

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES

par

SOPHIE HARDY  
(B.Sc. en biologie)

DYNAMIQUE D'INSTALLATION DU SYSTÈME RACINAIRE  
DE LA RÉGÉNÉRATION PRÉ-ÉTABLIE DE L'ÉPINETTE  
NOIRE (*PICEA MARIANA* [MILL.] B.S.P.) APRÈS COUPE

MAI 1998





### **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.



## REMERCIEMENTS

*Scribitur ad narrandum, non ad probandum*

Je ne saurais passer outre à la tradition des remerciements puisque les autres sont toujours essentiels à la réalisation de bien des choses. Étant un peu infernale, j'aimerais faire mes plates excuses à toutes les oreilles qui ont été écorchées par mes propos et expressions quelques peu irrévérencieux lors de mes conversations avec les ordinateurs et autres objets technologiques. Je remercie toutes les personnes qui ont participé à l'échantillonnage de leur courage et de leur patience. Je remercie également MM. Germain Savard (l'incontournable remerciement) pour sa patience avec moi, ses conseils et les séances de défoulements, Claude Gagné pour la programmation, Boris Dufour pour son travail dans l'eau, Luc Bouchard pour les encouragements péremptaires et les petites plats, Mmes Mylaine Fournier pour toutes les conversations *ad nauseum* sur les épinettes noires, Marie-Hélène Bouchard pour le travail d'interdatation, Edith Saint-Pierre pour la relecture, et pour les conseils et l'aide : MM. Jacques Fillion et Jean-Martin Lussier, Mme Annie Deslauriers, mon directeur de recherche M. Hubert Morin, mes correcteurs M. René Doucet et Mme Cornélia Krause, le Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale pour l'appui financier, et tous ceux que j'oublie.

Je remercie tout spécialement les personnes qui ont cru, malgré la longueur de la chose, que ma maîtrise aurait une fin...



## RÉSUMÉ

Les connaissances relatives à la croissance de la tige de l'Épinette noire et sa réaction à une coupe forestière sont bien documentées. Mais les études portant sur la reprise de croissance au niveau du système racinaire de cette espèce sont rares. L'objectif premier était de déterminer le patron de croissance et d'installation du système racinaire de la régénération pré-établie après une coupe. Le second objectif était de comparer la croissance de la tige et du système racinaire entre des tiges supprimées et co-dominantes, et ce, pour deux types de drainage. Deux peuplements purs d'Épinette noire ont été choisis dans la région de Chicoutimi pour cette étude. ONA-90-06 est un site au drainage humide sur sol organique dont le peuplement d'origine a été coupé en 1941. Le site LAU-89-05 est mésique sur sol d'origine alluviale fluviale, coupé en 1925. Cinq tiges co-dominantes et cinq tiges dominées ont été choisies dans chacun des sites. Les systèmes racinaires ont été excavés manuellement, jusqu'à un diamètre d'environ 2 cm. Par la suite, les racines ont été coupées en sections transversales d'environ 10 cm et les souches en sections de 2 cm. Chaque section est ensuite traitée pour permettre des mesures dendrochronologiques, puis interdatée. Une analyse de tige a été effectuée sur l'ensemble des échantillons de tronc et de racine. La croissance des racines étant excentrique, une régression, utilisant le volume des sections des racines mesuré par déplacement d'eau, a été déterminée et utilisée pour corriger l'erreur du volume calculé par la sommation des troncs de cône. Des analyses de variance à mesures répétées ont été utilisées pour comparer entre elles les classes de hauteur et les sites. Ces analyses portaient sur l'évolution de la croissance en volume du tronc et du système racinaire, de la croissance en hauteur cumulée, de la croissance en longueur des racines, des ratios du volume cumulé racine:tige et des ratios de l'élongation cumulée racine:tige. D'autres résultats sont présentés: l'âge des tiges, la croissance spécifique en volume (ASV), l'initiation des racines, l'évolution de l'importance des racines selon leur période d'initiation dans le volume racinaire et la fréquence des racines montrant un arrêt de croissance. L'origine des tiges n'a pu être déterminée, mais elles faisaient partie de la régénération pré-établie et elles avaient toutes moins de trois mètres au moment de la coupe. La reprise de croissance débute dès la coupe dans le tronc et les racines, mais la croissance des racines est très rapidement favorisée en terme de croissance en volume les toutes premières années. Deux patrons d'initiation des racines les premières années après la coupe ont été déterminés: il y a initiation de nouvelles racines adventives durant cette période chez la majorité des tiges supprimées et co-dominantes, tandis que celles ayant une faible reprise de croissance malgré une hauteur à la coupe comparable à celles des co-dominantes n'initient aucune racine lors de cette période. Les tiges supprimées ont toujours des taux de croissance inférieurs aux tiges co-dominantes du même site et leur reprise de croissance après la coupe est plus lente. L'évolution des paramètres de croissance s'effectue de façon similaire entre les deux sites, mais avec un léger délai sur le site Ona. La croissance en hauteur est supérieure sur le site Lau, tandis que les ratios et la croissance des racines sont supérieurs sur le site Ona. Le volume des tiges n'est pas différent entre les sites. La mortalité racinaire qui a pu être déterminée semble avoir lieu régulièrement et de façon plus



importante chez les tiges supprimées, avec une augmentation au début des années 1970. Les proportions que représentent les racines en fonction de leur période d'initiation dans le volume des systèmes racinaire sont fonction de l'importance des initiations durant les périodes ultérieures et de la mortalité racinaire. Pour la plupart des tiges, les racines initiées avant la coupe occupent une part importante du volume durant quelques décennies. La plus faible croissance des tiges supprimées est expliquée en terme de microsites moins favorables à leur développement plutôt que par la compétition ou le génotype. Les différences entre les sites se situent plus particulièrement au niveau des systèmes racinaires. Ces différences sont expliquées par l'impact négatif sur le site Ona du drainage et de l'épaisseur de l'humus ; les mousses et sphaignes interceptent les éléments nutritifs, et l'impact est visible lors de la reprise de croissance et après quelques décennies. Les perturbations (coupes ou épidémies) semblent favoriser l'initiation racinaire, probablement en réponse aux changements dans l'équilibre hormonal et dans le milieu de croissance.



La croissance du tronc de la régénération pré-établie de l'Épinette noire après une coupe forestière est bien documentée, mais pas la croissance racinaire. Les objectifs étaient de déterminer le patron de croissance et d'installation du système racinaire de la régénération pré-établie après une coupe, et de comparer la croissance de la tige et du système racinaire entre des tiges supprimées et co-dominantes, et ce, pour deux types de drainage. La croissance en volume des racines est très rapidement favorisée les toutes premières années. La plus faible croissance des tiges supprimées est expliquée en terme de microsites moins favorables à leur développement. Les différences entre les sites, qui se situent surtout au niveau racinaire, sont expliquées par l'impact négatif du drainage et de l'épaisseur de l'humus. La coupe et les épidémies favorisent l'initiation racinaire, probablement en réponse aux changements dans l'équilibre hormonal et dans le milieu de croissance.



## TABLE DES MATIÈRES

<b>RÉSUMÉ</b> .....	ii
<b>REMERCIEMENTS</b> .....	iv
<b>TABLE DES MATIÈRES</b> .....	v
<b>LISTE DES FIGURES</b> .....	vii
<b>LISTE DES TABLEAUX</b> .....	ix
<b>CHAPITRE I : INTRODUCTION</b> .....	1
<b>CHAPITRE II : MÉTHODOLOGIE</b>	
2.1. Pré-échantillonnage et description des sites .....	4
2.2. Échantillonnage.....	5
2.3. Mesures .....	6
2.3.1. Préparation des échantillons.....	6
2.3.2. Croissance radiale .....	7
2.3.3. Interdatation.....	9
2.3.4. Volume racinaire.....	10
2.4. Analyses de tige et calculs des volumes racinaires.....	10
2.5. Correction du volume racinaire .....	11
2.6. Analyses statistiques .....	12
<b>CHAPITRE III : RÉSULTATS</b>	
3.1. Âges et origines des tiges .....	13
3.2. Croissance en hauteur .....	13
3.3. Croissance en volume.....	19
3.3.1. Croissance en volume cumulé des tiges et en volume cumulé des systèmes racinaires .....	19
3.3.2. Croissance spécifique en volume des tiges.....	23
3.3.4. Ratio racine:tige de la croissance en volume.....	26
3.4. Initiation des racines.....	28
3.4.1. Patrons des initiations racinaires après la coupe .....	28
3.4.2. Relation entre les perturbations et les initiations racinaires.....	33



3.5. Périodes d'initiation des racines et leur proportion dans le volume des systèmes racinaires .....	36
3.6. Élongation racinaire.....	39
3.7. Ratio de l'élongation racine:tige .....	42
3.8. Arrêt de croissance des racines.....	45
3.8. Autocorrélation entre les courbes de croissance.....	46
 <b>CHAPITRE IV : DISCUSSION</b>	
4.1. Âges et origines des tiges .....	48
4.2. Évolution des paramètres de croissance .....	49
4.2.1. Reprise de croissance les premières années après la coupe.....	49
4.2.2. Croissance globale.....	50
4.3. Différences de croissance entre les sites .....	52
4.4. Facteurs affectant le statut social des tiges .....	55
4.5. Patrons d'initiation des systèmes racinaires après la coupe.....	56
4.6. Relation entre les perturbations et l'initiation racinaire.....	57
4.7. Impacts des épidémies de Tordeuse des bourgeons de l'épinette.....	59
 <b>CHAPITRE V : CONCLUSIONS</b> .....	61
 <b>RÉFÉRENCES</b> .....	63



## LISTE DES FIGURES

Figure 2.1 : Localisation des sites.....	5
Figure 2.2 : Section transversale d'une racine d'Épinette noire. ....	8
Figure 3.1 : Système racinaire des tiges Lau-04 et Lau-59, et le tracé approximatif de la moelle de tige.....	14
Figure 3.2 : Croissance moyenne en hauteur cumulée et écarts-types des co-dominantes et des supprimées des sites Lau-89-05 et Ona-90-06 .....	17
Figure 3.3A : Volume cumulé de la tige et du système racinaire depuis la coupe en 1925 sur le site Lau-89-05.....	21
Figure 3.3B : Volume cumulé de la tige et du système racinaire depuis la coupe en 1941 sur le site Ona-90-06.....	22
Figure 3.4A : Accroissement spécifique en volume des tiges co-dominantes et supprimées du site Lau-89-05 depuis la coupe de 1925 .....	24
Figure 3.4B : Accroissement spécifique en volume des tiges co-dominantes et supprimées du site Ona-90-06 depuis la coupe de 1941.....	25
Figure 3.5 : Évolution de la moyenne des ratios racine :tige du volume cumulé pour les tiges supprimées et co-dominantes des sites Lau-89-05 et Ona-90-06.....	26
Figure 3.6 : Patron d'initiation A. Courbes moyennes de la croissance radiale de la tige après la coupe, du système racinaire et nombre de racines initiées pour les sites Lau-89-05 et Ona-90-06 .....	29 à 32
Figure 3.7 : Patron d'initiation B. Courbes moyennes de la croissance radiale de la tige après la coupe, du système racinaire et nombre de racines initiées pour les sites Lau-89-05 et Ona-90-06.....	33
Figure 3.8 : Proportion des racines initiées selon les périodes de perturbations pour les co-dominantes et les supprimées des sites Lau-89-05 et Ona-90-06 .....	35



Figure 3.9A : Proportion du volume racinaire sur le site Lau-89-05 représentée par les racines initiées avant la coupe de 1925, de 1925 à 1929 et les années subséquentes.....	37
Figure 3.9B : Proportion du volume racinaire sur le site Ona-90-06 représentée par les racines initiées avant la coupe de 1941, de 1941 à 1945 et les années subséquentes.....	38
Figure 3.10 : Moyenne de la croissance cumulée en longueur de la branche principale de toutes les racines mesurées et écarts-types des tiges supprimées et co-dominantes des sites Lau-89-05 et Ona-90-06 .....	41
Figure 3.11 : Évolution de la moyenne du ratio de l'élongation racinaire cumulée sur la croissance en hauteur cumulée et écarts-types pour les supprimées et les co-dominantes des sites Lau-89-05 et Ona-90-06.....	44
Figure 3.12 : Arrêt de croissance des racines des co-dominantes et des supprimées sur le site Lau-89-05 et Ona-90-06.....	46



## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 2.1 : Caractéristiques des sites .....	6
Tableau 2.2 : Paramètres des équations de régression obtenus pour la correction du volume racinaire calculé.....	11
Tableau 3.1 : Hauteur à la coupe, hauteur et taux de croissance moyen 50 ans après la coupe, âge et nombre de racines mesurées lors de l'échantillonnage des tiges étudiées. ....	16
Tableau 3.2 : Résultats de l'analyse de variance (ANOVA) sur le taux de croissance en hauteur moyen des tiges selon le site et la classe de hauteur (hauteur).....	16
Tableau 3.3 : Résultats des analyses de variance (ANOVA) à mesures répétées sur la croissance en hauteur cumulée selon le site et la classe de hauteur (hauteur). ....	18
Tableau 3.4 : Résultats de l'analyse de variance (ANOVA) à mesures répétées sur le volume cumulé du tronc selon le site et la classe de hauteur (hauteur). ....	19
Tableau 3.5 : Résultats de l'analyse de variance (ANOVA) à mesures répétées sur le volume cumulé du système racinaire selon le site et la classe de hauteur (hauteur).....	20
Tableau 3.6 : Résultats de l'analyse de variance (ANOVA) à mesures répétées sur le ratio du volume cumulé racine :tige selon le site et la classe de hauteur (hauteur) .....	27
Tableau 3.7 : Résultats de l'analyse de variance (ANOVA) à mesures répétées sur l'élongation racinaire selon le site et la classe de hauteur (hauteur). ....	40
Tableau 3.8 : Résultats de l'analyse de variance (ANOVA) à mesures répétées sur le ratio de l'élongation racine :tige selon le site et la classe de hauteur (hauteur) .....	43
Tableau 3.9 : Statistiques d'autocorrélation entre les courbes de croissance radiale de toutes les tiges depuis la coupe jusqu'à l'échantillonnage, nombre total de cernes mesurés et le nombre de cernes absents dans les racines pour toute la période mesurée.....	47



## CHAPITRE I

### INTRODUCTION

Entre 1972 et 1987, les peuplements d'Épinette noire ont été exploités par coupe à blanc. Depuis la réglementation adoptée en 1987, de nouvelles normes d'exploitation ont été établies, dont la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS). La coupe à blanc telle que pratiquée jusqu'à maintenant est prohibée. L'intérêt économique de l'Épinette noire, la recherche de moyens de régénérer les parterres de coupes de manière moins coûteuses ainsi que la nécessité de répondre aux nouvelles normes ont fait en sorte de stimuler la recherche sur la régénération pré-établie. Par le fait même, les connaissances relatives à la croissance de la tige de l'Épinette noire et de sa réaction à une coupe forestière sont mieux documentées.

Plusieurs chercheurs ont montré que la régénération pré-établie se comporte après coupe, en terme de rendement ou de croissance, de façon similaire aux peuplements régénérés après un feu (Crossley 1976, Doucet 1988, Horton et Groot 1987, Lussier *et al.* 1992, Lussier 1996, Morin et Gagnon 1992, Paquin et Doucet 1992a, 1992b). Le rendement de ces peuplements est fonction de la densité de la régénération et de sa hauteur au moment de la coupe. Même si cette régénération est supprimée de longues années, ceci n'affecte pas sa croissance future, puisque l'âge physiologique d'une tige est plus important que l'âge réel pour sa longévité (Boily et Doucet 1993; Doucet 1990; Pothier *et al.* 1995; Robichaud et Methven 1993).

La régénération pré-établie dans les peuplements d'Épinette noire est composée principalement de marcottes (Doucet 1988, 1990; Frisque et Vézina 1977). Le marcottage, reproduction végétative rencontrée chez plusieurs espèces (Cooper 1911), consiste en l'enracinement d'une branche basse dans l'horizon organique. Cette branche devient indépendante à la mort de l'arbre-mère ou avec le temps (Cooper 1911; Stanek 1961). La proportion de marcottes dans un peuplement semble être fonction du type de



litière et de la densité (Stanek 1961, 1968), un peuplement fermé étant moins propice à la formation des marcottes, à la suite du phénomène d'auto éclaircie des branches basses.

Il a été démontré que l'Épinette noire a un enracinement superficiel pénétrant peu le sol minéral, et qu'elle possède des racines adventives (Bannan 1940, 1942; Le Barron 1945; McEven 1966; Strong et La Roi 1983). Les racines adventives sont des racines qui se développent sur une autre partie de la plante que le système racinaire. Ce type de racine se développe en strates lorsque l'arbre s'enfonce sous son propre poids et/ou que le niveau de mousse s'élève (Gates 1938). Elles se développent aussi sur les branches enfouies, permettant la formation des marcottes. Ces racines peuvent même être essentielles pour le redressement des semis (Johnston 1970). Les racines situées dans la partie inférieure meurent, car les conditions d'aération y deviennent inadéquates (Le Barron 1945), provoquant l'accumulation néfaste de certains composés (Lamahamedi et Bernier 1994). Ces racines adventives peuvent donc être initiées tout au long de la vie de l'arbre et remplacent entièrement le système racinaire primaire. Cette capacité de développer des racines adventives permet à l'Épinette noire d'être assez tolérante aux inondations, lorsque la concentration en oxygène ne diminue pas en dessous d'un certain seuil (Lamahamedi et Bernier 1994).

Les racines peuvent être étudiées superficiellement, en mesurant par exemple le volume de sol occupé par les racines, leur distribution dans les différents horizons, etc. Elles peuvent aussi être étudiées de la même façon que les tiges. Il est maintenant usuel d'utiliser la dendrochronologie pour décrire la croissance des tiges. Cette technique peut aussi s'appliquer aux racines, comme l'a montré par exemple Schulman (1945). En effet, la croissance radiale des racines est sujette aux mêmes variations que celle de la tige. Ceci nous permet de dater les systèmes racinaire par interdatation et d'étudier leur croissance en général.

Les études portant sur la relation entre le système racinaire et la tige en milieu naturel de l'Épinette noire sont rares. Elles se sont surtout attardées sur la morphologie du système racinaire et sa biomasse en relation avec la biomasse aérienne (Fraser et McGuire 1969). Quelques études seulement développent l'aspect de la croissance, par exemple Krause et Morin (soumis) où l'impact des défoliations sur la croissance radiale racinaire est étudié. Le système racinaire et la partie aérienne des plantes sont interreliés, chacune



des structures étant nécessaire à la croissance de l'autre. C'est pourquoi l'étude de la croissance des racines est nécessaire pour une meilleure compréhension de la croissance de l'Épinette noire.

L'objectif principal de ce travail est de déterminer le patron de croissance et d'installation du système racinaire de la régénération pré-établie après une coupe. Selon ce qui a déjà été observé chez le Sapin baumier (*Abies Balsamea* [L.] Mill.) après des épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) (*Choristoneura fumiferana* [Clem.]), le système racinaire des individus ayant survécu est constitué exclusivement de racines adventives (Krause et Fournier 1996). Ces systèmes racinaires sont initiés rapidement après la perturbation et ont une importante croissance les premières années. En ce qui concerne l'Épinette noire, la relation entre une perturbation et l'initiation d'un nouveau système racinaire n'est pas établie. Nous émettons l'hypothèse que la régénération pré-établie de l'Épinette noire réagit après une coupe comme le Sapin après une épidémie. L'initiation de nouvelles racines après une coupe, en réponse aux divers changements du milieu, tels les conditions hydriques, pourrait être un élément important dans la croissance et la survie de la régénération pré-établie, comme elle l'est pour les semis en plantation (Lamahamedi et Bernier 1994).

Le second objectif est de mettre en relation la croissance du système racinaire avec la croissance de la tige. Chez le Pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.) et l'Épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss), les premières années après une période de suppression, la largeur des cernes de croissance est supérieure par rapport à la tige (Fayle 1968; Urban *et al.* 1994). La croissance des systèmes racinaires de tiges co-dominantes et supprimées sera aussi comparée. Notre hypothèse est que les individus supprimés devraient présenter un système racinaire moins développé et plus lent à s'établir, du fait que ces tiges ont un taux de croissance inférieur. Ces comparaisons seront aussi faites entre deux types de régimes hydriques car un stress hydrique et un manque d'oxygénation influençant négativement la croissance racinaire (Fayle 1975a).



## CHAPITRE II

### MÉTHODOLOGIE

#### 2.1. Pré-échantillonnage et description des sites

Deux sites ont été choisis parmi ceux de l'échantillonnage effectué par Lussier *et al.* (1992) et Lussier (1996). Lors de ces échantillonnages, des peuplements murs d'Épinette noire issus de coupe ont été localisés à l'aide des plans de coupe de la compagnie Abitibi-Price. Les sites ont été choisis pour obtenir une diversité dans les classes de densité et de drainage. Une placette échantillon de 10x20 mètres a été établie dans chacun des peuplements. Un certain nombre des tiges des placettes échantillons a fait l'objet d'analyse de tige complète. La présence de vieilles souches sur le site et une augmentation de la croissance radiale coïncidant avec l'année de la coupe confirmaient l'origine des peuplements. Les sites Lau-89-05 et Ona-90-06 ont été sélectionnés parmi tous ces sites. Pour les besoins de cette étude, des peuplements issus d'une coupe antérieure aux années cinquantes étaient nécessaires pour obtenir des courbes de croissance de durée acceptable pour l'interdatation et avoir des données sur une assez longue période. La classe de drainage devait aussi différer, pour comparer les différences de croissance associées à ce facteur. La majeure partie des tiges ayant déjà été mesurées, la date de coupe, les caractéristiques des peuplements, leur origine ainsi que les caractéristiques pédologiques et topographiques étant connues, il était avantageux de choisir ces sites déjà étudiés.

Pour les deux sites choisis, la pente est faible (<5%). Les peuplements sont des pessières pures, avec un recouvrement au sol caractéristique des pessières à mousses. Le site Lau-89-05 est situé dans la zone écologique des Basses Laurentides de la rivière Métabetchouan, Région 8e, et le site Ona-90-06 est situé dans la zone des Basses Laurentides du Saguenay, Région 5e (Thibeault 1985). La localisation et les autres caractéristiques des sites sont présentées à la figure 2.1 et au tableau 2.1.



