## UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

## LES IMPACTS DU CO2 ATMOSPHÉRIQUE ET DE LA VARIABILITÉ CLIMATIQUE SUR LA CROISSANCE ET LES ÉCHANGES GAZEUX DES PLUS VIEUX ARBRES DE LA FORÊT BORÉALE CANADIENNE

MÉMOIRE PRÉSENTÉ COMME EXIGENCE PARTIELLE DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

CLAUDIE GIGUÈRE-CROTEAU

OCTOBRE 2017

#### 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.07-2011). 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 de maîtrise présente le chapitre I sous la forme d'un article scientifique rédigé en anglais, dont je suis l'auteure principale. J'ai effectué l'ensemble des étapes de la recherche : campagne d'échantillonnage, manipulations de laboratoire, analyses et rédaction. Les co-auteurs, Étienne Boucher, Ph. D. (co-directeur), Yves Bergeron, Ph. D. (directeur), Martin Girardin, Ph. D. et Igor Drobyshev, Ph. D, ont contribué à diverses étapes : élaboration de la problématique, campagne de terrain et révision des analyses et du texte. L'article est structuré en fonction de la revue scientifique visée pour la soumission. Par conséquent, la section de la méthodologie se retrouve à la fin de l'article, suivie d'une section d'informations complémentaires. Le chapitre II est rédigé en français et aborde une partie de l'étude qui n'a pas été intégrée à l'article scientifique. Les références de chaque chapitre sont incluses à la fin de leur section respective. Les références de l'introduction, de la conclusion et de l'annexe sont incluses à la fin du mémoire.

Je remercie les co-auteurs de cet article pour avoir élaboré ce projet de recherche novateur sur les isotopes stables dans les cernes d'arbres, et pour m'avoir ensuite confié ce projet avec confiance. Je les remercie également pour leurs commentaires judicieux et pour leur support financier à ce projet, conjointement au CRSNG et au FRQNT. Je tiens à remercier tout particulièrement mon co-directeur Étienne Boucher pour son support précieux et constant, sans qui tout ce travail n'aurait pu être possible. Il a su m'accompagner à chacune des étapes de la recherche : sur le terrain, en laboratoire, pour l'analyse des données, pour la rédaction et la révision des textes, pour les présentations orales et les affiches de conférences, auxquelles il m'a encouragée à participer, etc. Tout cela, en me donnant de précieux conseils et en m'éclairant sur les meilleures décisions à prendre. Je lui suis infiniment reconnaissante.

Je remercie Yves Bergeron, Danielle Charron et Igor Drobyshev, pour avoir facilité ma campagne d'échantillonnage à la station de recherche de Duparquet, ainsi qu'Anthoni Barbe et Pénélope Leclerc pour leur excellent travail comme aides de terrain. Puis, bien sûr, je remercie mon co-directeur Étienne Boucher qui m'a assisté tout au long de cette campagne d'une semaine.

Pour toutes les manipulations de laboratoire sur les isotopes stables, je ne peux que souligner l'aide précieuse d'Agnieska Adamowicz-Walczak et de Jean-François Hélie au GEOTOP, puis de Luc Arsenault, du magasin de chimie, qui ont toujours été très patients, éclairants et rigoureux. Je remercie également Daniel Lesieur et Luc Lauzon, du Centre d'Étude sur la Forêt (CEF), pour leur aide aux étapes du sablage des échantillons d'arbres et du broyage des cernes. Je remercie plus généralement le GEOTOP et le CEF qui permettent l'existence de ces laboratoires et l'accessibilité aux équipements nécessaires. Merci au CEF pour son appui financier lors de ma participation à l'EGU 2016 (*European Geophysical Union*), à Vienne, en Autriche. Merci enfin à tous les aides de laboratoire : Anthoni Barbe, Mathieu Gratton, Guillaume Proulx et Pénélope Leclerc.

