

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

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

PAR
MANON LAVOIE
B.SC. EN BIOLOGIE

**CARACTÉRISATION DE LA PHASE DE SÉNESCENCE
CHEZ L'ÉPINETTE NOIRE (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.)
À PARTIR DE L'ACCROISSEMENT ANNUEL EN VOLUME DE LA TIGE**

NOVEMBRE 2001



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

Je tiens à remercier sincèrement mon directeur, le Dr Réjean Gagnon, pour ses précieux conseils et pour sa patience.

Je remercie également Valérie Levasseur pour son aide à la partie « interdatation » de ma recherche et sur plein d'autres questions. Merci également à Germain Savard, ing. for. pour tous les renseignements fournis sur les problèmes de laboratoire, qui sont arrivés au cours de la réalisation de cette étude. Je remercie également Claude Gagné, et ceux qui ont travaillé sur son projet, pour m'avoir permis d'utiliser ses tiges d'épinettes noires déjà mesurées afin de les analyser d'une autre façon pour mon projet. Merci à ceux qui ont travaillé au laboratoire pendant mon passage et qui, à un moment donné ou à un autre, m'ont aidé ou conseillé.

Je remercie également le Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale pour son support financier.

RÉSUMÉ

Un savoir plus approfondi de la croissance individuelle des épinettes noires (*Picea mariana* (Mill.) BSP) serait utile au développement de modèles plus précis de croissance des pessières noires. De la même façon, la connaissance du patron de la sénescence, plus particulièrement des indices précurseurs, pourrait aider à optimiser les modèles de prévisions de coupe des peuplements. L'objectif principal de cette étude est de caractériser la dernière phase de la croissance de l'épinette noire, soit la sénescence. Ainsi, les objectifs spécifiques poursuivis sont les suivants : 1) effectuer la description de la croissance d'épinettes noires matures ; 2) reconstituer le patron de croissance annuelle en volume de plusieurs tiges d'épinettes noires ; 3) identifier des indicateurs de la sénescence chez l'épinette noire. Les résultats proviennent de l'analyse de tige de 71 épinettes vivantes et 3 mortes, âgées entre 104 et 281 ans, ayant une hauteur de 17 mètres et plus, récoltées au nord du lac Saint-Jean et sur la Côte-Nord, au Québec. La courbe de croissance annuelle en volume apparaît comme la meilleure donnée pour caractériser la croissance d'une épinette noire. Trois patrons de croissance ont été obtenus : en augmentation, stable et en déclin. Ces patrons représentent en fait, un seul et même modèle de croissance, ils correspondent à des périodes différentes de la courbe théorique de croissance des végétaux. Des perturbations extérieures, dont les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.), peuvent accélérer le déclin de la croissance chez certains individus touchés. Le volume total de bois produit par les épinettes noires est en relation directe avec la hauteur de la tige ; par contre, ni le volume total ni la hauteur de la tige ne sont reliés de façon évidente avec l'âge chronologique (réel) de l'arbre. De même, l'âge chronologique n'est pas un indicateur fiable de la sénescence chez l'épinette noire.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	i
RÉSUMÉ.....	ii
TABLE DES MATIÈRES.....	iii
LISTE DES FIGURES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
CHAPITRE I	
INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE II	
REVUE DE LITTÉRATURE.....	4
2.1 Croissance théorique des végétaux.....	5
2.2 Hypothèses pour expliquer la sénescence chez les arbres.....	7
2.3 Définitions se rapportant à la sénescence et au vieillissement.....	9
2.4 Mécanismes de longévité en lien avec la croissance en hauteur.....	10
2.5 La croissance chez l'épinette noire.....	11
2.6 Analyse de tige.....	12
CHAPITRE III	
MATÉRIEL ET MÉTHODE.....	13
3.1 Échantillonnage.....	14
3.1.1 Localisation des sites d'échantillonnage.....	14
3.1.2 Choix des échantillons.....	16
3.2 Récolte et mesure des échantillons.....	17
3.2.1 Sections récoltées.....	17
3.2.2 Mesures effectuées.....	18
3.2.3 Analyses effectuées.....	19
CHAPITRE IV	
RÉSULTATS.....	21
4.1 Patrons de croissance.....	22
4.1.1 Groupe A. Dernière portion de la courbe de croissance : en augmentation.....	23
4.1.2 Groupe B. Dernière portion de la courbe de croissance : stable.....	24
4.1.3 Groupe C. Dernière portion de la courbe de croissance : en déclin.....	26
4.2 Caractéristiques des épinettes noires analysées.....	27
4.2.1 Répartition des épinettes noires selon leur groupe.....	27
4.2.2 Relation entre l'âge, la hauteur et le volume total des épinettes noires.....	29
4.3 Épinettes noires mortes au moment de l'échantillonnage.....	32

CHAPITRE V	
DISCUSSION.....	33
5.1 Patrons de croissance.....	34
5.1.1 Répartition des patrons de croissance selon la courbe théorique de l'accroissement annuel.....	34
5.1.1.1 Groupe A. Dernière portion de la courbe de croissance : en augmentation	36
5.1.1.2 Groupe B. Dernière portion de la courbe de croissance : stable.....	36
5.1.1.3 Groupe C. Dernière portion de la courbe de croissance : en déclin..	36
5.1.2 Impact de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur la croissance de l'épinette noire	37
5.2 Indicateurs de la sénescence.....	39
5.2.1 Relation entre le stade de développement et l'âge de l'arbre	39
5.2.2 Relation entre l'âge, la hauteur et le volume total des épinettes noires	41
5.2.3 La sénescence chez l'épinette noire	42
 CHAPITRE VI	
CONCLUSION	44
 CHAPITRE VII	
BIBLIOGRAPHIE	47
 ANNEXE A	
Courbes de croissance des épinettes noires du groupe A.....	53
 ANNEXE B	
Courbes de croissance des épinettes noires du groupe B.....	66
 ANNEXE C	
Courbes de croissance des épinettes noires du groupe C.....	85
 ANNEXE D	
Courbes de croissance des épinettes noires mortes au moment de l'échantillonnage	127

LISTE DES FIGURES

Figure 2.1. Courbe du volume cumulé (a) et de l'accroissement annuel en volume (b), d'après une analyse de tige de A.v. Guttenberg (1885, 1915).....	6
Figure 3.1. Localisation des sites d'échantillonnage	15
Figure 4.1. Patron général de croissance des épinettes noires du groupe A.....	23
Figure 4.2. Exemple de graphique de l'accroissement annuel en volume d'une épinette noire du groupe A (arbre s35a05).....	24
Figure 4.3. Patron général de croissance des épinettes noires du groupe B.....	25
Figure 4.4. Exemple de graphique de l'accroissement annuel en volume d'une épinette noire du groupe B (arbre s32a05).....	25
Figure 4.5. Patron général de croissance des épinettes noires du groupe C	26
Figure 4.6. Exemple de graphique de l'accroissement annuel en volume d'une épinette noire du groupe C (arbre s26a05).....	27
Figure 4.7. Volume total des épinettes noires en fonction de leur hauteur	29
Figure 4.8. Hauteur des épinettes noires en fonction de leur âge	30
Figure 4.9. Volume total des épinettes noires en fonction de leur âge	31
Figure 5.1. Répartition temporelle des patrons de croissance par rapport au patron théorique de croissance.....	35
Figure 5.2. Accroissement annuel en volume de l'épinette noire s18a04	38
Figure 5.3. Comparaison entre deux épinettes noires de groupes différents (groupe A : arbre b02 ; groupe C : arbre s26a05)	41

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 3.1. Caractéristiques des arbres échantillonnés selon le site	17
Tableau 4.1. Nombre d'individus et variation de l'âge, de la hauteur et du volume total pour chaque groupe.....	28

CHAPITRE I
INTRODUCTION

Au début du XXIème siècle, Augustin Pyrame de Candolle défendait la théorie de l'immortalité des plantes, celles-ci ne mourraient pas de vieillesse mais de maladie. La sénescence n'existait donc pas (Hartmann 1992). Selon cette théorie, les arbres seraient potentiellement immortels, et leur mort résulterait d'attaque par des agents externes (Molisch 1938). Cependant, aujourd'hui il semble que la mort des arbres, en général, serait plutôt le résultat d'interactions complexes de multiples facteurs. Les arbres subissent un déclin inhérent de vigueur et de croissance ce qui diminue leur capacité à résister à divers agents perturbateurs (Franklin *et al.* 1987).

De façon théorique, la croissance des végétaux s'effectue selon un même patron pour toutes les espèces. Ainsi, lorsque la croissance cumulée est représentée graphiquement à travers le temps, la courbe se dessine sous la forme d'une sigmoïde (Assmann 1970, Hyink et Zedeker 1987, Salisbury et Ross 1992, Taiz et Zeiger 1991). Il est possible de relier les portions de cette sigmoïde aux différentes phases de croissance de l'arbre, soit la phase juvénile, suivi de celle de la maturité pour finir par la sénescence.

Chez l'épinette noire, peu de recherches ont tenté de caractériser la sénescence en analysant la croissance individuelle des tiges. Ainsi, la présente étude porte sur l'analyse descriptive de la croissance individuelle des tiges. Cette recherche s'appuie sur l'hypothèse que la croissance individuelle en volume de l'épinette noire se conforme au modèle théorique en ayant une courbe de croissance cumulative de forme sigmoïde. L'objectif principal de cette étude est de caractériser la dernière phase de la croissance de l'épinette noire, soit la sénescence. Ainsi, les objectifs spécifiques poursuivis sont : 1) d'effectuer la description de la croissance d'épinettes noires matures ; 2) de reconstituer le patron de croissance annuelle en volume de plusieurs tiges d'épinettes noires ; 3) d'identifier des indicateurs de la sénescence chez l'épinette noire.

Plusieurs facteurs peuvent influencer la croissance de l'arbre, tels que les agents pathogènes, les maladies ou les conditions climatiques extrêmes. Plus particulièrement, la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*

(Clem.) a été identifiée comme un des facteurs affectant la croissance de l'épinette noire. En effet, la tordeuse, lorsqu'elle est à l'état épidémique, peut entraîner un ralentissement de la croissance et du même coup, provoquer une perte du volume de bois produit annuellement, ou encore occasionner la mort de certains des individus affectés (Basham 1994, Lussier *et al.* 1992).

CHAPITRE II
REVUE DE LA LITTÉRATURE

2.1 Croissance théorique des végétaux

La croissance individuelle des végétaux est le résultat net de la division, de l'élongation et de l'épaississement des cellules (Zedaker *et al.* 1987). Bien que les taux et la nature spécifique des activités entraînent un éventail de variété de processus parmi les différentes espèces, le patron général de la croissance est remarquablement constant (Hyink et Zedaker 1987). Lorsque la croissance est exprimée de façon cumulative en fonction du temps, elle présente une courbe sigmoïde caractéristique (figure 2.1-a). La croissance débute lentement, mais elle est immédiatement suivie d'une période rapide, représentée par une courbe ascendante de forme convexe à l'axe des abscisses. La courbe monte ainsi jusqu'à un point d'inflexion après lequel elle continue en étant concave à l'abscisse, puis elle s'aplatit avec l'avancement en âge. La croissance se termine donc par une période d'accroissement lent ou totalement absent. Cette courbe de croissance peut s'appliquer autant aux cellules individuelles, aux organes qu'aux plantes entières. Ainsi, toutes les dimensions de l'arbre tels que la hauteur, le diamètre, la surface terrière, la surface foliaire, le volume et le poids, lorsqu'elles sont tracées en fonction des mesures appropriées de temps, vont montrer cette courbe en forme de « S » (Assmann 1970, Hyink et Zedaker 1987, Taiz et Zeiger 1991, Salisbury et Ross 1992).

Cette courbe théorique de croissance peut également être présentée sous forme d'une courbe de l'accroissement annuel en fonction du temps, de sorte que les taux de croissance sont exprimés annuellement (figure 2.1-b). Le point culminant de cette dernière courbe correspond au point d'inflexion de la courbe de croissance cumulée. Lorsque cette courbe décrit la croissance d'un organisme dans sa totalité, les différentes phases peuvent être associées aux différentes étapes de développement de la plante. Les deux points d'inflexion de la courbe de l'accroissement annuel marquent les divisions entre les trois phases. Du début de la courbe au premier point d'inflexion, c'est la phase végétative appelée, la phase juvénile. Entre les deux points d'inflexion, incluant le point culminant, on retrouve la phase reproductive ou de maturité. Enfin,

après le second point c'est la phase de sénescence ou déclin (Assmann 1970, Borchet 1976).

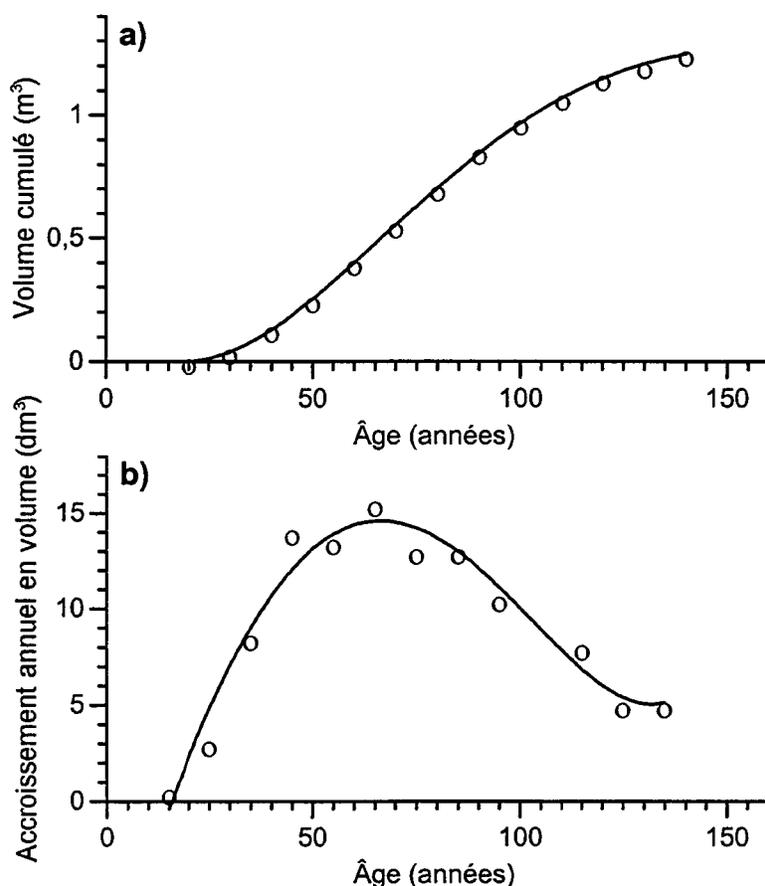


Figure 2.1. Courbe du volume cumulé (a) et de l'accroissement annuel en volume (b), d'après une analyse de tige de A.v. Guttenberg (1885, 1915)

Ainsi, lorsqu'il est jeune, l'arbre croît exponentiellement dans toutes les dimensions, il atteint ensuite un taux constant puis cette croissance ralentit graduellement pour éventuellement prendre fin (Waring et Schlesinger 1985). Par conséquent, durant les premières années après la germination, la croissance en hauteur s'effectue rapidement en augmentant un peu à chaque année jusqu'à ce que le maximum de croissance annuelle en hauteur soit atteint. Bien que le temps pour arriver au taux maximal de croissance en hauteur varie selon les espèces végétales et les conditions du site, ce maximum est atteint relativement tôt. À la suite de ce maximum,

la croissance continue de façon relativement constante mais avec de petites variations annuelles et ensuite décroît plus ou moins rapidement (Kozlowski 1971).

Pendant le développement, la condition des arbres montre une variété de changements, tel que l'accroissement de la taille et de la complexité des branches. La réduction graduelle de l'accroissement annuel est associée avec la perte de dominance apicale. Par contre, chez les jeunes arbres la dominance apicale est généralement bien développée. Ces changements et de nombreux autres sont associés au vieillissement (Wareing 1959). Parmi les changements graduels les plus évidents de la maturité, on remarque le déclin du taux de croissance (Leopold 1980). Le début du déclin de la croissance en hauteur ou en totalité de matière vivante, peut marquer le début de la sénescence (Borchet 1976, Touzet 1985). Le déclin de la croissance chez les arbres âgés est un phénomène qui s'étend à la plante entière. Ce phénomène n'est pas la conséquence du vieillissement individuel des tissus (Noodén 1980, Mäkelä 1986).

2.2 Hypothèses pour expliquer la sénescence chez les arbres

Une variété d'hypothèses ont été proposées par différents chercheurs afin d'expliquer les causes du déclin des arbres. La sénescence pourrait être due à l'accroissement de la compétition pour les nutriments à l'intérieur de la cime avec l'augmentation en taille et en complexité de celle-ci avec l'âge (Moorby et Wareing 1963) ; la difficulté de transport des nutriments et de l'eau, due à l'accroissement de la distance entre les racines et la tige avec l'augmentation de la taille de l'arbre (Kozlowski 1971) ; l'élévation du stress mécanique imposé par le vent sur les arbres avec l'accroissement en hauteur (Smith *et al.* 1987) ; l'immobilisation de l'azote à l'intérieur de la litière avec le temps, résultant en un déclin de la croissance des arbres dominants chez les peuplements d'épinettes (Pastor *et al.* 1987) ; ou le changement du rapport entre les superficies des tissus photosynthétiques et les superficies des tissus non-

photosynthétiques avec l'âge (Moller *et al.* 1954, Jacobs 1955, Decker 1962, Whittaker et Woodwell 1967, Kozlowski 1971, Mäkelä 1986).

La cause principale de la sénescence a souvent été associée à cette dernière hypothèse, soit celle du déclin du rapport photosynthèse - respiration. Sur cette base, la sénescence devient fonction de la taille de l'arbre, comme l'arbre augmente en taille, la masse de tissus respirateurs s'accroît plus rapidement que sa capacité photosynthétique (Whittaker et Woodwell 1967). Mäkelä (1986) a conçu un patron des changements dans le rapport photosynthèse - respiration pour la croissance individuelle des arbres. Les résultats de cette analyse montrent que le changement dans ce rapport est fonction de la croissance en longueur dans les arbres, c'est-à-dire, longueur des branches, des racines et de la tige. Bien que cette hypothèse est largement véhiculée, elle n'a encore pas été vérifiée adéquatement (Sprugel 1984, Landsberg 1986, Sprugel et Benecke 1991). De même, il a été démontré que le maintien de la respiration était seulement de 5% plus élevée chez des arbres de 245 ans par rapport à d'autres de 40 ans, cette petite augmentation du taux de respiration ne peut expliquer le 40% de déclin mesuré sur la production primaire nette (NPP). Ceci implique que le paradigme le plus répandu, ne peut expliquer à lui seul, le déclin de la croissance chez les arbres (Ryan 1991, Ryan et Waring 1992).

De plus, Ryan *et al.* (1997) ont tenté de compiler une série d'hypothèses plus récentes servant à expliquer les causes du déclin de la croissance. Ces hypothèses sont : l'accroissement de la résistance hydraulique, la diminution des réserves de nutriments, la réduction de la superficie foliaire causée par l'abrasion de la cime, l'accroissement de l'effort de reproduction et le changement physiologique avec l'âge du méristème. Cependant, aucune des hypothèses émises n'a encore pu être identifiée comme étant la ou les cause(s) du déclin de la productivité primaire nette avec le temps.

2.3 Définitions se rapportant à la sénescence et au vieillissement

Il est important de différencier, la sénescence et le vieillissement. Ainsi, la sénescence peut être définie comme étant le processus de détérioration qui entraîne la mort naturelle de l'individu. Et le vieillissement se réfère au phénomène de l'accroissement de la maturité avec le temps. Par définition, le vieillissement inclut la plus large part des changements physiologiques, quelques-uns de ceux-ci pouvant conduire à l'affaiblissement de l'organisme alors que d'autres peuvent être neutres par rapport à la capacité de l'organisme à survivre. La sénescence se réfère aux changements qui servent à la régulation endogène de la mort (Leopold 1980).

La sénescence étant associée à la mort naturelle est donc reliée à un changement interne qui augmente la probabilité de décès avec l'accroissement de l'âge de l'individu (Comfort 1979, Medawar 1957). Toutefois, plusieurs facteurs externes peuvent affecter la croissance des arbres. Ces facteurs sont multiples et complexes. Ainsi, il semble que lorsqu'il est jeune, l'arbre acquiert une certaine résistance aux attaques d'insectes. Lorsque l'arbre vieillit, il entre dans un stade naturel de réduction de son activité physiologique et de sa vigueur et devient plus sujet aux épidémies de certains insectes lorsqu'il augmente en taille et en complexité (Kramer et Kozlowski 1960, Wareing et Seth 1967, Kozlowski 1969, Noodén et Leopold 1988).

Le vieillissement est associée aux changements qui se produisent lorsque l'arbre croît. Les manifestations du vieillissement incluent un déclin général de la vigueur caractérisé par une diminution du taux total de la croissance en diamètre et en hauteur, une diminution de la croissance des racines, une augmentation du nombre de branches mortes, une diminution du métabolisme, une réduction de la croissance végétative et reproductive des tissus et de la formation du bois de coeur, une lente cicatrisation et un changement dans la résistance aux invasions par certains insectes et champignons pathogènes (Kramer et Kozlowski 1960, Kozlowski 1971).

L'âge auquel les arbres sont plus facilement envahis par les insectes reflète souvent certaines conditions physiologiques qui prédisposent l'arbre aux attaques (Kozlowski 1969). La mort des individus survient donc lorsqu'ils ne peuvent acquérir ou mobiliser suffisamment de ressources pour survivre à leurs blessures ou soutenir la vie autrement (Franklin *et al.* 1987, Waring 1987). L'espérance de vie des arbres est très variable à l'intérieur même d'une espèce (Wareing et Seth 1967).

De plus, Assmann (1970) fait la distinction entre l'âge actuel de la tige, ou âge chronologique, lequel peut être déterminé par le compte des cernes annuels de croissance. Tandis que l'âge physiologique représente les divers stades de développement de l'arbre.

2.4 Mécanismes de longévité en lien avec la croissance en hauteur

Il semble que les arbres aient des mécanismes qui ralentissent leur croissance avec le temps ce qui les empêcheraient de croître au-dessus d'une certaine hauteur (Ryan et Yoder 1997). La hauteur confère un avantage compétitif évident, mais ces bénéfices peuvent être atténués par les coûts de support et de maintien et par l'augmentation de la partie exposée aux vents de tempête. Le fait que la croissance en hauteur cesse presque totalement chez les vieux arbres, alors que la croissance en diamètre de la tige continue (Kira 1978), suggère que la hauteur des arbres adultes reflète un équilibre entre les coûts et les bénéfices de la stature (King 1990).

Il apparaît donc que la hauteur de l'individu est le facteur interne pouvant le plus influencer le déclin de croissance. La longévité des arbres est intimement liée à l'accroissement en hauteur (Kozlowski 1971). Ainsi, chaque espèce aurait une hauteur maximale pouvant être atteinte au cours de sa vie. De même, lorsqu'ils cessent de croître en hauteur, les arbres subissent aussi un changement de forme. Pour plusieurs espèces, en même temps que la cime s'aplatit, les branches primaires deviennent

épaisses et les plus petites branches, plus tordues et noueuses dû à une réduction de la croissance annuelle des branches (Ryan et Yoder 1997).

2.5 La croissance chez l'épinette noire

Chez l'épinette noire, peu d'études récentes font état de la croissance individuelle et de la sénescence. Les études dans ce domaine se concentrent de façon plus importante sur le déclin de populations d'épinettes noires. Toutefois chez celle-ci, la sénescence serait un phénomène relativement rare, en raison de la récurrence des feux de forêts qui empêchent les pessières d'atteindre cet état. Lorsqu'elle a lieu, la sénescence serait plutôt liée à une hauteur limite qu'à l'âge chronologique des individus puisqu'elle est associée à une plus grande susceptibilité au chablis (Smith *et al.* 1987, Robichaud 1990). Smith *et al.* (1987) ont démontré en Ontario, que la hauteur maximale que peut atteindre l'épinette noire est entre 20 et 21 mètres, après quoi l'épinette devient extrêmement susceptible au chablis. Il semble que cette hauteur soit également valable pour les épinettes noires du Nouveau-Brunswick, où la hauteur maximale est 21,5 mètres. Ainsi, la hauteur maximale de l'arbre peut être définie comme étant la hauteur de sénescence (Robichaud 1990).

La croissance peut également être affectée par l'âge, la compétition et la présence d'insectes phytophages ou des pathogènes. De ce fait, la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBÉ) pourrait influencer la croissance des pessières noires. En effet, l'analyse de tiges d'épinette noire a montré une réduction de la croissance en volume et en diamètre au cours de la dernière épidémie (Lussier *et al.* 1992). La tordeuse (*Choristoneura* spp.) est considérée comme l'insecte le plus destructeur des forêts de l'Amérique du Nord (Sanders *et al.* 1985).

2.6 Analyse de tige

L'analyse de tige, est une technique qui a été développée en Allemagne au début du XIX^{ème} siècle afin d'étudier les accroissements des arbres et des peuplements forestiers (Nagel et Athari 1982). Elle reste encore la seule méthode directe et précise pour étudier le développement des arbres en zone non équatoriale et les différents aspects de leur croissance (Zarnovican 1985). L'analyse de tige est réalisée par la mesure de la largeur des cernes annuels de croissance d'une tige sur des sections transversales prélevées à différentes hauteurs. Ces mesures permettent de reconstituer la croissance de l'arbre en diamètre et en hauteur. À l'aide de ces deux composantes, il est possible par la suite d'estimer le volume de bois produit annuellement depuis l'établissement de la tige par des formules de cubage (Husch *et al.* 1982).

CHAPITRE III
MATÉRIEL ET MÉTHODE

3.1 Échantillonnage

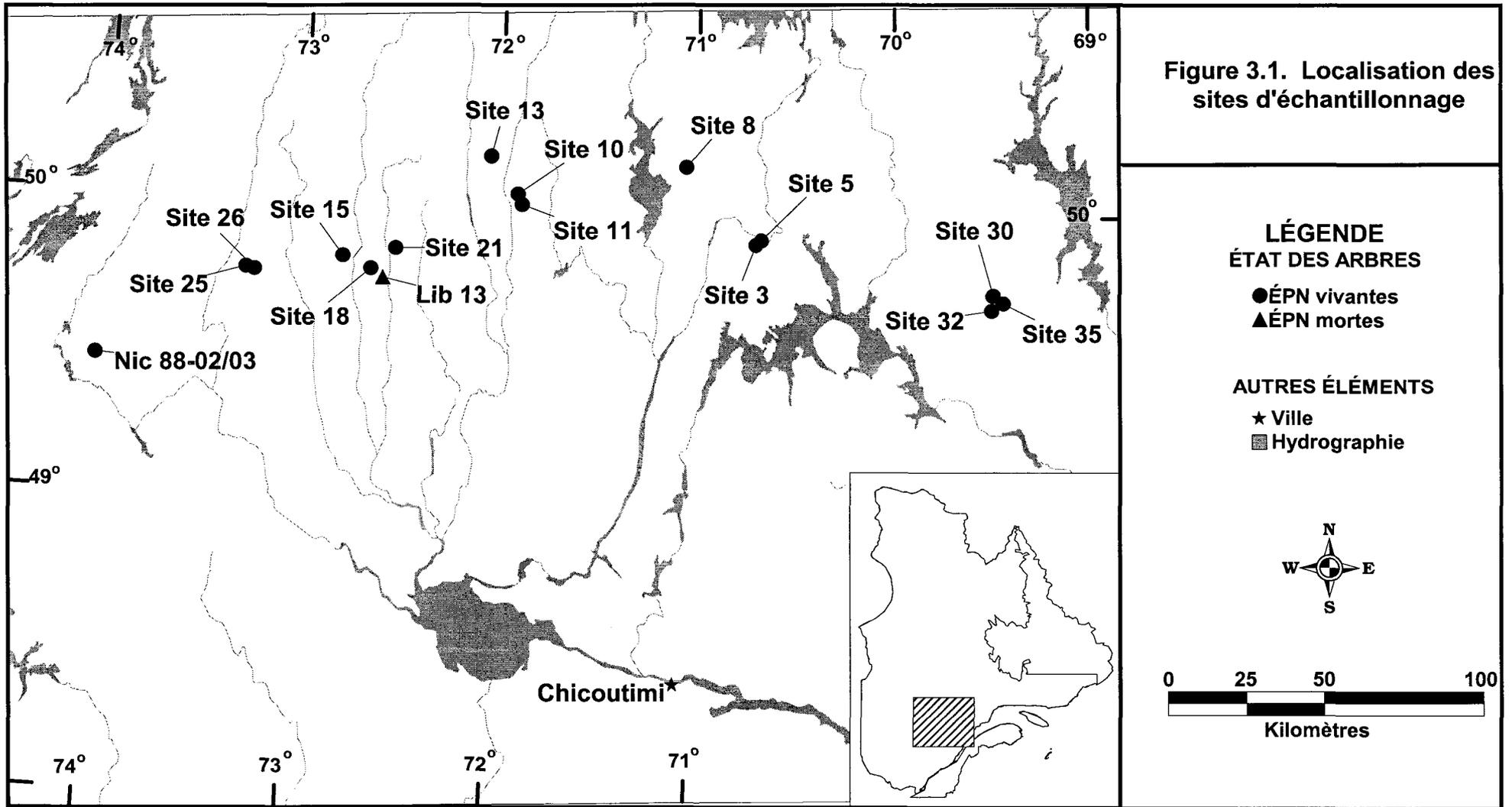
3.1.1 Localisation des sites d'échantillonnage

Les tiges d'épinettes noires qui ont été utilisées pour cette étude ont été récoltées à différentes périodes. La première récolte a été effectuée lors d'une précédente étude, en juin 1988 dans la forêt expérimentale de Nicauba située dans le secteur de la réserve faunique Ashuapmushuan (figure 3.1). Cette forêt se situe plus précisément à une latitude de 49° 27' nord et à une longitude de 74° 01' ouest.

La deuxième série d'échantillons a été récoltée pour une seconde étude à l'été 1995 et à l'été 1996. Elle s'est effectuée dans plusieurs placettes rectangulaires (30 m par 20 m). À l'intérieur de ces placettes, les cinq épinettes noires dominantes ont été identifiées et récoltées. Ces placettes sont situées au nord du lac Saint-Jean et sur la Côte-Nord entre les coordonnées 49° 36' et 50° 17' de latitude nord et 69° 43' et 73° 36' de longitude ouest (figure 3.1).

Cet échantillonnage a été réalisé dans des peuplements non aménagés d'épinettes noires à structure régulière et équiennne issus de régénération naturelle après feu. Les placettes ont été choisies dans des milieux mésiques, les milieux trop humides ou trop secs n'ont pas été retenus. Les placettes ont été effectuées dans des peuplements de densité normale, les pessières à cladonie et les pessières ouvertes à éricacée ont été ignorées de l'échantillonnage. Les peuplements ayant subi des perturbations majeures visibles, tels que les chablis, les arbres fortement affectés par la dernière épidémie de TBÉ ou autres facteurs perturbateurs, ont été éliminés, de même que les peuplements issus de marcottes (Gagné 2000).

Enfin, le troisième échantillonnage a été effectué au lac Libéral, également situé au nord du lac Saint-Jean (49°45' nord, 72°35' ouest) (figure 3.1) et il a eu lieu en octobre 1996 spécifiquement pour le présent travail.



3.1.2 Choix des échantillons

Pour la présente recherche, une sélection à l'intérieur de ces échantillons a été faite. Les échantillons, dans le cas des deux premières récoltes, ont été choisis selon leur dominance dans le site. Seuls les arbres de 17 mètres et plus ont été sélectionnés. La hauteur a été le critère de sélection des arbres puisque cette donnée serait le facteur déterminant du début de la sénescence chez l'épinette noire (Robichaud 1990, Smith *et al.* 1987).

L'échantillonnage du lac Libéral a été effectué également sur des épinettes noires d'une hauteur supérieure ou égale à 17 mètres. Cependant, ces arbres ont été sélectionnés en fonction du fait qu'ils étaient morts et encore sur pied.

Les caractéristiques des arbres échantillonnés sont résumées à l'intérieur du tableau 3.1. Le nombre total des arbres étudiés est de 74.

Tableau 3.1. Caractéristiques des arbres échantillonnés selon le site

Sites		Nicauba	Lac St-Jean	Côte-Nord	Libéral
Identification		axx-hxx ¹	s03axx-s26axx	s30axx-s35axx	I01, I03, I04
Année de récolte		1988	1995	1996	1996
État		vivants	vivants	vivants	morts
Nombre d'arbres		14	46	11	3
Âge ² (années)	Minimum	122	104	151	256
	Maximum	200	243	183	281
	Moyen	156	154	168	272
Hauteur (m)	Minimum	17,1	17,0	17,4	17
	Maximum	21,7	23,0	27,1	18,4
	Moyenne	18,8	20,0	21,9	17,6
Volume (m ³)	Minimum	0,130	0,197	0,333	0,212
	Maximum	0,386	0,761	0,683	0,279
	Moyenne	0,227	0,344	0,436	0,250

1. xx représente le numéro d'identification spécifique de l'arbre

2. Âge au niveau du sol

3.2 Récolte et mesure des échantillons

3.2.1 Sections récoltées

Les arbres échantillonnés ont été sectionnés au niveau du sol, à 30 cm, 60 cm, 1m, 1,3 m, 2 m et à tous les mètres suivants afin de procéder ensuite à une analyse de tige selon la méthode décrite par Zarnovican (1985). Cependant, les rondelles à 30 cm et 60 cm sont absentes de la récolte de Nicauba. Avant la récolte, la hauteur totale de chaque arbre a été notée. Par la suite, les sections ont été séchées, puis finement sablées afin de permettre la distinction des cernes annuels (Swetnam *et al.* 1985).

L'âge de chaque rondelle a été déterminé en comptant, sous une loupe binoculaire, le nombre de cernes annuels de croissance. Lorsque l'âge est mentionnée, on parle de l'âge minimal de l'arbre puisque celui-ci a été déterminé à l'aide de la rondelle récoltée au niveau du sol. Afin de déterminer l'âge véritable, la tige aurait dû être sectionnée jusqu'au niveau du collet (DesRochers 1996).

3.2.2 Mesures effectuées

La mesure de la largeur des cernes de croissance pour chaque section prélevée a ensuite été réalisée avec le système MacDendro. Ce système utilise l'analyse d'image assistée par ordinateur pour la mesure de la largeur des cernes de croissance (Guay *et al.* 1992). Dans le cas où les cernes annuels de croissance étaient mal définis ou très étroits, une table dendrométrique de marque Henson (Robinson et Evans 1980) était alors utilisée. Cet appareil est constitué d'une table mobile sur laquelle les échantillons sont observés au binoculaire au grossissement maximum de 100X, le tout est relié à un ordinateur qui prend note de chaque déplacement de la table. Ces déplacements équivalent à la mesure des largeurs de cernes. La précision des deux appareils est de 0,01 millimètre. La mesure de la largeur des cernes a été réalisée suivant deux à six rayons opposés. Le nombre de rayons par section était fonction de l'excentricité ou de l'asymétrie excessive de ces dernières.

Les données obtenues par la mesure de la largeur des cernes annuels de croissance ont ensuite été mises sous forme de graphique présentant le logarithme de la largeur des cernes en fonction de l'année, ceci afin de procéder à l'interdatation visuelle. L'interdatation fait référence à la synchronisation entre les variations des cernes annuels de croissance de différents arbres (Fritts 1976). Cela permet la détection et la correction des problèmes des patrons de croissance entre la courbe à interdater et la séquence de référence (Fritts et Swetnam 1989). Par la suite, l'interdatation a été vérifiée à l'aide du logiciel Cofecha (Holmes 1983).

Dans le cas des trois arbres morts, la distinction entre les derniers cernes annuels de croissance était très difficile, dû à leur très faible largeur et aux nombreuses discontinuités. La mesure de la largeur des cernes a donc été effectuée jusqu'à la dernière année où les cernes étaient distincts les uns des autres, soit 1976 dans les trois cas. Puis, de ce point jusqu'à la limite entre le bois et l'écorce, une seule mesure a été réalisée. Cette mesure a ensuite été divisée par le nombre maximal de cernes visibles sur cette portion de la rondelle. Cette partie n'a pu être interdatée, mais elle donne l'année minimum où l'arbre a cessé de croître.

3.2.3 Analyses effectuées

La mesure de la largeur des cernes annuels de croissance a servi à faire l'analyse individuelle de chacune des tiges récoltées. L'analyse de tige a pour objectif de reconstituer la croissance d'un arbre dans le temps. Cette analyse de tige a été effectuée à l'aide d'un programme réalisé sur le logiciel *SasSystem*. Ce programme calcule les taux de croissance des tiges selon l'accroissement annuel en volume.

Les analyses et l'interprétation des données ont été effectuées à partir des données de volume, puisque celles-ci intègrent également les données reliées à la hauteur et au diamètre de la tige. Le volume prend donc en considération l'ensemble des données reliées à la tige et apporte plus d'information que la hauteur seule ou le diamètre. De la même façon, des profils de croissance pour chacune des tiges ont été effectués, mais ces derniers ne procuraient pas à l'analyse une information claire sur la sénescence de l'arbre, ils n'ont donc pas été retenus pour la présentation des résultats.

De plus, l'accroissement annuel en volume a été préféré au volume cumulé étant donné que l'accroissement annuel présente de façon plus évidente et détaillée, les variations annuelles dans la croissance de la tige. Ainsi, les données de volume cumulé sont exclus de la présentation des résultats et du classement des patrons de

croissance, puisque ces dernières ne fournissent aucune information additionnelle qui n'est déjà visible sur les courbes d'accroissement annuel en volume.

CHAPITRE IV
RÉSULTATS

4.1 Patrons de croissance

Étant donné le grand nombre d'échantillons recueillis et la diversité des patrons de croissance, la première étape de l'analyse des résultats a été de regrouper les arbres selon la similitude de leur courbe de croissance annuelle en volume. À l'aide de ces graphiques, les épinettes noires ont pu être divisées en trois groupes (A, B et C) selon que la dernière portion de la courbe de la croissance annuelle était en augmentation, stable ou en déclin.

Dans quelques cas, les arbres présentaient une diminution de la croissance environ dix ans avant leur récolte. Si cette réduction n'influçait pas la forme générale du patron de croissance, elle n'était pas prise en considération. Un patron de croissance a pu ainsi être établi selon la forme générale de l'accroissement annuel en volume de chaque groupe. Afin de présenter le détail de chaque échantillon et pour des fins de comparaison, tous les graphiques d'accroissement annuel en volume ont été mis sur une même échelle de volume et sur une base de 300 ans. Ces graphiques sont présentés par groupe en annexe (annexes A, B et C).

Cette première partie des résultats ne tient compte que des 71 arbres qui ont été récoltés vivants sur le terrain. Les trois arbres du lac Libéral n'ont pas été inclus dans ces patrons de croissance dû au fait qu'ils étaient morts au moment de la récolte ce qui a entraîné des mesures particulières des dernières années de croissance. Ces trois épinettes sont traitées dans la partie 4.3 des résultats et à l'annexe D.

4.1.1 Groupe A. Dernière portion de la courbe de croissance : en augmentation

Depuis le début, l'accroissement annuel en volume pour les individus de ce groupe est en augmentation (figure 4.1, 4.2 et annexe A). Le taux de croissance des épinettes de ce groupe est de plus en plus important à chaque année. Sur plusieurs courbes, on peut remarquer des périodes plus ou moins longues de ralentissements de la croissance, mais celle-ci reprend par la suite. Ce groupe renferme également quelques individus qui présentent un accroissement annuel en volume très faible, soit un volume de bois produit à chaque année de moins de $0,004 \text{ m}^3$ (annexe A, figures A.1, A.2, A.3, A.4, A.5 et A.7). Quelques arbres montrent une reprise de croissance importante à partir des années 1980 jusqu'à leur récolte (annexe A, figures A.8, A.9, A.10, A.11 et A.12). L'âge des épinettes et leur volume total varient respectivement de 177 à 225 ans et de $0,130 \text{ m}^3$ à $0,483 \text{ m}^3$.

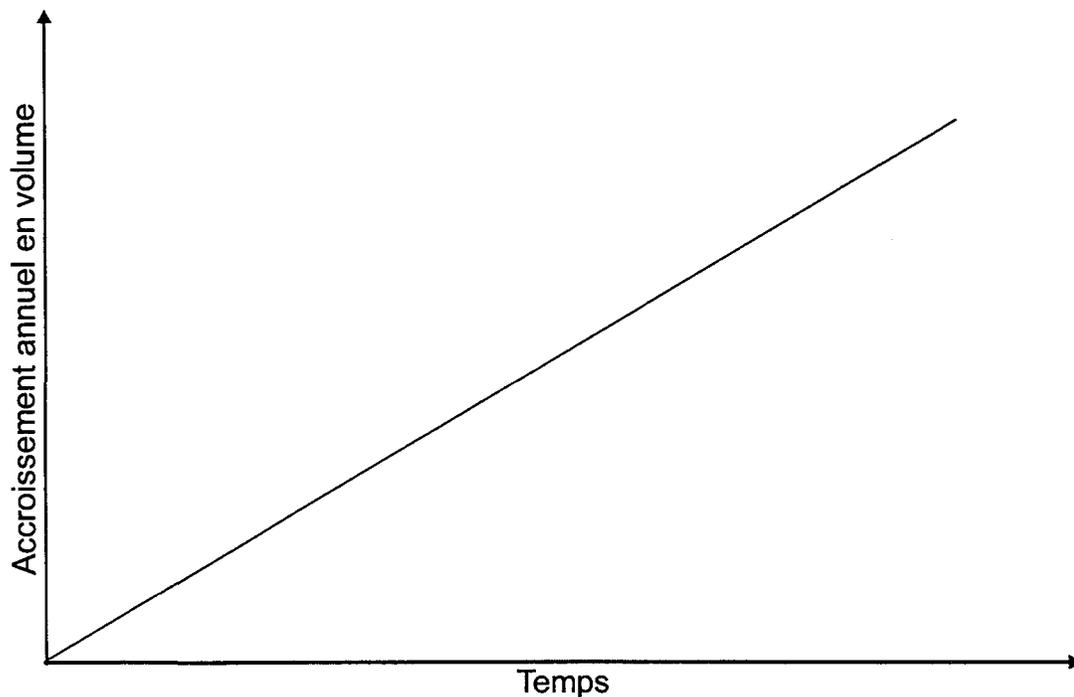


Figure 4.1. Patron général de croissance des épinettes noires du groupe A

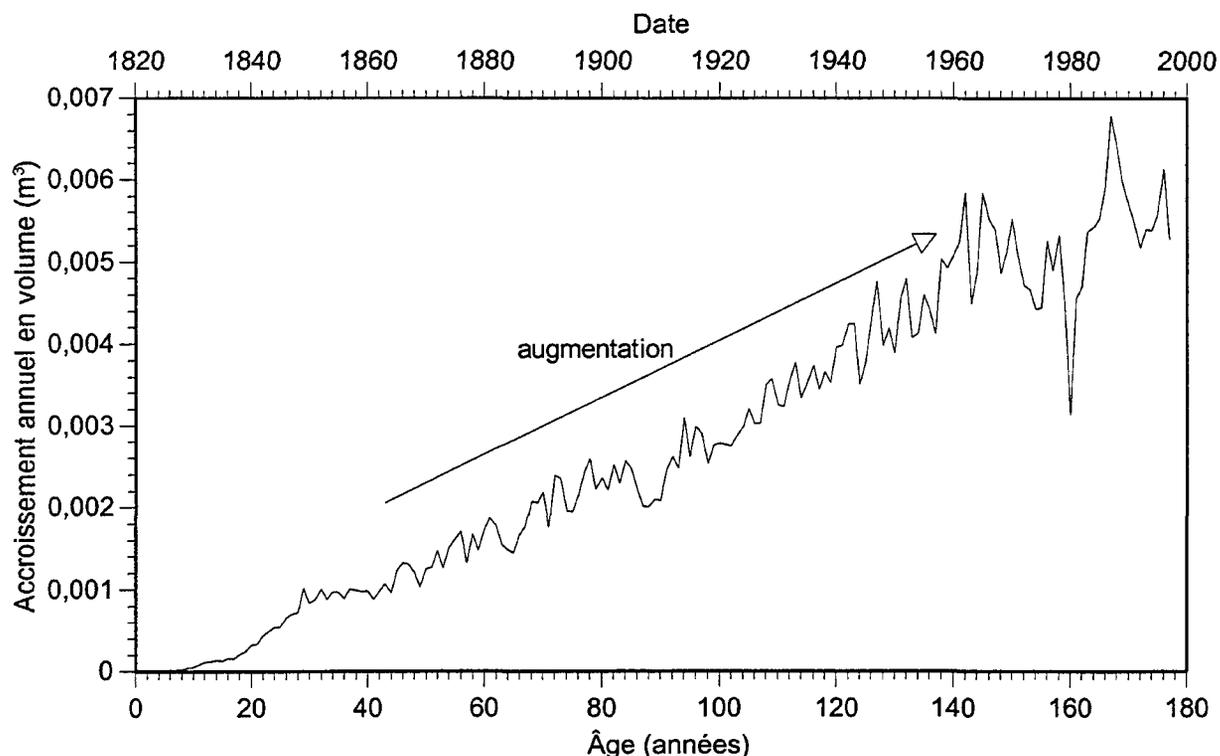


Figure 4.2. Exemple de graphique de l'accroissement annuel en volume d'une épinette noire du groupe A (arbre s35a05)

4.1.2 Groupe B. Dernière portion de la courbe de croissance : stable

Ce patron de croissance débute par une augmentation régulière du volume, par la suite le taux d'accroissement annuel en volume reste au même niveau jusqu'au moment où les arbres ont été échantillonnés (figure 4.3, 4.4 et annexe B). Cette période de stabilité dure plus de 30 ans. Ce plateau est atteint à différents âges et à différents taux d'accroissement, variant d'un individu à l'autre. Six individus de ce groupe présentent la particularité d'avoir une croissance initiale très faible (annexe B, figures B.7, B.8, B.9, B.10, B.11 et B.12) ; cette période varie entre 38 et 110 ans. Les épinettes de ce groupe sont âgées entre 108 et 243 ans et possèdent un volume total de 0,197 m³ à 0,446 m³.