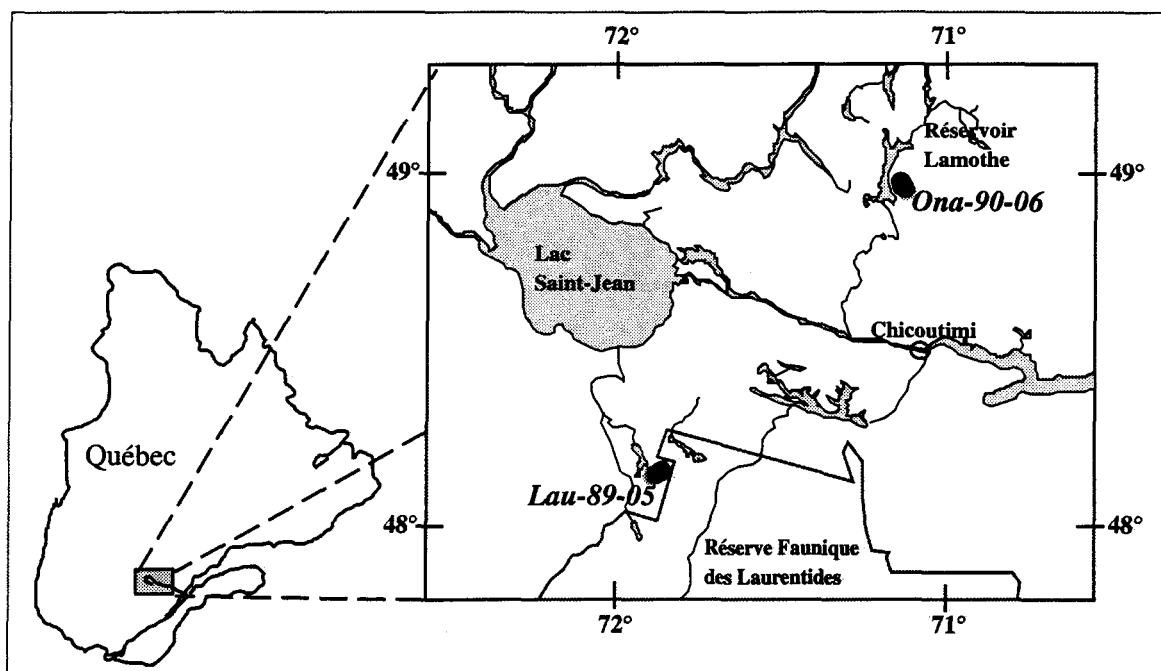


Figure 2.1 : Localisation des sites

## 2.2. Échantillonnage

Cinq tiges co-dominantes et cinq tiges supprimées ont été choisies en fonction de leur hauteur finale atteinte lors de l'échantillonnage effectué par Lussier *et al.* (1992) et Lussier (1996). Les termes co-dominant et supprimé réfèrent donc à la position des tiges dans la canopée lors de l'échantillonnage. Les tiges dominantes n'ont pas été choisies pour ne pas inclure des tiges faisant déjà partie du couvert principal au moment de la coupe, et parce qu'elles représentent un nombre plus faible dans un peuplement que les co-dominantes. Les tiges très supprimées ont été exclues car leur diamètre trop faible pouvait entraîner des difficultés supplémentaires pour les mesures de croissance et une imprécision au niveau de l'interdatation.

Les tiges ont été récoltées en 1989 pour le site Lau-89-05 et en 1990 pour le site Ona-90-06 par Lussier *et al.* (1992). En l'absence d'un nombre suffisant de tiges supprimées correspondant aux besoins dans la placette du site Ona, deux arbres ont été choisis tout près du quadrat en 1994, les tiges 100 et 102. Comme pour toutes les autres tiges, des sections ont été prélevées au niveau du sol, c'est-à-dire au dessus de la plus haute racine,



puis à 30 cm, 60 cm, 1 m, 1,3 m, 2 m et à tous les mètres subséquents. L'échantillonnage des systèmes racinaires a eu lieu en août 1994. Les longues racines ont été excavées manuellement, jusqu'à un diamètre à l'extrémité des racines d'environ 2 cm. Les souches et les racines courtes ont été récoltées entières. Lors de l'excavation, la présence d'un lien marcotte/arbre-mère (Stanek 1961) a été recherchée, mais sans succès. Ces liens, s'ils étaient présents dans le passé, sont probablement décomposés puisqu'ils se sont retrouvés plus en profondeur avec le temps. Les systèmes racinaires ont été dessinés et chaque racine numérotée lors de l'excavation.

Tableau 2.1 : Caractéristiques des sites

Site	Date de la coupe	Régime hydrique	Type de dépôt	Épaisseur de l'humus (cm)	Type de sol	Densité* (tiges/ha)	Surface terrière totale* (m <sup>2</sup> /ha)
ONA-90-06	1941	Humide	Organique	>30	Podzol humique orthique	4650	31,7
LAU-89-05	1925	Mésique	Alluvion fluvatile	11-15	Podzol humique orthique	3950	52,0

\* : Tiges de dhp supérieur ou égal à 2,5 cm lors de l'échantillonnage.  
Modifié de Lussier 1996

## 2.3. Mesures

### 2.3.1. Préparation des échantillons

Tous les échantillons récoltés ont été séchés quelques jours. Par la suite, les sections de racines ont été coupées en sections transversales d'environ 10 cm en partant de la souche. Pour les souches, des sections transversales d'environ 2 cm ont été coupées en débutant par le bas de la souche. Toutes les sections de tiges et de souches ont été poncées au papier émeri 80, 200 et 400 successivement. Pour les racines, seuls les papiers 80 et 200 étaient utilisés.



### 2.3.2. Croissance radiale

#### *Sections de tige*

Les cernes annuels de croissance des tiges ont été mesurés à l'aide du système MacDendro™ ou d'un micromètre Henson et du logiciel MacTrim™ avec une précision de 0,01 mm. De deux à quatre rayons ont été mesurés sur chaque section. Seulement deux rayons sont mesurés lorsque la croissance est concentrique, surtout dans le haut de la tige où il y a moins de bois de réaction. Les tiges co-dominantes ont été mesurées par Lussier *et al.* (1992) et Lussier (1996). Ces mesures ont débuté l'année de la coupe, et pour l'année suivant la coupe pour quelques tiges du site Lau (04, 51, 52, 58). Pour les cernes précédant l'année de la coupe, la largeur totale de ces cernes a été mesurée et non chaque cerne individuellement, donc aucune donnée n'a été utilisée pour la période antérieure à la coupe.

#### *Sections de racine*

Pour les racines, les cernes de croissance ont été mesurés à l'aide d'un micromètre Henson et du logiciel MacTrim™. Les racines sont mesurées en débutant par la section la plus près de la souche. À la différence des sections de tiges, un seul rayon est mesuré car la croissance des racines est excentrique (Fayle 1968; Krause et Eckstein 1993). En effet, les conditions de croissance des racines font en sorte que dans la plupart des cas, la croissance radiale s'effectue principalement vers le haut (figure 2.2). La croissance étant faible dans les autres directions, les cernes sont petits et souvent discontinus. Le rayon mesuré est donc celui où l'on retrouve le plus de cernes et il peut être discontinu. Le premier cerne chez l'Épinette noire étant souvent mal défini (Stanek 1961), la précision sur l'âge des racines peut être estimée à plus ou moins un an lors des mesures. Pour les racines situées dans le bas de la souche et les racines initiées avant la coupe, cet âge est moins précis car les cernes de croissances y sont souvent très minces.



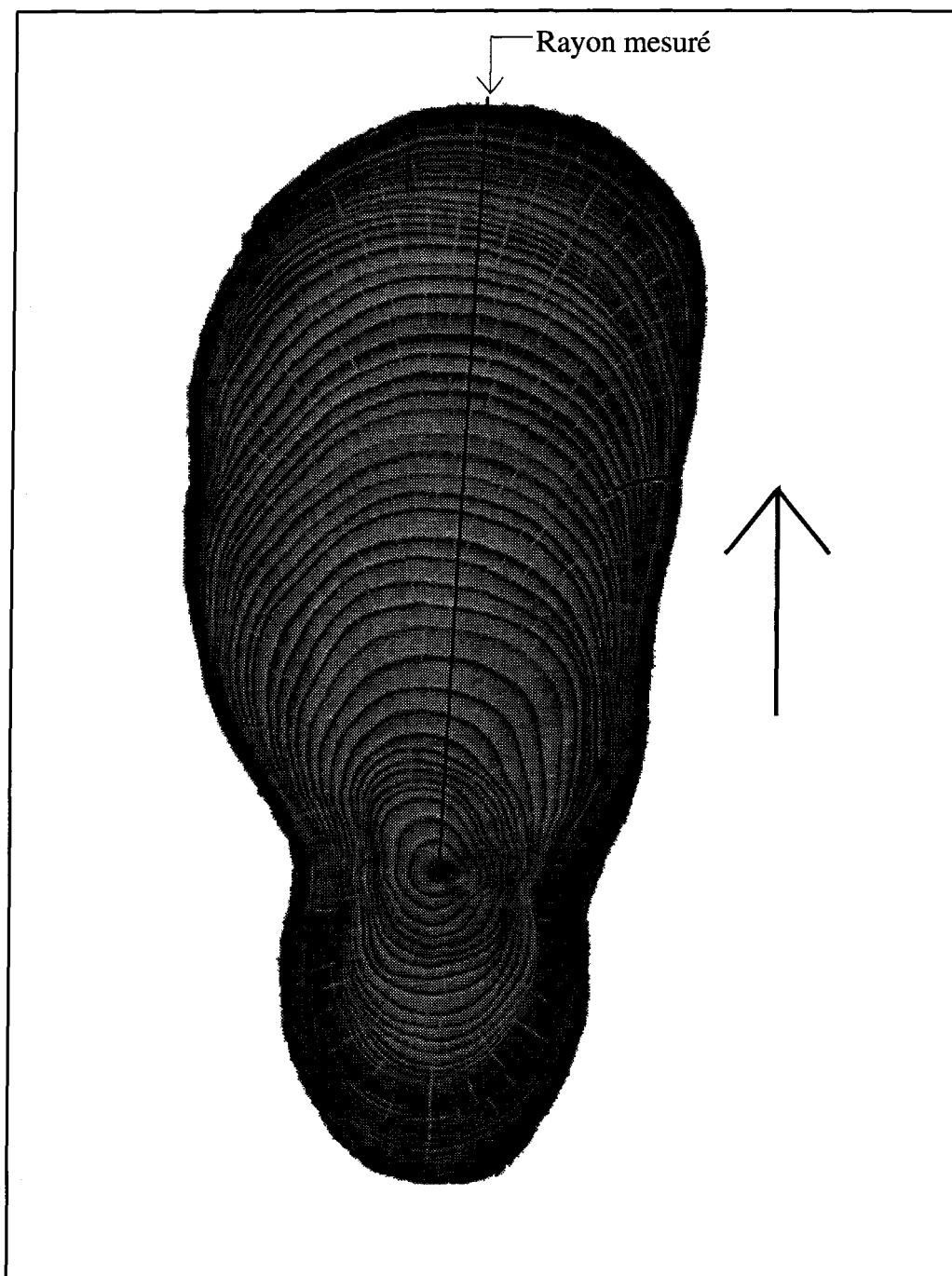


Figure 2.2 : Section transversale d'une racine d'Épinette noire. La flèche indique la direction de la surface du sol.



### *Sections de souche*

Les souches ont été mesurées dans le but d'obtenir l'âge des tiges et pour faciliter l'interdatation graphique des racines. Puisqu'il y a formation de racines adventives le long de la tige, l'âge au niveau du sol est sous estimé (Desrochers et Gagnon 1997; Le Barron 1945). L'âge des tiges peut être déterminé en retrouvant le collet dans la souche (Telewski 1993). Le collet est la zone de transition entre la moelle de la tige et la stèle du système racinaire. La moelle de la tige est de forme circulaire, entourée de xylème primaire et secondaire. La stèle des racines est formée de xylème primaire, allongée chez l'Épinette noire (Stanek 1961), aux extrémités de laquelle on retrouve généralement deux, parfois trois, canaux résinifères. Lorsque le collet est introuvable, on obtient un âge minimum puisque le tout premier cerne formé n'est pas atteint.

La détermination de l'âge s'effectue en premier lieu par décompte des cernes de croissance et par l'interdatation visuelle entre les sections. Par la suite, deux rayons ont été mesurés à l'aide d'un micromètre Henson et du logiciel MacTrim™ sur une section de chaque souche puis interdatés graphiquement. La différence d'âge entre le décompte des cernes de croissance et l'interdatation graphique de la section mesurée a été appliquée aux autres sections de la même souche. Il s'agit d'un âge approximatif car les cernes de la période antérieure à la coupe sont très minces et très rapprochés, et sont donc plus difficiles à interdater.

#### *2.3.3. Interdatation*

Toutes les sections mesurées ont été interdatées graphiquement, c'est-à-dire en superposant deux graphiques de courbe de croissance radiale l'un sur l'autre sur une table lumineuse. Pour la tige, on compare les courbes des rayons d'une même section, puis la moyenne de cette section avec les moyennes des autres sections. Par la suite, l'interdatation graphique est vérifiée à l'aide du programme COFECHA (Holmes 1983). La courbe moyenne de chacune des tiges est ensuite comparée aux autres tiges du même site.

Pour les racines, un seul rayon est mesuré; il est donc comparé à celui de la section adjacente, comme pour les mesures des cernes de croissance, en débutant par la souche.



La croissance des racines s'effectuant de la souche jusqu'au bout de la racine, le nombre de cernes absents augmente dans la même direction (Fayle 1968, Hamilton 1989, Krause et Eckstein 1993). La mesure des sections dans cette direction permet de repérer visuellement les cernes absents, ce qui facilite la mesure et l'interdatation des sections suivantes (Krause et Eckstein 1993). Les moyennes de chaque racine sont comparées entre elles. La courbe moyenne par système racinaire est interdatée avec la courbe de la tige et de la souche correspondantes.

Les courbes des souches ont d'abord été comparées entre elles pour un même site, graphiquement et par le programme COFECHA. Puisque les courbes de croissance radiale des tiges débutent l'année de la coupe, les courbes des sections de souche ont été interdatées graphiquement avec une courbe moyenne d'épinettes noires de la région d'Onatchiway (Krause et Morin 1995a) pour interdater la période antérieure à la coupe. Les courbes des souches couvrant aussi la période antérieure à la coupe, elles ont été utilisées lors de l'interdatation des racines plus vieilles que la coupe.

#### *2.3.4. Volume racinaire*

Le volume racinaire a été mesuré par déplacement d'eau. Les sections des racines ont été immergées dans un récipient rempli d'eau posé sur une balance Mettler PE 1600 ( $\pm 0,01$  g) ou Mettler Toledo ( $\pm 10$  g). Le volume de chaque racine a été calculé par la sommation de chaque section. Puisque cette mesure a été effectuée après la coupe et le sablage des sections, le volume obtenu est inférieur au volume réel des racines. L'obtention de la valeur réelle du volume nécessiterait des balances de grandes capacités ou une technique différente.

#### **2.4. Analyses de tige et calculs des volumes racinaires**

La croissance en hauteur, en volume et l'accroissement spécifique en volume (ASV) des tiges ont été obtenus à l'aide d'un programme d'analyse de tige développé sur SAS, en utilisant la fonction de Carmean pour la hauteur (Dyer et Bailey 1987) et la sommation des troncs de cônes pour le volume.



Le programme utilisé permet de traiter plusieurs fourches sur une même tige et compile les résultats de l'analyse pour obtenir les valeurs annuelles totales d'accroissement. Ces caractéristiques permettent de faire l'analyse de la croissance de chaque racine comme celle des tiges, même lorsqu'elles ont plusieurs bifurcations. Cependant, les racines ayant une croissance excentrique, la forme d'un tronc de cône est rarement retrouvée. Le calcul du volume par sommation de tronc de cône est donc une méthode inadéquate si on l'applique sans correctif. La section suivante décrit la méthode utilisée pour corriger le volume racinaire.

## 2.5. Correction du volume racinaire

Une régression entre le volume total mesuré par déplacement d'eau (Y) et le volume total calculé par sommation des troncs de cônes (X) de chaque racine a été effectuée pour chaque site. Les régressions obtenues sont de forme  $\ln Y = \beta_0 + \beta_1 \ln X$ . L'obtention de Y', c'est-à-dire la correspondance en valeur réelle du volume calculé X, se fait selon l'équation  $Y' = \exp(\beta_1 \ln x) * \exp(\beta_0)$  F.C. en utilisant les paramètres du tableau 2.2. Le facteur de correction utilisé est celui suggéré par Snowdon (1991). Il s'agit du quotient de la moyenne arithmétique de l'échantillon et de la moyenne des valeurs prédites dans l'échelle originelle. Dans le cas présent, le facteur de correction correspond donc au quotient de la moyenne des volumes mesurés (Y) sur la moyenne des valeurs prédites par la régression (Y'). Les volumes annuels obtenus par l'analyse ont été corrigés par ces régressions.

Tableau 2.2 : Paramètres des équations de régression obtenus pour la correction du volume racinaire calculé

Site	$\beta_0$	$\beta_1$	F.C.	n	$R^2$
Ona-90-06	-2,2813	0,8729	1,0633	140	0,936
Lau-89-05	-2,3869	0,8666	0,9781	81	0,936



## 2.6. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel SYSTAT 5.1™. Le coefficient de Pearson a été utilisé dans les analyses de corrélation. Pour toutes les analyses de variance, les variables indépendantes utilisées étaient la classe de hauteur (co-dominante et supprimée) et le site (Lau et Ona) au seuil de signification de 5 %. L'analyse de variance avec mesures répétées a été utilisée pour comparer les divers paramètres de croissance des tiges et des racines entre eux et dans le temps. La probabilité de Greenhouse-Geisser (PG-G) était considérée dans les analyses avec mesures répétées, puisqu'elle est jugée la plus conservatrice dans ce type d'analyses (von Ende 1993). Des tests de contrastes dans certaines analyses ont été utilisés pour déterminer à partir de quelle période les moyennes des variables significatives différaient.

Pour fin de comparaisons entre les sites, les données de croissance des tiges et des systèmes racinaires ont été ajustées pour faire correspondre les années de coupe, l'année de la coupe correspondant à l'année 1. Toutes les données utilisées concernant les systèmes racinaires correspondent à la somme des valeurs de toutes les racines pour chaque tige. Des analyses ont été effectuées sur les cinq premières années après la coupe et sur la totalité de la période commune aux deux sites, soit cinquante années depuis la coupe, avec des intervalles de 4 ans. Lorsqu'il y a des données manquantes dans les analyses de variance à mesures répétées, les échantillons concernés sont exclus automatiquement de l'analyse. C'est pourquoi les analyses statistiques portant sur les tiges et les ratios débutent l'année suivant la coupe, des données de l'année de la coupe étant manquantes pour certaines tiges.

Les données de la période antérieure à la coupe ne sont pas incluses dans les analyses statistiques puisque les analyses de tiges n'ont pas été effectuées pour cette période pour toutes les tiges. De plus, la faible croissance durant cette période complique l'interdatation à la fois des racines et des tiges. Ces résultats ne se prêtent donc pas aux analyses statistiques.



## CHAPITRE III

### RÉSULTATS

#### 3.1. Âges et origines des tiges

Les âges minimaux trouvés (tableau 3.1) indiquent que les tiges avaient entre 40 et 90 ans au moment de la coupe de 1925 et 1941 pour les sites Lau-89-05 et Ona-90-06 respectivement. Pour l'arbre Ona-16, une zone où la moelle était caractéristique de la zone de transition entre le collet et la tige a été atteinte, suggérant qu'il s'agit d'un semis. Chez plusieurs tiges (Lau-04, 38, 59, 51, Ona-55 et 53) de la moelle de tige a été retrouvée dans une racine, au lieu d'une stèle (figure 3.1).

#### 3.2. Croissance en hauteur

Toutes les tiges avaient moins de trois mètres au moment de la coupe (tableau 3.1 et figure 3.2). Les moyennes sont respectivement pour les co-dominantes et les supprimées de 1,89 m et 1,10 m. La classe de hauteur finale atteinte 50 ans après la coupe est corrélée positivement à la classe de hauteur au moment de la coupe ( $r=0,603$ ;  $p=0,005$ ) et à l'âge des tiges ( $r=0,478$ ;  $p=0,033$ ), les tiges supprimées étant en général un peu plus jeunes que les co-dominantes.

Cinq tiges font exception, soit les tiges Ona-100, 55, 89, Lau-02 et 51 qui ont changé de classe de hauteur, c'est-à-dire qu'une tige de plus de 2 mètres au moment de la coupe se situe dans la classe de hauteur finale des supprimées et inversement (tableau 3.1). Ce changement de classe a lieu lors des premières années après la coupe, et est visible par un accroissement en hauteur plus ou moins rapide selon le cas, en comparaison



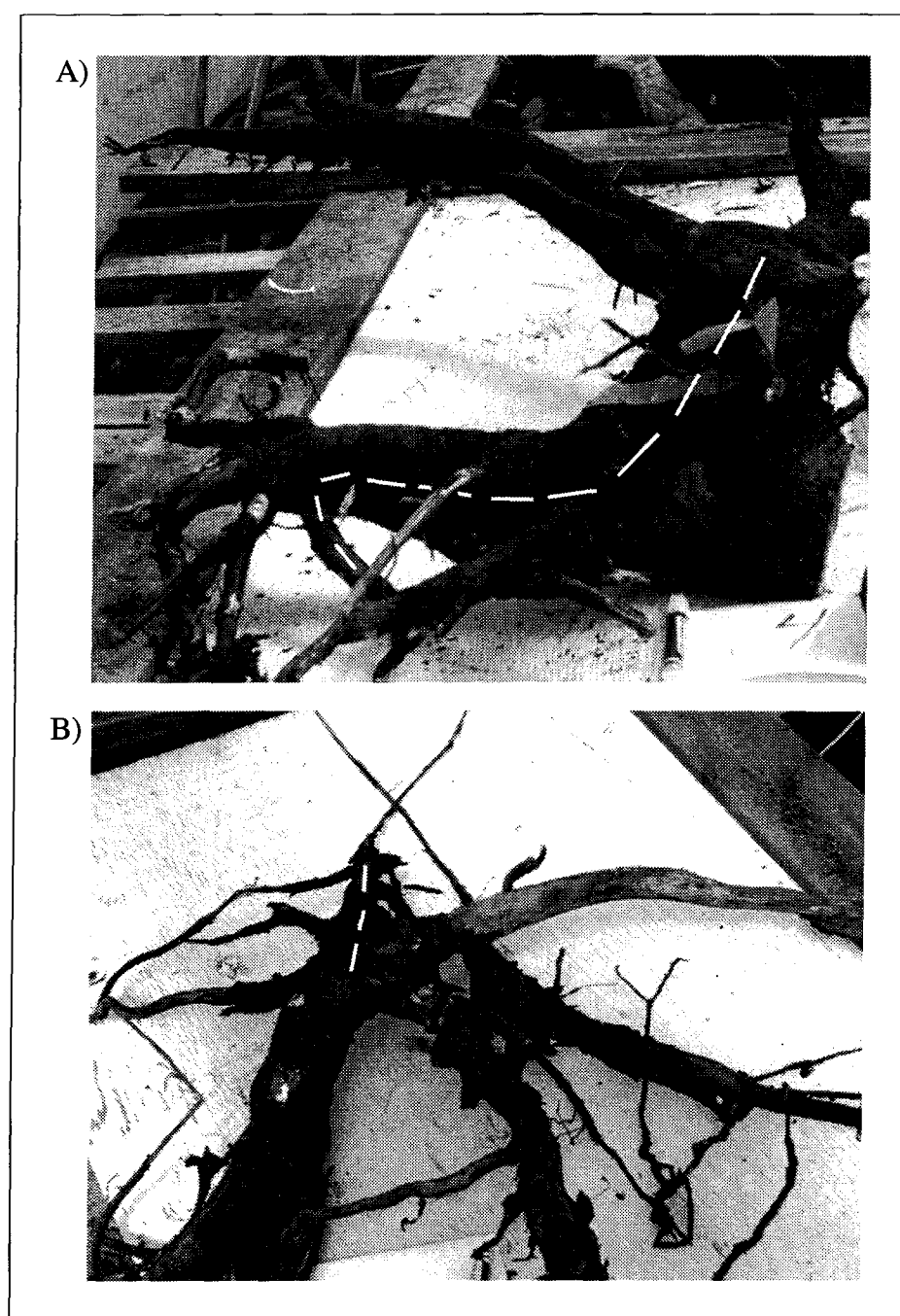


Figure 3.1 :Système racinaire des tiges Lau-04 (A) et Lau-59 (B), et le tracé approximatif de la moelle de tige.



avec les autres tiges. Ces tiges sont parmi les plus jeunes sur le site Ona et parmi les plus vieilles sur le site Lau en comparaison avec les tiges de la même classe de hauteur finale pour chacun des sites.

