

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

LES GREFFES RACINAIRES NATURELLES CHEZ DEUX CLONES DE
PEUPLIER HYBRIDE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN ÉCOLOGIE

PAR

DIARY TENOMPITIA GASPARD

MARS 2020

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier du fond du cœur ceux et celles qui ont participé de près ou de loin à la réalisation de ma Maîtrise!

J'exprime toute ma reconnaissance à ma directrice de recherche Annie DesRochers de m'avoir accordé la réalisation de ce beau projet et pour son soutien inconditionnel durant tout le cursus. Elle a répondu à toutes mes questions, révisé et corrigé sans relâche et aussi souvent que nécessaire mes différents travaux pour me permettre d'aboutir au présent travail. Grâce à sa bonne humeur, ses conseils, ses encouragements, sa grande disponibilité et surtout ses enseignements, ce fut une expérience fort agréable, me permettant d'aimer tout encore plus le monde de la recherche.

Je remercie très sincèrement Elizabeth Turcotte et Ludovic Bouliane pour leur aide sur le terrain. Ce ne fut pas les travaux de terrain des plus faciles et des plus reposants, mais ils ont travaillé sans relâche pour m'aider à terminer les travaux d'excavation.

Je tiens à remercier également les financeurs de ce projet, dont le Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG), qui a attribué la subvention à la découverte à Annie DesRochers permettant de financer ce projet.

Je présente mes sincères remerciements à Philippe Marchand, Hermine Nguena et Jérémie Alluard qui ont répondu à toutes mes questions et qui m'ont donné des conseils précieux durant les consultations en analyses statistiques.

Je n'omettrai pas de dire un gros merci à tous mes collègues étudiants du campus de Rouyn-Noranda et d'Amos que j'ai côtoyés durant cette grande aventure et qui m'ont

permis de supporter l'éloignement familial. Surtout ceux du campus d'Amos : Ablo, Elodie, Léa, Elyasse, Brahim, Latifa, Nada, Jenna, Marwa, Salma, Nathalie, Myriam, Abhishek, Raymond.

Un très gros merci aussi à notre superbe groupe de musique : « The Amos Voices » avec Olivier, Ablo et Elyasse pour les extraordinaires moments d'évasions musicales que l'on s'est permises à plusieurs reprises.

J'adresse également mes profonds remerciements à tout le corps enseignant et personnel de l'UQAT du campus de Rouyn-Noranda et d'Amos pour leur soutien et la facilitation de l'intégration au sein du campus. Je cite particulièrement ici Dany Charron et Hélène Lavoie pour leur dévouement pour le support moral et logistique afin de permettre le bon déroulement de notre séjour.

J'exprime ma plus grande gratitude à toute ma famille et mes ami(e)s qui m'ont apporté le support moral et les encouragements nécessaires pendant ma Maîtrise. Je cite spécialement ici, entre autres, *Dada* et *Neny*, Anouk, Andy, Sarobidy, Aina, Vonjy et bien d'autres encore.

À tous, un gros merci!

“ Fa tolona sy ady ny fiainana ka zara ho an’izay manam-piniavana handresy.”

– *Clarisse Ratsifandriamanana*

“So neither he who plants, nor he who waters is anything, but only God who makes things grow.”

– *1 Corinthians 3:7*

AVANT-PROPOS

Le mémoire se divise en trois chapitres. Le Chapitre I comprend l'introduction générale qui met en contexte le sujet d'étude, l'état des connaissances, les objectifs et les hypothèses. Le Chapitre II est présenté sous forme d'article scientifique rédigé en anglais avec comme auteurs : « Gaspard Diary Tenompitia et Annie DesRochers ». L'article a été soumis dans la revue « *Trees : Structure and Functions* » en novembre 2019 (Facteur d'impact: 1,799) et accepté en février 2020. Je suis la principale responsable de la collecte de données, de l'analyse des résultats et de la rédaction de l'article. Ma directrice de recherche, qui est à la fois ma coauteure a contribué à la conception de l'étude, a assisté à l'interprétation des résultats et a révisé de manière critique et constructive le contenu de l'article. Le Chapitre III contient la conclusion générale, les implications et perspectives de l'étude.

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|---|------|
| AVANT-PROPOS | v |
| LISTE DES FIGURES..... | viii |
| LISTE DES TABLEAUX..... | x |
| LISTE DES ABRÉVIATIONS ET SYMBOLES | xi |
| RÉSUMÉ | xii |
| CHAPITRE I INTRODUCTION GÉNÉRALE..... | 1 |
| 1.1 Mise en contexte | 1 |
| 1.2 Problématique | 3 |
| 1.3 État des connaissances..... | 4 |
| 1.3.1 Peuplier hybride | 4 |
| 1.3.2 Plantation à croissance rapide | 6 |
| 1.3.3 Compétition et facilitation..... | 7 |
| 1.3.4 Formation des greffes racinaires | 8 |
| 1.3.5 Facteurs influençant la formation des greffes racinaires..... | 10 |
| 1.4 Objectif et hypothèses..... | 11 |
| CHAPITRE II NATURAL ROOT GRAFTING IN HYBRID POPLAR CLONES. | 13 |
| 2.1 Abstract..... | 14 |
| 2.2 Introduction..... | 15 |
| 2.3 Materials and methods..... | 16 |
| 2.3.1 Study site | 16 |
| 2.3.2 Experimental design..... | 17 |
| 2.3.2 Measurements and data compilation | 18 |
| 2.3.3 Dendrochronological analyses | 20 |
| 2.3.4 Data analysis | 21 |
| 2.4 Results | 22 |

| | | |
|-----|---|----|
| 2.5 | Discussion..... | 33 |
| 2.6 | Acknowledgements..... | 35 |
| | CHAPITRE III CONCLUSION GENERALE | 36 |
| 3.1 | Facteurs influençant la formation des greffes racinaires : Importance de la proximité..... | 36 |
| 3.2 | Limites de l'étude | 39 |
| 3.3 | Signification écologique des greffes racinaires | 39 |
| 3.4 | Implications pour l'aménagement forestier durable | 41 |
| 3.5 | Perspectives | 42 |
| | ANNEXE A | 44 |
| | RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES | 46 |

LISTE DES FIGURES

| Figure | Page | |
|--------|---|----|
| 1.1 | Schéma de la plantation monoclonale espacés de 1 x 1 m de deux clones de peuplier hybride (915319: <i>Populus maximowiczii</i> x <i>Populus balsamifera</i> , 747215: <i>Populus balsamifera</i> x <i>Populus trichocarpa</i>) à Amos..... | 7 |
| 2.1 | Experimental design of the study representing 78 excavated trees . White squares show the non-excavated trees, grey squares represent the excavated trees and yellow squares are the dead ones..... | 17 |
| 2.2 | Photographs of (a) hydraulic excavation of a 1 x 1 m plot of clone 747215 (<i>Populus balsamifera</i> x <i>Populus trichocarpa</i>), and (b) Root graft example between hybrid poplar trees under the 1 x 1 m spacing for clone 915319 (<i>Populus maximowiczii</i> x <i>Populus balsamifera</i>)..... | 23 |
| 2.3 | Principal component analysis between grafted and non-grafted trees under the 1 x 1 m spacing. Dotted horizontal and vertical lines represent the origin of the axes. CSA: root cross-sectional area, DBH: diameter at breast height..... | 28 |
| 2.4 | Mean (a) tree volume, (b) number of roots and (c) root cross-sectional area for grafted and non-grafted trees of two hybrid poplar clones (915319: <i>Populus maximowiczii</i> x <i>Populus balsamifera</i> , 747215: <i>Populus balsamifera</i> x <i>Populus trichocarpa</i>) planted under the 1 x 1 m spacing. Bars correspond to standard errors of the mean (n = 58). Different letters between bars within a graph indicate significant differences. CSA: root cross-sectional area..... | 30 |
| 2.5 | Prediction of the probability of root graft presence in relation to stem volume at 1 x 1 m spacing for clones 747215 and 915319 (747215: <i>Populus balsamifera</i> x <i>Populus trichocarpa</i> , 915319: <i>Populus maximowiczii</i> x <i>Populus balsamifera</i>). Points are the observed values of stem volume for trees with or without root grafts. Dashed and full lines show the predicted values of the | |

probability of root grafts presence, respectively for clone 747215 and 915319. Grey colors indicate the 95% confidence interval for each prediction. Horizontal dotted line represents a probability of 50% of finding a root graft..... 32

LISTE DES TABLEAUX

| Tableau | | Page |
|---------|---|------|
| 2.1 | Root grafting characteristics and tree and root sizes in a 15-year-old hybrid poplar plantation for the 1 x 1 m spacing and the two clones. Numbers in brackets are standard error of the mean between grafting status and clone..... | 24 |
| 2.2 | Chosen models to explain root grafting in a 15-year-old hybrid poplar plantation using stepwise regression with significance value for each logistic regression. PRESENCE: the probability of root graft presence, NUMBER: number of grafted roots per tree, TIMING: initiation of root grafting. SEM: standard error of the mean, 915319: <i>Populus maximowiczii</i> x <i>Populus balsamifera</i> | 26 |
| 2.3 | Models explaining root graft presence, number of grafts and timing of root grafting according to results of small sample adjusted Akaike Information Criterion. PRESENCE: the probability of root graft presence, NUMBER: number of grafted roots per tree, TIMING: initiation of root grafting..... | 27 |

LISTE DES ABRÉVIATIONS ET SYMBOLES

AICc : Akaike information criterion corrected for small sample sizes

CO₂ : Dioxyde de carbone

CRSNG : Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie

CSA : Cross Sectional Area

DHP : Diamètre à Hauteur de Poitrine

DBH : Diameter at Breast Height

PCA : Principal Component Analysis

UQAT : Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

RÉSUMÉ

La formation des greffes racinaires naturelles est un phénomène peu compris mais répandu permettant la fusion de deux racines provenant d'arbres initialement distincts. L'importance de la formation de ces greffes réside dans la redistribution de nutriments et de produits de photosynthèse entre arbres interconnectés. Cette étude avait pour objectif d'évaluer l'influence de l'espacement entre les arbres sur la formation de greffes racinaires chez le peuplier hybride dans une plantation de 15 ans comportant deux clones (747215: *Populus balsamifera* x *Populus trichocarpa* et 915319: *Populus maximowiczii* x *Populus balsamifera*) et deux espacements (1 x 1 m, 3 x 3 m) à Amos, Québec, Canada. L'occurrence des greffes racinaires a été caractérisée après excavation hydraulique des systèmes racinaires. Des paramètres de croissance des arbres incluant le diamètre à hauteur de poitrine, la hauteur, le nombre de racines, la surface racinaire et l'âge des racines ont été mesurés. Nous avons observé que les greffes racinaires étaient présentes chez 38% des arbres espacés de 1 m tandis qu'aucune greffe n'a été trouvée chez les arbres plantés à 3 x 3 m d'espacement. Le nombre moyen de greffes par arbre était de 1.14, et celles-ci ont été trouvées majoritairement chez les arbres en bordure des blocs de plantation, où les arbres sont plus larges. Les greffes racinaires étaient relativement jeunes (entre 1 à 6 années) et la plupart n'étaient pas complétées (64%), nous empêchant de déterminer leur influence sur la croissance des arbres. Les greffes étaient significativement plus prévalentes chez le clone 915319 (70%) et chez les arbres ayant une plus grande croissance aérienne et souterraine ($p < 0.001$). Ces résultats renforcent l'hypothèse que la proximité entre les arbres influence la fréquence de la formation de greffes racinaires naturelles chez les espèces ligneuses et que les arbres en plantation devraient être considérés comme un

groupe fonctionnel où des échanges de substances et/ou de pathogènes peuvent subsister.

Mots clés: Aménagement forestier durable, clone, effet de bordure, espacement, plantation à croissance rapide, sylviculture intensive

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Mise en contexte

Les ressources forestières du Canada sont très vastes avec près de 347 millions d'hectares de terres forestières et d'une importance économique indéniable (Ressources Naturelles Canada, 2018). Au Québec, la forêt couvrait une superficie de 76 110 000 d'hectares en 2014 (Salmon, 2016). Néanmoins, à cause de la compétition pour l'utilisation de terres en termes d'augmentation en aires protégées et de l'application de l'aménagement écosystémique (Binkley, 1999), une diminution de l'approvisionnement en bois des forêts naturelles accentue la nécessité de gérer plus intensément les terres encore disponibles. Comblant la demande d'accroissement de productivité, restaurer les terres agricoles et forestières abandonnées et pérenniser l'approvisionnement en bois sont donc prioritaires dans la gestion des forêts boréales québécoises (Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs, 2015). Comme la demande en bois et en fibre ne cesse d'augmenter, les gestionnaires des forêts font face au défi de produire plus de bois alors que la surface disponible pour la foresterie commerciale est réduite. Des plantations permettant des rotations plus courtes et une diversification des produits peuvent aider à mitiger cette pression sur les ressources forestières naturelles (Paquette & Messier, 2010).

