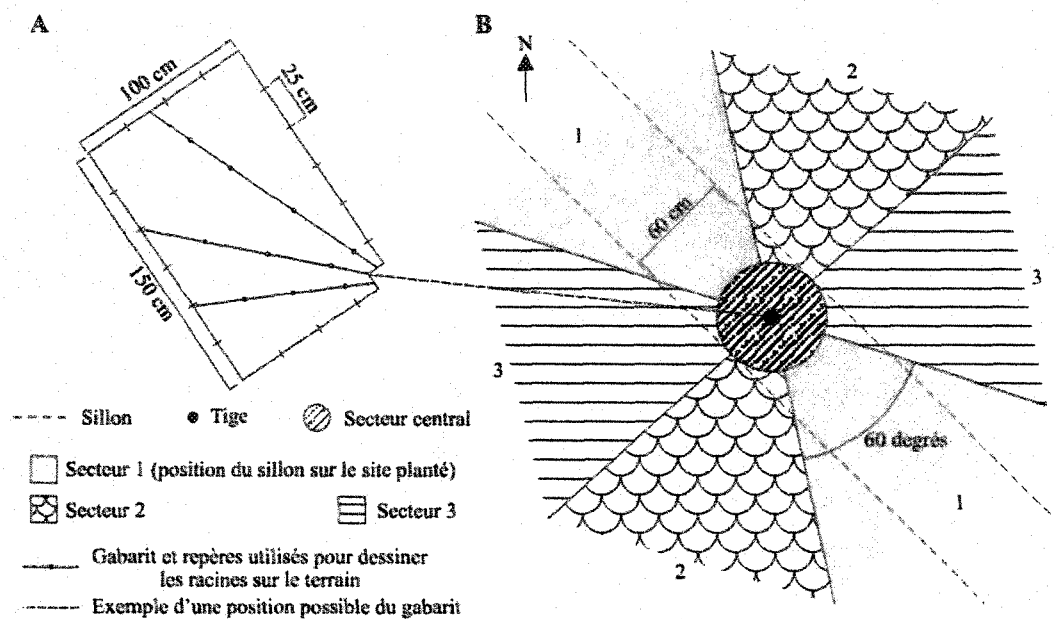


Figure 5.3 A) Schéma du gabarit utilisé pour dessiner les racines dans l'espace autour des tiges. B) Position du sillon sur le site planté et des trois secteurs qui sont utilisés pour délimiter la surface du sol entourant la tige.

Tableau 5.2 Nombre (*n*) de structures botaniques aériennes et souterraines utilisées pour les analyses, pour les deux sites à l'étude.

			SITES	
			NATUREL	PLANTÉ
Individus ¹	Aérien		12	14
	Souterrain		14	14
Ordre d'axe 2 ¹	Branches	Total	1663	1815
		Moy. par ind.	128	130
	Racines	Total	198	273
		Moy. par ind.	14	20
Profondeur des racines principales			6	6
Analyses temporelles			3	3

¹ Données générales de la croissance (croissance en longueur; ratio aérien / souterrain; distribution dans l'espace).

Tableau 5.3 Comparaison de la longueur totale (m) des structures aériennes (tige et branches) et souterraines (racine pivotante et racines principales) des pins gris entre les sites étudiés, ainsi que la projection (m) de la cime et du système racinaire. Les ratios ajustés des longueurs des structures aériennes sur les longueurs des structures souterraines sont également présentés.

Variables	Sites	Moy. \pm err.type ¹	prob. > t ²
Tige (longueur)	Naturel	3,93 \pm 0,21	0,220
	Planté	4,31 \pm 0,17	
Branches (longueur)	Naturel	39,17 \pm 4,04	0,066
	Planté	49,93 \pm 3,84	
Projection de la couronne (moy. des 4 plus longues branches)	Naturel	1,03 \pm 0,09	0,025
	Planté	1,30 \pm 0,06	
Racine pivotante (profondeur)	Naturel	0,35 \pm 0,02	<0,001
	Planté	0,19 \pm 0,02	
Racines principales (longueur)	Naturel	11,63 \pm 1,81	0,003
	Planté	19,87 \pm 1,65	
Projection du système racinaire (moy. de la distance max. de 4 racines)	Naturel	1,88 \pm 0,23	0,052
	Planté	2,43 \pm 0,15	
Tige / Racine pivotante	Naturel	10,40 \pm 0,73	< 0,001
	Planté	23,47 \pm 0,78	
Branches / Racines principales	Naturel	3,47 \pm 0,29	0,023
	Planté	2,64 \pm 0,19	
Projection couronne / système racinaire	Naturel	0,52 \pm 0,02	0,012
	Planté	0,60 \pm 0,02	

¹ Moy. \pm err. type = Moyenne \pm erreur type.

² Les variables sont comparées entre les deux sites par un test *t* (prob. > |t|).

