

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAITRISE EN BIOLOGIE

PAR

SYLVAIN PARENT

EFFETS D'UN GRADIENT DE LUMIERE SUR LA
CROISSANCE EN HAUTEUR ET MORPHOLOGIE DE LA CIME DU SAPIN
BAUMIER

JUILLET 1995





BIBLIOTHÈQUE

Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans Depositum, site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous.

L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre. Il est donc interdit de reproduire ou de publier en totalité ou en partie ce document sans l'autorisation de l'auteur.

REMERCIEMENTS

Ce travail n'est que la suite d'une belle aventure. À tous ceux qui se sont trouvés à mes côtés et qui m'ont épaulé, je leur fais part de toute ma gratitude. Je tiens à remercier plus particulièrement Michel Beaulieu, pour son aide sur le terrain et les révisions du présent travail. Un gros merci à Marie-Josée Simard et à Jean-Pierre Ricard. Je ne peux passer sous silence la grande disponibilité de mon directeur Christian Messier. Ses conseils m'ont bien guidé au cours de ma démarche scientifique. Merci également à Yves Bergeron, David Paré, Yves Mauffette et Bernard-Luc Gagnon.

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	ii
TABLE DES MATIERES	iii
LISTE DES FIGURES	v
LISTE DES TABLEAUX	viii
RÉSUMÉ	ix
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
ARTICLE I. A SIMPLE AND EFFICIENT METHOD TO ESTIMATE MICROSITE LIGHT AVAILABILITY UNDER A FOREST CANOPY ...	9
1.1.1 Abstract (résumé)	10
1.2 Introduction	11
1.3 Methods	12
1.4 Results and Discussion	16

ARTICLE II. EFFECTS D'UN GRADIENT DE LUMIERE SUR LA CROISSANCE EN HAUTEUR ET LA MORPHOLOGIE DE LA CIME DU SAPIN BAUMIER RÉGÉNÉRÉ NATURELLEMENT	19
2.1.1 Résumé (Abstract)	20
2.2 Introduction	21
2.3 Description du site	23
2.4 Méthodologie	24
2.4.1 Choix des sapins	24
2.4.2 Environnement lumineux des sapins	25
2.4.3 Croissance et morphologie de la cime	26
2.4.4 Anlayses statistiques	28
2.5 RÉSULTATS ET DISCUSSION	30
2.5.1 Croissance totale	30
2.5.2 Morphologie de la cime	34
2.5.3 Production de branches nodales et internodales	35
2.5.4 Feuillage	36
2.6 CONCLUSION	41
CONCLUSION GÉNÉRALE	43
3.1 Validation de la technique de lumière	43
3.2 Croissance en hauteur	44
3.3 Implications sylvicoles	45
RÉFÉRENCES	47

LISTE DES FIGURES

Figure		page
1.1	<p>Relationships of mean daily %PPFD measured continuously above 16 microsites between a completely cloudless and overcast day (a) ($R^2=0.862$, $P<0.001$, $y= 3.26+ .867x$), and between 3 instantaneous measures of %PPFD and mean daily %PPFD measured continuously under a completely overcast day (b) ($R^2= 0.867$, $P<0.001$, $y= 4.04+ .722x$) and overcast day (C) ($R^2= 0.969$, $p<0.001$, $y= 0.814+ .942x$) The dashed line represents the regression line , and the continuous black line represents the relationship with a slope equals to 1. Note: ^ "Mean daily %PPFD under an overcast day" at these 2 microsites was estimated for only one hour.</p>	15
1.2	<p>Variation of 1-minute average PPFd's measured above the canopy (dashed line) and above 4 understory microsites (black lines) under a completely overcast and homogeneous sky condition between 8:30 and 10:30 on August 11, 1993.</p>	18

2.1	Schéma expliquant les mesures effectuées sur les sapin-échantillons.	29
2.2	Croissance totale en hauteur des sapin-échantillons d'âge moyen de 14 ans en fonction du pourcentage moyen journalier de PPFD (Photosynthetic photon flux density).	31
2.3	Relation entre la longueur de la flèche terminale et la longueur moyenne des branches nodales au noeud #1.	32
2.4	Relation entre le coefficient d'étalement (C_e) au noeud #1 et le pourcentage moyen journalier de PPFD (Photosynthetic photon flux density).	33

- 2.5 Courbes de régression représentant pour chacun des sapin-échantillons, la relation entre le coefficient d'étalement (C_e) mesuré aux quatre derniers noeuds et le pourcentage moyen journalier de PPFD (Photosynthetic photon flux density). (Noeud #1: $y = 0,41 \cdot \ln(x) - 0,33$; $R^2 = 0,617$; $p < 0,001$; noeud #2: $y = 0,50 \cdot \ln(x) - 0,50$; $R^2 = 0,684$; $p < 0,001$; noeud #3: $y = 0,61 \cdot \ln(x) - 0,59$; $R^2 = 0,716$; $p < 0,001$; noeud #4: $y = 0,71 \cdot \ln(x) - 0,71$; $R^2 = 0,735$; $p < 0,001$). 38
- 2.6 (A) Nombre de branches nodales et (B) internodales produites en 1993 en fonction du pourcentage moyen journalier de PPFD (Photosynthetic photon flux density). 39
- 2.7 (A) Variation de la masse spécifique et (B) de la surface foliaire des aiguilles produites en 1993 sur les branches nodales du noeud #1 en fonction du pourcentage moyen journalier de PPFD (Photosynthetic photon flux density). 40

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	page
1.1 Spearman correlation coefficients between daily means of %PPFD measured during a full cloudless day, on full overcast conditions, by instantaneous measurement on 3 different full clouded days and 3 thresholds of sunfleck measured above 16 microsite in august 1993.	15

RÉSUMÉ

Au Québec, le sapin baumier (*Abies balsamea*) est un conifère très tolérant à l'ombre. En sous-bois, sa cime est très différente de celle observée en pleine lumière. La disponibilité en lumière semble responsable de ces différences. L'objectif principal de cette recherche était de quantifier la croissance et l'architecture de jeunes sapins baumiers, d'âge moyen de 14 ans, régénérés naturellement, en fonction d'un gradient de disponibilité en lumière. Le pourcentage relatif moyen journalier de lumière photosynthétique (%DFPP: densité du flux de photons photosynthétiques; 400-700nm) a été estimé au-dessus de 98 sapins par des lectures ponctuelles durant une journée complètement nuageuse. Cette technique inédite proposée par Messier et Puttonen (1995) a été validée. Sur le site, 16 microsites ont été sélectionnés le long d'un gradient arbitraire d'ouverture du couvert arboré. Les %DFPP ont été calculés à partir de lectures en mesures continues pour une journée complètement nuageuse, complètement ensoleillée et par 3 mesures ponctuelles effectuées durant 3 journées nuageuses à trois différents temps de la journée. Les 3 estimations du %DFPP ont été corrélées de façon positive et linéaire entre elles ($r > 0,900$; $p < 0,01$) ainsi qu'avec 3 seuils d'intensité lumineuse "sunflecks" (50, 200 et 400 $\mu\text{moles}/\text{m}^2/\text{s}$). Une lecture ponctuelle durant une journée complètement nuageuse s'avère suffisante pour estimer la disponibilité en lumière d'un microsite. À partir de lectures ponctuelles, la croissance en hauteur des 98 sapins fut corrélée positivement avec le %DFPP ($R^2 = 0,789$, $p < 0,001$). Le nombre de branches nodales, internodales et la masse spécifique (g/mm^2) des aiguilles augmentaient avec le %DFPP. Entre 3 et 25% de DFPP, l'architecture des semis passait rapidement d'une forme en parapluie vers une forme de pleine croissance en hauteur. Ce changement de morphologie était causé par la dominance accrue de la croissance apicale sur la croissance moyenne des branches latérales. Les résultats suggèrent un haut degré d'acclimatation des jeunes sapins au bilan radiatif probablement pour maximiser la capture des rayons du soleil et soutenir les exigences énergétiques de la croissance en hauteur.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les conifères qui croissent dans le sous-bois développent souvent une cime bien différente de celle observée en pleine lumière. En effet, plusieurs chercheurs ont montré des différences morphologiques importantes au niveau de la cime (Kohyama 1980; Leiffers et Stads 1994; O'Connell et Kelty 1994) et des aiguilles (Aussenac 1973; Leverenz 1987a,b; Abram et Kubiske 1990; Lieffers *et al.* 1993; Galinski 1994; Gilmore *et al.* 1995). Ces caractères phénotypiques reflètent les stratégies d'allocation des carbones en fonction des ressources lumineuses disponibles (Givnish 1988; Sprugel 1989; Waring 1991; Ford 1992; Margolis *et al.* 1994).

En sous-bois, la croissance en hauteur des conifères est souvent très faible (Kohyama 1980; Carter et Klinka 1992; Klinka *et al.* 1992). On observe plutôt une allocation préférentielle pour la croissance des branches latérales au détriment de l'accroissement en hauteur (Ghent 1956; Kohyama 1980; Oliver et Larson 1990). L'élagage des branches inférieures est fréquent sur le tronc. Les branches portent des aiguilles caractérisées par un parenchyme chlorophyllien mince possédant peu de stomates (Aussenac 1973; Tucker et Emmigham 1977; Abrams et Kubiske 1990). Leur petite masse par unité de surface (g/mm^2) reflète la

faible capacité photosynthétique de ces aiguilles (Leverenz 1987b). La distribution et l'orientation des aiguilles sur les branches dépendent du degré d'éclairement spécifique de la branche et de la direction de la source lumineuse (Leverenz et Hinckley 1990; Galinski 1994). Le regroupement des aiguilles sur les branches supérieures maximise la photosynthèse nette par unité de branche (Carter et Smith 1985; Leverenz et Hinckley 1990; Jordan et Smith 1993) et permet une assimilation économique du CO₂ en maintenant le maximum d'aiguilles en direction du soleil pour un minimum de branches sur le tronc (Sprugel *et al.* 1991). La croissance à l'ombre favorise donc le développement d'une cime en parapluie (Kohyama 1980) reflétant ainsi la stratégie de capture de l'énergie lumineuse tout en minimisant l'ombrage entre les branches (Kohyama 1980; Sprugel *et al.* 1991).