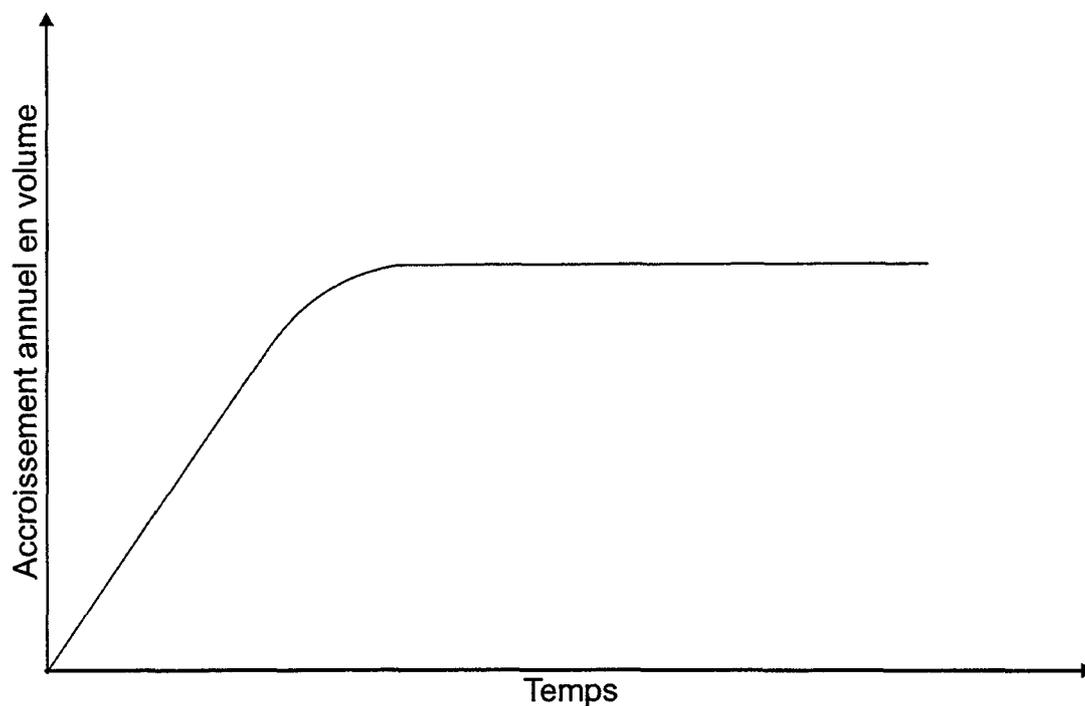


Figure 4.3. Patron général de croissance des épinettes noires du groupe B

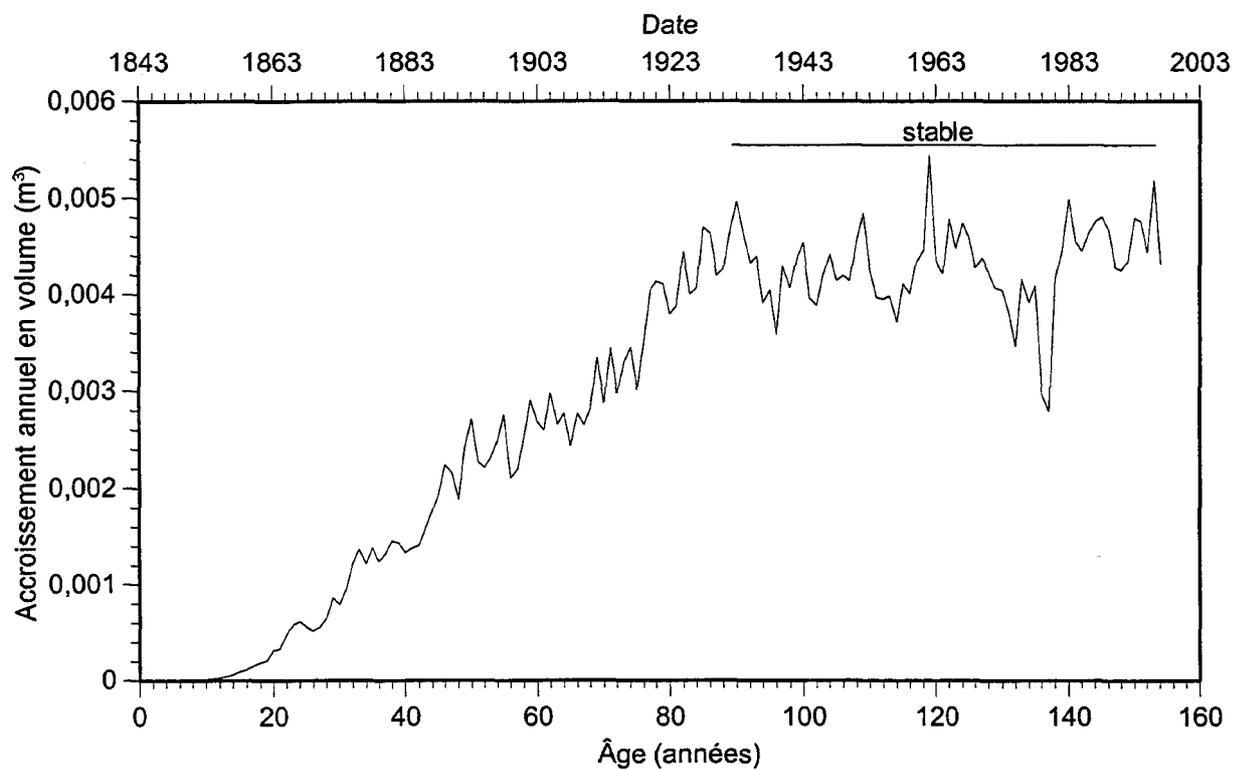


Figure 4.4. Exemple de graphique de l'accroissement annuel en volume d'une épinette noire du groupe B (arbre s32a05)

4.1.3 Groupe C. Dernière portion de la courbe de croissance : en déclin

Ce patron de croissance se caractérise par un début de croissance rapide jusqu'à un point maximum. Celui-ci est suivi d'un déclin de l'accroissement annuel en volume de bois (figure 4.5, 4.6 et annexe C). La période d'accroissement en volume avant d'atteindre le point maximum est plus ou moins longue d'un individu à l'autre. De même, l'âge auquel le maximum est atteint varie beaucoup. Plusieurs arbres de ce groupe présentent une croissance irrégulière. La croissance en volume s'effectue par vagues successives de croissance rapide et faible dont la durée varie d'une période à l'autre mais aussi d'un arbre à l'autre. Certaines épinettes atteignent un plateau de croissance pendant des périodes plus ou moins longues (annexe C, figures C.9, C.11 et C.36). Par contre, la croissance des arbres de ce groupe était en diminution au moment de l'échantillonnage. L'âge de ces arbres de même que leur volume varient respectivement de 115 à 218 ans et de 0,156 m³ à 0,760 m³.

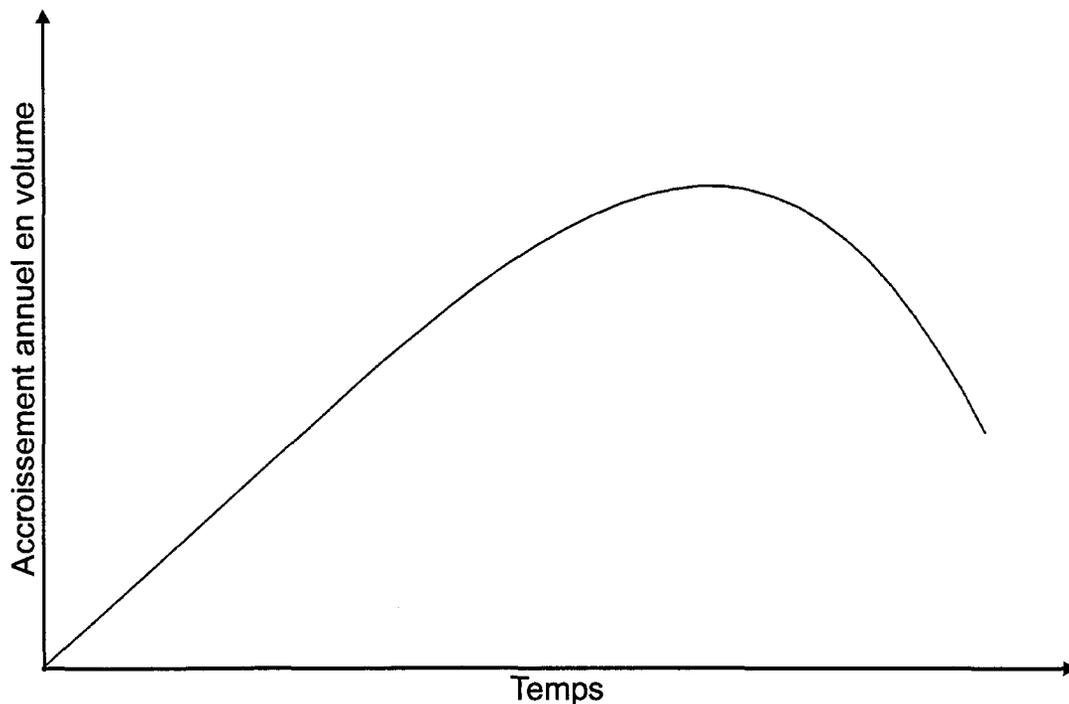


Figure 4.5. Patron général de croissance des épinettes noires du groupe C

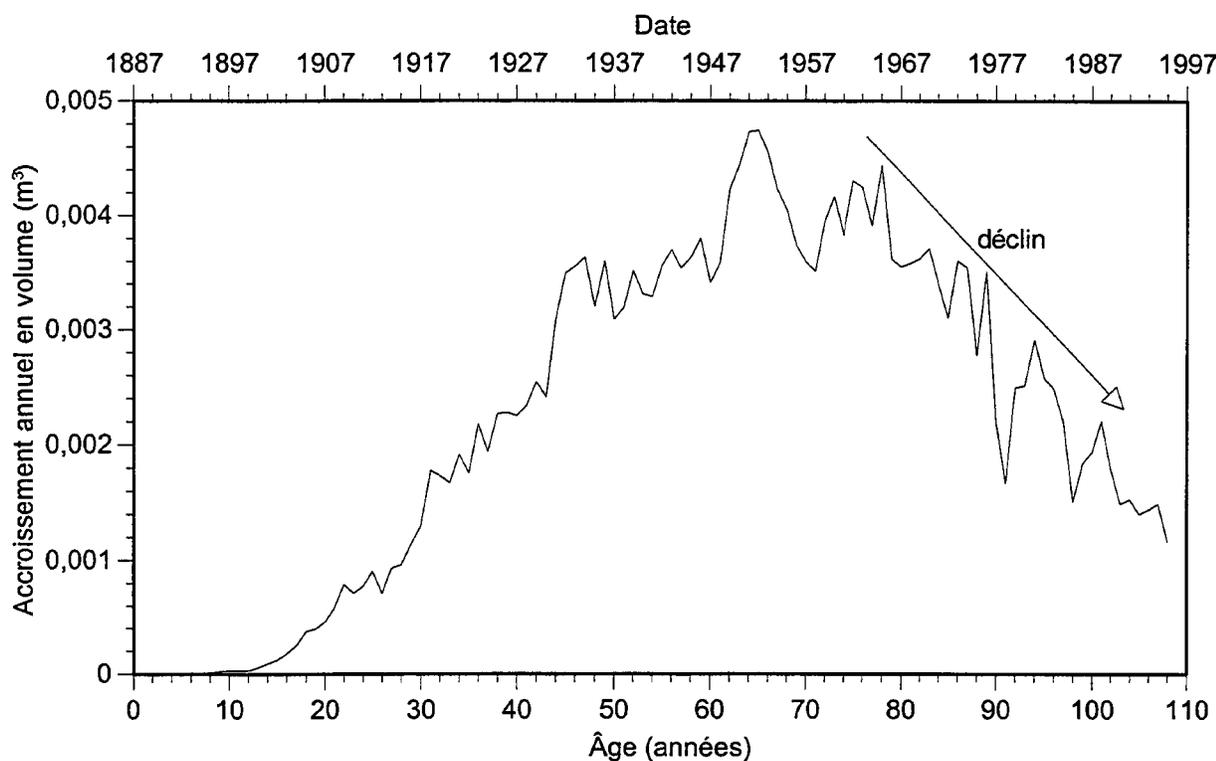


Figure 4.6. Exemple de graphique de l'accroissement annuel en volume d'une épinette noire du groupe C (arbre s26a05)

4.2 Caractéristiques des épinettes noires analysées

4.2.1 Répartition des épinettes noires selon leur groupe

La répartition des arbres qui ont été étudiés est présentée au tableau 4.1. Ce dernier donne le nombre d'épinettes noires compris dans les différents groupes, ainsi que les données limites et moyenne d'âge, de hauteur et de volume total par groupe. Le groupe le plus important est celui présentant un déclin de la croissance (C). À l'opposé, le groupe étant le moins souvent représenté est celui en augmentation de la croissance (A), par contre, ce groupe est celui dont l'âge moyen des arbres est le plus élevé. De même, le groupe C est celui dont la moyenne du volume total est la plus élevée. Cependant, aucune tendance par rapport au site d'échantillonnage et au classement

des arbres n'a été remarquée. La répartition des arbres d'un même site selon les groupes ne répond pas à une constante.

Tableau 4.1. Nombre d'individus et variation de l'âge, de la hauteur et du volume total pour chaque groupe

Caractéristiques		Groupe A	Groupe B	Groupe C
Nombre d'arbres		12	18	41
Âge (année)	Minimum	177	108	104
	Maximum	225	243	218
	Moyen	198	154	145
Hauteur (m)	Minimum	17,1	17,8	17,0
	Maximum	25,2	22,75	27,1
	Moyen	19,5	19,6	20,4
Volume (m ³)	Minimum	0,130	0,197	0,156
	Maximum	0,483	0,446	0,761
	Moyen	0,266	0,305	0,369

4.2.2 Relation entre l'âge, la hauteur et le volume total des épinettes noires

Il existe une relation entre le volume total de bois produit par les épinettes noires et la hauteur de la tige (figure 4.7). Le R^2 de la droite de régression qui met en relation ces deux données est de 0,6354.

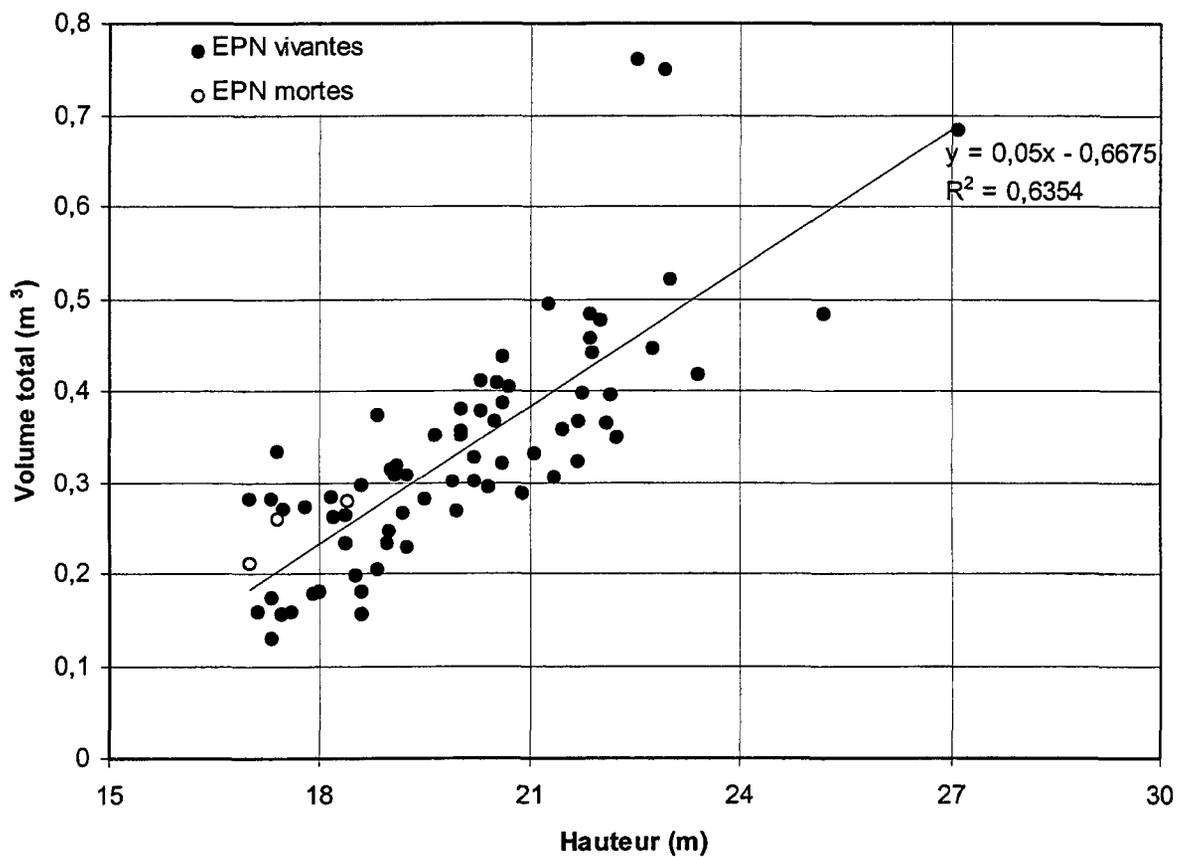


Figure 4.7. Volume total des épinettes noires en fonction de leur hauteur

La relation qui existe entre la hauteur de la tige et le volume total de bois est évidente. Cependant, il n'existe pas de relation similaire entre ces deux paramètres et l'âge des arbres. Ainsi, le graphique présentant la hauteur des différents arbres récoltés en fonction de leur âge, montre que la hauteur des tiges varie entre 17 et 24 mètres, peu importe leur âge, à l'exception de deux épinettes ayant 25 et 27 mètres (figure 4.8). Par contre, 17 mètres était la limite inférieure pour inclure un arbre dans cette étude.

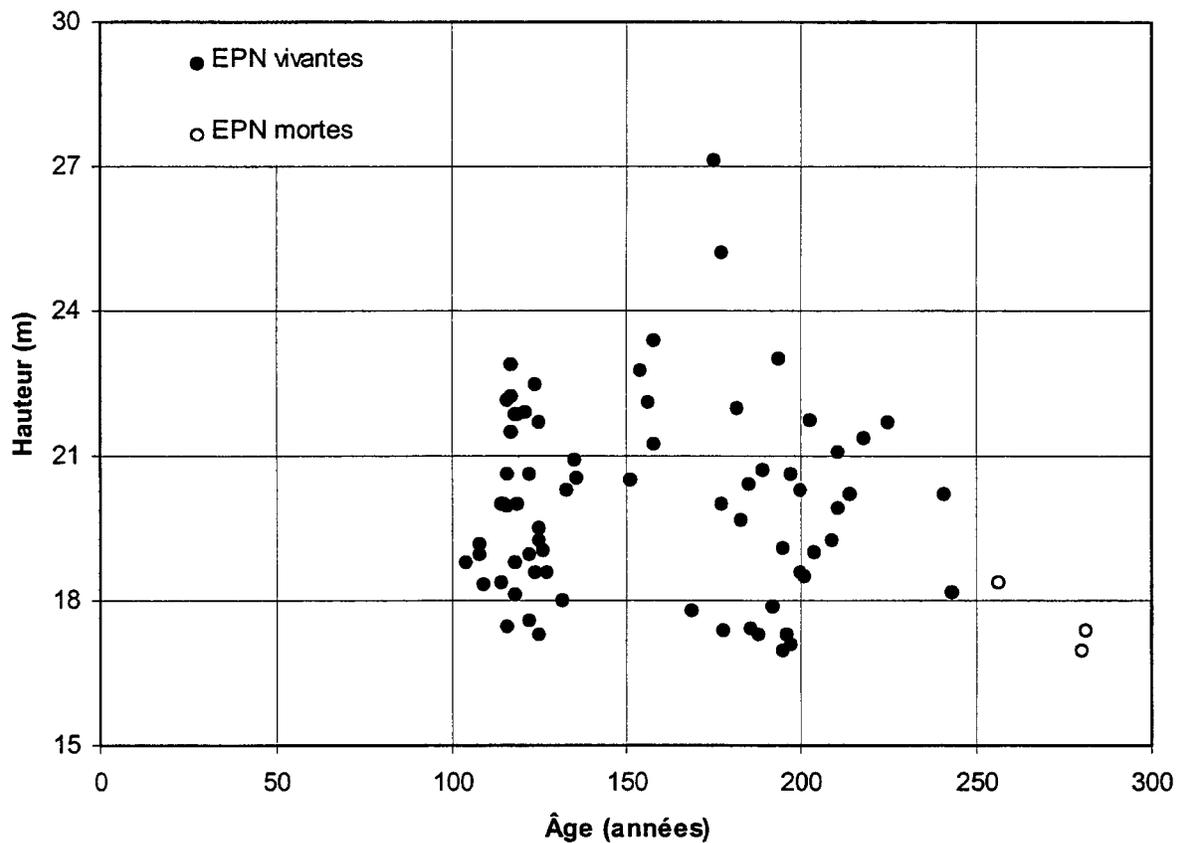


Figure 4.8. Hauteur des épinettes noires en fonction de leur âge

De même, le graphique suivant présente le volume total de bois à la récolte, pour les épinettes noires analysées (figure 4.9). Il n'y a pas de relation évidente entre le volume de bois total produit par l'arbre et son âge. Par contre, il est possible d'observer que le volume des arbres varie beaucoup, soit entre $0,1 \text{ m}^3$ et $0,8 \text{ m}^3$, mais que la plupart ont un volume inférieur à $0,5 \text{ m}^3$.

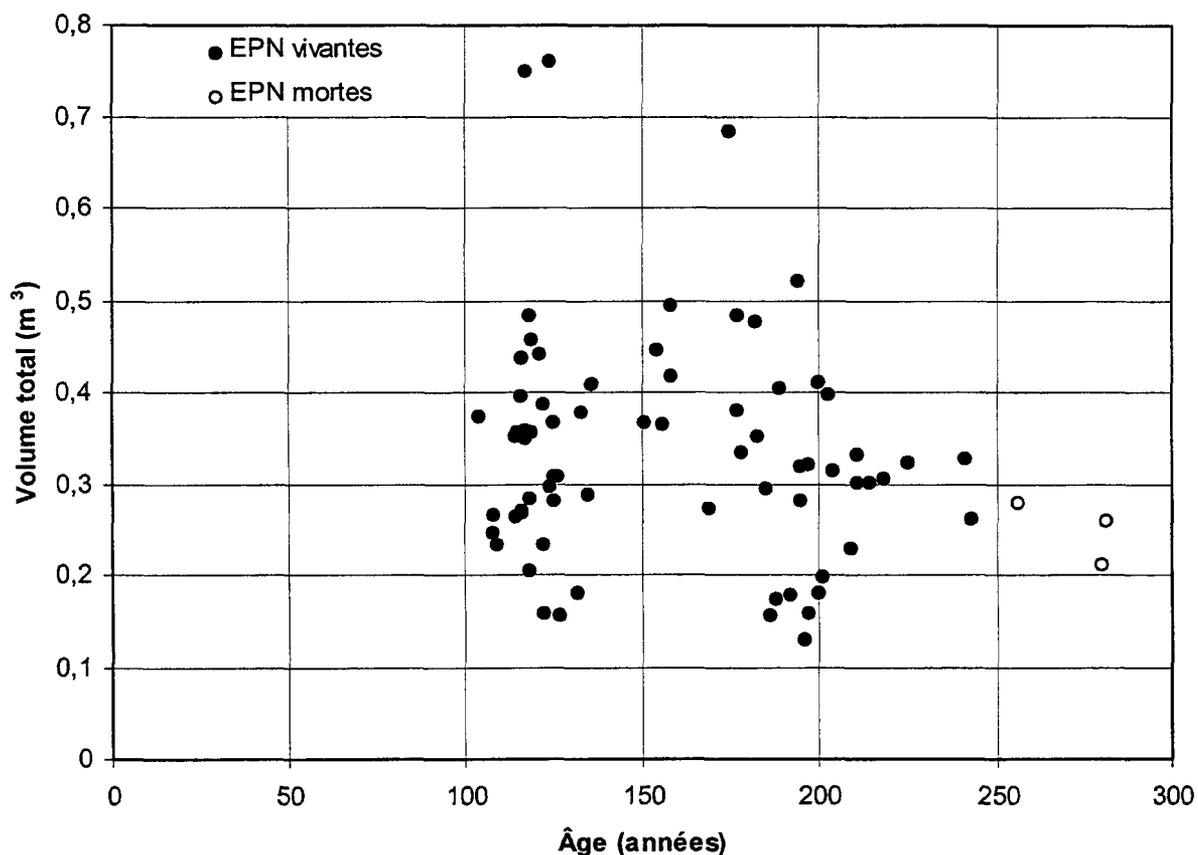


Figure 4.9. Volume total des épinettes noires en fonction de leur âge

4.3 Épinettes noires mortes au moment de l'échantillonnage

Les trois arbres morts au moment de l'échantillonnage au lac Libéral étaient très âgés (256, 280 et 281 ans) et présentent un même patron de croissance avec un accroissement annuel en volume très faible (annexe D). Chacun présentait un déclin de croissance depuis plusieurs années avant leur récolte (I01 : 1942, I03 : 1931, I04 : 1961). Par contre, leur taux de croissance a chuté vers 1976. C'est à partir de cette période que leurs cernes de croissance deviennent très étroits et souvent discontinus. Ce sont ces dernières années de croissance qui ont été mesurées de façon particulière. En fait, ces trois arbres auraient pu être classés dans le groupe C, soit avec ceux qui montrent un déclin de l'accroissement en volume dans la dernière portion de leur vie, mais ont été exclus en raison de leur décès avant la coupe.

CHAPITRE V
DISCUSSION

5.1 Patrons de croissance

5.1.1 Répartition des patrons de croissance selon la courbe théorique de l'accroissement annuel

La croissance des végétaux est souvent représentée par une courbe en forme de « S » montrant la croissance cumulée (en hauteur, en surface, ...) en fonction du temps (figure 2.1-a) (Assmann 1970, Hyink et Zedaker 1987, Taiz et Zeiger 1991, Salisbury et Ross 1992). Dans la présente étude, la donnée du volume cumulé n'a pas été utilisée puisque l'accroissement annuel donne plus de détails sur les variations de volume (figure 2.1-b).

Les résultats démontrent que les patrons de croissance annuelle en volume des épinettes noires étudiées peuvent se répartir en trois groupes basés sur la dernière portion de leur courbe de croissance annuelle soit : en augmentation, stable ou en déclin. Ceci suggère que les arbres qui ont été récoltés étaient à différents stades de leur développement. Il est donc possible de relier, les différents patrons de croissance présentés à la partie résultats (figures 4.1, 4.2 et 4.3) au patron théorique (figure 2.1-b). Ainsi, les patrons obtenus peuvent être associés à différentes parties de la courbe théorique de l'accroissement annuel en volume (figure 5.1).

Les arbres faisant partie du groupe A, seraient dans la première partie de la courbe théorique, soit la phase juvénile. Les épinettes du groupe B, comme elles avaient atteint leur taux de croissance maximale, elles pourraient être classées dans la phase de pleine vigueur ou maturité. Seuls les arbres du groupe C, qui présentaient un déclin dans leur taux de croissance auraient atteint la phase de sénescence.

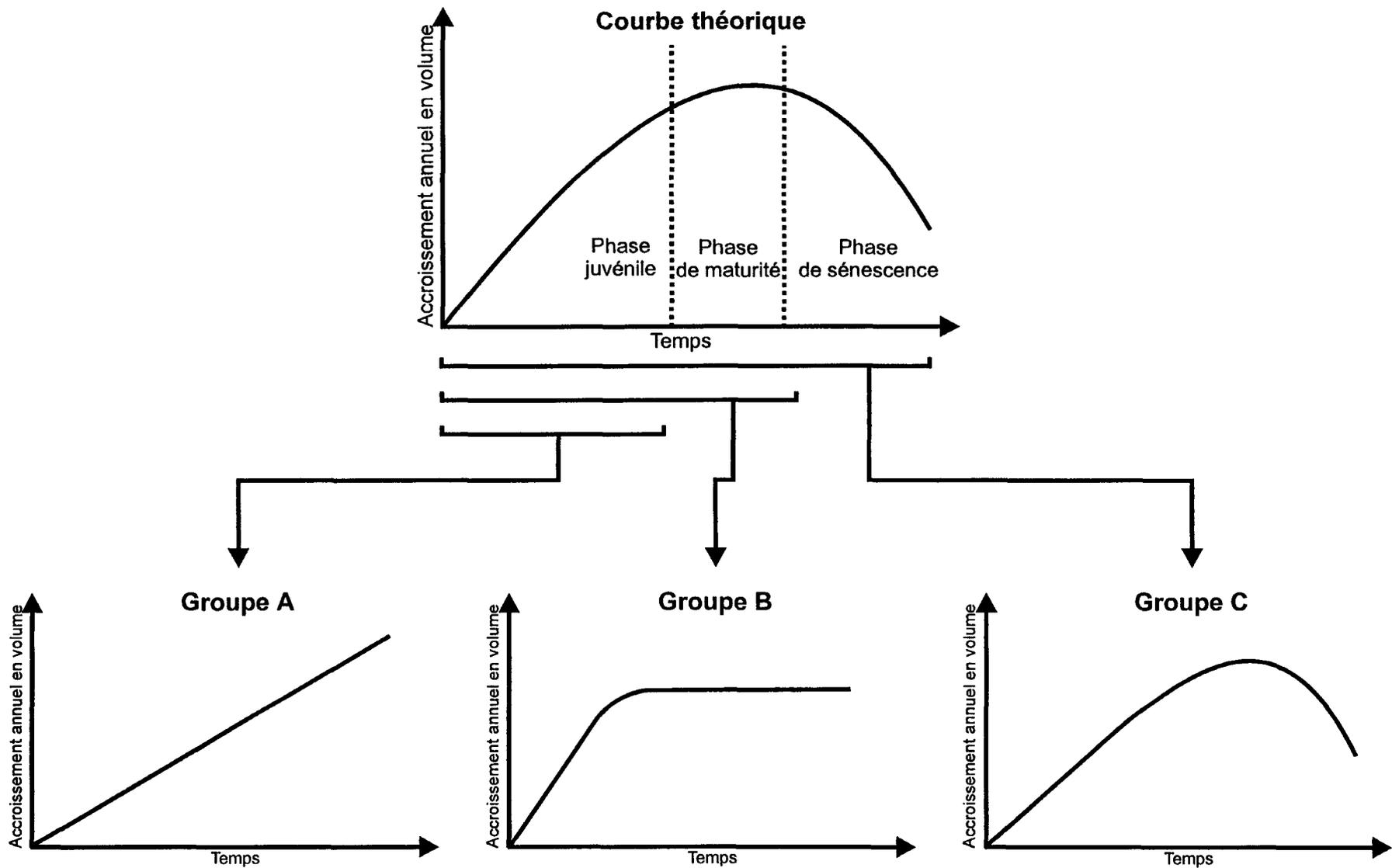


Figure 5.1. Répartition temporelle des patrons de croissance par rapport au patron théorique de croissance

5.1.1.1 Groupe A. Dernière portion de la courbe de croissance : en augmentation

Les arbres de ce premier groupe, démontrent une croissance qui est toujours en augmentation. Si on compare cette courbe de croissance à la courbe théorique, ces épinettes seraient au stade juvénile malgré le fait qu'elles soient très âgées (177 et 225 ans). C'est-à-dire, que ces arbres seraient dans la première phase de leur développement. De façon caractéristique, plusieurs de ces individus présentent une croissance annuelle très faible pendant une longue partie de leur existence. Il est difficile pour le moment d'expliquer cette faible croissance.

5.1.1.2 Groupe B. Dernière portion de la courbe de croissance : stable

Les épinettes noires de ce groupe présentent une croissance finale stable. Ces arbres auraient donc atteint le maximum de leur production annuelle de bois. Ceci laisse croire qu'ils étaient dans leur période de développement maximal, soit dans la phase de maturité. Puisque les arbres sont dans une période stable d'accroissement annuel en volume, cette phase de pleine vigueur durerait plus longtemps que le suggère la courbe de croissance théorique. De même, quelques courbes présentent une croissance initiale très faible, ceci peut probablement s'expliquer par une période de croissance sous couvert.

5.1.1.3 Groupe C. Dernière portion de la courbe de croissance : en déclin

Les épinettes noires de ce groupe présentent un déclin de croissance après avoir atteint un maximum de leur taux d'accroissement annuel en volume. Ce genre de déclin est similaire à celui présent dans la dernière phase de développement théorique des arbres. Les arbres de ce groupe seraient donc dans leur phase de sénescence. Ces épinettes présentent un patron de croissance semblable à celui théorique. Elles sont âgées entre 104 et 218 ans et l'âge auquel elles atteignent leur maximum

d'accroissement en volume est également très variable. Par contre, il est impossible de prédire ce qui serait advenu de ces arbres s'ils n'avaient pas été récoltés. Il est possible que ceux-ci auraient eu une reprise de croissance. Par contre, il est également possible que ces arbres se dirigeaient réellement vers leur mort.

5.1.2 Impact de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur la croissance de l'épinette noire

La tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBÉ) joue un rôle important dans la croissance et le développement de l'épinette noire (Lussier *et al.* 1992). Sur plusieurs des arbres étudiés, le déclin de la croissance coïncide avec le passage d'une épidémie de TBÉ. Dans d'autres cas, les épinettes noires montraient déjà des signes d'un ralentissement de la croissance lorsqu'est survenue une épidémie de TBÉ. Celle-ci a alors contribué à accélérer le déclin de l'arbre de façon significative. Il semble donc que la TBÉ peut influencer la croissance de l'épinette noire de façon négative, soit en provoquant un déclin de la croissance, soit en jouant le rôle d'accélérateur du déclin.

Plus particulièrement, une des épinettes noires étudiées (figure 5.2) présente une réduction de croissance à partir de l'épidémie de 1944-53 (Morin et Laprise 1990). Le patron de croissance de cet arbre se caractérise par une diminution du taux d'accroissement en volume associée à l'épidémie et par l'absence d'une reprise de croissance par la suite. De plus, l'épidémie de 1974-88 a accru cette réduction de sa croissance. Ce patron de croissance impliquant la TBÉ à deux reprises, a également été observé par Lussier (1996) dans son étude sur la dynamique des pessières noires.

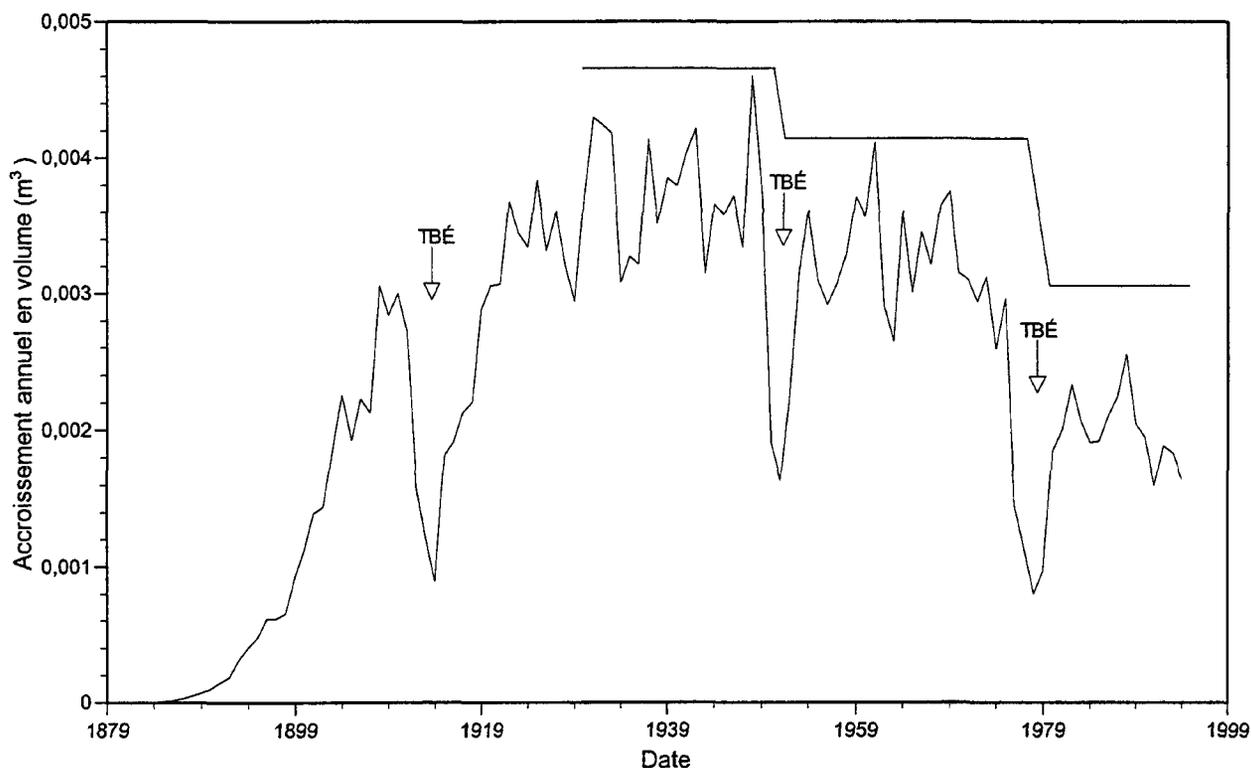


Figure 5.2. Accroissement annuel en volume de l'épinette noire s18a04

Au total, 17 arbres présentent une croissance initiale faible pendant une période variant entre 25 et 110 ans. Quatre des reprises de croissance qui surviennent par la suite, se produisent après une période d'épidémie de TBÉ. Ce phénomène est dû au fait qu'en sous-étage, la croissance des épinettes est faible. Par contre, ces arbres réagissent positivement à l'élimination du couvert par une augmentation de la croissance (Crossley 1976, Morin et Gagnon 1991, Paquin et Doucet 1992). Donc, suite à une épidémie de TBÉ, plusieurs individus des sites affectés ont pu mourir. Après l'ouverture du milieu, la disponibilité des ressources et de la lumière s'accroît pour les arbres résiduels puisque la compétition a diminué. Ceci pourrait expliquer les reprises de croissance qui surviennent chez les petits individus à la suite d'une période épidémique.

De plus, la TBÉ ne se limiterait pas seulement aux épinettes noires âgées, elle est non sélective à ce niveau, puisque qu'il a été possible de remarquer des réductions de croissance associées à la TBÉ, chez des arbres appartenant à différentes classes

d'âge. Lors d'une période épidémique, la TBÉ semble s'attaquer sans discrimination aux arbres. Les épidémies de la TBÉ apparaissent donc comme un des facteurs externes pouvant causer les déclin de croissance des épinettes noires. Ainsi, les différents stades de développement peuvent aussi être influencés par divers facteurs extérieurs qui affectent les arbres. Sans ces infestations, l'arbre présenterait probablement une croissance plus régulière et peut-être plus longue.

Ainsi, dans le cas des trois épinettes mortes récoltées, la TBÉ n'est peut-être pas le facteur déclencheur du déclin de la croissance, elle est plutôt l'agent extérieur qui a accéléré le processus de la mort (annexe D). Comme plusieurs l'avaient mentionné, avec le temps, l'arbre réduit ses activités physiologiques tout en devenant moins résistant aux attaques d'insectes (Kramer et Kozlowski 1960, Wareing et Seth 1967, Kozlowski 1969, Noodén et Leopold 1988). Ces arbres ayant déjà une activité physiologique réduite, n'ont pu résister à la tordeuse de façon efficace. Il est cependant impossible de prédire ce qu'il serait advenu de ces arbres sans le passage de l'épidémie.

5.2 Indicateurs de la sénescence

5.2.1 Relation entre le stade de développement et l'âge de l'arbre

Lorsque l'on parle de l'âge des arbres, il faut tenir compte de la différence entre l'âge chronologique et l'âge physiologique. L'âge chronologique, peut être déterminé par le compte des cernes annuels de croissance et l'âge physiologique est identifié par les stades de développement (Assmann 1970). Le groupe A, dont la croissance est en augmentation, est celui dont la moyenne de l'âge chronologique est la plus élevée (tableau 4.1). Par contre, comme ces arbres présentent encore un taux de croissance en augmentation, ceux-ci seraient donc encore dans leur phase juvénile. Par définition, juvénile représente ce qui est propre à la jeunesse (Le Nouveau Petit Robert 1993).

Compte tenu du sens du terme juvénile, celui-ci n'est peut-être pas approprié dans le présent cas. L'expression «en croissance logarithmique», tel qu'employé par Taiz et Zeiger (1991) et Salisbury et Ross (1992) lorsqu'ils décrivent la courbe de croissance cumulée, décrirait peut-être mieux la réalité des épinettes de ce groupe.

De même, une comparaison peut être faite entre un arbre du groupe A (*b02*) qui présente une croissance régulière et continue avec un arbre du groupe C (*s26a05*) qui présente un déclin de croissance (figure 5.3). Le premier cas présente un arbre de 192 ans en croissance logarithmique tandis que le deuxième arbre, qui n'a que 108 ans montre des signes évidents de déclin de croissance. Ce déclin ayant débuté depuis déjà quelques années, soit depuis environ 45 ans. Il semble donc que l'âge chronologique n'est pas un indicateur fiable de la sénescence chez l'épinette noire. Par conséquent, l'âge physiologique représenterait mieux le réel stade de développement de l'arbre en comparaison à l'âge chronologique.

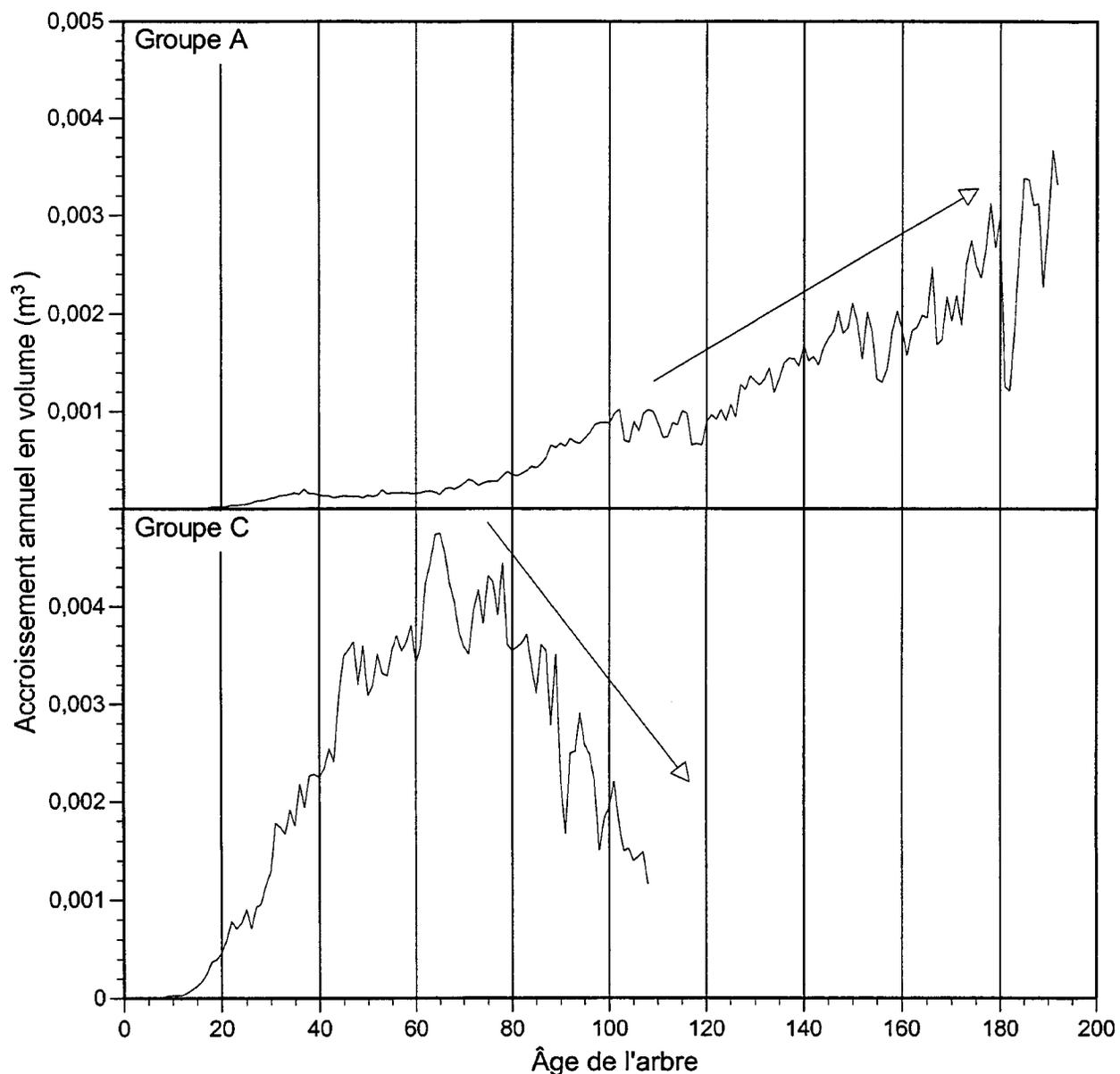


Figure 5.3. Comparaison entre deux épinettes noires de groupes différents (groupe A : arbre b02 ; groupe C : arbre s26a05)

5.2.2 Relation entre l'âge, la hauteur et le volume total des épinettes noires

Il existe une relation entre la hauteur et le volume de la tige des épinettes noires étudiées (figure 4.7). Cette relation était à prévoir, puisque la donnée de volume est calculée en incluant celle de la hauteur de la tige. Donc, plus la tige est haute, plus le

volume total est élevé. Cependant, la hauteur et le volume total de la tige ne sont pas reliés à l'âge chronologique de l'arbre (figure 4.8 et 4.9). Il n'est donc pas possible de déterminer l'âge d'un individu seulement d'après sa taille.

De même, la hauteur maximale des tiges récoltées est de moins de 24 mètres, à part quelques cas exceptionnels. Ces données ne peuvent montrer que la sénescence de l'épinette noire est due à une hauteur maximale, puisque la hauteur moyenne est pratiquement semblable chez les trois groupes. Cependant, les données de Smith *et al.* (1987) et de Robichaud (1990) sous-évaluent peut-être cette hauteur maximale, qui étaient de 21,5 mètres. Toutefois, Kozlowski (1971) a répertorié plusieurs espèces d'arbres selon la hauteur moyenne et la hauteur maximale et il démontre que l'épinette noire pourrait atteindre une hauteur maximale de 100 pieds, soit 30,48 mètres.

5.2.3 La sénescence chez l'épinette noire

Dans le cas de la courbe théorique de croissance, la période de déclin est appelée période de sénescence. La sénescence est définie comme étant un processus physiologique du vieillissement. Ce phénomène implique l'affaiblissement et le ralentissement des fonctions vitales dues à la vieillesse (Le Nouveau Petit Robert 1993). Cependant, dans le cas des épinettes noires étudiées, le déclin de la croissance semble être dû, dans plusieurs cas, au passage d'une épidémie de TBÉ.

Il faut préciser par contre que dans les cas où l'arbre était en déclin lors de sa récolte, on ne peut affirmer s'il serait mort dans les années qui auraient suivi. Sur plusieurs épinettes du groupe C, qui présentent une croissance irrégulière, il a été possible de remarquer qu'après une réduction du taux de croissance, à plusieurs reprises, la croissance cesse de chuter pour reprendre un rythme ascendant après un certain laps de temps. Il est donc impossible d'établir ou de prédire quel aurait été l'avenir de ces arbres si leur récolte n'avait pas eu lieu pour les fins de cette étude. Il faut également préciser que la majorité des arbres récoltés à Nicauba en 1988 sont

classés en déclin. Ceci est dû au fait qu'ils ont été récoltés alors que la dernière période épidémique de TBÉ se terminait. Il se peut qu'ils n'aient pas eu le temps de démontrer une reprise de croissance à la suite de cette épidémie.

CHAPITRE VI
CONCLUSION

L'hypothèse de la présente étude qui était que la croissance de l'épinette noire se conforme au modèle théorique en ayant une courbe de croissance cumulative de forme sigmoïde, a pu être démontrée. Ainsi, les trois types de croissance annuelle en volume qui ont été retrouvés (en augmentation, stable et en déclin) représentent la croissance de l'arbre à divers stades de développement. L'épinette noire passe d'une croissance logarithmique à un taux de croissance stable ou un maximum puis, par la suite, cette croissance diminue progressivement ce qui correspond respectivement aux phases juvénile, de maturité et de sénescence.

Toutefois, un facteur extérieur, les épidémies de TBÉ, influence de façon importante les patrons de croissance des épinettes noires. Il est donc difficile d'éliminer l'action de ce facteur externe lors d'études sur la croissance des épinettes et plus particulièrement en ce qui concerne la caractérisation de la phase de sénescence.