La croissance en hauteur cumulée (figure 3.2) est toujours supérieure pour la classe de hauteur des co-dominantes (tableau 3.3, A02 à A06 et A2 à A50, inter et intragroupes, hauteur:  $P \leq 0,001$ ). Elle devient plus élevée sur le site Lau que sur le site Ona entre 10 et 14 ans et ce jusqu'à 46 ans après la coupe (A2 à A50, intergroupes, site, contrastes, A14:  $P=0,046$ ; A46:  $P=0,006$ ; intragroupes, âge\*site:  $P=0,007$ ). Cependant, le taux de croissance annuel moyen sur 50 ans ne diffère qu'entre les classes de hauteur (tableau 3.2, hauteur:  $P < 0,00$ ). Les cinq premières années après l'année de la coupe, il y a reprise de croissance. Elle est plus rapide sur le site Lau et pour les co-dominantes (tableau 3.3, A02 à A06, intragroupes, âge\*hauteur et âge\*site:  $P < 0,00$ ). Mais les hauteurs moyennes atteintes ne diffèrent qu'entre les classes de hauteur (A02 à A06, intergroupes, hauteur:  $P=0,001$ ; site:  $P=0,278$ ).



Tableau 3.1 : Hauteur initiale, hauteur et taux de croissance moyen 50 ans après la coupe, âge et nombre de racines mesurées lors de l'échantillonnage des tiges étudiées

Site et date de la coupe	Classe de hauteur 50 ans après la coupe	Numéro de tige	Âge mesuré	Hauteur initiale (m)	Hauteur finale (m)	Nombre de racines mesurées	Nombre de racines exclues
ONA-90-06 1941	Co-dominantes	16	1853	2,08	12,6	14	-
		55	1899	0,65	11,6	11	-
		66	1861	2,08	14,9	13	-
		84	1870	2,06	12,6	16	-
		89	1875	1,37	12,8	14	-
		moyenne:	1872	1,65	12,9	13,6	
	Taux : $0,23 \pm 0,02$						
	Supprimées	12	1873	0,67	8,9	14	-
		53	1865	1,04	10,0	13	-
		75	1903	0,05	9,3	21	-
		100	1886	2,57	9,1	10	-
		102	1863	1,18	7,5	14	4
		moyenne:	1878	1,10	8,96	14,4	
	Taux : $0,15 \pm 0,03$						
LAU-89-05 1925	Co-dominantes	10	1862	2,50	14,2	9	-
		49	1852	2,13	14,1	8	-
		51	1843	1,65	13,6	6	-
		52	1861	2,25	14,4	13	-
		58	1865	2,13	14,6	14	-
		moyenne:	1856	2,13	14,8	10,0	
	Taux : $0,25 \pm 0,005$						
	Supprimées	02	1871	2,05	9,4	10	1
		04	1886	0,67	9,1	6	-
		38	1876	1,08	9,3	5	-
		59	1889	1,19	8,4	6	-
		77	1891	0,54	9,6	9	1
		moyenne:	1882	1,10	9,16	7,2	
	Taux : $0,16 \pm 0,02$						

Tableau 3.2: Résultats de l'analyse de variance (ANOVA) sur le taux de croissance en hauteur moyen des tiges selon le site et la classe de hauteur (hauteur)

Source	Degré de liberté	Carrés moyens	Valeur de F	Probabilité (P)
site	1	0,000492	1,430	0,241
hauteur	1	0,027291	79,346	<b>0,000</b>
site*hauteur	1	0,000180	0,523	0,479
erreur	16	0,000344		

Les différences significatives sont indiquées en gras ( $<0,05$ ).



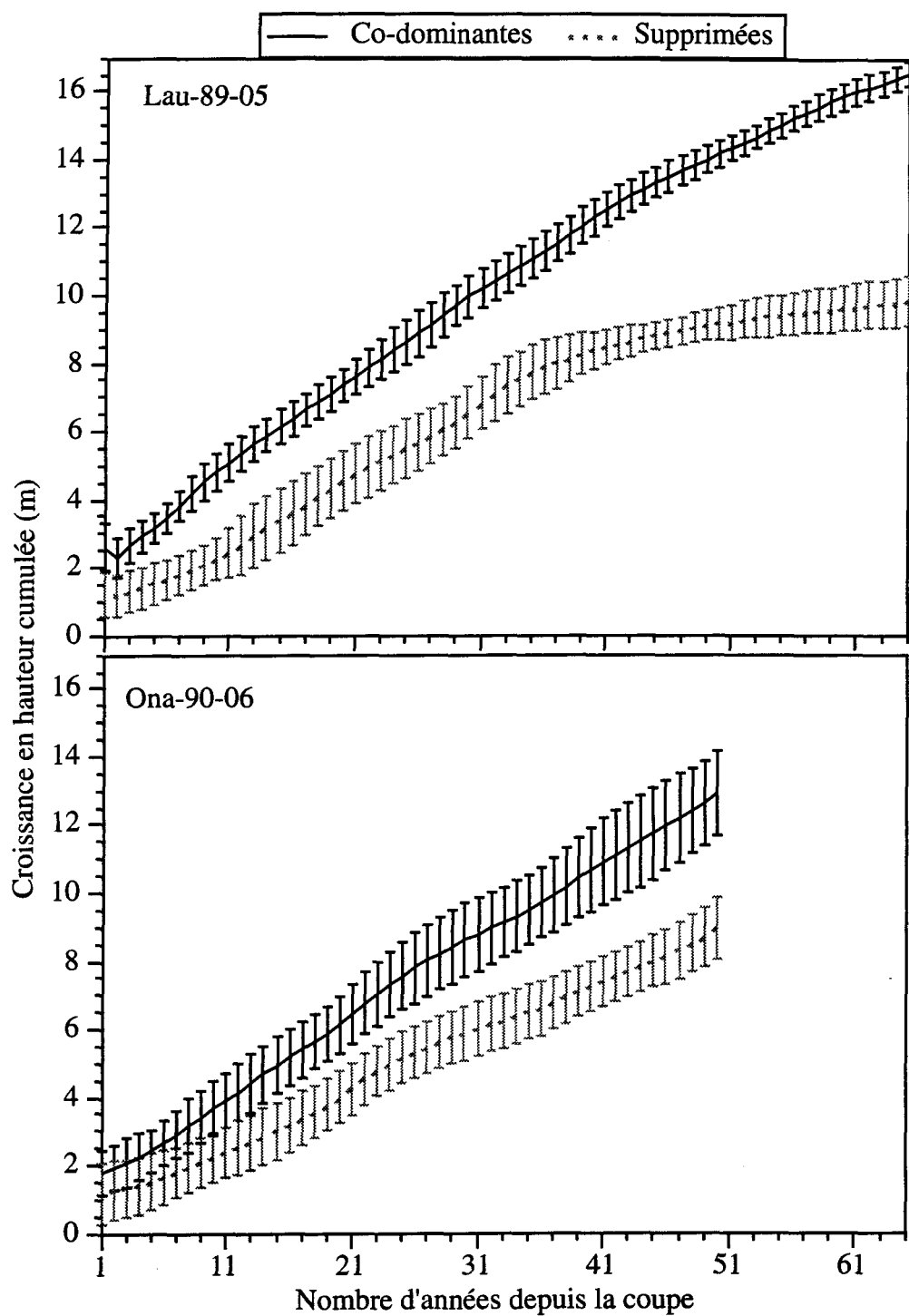


Figure 3.2 : Croissance moyenne en hauteur cumulée et écarts-types des co-dominantes et des supprimées des sites Lau-89-05 et Ona-90-06 (n=5 arbres).



Tableau 3.3 : Résultats des analyses de variance (ANOVA) à mesures répétées sur la croissance en hauteur cumulée selon le site et la classe de hauteur (hauteur)

Source	Degré de liberté	Carrés moyens	Valeur de F	Probabilité (P)	Probabilité (PG-G)
<b>A2 à A6<sup>†</sup></b>					
<u>intergroupes</u>					
hauteur	1	33,653	15,397	<b>0,001</b>	
site	1	2,652	1,213	0,287	
hauteur*site	1	2,761	1,263	0,278	
erreur	16	2,186			
<u>intragroupes</u>					
âge	4	1,445	182,000	0,000	<b>0,000</b>
âge*hauteur	4	0,177	22,342	0,000	<b>0,000</b>
âge*site	4	0,055	6,939	0,000	<b>0,011</b>
âge*hauteur*site	4	0,021	2,690	0,039	0,109
erreur	64	0,008			
<b>A2 à A50</b>					
<u>intergroupes</u>					
hauteur	1	516,259	80,801	<b>0,000</b>	
site	1	49,952	7,818	<b>0,013</b>	
Contrastes A02	1	0,137	0,278	0,605	
A06	1	0,910	2,295	0,149	
A10	1	1,729	3,711	0,072	
A14	1	2,973	4,695	<b>0,046</b>	
A18	1	3,908	6,727	<b>0,020</b>	
A22	1	2,987	4,826	<b>0,043</b>	
A26	1	2,681	3,834	<b>0,068</b>	
A30	1	5,055	7,378	<b>0,015</b>	
A34	1	9,380	14,009	<b>0,002</b>	
A38	1	10,146	15,588	<b>0,001</b>	
A42	1	9,084	13,186	<b>0,002</b>	
A46	1	6,822	10,091	<b>0,006</b>	
A50	1	2,739	4,137	0,059	
hauteur*site	1	8,481	1,327	0,266	
erreur	16	6,389			
<u>intragroupes</u>					
âge	12	207,217	1620,000	0,000	<b>0,000</b>
âge*hauteur	12	5,505	43,140	0,000	<b>0,000</b>
âge*site	12	0,717	5,615	0,000	<b>0,007</b>
âge*hauteur*site	12	0,068	0,536	0,889	0,601
erreur	192	0,128			

†: A= âge de la coupe. Les différences significatives sont indiquées en gras (<0,05).



### 3.3. Croissance en volume

#### 3.3.1. Croissance en volume cumulé des tiges et en volume cumulé des systèmes racinaires

En ce qui concerne la croissance en volume cumulé des tiges et des systèmes racinaires de la coupe jusqu'à 50 ans plus tard (figure 3.3), les co-dominantes ont un volume plus élevé et une croissance plus rapide que les supprimées (tableau 3.4 et tableau 3.5, A02 à A06 et A02 à A50, intergroupes et intragroupes, hauteur:  $P \leq 0,01$ ). Il n'y a pas de différence entre les sites pour le volume des tiges, mais la croissance racinaire est plus rapide sur le site Ona (tableau 3.5, A01 à A49, intergroupes, âge\*site:  $P=0,013$ ). Une trentaine d'année après la coupe, le volume racinaire sur le site Ona devient plus élevé, atteignant environ le double du volume du site Lau 50 ans après la coupe (tableau 3.5, A01 à A49, intergroupes, sites, contrastes, A33:  $P=0,037$ ; A49:  $P=0,013$ ).

Tableau 3.4 : Résultats de l'analyse de variance (ANOVA) à mesures répétées sur le volume cumulé du tronc selon le site et la classe de hauteur (hauteur)

Source	Degré de liberté	Carrés moyens	Valeur de F	Probabilité (P)	Probabilité (P <sub>G-G</sub> )
<b>A02 à A06<sup>α</sup></b>					
<u>intergroupes</u>					
hauteur	1	0,000024	14,531	<b>0,002</b>	
site	1	0,000	0,002	0,963	
hauteur*site	1	0,000	0,091	0,767	
erreur	16	0,000			
<u>intragroupes</u>					
âge	4	0,000	56,684	0,000	<b>0,000</b>
âge*hauteur	4	0,000	19,449	0,000	<b>0,000</b>
âge*site	4	0,000	2,638	0,042	0,122
âge*hauteur*site	4	0,000	1,567	0,194	0,229
erreur	64	0,000			
<b>A02 à A50</b>					
<u>intergroupes</u>					
hauteur	1	0,059087	46,434	<b>0,000</b>	
site	1	0,000169	0,133	0,720	
hauteur*site	1	0,000684	0,537	0,474	
erreur	16	0,001272			
<u>intragroupes</u>					
âge	12	0,01222	116,00	0,000	<b>0,000</b>
âge*hauteur	12	0,00406	38,673	0,000	<b>0,000</b>
âge*site	12	0,00003	0,310	0,987	0,599
âge*hauteur*site	12	0,00008	0,751	0,700	0,406
erreur	192	0,00010			

<sup>α</sup>: A= âge de la coupe. Les différences significatives sont indiquées en gras ( $<0,05$ ).



Tableau 3.5 : Résultats de l'analyse de variance (ANOVA) à mesures répétées sur le volume cumulé du système racinaire selon le site et la classe de hauteur (hauteur)

Source	Degré de liberté	Carrés moyens	Valeur de F	Probabilité (P)	Probabilité (PG-G)
<b>A01 à A05<sup>α</sup></b>					
<u>intergroupes</u>					
hauteur	1	0,000	7,711	<b>0,013</b>	
site	1	0,000	0,018	0,895	
hauteur*site	1	0,000	0,071	0,794	
erreur	16	0,000			
<u>intragroupes</u>					
âge	4	0,000	20,532	0,000	<b>0,000</b>
âge*hauteur	4	0,000	10,167	0,000	<b>0,006</b>
âge*site	4	0,000	0,053	0,995	0,822
âge*hauteur*site	4	0,000	0,006	1,000	0,939
erreur	64	0,000			
<b>A01 à A49</b>					
<u>intergroupes</u>					
hauteur	1	0,00629	23,356	<b>0,000</b>	
site	1	0,00148	5,492	<b>0,032</b>	
Contrastes A01	1	0,000	0,151	0,703	
A05	1	0,000	0,000	0,984	
A09	1	0,000	0,016	0,902	
A13	1	0,000	0,374	0,550	
A17	1	0,000	1,297	0,271	
A21	1	0,00002	2,614	0,125	
A25	1	0,00004	3,271	0,089	
A29	1	0,00009	3,984	0,063	
A33	1	0,0002	5,193	<b>0,037</b>	
A37	1	0,00032	5,380	<b>0,034</b>	
A41	1	0,00058	6,741	<b>0,019</b>	
A45	1	0,00072	6,701	<b>0,020</b>	
A49	1	0,00107	7,712	<b>0,013</b>	
hauteur*site	1	0,00031	1,143	0,301	
erreur	16	0,00027			
<u>intragroupes</u>					
âge	12	0,00123	70,709	0,000	<b>0,000</b>
âge*hauteur	12	0,00044	25,257	0,000	<b>0,000</b>
âge*site	12	0,00013	7,512	0,000	<b>0,013</b>
âge*hauteur*site	12	0,00003	1,509	0,123	0,238
erreur	192	0,00002			

α: A= âge de la coupe. Les différences significatives sont indiquées en gras (<0,05).



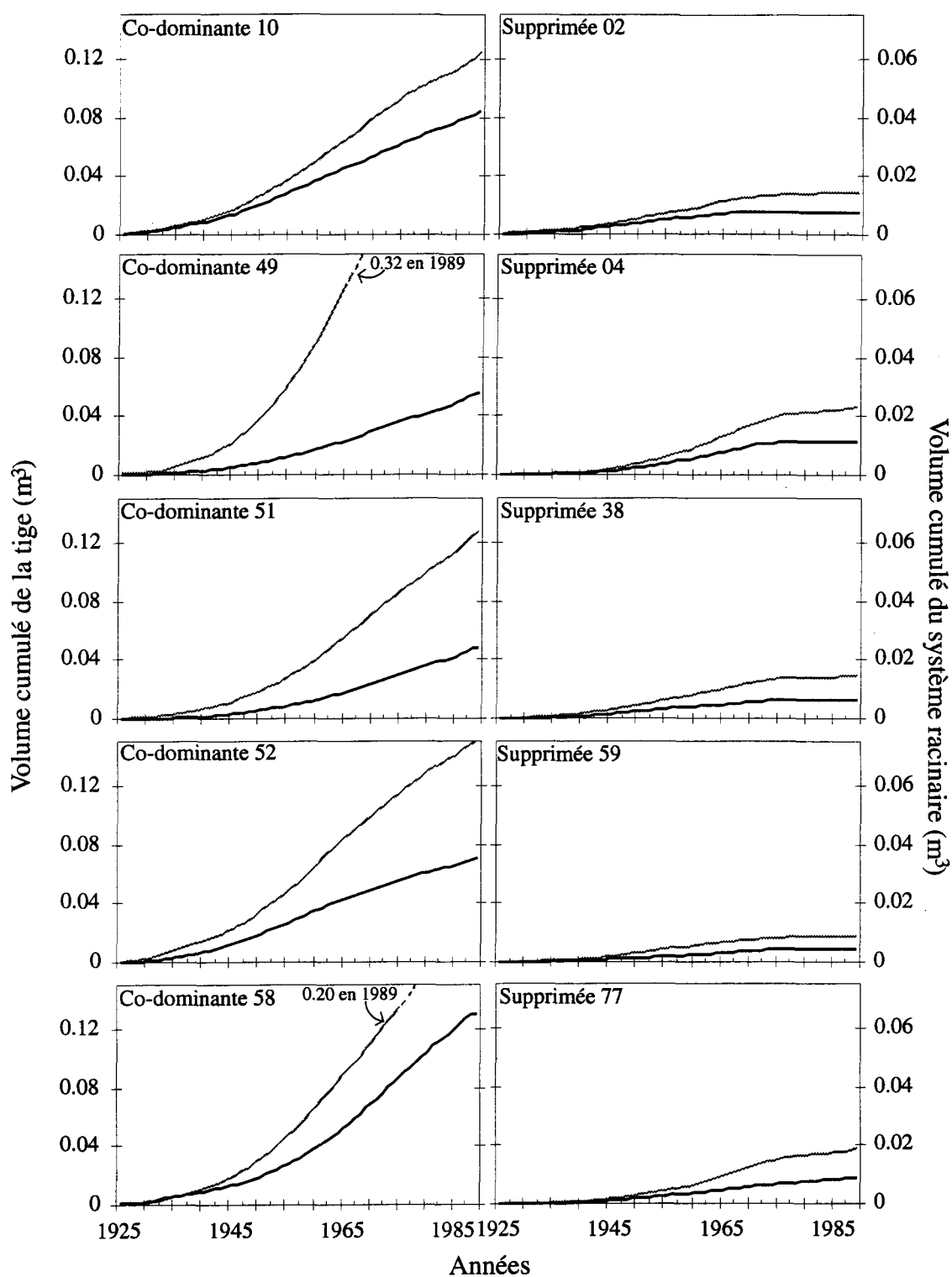


Figure 3.3 A: Croissance en volume cumulé de la tige (—) et du système racinaire (---) depuis la coupe de 1925 sur le site Lau-89-05.



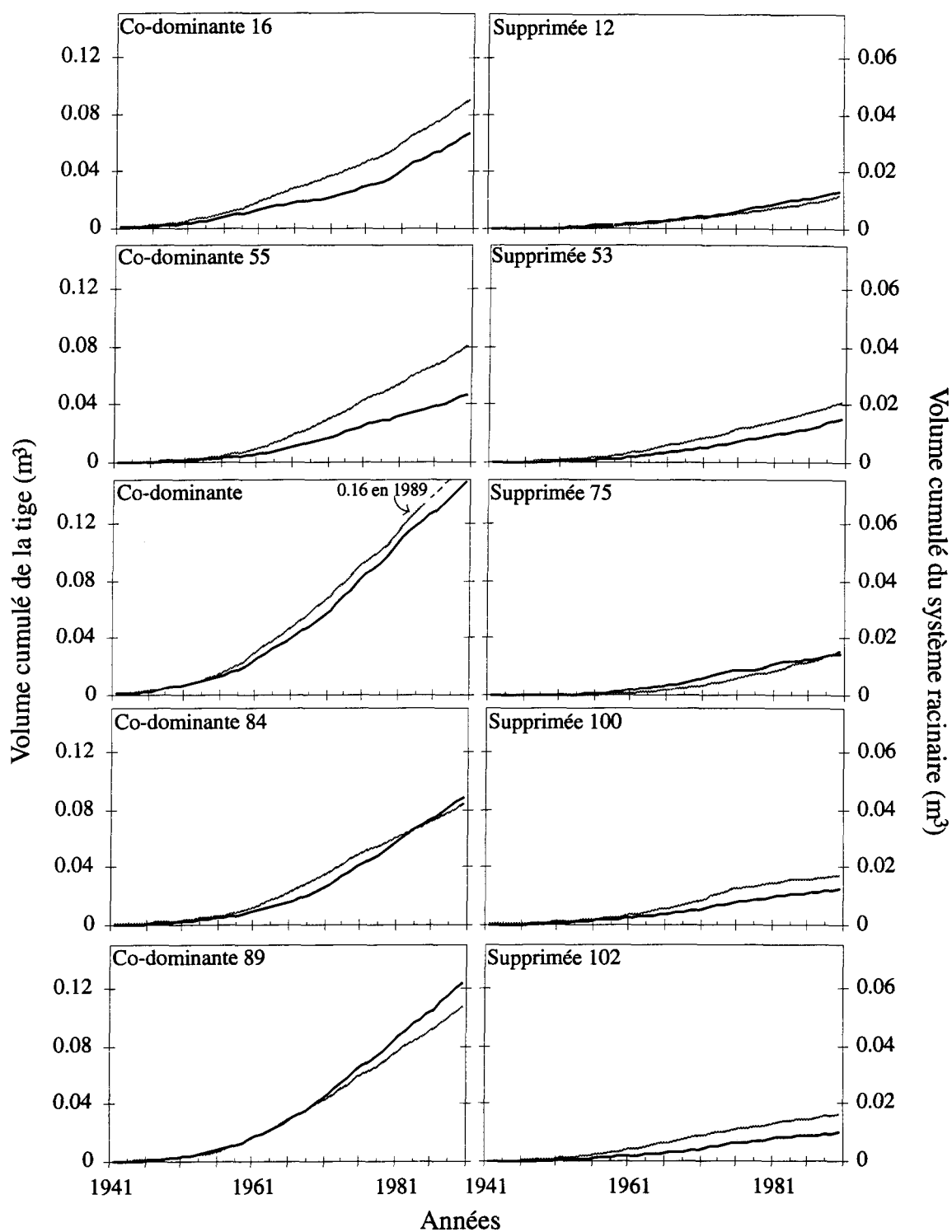


Figure 3.3B : Croissance en volume cumulé de la tige (—) et du système racinaire (---) depuis la coupe de 1941 sur le site Ona-90-06.



