

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

IMPACT DE LA MACHINERIE FORESTIÈRE SUR LA
CROISSANCE DES RACINES FINES DE L'ÉRABLE À SUCRE
SUITE À UNE COUPE JARDINATOIRE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

CATHERINE MALO

MARS 2009

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT-PROPOS

Ce mémoire présente les résultats issus d'une étude menée dans le cadre de ma maîtrise en biologie qui a débuté en septembre 2006. Les résultats sont présentés sous la forme d'un article scientifique dont je suis le premier auteur. Une introduction générale précède l'article au chapitre 1 et élabore sur les concepts fondamentaux ainsi que la problématique liés à cette étude. Une conclusion générale suit le chapitre 1. Celle-ci regroupe les conclusions de l'article scientifique et fait un lien avec les différents objectifs mentionnés dans l'introduction générale. Les deuxième et troisième auteurs de l'article scientifique sont le Dr. Christian Messier et le Dr. Frank Berninger. L'article est en voie d'être soumis à une revue scientifique. Le choix du site d'échantillonnage a été déterminé par mon directeur et moi-même. J'ai réalisé l'échantillonnage tandis que l'élaboration du protocole d'échantillonnage, l'analyse des résultats ainsi que la rédaction du manuscrit ont été faites par moi-même, mon directeur et mon co-directeur.

J'aimerais remercier mon directeur, Christian Messier, pour m'avoir épaulée tout au long de cette aventure, pour ses multiples encouragements et ses remises en questions continuelles ainsi que mon co-directeur, Frank Berninger, pour ses commentaires constructifs et pour son support. Merci à Maryse Marchand pour les échanges d'idées et son aide généreuse. Je ne pourrais passer sous silence l'aide précieuse des différents assistants de terrain et de laboratoire sans qui ce travail aurait été impossible : Maryse Desrochers, Léa Langlois, Éric Harvey, Isabelle Witté, Vincens Côté, Amélie Poitras-Larivière.

Ce projet a été rendu possible grâce à différentes sources de financement notamment une bourse d'étude du CRSNG accordée à Catherine Malo ainsi qu'au soutien financier du Réseau en Gestion Durable des Forêts.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	iii
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
RÉSUMÉ	xi
INTRODUCTION	1
CHAPITRE 1 IMPACTS OF PRIMARY AND SECONDARY MACHINERY TRACKS ON FINE ROOT RE-GROWTH OF SUGAR MAPLE FOLLOWING SELECTION CUTTING	17
1.1 Résumé.....	19
1.2 Abstract	20
1.3 Introduction.....	21
1.4 Material and methods.....	23
1.4.1 Study site.....	23
1.4.2 Experimental design.....	23
1.4.3 Ingrowth bags.....	26
1.4.4 Statistical analysis	27
1.5 Results.....	28
1.5.1 Fine root biomass	28
1.5.2 Root architecture	28
1.6 Discussion	31
1.7 Conclusion	34
CONCLUSION	35
BIBLIOGRAPHIE	39

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1. Diagram of the experimental design for one intersection of a primary and a secondary track..	25
1.2. Mean fine-root biomass / basal area ratio (mg m^{-2} of basal area) for each position along the disturbance gradient.....	29
1.3. Mean root diameter (mm) for each position of the disturbance gradient..	30

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
1.1	Analysis of variance (ANOVA) summary for rank averaged transformed Root biomass / Basal area ratio	29
1.2	Mean root biomass (g) and standard deviation for each sampling (July and September).....	30

RÉSUMÉ

La foresterie tente de plus en plus de reproduire les perturbations naturelles. Dans des peuplements régis par des perturbations de faible intensité, les coupes partielles sont de plus en plus proposées, notamment la coupe de jardinage qui représente le traitement sylvicole le plus utilisé dans la forêt feuillue publique au Québec. Des inquiétudes ont été soulevées quant à la possibilité que l'utilisation de la machinerie lourde pour récolter les arbres crée une perturbation du sol qui affecte négativement la croissance et la survie des arbres résiduels. Ceci pourrait particulièrement affecter la survie des racines fines étant donné que la majorité de leur biomasse est située dans la couche d'humus et l'horizon A du sol.

L'objectif de cette étude est de déterminer si la machinerie forestière affecte la croissance, la morphologie et l'architecture des racines fines de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) sur les sentiers, ainsi que près des sentiers, créés par la machinerie lors de la coupe jardinatoire au cours de la première année suivant la coupe. Pour étudier cette problématique, une érablière ayant subi une coupe jardinatoire à la fin de l'été 2006 a été sélectionnée près de Saint-Ludger en Estrie sur des terrains appartenant à Domtar. Le site a été divisé en un possible gradient de perturbation, issu de la création de sentiers principaux et secondaires par la machinerie forestière. Des sacs de croissance et des carottes de sol ont été utilisés afin d'évaluer l'effet d'un gradient de perturbation causé par la coupe sur la croissance et l'architecture racinaire.

Les résultats démontrent une diminution significative de la croissance au centre du sentier principal et secondaire, mais aucun changement significatif de la croissance sur le pourtour du sentier. La croissance est grandement diminuée au centre des sentiers autant dans le sentier principal que dans le sentier secondaire bien que la machinerie circule à plusieurs reprises dans le sentier principal et seulement deux fois dans le sentier secondaire. Le diamètre moyen des racines est le plus faible au centre des sentiers. Ceci est probablement dû à une forte mortalité des racines suite au passage de la machinerie. Nous avons estimé que la coupe jardinatoire produit environ 15 à 25 % de sentier primaire et secondaire. Cette étude nous permet donc d'affirmer que la machinerie lourde utilisée en foresterie, lors de la coupe jardinatoire, peut affecter dramatiquement le potentiel de croissance des racines fines des 30 premiers centimètres du sol et cela autant dans les chemins primaires que secondaires. Il est donc essentiel de réduire le plus possible la circulation de la machinerie dans les forêts sujettes aux coupes partielles.

Mots clés : érable à sucre, coupe jardinatoire, racine fine, sac de croissance

INTRODUCTION

Problématique

La coupe jardinatoire est utilisée depuis longtemps en Europe et aux États-Unis, mais, au Québec, elle a d'abord été appliquée de façon expérimentale en 1983 pour être ensuite utilisée plus largement avec les années (Majcen & Bédard, 2000). Aujourd'hui, la coupe jardinatoire, où environ 30% des arbres sont récoltés à tous les 30 ans, représente le traitement sylvicole le plus utilisé dans la forêt feuillue publique au Québec (BSMAF, 2002). Ce type de traitement tente de reproduire dans une certaine mesure la dynamique naturelle de ces peuplements, qui est principalement régie par une dynamique de trouées. Cette méthode vise la récolte prioritaire des arbres affaiblis et susceptibles de mourir ou qui diminueraient de qualité, au niveau de leur potentiel de déroulage par exemple, durant la période de rotation (Bédard & Majcen, 2003). Dans les parcelles expérimentales de la Direction de la Recherche Forestière (DRF), la coupe jardinatoire permet d'obtenir une croissance radiale supérieure à celle des parcelles témoins. En effet, la mortalité étant inférieure dans les parcelles jardinées, le taux annuel de croissance devient supérieur dans ces parcelles (Bédard & Majcen, 2001).

Une étude portant sur les effets réels de la coupe jardinatoire en forêt publique, initiée en 1995, visait à comparer les résultats de la coupe jardinatoire expérimentale réalisée par la DRF à ceux de la coupe jardinatoire industrielle réalisée en forêt publique par l'industrie. Suite à cette étude, la DRF a conclu que l'accroissement annuel net dans les blocs expérimentaux de la DRF est plus du double de celui observé dans les secteurs jardinés en forêt publique (Bédard & Brassard, 2002; BSMAF, 2002). Ces résultats seraient expliqués par le fait que la mortalité observée dans les blocs de la DRF est inférieure à celle observée dans les secteurs jardinés en forêt publique (Bédard & Brassard, 2002; BSMAF, 2002). Il est alors nécessaire de se questionner

quant aux facteurs qui expliquent la plus grande mortalité de ces tiges résiduelles, d'érable à sucre entre autres, dans les secteurs jardinés en forêt publique. Outre les stress occasionnés par les changements de lumière, d'humidité et d'exposition au vent infligés aux tiges résiduelles par la création de nouvelles trouées, le passage de la machinerie implique une grande pression au niveau des racines ainsi qu'une compaction subséquente du sol (Huggard *et al.*, 1999; Nadezhdina *et al.*, 2006). Plusieurs inquiétudes ont été soulevées à l'effet que la machinerie lourde utilisée pour récolter les arbres crée une perturbation de sol qui affecterait la croissance et la survie des arbres résiduels.

L'objectif de ce projet était d'étudier le développement des racines fines suite au passage de la machinerie au cours de la première année suivant une coupe jardinatoire chez l'érable à sucre.

État des connaissances

La racine

La croissance racinaire se fait de façon continue sauf lorsque les conditions sont défavorables. Les racines ont tendance à croître dans les endroits du sol offrant la moindre résistance (Raven *et al.*, 2000). La pointe de la racine est recouverte d'une coiffe pour protéger le méristème apical (Raven *et al.*, 2000; Sievers *et al.*, 2002). Celle-ci est recouverte d'une gaine mucilagineuse qui lubrifie la racine au cours de sa croissance dans le sol. Le mucilage est sécrété par les cellules externes de la coiffe. La couche de terre, fixée à la racine par le mucigel et les poils absorbants, contient des microorganismes en plus des cellules détachées de la coiffe qui forment ensemble la rhizosphère (Fitter, 2002; Raven *et al.*, 2000). Les populations bactériennes qui s'y trouvent se nourrissent des nutriments produits par les racines au cours de leur croissance (Bengough *et al.*, 1997; Hopkins, 2003). En effet, une abondante quantité

d'acides aminés et d'autres composés de faible masse moléculaire sont sécrétés par les cellules au cours de leur croissance (Hopkins, 2003). Ces composés dont le mucilage fait partie, diffusent facilement vers la rhizosphère et sont consommés par la population bactérienne.