J'aimerais également remercier toutes les personnes qui ont égayé mon quotidien au GEOTOP, notamment mes amies Jade Falardeau, toujours un rayon de soleil, et Pénélope Leclerc, qui en tant que collègue de laboratoire, a défriché le monde de la dendro-isotopie avec moi ! Finalement, je tiens à remercier du fond du cœur l'appui inconditionnel de mon copain, Nunzio Cotrufo, qui n'a jamais cessé de m'encourager et de croire en moi. Il a fait preuve d'une extrême patience et ce fut mon pilier pendant ces périodes de stress et de découragement qui parsèment parfois le parcours d'une maîtrise, spécialement durant la rédaction. Il mérite une mention d'honneur !

iv

## TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURESIX	
LISTE DES TABLEAUX	
LISTE DES ABRÉVATIONS, SIGLES ET ACRONYMES XV	
RÉSUMÉXVII	
INTRODUCTION	
0.1 Problématique	
0.2 État des connaissances	
0.2.1 La population de Thuja occidentalis au lac Duparquet	
0.2.2 La croissance radiale	
0.2.3 Les isotopes stables dans les cernes d'arbres	
0.3 Objectifs de l'étude	
0.4 Méthodologie	
CHAPITRE I UNPRECEDENTED WATER-USE EFFICIENCY RESPONSE TO RISING CO2 IN NORTH AMERICA'S OLDEST BOREAL TREES	
1.1 Abstract	
1.2 Introduction	
1.3 Results	

	1.3.1 Variations of $_{i}WUE$ , growth and tree-ring $\delta^{13}C$ 17
	1.3.2 Relationship with climate
1.4	Discussion
	1.4.1 <i>c</i> <sub>i</sub> response
	1.4.2 A and $g_s$ contribution
	1.4.3 Changes in <i>iWUE</i>
	1.4.4 Uncoupled <i>WUE</i> and growth
	1.4.5 Comparison with other trees stands
1.5	Conclusion
1.6	Material and methods
	1.6.1 Study site and sampling strategy
	1.6.2 Ring width chronology
	1.6.3 $\delta^{13}$ C chronology
	1.6.4 $\delta^{13}$ C correction
	1.6.5 Dendroclimatic analyses
	1.6.6 $\delta^{13}$ C-derived physiological parameters
	1.6.7 Theoretical scenarios for $c_i$ response under rising $c_a$
1.7	Supplementary information
	1.7.1 Regional Curve Standardization
	1.7.2 Signal strength statistics for the RCS-chronology
	1.7.3 Cohorts selected for $\delta^{13}C$ analysis
	1.7.4 Testing for differences between whole wood and holocellulose $\delta^{13}C$ 39

vi

	1.7.5 Tree appearance
	1.7.6 Correction for Suess effect and PIN correction
1.8	References
CH ∆ <sup>18</sup> ÉC	IAPITRE II <sup>3</sup> O DANS LES CERNES D'ARBRES : QUELLE INFORMATION SUR LES 2HANGES GAZEUX ?
2.1	Introduction
	2.1.1 Fractionnement isotopique de l'oxygène
	2.1.2 Modèle semi-qualitatif à isotopes combinés
2.2	Méthodologie
	2.2.1 Chronologie $\delta^{18}$ O
	2.2.2 Le $\delta^{18}$ O du bois complet et de l'holocellulose
2.3	Résultats
	2.3.1 Variations du $\delta^{18}O_{arbre}$
	2.3.2 Liens entre le $\delta^{18}O_{arbre}$ , le $\delta^{18}O_{prec}$ et le climat
2.4	Discussion
	2.4.1 Signal $\delta^{18}$ O des précipitations
	2.4.2 $\delta^{18}$ O : proxy de la conductance stomatale ?
2.5	Conclusion
2.6	Références
CONCLUSION	
ANNEXE A LA MINE BEATTIE-DONCHESTER	
RÉFÉRENCES	

