



## AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : [ddoc-memoires-contact@univ-lorraine.fr](mailto:ddoc-memoires-contact@univ-lorraine.fr)

## LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

[http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg\\_droi.php](http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php)

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

**2013-2014**

MASTER FAGE

**Biologie et Ecologie pour la Forêt, l'Agronomie et  
l'Environnement**

Spécialité

Biologie Intégrative de l'Arbre

**EFFETS DES GREFFES RACINAIRES SUR  
L'ÉCOLOGIE DE L'ÉPINETTE NOIRE (*Picea  
mariana*)**

JOSSELIN GROUX



Mémoire de stage, soutenu à Nancy le 09/2014

Maître de stage : PhD Annie DesRochers Professeur Chercheur

Encadrement : PhD Emilie Tarroux, Chercheur Postdoctoral

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue 341 Principale Nord, Amos, Canada J9T2L8

# Remerciements

Je souhaiterais remercier avant tout mon Directeur de mémoire Annie DesRochers pour m'avoir donné l'opportunité de réaliser cette unique expérience professionnelle. Merci d'avoir conduit à bien ce projet qui a su nourrir mes réflexions et mon envie de découvrir une autre culture que la mienne. Un grand merci à la formidable directrice du campus d'Amos Linda Perron-Beauchemin.

Je voudrai aussi remercier Emilie Tarroux pour son enseignement, sa joie de vivre, sa franchise et son grand altruisme. Merci Emilie de m'avoir guidé tout au long de ce projet et de m'avoir apporté de nombreux conseils sur le sujet, la culture Québécoise, la vie.

Je tiens à remercier la Chaire Industrielle UQAT-UQAM en Aménagement Forestier Durable, le Centre d'Etude de la Forêt (CEF) et l'Université du Québec en Abitibi-Temiscamingue pour le financement de ce projet. Je remercie le Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec, et Matériaux Blanchet Inc., pour leur aide concernant l'histoire de la forêt boréale du Québec.

Je remercie tous les professionnels de l'UQAT d'Amos sans pouvoir tous les citer Olivier Pitre, Danielle Blanchette, Lyne Blackburn, Linda Lavoie, Danielle Boudreau et Nadeau Simon pour l'ambiance chaleureuse et conviviale tant représentative du campus d'Amos.

Je remercie également tous mes amis étudiant du campus d'Amos, William pour tes conseils et ta gentillesse, Nathalie pour ta bonne humeur quotidienne, Raphaël pour ta grande sympathie, Yasmine pour ton soutien, mon colocataire Yoan pour ton aide apportée sur les expressions Québécoises et Paulo pour ton sourire à tout instant.

Enfin, je remercie particulièrement ma famille et mes amis de France pour leur soutien général et leur avis ou conseil sur cette expérience à l'internationale.

# SOMMAIRE

Introduction.....	1
PARTIE 1 .....	1
I/Généralités.....	1
II/ Présentation de l'établissement.....	3
1/ L'Institut de Recherche sur les Forêts et la chaire industrielle d'Aménagement Forestier	
Durable.....	3
III/ Contexte et objectifs : .....	5
PARTIE 2 .....	8
I/ Matériels et méthodes.....	8
1/ Localisation des sites expérimentaux.....	8
2/ Type de sol.....	8
3/ Travail de terrain.....	8
4) Datation et mesure de croissance.....	9
5) Analyses statistiques.....	11
PARTIE 3 .....	12
Résultats.....	12
1/Statut des arbres excavés.....	12
2/ Présence de greffe des sites 1,2 et 3.....	12
3/ Effet de la greffe sur le diamètre.....	13
4/ Datation et effet des greffes sur la croissance annuelle.....	14
Discussion.....	16
Conclusion.....	18
Références bibliographiques.....	19

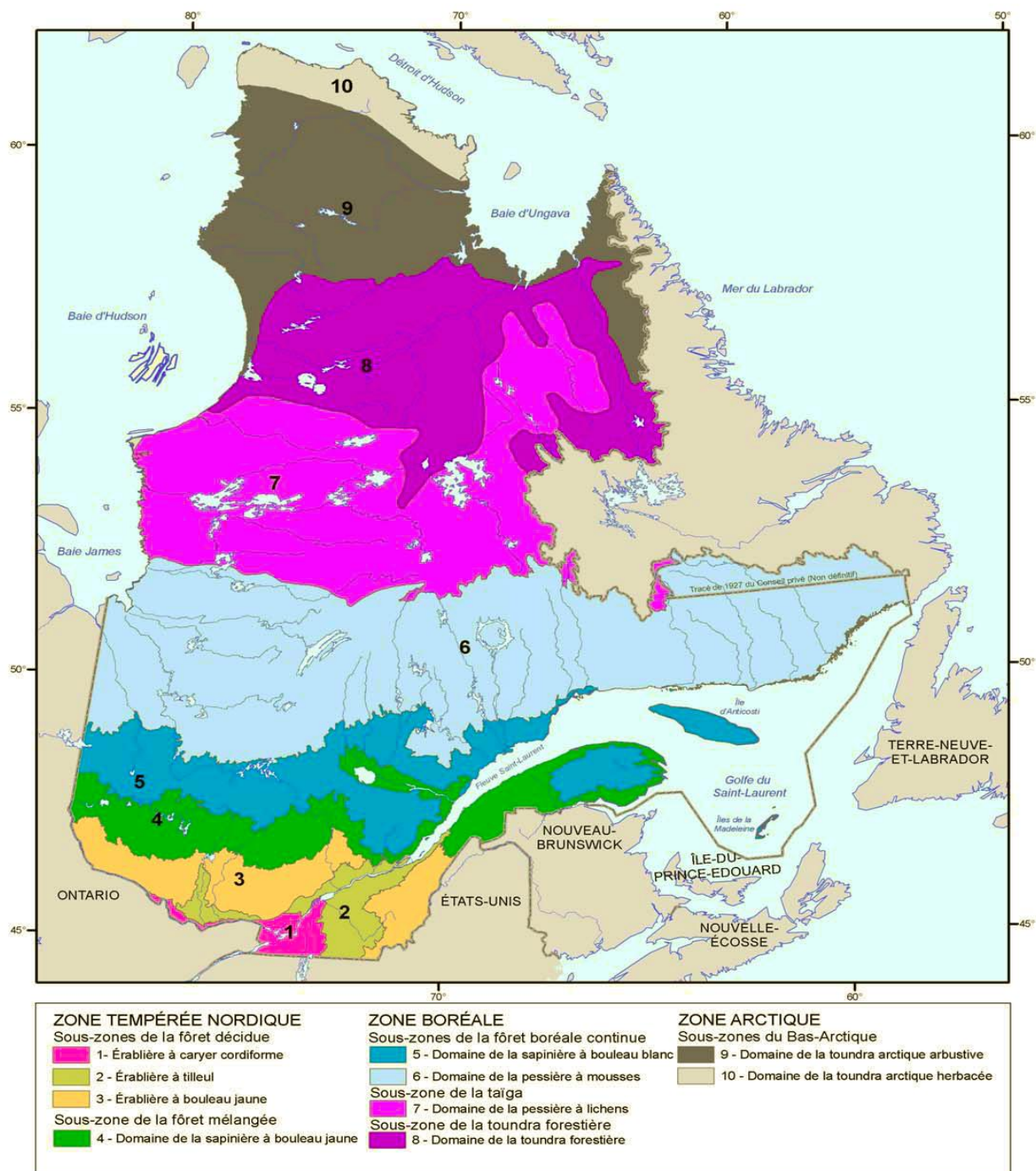
# Introduction

## PARTIE 1

### I/Généralités

La forêt Canadienne représente plus de 1/10<sup>ème</sup> de la forêt mondiale soit plus exactement 4 021 000km<sup>2</sup> pour une surface de 40 000 000 de km<sup>2</sup> (Parent et al., 2012). Le Québec compte plus de 8 millions d'habitants pour une superficie totale de 1 668 000 km<sup>2</sup>, ses forêts couvrent une zone immense de près de 761 100 km<sup>2</sup>, soit plus de la moitié de la province (Coulombe, 2004). En comparaison, la France compte 65 millions d'habitants et est composée de 160 000 km<sup>2</sup> de forêts, dont seulement 47 000km<sup>2</sup> de forêts publiques (FAO, 2011). À l'inverse de la France, la forêt Québécoise est déclarée publique ce qui est rare dans le monde. C'est le gouvernement qui est propriétaire de 92% du territoire (Coulombe, 2004). La forêt boréale forme un important biome terrestre occupant près de 26% des forêts mondiales (Janz, 1992). On la retrouve entre le 48<sup>ème</sup> et le 60<sup>ème</sup> degré de latitude nord où elle forme un vaste anneau circumpolaire presque continu de 10 000 km (figure 1). On y retrouve des forêts principalement composées de conifères. Par exemple, l'épinette noire (*Picea mariana*), le pin gris (*Pinus banksiana*) et le sabin baumier (*Abies balsamea*) dominant en Amérique du Nord.

La forêt boréale se subdivise en trois grandes zones: la toundra forestière, la pessière à lichens et la forêt continue ou commerciale (figure 1). La toundra forestière, qui marque la transition entre la zone boréale et la zone arctique, est située dans la partie septentrionale du macroécosystème (Hare et Ritchie, 1972 ; Payette, 1992) Plus au sud, on rencontre la pessière à lichens, l'un des écosystèmes les plus répandus en Amérique du Nord (Hare et Ritchie, 1972; Payette 1992) entre le 52<sup>e</sup> et le 55<sup>e</sup> degré de latitude nord. Finalement, la section méridionale du biome correspond à la forêt boréale continue ou commerciale. Chaque année on parle de plus de 100 à 150 millions d'arbres plantés au Québec (Parent et al., 2012). La production de bois d'épinette mise sur le marché québécois est considérable et s'élève à près de 25 millions de m<sup>3</sup> pour l'année 2012-2013 (Coulombe, 2004). La forêt boréale continue du Québec est caractérisée par une forêt dense d'épinettes avec plus de 75 % du couvert arborescent composée d'épinettes noires (Bergeron 1996; Gagnon et Morin, 2001). L'épinette noire est représentative de la forêt boréale et forme des écosystèmes exclusifs à l'Amérique du Nord. De plus, au Québec, elle est l'espèce la plus fréquemment plantée avec 60 millions de plants par an (Parent, 2010). L'espèce apparaît alors comme l'un des piliers de l'industrie forestière au Québec. Son abondance et la qualité de son bois en font une essence économiquement importante (Viereck et Johnston, 1990 ; Koubaa et al., 2005 ; Alteyrac et al., 2006). Elle est commercialisée dans la même catégorie que le sapin baumier et le pin gris sous la désignation S-P-F (Mullins et McKnight, 1981). La croissance du bois d'épinette est lente et permet d'obtenir un bois dense et robuste ce qui a particulièrement intéressé les industriels. Ainsi, la récolte de bois d'épinette a permis la réalisation de nombreux travaux de menuiseries telles que la construction de bois de charpentes et de poutres mais également les tables d'harmonie pour instruments de musique, les contenants, les contre-plaqués et les panneaux de particules (Zhang et Koubaa, 2009 ; Mullins et McKnight; 1981; Panshin et de Zeeuw, 1980).