Les plantations à croissance rapide, qui sont à rendement élevé par rapport aux forêts naturelles, constituent une stratégie de gestion pouvant concilier les objectifs de production de bois et de conservation de la biodiversité (Messier et al., 2003). En effet, elles permettent de fournir du bois pour les besoins accrus de l'industrie forestière sans compromettre la préservation des forêts naturelles (Anderson & Luckert, 2007). Grâce au temps de croissance relativement court, ces plantations servent notamment plusieurs rôles importants pour la production de fibre ou d'énergie, la capacité de séquestration de CO₂ et la phytoremédiation des terres polluées (Dickmann et al., 2001). Dans les forêts boréales, relativement peu d'espèces ont cette capacité de croître vite (Arseneau & Chiu, 2003). Parmi elles, on rencontre entre autres, les peupliers, les mélèzes et les pins rouges (Réseau Ligniculture Québec, 2011). Au Québec, pour ce type de plantation, on recourt de plus en plus au peuplier hybride (*Populus* spp.), résultant de croisements d'espèces de peupliers indigènes et exotiques, ou les deux. C'est dans cette optique qu'un vaste réseau de plantations à croissance rapide a été mis en place à travers les régions de l'Abitibi-Témiscamingue et Nord-du-Québec entre 2002 et 2007 (DesRochers & Tremblay, 2009; Guillemette & DesRochers, 2008). Cette mise en place a été possible grâce au soutien du Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie (CRSNG) et en collaboration avec l'industrie forestière régionale, les autorités municipales, le Réseau Ligniculture Québec et Développement Économique Canada. Pendant et après l'établissement de ces plantations, les travaux du Laboratoire de sylviculture intensive de l'UQAT ont testé plusieurs paramètres tels que la fertilisation, l'élagage, l'espacement et le mélange d'espèces et de clones. Les objectifs de ces tests étaient diversifiés : comprendre comment les plantations influencent la biodiversité microbienne, la libération de nutriments et l'accumulation de carbone (Chomel et al., 2015); comment l'élagage des branches affecte la croissance et la physiologie des arbres (Maurin & DesRochers, 2013); et comment l'espacement et les mixtures clonales affectent la productivité, la physiologie des arbres et l'exploration du sol par les racines (Benomar et al., 2012).

1.2 Problématique

Le concept de compétition entre les arbres pour se procurer des ressources du milieu et pour affronter les conditions de croissance restrictives semblait influencer le modèle de croissance des arbres (Callaway & Walker, 1997). Cependant, une théorie sur l'existence de facilitation entre les arbres pour se partager les ressources émerge dans les débats scientifiques (Cavard et al., 2011; Fajardo & McIntire, 2010; McIntire & Fajardo, 2011). La formation de greffes racinaires naturelles chez les arbres en constitue un exemple concret (Tarrow & DesRochers, 2010) dont le mécanisme de formation demeure encore mal compris. Une greffe racinaire est une union morphologique du cambium, xylème et phloème au point de contact entre deux ou plusieurs racines qui étaient initialement distinctes (Graham & Bormann, 1966; Loehle & Jones, 1990). L'importance de la formation des greffes racinaires réside dans l'établissement de systèmes vasculaires communs qui va permettre la redistribution des nutriments entre les arbres interconnectés. Ainsi, l'observation d'une greffe témoigne de l'existence d'une voie de transfert de substances entre les arbres connectés, pouvant lui être bénéfiques ou néfastes, et qui auront par la suite la capacité d'influencer leur dynamique de croissance (Tarrow & DesRochers, 2011). L'existence et la fréquence de greffes racinaires chez les arbres deviennent un élément important à considérer lors de la planification de l'aménagement forestier et/ou de la mise en place des plantations.

Les greffes ont été retrouvées à la fois en peuplements naturels et en plantations. Puisque l'espacement entre les arbres affecte leur croissance, on pourrait se questionner du rôle des greffes en plantations sous différents espacements. Chez les essences à croissance rapide comme le peuplier hybride (*Populus* spp.), avant la plantation, connaître la proportion de greffes racinaires formée par les arbres pourrait être cruciale, considérant les investissements financiers considérables effectués pour maximiser leur rendement. Une observation de greffes racinaires a été mentionnée une seule fois dans la littérature chez un clone de peuplier hybride en Nouvelle-Zélande, mais leur

fréquence n'a pas été déterminée (McIvor et al., 2008). Chez les autres clones de peuplier hybride fréquemment utilisés au Québec, la formation de greffes chez les racines et leurs effets potentiels sur la croissance sont méconnus. Dans quelle mesure ces fusions racinaires prévalent-elles chez le peuplier hybride? Puisque des connexions racinaires sont fréquentes chez les peuplements naturels de peuplier baumier (*Populus balsamifera*) (Adonsou, DesRochers, Tremblay, et al., 2016) et de peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) (Jelínková et al., 2009), il semble fort probable que les racines des peupliers hybrides forment aussi des greffes racinaires leur permettant de se connecter entre eux.

1.3 État des connaissances

1.3.1 Peuplier hybride

Le genre *Populus* possède plusieurs espèces (Zalesny et al., 2012). Parmi les espèces de peuplier les plus utilisées dans l'exploitation forestière québécoise pour la fabrication de pâte à papier, d'emballages divers et de panneaux, on rencontre le peuplier baumier (*Populus balsamifera*), le peuplier deltoïde (*Populus deltoides*), le peuplier de l'Ouest (*Populus trichocarpa*), le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) et le peuplier à grandes dents (*Populus grandidentata*) (Riemenschneider et al., 2001). Comme chez plusieurs espèces ligneuses, cette variabilité génétique au niveau des espèces du genre *Populus*, représente aujourd'hui diverses opportunités d'amélioration génétique. Cette dernière est constituée de cycles continus de sélection, de testage et de croisements pour aboutir à la formation de clones améliorés génétiquement (Réseau Ligniculture Québec, 2011). L'étape du croisement associe deux espèces (parents) connues en vue d'obtenir des descendants hybrides. La phase de sélection est effectuée pour choisir des arbres ayant des caractéristiques voulues. Le testage permet la comparaison entre les descendants des arbres présélectionnés afin

d'évaluer l'étendue des caractères transmis aux descendants (Riemenschneider et al., 2001).

L'intérêt pour le peuplier hybride provient de sa capacité de croissance rapide. Avec des boutures de tiges ou de racines, les hybrides peuvent facilement être clonés et en peu de temps, reproductibles et cultivables à grande échelle (DesRochers & Tremblay, 2009). Puisque les peupliers sont dioïques (soit mâle, soit femelle), leurs hybrides sont créés par reproduction croisée de deux parents venant d'espèces de la même section ou de deux parents de génotypes différents. Aussi, chaque stratégie de reproduction dérive du besoin de produire une variété commerciale possédant différents attributs simultanés comme la facilité d'enracinement des boutures, la croissance rapide, la résistance aux insectes nuisibles et/ou des propriétés du bois appropriées pour l'usage qu'on veut en faire (Paquette et al., 2008; Pliura et al., 2007; Riemenschneider et al., 2001; van Oosten, 2006). Le peuplier hybride présente un taux de croissance élevé pouvant atteindre 9 à 20 m³ ha⁻¹ an⁻¹ et l'âge de la rotation est compris entre 5 et 30 ans au Québec (Ménétrier, 2008; Réseau Ligniculture Québec, 2011).

Le peuplier hybride pour la plantation peut être produit en différents types de matériel: plants à racines nues, barbatelles, boutures et plançons. Les plants dont les tiges sont taillées, tel que les boutures et les barbatelles permettent une culture facile et moins dispendieuse que l'utilisation des autres types de plants ou des graines (DesRochers & Tremblay, 2009). Les plants à racines nues sont surtout utilisés au Québec alors qu'ailleurs dans le monde on privilégie surtout les boutures. Les plants sont cultivés une année en pépinière. Des plants à racines nues ou des plançons de 1 m à 2 m ainsi que des boutures et barbatelles de 15 à 30 cm de longueur présentant des bourgeons viables sont récoltées à l'automne. Un contrôle de qualité est réalisé pour détecter les plants de mauvaise qualité (présence de maladies, tailles anormales) (Réseau Ligniculture Québec, 2011). Elles sont ensuite réfrigérées et repiquées sur terrain au printemps (Stanturf et al., 2001). Au Québec, des plants de peuplier hybride d'une

cinquantaïne de clones, issues de pépinière du ministère, sont utilisés dans différentes régions écologiques (Ressources Naturelles Canada, 2000).

Les peupliers se développent mieux sur sols riches avec une humidité et profondeur optimale (supérieure à un mètre de la nappe phréatique) et bien drainée, mais un apport d'eau régulier est requis pour leur bonne croissance. Le sol de texture moyenne ou fine (sableux ou limoneux) est préféré avec un pH entre 5 à 7.5 (Réseau Ligniculture Québec, 2011). La luminosité et les températures atmosphériques et édaphiques élevées sont favorables à la croissance du peuplier (Stanturf et al., 2001). La préparation du terrain par l'ameublissement du sol (labour et hersage) améliorera la structure du sol et la survie des boutures, et leur mise en terre se fait normalement avant le débourrement des bourgeons au printemps. L'entretien des plantations est primordial afin d'assurer une meilleure croissance des plantations: désherbage, taille et élagage, fertilisation (Réseau Ligniculture Québec, 2011).

1.3.2 Plantation à croissance rapide

Des peuplements naturels et hybrides de différentes espèces de peupliers ont été étudiés en Amérique du Nord au cours des dernières décennies et portaient essentiellement sur la production de biomasse et la croissance (Al Afas et al., 2008; Benomar et al., 2011; Cavard et al., 2011), la nutrition et la fertilisation (Guillemette & DesRochers, 2008; Mamashita et al., 2015), l'intégration physiologique et lien racinaires chez le peuplier baumier (Adonsou, DesRochers & Tremblay, 2016), le choix de l'espacement et de la productivité (Benomar et al., 2012; DeBell et al., 1996). Les plantations établies peuvent être monoclonales ou polyclonales. Les plantations monoclonales (monocultures) permettent de développer un seul clone (une seule culture) sur un espace donné afin d'y concentrer toutes les ressources disponibles du milieu (van Oosten, 2006). La monoculture permet également de donner des produits uniformes et de mettre en évidence uniquement des caractéristiques particulières voulues,

principalement le taux de croissance et la qualité du bois. Aussi, la gestion de ce type de plantation (opérations sylvicoles, récolte, demande en nutriments) est plus simple à réaliser. Les investissements en temps et en argent sont réduits (Kelty, 2006). Ces plantations d'espèces hybrides peuvent tout à fait être établies sur de petits espaces afin de compenser la perte de productivité en produits ligneux due aux actions de conservation de la forêt. Des plantations monoclonales de peuplier hybride ont été mises en place il y a maintenant 15 ans à Amos en Abitibi-Témiscamingue, Canada (Figure 1.1). Ces peuplements offrent une opportunité intéressante pour étudier les greffes racinaires sous des conditions de terrain, là où l'espacement des arbres est contrôlé.



Figure 1.1 Schéma de la plantation monoclonale espacés de 1 x 1 m de deux clones de peuplier hybride (915319: *Populus maximowiczii* x *Populus balsamifera* à gauche et 747215: *Populus balsamifera* x *Populus trichocarpa* à droite) à Amos.

1.3.3 Compétition et facilitation

L'étude des différents processus expliquant les interactions entre les plantes demeure l'un des objectifs majeurs des recherches en écologie végétale. Les communautés d'organismes vivants sont structurées par une combinaison d'interactions positives et négatives. La compétition est une forme d'interaction entre les individus d'une même

ou différente espèce où les individus luttent pour avoir accès à la ressource disponible (Callaway & Walker, 1997). Les individus qui ne sont pas assez compétitifs sont ainsi limités ou éliminés à travers le processus permettant aux autres de s'adapter à leurs nouvelles conditions. Par contre, la facilitation entre espèces est une interaction positive pouvant être bénéfique pour les individus concernés. Il peut s'agir d'une facilitation au niveau de l'accès aux ressources (p. ex. mycorhizes, décomposition), de la création de nouveaux habitats (ex. construction de niche), de l'amélioration des stress (ex. création d'ombrage), du partage de services (ex. dissémination des graines), etc. (McIntire & Fajardo, 2014). Les greffes racinaires chez les espèces ligneuses sont un cas de facilitation pour l'accès aux ressources entre les arbres (Tarrow & DesRochers, 2011). Les greffes augmentent le système racinaire des arbres connectés facilitant la redistribution des ressources et permettant une meilleure croissance des arbres.

1.3.4 Formation des greffes racinaires

La connaissance de l'existence de greffes racinaires est désormais assez répandue: plusieurs études ont confirmé leur présence, chez plus de 200 espèces (Graham & Bormann, 1966), voire des milliers (Lev-Yadun, 2011). Entre autres les greffes racinaires ont été observées chez l'épinette noire (*Picea mariana*) (Salomón et al., 2016), le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), la pruche de l'Ouest (*Tsuga heterophylla*) et le cèdre de l'Ouest (*Thuja plicata*) (Eis, 1972), le pin gris (*Pinus banksiana*) (Tarrow & DesRochers, 2010), le pin tordu (*Pinus contorta*) (Fraser et al., 2005) et le peuplier baumier (*Populus balsamifera*) (Adonsou, DesRochers, Tremblay, et al., 2016) et une référence anecdotique pour le sapin baumier (*Abies balsamea*) (Basham et al., 1976).

Les greffes racinaires peuvent se former entre les racines d'un même arbre (autogreffe), entre arbres de la même espèce (greffe intraspécifique) (Basnet et al., 1993; Graham & Bormann, 1966; Saunier & Wagle, 1965) ou, plus rarement, entre arbres de différentes

espèces (greffe interspécifique) (Graham & Bormann, 1966). Des études ont également démontré que les greffes existaient tant entre les arbres sur pieds (Graham & Bormann, 1966; Rigg & Harrar, 1931; Saunier & Wagle, 1965) qu'entre arbres vivants et souches d'arbres morts permettant à ces dernières de survivre même après la coupe de l'arbre (DesRochers & Lieffers, 2001; Eis, 1972; Fraser et al., 2007; Graham & Bormann, 1966). Les greffes se rencontrent à la fois dans les forêts naturelles que dans les plantations forestières (Tarroux & DesRochers, 2010).