### 3.3.2. Croissance spécifique en volume des tiges

Les tiges semblent toutes, indépendamment de leur classe de hauteur, avoir une croissance spécifique en volume similaire durant environ les dix premières années (figure 3.4). Il y a cependant plus de variations entre les tiges sur le site Ona durant cette même période. Les ASV augmentent rapidement après la coupe sur les deux sites, atteignant par la suite une certaine stabilité, puis elles diminuent régulièrement. Les valeurs sont en général plus élevées pour les co-dominantes et pour le site Ona. Les supprimées du site Lau montrent une importante diminution de l'ASV débutant au milieu de la décennie de 1970. Les autres tiges des deux sites montrent aussi une telle réduction durant cette période, mais moins importante.

Certaines des tiges étudiées présentent des variations importantes. Les tiges les plus petites à la coupe Lau-04, 77 et Ona-75 ont un accroissement spécifique en volume comparable aux co-dominantes durant certaines périodes, telles durant la décennie 1960 sur le site Lau et de 1975 à 1985 pour la tige Ona-75. Pour les tiges Lau-02 et Ona-100 qui ont changé de classe de hauteur, leurs accroissements en volume spécifique se situent dans les plus faibles valeurs. Les tiges Lau-51, Ona-55 et 89, qui mesurent moins de deux mètres à la coupe, ont une croissance similaire ou supérieure aux co-dominantes.



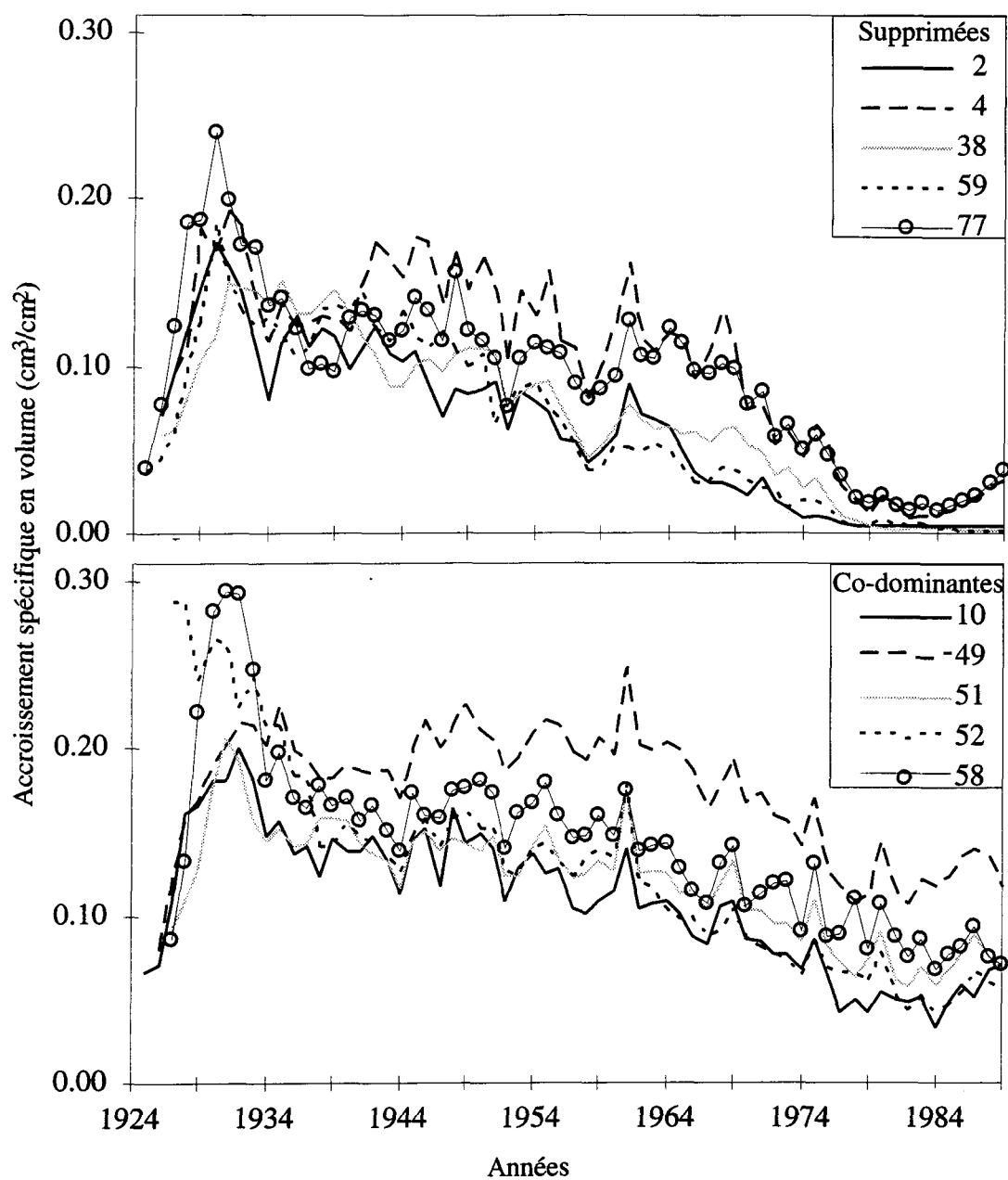


Figure 3.4 A : Accroissement spécifique en volume des tiges co-dominantes et supprimées du site Lau-89-05 depuis la coupe de 1925.



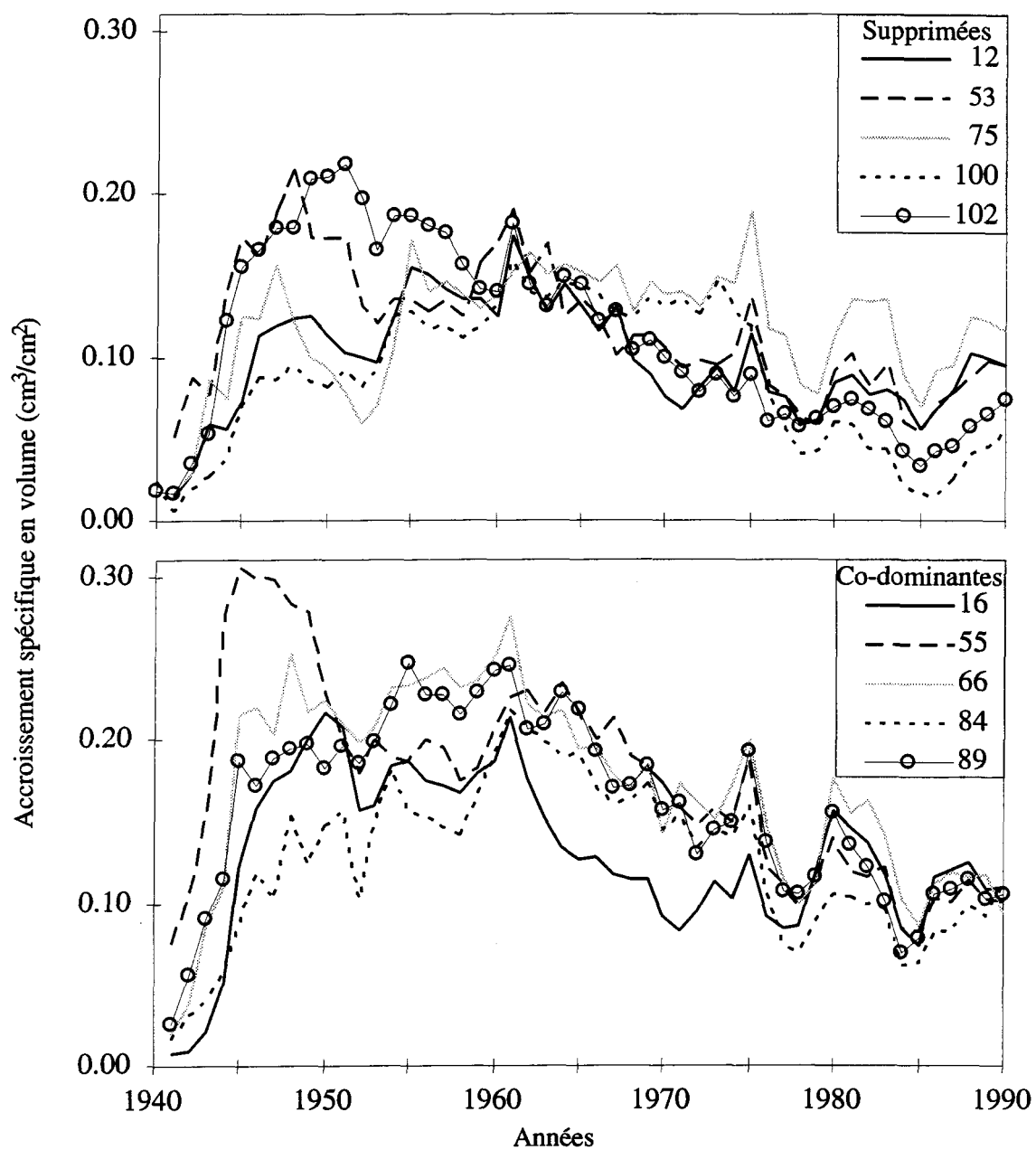


Figure 3.4 B: Accroissement spécifique en volume des tiges co-dominantes et supprimées du site Ona-90-06 depuis la coupe de 1941.



### 3.3.4. Ratio racine:tige de la croissance en volume

Il y a une différence entre les sites mais pas entre les classes de hauteur pour les ratios du volume cumulé des racines sur celui des tiges (figure 3.5). Les ratios sont plus élevés sur le site Ona après environ 25 ans après la coupe et varient de manière plus importante que sur le site Lau (tableau 3.6, A02 à A50, intergroupes, site, contrastes, A26:  $P=0,045$ ; A50:  $P=0,001$ ; intragroupes, âge\*site:  $P=0,023$ ). Les premières années après la coupe les ratios augmentent graduellement, pour ensuite atteindre des valeurs relativement stables. Il n'y a pas de différence au niveau des moyennes immédiatement après la coupe (tableau 3.6, A02 à A06, intergroupes, hauteur et site:  $P>0,05$ ), mais les ratios tendent à se stabiliser plus rapidement sur le site Lau. Les valeurs extrêmes dans la courbe des supprimés du site Ona proviennent des tiges 75 et 12, les trois autres supprimées présentant une évolution des courbes similaire aux co-dominantes.

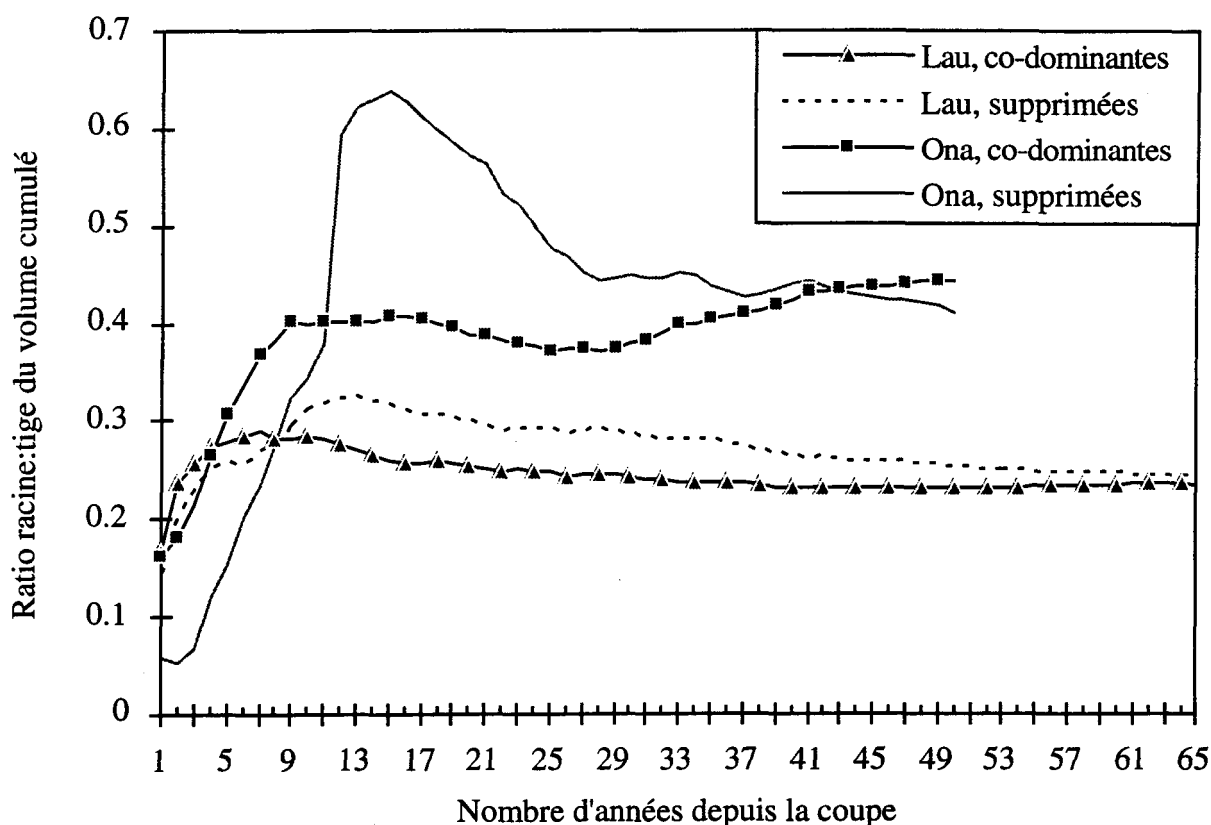


Figure 3.5 : Évolution de la moyenne des ratios racine:tige du volume cumulé pour les tiges supprimées et co-dominantes des sites Lau-89-05 et Ona-90-06 (n=5).



Tableau 3.6 : Résultats de l'analyse de variance (ANOVA) à mesures répétées sur le ratio du volume cumulé racine:tige selon le site et la classe de hauteur (hauteur)

Source	Degré de liberté	Carrés moyens	Valeur de F	Probabilité (P)	Probabilité (P <sub>G-G</sub> )
<b>A02 à A06</b>					
<u>intergroupes</u>					
hauteur	1	0,1763	1,307	0,270	
site	1	0,0995	0,738	0,403	
hauteur*site	1	0,0848	0,629	0,439	
erreur	16	0,1349			
<u>intragroupes</u>					
âge	4	0,0339	18,403	0,000	<b>0,000</b>
âge*hauteur	4	0,0000	0,012	1,000	0,946
âge*site	4	0,0095	5,150	0,001	<b>0,028</b>
âge*hauteur*site	4	0,0003	0,148	0,963	0,758
erreur	64	0,0018			
<b>A02 à A50</b>					
<u>intergroupes</u>					
hauteur	1	0,0633	0,268	0,612	
site	1	1,2330	5,219	<b>0,036</b>	
Contrastes A02	1	0,0518	1,818	0,196	
A06	1	0,0000	0,001	0,981	
A10	1	0,0261	1,269	0,277	
A14	1	0,2466	3,258	0,090	
A18	1	0,2338	3,882	0,066	
A22	1	0,1763	4,253	0,056	
A26	1	0,1202	4,746	<b>0,045</b>	
A30	1	0,1124	5,073	<b>0,039</b>	
A34	1	0,1364	7,013	<b>0,018</b>	
A38	1	0,1432	11,377	<b>0,004</b>	
A42	1	0,1760	14,744	<b>0,001</b>	
A46	1	0,1722	16,587	<b>0,001</b>	
A50	1	0,1673	18,450	<b>0,001</b>	
hauteur*site	1	0,0006	0,003	0,959	
erreur	16	0,2363			
<u>intragroupes</u>					
âge	12	0,0675	6,489	0,000	<b>0,004</b>
âge*hauteur	12	0,0239	2,294	0,009	0,117
âge*site	12	0,0441	4,240	0,000	<b>0,023</b>
âge*hauteur*site	12	0,0107	1,027	0,426	0,370
erreur	192	0,0104			

⌘: A = âge de la coupe. Les différences significatives sont indiquées en gras (<0,05).



### 3.4. Initiation des racines

#### *3.4.1. Patrons des initiations racinaires après la coupe*

Des racines initiées avant la coupe ont pu être mesurées pour toutes les tiges, à l'exception de la tige Ona-75. Les premières années après la coupe, il y a des initiations, parfois très importantes, chez la majorité des tiges co-dominantes et supprimées. Ceci est défini comme étant le patron d'initiation racinaire A (figure 3.6). Les deux tiges supprimées Lau-02 et Ona-100 (figure 3.7) n'initient aucune racine durant cette période, ce qui correspond au patron d'initiation B.

La période d'initiation importante après la coupe pour les deux sites s'étend sur environ cinq ans. Chez la plupart des tiges, l'initiation débute l'année même de la coupe. Le début et la durée de la période d'initiation semblent indépendants de la classe de hauteur des tiges. Pour la tige co-dominante Ona-89 et la supprimée Ona-75, cette période s'étend sur 10 ans.

Les tiges Lau-04 et 38 n'ont pas de racines initiées immédiatement après la coupe. Elles ont cependant initié une racine chacune l'année précédente. Puisque l'erreur sur l'âge des racines est estimée à un an lors des mesures, il est possible que ces racines aient été initiées l'année de la coupe, soit en 1925. C'est pourquoi elles sont incluses dans le patron d'initiation A.



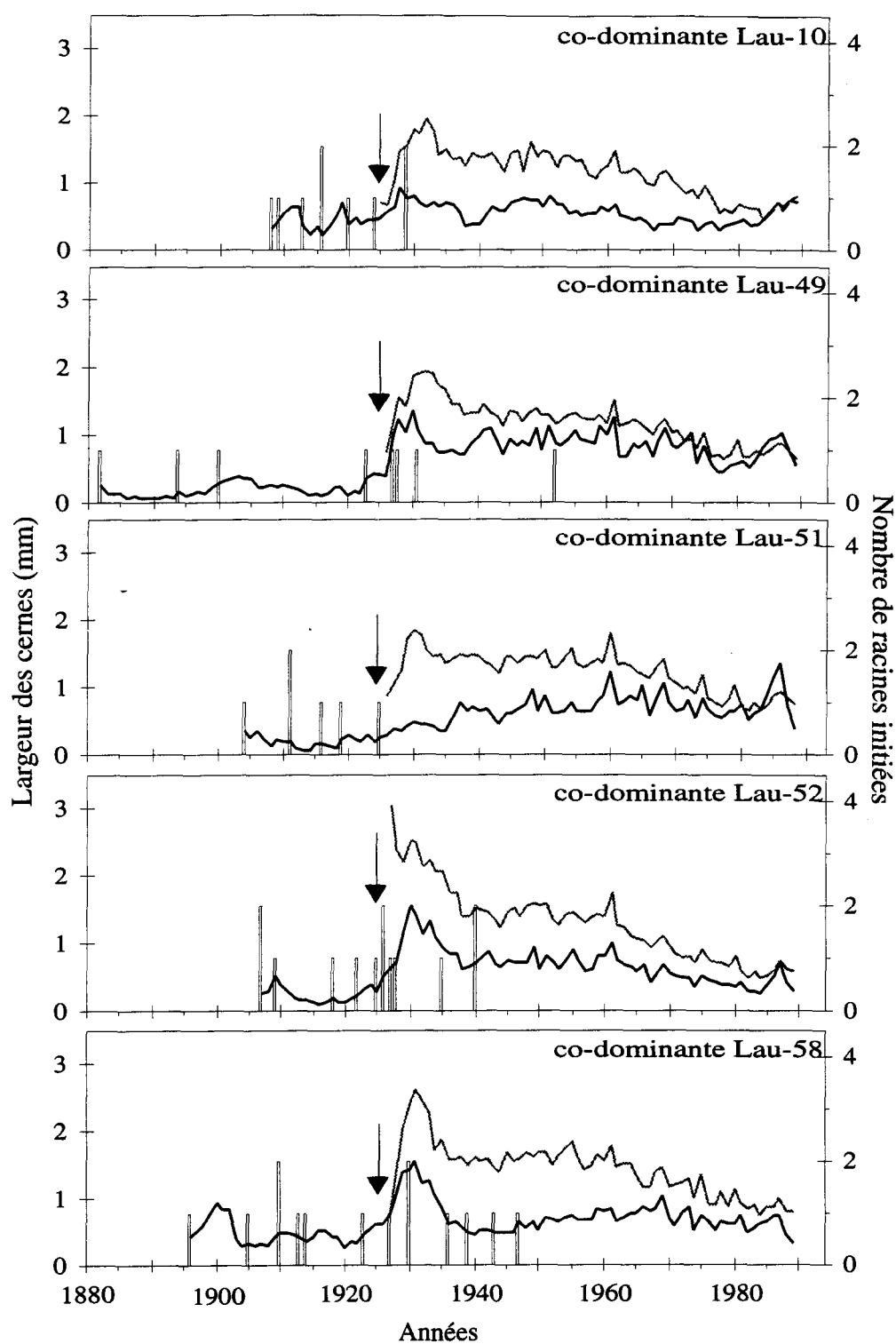


Figure 3.6 : Patron d'initiation A. Courbes moyennes de la croissance radiale de la tige (—) après la coupe (↓), du système racinaire (---) et nombre de racines initiées (▮) pour les sites Lau-89-05 et Ona-90-06.



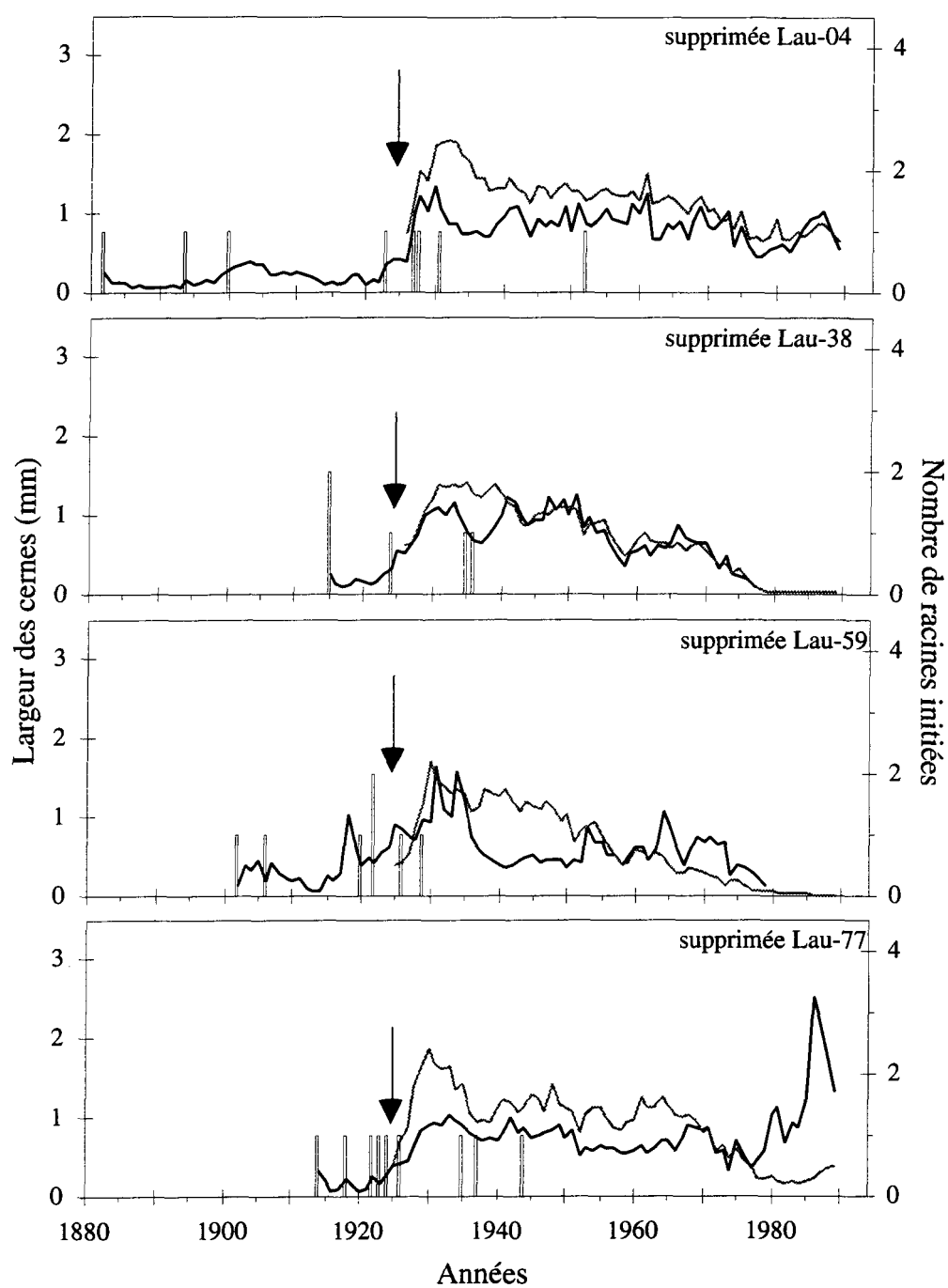


Figure 3.6 (suite) : Patron d'initiation A. Courbes moyennes de la croissance radiale de la tige (—) après la coupe (↓), du système racinaire (—) et nombre de racines initiées (▮) pour les sites Lau-89-05 et Ona-90-06.



