



Université du Québec à Chicoutimi

RAPPORT FINAL
PRÉSENTÉ À
MONSIEUR SYLVAIN PARENT
ET
MONSIEUR DANIEL LORD

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU COURS
1BIO603 INITIATION À LA RECHERCHE
DU
PROGRAMME DE BACCALAURÉAT EN BIOLOGIE

PAR
AUDREY TURCOTTE

ÉTALEMENT LATÉRAL DE LA CIME COMME MÉCANISME EFFICACE DE
PERSISTANCE EN SOUS-BOIS CHEZ LES GAULIS DE SAPIN BAUMIER

4 MAI 2004

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES	I
LISTE DES TABLEAUX.....	II
LISTE DES FIGURES.....	III
LISTE DES PHOTOGRAPHIES.....	IV
INTRODUCTION.....	5
LA PERSISTANCE EN SOUS-BOIS	5
LES ADAPTATIONS DE LA TOLÉRANCE À L'OMBRE	6
LE SAPIN BEAUMIER	8
HYPOTHÈSE.....	10
OBJECTIFS	10
MATÉRIEL ET MÉTHODES	11
DESCRIPTION DU SITE	11
ÉCHANTILLONNAGE.....	11
VARIABLES MESURÉES	12
TRAITEMENT DES DONNÉES.....	15
RÉSULTATS	17
DISCUSSION	23
CARACTERISTIQUES DES GAULIS	23
CONTRIBUTION DES VERTICILLES À L'ÉTALEMENT ET À LA CROISSANCE	23
CONCLUSIONS.....	25
BIBLIOGRAPHIE	26

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Caractéristiques principales des gaulis ($n = 20$) de sapins en parapluie de l'échantillon	17
---	----

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Localisation du site d'étude.....	11
Figure 2: Projection verticale de la cime d'un gaulis oppressé obtenue avec le.....	14
Figure 3: Variation de la contribution à la surface de projection verticale (n = 227; r = 0,3323; p < 0,0001) et du rapport P/NP des verticilles (n = 221; r = -0,6319; p < 0,0001) selon leur niveau dans la cime.	18
Figure 4: Variation du rapport P/NP en fonction de la longueur de la branche (n = 267).	19
Figure 5: Évolution du poids sec total des verticilles le long du tronc selon l'âge minimal du verticille (n = 220).....	20
Figure 6: Évolution de la vigueur des branches (P/NP moyen) le long du tronc selon l'âge minimal des branches (n = 220).....	21
Figure 7: Variation du nombre de cernes manquants trouvés à la base des branches en fonction de leur rapport P/NP (n = 260).	22

LISTE DES PHOTOGRAPHIES

Photographie 1: Vue latérale et en plongée d'un gaulis de sapin baumier oppressé	12
Photographie 2 : Montage de la cime sur le dispositif de mesure des projections.....	13

INTRODUCTION

LA PERSISTANCE EN SOUS-BOIS

Avant d'atteindre la maturité sexuelle, les jeunes gaulis qui s'établissent sous une canopée fermée sont parfois confrontés à de longues périodes d'oppression, auxquelles ils doivent survivre jusqu'à ce que la quantité de lumière disponible leur permette de se développer pleinement. En effet, sous une canopée fermée, la faible luminosité est le facteur le plus limitant pour la croissance (Carter et Klinka 1992; Klinka et al. 1992 ; Givnish 1988).

Or, pour tous les arbres, la croissance est un prérequis à la persistance. Un arbre qui cesse de croître complètement est inévitablement voué à la sénescence, puisque ses tissus ont une durée de vie limitée et doivent toujours être remplacés. Chez les arbres opprimés, la croissance annuelle accumule continuellement de la biomasse de tissus non-photosynthétique ce qui, graduellement, limite les ressources disponibles pour la production de nouveau feuillage, car celle-ci demande un coût d'entretien de plus en plus élevé (Waring 1987). Ce phénomène pourrait s'avérer être le principal facteur responsable de la sénescence des arbres dans les milieux très ombragés (Waring 1987; Givnish 1988).

Considérant les contraintes exercées par la croissance sous le couvert de la canopée, la longévité d'une espèce en sous-bois peut se révéler un facteur important pour sa capacité à atteindre la maturité sexuelle. On distingue deux types d'espèces arborescentes, différenciées selon leur capacité à persister longtemps en conditions ombragées continues : les espèces tolérantes à l'ombre et les espèces intolérantes à l'ombre (Givnish 1988). Les espèces tolérantes à l'ombre, qui persistent longtemps dans

ces conditions comparativement aux espèces intolérantes à l'ombre, présentent plusieurs adaptations morphologiques et physiologiques communes.

LES ADAPTATIONS DE LA TOLÉRANCE À L'OMBRE

La croissance d'un arbre est le résultat de l'interaction entre son génotype et les conditions écologiques auquel il est soumis (Aussenac 1977). La lumière est une condition écologique qui exerce une importante influence sur l'arbre. La forme d'un arbre, sa physiologie, l'allocation de son énergie parmi ses tissus, les caractéristiques de ses feuilles et la façon dont il répartit son feuillage par rapport à ses branches varient selon l'intensité de la lumière à laquelle ce dernier est acclimaté (Givnish 1988).