Il n'est pas encore très clair si le phénomène de formation de greffes racinaires est de nature accidentelle, causé uniquement par le contact hasardeux entre deux racines distinctes (Loehle & Jones, 1990) et/ou s'il s'agit d'une stratégie d'adaptation des arbres pour contrer des conditions de croissance difficiles (Tarroux & DesRochers, 2011). Le caractère adaptatif et bénéfique de la formation de greffes semble d'ailleurs soutenu dans la littérature récente (Basnet et al., 1993; Salomón et al., 2016; Tarroux & DesRochers, 2011; Tarroux et al., 2014). En effet, les liens racinaires peuvent apporter des bénéfices physiologiques et écologiques pour la communauté d'arbres. Par exemple, les racines interconnectées réduisent les dégâts causés par les chablis en apportant une stabilité mécanique aux peuplements (Basnet et al., 1993; Graham & Bormann, 1966; Keeley, 1988; Loehle & Jones, 1990). Les arbres sur pieds sont aussi capables de partager des ressources comme l'eau, les nutriments et les hormones aux arbres voisins (Adonsou, DesRochers & Tremblay, 2016; Fraser et al., 2005; Graham & Bormann, 1966), ce qui augmente la longévité et influence la croissance en diamètre des souches et des arbres qui leur sont greffés (Bormann & Graham, 1959; Fraser et al., 2006, 2007; Loehle & Jones, 1990). Par contre, les arbres greffés peuvent également se transmettre des pathogènes et maladies (Hessburg & Hansen, 1986; Reynolds & Bloomberg, 1982). Ces transferts de ressources ou de maladies peuvent directement affecter les arbres interconnectés, c'est-à-dire peuvent influencer leur croissance ou leur mortalité (Fraser et al., 2005).

Pendant la formation des greffes, l'union des racines est un processus qui dépense beaucoup d'énergie, la croissance de l'arbre y est ainsi réduite (Tarrow & DesRochers, 2011). Toutefois, après que la formation des greffes soit terminée, la croissance radiale de l'arbre augmente (Tarrow & DesRochers, 2011). En partageant un système racinaire commun, les arbres greffés ensemble travaillent en complémentarité pour supporter la communauté dans des environnements où les ressources et les stress ne sont pas distribués équitablement (Lortie et al., 2004). De ce fait, les racines des arbres qui sont assez longues et qui peuvent puiser en profondeur les éléments nutritifs du sol pourraient ainsi les transférer aux autres racines greffées. La formation de greffes racinaires permettrait alors plus l'union et la complémentarité des individus plutôt qu'un travail de compétition entre eux (Bormann & Graham, 1959). Cependant, puisque les arbres dominants supportent souvent la croissance des arbres moins vigoureux, ces derniers bénéficieraient plus de cette alliance (Eis, 1972; Lev-Yadun, 2011).

L'âge du début de la formation des greffes, sa fréquence et le taux d'échange de nutriments sont tributaires de chaque espèce (Lev-Yadun, 2011). En effet, les greffes peuvent apparaître tôt ou tard dans la vie de l'arbre, avec la majorité des greffes qui se forment avant 20 ans (Fraser et al., 2005; Tarrow & DesRochers, 2010). La fréquence de la formation des greffes observée montre que plus de la moitié des arbres dans un site donné peuvent être greffés et qu'une ou plusieurs greffes racinaires peuvent être remarquées au sein d'un même arbre (Adonsou, DesRochers, Tremblay, et al., 2016; Tarrow & DesRochers, 2010). Quant à la translocation, la taille des greffes détermine largement la quantité de nutriments transférée d'un arbre à un autre, ainsi, plus la taille de la greffe est large, plus importante la quantité de sucres pouvant être transmise (Fraser et al., 2006).

1.3.5 Facteurs influençant la formation des greffes racinaires

Différentes hypothèses ont été avancées sur les facteurs induisant la formation de greffes racinaires. Parmi eux, on peut citer les facteurs reliés aux arbres et/ou peuplements (âge, densité et la composition d'espèces), aux racines (densité, morphologie, nombre, diamètre) ou à la station (sol, pente, climat). La densité et la proximité des arbres sont citées comme étant les causes les plus récurrentes expliquant la présence de greffes racinaires (Fraser et al., 2005; Jelínková et al., 2009; Reynolds & Bloomberg, 1982; Tarroux & DesRochers, 2010). De ce fait, les facteurs précis qui initient la formation des greffes racinaires demeurent méconnus, mais il se révèle de plus en plus que les facteurs qui amènent les racines à être en contact sont propices à leur formation. Conséquemment, le choix de l'espacement, qui est essentiel en termes de maximisation du rendement et détermination de l'intensité de compétition entre les arbres dans l'aménagement des plantations (DeBell et al., 1996; Fang et al., 1999), pourrait être aussi le facteur principal favorisant la formation de greffes naturelles.

1.4 Objectif et hypothèses

Cette étude a comme objectif de caractériser les greffes racinaires chez le peuplier hybride. Les questions qu'on s'est posées dans cette recherche ont été : (i) « Est-ce que le peuplier hybride forme des greffes racinaires ? (ii) Et si oui, l'espacement au sein des plantations et la taille des arbres affectent-ils l'occurrence, la fréquence et le moment de la formation de greffes racinaires chez les clones de peuplier hybride? (iii) Est-ce que la présence des greffes influence la croissance des arbres connectés? »

Nous émettons les hypothèses que : (i) les peupliers hybrides, à la manière des peupliers indigènes forment des greffes racinaires. Puisque une grande proportion de greffes racinaires a été retrouvée chez le peuplier baumier et peuplier faux-tremble, leurs hybrides peuvent également avoir la capacité de former des greffes. (ii) Les greffes se forment pendant un stade de développement jeune des plantations et il y aura plus de greffes dans les plantations plus denses que dans les plantations à plus large

espacement. Pour notre plantation de 15 ans, on s'attend à rencontrer plus de greffes dans les parcelles à espacement 1 x 1 m qu'au niveau des arbres plus éloignés (3 x 3 m) . (iii) Les greffes affectent la croissance des clones de peuplier hybride. La comparaison de la croissance avant et après la formation des greffes et entre les arbres greffés et non-greffés permettront d'observer l'effet des greffes sur la croissance.

Sur le long terme, cette étude projette d'améliorer les connaissances et la compréhension sur les facteurs et mécanismes de la formation des greffes racinaires. Les retombées de ce projet pourraient éventuellement guider nos décisions d'aménagement et de gestion des plantations de peuplier hybride à croissance rapide dans l'espace et dans le temps. Il permet d'anticiper l'écartement à privilégier entre les arbres et fournit un élément de plus de prise de décision lors de la planification de l'aménagement forestier. Cette recherche contribuera donc à optimiser et rentabiliser les plantations forestières.

CHAPITRE II

NATURAL ROOT GRAFTING IN HYBRID POPLAR CLONES¹

Diary Tenompitia Gaspard and Annie DesRochers

¹ Article sous presse dans la revue « Trees : Structure and Functions » en février 2020

2.1 Abstract

Key message: Root grafting occurs in 15-year-old hybrid poplar clones and tree proximity, tree and root sizes are key factors enhancing its frequency.

Root grafting in trees is a well-recognized phenomenon allowing nutrient and photosynthate redistribution between connected trees. This study assessed the influence of tree spacing on root graft formation in a 15-year-old hybrid poplar plantation with two clones (747215: *Populus balsamifera* x *Populus trichocarpa* and 915319: *Populus maximowiczii* x *Populus balsamifera*) planted and two spacings (1 x 1 m, 3 x 3 m) in Amos, Quebec, Canada. Root graft occurrence was characterized and tree growth metrics including tree diameter and height, number of roots, root cross-sectional area and root age were measured after hydraulic excavation of root systems. We showed that root grafts were present between trees distant of 1 m but not between trees planted at the 3 x 3 m spacing. An average of 38% of excavated trees were grafted in the 1 x 1 m plots with a mean of 1.14 grafts per tree, and 86% of the grafted trees were located in the exterior part of plots (the border rows), where the trees had grown larger. Root grafts were relatively young (1 - 6 years) and most had not yet completed (64%), preventing us from determining the effect of root grafting on tree growth. Root grafts were significantly more prevalent in clone 915319 (70%), and in trees that had greater above and belowground growth ($p < 0.001$). These results strengthen the postulate that tree proximity enhances the frequency of root grafting and that trees in plantations should be considered as a functional group where translocation of nutrients and pathogens may take place.

Keywords: clone, edge effect, forest sustainable management, spacing, fast-growing plantation, intensive silviculture

2.2 Introduction

Competition is often viewed as one of the main driver of interactions between trees, but this idea is being challenged with examples of cooperation or facilitation through natural root grafting (Bertness & Callaway, 1994; McIntire & Fajardo, 2014). Root grafts are morphological and physiological unions formed between roots of distinct trees (Tarroux & DesRochers, 2010). Solid contact and pressure between thick roots developing parallel or across each other can initiate root grafting and lead to vascular continuity and cambial fusion (Eis, 1972). Research on root grafting has provided important insights into how common it is in both conifers and deciduous species, but the struggles of surveying belowground tree attributes often hindered its assessment in comparison to aboveground characteristics (Lev-Yadun, 2011). As a result, scientists have few evidences on the processes leading to root graft formation, the factors involved and how they operate. Several factors have been suggested to increase root grafting occurrence including rooting depth, root morphology and density, soil moisture and texture (Tarroux & DesRochers, 2010), genetic relatedness (Graham & Bormann, 1966; Loehle & Jones, 1990), exposure to wind (Jelínková et al., 2009), stand density and age (Bormann & Graham, 1959). However, there is growing evidence that distance between trees constitutes the most important factor as it leads to intimate contact between roots of different trees (Fraser et al., 2005; Külla & Lõhmus, 1999; Reynolds & Bloomberg, 1982; Tarroux & DesRochers, 2010).

The importance of root grafting resides in its ability to affect physiology and ecology of the paired trees (Lev-Yadun, 2011). It can allow survival of stumps connected to residual trees after thinning (Bader & Leuzinger, 2019; Tarroux et al., 2010), provide mechanical support and windthrow resistance to connected trees (Basnet et al., 1993) or enable trees to better cope with the negative impacts of insect outbreaks (Salomón et al., 2016). Connected trees can directly share water, nutrients or photosynthates (Fraser et al., 2006; Schultz & Woods, 1967; Stone & Stone, 1975), in turn affecting

radial growth of connected neighbors (Adonsou, Drobyshev, et al., 2016; Tarroux & DesRochers, 2011).

Natural root grafts have also been found in tree plantations (Tarroux & DesRochers, 2010). Given that tree spacing affects tree growth (Benomar et al., 2012), one can wonder on the role that root grafting could play in tree relationships in plantations under different spacing conditions. Such relationships may play an important role in fast-growing hybrid poplar (*Populus* spp.) plantations, considering their shorter rotation length and the extensive financial investments that are made to maximize growth rates and productivity of trees. To our knowledge, root grafting in hybrid poplar has only been mentioned once (McIvor et al., 2008) in a Veronese clone (*Populus euramericana*: [*Populus deltoides* L. x *Populus nigra* L.]), but its frequency and timing of initiation has never been investigated. Since root grafting is frequent in natural stands of balsam poplar (*Populus balsamifera*) and trembling aspen (*Populus tremuloides*) (Adonsou, DesRochers, Tremblay, et al., 2016; Jelínková et al., 2009), we hypothesized that root grafting would also occur in hybrid poplar and that reduced spacing between trees would increase its occurrence. This study thus aimed at determining the occurrence of natural root grafts in hybrid poplar plantations and if present, how they would affect tree growth.

2.3 Materials and methods

2.3.1 Study site

The study area was located in the boreal region of Abitibi-Témiscamingue, Western Quebec, Canada near the town of Amos (48°34'N, 78°08'W, 310 m). A plantation was established in 2003 on an abandoned agricultural field, dominated by herbaceous vegetation and shrubs (speckled alder (*Alnus incana* subsp. *Rugosa* (Du Roi) Clausen), willow (*Salix* spp.) and sparse trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) and was

growing on a heavy clay soil. The mean annual temperature and precipitation are respectively 1.5 °C and 929 mm and the mean number of growing degree days is 1 423 (above 5 °C, 30 years mean (1981 to 2010)) (Environment and Natural Resources Canada, 2018). Mechanical site preparation consisted of ploughing at 30 cm depth and then disking in order to level the soil surface and incorporate organic matter. Weedy vegetation was controlled mechanically twice a year during the first five growing seasons. Complete site preparation and planting techniques were reported by Guillemette et DesRochers (2008). Planting material consisted of dormant bareroot hybrid poplar trees of two clones: 747215 (*Populus balsamifera* L. x *Populus trichocarpa* Torrey & A. Gray) and 915319 (*Populus maximowiczii* A. Henry x *Populus balsamifera* L.), planted at 30-cm depth.