**Figure 1: Portrait géographique du Québec forestier (Parent et al., 2012)**

Véritable moteur de l'économie Québécoise dans les années 1900, l'industrie du bois permis de générer quelque 100 000 emplois directs. (Coulombe et al., 2004). Grâce à de nouvelles techniques sylvicoles établies, l'industrie du bois s'est intensifiée grandement. Avec l'avancement du progrès technologique (machinerie et appareils de bois de coupe), les débits de bois coupés ont été plus importants et ce dans un intervalle de temps record. Cette intensification a eu des conséquences sur la dynamique des peuplements forestiers d'Amérique du Nord. Très vite il est devenu impossible d'exploiter les ressources car les peuplements étaient encore en régénération. La stratégie du forestier n'est pas la même observée dans la nature. On observe ainsi de plus en plus de parterre de coupes colonisé par des feuillus. Certaines espèces telles que le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides Michx*) se

reproduisent de manière végétative via une racine mère. Leur mode de propagation est de type drageonnement, et ont une croissance plus rapide que les conifères limitant ainsi leur accès à la lumière (Laquerre, 2009). Cela a un impact considérable sur l'économie forestière comme la fermeture de nombreuses usines de transformation du bois de la région pour peu à peu entrer dans une période de crise. Le gouvernement du Québec propose une politique de contrôle de la production mais des problèmes d'attribution de bois subsistent. Les calculs de possibilités forestières ont surestimé le volume de bois disponible, ce qui interpelle l'opinion publique et politique et fait l'objet de nombreuses discussions entre les professionnels de la foresterie et membres du gouvernement (Coulombe, 2004). Les facteurs naturels tels que les feux de forêts ou encore les épidémies causées par les insectes seraient probablement à l'origine de l'erreur de calcul puisqu'ils n'ont pas été considérés pour évaluer la disponibilité en bois (Corbeil, 2004)

Les feux de foudre sont caractéristiques des forêts boréales (Johnson, 1992), et induisent des conséquences importantes sur la mosaïque forestière (Bergeron et al., 2001). C'est un phénomène fréquent qui représente la principale perturbation suivi par les épidémies d'insectes (Payette, 1992). D'autres perturbations peuvent influencer la dynamique des peuplements comme le vent ou la neige et favoriseraient le phénomène de chablis (déracinement de l'arbre) (McCullough, 1998). Un feu de forêt joue un rôle dans la suppression naturelle des arbres voire de certaines espèces. En effet, il privilégie la régénération des essences à cônes sérotineux (i.e pin gris ; *Pinus banksiana*) qui ne s'ouvrent qu'à haute température et permettent ainsi la dissémination des graines (Thonicke et al., 2001 ; Walter et Breckle, 1991a ; Treter, 1993). Selon Gagnon et Morin (2001), l'épinette noire s'est particulièrement bien adaptée à cet environnement, car après un feu, son comportement reproductif se caractérise par une installation rapide, sensiblement le même que celui du pin gris si bien qu'elle se comporte comme une espèce pionnière (Pothier, 2002). Les épidémies causées par les insectes font elles aussi partie intégrante de l'écologie des forêts québécoises et sont à étudier pour la perspective d'aménagement durable (Coulombe, 2004). La tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) est l'insecte le plus destructeur des peuplements de conifères d'Amérique du Nord. L'impact causé est spectaculaire puisque la propagation initiale a été très rapide, en effet il y a eu respectivement 30 ; 26 et 32 millions d'hectares défoliés pour les années 1938, 1967 et 1992 (MRNF, 1994 ; MacLean, 1984 ; Morin et Laprise, 1990).

Le gouvernement du Québec est doté d'un régime forestier basé sur un ensemble de dispositions légales (lois et règlements) assurant la protection et le renouvellement des forêts publiques pour le développement économique. Au fur et à mesure du temps, ces lois sont modifiées de manière à intégrer de nouvelles dimensions telles que « la loi sur les forêts ». Adoptée en 1986 et marquant la fin du régime des concessions forestières « le Règlement sur les Normes d'Interventions » (RNI) s'ajoute et vise à assurer le maintien ou la reconstitution du couvert forestier, la protection des ressources et la prise en compte de l'ensemble des utilisations de la forêt (Gassama, 2010). Les idées novatrices que proposent le gouvernement ne semblaient pas adéquates dans le temps et une commission d'étude sur la gestion de la forêt Québécoise se réunit en urgence en décembre 2004. La commission présidée par Mr Coulombe propose une vision différente de l'aménagement et dément les pratiques sylvicoles proposées par les ministères de l'environnement. Ces idées sont portées sur l'aménagement écosystémique et seront détaillées par la suite.

## **II/ Présentation de l'établissement**

1/ L'Institut de Recherche sur les Forêts et la chaire industrielle d'Aménagement Forestier Durable

L'Université du Québec en Abitibi Temiscamingue (UQAT) regroupe principalement trois domaines d'activités sur le campus d'Amos : le Groupe de Recherche sur l'Eau Souterraine (GRES), l'Institut de Recherche en Mines et Environnement (IRME), l'Institut de



Recherche Forestière (IRF). Depuis 1987, l'Université du Québec en Abitibi Temiscamingue s'est peu à peu positionnée dans l'aménagement durable de la forêt boréale. Aujourd'hui et grâce à une équipe d'experts interdisciplinaires, ses laboratoires à hautes valeurs technologiques et ses nombreux partenaires, l'UQAT s'est vu de créer son propre Institut de Recherche sur les Forêts. Sa principale mission est de contribuer au maintien des services rendus depuis les écosystèmes forestiers par une approche interdisciplinaire en recherche. Cette dernière s'inspire d'une approche écologique pour répondre aux enjeux liés à la foresterie en se basant sur les domaines de la sylviculture et de la transformation du bois.

Les pratiques forestière en Amérique du Nord et au Québec ont beaucoup évolué au cours des dernières décennies. Récemment, une politique forestière a vu le jour, le Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (MRNF) s'est engagé, en 2005, à favoriser l'application d'un aménagement écosystémique dans les forêts du Québec (Grenon et al., 2010). L'objectif est d'assurer un niveau de rendement suffisant en matière ligneuse mais également de maintenir la biodiversité et les processus écologiques mis en jeu (Coulombe et al., 2004). Ce dernier est défini par le Conseil Canadien des Ministres des Forêts (CCMF) et comporte six critères. Les critères environnementaux qui regroupent la viabilité des écosystèmes, leurs productivités et la contribution des forêts aux grands cycles écologiques planétaires, puis les critères économiques et sociaux. Dans ce contexte, l'aménagement écosystémique oriente les pratiques forestières en s'assurant du bon respect de ces critères. L'aménagement écosystémique peut être défini comme une vision écologique appliquée à l'aménagement durable des forêts. Sa mise en œuvre vise à assurer le maintien de la biodiversité et de la viabilité des écosystèmes en diminuant les écarts entre la forêt aménagée et la forêt jugée naturelle. Elle vise, en même temps, à répondre à des besoins socio-économiques, dans le respect des valeurs sociales liées au milieu forestier (Grenon, 2010). Le principal objectif est de maintenir l'intégrité écologique de l'écosystème, et ce dans le but de préserver les écosystèmes près de leur état naturel ou de les rapprocher lorsqu'ils ont été modifiés par les activités humaines (Gauthier et al., 2008). L'intégrité écologique est d'avantage respectée puisque ce type d'aménagement propose des plans d'aménagements qui tente de reproduire de manière artificielle les effets des perturbations naturelles. Ainsi, les pratiques sylvicoles établies tendent vers la simulation d'un passage après feux ou épidémie d'insecte (Coulombe, 2004). La commission Coulombe recommande également d'adopter le concept triade. L'objectif de cet aménagement est d'obtenir un équilibre entre la récolte de la matière ligneuse et le maintien de l'intégrité des écosystèmes en créant trois zones distinctives : une zone de conservation, une zone d'aménagement écosystémique et une zone d'aménagement intensif.

Un tel aménagement est nécessaire car il contribue au bien être environnemental et à l'activité économique du pays. C'est pourquoi la recherche forestière est un enjeu important qui pourrait améliorer le rendement et l'intégrité écologique. Elle nécessite le soutien des collectivités environnantes et la collaboration de nombreux partenaires industriels tels que TEMBEC souvent sollicité par les membres de l'UQAT, Produits Forestiers Domtar ou encore Matériaux Blanchet principal partenaire industriel de l'IRF d'Amos. L'IRF a élaboré six axes stratégiques d'orientation des grandes questions de recherche :

- La dynamique forestière et l'histoire des perturbations naturelles
- les facteurs clés nécessaires au maintien de la biodiversité
- la productivité forestière et la résilience des écosystèmes
- le développement et l'évaluation de nouvelles approches sylvicoles (volets ligniculture et sylviculture)
- le développement et l'expérimentation de stratégies d'aménagement durable des forêts
- la valorisation, caractérisation et transformation du bois.

La chaire Aménagement Forestier Durable est localisée au campus principal de Rouyn Noranda, véritable carrefour d'enseignement dans la région de l'Abitibi. L'Abitibi est une région vaste et isolée, de ce fait d'autres campus UQAT se sont implantés notamment à Val d'Or, Ville-Marie et Amos. C'est dans cette dernière ville où est né le présent projet. L'IRF comprend



quatre chaires de recherche distinctes :

- chaire du Canada en écologie et aménagement forestier
- chaire de recherche du Canada sur la valorisation, la caractérisation du bois
- chaire de recherche du Canada en foresterie autochtone
- la chaire industrielle en aménagement forestier durable.

C'est dans cette dernière que ce projet de stage s'inscrit. Mon étude s'est déroulée au sein de l'équipe « Aménagement Forestier Durable », sous l'encadrement du Dr. Annie DESROCHERS, Professeur chercheur et du Dr Emilie TARROUX, chercheur postdoctoral. Cette équipe est sous la direction de Linda PERRON-BEAUCHEMIN, Directrice du campus d'Amos. L'objectif de l'équipe est de mieux comprendre les méthodes de gestion de la forêt boréale et d'améliorer le rendement pour l'industrie en limitant l'impact sur l'environnement. La mission qui m'a été confiée était d'améliorer nos connaissances sur les greffes de racines et leur signification écologique, chez l'épinette noire.

### III/ Contexte et objectifs :

Les arbres sont souvent perçus comme des entités séparées en compétition pour les ressources. La compétition pour l'eau, la lumière et les nutriments sont les principaux facteurs responsables de la dynamique des peuplements forestiers. Plusieurs études indiquent pourtant qu'il existe des interactions positives lorsque les environnements sont perturbés et/ou lorsque les conditions hydriques ou le niveau de ressources est limité (Bertness et Callaway, 1994 ; Bruno et al.; 2003 ; Fajardo et McIntire, 2010). Néanmoins, malgré le fait que les arbres ont toujours été considérés comme des entités individuelles en compétition, il a été démontré qu'ils pouvaient influencer indirectement leurs voisins en modifiant leur environnement commun via les exsudations racinaires, les mycorhizes ou par perte d'organe (Wood et Brock, 1964 ; Brownlee et al., 1983 ; Pallardy, 2008). Ainsi la notion de compétitivité ne serait plus la seule interaction qui existe au sein d'un peuplement. De plus, il a également été démontré qu'il existe des interactions directes. En effet, de nombreuses espèces d'arbres fusionnent leurs systèmes racinaires (Graham et Bormann, 1966), et peuvent ainsi agir directement sur la croissance des arbres environnant. Le partage de ressources est possible par cette formation de greffes racinaires produite par fusion du cambium, du phloème et du xylème de deux ou plusieurs racines préalablement distinctes (figure 2). Il existerait ainsi des interactions positives entre les arbres qui influenceraient énormément la dynamique des peuplements forestiers.



**Figure 2: Observation d'une greffe racinaire**

Les greffes sont souvent perçues comme un phénomène provoqué, or pour les greffes racinaires il s'agit d'un phénomène naturel strict, nullement déclenché par l'intervention humaine. Une greffe racinaire peut se définir comme la rencontre de deux (ou plusieurs) racines en contact qui fusionnent. Le fait que les racines poursuivent leur croissance radiale va créer une pression au point de contact. La croissance progresse autour de ce point de pression et cause une callosité (Bormann et Graham, 1959). La pression de plus en plus élevée peut engendrer des blessures allant jusqu'à la rupture de l'écorce permettant ainsi le contact et la fusion des deux cambiums (Eis, 1972). La formation d'une greffe aboutissant à la continuité vasculaire est un processus long et complexe (Eis, 1972). Nous savons qu'il existe trois types de greffes :

- Les autogreffes : greffes entre les racines issues d'un seul et même arbre
- Les greffes intraspécifiques : greffes entre les racines de plusieurs arbres d'une même espèce
- Les greffes interspécifiques : greffes entre les racines d'arbres d'espèces différentes. Ce sont les greffes intraspécifiques qui ont été le plus observées (LaRue, 1934), à l'inverse les greffes interspécifiques sont beaucoup plus rares et par conséquent beaucoup moins connues et moins référencées.