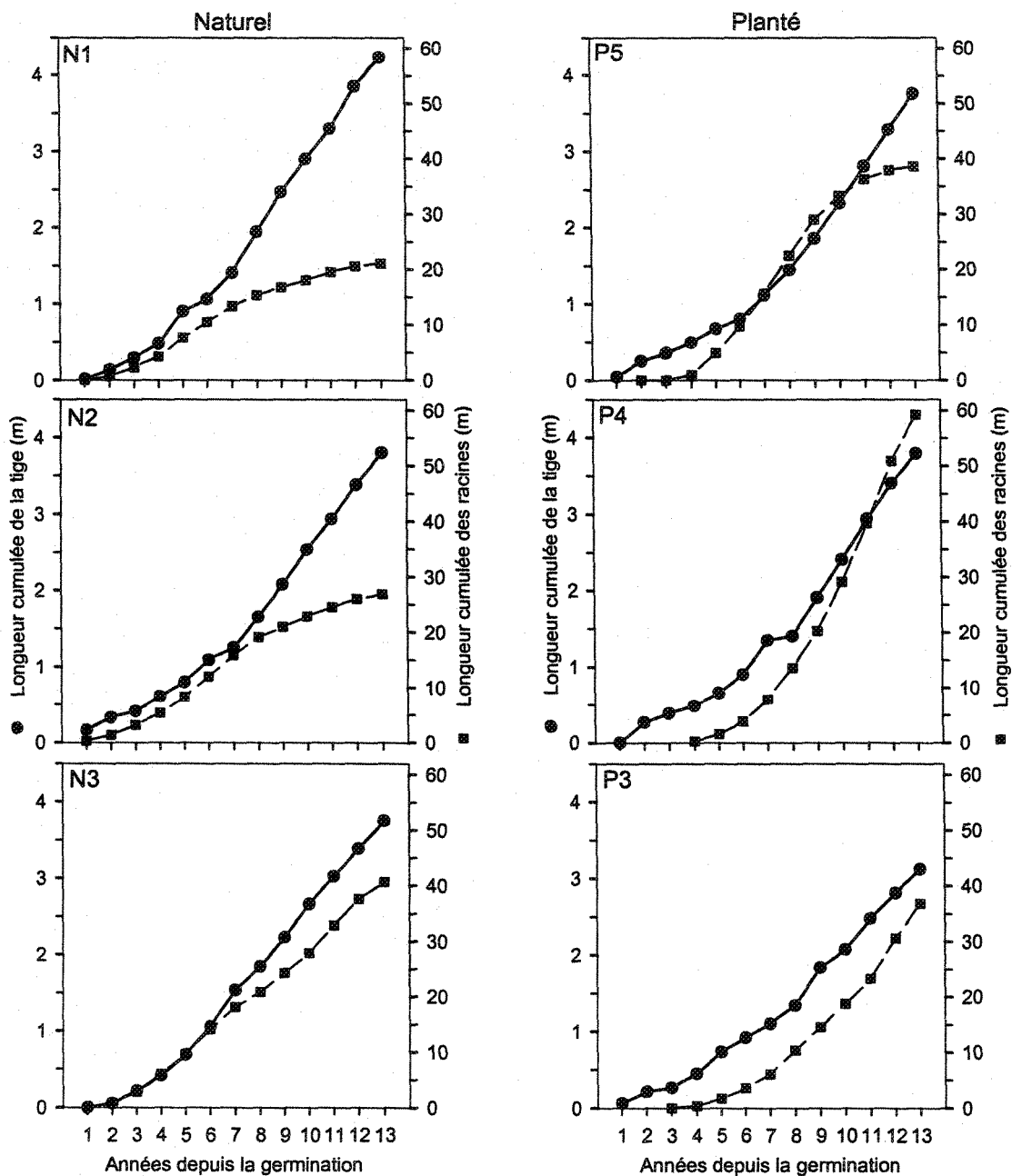


Figure 5.4. Relation entre la croissance en longueur cumulée (m) des tiges et des racines dans le temps, pour trois individus naturels (à gauche) et trois plantés (à droite).

● Tige

■ Racines

Tableau 5.4 Pourcentage de la longueur des branches ou des racines localisées dans l'un des trois secteurs (sect.) divisant l'espace autour de la tige ET distribution de fréquence des secteurs de répartition latérale dont le pourcentage de la longueur de branches ou de racines est le plus élevé. Lorsqu'un individu présentait un pourcentage comparable de la longueur entre deux secteurs (< 1% de différence), les deux secteurs étaient alors comptés¹. Le secteur 1 correspond à la position du sillon sur le site planté.

Pourcentage de la longueur des racines									
	Secteur 1			Secteur 2			Secteur 3		
	Branches	Racines	prob. > t ²	Branches	Racines	prob. > t ²	Branches	Racines	prob. > t ²
Site Naturel	33,8±1,3	36,9±3,2	0,385*	36,2±0,9	30,2±3,7	0,138*	30,0±1,0	26,6±3,5	0,382*
Site Planté	35,8±1,4	48,1±2,0	<0,001	33,7±0,9	24,6±2,4	0,002*	30,5±1,2	27,3±2,3	0,234*
prob. > t ³	0,287	0,002		0,066	0,064		0,774	0,766	

Distribution de fréquence (nombre d'arbre dont le % maximal de la longueur se situe dans un secteur)				
	Sect. 1	Sect. 2	Sect. 3	Khi carré ⁴
Branches	Site Naturel 3	9	0	p _{RL} =0,076
	Site Planté 8 (i)	4 (i, j)	3 (j)	p _{TP} =0,111
Racines	Site Naturel 5	6	2	p _{RL} =0,006
	Site Planté 13	0	1	p _{TP} =0,015

¹ Les lettres i et j indiquent dans quels secteurs un même individu est représenté plus d'une fois.

² Comparaisons intra-sites.

³ Comparaisons inter-sites.

⁴ Test de khi² en tableau de contingence, entre les sites (p_{RL}= ratio de Likelihood; p_{TP}= test de Pearson).

* La variance n'était pas homogène.