Les divisions cellulaires se produisent dans le méristème apical et les cellules qui l'entourent. Au-delà de cette zone, se trouve la zone d'élongation qui n'est pas très bien définie, mais dont la longueur n'excède pas quelques millimètres. L'élongation des cellules de cette région permet l'allongement de la racine (Raven *et al.*, 2000). La zone d'élongation est suivie d'une zone de différenciation où se forment la plupart des tissus primaires et les poils absorbants. Il s'agit aussi de la zone d'absorption maximale de l'eau et des sels minéraux (Hopkins, 2003). Les poils absorbants facilitent l'absorption de l'eau et des minéraux par les racines. Leur présence augmente considérablement la surface d'absorption de la racine (Raven *et al.*, 2000).

Les trois systèmes de tissus facilement observables lors de la croissance primaire de la racine sont l'épiderme, soit le système de tissus de revêtement, le cylindre cortical, soit le système de tissus fondamentaux, et le cylindre central, soit le système de tissus conducteurs (Raven *et al.*, 2000). Le cylindre central comprend aussi, en plus des tissus conducteurs primaires, le péricycle. Les racines latérales prennent naissance dans le péricycle.

La croissance secondaire des racines et des tiges est la formation des tissus conducteurs (xylème et phloème) à partir du cambium et la formation du périderme à partir du phéllogène (Chaffey, 2002; Raven *et al.*, 2000). Les monocotylédones n'ont pas de croissance secondaire. Lorsqu'il y a une croissance secondaire, le cylindre cortical disparaît rapidement et le péricycle participe à la formation du cambium. Après la différenciation du xylème et du phloème secondaire, une couche protectrice, le périderme remplace l'épiderme chez les racines ligneuses. Le périderme est

constitué de liège, d'un cambium cortical soit le phellogène et du phelloderme. Chez les racines lignifiées, au bout d'une année de croissance, différents tissus se succèdent. Il s'agit, de l'extérieur vers l'intérieur, des restes de l'épiderme et du cylindre cortical, du périderme, du péricycle, du phloème primaire, du phloème secondaire, du cambium, du xylème secondaire et du xylème primaire (Chaffey, 2002; Raven *et al.*, 2000). L'eau et les nutriments sont transportés par les vaisseaux du xylème tandis que les sucres sont transportés par les vaisseaux du phloème.

Le système racinaire

Le système racinaire joue plusieurs rôles essentiels à la survie des plantes tels l'ancrage, l'absorption, le stockage, la conduction, la synthèse de régulateurs de croissance et la dispersion (Fitter, 2002; Hopkins, 2003; Raven *et al.*, 2000). Les deux premiers rôles sont considérés comme leurs fonctions primaires et les autres comme leurs fonctions secondaires.

La première racine issue de l'embryon est appelée racine primaire (Raven *et al.*, 2000). Au fur et à mesure que celle-ci croît dans le sol, elle produit des racines secondaires. Ce type d'enracinement est dit pivotant et on le retrouve chez les gymnospermes et les eudicotylédones. Dans le cas des monocotylédones, la racine primaire est plutôt éphémère et le système racinaire de la plante se développe à partir de racines adventives issues de la tige. Ces racines forment à leur tour des racines secondaires. Cet enracinement est dit fasciculé (Raven *et al.*, 2000).

La profondeur ainsi que la distance latérale sur laquelle s'étend un système racinaire dépend de plusieurs facteurs tels que l'humidité, la température et les propriétés du sol (Raven *et al.*, 2000). De façon générale, l'extension latérale des racines dépasse souvent de quatre à sept mètres le diamètre de la couronne de l'arbre (Raven *et al.*,

2000). Pour plusieurs espèces, selon l'âge, le système racinaire représente 50 % de la masse totale de la plante (Hopkins, 2003).

Chez la plante en croissance un équilibre constant se maintient entre sa partie aérienne photosynthétique, soit la surface totale capable d'élaborer la matière organique, et son système racinaire, soit la surface disponible pour l'absorption de l'eau et des sels minéraux (Raven *et al.*, 2000). Par exemple, si des dommages au système racinaire affectent la surface d'absorption des racines, la croissance de la partie aérienne s'en trouve ralentie à cause d'un manque d'eau, de minéraux et d'hormones produits par les racines. Si par contre, des dommages au système aérien affectent la quantité de glucides et d'hormones fournis par la partie photosynthétique, la croissance du système racinaire s'en trouve ralentie à son tour (Raven *et al.*, 2000). Ainsi, l'équilibre est maintenu entre la partie photosynthétique et la partie racinaire. Chez la jeune plante la surface du système racinaire excède de façon notable la surface photosynthétique, mais le rapport des surfaces entre les racines et la partie photosynthétique décroît avec l'âge de la plante (Raven *et al.*, 2000).

Les mycorhizes sont des associations symbiotiques entre un champignon et une racine (Kottke, 2002). Le réseau d'hyphes du champignon peut s'étendre bien au-delà de la mycorhize, permettant ainsi à la plante d'utiliser une source d'eau et de nutriments, particulièrement le phosphore, le zinc, le manganèse et le cuivre, d'un volume de sol beaucoup plus grand que celui qui est accessible aux poils absorbants (Hopkins, 2003; Kottke, 2002; Raven *et al.*, 2000). Les champignons offrent aussi une protection contre les champignons pathogènes et les nématodes (Kottke, 2002; Raven *et al.*, 2000). Les champignons profitent de cette association en recevant de la plante hôte des glucides et des vitamines (Kottke, 2002; Raven *et al.*, 2000). Il existe quelques types de mycorhizes. Les endomycorhizes, les plus communes, pénètrent dans les cellules des racines d'environ 80 % des plantes vasculaires dont l'érable à sucre. Les hyphes du champignon pénètrent dans les cellules corticales des racines où

elles forment des structures ramifiées, les arbuscules (Hopkins, 2003; Raven *et al.*, 2000). Un autre type de mycorhize très commun est l'ectomychorize qui enveloppe sans pénétrer les cellules des racines (Hopkins, 2003) comme celles des chênes (*Fagaceae*) et des bouleaux (*Betulaceae*).

Une importante fraction des glucides produits de façon journalière par la photosynthèse sont respirés dans les racines soit de 8 à 52 % selon l'espèce (Lambers *et al.*, 2002). Ce pourcentage augmente pour des plantes avec un faible taux de croissance et des plantes avec des nodules ou des mycorhizes et il diminue avec l'âge. L'énergie libérée par la respiration est utilisée pour la croissance et le maintien des racines ainsi que pour l'absorption des ions (Lambers *et al.*, 2002).

Les racines fines sont généralement les racines de moins de 2 mm de diamètre (Hendrick & Pregitzer, 1993; Johnson *et al.*, 2001; Smit *et al.*, 2000), mais ce diamètre peut varier d'une espèce à l'autre. Elles sont aussi appelées «racines nourricières» parce qu'elles jouent un rôle de premier ordre dans l'absorption de l'eau et des sels minéraux (Fahey & Hughes, 1994; Persson, 1983; Raven *et al.*, 2000). La biomasse de racines fines correspond à la majeure partie du système racinaire actif. Ces racines croissent généralement à moins d'un mètre de profondeur, tandis que chez beaucoup d'arbres ces racines se retrouvent plutôt dans l'horizon superficiel de 15 centimètres qui est l'horizon le plus riche en matière organique (Fahey & Hughes, 1994; Fitter, 2002; Joslin & Wolfe, 1999; Raven *et al.*, 2000).

La longévité des racines varie grandement selon les espèces, les conditions environnementales et l'état physiologique de l'arbre (Black *et al.*, 1998; Eissenstat & Yanai, 2002). La durée de vie moyenne des racines fines des arbres d'une forêt feuillue des Adirondack, dans le nord-est des États-Unis, est de 10 à 15 mois (Burke & Raynal, 1994). La durée de vie moyenne des racines fines d'érable à sucre varie de 5,5 à 10 mois (Hendrick & Pregitzer, 1992), 319 jours (Eissenstat *et al.*, 2000), 314

jours (Tierney & Fahey, 2001) et de 8 à 10 mois (Fahey & Hughes, 1994). La durée de vie d'une racine serait directement liée à son âge ainsi qu'à son diamètre (Tierney & Fahey, 2002). En effet, la probabilité de mourir pour une quelconque racine augmente initialement avec l'âge, sauf dans le cas des vieilles racines qui ont moins de chances de mourir (Tierney & Fahey, 2002). La survie augmente également avec le diamètre, même dans le cas de racines de moins de 0,5 mm de diamètre (Eissenstat & Yanai, 2002; Tierney & Fahey, 2002). Par contre, il est important de souligner que les racines fines sont généralement définies par une limite diamétrale arbitraire (Eissenstat & Yanai, 2002). Cette limite est souvent un intervalle plutôt large, comme de 1 à 2 mm par exemple. Les racines les plus fines comprises dans cet intervalle peuvent donc avoir une durée de vie beaucoup plus courte que d'autres racines toujours considérées comme fines, mais d'un plus grand diamètre (Eissenstat & Yanai, 2002).

Le système de racines fines des plantes joue un rôle très important dans le flux d'énergie et de matière dans la biosphère (Fahey & Hughes, 1994). En effet, étant donné la durée de vie relativement courte des racines fines et la présence des bactéries de la rhizosphère près des racines, les racines fines mortes sont rapidement décomposées par les bactéries. Les nutriments sont alors disponibles à nouveau pour être absorbés par les nouvelles racines fines.

Morphologie des racines fines

La distribution par classe diamétrale des racines fines de l'horizon supérieur du sol est différente selon l'espèce. En effet, les racines d'érable à sucre tendent à être beaucoup plus nombreuses dans la classe diamétrale de moins de 0,2 mm comparativement au bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Brit.) et au hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.) dont deux tiers des racines fines se situent dans la classe diamétrale de 0,2-0,3 mm (Fahey & Hughes, 1994). Le diamètre des racines

finest est plus élevé dans le sol minéral que dans le sol organique avec plus d'un tiers des racines fines dans la classe diamétrale de 0,3-0,4 mm de diamètre pour les trois espèces (Fahey & Hughes, 1994). Dans une forêt dominée par l'érable à sucre, le hêtre à grandes feuilles et le bouleau jaune et dont le sol est un podzol, le rapport spécifique de la longueur sur la masse des racines fines est plus élevé dans le sol organique que dans le sol minéral pour l'érable à sucre et le hêtre à grandes feuilles tandis que l'inverse se produit pour le bouleau jaune. Ce rapport spécifique diminue grandement avec un accroissement de la classe diamétrale et ce pour ces trois espèces (Fahey & Hughes, 1994). En somme, les racines fines de l'érable à sucre tendent à être d'un diamètre inférieur à celui des racines fines des autres espèces qu'il côtoie dans la couche supérieure du sol. Aussi, les racines fines sont plus longues et d'un diamètre plus petit dans le sol organique comparativement au sol minéral. De façon générale, plus leur diamètre est grand, moins les racines fines sont longues.