Les facteurs qui influencent la formation de greffes sont difficiles à établir puisque peu d'études se sont attardées sur le sujet. Plusieurs hypothèses peuvent être posées : soit la présence de greffes serait due au hasard et dans ce cas tous les facteurs favorisant le développement racinaire et les rencontres entre racines seraient bénéfiques pour la formation de greffes, soit la formation pourrait être expliquée par certains facteurs comme la structure du sol, le degré de proximité génétique et/ou les métabolites secondaires (Tarroux., et al., 2014 ; Keeley 1988). Dans des sols secs, l'arbre a tendance à favoriser les racines fines, pour prospecter une zone de sol plus importante, ainsi les contacts entre racines et donc la fréquence de greffes y seraient moins importants (Fitter, 1991 ; Weaver, 1926). En revanche, pour des sols sableux et pierreux peu profonds, de nombreux auteurs ont démontré qu'il y aurait une plus forte probabilité de rencontre, favorisant ainsi la formation de greffes (Kozłowski et Cooley, 1961 ; Kozłowski et al., 1991 ; Eis, 1972 ; Reynolds et Bloomberg, 1982). En effet, ce type de sol est plus abrasif que les sols argileux, les frottements de racines provoqués par le vent altéreraient d'avantage l'écorce et faciliteraient sa rupture (Cook et Welch, 1957 ; Kozłowski et Cooley, 1961 ; LaRue, 1934). La formation de greffe due au hasard reste cependant difficile à expliquer puisqu'il existe des espèces d'arbres produisant de nombreuses greffes comme le pin rouge (Horton, 1959) ou le pin gris (Tarroux et DesRochers, 2011), et d'autres peu ou pas telles que les frênes noirs (*Fraxinus nigra*) ou les cerisiers tardifs (*Prunus serotina*) (LaRue, 1934). Comme il a été vu précédemment, les greffes interspécifiques sont les plus rares, cela suppose

que deux arbres d'espèces différentes seraient trop éloignés génétiquement pour pouvoir s'associer ce qui suggère que les individus doivent présenter une certaine similarité pour pouvoir former des greffes (Loehle et Jones, 1990 ; Tarroux et al., 2014)



**Figure 3: Effet des greffes racinaires après coupe de la tige : la souche survit et continue de manière irrégulière sa croissance**

Les greffes racinaires ont été observées chez de nombreuses espèces (Graham 1959), avec un total de plus de 150 angiospermes et gymnospermes dans le monde entier (Bormann 1966; Graham et Bormann, 1966). Et pourtant peu d'éléments dans la littérature scientifique se réfèrent à la significativité écologique des greffes racinaires naturelles bien que certains auteurs reconnaissent qu'il pourrait s'agir d'un caractère évolutif adaptatif, bien loin d'un phénomène accidentel (Loehle et Jones, 1990 ; Tarroux et DesRochers, 2010). Bormann et Graham (1959), émettent l'hypothèse suivante : les

greffes racinaires pourraient rendre possible une coopération intra-spécifique ou une relation de parasitisme. Cela rend bien compte de la complexité du phénomène puisque ce sont deux notions clairement opposées. Les arbres se lient pour le partage de ressources telles que l'eau, les éléments minéraux, nutriments, et sucres (Bormann, 1966 ; Stone et Stone, 1975 ; Fraser et al., 2006). La greffe permettrait ainsi d'obtenir des taux de croissance plus élevés grâce à une meilleure distribution des nutriments du sol (Bormann, 1966 ; Loehle et Jones, 1990 ; Basnet et al., 1993 ; Tarroux et DesRochers, 2011). Le partage de ressources est généralement véhiculé de l'arbre le plus gros vers l'arbre le plus petit (Kuntz et Ricker, 1956 ; Eis, 1972). Non seulement elles contribueraient à des taux de croissance plus rapides mais également à la survie de racines ou de arbres/souches mourantes (Fraser et al., 2006, Tarroux et DesRochers, 2010 ; Tarroux et al., 2010 ; Tarroux et DesRochers, 2011 ; Stone, 1974 ; Stone et Stone, 1975 ; Loehle et Jones, 1990). De plus d'autres relations positives ont été démontrées comme l'augmentation de la stabilité au vent (Graham et Bormann, 1966 ; Coutts, 1983b ; Kumar et al., 1985 ; Keeley, 1988 ; Basnet et al., 1993 ), limitant ainsi les «trouées de lumière» dans la couverture arborée et préviendrait de la colonisation par une autre espèce. Dans ce contexte, la greffe racinaire peut être vu comme une relation de coopération (Kozlowski et al., 1991). A l'inverse, de nombreux chercheurs ont suggéré qu'il y aurait des relations de parasitisme en présence de greffes tel que le transfert des spores de champignons stimulant la propagation de la maladie (Fowells, 1965 ; Eis, 1972 ; Gordon et Roth, 1976 ; Epstein, 1978a et 1978b ; Hessburg et Hansen, 1986). D'autres ont démontré que l'évapotranspiration des arbres dominant (les plus gros) engendrerait une absorption d'eau plus importante pour ceux-ci au détriment des arbres supprimés (les plus petits) stimulant ainsi leurs mortalités (Graham et Bormann, 1966).

Les effets suggérés des greffes racinaires sont portés sur quatre notions :

- La compétition : précédemment nous avons vu que les greffes racinaires auraient un impact sur la compétition, en effet la notion de compétition stricte ne s'applique plus lorsqu'il y a transfert de ressources d'un arbre à un autre via la greffe.

- La succession : si la présence de nombreuses greffes améliore la survie d'une espèce vis-à-vis des perturbations naturelles (foudre, vent, neige) le cycle de vie du plant serait plus important et l'écosystème s'en retrouverait modifié.

- L'invasion : si un peuplement présente les conditions optimales à la production de greffe il pourrait y avoir des conséquences sur la diversité faunique d'une forêt telle que la diminution des espèces non greffées. Les greffes racinaires maintiendraient les racines de souches mourantes limitant ainsi la surface de sol disponible et les trouées de lumière pour la colonisation d'autres individus.

- La dominance : les greffes favorisent la croissance de l'arbre ainsi, les greffes racinaires pourraient provoquer la dominance des essences pour lesquelles la greffe est possible.

La signification écologique des liens racinaires est à considérer dans la dynamique de peuplements forestiers qui utilisent un système racinaire commun. Historiquement les expériences menées ont toujours démontré qu'il y avait uniquement une relation de compétition entre les arbres vis-à-vis des ressources (Jobidon, 1994 ; Jobidon, 1995). De manière logique, toutes les techniques de gestion et d'aménagement pour le développement économique forestier sont basées sur le principe de compétition (Jobidon, 2000b ; Jobidon, 1997). Récemment, cette théorie a été remise en question par l'implication des greffes racinaires qui démentiraient la notion de compétition stricte (Tarroux et DesRochers, 2011 ; Fraser, et al., 2006). C'est pourquoi il serait intéressant d'améliorer nos connaissances sur le rôle des greffes racinaires, et en particulier chez l'épinette noire qui ne présente aucun résultat à ce propos dans la littérature scientifique. Dans des études précédentes, il a déjà été observé la présence de greffes racinaires du genre *Picea* (Küllä et Lõhmus, 1999) mais l'effet des racines greffées sur la croissance n'a cependant pas encore été évalué. C'est dans ce cadre que le stage s'inscrit. Le premier objectif de l'étude sera d'améliorer nos connaissances sur les facteurs influençant la production de greffes chez l'épinette noire. Pour cela nous étudierons différents paramètres comme la distance de la greffe entre les deux arbres, l'âge, la hauteur, et le diamètre des arbres susceptibles de

stimuler la formation de la greffe. Le second objectif consistera à observer et quantifier l'effet d'une greffe racinaire sur la croissance apicale et radiale de l'épinette noire. Nous évaluerons également la mortalité des arbres présents sur le site le plus représentatif. Pour répondre à ces objectifs nous avons émis plusieurs hypothèses telles que la présence de greffes limiterait le diamètre de l'arbre pendant la période de formation de greffe et une fois la fusion du cambium complétée, la croissance des arbres serait favorisée. On suppose également que la probabilité de présence de greffe diminuerait si la distance entre les arbres augmente.

## PARTIE 2

### I/ Matériels et méthodes

#### 1/ Localisation des sites expérimentaux

Trois sites de peuplements naturels d'épinettes noires ont été étudiés. Deux de ces sites ont été excavés entre le mois de juin et juillet 2007, l'autre pendant l'été 2012. Ces sites sont situés en Abitibi-Témiscamingue, au Nord Ouest de la forêt boréale du Québec.

#### 2/ Type de sol

	Site 1	Site 2	Site 3
Âge moyen (années)	91,71	61,86	82,23
Densité (arbres/m <sup>2</sup> )	0,99	0,30	0,77
DHP moyen (cm)	13,75	14,88	10,95

Tableau 1 : Caractéristique des sites expérimentaux

Les plantations étudiées avaient approximativement le même profil de sol. Le site 1 avait une texture sablo-argileuse. A 20 cm du sol on retrouvait une texture sableuse ainsi que de nombreuses racines à gros diamètre. Plus en profondeur, environ à 30 cm de la surface on retrouvait un horizon argileux. Cette texture est un héritage des anciens lacs pro glaciaires Barlow et Objiway (Veillette et al., 2000). Le sol du site 2 avait une texture sablo-argileuse et semblait filtrer les particules organiques. Un horizon compact en argile a été observé à 70 cm de la surface. A 20 centimètres de profondeur on retrouvait également une texture sableuse et la présence de grosses racines. Au-delà on a retrouvé un nombre important de fines racines. Le sol du site 3 avait une texture plus sablonneuse composé de pierre et de cailloux à partir de 10 centimètres de la surface.

#### 3/ Travail de terrain

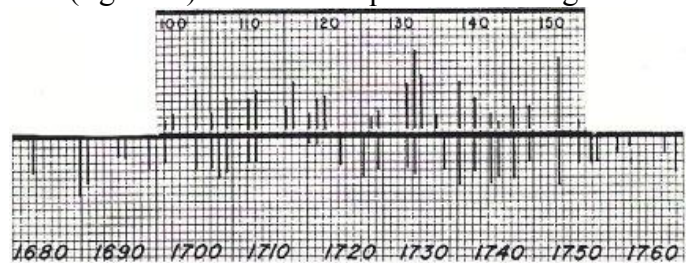
Dans cette étude, les sites et les arbres ont été aléatoirement choisis pour ne pas biaiser la fréquence de greffes. Tous les peuplements sélectionnés étaient matures (supérieurs à 50 ans). En effet, si les greffes influencent la croissance des peuplements, il serait plus intéressant de mesurer la croissance annuelle des arbres ayant atteint le diamètre commercial de 9 cm. Le travail de terrain a nécessité l'embauche de nombreux stagiaires pour la réalisation de ce projet. La première étape était de débroussailler l'ensemble de la végétation au sol à l'aide de râteaux. Ensuite, l'équipe a coupé le tronc des arbres en prenant soin de prélever une galette DHP (diamètre à hauteur de poitrine = 1m30). Une deuxième galette était prélevée à la base de la souche. Le fait de récolter deux échantillons de bois à hauteur différente pour un même arbre limitait le risque d'obtenir des résultats non-exploitable (cernes absents ou dupliqués ou bois de mauvaise qualité). Le statut de l'arbre (dominant codominant-supprimé) a aussi été enregistré. Les excavations ont été réalisées de manière hydraulique, à l'aide d'une pompe à eau



(Wajax Mark III, Tyco Suppression systems, Pembroke, Bermuda). La pompe était placée à proximité d'un point d'eau et la pression engendrée dispersait les particules de sol. L'excavation a été conduite jusqu'à ce que la souche et toutes les racines soient visibles. Dans le site 1, les arbres morts enfouis dans le sol découvert lors de l'excavation ont aussi été enregistrés, contrairement aux sites 2 et 3 où, seuls les arbres morts visibles ont été comptabilisés. Une fois les excavations terminées, les greffes, galettes de base et de DHP ainsi que les galettes de racines ont été amenées au laboratoire. Ces échantillons ont été séchés à une température ambiante pendant plusieurs semaines, puis analysés.