La formation d'une trouée au niveau de la strate arborescente permet l'augmentation de la quantité et l'amélioration de la qualité de la lumière atteignant la régénération de sous-bois (Canham *et al.* 1990; Engler 1993). Cette augmentation élève le taux de photosynthèse nette du feuillage (Leverenz et Hinckley 1987; Leiffers *et al.* 1994) et stimule la croissance en hauteur. En général, la croissance en hauteur augmente d'une façon exponentielle avec la proportion de

lumière émise au-dessus de la forêt jusqu'à un maximum de 25-30% de lumière (Logan 1965; Carter et Klinka 1992; Klinka *et al.* 1992). La croissance en hauteur atteint son maximum aux environs 30%, tandis que la biomasse foliaire continue d'augmenter en proportion avec le quantité de lumière (Logan 1965; Leiffers et Statd 1994). Cette augmentation de la biomasse foliaire s'observe par une production accrue de branches nodales au verticille et d'aiguilles de masse spécifique plus élevée. Certains conifères produisent également des branches internodales. La cime augmente donc sa capacité d'interception de lumière sans allouer davantage à la croissance en hauteur (Lavigne 1991). Selon Lavigne (1991), les gains photosynthétiques sont nettement supérieurs aux besoins d'entretien et les surplus de carbones réalisés seraient alloués de préférence dans les autres partie de la plante. La croissance en pleine lumière développe une cime bien élancée vers le haut fortement dominée par la croissance apicale en hauteur. Un feuillage plus dense soutient en énergie la croissance en hauteur alors que le patron d'architecture de l'arbre distribue ce feuillage d'une façon à maximiser la capture de la lumière (Kuuluvainen et Pukkala 1989; Margolis *et al.* 1994). Même en pleine lumière, les conifères très tolérants à l'ombre montrent une allocation toujours plus importante pour la capture de la

lumière par rapport à l'accroissement en hauteur (Woodward 1994).

Ainsi, les grandes différences morphologiques existantes entre la croissance à l'ombre et la croissance en pleine lumière laissent présager un gradient de morphologie de la cime en fonction des conditions d'éclairement. Ce gradient serait probablement contrôlé d'une façon hiérarchique par la croissance en hauteur (Oliver et Larson 1990; Kohyama 1991). En effet, plusieurs auteurs ont montré avec évidence que la quantité de lumière reçue à la flèche terminale stimule la croissance en hauteur des conifères tolérants à l'ombre (Logan 1965; Carter et Klinka 1992; Klinka *et al.* 1992). Donc, il nous semble que la quantité de lumière reçue à la flèche terminale devrait être corrélée d'une façon significative avec l'accroissement en hauteur ainsi qu'avec un certain nombre de caractères morphologiques de la cime.

Au sud de la forêt boréale, le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) est un conifère très tolérant à l'ombre (Frank 1990). Son cycle de vie semble bien adapté aux perturbations du couvert arborescent (Fye et Thomas 1963; Frank 1990; Osawa 1994) En sous-bois, sa régénération développe la plupart du temps une cime en forme de parapluie très différente de celle

observée en pleine lumière. La formation de trouées stimule la croissance en hauteur de la régénération préétablie du sapin baumier (Hatcher 1964; Ghent 1958, Pominville 1993). Le démarrage de la croissance en hauteur va entraîner des changements importants dans la morphologie de la cime (Ghent 1958). Ces changements phénotypiques sont bien connus mais actuellement nous ne savons pas comment le sapin modifie *in situ* sa croissance en hauteur et la morphologie de la cime en proportion avec le degré d'ouverture dans la strate arborescente. Ainsi, l'objectif général de cette recherche était de quantifier la croissance et la morphologie générale de la cime de jeunes sapins baumiers régénérés naturellement, en fonction d'un gradient naturel de lumière.

En sous-bois, la distribution spatio-temporelle de la lumière est très hétérogène. Les saisons, la latitude, la topographie et l'heure de la journée changent, à chaque instant, l'angle d'incidence des rayons solaires pénétrant la forêt. De plus, le couvert arborescent intercepte et modifie, selon ses propriétés (densité et composition floristique, etc.), la lumière jusqu'au parterre forestier (Chazdon et Field 1987; Turnbull et Yates 1993; Engler 1993; Baldocchi et Collineau 1994). Ainsi durant une journée ensoleillée, la lumière atteignant le parterre forestier sera composée d'un mélange hétérogène et dynamique

de rayonnements directs, diffus, réfléchis et réfractés par l'environnement (Chazdon 1988; Smith *et al.* 1989; Engler 1993). La lumière du sous-bois sera dominée par les longueurs d'ondes vertes (Engler 1993). Par contre, en journée nuageuse, les nuages agissent comme un diffuseur et la lumière pénètre dans la forêt sous tous les angles à la fois. Une lumière diffuse et enrichie de bleues règne en sous-bois (Engler 1993). Un microsite forestier a toujours un patron d'irradiation journalier spécifique caractérisé par des variations spatiales et temporelles de la qualité et de la quantité de lumière (Anderson 1964; Chazdon 1988; Smith *et al.* 1992; Engler 1993; Baldocchi et Collineau 1994). La lumière est donc difficile à caractériser en sous-bois (Reifsnyder *et al.* 1971; Pearcy 1991; Baldocchi et Collineau 1994).

Malgré les variations spatio-temporelles de la lumière en sous-bois, plusieurs chercheurs ont montré pour les conifères qu'une estimation du pourcentage moyen de lumière photosynthétique (400-700 nanomètres) est généralement suffisant pour expliquer plusieurs variations phénotypiques (Carter et Klinka 1992; Klinka *et al.* 1992; O'Connell et Kelty 1994). Cette proportion est généralement estimée par des lectures ponctuelles enregistrées d'une façon continue durant une journée ensoleillée, ou une journée nuageuse ou en combinant les deux estimations (Salminen *et al.* 1983; Tang *et al.* 1992; Messier

et Puttonon 1995). Toutefois, ces modes d'estimation nécessitent plusieurs heures d'enregistrement, des conditions météorologiques idéales et l'installation de plusieurs senseurs (Pearcy 1991; Baldocchi et Collineau 1994). L'analyse informatisée de photographies hémisphériques est une alternative intéressante. Elle permet d'estimer la proportion de lumière totale, directe et/ou diffuse, pour différentes périodes de la journée et de l'année (Anderson 1964a; Chazdon et Field 1987; Canham *et al.* 1990; Rich *et al.* 1993). Cette technique nécessite toutefois une programmation complexe et s'avère très coûteuse (Pearcy 1991). En 1995, Messier et Puttonen ont suggéré une technique rapide d'estimation du %PAR basée sur la faible variation spatio-temporelle de la lumière régnant en sous-bois durant une journée complètement nuageuse. D'après leur étude, la proportion relative moyenne journalière de lumière, reçue à chaque minute sur un microsite, ne varie pas d'une façon significative durant une journée complètement nuageuse (Messier et Puttonen 1995). De plus, la proportion de lumière estimée à un microsite par des lectures continues durant une journée entièrement nuageuse est à peu près équivalente à la proportion estimée durant une journée complètement ensoleillée (Vézina et Boulter 1966; Anderson 1970; Plamondon et Grandtner 1975; Tang *et al.* 1992; Messier et Puttonen 1995). Messier et Puttonen (1995) ont donc suggéré qu'une lecture ponctuelle faite en

journée complètement nuageuse serait suffisante pour estimer la proportion moyenne journalière de lumière reçue à un microsite. Nous avons donc testé cette technique pour estimer la proportion moyenne journalière de lumière reçue à la flèche terminale de chaque sapin échantillonné.

Le présent manuscrit se divise en deux sections, chacune présentée sous la forme d'un article scientifique. Les deux expériences ont été exécutées simultanément durant les étés 1993-94. La validation de la technique de lumière est présentée en premier. L'effet d'un gradient de lumière sur la croissance et la morphologie de la cime du sapin baumier constitue le deuxième article. Une conclusion générale discute sommairement des implications scientifiques et sylvicoles des résultats.

ARTICLE 1

**A SIMPLE AND EFFICIENT METHOD TO ESTIMATE MICROSITE LIGHT
AVAILABILITY UNDER A FOREST CANOPY**

(accepté pour publication dans le Journal Canadien de la Recherche Forestière)

ABSTRACT

This study presents a new, simple and efficient method for estimating microsite light availability in the understory of a forest. The percent of above canopy PPFD (%PPFD) transmitted above 16 microsities in the understory of a mixed conifer-broadleaf forest was measured every minute between 7:00 and 19:00 hrs for both a completely overcast and cloudless day. Instantaneous measures of %PPFD were also taken at a different times on 3 overcast days. The instantaneous measures of %PPFD were strongly and directly related ($P < 0.001$) among themselves and with mean daily %PPFD values. These results demonstrate the usefulness of using an instantaneous measure of %PPFD taken under overcast sky conditions for estimating the mean daily %PPFD at any microsite under a forest canopy.

RÉSUMÉ

Ce travail présente une technique inédite, efficace et rapide pour estimer la disponibilité en lumière en sous-couvert forestier. Le pourcentage de PPFD (%PPFD) transmis au-dessus de 16 microsities a été mesuré à chaque minute entre 7:00 et 19:00 hr. en journées complètement nuageuses et ensoleillées sous une forêt mixte de conifères et de feuillus. Aussi, le %PPFD a été mesuré d'une façon instantanée à des moments différents au cours de trois journées nuageuses au-dessus de ces

mêmes 16 microsites. Les %PPFD obtenus de façon instantanée étaient fortement et directement reliés ($P < 0.001$) entre eux et avec les moyennes journalières de %PPFD obtenues de façon continue en journées nuageuses et ensoleillées. Ces résultats démontrent le potentiel d'utiliser une simple mesure instantanée en journée nuageuse pour estimer le %PPFD moyen journalier reçu à un microsite précis en sous-bois.

INTRODUCTION

It is well known that light availability greatly affects many plant processes. However, the characterization of this light availability under plant canopies is difficult due to its great spatio-temporal heterogeneity (Baldocchi and Collineau 1994). Under a forest canopy each microsite has its own specific light regime due to the particular canopy structure above and around each microsite (Engler 1993). Due to equipment limitations, most previous studies have estimated understory light availability based on instantaneous measurements made at mid-day on either completely cloudless days (Ross *et al.* 1986; Lee 1989; Smith 1991), completely overcast days (Lawton, 1990; Alaback and Tappeiner 1991) or both (Morgan *et al.* 1985; Messier *et al.* 1989; Klinka *et al.* 1992). Messier and Puttonen (1995) have demonstrated that measures made at mid-day under cloudless days often overestimate the mean daily %PPFD (Photosynthetic

photon flux density: 400 to 700 nm) measured over a full day. Recently, many researchers have been using hemispherical canopy photographs to characterize understory light environment (Chazdon and Field 1987; Canham 1988; Pearcy *et al.* 1990; Chazdon 1992; Oberbauer *et al.* 1993; Rich *et al.* 1993). This method is believed to give a fairly accurate measure of the daily light regime under forest canopies (Canham 1988; Rich *et al.* 1993), but is expensive and time consuming. Based on the findings that (1) the %PPFD transmitted under overcast sky conditions is very stable temporally, (2) and that the mean daily %PPFD measured at any location in the forest understory under overcast and cloudless days are similar, Messier and Puttonen (1995) suggested that an instantaneous measure made under completely overcast day could be enough to estimate the mean daily %PPFD. In this paper we present the first direct test of the suggested method.

METHODS

The study area was located in Abitibi, Québec (48°30'N, 79°27'W). Light measurements were made in a stand composed of a mixture of mature black spruce (*Picea mariana* (Mill) B.S.P.), white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) and white birch (*Betula papyrifera* Marsh.) reaching heights of 14 to 16 m. In 1980, a spruce budworm outbreak

killed all mature balsam firs (Abies balsamea) thus creating a heterogeneous mosaic of canopy gaps varying in size and shape.