2.3.2 Experimental design

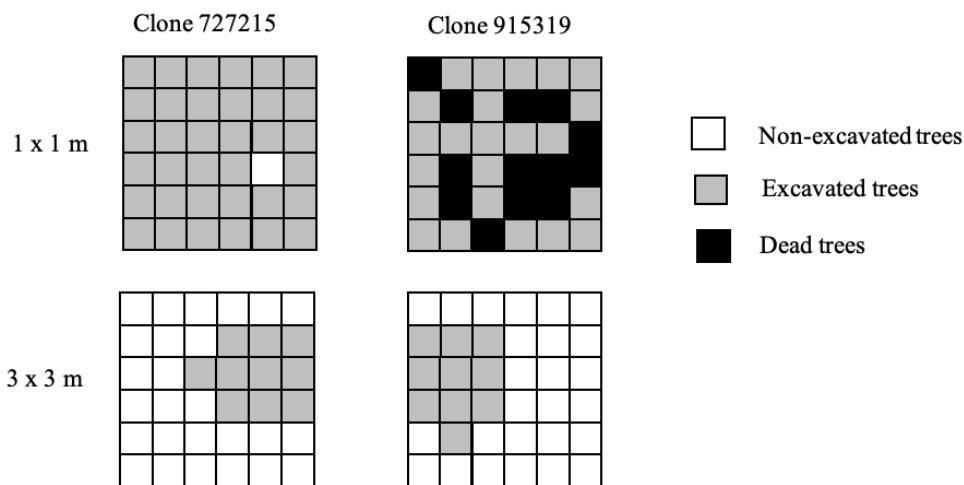


Figure 2.1 Experimental design of the study representing 78 excavated trees . White squares show the non-excavated trees, grey squares represent the excavated trees and yellow squares are the dead ones

The Amos site was chosen because it was located on a gentle slope near the Harricana River that allowed hydraulic excavation of root systems of a hybrid poplar plantation. Thirty-six trees of each clone were planted in monoclonal blocks across two spacings (1 x 1 m and 3 x 3 m) (Figure 2.1), equivalent to approximately 10,000 and 1,000 stems ha⁻¹. After 15 years, trees had reached a mean diameter at breast height (diameter at 1.3 m, DBH) under the 1 x 1 m spacing of 9 cm and 11.1 cm respectively for clones 747215 and 915319; and 13.2 and 14.8 cm under 3 x 3 m spacing. Mean height was respectively 10.1 m and 13 m for clones 747215 and 915319 under the 1 x 1 m spacing and 9.2 m and 13.2 m under the 3 x 3 m spacing. Mean stem volume was respectively 0.03 m³ and 0.05 m³ for clones 747215 and 915319, corresponding to a yield of approximately 308.6 and 570 m³ ha⁻¹, under the 1 x 1 m spacing. Under the 3 x 3 m spacing, mean stem volumes were 0.06 and 0.10 m³ for clones 747215 and 915319, corresponding to yields of 4.3 and 7.5 m³ ha⁻¹ year⁻¹. Root characteristics were detailed for each clone and spacing in the appendix (Tables A.1 et A.2).

2.3.3 Measurements and data compilation

Sampling was done between May and July 2018. DBH, basal diameter and height of each tree were measured to determine the influence of tree size on root grafting (or vice-versa). We calculated each tree stem volume outside the bark as the sum of the volume of two sections – from the base to breast height and from breast height to the top the tree – using the following equations:

$$V_1 \text{ (m}^3\text{)} = \left(\frac{\pi}{12}\right) (d_1^2 + d_2^2 + d_1 d_2) L$$

$$\text{(Ordre des ingénieurs forestiers du Québec et al., 2009)} \quad (2.1)$$

$$V_2 \text{ (m}^3\text{)} = \left(\frac{\pi}{12}\right) d_2^2 L \quad \text{(West, 2009)} \quad (2.2)$$

Where V is the volume of the section, d_1 is the basal diameter, d_2 is the DBH, and L is the length of the section. In equation (2.1) L corresponds to 1.30 m, while it is the tree height minus 1.30 m in equation (2.2).

Slenderness index, an indicator of tree stability and resistance to windthrow (Wang et al., 1998), was also computed as the ratio of tree height (m) to DBH (m). Trees were cut down with a chainsaw and cross-sectional disks of the stems were collected at ground-level (0 m).

Hydraulic excavation with a high-pressure forestry water pump (Mark III; Wajax, Lachine, Quebec) was done to expose root systems and root grafts of each tree (Tarroux & DesRochers, 2010) (Figure 2.2a). Small hybrid poplar roots (< 2 cm) and herbaceous roots were cut and pulled by hand to ease the hydraulic excavation. The 1 x 1 m plots – containing 35 and 32 surviving trees in clones 747215 and 915319, respectively, were excavated (25 m²). Since it would have been too cumbersome to excavate the whole planted areas in the 3 x 3 m plots (324 m²), we excavated the roots of 10 randomly chosen trees by following each root from the stump to where it became < 2 cm in diameter for each tree. In total, the root systems of 87 trees were excavated and we decided to exclude from the analyses nine trees that had died some years before the excavation.

Root systems were mapped by hand and cross-sections of each proximal root > 2 cm nearest to the stump was collected and its diameter recorded. Proximal roots (Domenicano et al., 2011) are referred here as the roots that start directly from the stump and which further branch into subsequent roots or secondary segments. These roots are larger close to the stem base allowing easier growth ring visibility and avoiding missing rings (Krause & Morin, 2005).

2.3.4 Dendrochronological analyses

Stem and root discs as well as grafts were collected and brought to the laboratory for dendrochronological analyses. Stem discs ($n = 78$) and root discs ($n = 926$) were prepared, measured and analysed conforming to standard dendroecological protocol (Krause & Morin, 1995). All discs were air-dried and sanded progressively from 80 to 400 grit to enhance the visibility of growth rings. Ring counts were done to confirm tree and root ages using a binocular microscope. Root diameters were measured using a Velmex unislide table (Bloomfield, New York, USA). As hybrid poplar roots were mostly elliptical with a T-shape, the largest and shortest perpendicular diameter were measured and averaged to obtain root diameter (Ruel et al., 2003). Root cross-sectional area (CSA) was calculated using the surface area of a circle:

$$CSA = 2\pi \left(\frac{d}{2}\right)^2, \text{ where } d \text{ is the averaged root diameter (Ruel et al., 2003)(2.3)}$$

We also computed the mean diameter of roots per tree and per plot. Total root surface of one tree was calculated as the product of the number of roots and the average root diameter (Bilodeau-Gauthier et al., 2013). Height-root ratio of each tree was calculated as the ratio between height and total root surface indicating the importance of tree height compared to the roots belowground (Bilodeau-Gauthier et al., 2013).

Root grafting was assessed at three levels: the presence, frequency and age of each root graft. First, root grafts were validated with visual confirmation of vascular fusion of the cambium of the two roots by cutting through each graft with a wood saw. Root grafting was recorded when absent (0) or present (1) for all trees during the survey. The number of root grafts per tree was assessed by noting 0 (when absent) or the counted number. Since root grafting can take several years to complete (Tarrowx & DesRochers, 2010), the first year of graft formation was identified as the ring where tissues began to merge, i.e. the year following the last complete and independent

growth ring in both roots. The last year of graft formation was identified as the first complete common growth ring surrounding the two roots (Tarroux & DesRochers, 2010). As root grafting might also be related to tree exposure to wind (Keeley, 1988), the location of the grafted trees within each plot was noted as interior or exterior: exterior trees were part of the bordering row of plots, while interior trees grew inside the plots. The age of root grafts allowed us to determine that all root grafts found in this study were only at the beginning of their formation; the effect of root grafting on tree growth could thus not be assessed at this time.

2.3.5 Data analysis

Statistical analyses were conducted with R software 3.6.0 version (R Core Team, 2019), using a significance level of $p < 0.05$. The influence of spacing, clone, tree size and root size on root grafting was investigated. To reduce the number of variables, an exploratory visualization of correlations between variables was done using the Principal Component Analysis (PCA). PCA results confirmed that some variables could be excluded as they were strongly correlated with one another. Slenderness Index was strongly negatively correlated with mean root diameter and CSA. Basal diameter and DBH were also positively correlated with stem volume and root surface and negatively with height-root ratio. Finally, the number of roots was positively correlated with tree height. We thus only retained tree volume, number roots $> 2\text{cm}$ and CSA as they included tree and root sizes that might influence root grafting (Reynolds & Bloomberg, 1982). Differences in tree volume, number of roots and CSA between grafted and non-grafted trees were statistically tested using a two-way analysis of variance with clone and grafting status as categorical predictors, followed by a Tukey-Kramer multiple comparisons test when independent variables were significant. Tree volume, number of roots and CSA were further added as predictors to test the models

explaining the presence of root grafts (PRESENCE), the number of grafts per tree (NUMBER) and the timing of root grafting initiation (TIMING).

Stepwise regression selection was used to find the most appropriate model explaining root grafts PRESENCE, NUMBER and TIMING by testing the model containing all the predictors (clone, spacing, tree volume, CSA and number of roots) and removing the least significant variable (Pekár & Brabec, 2016). Additionally, generalized linear models were used to test the influence of tree size and spacing on root graft formation. PRESENCE was best represented with a binomial distribution, while NUMBER and TIMING were characterized by Poisson distributions (Table 2.3). Generalized linear models create estimated values that correspond to response constraints and allow nonlinear relationships between predictors and fitted values (Pekár & Brabec, 2016). In order to reduce bias, we used the “brglm” package when there was uniform root grafting in some spacings (too many zeros in the matrix) (Kosmidis, 2007). Otherwise, only the trees in the 1 x 1 m spacing plots were introduced in the models. Model assumptions such as deviation of residuals from normality, homoscedasticity, and independence of variables were checked prior to doing the tests (Pekár & Brabec, 2016). Model selection was performed among all plausible models for each response variable, based on the Akaike information criterion corrected for small sample sizes (AICc). Best fit statistical models were supported by the lowest AICc and the highest Akaike weights which is a model having the greatest statistical support (Burnham & Anderson, 2004). If more than one model had a delta AICc < 2, multimodel inference was done to merge both plausible models.

2.4 Results

Intraclonal root grafts were found in the two excavated 1 x 1 m plots, while there were no grafts under the 3 x 3 m spacing. Overall, 38% of trees in the 1 x 1 m spacing were grafted to at least another tree. Grafted trees were connected to one, two or three other trees and the mean number of root grafts per tree was 1.14 (Table 2.1). Grafts had formed between trees distant of 1 m, while no graft was found between trees that were planted more than 1 m away within plots. There were significantly more grafted trees in clone 915319 than in clone 747215 (70% vs. 17%; Table 2.1).



Figure 2.2 Photographs of (a) hydraulic excavation of a 1 x 1 m plot of clone 747215 (*Populus balsamifera* x *Populus trichocarpa*), and (b) Root graft example between hybrid poplar trees under the 1 x 1 m spacing for clone 915319 (*Populus maximowiczii* x *Populus balsamifera*)

Table 2.1 Root grafting characteristics and tree and root sizes in a 15-year-old hybrid poplar plantation for the 1 x 1 m spacing and the two clones. Numbers in brackets are standard error of the mean between grafting status and clone

| Study variables (units) | Clone 747215 | | Clone 915319 | |
|--|--------------------------|---------------------------|---------------------------|--------------------------|
| | Non-grafted | Grafted | Non-grafted | Grafted |
| Excavated surface (m²) | | 25 | | 25 |
| Nb. of excavated trees | | 35 | | 23 |
| Nb. of grafted trees | 29 | 6 | 7 | 16 |
| Nb. of root grafts | n.a. | 3 | n.a. | 22 |
| Percentage of grafted trees (%) | 83 | 17 | 30 | 70 |
| Nb. of root grafts per tree | n.a. | 0.5 (0.09) | n.a. | 1.4 (0.05) |
| Interior trees (%) | 40 | 2.8 | 21.6 | 8.7 |
| Exterior trees (%) | 42.8 | 14.4 | 8.7 | 61 |
| Mean age of trees at grafting initiation (years) | n.a. | 14.7 (0.2) | n.a. | 14.4 (0.4) |
| Mean age of roots at the time of grafting (years) | n.a. | 10.0 (1.4) | n.a. | 10.7 (0.9) |
| Mean diameter of grafted roots (cm) | n.a. | 5.2 (0.9) | n.a. | 5.4 (0.5) |
| Mean number of roots | 8.6 (0.6) ^a | 8.0 (0.9) ^a | 11.6 (2.0) ^{ab} | 13.2 (0.8) ^b |
| Mean diameter of roots | 4.0 (0.2) ^a | 5.0 (0.7) ^a | 3.6 (0.5) ^a | 4.7 (0.2) ^a |
| Mean root CSA (cm²) | 13.5 (1.3) ^a | 21.5 (5.4) ^a | 11.4 (2.9) ^a | 17.9 (1.8) ^a |
| Mean tree DBH (cm) | 8.8 (0.3) ^a | 10.0 (0.9) ^{ab} | 9.1 (1.1) ^a | 11.9 (0.4) ^b |
| Mean tree height (m) | 10.0 (0.1) ^a | 10.2 (0.06) ^a | 12.3 (0.6) ^b | 13.2 (0.2) ^c |
| Mean stem volume (m³) | 0.03 (0.00) ^a | 0.04 (0.01) ^a | 0.04 (0.01) ^a | 0.07 (0.00) ^b |
| Mean tree slenderness index | 118.2 (4.2) ^a | 107.5 (11.4) ^a | 144.8 (14.0) ^b | 112.4 (3.5) ^a |
| Mean root surface (cm) | 33.0 (2.1) ^a | 38.5 (4.4) ^a | 44.01 (9.2) ^{ab} | 61.2 (3.8) ^b |
| Mean height-root ratio | 34.1 (2.2) ^{ab} | 29.1 (4.5) ^{ab} | 41.4 (12.5) ^a | 23.2 (1.8) ^b |

Notes: DBH: Diameter at breast height, CSA: root cross-sectional area. 747215: *Populus balsamifera* x *Populus trichocarpa*, 915319: *Populus maximowiczii* x *Populus balsamifera*. Superscript letters within a row indicate Tukey post hoc results; Means with the same letter are not significantly different at $p < 0.05$.

The majority of root grafts (64%) had only started the grafting process, i.e. the last growth ring was shared in part between two roots, but the graft was still incomplete (not a single growth ring around both roots). The other 36% of root grafts were complete but had only recently completed (between 1 and 6 years ago at the time of sampling). For this reason, the influence of root grafting on tree growth could not be assessed at this time. Most of the grafts were formed when lateral roots of trees came in contact with those of other trees (Figure 2.2b) or bumped into the stump of a neighboring tree. Roots also grafted when proximal roots of one tree were intercepted between the ramifications of roots of other trees. Root grafts were established when trees were between 10 to 15 years old, for both clones (Table 2.1). Older ($p < 0.05$) and wider ($p < 0.05$) roots grafted later and more frequently than younger and smaller roots (Tables 2.2 and 2.3).