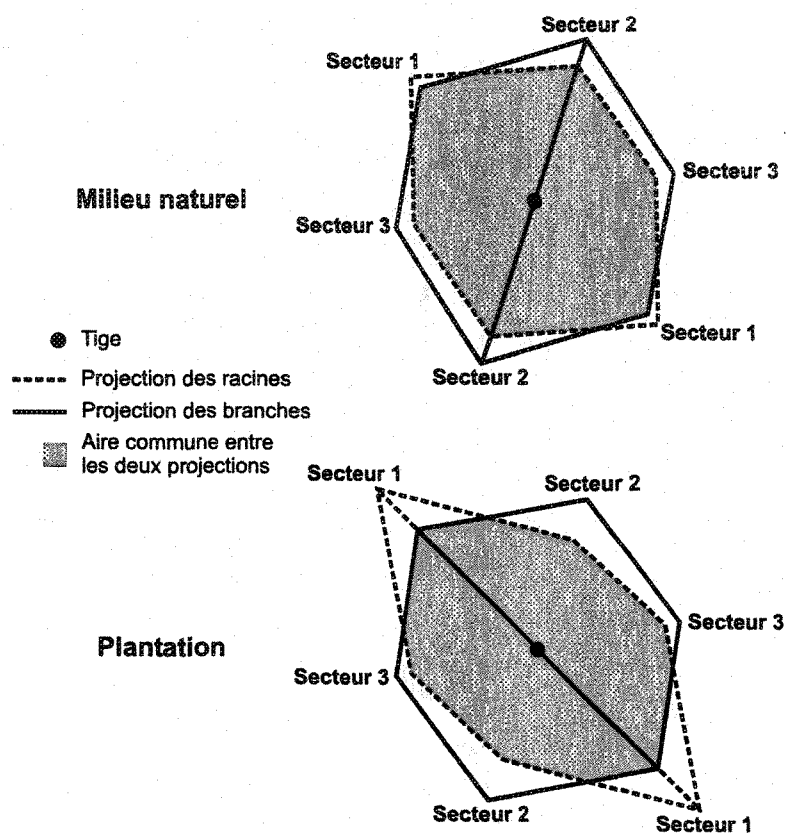


Figure 5.5 Représentation de la projection des branches et des racines, basée sur la moyenne des pourcentages de longueur (des branches ou des racines) dans chaque secteur. Les lignes passant par la tige indiquent les différences significatives pour la structure (milieu naturel: secteur 2 pour les branches, pas de différence pour les racines; plantation: secteur 1 pour les branches et les racines).

5.5 RÉFÉRENCES

- Atger, C. et Édelin, C. 1994. Stratégie d'occupation du milieu souterrain par les systèmes racinaires des arbres. *Revue d'Écologie (Terre et vie)*. 49:343-356.
- Auberlinder, V. 1983. De l'instabilité du pin maritime. *Annales de recherche sylvicoles*. Paris AFOCEL. 139-177.
- Barette, Y.; Gauthier, G. et Paquette, A. 1996. Aménagement de la forêt pour fins de production ligneuse. *In: Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, Manuel de foresterie*, chapitre 15. Les presses de l'Université Laval, Ste-Foy. 647-672.
- Barthélémy, D. 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica*. 39:309-323.
- Bauce, É.; Crépin, M. et Carisey, N. 1994. Spruce budworm growth, development and food utilization on young and old balsam fir trees. *Oecologia*. 97:499-507.
- Bégin, C. et Filion, L. 1999. Black spruce (*Picea mariana*) architecture. *Canadian Journal of Botany*, 77:664-672.
- Béland, M. et Bergeron, Y. 1993. Ecological factors affecting abundance of advanced growth in jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) stands of the boreal forest of northwestern Quebec. *The Forestry Chronicle*. 561-538.
- Béland, M.; Bergeron, Y. et Zarnovican, R. 1999. Natural regeneration of jack pine following harvesting and site preparation in the Clay Belt of northwestern Quebec. *Forestry Chronicle*. 75:821-831.
- Bert, D et Danjon, F. 2006. Carbon concentration variations in the roots, stem and crown of mature *Pinus pinaster* (Ait.). *Forest Ecology and Management*. 222:279-295.
- Blais, L.; Blais, G.; Carpentier, J.-P.; Cloutier, J.; Del Degan, B.; Demers, D.; Gagnon, R.; Létourneau, J.-P.; Morin, P.; Perron, J.-Y. et Richard, Y. 1996. Inventaire forestier. *In: Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, Manuel de foresterie*, chapitre 6. Les presses de l'Université Laval, Ste-Foy. 389-473.
- Bond-Lamberty, B.; Wang, C. et Gower, S.T. 2002. Aboveground and belowground biomass and sapwood area: allometric equations for six boreal tree species of northern Manitoba. *Canadian Journal of Forest Research*. 32:1441-1450.
- Burdett, A.N. 1979. Juvenile instability in planted pines. *Irish Forestry*. 36:36-47.
- Burdett, A.N.; Coates, H.; Erenko, R. et Martin, P.A.F. 1986. Toppling in British Columbia's Lodgepole pine plantations: significance, cause and prevention. *Forestry Chronicle*. 62:433-439.
- Burns, R.M. et Honkala, B.H. 1990. Silvics of North America: 1. Conifers. *Agriculture Handbook* 654. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. 675p.

- Caraglio, Y. et Barthélémy, D.** 1997. Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. *In*: Bouchon, J.; de Reffye, P. et Barthélémy, D. Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux. Sciences Update. INRA, Versailles. 11-87.
- Chavasse, C.G.R.** 1978. The root form and stability of planted trees with special reference to nursery and establishment practice. *In*: Van Eerden, E. et Kinghorn, J.M. Proceedings of the Root form of planted trees symposium. Victoria, B.-C. 16-19 mai 1978. British Columbia Ministry of Forest; Canadian Forest Service. 54-64.
- Chrosiewicz, Z.** 1988. Jack pine regeneration following postcut burning under seed trees in central Saskatchewan. *Forestry Chronicle*. 64:315-319.
- Cohn, D.S.** 1995. AutoCAD LT - The Complete Guide. Addison Wesley Publishing Company. Boston, MA (USA). 625p.
- Coulombe, G.; Huot, J.; Arsenault, J.; Baucé, E.; Bernard, J.-T.; Bouchard, A.; Liboiron, A. A. et Szaraz, G.** 2004. Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. Bibliothèque nationale du Québec. 307p.
- Coutts, M.P.** 1983. Root architecture and tree stability. *Plant and Soil*. 71:171-188.
- Coutts, M.P.; Nielsen, C.C. N. et Nicoll, B.C.** 1999. The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers. *Plant and Soil*. 217:1-15.
- Coutts, M.P.; Walker, C. et Burnand, A.C.** 1990. Effects of establishment method on root form of lodgepole pine and sitka spruce and on the production of adventitious roots. *Forestry*. 63:143-159.
- Crémière, L.** 1994. Conteneurs: quelles conséquences pour le pin maritime? AFOCEL-ARMEF, Informations-Forêt, no 1: 69-88.
- Danjon, F.; Fourcaud, T. et Didier B.** 2005. Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *New Phytologist*. 168: 387-400.
- Danjon, F.; Sinoquet, H.; Godin, C.; Colin, F. et Drexhage, M.** 1999a. Characterisation of structural tree root architecture using 3d digitising and AMAPmod software. *Plant and Soil*. 211:241-258.
- Danjon, F.; Bert, D.; Godin, C. et Trichet, P.** 1999b. Structural root architecture of 5-year-old *Pinus pinaster* measured by 3D digitising and analysed with AMAPmod. *Plant and Soil*. 217:49-63.
- De Foresta, H.** 1983. Le spectre architectural: Application à l'étude des relations entre architecture des arbres et écologie forestière. Bulletin du Musée national d'histoire naturelle. Paris. 4^e série, volume 5, section B, *Adansonia*, no 3. 295-306.
- Del Rio, M.; Bravo, F.; Pando, V.; Sanz, G. et de Grado, R.S.** 2004. Influence of individual tree and stand attributes in stem straightness in *Pinus pinaster* Ait. stands. *Annals of Forest Science*. 61:141-148.