Understory PPF_D (I_u) was measured above the apical leader of 16 balsam fir seedlings, ranging in height from 18.8 to 163 cm, by fixing a carefully leveled quantum sensor (Li-190SA, LI-COR, Inc. Nebraska USA.) to a wooden stick. Incident PPF_D above the canopy (I_o) was estimated by installing a quantum sensor on a tripod in a large adjacent clearing. All sensors were connected to dataloggers (Li-1000, LI-COR Inc, Nebraska, USA). Dataloggers were synchronized and programmed to compute the mean PPF_D ($\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$) measured every 5 seconds over a 1-minute period. Both I_u and I_o were measured continuously during one week between 7:00 and 19:00 hrs in August 1994 (during the period of full leaf development in the canopy) to obtain continuous values both for complete overcast and cloudless days. For both sky conditions, the mean daily %PPFD was calculated by dividing I_u by I_o . Also, on the cloudless day the percent contribution of the total PPF_D received in the form of sunflecks was calculated using three thresholds: 50, 200 and 400 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Chazdon 1988; Tang *et al.* 1992). During 3 overcast days, an instantaneous measure of PPF_D was made above each microsite using a handheld quantum sensor located above the fixed sensors. The value thus obtained at a certain time was divided by I_o recorded at the same time in order to calculate the % of above canopy PPF_D transmitted

for that microsite. Linear regressions were used to obtain the slopes of the relationships between the different measures of PPFD. Spearman correlations were used to evaluate the relationships between (1) the 3 instantaneous measures of %PPFD obtained at a different time under three overcast days (m1, m2, m3), (2) the 3 instantaneous measures of %PPFD and the mean daily %PPFD obtained under overcast and cloudless days, (3) the 3 instantaneous measures of %PPFD and total amount of PPFD above 50, 200 and 400 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

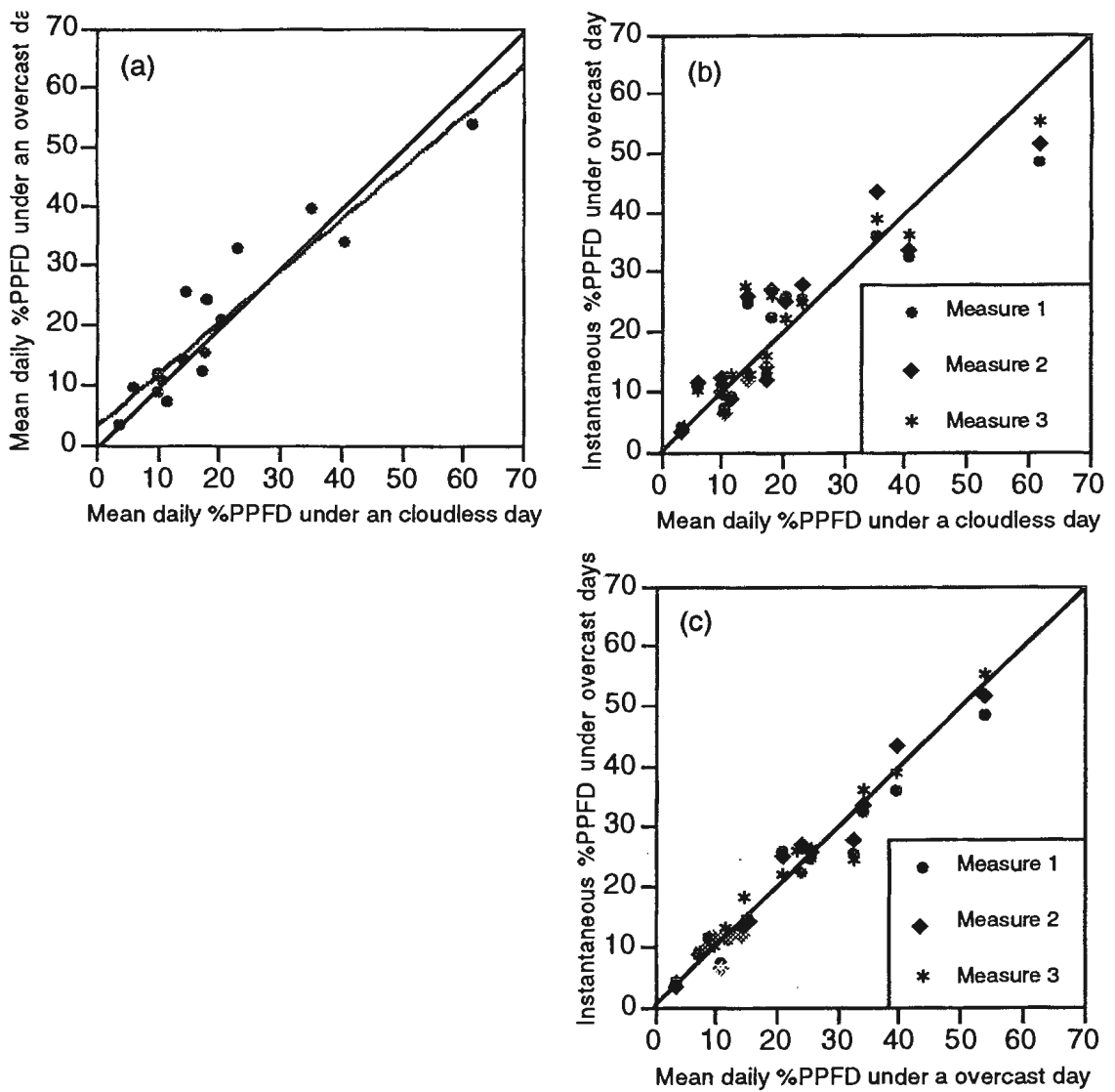


Figure 1.1 Relationships of mean daily %PPFD measured continuously above 16 microsites between a completely cloudless and overcast day (a) ($R^2=0.862$, $P<0.001$, $y= 3.26+ .867x$), and between 3 instantaneous measures of %PPFD and mean daily %PPFD measured continuously under a completely overcast day (b) ($R^2=0.867$, $p<0.001$, $y= 4.04+ .722x$) and overcast day (C) ($R^2= 0.969$, $p<0.001$, $y= 0.814+ .942x$). The dashed line represents the regression line , and the continuous black line are the relationship with a slope equals to 1. Note: ^ "Mean daily %PPFD under an overcast day" at these 2 microsites was estimated for only one hour.

Tableau 1.1

Spearman correlation coefficients between different measures of light availability and 3 level of sunflecks above 16 microsites under a mixed conifer-broadleaf stand.

Measurements	Correlation coefficients (r)						
	Continuous measurements		Instantaneous measurements		Threshold levels of sunflecks ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)		
	Overcast %PPFD	Cloudless %PPFD	m1	m2	50	200	400
Mean daily %PPFD (overcast)	1.000	-	-	-	0.900	0.873	0.859
Mean daily %PPFD (cloudless)	0.906	1.000	-	-	0.997	0.986	0.965
Instantaneous %PPFD (m 1)	0.953	0.912	1.000	-	0.909	0.875	0.851
Instantaneous %PPFD (m 2)	0.970	0.874	0.956	1.000	0.886	0.852	0.830
Instantaneous %PPFD (m 3)	0.958	0.856	0.953	0.982	0.930	0.904	0.887

Note: All correlations were significant at $p < 0.005$ using SPSS Inc (1993). m1: measured between 8:30 to 10:00 on 11/08/93; m2: between 14:30 to 15:30 on 10/08/93; m3: between 16:30 to 17:30 on 04/08/93.

RESULTS AND DISCUSSION

A strong linear relationship was found between the mean daily %PPFD measured during a completely overcast and a cloudless day (Figure 1a). The slope of this relationship was equal to 0.867, indicating that there is a strong similarity between the two values. These results concur with those of Washitani and Tang (1991) and Messier and Puttonen (1995). Strong linear relationships were also found between the mean of the three instantaneous measures of %PPFD and the mean daily %PPFD measured under a completely cloudless day (Figure 1b) and overcast day (Figures 1c). Although the data in figure 1b might suggest a curvilinear relationship, we wanted to investigate the linear relationship between these two types of measure because we know that they both give 100% PPFD in completely open conditions. Strong correlations were found among the three instantaneous measures of %PPFD and between the three instantaneous measures of %PPFD and the percent contribution of sunflecks for any of the three thresholds (Table 1). The differences in absolute terms between the instantaneous and continuous measures are shown in figures 1b and c. These figures show that there is a good linear relationship between the instantaneous measures and the continuous measures, and that the relationship is much better for overcast than cloudless days. These results support the suggestion made by Messier and Puttonen (1995) that one single instantaneous measure of %PPFD taken on

a completely overcast day is sufficient to estimate the mean daily %PPFD for that microsite under both overcast and cloudless days.

The main advantage of this method is that it allows for a rapid estimation of light availability for any location under a forest canopy. More than 100 measures can be easily taken in one hour. Our experience indicates that in order to obtain the best results, the solar disc has to be completely invisible and the sky completely overcast and homogenous. This is important in order for the relationship between above- and below-canopy PPFD to hold true as shown in figure 2). If these conditions are met, instantaneous measures can be taken any time during the overcast period. One limitation of the method, however, is that it does not give any information about the temporal variation of the light regime over a day or a season, in contrast to the hemispherical photographic method. More research is needed to evaluate the effects of gap sizes, position within gaps, topography and monthly variation during the growing season on the accuracy of this method, especially for estimating the mean daily %PPFD under cloudless days. This method has been used successfully on studies of the effects of light availability and understory plant growth and acclimatation (Parent and Messier 1995; many other studies in preparation).

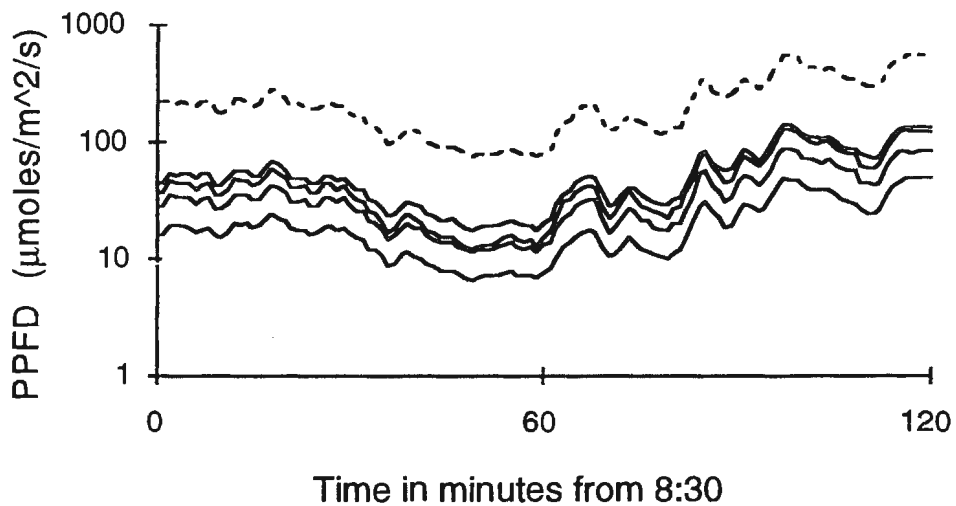


Figure 1.2 Variation of 1-minute average PPFD's measured above the canopy (dashed line) and above 4 understory microsites (black lines) under a completely overcast and homogeneous sky condition between 8:30 and 10:30 on August 11, 1993.