Compaction

Le sol est un milieu extrêmement complexe qui comprend entre autres des particules rocheuses, de la matière organique, de l'eau et différents organismes (Hopkins, 2003). La structure d'un sol est déterminée par l'association des particules argileuses du sol, ainsi que du limon, du sable et de la matière organique. La structure du sol influence la porosité du sol et donc la rétention d'eau et l'aération. La porosité du sol est composée de macropores et de pores capillaires et elle occupe habituellement 40 à 60 % du volume du sol (Hopkins, 2003). Un sol sablonneux contient davantage de macropores tandis qu'un sol argileux contient davantage de pores capillaires. Suite à des précipitations, les pores sont remplis d'eau et l'eau contenue dans les macropores percole sous l'effet de la gravité. Au moment où le drainage cesse, l'eau qui subsiste est contenue dans les pores capillaires. Le contenu en eau du sol à ce

moment est appelé la capacité au champ (en anglais «field capacity») (Hopkins, 2003; Meyer & Gee, 1999). À la capacité au champ, les macropores sont donc remplis d'air.

L'utilisation de la machinerie forestière crée des risques de perturbation du sol qui peuvent réduire la productivité des sols forestiers (Miller *et al.*, 2004). Les effets négatifs engendrés par le poids des machines sont de deux ordres: la compaction du sol et les dommages directs aux racines (Nadezhdina *et al.*, 2006).

Les déformations du sol qui résultent du passage de la machinerie peuvent être de deux types. Le volume des pores du sol peut être grandement diminué ou le sol peut être simplement déplacé et une perte de continuité entre les macropores s'en suit (von Wilpert & Schäffer, 2006). Les effets directs du passage de la machinerie sur les propriétés du sol sont une augmentation de la résistance du sol à la pénétration, une diminution de la conductivité du sol au flux d'eau et de gaz causée par une réduction en nombre, en continuité et en volume total des pores, particulièrement les macropores et une diminution du nombre et de la taille des agrégats structurels (Miller *et al.*, 2004). La compaction est la résultante de ces changements dans les propriétés du sol qui font en sorte que les particules du sol sont réorganisées de manière à diminuer les espaces vides, particulièrement les macropores, et à rapprocher les particules les unes des autres (Miller *et al.*, 2004). La distribution de ces effets dans les différents horizons du sol dépend de la pression sur le sol, des caractéristiques du sol et des conditions d'humidité du sol au moment des opérations. La compaction est plus grande là où la pression est la plus grande et les sols sont plus sujets à la compaction lorsque le contenu en humidité du sol est légèrement inférieur à la capacité au champ (Miller *et al.*, 2004). De façon subséquente, l'infiltration plus lente de l'eau et des gaz dans le sol peut accroître l'érosion superficielle et entraîner une saturation en eau des horizons supérieurs et un déficit en eau des horizons plus profonds. De tels changements d'humidité et d'aération du sol tendent aussi à réduire

l'activité des organismes du sol qui aident au cyclage des nutriments et à la décomposition de la matière organique (Miller *et al.*, 2004).

Les substrats les plus fins, comme l'argile, sont très sensibles à la compaction induite par la machinerie forestière (von Wilpert & Schäffer, 2006). La plupart des types de sol se compactent au cours du premier passage de la machinerie, les passages subséquents ayant généralement peu d'effets additionnels. En moyenne, 62 % de la compaction dans la couche supérieure de 10 cm du sol se produit seulement après un passage. Pour ce qui est des couches de 10 cm à 20 cm et de 20 cm à 30 cm, la compaction s'accroît jusqu'au troisième passage (Williamson & Neilsen, 2000).

Les principaux facteurs qui affectent la compaction sont les conditions d'humidité du sol au moment du passage de la machinerie, la texture du sol et le contenu en fragments rocheux (Williamson & Neilsen, 2000). Les sols plus humides et de textures plus fines ont plus tendance à être compactés (Page-Dumroese *et al.*, 2006). Il semble qu'après cinq ans, un retour à l'état initial de la densité du sol soit observé pour les premiers 10 cm à la surface, mais ce retour à l'état initial est moindre dans les couches inférieures et très faible dans les sols de texture plus fine (Page-Dumroese *et al.*, 2006). Les processus naturels tels le gonflement-dégonflement dû aux changements d'humidité, les mouvements des particules du sol par le gel-dégel et l'activité biologique favorisent un retour à l'état initial des propriétés physiques du sol (Miller *et al.*, 2004). Un retour à l'état initial des couches superficielles du sol pourrait donc être plus rapide dans les endroits avec un cycle de saisons chaudes et froides, où le sol est sujet au gel (Miller *et al.*, 2004), tel qu'au Québec.

Effets de la compaction sur les racines

La croissance des racines dans le sol se produit dans les pores plus grands que leur diamètre ou encore en agrandissant des pores inférieurs à leur diamètre. Lorsque la croissance est faite par l'agrandissement de petits pores, ce qui se produit le plus souvent, la croissance est dépendante de trois facteurs physiques soit la résistance mécanique à la pénétration, le potentiel hydrique du sol et le taux de diffusion des gaz qui contrôle la disponibilité de l'oxygène ainsi que la concentration de métabolites toxiques près des racines (Miller *et al.*, 2004).

Les changements des propriétés du sol causés par la machinerie entraînent généralement une augmentation de la résistance physique du sol à la croissance des racines et, par conséquent, elle peuvent diminuer la croissance racinaire (Miller *et al.*, 2004). La croissance de la partie aérienne peut aussi être réduite étant donné que la plante conserve un équilibre entre la partie aérienne et la partie racinaire.

Dans un premier temps, le mouvement de la machinerie endommage sévèrement les racines des arbres résiduels, particulièrement les racines fines qui sont souvent arrachées, tandis que les racines lignifiées présentent des dommages sur leur écorce (Cermak *et al.*, 2006; Miller *et al.*, 2004). Aussi, une résistance à la croissance des racines augmente généralement avec une augmentation de la résistance du sol (Kolowski, 1999). Dans la majorité des types de sol, la compaction réduit la croissance racinaire subséquente, et ce, en proportion directe au niveau de compaction (Cermak *et al.*, 2006).

De façon générale, les sols sévèrement compactés ne se rétablissent pas naturellement pour une très longue période (Corns, 1988; Kolowski, 1999). Quelques décennies peuvent même être nécessaires pour un rétablissement complet (Miller *et al.*, 2004;

von Wilpert & Schäffer, 2006). Par contre, Fahey et Hughes (1994) ont observé, à l'aide de sacs de croissance, que la production de racines fines au cours de la cinquième année suivant une coupe par arbres entiers n'était pas significativement différente de la production annuelle de racines fines d'une forêt mature. Ceci suggère ainsi un retour plutôt rapide du sol à son état initial. Il est aussi à noter que les arbres sont probablement plus affectés par la compaction du sol dans des endroits où les conditions climatiques sont plus stressantes (Miller *et al.*, 2004), ou encore, si la coupe est suivie d'une année particulièrement sèche ou d'une épidémie d'insectes par exemple.

Les racines qui sont confrontées à la résistance mécanique au cours de la croissance s'adaptent morphologiquement. Une compaction sévère ne fait pas seulement que modifier l'élongation des racines et leur diamètre, mais elle modifie aussi leur patron de branchaison. Généralement, la longueur de la racine primaire est moins grande, le diamètre des racines augmente ainsi que le nombre de racines latérales (Bengough *et al.*, 1997; Kolowski, 1999; Miller *et al.*, 2004). En général, la croissance des racines dans un sol compacté entraîne la formation de plus de ramifications que si la croissance avait eu lieu dans un sol non compacté (Kolowski, 1999; Miller *et al.*, 2004). Aussi, le diamètre des racines augmente, ce qui faciliterait la pénétration des sols à haute résistance mécanique (Miller *et al.*, 2004). Les sols compactés résistent à la pénétration par les racines à cause des pores trop petits ou rigides du sol qui empêchent les racines d'y croître (Miller *et al.*, 2004; Page-Dumroese *et al.*, 2006). En effet, la disparition des macropores pour des sols de texture fine est beaucoup plus néfaste pour la croissance des racines qu'une certaine augmentation de la densité du sol (Page-Dumroese *et al.*, 2006).

La compaction réduit aussi l'intervalle d'humidité à laquelle la croissance racinaire se rapproche de la croissance optimale (Miller *et al.*, 2004). La croissance racinaire est généralement meilleure à des conditions d'humidité près de la capacité au champ

(Miller *et al.*, 2004). Lorsque le sol est drainé sous cette capacité, la tension hydrique augmente de même que la résistance mécanique. Les effets de la compaction peuvent donc aussi être aggravés par la sécheresse du sol (Liang *et al.*, 1999). Aussi, en présence d'un surplus d'humidité, la faible disponibilité de l'oxygène et l'accumulation de métabolites toxiques contribuent à réduire la croissance racinaire (Miller *et al.*, 2004). Pour un site donné, la croissance racinaire peut être limitée par une faible aération pendant les périodes humides de l'année, tandis qu'elle peut être limitée par la résistance du sol pendant les périodes plus sèches de l'année (Miller *et al.*, 2004).

Lorsque l'on compare avec d'autres compartiments chez la plante, les racines en croissance ont une demande en oxygène très grande. Lorsque le sol est compacté, il en résulte un apport en oxygène réduit ainsi qu'une diminution de l'évacuation du dioxyde de carbone (von Wilpert & Schäffer, 2006). Une grande augmentation de la concentration en CO₂ est donc observée dans le sol suite à la compaction ainsi qu'une diminution de la concentration en oxygène, ce qui causerait une limitation à la croissance des racines ainsi qu'une baisse de leur survie (Cermak *et al.*, 2006). Ceci se traduit aussi par la mort des racines des horizons du sol les plus profonds parce que le seuil minimal d'apport en oxygène est atteint avant ces horizons (von Wilpert & Schäffer, 2006). Ainsi, les nouvelles racines ne croîtront pas jusqu'à ces horizons pour la même raison.