Cependant, la TBÉ ne joue pas le rôle de «déclencheur» du déclin dans la majorité des cas. La TBÉ interfère plutôt dans la croissance de l'arbre lorsque celui-ci est déjà en perte de vigueur. Ainsi, le passage d'une épidémie peut accélérer le processus de déclin de la croissance chez des épinettes noires en perte de vigueur. Par contre, la TBÉ peut s'attaquer aux arbres de différents âges, mais ceux-ci sont affectés à divers degrés et réagissent de façons différentes.

Il est difficile d'établir une relation entre la phase de développement de l'épinette et son âge chronologique. En réalité, plusieurs arbres ont démontré une croissance ascendante alors qu'ils étaient beaucoup plus âgés que d'autres qui démontraient une diminution du taux d'accroissement en volume. Ainsi, il est difficile de prédire le stade de développement de la tige seulement à partir de l'âge de celle-ci. Ceci fait en sorte qu'il est pratiquement impossible de prédire avec justesse le moment de la mort de l'arbre avec des données d'âges.

De la même façon, il est impossible de déterminer l'âge chronologique de l'arbre seulement avec la donnée de hauteur ou de volume de la tige, puisque ces

caractéristiques ne sont pas corrélées entre elles. Par conséquent, la courbe de croissance annuelle en volume apparaît comme la meilleure donnée pour identifier dans quelle phase de croissance se situe une épinette noire de 17 mètres et plus.

CHAPITRE VII
BIBLIOGRAPHIE

- Assmann, E. 1970. The principles of forest yield study. Pergamon Press, New York. 506 pages.
- Basham, J.T. 1994. Black spruce annual volume losses to pests estimated at 30 % of current annual increment in Ontario. Technical Note No. 76. Frontline, Forestry Research applications, Canadian forest service, Ontario. 4 pages.
- Borchet, R. 1976. The concept of juvenility in woody plants. *Acta Hort.* 56 : 21-36.
- Comfort, A. 1979. The biology of senescence. Elsevier, New York. 414 pages.
- Crossley, D.I. 1976. Growth response of spruce and fir to release from suppression. *For. Chron.* août : 189-193.
- Decker, J.P. 1962. Some photosynthetic problems of tree growth. Pp. 165-170 *Dans* T.T. Kozlowski, ed. *Tree growth*. Ronald Press, New York. 442 pages.
- DesRochers, A. 1996. Détermination de l'âge de l'épinette noire (*Picea mariana*) en sous-étage de peupliers faux tremble (*Populus tremuloides*) dans la forêt boréale, Québec. Mémoire de maîtrise. U.Q.A.C., Chicoutimi. 81 pages.
- Franklin, J.F., H.H. Shugart et M.E. Harmon. 1987. Tree death as an ecological process : the causes, consequences, and variability of tree mortality. *Bioscience* 37 : 550-556.
- Fritts, H.C. 1976. *Tree rings and climate*. Academic press, London. 567 pages.
- Fritts, H.C. et T.W. Swetnam. 1989. Dendroecology : a tool for evaluating variations in past and present forest environments. *Advances in ecological research* vol. 19 : 111-188.
- Gagné, C. 2000. Tendence à long terme de la croissance de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) en forêt boréale québécoise. Mémoire de maîtrise. UQAC. 96 pages.
- Guay, R., R. Gagnon et H. Morin. 1992. A new automatic and interactive tree ring measurement system based on line scan camera. *For. Chron.* 68 : 138-141
- Guttenberg, A.v. 1885. (a) *OestFV* 3, 209 ; (b) *Wachstumsgesetze des Waldes* (Vienna). *Dans* : E. Assmann. 1970. *The principles of forest yield study*. Pergamon Press, New York. 506 pages.
- Guttenberg, A.v. 1915. (a) *OestFV* 33, 217 ; (b) *Wachstum u. Ertrag. D. Fichte i. Hochgebirge* (Vienna et Leipzig). *Dans* : E. Assmann. 1970. *The principles of forest yield study*. Pergamon Press, New York. 506 pages.

- Hartmann, C. 1992. La sénescence des végétaux. Hermann, éditeurs des sciences et des arts, Paris. 159 pages.
- Holmes, R.L. 1983. Computer-assited quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull.* 43 : 69-78.
- Husch, B., C.I. Miller et T.W. Beers. 1982. *Forest mensuration.* John Wiley and Sons, New York. 402 pages.
- Hyink, D.M. et S.M. Zedaker. 1987. Stand dynamics and the evaluation of forest decline. *Tree Physiol.* 3 : 17-26.
- Jacobs, M.R. 1955. *Growth habits of eucalypts.* Aust. For. Timber Bur. 262 pages
- King, D.A. 1990. The adaptive significance of tree height. *Am. Nat.* 135 : 809-828.
- Kira, T. 1978. Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forests Southeast Asia with special reference to Pasoh Forest, West Malaysia. Pages 561-590. *Dans* : P.B. Tomlinson and M.H. Zimmermann, ed. *Tropical trees as living systems.* Cambridge University Press, Cambridge. Ppages.
- Kozlowski, T.T. 1969. Tree physiology and forest pests. *J. For.* 69 : 118-122.
- Kozlowski, T.T. 1971. *Growth and development of trees. Volume I. Seed germination, ontogeny, and shoot growth.* Academic Press, New York. 443 pages.
- Kramer, P.J. et T.T. Kozlowski. 1960. *Physiology of trees.* McGraw-Hill, New York. 642 pages.
- Landsberg, J.J. 1986. *Physiological ecology of forest production.* Academic Press, London. 198 pages.
- Le Nouveau Petit Robert. 1993. *Dictionnaire alphabétique et analogique de la langue française, nouvelle édition du Petit Robert de Paul Robert.* Dictionnaires Le Robert, Paris. 2551 pages.
- Leopold, A.C. 1980. Aging and senescence in plant development. pp.1-12. *Dans* : K.V. Thimann, ed. *Senescence in plants.* CRC Press, Boca Raton, FL. 258 pages.
- Lussier, J.M. 1996. *Reconstitution de la dynamique récente de pessières noires vierges et de seconde venue.* Thèse de doctorat. U.Q.A.C., Chicoutimi. 125 pages.

- Lussier, J.M., H. Morin et R. Gagnon. 1992. Comparaison de la croissance de marcottes d'épinettes noire (*Picea mariana*) adultes après coupe à celle d'individus issus de graines après feu. *Can. J. For. Res.* 22 : 1524-1535.
- Mäkelä, A. 1986. Implications of the pipe model theory on dry matter partitioning and height growth in trees. *J. Theor. Biol.* 123 : 103-120.
- Medawar, P.B. 1957. The uniqueness of the individual. Methuen, London. 191 pages.
- Molisch, H. 1938. The longevity of plants. E.H. Fulling, New York. ppages
- Moller, C.M., D. Muller et J. Neilsen. 1954. Graphic presentation of dry matter production of european beech. *Forstl. Forsogsv. Danmark.* 21 : 327-335.
- Moorby, J. et P.F. Wareing. 1963. Ageing in woody plants. *Ann. Bot.* 27 : 291-309.
- Morin, H. et R. Gagnon. 1991. Structure et croissance de peuplements d'épinette noire issus de régénération préétablie, une quarantaine d'années après coupe au Lac Saint-Jean, Québec. *For. Chron.* 67 (3) : 275-283.
- Morin H. et D. Laprise. 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.
- Nagel, J. et S. Athari. 1982. Stammanalyse und ihre Durchfurung. *Allg. forst. Jagdztg.* 153 :179-182.
- Noodén, L.D. 1980. Senescence in the whole plant. pp.219-258. *Dans* : K.V. Thimann, ed. *Senescence in plants.* CRC Press, Boca Raton, FL. 258 pages.
- Noodén, L.D. et A.C. Leopold. 1988. *Senescence and aging in plants.* Academic Press, San Diego, CA. 517 pages.
- Paquin, R. et R. Doucet. 1992. Productivité de pessières noires boréales régénérées par marcottage à la suite de vieilles coupes totales au Québec. *Can. J. For. Res.* 22 : 601-612.
- Pastor, J., R.H. Gardner, V.H. Dale et W.M. Post. 1987. Successional changes in nitrogen availability as a potential factor contributing to spruce declines in boreal North America. *Can. J. For. Res.* 17 : 1394-1400.
- Robichaud, E. 1990. Black spruce longevity and site quality. Thèse de doctorat. University of New Brunswick, Fredericton, N.B. 125 pages.
- Robinson, W.J. et R. Evans. 1980. A microcomputer-based tree-ring measuring system. *Tree-Ring Bull.* 40 : 59-64.

- Ryan, M.G. 1991. A simple method for estimating gross carbon budgets for vegetation in forest ecosystems. *Tree Physiol.* 9 : 255-266.
- Ryan, M.G. et R.H. Waring. 1992. Maintenance respiration and stand development in subalpine lodgepole pine forest. *Ecology* 73 : 2100-2108.
- Ryan, M.G. et B.J. Yoder. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience* vol.47 no.4 : 235-242.
- Ryan, M.G., D. Binkley et J.H. Fownes. 1997. Age-related decline in forest productivity : pattern and process. *Advances in Ecological Research* 27 : 214-262.
- Salisbury, F.B. et C.W. Ross. 1992. *Plant physiology - fourth edition.* Wadsworth Publishing Company, Belmont, CA. 682 pages.
- Sanders, C.J., R.W. Stark, E.J. Mullins et J. Murphy. 1985. Recent advances in spruce budworms research. *Proceedings of the CANUSA spruce budworms research symposium.* Canadian forestry service, Ottawa.
- Smith, V.G., M. Watts et D.F. James. 1987. Mechanical stability of black spruce in the clay belt region of Northern Ontario. *Can. J. For. Res.* 17 : 1080-1091.
- Sprugel, D.G. 1984. Density, biomass, productivity, and nutrient-cycling changes during stand development in wave-regenerated balsam fir forests. *Ecol. Monogr.* 54 : 165-186.
- Sprugel, D.G. et U. Benecke. 1991. Woody tissue respiration and photosynthesis. Pp. 329-351. *Dans* : J.P. Lassoie et T.M. Hinckley, eds. *Techniques and approaches in forest tree ecophysiology.* CRC Press, Cleveland, Ohio. 599 pages.
- Swetnam, T.W., M.A. Thompson et E.K. Sutherland. 1985. Using dendrochronology to measure radial growth of defoliated trees. *Agriculture handbook, no. 639.* US Department of agriculture, Forest service, Washington, DC. 39 pages.
- Taiz, L. et E. Zeiger. 1991. *Plant physiology.* The Benjamin / Cummings Publishing Company, Redwood City, CA. 565 pages.
- Touzet, G. 1985. Perennial plants. *Interdiscipl. Top. Gerontol.* 21 : 263-283.
- Wareing, P.F. 1959. Problems of juvenility and flowering in trees. *J. Linn. Soc. Lond.* 56 : 282-289.
- Wareing, P.F. et A.K. Seth. 1967. Ageing and senescence in the whole plant. Pp. 543-558. *Dans* : W.H. Woolhouse, ed. *Aspects of the biology of ageing.* Symp. Soc. Exp. Biol. XXI. Cambridge University Press, London. 634 pages.

- Waring, R.H. 1987. Characteristics of trees predisposed to die. *Bioscience* 37 : 569-574.
- Waring, R.H. et W.H. Schlesinger. 1985. *Forest ecosystems. Concept and management.* Academic Press, Orlando, FL. 340 pages.
- Whittaker, R.H. et G.M. Woodwell. 1967. Surface area relations of woody plants and forest communities. *Am. J. Bot.* 54 : 931-939.
- Zarnovican, R. 1985. Analyse de tige : une méthode à redécouvrir. *Nat. can.* 112 : 253-260.
- Zedaker, S.M., H.E. Burkhart et A.R. Stage. 1987. General principles and patters of conifer growth and yield. Pp. 203-241. *Dans : Forest vegetation management for conifer production.* J.D. Walstad et R.J. Kuch, eds. John Wiley and Sons, New York. ppages.