vii

### LISTE DES FIGURES

τ	immo	
Ŀ	igure	

Page

0.1	Schéma représentant les interrelations complexes entre différents processus physiologiques de l'arbre, découlant d'une température élevée et de faibles précipitations et résultant en un cerne étroit (tiré de Fritts, 1976)
0.2	Schéma représentant les processus de fractionnement du <sup>13</sup> C au niveau de la chambre stomatale des feuilles et les composantes impliquées (tiré de McCarroll & Loader, 2004)
1.1	(A) Pooled annually-resolved $\delta^{13}$ C chronology and interpolated confidence interval (CI; grey shade). After 1850, data is corrected for Suess effect. $c_a$ (brown line) and the three theoretical $\delta^{13}$ C response scenarios to $c_a$ increase are also plotted (bold grey lines; S1, S2 and S3); (B) Ring width chronology, RCS-standardized with bootstrap 95 % CI interval (grey shade). The two chronologies are smoothed with a 50 yr Gaussian filter (bold line). P1 (1850-1950) and P2 (1951-2014) or shaded
	red and green respectively
1.2	Tree-ring $\delta^{13}C$ (corrected for Suess effect), derived physiological parameters ( $\Delta$ , $_iWUE$ , $c_a - c_i$ , $c_i / c_a$ and $c_a$ ) and tree growth index (rwi) plotted against $c_a$ . The scatter plot is divided in three periods: pre-industrial period (black, <1850), period 1 (P1, red, 1850-1950) and period 2 (P2, green, >1950). The theoretical scenario of $c_i$ response is identified for P1 and P2 (based on Saurer et al. 2004)

1.3	Climatic trends over 1900-2014 at Duparquet for total precipitation, mean and maximum temperature (black and grey lines respectively) and Canadian Drought Code (CDC; index). All climatic parameters are averaged over May to August of the current year
1.4	Localization of lake Duparquet (left) and sampled trees (right; stars)30
1.5	Regional curve obtained for RCS standardization
1.6	Expressed Population Signal (blue line with dotted line for the 0.85 threshold) and sample depth (black line) for the ring width index chronology
1.7	A) Lifespan of the eleven sampled trees selected for $\delta^{13}$ C-analysis B) Periods selected on each sample for $\delta^{13}$ C-analysis to form cohort 1 (right) and cohort 2 (left). The overlap (25 years) is shaded in gray
1.8	$\delta^{13}$ C value of Cohort 1 (red line, six trees from 1620 to 2014) and Cohort 2 (dotted red line, five trees from 1300 to 1644) and correlation over their common period (1620-1644, $r = 0.79$ , $p < 0.005$ )
1.9	$\delta^{13}$ C value for each year analyzed (left) and correlation (right) between $\delta^{13}$ C value of tree rings holocellulose and whole wood for 21 different years, spread along the 20 <sup>th</sup> and 21 <sup>st</sup> centuries40
1.10	Pictures of a typical sampled white cedar (left) and of roots following superficial cracks of the rocky shore (right)
1.11	Pooled $\delta^{13}$ C-chronology : raw data (blue line), corrected for Suess effect (black line) and after applying the PIN correction (yellow line). The three theoretical scenarios are also plotted in grey (S1, S2 and S3)
2.1	$\delta^{18}$ O du bois complet et de l'holocelullose pour chaque année d'analyse au cours des 20 <sup>e</sup> et 21 <sup>e</sup> siècles ( $n = 21$ )
2.2	Chronologie $\delta^{18}$ O de 1750 à 2014, lissée avec un filtre Gaussian de 50 ans (ligne en surgras)
2.3	$\delta^{18}O_{\text{prec}}$ (moyenne de avril à août) et $\delta^{18}O_{\text{arbre}}$ , de 1997 à 201058
A.1	Emplacement de la mine Beattie-Donchester en bordure du lac Duparquet

х

A.2	Durée de vie de la mine Beattie-Donchester (rectangle noir), $c_a$ (ligne
	brune), chronologie $\delta^{13}$ C, chronologie $\delta^{18}$ O et chronologie de largeurs de
	cernes (rwi)