Chez les arbres adaptés à l'ombre, les carbones sont alloués préférentiellement au feuillage, plutôt qu'aux racines et aux tissus conducteurs (Waring 1987). Cette allocation spécifique des carbones influence le point de compensation de la plante : lorsque le carbone est alloué préférentiellement à la croissance des feuilles plutôt qu'à celle la tige, le point de compensation est diminué, ce qui contribue à la persistance de l'arbre en sous-bois. En effet, la persistance d'un arbre en sous-bois dépend, en grande partie, de sa capacité à garder un budget carbonique positif (Givnish 1988), obtenu lorsqu'il y a plus de carbones produits par la photosynthèse qu'il y a de carbones dépensés par la respiration (Larcher 2003). Aussi, la capacité des arbres tolérants à l'ombre à réduire leur croissance lorsqu'ils se trouvent en conditions lumineuses limitantes peut être vue comme une adaptation pour maintenir ce budget carbonique positif (Messier et al. 1999). Par exemple, la faible croissance en hauteur, les arrêts de la croissance radiale, la formation de bois de coeur et l'élagage naturel, dû à la perte des branches inférieures, sont des mécanismes qui aident à réduire les coûts d'entretien des tissus en diminuant la

respiration globale, ce qui contribue à maintenir un budget carbonique positif (Givnish 1988).

La capacité d'un arbre à modifier la morphologie de sa cime en fonction des conditions lumineuses réfère au concept de plasticité morphologique. Chez les espèces qui présentent une forte plasticité morphologique les conditions lumineuses exercent aussi une influence sur la croissance des branches : lorsque la luminosité diminue, on observe un transfert d'une croissance à dominance apicale vers une croissance latérale des branches (Parent et Messier, 1995). La disponibilité en lumière influence fortement le rapport entre la croissance verticale de la tige et la croissance latérale des branches (O'Connell et Kelty 1994; Kohyama 1980; Klinka et al. 1992) : sous de faibles intensités lumineuses, la croissance des branches latérales est favorisée au détriment de la croissance en hauteur de la flèche terminale (Kohyama 1980). Il en résulte une cime plus aplatie, appelée la forme en parapluie, qui se trouve souvent accentuée par l'élagage naturel des branches inférieures (O'Connell et Kelty 1994 ; Kohyama 1980 ; Klinka et al. 1992). Cette croissance plus « étalée » favoriserait beaucoup l'interception de la lumière et il s'agirait en fait du facteur le plus important pour la persistance en sous-bois (Kohyama 1980).

La capacité de la cime à intercepter la lumière est l'un des facteurs majeurs contrôlant l'assimilation du CO₂, la croissance et la persistance de l'arbre en sous-bois (Givnish 1988). Plusieurs travaux ont déjà fait l'étude des facteurs qui influencent la quantité de lumière photosynthétique interceptée par le feuillage d'un arbre. Il a été démontré que celle-ci est influencée principalement par la position de l'arbre dans la canopée, par la disposition du feuillage dans la cime, laquelle dépend des caractéristiques architecturales de l'arbre et de ses branches, mais aussi par la morphologie des feuilles (Givnish 1988).

Le principe de la cime en parapluie consisterait à distribuer horizontalement le maximum de surface foliaire avec le minimum de branches afin d'optimiser l'interception de la lumière au moment où il y a le plus de lumière traversant la canopée, tout en minimisant les coûts d'entretien des tissus (Sprugel 1989; Kohyama 1991; Waring 1991). Cette forme de cime permettrait aussi de diminuer l'effet d'auto-ombrage des branches les unes sur les autres (Kohyama 1991) et ainsi, de mieux distribuer le feuillage dans l'espace.

Bref, la persistance en sous-bois dépendrait principalement de la capacité de maximiser la capture de la lumière tout en diminuant la respiration globale.

LE SAPIN BEAUMIER

Le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) est une espèce de conifère très tolérante à l'ombre dont la régénération prolifique forme une abondante banque de semis sous le couvert forestier (Frank 1990). Comme beaucoup d'espèces tolérantes à l'ombre, le sapin démontre une forte plasticité morphologique en relation avec un gradient de lumière (O'Connell et Kelty 1994 ; Parent et Messier 1995). Cette plasticité morphologique lui permet d'adopter, en fonction de son environnement lumineux, une forme de cime qui varie de la cime de pleine lumière, de forme conique, jusqu'à la cime d'ombre plus aplatie qui caractérise les gaulis de sapin en sous-bois, c'est-à-dire, la forme « en parapluie ». Sous cette forme, le sapin baumier pourrait persister jusqu'à 60 à 90 ans tout en gardant la capacité de démarrer une croissance rapide et vigoureuse s'il advenait qu'une ouverture se forme dans la canopée, à la suite d'une perturbation ou de la mort d'un arbre adulte (Ghent 1958 ; Parent et al. 2002).

La cime en forme de parapluie du sapin baumier est vue comme étant la principale adaptation fonctionnelle responsable de sa persistance en sous-bois. Le fait de mieux distribuer le feuillage dans l'espace permettrait d'accroître l'efficacité photosynthétique et de maintenir la performance des branches (Kohyama 1991). Malgré tout, les sapins opprésés dont la cime est en forme de parapluie n'ont souvent qu'une très faible proportion de leur biomasse en aiguilles (Parent et al. 2002) et leur capacité photosynthétique peut sembler réduite.

Toutes ces adaptations favoriseraient la persistance du sapin en sous-bois. En général, la persistance se mesure par le nombre de cernes de croissance annuels trouvés à la base du tronc. Cependant, des recherches récentes ont démontré que chez les arbres opprésés, les arrêts de croissance radiale à la base du tronc ne sont pas rares (Parent et al. 2002).