#### 4) Datation et mesure de croissance

Chaque échantillon de bois a été poncé à l'aide de rubans de différents grains afin de rendre la surface de bois exploitable et permettre ainsi la mesure des cernes. La datation des échantillons de galettes de base, de racines et de greffes, a été réalisée selon la technique du « Skeleton plot », qui est une méthode manuelle (Stokes et Smiley, 1968 ; Swetnam et al., 1985) et permet de mettre en évidence les cernes caractéristiques. Les années (appelées aussi évènements) observées à la loupe binoculaire (figure 5) étaient marquées sur une grille de papier sous forme de lignes, les cernes larges pointeront vers le haut, les cernes plus petits vers le bas, d'autres symboles tels que les ronds ont aussi été utilisés pour identifier les traces de gels et autres cernes caractéristiques. Les graphiques ainsi obtenus (figure 4) constituaient une aide visuelle efficace pour l'interdatation des échantillons.



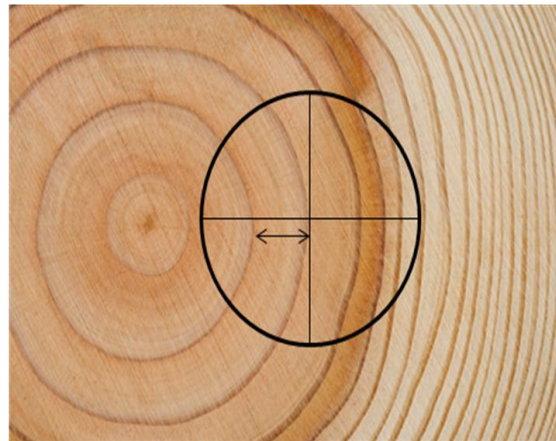
**Figure 4: Technique du Skeleton Plot (Mondino et Matteo)**

Les skeleton plot ont été prioritairement effectués sur les arbres dominants car ils présentaient généralement moins de cernes manquants. En effet, les cernes absents (manquants) ou faux cernes (dupliqués) sont des phénomènes fréquents et d'autant plus importants chez les arbres supprimés, ainsi que chez les racines et les greffes (Rubner, 1910 ; Larson, 1994 ; Krause et Morin, 1999). Ces évènements sont causés par le climat et peuvent parfois provoquer une année dépourvue de croissance. En effet, il existe une étroite relation entre le climat et les largeurs de cernes du bois. (Fritts, 1976 ; Serre-Bachet, 1976, Schweingruber et al., 1978). D'ailleurs, plusieurs travaux ont utilisé les cernes de croissance pour étudier l'influence à long terme du climat sur la dynamique de la végétation (Payette et al., 1985 ; Payette et al., 1989 ; Lavoie et Payette, 1994 ; Payette et Lavoie, 1994). On peut citer en exemple un évènement climatique classique qui est le gel tardif survenant à la fin du printemps ou en début d'été provoquant des largeurs de cernes très faibles, ou des cernes de gelée (Brunstein, 1996, Bigras and Margolis, 1997). En toute logique, le climat influence les cernes de croissance de la même manière pour un site donné (Serre-Bachet, 1976). Ces cernes caractéristiques nous ont été très utiles pour identifier les échantillons puisqu'ils nous ont servis de référence correspondant à une année t.

Une fois les cernes caractéristiques déterminés, nous avons mesuré directement la croissance à la loupe binoculaire (marque Leica ; figure 5) couplée à une source de lumière froide. Un viseur en forme de croix, appelé réticule a été introduit dans l'un des deux objectifs de manière à se placer au début du cerne. Le viseur permettait ainsi de mesurer la largeur du cerne de manière plus exacte (figure 6). La galette était posée sur le plateau coulissant de la table Velmex qui était reliée à un encodeur digital (figure 5).

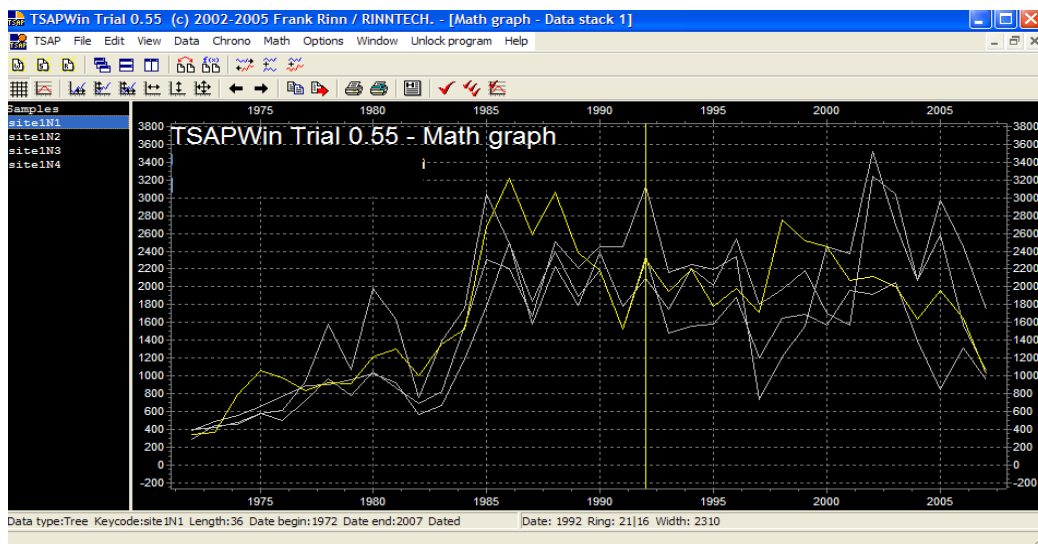


**Figure 5: Table Velmex**



**Figure 6: Réticule de l'objectif de la loupe binoculaire pour la mesure de cernes**

La table velmex était reliée à un ordinateur muni d'une interface graphique appelé TSAPWin (RINNTECH, Engineering and Distribution, Heidelberg, Germany) nous permettant d'observer et d'enregistrer les données de croissance mesurées sur les différents rayons (Cropper, 1979). Les mesures de largeur des cernes annuels ont été prises avec une résolution de 0,001 mm par le système de mesure de cernes (Velmex Inc.). Lorsque c'était possible, les mesures étaient réalisées sur quatre rayons afin de refléter au mieux l'excentricité des échantillons de bois. Le premier rayon mesuré était situé à un angle de  $22,5^\circ$  du rayon le plus grand. Les 2<sup>ème</sup>, 3<sup>ème</sup> et 4<sup>ème</sup> rayons étaient respectivement perpendiculaires au rayon précédant (Zarnovican, 1985). Le logiciel TSAPWin nous permettait de visualiser l'évolution des séries de croissances en superposant les 4 rayons nous aidant ainsi considérablement dans nos datations (figure 7). Comme nous connaissons la date d'excavation, les mesures de cernes ont été réalisées de l'extérieur (partie écorce) vers l'intérieur de la galette (partie centrale du bois)



**Figure 7: Observation de 4 rayons mesurés sur un même arbre avec le logiciel TSAPWIN**

Une fois les mesures de croissance terminées, la datation a été vérifiée à l'aide du logiciel COFECHA (Holmes, 1983 ; Grissino-Mayer, 2001). Le fonctionnement de ce logiciel repose sur la comparaison des séries de mesures effectuées par l'opérateur avec une chronologie maîtresse créée par le programme. Ce logiciel étudie la variance des fréquences de cernes les

plus épais en prenant compte la largeur de la galette (Holmes, 1983 ; Grissino-Mayer, 2001). Toujours dans le but d'avoir les résultats les plus significatifs, et une fois la vérification COFECHA achevée, le logiciel ARSTAN a été utilisé pour standardiser les données en diminuant l'influence de la taille et de l'âge des arbres (Grissino-Mayer, 2001, Cook and Peters, 1981).

## 5) Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées par le logiciel R-3.0.2 (R Development Core Team, 2013) et un niveau de significativité de  $P = 0,05$  appliqué pour toutes les variables. Tout d'abord nous avons étudié ce qui pourrait expliquer la présence de greffe. Pour cela nous avons testé l'effet de la distance (variable explicative) sur la probabilité de présence de greffes (variable réponse). Le test utilisé était une régression logistique mixte (fonction `glmer`) avec 0 pour absence et 1 pour présence de greffe. Le package téléchargé était le `lme4`. Le modèle linéaire mixte nous permettait d'inclure à la fois les effets des variables fixes et aléatoires afin de mieux évaluer la relation entre les variables réponses et explicatives (West et al., 2007). La distance était la variable fixe et les sites étaient placés en effet aléatoire. Les distances d'arbres supérieurs à 3 mètres ont été retirées car le modèle ne pouvait contenir qu'un nombre limité de zéro dans la matrice. Une deuxième régression logistique mixte incluant la hauteur et le diamètre des arbres (variable explicative) a été effectuée pour expliquer la présence de greffe (variable réponse). Le modèle utilisait les mêmes paramètres 0 pour absence et 1 pour présence de greffe, les sites ont été classés en effet aléatoire et le package utilisé était également le `lme4`.

Pour comprendre d'avantage le rôle des greffes en peuplement naturel nous avons utilisé deux modèles linéaires mixtes (fonction `lme` ; package `nlme`) avec le diamètre des arbres comme variable réponse et la présence ou absence de greffe (noté 0 ou 1) comme variable explicative. Le 1<sup>er</sup> modèle utilisait le diamètre des arbres avant la formation des greffes alors que le 2<sup>ème</sup> modèle analysait le diamètre des arbres au moment de l'excavation. L'objectif était d'étudier la taille de l'arbre avant la greffe et d'observer après la greffe l'impact de celle-ci sur la croissance. Les greffes ont été datées dans le but de connaître l'année de formation de greffe. Nous avons sélectionné les données de croissance avant la formation de greffes afin de déterminer le diamètre de tous les arbres (les futurs arbres greffés et ceux qui ne formeront jamais de greffes). Les rayons et les sites ont été classés en effet aléatoire. Le diamètre une fois la greffe installée (au moment de l'excavation) a été obtenu par la mesure de la circonférence. Les sites ont également été classés en effet aléatoire.

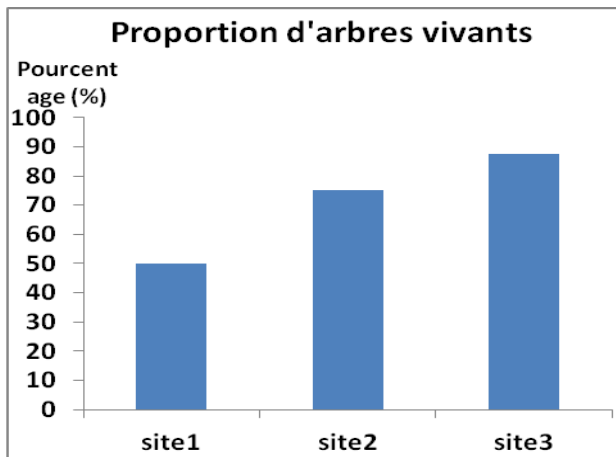
Pour déterminer l'effet d'une greffe sur la croissance annuelle des arbres, nous avons analysé la croissance radiale des arbres greffés et non greffés depuis la naissance jusqu'au moment de l'excavation. Pour cela un modèle linéaire mixte (fonction `lme` ; package `nlme`) a été choisi. L'année en cours et le statut des arbres (greffés ou non greffés) ont été fixés comme des variables catégoriques fixes. Chaque rayon a été associé à l'arbre correspondant en fixant ce facteur en variable aléatoire. La croissance annuelle des arbres dépend de la croissance de l'année précédente. En effet, il existe une forte corrélation entre les valeurs de croissance observées, et qui diminue dans le temps (Grissino- Mayer, 2001 ; Pinheiro et al., 2008). Ainsi une autocorrélation régressive de niveau 1 a été utilisée pour diminuer cet effet sur la croissance des arbres et également pour mieux tenir compte du fait que ce sont des mesures répétées. Comme les greffes racinaires ne se sont pas formées au même moment entre les différents sites, il a été nécessaire d'utiliser un modèle différent pour chaque site.