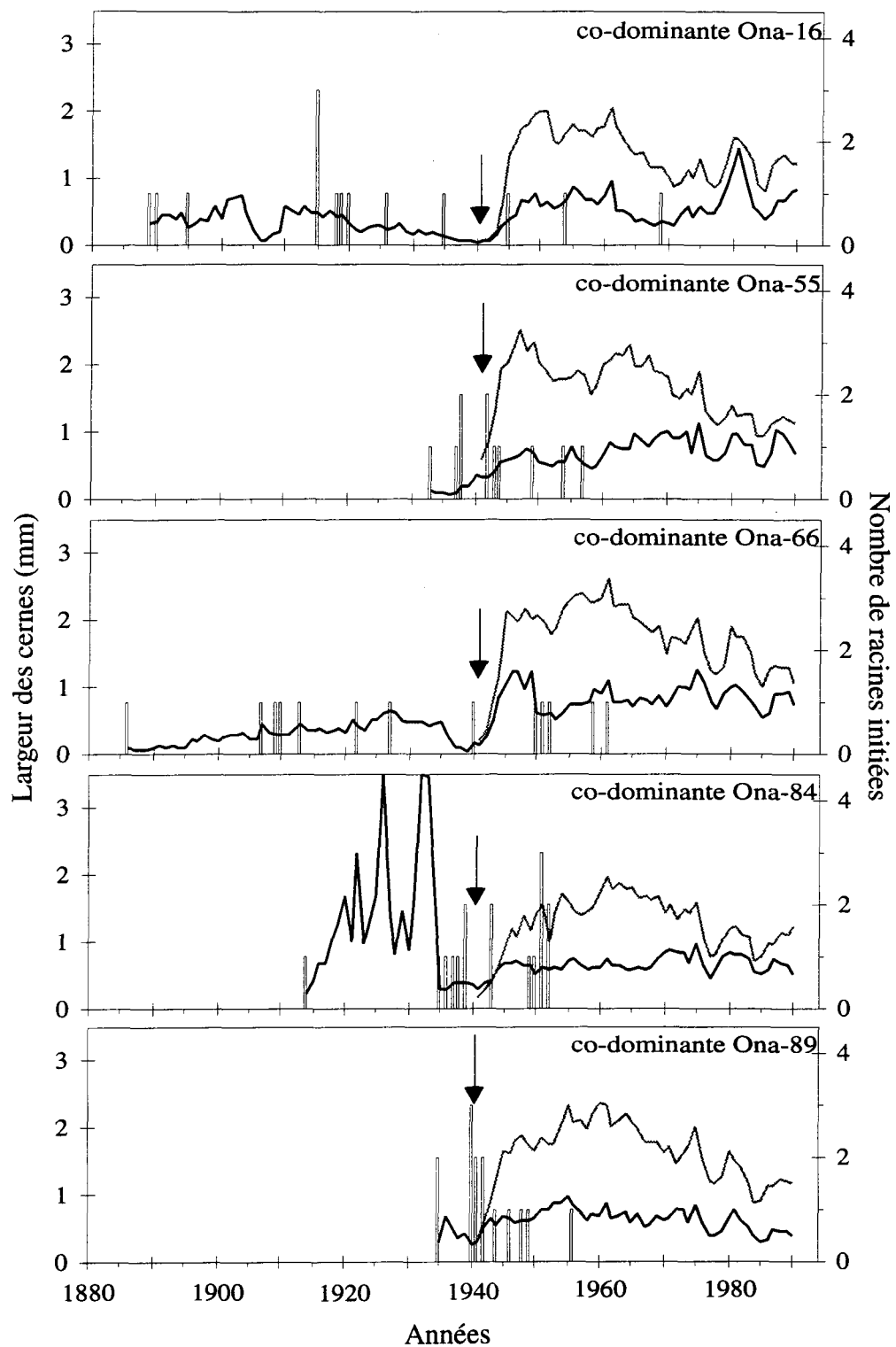


Figure 3.6 (suite) : Patron d'initiation A. Courbes moyennes de la croissance radiale de la tige (—) après la coupe (↓), du système racinaire (---) et nombre de racines initiées (▮) pour les sites Lau-89-05 et Ona-90-06.



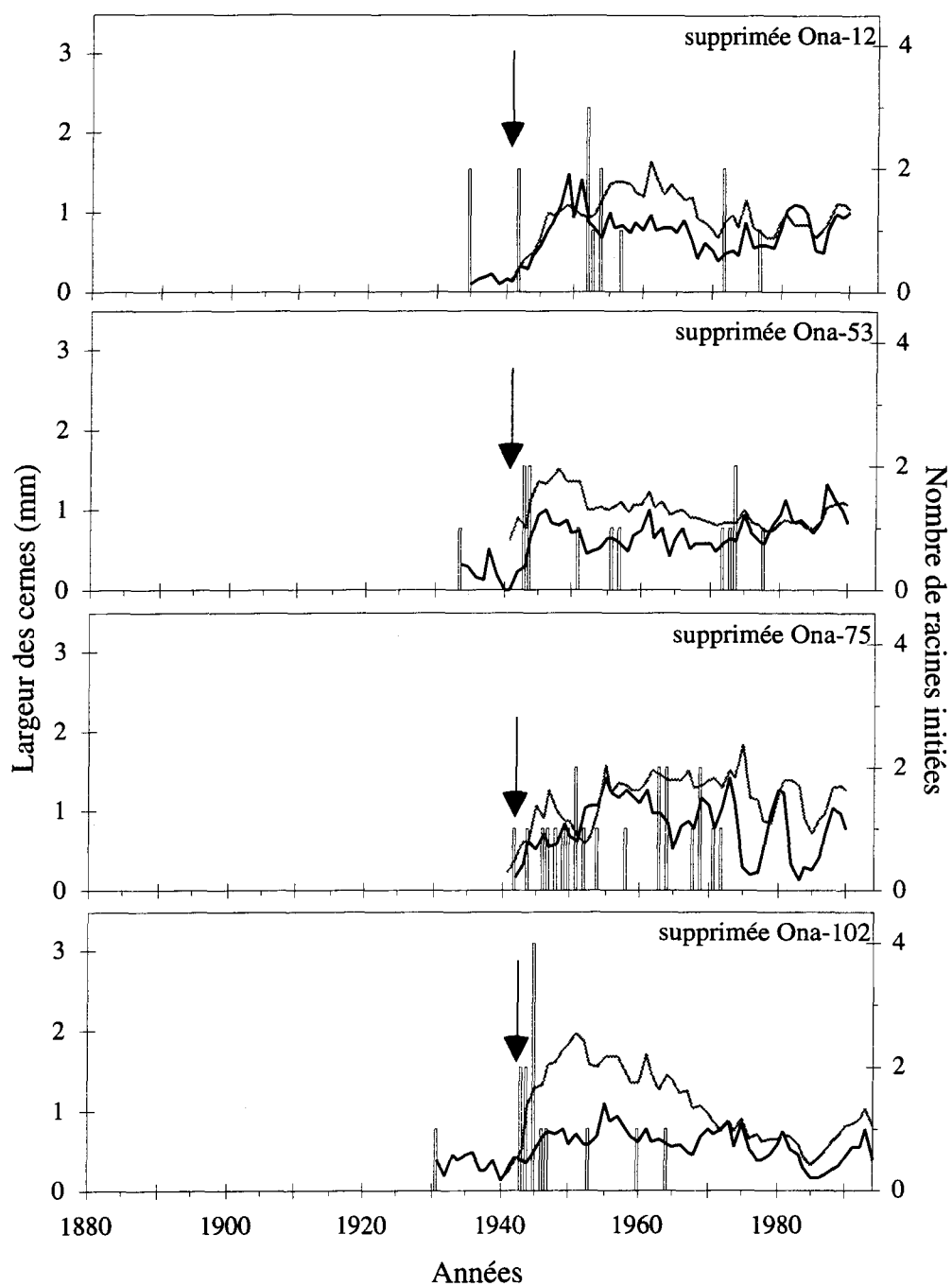


Figure 3.6 (suite) : Patron d'initiation A. Courbes moyennes de la croissance radiale de la tige (—) après la coupe (↓), du système racinaire (---) et nombre de racines initiées (▮) pour les sites Lau-89-05 et Ona-90-06.



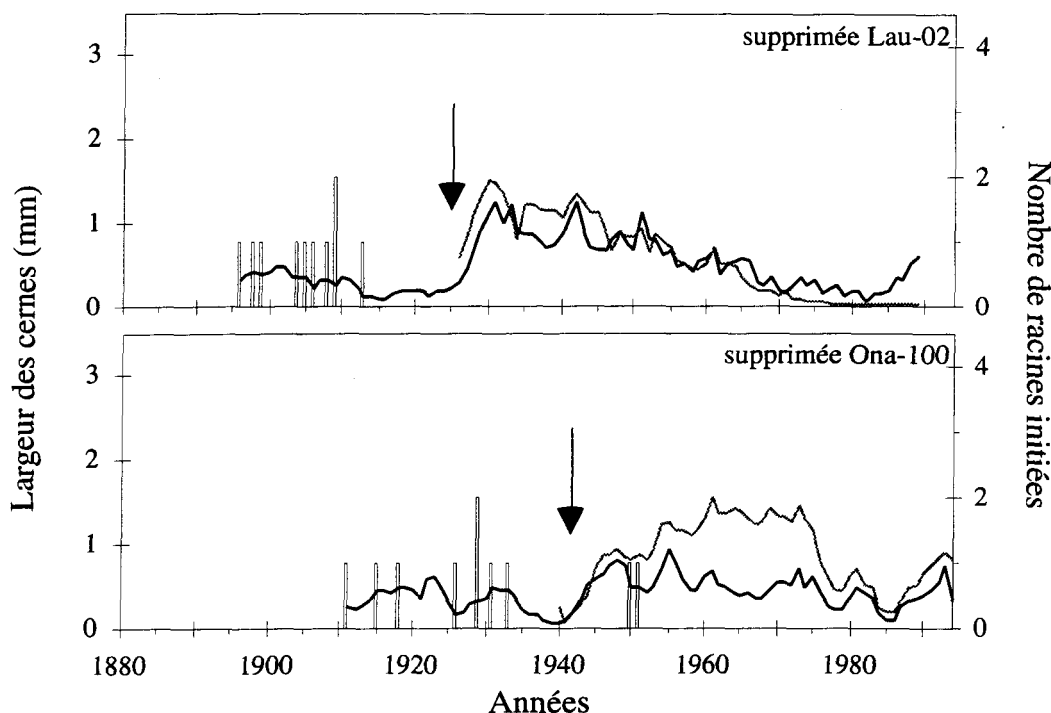


Figure 3.7 : Patron d'initiation B. Courbes moyennes de la croissance radiale de la tige (—) après la coupe (↓), du système racinaire (---) et nombre de racines initiées (||) pour les sites Lau-89-05 et Ona-90-06.

### 3.4.2. Relation entre les perturbations et les initiations racinaires

La figure 3.8 présente le pourcentage de racines initiées pour les deux sites et les deux classes de hauteur lors des périodes d'épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette et en l'absence d'épidémie, ainsi que lors de la période de la coupe. La durée de la période d'initiation après la coupe a été déterminée selon les résultats décrits précédemment dans la section 3.4.1, soit cinq ans. Les périodes épidémiques sont celles définies par Morin et Laprise (1990). Les chutes de croissance radiale maximales de la tige associées aux épidémies, soit en 1952, de 1977 à 1979 et de 1983 à 1987 sont visibles sur les figures 3.6 et 3.7.

En considérant toutes les racines (figure 3.8B), les racines sur le site Lau sont surtout initiées lors de l'épidémie de 1909 à 1923 (40 %), et après la coupe (18 %), soit de



1925 à 1929. Le nombre total d'initiations lors des perturbations décroît avec les perturbations suivantes. Aucune racine mesurée n'a été initiée à partir de 1974. Sur le site Ona, les racines sont surtout initiées après la coupe (20 %), de 1941 à 1945, et lors de l'épidémie de 1947 à 1954 (24 %). Le nombre d'initiation croît donc avec la succession des perturbations sur le site Ona. Les supprimées des deux sites ont plus de racines initiées durant les perturbations que les co-dominantes. Quelques initiations ont eu lieu lors de la dernière épidémie sur le site Ona.

Si les racines initiées avant la coupe ne sont pas considérées dans le calcul des proportions (figure 3.8A), la distribution des initiations sur le site Lau demeure similaire mais à des périodes différentes, les racines initiées après la coupe étant les plus nombreuses (36 %). Il y a peu de changement sur le site Ona, les racines sont initiées surtout après la coupe et l'épidémie de 1947, avec 32 et 38 % respectivement. Il y a plus de variations entre les deux sites dans la proportion des racines initiées dans les périodes autres que les épidémies ou la coupe. Les supprimées ont moins de racines initiées durant les perturbations que les co-dominantes. Près de 55 % du total des racines sont initiées durant les perturbations en considérant toutes les racines, et cette proportion augmente à près de 60% lorsqu'elles ne sont pas considérées.



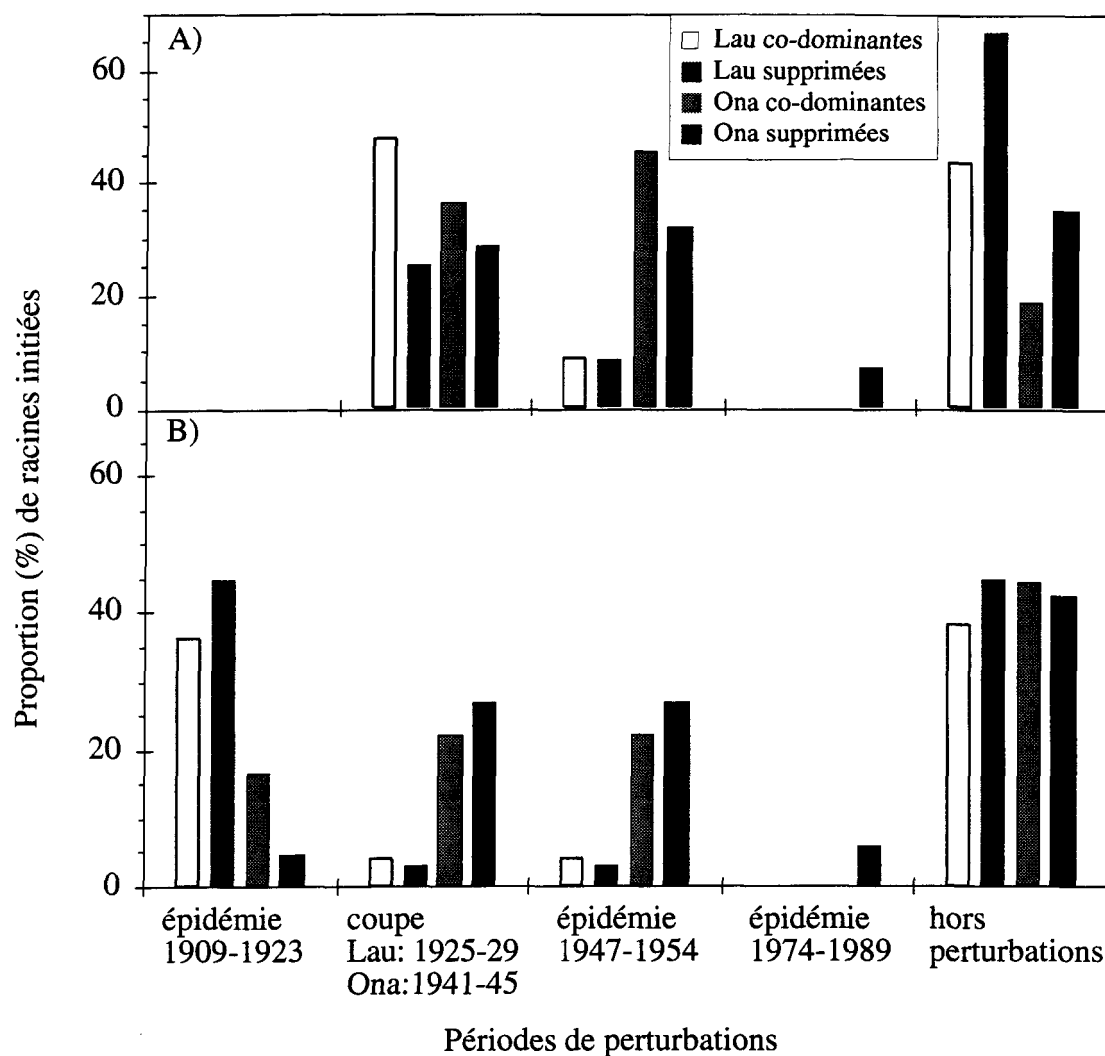


Figure 3.8: Proportion des racines initiées selon les périodes de perturbations pour les tiges co-dominantes et supprimées des sites Lau-89-05 et Ona-90-06. A: les racines initiées avant la coupe ne sont pas considérées; B: les racines initiées avant la coupe sont incluses.



### **3.5. Périodes d'initiation des racines et leur proportion dans le volume des systèmes racinaires**

Globalement, les tiges peuvent être subdivisées en trois groupes, dans lesquels elles se répartissent indépendamment de leur classe de hauteur (figures 3.9A et B). Les proportions varient dans le temps, diminuant ou augmentant selon la période d'initiation à laquelle on se réfère. Le premier groupe est constitué des tiges où les racines initiées avant la coupe constituent la plus grande part du volume cumulé des systèmes racinaires durant la plus grande partie de la période étudiée. Une partie de ces tiges a très peu de volume représenté par des racines autres que celles initiées avant la coupe (1A: Lau-10, 51, 02, 04; Ona-16, 55). Pour une autre partie de ce groupe, les racines initiées durant les cinq premières années après la coupe occupent le deuxième ordre d'importance dans le volume total racinaire (1B: Lau-49, 38; Ona-66, 89). Les autres tiges (1C: Lau-58, Ona-84, 100) ont en deuxième ordre d'importance les racines initiées après les cinq années suivant la coupe.

Dans le deuxième groupe, les racines initiées pendant les cinq années suivant la coupe dominant suivies soit par les racines initiées avant la coupe (2A: Lau-52, 59; Ona-53), soit par celles initiées par la suite (2B: Lau-77; Ona-102). Le troisième groupe (3) ne comprend que les tiges Ona-12 et 75, chez lesquelles les racines initiées à partir de la sixième année après la coupe dominant fortement.



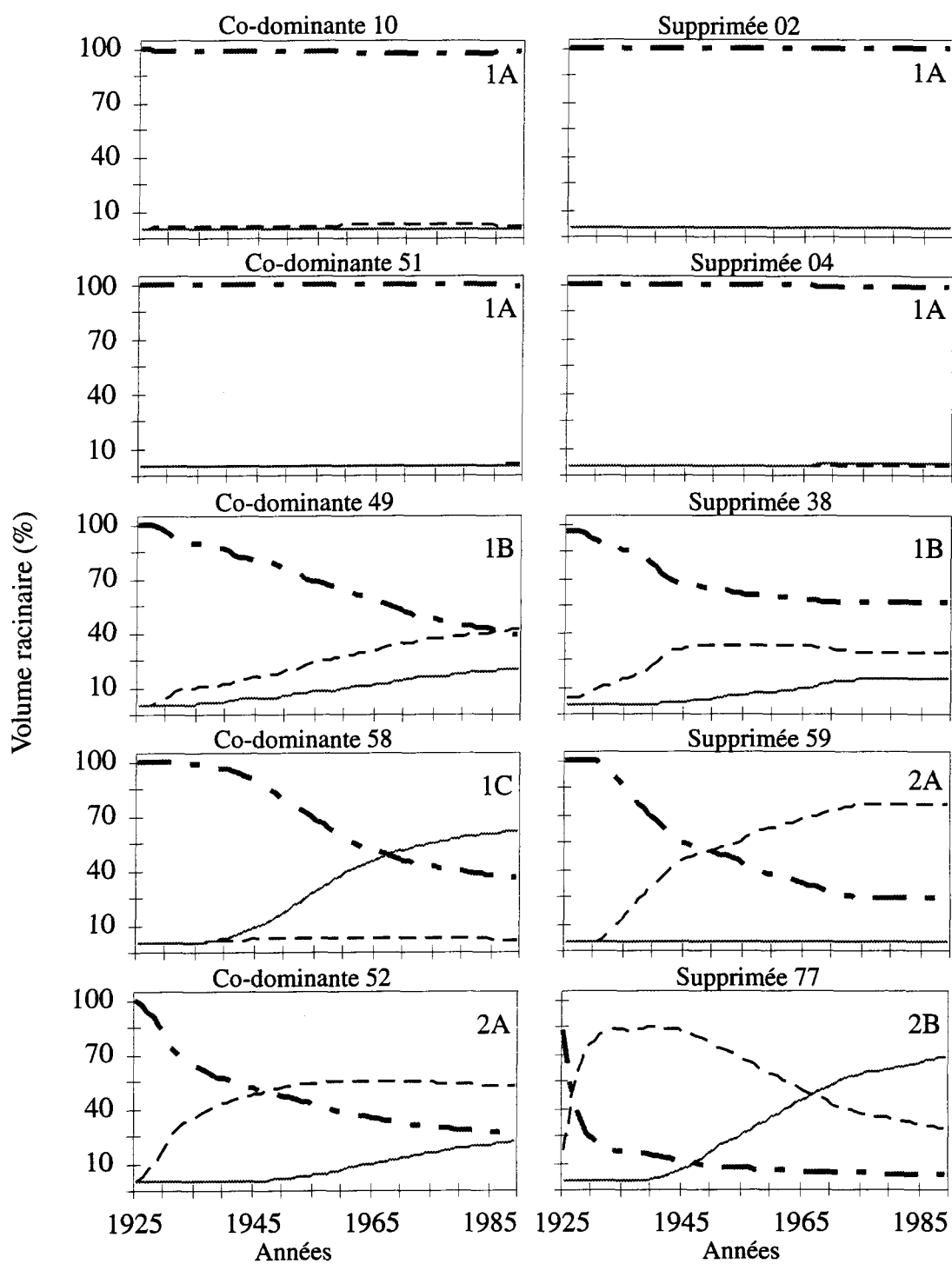


Figure 3.9 A: Proportion du volume racinaire sur le site Lau-89-05 représentée par les racines initiées avant la coupe de 1925 (—), de 1925 à 1929 (---), et les années subséquentes (— · —). Le chiffre suivi d'une lettre correspond aux regroupements définis dans le texte.