ARTICLE 2

EFFETS D'UN GRADIENT DE LUMIERE SUR LA CROISSANCE EN
HAUTEUR ET LA MORPHOLOGIE DE LA CIME DU SAPIN BAUMIER
RÉGÉNÉRÉ NATURELLEMENT

(Publié dans le Journal Canadien de la Recherche Forestière 1995)

2.1.1 RÉSUMÉ

Cette étude caractérise la croissance en hauteur et la forme de la cime de sapins baumiers, d'âge moyen de 14 ans, régénérés naturellement sous la forêt en fonction d'un gradient naturel de lumière incidente de 3 à 83% de PPF_D (Photosynthetic photon flux density). La croissance totale en hauteur après 14 ans est corrélée avec le %PPFD ($R^2=0,766$; $p<0,001$). De 3 à 25% de PPF_D, les sapins passent d'un état de suppression caractérisé par une cime en forme de parapluie vers un état de pleine croissance en hauteur caractérisé par une cime conique, élancée vers le haut. Ce changement de morphologie est causé par une augmentation de plus en plus importante de la longueur de la flèche terminale par rapport à la longueur moyenne des branches nodales. De plus, le nombre de branches nodales et internodales augmente avec le %PPFD. La morphologie de la cime du sapin montre donc une forte plasticité en relation avec un gradient de lumière naturelle de 3 à 83% de PPF_D.

2.1.2 ABSTRACT

This study characterized the height growth and crown form of 14-year-old balsam fir seedlings along a light gradient varying from 3 to 83% of PPF_D (Photosynthetic photon flux

density). Total height growth was correlated with %PPFD ($R^2=0,766$; $p<0,001$). From 3 to 25% of PPFD, balsam fir seedlings went from a suppressed stage with a umbrella type crown shape to a full growth stage with a cone type crown shape. This morphological change was caused by a greater increase in leader length compared to the mean nodal branches length. The number of nodal and internodal branches increased with %PPFD. Balsam fir crown morphology showed a strong plasticity in relation to a light gradient going from 3 to 83% of PPFD.

2.2 INTRODUCTION

Chez beaucoup d'espèces de conifère, la disponibilité en lumière influence la croissance en hauteur et le développement morphologique de la cime (Logan 1969; Kohyama 1980; Carter et Klinka 1992; Klinka et al. 1992; Ford 1992; O'Connell et Kelty 1994). À de faibles intensités lumineuses, la croissance des branches latérales est favorisée au détriment de la croissance en hauteur de la flèche terminale (Logan 1969; Kohyama 1980; Carter et Klinka 1992). Ce type de croissance produit une cime en forme de parapluie. Le déploiement latérale des branches maximise l'interception des rayons du soleil tout en réduisant les coûts d'entretien des structures non photosynthétiques (Sprugel

1989; Kohyama 1991; Waring 1991). A de fortes intensités lumineuses, la croissance en hauteur est favorisée ce qui produit des cimes plus élancées vers le haut (Kohyama 1980; O'Connell et Kelty 1994). Ces cimes possèdent généralement un grand nombre de branches et de rameaux (Logan 1969) densément garnis d'aiguilles (Aussenac 1973; Sprugel 1989). Ce type de cime permet d'augmenter la quantité totale de lumière interceptée. Selon O'Connell et Kelty (1994), les espèces tolérantes à l'ombre posséderaient une forte plasticité morphologique en relation avec un gradient de lumière.

Le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) est un conifère très tolérant à l'ombre (Frank 1990). Il démontre une bonne capacité à se régénérer et à s'établir abondamment sous divers types de peuplements (Frank 1990; Harvey et Bergeron 1989; Côté et Bélanger 1991). Une cime en parapluie caractérise la croissance à l'ombre de la régénération du sapin baumier. Sous cette forme, il peut survivre plus de 60 ans sans perdre la capacité de redémarrer une croissance en hauteur vigoureuse à la suite d'une ouverture dans le couvert arborescent (Morris 1948; Ghent 1958; Hatcher 1960). Plusieurs études ont montré la capacité du sapin baumier à répondre positivement à une ouverture soudaine du couvert arborescent (Ghent 1958; Fye et Thomas 1963; Hatcher 1964; Ruel et Huot 1992; Pominville

1993). Cependant, aucune étude n'a encore caractérisé *in situ* comment la disponibilité en lumière affecte la croissance en hauteur et la morphologie de la cime du sapin baumier. L'objectif de cette étude est de quantifier les effets d'un gradient de lumière mesurée près de la flèche terminale sur la croissance en hauteur et le développement morphologique de la cime de jeunes sapins baumiers régénérés naturellement en sous-couvert.

2.3 DESCRIPTION DU SITE

L'expérience s'est déroulée en Abitibi, au Québec, à 15 km à l'ouest du lac Duparquet, soit à 48°30'N; 79°27'W (température annuelle moyenne de 0.4-6° C; précipitations 833 mm/an; période sans gel d'environ 64 jours; Anonyme 1982). Dans la région, une portion de forêt (60 X 60 m) bien régénérée a été sélectionnée à l'extrémité est d'une coupe à blanc. Cette forêt forme un peuplement comprenant une strate arborescente mature composée d'épinettes noires (*Picea mariana* (Mill). B.S.P.), de bouleaux blancs (*Betula papyrifera* Marsh. et d'épinettes blanches (*Picea glauca* (Moench) Voss) couvrant environ 32, 19 et 18% de la surface terrière, respectivement. Entre 1970 et 1987, cette forêt a été fortement affectée par une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferama* (Clem.)) (Morin et al. 1993). Tous les sapins baumiers matures sont morts

et il reste quelques chicots. Avant l'épidémie, le sapin couvrait environ 31% de la surface terrière. En sous-bois, une dense et saine régénération naturelle de sapins baumiers (environ 50 000 sapins à l'hectare) occupait uniformément la surface du site. Celle-ci ne semble pas avoir été affectée par l'épidémie. L'abondance des sphaignes (Sphagnum spp.) sur le parterre forestier indique le mauvais drainage du site. Cette végétation croît sur un dépôt argileux issu d'événements glacio-lacustres post-wisconsinien (Vincent et Hardy 1977).

2.4 MÉTHODOLOGIE

2.4.1 *Choix des sapins*

Onze transects de 50 mètres de longueur, à équidistance de 6 mètres, ont été tracés perpendiculairement à la coupe à blanc selon une orientation ouest-est. Dans chacun des transects, 10 parcelles circulaires de 4 m² ont été placées à tous les 5 mètres. La première parcelle de chaque transect fut installée à 5 mètres à l'intérieur de la forêt. Dans chacune des parcelles, le sapin dominant a été sélectionné d'une façon à minimiser l'effet de la compétition pour la lumière exercée par la végétation environnante (Brand 1985; Ruel 1992). Seuls les sapins possédant une seule flèche terminale droite et saine qui se situaient sous

un couvert forestier non perturbé récemment ont été choisis comme sapin-échantillons.

2.4.2 Environnement lumineux des sapins

L'environnement lumineux au-dessus de la flèche terminale de chaque sapin-échantillon a été déterminé en journée complètement nuageuse. La faible variabilité spatio-temporelle de cette lumière permet d'obtenir un indice de pénétration de lumière spécifique en chaque point sous le couvert végétal (Tang *et al.* 1989; Messier et Puttonen 1995). Selon Messier et Puttonen (1995), la proportion de lumière reçue à un endroit précis sous la canopée serait la même en journée nuageuse qu'en journée ensoleillée. Cette proportion pourrait être déterminée à l'aide d'une lecture instantanée de la lumière à n'importe quel moment lors d'une journée complètement nuageuse. Un test de cette méthode, effectué sur un sous-échantillon de 15 sapins, nous a permis de valider la méthode (Parent et Messier, en préparation).

L'environnement lumineux de chaque sapin a été déterminé en effectuant une lecture instantanée à main levée le plus près possible de l'apex de la flèche terminale au moyen d'un capteur

Quantum Li-190SA (LI-COR Inc. USA) durant une journée complètement nuageuse. Les lectures ont été faites au début du mois août 1993. Le flux lumineux ou PPF (Photosynthetic Photon Flux Density : 400-700 nm), mesuré à la flèche terminale d'un semis (Q_0) a été transformé en proportion (%PPFD), par rapport au flux lumineux (Q_i) reçu au même moment au-dessus de la forêt soit: $\%PPFD = (Q_0 / Q_i) \times 100$. La valeur de Q_i a été déterminée en plaçant dans une coupe à blanc, adjacente à la forêt étudiée, un senseur (Quantum 190A) branché à un moniteur de données LI-1000 (LI-COR Inc. USA). Le moniteur a été programmé pour mesurer le flux de PPF ($\mu\text{moles de photons}/\text{m}^2/\text{s}$) à toutes les 5 secondes et d'enregistrer la moyenne à toutes les minutes. Le %PPFD calculé représentait la proportion moyenne journalière de lumière incidente reçue près de la flèche terminale (Messier et Puttonen 1995).

2.4.3. *Croissance et morphologie de la cime*

Le 28 août 1993, 98 sapins ont été récoltés. L'âge a été estimé par le décompte des cicatrices nodales et des anneaux de croissance radiale au collet. La distance entre le collet et l'apex de la flèche terminale correspondait à la croissance totale en

2.4.4 *Analyses statistiques*

Des modèles de régressions linéaires et non linéaires ont été utilisés pour expliquer les relations entre les paramètres étudiés et le gradient de %PPFD (Systat 1992). Pour certaines variables, la normalité des résidus a été obtenue par une transformation en logarithme naturel. Le développement de la partie supérieure de la cime a été analysé en comparant la relation entre le coefficient d'étalement aux quatre derniers noeuds et le %PPFD. Un modèle général de régression linéaire a été utilisé pour tester l'homogénéité des pentes (Systat 1992).