Table 2.2 Chosen models to explain root grafting in a 15-year-old hybrid poplar plantation using stepwise regression with significance value for each logistic regression. PRESENCE: the probability of root graft presence, NUMBER: number of grafted roots per tree, TIMING: initiation of root grafting. SEM: standard error of the mean, 915319: *Populus maximowiczii* x *Populus balsamifera*

| Model | Selected factors | Estimated values | SEM | z-value | P-value |
|----------|-------------------|------------------|-------|---------|-------------------|
| PRESENCE | Spacing (3 x 3 m) | -8.09 | 2.25 | -3.60 | 0.003 |
| | Volume | 87.57 | 25.63 | -3.59 | <0.001 |
| | Number of roots | 0.13 | 0.12 | 1.15 | 0.26 |
| NUMBER | Clone (915319) | 1.60 | 0.49 | 3.26 | 0.001 |
| | Volume | 27.80 | 7.26 | 3.83 | < 0.001 |
| TIMING | Number of roots | 0.69 | 0.18 | -0.6 | 0.57 |
| | CSA | 0.00002 | 0.000 | 0.07 | 0.95 |
| | Root age | 1.3 | 0.17 | 7.67 | < 0.001 |

Notes: Significant p-values are indicated in bold, CSA is the root cross-sectional area.

Table 2.3 Models explaining root graft presence, number of grafts and timing of root grafting according to results of small sample adjusted Akaike Information Criterion. PRESENCE: the probability of root graft presence, NUMBER: number of grafted roots per tree, TIMING: initiation of root grafting

| Global model | Type of model | Factors tested | $\Delta AICc$ | weights |
|--------------|---------------------|------------------------------------|---------------|---------|
| PRESENCE | Logistic regression | Volume + Spacing | 0.00 | 0.58 |
| | | Volume + Spacing + Number of roots | 0.66 | 0.42 |
| | | Spacing + Number of roots | 17.30 | 0.00 |
| | | Spacing | 23.33 | 0.00 |
| | | Number of roots | 33.98 | 0.00 |
| NUMBER | Poisson regression | Volume + Clone | 0.00 | 0.99 |
| | | Volume | 10.19 | 0.00 |
| | | Clone | 15.54 | 0.00 |
| TIMING | Poisson regression | Root age | 0.00 | 0.62 |
| | | Root age + Number of roots | 2.35 | 0.19 |
| | | Root age + CSA | 2.76 | 0.16 |
| | | Root age + CSA + Number of roots | 5.74 | 0.03 |
| | | CSA + Number of roots | 34.27 | 0.00 |

Notes: CSA represents the root cross-sectional area, AICc stands for the Akaike Information Criterion for small samples

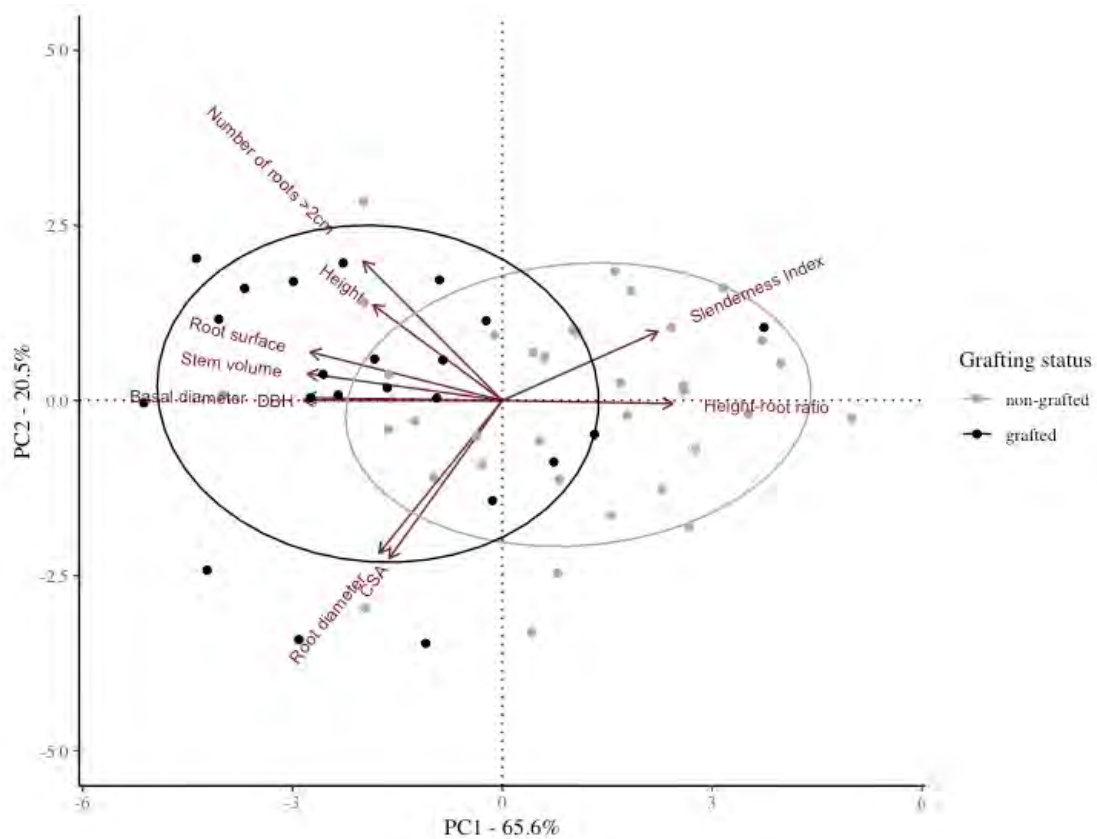


Figure 2.3 Principal component analysis between grafted and non-grafted trees under the 1 x 1 m spacing. Dotted horizontal and vertical lines represent the origin of the axes. CSA: root cross-sectional area, DBH: diameter at breast height

The first two principal components accounted for 86.1 % of the total variance in the data. The first principal component explained 65.6% of the variance and was associated with tree size (DBH, basal diameter, stem volume). The second principal component explained 20.5% of the variance and was mainly associated with root size (CSA, root diameter and number of roots). Grafted and non-grafted trees were mostly

differentiated by size, showing that grafted trees were larger and had larger root systems than non-grafted trees, that had greater slenderness indices and height-root ratios (Figure 2.3; Table 2.1). Grafted trees of clone 915319 were larger (DBH, height, volume) ($F_{1,58} = 17.1$, $p < 0.001$, Figure 2.4a; Table 2.1) than non-grafted trees, while there was no significant difference in size between grafted and non-grafted trees of clone 747215 (Figure 2.4a). Though grafted trees had slightly wider and more roots in clone 915319, the difference was not significant from non-grafted trees ($F_{1,58} = 0.091$, $p = 0.75$; Figure 2.4b, c; Table 2.1). Likewise, grafted trees of clone 915319 also had greater stem volumes and number of roots than grafted trees of clone 747215 (Figure 2.4a and 2.4b). Mean CSA of grafted trees was also greater than for non-grafted trees ($F_{1,58} = 16$, $p < 0.001$, Figure 2.4c), but the difference was not significant for both clones (Figure 2.4c).

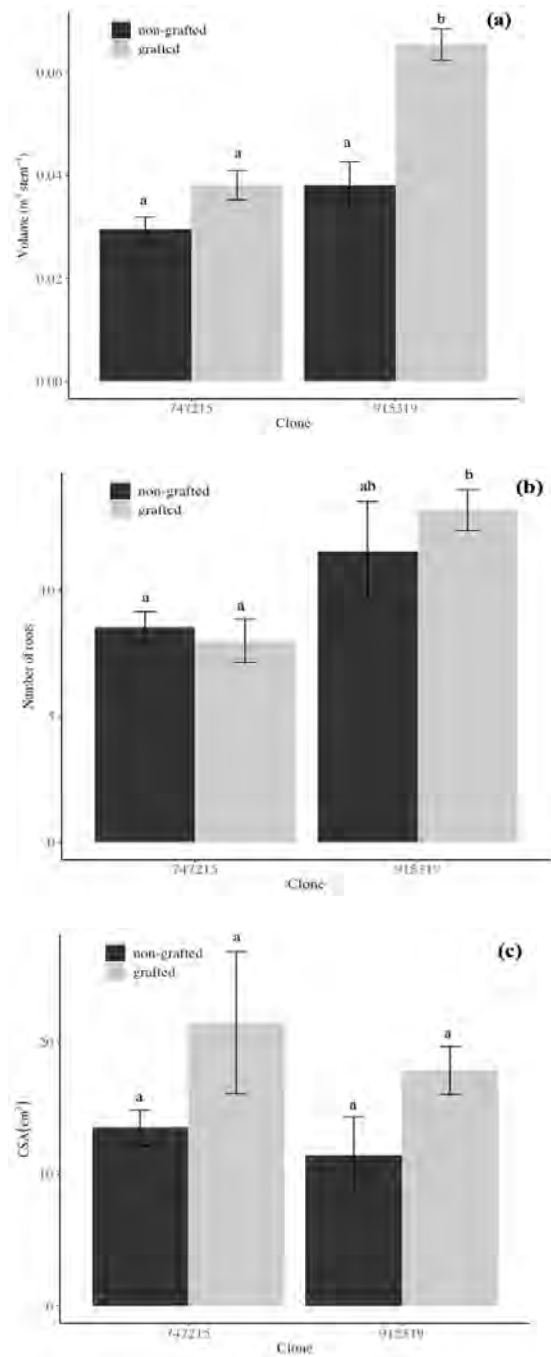


Figure 2.4 Mean (a) tree volume, (b) number of roots and (c) root cross-sectional area for grafted and non-grafted trees of two hybrid poplar clones (915319: *Populus maximowiczii* x *Populus balsamifera*, 747215: *Populus balsamifera* x *Populus trichocarpa*) planted under the 1 x 1 m spacing. Bars correspond to standard errors of the mean (n = 58). Different letters between bars within a graph indicate significant differences. CSA: root cross-sectional area

The following model (equation 2.4) predicting the probability of finding root grafts according to tree volume and spacing had the best fit ($p < 0.001$, pseudo- $R^2 = 0.35$, Figure 2.5):

$$\text{Predicted logit of (root grafting presence) } = -3.53 + (70.27 * \text{Volume}) + (-7.57 * \text{Spacing}) \quad (2.4)$$

According to the model, log of the odds of a tree forming root grafts was positively related to tree volume ($p < 0.001$) and negatively related to spacing ($p < 0.001$; Table 2.2). In other words, larger trees planted close together were associated with a greater frequency of root grafting for both clones (Table 2.2). An increase in tree volume of 0.01 m^3 increased the probability of root grafting by a maximum of 20%. Among grafted trees, clone and volume had significant effects on the number of root grafts per tree (Table 2.2). Trees of clone 915319 had five times more root grafts per tree than clone 747215 (Table 2.2). Furthermore, the number of root grafts per tree doubled with a tree volume increase of 0.01 m^3 (Table 2.2). Root grafts were mostly found at the outer part of the plots. For both clones, 86% of the grafted trees were found in the border rows (Table 2.1). For both clones, tree and root size such as stem volume ($F_{1,58} = 96.07$, $p < 0.001$), slenderness index ($F_{1,58} = 87.1$, $p < 0.001$), number of roots ($F_{1,58} = 13.1$, $p < 0.001$) and root CSA ($F_{1,58} = 18.0$, $p < 0.001$) of trees that were positioned in the exterior of the plots were greater than the interior trees. Self-grafts – i.e. grafts between roots of the same trees – were frequently observed but were not recorded.

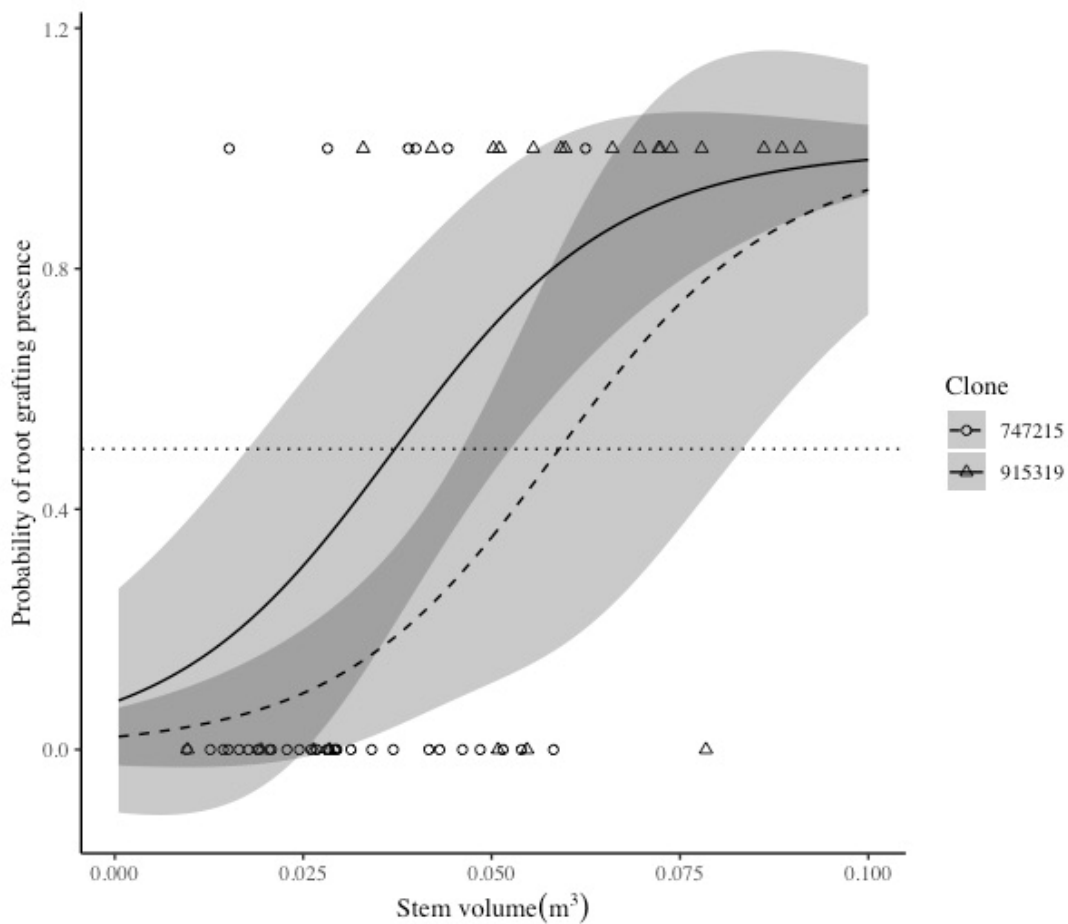


Figure 2.5 Prediction of the probability of root graft presence in relation to stem volume at 1 x 1 m spacing for clones 747215 and 915319 (747215: *Populus balsamifera* x *Populus trichocarpa*, 915319: *Populus maximowiczii* x *Populus balsamifera*). Points are the observed values of stem volume for trees with or without root grafts. Dashed and full lines show the predicted values of the probability of root grafts presence, respectively for clone 747215 and 915319. Grey colors indicate the 95% confidence interval for each prediction. Horizontal dotted line represents a probability of 50% of finding a root graft