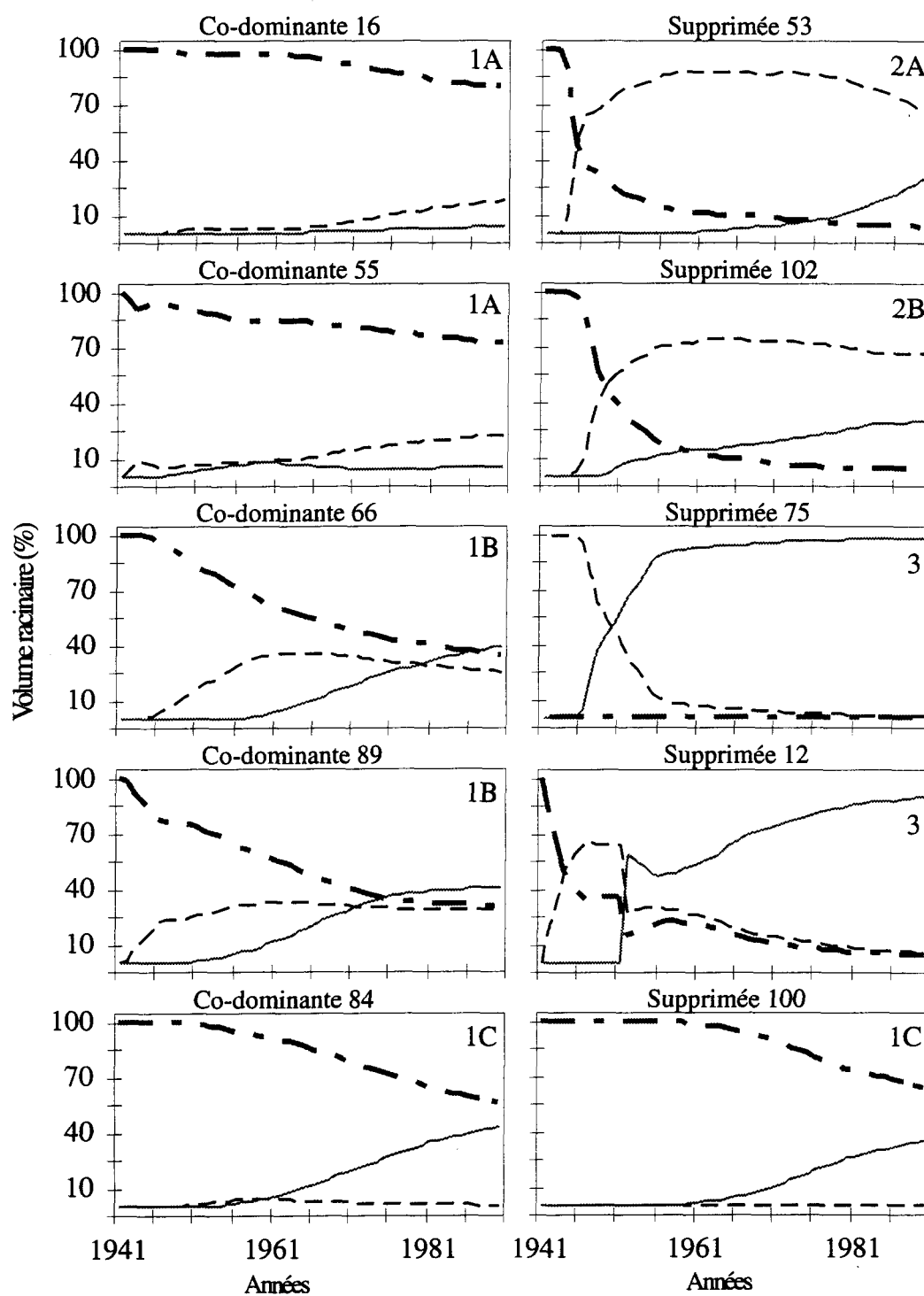


Figure 3.9B : Proportion du volume racinaire sur le site Ona-90-06 représentée par les racines initiées avant la coupe de 1941 (—), de 1941 à 1945 (---), et les années subséquentes (— · —). Le chiffre suivi d'une lettre correspond aux regroupements définis dans le texte.



### 3.6. Élongation racinaire

Pour l'élongation des racines, seule la croissance de la branche principale de chaque racine a été considérée. La sommation de l'élongation de toutes les racines mesurées par système racinaire (figure 3.10) montre que durant les premières années, seules les classes de hauteur diffèrent (tableau 3.7, A01 à A05, intergroupes, hauteur:  $P < 0,000$ ), les co-dominantes ayant une croissance plus rapide (A01 à A05, intragroupes, hauteur:  $P = 0,043$ ). Par la suite, l'accroissement entre les classes de hauteur est similaire sur un même site, et ne diffère que pour les longueurs atteintes (A01 à A49, intragroupes, âge\*hauteur:  $P = 0,375$ ; intergroupes, hauteur:  $P < 0,000$ ). Les sites diffèrent à partir de la cinquième année après la coupe. L'accroissement en longueur est plus rapide et la longueur totale mesurée est plus élevée sur le site Ona, en comparaison avec les tiges de la même classe de hauteur du site Lau (A01 à A49, intergroupes, site, contrastes, A05:  $P = 0,003$ ; A49:  $-P = 0,002$ ; intragroupes, âge\*site:  $P = 0,011$ ). Le maximum moyen d'élongation ayant pu être mesuré est atteint environ 30 ans après la coupe pour les tiges du site Lau et les co-dominantes du site Ona (figure 3.10). Pour les supprimées du site Ona, la fin de l'élongation a lieu environ 35 à 40 ans après la coupe. Il est à noter que le début du plateau que présentent les courbes de croissance en longueur est fonction du diamètre mesurable des racines et ne représente pas exactement le début de la période où les racines mesurées cessent leur élongation.



Tableau 3.7 : Résultats de l'analyse de variance (ANOVA) à mesures répétées sur l'élongation racinaire selon le site et la classe de hauteur (hauteur)

Source	Degré de liberté	Carrés moyens	Valeur de F	Probabilité (P)	Probabilité (PG-G)
<b>A01 à A05<sup>†</sup></b>					
<u>intergroupes</u>					
hauteur	1	318,019	29,976	<b>0,000</b>	
site	1	19,715	1,858	0,192	
hauteur*site	1	31,497	2,969	0,104	
erreur	16	10,609			
<u>intragroupes</u>					
âge	4	8,673	24,684	0,000	<b>0,000</b>
âge*hauteur	4	1,513	4,306	0,004	<b>0,043</b>
âge*site	4	1,077	3,065	0,023	0,088
âge*hauteur*site	4	0,880	2,504	0,051	0,124
erreur	64	0,351			
<b>A01 à A49</b>					
<u>intergroupes</u>					
hauteur	1	1288,763	19,601	<b>0,000</b>	
site	1	792,656	12,056	<b>0,003</b>	
Contrastes A01	1	0,411	0,122	0,731	
A05	1	10,806	5,703	<b>0,030</b>	
A09	1	19,163	5,307	<b>0,035</b>	
A13	1	29,916	7,392	<b>0,015</b>	
A17	1	62,569	11,743	<b>0,003</b>	
A21	1	80,746	12,785	<b>0,003</b>	
A25	1	82,506	9,713	<b>0,007</b>	
A29	1	81,596	9,079	<b>0,008</b>	
A33	1	91,777	9,933	<b>0,006</b>	
A37	1	110,307	11,938	<b>0,003</b>	
A41	1	116,912	12,669	<b>0,003</b>	
A45	1	118,196	12,740	<b>0,003</b>	
A49	1	120,038	12,842	<b>0,002</b>	
hauteur*site	1	1,187	0,018	0,895	
erreur	16	65,749			
<u>intragroupes</u>					
âge	12	92,132	48,851	0,000	<b>0,000</b>
âge*hauteur	12	1,838	0,975	0,474	0,375
âge*site	12	11,024	5,845	0,000	<b>0,011</b>
âge*hauteur*site	12	2,918	1,547	0,110	0,232
erreur	192	1,886			

†: A= âge de la coupe. Les différences significatives sont indiquées en gras (<0,05).



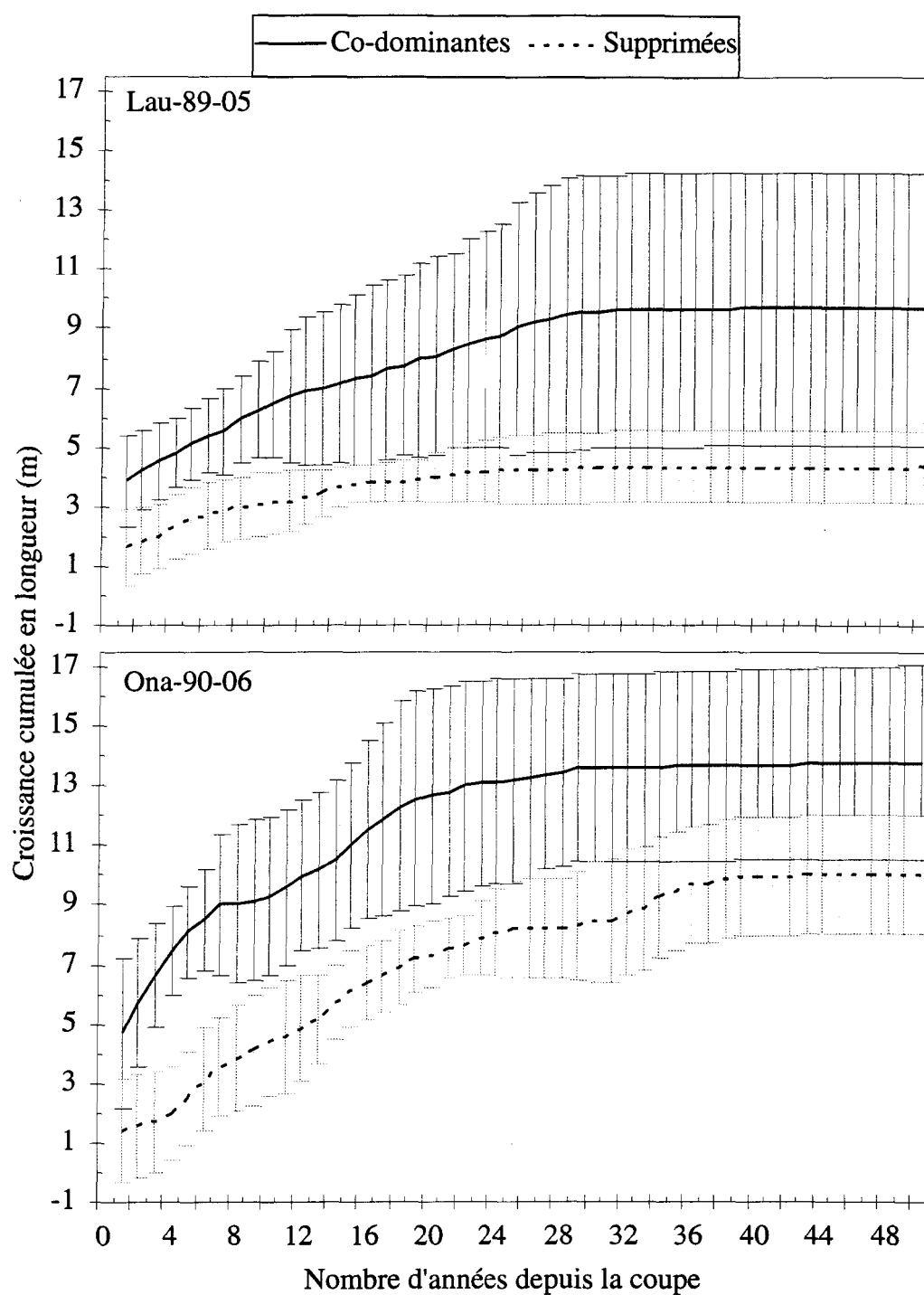


Figure 3.10 : Moyenne de la croissance cumulée en longueur de la branche principale de toutes les racines mesurées et écarts-types des tiges supprimées et co-dominantes des sites Lau-89-05 et Ona-90-06 (n=5).



### 3.7. Ratio de l'élongation racine:tige

Les valeurs des ratios de la croissance en longueur des racines sur la croissance en hauteur des tiges sont maximales après la coupe sur le site Lau, alors qu'il y a un délai sur le site Ona avant d'atteindre un maximum, en particulier pour les tiges supprimées (figure 3.11). Les classes de hauteur ne diffèrent que par les moyennes, et ce seulement jusqu'à 6 ans après la coupe (tableau 3.8, A2 à A6, intergroupes, hauteur:  $P=0,005$ ; intragroupes, âge\*hauteur:  $P=0,190$ ; A02 à A50, intergroupes, hauteur:  $P=0,094$ ). Les sites diffèrent après 6 ans, seulement au niveau des moyennes, les valeurs étant plus élevées sur le site Ona (A2 à A30, intergroupes, contrastes, site, A06:  $P=0,003$ ; A30:  $P=0,001$ ; intragroupes, âge\*site:  $P=0,123$ ). Les deux classes de hauteur ont une évolution similaire sur le site Lau dès la coupe. Cette similarité arrive plus tardivement sur le site Ona, ce qui explique l'interaction significative dans les résultats de l'analyse (A02 à A50, intragroupes, âge\*hauteur\*site:  $P=0,006$ ). Par la suite, ces ratios diminuent et se situent autour de 1,5 sur le site Ona et autour de 1 sur le site Lau à la fin du maximum moyen d'élongation de chaque site et pour chaque classe de hauteur.



Tableau 3.8 : Résultats de l'analyse de variance (ANOVA) à mesures répétées sur le ratio de l'élongation racine:tige selon le site et la classe de hauteur (hauteur)

Source	Degré de liberté	Carrés moyens	Valeur de F	Probabilité (P)	Probabilité (PG-G)
<b>A02 à A06<sup>α</sup></b>					
<u>intergroupes</u>					
hauteur	1	24,104	10,514	<b>0,005</b>	
site	1	12,069	5,264	<b>0,036</b>	
hauteur*site	1	27,219	11,872	<b>0,003</b>	
erreur	16	2,293			
<u>intragroupes</u>					
âge	4	0,155	1,420	0,237	0,257
âge*hauteur	4	0,195	1,785	0,143	0,190
âge*site	4	0,376	3,450	0,013	0,052
âge*hauteur*site	4	0,122	1,118	0,356	0,333
erreur	64	0,109			
<b>A02 à A30</b>					
<u>intergroupes</u>					
hauteur	1	4,578	3,162	0,094	
site	1	27,575	19,044	<b>0,000</b>	
Contrastes A02	1	0,360	0,648	0,433	
A06	1	4,950	12,247	<b>0,003</b>	
A10	1	4,359	9,668	<b>0,007</b>	
A14	1	5,461	14,576	<b>0,002</b>	
A18	1	5,820	20,859	<b>0,000</b>	
A22	1	3,677	21,156	<b>0,000</b>	
A26	1	2,816	16,332	<b>0,001</b>	
A30	1	2,543	17,045	<b>0,001</b>	
hauteur*site	1	2,559	1,767	0,202	
erreur	16	1,448			
<u>intragroupes</u>					
âge	7	2,235	14,060	0,000	<b>0,000</b>
âge*hauteur	7	0,617	3,883	0,001	<b>0,025</b>
âge*site	7	0,344	2,167	0,042	0,123
âge*hauteur*site	7	0,894	5,624	0,000	<b>0,006</b>
erreur	112	0,159			

α: A= âge de la coupe. Les différences significatives sont indiquées en gras (<0,05).



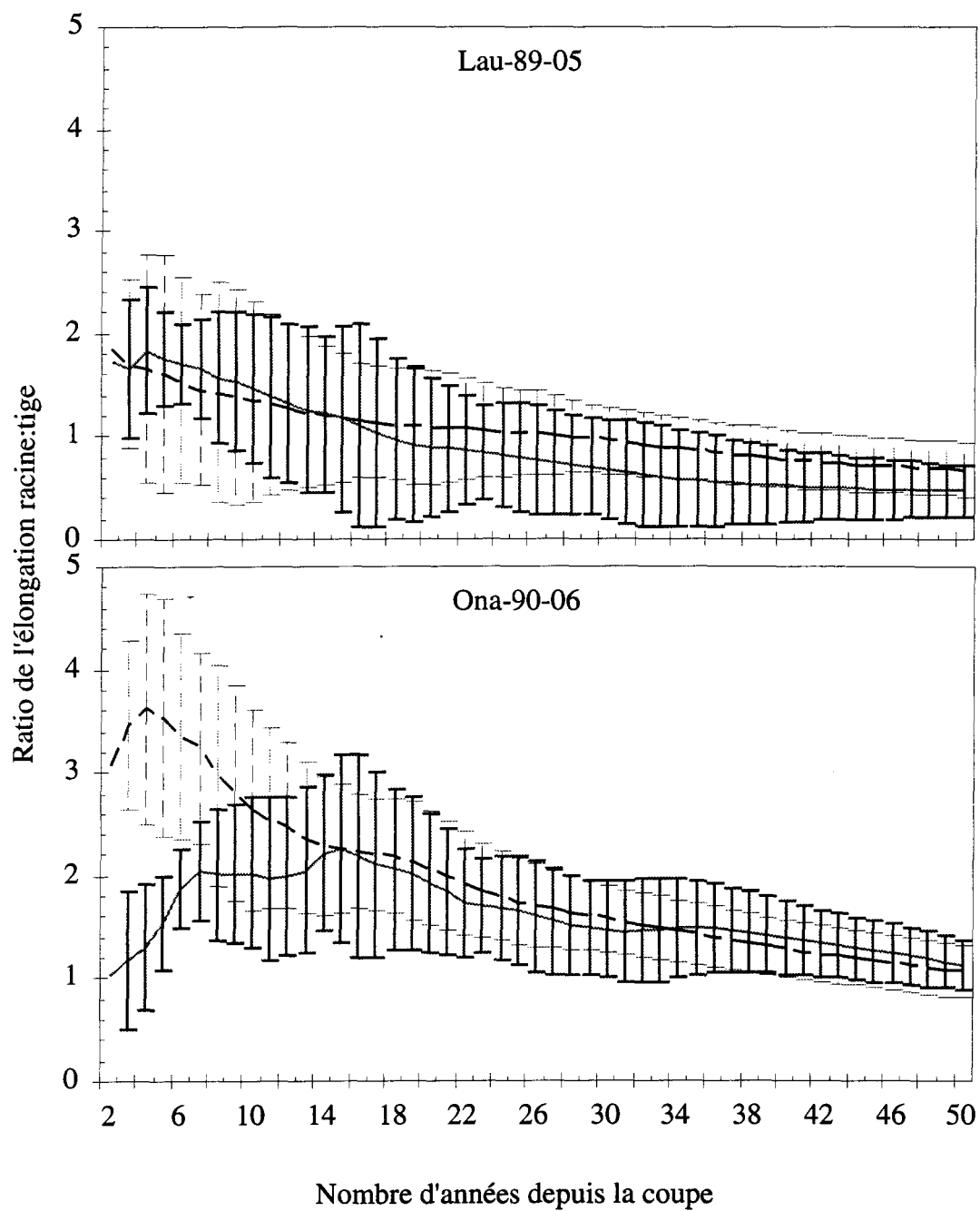


Figure 3.11 : Évolution de la moyenne du ratio de l'élongation racinaire cumulée sur la croissance en hauteur cumulée et écarts-types pour les supprimées (—) et les co-dominantes (---) des sites Lau-89-05 et Ona-90-06 (n=5).



### **3.8. Arrêt de croissance des racines**

Le terme arrêt de croissance est utilisé car il est impossible de déterminer avec le type d'échantillonnage effectué si les racines étaient encore fonctionnelles, en particulier pour les dernières années. L'arrêt de croissance des racines correspond au dernier cerne mesuré. Pour les racines qui ont pu être mesurées, les arrêts de croissance apparaissent environ 25 et 30 ans après la coupe pour le site Lau et Ona respectivement, indépendamment de la classe de hauteur (figure 3.12). Le nombre de racines montrant un arrêt de croissance entre la coupe et l'échantillonnage est similaire entre les co-dominantes des deux sites et est supérieur pour les supprimées. Pour la classe des supprimées, c'est sur le site Lau que le nombre de ces racines est le plus important. Des racines cessent de croître régulièrement, avec une augmentation à partir de la décennie de 70, plus marquée pour les supprimées du site Lau. Ces racines sont en général situées dans la partie inférieure des souches.



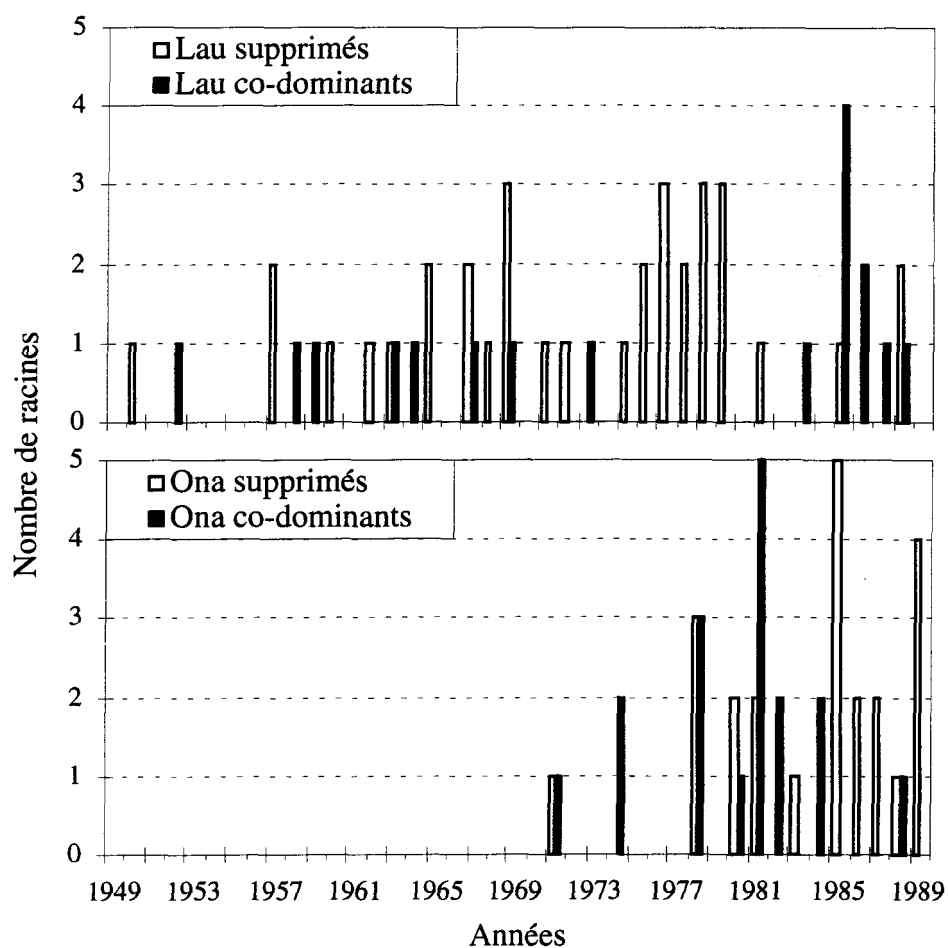


Figure 3.12 : Arrêt de croissance des racines des co-dominants et des supprimés sur le site Lau-89-05 et le site Ona-90-06.