# PARTIE 3

## Résultats

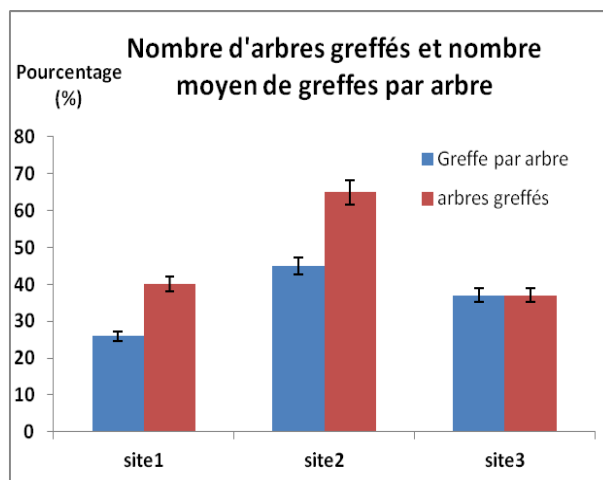
### 1/Statut des arbres excavés



La proportion d'arbres vivants varie entre les sites. Pour le site 1, l'excavation a été réalisée sur 89 arbres et seule la moitié des arbres était vivant (figure 8). Le deuxième et troisième site contenaient respectivement 20 et 16 arbres au total avec 75 et 87% d'arbres vivants, respectivement. De nombreux arbres du site 1 ont été retrouvés morts. On relève au total 7 arbres déracinés, 7 morts debout et 29 cassés à la base ou dans les parties plus élevées de l'arbre.

**Figure 8: Proportion d'arbres vivants selon le site**

### 2/ Présence de greffe des sites 1, 2 et 3



**Figure 9 : Pourcentage d'arbres greffés et nombre moyen de greffes par arbre selon le site**

L'épinette noire est capable de former des greffes puisque dans l'ensemble des sites étudiés nous avons observé la présence de greffe en plus ou moins grande abondance (figure 9). Les sites 1 et 2 ont formé respectivement 12 et 9 greffes pour 45 et 20 arbres excavés. Le pourcentage d'arbres greffés se situe entre 37 et 65% et le nombre moyen de greffe par arbre était entre 0,26 et 0,45 (tableau 2). Le site 3 est celui qui détenait le moins de greffes (6 au total). Le pourcentage d'arbres greffés était de 37% et le nombre moyen de greffe par arbre était de 0,37. Les arbres morts découverts au moment de l'excavation du site 1 n'ont pas été comptabilisés pour le pourcentage d'arbres greffés en revanche si nous en tenons compte la valeur diminuerait de 50%, soit 20%.

	Site 1	Site 2	Site 3
Nombre d'arbres excavés	45	20	16
Nombre de greffes	12	9	6
Nombre d'arbres greffés	18	13	6
Nombre moyen de greffes par arbres	0,26	0,45	0,37
Pourcentage d'arbres greffés	40	65	37

Tableau 2 : Caractéristiques des 3 sites excavés

Les résultats de la régression linéaire montrent que plus les arbres sont rapprochés entre eux plus la probabilité de présence de greffe était élevée ( $P < 0.001$ ). En effet pour les arbres espacés de 0,01 mètre la probabilité est élevée (0,6) à l'inverse pour des arbres distant de 1 mètre la probabilité de présence de greffe n'est que de 0,1 (figure 10). Au-delà de 2 mètres, la probabilité de distance était nulle.

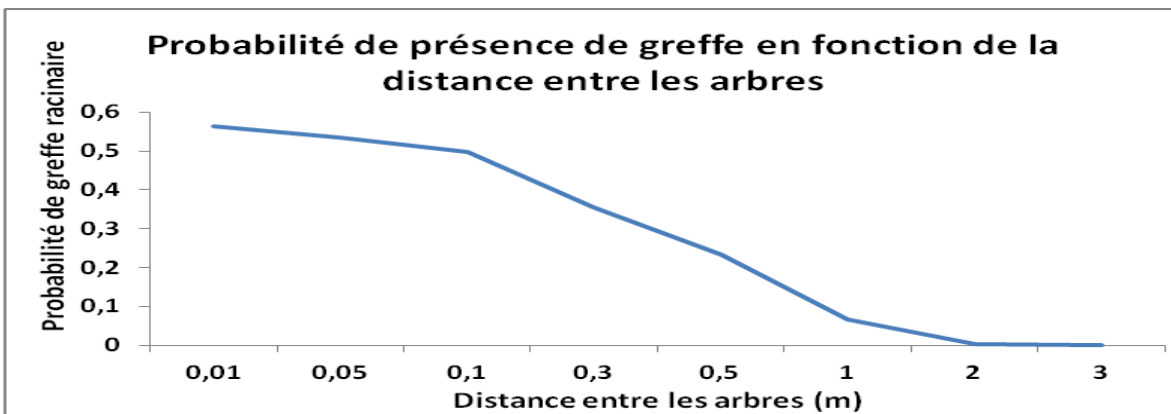


Figure 10: Effet de la distance sur la probabilité de présence de greffes racinaires

Le modèle utilisant les variables hauteur et diamètre n'ont pas apportés de résultats significatifs ( $P = 0.66$  pour la hauteur ;  $P = 0,40$  pour le diamètre). La présence de greffe au moment de l'excavation n'est donc pas reliée à la hauteur et aux diamètres des arbres.

### 3/ Effet de la greffe sur le diamètre

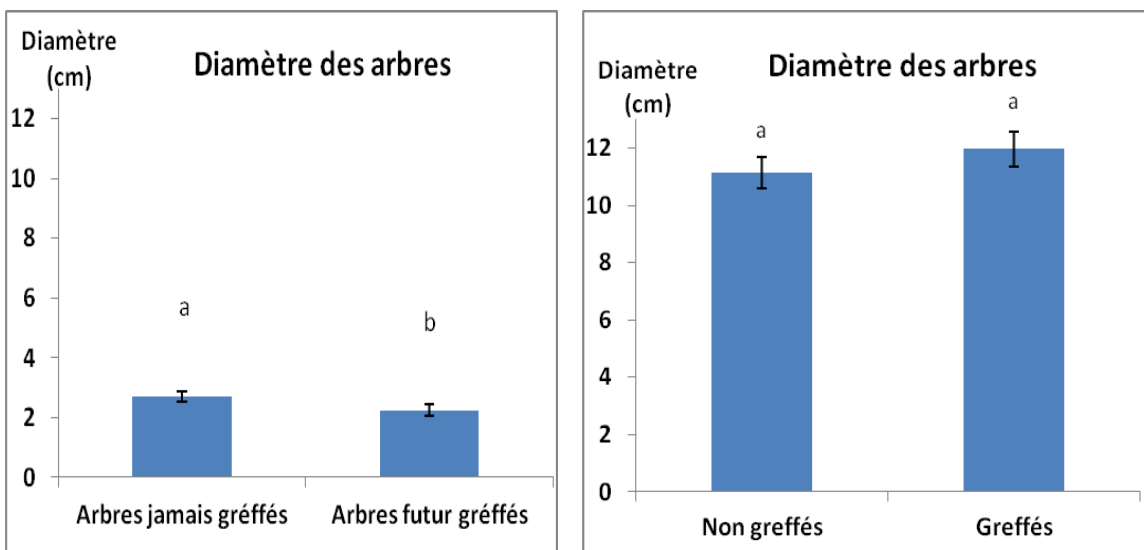
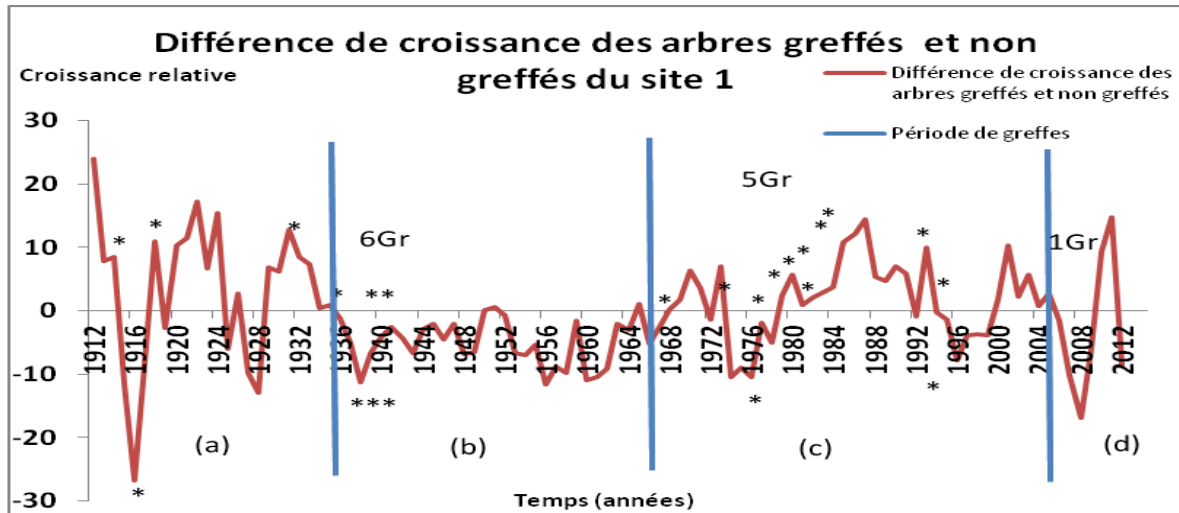


Figure 11: Diamètre des arbres avant/après la greffe et diamètre des arbres non greffés

Les résultats indiquent une différence significative entre les futurs arbres greffés et ceux

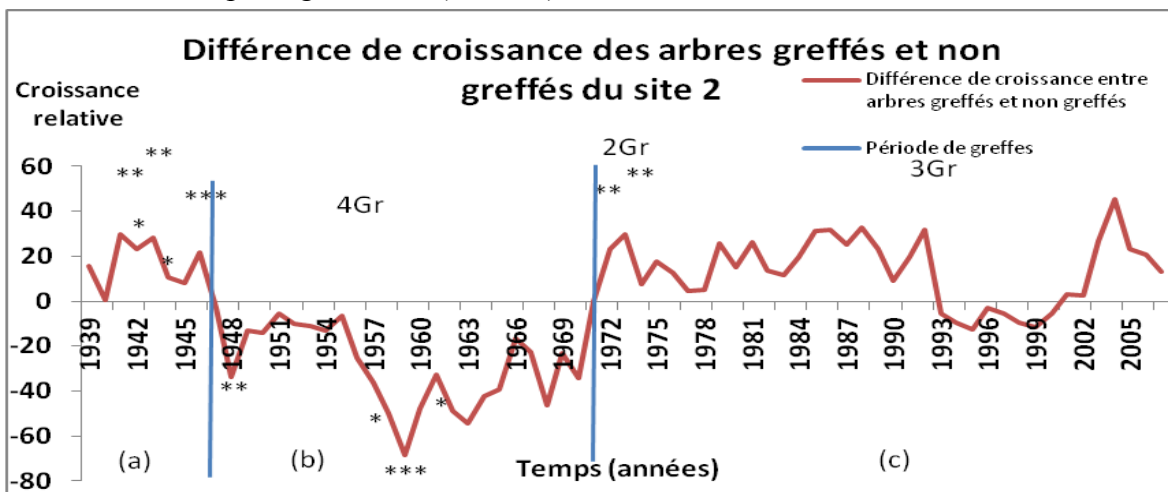
qui ne formeront jamais de greffes. Avant la formation de greffes les futurs arbres greffés ont un diamètre significativement plus petit que ceux qui n'en formeront pas ( $P = 0,02$ ). Au moment de l'excavation, le diamètre des arbres greffés et non greffés n'était pas significativement différents ( $P=0,40$ ).