#### LISTE DES TABLEAUX

#### Tableau

Page

# LISTE DES ABRÉVATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

A	Taux de photosynthèse
Amax	Capacité photosynthétique maximale
Ca	Concentration de CO2 atmosphérique (ppm)
Ci	Concentration intercellulaire de CO2 dans la feuille (ppm)
CDC	Canadian Drougth Code (indice de sécheresse canadien)
CI	Intervalle de confiance
EPS	Expressed population signal
EUE	Efficacité de l'utilisation de l'eau (trad. lib. pour <i>water-use</i> efficiency, W)
FACE	Free-air CO2 enrichment
fd	<i>First difference</i> (différence première : différence avec la valeur précédente)
gs	Conductance stomatale pour la vapeur d'eau
<sub>i</sub> EUE	Efficacité intrinsèque de l'utilisation de l'eau en µmol mol <sup>-1</sup> (trad. lib. pour <i>intrinsic water-use efficiency</i> , <i>iWUE</i> )
iWUE	Intrinsic water-use efficiency (µmol mol <sup>-1</sup> )
PIN	Pre-industrial
ppm	Parties par million

xvi

Ptot	Précipitations totales
RCS	<i>Regional Curve Standardization</i> (Standardisation par une courbe régionale)
rwi	Indice des largeurs de cerne (ring width index)
Tmax	Température maximale
Tmean	Température moyenne
Tmoy	Température moyenne
W	Water use efficiency
$\delta^{13}C$	Rapport entre <sup>13</sup> C et <sup>12</sup> C, standardisé relativement au rapport <sup>13</sup> C/ <sup>12</sup> C d'une référence internationale, exprimé en parties par mille (‰ VPDB)
$\delta^{13}C_{air}$	$\delta^{13}$ C du CO <sub>2</sub> dans l'atmosphère
$\delta^{13}C_{\text{cor}}$	Correction appliquée à $\delta^{13}C_{raw}$ pour l'effet Suess
$\delta^{13}C_{raw}$	Données brutes de $\delta^{13}$ C (raw data)
$\delta^{13}C_{\text{tree}}$	$\delta^{13}$ C du bois de l'arbre
$\delta^{18}O$	Rapport entre <sup>18</sup> O et <sup>16</sup> O, standardisé relativement au rapport <sup>18</sup> O/ <sup>16</sup> O d'une référence internationale, exprimé en parties par mille (‰ VSMOW)
$\delta^{18}O_{\text{arbre}}$	$\delta^{18}$ O du bois de l'arbre
$\delta^{18}O_{prec}$	$\delta^{18}$ O de l'eau des précipitations

### RÉSUMÉ

Les arbres sont aujourd'hui exposés à des concentrations atmosphériques de  $CO_2$  ( $c_a$ ) jamais atteintes depuis des milliers de générations d'arbres. L'augmentation de ca risque d'affecter la production primaire nette à l'échelle planétaire, ainsi que le bilan des échanges gazeux d'eau et de CO<sub>2</sub> entre la couverture végétale et l'atmosphère. L'objectif de cette étude était d'évaluer la réponse physiologique (croissance radiale et échanges gazeux) des plus vieux arbres de la forêt boréale canadienne (population de *Thuja occidentalis* au lac Duparquet en Abitibi) à l'augmentation de  $c_a$  et à la variabilité climatique. Pour ce faire, nous avons produit et analysé une longue chronologie multiproxy de cernes d'arbres ( $\delta^{13}$ C,  $\delta^{18}$ O et croissance latérale) de 1300 à 2014. Cette étude a permis de documenter la plus forte augmentation de l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (*EUE*; + 59 %) en Amérique du Nord, provoquée par la hausse de  $c_a$ . Les précipitations ont un effet négatif sur *EUE*, mais elles n'expliquent que sa variabilité interannuelle, puisque le climat s'humidifie. Cette acclimatation des échanges gazeux s'est faite en deux temps. De 285 à 312 ppm de  $c_{\rm a}$ , la concentration interne de CO<sub>2</sub> dans les feuilles ( $c_i$ ) est demeurée stable, conduisant à une forte hausse de *iEUE*. Lorsque  $c_a$  a atteint 312 ppm, les arbres ont commencé à maintenir un rapport  $c_i/c_a$  constant, résultant en une hausse plus modérée de  $_iEUE$ . Quant au rapport  $\delta^{18}O$ , il ne s'est pas révélé un indicateur fiable de la conductance stomatale et n'a donc pas contribué à évaluer les échanges gazeux. Par contre, il s'avère un proxy climatique prometteur. Cette forte hausse de iEUE dans un site xérique, dans un climat qui s'humidifie et avec une augmentation de 40 % de  $CO_2$  dans l'atmosphère n'est pas associée à une croissance radiale sans précédent. La croissance de la tige est plutôt dépendante des précipitations et sa sensibilité hydroclimatique ne s'est pas amenuisée. Ces résultats démontrent que la photosynthèse de ces thuyas est saturée aux concentrations actuelles de CO<sub>2</sub>. D'autres facteurs limitants, telle que la disponibilité en nutriments, ne permettent pas à ces arbres de puiser une part supplémentaire de carbone, malgré une acclimatation très active de leurs échanges gazeux.