### 3.9. Autocorrélation entre les courbes de croissance

Le tableau 3.9. présente l'autocorrélation entre les courbes de croissance des tiges et des systèmes racinaire. Seules les données d'après la coupe sont présentées, l'autocorrélation des segments de courbes de cette période est inférieure à l'autocorrélation d'après la coupe. Dans la plupart des cas l'autocorrélation, donc l'interdatation, est bonne: les valeurs sont supérieures à 0,55 entre les tiges et entre les systèmes racinaires d'un même site. Pour toutes les racines d'un même système racinaire, les valeurs sont supérieures en moyenne à 0,42. Pour quelques tiges, l'autocorrélation entre le tronc et son système racinaire est trop faible, mais peut être expliquée. Une des causes principales est la faible largeur des cernes de croissance durant une certaine période. C'est le cas des tiges Lau-02, 04, 59 chez lesquelles la croissance radiale est faible ou nulle lors de la dernière épidémie (figure 3.6 et 3.7).







## CHAPITRE IV

### DISCUSSION

#### 4.1. Âges et origines des tiges

Les âges mesurés des tiges confirment leur établissement avant la coupe, donc il s'agit bien de régénération pré-établie. L'âge mesuré est en fait un âge minimum car l'interdatation des minces cernes formés avant la coupe est difficile, donc plus ou moins certaine. Une autre difficulté est l'origine des tiges et l'état de conservation de la souche. Dans le cas des marcottes, l'âge des tiges est impossible à déterminer puisqu'un certain nombre de cernes ont été formés lorsque la tige était encore une branche et dépendante de l'arbre-mère. Le bas de la souche où se retrouve généralement le collet est souvent en partie décomposé, à la fois chez les marcottes et les tiges issues de graines.

Pour déterminer l'âge exact d'une tige et son origine, il faut donc retrouver le collet ou le lien avec l'arbre-mère. Aucun lien n'a été retrouvé, et l'origine d'une seule tige, le semis Ona-16, a pu être déterminée avec certitude. Chez plusieurs tiges, de la moelle de tige a été retrouvée dans une racine. On pourrait en conclure qu'il s'agit de marcottes. Dans certains cas (figure 3.1A), cette conclusion est discutable. En effet, il se peut qu'une portion de tige enfouie croisse comme une racine, du fait des contraintes physiques du milieu de croissance. Par exemple, un semis qui rampe pendant les premières années de croissance peut développer ce genre de structure (Desrochers et Gagnon 1997). Pour assurer l'identification de l'origine des tiges, il faudrait examiner la structure du cylindre central tout le long de chaque racine, y compris les embranchements, et ce, de préférence sur des systèmes racinaires en très bon état. Dans le cas présent, les très petites bifurcations des racines avec une moelle de tige n'ont pu être identifiées, puisqu'elles étaient trop petites ou en mauvais état pour pouvoir être interdatées. Par le fait même, l'absence ou la présence d'un collet n'a pu être vérifiée.



Les âges mesurés indiquent cependant que les tiges supprimées sont en général plus jeunes au moment de la coupe que les tiges co-dominantes, ce qui coïncide avec les résultats de Paquin et Doucet (1992b). Cette corrélation ne signifie cependant pas qu'une tige de plus petite taille au moment de la coupe demeurera systématiquement supprimée à long terme: les tiges qui ont changé de classe de hauteur sont parmi les plus jeunes sur le site Ona et parmi les plus vieilles sur le site Lau. Il est donc difficile d'être affirmatif quant aux conclusions utilisant l'âge chez l'Épinette noire.

## 4.2. Évolution des paramètres de croissance

### 4.2.1. Reprise de croissance les premières années après la coupe

Outre l'initiation de nouvelles racines durant cette période, il y a reprise de croissance de la tige et du système racinaire. Selon Fayle (1968), la croissance radiale est supérieure dans les racines après une période de suppression, ce qui est difficilement observable avec les courbes radiales moyennes par système racinaire (figures 3.7 et 3.8). Mais comme le montrent les ratios racine:tige du volume, la croissance des systèmes racinaires augmente très rapidement après la coupe. Selon Urban *et al.* (1994), chez des épinettes blanches co-dominantes dans un peuplement de 120 ans, la croissance radiale du tronc n'augmentait qu'après celle des racines après l'ouverture du couvert. Les résultats de Urban *et al.* (1994) diffèrent des nôtres car il s'agissait d'arbres matures. Les auteurs suggèrent que l'augmentation de la croissance plus rapide dans les racines que dans le tronc est une réaction de stabilisation à la suite de l'augmentation de l'exposition au vent.

Fournier (1997) et Lussier *et al.* (1992) ont suggéré que l'état du système racinaire par rapport à la surface foliaire au moment de la coupe, donc lors du dégagement de la régénération pré-établie, pouvait être un élément très important dans la croissance ultérieure. Le système racinaire en place doit être suffisant pour permettre la croissance des structures aériennes jusqu'à ce que la tige fournisse les surplus en hydrates de carbone nécessaires à la croissance secondaire racinaire. En effet, la croissance des racines a une périodicité saisonnière car elle a lieu après celle des structures aériennes et est dépendante des surplus produits (Fayle 1968; Lyr et Hoffmann 1967). La croissance radiale des racines a augmenté immédiatement après la coupe, signifiant que chez les tiges étudiées, la surface foliaire était suffisante pour permettre la reprise de croissance racinaire.



La croissance en longueur des racines est plus importante durant cette période par rapport à la croissance en hauteur de la tige, en contradiction avec le ratio du volume. Les supprimées du site Ona font exceptions, car elles ont peu de racines plus vieilles que la coupe qui ont été mesurées, expliquant en partie que le ratio moyen de l'élongation racine:tige est inférieur aux autres tiges après la coupe. Les racines initiées après la coupe font en sorte d'augmenter le ratio racine:tige de l'élongation. La croissance des nouvelles racines est très rapide, moins coûteuse que la croissance de la partie aérienne (Hamilton 1989), et dépendante des réserves en hydrates de carbone (Friend *et al.* 1994). L'augmentation de l'activité photosynthétique des structures déjà présentes à la suite de l'augmentation de la lumière disponible permet cette croissance. L'impact de la reprise de croissance sur le ratio du volume survient plus tardivement, la croissance en volume des nouvelles racines s'ajoutant graduellement à la reprise de croissance en volume des plus vieilles racines.

Environ cinq ans après la coupe, les longueurs cumulées des systèmes racinaires deviennent plus élevées sur le site Ona, l'élongation y étant toujours plus rapide. Dans le même temps, on observe le début des changements dans l'importance des racines initiées avant la coupe dans le volume total racinaire, à l'exception du groupe 1A. Ceci correspond à la croissance radiale des racines plus jeunes qui devient importante. À long terme, les proportions du volume racinaire semblent évoluer sans être influencées par les épidémies qui ont affecté ces sites. Les tiges supprimées Ona-12 et 75 représentent cependant des exceptions. Lors de l'épidémie du début des années 1950, les racines initiées depuis 1946 augmentent de volume assez brusquement, suivies par une augmentation de la croissance en hauteur de la tige par rapport aux années antérieures. Cela suggère que l'épidémie a peut-être favorisé leur croissance en changeant les conditions du milieu, par la mort de tiges voisines par exemple.

#### 4.2.2. Croissance globale

Une dizaine d'années après la coupe, les ASV atteignent les valeurs maximales pour ensuite décroître régulièrement. À la même période, les hauteurs moyennes deviennent plus élevées sur le site Lau. Les ratios du volume, après avoir augmenté après la coupe, se stabilisent. Cette stabilisation correspond à un équilibre dans les taux de croissance du tronc et du système racinaire (Ingstad et Ågren 1991), et s'établit chez les deux classes de



hauteur. Les ratios du volume cumulé ne diffèrent pas statistiquement à cette période. Mais les tiges Ona-12 et 75 sont en grande partie responsables des variations des supprimées de ce site. Nous estimons donc que les ratios du volume diffèrent entre 5 et 10 ans après la coupe entre les sites.

Une autre période significative débute entre 25 et 30 après la coupe. Cette période correspondant à celle de l'épidémie de 1974 sur le site Ona, les variations observées ne peuvent être dissociées des effets de l'épidémie. Mais certains paramètres semblent concomitants pour les deux sites ; il y a augmentation des arrêts de croissance des racines, parallèlement au maximum d'élongation qui est en moyenne atteint. Cependant, les vieilles petites racines qui n'ont pu être mesurées, même si elles ont peu d'importance dans le volume total, sont probablement mortes. Les résultats suggèrent donc que les arrêts de croissance se produisent régulièrement, au même rythme que l'enfouissement de la tige. Les conditions de croissance deviennent inadéquates pour les racines en profondeur, et ce sont surtout ces dernières qui montrent un arrêt de croissance, comme l'a montré McEven (1966). L'accessibilité aux apports de la tige en hydrates de carbone diminue aussi avec le temps, soit que ces apports sont interceptés par les structures situées plus haut, soit par tout autre changement dans la circulation des apports (Fayle 1975a). L'épidémie de 1974 a peut-être augmenté le nombre de racines affectées. Cependant, il y a un délai plus ou moins long dans l'apparition de la perte de croissance dans les racines de l'Épinette noire (Krause et Morin, soumis) et du Sapin baumier (Krause et Morin 1995b) lors d'épidémies de TBE. Il est donc possible que cette perte de croissance ait été visible durant les années qui ont suivi l'échantillonnage, puisque l'épidémie s'est terminée juste avant l'échantillonnage.

Théoriquement, les ratios du volume et de l'élongation devraient diminuer avec le temps (Fayle 1975b, Lyr et Hoffmann 1967). C'est ce qui est observé pour toutes les tiges, sauf les co-dominantes du site Ona chez lesquelles le ratio du volume augmente après une trentaine d'années. L'impact de l'épidémie de 1974 est peut être moins important ou retardé pour ces tiges. Les ratios de l'élongation commencent à se stabiliser à 0,8 à cette période pour les deux classes de hauteur du site Lau. Sur le site Ona, ils continuent à décroître et demeurent toujours supérieurs au site Lau, avec un ratio près de un 50 ans après la coupe. Il est possible que les ratios du site Ona diminueraient encore par la suite.



### 4.3. Différences de croissance entre les sites

Selon Lowry (1975), les facteurs déterminants pour la croissance de l'Épinette noire sont le régime hydrique, le contenu en éléments nutritifs du sol et l'épaisseur de l'humus. L'élément nutritif le plus limitant serait l'azote dans les peuplements d'Épinette noire, mais la productivité des pessières sur sol organique est beaucoup moins reliée au statut nutritionnel qu'au régime hydrique, bien que ces sites soient moins riches (Timmer 1984). Les différences majeures entre les sites que nous avons mesurées font partie de ces facteurs, le site Ona étant caractérisé par un moins bon régime hydrique et un humus plus épais que le site Lau.

L'épaisseur des horizons organiques et le drainage, qui favorisent la croissance des mousses et des sphaignes, ont un impact sur le cyclage des éléments nutritifs et sur le régime thermique du sol. Les mousses et sphaignes interceptent et retiennent une grande part des éléments nutritifs (Chapin III *et al.* 1987; Weber et Van Cleve 1984), et les racines de l'Épinette noire sont surtout concentrées dans les horizons F et H, soit dans la couverture morte. Un sol plus froid et plus humide diminue la minéralisation de l'azote, l'absorption des éléments nutritifs et de l'eau, la qualité de la litière, la diffusion de l'oxygène et du CO<sub>2</sub> dans le sol, (Lyr et Hoffmann 1967; Weber et Van Cleve 1984), et provoque la formation de racines adventives (Sutton 1969). L'Épinette noire tolère cependant assez bien ce type de conditions, mais un mauvais drainage réduit sa croissance, en diminuant la photosynthèse, la transpiration et la nutrition minérale, entre autres (Lamhamedí et Bernier 1994).

Ces caractéristiques du sol expliquent certaines différences observées entre les sites. Au niveau des systèmes racinaires, ceci se traduit par un ratio de l'élongation racine:tige et un nombre plus élevé de racines, ainsi qu'une croissance en longueur plus rapide des racines sur le site Ona. De plus, l'élongation racinaire des supprimées de ce site atteint le maximum plus tard que toutes les autres tiges, car elles initient plus de racines et durant une plus longue période, ce qui peut être relié à un milieu de croissance plus défavorable. Les systèmes racinaires doivent donc couvrir une plus grande surface et se renouveler plus souvent pour obtenir une même quantité de nutriments par rapport au site Lau. Par exemple, la longueur totale des systèmes racinaires est similaire entre les supprimées du site Ona et les co-dominantes du site Lau. Cependant, les supprimées ayant en général



moins d'embranchements, caractéristique d'un milieu très humide (Fayle 1975a; Lyr et Hoffmann 1967; Sutton 1969), la surface réelle de sol occupée par les supprimées du site Ona n'est pas équivalente aux co-dominantes de l'autre site. L'hypothèse d'une croissance racinaire moindre sur un site plus humide ne se vérifie donc pas pour les tiges étudiées.

L'impact du milieu de croissance est moins évident au niveau de la croissance de la partie aérienne des tiges. Il n'y a pas de différence entre les sites pour la croissance en volume du tronc. Mais ce volume ne concerne que les tiges échantillonnées et non le volume total produit par le peuplement. La densité et la surface terrière nous indiquent qu'il y a plus de tiges de faible volume sur le site Ona que sur le site Lau. En effet, initialement, il y a plus de tige de 2 mètres et plus sur le site Lau qui contribuent pour beaucoup dans le volume total du peuplement (Lussier 1996). Cependant, les tiges échantillonnées ont un accroissement spécifique en volume qui demeure élevé plus longtemps après la coupe sur le site Ona. Cela indique que ces tiges sont plus productives pour des hauteurs initiales comparables durant plusieurs années, ce qui contribue à l'absence de différence de volume dans nos résultats.

Puisque les hauteurs après 50 ans sont plus faibles sur le site Ona, cette plus grande productivité se traduit plus à long terme au niveau de la croissance en diamètre. Mais les taux annuels moyens de croissance en hauteur sur 50 ans ne diffèrent pas significativement entre les sites. Les différences observées proviennent d'une reprise de croissance en hauteur moins rapide sur le site Ona et de l'impact sur la croissance de l'épidémie de 1974. Sur le site Lau, cette épidémie a eu lieu plus de 50 ans après la coupe de 1925, cette période n'a donc pu être comparée au site Ona.

Puisque l'épaisseur de l'humus est plus importante sur le site Ona, la disponibilité des éléments nutritifs y est probablement moindre, affectant l'allocation des ressources aux différentes parties des arbres. Plusieurs chercheurs, indépendamment de leurs conclusions quant aux phénomènes physiologiques qui sont mis en jeu, ont montré que le ratio racine:tige augmente lorsqu'il y a déficience en azote (Ågren et Ingestad 1987; Chapin III *et al.* 1987; Ingestad et Ågren 1991; Lyr et Hoffmann 1967; Reynolds et D'Antonio 1996; van der Werf et Nagel 1996). Ce phénomène est expliqué en terme d'allocation des ressources. Par exemple, selon l'hypothèse de van der Werf et Nagel



(1996), la diminution d'apport en azote provoque la diminution du taux de production et d'exportation vers la tige de cytokinines qui sont produites par les racines et nécessaires à la croissance du feuillage.

Les ratios racine:tige du volume et de l'élongation viennent appuyer l'hypothèse que le site Ona est moins riche. Chez les tiges du site Lau, les ratios se stabilisent plus rapidement, et la croissance en volume et en longueur du système racinaire est favorisée moins longtemps après la coupe. Le changement des conditions hydriques après la coupe, causé par une diminution de l'absorption de l'eau par le couvert forestier et par la remontée de la nappe phréatique (Barry *et al.* 1996), serait une explication possible du retard dans la reprise de croissance en hauteur des tiges du site Ona par comparaison avec celles de l'autre site. Le drainage déjà inférieur avant la coupe sur le site Ona s'est probablement dégradé immédiatement après la coupe, et le taux de photosynthèse étant réduit durant la période de dormance lorsque le contenu en eau du sol est de 100 % (Villeneuve 1997), la croissance est réduite.

La bonne croissance des tiges co-dominantes, les caractéristiques des systèmes racinaires et le plus grand nombre de petites tiges sur le site Ona laissent croire que l'impact du drainage et de la couverture de mousse est tel que seule une certaine proportion des tiges bien situées au niveau microtopographique ont une bonne croissance. Cependant, à partir de 1970 jusqu'à l'échantillonnage, les ratios du volume et la croissance en volume des systèmes racinaires augmentent sur le site Ona, pendant que la croissance de la tige diminue, contrairement au site Lau. Cette diminution de la croissance de la tige est attribuable à l'épidémie durant certaines de ces années. Tandis que la croissance racinaire n'est pas nécessairement réduite, probablement parce que l'allocation des produits photosynthétiques aux racines est maintenue, le vieux feuillage contribuant de façon importante dans la balance du carbone chez l'Épinette noire (Greenway *et al.* 1992). Mais le comportement des ratios durant l'épidémie qui a eu lieu après 1970 est contraire à celui des tiges du site Lau. Il semble donc qu'avec le temps les déficiences liées au type de couverture du sol augmentent sur le site Ona, favorisant la croissance du système racinaire au détriment du tronc, tandis que les conditions de croissance sont plutôt stables sur le site Lau.



#### 4.4. Facteurs affectant le statut social des tiges

L'intérêt d'étudier les tiges supprimées est de comprendre quels facteurs limitent leur croissance. Puisqu'il est maintenant obligatoire de protéger la régénération pré-établie, chercher à comprendre comment obtenir des peuplements avec des volumes suffisants lors d'une deuxième récolte est aussi important.

Les tiges dans la classe des supprimées après 50 ans ont une croissance inférieure aux co-dominantes, et ce dès la coupe. Cependant, la taille d'une tige lors de la coupe n'est pas un indice de sa croissance ultérieure et de sa classe de hauteur finale dans tous les cas. Dans notre étude, 25 % des tiges montrent un changement de classe dès la coupe, phénomène observé aussi par Fournier (1997). Au point de vue aménagement et traitement sylvicole, il y a lieu de se préoccuper de ce phénomène pour augmenter le nombre de tiges de volume acceptable lorsque des tiges de faible hauteur montrent une reprise de croissance en hauteur supérieure, et inversement lorsque des tiges de bonne taille ont une faible croissance. Pothier *et al.* (1995) ont d'ailleurs démontré la nécessité de préserver les tiges de faible hauteur au moment de la coupe.

Plusieurs hypothèses pourraient expliquer les taux de croissance, dont le génotype, la compétition et les qualités du milieu de croissance. On peut supposer comme Stanek (1961) et Vincent (1965) que des marcottes issues de tiges supprimées ne seront pas plus aptes génétiquement à atteindre la canopée que les tiges dont elles sont issues. Les tiges supprimées étudiées ici pourraient être issues, s'il s'agit de marcottes, de tiges inférieures génétiquement.

L'effet de la compétition doit être pris en compte, bien que l'importance attribuée à ce facteur dans ce type de peuplement est variable selon les auteurs (par exemple Lussier 1996). On pourrait croire que chez un arbre subissant une compétition pour la lumière, l'allocation à la croissance en hauteur de la tige serait favorisée (Lyr et Hoffmann 1967; Mäkelä 1990). Mais les ratios du volume racine:tige obtenus ne diffèrent pas significativement entre les classes de hauteur durant la majeure partie des 50 ans. Shainsky *et al.* (1993) ont de plus montré que l'allocation en terme de biomasse n'est pas affectée par la compétition pour le Sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* [mirb.] Franco) et l'Aulne rouge (*Alnus rubra*). Néanmoins Newton et Jolliffe (1993) estiment



que la compétition pour la lumière dans les peuplements d'Épinette noire est négligeable une vingtaine d'années après une coupe, et qu'elle s'exprime probablement au niveau des ressources souterraines, soit une compétition de type symétrique, comme le conclut aussi Lussier (1996).

Fayle (1975a) estime lui aussi que la compétition au niveau racinaire a lieu avant celle pour la lumière dans une plantation de Pin rouge (*Pinus resinosa* [Ait.]). Dans ce type de peuplement, les arbres sont tous rapprochés, et les systèmes racinaires se chevauchent rapidement. La compétition au niveau des systèmes racinaire semble négligeable dans les peuplements étudiés ici. Des tiges dont les systèmes racinaires étaient entremêlés peuvent être toutes des tiges de grandes dimensions, comme par exemple pour les tiges Lau-49, 51 et 52. Inversement, des tiges peuvent être libres de tout contact racinaire avec d'autres tiges et demeurer supprimées.

Ces éléments suggèrent que des microsites moins riches expliquent peut-être dans une plus grande proportion la faible croissance des tiges supprimées que la compétition ou le génotype. Ceci étant démontré par l'élongation du système racinaire qui s'effectue au même taux entre les classes de hauteur d'un même site, le nombre plus élevé de racines montrant un arrêt de croissance pour les supprimées, et le peu d'embranchement des racines par rapport aux co-dominantes. Un système racinaire bien implanté avant la coupe et/ou des initiations lors de changement dans le milieu de croissance entraînant le renouvellement du système racinaire sont des facteurs déterminants dans la croissance et la survie ultérieure. C'est pourquoi nos hypothèses concernant le délai dans l'établissement racinaire ainsi qu'un système racinaire moins développé pour les supprimées par comparaison avec les co-dominantes, sont infirmées.

#### **4.5. Patrons d'initiation des systèmes racinaires après la coupe**

Pour la majorité des tiges, il y a initiation de nouvelles racines après la coupe (patron d'initiation A). Il n'y a pas de différence visible entre les deux types de drainage et entre les supprimées et les co-dominantes. L'Épinette noire réagit donc comme le Sapin baumier après une épidémie (Krause et Fournier 1996). La période d'initiation après la coupe est d'au plus 5 ans, indépendamment de la classe de hauteur. Seulement 2 tiges sur le site Ona (89 et 75) présentent une période d'initiation de plus de 5 ans. Cette période



qui est de 10 ans pour ces deux tiges chevauche celle de l'épidémie subséquente à la coupe. Les racines initiées plus tardivement correspondent probablement à la réaction que nous associons à l'épidémie de TBE (cf. section 4.6).

Le patron d'initiation B est associé seulement à des tiges de plus de 2 mètres lors de la coupe, mais avec un faible taux de croissance. Ceci suggère que l'absence d'initiation les premières années après la coupe pourrait être un indice d'une faible croissance ultérieurement. Cette faible croissance est de plus visible dès les premières années.