ANNEXE A

Courbes de croissance des épinettes noires du groupe A

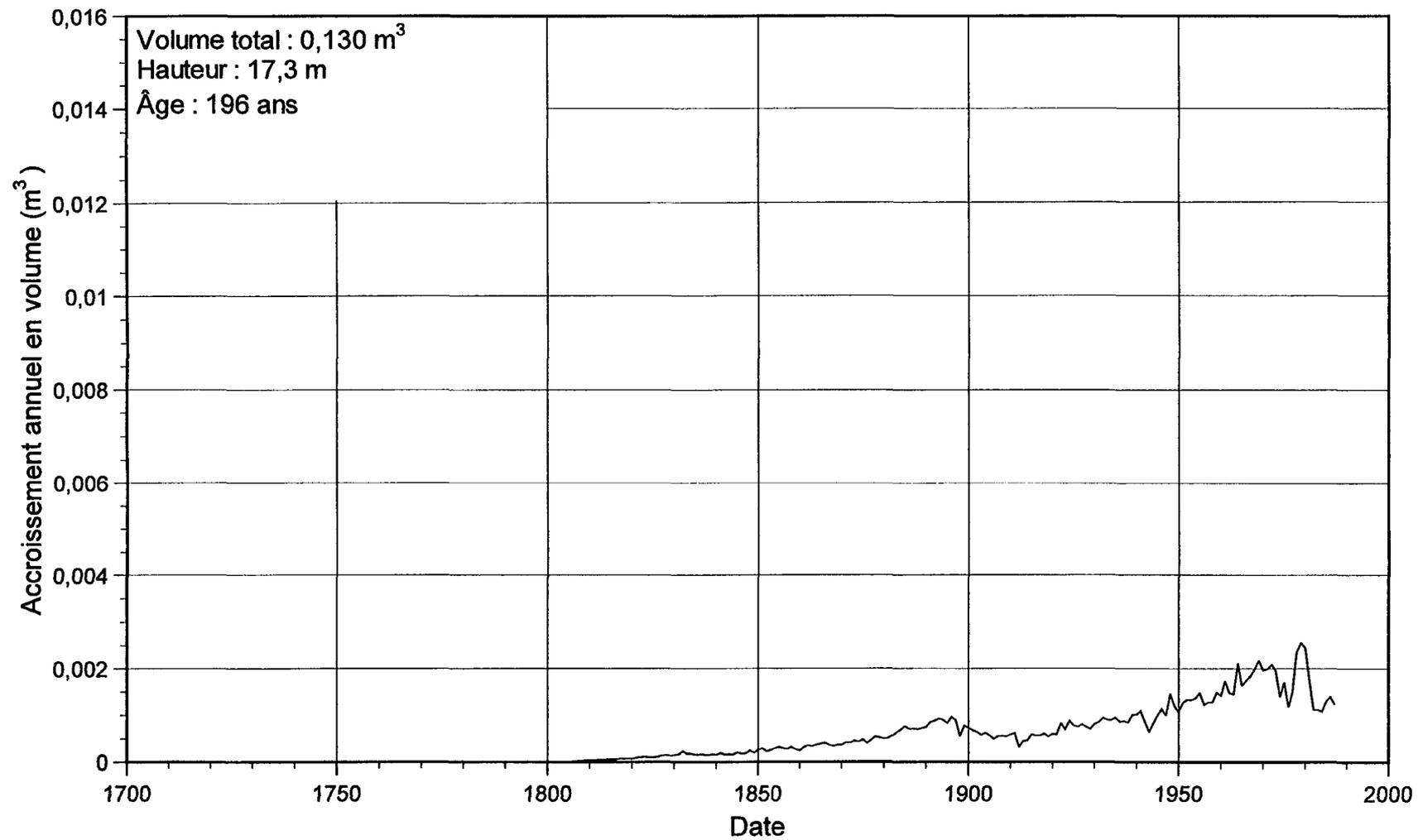


Figure A.1. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire a04

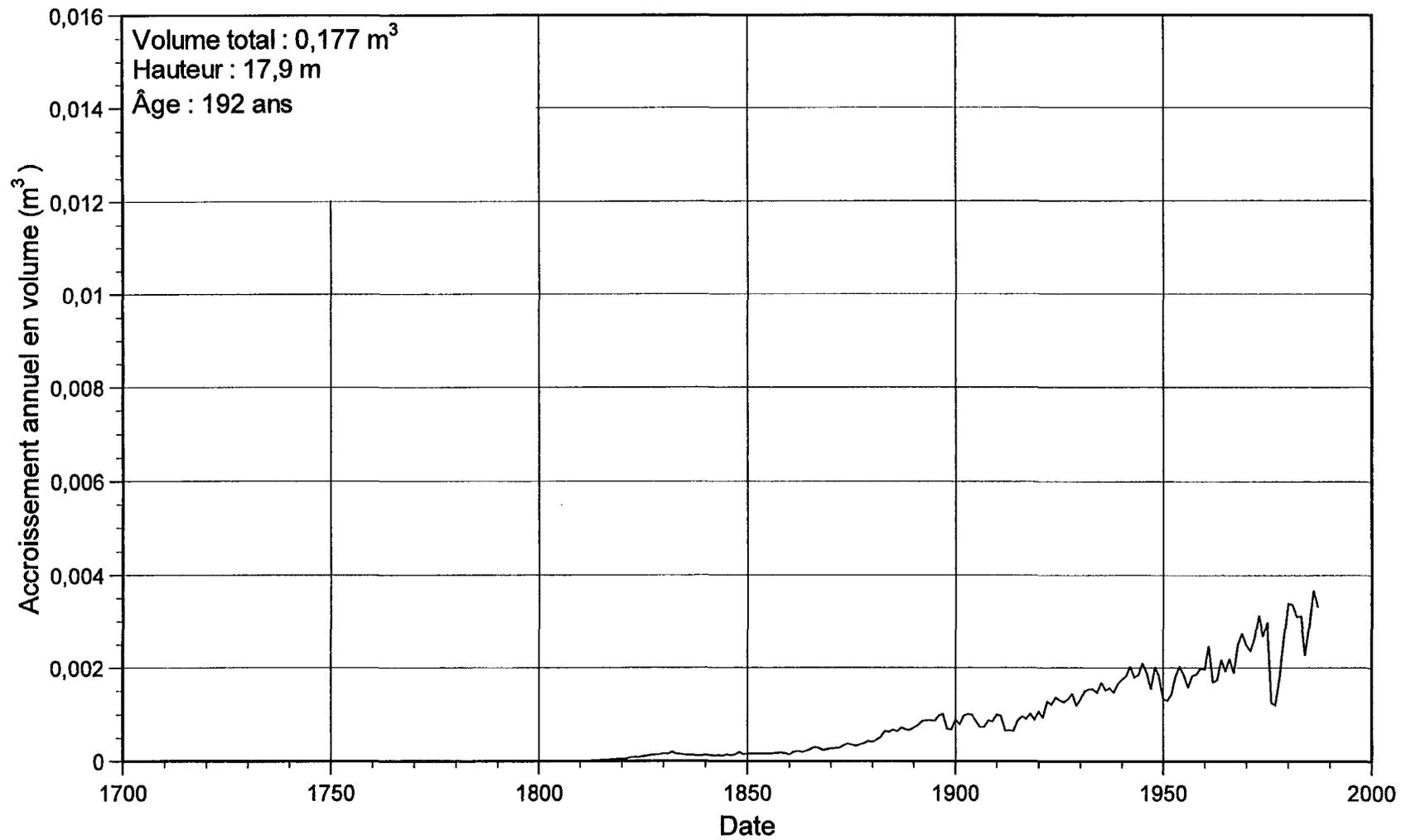


Figure A.2. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire b02

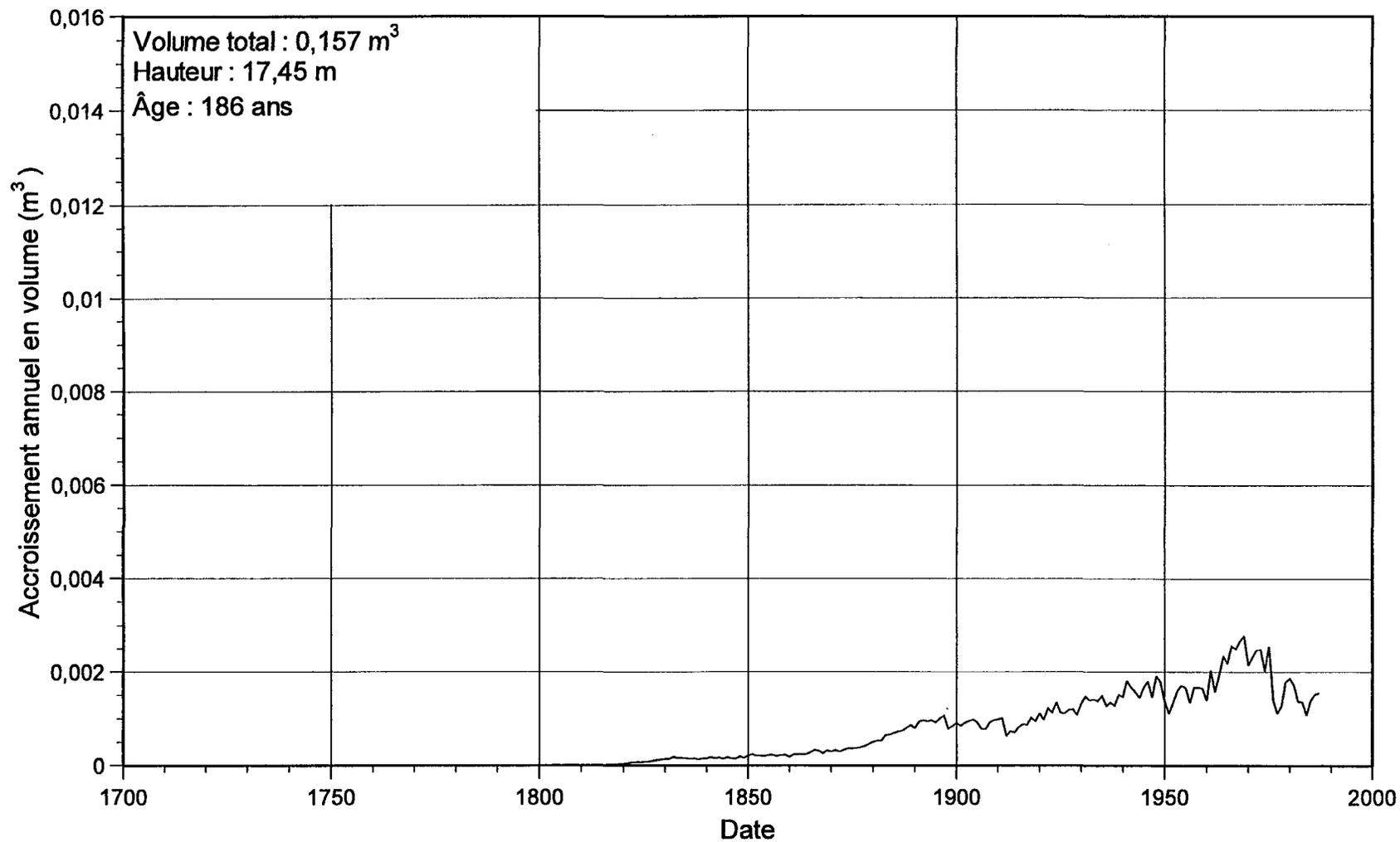


Figure A.3. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire b06

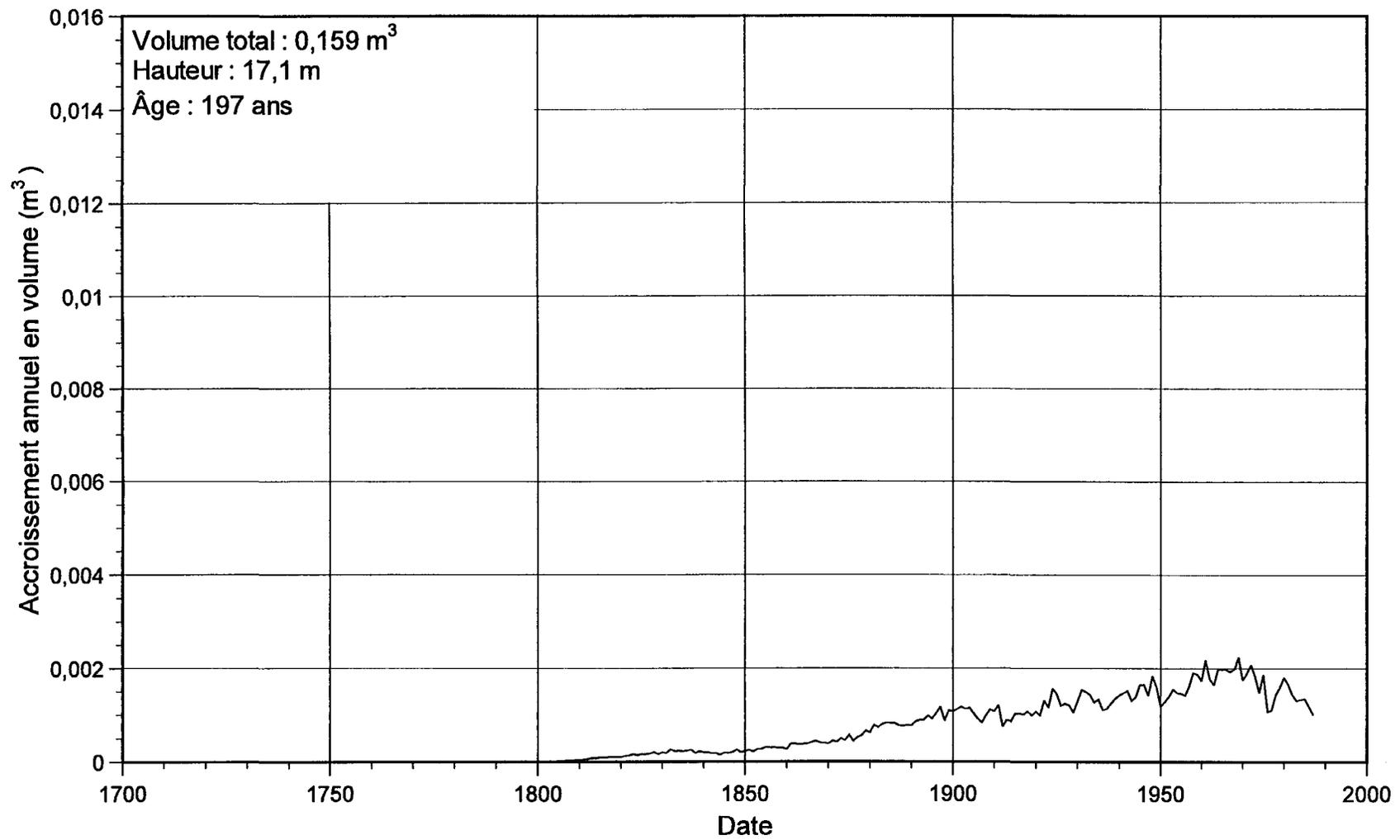


Figure A.4. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire d06

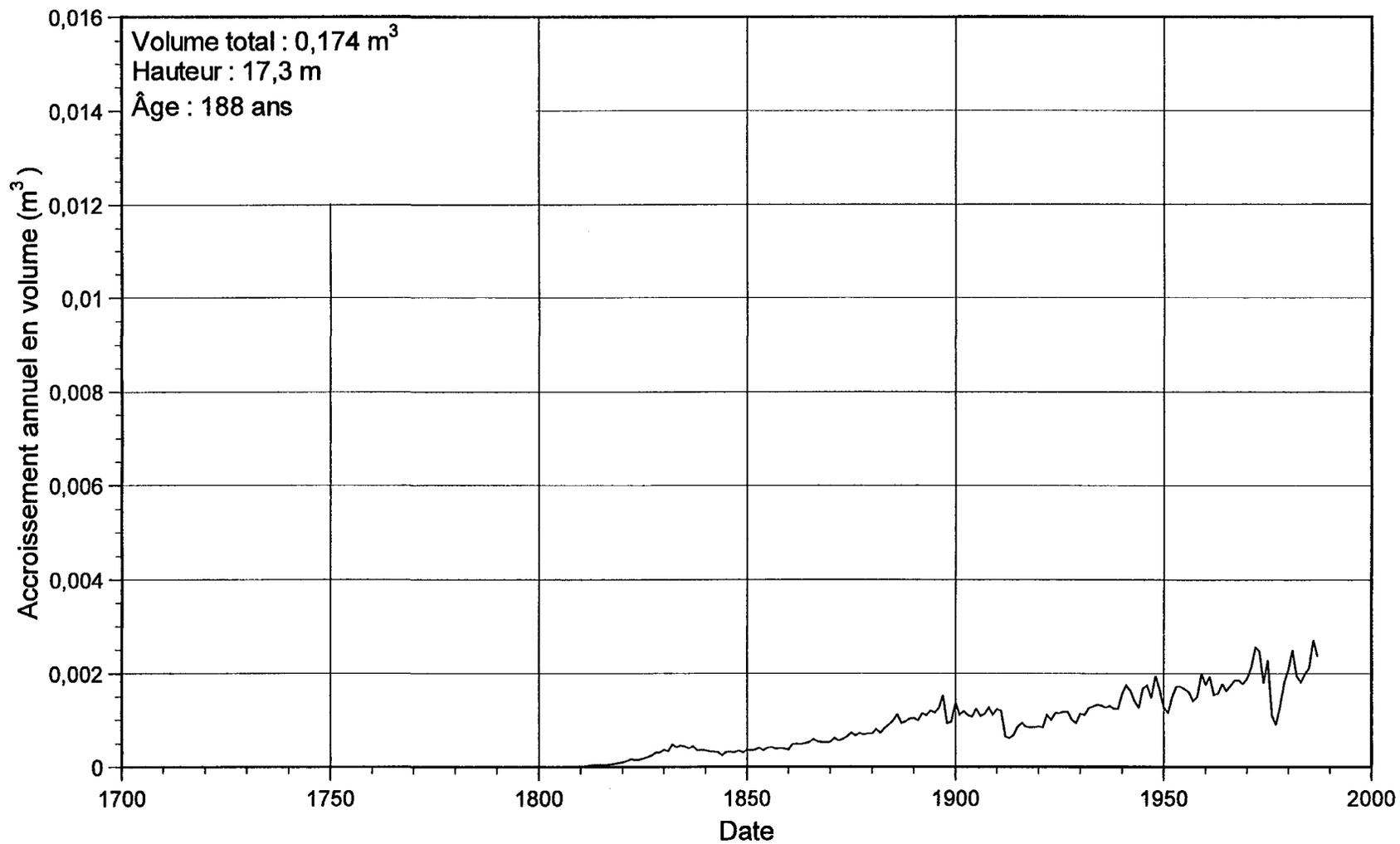


Figure A.5. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire h07

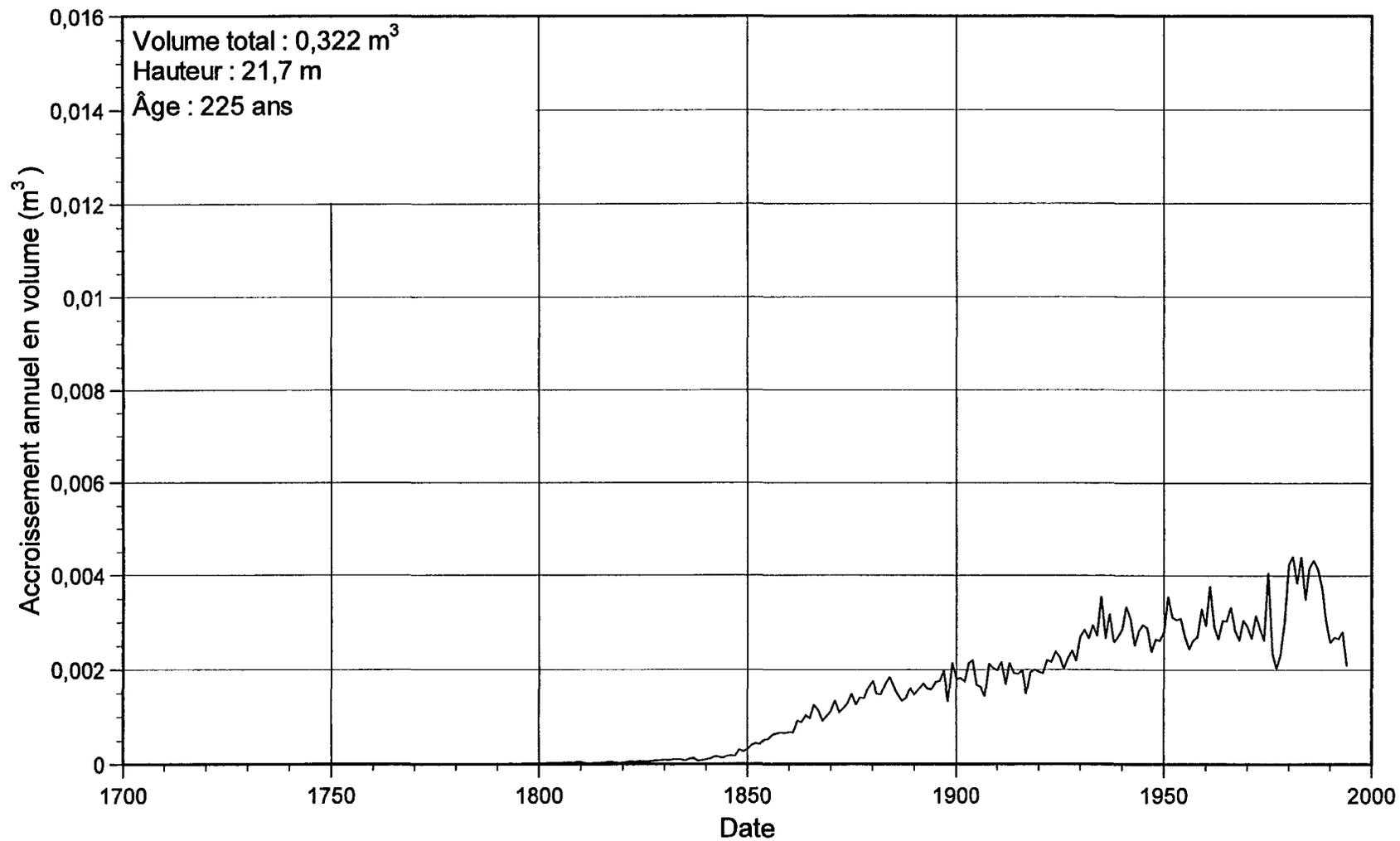


Figure A.6. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s13a01

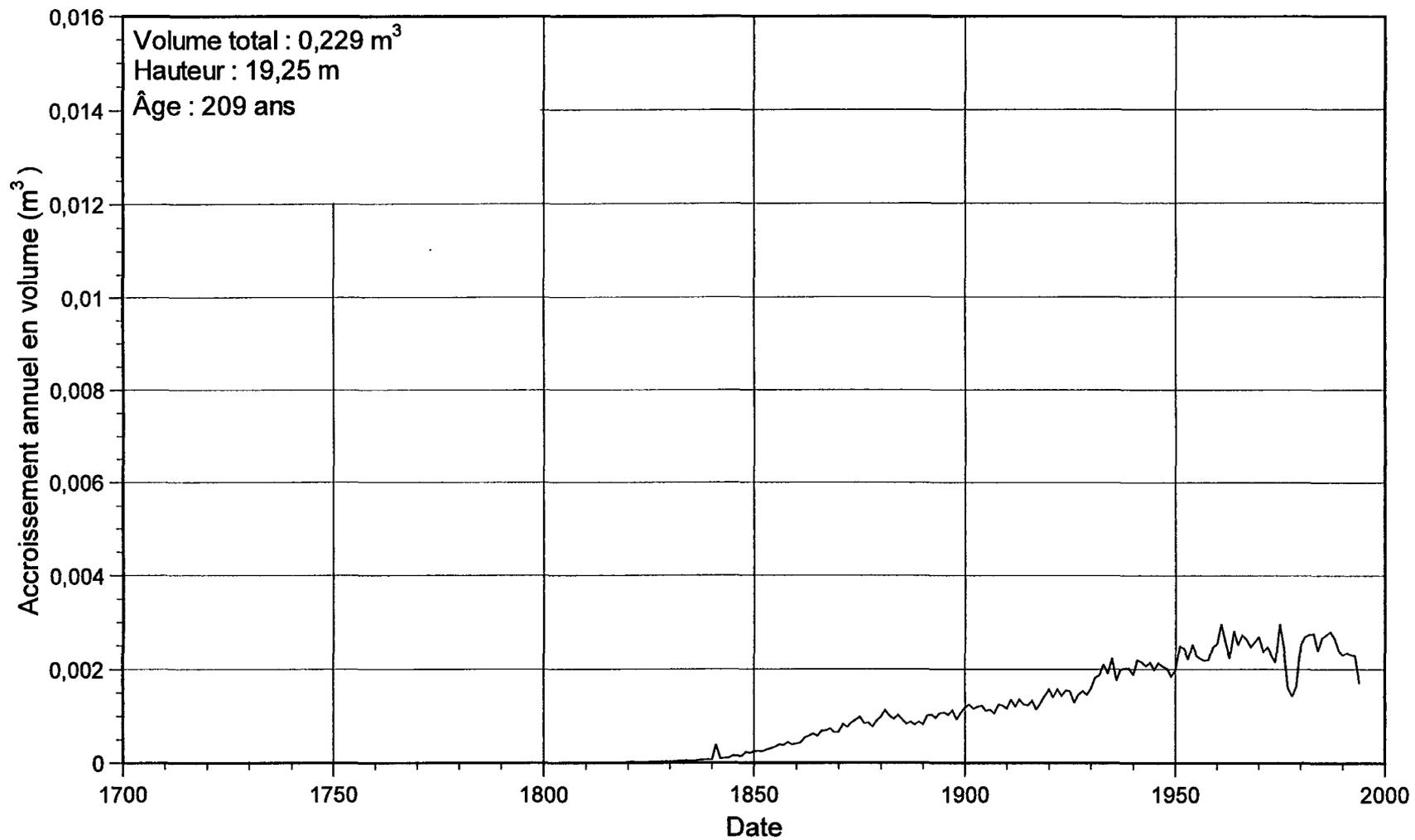


Figure A.7. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s13a03

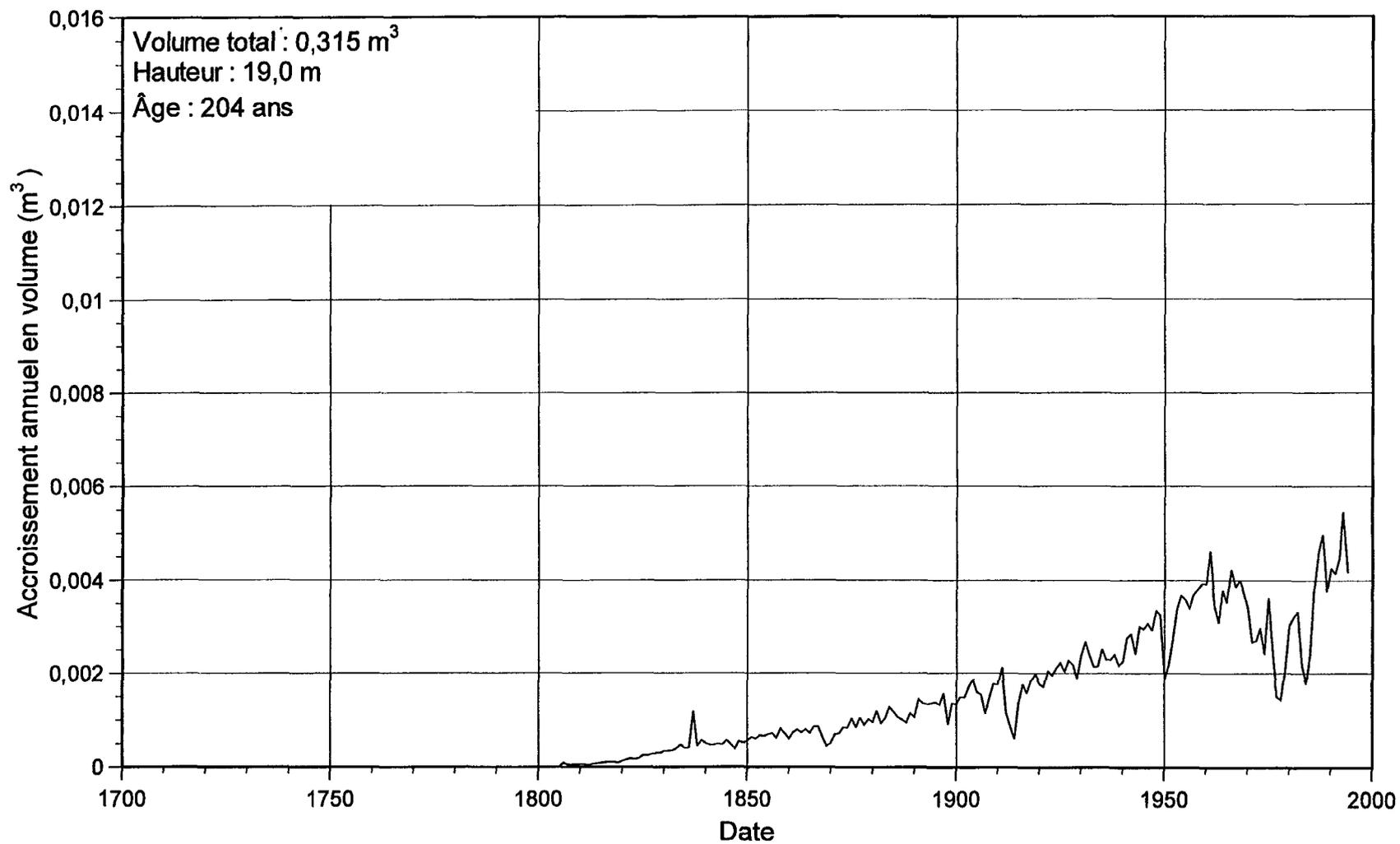


Figure A.8. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s21a02

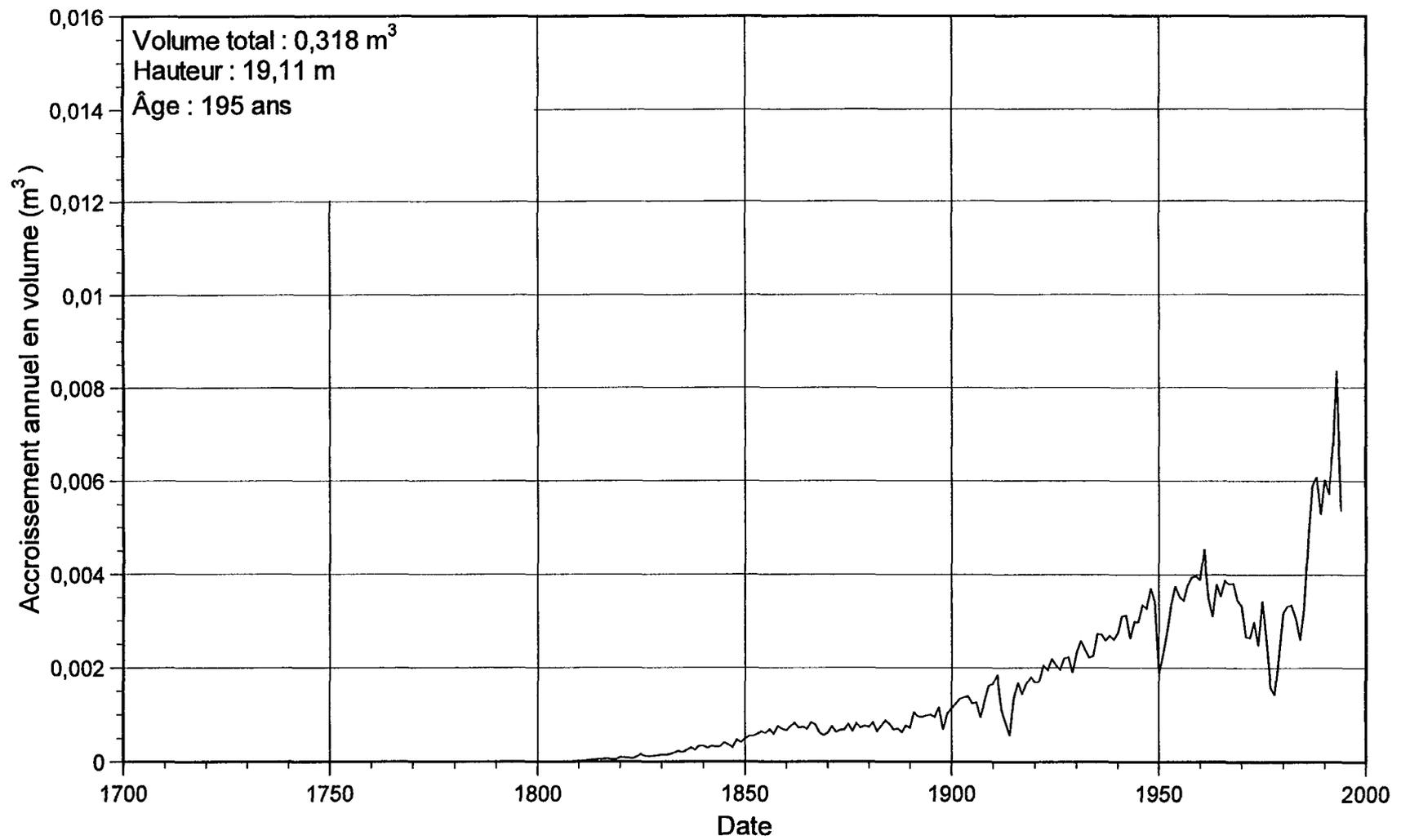


Figure A.9. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s21a03

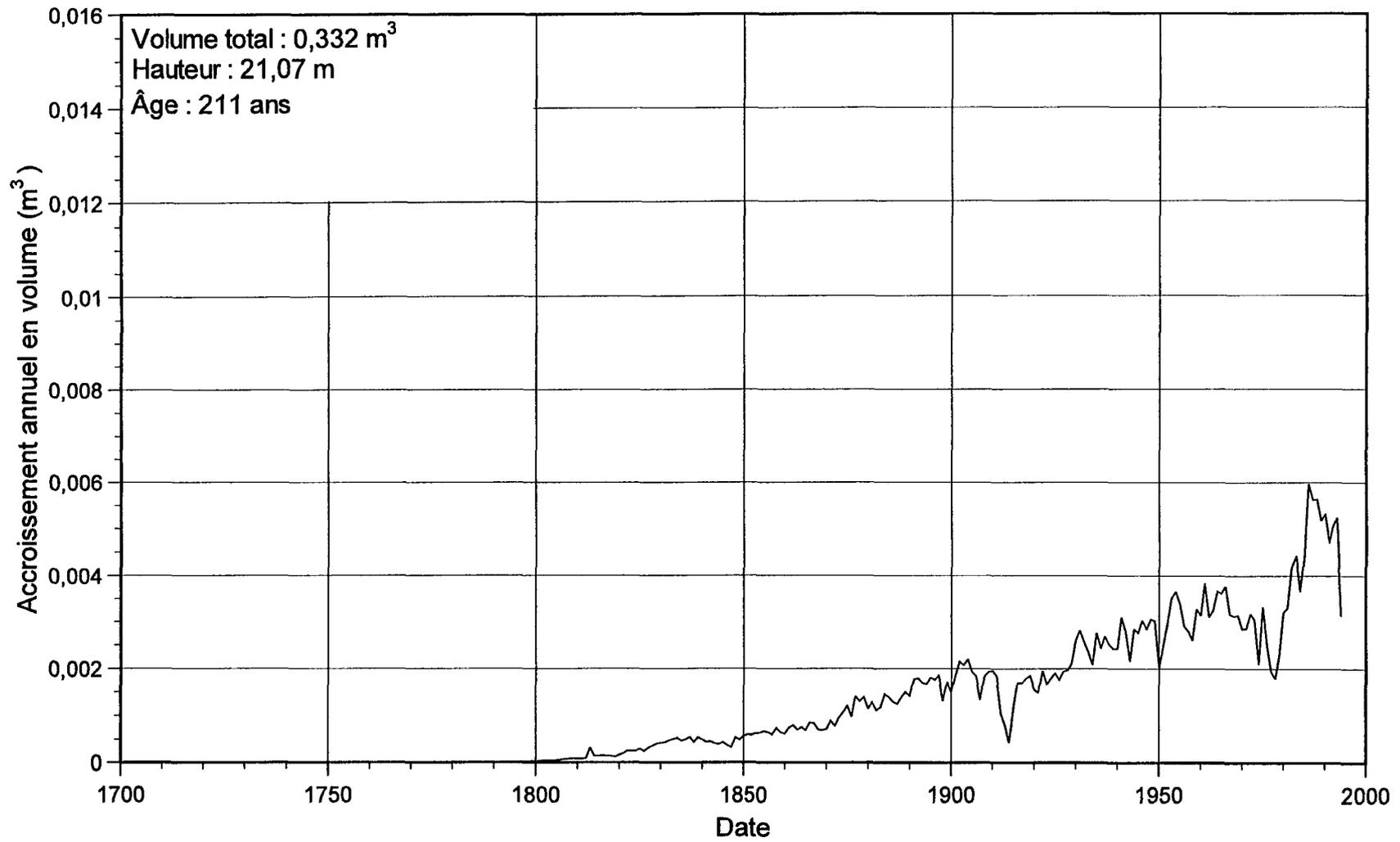


Figure A.10. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s21a04

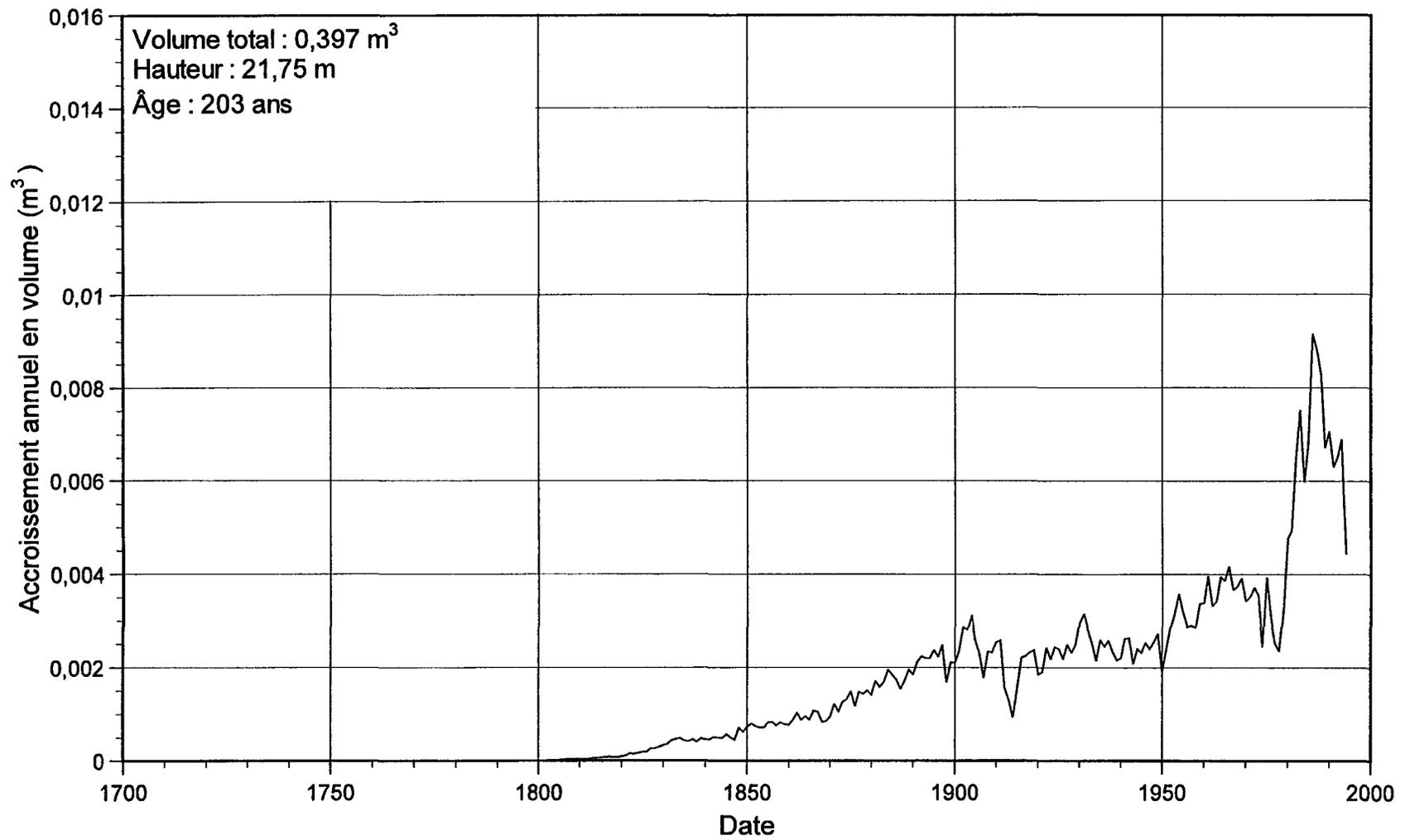


Figure A.11. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s21a05

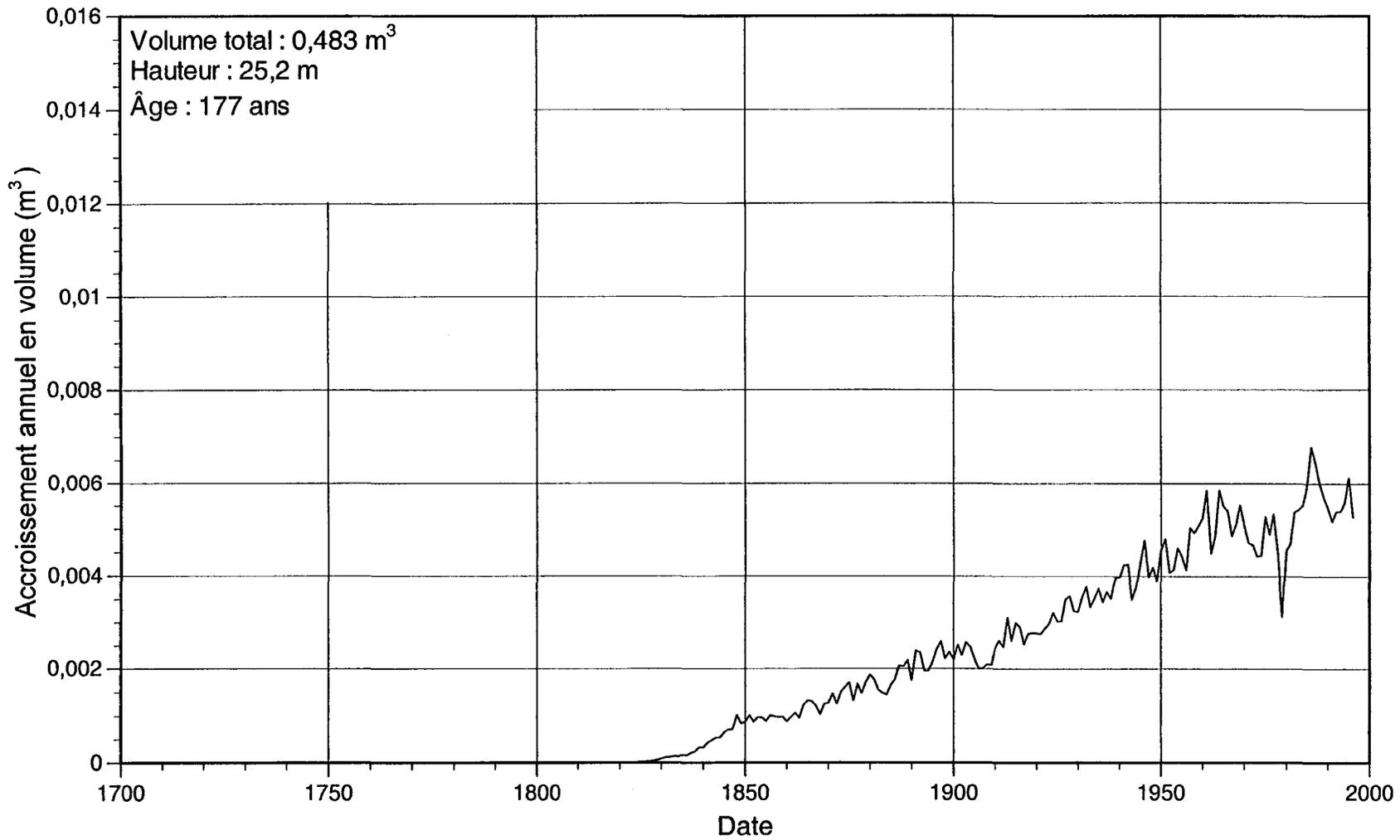


Figure A.12. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s35a05

ANNEXE B

Courbes de croissance des épinettes noires du groupe B

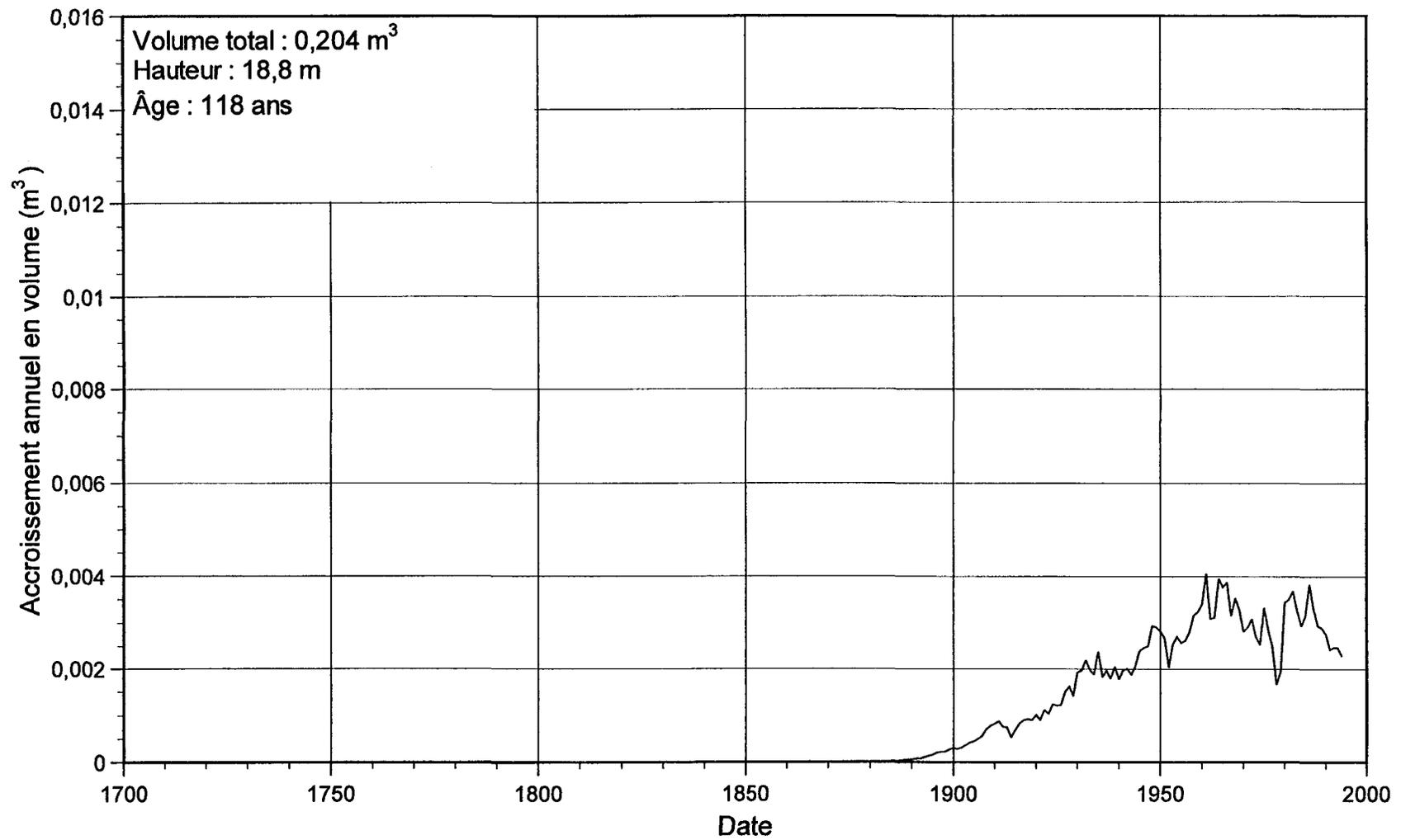


Figure B.1. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s03a03

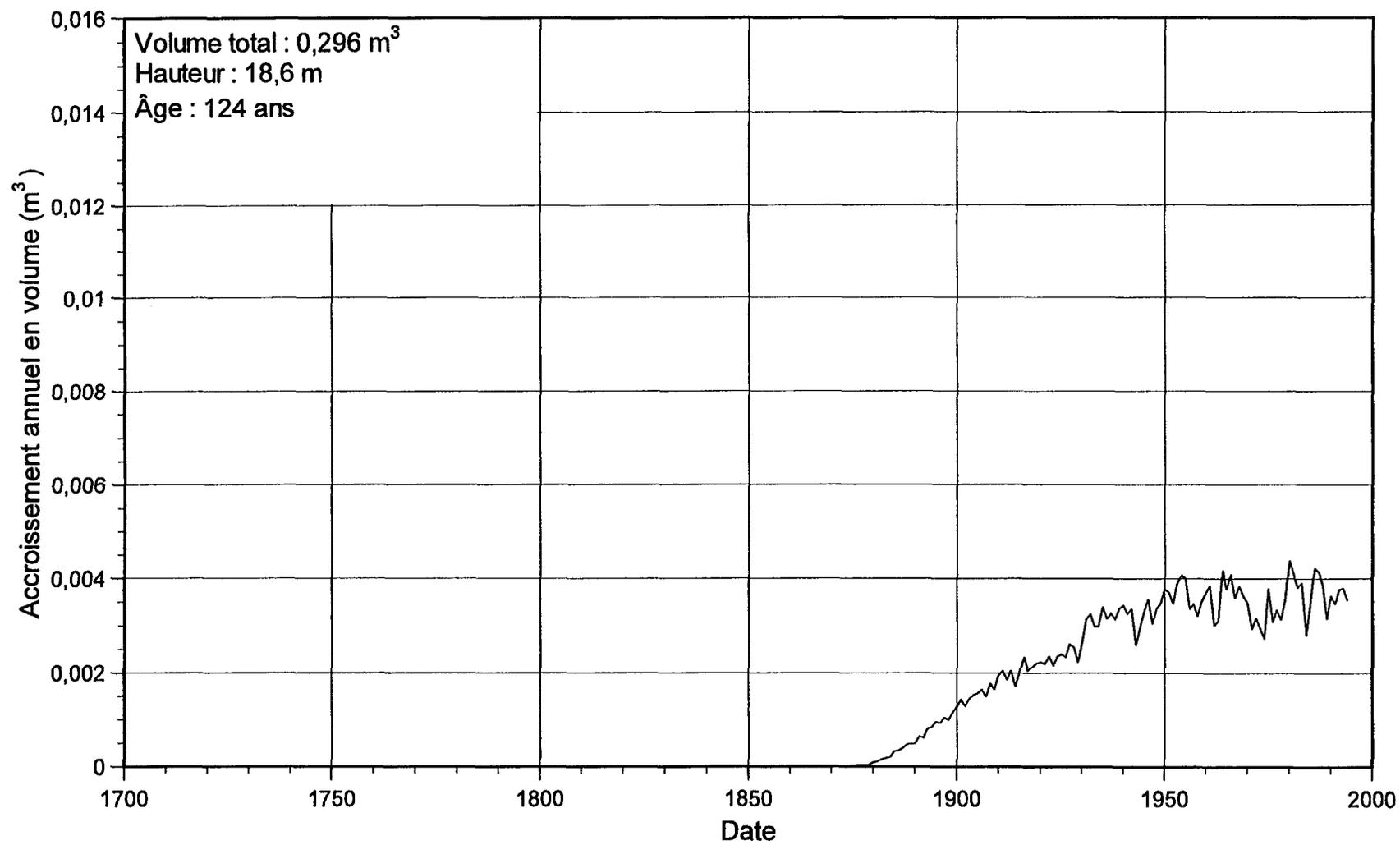


Figure B.2. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s05a01