Il fut déjà démontré qu'une capacité photosynthétique réduite peut fréquemment causer des arrêts de croissance radiale à la base du tronc (Bormann 1965; Kershaw et al. 1990; Roberts 1994). Les périodes d'oppression peuvent donc mener à la formation de très petits cernes de croissance ou même à leur absence (Parent Morin et Messier 2002 ; Morin et Laprise, 1997). Contrairement au tronc, les branches seraient autonomes pour les photosynthats qu'elles produisent (Sprugel et al. 1991). Il fut aussi démontré qu'une capacité photosynthétique réduite des branches peut fréquemment causer des arrêts de croissance radiale à leur base (Kershaw et al. 1990 ; Roberts 1994). Selon Parent et al. (2002), il y aurait un seuil de vigueur en dessous duquel le cerne de croissance annuel ne serait pas formé à la base du tronc. Lorsque les branches présentent des cernes manquants, dus à leur faible capacité photosynthétique, elles n'exporteraient plus de carbones pour la croissance de l'arbre (Roberts 1994). Plusieurs expérimentations sur l'élagage des branches inférieures ont confirmé que celles-ci ne contribuaient pas significativement à la croissance de l'individu (Waring 1991).

HYPOTHÈSE

Si l'étalement latéral est considéré comme étant un mécanisme d'acquisition efficace en sous-bois, tous les verticilles vivants dans la cime devraient participer à la croissance de l'arbre. Par conséquent, les branches qui participent à la croissance de l'arbre ne présentent pas de cernes manquants à la base.

OBJECTIFS

L'objectif général est de déterminer si l'étalement de la cime du sapin constitue une adaptation fonctionnelle efficace de persistance en sous-bois, en vérifiant la contribution de chaque verticille à l'acquisition de la lumière et à la croissance de l'individu. Considérant que la surface de projection verticale de la cime reflète la surface d'acquisition de la lumière, il s'agit de déterminer la contribution relative de chaque verticille à la surface de projection verticale de la cime chez les sapins en parapluie, d'estimer la vigueur de chacun de ces verticilles et d'estimer leur contribution à la survie de l'individu.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

DESCRIPTION DU SITE

Le site de récolte était situé dans le secteur du lac des Uries (N47°59'51.3'', W71°12'50.5'', Alt:715m) dans le nord de la réserve faunique des Laurentides, dans une sapinière fermée âgée de plus de 90 ans.

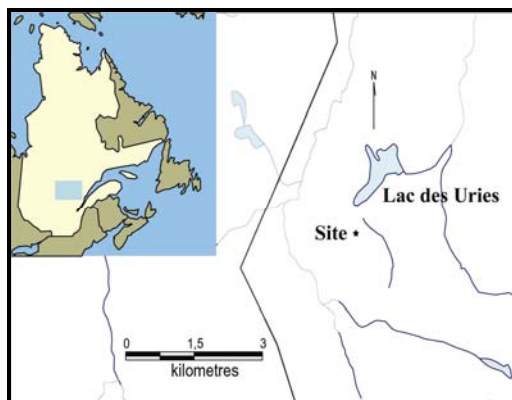


Figure 1: Localisation du site d'étude

ÉCHANTILLONNAGE

L'échantillonnage a été effectué le 23 juin 2003. Le long d'une virée de 200m, les 20 premiers gaulis correspondant aux critères de sélections ont été récoltés systématiquement. Selon ces critères, les gaulis devaient posséder un rapport de cime

vivante de moins de 50% et mesurer entre 50 et 130 cm de hauteur. Les gaulis ont été récoltés en entier (tige et racines) et ont été débarrassés de leurs branches mortes avant d'être ramenés au laboratoire où ils furent conservés au réfrigérateur (4°C) jusqu'à l'analyse.

VARIABLES MESURÉES

Pour chaque gaulis, la hauteur totale de la première racine vivante jusqu'à la flèche terminale et la longueur de cime vivante ont d'abord été déterminées. Le diamètre du tronc au dessus de la première racine vivante a ensuite été mesuré.

Le nombre de verticilles vivants a été déterminé en fonction de l'âge des branches vivantes et de leur position par rapport aux cicatrices du bourgeon terminal (CBT) du tronc. Les branches vivantes de chaque verticille ont ensuite été comptées, leur âge a été confirmé et la longueur totale de chacune a été mesurée. Par convention, le premier verticille correspondait au verticille le plus jeune et le dernier verticille correspondait au dernier verticille vivant.



Photographie 1: Vue latérale et en plongée d'un gaulis de sapin baumier oppressé préparé pour les mesures des projections verticales.

Le dispositif de mesure de projection verticale était composé d'un statif et d'un rapporteur d'angle circulaire. Le tronc du gaulis était scié à environ 20 cm sous la cime vivante (CV) puis la cime était fixée au statif de façon à ce qu'elle se situe au centre du rapporteur d'angle et qu'elle s'oriente perpendiculairement au sol. La base du tronc était alors identifiée et remise dans le réfrigérateur jusqu'à l'analyse.



Photographie 2 : Montage de la cime sur le dispositif de mesure des projections verticales.