Par contre, dépendamment de la texture du sol, la compaction peut accroître le contact entre les racines et le sol ce qui résulte en un plus grand apport en azote et une croissance accrue sur certains sites (Gomez *et al.*, 2002). De plus, pour des sols sablonneux ou de texture grossière, la compaction peut augmenter le temps de disponibilité de l'eau aux plantes (Miller *et al.*, 2004; Page-Dumroese *et al.*, 2006). Dans des plantations, on a observé une très faible croissance racinaire dans les zones

où le sol a été compacté, mais une croissance compensatoire se produit dans les couches supérieures du sol qui n'ont pas été compactées (Souch *et al.*, 2004).

Aussi, la récolte d'arbres altère la compétition entre les arbres résiduels, particulièrement dans le cas de ceux près des sentiers. L'effet positif de l'augmentation de l'espace et des nutriments ainsi que de la disponibilité de la lumière peut contrebalancer les effets négatifs de la compaction du sol et des blessures aux racines (Jansson & Wästerlund, 1999).

Phénologie des racines

Burke et Raynal (1994) ont trouvé que l'initiation de l'élongation des racines pour des espèces comme l'érable à sucre, le bouleau jaune, le hêtre à grande feuille et l'érable rouge dans les forêts des Adirondack, situées dans le nord des États-Unis, se produisait à la mi-avril pour la couche de surface de 10 cm, mais elle se produit plus tard pour les horizons plus profonds. L'élongation atteint son maximum de croissance au cours des mois de juillet et août dans les 40 premiers centimètres. Elle décline au cours du mois de septembre pour atteindre son niveau minimal en octobre et cesser au cours de l'hiver et au début du printemps. En résumé, le début de l'élongation coïncide avec l'initiation de l'éclosion des bourgeons et la cessation de la croissance des racines coïncide avec la chute des feuilles (Burke & Raynal, 1994; Fahey & Hughes, 1994). Par contre, Hendrick et Pregitzer (1992,1996) et Fahey et Hughes (1994) ont plutôt observé un maximum de croissance au printemps ou en début d'été. Cette différence serait expliquée par une périodicité saisonnière de la croissance des racines fines qui varie avec les années (Côté *et al.*, 1998). En effet, Côté et al. (1998) ont observé ce maximum de croissance pour deux années consécutives, mais avec un délai de trois semaines. La température du sol est un facteur clé pour la croissance des racines (Côté *et al.*, 1998).

Sacs de croissance

La méthode des sacs de croissance est une méthode qui remplace une carotte retirée du sol par un volume équivalent de sol sans racines originaire du même site ou encore du sable (Majdi, 1996; Persson, 1983; Smit *et al.*, 2000). Le sol ajouté est compris dans un sac de mailles utilisé pour retirer la carotte après un temps déterminé de façon à pouvoir quantifier la croissance des racines au cours de cette période (Persson, 1983; Polomski & Kuhn, 2002; Vogt *et al.*, 1998). Cette méthode permet d'obtenir un estimé du patron relatif saisonnier de croissance des racines fines (Smit *et al.*, 2000). Les sacs de croissance permettent entre autres d'obtenir des données sur le taux de croissance relatif des racines dans différents environnements parce qu'il est ardu, voir même impossible, de s'assurer que le sol contenu dans les sacs de croissance présente les mêmes conditions de celui présent autour (Polomski & Kuhn, 2002; Vogt *et al.*, 1998).

L'objectif principal de cette étude était d'accroître nos connaissances quant à l'effet de la perturbation des sols forestiers par la machinerie lourde lors d'une coupe de jardinage sur le développement subséquent des racines fines de l'érable à sucre. Plus précisément, l'emphase était portée sur la croissance ainsi que l'architecture racinaire au cours de la première année suivant la coupe jardinatoire. À notre connaissance aucune étude n'a étudié le devenir des racines fines à l'intérieur et autour des sentiers forestiers suite à une coupe de jardinage. Il nous paraissait primordial de quantifier la croissance racinaire des racines fines suite au passage de la machinerie, car celles-ci sont responsables de l'absorption de l'eau et des nutriments chez l'arbre. Elles pourraient, par conséquent, jouer un rôle clé dans la survie des arbres résiduels.

CHAPITRE 1

IMPACTS OF PRIMARY AND SECONDARY MACHINERY
TRACKS ON FINE ROOT RE-GROWTH OF SUGAR MAPLE
FOLLOWING SELECTION CUTTING

1.1 Résumé

La coupe jardinatoire, où environ 30% du peuplement est récolté à tous les 30 ans, représente le traitement sylvicole le plus utilisé dans la forêt feuillue publique au Québec (Canada). Ce traitement tente de recréer dans une certaine mesure la dynamique naturelle de ce biome, c'est-à-dire la dynamique de trouées, et ainsi de maintenir l'intégrité écologique de la forêt. Par contre, des inquiétudes ont été soulevées quant à la possibilité que l'utilisation de la machinerie lourde pour récolter les arbres crée une perturbation du sol qui affecte négativement la croissance et la survie des arbres résiduels. L'objectif de cette étude était de déterminer si, et comment, la machinerie lourde affecte la croissance, la morphologie et l'architecture des racines fines de l'érable à sucre sur les sentiers, ainsi que près des sentiers, créés par la machinerie lors de la coupe jardinatoire. Pour étudier cette question, une érablière ayant subi une coupe jardinatoire à la fin de l'été 2006 a été sélectionnée près de Saint-Ludger en Estrie (Québec) sur des terrains appartenant à la compagnie Domtar. Des sacs de croissance ainsi que des carottes de sol ont été utilisés afin de quantifier la croissance des racines fines et de comparer leur morphologie et leur architecture, sur les sentiers et près des sentiers, au cours de l'année suivant la coupe jardinatoire.

La croissance des racines fines de l'érable à sucre a été réduite de cinq fois, autant dans les sentiers primaires (plusieurs passages de la machinerie) que dans les sentiers secondaires (seulement un passage) par rapport au témoin. Une certaine diminution de la croissance racinaire, à une distance d'un mètre et moins du sentier, a été observée, mais les différences n'étaient pas statistiquement significatives. Le diamètre moyen des racines fines était inférieur dans les carottes issues des sentiers ce qui suggère que la plupart des racines fines, plus vieilles et plus grosses, ont été tuées par la machinerie. Étant donné que les sentiers primaires et secondaires recouvrent habituellement 15 à 25 % d'un peuplement suite à une coupe jardinatoire il serait probable qu'une telle réduction de la croissance des racines fines affecte négativement la croissance ainsi que la survie des érables à sucre matures situés près des sentiers.

Mots clés : érable à sucre, coupe jardinatoire, racine fine, sac de croissance

1.2 Abstract

Selection cutting, where approximately 30 % of the trees are removed every 30 years, is the main silvicultural treatment used in temperate deciduous forests of Quebec (Canada). This treatment is believed to recreate, to some extent, the natural gap dynamics that naturally occurs in this biome and is therefore believed to maintain the ecological integrity of the forest. Concerns have been raised, however, that the use of heavy machinery to harvest the trees is creating soil disturbances that are negatively affecting the growth and survival of remaining trees. The aim of the study was to determine if and how heavy machinery is affecting the growth, morphology and architecture of sugar maple fine roots in and around machinery tracks left following selection logging. The study site, a sugar maple dominated stand selectively cut during summer 2006, was located in southern Quebec (Canada). Ingrowth bags and standard cores were used to quantify fine root growth and compare their morphology and architecture in and around machinery tracks one year following selection logging.

Fine root growth of maple was reduced 5 fold in both primary (multiple passes) and secondary (only one pass) machinery tracks compared to the control. There was some reduction in fine root growth within 1 m of the tracks, but the differences were not statistically significant. Averaged fine root diameter was smaller in root cores sampled in the machinery tracks, suggesting that much of the older and larger fine roots were killed by the machinery. Since, primary and secondary machinery tracks cover between 15 and 25 % of a stand following selection logging, it is likely that such reduction in fine root growth will negatively affect the growth and survival of the remaining mature maple trees found near machinery tracks, at least for a few years following partial cutting.

Keywords: sugar maple, selection cutting, fine root, ingrowth bags

1.3 Introduction

Little is known about the impacts of the heavy machinery used in normal forestry operations on the below-ground components of trees, particularly the fine roots. Yet, with the development of natural disturbance-based forestry, more and more partial cutting silvicultural systems are being proposed as a way to emulate natural small intensity disturbances such as gap dynamics, insect outbreaks and partial windthrows. These silvicultural systems make use of heavy machineries (e.g. cable skidders and feller bunchers) that need to operate around live trees, leaving tracks of various intensities on the ground. Curiously, very few studies have been done to evaluate the impacts of having such heavy machineries operate extensively around live trees on the remaining live roots. This is particularly important for fine roots since most are found within the first 15 cm in the surface organic horizon (LFH) and the mineral A horizon (Fahey & Hughes, 1994; Fitter, 2002; Joslin & Wolfe, 1999).

The passage of heavy machinery is known to induce high pressure on superficial roots as well as compaction of the upper layers of the soil (Huggard *et al.*, 1999; Nadezhdina *et al.*, 2006). Roots that encounter mechanical stress during growth modify their morphology. They tend to increase in diameter and produce a higher number of lateral roots (Bengough *et al.*, 1997; Kolowski, 1999; Miller *et al.*, 2004). Most studies that have investigated the use of heavy machinery in forestry have measured its impact on soil properties, such as compaction (Williamson & Neilsen, 2000; Page-Dumroese *et al.*, 2006; Miller *et al.*, 2004), and very few have evaluated its impact on root production in the years following the harvest.

This study was aimed at determining the possible impacts of the heavy machinery used during normal selection cutting operations on root growth, root morphology and root architecture of the remaining sugar maple trees. Selection cutting is the main silvicultural system used in temperate deciduous forests of Quebec (Canada)

(BSMAF, 2002). This method aims at harvesting in priority weak trees or trees that are likely to die or decrease in quality during the next cutting cycle (Bédard & Majcen, 2003). The purpose of this treatment is to recreate, to some extent, the natural gap dynamics that naturally occur in this biome by removing approximately 30 % of the trees every 30 years.