#### **4.6. Relation entre les perturbations et l'initiation racinaire**

Que ce soit en considérant ou non les données moins certaines des initiations d'avant la coupe, entre 55 et 60 % des racines sont initiées durant les 5 premières années après la coupe et lors des épidémies pour les deux sites. Après une coupe, les initiations sont attribuables à l'ouverture du couvert, qui provoque une reprise de croissance des tiges et de leur système racinaire, et facilitées par l'augmentation du recyclage des éléments nutritifs (Waring 1991). En effet, les débris de bois mort laissés par une coupe constituent une réserve de carbone et de nutriments et un milieu de croissance favorable pour les racines (Vogt *et al.* 1995). Les racines fines, mortes en grande quantité, se décomposent encore plus rapidement (Fahey et Arthur 1994). Les insectes défoliateurs provoquent la déposition de nutriments, sous forme d'excréments. Britton (1988) estime que leur remise en circulation rapide à la base des tiges peut être un facteur important dans la reprise de croissance après une défoliation. D'un point de vue compétitif, l'accès rapide aux sources d'éléments nutritifs confère un certain avantage (Sutton 1969). Il est d'ailleurs connu que chez d'autres espèces de conifères (George *et al.* 1997) le système racinaire prolifère lorsque qu'il y a enrichissement en nutriment dans une zone spécifique du milieu de croissance. Mais l'ouverture du couvert permet aussi la reprise de croissance des plantes au sol, mousses ou autres. Les épinettes noires se faisant enfouir par la croissance de ces plantes, de nouvelles racines adventives se développent probablement aussi en réponse à ce phénomène (Gates 1938; Le Barron 1945; Stanek 1961).

Pour ce qui est des initiations après des épidémies, la stimulation de la croissance des racines par l'apport en éléments nutritifs est discutable. Des phénomènes physiologiques sont peut-être impliqués, bien qu'il n'existe aucune hypothèse concluante sur ce



phénomène. Carlson (1977) a étudié l'effet d'une défoliation artificielle sur de jeunes semis d'Épinette blanche. La défoliation était simulée en coupant le haut de la tige pour obtenir l'équivalent de différent degré de perte foliaire. L'équivalent de 25 % de défoliation provoquait une augmentation du nombre de nouvelles racines. Raske et Sutton (1986) ont noté que la mortalité de cime («top kill») était très fréquente lors de la dernière épidémie dans des peuplements d'Épinette noire. Dans de nombreux cas, en fonction de l'importance de la mortalité de cime, une ou plusieurs branches ont repris la dominance apicale. La méthode utilisée par Carlson simule donc une mortalité de cime. Chez le Sapin baumier, la production de nouveaux bourgeons axillaires, associée au degré de défoliation, est en relation avec la diminution des supprimeurs de formation des bourgeons (Batzer 1973). La formation de nouvelles racines peut donc être aussi associée à un phénomène hormonal. Le rôle des auxines dans le développement des racines adventives est encore mal compris, mais la formation de ces racines est induite par de l'acide indole-3-acétique (IAA) (Blakesley 1994). Les défoliations provoquent le développement de nouveaux bourgeons, augmentant ainsi la production d'auxine. Ce phénomène favorise la formation de nouvelles racines, tout comme l'enfouissement (Stanek 1961) et l'enrichissement en nutriments à la base de la tige (George *et al.* 1997). La perte de racines fines lors des défoliations et les changements dans la production de cytokinines provoquent possiblement aussi la formation de racines adventives. Malgré la présence d'auxines, la croissance radiale racinaire n'augmente pas, parce que les réserves en hydrates de carbone sont faibles. Mais la croissance de nouvelles racines demande moins d'énergie que la croissance du tronc (Hamilton 1989), ce qui peut expliquer l'apparente contradiction.

Théoriquement, l'Épinette noire peut développer des racines adventives régulièrement et tout au long de sa vie. Mais les résultats suggèrent que le nombre de racines initiées n'est pas régulier dans le temps et que les initiations ont lieu périodiquement, les perturbations étant un facteur d'initiation racinaire. L'enfouissement de la tige par la végétation serait responsable des initiations en dehors des périodes de perturbations, et sa régularité serait fonction des caractéristiques du site. Les résultats de l'élongation racinaire n'ont pas été traités pour observer les différences d'accroissement dans le temps, mais selon les résultats de Krause (non publiés), les racines de l'Épinette noire et du Sapin baumier montrent une croissance en longueur supérieure durant les épidémies.



Les initiations après une coupe sont donc plus facilement explicables que les initiations après les épidémies, malgré que ces dernières semblent être un facteur très important dans la croissance des systèmes racinaires. Il est impossible de déterminer si le même phénomène se produit pendant une épidémie sévère comme celle de 1974 puisque les tiges étudiées ont peu de jeunes racines, et s'il se produit à la suite de plusieurs épidémies successives.

#### **4.7. Impacts des épidémies de Tordeuse des bourgeons de l'épinette**

Outre l'initiation de nouvelles racines, les épidémies de TBE provoquent une diminution de croissance chez l'Épinette noire, et parfois même une forte mortalité (Lussier 1996; Raske et Sutton 1986). Dans les sites étudiés ici, l'impact varie selon les sites et les classes de hauteur. La diminution des ratios du volume racine:tige, de la croissance en hauteur et en volume du tronc sont le plus visible chez les supprimées, en particulier celles du site Lau.

Les tiges supprimées dans les peuplements de Sapin baumier sont d'ailleurs plus vulnérables à la TBE que les tiges plus grandes (Baskerville et Maclean 1979; Blais 1958; Graighead 1925; Maclean et Ostaff 1989). Lussier (1996) a aussi observé ce phénomène dans des peuplements d'Épinette noire. Il associe un faible accroissement en diamètre à une plus faible vigueur, donc une plus grande susceptibilité aux divers stress. Piene (1989) a observé chez le Sapin baumier que les tiges montrant un faible ASV recouvrent difficilement leur croissance. Raske et Sutton (1986) ainsi que Redmond (1959) associent cette faible reprise de croissance à la mortalité importante des racines fines. Il semble donc que les tiges échantillonnées aient survécu pour la plupart à la dernière épidémie; les ASV de la dernière année mesurée, soit 1989 ou 1990 selon le site, semblent suivre la même tendance qu'avant l'épidémie, sauf peut-être pour les supprimées Lau-38 et 59. Chez ces dernières, la reprise de croissance n'a pas débuté comme celle des autres tiges, et toutes leurs racines montraient un arrêt de croissance. Par ailleurs, ces tiges ont montré une perte de croissance en hauteur et en volume avant l'épidémie. Fournier (1997) a observé que les tiges les moins affectées par la TBE semblent avoir une avance en hauteur par rapport aux tiges de même classe de hauteur.



Le peu d'effet sur les ratios de la dernière épidémie pour les co-dominantes du site Lau, au contraire des autres tiges dont en particulier les supprimées, suggère que ces tiges ont des réserves suffisantes pour assurer le recouvrement de la croissance ou qu'elles ont été défoliées en deçà du seuil auquel le recouvrement des racines fines et de la croissance des grosses racines est important (Dickson et Isebrands 1991). Il est difficile de déterminer quelle hypothèse est la bonne, les ratios n'incluant pas le feuillage et les racines fines, composantes les plus affectées par une défoliation.



## CHAPITRE V

### CONCLUSIONS

Les objectifs de cette recherche, qui étaient de déterminer le patron de croissance et d'installation du système racinaire après une coupe et de mettre en relation la croissance du système racinaire et du tronc, ont été atteints. Seule l'hypothèse concernant l'installation rapide d'un nouveau système racinaire adventif les premières années suivant une coupe dégageant la régénération pré-établie a été vérifiée. Les hypothèses concernant les tiges supprimées et les différences entre les deux types de drainage n'ont quant à elles pas été confirmées: les tiges supprimées initient de nouvelles racines adventives aussi rapidement que les tiges co-dominantes après la coupe, et elles ne présentent pas des systèmes racinaires moins développés en terme de proportion que les plus grandes tiges. De plus, un moins bon drainage n'affecte pas négativement la croissance racinaire, comme nous l'avions suggérer, le site Ona n'ayant pas un drainage excessivement mauvais. L'impact du régime hydrique a surtout un effet sur la croissance du système racinaire et sur la reprise de croissance après la coupe. Les différences entre les sites n'apparaissent vraiment au niveau de la croissance du tronc qu'après quelques décennies. Le rejet de la plupart des hypothèses de départ démontre l'intérêt d'étudier les arbres de manière plus globale que seulement par la croissance du tronc.

Cette recherche a permis de montrer que les épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette jouent probablement un rôle dans l'initiation des racines adventives chez l'Épinette noire comme chez le Sapin baumier, bien que d'autres recherches plus spécifiques seraient nécessaires pour vérifier cette observation. Il serait aussi intéressant de voir si la mortalité après une coupe est liée à l'absence d'initiation de nouvelles racines, comme l'est une faible reprise de croissance après la coupe. Une recherche similaire mais sur une plus longue période, malgré le fait que le travail sur le système racinaire de vieilles épinettes noires soit difficile, et pour toutes les classes de hauteur,



pourrait mieux trancher l'effet de ce facteur. Une recherche plus spécifique pourrait aussi vérifier notre hypothèse selon laquelle les microsites auraient un effet aussi important que les caractéristiques générales d'un site sur les taux de croissance des arbres, i.e. la classe de hauteur d'une tige et la productivité à long terme d'un peuplement.



## RÉFÉRENCES

- Ågren, G. I. et Ingestad, T. 1987. Root-shoot ratio as a balance between nitrogen productivity and photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 10:579-586.
- Bannan, M. W. 1940. The root systems of northern Ontario conifers growing in sand. *Amer. Jour. Bot.* 27:108-114.
- Bannan, M. W. 1942. Notes on the origin of adventitious roots in the native Ontario conifers. *Amer. Jour. Bot.* 29(8):593-598.
- Barry, R., Bernier, P., Plamondon, A. P., Prévost, M., Stein, J., Trottier, F. 1996. Hydrologie forestière et aménagement du bassin hydrographique *dans*:: Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, éditeurs, Manuel de foresterie. Les Presses de l'Université Laval, Québec. p. 281-329.
- Baskerville, G. L. et D. A., Maclean. 1979. Budworm-caused mortality and 20 year recovery in immature balsam fir stands. Canadian Forestry Service, Maritimes. Report M-X-102.
- Batzer, H. 1973. Defoliation by spruce budworm stimulates epicormic shoots on balsam fir. *Environmental Entomo.* 2:727-728.
- Blais, J.R. 1958. The vulnerability of Balsam fir to spruce budworm attack in northwestern Ontario with special reference to the physiological age of the tree. *For. Chron.* 34: 405-422.
- Blakesley, D. 1994. Auxin metabolism and adventitious root initiation *dans* : T. D. Davis et B. E. Haissig, éditeurs, *Biology of adventitious root formation*. Plenum Press, New York. p.143-154.
- Boily, J. et R. Doucet. 1993. Croissance juvénile de marcottes d'épinette noire en régénération après récolte du couvert dominant. *Can. J. For. Res.* 23: 1396-1401.



- Britton, R. J. 1988. Physiological effects of natural and artificial defoliation on the growth of young crops of lodgepole pine. *Forestry*, 61(2):165-175.
- Carlson, L. W. 1977. The effect of defoliation on conifer seedling root initiation. Ottawa Forestry Service, Bi-monthly research notes, Forest service, p. 1.
- Chapin III, F. S., Oechel, W.C., Van Cleve, K. et Lawrence, W. 1987. The role of mosses in the phosphorus cycling of an Alaskan black spruce forest. *Oecologia* 74:310-315.
- Cooper, W. S. 1911. Reproduction by layering among conifers. *Botanical Gazette* 52:369-379.
- Crossley, D. I. 1976. Growth response of spruce and fir to release from suppression. *For. Chron.* 52:189-193.
- Desrochers, A. et Gagnon, R. 1997. Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age? *Can. J. For. Res.* 27:1263-1267.
- Dickson, R. E. et Isebrands, J. G. 1991. Leaves as regulators of stress response *dans* : J. L. Mooney, W. E. Winner et E. J. Pell, éditeurs, Response of plants to multiple stresses. Academic Press, San Diego, CA. p. 4-29.
- Doucet, R. 1988. La régénération pré-établie dans les peuplements forestiers naturels au Québec. *For. Chron.* 64: 116-120.
- Doucet, R. 1990. Long term development of black spruce advance growth released by cutting *dans* : B. D. Titus, M. B. Lavigne, P. F. Newton et W. J. Meades, éditeurs. The silvics and ecology of Boreal spruces, 1989 IUFRO Working Party S1.05-12 Symposium Proceedings, Newfoundland, 12-17 août, 1989. *For. Can. Inf. Rep. N-X-271*, p. 113-121.
- Dyer, M. E. et Bailey, R. L. 1987. A test of six methods for estimating true heights from stem analysis data. *For. Sci.* 33(1):3-13.
- Fahey, T. et Arthur, M. A. 1994. Further studies of root decomposition following harvest of a northern hardwoods forest. *For. Sci.* 40(4):618-629.
- Fayle, D. C. F. 1968. Radial growth in tree roots. Distribution, timing, anatomy. University of Toronto, Faculty of Forestry. Technical Report No. 9. 183 p.



- Fayle, D. C. F. 1975a. Extension and longitudinal growth during the development of red pine root systems. *Can. J. For. Res.* 5:109-121.
- Fayle, D. C. F. 1975b. Distribution of radial growth during the development of red pine root systems. *Can. J. For. Res.* 5:608-625.
- Fournier, M. 1997. Structure et croissance d'un peuplement d'Épinette noire (*Picea mariana*) issu d'une coupe d'une vingtaine d'années dans la région du Saguenay—Lac-Saint-Jean. Mémoire M.Sc., Université du Québec à Chicoutimi, 107 p.
- Fraser, D. A. et McGuire, D. 1969. Total growth of black spruce (*Picea mariana*) tree at Chalk River, Ontario, Canada. *Can. J. Bot.* 47:73-84.
- Friend A. L., Colemanm M. D. et Isebrands, J. G. 1994. Carbon allocation ro toot and shoot systems of woody plants *dans*: T. D. Davis et B. E. Haissig, éditeurs, *Biology of adventitious root formation*. Plenum Press, New York. p. 245-273.
- Frisque, G. et Vézina, P. E. 1977. Reproduction de l'épinette noire (*Picea mariana*) après coupe à blanc de superficie réduite. *Can. J. For. Res.* 7:648-655.
- Gates, F. C. 1938. Layering in black spruce (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.). *Amer. Midl. Nat.* 19:589-594.
- George, E., Seith, B., Schaefer, C. et Marschner, H. 1997. Responses of *Picea*, *Pinus* and *Pseudotsuga* roots to heterogeneous nutrient distribution in soil. *Tree Physiol.* 17:39-45.
- Graighead, F. C. 1925. Relation between mortality of trees attacked by the spruce budworm (*Caoecia fimiiferana* Clem.) and previous growth. *Journal of Agricultural Research* 30: 541-555.
- Greenway, K. J., Macdonald, S. E. et Lieffers, J. 1992. Is long-lived foliage in *Picea mariana* an adaptation to nutrient-poor conditions ? *Oecologia* 91:184-191.
- Hamilton, W. D. 1989. Significance of root severance on performance of established tress. *Arboricultural J.* 13:249-257.
- Holmes, R. L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurements. *Tree-Ring Bull.* 43:69-78.



- Horton, B. J. et Groot, A. 1987. Development of second-growth black spruce stands on peatlands in northeastern Ontario. Horton Forestry Services Ltd, Stouffville, Ont. 50 p.
- Ingestad, T. et Ågren, G. I. 1991. The influence of plant nutrition on biomass allocation. *Ecological Applications* 1(2): 168-174.
- Johnston, W. F. 1970. Planting Black Spruce on bushy lowland successful if done in unshaded sphagnum. *Tree Plant. Notes* 21 (3): 20-22.
- Krause, C. et Eckstein, D. 1993. Dendrochronology of roots. *Dendrochronologia* 11:9-23.
- Krause, C. et Morin, H. 1995a. Impact of spruce budworm defoliation on the number of latewood tracheids in balsam fir and black spruce. *Can. J. For. Res.* 25:2029-2034.
- Krause, C. et Morin, H. 1995b. Changes in radial increment in stems and root of balsam fir (*Abies balsamea* [L.] Mill.) after defoliation by spruce budworm. *For. Chron.* 71:747-754.
- Krause, C. et Fournier, M. 1996. Development and initiation of the root system of old black spruces and balsam firs. *Proceedings of International root symposium*, 20-24 juin 1996, Jérusalem, Israel.
- Krause, C. et Morin, H. soumis. Tree-ring patterns in stems and root systems of black spruce after spruce budworm outbreaks.
- Lamhamedi, M. S. et Bernier, P.-Y. 1994. Ecophysiology and field performance of black spruce (*Picea mariana*): a review. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service. *Annales des Sciences Forestières* 51(6): 529-551
- Le Barron, R. K. 1945. Adjustment of black spruce root systems to increasing depth of peat. *Ecology* 26(3):309-311.
- Lowry, G. L. 1975. Black spruce site quality as related to soil and other site conditions. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 39(1):125-131.



- Lussier, J.-M., Morin, H. et Gagnon, R. 1992. Comparaison de la croissance de marcottes d'épinette noire (*Picea mariana*) adultes après coupe à celle d'individus issus de graines après feu. *Can. J. For. Res.* 22:1524-1535.
- Lussier, J.-M. 1996. Reconstitution de la dynamique récente de pessières noires vierges et de seconde venue. Thèse Ph.D., Université du Québec à Montréal, 125 p.
- Lyr, H. et Hoffmann, G. 1967. Growth rates and growth periodicity of tree roots. *Int. Rev. For. Res.* 2:181-236.
- Maclean, D. A et D. P. Ostaff. 1989. Patterns of balsam fir mortality caused by an uncontrolled spruce budworm outbreak. *Can. J. For. Res.* 19: 1087-1095.
- Mäkelä, A. 1990. Modeling structural-functional relationships in whole-tree growth: Resource allocation *dans*: R.K. Dixon, R.S. Meldahl, G.A. Ruark et W.G. Warren, éditeurs, *Process modeling of forest growth responses to Environmental stress*, Timber Press, Portland, Or. p. 81-95.
- McEven, J. K. 1966. An effect of sphagnum on the growth of black spruce. *For. Chron.* 42(2): 172-183.
- Morin, H. et R. Gagnon. 1992. Comparative growth and yield of layer- and seed-origin black spruce (*Picea mariana*) stands in Quebec. *Can. J. For. Res.* 22: 465-473.
- Morin, H. et Laprise, D. 1990. Histoire récente des épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du lac Saint-Jean, Québec: une analyse dendrochronologique. *Can. J. For. Res.* 20:1-8.
- Newton, P. F. et Jolliffe, P. A. 1993. Aboveground dry matter partitioning, size variation, and competitive processes within second-growth black spruce stands. *Can. J. For. Res.* 23:1917-1929.
- Paquin, R. et Doucet, R. 1992a. Productivité de pessières noires boréales régénérées par marcottage à la suite de vieilles coupes totales au Québec. *Can. J. For. Res.* 22:601-611.
- Paquin, R. et Doucet, R. 1992b. Croissance en hauteur à long terme de la régénération pré-établie dans des pessières noires boréales régénérées par marcottage, au Québec. *Can. J. For. Res.* 22:613-621.



- Piene, H 1989. Spruce budworm defoliation and growth loss in young balsam fir: recovery of growth in spaced stands. *Can. J. For. Res.* 19:1616-1624.
- Pothier, D. J. Boily et R. Doucet. 1995. The effect of advance regeneration height on future yield of black spruce stands. *Can. J. For. Res.* 25: 536-544.
- Raske, A. G. et Sutton, W. J. 1986. Decline and mortality of black spruce caused by spruce budworm defoliation and secondary organisms. Newfoundland Forestry Centre, Service Canadien des Forêts, Inf. Report N-X-236. 29 p.
- Redmond, D. R. 1959. Mortality of rootlets in balsam fir defoliated by the spruce budworm. *For. Sci.* 5(1):64-69.
- Reynolds, J. L. et D'Antonio, D. 1996. The ecological significance of plasticity in root weight ratio in response to nitrogen: Opinion. *Plant and Soil* 185:75-97.
- Robichaud, E. et Methven, I.R. 1993. The effect of site quality on the timing of stand breakup, tree longevity, and the maximum attainable height of black spruce. *Can. J. For. Res.* 23:1514-1519.
- Shainsky, L. J., Newton, M. et Radosevich, S. R. 1993. Effects of intra- and interspecific competition on root and shoot biomass of young Douglas-fir and red alder. *Can. J. For. Res.* 22:101-110.
- Shulman, E. 1945. Root growth-rings and chronology. *Tree-Ring Bull.* 12(1):2-5.
- Snowdon, P. 1991. A ratio estimator for bias correction in logarithmic regressions. *Can. J. For. Res.* 21:720-724.
- Stanek, W. 1961. Natural layering of black spruce in northern Ontario. *For. Chron.* 37(1):245-258.
- Stanek, W. 1968. Development of black spruce layers in Quebec and Ontario. *For. Chron.* 44:25-28.
- Strong, W. L. et La Roi, G. H. 1983. Root-system morphology of common boreal forest trees in Alberta, Canada. *Can. J. For. Res.* 13:1164-1173.



- Sutton, R. F. 1969. Form and development of conifer root systems. Commonwealth Forestry Bureau, Oxford, Technical Communication No 7, p. 1-131.
- Telewski, F. W. 1993. Determining the germination date of Woody plants: a proposed method for locating the root/shoot interface. *Tree-Ring Bull.* 53:13-16.
- Thibeault, M. 1985. Les régions écologiques du Québec méridional. Deuxième approximation, Service de la recherche, ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec, Québec. Carte en couleurs à l'échelle 1: 1 250 000.
- Timmer, V. R. 1984. Quantifying soil nutrient regime for black spruce in the claybelt. University of Toronto, Faculty of Forestry. Contract report.
- Urban, S. T., Lieffers, V. J. et Macdonald, S. E. 1994. Release in radial growth in the trunk and structural roots of white spruce as measured by dendrochronology. *Can. J. For. Res.* 24:1550-1556.
- van der Werf, A. et Nagel, O. W. 1996. Carbon allocation to shoots and roots in relation to nitrogen supply is mediated by cytokinins and sucrose: Opinion. *Plant and Soil*, 185:21-32.
- Villeneuve, C. 1997. Influence de la présence de racines adventives et du contenu en eau du substrat sur l'échange gazeux, la croissance et l'allocation glucidique chez les semis d'Épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.). Mémoire M.Sc., Université du Québec à Chicoutimi 73 p.
- Vincent, A. B. 1965. Black spruce. A review of its silvics, ecology and silviculture. Department of Forestry and Rural Development, Ottawa, 79 p.
- Vogt, K. A., Vogt, D. J., Asbjornsen, H. et Dahlgren, R. A. 1995. Roots, nutrients and their relationship to spatial patterns. *Plant and soil*, 168-169:113-123.
- von Ende, C. N. 1993. Repeated-measures analysis: Growth and other time-dependent measures *dans* : S. M. Scheiner et J. Gurevitch, éditeurs, Design and analysis of ecological experiments. Chapman & Hall, London. p. 113-137.
- Waring, R. H. 1991. Responses of evergreen trees to multiple stresses *dans* : J. L. Mooney, W. E. Winner et E. J. Pell, éditeurs, Response of plants to multiple stresses. Academic Press, San Diego, CA. p. 371-390.



Weber, M. G. et van Cleve, K. 1984. Nitrogen transformations in feather moss and forest floor layers of interior Alaska black spruce ecosystems. *Can. J. For. Res.* 14:278-290.