#### 4/ Effet des greffes sur la croissance annuelle



**Figure 12: Effet des greffes racinaires sur la croissance annuelle du site 1, niveau de significativité : \* $<0,05$  ; \*\* $<0,01$  ; \*\*\* $<0,001$ .**

Les arbres du site 1 ont été établis au début des années 10 (Figure 12). La première greffe racinaire a été initiée entre 2 arbres à partir de 1936, et la dernière greffe s'est formée en 2005. La première période (a) montrait que les futurs arbres greffés étaient significativement plus grand ( $P < 0,05$ ) pour 4 années (1913 ; 1916 ; 1917 ; 1931). La deuxième période (b) représentait la période de commencement des greffes racinaires, pendant cette période 6 greffes se sont formées entre 9 arbres. Durant cette période la croissance des arbres avait tendance à diminuer même si ce n'était significatif que pour les années 1936 ; 1937 ; 1938, et 1939 ( $P < 0,05$ ). Durant la troisième période (c) 5 greffes se sont formées entre 5 arbres, la croissance des arbres greffés avait tendance à augmenter et était significativement supérieure à celle des arbres non greffés pour les années 1967 ; 1972 ; 1976 à 1984 ; 1992 à 1995 ( $P < 0,05$ ). En 2005 (période d), une autre greffe se forme diminuant fortement la croissance en 2007, cependant les résultats n'étaient pas significatifs ( $P > 0,05$ ).



**Figure 13: Effet des greffes racinaires sur la croissance annuelle du site 2, niveau de significativité : \* $<0,05$  ; \*\* $<0,01$  ; \*\*\* $<0,001$ .**

Les arbres du site 2 les plus âgés sont nés en 1939 (figure 13). Pendant la première décennie (période a), les futurs arbres greffés avaient une croissance significativement supérieure entre 1940 et 1944 ( $P < 0,05$ ). Dès la formation des premières greffes (à partir de 1948), la croissance des arbres greffés diminuait drastiquement ( $P = 0,0013$ ). Entre 1948 et 1961, 4 greffes se sont formées entre 8 arbres. La croissance des arbres greffés a diminué de manière significative pour les années 1948 ; 1957 ; 1958 et 1961 ( $P < 0,05$ ). Quelques années plus tard, on aperçoit une augmentation de croissance significative pour les années 1972 et 1973 ( $P < 0,05$ ). La même tendance a été observée (période c) dans les années 1990 où 3 greffes se sont formées et ont induit une diminution de croissance mais les résultats n'étaient pas significatifs ( $P > 0,05$ ).

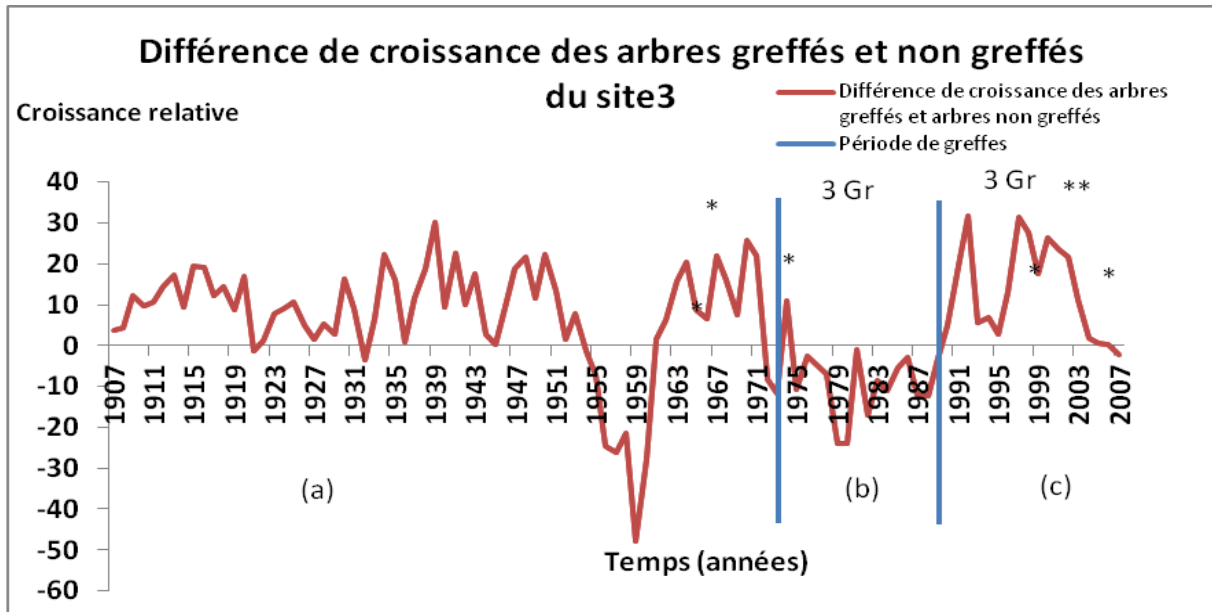


Figure 14: Effet des greffes racinaires sur la croissance annuelle du site 3, niveau de significativité : \* <math>< 0,05</math> ; \*\* <math>< 0,01</math> ; \*\*\* <math>< 0,001</math>.

Le site 3 (figure 14) est le site qui présentait le moins de greffes des trois. Durant la première période (a), il n'y avait pas de différences significatives entre les futurs arbres greffés et ceux qui ne formeraient jamais de greffes excepté pour les années 1965 ; 1967 et 1974 ( $P < 0,05$ ). La deuxième période (b) correspond à la formation de 3 greffes aux années 1972 ; 1977 et 1986. La croissance a tendance à diminuer excepté pour l'année 1974, significativement plus élevée ( $P = 0,02$ ). Pendant la période (c), trois greffes se sont formées entre 4 arbres : deux greffes en 1997 et une en 1989. La croissance des arbres greffés a tendance à augmenter même si les résultats étaient significatifs uniquement pour les années 1999 ; 2003 et 2007 ( $P < 0,05$ ).

## Discussion

Cette recherche a permis de démontrer que l'épinette noire a la capacité de former des greffes au niveau racinaire. En effet nos sites expérimentaux ont montré qu'il existait 40 % d'arbres greffés pour le site 1 ; 65 et 37% pour les sites 2 et 3. Le nombre de greffes par arbre était de 0,26 ; 0,45 et 0,37%. S'il l'on compare ces données avec celles d'une autre espèce comme le pin gris en peuplement naturel, le nombre moyen de greffes par arbre est de 0,92 ; 0,67 et 0,72% (Tarroux et DesRochers, 2010). L'épinette noire forme moins de greffes que le pin gris. On peut expliquer ce résultat par deux choses : la première est que sur le plan nutritionnel, le pin gris est plus exigeant que l'épinette noire et a une croissance plus rapide (Swan, 1970). Si les conditions nutritionnelles sont limitantes pour sa croissance, l'arbre a besoin de se greffer pour pouvoir compenser le déficit de nutriment (Tarroux et DesRochers, 2011). A l'inverse, l'épinette noire est capable de rester en condition de latence pendant plusieurs années ce qui pourrait expliquer le fait que l'on retrouve moins de greffes que chez le pin gris (Thorpe et al., 2007). La deuxième explication est que l'épinette noire produit des racines adventives (Krause et Morin, 2005), ainsi la nature du sol des forêts Canadienne, très riche en mousse (matière organique) favoriserait le renouvellement des racines âgées et éventuellement greffées ce qui pourrait expliquer la différence de greffe entre les deux espèces.

Une forte corrélation a été observée entre la proximité des arbres et la présence de greffes. La hauteur et le diamètre ne seraient pas une variable à prendre en compte dans la probabilité de présence de greffes (résultats non significatifs). La distance entre les arbres serait un paramètre influençant fortement la présence de greffe. Il avait déjà été démontré que la proximité des arbres importait plus que la densité (Tarroux et al., 2010 ; Cook et Welch, 1957 ; Eis, 1972 ; Fraser et al., 2005 ; Gordon, 1976 ; Reynolds et Bloomberg, 1982) Pour les trois sites étudiés les tests statistiques ont mis en évidence une corrélation entre la distance des arbres greffés et la présence de greffes. Testés séparément ou en cumulant les données des trois sites, l'expérience a démontré que plus la distance est élevée moins la probabilité de présence de greffe est importante. Il serait intéressant d'envisager dans le futur la réduction des distances de plantations d'arbres afin d'augmenter un maximum la probabilité de présence de greffes. Les greffes racinaires représenteraient un intérêt considérable pour les industriels forestiers puisqu'elles contribueraient à limiter la perte de rendement (déracinement de l'arbre) par un réseau racinaire beaucoup plus stable, empêcheraient la colonisation par d'autres espèces et augmenteraient la croissance des arbres les plus petits pour équilibrer les peuplements.

Les résultats observés nous montrent qu'il existe comme chez le Pin gris des coûts et bénéfices lorsque les arbres se greffent (Tarroux et al., 2010). Cette étude suggère un procédé énergétiquement coûteux mais une fois la période de formation des greffes terminée la croissance radiale des arbres semblerait améliorée. Le site 3 est le site où il a été comptabilisé le moins de greffes. Ceci est un résultat inattendu puisque ce sol était sableux et il a été démontré que la formation de greffes y serait favorisée (Eis, 1972 ; Reynolds et Bloomberg, 1982). Pendant la période de formation de greffes la croissance avait tendance à diminuer, mais peu de résultats significatifs ont été trouvés pour ce site. Ceci pourrait être dû au nombre de greffes qui était moins important que pour les deux autres sites.

Afin de mieux comprendre les effets apportés par les greffes sur la croissance, nous avons mesuré et comparé le diamètre avant et après la greffe. Même si les futurs arbres greffés avaient certaines années de croissance significativement plus élevées, le diamètre des futurs arbres greffés était significativement plus petit que le diamètre des arbres non greffés. Si les arbres sont capables d'adaptation envers un événement contextuel divers, (Loehle et Jones, 1990 ; Tarroux et DesRochers, 2010), il semblerait qu'elles soient également capables de communiquer entre eux par l'intermédiaire de signaux chimiques. Nous savons que toutes les racines qui entrent en contact ne forment pas obligatoirement une greffe, d'ailleurs Tarroux et DesRochers, (2010) ont observé des racines superposant le système racinaire d'autres arbres

voisins pour finalement se greffer beaucoup plus loin. On suppose que ce dialogue moléculaire serait rendu possible par l'émission de métabolites secondaires. A l'inverse des inhibiteurs chimiques peuvent être produits pour éviter la greffe racinaire (Reinartz et Popp, 1987). Le diamètre mesuré au moment de l'excavation tient compte de l'effet direct d'une greffe sur la croissance et nous a appris que les arbres qui étaient plus petits avant la greffe étaient de même taille (diamètre et hauteur) au moment de l'excavation. Cela suggère que les greffes racinaires dans des peuplements naturels sont bénéfiques à la croissance des arbres les plus petits. Le statut des arbres serait donc un paramètre important expliquant la formation de greffes. Bormann (1966), Graham et Bormann (1966), ont suggéré qu'il existerait une entre-aide pour les différents partenaires via les greffes racinaires. Elles engendreraient l'augmentation de la croissance radiale et de la survie des peuplements en facilitant l'acquisition des ressources par les autres membres de la communauté du système racinaire. Ainsi les arbres qui seraient interconnectés pourraient être capables de transmettre des ressources comme l'eau, stimulant la croissance des arbres en difficulté (Tarroux et DesRochers, 2010). D'ailleurs Külla et Lõhmus, (1999) ont démontré chez l'épinette de Norvège qu'il n'existait pas de greffes entre deux arbres supprimés (petits) mais que la majorité des arbres greffés était un dominant ou un co-dominant. L'implication entre un arbre dominant ou codominant greffé avec un arbre supprimé serait indispensable au transfert de substances vers l'arbre à faible croissance. Un système racinaire commun pourrait maximiser l'utilisation des ressources par la redistribution de celle-ci pour équilibrer la croissance du peuplement (Walters, 1963).