**Mots-clés :** Efficacité d'utilisation de l'eau, échanges gazeux, réponse au CO<sub>2</sub>, croissance radiale, isotopes stables du carbone et de l'oxygène, *Thuja occidentalis* 

i i

#### INTRODUCTION

#### 0.1 Problématique

Les émissions anthropiques et les changements d'utilisation des terres ont entraîné une augmentation de 40 % de la concentration de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère depuis 1850, le début de la période industrielle (GIEC, 2013). Ainsi, les arbres sont aujourd'hui exposés à des concentrations atmosphériques de CO<sub>2</sub> ( $c_a$ ) inégalées depuis des milliers de générations d'arbres à l'échelle planétaire. En effet,  $c_a$  atteint aujourd'hui 407 ppm (Earth System Research Laboratory (ESRL), 2017), alors que cette concentration n'avait pas dépassé 290 ppm depuis au moins 400 000 ans (Petit et al. 1999).

Chez les espèces d'arbres dites en C<sub>3</sub> (mécanisme de fixation du carbone), les études en milieu contrôlé et les études de fumigation artificielle de CO<sub>2</sub> à l'extérieur (*Free-air*  $CO_2$  enrichment; FACE) ont démontré qu'une augmentation de  $c_a$  entraîne généralement une augmentation de la photosynthèse (A) ainsi qu'une réduction de la conductance stomatale pour la vapeur d'eau (g<sub>s</sub>) (Norby et al. 2010; Ainsworth & Rogers, 2007; Drake et al. 1997). Toutefois, la réponse est très variable d'une espèce et d'un site à l'autre, d'autant plus en milieu naturel.

Or, des changements dans le taux de A et de  $g_s$  peuvent modifier non seulement l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (*¡EUE*, trad. lib., le rapport de A sur  $g_s$ ) et la quantité totale de carbone fixé par les arbres, mais également le bilan des échanges gazeux d'eau et de CO<sub>2</sub> entre la canopée et l'atmosphère, via les stomates (Voelker et al. 2016; Ehleringer & Cerling, 1995). Cet ajustement des échanges gazeux aura un impact sur la productivité des forêts, mais également sur les cycles globaux du carbone et de l'eau (Keenan, 2013, Voelker et al. 2016). Il importe donc d'améliorer la connaissance sur l'adaptation des échanges gazeux des arbres à l'augmentation de  $c_{a}$ , pour une multitude d'espèces et de sites en milieu naturel, afin de mieux modéliser et prédire les changements dans ces processus globaux (Voelker et al. 2016). Cela permettra également de mieux ajuster les modèles climatiques couplés au cycle du carbone (Norby et al. 2010), en ce qui concerne notamment la part de la rétroaction négative de la forêt à l'augmentation de  $c_{a}$ . Par exemple, si les modèles végétaux prédisent une augmentation des puits de carbone par stimulation de la photosynthèse, cela pourrait ralentir la hausse de  $c_{a}$ .

Le présent mémoire s'intéresse à la réponse physiologique à long terme de la plus vielle population de *Thuja occidentalis* L. (thuya occidental) de la forêt boréale canadienne, relativement aux changements de  $c_a$ . Les facteurs climatiques sont également à l'étude, puisque leur variabilité peut influencer la réponse des arbres et avoir un effet cumulatif. L'analyse des échanges gazeux est couplée à celle de la croissance radiale.