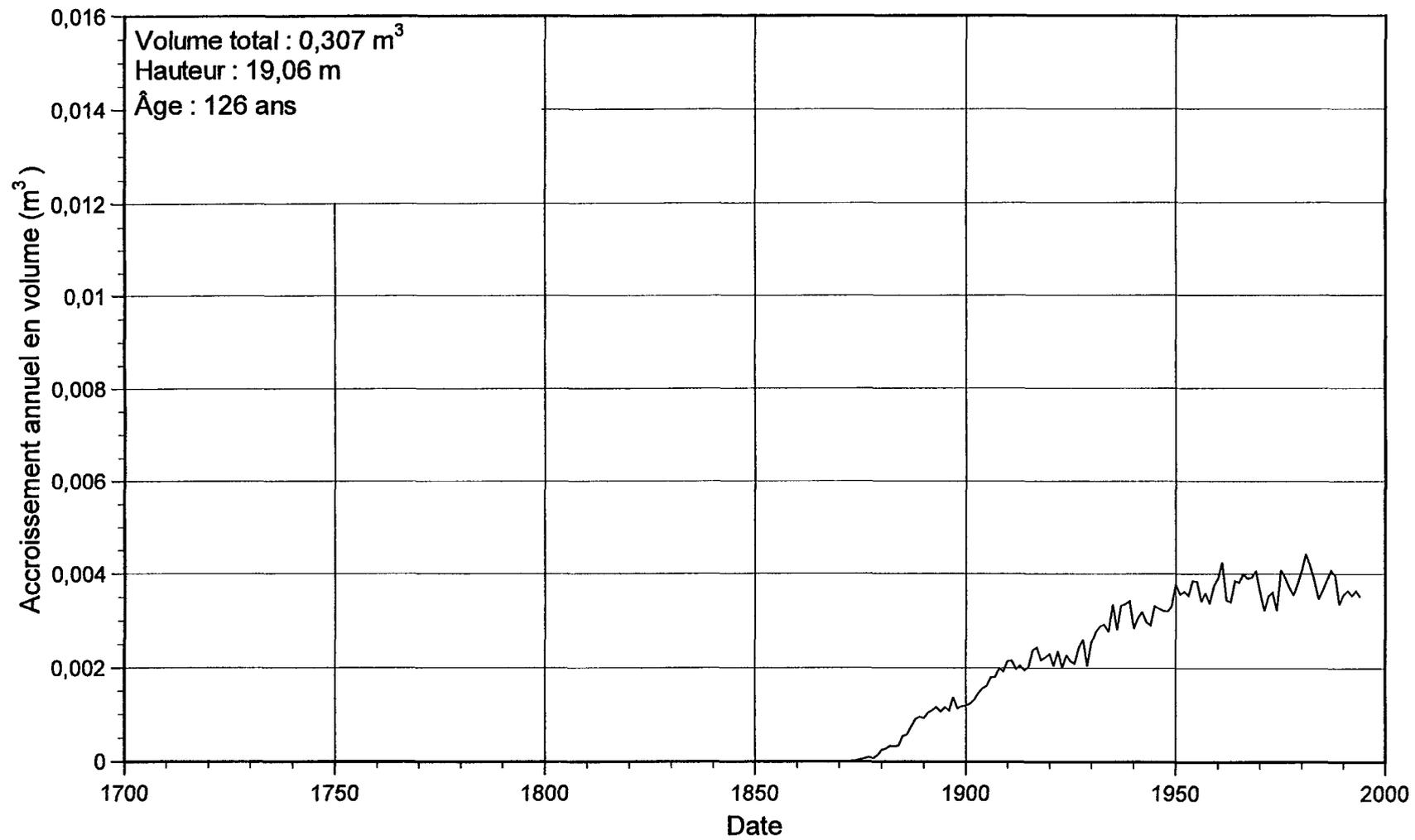


Figure B.3. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s05a02

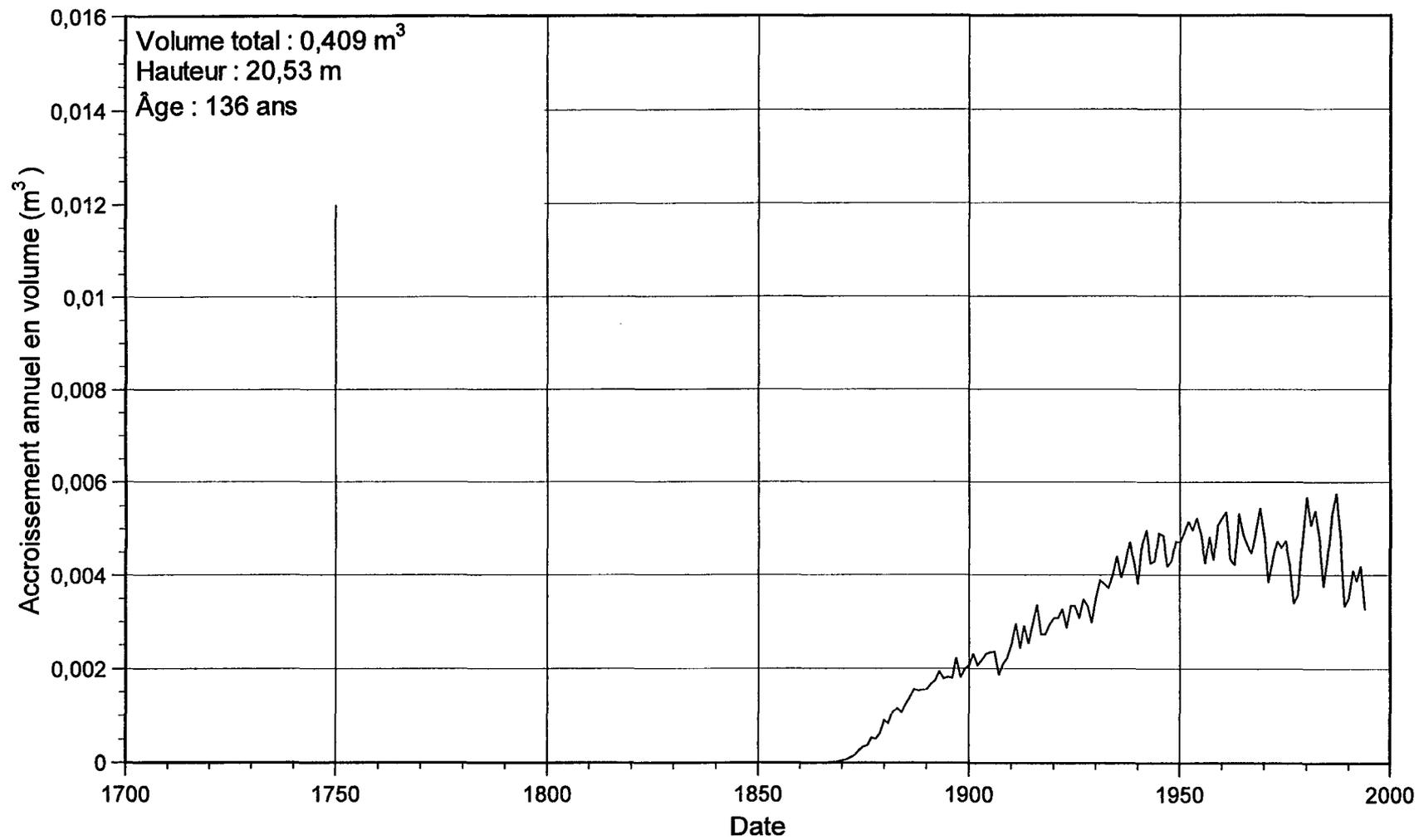


Figure B.4. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s05a03

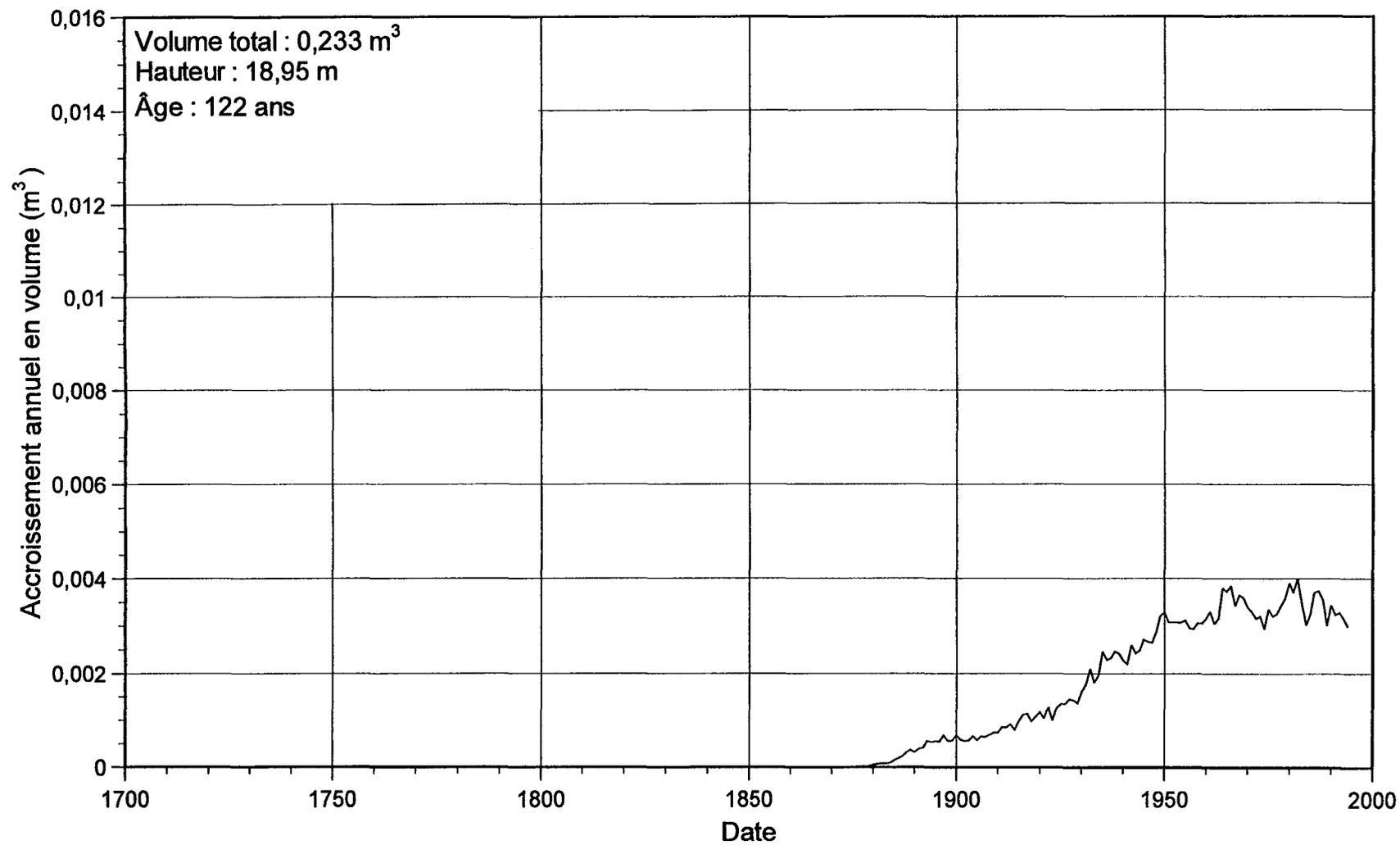


Figure B.5. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s05a05

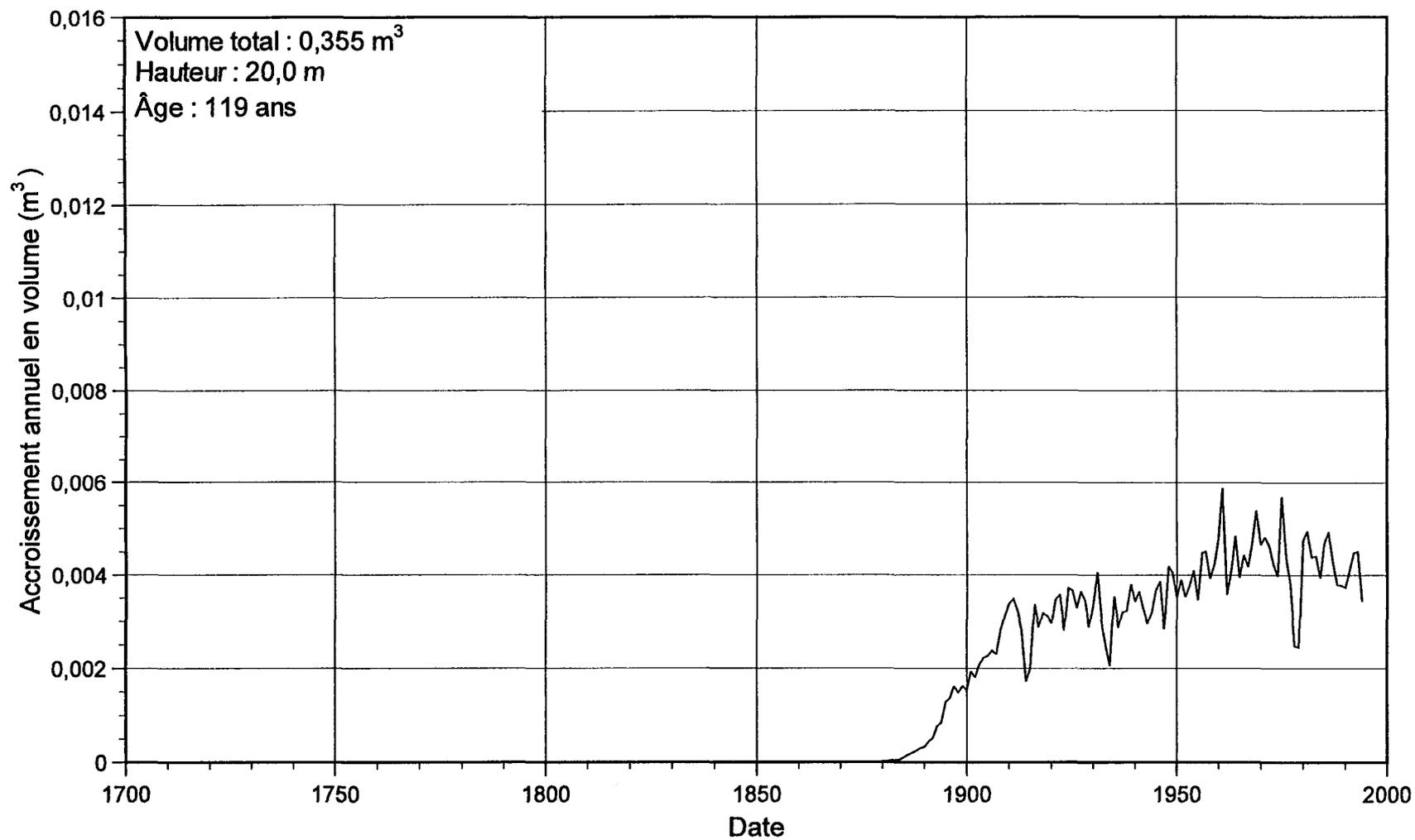


Figure B.6. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s08a04

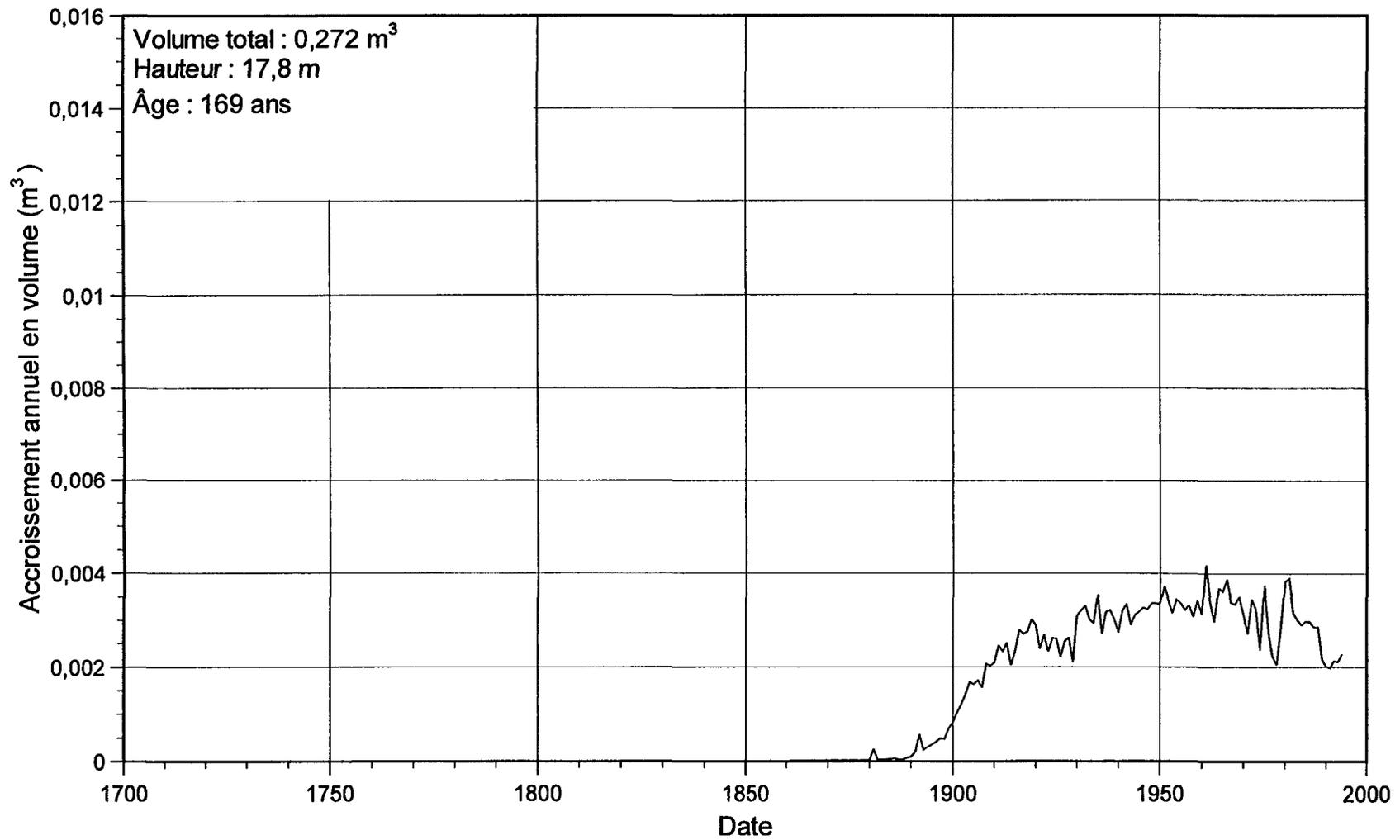


Figure B.7. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s10a02

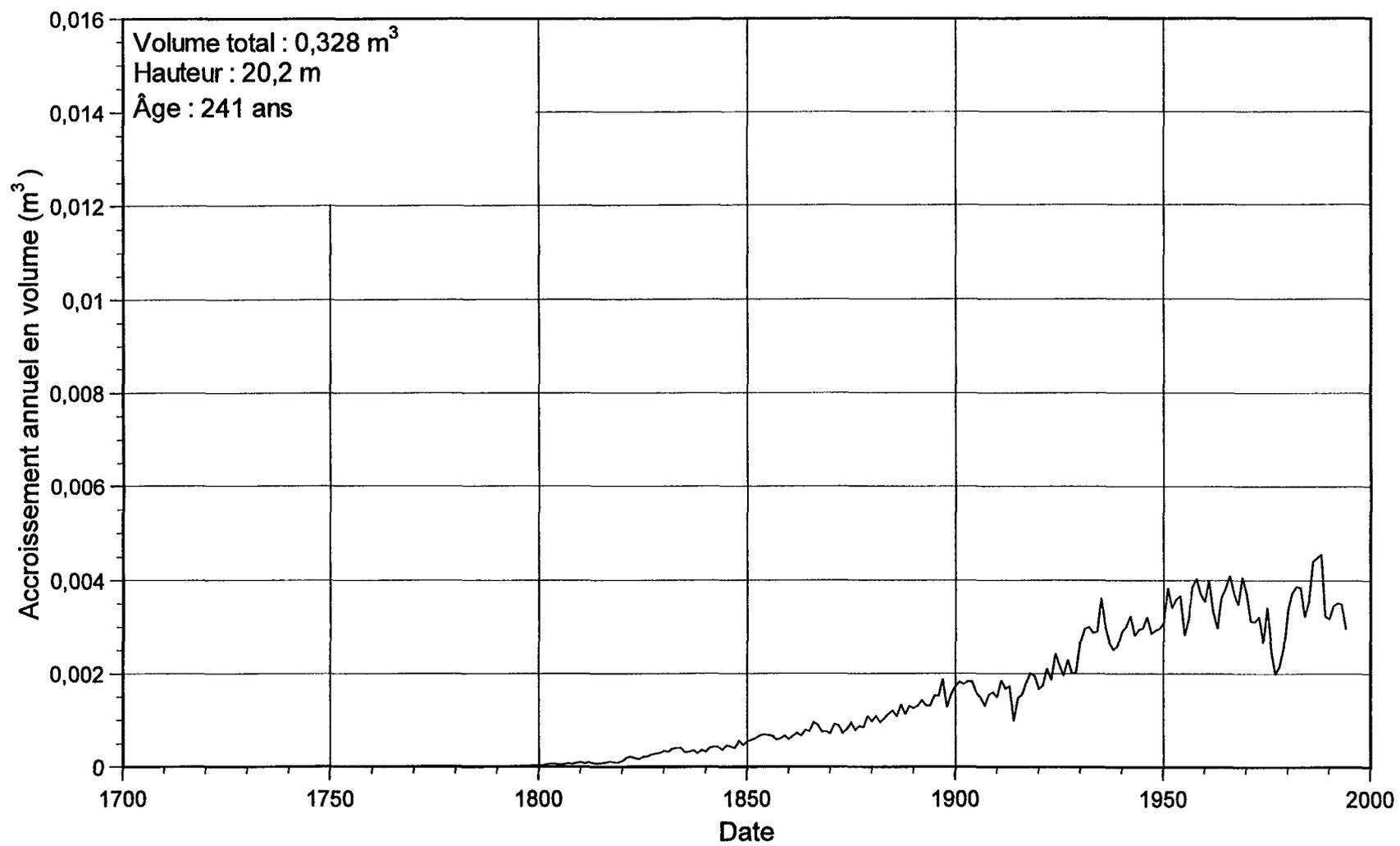


Figure B.8. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s11a02

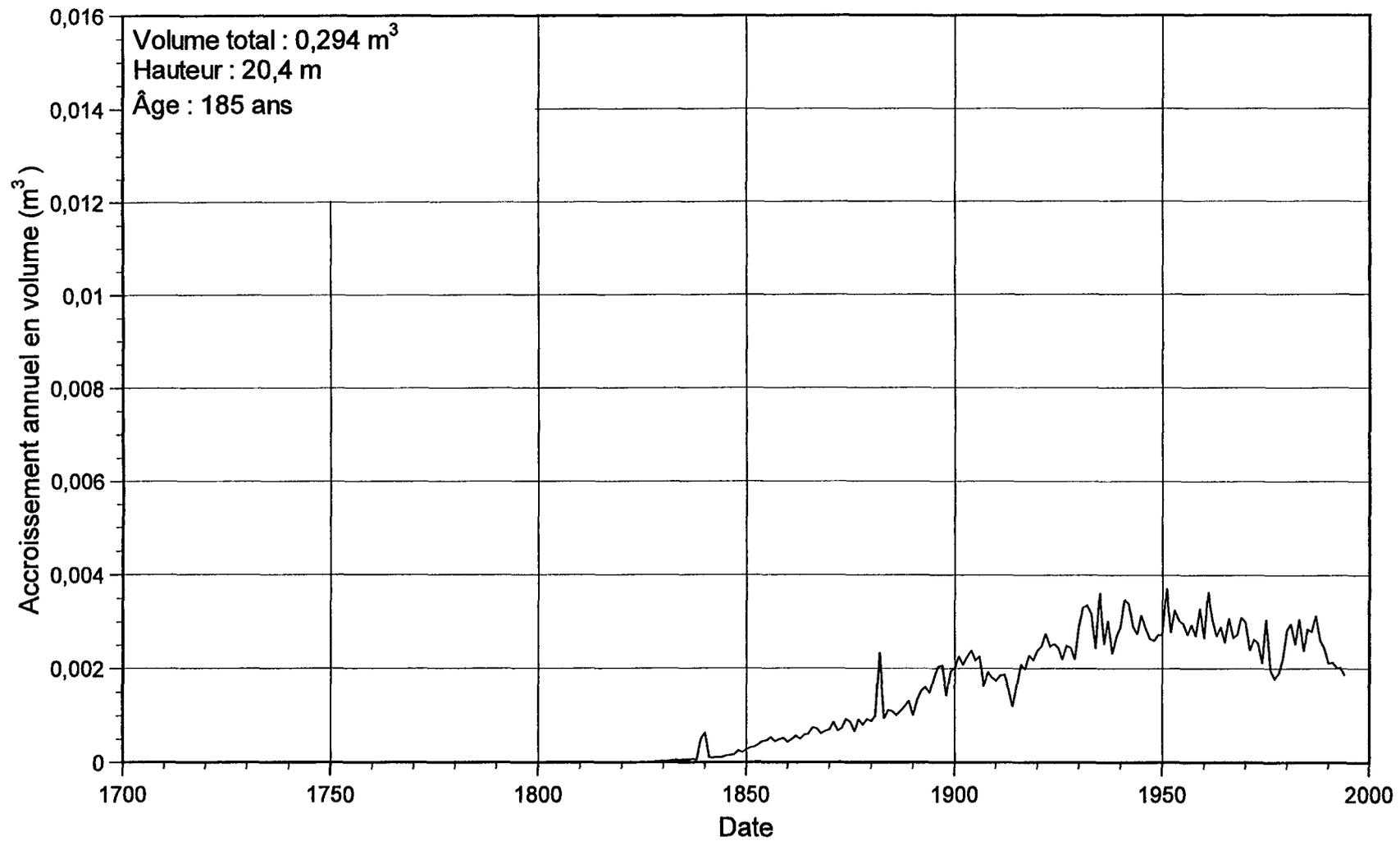


Figure B.9. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s11a04

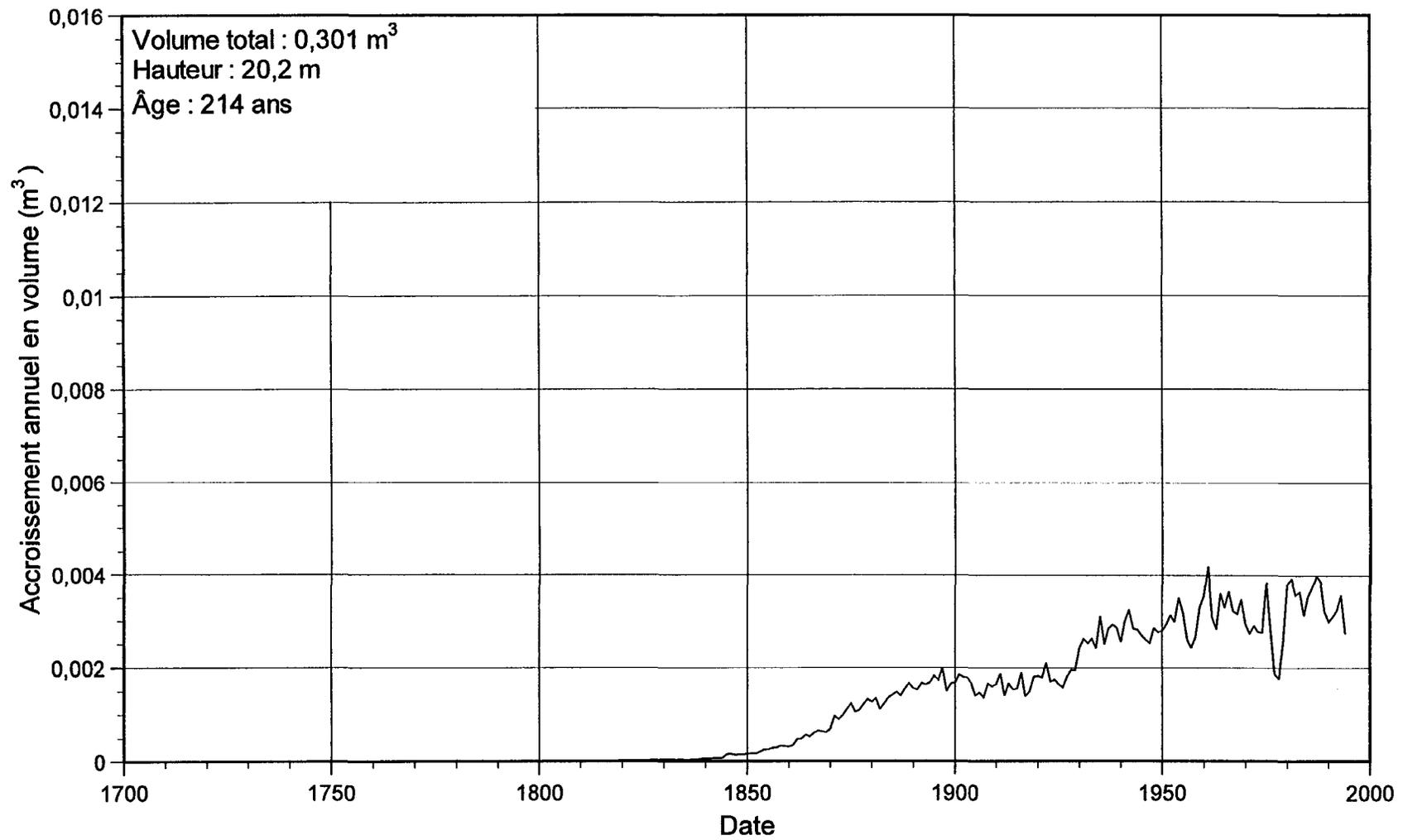


Figure B.10. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s13a04

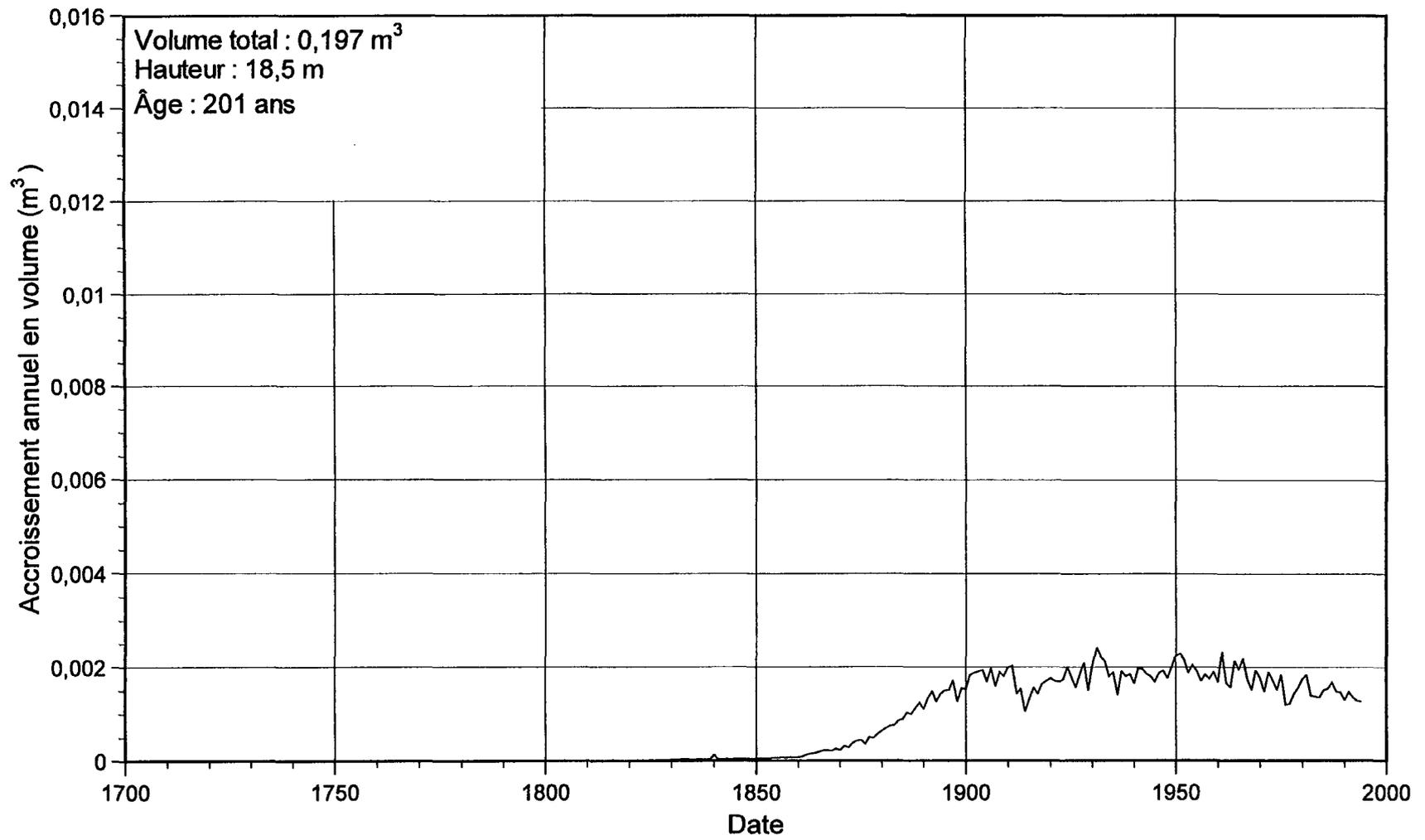


Figure B.11. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s15a03

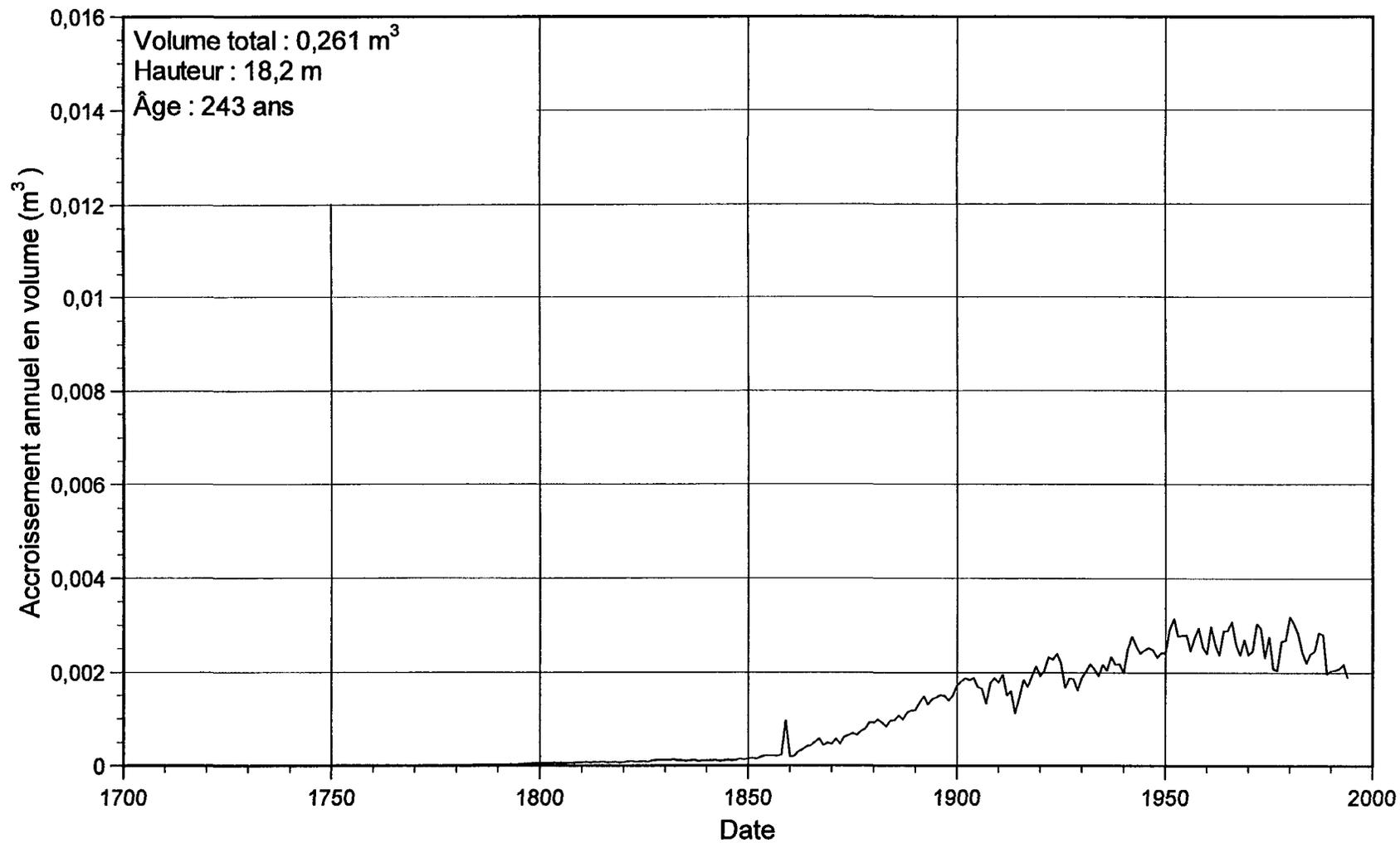


Figure B.12. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s15a05

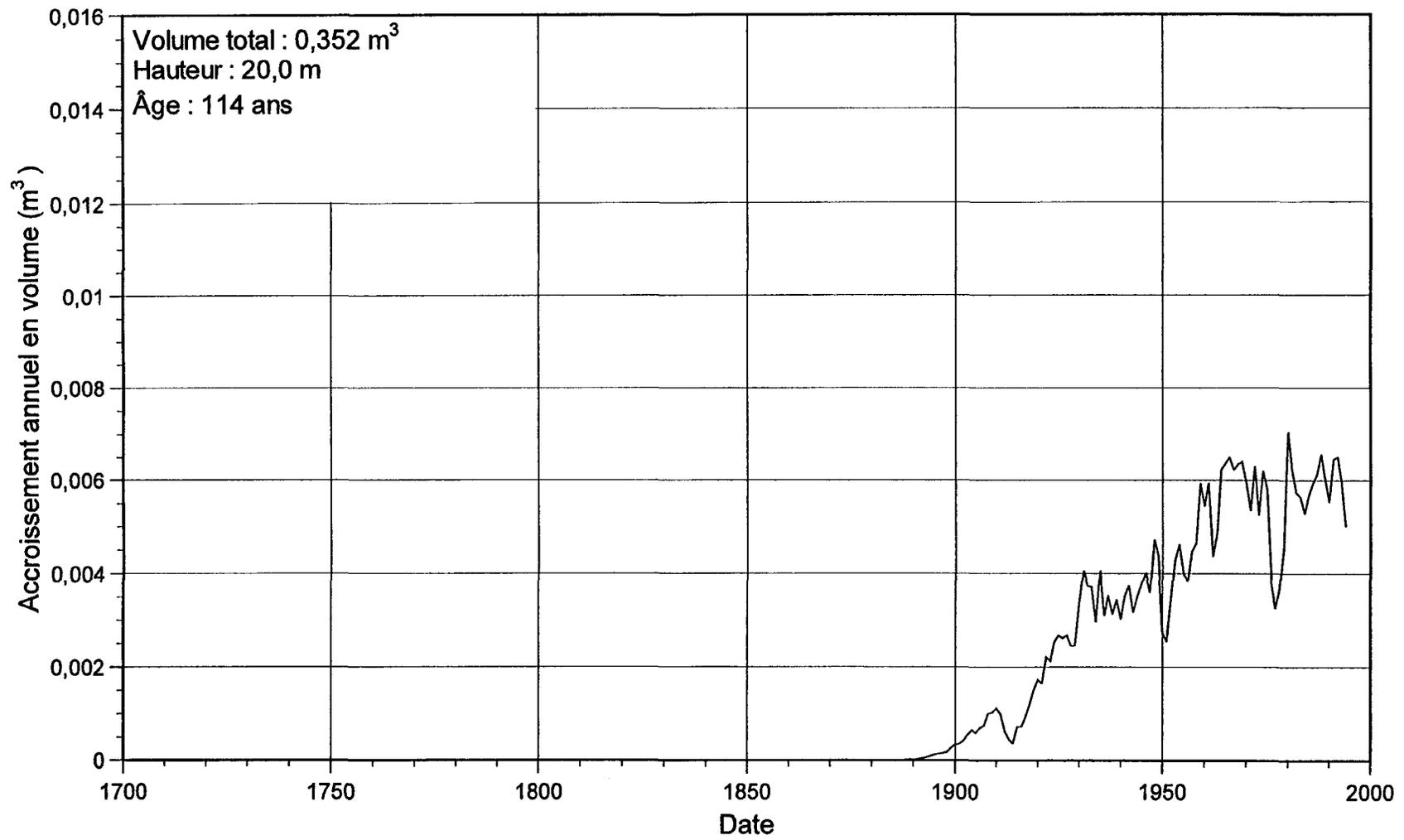


Figure B.13. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s18a05

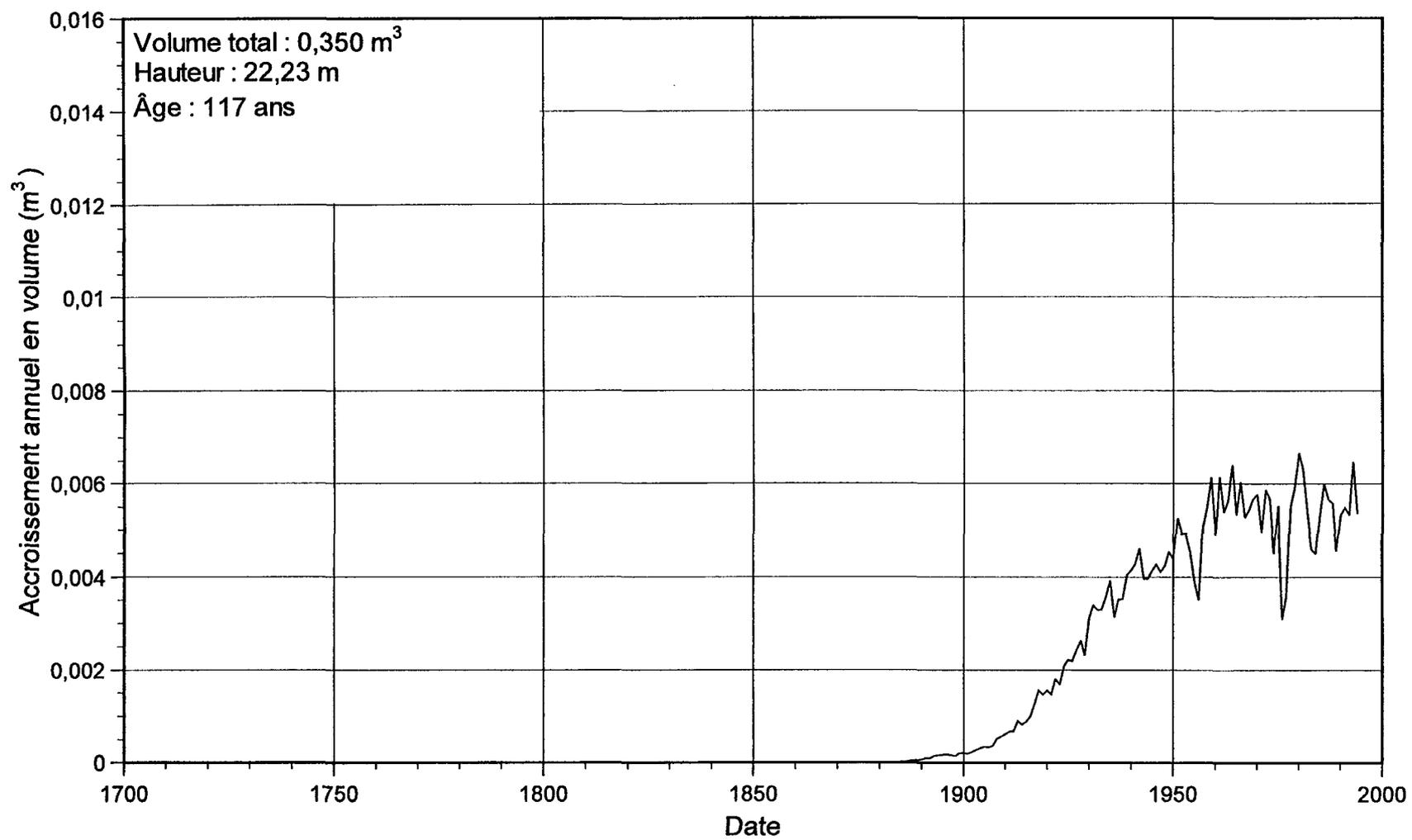


Figure B.14. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s25a04

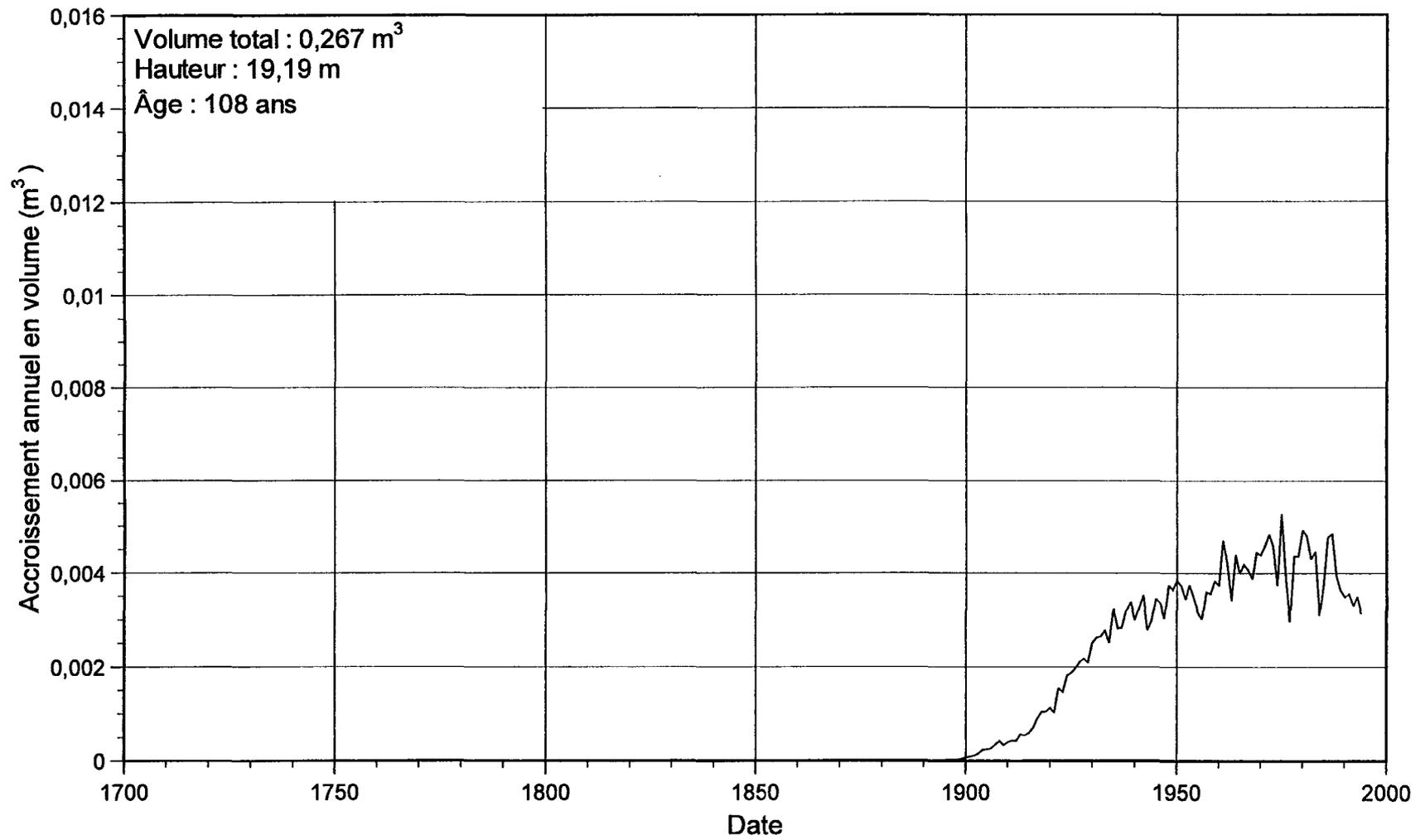


Figure B.15. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s26a03

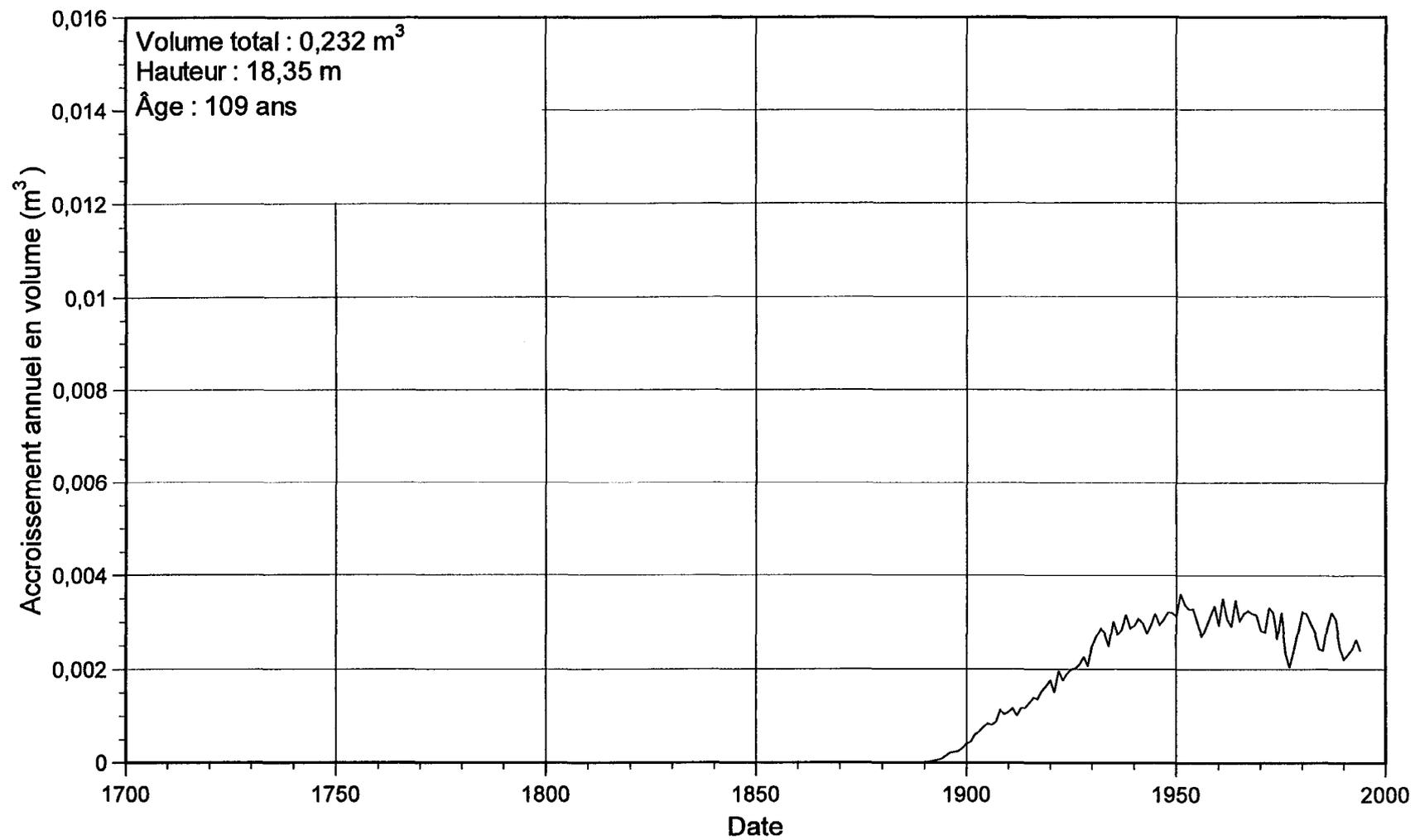


Figure B.16. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s26a04

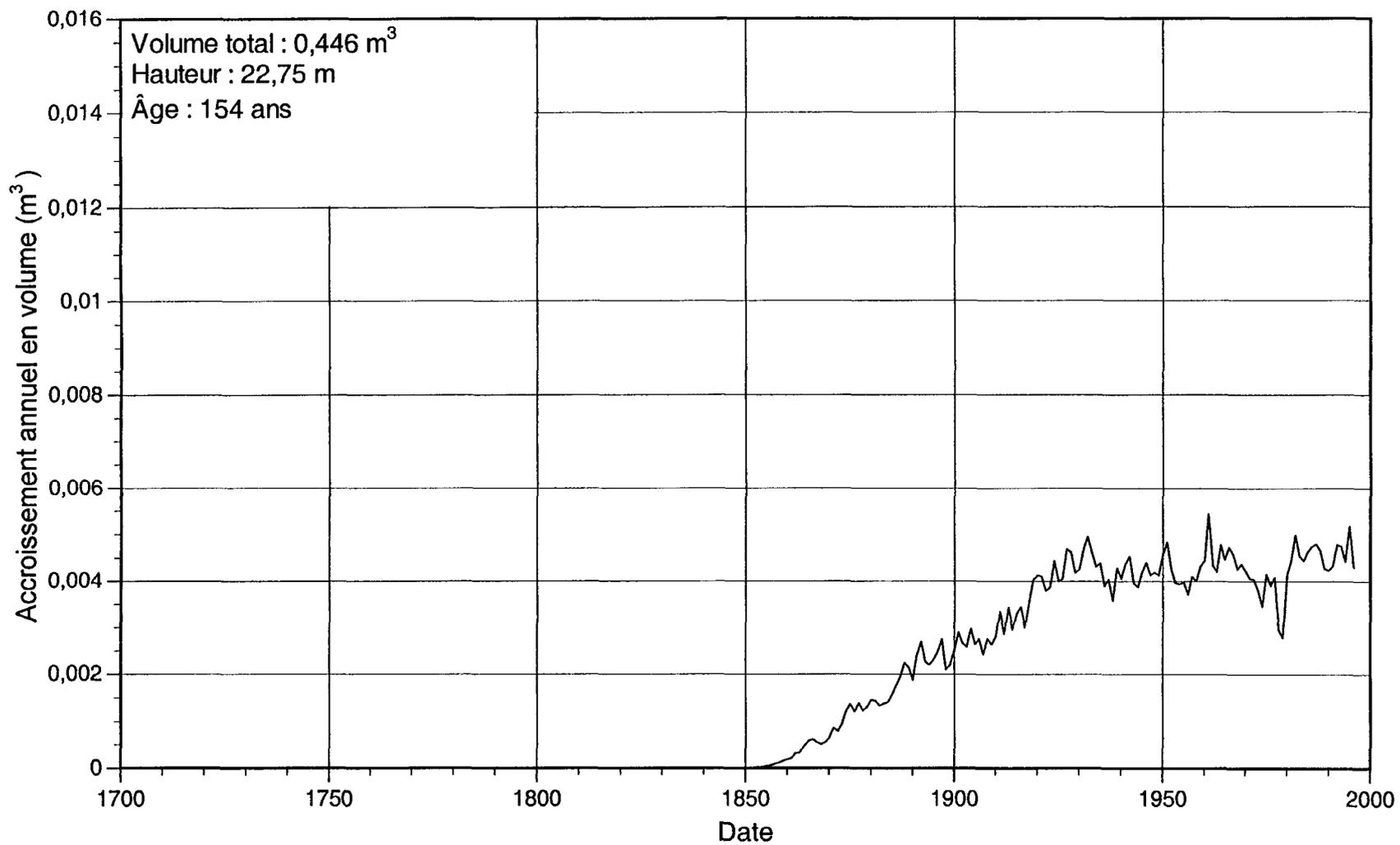


Figure B.17. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s32a05

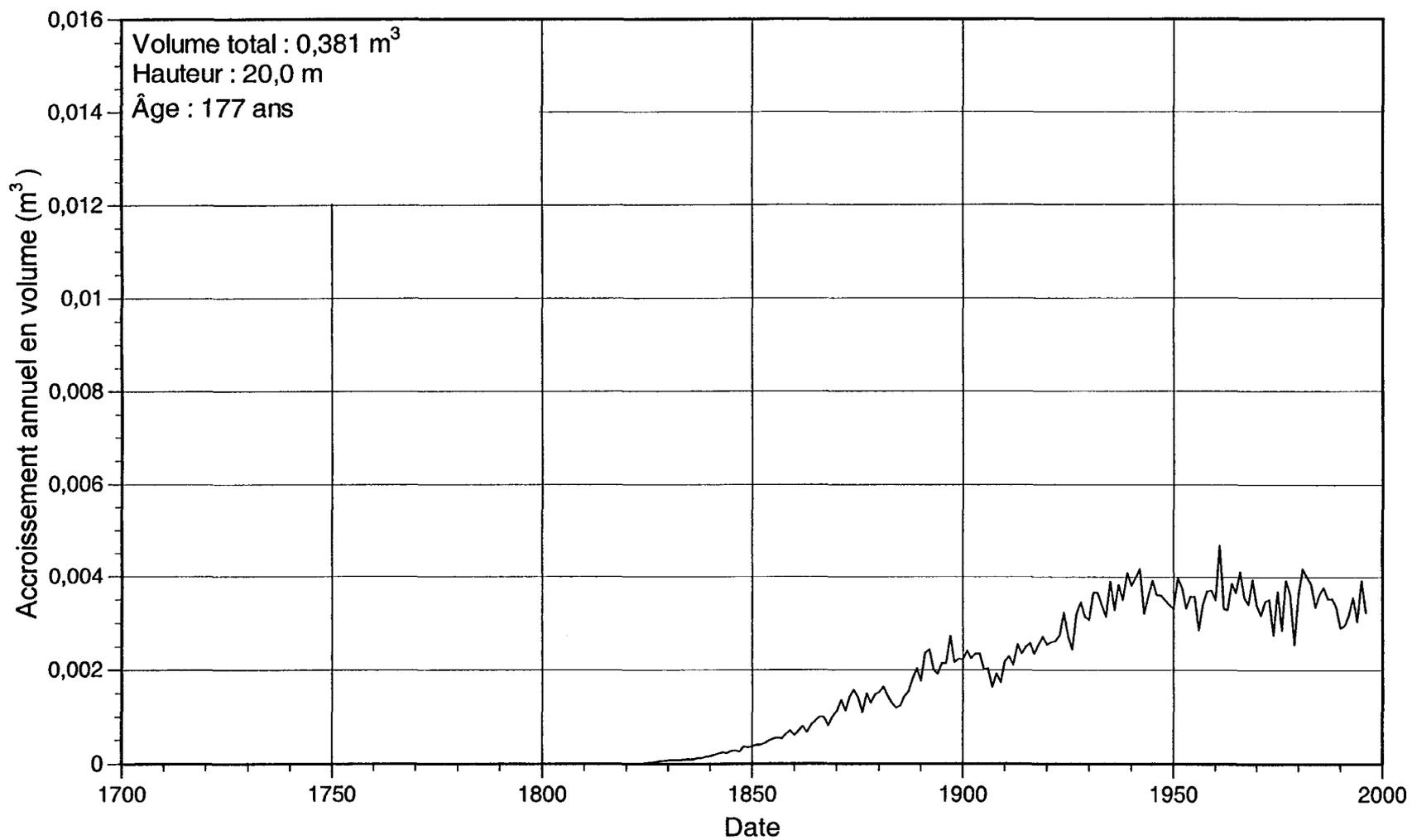