Grâce au rapporteur d'angle circulaire, la projection verticale au niveau de chaque verticille était réalisée à l'aide d'un ruban à mesurer et d'un fil plombé. Une mesure du rayon maximal de la cime s'effectuait à tous les 10°. Le ruban à mesurer était tenu horizontalement, appuyé à son extrémité sur le tronc du gaulis vis-à-vis l'angle à mesurer indiqué par le rapporteur. Le fil plombé permettait d'obtenir une droite verticale à chaque mesure. Lorsque le verticille était entièrement mesuré, toutes ses branches étaient sectionnées à la base. Les branches étaient conservées à température de la pièce dans des sacs de papier individuels jusqu'au séchage. La même procédure était suivie

pour chaque verticille. Ces projections verticales ont été reconstituées sur le logiciel AUTOCAD par la reproduction des rayons de cime mesurés. Les extrémités des rayons ont été reliées par le logiciel, ce qui avait comme avantage d'assurer l'objectivité et l'uniformité dans le traitement des données. L'aire des projections verticales de la cime au niveau de chaque verticille a été calculée par le logiciel.

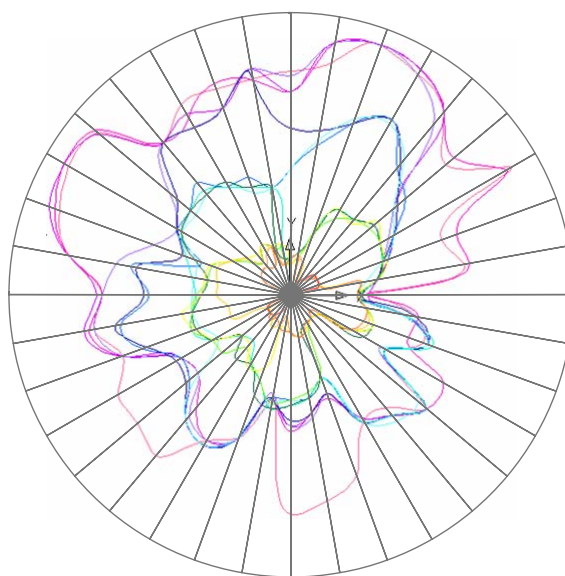


Figure 2: Projection verticale de la cime d'un gaulis oppressé obtenue avec le logiciel AUTOCAD, au niveau de chaque verticille.

En tant qu'indices de vigueur aux niveaux du gaulis, des branches et des verticilles, le rapport des poids secs photosynthétiques sur les poids secs non-photosynthétique (P/NP) et le nombre de cernes manquants ont été sélectionnés (Parent et al, 2002)

Les branches et les troncs ont été séchés au four à la température de 68-70°C pendant 48h afin d'obtenir leurs poids secs photosynthétiques (P) et non photosynthétiques (NP). Les poids secs des aiguilles (P) et des tiges (NP) ont été séparés manuellement et pesés séparément une fois séchés.

L'âge minimal de chaque gaule a été déterminé en comptant le nombre de CBT sur toute la longueur du tronc récolté à partir du vrai collet (s'il a pu être extrait et identifié) jusqu'à la flèche terminale (Parent et al. 2002). Pour chaque tronc, les cernes de croissance à la base du tronc ont été comptés sous loupe binoculaire, à fort grossissement. Pour chaque branche, les cernes de croissance à la base ont été comptés selon la même méthode.

TRAITEMENT DES DONNÉES

Le rapport de cime vivante (RCV) est aussi utilisé comme un indice de la vigueur de la cime (Ruel et al. 2000). Il a été calculé en divisant les mesures de hauteur totale (HT) et de longueur de cime vivante (LCV) ($RCV = HT/LCV$). Le rapport P/NP peut être considéré comme un indice de vigueur dans la mesure où il est bien corrélé avec la productivité et le taux de croissance (Larcher, 2003). Le rapport P/NP de chaque branche, de chaque verticille et de chaque gaule entier a été calculé en faisant le rapport des poids secs photosynthétiques sur les poids secs non-photosynthétiques ($P/NP = \text{Poids sec P} / \text{Poids sec NP}$). Le nombre de cernes manquants a été calculé en soustrayant le nombre de cernes trouvés à la base du tronc du nombre de CBT (Parent et al, 2002) ($\text{Cernes manquants} = \text{CBT} - \text{Cernes à la base du tronc}$). La surface nette occupée par chaque verticille a été obtenue en calculant la différence entre la surface mesurée avant la section des branches du verticille et la surface mesurée après leur section. La contribution de chaque verticille à la surface de projection verticale totale a été calculée

en terme de pourcentage. Le degré de corrélation entre les variables pairées a été calculé pour l'ensemble des données et sont exprimé par le coefficient de corrélation de Pearson, mais pour la présentation des graphiques, des moyennes sont présentées.

RÉSULTATS

Tableau 1: Caractéristiques principales des gaulis (n = 20) de sapins en parapluie de l'échantillon

Variable	Min	Max	Moyenne	Écart-type
Hauteur totale (HT) (cm)	53,0	122,0	88,7	$\pm 19,8$
Diamètre à la base du tronc (mm)	10,65	25,66	15,40	$\pm 3,73$
Ratio de cime vivante (RCV) (%)	3,2	54,8	30,4	$\pm 14,1$
Poids sec photosynthétique total (P) (g)	3,40	86,72	29,61	$\pm 20,18$
Poids sec non photosynthétique total (NP) (g)	22,56	178,52	87,61	$\pm 47,52$
P/NP	0,11	0,67	0,34	$\pm 0,15$
Nombre de verticilles vivants	2,0	18,0	11,5	$\pm 3,5$
Âge du gaulis par le nombre de CBT	28,0	70,0	50,9	$\pm 10,4$
Âge du gaulis par le nombre de cernes	19,0	64,0	42,0	$\pm 13,2$
Nombre de cernes manquants	-9,0*	24,0	9,6	$\pm 10,3$