Pour ce faire, trois indicateurs des cernes d'arbres sont étudiés : les largeurs de cernes, les isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}$ C) et les isotopes stables de l'oxygène ( $\delta^{18}$ O). Ces données sont des indicateurs pour la productivité des arbres et pour les échanges gazeux. Nous avons donc produit la plus longue chronologie multi-indicateurs et de résolution annuelle de l'Amérique du Nord, sur des arbres vivants.

Une chronologie multi-indicateurs qui s'étend sur une aussi longue période permet de comparer les conditions préindustrielles et post-1850. De 1300 à 1850, *c*<sub>a</sub> a varié légèrement entre 276 ppm et 285 ppm (Francey et al. 1999). À partir de 1850, *c*<sub>a</sub> a augmenté progressivement de 285 ppm à 398 ppm en 2014, l'année d'échantillonnage des arbres (McCarroll & Loader, 2004; ESRL, 2017). Cette aussi longue couverture est un grand avantage puisque la plupart des études dendrochronologiques ne couvrent pas la période avant 1900, étant donné la longévité maximale de la majorité des populations d'arbres en milieu naturel. C'est aussi un avantage par rapport aux expérimentations

FACE, qui induisent plutôt des changements drastiques de  $c_a$ , ce qui n'est pas représentatif des conditions naturelles où la hausse est plutôt lente et progressive (Voelker et al. 2016). Par ailleurs, l'étude d'une population multiséculaire et inéquienne permet d'éviter les facteurs confondants reliés à l'effet d'âge (voir section 1.6).

#### 0.2 État des connaissances

#### 0.2.1 La population de *Thuja occidentalis* au lac Duparquet

La population multiséculaire de Thuja occidentalis au las Duparquet a fait l'objet de plusieurs études jusqu'à maintenant. Découverts en 1987 par Archambault et Bergeron (1992), les arbres ont pour la plupart plus de 500 ans, le plus vieux atteignant même aujourd'hui 835 ans. Ils ont une croissante très lente avec une moyenne de largeur de cerne de 0,36 mm (Archambault et Bergeron, 1992). Ces thuyas à grande longévité croissent sur les berges xériques des îles et des péninsules du lac, constituées de caps rocheux, à une élévation variant de 1 à 2 m par rapport au niveau du lac en période d'étiage. Ainsi, ils peuvent parfois être brièvement inondés lors de crues printanières extrêmes (Denneler et al. 2008). Ils ne subissent peu ou pas d'effet de compétition puisqu'ils sont généralement isolés sur les berges, sauf dans les cas de marcottage, où deux ou plusieurs tiges de thuyas croissent à proximité. Tel qu'observé sur une population de Thuja occidentalis similaire en Ontario (Matthes-Sears et al. 1995), le sol mince et éparse est pauvre en nutriments et les racines sont contraintes par l'espace, puisqu'elles s'insèrent dans les fractures de la roche-mère. Cette faible densité et la nature rocheuse du substrat sont par ailleurs favorables à la protection contre les feux, puisqu'ils ralentissent leur propagation, et contribuent ainsi à la longévité des arbres (Archambault & Bergeron, 1992).

Des études dendroclimatiques de Girardin et al. (2004) et Archambault & Bergeron (1992) sur cette population de thuyas ont démontré une corrélation entre la croissance radiale des thuyas et l'indice de sécheresse canadien (Canadian drought code; CDC)

pour le mois de juillet et une corrélation entre la croissance radiale et les précipitations de juin, respectivement. De plus, à partir de dendromètres, Denneler et al. (2010) ont observé que la majorité du bois est formée du début de juin à la mi-juillet (bois initial), mais qu'une meilleure corrélation existe entre la croissance radiale quotidienne du bois final (mi-juillet à la fin d'août) et les précipitations. L'analyse des cicatrices glacielles sur ces thuyas ainsi que sur le frêne noire (*Fraxinus nigra*) a révélé que le niveau d'eau du lac Duparquet a augmenté et que la fréquence des feux a diminué depuis 1850 (Denneler et al. 2008).

En somme, le contexte écologique ainsi que les liens entre le climat et la croissance radiale de cette population sont assez bien connus. Toutefois, aucune étude ne s'est penchée sur l'analyse des isotopes stables dans les cernes de croissance, ainsi que sur la réponse de ces arbres à l'augmentation de  $c_a$ .