Figure B.18. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s35a04

ANNEXE C

Courbes de croissance des épinettes noires du groupe C

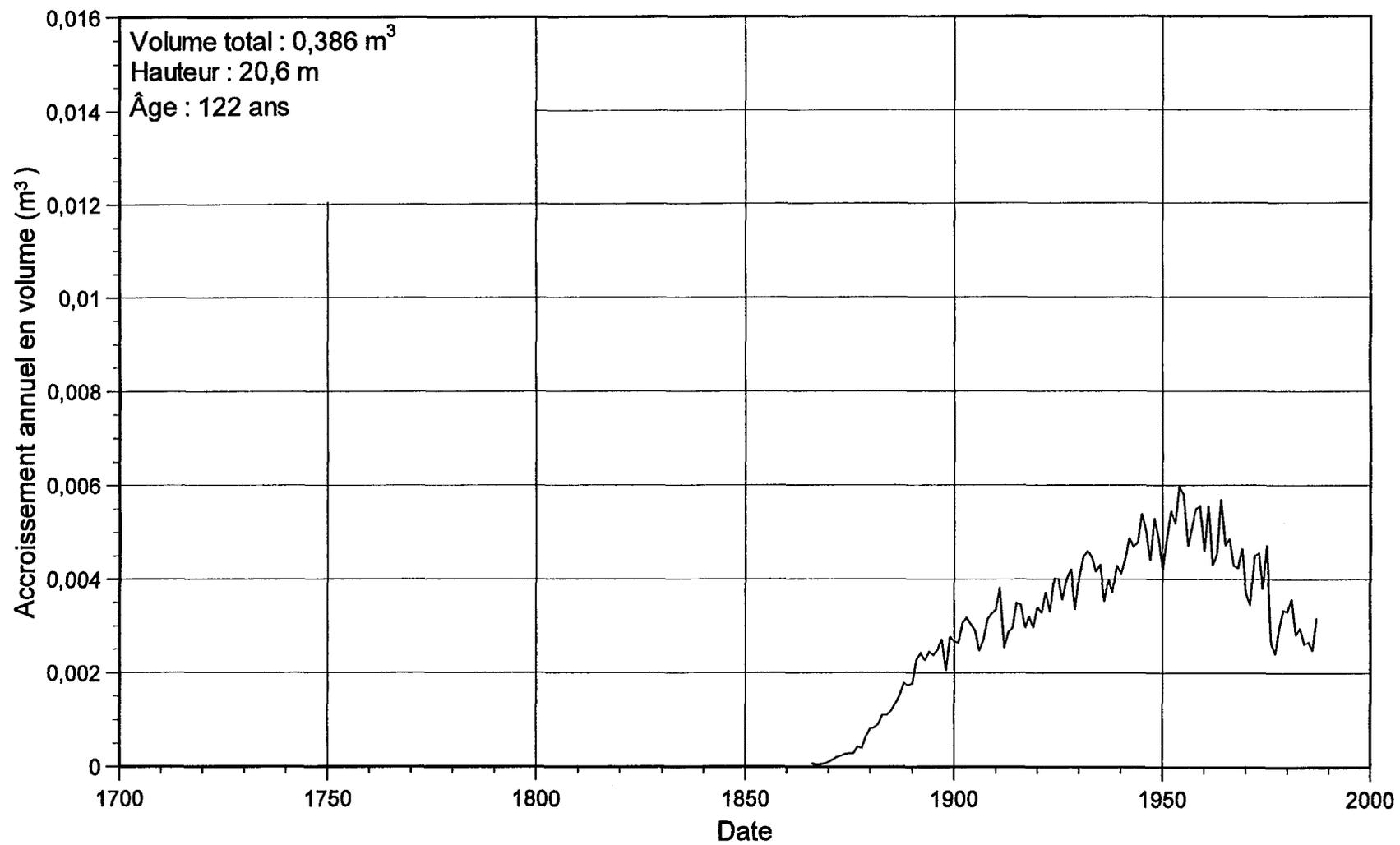


Figure C.1. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire a16

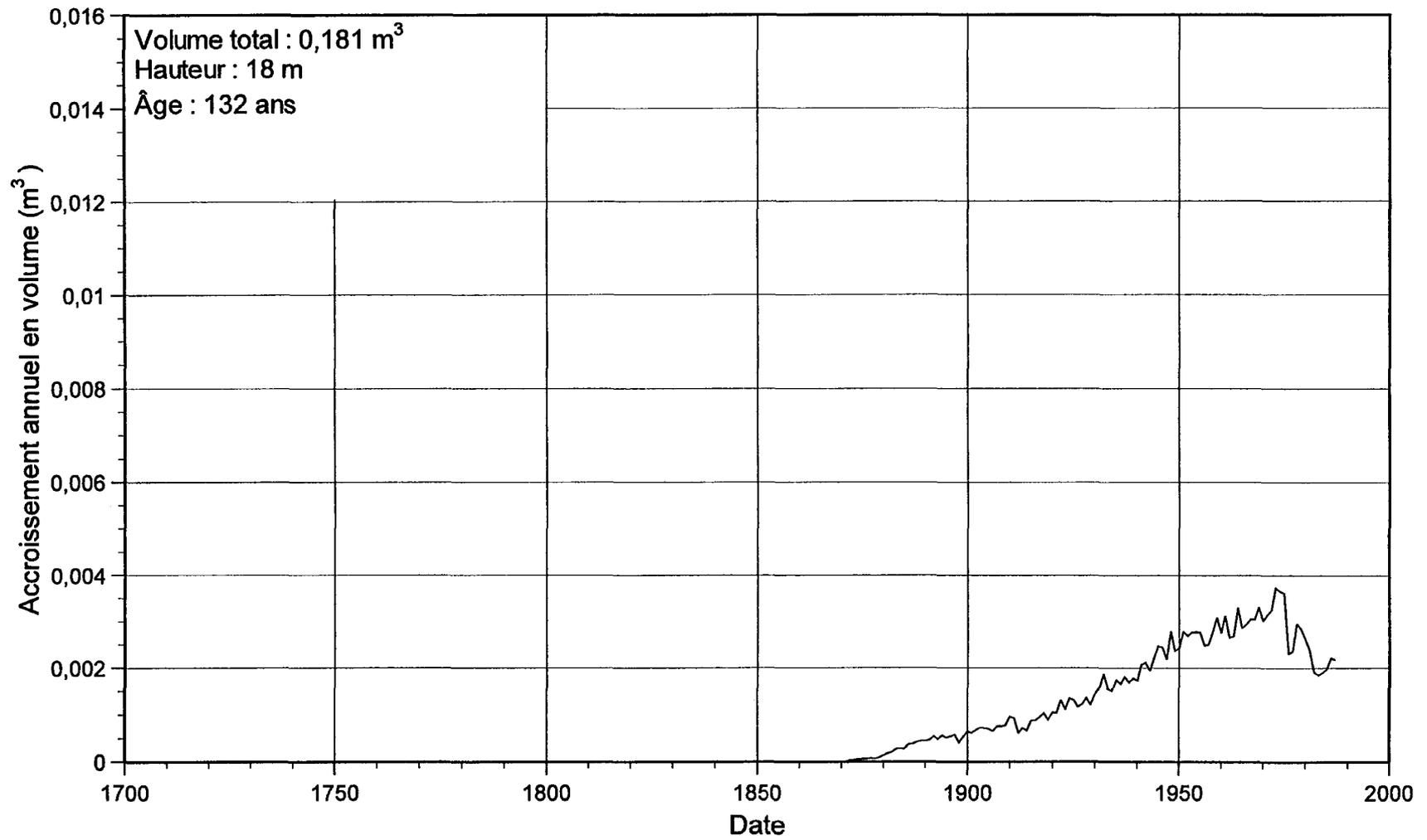


Figure C.2. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire a18

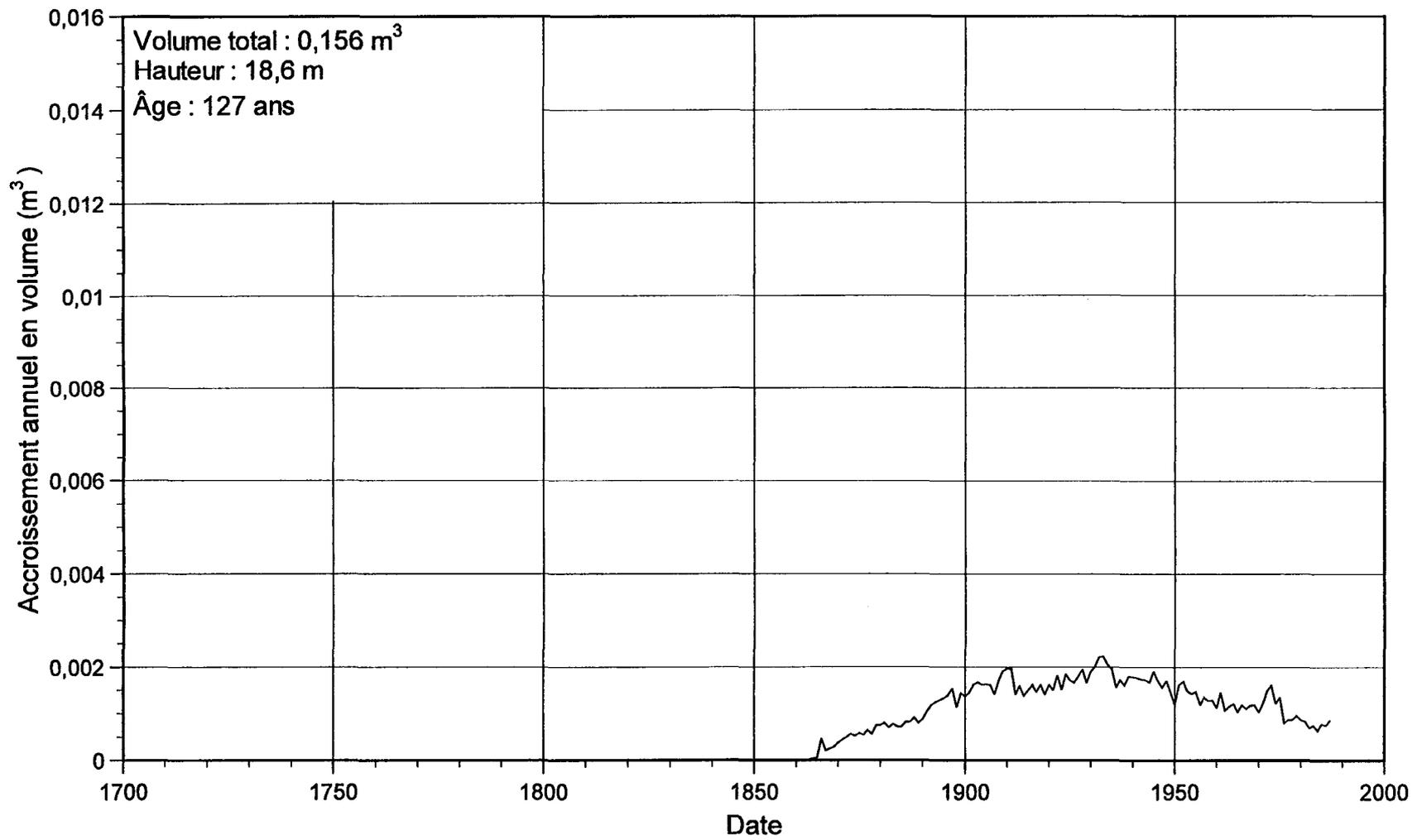


Figure C.3. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire a19

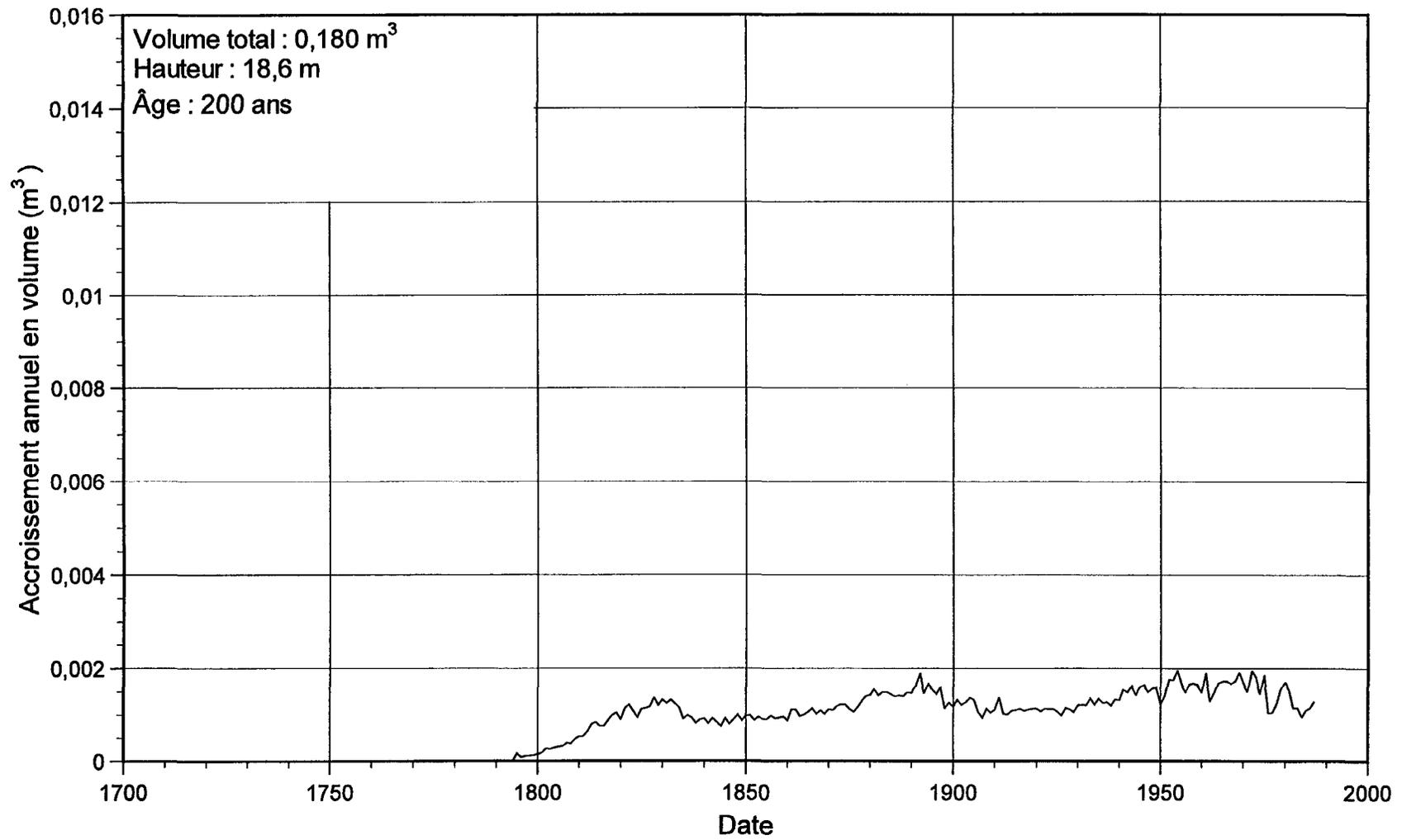


Figure C.4. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire b04

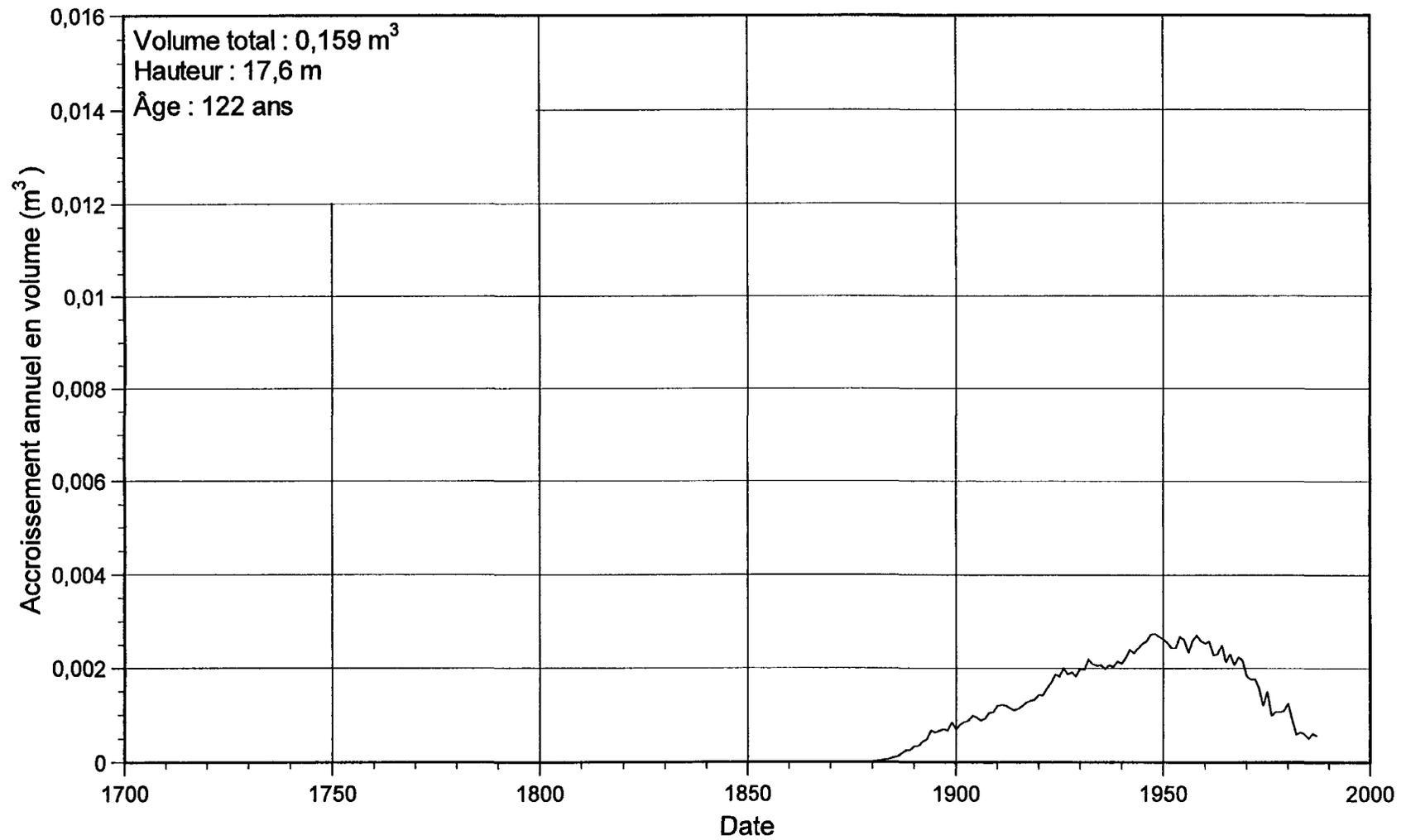


Figure C.5. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire b13

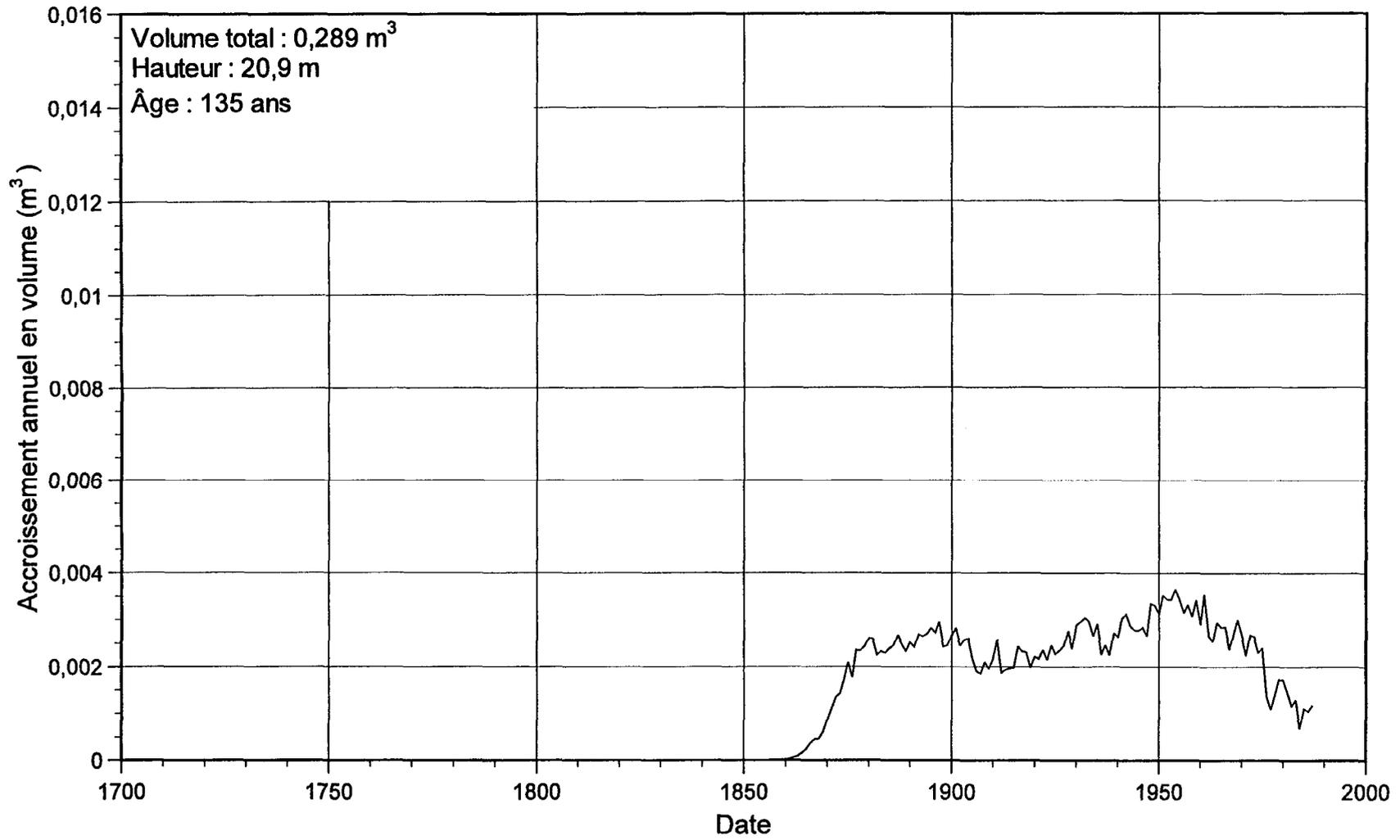


Figure C.6. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire b19

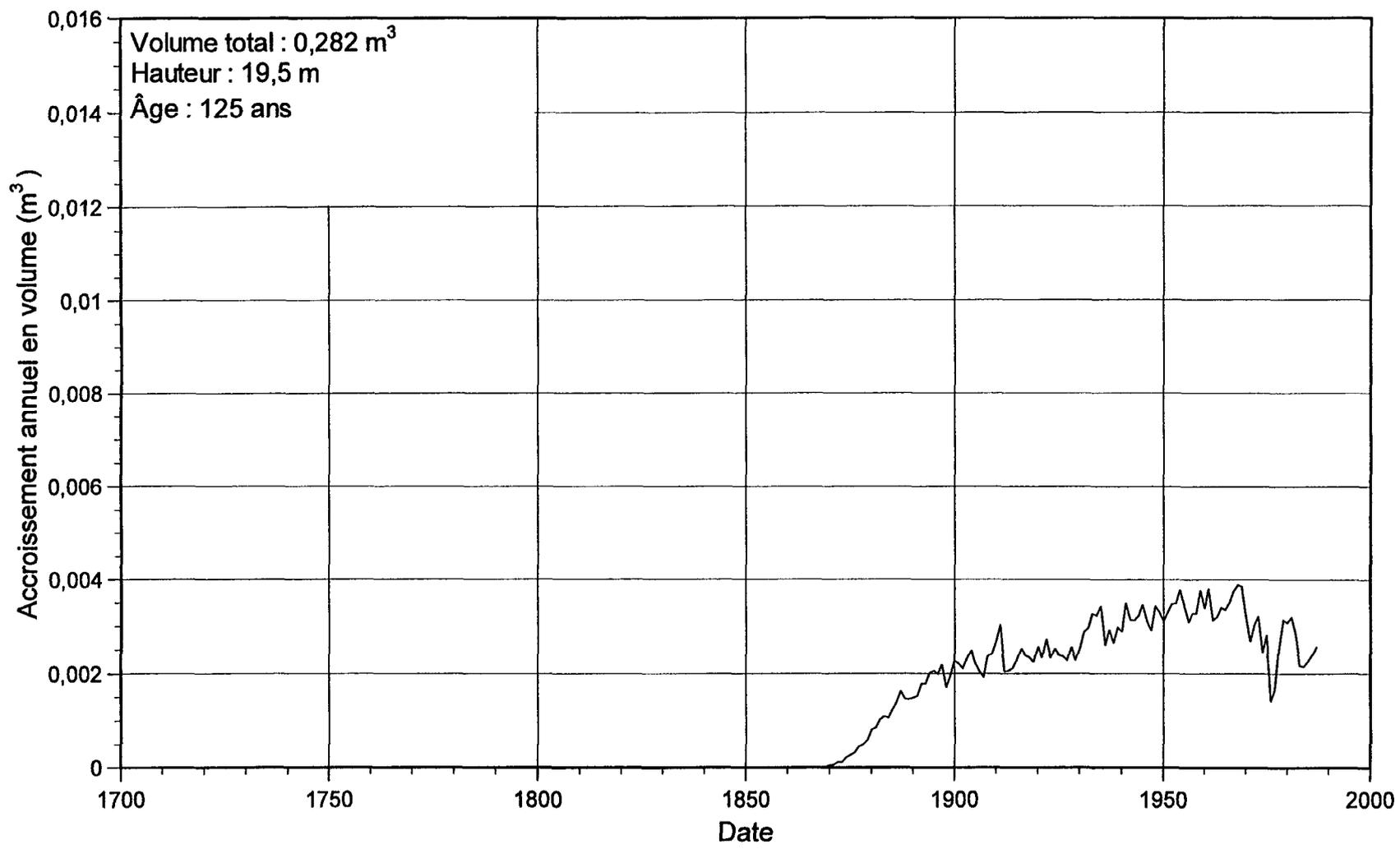


Figure C.7. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire c12

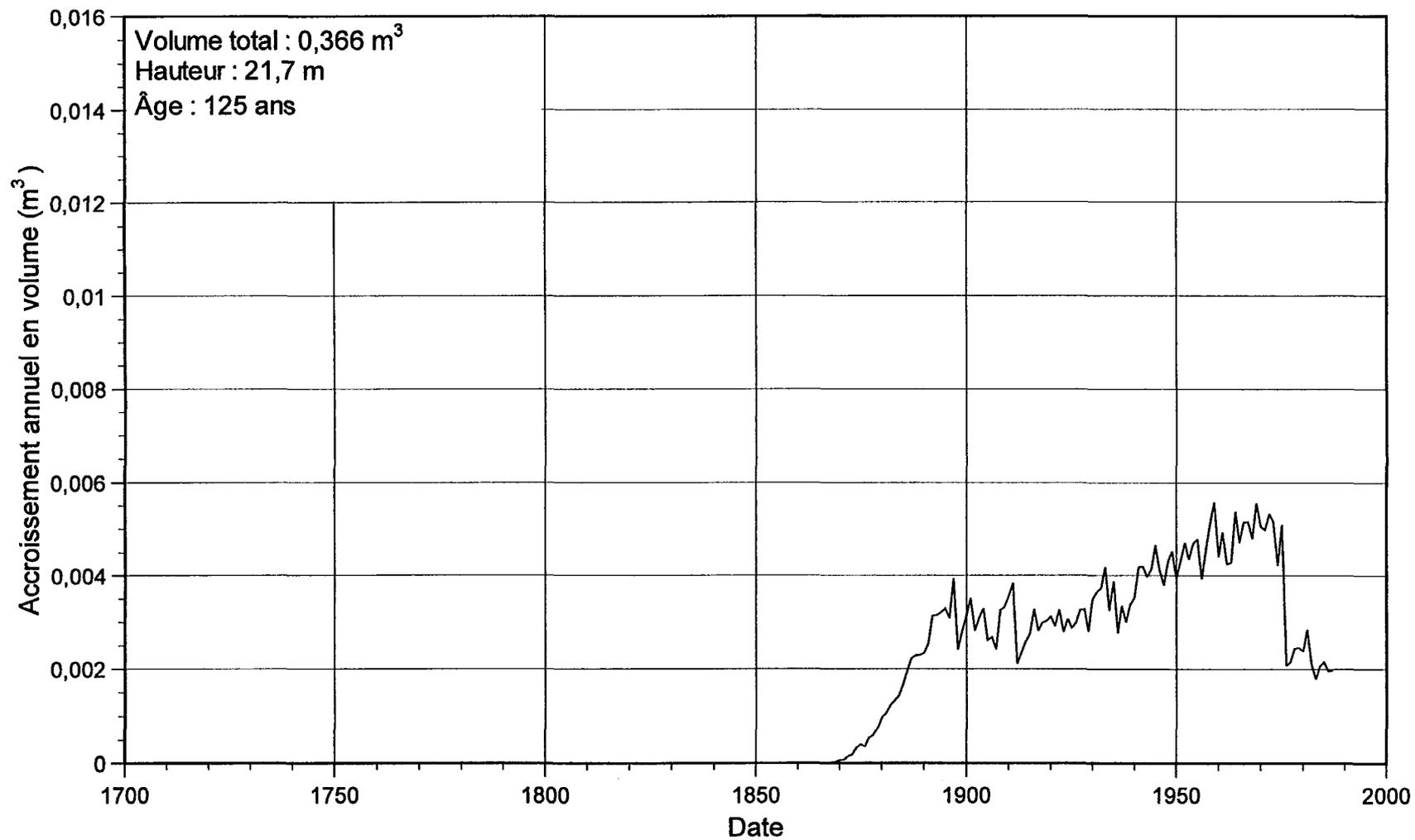


Figure C.8. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire c17

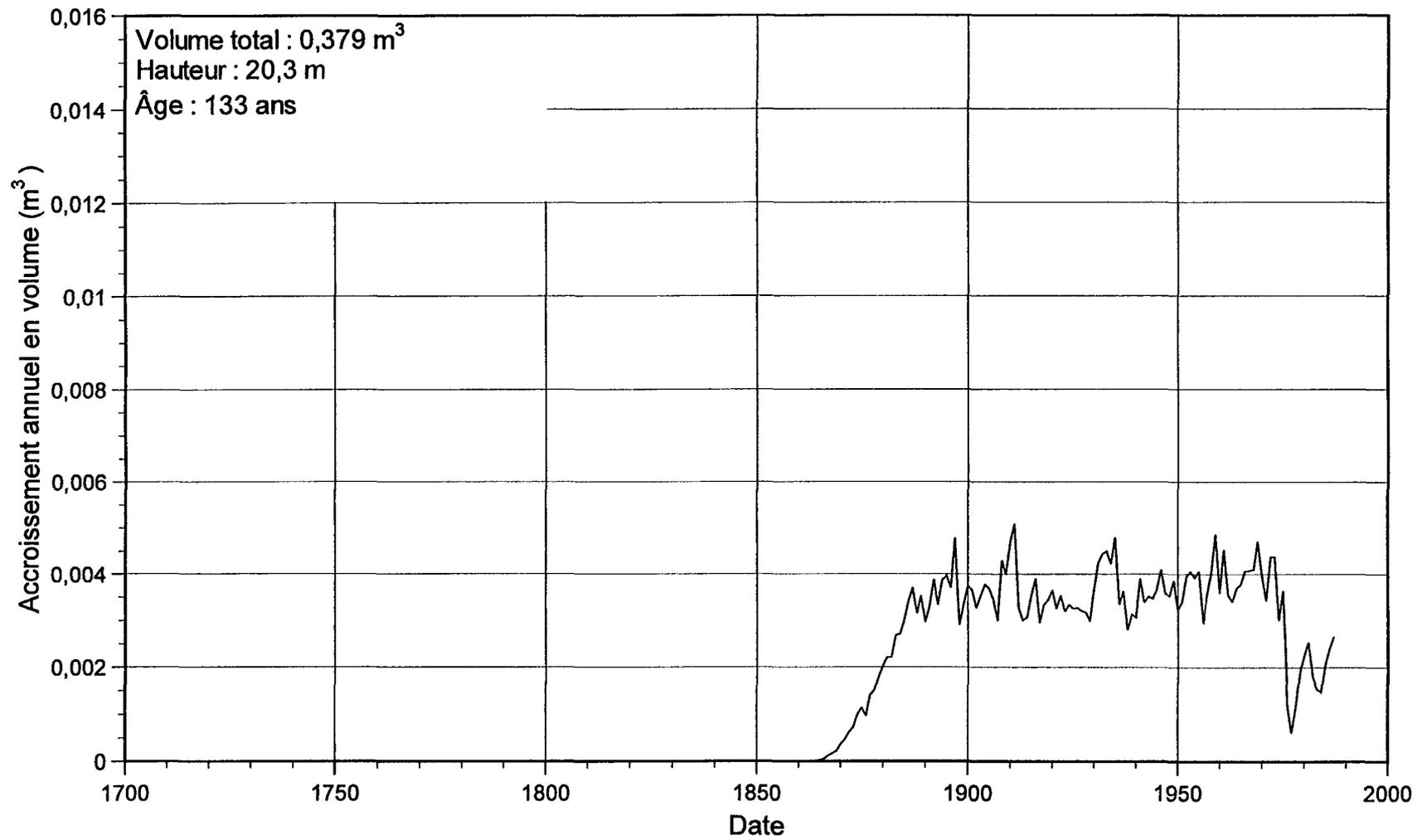


Figure C.9. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire f16



Figure C.10. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s03a02

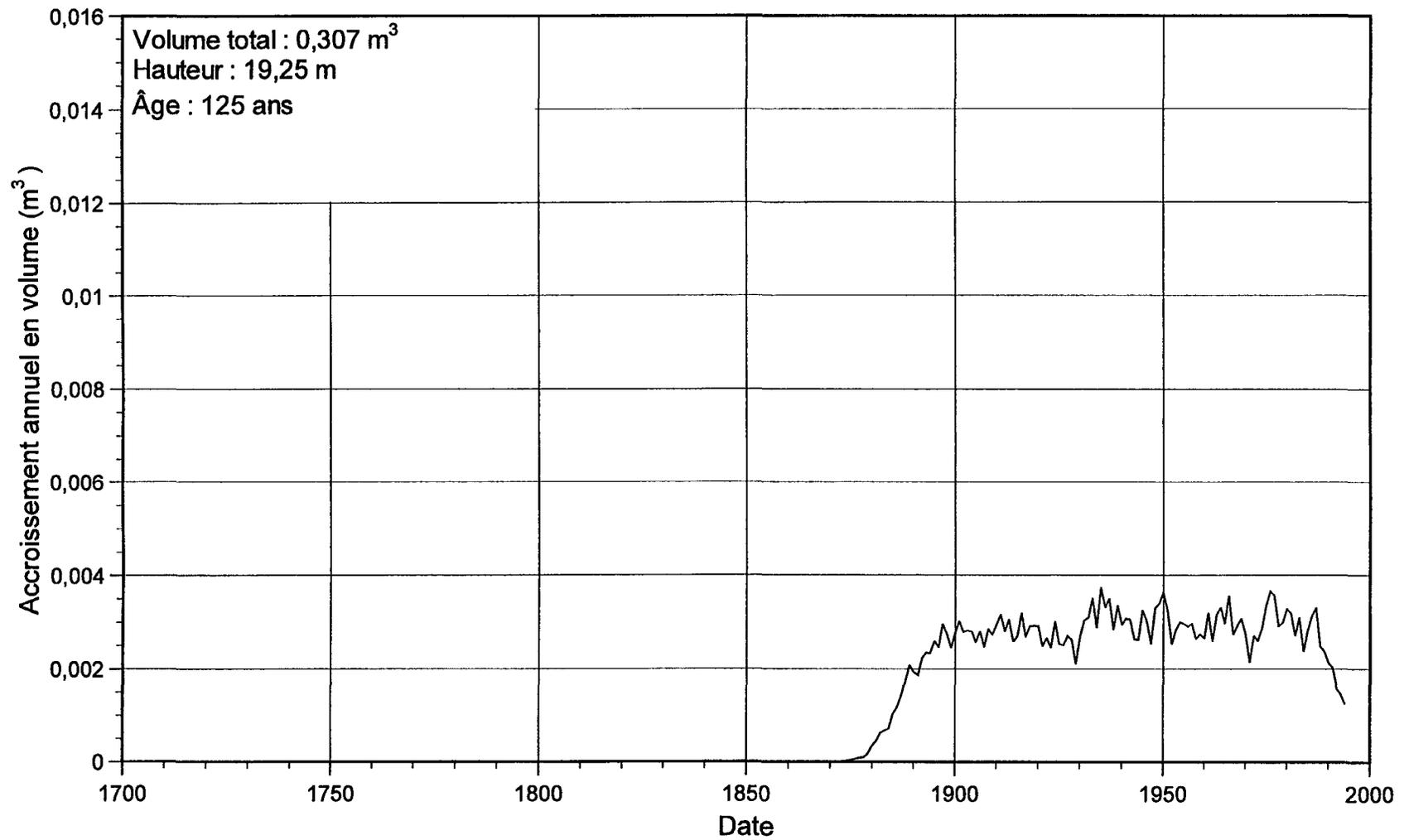


Figure C.11. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s05a04

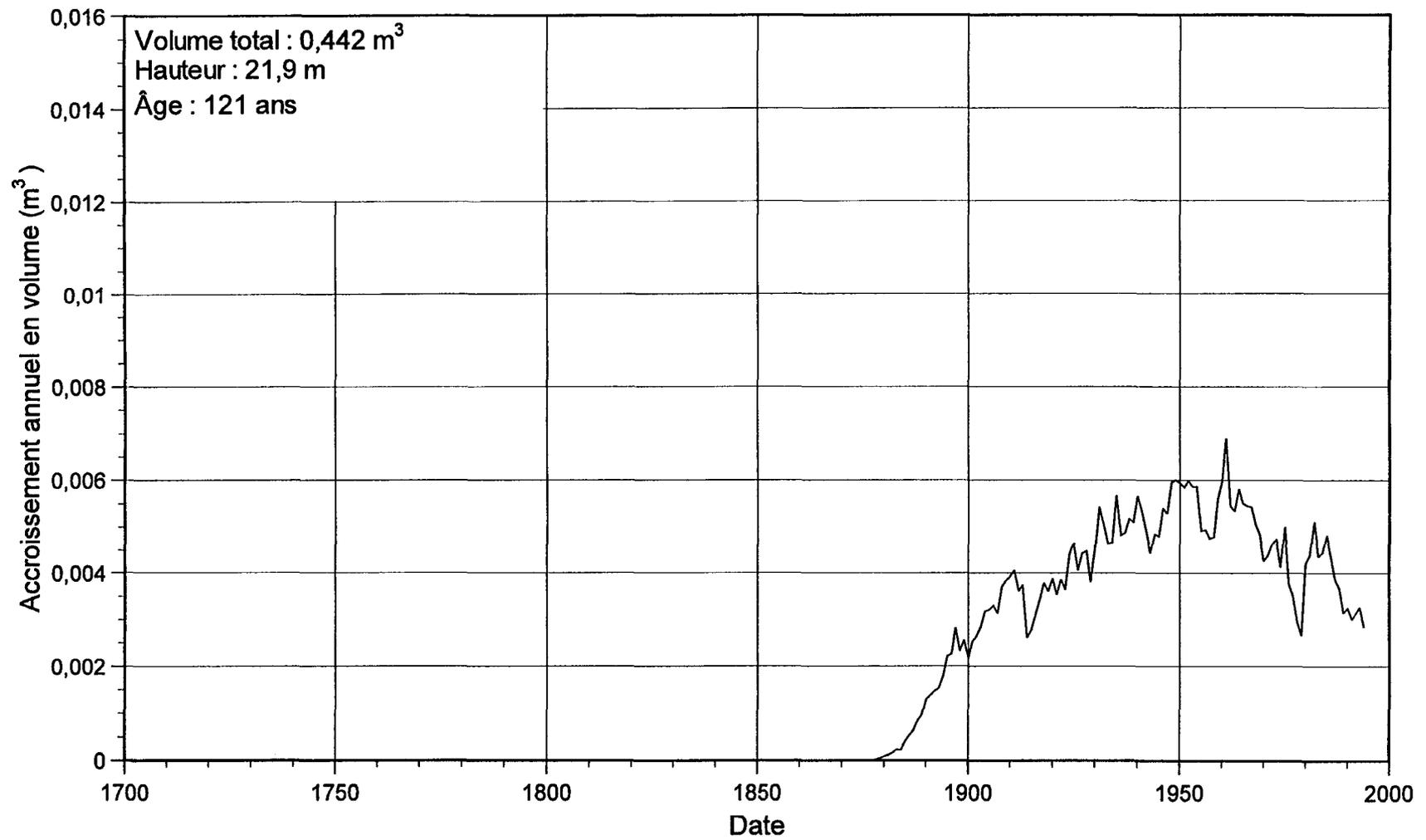


Figure C.12. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s08a01

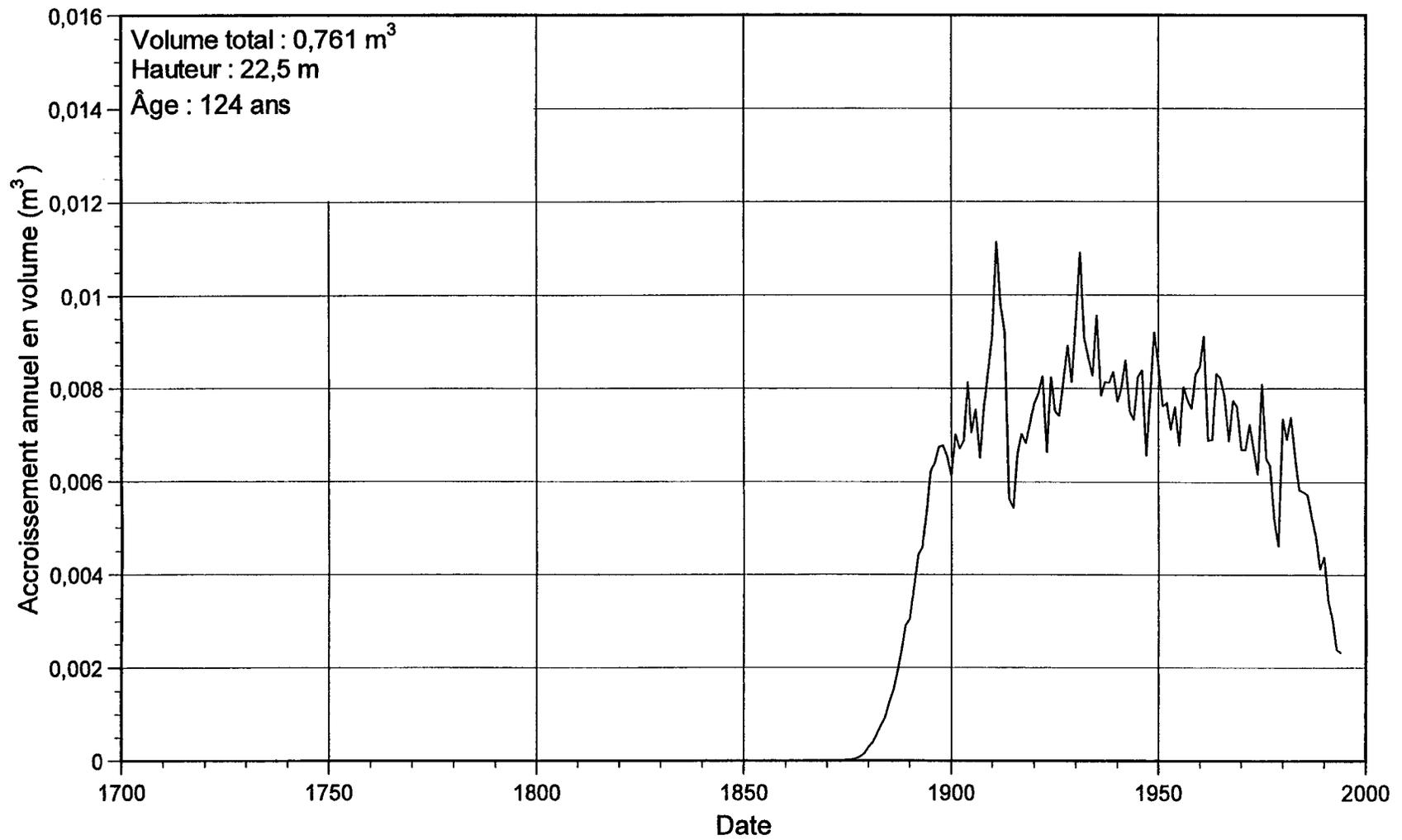


Figure C.13. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s08a02

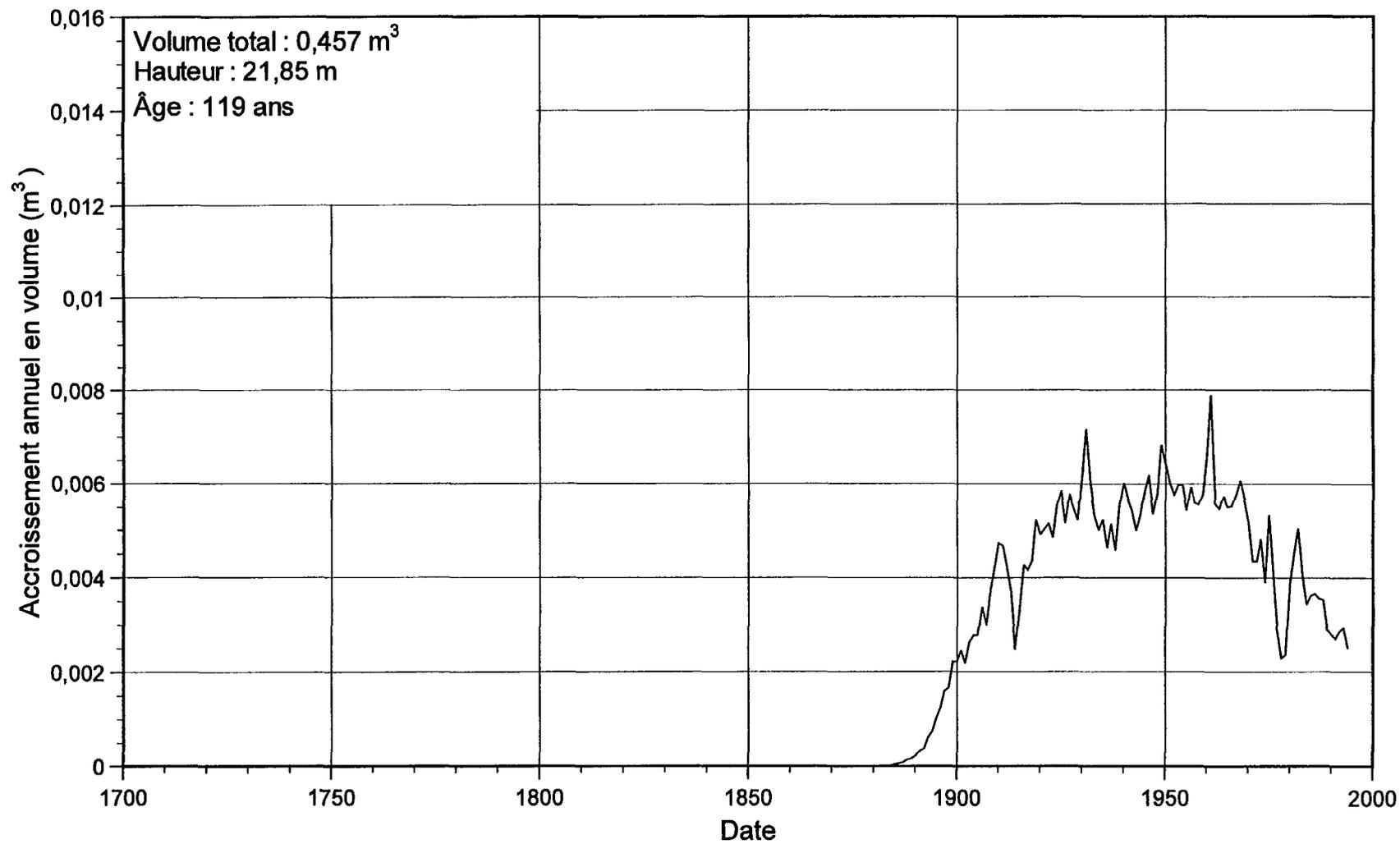


Figure C.14. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s08a03

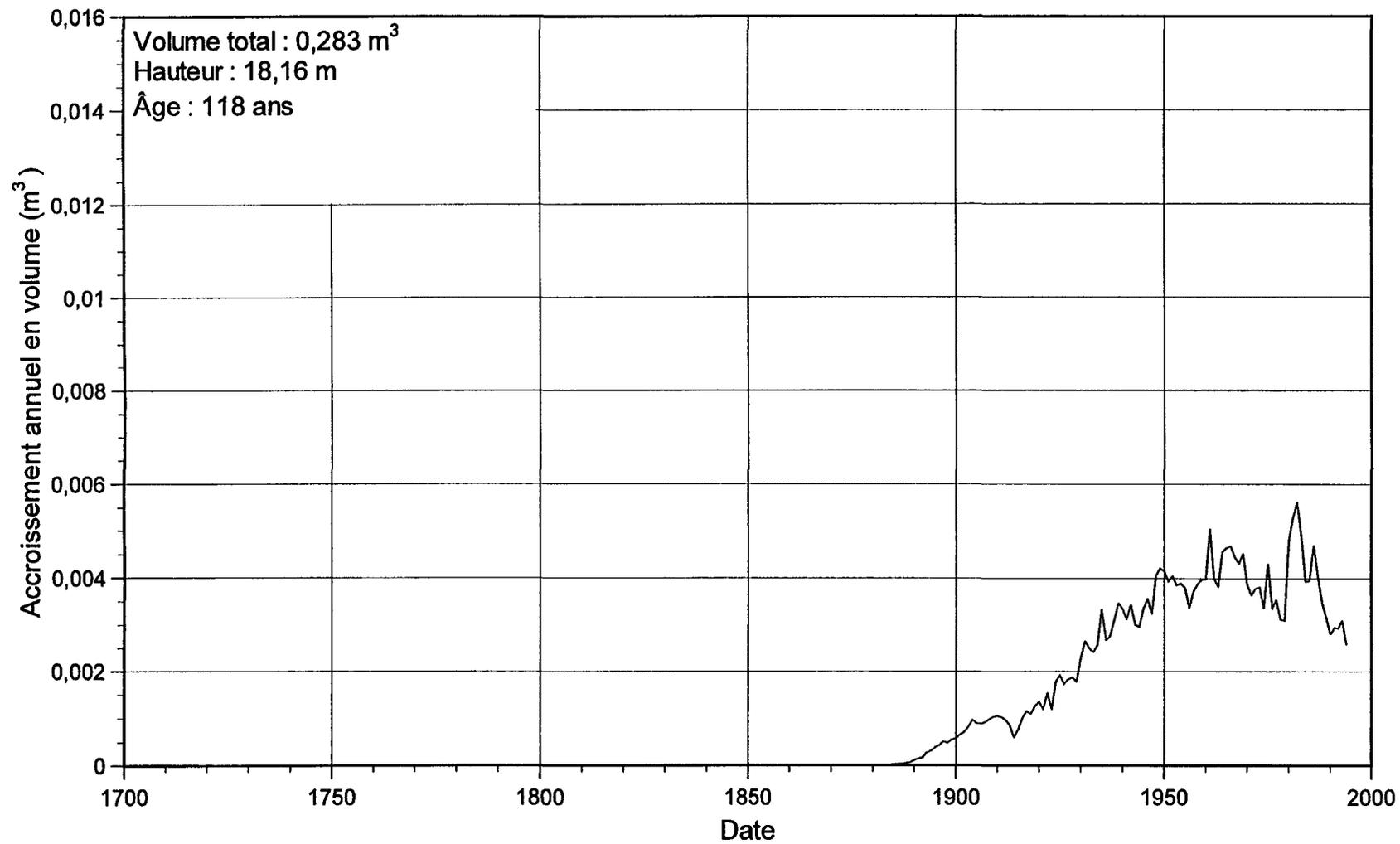