- De Silva, H.N.; Hall, A.J.; Tustin, D.S. et Gandar, P.W.** 1999. Analysis of distribution of root length density of apple trees on different dwarfing rootstocks. *Annals of Botany*. 83:335-345.
- Drexhage, M.; Chauviere, M.; Colin, F. et Nielsen, C.N.N.** 1999. Development of structural root architecture and allometry of *Quercus petraea*. *Canadian Journal of Forest Research*. 29:600-608.
- Édelin, C. et Atger, C.** 1994. Stem and root tree architecture: questions for plant biomechanics. *Biomimetics*. 2:253-266.
- Environnement Canada.** 2005. Archives nationales d'information et de données climatologiques. Normales climatiques: http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/index_f.html
- Fantin, N. et Morin, H.** 2002. Croissance juvénile comparée de deux générations successives de semis d'épinette noire issus de graines après feu en forêt boréale, Québec. *Canadian Journal of Forest Research*. 32:1478-1490.
- Feret, P.P. et Kreh, R.E.** 1985. Seedling root growth potential as an indicator of loblolly pine field performance. *Forest Science*. 31:1005-1011.
- Gartner, H.** 2004. Die wurzel als anker: dreidimensionale erfassung der wurzelausbreitung unter berücksichtigung der holzanatomie. *Forum für Wissen 2004, Schutzwald und Naturgefahren*. 43-46.
- Godin, C. et Caraglio, Y.** 1998. A multiscale model of plant topological structures. *Journal of Theoretical Biology*. 191:1-46.
- Godin, C. et Guédon, Y.** 2001. AMAPmod: Introduction and reference manual .Version 1.8 Ed. Montpellier: INRA (Marie-Hélène Lafond, marie-helene.lafond@cirad.fr);pp.
- Godin, C.; Costes, E. et Sinoquet, H.** 1999a. A Method for Describing Plant Architecture which Integrates Topology and Geometry. *Annals of Botany*. 84:343-357.
- Godin, C.; Guédon, Y. et Costes, E.** 1999b. Exploration of a plant architecture database with the AMAPmod software illustrated on an apple tree hybrid family. *Agronomie*. 19:163-184.
- Gouvernement du Québec.** 2006. Loi sur les forêts. L.R.Q., chapitre F-4.1. Éditeur officiel du Québec.
http://www2.publicationsduquebec.gouv.qc.ca/dynamicSearch/telecharge.php?type=2&file=/F4_1/F4_1.html
- Guédon, Y.; Barthélémy, D. et Caraglio, Y.** 1997. Analyzing spatial structures in forest tree architecture. *In: Amaro, A. et Tomé, M. Empirical and process-based models for forest tree and stand growth simulation. Workshop. Edicoes Salamandra. Oeiras, Portugal. 21-27 september 1997.* 23-42.
- Hallé, F. et Edelin, C.** 1986. L'analyse architecturale des arbres. 6ème Colloque Recherches Fruitières. Bordeaux, France: 5-19.
- Halter, M. R.; Chanway, C.P. et Harper, G.J.** 1993. Growth reduction and root deformation of containerized Lodgepole pine saplings 11 years after planting. *Forest Ecology and Management*. 56:131-146.

- Homma, K.** 1997. Effects of snow pressure on growth form and life history of tree species in Japanese beech forest. *Journal of Vegetation Science*. 8:781-788.
- Janas, P.S. et Brand, D.G.** 1988. Comparative growth and development of planted and natural stands of jack pine. *Forestry Chronicle*. 64:320-328.
- JMP User's guide.** 2002. Jump software, version 5. SAS Institute Inc. Cary, NC (USA).
- Krause, C. et Morin, H.** 2005 Adventive-root development in mature black spruce and balsam fir in the boreal forests of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*. 35:2642-2654.
- Krause, C.; Plourde, P.-Y. et Gagnon, R.** 2002. Gauchissement de la tige d'épinette noire et de pin gris après plantation. UQAC, Chicoutimi. 31p.
- Lindström, A. et Rune, G.** 1999. Root deformation in plantations of container-grown Scots pine trees: effects on root growth, tree stability and stem straightness. *Plant and Soil*. 217:29-37.
- Martinez-Sanchez, J.J.; Ferrandis, P.; Trabaud, L.; Galindo, R.; Franco J.A. et Herranz J.M.** 2003. Comparative root system structure of post-fire *Pinus halepensis* Mill. and *Cistus monspeliensis* L. saplings. *Plant Ecology*. 168:302-320.
- McConnaughay, K.D.M. et Coleman, J.S.** 1999. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*. 80:2581-2593.
- Mickovski, S.B. et Ennos, A.R.** 2003. The effect of unidirectional stem flexing on shoot and root morphology and architecture in young *Pinus sylvestris* trees. *Canadian Journal of Forest Research*. 33:2202-2209.
- Moss, A.** 1971. An investigation of basal sweep of lodgepole and shore pines in Great Britain. *Forestry*. 44:43-65.
- Nambiar, E.K.S.** 1980. Root configuration and root regeneration in *Pinus radiata* seedlings. *New Zealand Journal of Forestry Science*. 10:249-263.
- Nicolini, E.; Barthélémy, D. et Heuret, P.** 2000. Influence de la densité du couvert forestier sur le développement architectural de jeunes chênes sessiles, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) en régénération forestière. *Canadian Journal of Botany*. 78:1531-1544.
- Nicoll, B.C. et Dunn, A.J.** 2000. The effects of wind speed and direction on radial growth of structural roots. *In: Stokes, A. The supporting roots of trees and woody plants: Form, function and physiology*. Kluwer Academic Publishers. 219-225.
- Nicoll, B. C.; Easton, E.P.; Milner, A.D.; Walker, C. et Coutts, M. P.** 1995. Wind stability factors in tree selection: distribution of biomass within root systems of Sitka spruce clones. *In: Coutts, M. P. et Grace, J. Wind and trees*. Cambridge University Press. 276-292.
- Nielsen, C.N.** 1992. Will traditional conifer tree breeding for enhanced stem production reduce wind stability? *Silvae Genetica*. 41:307-318.
- Niemisto, P.** 1995. Influence of initial spacing and row-to-row distance on the crown and branch properties and taper of silver birch (*Betula pendula*). *Scandinavian Journal of Forest Research*. 10:235-244.