* Une valeur négative signifie qu'il y a plus de cernes à la base du tronc que de CBT

Les principales caractéristiques des gaulis de l'échantillon sont présentées au tableau 1. Ces gaulis mesuraient entre 53,0 et 122,0 cm ($88,7 \pm 19,8$ cm) et leur diamètre à la base moyen était de $15,40 \pm 3,73$ mm. Ils possédaient entre 2,0 et 18,0 verticilles vivants ($11,5 \pm 3,5$). Les gaulis de sapin baumier échantillonnés sont caractérisés par un faible ratio de cime vivante ($30 \pm 14,1$ %), de nombreux cernes manquants à la base du tronc ($9,6 \pm 10,3$) et un faible ratio P/NP ($0,34 \pm 0,15$).

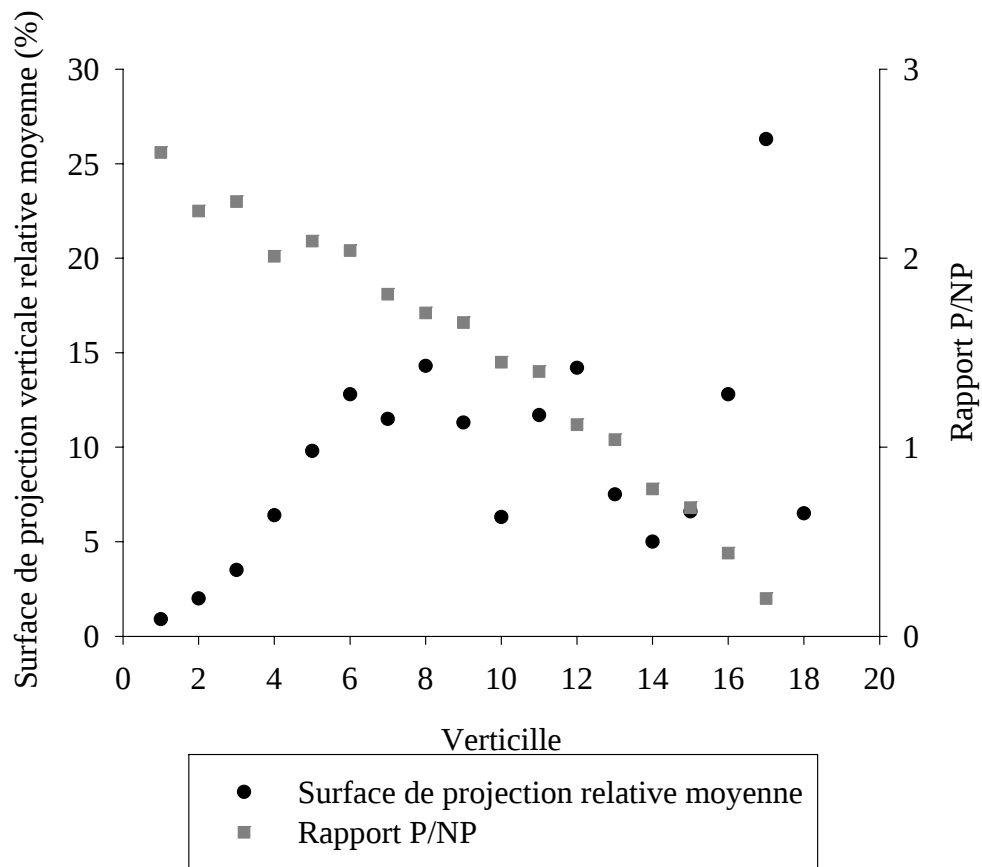


Figure 3: Variation de la contribution à la surface de projection verticale ($n = 227$; $r = 0,3323$; $p < 0,0001$) et du rapport P/NP des verticilles ($n = 221$; $r = -0,6319$; $p < 0,0001$) selon leur niveau dans la cime.

La figure 3 présente les variations i) du pourcentage (%) moyen de la surface de projection verticale des verticilles et ii) du rapport P/NP moyen, en fonction du niveau d'insertion du verticille dans la cime. Le verticille 1 correspond au verticille le plus jeune. La corrélation entre la contribution moyenne à la surface de projection verticale et le niveau des verticilles est de 0,3323. La contribution moyenne des verticilles à la surface de projection verticale totale semble augmenter jusqu'au 6e verticille, pour

devenir ensuite variable, mais toujours importante. La contribution des branches inférieures au verticille 6 varie entre 5 et 30%. La corrélation entre le rapport P/NP des verticilles est de -0,6319. Le rapport P/NP des verticilles décroît en fonction de leur niveau d'insertion dans la cime.