2.5 Discussion

Our study showed that intracolonial root grafting occurs in hybrid poplar plantations, with an average of 38% of trees grafted to a neighbor in the 1 x 1 m plots. Although clone and stem size were significant factors in determining the presence of root grafts (Table 2.2), tree proximity appears to be determinant since no root grafts were found under the 3 x 3 m spacing. Trees further apart have less contact between roots and take longer to reach one another (Tarrow & DesRochers, 2010). Moreover, crossing roots from further apart trees probably undergo less friction between them under the action of wind, required to break the bark and allow the fusion of cambium tissues (Cook & Welch, 1957). It is thus expected to find more root grafts as trees (and roots) grow older and larger (Armson & van den Driessche, 1959; Reynolds & Bloomberg, 1982), increasing the chances for roots to cross and fuse. In natural stands of balsam poplar aged 43-103 years old, Adonsou, DesRochers, Tremblay, et al. (2016) found that approximately 50 % of trees were connected by root grafts and that the mean distance between grafted trees was 1.14 m, while Tarrow et DesRochers (2010) found that 90% of root grafts occurred between jack pine trees less than 2 m apart. Natural stands tend to have more clumped spatial arrangements where stems are closer to each other, enhancing the occurrence of root grafts compared to plantations where trees are distributed more evenly (Tarrow & DesRochers, 2010).

Tarrow et DesRochers (2011) showed that grafted trees generally had better growth than non-grafted trees. However, since most grafts had only started to form or were just recently completed, we could not assess the impact of root grafting on growth of our trees. Thus, this hypothesis could not be confirmed. The sampling of older trees could have increased the chance of measuring the effect of grafting on tree growth. Nonetheless, root grafting initiated relatively early, when trees were 10 years old and roots were around 4 years old (Table 2.1). Dendrochronological analyses allowed us to determine that grafted trees of clone 915319 were larger than non-grafted trees at the

time of root grafting (Table 2.1), suggesting that trees that would later form root grafts had better growth rates than trees that would not (Tarroux & DesRochers, 2011). Trees of clone 747215 were generally smaller and formed less root grafts (Figure 2.5). Larger roots also tended to form more root grafts but showed high variability and differences in root sizes between grafted and non-grafted trees were not statistically significant. The two clones also had different root morphologies with the root system of clone 747215 composed of one large root (great CSA) and other small roots, whereas roots of clone 915319 all had similar CSA. Finally, the root systems of grafted trees also tended to be composed of more roots than the non-grafted trees (Table 2.1), again increasing the chances for roots of different trees to cross (Reynolds et Bloomberg, 1982). *P. maximowiczii* hybrids, especially clone 915319, were reported to have higher growth plasticity compared to clone 747215, taking advantage of the available space (Benomar et al., 2012). Moreover, clone 915319 had older roots on average (Table A.1), meaning that this clone produced more roots earlier in stand development allowing roots to be in contact earlier than for clone 747215.

We found that exterior trees were larger than the interior ones and they formed more root grafts. Ecological conditions at the edges of plantations may substantially vary from the interior and phenomena such as inter-tree competition and mortality may therefore be modified (York et al., 2003). Because border trees receive more light and nutrients and have higher wind exposure, it is not unusual for them to be larger than interior trees in plantations (Langton, 1990). Interestingly, 86% of root grafts were formed by exterior trees, even though they have fewer neighbors than trees inside plots, hence less chance for roots to meet. As shown in our predictive models (Tables 2.2 and 2.3) tree size was linked to root grafting occurrence and as tree DBH and height (stem volume) increased, the probability of finding root grafts increased. Grafted and border trees also had lower slenderness indices, i.e. lower ratios between height and DBH, showing that border trees were more stable from mechanical disturbances than interior trees. It could be argued that if root grafts conferred increased stability to trees (Basnet

et al., 1993; Keeley, 1988), grafted trees would rather have greater slenderness indices. Perhaps here the root grafts were too recent to have impacted tree shape.

In conclusion, this study showed that root grafting readily occurs and that root grafts are initiated early in hybrid poplars. Root grafts were more prevalent in clone 915319, in trees that had greater above and belowground growth. Since no root grafts were found in the larger spacing, our study strengthens the postulate that tree proximity enhances the frequency of root grafting. Thus, trees in hybrid poplar plantations should not be considered as single individuals competing for resources but as a functional group. In the event that root grafting is beneficial to tree growth or detrimental in the case of diseases spreading through root grafts (Gleason & Mueller, 2005), planting density should be carefully considered by managers.

2.6 Acknowledgements

The research was funded by a Natural Sciences and Engineering Research Council discovery grant to Annie DesRochers. We are grateful to Elizabeth Turcotte and Ludovic Bouliane for their assistance with data collection and fieldwork.

2.7 Author contribution statement

AD and DTG conceived and designed the experiment. DTG collected the data and carried out the laboratory work, analyzed and interpreted the data and prepared the manuscript. AD supervised, reviewed and edited the manuscript. AD approved the final version of the paper to be submitted.

CHAPITRE III

CONCLUSION GENERALE

Ce mémoire avait comme objectif global d'améliorer les connaissances et la compréhension de la formation des greffes racinaires naturelles chez le peuplier hybride. Les questions spécifiques auxquelles on a voulu répondre étaient (1) de vérifier l'occurrence (la présence, la fréquence et le moment de la formation) des greffes racinaires chez deux clones de peuplier hybride, (2) de caractériser l'effet de l'espacement et de la taille des arbres sur la formation des greffes et (3) d'estimer l'influence des greffes sur la croissance des arbres.

3.1 Facteurs influençant la formation des greffes racinaires : Importance de la proximité

Grâce à l'excavation hydraulique, on a pu exposer les systèmes racinaires de deux clones de peuplier hybride. Nos observations ont montré que les peupliers hybrides formaient des greffes racinaires à des espacements réduits. En effet, des greffes ont été observées chez 38% des arbres contigus au sein des placettes espacées de 1 x 1 m et aucune greffe n'a été trouvée dans les placettes de 3 x 3 m. Ceci démontre que la proximité entre les arbres est un facteur important favorisant la formation de greffes par les racines. Les arbres qui sont plus éloignés ont moins de contact entre leurs racines et/ou prennent plus de temps avant que le contact ne se fasse (Tarroux & DesRochers, 2010). Plusieurs études ont d'ailleurs démontré qu'une distance réduite autour de 1 à 2 m de distance entre les arbres favorisait la formation de greffes et que l'augmentation

de la distance entraînait une diminution de leur fréquence (Gordon & Roth, 1976; Külla & Lõhmus, 1999; Tarroux & DesRochers, 2010). Pour les peupliers en forêt naturelle comme le peuplier baumier, la fréquence des greffes observées a été plus importante (53%) (Adonsou, DesRochers, Tremblay, et al., 2016), vu l'agencement spatial qui est plus regroupé contrairement à nos plantations de peupliers hybrides où les arbres sont espacés de façon régulière.

L'analyse dendrochronologique nous a permis de déterminer que les greffes avaient commencé à se former lorsque les arbres avaient en moyenne 10 ans et les racines 4 ans. L'initiation de la formation des greffes racinaires est donc entamée particulièrement tôt chez le peuplier hybride par rapport à d'autres espèces rencontrées en forêt naturelle ou en plantation (Adonsou, DesRochers, Tremblay, et al., 2016; Tarroux & DesRochers, 2010). Nos régressions de Poisson ont montré que parmi les arbres greffés, plus l'âge des racines augmentait, plus on trouvait des greffes. Puisque les greffes observées se sont formées au début du stade de développement des arbres, on pourrait donc s'attendre par la suite à trouver plus de greffes lorsque le peuplement vieillira (Bormann & Graham, 1959). Nos résultats ont également indiqué qu'au moment de la formation des greffes, les arbres qui allaient plus tard se greffer étaient plus gros par rapport aux arbres non greffés. Ceci confirme ce qu'a trouvé Tarroux et DesRochers (2011) qui stipulait que les arbres qui allaient se greffer plus tard avaient une croissance plus importante que ceux qui ne grefferont pas. Ces arbres ont de plus grosses croissances radiales et ont donc plus de chances de rencontrer d'autres racines.

On a également observé que le clone influençait la fréquence des greffes. En effet, la proportion d'arbres greffés était plus grande chez le clone 915319 que chez le clone 747215. Cela peut s'expliquer par le fait que les arbres du clone 915319 étaient plus gros que ceux du clone 747215. Les hybrides du peuplier japonais (*P. maximowiczii*) dont le clone 915319, sont réputés pour être adaptés au site étudié et pour avoir une meilleure plasticité de croissance (Benomar et al., 2012). Son système racinaire était

aussi plus vieux, composé de plusieurs grosses racines latérales avec plus ou moins les mêmes surfaces racinaires, permettant donc de couvrir une plus grande superficie faisant que les racines se croisent plus tôt et plus fréquemment. À l'opposé, le système racinaire du clone 747215 était constitué de moins de racines avec souvent une seule grosse racine dominante.

Un autre fait intéressant est que 86% des greffes ont été retrouvées sur les arbres en bordure des blocs de plantation. Ce résultat a été surprenant, car ces arbres avaient moins d'arbres avoisinants, ce qui réduit la probabilité de contact entre les racines. Puisque ces arbres en bordure recevaient des conditions écologiques différentes par rapport aux arbres au centre des placettes (plus de lumière et de nutriments), ils avaient généralement une croissance aérienne plus importante par rapport à ceux qui se trouvaient au centre de la placette (Montoro Girona et al., 2016; York et al., 2003). En effet, on a trouvé que leur DHP (Diamètre à Hauteur de Poitrine) et leur hauteur étaient plus grands que ceux des arbres à l'intérieur des placettes. Nos modèles de prédictions ont montré que plus la croissance aérienne (volume) était élevée, plus on observait des greffes, ce qui pourrait expliquer pourquoi les arbres en bordure, plus gros, avaient plus de greffes. De plus, les arbres greffés avaient également un coefficient d'élancement plus faible, c'est-à-dire un rapport de hauteur et de DHP, qui traduit que ces arbres greffés en bordure étaient plus stables face aux actions du vent et aux déracinements. La propension de greffes sur les bordures amène à se poser des questions sur l'adaptation des arbres face aux actions déstabilisantes du vent. Si les greffes confèrent à ces arbres une meilleure stabilité (Basnet et al., 1993), on s'attendrait à voir un coefficient d'élancement plus important. Les greffes étaient peut-être trop récentes pour avoir pu impacter la physiologie des arbres.

Les greffes trouvées au sein des placettes étudiées étaient en début de formation, alors que 64 % des greffes en étaient encore à leur première année de formation avec un seul cerne commun entre les deux racines. La comparaison de la croissance avant et après

la formation des greffes n'a pas alors encore pu être mesurée. Bien que l'on n'ait pas eu l'opportunité de mesurer l'apport des greffes racinaires sur la croissance radiale, comme ce qui a été démontré par Tarroux et DesRochers (2011), leur présence dans les plantations suggère la possibilité d'échanges de nutriments, d'eau ou de produits de la photosynthèse entre les arbres interconnectés (Adonsou, DesRochers & Tremblay, 2016).

3.2 Limites de l'étude

L'ensemble des résultats a permis de mettre en exergue l'importance de la proximité des arbres pour expliquer la présence de greffes chez le peuplier hybride. La quantité de travail nécessaire pour l'excavation de sols a diminué le nombre d'arbres échantillonnés et le nombre de répétitions dans les parcelles de 3 x 3 m, où une excavation partielle a dû être faite. Une estimation quantitative de la présence de greffes dans cet espacement n'a donc pas pu être réalisée. Cependant, l'absence de greffes dans les parcelles de 3 x 3 m ne signifie pas forcément que le peuplier hybride ne se greffe pas à plus de 1 m de distance. Des greffes ont pu être manquées malgré l'observation méticuleuse de toutes les racines. Toutefois, l'utilisation des espacements intermédiaires (inférieure à 2 m) aurait pu accroître les chances de trouver plus de greffes. L'excavation d'arbres plus âgés aurait aussi pu permettre la mesure de l'influence de la formation des greffes sur la croissance avant et après leur formation.

3.3 Signification écologique des greffes racinaires

La présence de greffes racinaires chez une essence en particulier peut avoir plusieurs portées écologiques pouvant être selon le cas, avantageuses ou néfastes pour les arbres interconnectés. La mise en commun des racines permet un échange de sucres et d'eau entre les arbres connectés (Adonsou, DesRochers & Tremblay, 2016; Fraser et al.,

2006). Grâce aux connexions racinaires, les arbres qui sont soumis à un stress hydrique important pourraient recevoir de leurs voisins, qui ont encore accès à un surplus d'eau, l'eau nécessaire au maintien de leurs activités vitales (Adonsou, DesRochers & Tremblay, 2016). De la même manière, les échanges de sucres lors des attaques d'insectes permettent aux arbres défoliés de maintenir un taux de sucre nécessaire pour subvenir à leur besoin et continuer leur croissance radiale (Adonsou, Drobyshev, et al., 2016). En conditions difficiles, on s'attendrait ainsi à ce que les greffes tamponnent les aléas du climat et les effets néfastes de la défoliation pour que ça soit moins perceptible sur la vigueur des arbres.