- O'Reilly, C. et Owens, J.N. 1989. Polycyclic growth and branching in the upper crown in provenances of lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Research*. 19:79-87.
- Parent, B. et Fortin, C. 2004. Ressources et industries forestières: portrait statistique, édition 2004. Ministère des ressources naturelles et de la faune, gouvernement du Québec.
<http://www.mrnf.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissances-statistiques-complete.jsp#0>
- Paterson, J.M. et Maki, D.S. 1994. Effect of initial seedling morphology and planting practices on field performance of jack pine 6 years after planting. Sault Ste. Marie, Ontario: Ontario Ministry of natural Resources. Forest research report no 130. 1-15.
- Petty, J.A. et Worrell, R. 1981. Stability of coniferous tree stems in relation to damage by snow. *Forestry*. 54:115-128.
- Rune, G. 2003. Slits in container wall improve root structure and stem straightness of outplanted Scots pine seedlings. *Silva Fennica*. 37:333-342.
- Sabatier, S.; Baradat, P. et Barthélémy, D. 2003. Intra and interspecific variations of polycyclism in young trees of *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex. Carrière and *Cedrus libani* A. Rich (Pinaceae). *Annals of Forest Science*. 60:19-29.
- Sakals, M.E. et Sidle, R.C. 2004. A spatial and temporal model of root cohesion in forest soils. *Canadian Journal of Forest Research*. 34:950-958.
- Saucier, J.-P.; Bergeron, J.-F.; Grondin P. et Robitaille, A. 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3e version) : un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des Ressources naturelles du Québec. Supplément de l'Aubelle, no 124, 12 p.
- Schweingruber, F.H. 1988. Tree rings basic and applications of dendrochronology. Dordrecht. Kluwer Academic Publishers. 276p.
- Selby, C. et Seaby, D.A. 1982. The effect of auxins on *Pinus contorta* seedling root development. *Forestry*. 55:125-135.
- Sheedy, G. 1984. Mesures et observations de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) en contenant et à racines nues, trois ans après la plantation. Ministère des Forêts, Québec. Note de recherche forestière no. 21. 13p.
- Sheedy, G. 1989. Instruction concernant l'observation, le mesurage et l'échantillonnage des plantations pour évaluer la stabilité des plants et la qualité de leur système racinaire. Ministère des Forêts, Direction de la recherche forestière, Québec. Rapport interne no. 315. 16p.
- Sheedy, G. 1997. La stabilité des plants en contenant: qu'en est-il exactement? (résultats des évaluations réalisées dans 43 plantations de pin gris et d'épinette noire de l'Abitibi). Ministère de la forêt, Québec. Note de recherche forestière no. 45. 16p.
- Smit, J. et Van den Driessche, R. 1992. Root growth and water use efficiency of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) and lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.) seedlings. *Tree-Physiology*. 11:401-410.

- Solantie, R.** 1994. Effect of weather and climatological background on snow damage of forest in southern Finland in November 1991. *Silva Fennica*. 28:203-211.
- Stokes, A.** 1999. Strain distribution during anchorage failure of *Pinus pinaster* Ait. at different ages and tree growth response to wind-induced root movement. *Plant and Soil*. 217:17-27.
- Stokes, A.; Fitter, A.H. et Coutts, M.P.** 1995. Responses of young trees to wind and shading: effects on root architecture. *Journal of Experimental Botany*. 46:1139-1146.
- St-Pierre, H.; Gagnon, R. et Bellefleur, P.** 1991. Distribution spatiale de la régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Réserve faunique Ashuapmushuan, Québec. *Canadian Journal of Botany*. 69:717-721.
- Sundström, E. et Keane, M.** 1999. Root architecture, early development and basal sweep in containerized and bare-rooted Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Plant and Soil*. 217:65-78.
- Timell, T.E.** 1986. Mechanism of compression wood action. Compression wood in gymnosperms. Vol. 1,2 and 3. Berlin: Springer-Verlag. 2150p.
- Tremblay, M.** 1987. La régénération naturelle des forêts résineuses au Québec: une vision provinciale. 68^e congrès annuel de « Canadian Pulp and Paper Producers Association ». March 1987. Montréal, Québec.
- Watson A.J. et Tombleson, J.D.** 2002. Toppling in juvenile pines: A comparison of the root system characteristics of direct-sown seedlings, and bare-root seedlings and cuttings. *Plant and Soil*. 239:187-196.
- Xiao, C.W. et Ceulemans, R.** 2004. Allometric relationships for below- and aboveground biomass of young Scots pines. *Forest Ecology and Management* 203:177-186.
- Yura, H.** 1993. Comparative ecophysiology of *Larix kaempferi* (Lamb) Carr and *Abies veitchii* Lindl. 3. Analysis of factors determining the differences in root depth. *Ecological Research*. 8:73-80.
- Zar, J.H.** 1984. Biostatistical Analysis. 2nd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 717p.
- Zerihun, A. et Montagu, K.D.** 2004. Belowground to aboveground biomass ratio and vertical root distribution responses of mature *Pinus radiata* stands to phosphorus fertilization at planting. *Canadian Journal of Forest Research*. 34:1883-1894.