Figure C.15. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s08a05

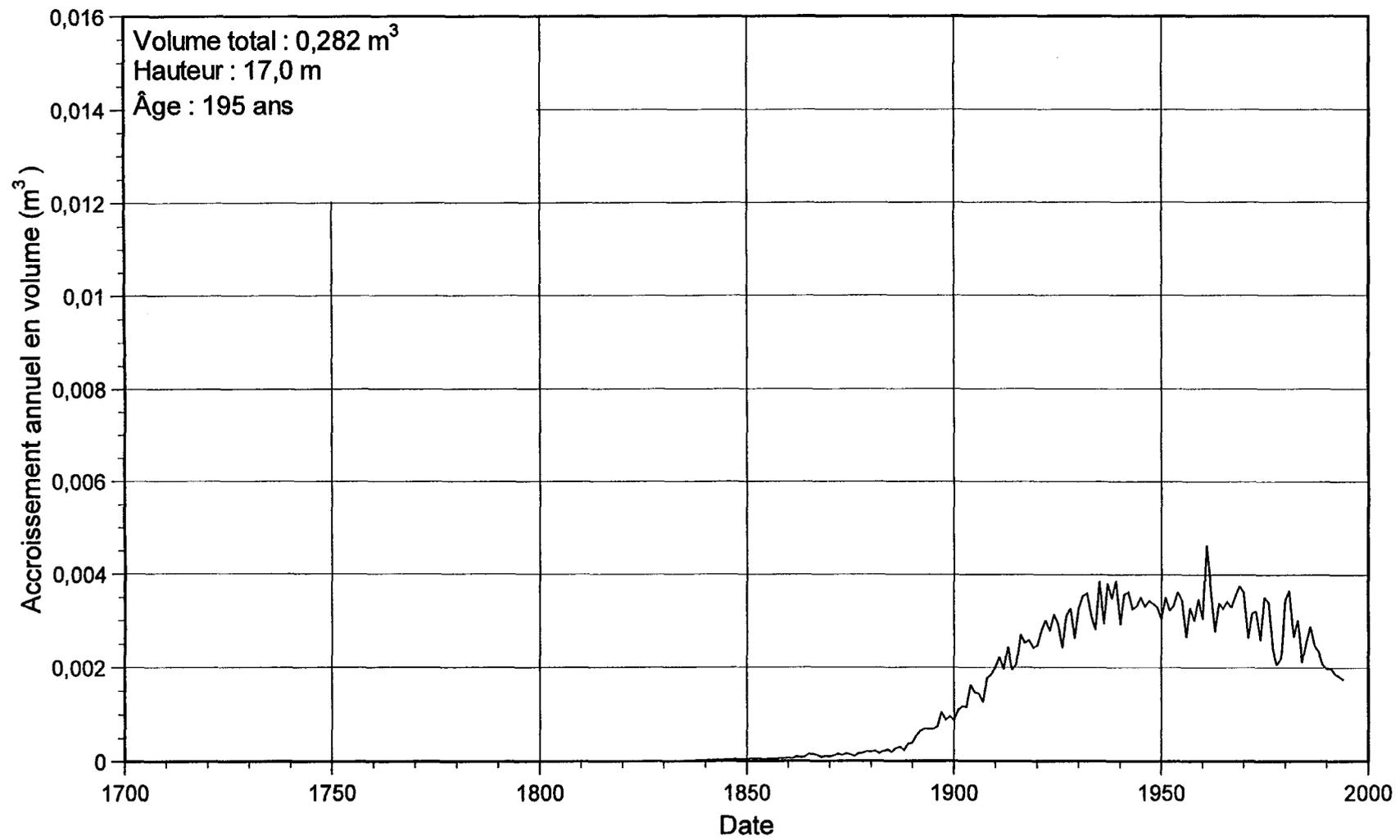


Figure C.16. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s10a03

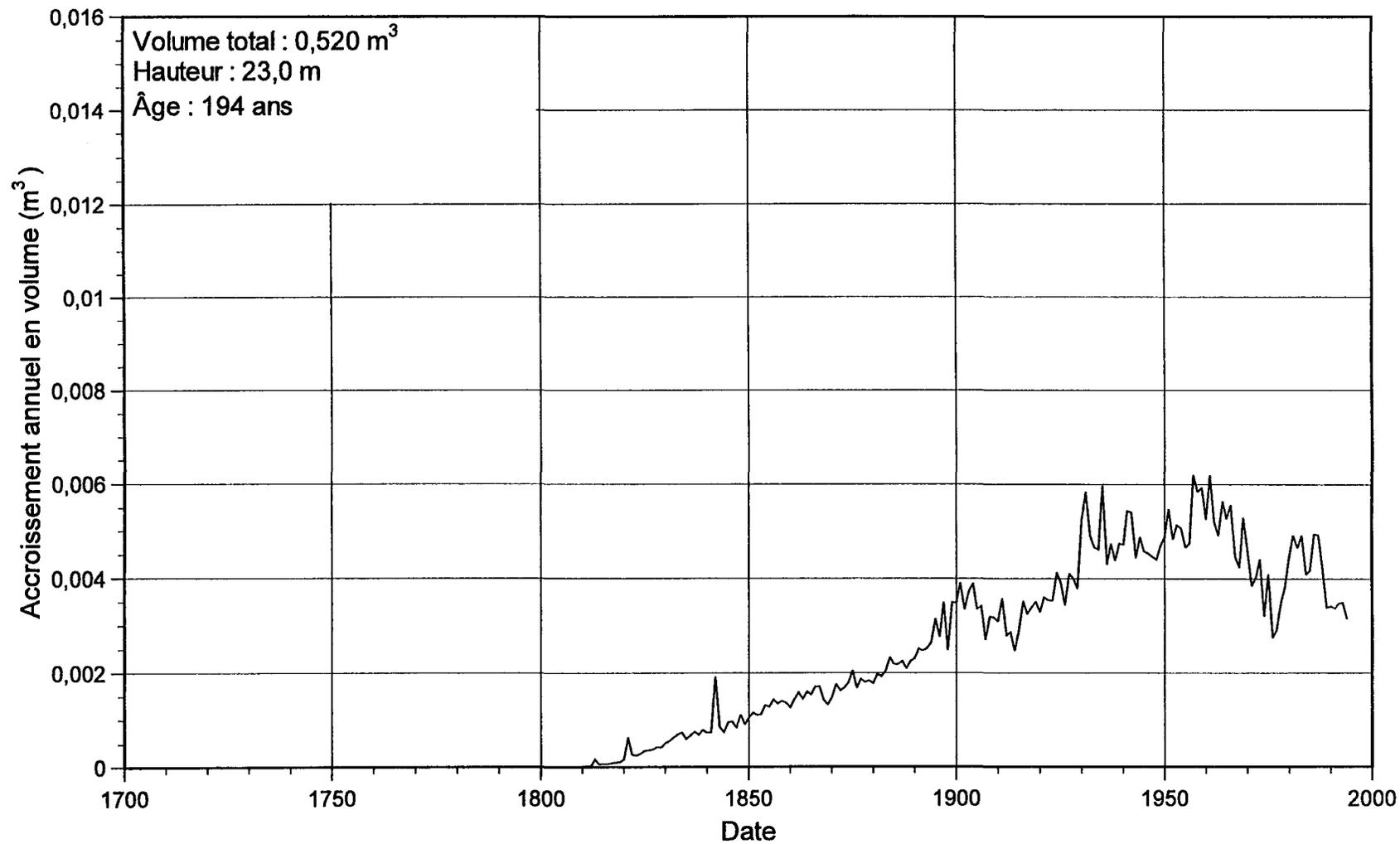


Figure C.17. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s11a01

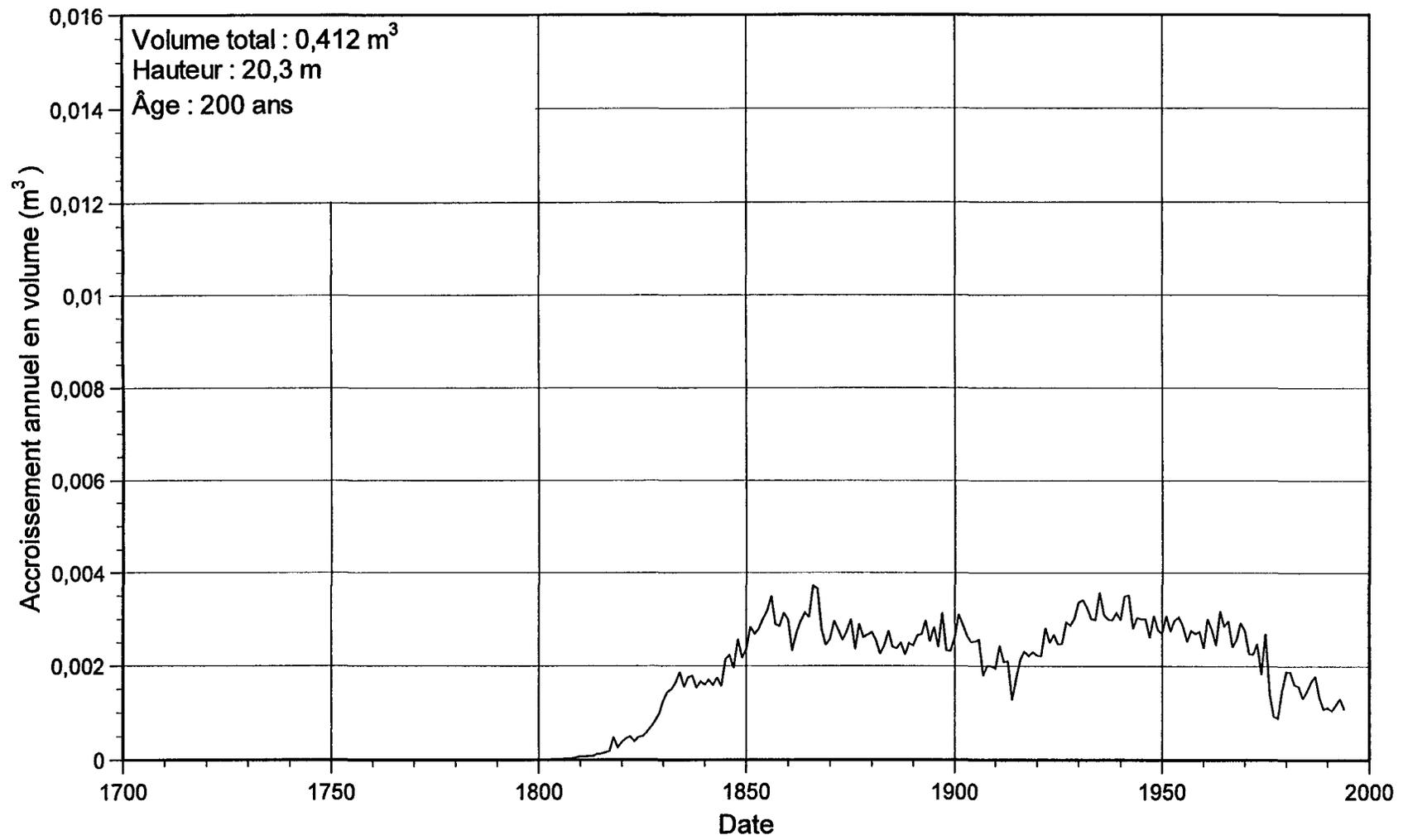


Figure C.18. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s11a03

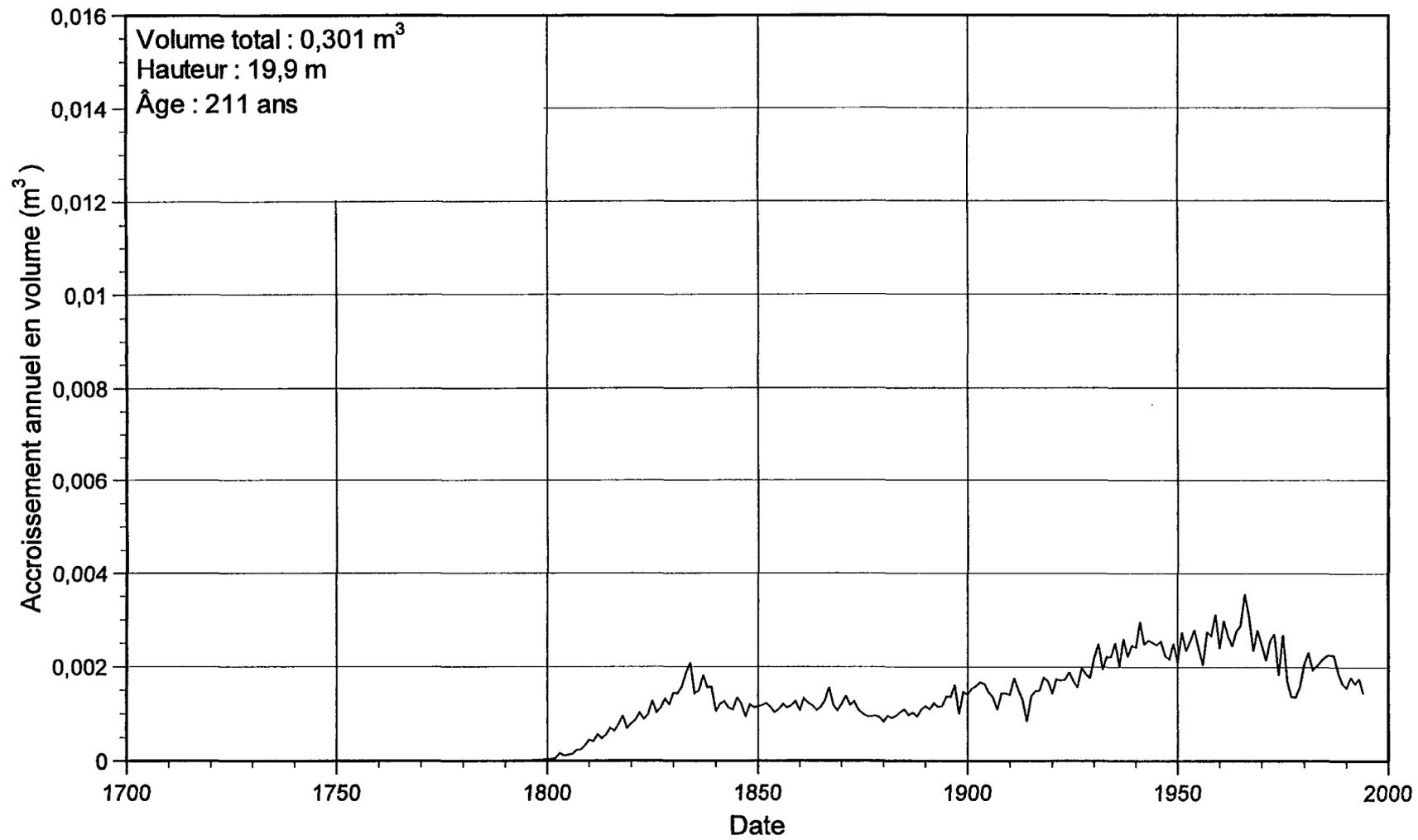


Figure C.19. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s11a05

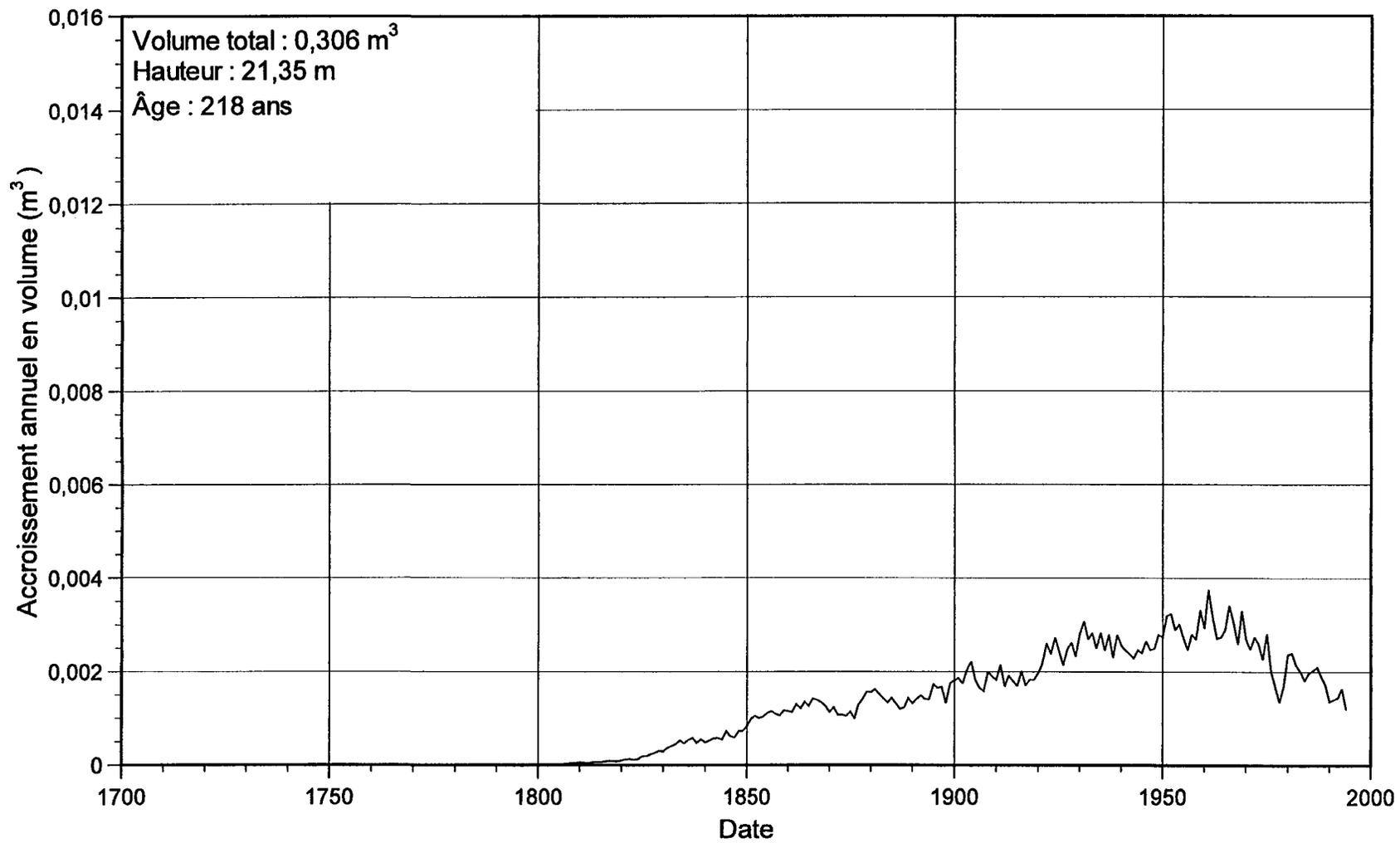


Figure C.20. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s13a02

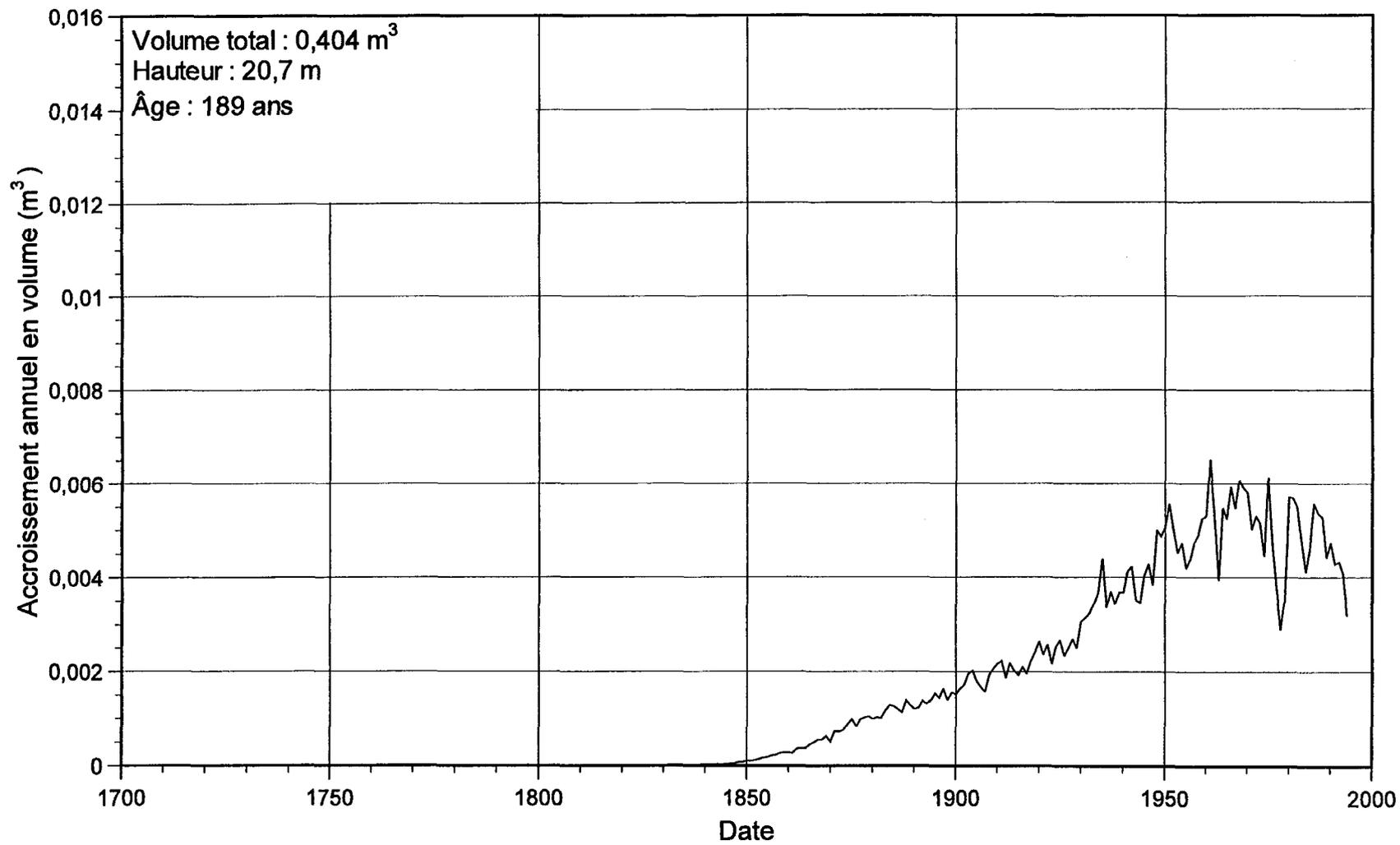


Figure C.21. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s13a05

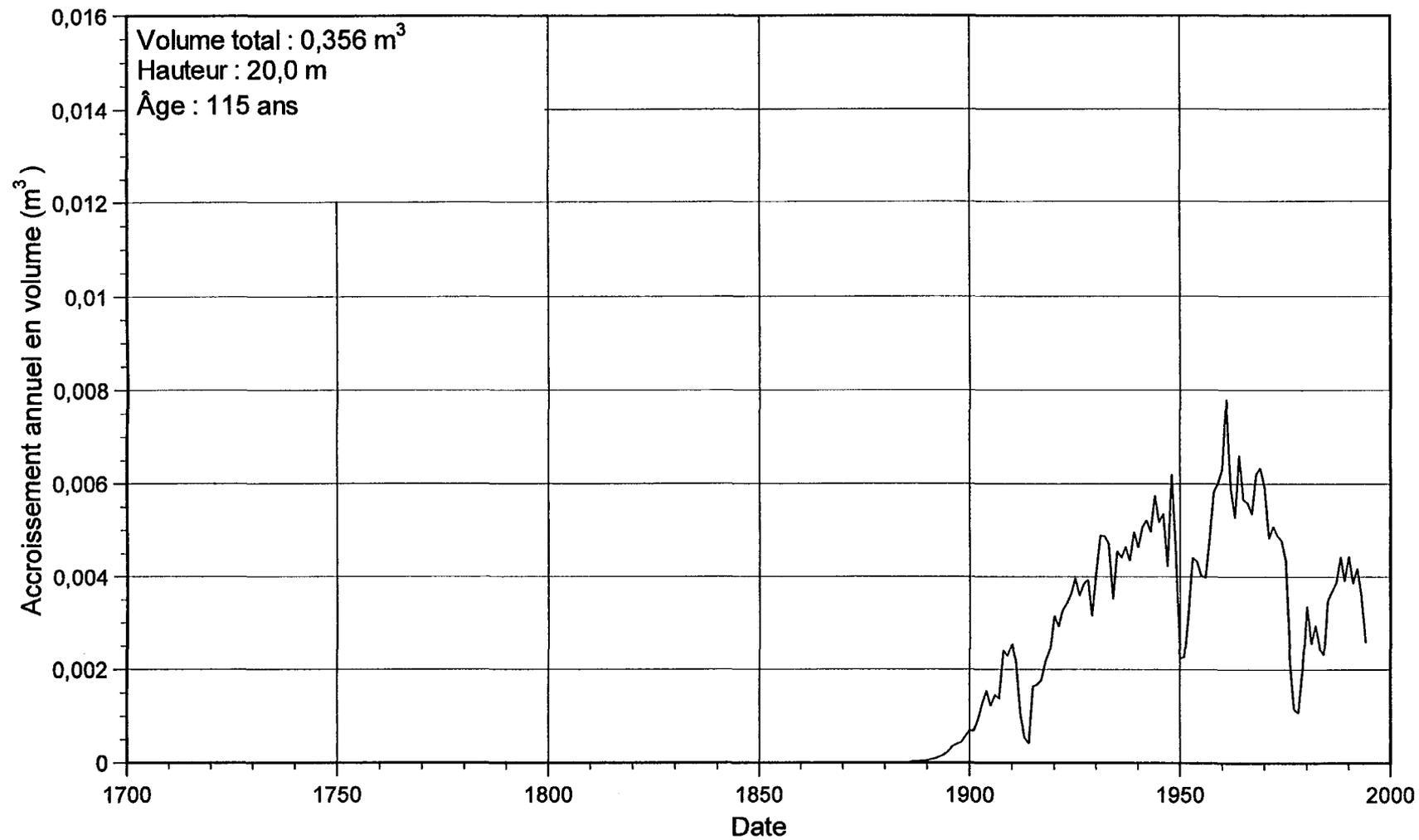


Figure C.22. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s18a01

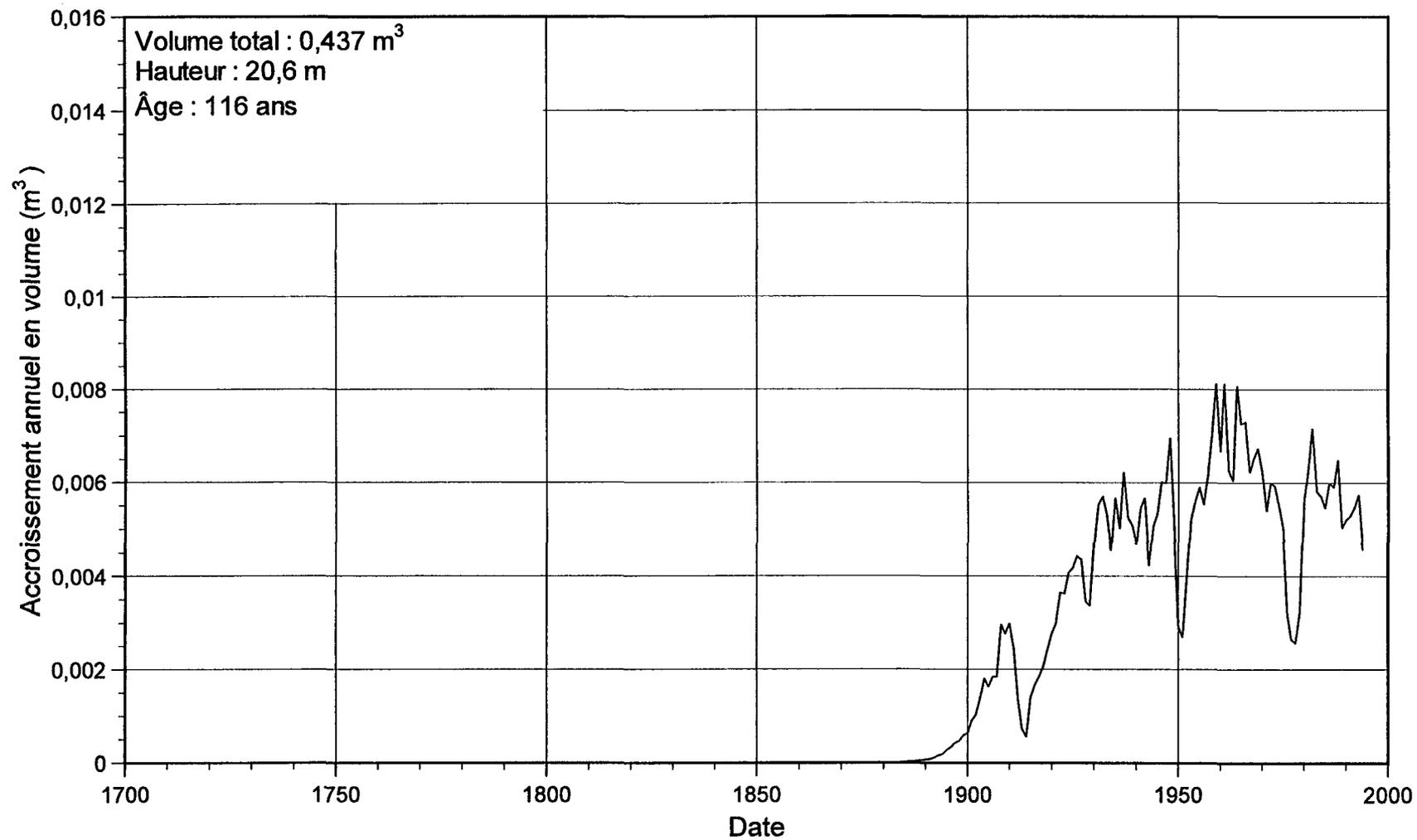


Figure C.23. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s18a02

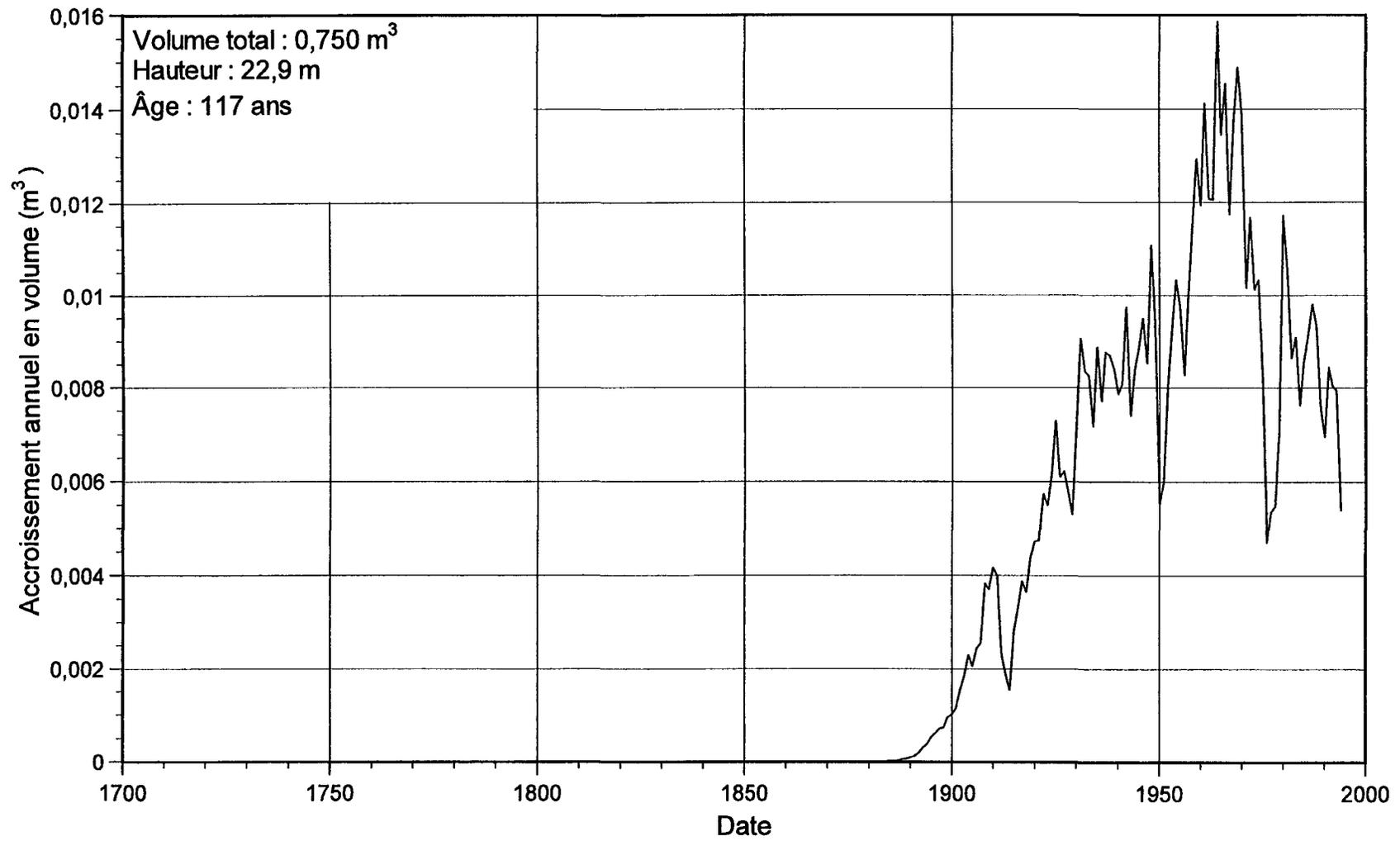


Figure C.24. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s18a03

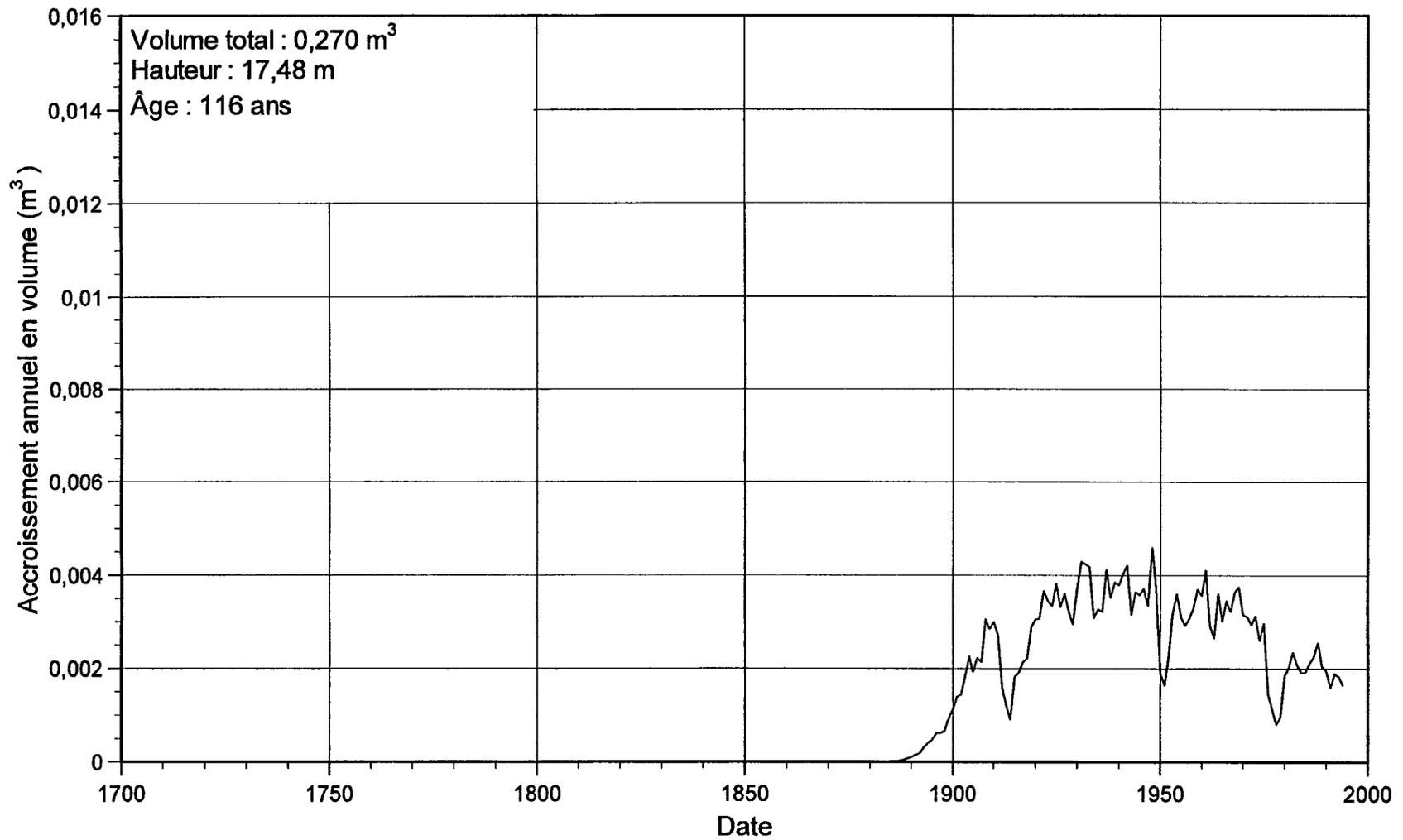


Figure C.25. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s18a04

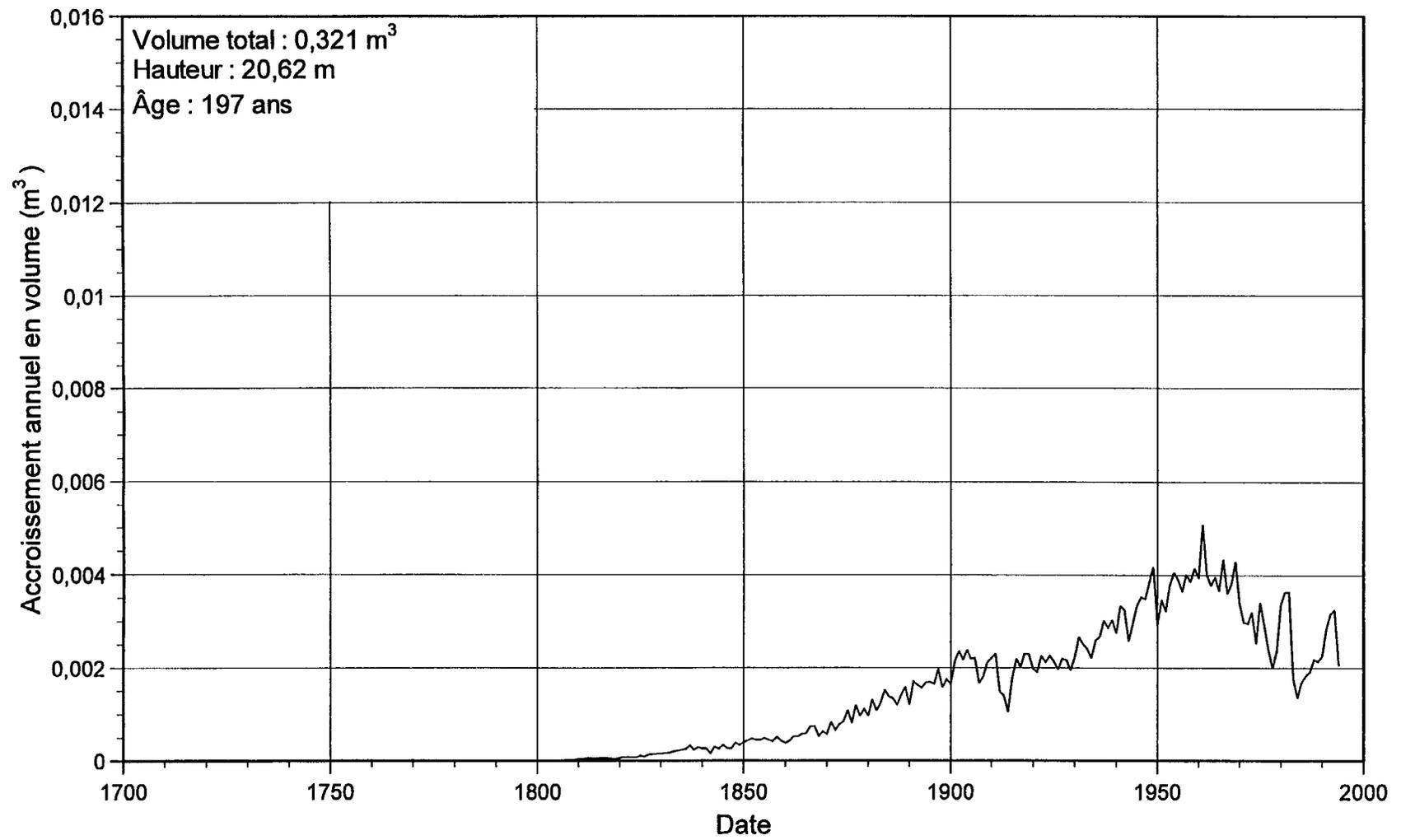


Figure C.26. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s21a01

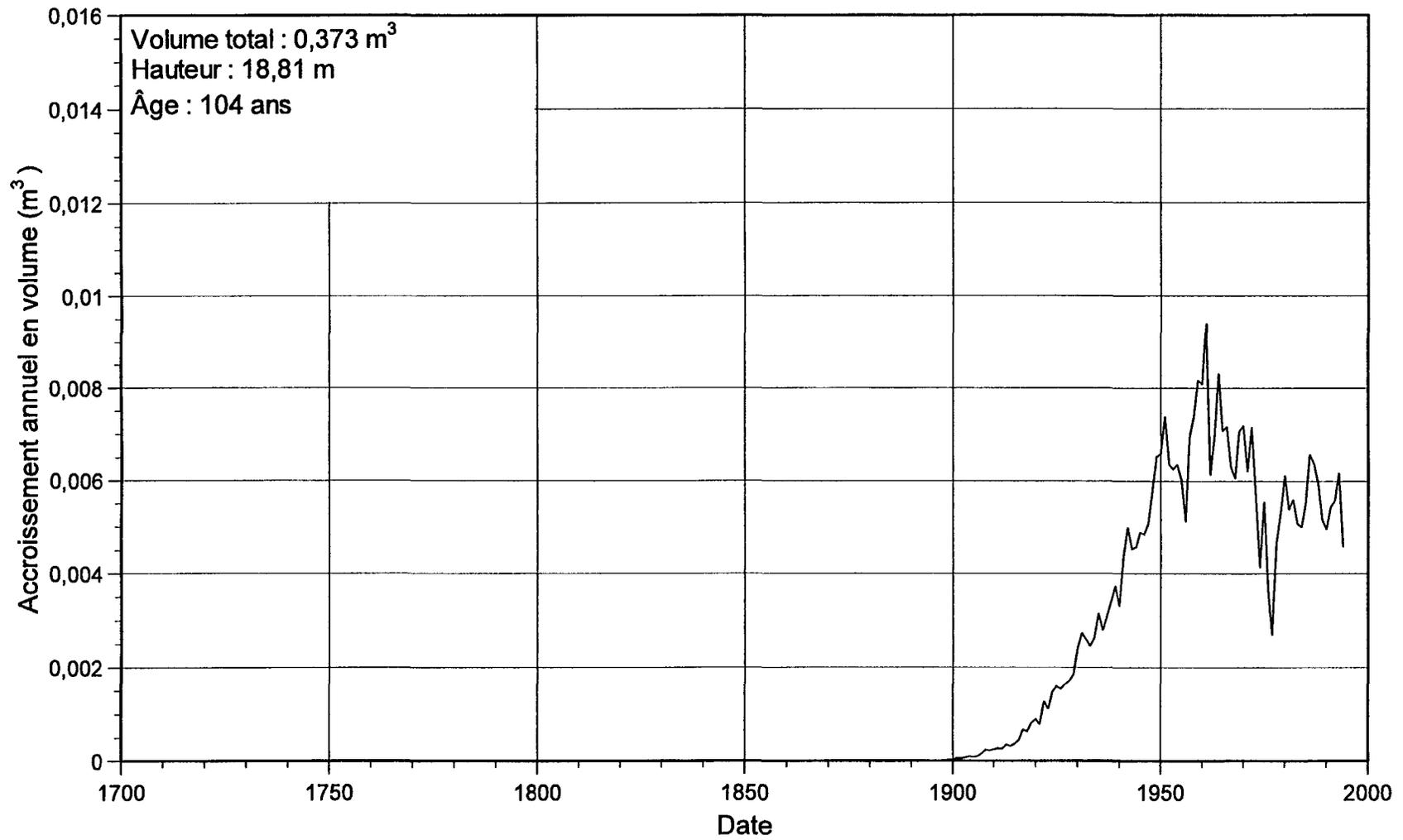


Figure C.27. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s25a01

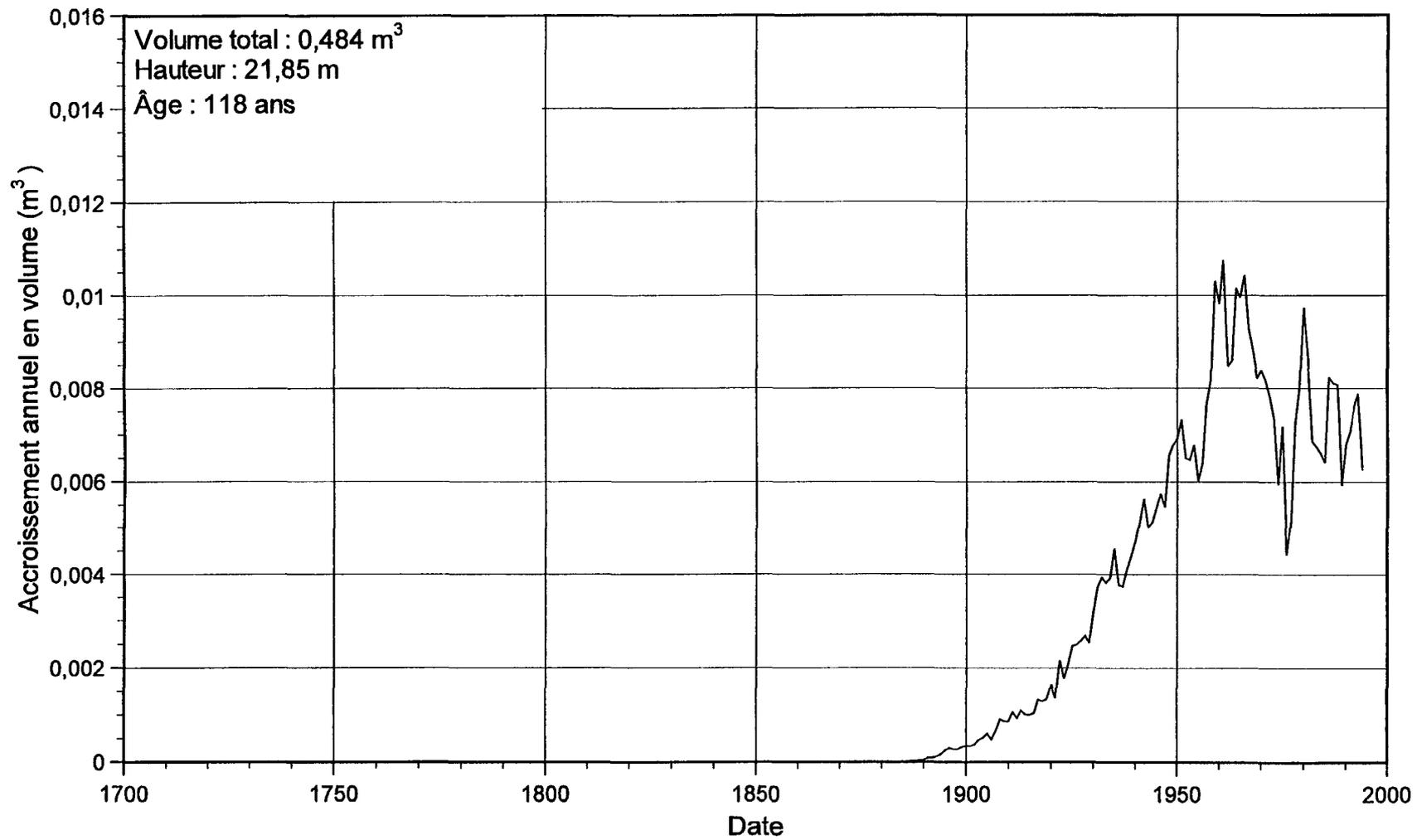


Figure C.28. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s25a02

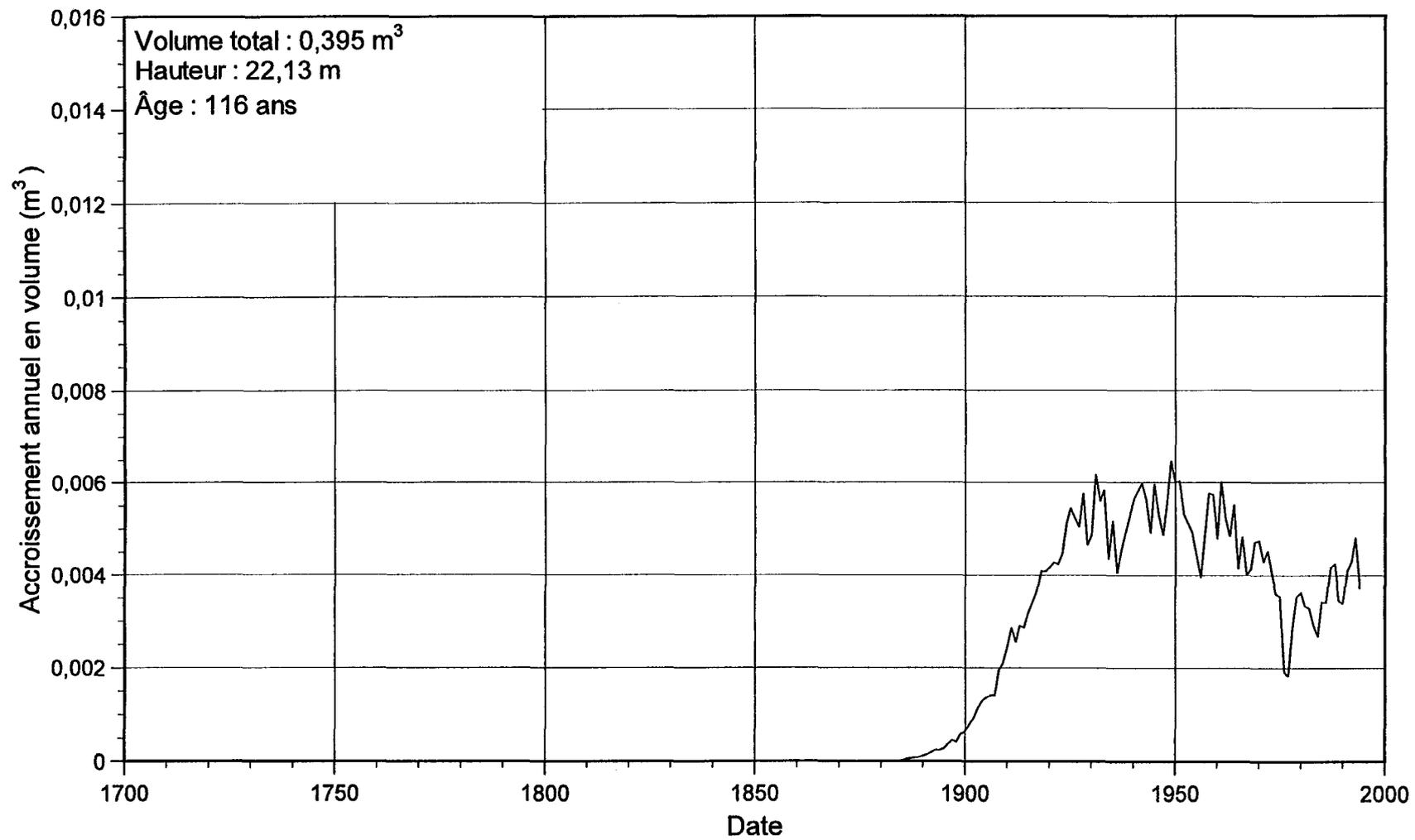


Figure C.29. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s25a03

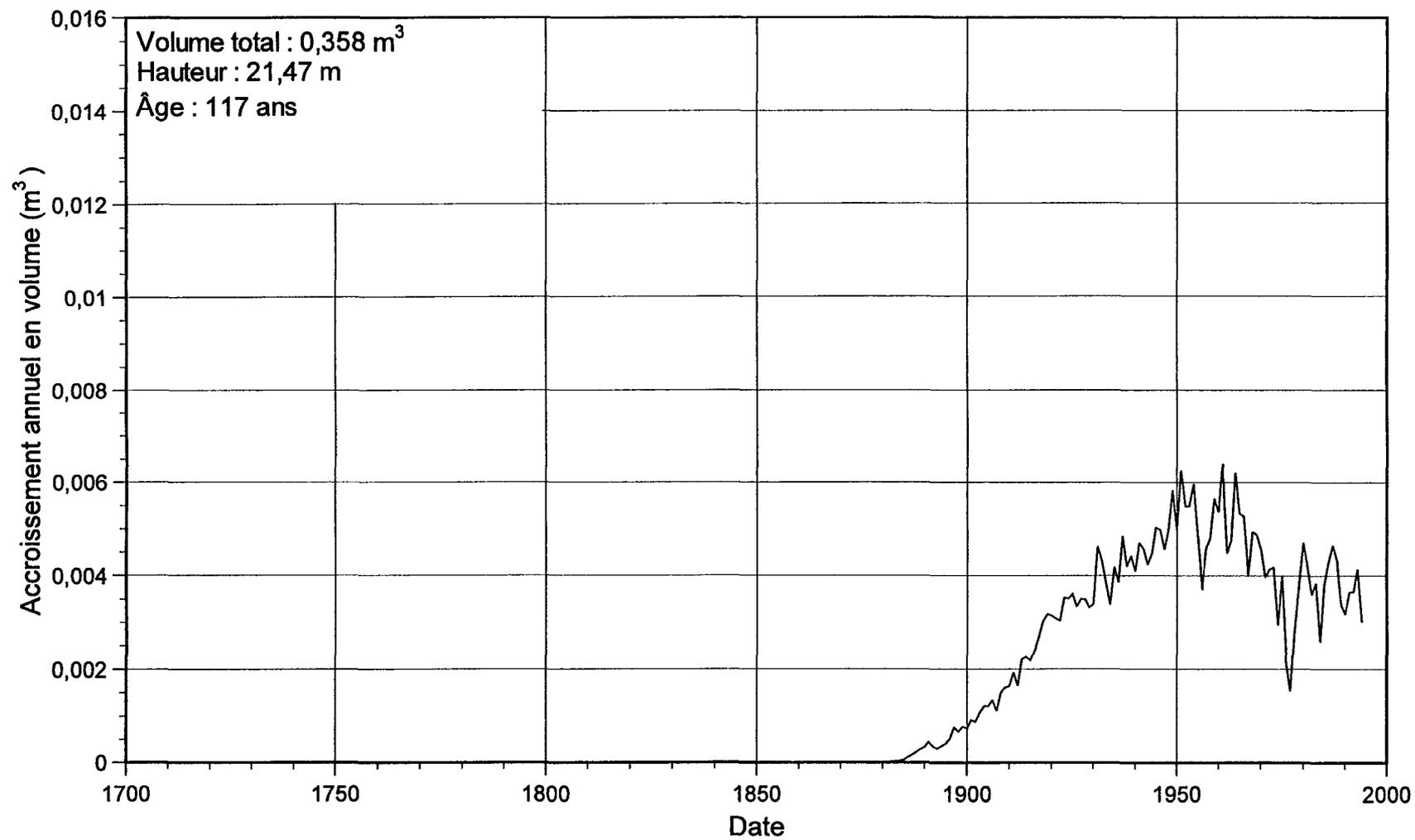


Figure C.30. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s25a05