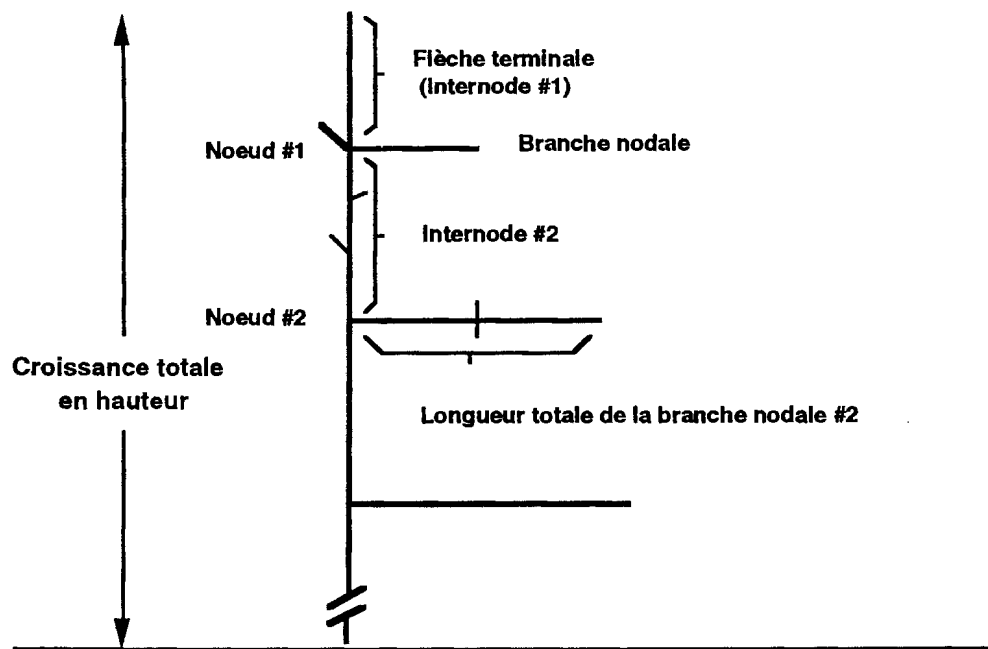


Figure 2.1 Schéma expliquant les mesures effectuées sur les sapins échantillonnés

2.5 RÉSULTATS ET DISCUSSION

2.5.1 Croissance totale en hauteur

L'âge moyen des sapin-échantillons était de 14 ans ($S_x = 2,1$). Leur croissance totale en hauteur après 14 ans est corrélée ($R^2=0,766$; $p<0,001$) avec le %PPFD mesuré à l'apex de la flèche terminale (fig. 2.2). Le sapin le plus supprimé par le couvert végétal recevait 3% de PPFD et mesurait 15 cm, tandis que le plus dégagé recevait 83% de PPFD et mesurait 2,69 mètres de hauteur (fig. 2.2). Selon Logan (1969), la croissance en hauteur du sapin baumier augmente en fonction de la disponibilité en lumière, jusqu'à environ 45% de lumière. À partir des résultats de Logan (1969), Zarnovican (1981) a évalué qu'à 14 ans un sapin baumier croissant à plus de 45% de lumière devrait atteindre environ 2,20 mètres de hauteur dans le sud-est de la forêt boréale. Nos résultats corroborent ceux de Zarnovican (1981).

Entre 3 et 25% de PPFD, la croissance en hauteur semble très influencée par le %PPFD. Au-delà de 25% PPFD, cette influence s'atténue rapidement (fig. 2.2.). Carter et Klinka (1992) et Klinka *et al.* (1992) ont observé des comportements très similaires chez la régénération de plusieurs espèces de conifères de l'ouest canadien croissant sous couvert naturel. Ils ont remarqué que sous 30% de lumière, la disponibilité en lumière

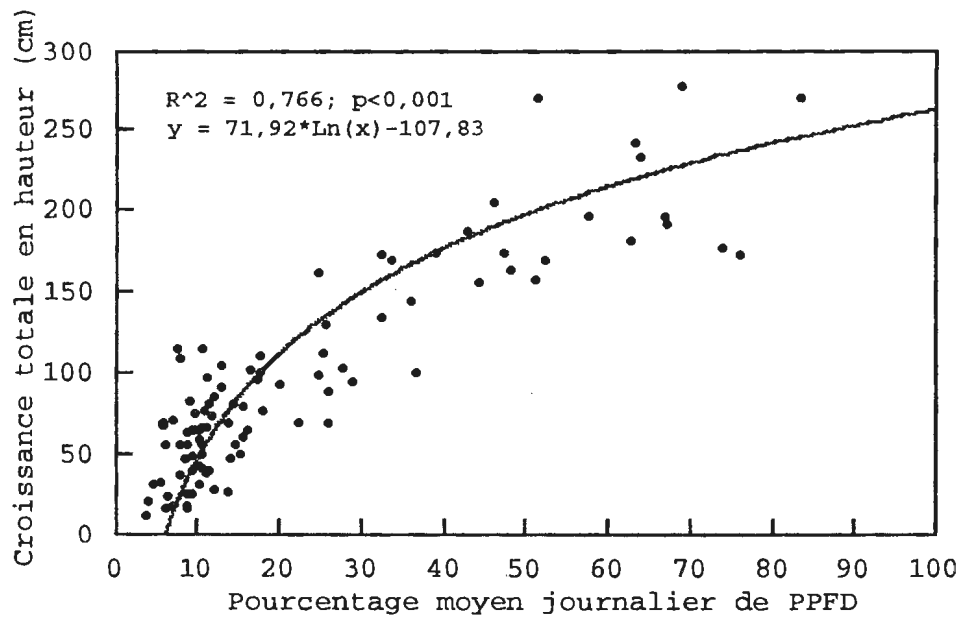


Figure 2.2 Croissance totale en hauteur des sapins échantillonnés d'âge moyen de 14 ans en fonction du pourcentage moyen journalier de PPFD (Photosynthetic photon flux density).

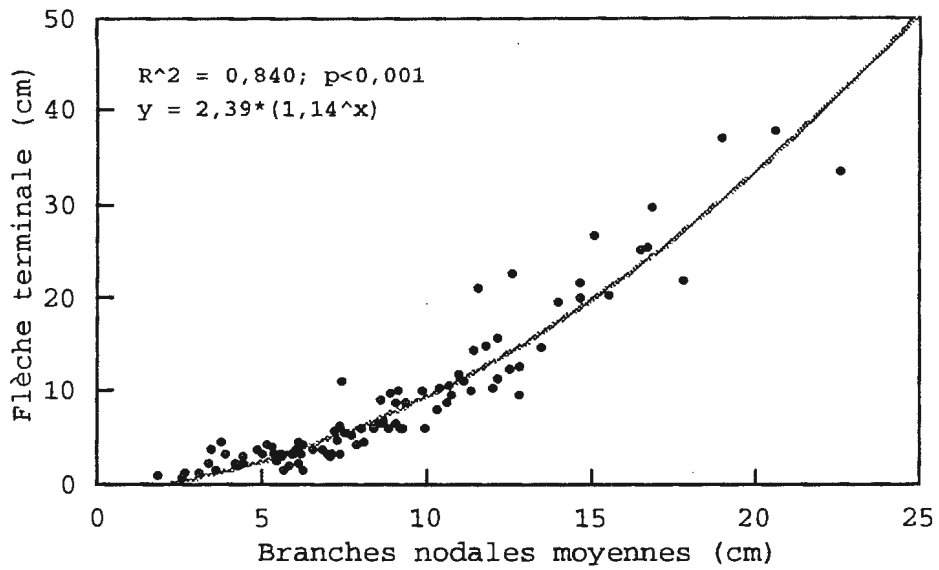


Figure 2.3 Relation entre la longueur de la flèche terminale et la longueur moyenne des branches nodales au noeud #1.

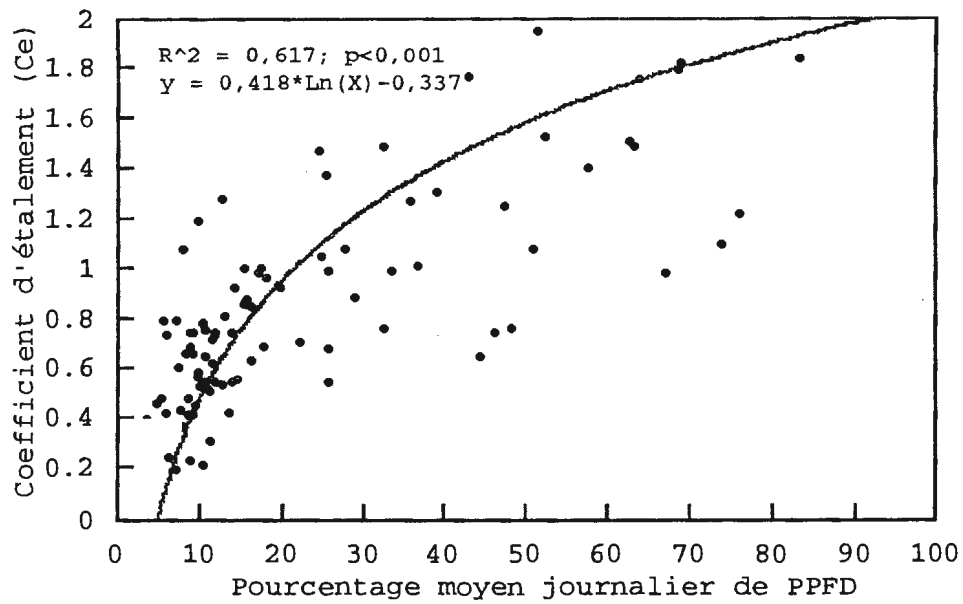


Figure 2.4 Relation entre le coefficient d'étalement (Ce) au noeud #1 et le pourcentage moyen journalier de PPFD (Photosynthetic photon flux density).

était le facteur environnemental qui stimule le plus la croissance en hauteur. Ces mêmes auteurs suggèrent qu'au-delà de 30%, la température, l'humidité de l'air, la disponibilité en éléments nutritifs et en eau deviennent de plus en plus limitantes pour la croissance en hauteur. Sur notre site, la formation de trouées causées par la tordeuse a donc créé des conditions propices à la croissance en hauteur du sapin baumier (Fye et Thomas 1963; Hatcher 1964).

2.5.2 Morphologie de la cime

Il est reconnu que la lumière a un effet déterminant sur le rapport entre la croissance verticale et latérale de la cime (Kohyama 1980; Klinka et al. 1992; O'Connell et Kelty 1994; Leiffers et Stadt 1994). La figure 2.3 montre une bonne relation allométrique entre la croissance en hauteur de la flèche terminale et la croissance en longueur moyenne des branches nodales au noeud #1 ($R^2=0,840$; $p<0,001$). Cette relation exprimée par la valeur du coefficient d'étalement (C_e) est corrélée avec l'augmentation du %PPFD ($R^2=0,617$; $p<0,001$; fig. 2.4). De 3 à 83% de PPFD, on observe un transfert de dominance de la croissance en longueur moyenne des branches nodales vers une croissance à dominance apicale de la flèche terminale. Ce transfert de dominance (i.e. $C_e=1$) se fait au environ de 25% de

PPFD. La valeur du coefficient d'étalement estimée au noeud #1 permet donc d'estimer l'état général de la croissance du sapin.

La figure 2.5 montre la relation entre le coefficient d'étalement calculé aux 4 derniers noeuds et le % de PPFD. Pour tous les sapins, ce coefficient d'étalement calculé depuis le noeud i augmente pour un même % de PPFD du noeud #1 au noeud #4. Ce phénomène est causé par une réduction progressive de la croissance en longueur des branches inférieures (Kohyama 1980; Sprugel et al. 1991). Ce phénomène semble général pour tous les sapins. Kohyama (1980) a observé un phénomène identique chez Abies mariesii. Ce phénomène semble indépendant de la croissance en hauteur et du %PPFD. Il contribue à modifier la morphologie de la cime et peut provoquer l'élagage naturel des branches inférieures surtout en conditions très ombragées (Kohyama 1980).