Ingrowth bags and standard cores were used to quantify fine root growth and compare root morphology and architecture in and around primary and secondary machinery tracks one year following selection logging. To our knowledge, an in-depth evaluation of fine root growth in and around machinery tracks left following partial cutting has never been done before. Such a study is essential in helping us determine the possible impacts of using such heavy machinery around live trees in our forests.

1.4 Material and methods

1.4.1 Study site

The study site was located near Saint-Ludger, Eastern townships, Quebec, on Domtar Forest Company private land (45° 38' N Lat., 70° 36' W Long., elevation 426 m.). The total annual precipitation averages 1052.4 mm, while the mean annual temperature is 3.9°C (Environnement Canada, 2002). Approximately 35 % of the forest surrounding the site was cut by selective cutting during summer 2006. The site is dominated by sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.)(95 %) with only a few yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton) (3.8 %), American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.) (0.4 %) and red spruce (*Picea rubens* Sarg.) (0.4 %). The uneven-aged stand has a maximum height of 17 to 20 m. Mean basal area and tree DBH were 22.7 m² ha⁻¹ and 24.8 cm, respectively after the partial cut. Stand average density of trees greater than 7 cm DBH was 707. The drainage is good to moderate and the slope is moderate (Unpublished data, Domtar, 2006). The parent material is a glacial till with a thickness of 50 cm to 1 m over bedrock (Unpublished data, Domtar, 2006).

1.4.2 Experimental design

The heavy machinery used to harvest trees compacts the soil and breaks the superficial roots. By doing so they create tracks. Primary tracks are created by the repeated movement of heavy machinery such as cable skidders, whereas secondary tracks are created by feller bunchers that cut and move trees around. Obviously, the soil is much more disturbed in primary than secondary tracks, often with deep ruts. It has been estimated that between 15 and 25 % of the area of the stands is disturbed by both primary and secondary tracks following selection cutting in deciduous forests of Quebec. The rest is left relatively undisturbed. Also, within machinery tracks,

disturbance is the highest where the wheels were in contact with the soil. In some cases, deep ruts are created.

Both primary and secondary tracks were investigated to determine the impacts of tracks on fine roots. Seven different positions were investigated in and around primary and secondary tracks (Figure 1.1). A possible disturbance gradient was investigated from the middle of both primary and secondary tracks (P1 and S1), near tracks (P2 and S2), 2 meters away from tracks (P3 and S3) and in a totally undisturbed location at least 15 m away from any tracks (C). This gradient was repeated in 6 different locations along a gently sloping hill, two at the bottom, two in the middle and two at the top of the hill. Only locations totally dominated in the canopy by sugar maple trees were selected.

All trees greater than 7 cm DBH were measured within a 10 m radius around each position where the roots were investigated (Figure 1.1). This information on the density and abundance of trees around each position was used to develop a relative value of fine root growth. All understory vegetation, other than maple, was cut within a 1.5 m radius around each position to insure that only sugar maple roots were left alive in the soil. The understory vegetation was cut every two weeks.

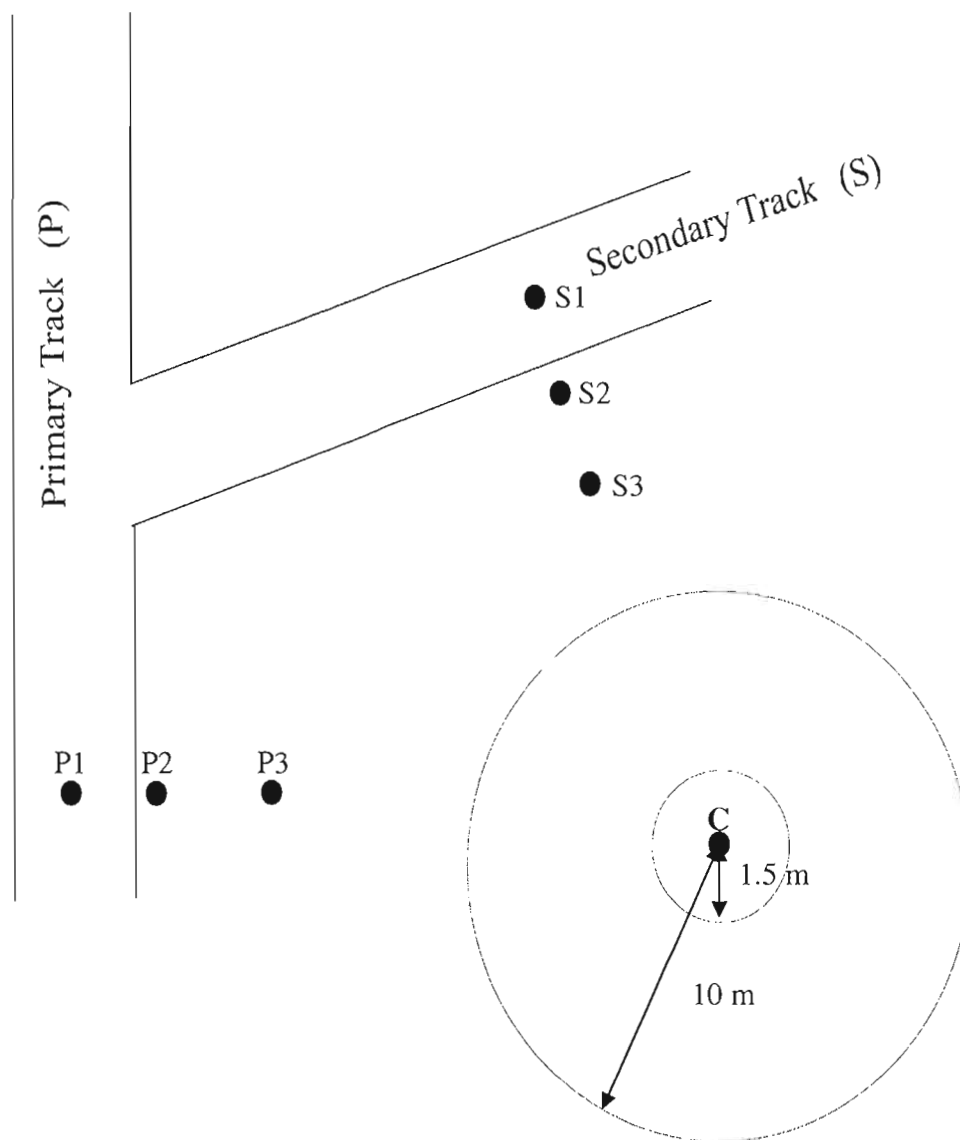


Figure 1.1. Diagram of the experimental design for one intersection of a primary and a secondary track. Seven different positions were investigated in and around primary and secondary tracks: the middle of both primary and secondary tracks (P1 and S1), near tracks (P2 and S2), 2 meters away from tracks (P3 and S3) and in a totally undisturbed location at least 15 m away from any track (C). The black dots show the position of the ingrowth bags. The 10 m radius circle shows the area where trees were inventoried (with a DBH of 7 cm and more) while the 1.5 m radius circle shows the area where all understory vegetation, other than maple, was cut.

1.4.3 Ingrowth bags

Holes were dug in the soil to install the ingrowth bags with a 6.05 cm diameter corer. The depth of the holes was approximately 30 cm. Mesh bags of 50 cm in length with a 0.05 cm mesh spacing were installed in order to have the end of the bag sticking out of the hole (Smit *et al.*, 2000). Two bags were used together to avoid bag breakage during the harvest. Ingrowth bags were filled with a mixture of one third of garden soil and two thirds of sand. The same mixture was used for all the bags in order to have a uniform soil for all bags (Finér *et al.*, 1997; Smit *et al.*, 2000). The soil was then slightly compacted by hand to ensure good contact between the bag and the soil (Finér & Laine, 2000; Smit *et al.*, 2000).

Four ingrowth bags were installed at each of the seven positions in each of the six locations along the hill for a total of 168 ingrowth bags. Half of the bags were installed immediately following selection logging in October 2006, at the end of the growing season, and harvested the next year in July 2007. New holes were then dug in July 2007 to install the other half of the bags. A total of 84 soil cores, obtained while digging the holes for the July 2007 ingrowth bags, were brought to the laboratory to determine root morphology and architecture. Both total length over total biomass ratio and number of forks over total biomass as well as average diameter were determined, for soil cores only, using WinRHIZO software (Regents Instruments, Quebec) (Bauhus & Messier, 1999; Bernier & Robitaille, 2004; Polomski & Kuhn, 2002). The second set of ingrowth bags were harvested in September 2007.

Once the ingrowth bags were harvested, the roots were washed several times with water in order to separate the roots from the soil. The samples were soaked and the roots floating on top of the water were poured in a sieve (1.0 mm mesh). This procedure was repeated until only rocks were left in the soil sample (Bauhus &

Messier, 1999). Roots were dried in the oven for 48 hours at 40°C and then weighed (Fahey & Hughes, 1994; Neill, 1992).

Comparisons between the different positions were made using the ratio of total biomass of live and dead roots found in the bags over the total basal area of sugar maple found within a 10 m radius around each position. This was done in order to adjust for the variable amount of live maple trees left around each position. Presumably, the amount of maple trees left standing following selection cutting is lower near the tracks since many more trees were cut to allow the passing of the machinery. The ratio thus compensates for this greater harvest and provides us with an unbiased estimate of fine root growth potential at each position.

1.4.4 Statistical analysis

The effects of soil disturbance on root biomass over basal area ratio, length over biomass ratio, average root diameter and number of root forks over biomass ratio were estimated by means of ANOVA (JMP 6, SAS institute). Treatments corresponded to the seven positions and the six locations to the blocks. Student's T tests were performed to test the differences between the means. In the cases where the data did not meet the criteria for parametric tests, they were rank average transformed (Samuels & Witmer, 2003; Sokal & Rohlf, 1995).