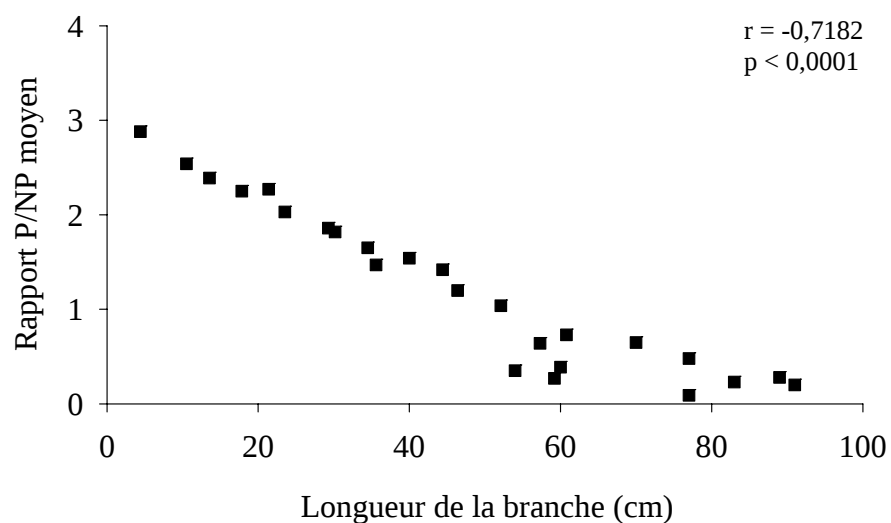


Figure 4: Variation du rapport P/NP en fonction de la longueur de la branche (n = 267).

La figure 4 présente la relation entre la longueur des branches et leur rapport P/NP moyen. Les moyennes des rapports P/NP de toutes les branches qui étaient de même longueur a été calculée. Le coefficient de corrélation entre les deux variables est de -0,7182. Plus la branche est longue, plus son rapport P/NP est faible.

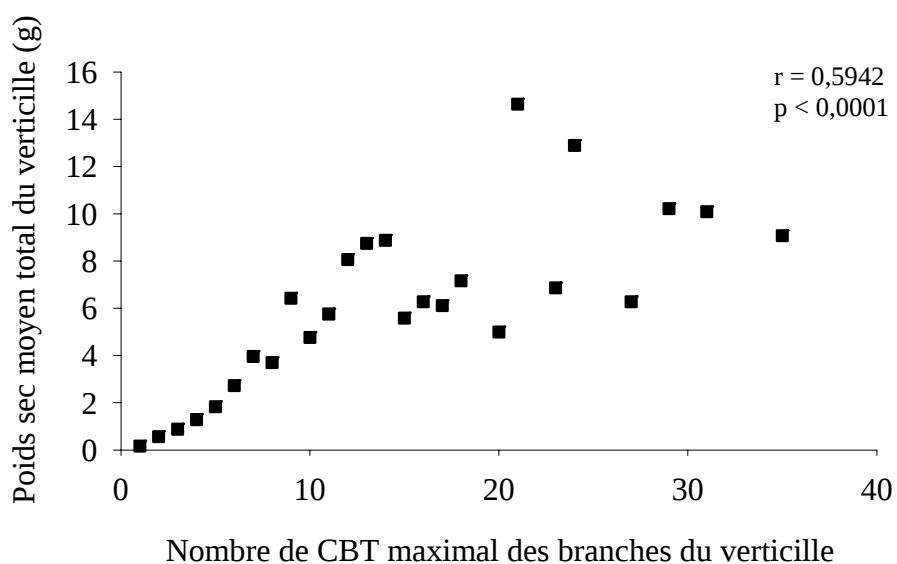


Figure 5: Évolution du poids sec total des verticilles le long du tronc selon l'âge minimal du verticille (n = 220).

La figure 5 présente la relation entre les variables du poids sec total moyen des verticilles et leur âge minimal, estimé par le nombre de CBT présentées par les branches. Pour ce graphique, la moyenne des poids secs totaux de tous les verticilles qui étaient du même âge a été calculée. Le coefficient de corrélation entre les deux variables est de 0,5942. La croissance annuelle des gaulis de sapin opprésés accumule continuellement de la biomasse.

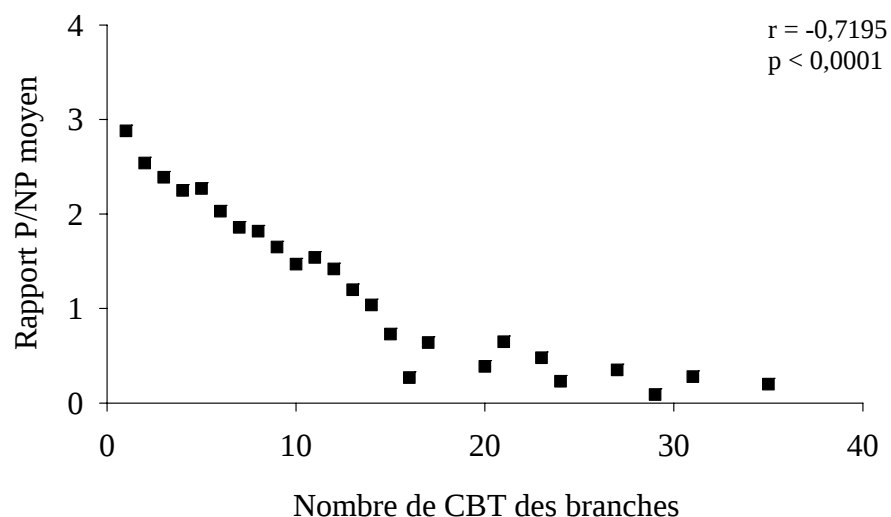


Figure 6: Évolution de la vigueur des branches (P/NP moyen) le long du tronc selon l'âge minimal des branches (n = 220)

La figure 6 présente la variation du rapport P/NP en fonction du nombre de CBT présentées par les branches. Pour ce graphique, la moyenne des rapports P/NP de tous les verticilles qui étaient du même âge a été calculée. Le rapport P/NP décroît progressivement avec l'âge des branches. La vigueur semble décroître de façon linéaire pour les branches qui présentent moins de 19 CBT, puis elle décroît jusqu'à un P/NP très près de 0 toujours de façon linéaire mais selon une pente moins prononcée. Le coefficient de corrélation entre les deux variables est de -0,7471. La branche la plus vieille répertoriée était âgée d'un minimum de 35 ans et elle possédait un ratio P/NP très près de 0.