CHAPITRE VI

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'importance de la matière ligneuse dans le fonctionnement de nos sociétés conduit à une exploitation intensive des forêts. Cette exploitation doit répondre à des impératifs à la fois économiques, écologiques et sociaux, qui constituent les trois éléments clés du développement durable (Guay et al. 2004; Villeneuve 1998). Pour parvenir à concilier ces trois éléments, les impacts de l'exploitation forestière doivent être clairement compris, dans le but d'améliorer constamment les pratiques. Au Québec, la forêt boréale constitue le principal réservoir de la ressource en bois de la province, les principales espèces récoltées étant l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) et le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.). La régénération des forêts de pins gris en peuplement pur dépend des feux de forêts (Burns et Honkala 1990; Abrams et al. 1985; Cayford et McRae 1983; Maissurow 1941). Après une coupe, le recours à la plantation se présente souvent comme la seule possibilité afin d'assurer le retour de ces peuplements. La qualité des forêts de pins gris plantés s'avère de première importance, puisqu'elles deviendront les forêts de demain. Il est donc essentiel de déterminer l'impact de la plantation sur la croissance, le développement et l'architecture de cette espèce.

L'objectif principal de cette thèse consistait à caractériser le développement du pin gris, en fonction de l'origine du peuplement (naturel ou planté), tant au niveau des structures botaniques aériennes que souterraines. Dans le second chapitre, un critère particulier de l'architecture du pin gris, le polycyclisme, a permis de décrire la morphogenèse fondamentale de l'axe principal (tige). Les troisième et quatrième chapitres abordaient respectivement la caractérisation des tiges et des systèmes racinaires, selon que les individus provenaient d'un site naturel ou d'un site planté. Au niveau des structures aériennes, le critère de sinuosité de la tige a également été considéré. Enfin, le cinquième chapitre a évalué les liens d'architecture, de développement et de croissance entre les structures aériennes et souterraines, en fonction de l'origine des peuplements.

6.1 SYNTHÈSE DES RÉSULTATS

6.1.1 Évolution du polycyclisme

Le développement architectural du pin gris se définit par le modèle de Rauh (Hallé et Oldeman 1970). La croissance rythmique typique de ce modèle s'évalue facilement chez le pin gris, à la fois par la présence de marqueurs externes et internes. Chez cette espèce, ce caractère se complexifie pendant la phase de croissance juvénile, du moins pour les 16 années étudiées. D'abord monocycliques, les pousses deviennent majoritairement bicycliques dès leur 7^e année. À partir de l'âge de cinq ans, elles produisent de plus en plus de pousses tricycliques, pousses qui deviennent majoritaires après 14 ans. La complexification de la morphogenèse de la tige joue un rôle sur

plusieurs critères de la croissance des arbres. Les pousses polycycliques sont plus longues, elles produisent plus de branches, donc plus de nœuds et plus de biomasse photosynthétique. De plus, les pousses ayant au moins deux unités sont primordiales pour l'édification de cônes femelles, absents des pousses monocycliques. Les pousses ayant trois unités présentent un gain en volume de tige proportionnellement moins important que celui apporté par les PA bicycliques, car la troisième UC de l'année est très courte.

Les variables analysées concernant l'évolution du polycyclisme permettent de mieux comprendre comment les pins gris édifient leur axe principal pendant la phase juvénile. Ces connaissances constituent des éléments importants qui doivent être connus avant de pouvoir sélectionner des arbres présentant une meilleure croissance et une qualité de bois supérieure. Ainsi, le développement de pousses annuelles polycycliques favorise la croissance en longueur des tiges, ce qui représente un gain en volume. Cette capacité accrue de croître découle en partie de l'augmentation de la biomasse photosynthétique apportée par le plus grand nombre de branches édifiées par des pousses polycycliques. Cependant, cela implique un nombre de nœuds plus élevé, ce qui n'est pas souhaitable, car ils influencent négativement la qualité du bois. De plus, les pousses polycycliques jouent un rôle dans la distribution des verticilles, donc sur l'espacement entre les nœuds. Plus deux verticilles sont rapprochés, plus les nœuds se concentrent sur une zone de la tige, ce qui diminue aussi la qualité du bois. Ainsi, les résultats obtenus indiquent que, pour le pin gris, la formation de plus de deux cycles par an n'apporterait pas un avantage suffisant en terme de croissance. En effet, la 3^e unité de l'année est très courte, contribuant peu au gain en volume, tout en augmentant la concentration des nœuds dans la zone de la tige concernée. De plus, une distance minimale entre les verticilles est requise pour assurer que chaque branche participe à la photosynthèse (Hilbert et Messier 1996). La 3^e unité des pousses tricycliques n'atteint pas cette distance minimale, ce qui réduit probablement l'apport énergétique du verticille sous-jacent. Ainsi, la formation de quatre ou cinq unités par an (Tremblay 2005; Rudolph 1964) ne constituerait probablement pas un avantage supplémentaire pour le pin gris, si la longueur des unités diminue avec l'augmentation du nombre des unités. Cependant, aucune donnée ne permet actuellement d'évaluer ce critère à plus long terme, d'où l'intérêt de poursuivre les études sur le sujet, en augmentant le nombre de sites et l'âge des individus analysés.

L'analyse pourrait inclure la capacité photosynthétisante de chaque type de branche, en fonction de sa position morphologique dans la pousse annuelle et la caractérisation des pousses annuelles composée de plus de trois unités. Ce genre d'analyse permettrait de confirmer les critères sur lesquels les programmes de sélection doivent mettre l'emphasis pour le pin gris. D'autres espèces,

comme *Picea mariana* (Mill.) BSP ou *Abies balsamea* (L.) Mill., édifient des verticilles au niveau des bourgeons de dormance hivernal et les autres ramifications issues de la tige se situent sur la pousse annuelle, et ne sont pas (ou rarement) verticillés (Édelin 1977). Il serait intéressant de déterminer lequel de ces deux modes d'édification des pousses est le plus favorable pour la croissance et la qualité du bois.