Le rôle des greffes chez l'épinette noire serait d'avantage pour occuper un maximum le sol pour empêcher la colonisation par d'autres espèces. De plus son système de reproduction (marcottage) pourrait être perçu comme étant un deuxième mécanisme occupant le sol pour empêcher l'invasion d'autres essences. Chez le pin gris, de part sa dépendance nutritionnel, le rôle des greffes racinaires serait d'avantage perçu comme un besoin indispensable à la croissance de l'arbre. En tout état de cause, les résultats montrent que les arbres greffés semblent plus être un groupe que des individus à part entière. Le fait que des arbres greffés soient capables de partager les ressources révolutionne les concepts de compétitions classiques au sens strict. De nombreuses techniques sylvicoles sont basées sur le principe de compétition, on peut citer la plus connue et la plus utilisée au Québec : l'éclaircie commerciale. Comme il est impossible de percevoir les greffes racinaires sans excavation, lorsque que l'on transforme un taillis, en coupant les arbres jugés moins le productif, on crée des dommages à la communauté du système racinaire. En conséquence les arbres greffés présents sur le site emploieraient toute leur énergie à maintenir les souches en survie et le traitement n'apporterait pas de réelles améliorations sur la croissance des arbres. Les peuplements étudiés ont formé la majorité de leurs greffes 40 années après leurs naissances. Connaissant l'impact des greffes racinaires sur la croissance des arbres, il serait plus judicieux d'éviter les éclaircies tardives de peuplement matures, c'est-à-dire une fois les greffes installées. De plus, il a été démontré que les traitements d'éclaircies n'augmenteraient pas la croissance des arbres greffés (Eis, 1972 ; Fraser et al., 2007). Les éclaircies commerciales ne représenteraient donc pas la meilleure solution à apporter pour augmenter la production de bois

## Conclusion

Ce rapport est le premier à démontrer que les greffes racinaires ont une influence positive sur la croissance et la survie des arbres en peuplement naturel d'épinette noire. Nos résultats ont démontré que la production de greffes racinaires chez l'épinette noire était possible. La dynamique de ces peuplements est clairement modifiée par la présence de greffes et le fait que les arbres soient inter-connectés semblable à un groupe démontre bien les relations d'entre-aide auquel prennent part les arbres greffés. Historiquement, toutes les techniques sylvicoles étaient basées sur le seul principe de compétition entre les arbres. La présence de greffe remet en cause ces principes et montre l'importance du phénomène étant donné que la notion de compétition stricte ne peut plus être expliquée. De gros moyens sont mis à disposition par le gouvernement du Québec et l'industrie forestière pour la production de bois et pourtant l'efficacité des résultats n'est pas certaine. Le fonctionnement des greffes ne représente pas l'unique sujet améliorant la production de bois mais leur prise en considération ne pourrait qu'améliorer l'aménagement et l'exploitation des peuplements d'épinettes noires.

Bien que l'étude des greffes racinaires soit un sujet complexe, long et même très physique, il est important de continuer les recherches pour apporter de nouvelles connaissances dans ce domaine. Par exemple notre étude ne nous permet pas d'apporter des éléments sur la nature des métabolites secondaires émis, ou encore le type de ressources transféré. Les travaux de Bormann, (1966) ont démontré qu'il existait un certain équilibre lorsque la croissance de la souche diminuait trop rapidement. Si un équilibre de croissance peut être atteint cela constituerait un gros avantage pour les arbres greffés à des souches. Cet équilibre a été clairement observé puisque avant la greffe les arbres avaient un diamètre plus petit et au moment de l'excavation (effet de la greffe) ces arbres étaient de la même taille et de la même hauteur. De plus nos travaux ont montré qu'il existait une forte corrélation entre la proximité des arbres et la présence de greffes racinaires. Il serait donc intéressant d'étudier la différence de croissance entre des peuplements naturels versus des peuplements plantés à distance rapprochés.



## Références bibliographiques

- Alteyrac, J., Cloutier, A., and Zhang, S.Y. 2006. Characterization of juvenile wood to mature wood transition age in black spruce (*Picea mariana* (Mill.)B.S.P.)at different stand densities and sampling heights. *Wood Sei. Technol.* 40: 124-138.
- Basnet, K., Scatena, F.N., Likens, G.E., Lugo, A.E. 1993. Ecological consequences of root grafting in tabonuco (*Dacryodes excelsa*) trees in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica.* 25 : 28 – 35.
- Bates, D., and Maechler, M. 2009. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes, version 0.999375 [computer program, manual]. Website <http://CRAN.R-project.org/>.
- Bergeron, J.F. 1996. Domaine de la pessière noire à mousses. Bérard, J.A., Côté, M. (Eds.), Manuel de foresterie. Les Presses de l'Université Laval, Québec (Canada). pp. 223-238.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P., and Lesieur, D. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research.* Vol. 31, n° 3, p. 384-391.
- Bertness, M.D., and Callaway, R.M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution.* 9: 127-135.
- Bigras, F.J., and Margolis, H.A. 1997. Shoot and root sensitivity of containerized black spruce, White spruce and Jack pine seedlings to late fall freezing. *New Forests.* Vol. 13, n° 1-3, p. 29-49.
- Bormann, F.H., and Graham, B.F. 1959. The occurrence of natural root grafting in eastern white pine, *Pinus strobus* L., and its ecological implication. *Ecology.* 40 :677-691.
- Bormann, F.H. 1966. The structure, function and ecological significance of root grafts in *Pinus strobus* L. *Ecological Monographs* 36: 1-26.
- Brownlee, C., Duddridge, J.A., Malibari, A., and Read, D.J. 1983. The structure and function of mycelial systems of ectomycorrhizal roots with special reference to their role in forming inter-plant connections and providing pathways for assimilate and water transport. *Plant and Soil* 71: 433-443.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. and Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- Brunstein, F.C. 1996. Climatic significance of the bristlecone pine late- wood frost-ring record at Almagre Mountain, Colorado, USA, *Arct. Alp. Res.* 28 (1996) 65–76.
- Corbeil, P. 2004. Commission d'étude sur la gestion de la forêt Québécoise. Bibliothèque nationale du Québec.
- Cook, D.B., and Welch, D.S. 1957. Backflash damage to residual stands incident to chemi-peeling. *Journal of Forestry.* 55(4): 265-267.

- Cook E.R., and Peters K. 1981. The smoothings spline : a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bulletin* 41 : 45-53.
- Coulombe, G., Huot, J., Arsenault, J., Bauce, E., Bernard, J.T., Bouchard, A., and Szaraz, G. 2004. Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise, Dépôt légal : Bibliothèque nationale du Québec.
- Coutts, M.P. 1983b. Root architecture and tree stability. *Plant and Soil* 71: 171-188.
- Epstein, A.H. 1978a. Root graft transmission of tree pathogens. *Annual Review of Phytopathology*. 16:181-192.
- Epstein, A.H. 1978b. Control tactics in research and practice. II. Preventing root-graft transmission. *Plant pathology in: Dutch elm disease, perspectives after 60 years. Search agriculture*. 8(5):30-32.
- Eis, S. 1972. Root grafts and their silvicultural implications. *Canadian Journal of Forest Research* 2: 111-120.
- Fajardo, A., and McIntire, E J.B. 2010. Under strong niche overlap conspecifics do not compete but help each other to survive : facilitation at the intraspecific level. *Journal of Ecology*.
- Fraser, E.C., Lieffers, V.J., Landhausser, S.M. 2005. Age, stand density, and tree size as factors in root and basal grafting of lodgepole Pine. *Canadian Journal of Botany*. 83(8): 983-988.
- Fraser, E.C., Lieffers, V. , Landh usser, S.M. 2006. Carbohydrate transfer through root grafts to support shaded trees. *Tree Physiology*. 26(8): 1019-1023.
- Fraser, E.C., Lieffers, V.J., and Landhiiusser, S.M. 2007. The persistence and function of living roots on lodgepole pine snags and stumps grafted to living trees. *Annals of Forest Science* 64(1): 31-36.
- Fitter, A.H. 1991. Characteristics and Function of Root Systems. Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U, first ed, *Plant roots : the hidde, half*, New-York : Marcel Dekker Inc.
- FOA. 2011. Situation des forêts du monde. Rome, Italie, 176 p.
- Fowells, H.A. 1965. *Silvics of forest trees of the United States*. U.S. Department of Agriculture, Agricultural Handbook 271. Washington, DC. 762 p.
- Fritts, H.C. 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London, 567pp.
- Gagnon, R., and Morin, H. 2001. Les forêts d'épinette noire au Québec : dynamique, perturbations et biodiversité. *Le naturaliste canadien*. pp. 26-35.
- Gassama, I., Morel, S., Poulin, J. 2010. Bureau du forestier en chef. Bilan d'aménagement forestier durable au Québec 2000-2008. Gouvernement du Québec, Roberval, Québec, 290 p.
- Gauthier, S., Vaillancourt M.A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y. 2008. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presse de l'Université du Québec, Québec. 568 p.

Gordon, D.E., and Roth, L.F. 1976. Root grafting of Port-orford-cedar an infection route for root rot. *Forestry science*. 22: 276-278.

Graham, B.F., and Bormann, F.H. 1966. Natural root grafts. *Botanical Review* 32: 255-292.

Graham, B.F. 1959. Roots graft in eastern white pine, *Pinus strobus* L.: Their occurrence and ecological implications. Botanical Department. Duke University, Durham, North Carolina.

Grenon, F., Jetté, J.P., Leblanc, M. 2010. Manuel de référence pour l'aménagement écosystémique des forêts au Québec – Module 1 - Fondements et démarche de la mise en œuvre, Québec, Centre d'enseignement et de recherche en foresterie de Sainte-Foy inc. et ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'environnement et de la protection des forêts, 51 p.

Grissino-Mayer, H.D. 2001. Evaluating crossdating accuracy: A manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research*. 57(2): 205-221.

Hare, F.K., and Ritchie, J.C. 1972. The boreal bioclimates. *Geogr. American Geographical Society Rev.* 62: 333-365.

Holmes, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43 : 69-78.

Horton, K.W. 1969a. Root grafts influence development of a red pine plantation. Canadian Department of Fisheries and Forests, Report 0-X-105. Sault Ste. Marie, ON.: 15.

Hessburg, P.F., and Hansen, E.M. 1986. Mechanisms of intertree transmission of *Ceratocystis wageneri* in young Douglas-fir. *Canadian Journal of Forestry Research*. 16(6): 1250–1254.

Janz, K. 1992. The present state of boreal forests. Paper presented at the International Symposium on Boreal Forests. Arkhangelsk, Russia, July 16-25, 1990. Rome, Food and Agricultural Organisation of United Nations.

Jobidon, R. 1994. Light threshold for optimal black spruce (*Picea mariana*) seedling growth and development under brush competition. *Canadian Journal of Forest Research*. 24:1629-1635.

Jobidon, R. 1995. Autécologie de quelques espèces de compétition d'importance pour la régénération forestière au Québec : Revue de littérature. Mémoire de recherche forestière 117, Direction de la recherche forestière, ministère des Ressources naturelles, Québec, 180 p.

Jobidon, R., and Charette, L. 1997. Effet, après 10 ans, du dégagement manuel simple ou répété et de la période de coupe de la végétation de compétition sur la croissance de l'épinette noire en plantation. *Canadian Journal of Forest Research*. 27:1979-1991.

Jobidon, R. 2000b. Les feuillus de lumière : une menace au succès des plantations d'épinette. *L'Aubelle*, 133 : 13-15.

Johnson, E.A. 1992. Fire and vegetation dynamics—studies from the North American boreal

forest. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Keeley, J.E. 1988. Population variation in root grafting and a hypothesis. *Oikos* 52: 364-366.