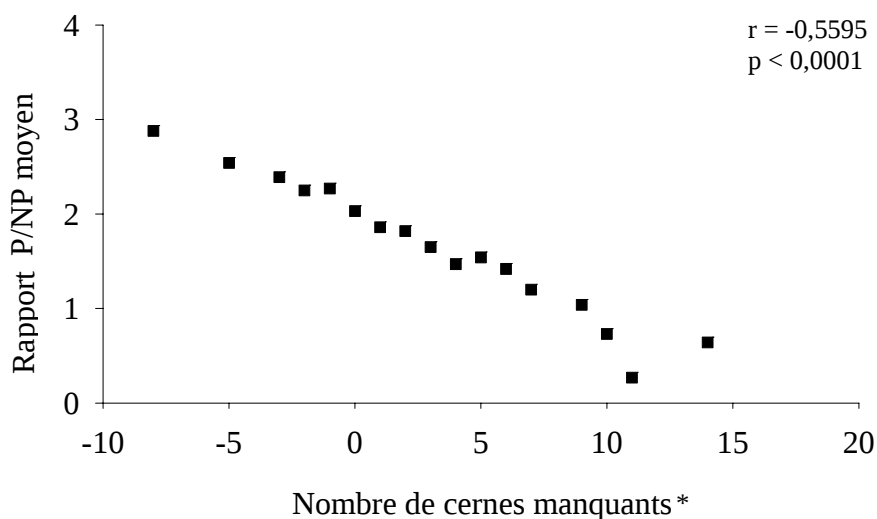


Figure 7: Variation du nombre de cernes manquants trouvés à la base des branches en fonction de leur rapport P/NP (n = 260).

* Une valeur négative signifie qu'il y a plus de cernes à la base de la branche que de CBT

La figure 7 présente la variation du nombre de cernes manquants trouvés à la base des branches en fonction de leur rapport P/NP. Pour cette figure, la moyenne des rapports P/NP de tous les verticilles qui présentaient un même nombre de cernes manquants a été calculée. Le coefficient de corrélation entre les deux variables est de -0,5585. Plus le rapport P/NP d'une branche est faible, plus celle-ci a de chances de présenter de nombreux cernes manquants. Dès que la branche atteint un rapport P/NP de 2, elle serait susceptible de présenter des cernes manquants.

DISCUSSION

CARACTERISTIQUES DES GAULIS

Les gaulis de sapin baumier échantillonnés présentaient tous, à divers degrés, plusieurs caractéristiques de l'état d'oppression : un faible rapport de CV, des cernes manquants à la base du tronc et un faible rapport P/NP aérien. Les caractéristiques générales des gaulis échantillonnés sont comparables à celles de la population étudiée par Parent et al. (2002). L'échantillon de gaulis peut donc être considéré comme étant représentatif d'une population de gaulis de sapin baumier opprimés.

CONTRIBUTION DES VERTICILLES À L'ÉTALEMENT ET À LA CROISSANCE

Les résultats de cette étude montrent que dans une cime en parapluie, les verticilles supérieurs contribuent peu à l'étalement, alors que leur vigueur est élevée et les verticilles inférieurs contribuent à l'étalement de façon assez importante, alors que leur vigueur est faible. D'après les résultats, plus la branche vieillit et s'allonge, plus elle diminue en vigueur en ce sens qu'elle a de moins en moins d'aiguilles pour supporter ses tissus non-photosynthétiques (NP). Ces résultats appuient ceux d'études antérieures, qui ont démontré qu'à mesure que nouvelles unités de croissance s'ajoutent, la quantité de carbones alloués aux organes photosynthétiques décroît, par rapport aux carbones alloués aux organes non-photosynthétiques (Waring 1987).

De plus, la forte corrélation entre le nombre de cernes manquants et le rapport P/NP suggère effectivement une perte de vigueur de la branche (figure 7) (Bormann 1965 ; Kohyama 1980 ; Kershaw et al. 1990 ; Roberts 1994). Lorsque la biomasse des

tissus photosynthétiques ne parvient pas à fournir suffisamment de carbones fixés pour subvenir aux besoins métaboliques de l'arbre entier, les cernes de croissance ne sont pas formés à la base du tronc (Bormann 1965 ; Kershaw et al. 1990 ; Roberts 1994). Ce phénomène est probablement accentué par le fait que la longévité moyenne des aiguilles soit limitée à 7 ans (Parent et al. 2002). Il est donc possible que ces branches n'exportent plus de carbone (Robert 1994).

D'ailleurs, les résultats suggèrent que les branches qui possèdent un rapport P/NP inférieur à 2 seraient susceptibles de présenter des cernes manquants ce qui représenterait plus de 70% de la projection verticale. Cela signifierait que seules les branches des 6 premiers verticilles seraient susceptibles d'exporter leurs surplus de carbones pour la croissance de nouvelles branches, mais elles ne contribuent à l'étalement que pour 30%. En effet, d'après les résultats, les branches de 6 années de croissance et moins ou d'une longueur de moins de 24 cm seraient les plus performantes. Les résultats de cette étude montrent clairement que les branches les moins vigoureuses sont celles qui contribuent le plus non seulement à l'étalement (figure 3) mais aussi à la surface totale de projection verticale de la cime.