#### 0.2.2 La croissance radiale

La largeur d'un cerne d'arbre est un indicateur de la croissance radiale annuelle de sa tige. Cette croissance radiale est le résultat de la division cellulaire du cambium et du grossissement ultérieur de ces cellules (Fritts, 1976). Ainsi, les facteurs qui affectent l'activité cambiale sont également ceux qui déterminent la largeur des cernes. Wilson et Howard (1968) présentent conceptuellement le cambium comme une usine de fabrication de cellules qui dépend de la disponibilité en matériaux (CO<sub>2</sub>, minéraux), en eau et en source d'énergie (soleil), ainsi que de la présence d'hormones de croissance et d'une température favorable aux processus d'assimilation. Les arbres étant immobiles, les facteurs susceptibles de varier d'une année à l'autre sont la concentration atmosphérique de CO<sub>2</sub>, le climat, les perturbations (feux, blessures, maladies et épidémies) et la dynamique de peuplement (compétition). Les conditions du site, tels que la nature du sol et son contenu en nutriments, n'ont qu'une très faible variabilité interannuelle.

Considérant l'importance du CO<sub>2</sub> comme substrat de la photosynthèse et donc pour la fabrication et la croissance des cellules, l'hypothèse d'une fertilisation des forêts par l'augmentation du CO<sub>2</sub> a été avancée et testée par plusieurs chercheurs (Hung et al. 2007 et références citées). Cette hypothèse stipule que la hausse de  $c_a$  aura un impact positif sur la croissance des arbres. Les résultats démontrent qu'il existe une grande variabilité et que d'autres conditions écologiques, tels que le niveau de stress hydrique et la disponibilité en azote, modulent la réponse de la croissance au CO<sub>2</sub> (Huang et al. 2007). Par exemple, des études dendrochronologiques au Canada (Girardin et al. 2011) et plus globalement dans l'hémisphère Nord (Gedalof & Berg, 2010) révèlent que seule une faible proportion des peuplements étudiés ont vu leur croissance radiale augmentée en réponse à la hausse de  $c_a$ .

Pour leur part, les paramètres climatiques, tels que la température, la radiation solaire, les précipitations et l'humidité relative, ont un impact sur la croissance radiale via une multitude de processus interreliés (Fritts, 1976; figure 0.1). Par exemple, une température élevée et de faibles précipitations augmentent le stress hydrique et réduisent la production photosynthétique, ce qui diminue la production de matériaux et d'hormones de croissance, résultant en une baisse de la production de cellules par le cambium (Fritts, 1976; figure 0.1).

Ainsi, la croissance annuelle est le résultat cumulatif des processus ayant contrôlé la production cellulaire durant la saison de croissance, dont les effets combinés de  $c_a$  et des différents paramètres climatiques peuvent être complexes (Fritts, 1976).





#### 0.2.3 Les isotopes stables dans les cernes d'arbres

L'utilisation des rapports isotopiques du carbone et de l'oxygène dans les cernes d'arbres est plutôt récente (début des années 1990). De nombreuses recherches ont démontré leur potentiel intéressant pour l'étude des échanges gazeux (Voelker et al. 2016; Grams et al. 2007; Saurer et al. 2004) et pour les reconstitutions climatiques (Jones & Mann, 2004; McCarroll & Loader, 2004). De plus, les avancées technologiques associées à la spectrométrie de masse permettent aujourd'hui de procéder à l'analyse isotopique d'une plus grande quantité d'échantillons et ce, à moindre coût qu'auparavant (McCarroll & Loader, 2004).