6.1.2 Peuplement naturel, plantation et forme de tige

Après 13 ans de croissance, et quelle que soit l'origine du site, les arbres sinueux tendent à être de plus petites dimensions que les arbres droits (longueur de la tige, diamètre à la base du tronc, biomasse photosynthétique). Ces différences découlent du nombre d'unités moins élevé produit par les arbres sinueux, ce qui joue directement sur le nombre de branches et donc sur la biomasse photosynthétique disponible. Le retard noté dans l'apparition des pousses annuelles polycycliques des arbres sinueux explique le mieux la taille réduite des pins gris sinueux. Cependant, l'évolution de ce critère (le polycyclisme) pourrait être retardée justement parce que les arbres affectés s'avèrent plus petits, ce qui en fait de moins bon compétiteur pour accéder à la lumière. Cette explication ne prend cependant pas en considération qu'en plantation, la densité est largement inférieure à celle du milieu naturel, réduisant la compétition pour l'espace et la lumière. Les pins sinueux issus de la plantation auraient donc toutes les possibilités de se développer au même rythme que les individus droits, ce qui n'est pas le cas. Les tiges sinueuses doivent produire du bois de compression pour redresser la tige et la stabiliser (Timell 1986), dirigeant ainsi une partie de l'énergie disponible vers un élément qui ne favorise pas le gain en volume et qui en même temps diminue la qualité du bois. Comme les tiges sinueuses sont plus abondantes en plantation, il s'avérerait primordial d'en trouver la cause, ou une des causes et de déterminer si les méthodes sylvicoles (production des plants, préparation du site, plantation) pouvaient être imputables de ce problème.

6.1.3 Origine du peuplement et systèmes racinaires

La sinuosité d'une tige découle souvent de son instabilité, induite par les facteurs externes comme le vent ou la neige. L'élément majeur qui assure la stabilité des arbres est le système racinaire et sa capacité à soutenir la couronne soumise à l'emprise des facteurs de l'environnement. Ainsi, les résultats obtenus dans cette étude indiquent que la distribution des racines en plantation diffère fortement par rapport à la régénération naturelle. L'influence du sillon de plantation sur l'architecture racinaire ne fait pas de doute, puisque 50% de toutes les racines se concentrent dans ce secteur et que, pour 13 des 14 individus plantés, les racines se situent majoritairement dans le

sillon. En milieu naturel, la distribution des racines s'avère à la fois plus aléatoire et plus régulière, assurant une plus grande stabilité des pins dans toutes les directions. Comme le pin gris développe habituellement une racine pivotante, l'absence de cette structure en plantation peut aussi augmenter l'instabilité des tiges, et éventuellement la sinuosité. L'accroissement du nombre de ramifications en surface pour les arbres plantés découlerait de la distribution limitée des racines en profondeur. L'absence de racine pivotante, qui favorise la recherche en eau et en nutriment dans toutes les couches de sol, est compensée par une augmentation de la ramification en surface (De Silva et al. 1999). À ces deux éléments spatiaux s'ajoutent le retard de la croissance des racines dans le temps pour les pins gris plantés, qui présentent un retard de trois à quatre ans pour la croissance en longueur ou l'apparition du patron de ramification. Ce retard s'explique par le choc de la plantation largement reconnu et documenté (Gingras et al. 2002; Nieuwenhuis et Wills 2002; Sundström et Keane 1999; Insley et Patch 1980).

Lorsque la tige des pins gris plantés atteint la phase de croissance rapide, la croissance des racines est encore stagnante. Ce retard réduit la capacité de support et de stabilisation, du moins pendant les premières années. Sur le site naturel, les racines se développent immédiatement, avant que la tige n'atteigne la phase exponentielle de la croissance, assurant au système racinaire la capacité de stabiliser la tige et la couronne lorsqu'elles gagnent en volume. De plus, la distribution des racines des pins gris plantés se concentre dans le sillon, alors que la projection de la couronne présente une forme s'approchant d'un cercle, avec des branches cependant plus longues dans le même sens que les racines, c'est-à-dire dans le sens du sillon. L'emprise du vent sur la couronne se trouve donc augmenter dans le sens perpendiculaire au sillon, sens où les racines sont le moins en mesure de supporter la tige. En milieu naturel, la distribution des branches dans la couronne et des racines dans le sol s'oppose, assurant un meilleur support pour les arbres.

Ces informations gagneraient à être confirmées pour d'autres sites et d'autres espèces d'arbres, particulièrement pour les essences reconnues pour ne pas produire de réitération au niveau des racines (les pins en général). De plus, les différentes méthodes de préparation du site préalable à la plantation devraient aussi être analysées et pas seulement en regard des avantages pour la croissance et la survie des individus, mais également pour leur impact sur le système racinaire. L'étude présentée ici se concentrait sur un milieu naturel et une plantation (donc une méthode sylvicole). L'étude de plus de sites, d'autres espèces de pins, d'autres types de récipients (autant leur taille que leur forme) et d'autres modes de préparation du sol permettrait de cerner les méthodes les mieux adaptées pour favoriser un meilleur ancrage des tiges et une réduction de la sinuosité. À long terme, les avantages concerneront une meilleure qualité globale des plantations.

Enfin, il faut garder une préoccupation par rapport au risque de renversement des arbres plantés, puisque des systèmes racinaires déficients augmentent ce risque (Danjon et al. 2005).

6.2 PERSPECTIVES

Le polycyclisme des tiges chez les pins gris s'intègre dans son développement et lui est nécessaire, au moins pour la reproduction. Cependant, il semble que les pousses formant trois cycles présentent un gain en volume de moindre importance, comparativement au gain entre pousses monocycliques et bicycliques. Des observations d'autres auteurs mentionnent la capacité de l'espèce à produire quatre ou cinq cycles pour une même année de croissance (Tremblay 2005; Rudolph 1964). L'âge des individus analysés ne permet pas de conclure sur la finalité de l'évolution de ce critère. Des études portant sur des individus plus âgés permettront de caractériser la continuité de l'évolution du polycyclisme, son apogée, sa stabilité et sa régression. Par le fait même, l'impact sur le gain en volume par rapport à la diminution de la qualité (augmentation du nombre de nœuds) devra être caractérisé. Étant donné la mauvaise distribution dans l'espace des racines des pins gris plantés, les risques de sinuosité et de renversement pourraient représenter des problèmes cruciaux pour la qualité et la quantité de bois disponible dans l'avenir. Ces risques devront être pris en compte le plus tôt possible dans les processus d'évaluation et d'amélioration des pinèdes plantées. À long terme, l'objectif sera d'améliorer la stabilité des plants en favorisant un développement plus adéquat du système racinaire. La première avenue à explorer concerne la production des plants, en réduisant le temps de résidence en récipient et en modifiant le type de récipient utilisé actuellement. La seconde avenue touche les interventions pré- et post- plantation, comme la préparation du site ou l'élagage des branches. Une troisième voie concerne l'impact du vent et de la neige sur l'architecture des pins gris. Des études en serre et en condition de terrain permettraient d'évaluer avec précision les degrés d'interaction entre ces deux éléments (vent et neige) et leur emprise sur les arbres.