1.5 Results

1.5.1 Fine root biomass (ingrowth bags)

The four ingrowth bags installed at each position were pooled together. The ratio of total fine root biomass over basal area varied from a low value of 72.17 mg m⁻² at P1 to a high value of 656.46 mg m⁻² at S3. Among positions, only P1 and S1 were statistically different from C, P3 and S3 ($P > 0.036$) (Figure 1.2, Table 1.1 and Table 1.2), although there was a clear increasing trend from P1 to P3 and S1 to S3 positions.

1.5.2 Root architecture (soil cores)

Both length and number of forks over total biomass did not differ significantly ($P > 0.05$) among positions (data not shown). For mean diameter, there was a trend for increasing mean diameter from P1 to C position, but only position C was clearly significantly greater than positions P1 and P2 ($P > 0.0354$) (Figure 1.3).

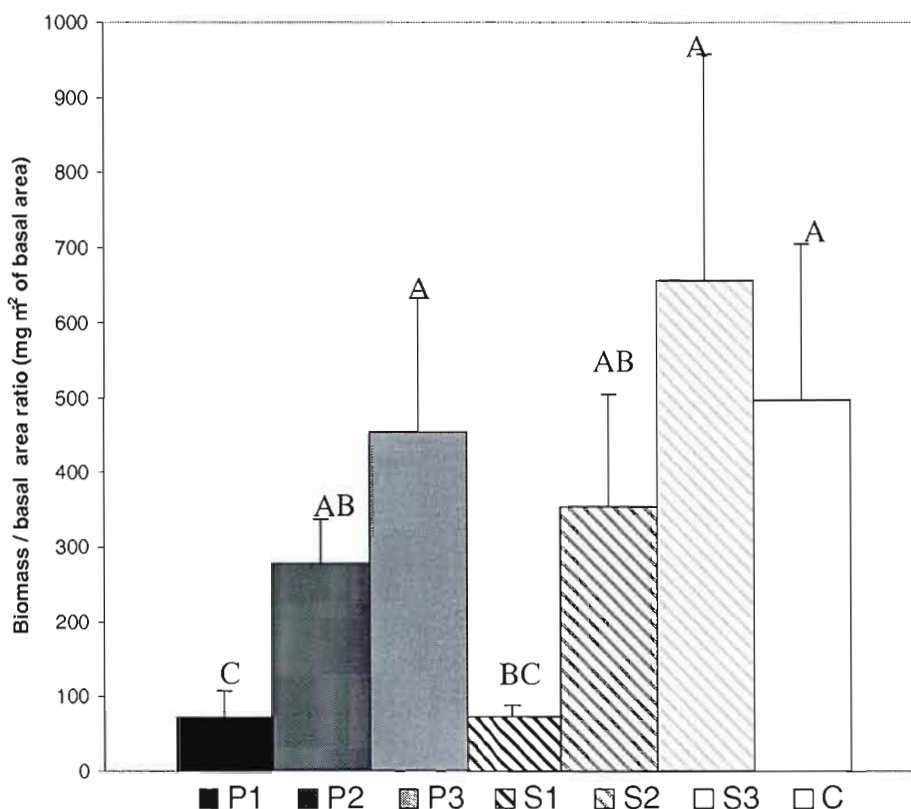


Figure 1.2 Mean fine root biomass / basal area ratio (mg m^{-2} of basal area) for each position along the disturbance gradient. Seven different positions were investigated in and around primary and secondary tracks using ingrowth bags: the middle of both primary and secondary tracks (P1 and S1), near tracks (P2 and S2), 2 meters away from tracks (P3 and S3) and in a totally undisturbed location at least 15 m away from any track (C). Basal area was measured in a 10 m radius around the ingrowth bags. The four ingrowth bags installed at each position were pooled together. Each bar is the mean \pm SE. Position bars with the same letter are not significantly different (Student's T, $\alpha=0.05$).

Table 1.1 Analysis of variance (ANOVA) summary for rank average transformed root biomass / basal area ratio.

Source of variation	df	MS	P
Position	6	314.722	0.0360
Error	35	122.348	

Table 1.2 Mean fine root biomass (g) per bag and standard deviation for each sampling (July and September).

Sampling	Average root biomass (g)	SD
July	0.031	0.049
September	0.096	0.163

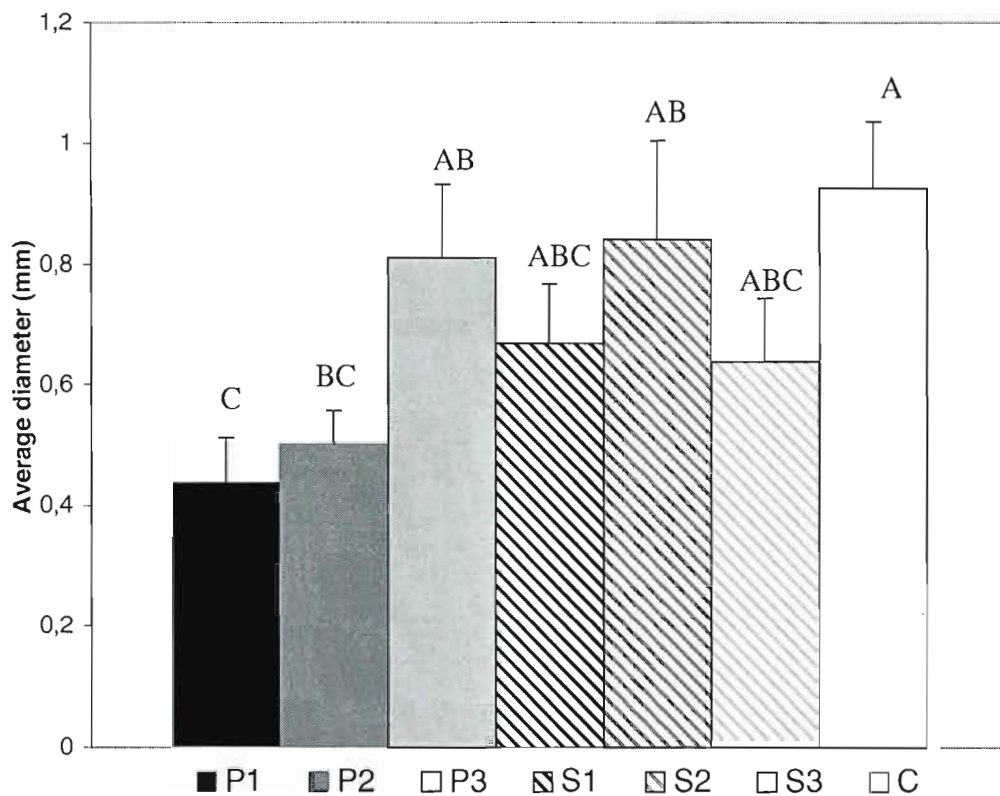


Figure 1.3 Mean root diameter (mm) for each position of the disturbance gradient. Seven different positions were investigated in and around primary and secondary tracks using soil cores: the middle of both primary and secondary tracks (P1 and S1), near tracks (P2 and S2), 2 meters away from tracks (P3 and S3) and in a totally undisturbed location at least 15 m away from any track (C). Root diameter was measured with WinRHIZO software (Regent Instruments). Each bar is the mean \pm SE. Position bars with the same letter are not significantly different (Student's T, $\alpha=0.05$).

1.6 Discussion

As anticipated, the results show clearly that fine root growth is much lower in the middle of the primary tracks left by the repeated passage of the skid tractors. This was anticipated since the tracks were clearly disturbed with deep ruts of many centimetres in depth in many places. More surprising was that the amount of fine root growth was reduced similarly within the secondary tracks. Those tracks are often almost invisible one year following selection cutting and yet most of the fine root's growing capacity within the first 30 cm of the soil was affected by one or two passes only. However, fine root growing capacity was less affected in the soil adjacent to the tracks and not at all two meters away from both primary and secondary tracks.

These seemingly surprising results could be explained by the fact that, according to Williamson & Neilsen (2000), an average of 62 % of the compaction in the top 10 cm of soil occurs after only one pass of heavy machinery. For the next 10 to 20 cm, compaction increases until the third pass. This seems to be the case for most soil types (Williamson & Neilsen, 2000).

We first thought that root growth would increase somewhat linearly with increasing distance from the tracks in relation to the proportion of soil being disturbed immediately around each position. The lack of significance for the position immediately adjacent to the tracks is presumably due to the high variability in the results mainly caused by the high heterogeneity of the soil, but there appears to be a trend of a small reduction in fine root re-growth immediately adjacent to the tracks. The zone of negative influence of the track on fine root growth is therefore quite narrow, since there was clearly no decrease in fine root two meters away from the tracks.

The lower mean diameter of live roots found in the intact soil in the middle of the tracks is another indication that the machinery inflicted severe damage to the roots in the soils. Presumably, mean diameter was lower because many large roots were killed during the passage of the machinery and many of the live roots measured were new fine roots that re-grew since harvesting.

Roots that encounter mechanical resistance during growth adapt morphologically. Generally, root diameter as well as the number of lateral roots increase (Bengough *et al.*, 1997; Kolowski, 1999; Miller *et al.*, 2004). They also usually become more branched (Kolowski, 1999; Miller *et al.*, 2004). Therefore we expected the number of forks over biomass ratio as well as length over biomass ratio to be significantly different among positions. This was not the case in our study. The surficial material at our study site, a coarse till with many large rocks, is not considered very sensitive to soil compaction. Therefore, the soil was presumably not compacted following logging. Instead, the negative effect of the machinery was more due to the physical breaking and ripping of the roots than any long-term compaction.

The study was conducted immediately after logging and we do not know if and how long it will take for the fine root to recover. Clearly, if the live trees left following selection cutting are undamaged and healthy, the increased light, water and nutrient availability created by partial cutting should favour a rapid recovery of the remaining trees. Recently, Hartmann *et al.* (2008) suggested that healthy sugar maple trees do indeed recover relatively rapidly following selection cutting, and therefore the negative impacts of machinery tracks on the long term health of the forest may not be long lasting.