Koubaa, A., Isabel, N., Zhang, S.Y., Beaulieu, J., and Bousquet, J. 2005. Transition from juvenile to mature wood in *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. *Wood Fiber Sci.* 37: 445- 455.

Kozlowski, T.T., and Cooley, J.H. 1961. Natural root grafting in Northern Wisconsin. *Journal of Forestry*. 59 :105-107.

Kozlowski, T.T., Kramer, P.J., and Pallardy, S.G. 1991. *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, New York, Tokyo, London, Toronto, Sydney.

Krause, C., Morin, H. 1999. Root growth and absent rings in mature black spruce and balsam fir, Quebec, Canada. *Dendrochronologia*. Vol. 16, no 17, p. 21-35.

Krause, C., and Morin, H. 2005. Adventive-root development in mature black spruce and balsam fir in the boreal forests of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*. Vol. 35, n° 11, p. 2642-2654.

Küllä, T., and Lõhmus, K. 1999. Influence of cultivation method on root grafting in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Plant and Soil*. Vol. 217, n° 1-2, p. 91-100.

Kumar, H., Kulkarni, D., and Srimathi, R.A. 1985. Natural grafts in sandal. *Indian Journal of Forestry* 8: 163-154.

Kuntz, J.E.a., Riker, A.J. 1956. The use of radioactive isotopes to ascertain the role of root grafting in the translocation of water, nutrients, and disease-inducing organisms among forest trees. In *Proceedings of the International Conference on the Peaceful Uses of Atomic Energy*, Geneva, Switzerland. pp. 144-148.

Laquerre, S., Leduc, A., and Harvey, B.D. 2009. Augmentation du couvert en peuplier faux-tremble dans les pessières noires du nord-ouest du Québec après coupe totale. *Écoscience*. 2009. Vol. 16, n 4, p. 483.

Larson, P.R. 1994. *The Vascular Cambium, Development and Structure*. Springer-Verlag, Berlin.

LaRue, C.D. 1934. Root grafting in trees. *American Journal of Botany*. 21: 121-126.

Lavoie, C., and Payette, S. 1994. Recent fluctuations of the lichen-spruce forest limit in subarctic Quebec. *Journal of Ecology*. 82: 725-734.

Loehle, C., and Jones, R.H. 1990. Adaptive significance of root grafting in trees. *Functional Ecology*. 4: 268-271.

MacLean, D.A. 1984. Effects of spruce budworm outbreaks on the productivity and stability of balsam fir forests. *The Forestry Chronicle*. 60: 273–279.

Margolis, H.A., and Brand, D.G. 1990. An Ecophysiological Basis for Understanding Plantation Establishment. *Canadian Journal of Forest Research*. 20:375-390.

Mccullough, D.G., Werner, R.A., and Neumann, D. 1998. *Fire and Insects in Northern and*

Boreal Forest Ecosystems of North America. Annual Review of Entomology. Vol. 43, n° 1, p. 107-127.

Morin, H., and Laprise, D. 1990. Histoire récente des épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du Lac Saint-Jean (Québec) : une analyse dendrochronologique. Canadian Journal of Forest Research. 20: 1–8.

MRNF. 1994. Une stratégie : Aménager pour mieux protéger les forêts. Publication FQ94-3051, Gouvernement du Québec, Québec, QC 197 p.

Mullins, E.J., and Mcknight, T.S. 1981. Canadian woods: their properties and uses. University of Toronto Press. Toronto; Canada (Ed. 3), 389pp.

Pallardy, S.G. 2008. Physiology of woody plants 3th ed, New York.

Panshin, A.J., and Zeeuw, C. 1980. Textbook of wood technology. Co, McGraw-Hill Book. New York City. 772 p.

Parent, B. 2010. Ressources et industries forestières: portrait statistique, édition 2010. Forest resources and industry: statistical portrait, 2010 edition. Direction du développement de l'industrie des produits forestiers, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Québec, QC.

Parent, B., Boulay, E., Fortin, C. 2012. Ressources et industries forestières – portrait statistique. Direction du développement de l'industrie des produits forestiers, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Québec, QC, 73pp (Forest resources and industry: statistical portrait, 2012 edition).

Payette, S., Filion, L., Gauthier, L., and Boutin, Y. 1985. Secular climate change in old-growth tree-line vegetation of northern Quebec. Nature. 315, (6015): 135-138.

Payette, S., Filion, L., Delwaide, A. et Bégin, C. 1989. Reconstruction of tree-line vegetation response to long-term climate change. Nature. 341 : 429-431.

Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. A systems analysis of the boreal forest. Edited by H.H. Shugart, R. Leemans, and G.B. Bonan. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. pp. 144–169.

Payette, S., and Lavoie, C. 1994. The arctic tree line as a record of past and recent climatic change. Environ. Rev. 2: 78-90.

Pothier, D. 2002. Twenty-years results of precommercial thinning in a balsam fir stand. Forest Ecology and Management. 168: 177-186.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., and the R Core team. 2008. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. Vienna, Austria.

Reinartz, J.A., and Popp, J.W. 1987. Structure of clones of Northern Prickly Ash (*Xanthoxylum americanum*). American Journal of Botany. 74(3): 415-428.

Reynolds, K.M., and Bloomberg, W.J. 1982. Estimating probability of intertree root contact in

second- growth Douglas-Fir. Canadian Journal of Forest Research. 12(3):493-498.

Rompré, M., and Carrier, D. 1997. Étude pédologique des sols défrichés de l'Abitibi-Témiscamingue. Centre de recherche et d'expérimentation en sols, Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec (MAPAQ), 133 p.

Rubner, K. 1910. Das Hungern des Cambium and das Aussetzen der Jahrringe Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Land-und Forstwirtschaft, 8, pp. 212-262.

Schweingruber, F. H., Fritts, H. C., Braeker, O. U., Drew, L.G., and Schar, E. 1978. The X-ray technique as applied to dendroclimatology. Tree- Ring Bull. 38: 61-91.

Serre-Bachet, E. 1976. Les rapports de la croissance et du climat chez le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). Oecologia Plan-tarum, 11(2): 143-171.

Stokes, M.A., and Smiley, T.L. 1968. An Introduction to Tree- Ring Dating. Chicago: University of Chicago Press. 73 pp.

Stone, E.L. 1974. The communal root system of red pine: growth of girdled trees. Forest Science 20(4): 294-305.

Stone, J.E., and Stone, E.L. 1975. The communal root system of red pine: water conduction through root grafts. Forest Science 21(3): 255-261.

Swan, H.S.D. 1970. Relationships between nutrient supply, growth and nutrient concentrations in the foliage of black spruce and jack pine. Pulp Pap. Res. Inst. Can., Woodlands Pap. 19. 27p.

Swetnam, T.W., Thompson, M.A., and Sutherland, E.K. 1985. Using dendrochronology to measure radial growth of defoliated trees, U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 639.

Tarroux, E., and DesRochers, A. 2010. Frequency of root grafting in naturally and artificially regenerated stands of *Pinus banksiana*: influence of site characteristics. Canadian Journal of Forest Research. 40(5): 861-871.

Tarroux, E., DesRochers, A., and Krause, C. 2010. Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*) after commercial thinning. Forest Ecology and Management. 260(4): 526-535.

Tarroux, E., and DesRochers, A. 2011. Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*; *Pinaceae*). American Journal of Botany. Vol. 98, n° 6, p. 967-974.

Tarroux, E., DesRochers, A., and Tremblay, F. 2014. Molecular analysis of natural root grafting in jack pine (*Pinus banksiana*) trees: how does genetic proximity influence anastomosis occurrence? Tree Genetics & Genomes. Vol. 10, n° 3, p. 667-677.

Thonicke, K., Venevsky, S., Sitch, S., and Cramer, W. 2001. The role of fire disturbance for global vegetation dynamics: coupling fire into a Dynamic Global Vegetation Model. Global Ecology and Biogeography. Vol. 10, n° 6, p. 661-677.

Thorpe, H.C., Thomas, S.C., Caspersen, J.P. 2007. Residual-tree growth responses to partial

stand harvest in the black spruce (*Picea mariana*) boreal forest. Canadian Journal of Forest Research. Vol. 37, n° 9, p. 1563-1571.

Treter, U. 1993. Die Borealen Waldländer. Westermann, Braunschweig.

Veillette, J., Miron, F., Bergeron, Y., Gaudreau, L., Drainville, G., and Royer, A. 2000. Abitibi Témiscamingue : de l'emprise des glaces à un foisonnement d'eau et de vie : 10 000 ans d'histoire. Éditions Multi-mondes, Ste-Foy, 159 p.

Viereck, L.A., and Johnston, W.F. 1990. *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. Black spruce. Silvics of North American trees. Vol. 1, Conifers. USDA Forest Service pages 227-237.

Walter, H., and Breckle, S.W. 1991a. Spezielle Ökologie der Gemäßigten und Arktischen Zonen Außerhalb Euro-Nordasiens. Fischer, Stuttgart.

Walters, M.D. 1963. Effect of natural root grafting on diameter growth of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*). Ph.D. dissertation, University of Washington, Seattle, Washington, USA.

Weaver, J.E. 1926. Root Development of Field Crops.

West, B.T., Welch, K.B., and Galecki, A.T. . 2007. Linear mixed models: A practical guide using statistical software. Chapman Hall, CRC Press , Boca Raton, Florida, USA.

Woods, F.W., and Brode, K. 1964. Interspecific transfer of CA-45 and P-32 by root systems. Ecology 45(4): 886-889.

Zarnovican, R. 1985. Analyse de tige: une méthode à redécouvrir. Naturaliste Canadien 112: 253-260.

Zhang, S.Y. and Koubaa, A. 2009. Les résineux de l'Est du Canada : Écologie forestière, caractéristiques, transformation et usages. Publication spéciale, FPinnovations; SP-526F, 377p.



## **Résumé**

L'objectif principal de ce projet était d'apporter des connaissances sur les greffes racinaires chez l'épinette noire (*Picea mariana*) en peuplement naturel. L'étude s'est orientée sur les facteurs régissant la formation de greffes et l'influence que peuvent avoir celles-ci sur la dynamique des peuplements forestiers. Les arbres sont traditionnellement considérés comme des entités séparées et en compétition pour les ressources. Plusieurs études indiquent pourtant que les arbres pouvaient partager des sucres, de l'eau ou des nutriments via la présence de greffes. Ainsi, les arbres seraient directement reliés entre eux, capable d'interagir les uns avec les autres.

Afin de répondre à nos objectifs nous avons étudiés 3 sites (125 arbres) qui ont été excavés à l'aide d'une pompe hydraulique. Différents paramètres ont été mesurés (distance entre les arbres, densité, hauteur) pour déterminer leur influence sur la présence de greffes. Nous avons aussi mesuré la croissance annuelle radiale et déterminé l'influence des greffes racinaires sur la croissance des arbres greffés.

Nos résultats ont montré que l'épinette était capable de se greffer et d'influencer positivement la croissance. Les facteurs taille (en diamètre) et la distance entre les arbres nous ont permis d'expliquer la présence de greffes. Ces résultats suggèrent que les greffes racinaires ne sont pas préjudiciables et peuvent être même bénéfiques à la croissance des arbres

## **Summary**

The main objective of this project was to bring knowledge on the root grafts of the black spruce (*Picea mariana*) in natural stand. The study was to know the involved factors in graft formation and their effects on the dynamics of forests stands. Tree are traditionally considered as distinct entities and in competition for resources. Nevertheless, many works showed that trees can share, carbohydrates, water or nutrients by the presence of root grafts. Thus, trees would be directly interconnected to be able to interact between them.

To answers our objectives, we investigated three plots (125 trees) which were hydraulically excavated. Various parameters were measured (distance between trees ; density and height) to determine the influence on the presence of root grafted. We also measured yearly radial growth and determined the influence of root grafting on radial growth of grafted trees.

Our results showed that black spruce can be grafted and influence positively the growth. Diameters and distances factors can explain the presence of root graft. These results suggest that root grafting are nonprejudicial and maybe beneficial to tree growth