2.5.3. *Production de branches nodales et internodales*

Nos résultats montrent que le nombre de branches nodales produites au verticille de 1993 et internodales produites en 1993 sur l'internode de 1992 augmente avec le %PPFD (fig. 2.6a et 2.6b). Les sapins recevant moins de 5% de PPFD ont produit en 1993 une ou deux branches nodales, tandis que ceux recevant plus

de 25% de PPFd ont produit de 3 à 5 branches nodales (fig. 2.6a). De 3 à 83% de PPFd, le nombre de branches internodales augmente de 0 à 23. Ces changements permettraient au sapin d'augmenter sa surface photosynthétique totale pour profiter de l'augmentation de la lumière disponible (Givnish 1988; Ford 1992).

2.5.4 *Feuillage*

Telle qu'observée chez d'autres conifères (Aussenac 1973; Tucker et Emmigham 1977; Abram et Kubiske 1990), la masse spécifique des aiguilles de sapin augmente avec le %PPFD ($p < 0,001$; $R^2 = 0,768$; fig. 2.7a). Aucune relation significative ($p = 0,243$; $R^2 = 0,114$) entre la surface des aiguilles et le %PPFD n'a été observée (fig. 2.7b). La variation de la masse spécifique serait causée par des changements de densité et/ou d'épaisseur des aiguilles (Aussenac 1973; Tucker et Emmigham 1977). Ce phénomène confère à ces aiguilles une capacité photosynthétique supérieure à celles produites sur les branches croissant dans un environnement très ombragé (Little 1970; Little et Loach 1973; Leverenz 1987; Jordan et Smith 1993). Sur les branches les plus ombragées, les aiguilles étaient disposées dans un seul plan par une petite torsion des pétioles. Par contre, celles présentes sur les branches de pleine lumière étaient plus nombreuses, plus

recourbées et disposées plus perpendiculairement à l'axe de la branche. Selon Carter et Smith (1985) et Leverenz et Hinckley (1990), cet arrangement permet de maximiser l'interception de la lumière sans en augmenter la structure de soutien.

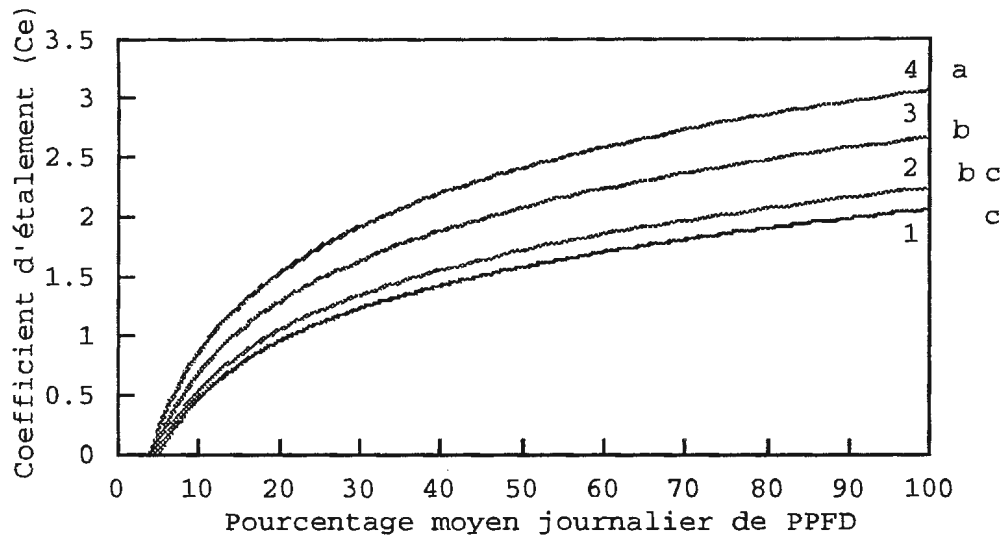


Figure 2.5 Courbes de régression représentant pour chacun des sapin-échantillons, la relation entre le coefficient d'étalement (Ce) mesuré aux quatre derniers noeuds et le pourcentage moyen journalier de PPFD (Photosynthetic photon flux density). (Noeud #1: $y = 0,41 \cdot \ln(x) - 0,33$; $R^2 = 0,617$; $p < 0,001$; noeud #2: $y = 0,50 \cdot \ln(x) - 0,50$; $R^2 = 0,684$; $p < 0,001$; noeud #3: $y = 0,61 \cdot \ln(x) - 0,59$; $R^2 = 0,716$; $p < 0,001$; noeud #4: $0,71 \cdot \ln(x) - 0,71$; $R^2 = 0,735$; $p < 0,001$).

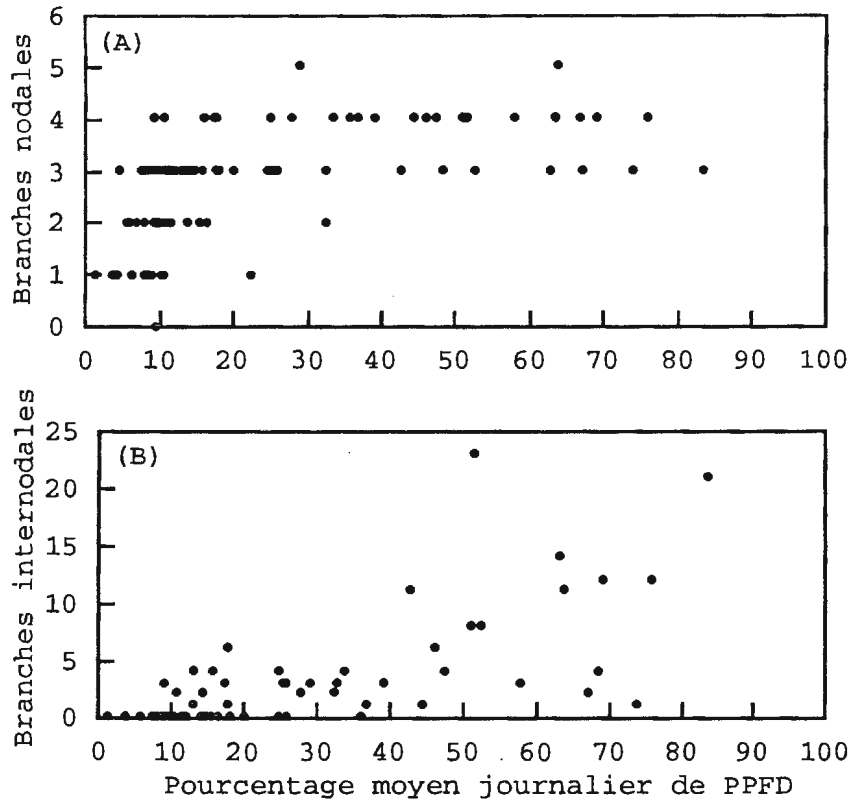


Figure 2.6 (A) Nombre de branches nodales et (B) internodales produites en 1993 en fonction du pourcentage moyen journalier de PPFD (Photosynthetic photon flux density).

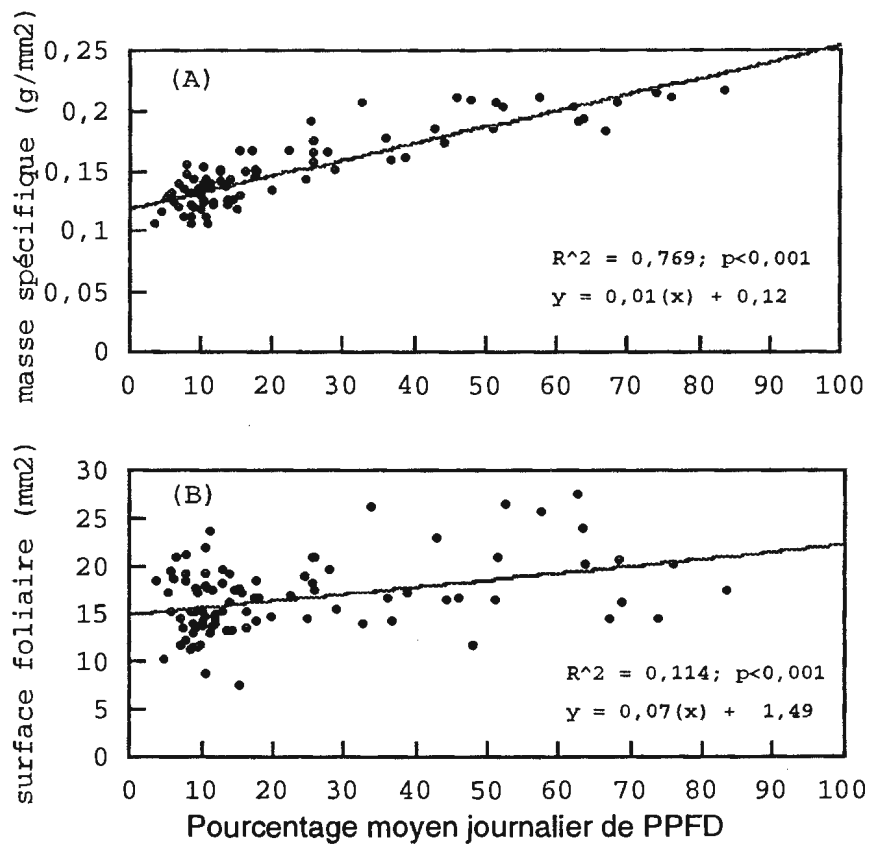


Figure 2.7 (A) Variation de la masse spécifique et (B) de la surface foliaire des aiguilles produites en 1993 sur les branches nodales du noeud #1 en fonction du pourcentage moyen journalier de PPFD (Photosynthetic photon flux density).

2.6 CONCLUSION

Cette étude confirme l'effet déterminant de la lumière sur la croissance en hauteur et la morphologie de la cime de jeunes sapins baumiers. Une augmentation de 3 à 83% de PPFD stimule la croissance en hauteur, augmente le nombre de branches nodales et internodales et produit des aiguilles de masse spécifique plus élevée. Entre 3 et 25% de PPFD, le coefficient d'étalement augmente rapidement. Ce changement rapide est causé par une augmentation de plus en plus importante de la longueur de la flèche terminale par rapport à la longueur moyenne des branches latérales au noeud #1. De 3 à 25% de PPFD, les jeunes sapins passent donc d'un état de suppression caractérisé par une cime étalée vers un état de croissance en hauteur caractérisé par une cime élancée et plus dense. Deux facteurs contribuent à ce changement de morphologie: (1) la valeur du coefficient d'étalement au noeud #1 augmente avec la disponibilité en lumière et (2) la valeur du coefficient d'étalement augmente du noeud #1 au noeud #4. La valeur du coefficient d'étalement estimée au noeud #1 permet donc d'estimer l'état général de la croissance du sapin. Ce coefficient peut être mesuré facilement sur le terrain, et pourrait devenir un bon indicateur de la vigueur du sapin. Toutefois, d'autres études sont nécessaires pour

déterminer l'importance d'autres facteurs abiotiques et de la taille du sapin sur la valeur du coefficient d'étalement.