Our results can be compared to those obtained by Fahey and Hughes (1994). They measured root growth following a whole-tree harvest using ingrowth cores at an average depth of 40 cm. Ingrowth cores were installed in midsummer 1984 and

harvested in October 1985. Fine root growth was 96 g m^{-2} at the end of the second growing season following logging. In our study fine root growth was estimated at 10.8 g m^{-2} and 33.4 g m^{-2} in July and September of the first growing season after selection logging. The differences in fine root production can be explained by the fact that our cores were located at an average depth of 30 cm and were left in the soil for only half of a growing season each time, compared to one full growing season and a half for the study of Fahey and Hughes (1994). Our measurements were made the first year following the harvest, while theirs were made in the second year. It also has to be considered that we systematically removed the understory around all the ingrowth bags in order to avoid root growth of species like hobblebush (*Viburnum alnifolia* Marsh), which was quite abundant at some sampling points. As a consequence, we necessarily found less biomass in our bags. We should also keep in mind that root growth is probably higher a few years after logging compared to the growth during the season immediately after logging.

Considering only the control plots, fine root production was 22.7 g m^{-2} and 55.7 g m^{-2} in July and September 2007 for our site. Tierney and Fahey (2001) estimated fine root production to be $303 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ using minirhizotrons in a northern hardwood forest in New Hampshire, USA. In another study, Aber *et al.* (1985) measured $110 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ and $550 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ in a sugar maple dominated stand in southern Wisconsin, U.S.A., using maximum-minimum and nitrogen budget methods respectively, while they found $106 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ and $650 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ in a sugar maple dominated stand in central Wisconsin, U.S.A., using the same methods. Vogt *et al.* (1996) mention a belowground net primary production of $265 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ to $498 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ for cold temperate broadleaf deciduous forests depending on soil types. Our results are on the low side compared to these other studies, but this could be explained by the short period measured and the more northern position of our study forest.

1.7 Conclusion

The objective of this study was to determine if and how heavy machinery is affecting the growth, morphology and architecture of sugar maple fine roots in and around machinery tracks left following selection logging. To our knowledge, no attempt has been made to make a direct evaluation of fine root growth related to machinery tracks the year following selection logging.

Our results show that heavy machinery greatly affects the growth potential of fine roots in both primary and secondary tracks one year following selection logging. However, this negative influence seems to be mostly restricted to the width of the track. These results are important since it shows that the heavy machinery used in forestry today can dramatically affect fine root growing capacity within the first 30 cm of the soil. This effect could be significant if we consider that between 15 and 25 % of any such stands are directly affected by both primary and secondary tracks. This clearly calls for guidelines to reduce as much as possible the passage of such machinery in forests subjected to partial logging. Our results are likely to apply to most soils since the study was done on a surficial material (till) not considered particularly sensitive to damage by forest machinery.

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif principal de cette étude était d'évaluer l'impact de la perturbation du sol causée par la circulation de la machinerie forestière sur la croissance racinaire. Plus particulièrement, nous voulions déterminer si la machinerie forestière affectait la croissance, la morphologie ainsi que l'architecture des racines fines de l'érable à sucre sur les sentiers, ainsi que près des sentiers créés par la machinerie lors de la coupe jardinatoire. Dans le cas d'une réponse positive à cette question nous étions intéressés à savoir comment la circulation de la machinerie forestière influence la croissance de ces racines fines.

Il existe différentes méthodes pour étudier les racines. Nous avons opté pour les sacs de croissance ainsi que pour les carottes de sol, deux méthodes simples, mais qui ont fait leurs preuves. Elles étaient donc toutes indiquées pour réaliser l'échantillonnage nécessaire à cette étude.

Nous avons aussi réalisé l'échantillonnage à l'aide de minirhizotrons, mais il nous a été impossible d'utiliser les images obtenues. En effet, malgré toutes les précautions prises lors de l'installation et de la prise des mesures, les images obtenues étaient plutôt floues notamment à cause de gouttelettes d'eau qui jonchaient la paroi intérieure des tubes. Il était par conséquent difficile de distinguer les racines et aussi d'en faire la mesure.

La compaction, par le biais d'un indice de densité du sol, a été mesurée à titre indicatif à l'aide de la méthode d'échantillonnage par carotte (Lichter & Costello, 1994). La densité apparente des différentes positions a ainsi pu être mesurée. Étant donné la haute teneur en roches du sol du site d'étude, les valeurs obtenues ne reflétaient probablement pas la réalité. En effet, le calcul de la densité apparente nécessite le retrait des grosses roches de l'échantillon prélevé. Par conséquent, celles-

ci ne sont plus considérées comme un élément composant le sol. Nous n'avons donc pas tenu compte des résultats de cet échantillonnage dans nos analyses. Par contre, étant donné qu'un sol plutôt rocheux a aussi une structure plus rigide et donc une plus grande résistance à la compaction du sol, nous pouvons considérer que le sol de notre site d'étude n'est pas un type de sol très sensible à la compaction (Luckow & Guldin, 2007).

L'utilisation du rapport biomasse de racines fines sur la surface terrière a permis d'obtenir un résultat qui tenait compte de la récolte d'arbres. Cependant, il n'était plus possible de comparer nos résultats avec ceux d'autres études sans revenir à nos résultats de biomasse de racines fines.

Le nettoyage des racines est une tâche qui demande beaucoup de temps et de minutie. Une attention particulière doit être portée pour éviter que des racines soient perdues. La délicatesse est aussi de mise afin de s'assurer de ne pas briser les racines issues des carottes de sol utilisées pour étudier l'architecture racinaire (Smit *et al.*, 2000).

En plus de contribuer à développer les méthodes utilisées pour étudier les racines, cette étude nous a permis de faire les constatations suivantes:

1) Tant la création de sentiers primaires que secondaires entraîne une très grande diminution de la croissance racinaire au centre des sentiers l'année suivant la coupe. Il est donc clair que les dommages les plus importants se font dès le premier passage de la machinerie forestière et que les passages subséquents ont des effets beaucoup moindres.

2) La diminution de la croissance racinaire observée suite au passage de la machinerie lourde se limite presque strictement à l'aire couverte par les sentiers qu'ils soient primaires ou secondaires. Dès l'abord du sentier l'effet ne se fait presque plus sentir.

3) Le diamètre moyen des racines fines vivantes est plus faible pour les échantillons recueillis au centre des sentiers. Ceci s'expliquerait par le fait que le passage de la machinerie aurait brisé une bonne proportion de grosses racines présentes avant la coupe.

4) Les différents sentiers couvrent environ 15 à 25 % du peuplement suite à une coupe jardinatoire. Il est donc possible de dire qu'une érablière ayant subi une coupe jardinatoire verra sa croissance racinaire grandement réduite sur environ 15 à 25 % de sa superficie la première année suite à la coupe jardinatoire. Ceci constitue quand même une proportion importante, qui risque de nuire à la croissance et/ou la survie des arbres les plus affectés.

Cette étude a été réalisée la première année suivant une coupe jardinatoire. Les données recueillies font état de la réaction immédiate du peuplement à la coupe. Plusieurs facteurs entrent en jeu par la suite pour influencer le retour à l'état initial du peuplement. Il nous est, par conséquent, impossible de nous prononcer avec certitude sur l'impact à plus long terme d'une telle réduction initiale de la capacité de croissance racinaire des érables à sucre. La question demeure à savoir quel est l'impact réel de la perte de racines fines sur la survie et la croissance des arbres. Il est possible qu'un rétablissement rapide de la quantité de racines fines puisse avoir lieu, ce qui résulterait en un minimum d'impact négatif sur la survie de l'arbre. Par contre, si la coupe forestière était suivie d'une année particulièrement sèche ou encore d'une épidémie d'insectes, ce stress relativement mineur pourrait avoir un impact plus important. Un autre facteur à considérer serait l'influence possible des dommages causés aux mycéliums mycorhiziens comme cause probable de mortalité des arbres résiduels.

Cette étude fait ressortir la très grande sensibilité des racines fines au passage de la machinerie lourde en forêt. Même les sentiers où l'impact de la machinerie était à peine visible à l'œil ont subi une réduction importante de la capacité de croissance des racines l'année suivante. Puisque les arbres allouent une forte proportion de leur production nette aux racines fines, une diminution de 15 à 25 % de la production racinaire nous apparaît comme important au niveau d'un peuplement forestier. De plus, il est important de garder en tête que le nombre d'études concernant les racines en milieu forestier est relativement faible. Par conséquent, nous avons généralement tendance à sous-estimer les processus ainsi que les conséquences de nos actions sur les racines.

BIBLIOGRAPHIE

- Aber, J.D., Melillo, J.M., Nadelhoffer, K.J., McClaugherty, C.A., & Pastor, J. (1985) Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: a comparison of two methods. *Oecologia*, **66**, 317-321.
- Bauhus, J. & Messier, C. (1999) Soil exploitation strategies of fine roots in different tree species of the southern boreal forest of eastern Canada. *Can. J. For. Res.*, **29**, 260-273.
- Bédard, S. & Brassard, F. (2002) Les effets réels des coupes de jardinage dans les forêts publiques du Québec en 1995 et 1996. Gouv. du Québec. Ministère des Ressources Naturelles. Direction de la Planification et des communications.
- Bédard, S. & Majcen, Z. (2001) Ten-year response of sugar maple-yellow birch-beech stands to selection cutting in Québec. *Northern Journal of Applied Forestry*, **18**, 119-126.
- Bédard, S. & Majcen, Z. (2003) Growth following single-tree selection cutting in Québec northern hardwoods. *The Forestry Chronicle*, **79**, 898-905.
- Bengough, A.G., Croser, C., & Pritchard, J. (1997) A biophysical analysis of root-growth under mechanical-stress. *Plant and Soil*, **189**, 155-164.
- Bernier, P.Y. & Robitaille, G. (2004) A plane intersect method for estimating fine root productivity of trees from minirhizotron images. *Plant and Soil*, **265**, 165-173.
- Black, K.E., Harbron, C.G., Franklin, M., Atkinson, D., & Hooker, J.E. (1998) Differences in root longevity of some tree species. *Tree Physiology*, **18**, 259-264.
- BSMAF (Bureau des sous-ministres associés aux forêts) (2002) Plan d'action pour l'amélioration de l'aménagement des forêts feuillues du domaine de l'État, pp. 7. Ressources naturelles, Faune et Parcs Québec.
- Burke, M.K. & Raynal, D.J. (1994) Fine root growth phenology, production, and turnover in a northern hardwood forest ecosystem. *Plant and Soil*, **162**, 135-146.