Les systèmes racinaires mis en commun permettent également une meilleure exploitation de ressources sur une grande superficie (Graham & Bormann, 1966). Grâce au partage des racines via les greffes, les arbres peuvent bénéficier d'une meilleure croissance ou d'un prolongement de la survie des arbres moins vigoureux. C'est le cas par exemple des petits arbres qui sont au centre des placettes et qui reçoivent moins de lumière que leurs voisins sur les bordures. Leur longévité pourrait être allongée en présence des greffes racinaires. La question demeure cependant si entre les arbres qui sont greffés, le transfert est profitable uniquement aux arbres receveurs, qui sont plus petits, au détriment des donneurs qui ne reçoivent rien de l'échange ou même si cela participe directement à la mort du donneur (Bormann & Graham, 1959).

La transmission d'hormones comme l'auxine pourrait éventuellement se faire entre les arbres connectés (Bormann, 1966). Cette phytohormone, qui est synthétisée au niveau des méristèmes et des jeunes feuilles, est responsable de la dominance apicale ou de la ramification des parties aériennes des plantes (Sundberg, 2000). Il est donc probable que la transmission d'auxines aux petits arbres pourrait négativement perturber leur activité mitotique et division cellulaire.

La pression de sélection sur des caractères recherchés ou sur la productivité des programmes d'amélioration génétique ont fait en sorte que les peupliers hybrides sont

souvent plus vulnérables à certains types de maladies (Ostry & McNabb, 1983). Les maladies fongiques causées par le chancre septorien entre autres (*Septoria musiva*) sont les plus destructrices et causent des dommages étendus aux plantations de peupliers hybrides de l'Amérique du Nord et du Canada (Feau et al., 2010). Les symptômes du chancre sont surtout les taches au niveau des feuilles et la destruction du tronc et du houppier de l'arbre quelques années après l'établissement de la plantation. Les modes habituels de dispersion de la maladie sont la dispersion des spores du champignon *Septoria musiva* qui est transporté par les éclaboussures de pluies pendant la période de croissance (Feau et al., 2010). Avec les nouvelles connaissances sur la fréquence des greffes chez le peuplier hybride, on pourrait se demander si le mécanisme de transmission est facilité par la voie des greffes racinaires.

3.4 Implications pour l'aménagement forestier durable

Dans le contexte de la forêt du Québec, avec une pression d'exploitation élevée sur les forêts naturelles et une croissance lente en forêt boréale, les plantations de peuplier hybride à croissance rapide ont des avantages intéressants pour l'aménagement écosystémique durable. En utilisant les clones adaptés à la région, le peuplier hybride permet d'obtenir sur une surface restreinte, un rendement supérieur par rapport aux espèces couramment utilisées en forêt boréale (Benomar et al., 2013). Vu les investissements considérables qui sont effectués lors de l'établissement des plantations, la connaissance de la présence et de la fréquence de greffes racinaires au sein des peupliers hybrides sont primordiales. En effet, depuis l'établissement de la plantation, le gestionnaire est confronté au choix de la configuration de la distance entre des arbres pour avoir une meilleure productivité. La régulation de l'espacement en fonction de la fréquence des greffes racinaires devient donc un nouvel élément à prendre en compte afin que les arbres puissent potentiellement bénéficier d'un accroissement supplémentaire et/ou éviter de faciliter la transmission de maladies. Les traitements

sylvicoles tels que la fertilisation ou les produits phytosanitaires appliqués à certains arbres pourraient aussi se propager à leurs voisins non traités à travers les liens racinaires. Dans le cas où les transmissions de maladies sont à craindre, les arbres espacés sont à préférer pour éviter tout contact racinaire. De plus, si des coupes partielles sont réalisées sur la plantation, bien que les arbres résiduels pourraient tirer profit d'une extension de leurs systèmes racinaires via les greffes racinaires (Bader & Leuzinger, 2019), il serait important qu'ils ne supportent pas les souches qui sont éventuellement laissées par les coupes.

Le choix du type de clone à planter est également important. Parmi les deux clones étudiés, le clone 915319 est un clone qui présente une meilleure croissance aérienne et souterraine. Il forme également plus de greffes racinaires naturelles, qui peuvent être bénéfiques ou non pour la plantation.

3.5 Perspectives

La formation de greffes racinaires demeure une curiosité naturelle. Bien que communes chez certaines espèces, les mécanismes de la formation des greffes et leur portée écologique demeurent largement incompris. Puisque les greffes racinaires existent en proportion relativement importante, les résultats ouvrent des perspectives considérables sur les recherches au niveau des espèces utilisées en foresterie de courte rotation ou les plantations à croissance rapide. Des recherches approfondies devront être menées sur la signification précise des connexions racinaires pour comprendre ce phénomène naturel chez les espèces ligneuses. Sont-elles bénéfiques pour l'amélioration de la productivité en plantations forestières et donc faudra-t-il les favoriser en plantant les arbres plus proches les uns des autres? Ou au contraire, le transfert de maladies est plus important et faudra-t-il éviter que le contact racinaire ne s'établisse?

La question à savoir si la formation de greffes racinaires naturelles est un trait adaptatif chez une espèce ou si elle est de nature accidentelle demeure toujours aussi. Bien que nos résultats aient montré que les facteurs amenant les racines à être en contact les favorisent, l'hypothèse de la nature accidentelle de la formation des greffes racinaires semble donc mieux être appuyée par cette étude. Cependant, il pourrait s'agir de substances chimiques ou phytohormones envoyées par les arbres qui initient la formation de greffes. Des métabolites ou exsudats racinaires pourraient être sécrétés par les racines et déclencher leur fusion. Durant les différentes étapes de sélection, de tests et de croisements génétiques, pourrait-on alors envisager de considérer les greffes racinaires comme un caractère à favoriser et à exploiter?

Cette étude a permis de mettre en exergue l'étendue de la présence des greffes racinaires et du fait qu'elles existent tôt chez le peuplier hybride. En lumière de ces différentes implications, les arbres ne devront plus uniquement être considérés en termes d'individus en compétition pour les ressources, mais plus comme un groupe fonctionnel où des partages de ressources et de transmissions de maladies peuvent être facilités par les greffes racinaires.

ANNEXE A

Tableau A.1 Belowground characteristics of the two hybrid poplar clones (915319: *Populus maximowiczii* x *Populus balsamifera*, 747215: *Populus balsamifera* x *Populus trichocarpa*) under two spacings, after 15 growing seasons. Numbers between brackets are standard error of the mean.

| Plots | Clone 915319 | | Clone 747215 | |
|--|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
| | 1 x 1 m | 3 x 3 m | 1 x 1 m | 3 x 3 m |
| Mean root diameter (cm) | 4.4 (0.2) ^a | 5.6 (0.2) ^b | 4.2 (0.2) ^a | 5.7 (0.3) ^b |
| Mean CSA (cm²) | 15.9 (1.6) ^a | 25.0 (1.5) ^b | 14.9 (1.5) ^a | 25.9 (2.4) ^b |
| Mean height-root ratio | 28.8 (4.2) ^a | 15.8 (0.9) ^b | 33.2 (2.0) ^a | 17.8 (0.8) ^b |
| Mean number of roots (>2 cm) | 13 (0.8) ^c | 15 (0.8) ^c | 8 (0.5) ^b | 9 (0.6) ^b |
| Mean root age (years) | 12 (0.2) ^a | 11.2 (0.2) ^a | 10.5 (0.2) ^b | 10.7 (0.3) ^b |
| Mean root surface (cm) | 55.9 (4.1) ^a | 86.6 (6.1) ^b | 34.0 (1.9) ^c | 52.9 (3.6) ^a |

Notes: CSA represents the mean cross-sectional area of the roots. Different letters within a row indicate significant statistical differences using Tukey-Kramer adjustment tests

Tableau A.2 Two-way Analysis of variance giving sources of variation, degrees of freedom (df), F values, and associated probabilities for the belowground parameters: root diameter, CSA, height-root ratio, Number of roots, root surface and root age.

| Sources of variation | df | F | P-value |
|--------------------------------|----|------|------------------|
| Root diameter (cm) | | | |
| Spacing | 1 | 24.9 | <0.001 |
| Clone | 1 | 0.2 | 0.62 |
| Spacing x Clone | 1 | 0.12 | 0.68 |
| CSA (cm²) | | | |
| Spacing | 1 | 23.6 | <0.001 |
| Clone | 1 | 0.09 | 0.76 |
| Spacing x Clone | 1 | 0.2 | 0.68 |
| Height-root ratio | | | |
| Spacing | 1 | 17.0 | <0.001 |
| Clone | 1 | 1.5 | 0.23 |
| Spacing x Clone | 1 | 0.1 | 0.73 |
| Number of roots >2cm | | | |
| Spacing | 1 | 7.3 | 0.008 |
| Clone | 1 | 41.6 | <0.001 |
| Spacing x Clone | 1 | 0.8 | 0.31 |
| Root surface (cm) | | | |
| Spacing | 1 | 46.3 | <0.001 |
| Clone | 1 | 50.8 | <0.001 |
| Spacing x Clone | 1 | 2.2 | 0.14 |
| Root age (years) | | | |
| Spacing | 1 | 0.2 | 0.65 |
| Clone | 1 | 29.3 | <0.001 |
| Spacing x Clone | 1 | 3.9 | 0.05 |

Notes: Significant p-values are indicated in bold, CSA represents the mean cross-sectional area of the roots

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adonsou, K. E., DesRochers, A., & Tremblay, F. (2016). Physiological integration of connected balsam poplar ramets. *Tree Physiology*, 36, 797-806. <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/tpv142>
- Adonsou, K. E., DesRochers, A., Tremblay, F., Thomas, B. R., & Isabel, N. (2016). The clonal root system of balsam poplar in upland sites of Quebec and Alberta. *Ecology and Evolution*, 6, 6846 - 6854. <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.2441>
- Adonsou, K. E., Drobyshev, I., DesRochers, A., & Tremblay, F. (2016). Root connections affect radial growth of balsam poplar trees. *Trees*, 30, 1775-1783. <http://dx.doi.org/10.1007/s00468-016-1409-2>
- Al Afas, N., Marron, N., Van Dongen, S., Laureysens, I., & Ceulemans, R. (2008). Dynamics of biomass production in a poplar coppice culture over three rotations (11 years). *Forest Ecology and Management*, 255(5-6), 1883-1891. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2007.12.010>
- Anderson, J. A., & Luckert, M. K. (2007). Can hybrid poplar save industrial forestry in Canada?: A financial analysis in Alberta and policy considerations. *The Forestry chronicle*, 83(1), 92-104.
- Armson, K. A., & van den Driessche, R. (1959). Natural root grafts in red pine (*Pinus resinosa* Ait.). *Forestry chronicle*, 35(3), 232-241.
- Arseneau, C., & Chiu, M. (2003). *Canada – A Land of Plantations?* Communication présentée UNFF Intersessional Experts Meeting on the Role of Planted Forests in Sustainable Forest Management, New Zealand.

- Bader, M. K., & Leuzinger, S. (2019). Hydraulic Coupling of a Leafless Kauri Tree Remnant to Conspecific Hosts. *iScience*, *19*, 1238-1247. <http://dx.doi.org/10.1016/j.isci.2019.05.009>
- Basham, J., Hudak, J., Lachance, D., Magasi, L., & Stillwell, M. (1976). Balsam fir death and deterioration in eastern Canada following girdling. *Canadian Journal of Forest Research*, *6*(3), 406-414.
- 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*(1), 28-35.
- Benomar, L., DesRochers, A., & Larocque, G. R. (2011). Changes in specific leaf area and photosynthetic nitrogen-use efficiency associated with physiological acclimation of two hybrid poplar clones to intraclonal competition. *Canadian Journal of Forest Research*, *41*(7), 1465-1476. <http://dx.doi.org/10.1139/x11-073>
- Benomar, L., DesRochers, A., & Larocque, G. R. (2012). The effects of spacing on growth, morphology and biomass production and allocation in two hybrid poplar clones growing in the boreal region of Canada. *Trees*, *26*(3), 939-949. <http://dx.doi.org/10.1007/s00468-011-0671-6>
- Benomar, L., DesRochers, A., & Larocque, G. R. (2013). Comparing growth and fine root distribution in monocultures and mixed plantations of hybrid poplar and spruce. *Journal of Forestry Research*, *24*(2), 247-254. <http://dx.doi.org/10.1007/s11676-013-0348-7>
- Bertness, M. D., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, *9*(5), 191-193. [http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
- Bilodeau-Gauthier, S., Paré, D., Messier, C., & Bélanger, N. (2013). Root production of hybrid poplars and nitrogen mineralization improve following mounding of boreal Podzols. *Canadian Journal of Forest Research*, *43*(12), 1092-1103. <http://dx.doi.org/10.1139/cjfr-2013-0338>

- Binkley, C. S. (1999). Ecosystem management and plantation forestry: new directions in British Columbia. *New Forests*, 18, 75-88.
- Bormann, F. H. (1966). The structure, function and ecological significance of root grafts in *Pinus strobus* L. *Ecological Monographs*, 36(1), 1-26.
- Bormann, F. H., & Graham, B. F. (1959). The occurrence of natural root grafting in eastern white pine, *Pinus strobus* L., and its ecological implications. *Ecology*, 40(4), 677 - 691.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research*, 33(2), 261-304. <http://dx.doi.org/10.1177/0049124104268644>
- Callaway, R. M., & Walker, L. R. (1997). Competition and Facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1958-1965.
- Cavard, X., Bergeron, Y., Chen, H. Y. H., Paré, D., Laganière, J., & Brassard, B. (2011). Competition and facilitation between tree species change with stand development. *Oikos*, 120(11), 1683-1695. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19294.x>
- Chomel, M., Guitttonny-Larcheveque, M., DesRochers, A., & Baldy, V. (2015). Home Field Advantage of Litter Decomposition in Pure and Mixed Plantations Under Boreal Climate. *Ecosystems*, 18(6), 1014-1028.
- Cook, D. B., & Welch, D. S. (1957). Backflash damage to residual stands incident to chemi-peeling. *Journal of Forestry*, 55(4), 265-267.
- DeBell, D. S., Clendenen, G. W., Harrington, C. A., & Zasada, J. C. (1996). Tree growth and stand development in short-rotation populus plantings: 7-year results for two clones at three spacings. *Biomass and Bioenergy*, 11(4), 253-269.