CONCLUSION GÉNÉRALE

3.1 Validation de la technique de lumière

L'objectif principal de cette recherche était de quantifier les effets d'un gradient de lumière sur la croissance en hauteur et la morphologie de la cime de jeunes sapins baumiers régénérés naturellement dans une forêt mixte de conifères et de feuillus. Pour ce faire, nous avons validé avec succès une nouvelle technique d'estimation rapide du %PPFD. En effet, les %PPFD estimés par des lectures ponctuelles, faites à main levée lors d'une journée complètement nuageuse, ont été corrélés d'une façon linéaire et proportionnelle avec (1) les %PPFD estimés par des lectures continues pour une journée complètement nuageuse et (2) pour une journée complètement ensoleillée ainsi qu'avec (3) les pourcentages de contribution du rayonnement direct. Ces résultats confirment les assertions de Messier et Puttonen (1995). Une lecture ponctuelle faite à main levée en journée nuageuse donne une très bonne estimation du pourcentage moyen journalier de la lumière. Lorsque les conditions nuageuses sont homogènes, les lectures ponctuelles peuvent être faites entre 8:00 et 17:00 heure, à un rythme de 1 à 2 lectures à la minute. Cette technique s'est avérée simple, rapide, économique et très précise.

3.2 Croissance en hauteur

La croissance en hauteur et la morphologie de la cime de jeunes sapins équiens étaient très influencées par le %PPFD reçu à la flèche terminale. Les sapins recevant moins de 5% de PPFd mesuraient entre 15-20 cm, soit 10 à 15 fois plus petit que ceux qui recevaient plus de 45% de PPFd. Sous 5 %PPFD, la croissance en sous-bois se caractérise par une faible croissance en hauteur, une cime développée en parapluie et une petite masse spécifique des aiguilles. Entre 3 et 25% de PPFd, on observe une augmentation importante de la croissance en hauteur par rapport à la croissance latérale. C'est également dans cet intervalle de %PPFD que la morphologie de la cime subit le plus de changements significatifs. Au-dessus de 25% de PPFd, une augmentation du %PPFD influence de moins en moins la croissance en hauteur et la valeur du coefficient d'étalement au noeud #1. Avec l'augmentation du %PPFD, le sapin baumier montre une certaine incapacité à allouer davantage pour la croissance en hauteur malgré un accroissement substantiel de sa biomasse foliaire. Ce phénomène est bien connu chez les espèces tolérantes à l'ombre (Logan 1965; Lavigne 1991; Woodward 1994).

3.3 Implications sylvicoles

Au Québec, les coupes avec protection de la régénération sont de plus en plus utilisées pour régénérer de façon naturelle les sapinières. En plus de la densité de la régénération (Bertrand *et al.* 1992; Pominville 1993), la hauteur de celle-ci est également un facteur de succès (Ruel *et al.* 1991). Les sapins de fortes tailles résistent d'avantages aux blessures survenues lors des opérations forestières (Ruel *et al.* 1991), ils sont moins affectés par la végétation compétitrice (Ruel 1989) et ils atteignent plus rapidement la taille commerciale (Zarnovican 1981). Cependant, la régénération sous les sapinières boréales est souvent de faible taille (Côté et Bélanger 1991). Notre étude montre la possibilité d'augmenter la taille de la régénération par la création de petites coupes partielles qui hausseraient le %PPFD en sous-couvert. Un environnement lumineux de 30-35% de PPFD au-dessus de la flèche terminale semble suffisant pour optimiser la croissance en hauteur du sapin. Des lectures ponctuelles en journée nuageuse aideront à estimer la quantité de PPFD admis en sous-bois. L'augmentation de la lumière devrait stimuler la croissance en hauteur. On devrait observer également une augmentation du coefficient d'étalement, de branches nodales et/ou de masse spécifique des aiguilles sur le verticille formé l'année suivant le traitement. Une coupe avec protection de la

régénération peut donc être envisagée lorsque la régénération présentera la plupart de ces changements morphologiques en réponse au nouveau bilan radiatif. Le délai de réaction de la régénération entre les coupe partielle et la coupe totale reste toutefois à déterminer.

Cette étude montre l'intérêt du coefficient d'étalement (C_e) au noeud #1. Ce coefficient indique l'état actuel de la croissance en hauteur ainsi que le patron d'allocation des carbones pour la croissance en hauteur. Ce coefficient peut être rapidement estimé *in situ*. De plus, il a été corrélé de façon positive avec la croissance relative en hauteur. Le C_e ne semble pas dépendre de la taille du sapin (Données non publiées). La qualité du site peut toutefois influencer la valeur du C_e . Également, il serait prudent de vérifier comment la limitation des ressources édaphiques ainsi que l'état physiologique de l'arbre affectent la valeur du coefficient d'étalement. Ce coefficient pourrait donc devenir un bon indicateur du dégagement et probablement de la vigueur pour la régénération de la plupart des conifères présentant un mode de croissance similaire au sapin baumier. D'autres études seront nécessaires pour déterminer la pertinence du coefficient d'étalement comme indicateur de l'état de la croissance en hauteur.

RÉFÉRENCES

- ABRAMS M.D. et KUBISKE M.E. 1990. Leaf structural characteristics of 31 hardwood and conifer tree species in central Wisconsin: Influence of light regime and shade-tolerance rank. *For. Ecol. and Manage.* **31** : 245-253.
- ALABACK, P.B. and TAPPEINER, J.C. 1991. Response of western hemlock (*Tsuga heterophylla*) and early huckleberry (*Vaccinium ovalifolium*) seedlings to forest windthrow. *Can. J. For. Res.* **21**: 534-539.
- ANDERSON, M.C. 1964.(a). Studies of the woodland light climate I. The photographic computation of light conditions. *J. Ecol.* **52**: 27-41.
- ANDERSON, M.C. 1964.(b) Studies of the woodland light climate II. Seasonal variation in the light climate. *J. Ecol.* **52**: 643-663.
- ANDERSON, M.C. 1970. Interpreting the fraction of solar radiation available in forest. *Agric. Met.* **7**: 19-28.
- ANONYME. 1982. Canadian climate normals. Canadian climate program. Environment Canada, Atmospheric Environment Service, Downsview, Ontario, Canada.
- AUSSENAC, G. 1973. Effets de conditions microclimatiques différentes sur la morphologie et la structure anatomique

des aiguilles de quelques résineux. *Sci. Forest.* **30**: 375-392.

BALDOCCHI, D., et COLLINEAU, S. 1994. The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: Spatial and temporal attributes. dans Exploitation of environmental heterogeneity by plants: Ecophysiological processes above- and belowground. M.M. Calwell and R.W. Pearcy editors. Academic press. New York.

BERGERON, Y., et DUBUC, M. 1989. Succession in the southern part of the Canadian Boreal forest. *Vegetatio* **79** : 51-63.

BERTRAND, L., BÉLANGER, L., et BEAUREGARD, R.L. 1992. Croissance de sapinières à bouleau blanc boréales issues de coupe avec protection de la régénération. *Can. J. For. Res.* **22** : 1701-1711.

BRAND, D.G. 1985. A competition index for predicting the vigour of planted Douglas-fir in southwestern British Columbia. *Can. J. For. Res.* **16** : 23-29.

BROOKS, J.R. HINCKLEY, T.M., FORD, E.D., et SPRUGEL, D.G. 1991. Foliage dark respiration in Abies amabilis (Dougl.) Forbes: variation within the canopy. *Tree physiology* **9** : 325-338.

CANHAM, C.D. 1988. An index for understorey light levels in and around canopy gaps. *Ecology*, **69**: 1634-1638.

CANHAM, C.D., DENSLOW, J.S., PLATT, W.J., RUNKLE, J.R. SPIES, T.A., et WHITE, P.S. 1990. Light regimes beneath closed

- canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Can. J. For. Res.* **20** : 620-631.
- CARTER, G.A. et SMITH, W.K. 1985. Influence of shoot structure on light interception and photosynthesis in conifers. *Plant Physiol.* **79** : 1038-1043.
- CARTER, R.E. et KLINKA, K. 1992. Variation in shade tolerance of Douglas fir, western hemlock, and western red cedar in coastal British Columbia. *For. Ecol. Manage.* **55**: 87-105.
- CHAZDON, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understorey plants. *Adv. Ecol. Res.* **18** : 1-61.
- CHAZDON, R.L., et FIELD, C.B. 1987. Photographic estimation of photosynthetically active radiation: evaluation of a computerized technique. *Oecologia*, **73**: 525-532.
- CHAZDON, R.L. 1992. Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. *Oecologia*, **92**: 586-595.
- COTÉ, S. et BÉLANGER, L. 1991. Variations de la régénération préétablie dans les sapinières boréales en fonction de leurs caractéristiques écologiques. *Can. J. For. Res.* **21** : 1779-1795.
- CROSSLEY, D.I. 1976. Growth response of spruce and fir to release from suppression. *For. Chron.* **52** : 189-193
- ENGLER, J.A. 1993. The color of light in forests and its implications. *Ecological monographs.* **63** : 1-27.

- EWRES, K.W. et ZIMMERMANN, M.H. 1984. The hydraulic architecture of balsam fir (Abies balsamea). *Physiol. Plant.* **60** : 453-458.
- FYE, R.E., et THOMAS, J.B. 1963. Regeneration of balsam fir and spruce about fifteen years following release by spruce budworm attack. *For. Chron.* **39**: 385-397.
- FORD, D. 1992. The control of tree structure and productivity through the interaction of morphological development and physiological processes. *Int. J. Plant. Sci.* **153** : s147-s162.
- FRANK, R.M. 1990. Abies balsamea (L.) Mill. Balsam fir. dans *Silvics of north America*, vol. 1. Conifer. Conifers. U.S. Dep. Agric. Handb. No. 654.
- GALINSKI, W. 1994. Non-random needle orientation in 1-year-old Scots pine (Pinus sylvestris L.) seedlings when adjacent to non-shading vegetation. *Trees*, **8**: 160-164).
- GILMORE, D.W., SEYMOUR, R.S. HALTEMAN, W.A., et GREWOOD, M.S. 1995. Canopy dynamics and the morphological development of Abies balsamea: effects of foliage age on specific leaf area and secondary vascular development. *Tree physiol.* **15**: 47-55.
- 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.
- HARVEY, B.D., et BERGERON, Y. 1989. Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in northwestern Quebec. Can.J. For. Res. **19**: 1458-1469.
- HATCHER, R.J. 1960. Croissance du sapin après une coupe rase dans le Québec. Canada, Min. du Nord canadien, Dir. des recherches sylvicoles, Mémoire technique n° 87. 24p.
- HATCHER, R.J. 1964. Balsam fir advance growth after cutting in Québec. For. Chron. **40** : 86-92.
- JORDAN, D.N. et SMITH, W.K. 1993. Simulated influence of leaf geometry on sunlight interception and photosynthesis in conifers needles. Tree physiology **13** : 29-39.
- KING, D.A. 1990. Allometry of sapling and understorey trees of a panamanian forest. Funct. Ecol. **4** :27-32.
- 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.
- KOYAMA, T. 1980. Growth pattern of Abies mariessi sapling under conditions of open-growth and suppression. Bot. Mag. Tokyo **93**: 13-24.