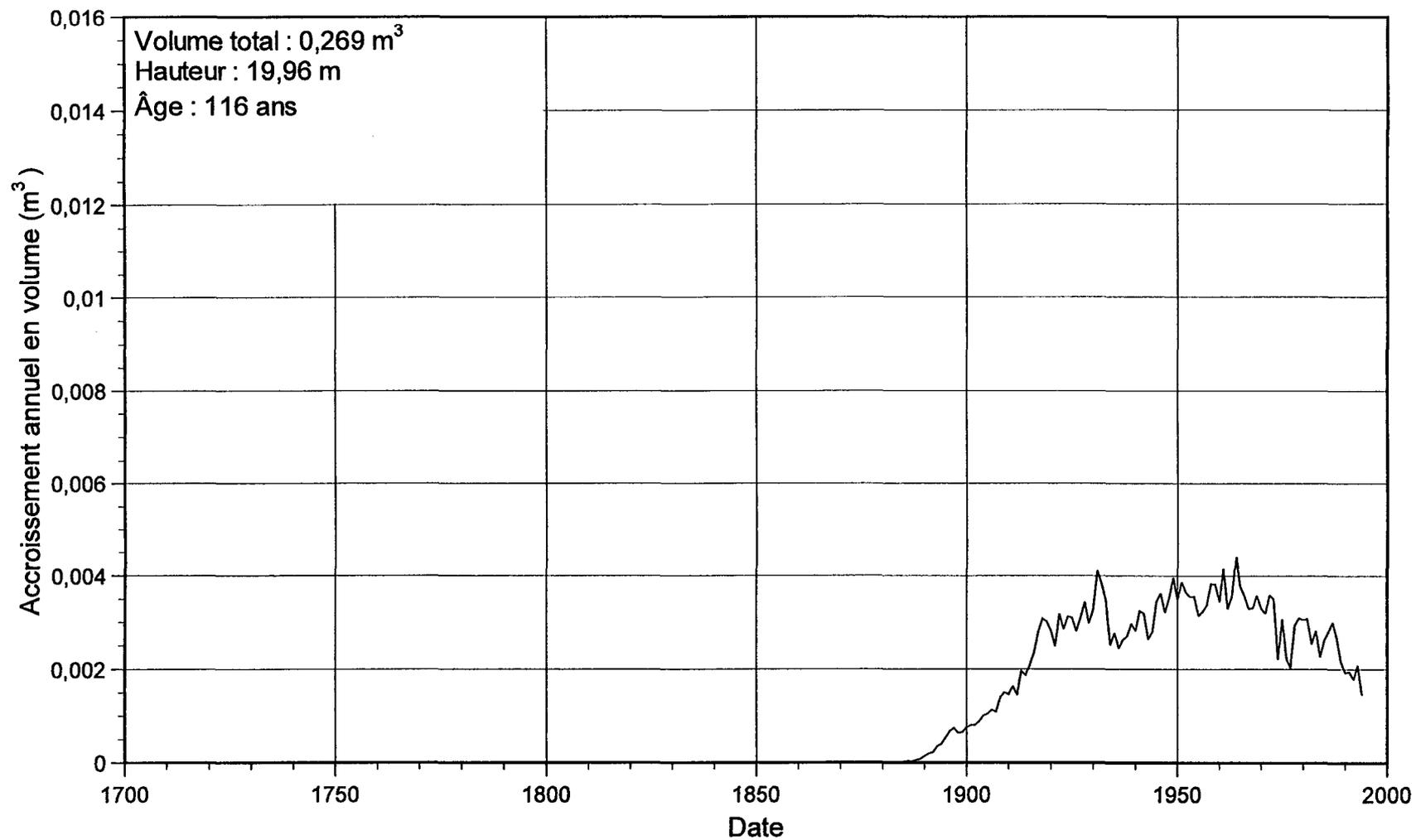


Figure C.31. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s26a01

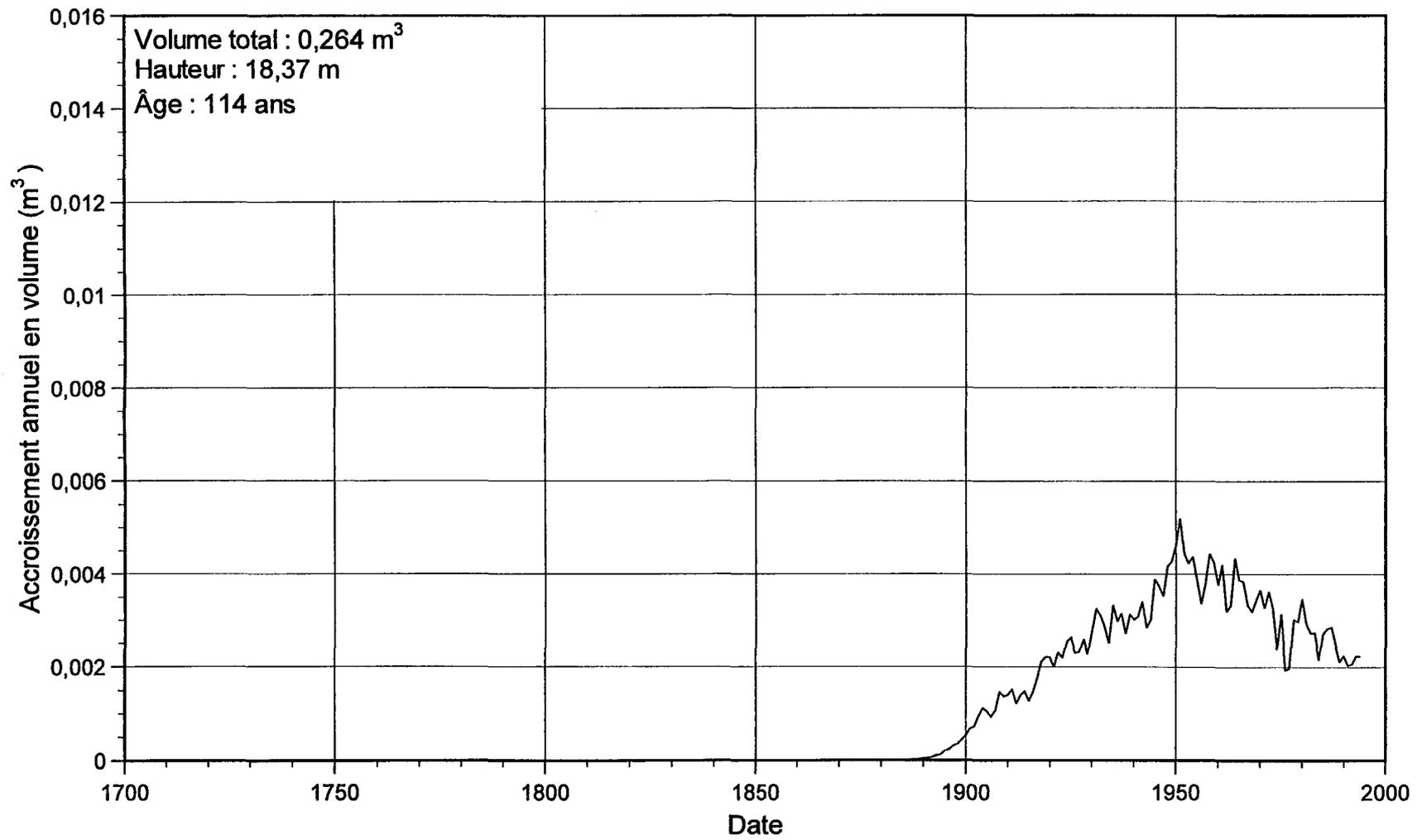


Figure C.32. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s26a02

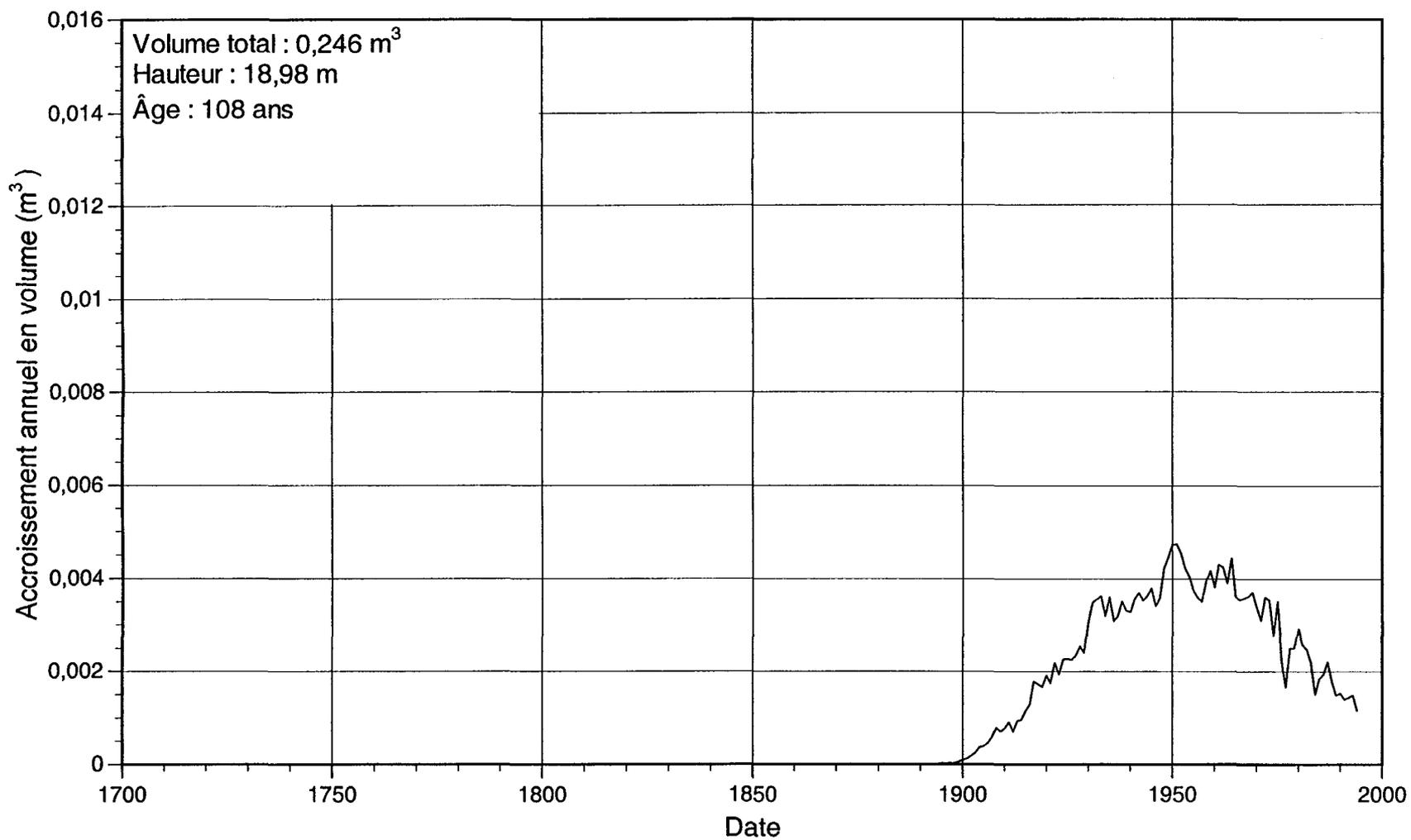


Figure C.33. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s26a05

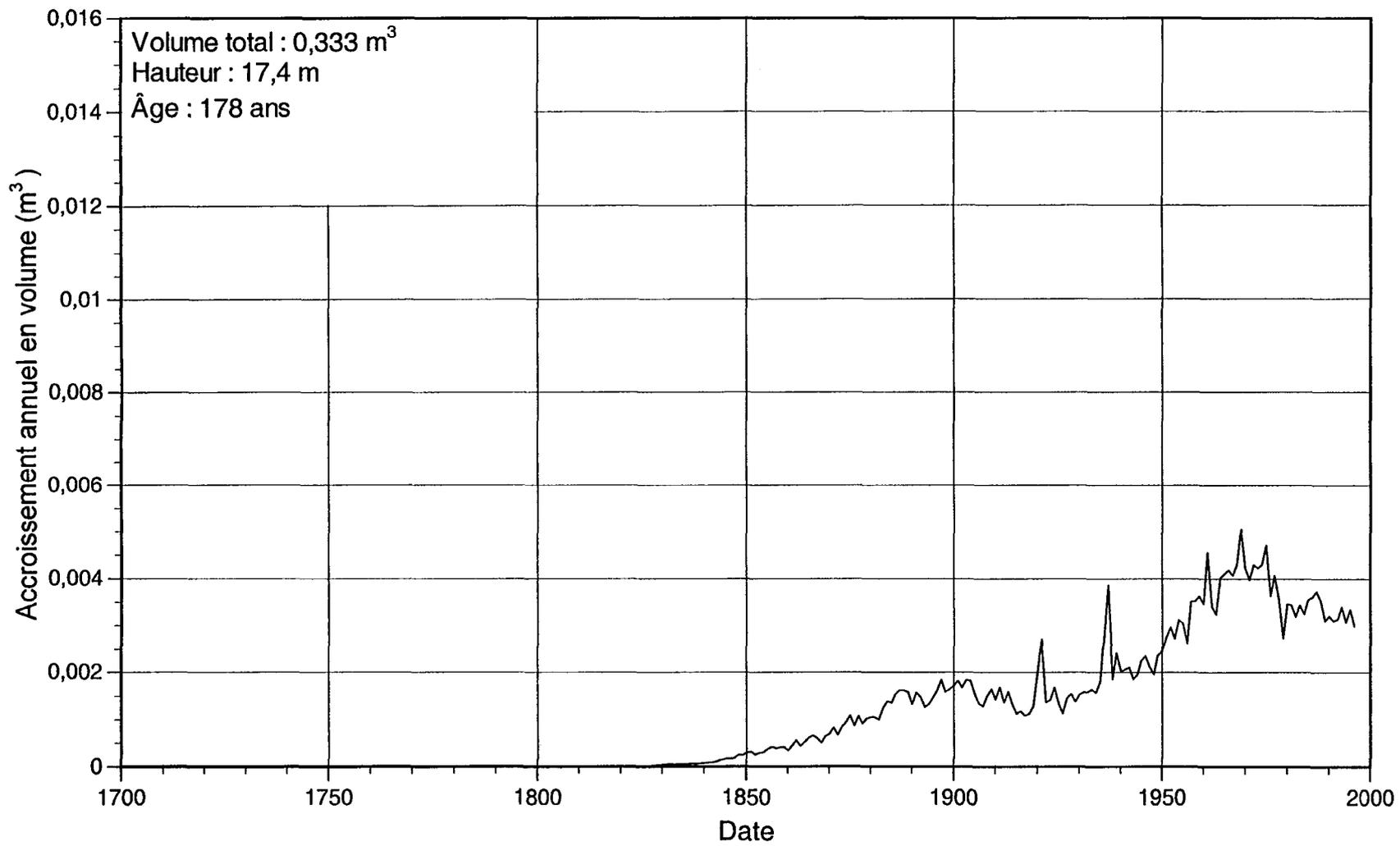


Figure C.34. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s30a04

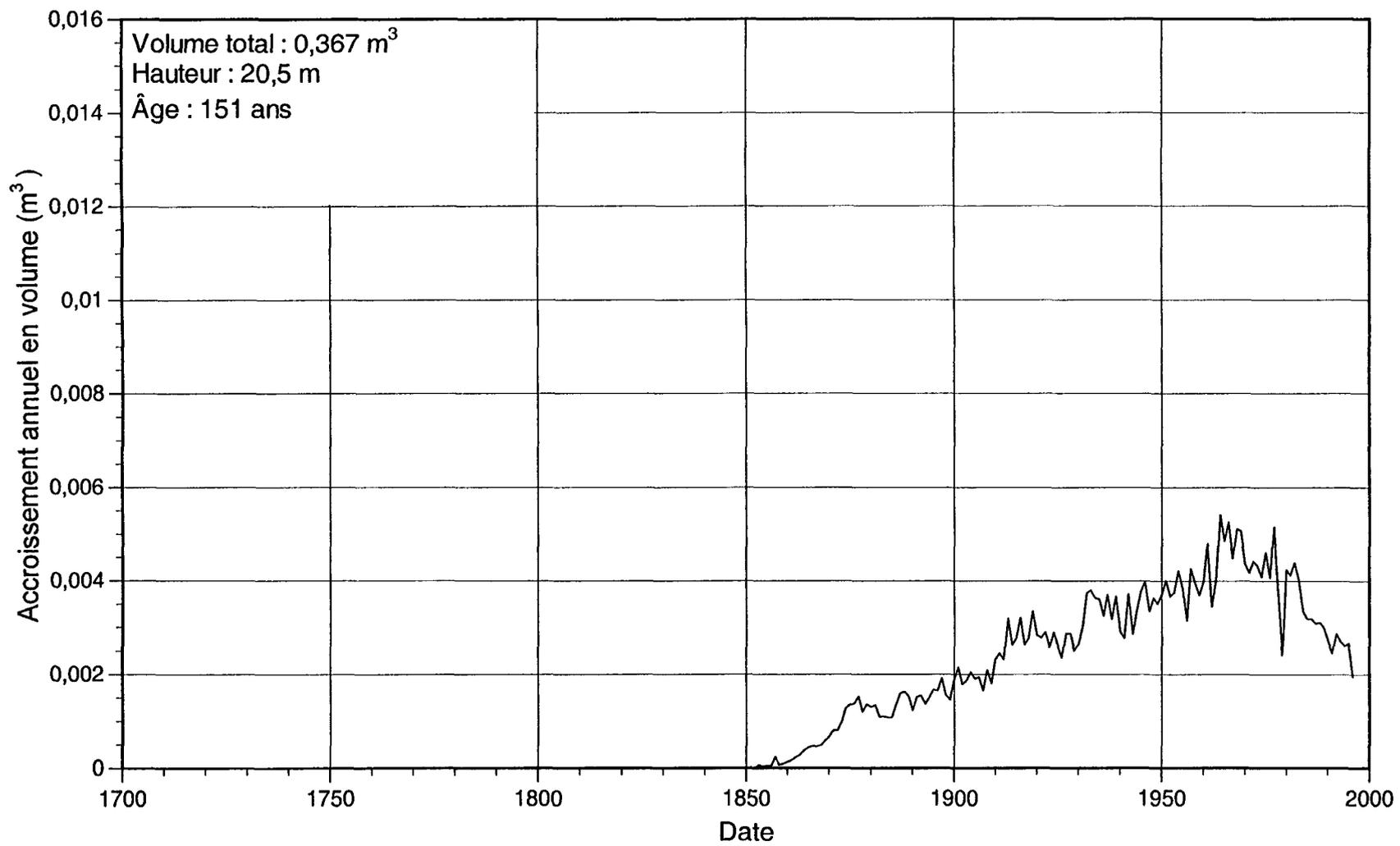


Figure C.35. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s32a01

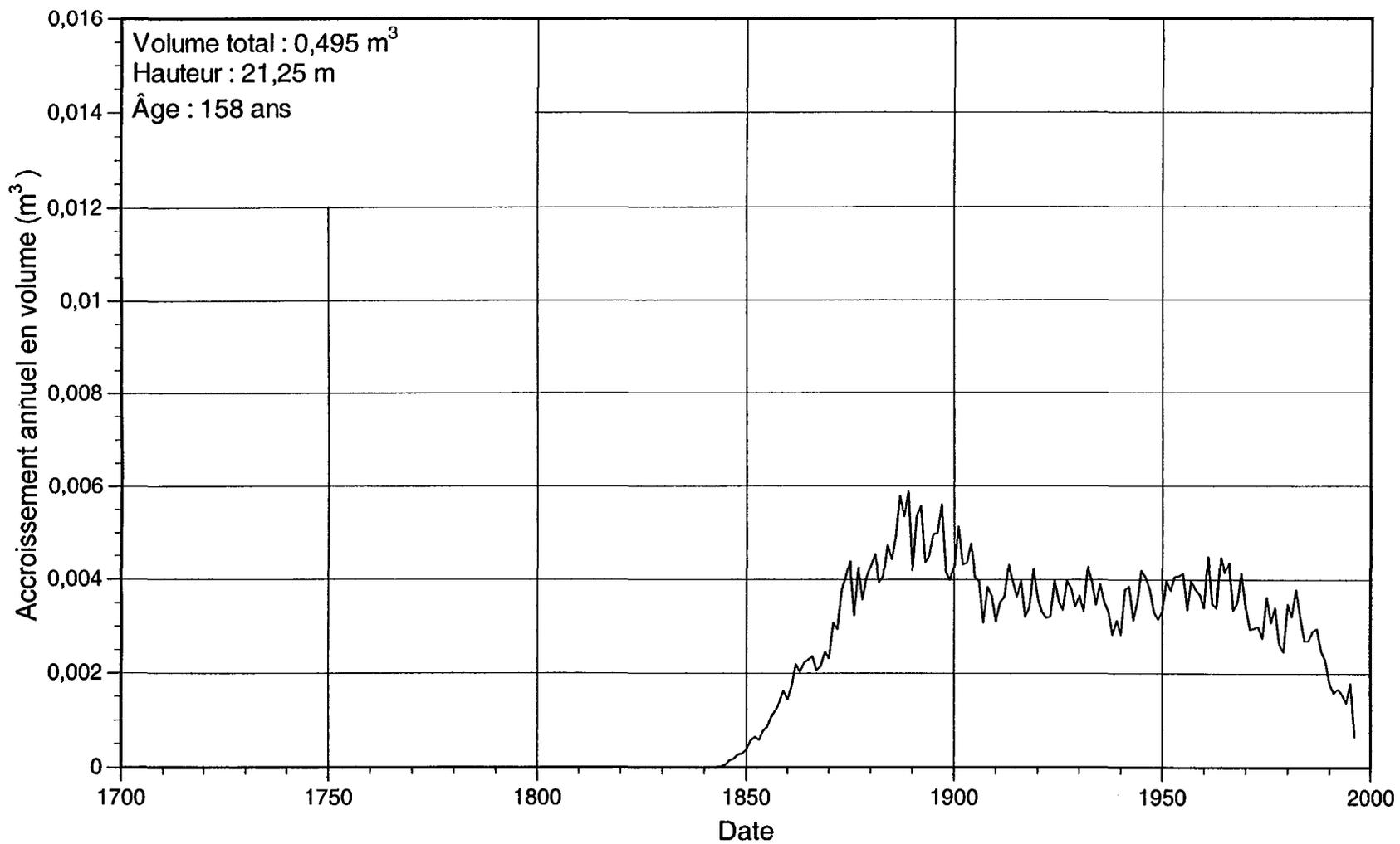


Figure C.36. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s32a02

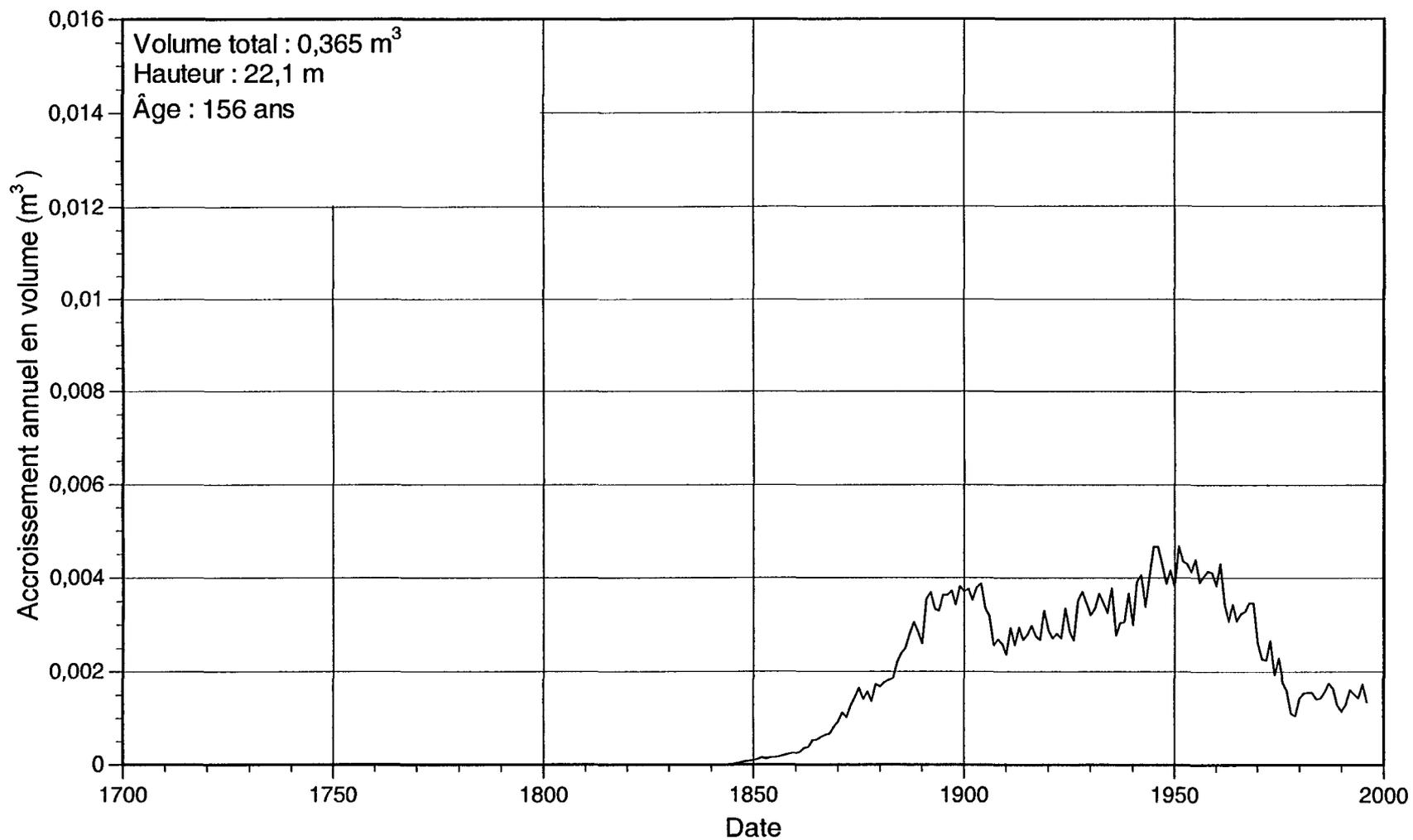


Figure C.37. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s32a03

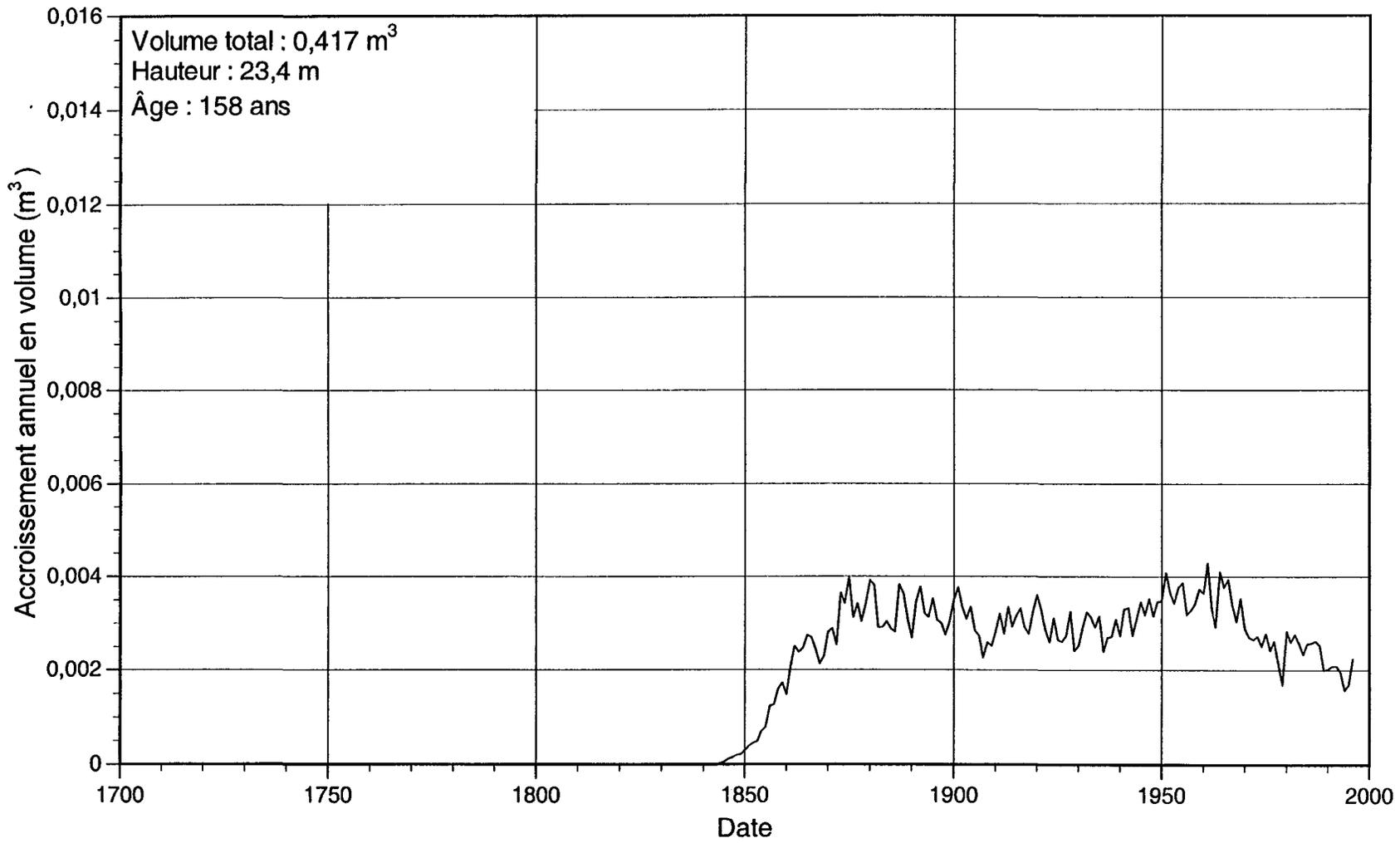


Figure C.38. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s32a04

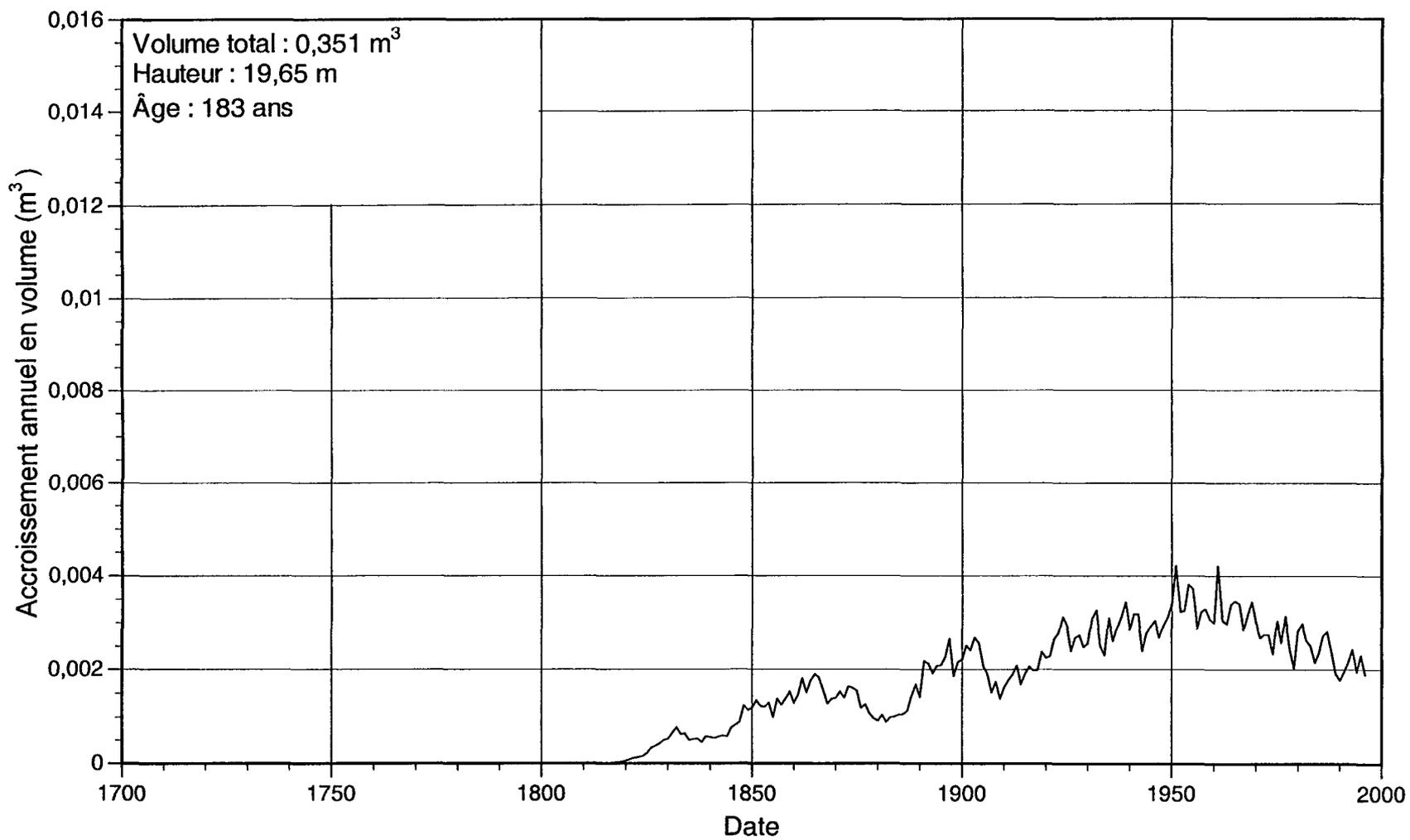


Figure C.39. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s35a01

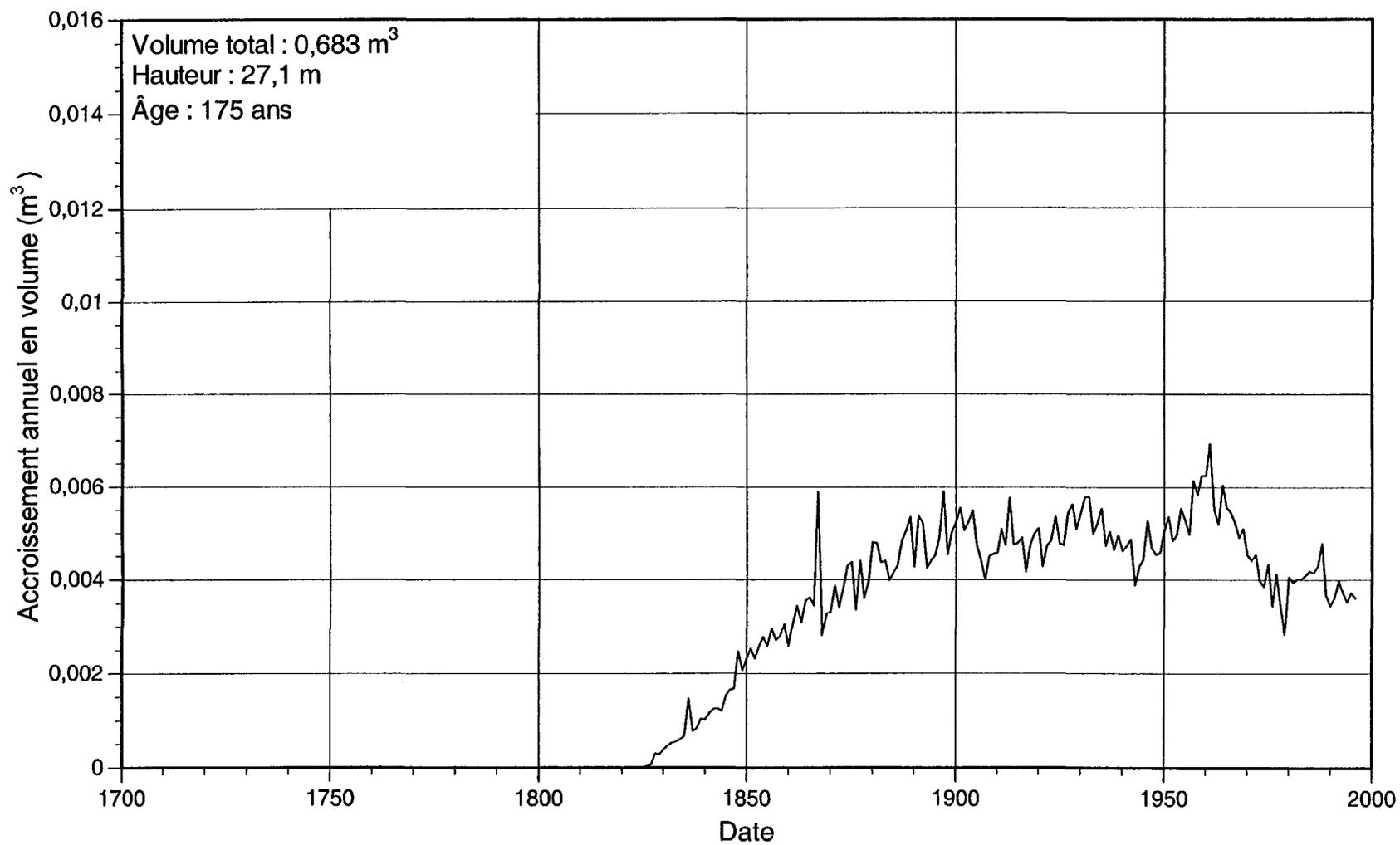


Figure C.40. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s35a02

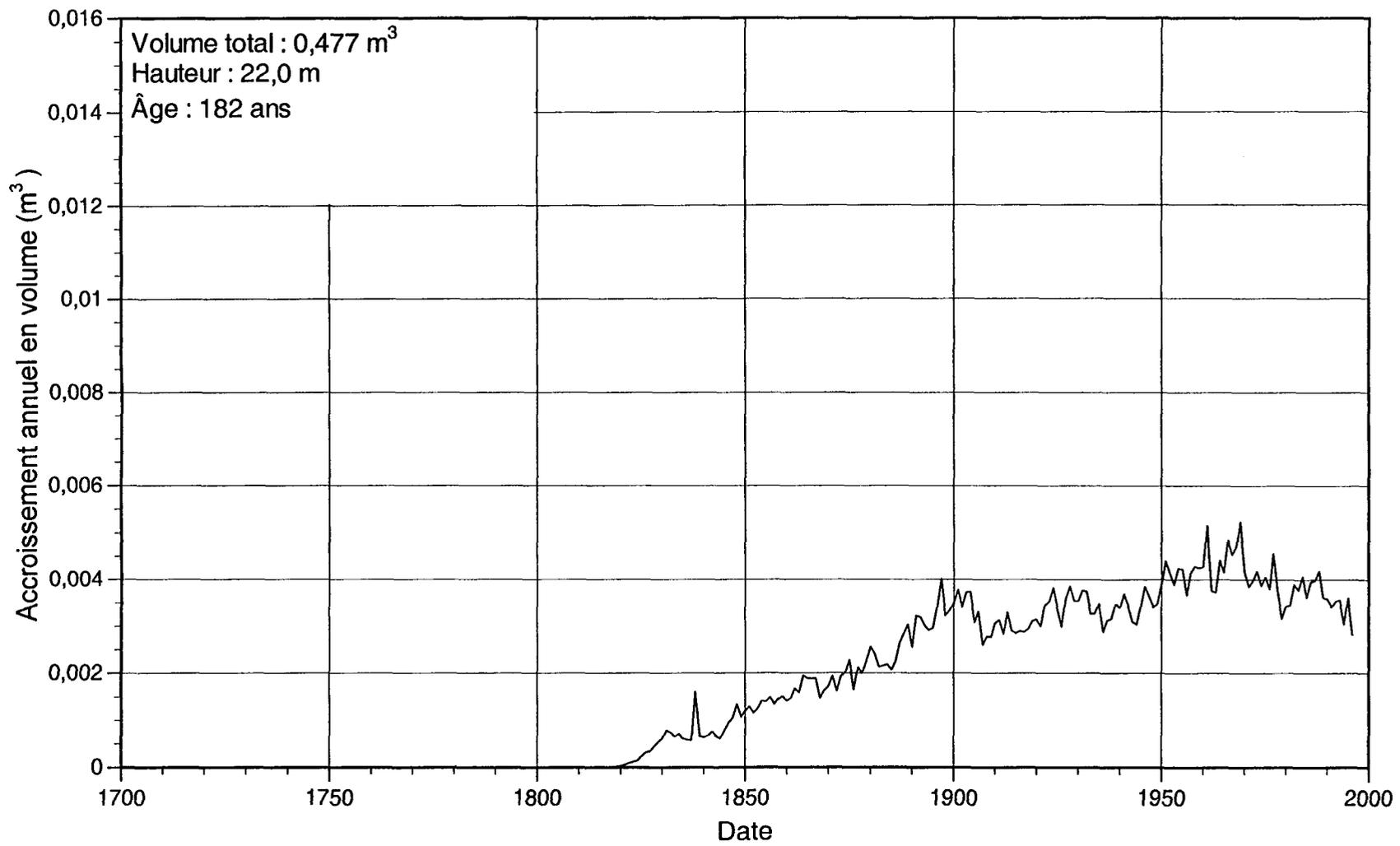


Figure C.41. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire s25a03

ANNEXE D

**Courbes de croissance des épinettes noires mortes
au moment de l'échantillonnage**

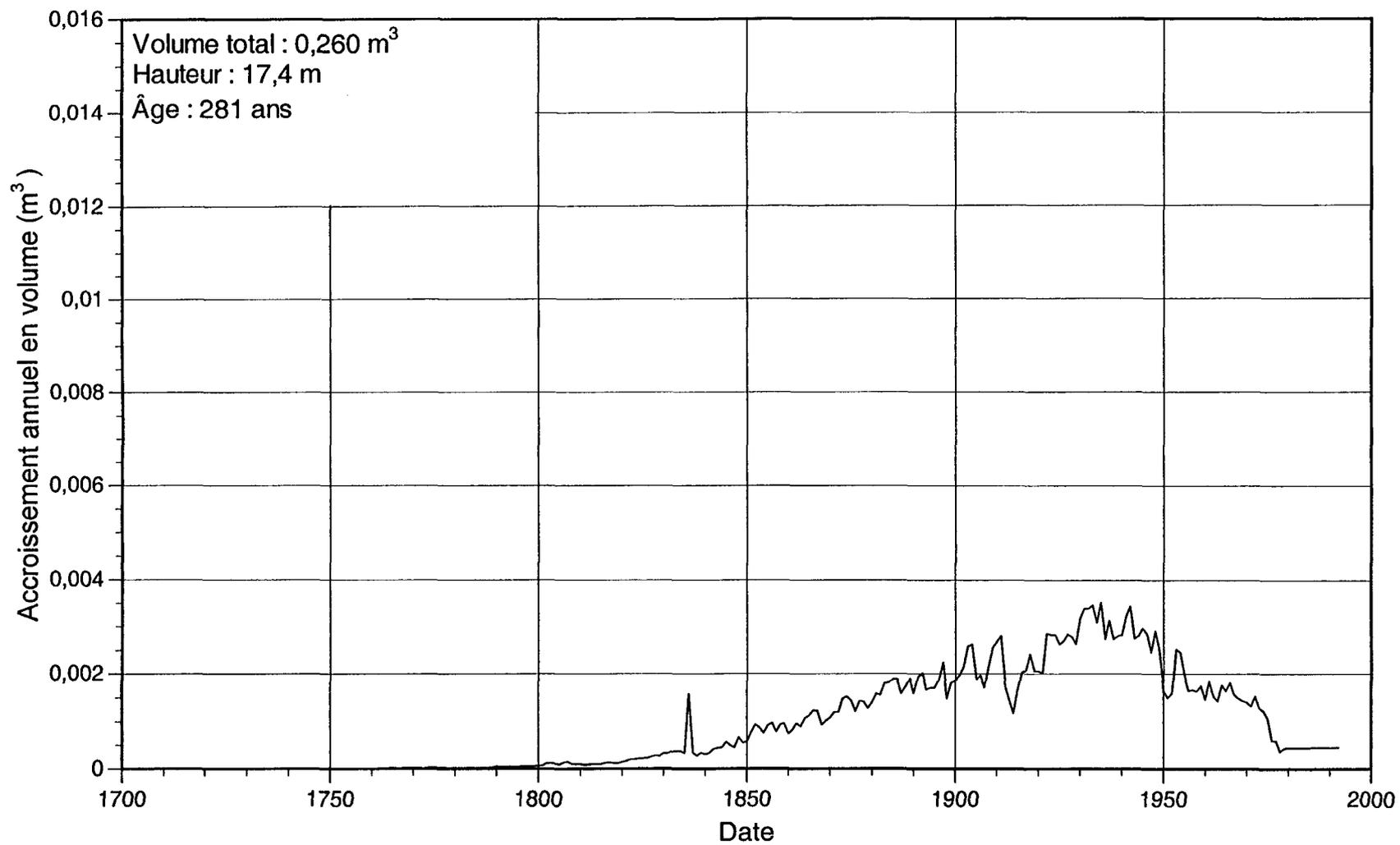


Figure D.1. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire I01

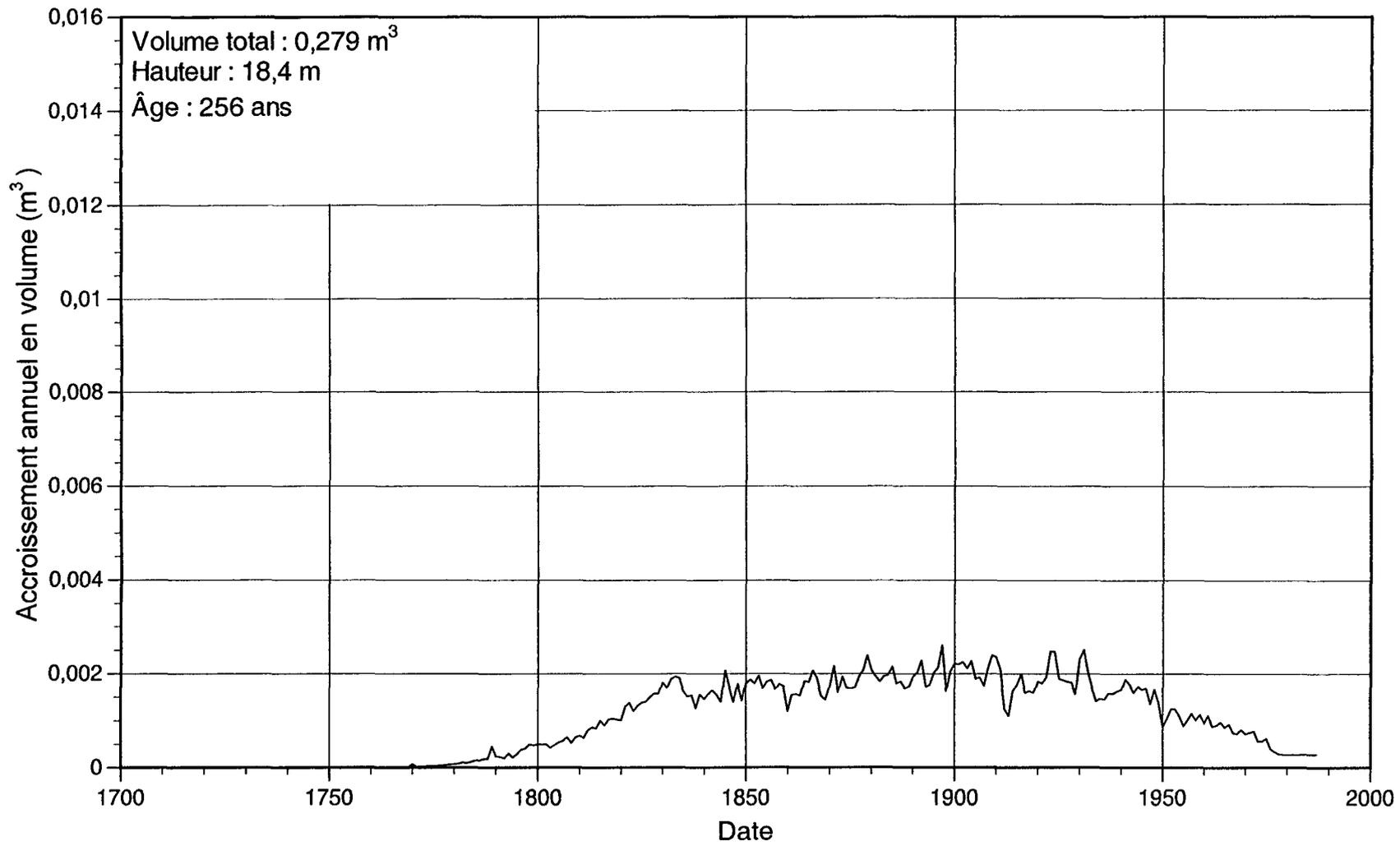


Figure D.2. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire I03

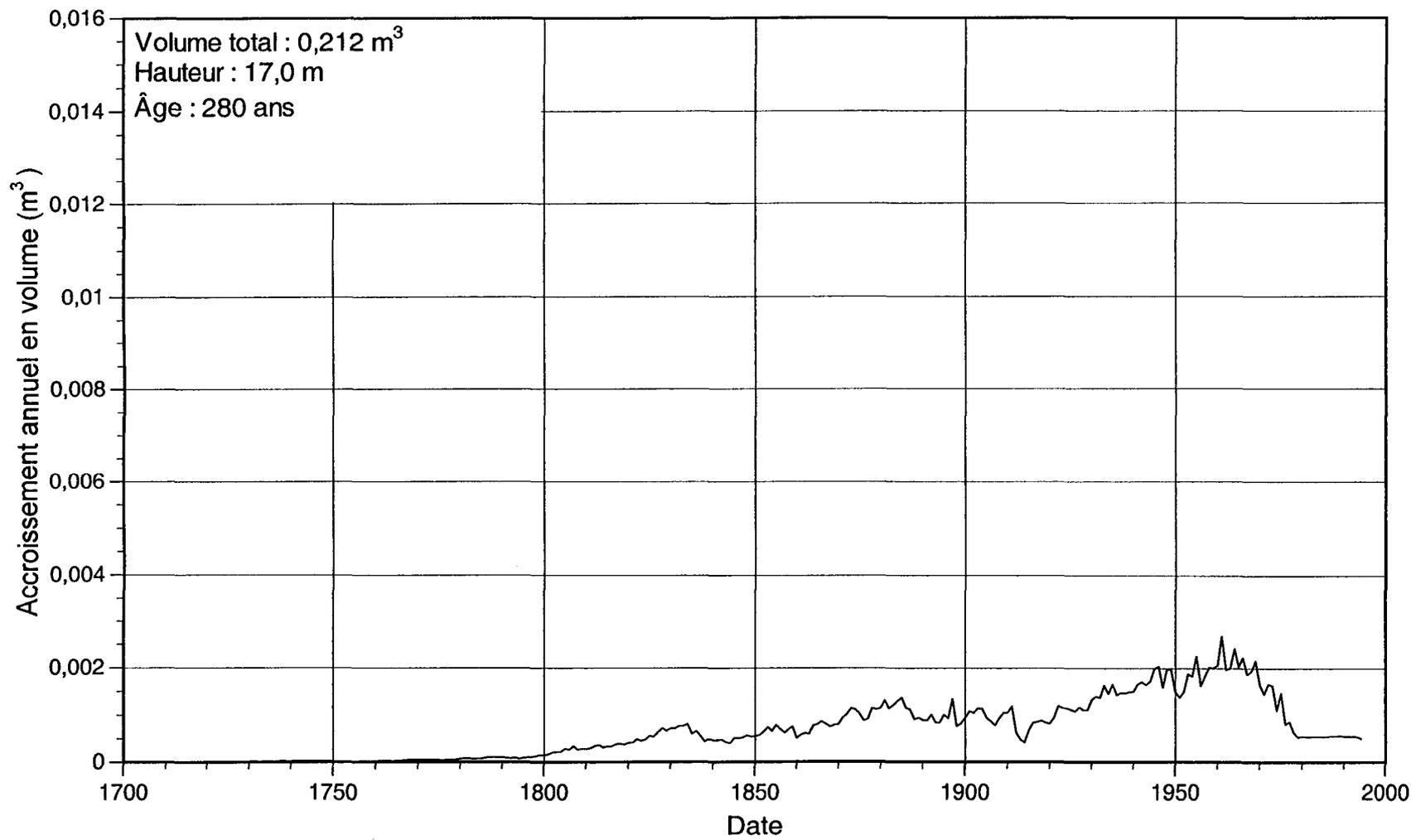


Figure D.3. Graphique de l'accroissement annuel en volume pour l'épinette noire I04