CONCLUSIONS

Les résultats de cette étude ont démontré, chez les gaulis de sapin baumier en état d'oppression, que ce sont les branches inférieures qui contribuent le plus à l'étalement latéral de la cime et à la surface totale de projection verticale du feuillage. Bien que cet étalement devrait favoriser la persistance en sous-bois, les résultats indiquent que ces dernières présentent non seulement le rapport P/NP le plus faible, mais aussi de nombreux cernes manquants à la base, pour plusieurs d'entre elles. D'après la théorie de l'autonomie des branches (Sprugel et al., 1991) cette étude suggère que les branches inférieures ne contribueraient pas ou très peu à la croissance et à la persistance du sapin et qu'en fait, ce serait les 6 premiers verticilles en position supérieure dans la cime qui contribueraient le plus à la persistance du sapin. Ainsi, une remise en question de l'importance de l'étalement latéral, comme adaptation fonctionnelle principalement responsable de la persistance en sous-bois, s'impose.

Considérant que les branches inférieures seraient dépendantes de l'arbre pour l'eau et les éléments nutritifs, celles-ci exerceraient donc une certaine compétition pour les ressources et pourraient s'avérer néfastes à la croissance et la persistance de l'individu. L'arbre aurait tout avantage à s'en débarrasser. Les résultats semblent donc en accord avec l'hypothèse de Parent et al. (2002), stipulant que la tolérance à l'ombre des gaulis en parapluie du sapin baumier ne serait pas uniquement dépendant d'une disposition optimale et économique du feuillage d'ombre dans la cime mais aussi de tous les mécanismes limitants la respiration (formation de bois de cœur, faible croissance radiale et hauteur) comme l'élagage des branches inférieures.

BIBLIOGRAPHIE

- Aussenac, G. 1977. Influences du couvert forestier sur la croissance de quelques résineux dans le jeune âge. *Can J. for. Res.* 7: 8–18.
- Bormann, F.H. 1965. Changes in the growth pattern on white pine trees undergoing suppression. *Ecology*. 46: 269–277.
- Frank, R.M. 1990. *Abies balsamea* (L.) Mill. – Balsam fir. Dans *Sylvics of North America*, Vol. 1. Conifers. Éditeurs : R.M. Burns et B.H. Honkala. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. n°654
- Ghent, A.W. 1958. Studies of regeneration of forest stands devastated by the budworm. II. Age, height growth and related studies of balsam fir seedlings. *For. Sci.* 3: 184–208.
- Givnish, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 63–92.
- Kershaw, J. A., Maguire, D.A. et Hann, D.W. 1990. Longevity and duration of radial growth in Douglas-fir branches. *Can. J. For. Res.* 20: 1690–1695.
- Klinka, K., Wang, Q., Kayahara, G.J., Carter, R.E. et Blacwell, B.A. 1992. Light-growth response relationships in Pacific silver fir (*Abies amabilis*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*). *Can. J Bot.* 70: 1919–1930.
- Kohyama, T. 1980. Growth pattern of *Abies mariesii* saplings under conditions of open-growth and suppression. *Bot. Mag. Tokyo*, 93: 13–24.
- Kohyama, T. 1991. A functional model to describing sapling growth under a tropical forest canopy. *Funct. Ecol.* 5: 83–90.
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology*, 4th ed. Springer. 513p.
- Messier, C., Doucet, R., Ruel, J.C., Claveau, Y., Kelly, C. et Lechowicz J., M. 1999. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Can. J. For. Res.* 29: 812–823.
- Morin, H. et Laprise, D. 1997. Seedling bank dynamics n boreal balsam fir forest. *Ca. J. For. Res.* 24: 730–741.

- O'Connell, B.M. et Kelly, M.J. 1994. Crown architecture of understory and open-grown white pine (*Pinus strobus* L.) sapling. *Tree physiol.* 14: 89–102
- Parent, S., Morin, H. et Messier, C. 2002. Missing growth rings at the trunk base in suppressed balsam fir saplings. *Can. J. For. Res.* 32: 1176–1783.
- Parent, S. et Messier, C. 1995. Effets d'un gradient de lumière sur la croissance en hauteur et la morphologie de la cime du sapin baumier régénéré naturellement. *Can. J. For. Res.* 25: 878–885.
- Roberts, S.D. 1994. The occurrence of non-ring producing branches in *Abies lasiocarpa*. *Trees*, 8: 263–267.
- Ruel, J.-C., Messier, C., Doucet, R., Claveau, Y., et Comeau, P. 2000. Morphological indicators of growth response of coniferous advance regeneration to overstory removal in the boreal forest. *For. Chron.* 76: 633–641
- Sprugel, D.G., Hinckley, T. M., et Schaap, W. 1991. The theory and practice of branch autonomy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22: 309–322.
- Waring, R.H. 1987. Characteristics of trees predisposed to die. *Bioscience*. 37: 569–574.
- Waring, R.H. 1991. Responses of evergreen trees to multiple stresses. Dans *Response of plants to multiple stresses*. Éditeurs : H.A. Mooney, W.E. Winner et E.J. Pell. Academic Press, New-York. pp. 371–387.