- Cermak, J., Neruda, J., Nadezdina, N., Ulrich, R., Martinkova, M., Gebauer, R., Pokorny, E., Prax, A., Nadezdin, V., Hruska, J., Gasperek, J., & Culek, I. (2006) Identification of tree root system damage caused by heavy machinery using new measurement technology suitable for precision forestry. In Proceedings of the International Precision Forestry Symposium, pp. 291-304. Ackerman PA, Längin DW & Antonides MC (Editors) 2006: Precision Forestry in plantations, semi-natural and natural forests Stellenbosch University, Stellenbosch, South Africa.
- Chaffey, N. (2002). Secondary Growth of Roots: A Cell Biological Perspective. In *Plant Roots: The Hidden Half 3rd ed.* (eds Y. Waisel, A. Eshel & U. Kafkafi), pp. 93-111. Marcel Dekker, New York.
- Corns, I.G.W. (1988) Compaction by forestry equipment and effects on coniferous seedling growth on four soils in the Alberta foothills. *Can. J. For. Res.*, **18**, 79-88.
- Côté, B., Hendershot, W.H., Fyles, J.W., Roy, A.G., Bradley, R., Biron, P.M., & Courchesne, F. (1998) The phenology of fine root growth in a maple-dominated ecosystem: relationship with some soil properties. *Plant and Soil*, **201**, 59-69.
- Eissenstat, D.M., Wells, C.E., & Yanai, R.D. (2000) Building roots in a changing environment: implication for root longevity. *New Phytologist*, **147**, 33-42.
- Eissenstat, D.M. & Yanai, R.D. (2002). Root life span, efficiency, and turnover. In *Plant Roots: The Hidden Half 3rd ed.* (eds Y. Waisel, A. Eshel & U. Kafkafi), pp. 221-238. Marcel Dekker, New York.
- Environnement Canada (2002) Normales climatiques au Canada 1971-2000.
- Fahey, T.J. & Hughes, J.W. (1994) Fine root dynamics in a northern hardwood forest ecosystem at Hubbard Brook Experimental Forest, NH. *J. Ecol.*, **82**, 533-548.
- Finér, L. & Laine, J. (2000) The ingrowth bag method in measuring root production on peatland sites. *Scand. J. For. Res.*, **15**, 75-80.
- Finér, L., Messier, C., & De Grandpré, L. (1997) Fine-root dynamics in mixed boreal conifer-broad-leaved forest stands at different successional stages after fire. *Can. J. For. Res.*, **27**, 304-314.

- Fitter, A. (2002). Characteristics and functions of root systems. In *Plant Roots: The Hidden Half 3rd ed.* (eds Y. Waisel, A. Eshel & U. Kafkafi), pp. 15-32. Marcel Dekker, New York.
- Gomez , A.G., Powers, R.F., Singer, M.J., & Horwath, W.R. (2002) N uptake and N status in ponderosa pine as affected by soil compaction and forest floor removal. *Plant and Soil*, **242**, 263-275.
- Hartmann, H., Beaudet, M., & Messier, C. (2008) Using longitudinal survival probabilities to test field vigour estimates in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.). *Forest Ecology and Management*.
- Hendrick, R.L. & Pregitzer, K.S. (1992) The demography of fine roots in a northern hardwood forest. *Ecology*, **73**, 1094-1104.
- Hendrick, R.L. & Pregitzer, K.S. (1993) The dynamics of fine root length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems. *Can. J. For. Res.*, **23**, 2507-2520.
- Hendrick, R.L. & Pregitzer, K.S. (1996) Temporal and depth-related patterns of fine root dynamics in northern hardwood forest. *Ecology*, **84**, 167-176.
- Hopkins, W.G. (2003) *Physiologie Végétale* De Boeck Université, Bruxelles.
- Huggard, D.J., Klenner, W., & Vyse, A. (1999) Windthrow following four harvest treatments in an Engelmann spruce-subalpine fir forest in southern interior British Columbia, Canada. *Can. J. For. Res.*, **29**, 1547-1556.
- Jansson, K.-J. & Wästerlund, I. (1999) Effect of traffic by lightweight forest machinery on the growth of young *Picea abies* trees. *Scand. J. For. Res.*, **14**, 581-588.
- Johnson, M.G., Tingey, D.T., Phillips, D.L., & Storm, M.J. (2001) Review Advancing fine root research with minirhizotrons. *Environmental and Experimental Botany*, **45**, 263-289.
- Joslin, J.D. & Wolfe, M.H. (1999) Disturbances during minirhizotron installation can affect root observation data. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **63**, 218-221.
- Kozlowski, T.T. (1999) Soil compaction and growth of woody plants. *Scand. J. For. Res.*, **14**, 596-619.

- Kottke, I. (2002). Mycorrhizae-Rhizosphere Determinants of Plant Communities. In *Plant Roots: The Hidden Half 3rd ed.* (eds Y. Waisel, A. Eshel & U. Kafkafi), pp. 919-932. Marcel Dekker, New York.
- Lambers, H., Atkin, O.K., & Millenaar, F.F. (2002). Respiratory Patterns in Roots in relation to Their Functioning. In *Plant Roots: The Hidden Half 3rd ed.* (eds Y. Waisel, A. Eshel & U. Kafkafi), pp. 521-554. Marcel Dekker, New York.
- Liang, J., Zhang, J., Chan, G.Y.S., & Wong, M.H. (1999) Can differences in root responses to soil drying and compaction explain differences in performance of tree growing on landfill sites? *Tree Physiology*, **19**, 619-624.
- Lichter, J.M. & Costello, L.R. (1994) An evaluation of volume excavation and core sampling techniques for measuring soil bulk density. *Journal of Arboriculture*, **20**, 160-164.
- Luckow, K.R. & Guldin, J.M. (2007) Soil compaction study of 20 timber-harvest units on the Ouachita National Forest. In *Advancing the Fundamental Sciences: Proceedings of the Forest Service National Earth Sciences Conference*. M Furniss, C Clifton, and K Ronnenberg, eds., San Diego, CA, 18-22 October 2004.
- Majcen, Z. & Bédard, S. (2000) Accroissement après 15 ans dans une érablière à la suite de coupes de jardinage de diverses intensités. Gouv. du Québec. Ministère des Ressources Naturelles. Direction de la Recherche Forestière.
- Majdi, H. (1996) Root sampling methods-applications and limitations of the minihizotron technique. *Plant and Soil*, **185**, 255-258.
- Meyer, P.D. & Gee, G.W. (1999) Flux-based estimation of field capacity. *Journal of Geotechnical and Geoenvironmental Engineering*, **125**, 595-599.
- Miller, R.E., Colbert, S.R., & Morris, L.A. (2004) Effects of heavy equipment on physical properties of soils and on long-term productivity: a review of literature and current research. *National council for air and stream improvement*, Technical bulletin No.887, 76p.
- Nadezhdina, N., Cermak, J., Neruda, J., Prax, A., Ulrich, R., Nadezhdin, V., & Gasperek, J. (2006) Roots under the load of heavy machinery in spruce trees. *Eur. J. Forest Res.*, **125**, 111-128.
- Neill, C. (1992) Comparison of soil coring and ingrowth methods for measuring belowground production. *Ecology*, **73**, 1918-1921.

- Page-Dumroese, D.S., Jurgensen, M.F., Tiarks, A.E., Ponder, F.J., Sanchez, F.G., Fleming, R.L., Kranabetter, J.M., Powers, R.F., Stone, D.M., Elioff, J.D., & Scott, D.A. (2006) Soil physical property changes at the North American long-term soil productivity study sites: 1 and 5 years after compaction. *Can. J. For. Res.*, **36**, 551-564.
- Persson, H. (1983) The distribution and productivity of fine roots in boreal forest. *Plant and Soil*, **71**, 87-101.
- Polomski, J. & Kuhn, N. (2002). Root research methods. In *Plant Roots: The Hidden Half 3rd ed.* (eds Y. Waisel, A. Eshel & U. Kafkafi), pp. 295-321. Marcel Dekker, New York.
- Raven, P.H., Evert, R.F., & Eichhorn, S.E. (2000) *Biologie Végétale*. De Boeck Université, Paris.
- Samuels, M.L. & Witmer, J.A. (2003) *Statistics for the Life Sciences 3rd ed.* Pearson Education, Inc., Upper Saddle River, New Jersey.
- Sievers, A., Braun, M., & Monshausen, G.B. (2002). The Root Cap: Structure and Function. In *Plant Roots: The Hidden Half 3rd ed.* (eds Y. Waisel, A. Eshel & U. Kafkafi), pp. 33-47. Marcel Dekker, New York.
- Smit, A.L., Bengough, A.G., Van Noorwijk, M., Pellerin, S., & Van De Geijn, S.C. (2000) *Root methods a Handbook* Springer-Verlag, Heidelberg, Germany.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1995) *Biometry The principle and practice of statistics in biological research*, 3rd edn. W. H. Freeman and Company, New York.
- Souch, C.A., Martin, P.J., Stephens, W., & Spoor, G. (2004) Effects of soil compaction and mechanical damage at harvest on growth and biomass production of short rotation coppice willow. *Plant and Soil*, **263**, 173-182.
- Tierney, G.L. & Fahey, T.J. (2001) Evaluating minirhizotron estimates of fine root longevity and production in the forest floor of a temperate broadleaf forest. *Plant and Soil*, **229**, 167-176.
- Tierney, G.L. & Fahey, T.J. (2002) Fine root turnover in a northern hardwood forest: a direct comparison of the radiocarbon and minirhizotron methods. *Can. J. For. Res.*, **32**, 1692-1697.

- Vogt, K.A., Vogt, D.J., & Bloomfield, J. (1998) Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. *Plant and Soil*, **200**, 71-89.
- Vogt, K.A., Vogt, D.J., Palmiotto, P.A., Boon, P., O'Hara, J., & Heidi, A. (1996) Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil*, **187**, 159-219.
- von Wilpert, K. & Schäffer, J. (2006) Ecological effects of soil compaction and initial recovery dynamics: a preliminary study. *Eur. J. Forest Res.*, **125**, 129-138.
- Williamson, J.R. & Nielsen, W.A. (2000) The influence of forest site on rate and extent of soil compaction and profile disturbance of skid trails during ground-based harvesting. *Can. J. For. Res.*, **30**, 1196-1205.