- DesRochers, A., & Lieffers, V. J. (2001). The Coarse-Root System of Mature *Populus tremuloides* in Declining Stands in Alberta, Canada. *Journal of Vegetation Science*, 12(3), 355-360.
- DesRochers, A., & Tremblay, F. (2009). The effect of root and shoot pruning on early growth of hybrid poplars. *Forest Ecology and Management*, 258(9), 2062-2067. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.059>
- Dickmann, D. I., Isebrands, J. G., Eckenwalder, J. E., & J., R. (2001). *Poplar Culture in North America*: NRC Research Press. <http://dx.doi.org/10.1139/9780660181455>
- Domenicano, S., Coll, L., Messier, C., & Berninger, F. (2011). Nitrogen forms affect root structure and water uptake in the hybrid poplar. *New Forests*, 42(3), 347-362. <http://dx.doi.org/10.1007/s11056-011-9256-x>
- Eis, S. (1972). Root grafts and their silvicultural implications. *Canadian Journal of Forest Research*, 2, 111-120. <http://dx.doi.org/10.1139/x72-022>
- Environment and Natural Resources Canada. (2018). Canadian Climate Normals 1981-2010 Station Data. Repéré le 18 February 2019 à http://climat.meteo.gc.ca/climate_normals/results_1981_2010_f.html?searchType=stnName&txtStationName=amos&searchMethod=contains&txtCentralLatMin=0&txtCentralLatSec=0&txtCentralLongMin=0&txtCentralLongSec=0&stnID=6019&dispBack=1
- Fajardo, A., & McIntire, E. J. B. (2010). Merged trees in second-growth, fire-origin forests in Patagonia, Chile: positive spatial association patterns and their ecological implications. *American Journal of Botany*, 97(9), 1424-1430. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.1000054>
- Fang, S., Xu, X., Lu, S., & Tang, L. (1999). Growth dynamics and biomass production in short-rotation poplar plantations: 6-year results for three clones at four spacings. *Biomass and Bioenergy*, 17, 415-425.

- Feau, N., Mottet, M.-J., Périnet, P., Hamelin, R. C., & Bernier, L. (2010). Recent advances related to poplar leaf spot and canker caused by *Septoria musiva*. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 32(2), 122-134. <http://dx.doi.org/10.1080/07060661003740009>
- Fraser, E. C., Lieffers, V. J., & Landhäusser, S. M. (2006). Carbohydrate transfer through root grafts to support shaded trees. *Tree Physiology*, 26, 1019-1023.
- Fraser, E. C., Lieffers, V. J., & Landhäusser, 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. <http://dx.doi.org/10.1051/forest:2006085>
- Fraser, E. C., Lieffers, V. J., & Landhäusser, S. M. (2005). Age, stand density, and tree size as factors in root and basal grafting of lodgepole pine. *Canadian Journal of Botany*, 83, 983-988. <http://dx.doi.org/10.1139/B05-048>
- Gleason, M. L., & Mueller, D. (2005). *Sustainable Urban Landscapes: Oak Wilt, Identification and Management*: Iowa State University, University Extension.
- Gordon, D. E., & Roth, L. F. (1976). Root Grafting of Port-Orford-cedar—An Infection Route for Root Rot. *Forest Science*, 22(3), 276-278. <http://dx.doi.org/10.1093/forestscience/22.3.276>
- Graham, B. F., & Bormann, F. H. (1966). Natural Root Grafts. *Botanical Review*, 32(3), 255-292.
- Guillemette, T., & DesRochers, A. (2008). Early growth and nutrition of hybrid poplars fertilized at planting in the boreal forest of western Quebec. *Forest Ecology and Management*, 255(7), 2981-2989. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2008.02.004>
- Hessburg, P. F., & Hansen, E. M. (1986). Mechanisms of intertree of *Ceratocystis wageneri* in young Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research*, 16, 1250-1254.

- Jelínková, H., Tremblay, F., & DesRochers, A. (2009). Molecular and dendrochronological analysis of natural root grafting in *Populus tremuloides* (Salicaceae). *American Journal of Botany*, 96(8), 1500-1505. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.0800177>
- Keeley, J. E. (1988). Population variation in root grafting and hypothesis. *Oikos*, 52(3), 364-366.
- Kelty, M. J. (2006). The role of species mixtures in plantation forestry. *Forest Ecology and Management*, 233(2-3), 195-204. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2006.05.011>
- Kosmidis, I. (2007). brglm: Bias reduction in binary-response GLMs. R package version 0.5-4. R Foundation for Statistical Computation Vienna.
- Krause, C., & Morin, H. (1995). Changes in radial increment in stems and roots of balsam fir [*Abies balsamea* (L.) Mill.] after defoliation spruce budworm. *The Forestry chronicle*, 71(6), 747-754.
- Krause, C., & 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*, 35(11), 2642-2654. <http://dx.doi.org/10.1139/x05-171>
- Küllä, T., & Lõhmus, K. (1999). Influence of cultivation method on root grafting in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Plant and Soil*, 217, 91-100.
- Langton, S. (1990). Avoiding edge effects in agroforestry experiments; the use of neighbour-balanced designs and guard areas. *Agroforestry Systems*, 12, 173-185.
- Lev-Yadun, S. (2011). Why should trees have natural root grafts? *Tree Physiol*, 31(6), 575-578. <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/tpr061>

- Loehle, C., & Jones, R. H. (1990). Adaptive significance of root grafting in trees. *Functional Ecology*, 4(2), 268-271.
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I., & Callaway, R. M. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*.
- Mamashita, T., Larocque, G. R., Desrochers, A., Beaulieu, J., Thomas, B. R., Mosseler, A., . . . Sidders, D. (2015). Short-term growth and morphological responses to nitrogen availability and plant density in hybrid poplars and willows. *Biomass and Bioenergy*, 81, 88-97. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biombioe.2015.06.003>
- Maurin, V., & DesRochers, A. (2013). Physiological and growth responses to pruning season and intensity of hybrid poplar. *Forest Ecology and Management*, 304, 399-406. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.039>
- McIntire, E. J., & Fajardo, A. (2011). Facilitation within species: a possible origin of group-selected superorganisms. *American Naturalist*, 178(1), 88-97. <http://dx.doi.org/10.1086/660286>
- McIntire, E. J., & Fajardo, A. (2014). Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytol*, 201(2), 403-416. <http://dx.doi.org/10.1111/nph.12478>
- McIvor, I. R., Douglas, G. B., Hurst, S. E., Hussain, Z., & Foote, A. G. (2008). Structural root growth of young Veronese poplars on erodible slopes in the southern North Island, New Zealand. *Agroforestry Systems*, 72(1), 75-86. <http://dx.doi.org/10.1007/s10457-007-9090-5>
- Ménétrier, J. (2008). Le peuplier hybride au Québec: une révolution, une évolution! *Le naturaliste canadien*, 132(1), 46-54.
- Messier, C., Bigué, B., & Bernier, L. (2003). Using fast-growing plantations to promote forest ecosystem protection in Canada. *Unasylva*, 54(214/215), 59-62.
- Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs. (2015). *Stratégie d'aménagement durable des forêts*. Québec: Repéré à <http://www.mffp.gouv.qc.ca>.

- Montoro Girona, M., Morin, H., Lussier, J.-M., & Walsh, D. (2016). Radial growth response of black spruce stands ten years after experimental shelterwoods and seed-tree cuttings in boreal forest. *Forests*, 7(10), 240.
- Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, Doucet, R., & Côté, M. (2009). Manuel de foresterie, 2e éd. *Éditions MultiMondes, Québec, Canada*.
- Ostry, M., & McNabb, H. (1983). Diseases of intensively cultured hybrid poplars: a summary of recent research in the north central region. In: Hansen, Edward A., ed. *Intensive plantation culture: 12 years research. Gen. Tech. Rep. NC-91. St. Paul, MN: US Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station. 102-109., 91.*
- Paquette, A., & Messier, C. (2010). The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(1), 27-34. <http://dx.doi.org/10.1890/080116>
- Paquette, A., Messier, C., Périnet, P., & Cogliastro, A. (2008). Simulating Light Availability under Different Hybrid Poplar Clones in a Mixed Intensive Plantation System. *Forest Science*, 54(5), 481-489.
- Pekár, S., & Brabec, M. (2016). *Modern analysis of biological data : Generalized linear models in R*: Masarykova univerzita.
- Pliura, A., Zhang, S. Y., MacKay, J., & Bousquet, J. (2007). Genotypic variation in wood density and growth traits of poplar hybrids at four clonal trials. *Forest Ecology and Management*, 238(1-3), 92-106. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2006.09.082>
- R Core Team. (2019). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Australia: R Foundation for Statistical Computing. Repéré à <https://www.R-project.org/>
- Réseau Ligniculture Québec. (2011). *Le Guide de Populiculture au Québec - Un guide pratique sur la culture du peuplier hybride*.

- Ressources Naturelles Canada. (2000). *L'Amélioration génétique des arbres au Québec*. Direction de la Recherche Forestière Forêt Québec.
- Ressources Naturelles Canada. (2018). *L'état des forêts au Canada: rapport annuel 2018*. (ISSN 1488-2744).
- Reynolds, K. M., & Bloomberg, W. J. (1982). Estimating probability of intertree root contact in second-growth Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research*, 12, 493-498.
- Riemenschneider, D. E., Stanton, B. J., Vallée, G., & Périnet, P. (2001). Poplar breeding strategies. Dans D. I. Dickmann, J. G. Isebrands, J. E. Eckenwalder & J. Richardson (Éds.), *Poplar Culture in North America* (NRC Research Press éd., pp. 43—76). National Research Council of Canada, Ottawa, ON K1A 0R6, Canada.
- Rigg, G. B., & Harrar, E. S. (1931). The Root Systems of Trees Growing in Sphagnum. *American Journal Botany*, 18(6), 391-397.
- Ruel, J.-C., Larouche, C., & Achim, A. (2003). Changes in root morphology after precommercial thinning in balsam fir stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(12), 2452-2459. <http://dx.doi.org/10.1139/x03-178>
- Salmon, D. (2016). Ressources et industries forestières du Québec - Portrait statistique: Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs - Direction du développement de l'industrie des produits du bois.
- Salomón, R. L., Tarroux, E., & DesRochers, A. (2016). Natural root grafting in *Picea mariana* to cope with spruce budworm outbreaks. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(8), 1059-1066. <http://dx.doi.org/10.1139/cjfr-2016-0121>
- Saunier, R. E., & Wagle, R. F. (1965). Root Grafting in *Quercus Turbinella* Greene. *Ecology*, 46(5), 749-750.

- Schultz, R. P., & Woods, F. W. (1967). The frequency and implications of intraspecific root-grafting in loblolly pine. *Forest Science*, 13(3), 226-239. <http://dx.doi.org/10.1093/forestscience/13.3.226>
- Stanturf, J. A., van Oosten, C., Netzer, D. A., Coleman, M. D., & Portwood, C. J. (2001). Ecology and silviculture of poplar plantations. Dans D. I. Dickmann, J. G. Isebrands, J. E. Eckenwalder & J. Richardson (Éds.), *Poplar Culture in North America* (NRC Research Press éd., pp. 153-206). National Research Council of Canada, Ottawa, ON K1A 0R6, Canada.
- Stone, J. E., & Stone, E. L. (1975). The communal root system of red pine: water conduction through root grafts. *Forest Science*, 21(3), 255-261. <http://dx.doi.org/10.1093/forestscience/21.3.255>
- Sundberg, B. (2000). Cambial growth and auxin gradients. *Cell and molecular biology of wood formation*, 169-188.
- Tarroux, E., & 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. <http://dx.doi.org/10.1139/x10-038>
- Tarroux, E., & DesRochers, A. (2011). Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*; Pinaceae). *American Journal of Botany*, 98(6), 967-974. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.1000261>
- Tarroux, E., DesRochers, A., & 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. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2010.05.008>
- Tarroux, E., DesRochers, A., & 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*, 10(3), 667-677. <http://dx.doi.org/10.1007/s11295-014-0712-6>

- van Oosten, C. (2006). Hybrid Poplar Crop Manual for the Prairie Provinces. Report for the Saskatchewan Forest Centre. Nanaimo, British Columbia, Canada: SilviConsult Woody Crops Technology, Inc.
- West, P. W. (2009). *Tree and forest measurement* (Springer éd.). Heidelberg.
- York, R. A., Battles, J. J., & Heald, R. C. (2003). Edge effects in mixed conifer group selection openings: tree height response to resource gradients. *Forest Ecology and Management*, 179(1-3), 107-121. [http://dx.doi.org/10.1016/s0378-1127\(02\)00487-5](http://dx.doi.org/10.1016/s0378-1127(02)00487-5)
- Zalesny, R. S., Donner, D. M., Coyle, D. R., & Headlee, W. L. (2012). An approach for siting poplar energy production systems to increase productivity and associated ecosystem services. *Forest Ecology and Management*, 284, 45-58. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.022>