- KOYAMA, T. 1991. A functional model describing sapling growth under a tropical forest canopy. *Functional Ecology*, **5**:83-90.
- KUULUVAINEN, T. et PUKKALA, T. 1989. Simulation of within-tree and between-tree shading of direct radiation in forest canopy: Effect of crown shape and sun elevation. *Ecol. Model.* **49** :89-100.
- LAVIGNE, M.B. 1991. Effects of thinning on the allocation of growth and respiration in young stands of balsam fir. *Can. J. For. Res.* **21**: 186-192.
- LAWTON, R.O. 1990. Canopy gaps and light penetration into a wind-exposed tropical lower montane rain forest. *Can. J. For. Res.* **20**: 659-667.
- LEE, D.W. 1989. Canopy dynamics and light climates in a tropical moist deciduous forest in India. *J. Trop. Ecol.* **5**: 65-79.
- LEEMANS, R. 1991. Canopy gaps and establishment of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden. *Vegetatio*, **93**: 157-165.
- LEVERENZ J.W. 1987 (a). Chlorophyll content and the light response curve of shade-adapted conifer needles. *Physiol. Plant.* **71** : 20-29.
- LEVERENZ, J.W. 1987 (b). The effects of illumination sequence, CO₂ concentration, temperature and acclimation on the convexity of the photosynthetic light response curve. *Physiol. Plant.* **74** : 332-341

- LEVERENZ J.W. et HINCKLEY T.M. 1990. Shoot structure, leaf area index and productivity of evergreen conifer stands. *Tree Physiol.* 6 : 135-149.
- LIEFFERS, V.J., et STADT, K.J. 1994. Growth of understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis* and *Epilobium angustifolium* in relation to overstory light transmission. *Can. J. For. Res.* 24: 1193-1198.
- LITTLE C.H.A. 1970. Seasonal changes in carbohydrate and moisture content in needles of balsam fir (*Abies balsamea*). *Can. J. Bot.* 48 : 2021-2028.
- LITTLE C.H.A. 1970. Derivation of the springtime starch increase in balsam fir (*Abies balsamea*). *Can. J. Bot.* 48 : 1995-1999.
- LITTLE C.H.A. et LOACH, K. 1973. Effect of changes in carbohydrate concentration on the rate of net photosynthesis in mature leaves of *Abies balsamea*. *Can. J. Bot.* 51: 751-758.
- LOACH, K., et LITTLE C.H.A. 1973. Production, storage, and use of photosynthate during shoot elongation in balsam fir (*Abies balsamea*). *Can. J. Bot.* 51 : 1161-1168.
- LOGAN, K.T. 1969. Growth of tree seedlings as affected by light intensity. Iv. Black spruce, white spruce, balsam fir, and eastern white cedar. *Can. For. Serv. Dep. Fish. For. Publ. No.* 1256.

- MARCHAND, P.J. 1984. Sapwood area as an estimator of foliage biomass and projected leaf area for *Abies balsamea* and *Picea rubens*. *Can. J. For. Res.* **14** : 85-87.
- MARGOLIS, H., OREN, R., WHITEHEAD, D., et KAUFMANN, M.R. 1994. Leaf area dynamics of conifers forests. *dans* *Ecophysiology of coniferous forests*. Smith, W.K., et Hinckley, T.M. éditeurs. Academic Press. Toronto.
- MESSIER, C. HONER, T. and KIMMINS, J.P. 1989. Photosynthetic photon flux density, red:far-red ratio, minimum light requirements for survival of *Gaultheria shallon* in western red cedar - western hemlock stands in British Columbia. *Can. J. For. Res.* **19**: 1470-1477.
- MESSIER, C., and PUTTONEN, P. 1995. Spatial and temporal variation in the light environment of developing scots pine stands: The basis for a quick and efficient method of characterizing light. *Can. J. For. Res.* in press
- MORGAN, D.C., WARRINGTON, I.J. and ROOK, D.A 1985. Some observations on the spectral distribution characteristics of short-wave radiation within *Pinus radiata* D. Don. canopies. *Plant Cell Environ.* **8**:201-206.
- MORIN, H., LAPRISE, D., et BERGERON, Y. 1993 Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Can. J. For. Res.* **23** : 1497-1506.

- MORIS, R.F. 1948. How old is a balsam tree? For. Chron. **24** : 106-110.
- OBERVAUER, S.F., CLARK, D.B., CLARK, D.A., RICH, P.M. and VEGA, G. 1993. Light environment, gas exchange, and annual growth of saplings of three species of rain forest trees in Costa Rica. J. Trop. Ecol. **9**: 511-523.
- O'CONNELL, B.M., et KELTY, M.J. 1994. Crown architecture of understory and open-growth white pine (Pinus strobus L.) sapling. Tree physiol. **14**: 89-102.
- OKER-BLOM, P., PUKKALA, T. et KUULUVAINEN, T. 1989. Relationship between radiation interception and photosynthesis in forest canopies: Effect of stand structure and latitude. Ecol. Model. **49** :73-87.
- OLIVER, C.D., et LARSON, B.C. 1990. Forest Stand Dynamics. Biological Resource Management. McGraw-Hill, Inc. New York.
- OSAWA, A. 1994. Seedling responses to forest canopy disturbance following a spruce budworm outbreak in Maine. Can. J. For. Res. **24**: 850-859.
- 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. sous press.

- PEARCY, R.W., RODEN, J.S., and GAMON, J.A. 1990. Sunfleck dynamics in relation to canopy in a soybean (Glycine max (L.) Merr.) canopy. *Agr. For. Meteo.* **52** : 359-372.
- PEARCY, R.W. 1991. Radiation and light measurements. *dans* Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation. Percy, R.W., Ehleringer, j., Mooney, H.A. et Rundel, P.W. Éditeurs. Chapman and Hall. New York.
- POMINVILLE, P. 1993. Évolution quinquennale de la régénération protégée lors de récoltes par abattage manuel dans des sapinières. *For. Chron.* **69**: 569-578.
- PLAMONDON, A.P., et GRANDTNER, M.M. 1975. Microclimat estival d'une sapinière à Hylocomium de la forêt Montmorency. *Nat. Can.* **102**: 73-87.
- RICH, P.M., CLARK, D.B., CLARK, D.A. and OBERBAUER, S.F. 1993. Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. *Agr. Forest Meteorol.* **65**: 107-127.
- ROSS, M.S., FLANAGAN, L.B. and LA ROI, G.H. 1986. Seasonal and successional changes in light quality and quantity in the understory of boreal forest ecosystems. *Can. J. Bot.* **64**: 2793-2799.
- RUEL, J.-C. 1992. Impact de la compétition exercée par le framboisier (Rubus idaeus L.) et les feuillus de lumière sur

- la croissance du sapin (Abies balsamea (L.) Mill.) en régénération. Can. J. For. Res. 22: 1408-1416.
- RUEL, J.-C., et HUOT, M. 1993. Impact de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Choristoneura fumiferana (Clem.)) sur la régénération des sapinières après la coupe à blanc. For. Chron. 69 : 163-172.
- REIFSNYDER, W.E., FURNIVAL, G.M., et HOROWITZ, J.L. 1971. Spatial and temporal distribution of solar radiation beneath forest canopies. Agric. Meteorol. 9: 21-37.
- SALMINEN, R., NILSON, T., HARI, P., KAIPAINEN, L., et ROSS, J. 1983. A comparison of different methods for measuring the canopy light regime. J. App. Eco. 20: 897-904.
- SMITH, N.J., CHEN, J.M. et BLACK, T.A. 1993. Effects of clumping on estimates of stand leaf area index using the Li-Cor LAI-2000. Can. J. For. Res. 23 : 1940-1943.
- SMITH, N.J. 1991. Sun and shade leaves: clue to how salal (Gaultheria shallon) responds to overstory stand density. Can. J. For. Res. 21 : 300-305.
- SPRUGEL, D.G. 1989. The relationship of evergreenness, crown architecture, and leaf size. Am. Nat. 133 : 465-479.
- SPRUGEL, D.G., HINCKLEY, T.M., et SCHAAP, W. 1991. The theory and practice of branch autonomy. Annu. Rev. Ecol. Syst. 22 : 309-339.

- SYSTAT. 1992. Statistics. 5Ed. Evanston, IL. Systat, inc., 750pp.
- TANAKA, N., SAITO, M., KANAZAWA, Y., et DE LA CRUZ, L.V. 1992. Relationships between light conditions and biomass JARQ **26** : 75-79.
- TANG, Y., WASHITANI, I., TSUCHIYA, T., et IWAKI, H. 1989. Spatial heterogeneity of photosynthetic photon flux density in the canopy of Miscanthus sinensis. Ecol. Res. **4**: 339-349.
- TANG, Y., WASHITANI, I., et IWAKI, H. 1992. Effects of microsite light availability on the survival and growth of Oak seedlings within a Grassland. Bot. Mag. Tokyo. **105** : 281-288.
- TUCKER, G.F. et EMMINGHAM, W.H. 1977. Morphological changes in leaves of residual Western hemlock after clear and shelterwood cutting. For. Sci. **23**: 195-203.
- TURNBULL, M.H. et YATES, D.J. 1993. Seasonal variation in the red/far ratio and photon flux density in an Australian subtropical rainforest. Agri. For. Meteo. **64**: 111-127.
- USTIN, S.L., WOODWARD, R.A., et BARBOUR, M.G. 1984. Relationships between sunfleck dynamics and red fir seedling distribution. Ecology **65**: 1420-1428.
- VÉZINA, P.E., et ET BOULTER, D.W.K. 1966. The spectral composition of near ultraviolet and visible radiation beneath forest canopies. Can. J. Bot. **44** : 1269-1284.

- VINCENT, J.S., et HARDY, L. 1977. L'évolution et l'extinction des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Geogr. Phys. Quat.* **31**(4-3) : 357-372.
- WARING, R.H. 1991. Responses of evergreen trees to multiple stresses. dans *Response of plants to multiple stresses.*, MOONEY, H.A., WINNER, W.E., et PELL, E.J. Éditeurs., Academic Press. New York. p. 371-387.
- WASHITANI, I., and TANG, Y. 1991. Microsite variation in light availability and seedling growth of *Quercus serrata* in a Temperate pine forest. *Ecol. Res.* **6** : 305-316.
- WOODWARD, F.I. 1994. Ecophysiological controls of conifer distributions. *dans* *Ecophysiology of coniferous forests.* Smith, W.K., et Hinckley, T.M. éditeurs. Academic Press. Toronto.
- ZARNOVICAN, R. 1981. À propos de l'âge du sapin baumier et de sa détermination. *Can. J. For. Res.* **11** : 805-811..
- ZARNOVICAN, R. 1982. Examen de quelques relations allométriques chez le sapin baumier et l'épinette blanche. *Can. J. For. Res.* **12** : 171-180.