6.3 CONTRIBUTION DE LA THÈSE

La thèse contribue à l'avancement des connaissances sur le pin gris en établissant pour la première fois certains éléments relatifs au développement de son architecture dans le temps et l'espace, tant pour les structures aériennes (axe principal) et souterraines. De plus, le travail de recherche a permis de mettre en évidence que la sinuosité des tiges semble réduire la croissance des individus affectés. L'impact du sillon de plantation a été analysé et son rôle sur le développement et l'architecture des racines a aussi été clairement établi pour la première fois, au moins pour un mode de scarifiage. Cet élément en particulier devrait être analysé sur plusieurs

sites et plusieurs modes de préparation du sol puisque la mauvaise répartition des racines que cela induit entre très probablement en cause pour expliquer (du moins en partie) le nombre plus élevé de tiges sinueuses dans les plantations de pins gris par rapport au milieu naturel. Le patron de ramifications du système racinaire des pins gris plantés présente aussi un retard dans sa complexification et, conjugué à une tige qui se développe normalement, ce retard pourrait aussi faire partie des causes pouvant expliquer la sinuosité des tiges plantées.

Enfin, l'utilisation d'une méthode plutôt de type descriptif, soit l'architecture des plantes, a permis de mettre en avant plan des différences majeures dans le développement d'une même espèce, dont seule l'origine des peuplements différait. La comparaison détaillée de la croissance et du développement de pins gris régénérés naturellement et par plantation est très rare. Une seule étude (Janas et Brand 1988) a été trouvée, et elle se concentrait sur les structures aériennes. Désormais, les structures souterraines ont aussi été analysées et comparées pour ces deux origines, démontrant l'importance des études comparatives pour obtenir des informations nouvelles.

6.4 RÉFÉRENCES

- Abrams, M.D.; Sprugel, D.G. et Dickmann, D.I.** 1985. Multiple successional pathways on recently disturbed jack pine sites in Michigan. *Forest Ecology and Management* 10:31-48.
- Burns, R.M. et Honkala, B.H.** 1990. *Silvics of North America: 1. Conifers*. Agriculture Handbook 654. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. 675p.
- Cayford, J.H. et McRae, D.J.** 1983. The ecological role of fire in jack pine forests. *In*: Wein, R.W. et MacLean, D.A. *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. John Wiley & Sons Ltd, New York. 183-199.
- Danjon, F.; Fourcaud, T. et Bert, D.** 2005. Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *New Phytologist*. 168: 387-400.
- De Silva, H.N.; Hall, A.J.; Tustin, D.S. et Gandar, P.W.** 1999. Analysis of distribution of root length density of apple trees on different dwarfing rootstocks. *Annals of Botany*. 83:335-345.
- Édelin, C.** 1977. Images de l'architecture des conifères. Montpellier (FRA), USTL, Thèse de Doctorat, Sciences Biologiques mention Biologie Végétale. 255p.
- Gingras, B.-M.; Richard, S. et Robert, N.** 2002. Performance de cinq ans en plantations comparatives de plants résineux de fortes dimensions et de feuillus cultivés dans des récipients à parois ajourées. Direction de la recherche forestière, Forêt Québec, Ste-Foy. Mémoire de recherche forestières No. 141. 100p.
- Guay, L.; Doucet, L.; Bouthillier, L. et Debailleul, G.** 2004. Les enjeux et les défis du développement durable – Connaître, décider, agir. Les Presses de l'Université Laval, Ste-Foy (Québec, Canada). 370p.
- Hallé, F. et Oldeman, R.A.A.** 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Monographie de Botanique et de Biologie Végétale. Éditions Masson, Paris. 176p.
- Hilbert, D.W. et Messier, C.** 1996. Physical simulation of trees to study the effects of forest light environment, branch type and branch spacing on light interception and transmission. *Functional-Ecology*. 10:777-783.
- Insley, H. et Patch, D.** 1980. Root deformation by biodegradable containers. Arboriculture Research Note, Department of the Environment, UK. 4p.
- Janas, P.S. et Brand, D.G.** 1988. Comparative growth and development of planted and natural stands of jack pine. *Forestry Chronicle*. 64:320-328.
- Maissurow, D.K.** 1941. The role of fire in the perpetuation of virgin forests of northern Wisconsin. *Journal of Forestry*. 39:201-207.
- Nieuwenhuis, M.A. et Wills, J.M.** 2002. The effect of cultivation technique on root architecture of young Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) trees on surface water gleys. *New Forests*. 24:195-213.

- Rudolph, T.D. 1964. Lammas growth and prolepsis in jack pine in the lake states. Society of American Foresters, Washington, D.C. Forest Science Monograph 6. 70p.
- Sundström, E. et Keane, M. 1999. Root architecture, early development and basal sweep in containerized and bare-rooted Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*). Plant and Soil. 217:65-78.
- Timell, T.E. 1986. Mechanism of compression wood action. Compression wood in gymnosperms. Vol. 1,2 and 3. Berlin: Springer-Verlag. 2150p.
- Tremblay, M.-J. 2005. Caractérisation du polycyclisme chez *Pinus Banksiana* Lamb. par l'analyse anatomique du bourgeon. Initiation à la recherche. Université du Québec à Chicoutimi. 19p.
- Villeneuve, C. 1998. Qui a peur de l'an 2000 ? : Guide d'éducation relative à l'environnement pour le développement durable. UNESCO. Éditions MultiMondes. Sainte-Foy (Québec), Canada. 348p.