Les isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}$ C) et de l'oxygène ( $\delta^{18}$ O) fixés dans la cellulose de la tige de l'arbre témoignent des processus par lesquels l'arbre transforme le carbone

de l'air et l'oxygène de l'eau en réponse aux changements environnementaux et climatiques, à travers divers mécanismes physiques, chimiques et biologiques. En effet, ces derniers entraînent un fractionnement des isotopes, c'est-à-dire une discrimination plus ou moins grande vis-à-vis de l'isotope <sup>13</sup>C versus <sup>12</sup>C ( $\delta^{13}$ C), ou <sup>18</sup>O versus <sup>16</sup>O ( $\delta^{18}$ O) à différentes étapes durant le processus de fixation de ces éléments dans le bois (Gessler et al. 2014; McCarroll & Loader, 2004). La valeur de  $\delta^{13}$ C s'exprime en ‰ relatif, par rapport au standard VPDB, tel que calculé au laboratoire du GEOTOP. La valeur  $\delta^{18}$ O s'exprime aussi en ‰ relatif, cette fois par rapport au standard VSMOW. Seules les plantes en C<sub>3</sub> sont utiles en dendro-isotopie, car les plantes en C<sub>4</sub> et CAM utilisent des processus de photosynthèse différents qui ne permettent pas de faire un lien direct entre les paramètres environnementaux et les rapports isotopiques du bois (McCarroll & Loader, 2004).

La théorie du fractionnement ( $\Delta$  ‰) du carbone pour expliquer la composition isotopique ( $\delta^{13}C_{tree}$ ) des plantes a été développée par Farquhar et Learyb (1982). Le fractionnement a lieu principalement lors de deux étapes au niveau de la chambre stomatale de la feuille. D'une part, fractionnement constant de 4,4 ‰ (*a*) a lieu lors de la diffusion de l'air dans la chambre stomatale. D'autre part, lors de la carboxylation, le <sup>13</sup>C est discriminé par la Rubisco ( $b \approx 27$  ‰), l'enzyme responsable de la fixation du carbone lors de la photosynthèse. Or, le fractionnement final est dépendant du rapport entre la concentration intracellulaire ( $c_i$ ) et la concentration atmosphérique ( $c_a$ ) en dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) de la feuille ( $c_i/c_a$ ). Il se calcule à l'aide du modèle mécanistique suivant (équation 0.1; McCarroll & Loader, 2004) :

$$\Delta \%_0 \approx \delta^{13} C_{air} - \delta^{13} C_{arbre} = a + (b-a) \frac{c_i}{c_a}$$
(0.1)

Le fractionnement se calcule donc comme la différence entre le rapport isotopique de l'air ( $\delta^{13}C_{air}$ ) et celui des cernes d'arbre ( $\delta^{13}C_{arbre}$ ). Il est important de préciser toutefois que la valeur de  $\delta^{13}C_{arbre}$  est une mesure intégrée de la signature isotopique de tous les sucres utilisés pour former le cerne durant la saison de croissance, y compris les sucres

emmagasinés l'hiver précédent sous forme d'amidons et remobilisés au printemps (Gessler et al. 2014).

Étant donné que  $\delta^{13}C_{arbre}$ ,  $\delta^{13}C_{air}$ , *a*, *b* et *c*<sub>a</sub> sont des variables connues, il est possible de calculer le *c*<sub>i</sub> annuel, par résolution d'équation. Ensuite, la valeur annuelle moyenne de *iEUE* peut également être dérivée à partir du *c*<sub>i</sub> annuel, selon le modèle suivant (équation 0.2; Ehleringer et al. 1993) :

$$iEUE = \frac{A}{g} = \frac{c_a - c_l}{1.6}$$
 (0.2)

Ce rapport reflète l'efficacité de l'arbre à limiter ses pertes en eau par évaporation tout en optimisant sa production photosynthétique, principalement en contrôlant l'ouverture stomatale.

En résumé, il est possible de calculer  $c_i$  et *iEUE* à partir du rapport  $\delta^{13}$ C des cernes d'arbres, deux paramètres qui nous renseignent sur la réponse des échanges gazeux des arbres aux conditions environnementales. Par exemple, le taux de photosynthèse et la conductance stomatale, qui déterminent  $c_i$  et *iEUE*, sont tous deux des processus qui dépendent de  $c_a$  (tel que discuté précédemment dans la section « problématique » de l'introduction), mais aussi des facteurs climatiques, tels que l'ensoleillement, la température, l'humidité de l'air et du sol et les épisodes de pluies et de sécheresses (Roden & Farquhar, 2012; Gessler et al. 2014; McCarroll & Loader, 2004). La figure 0.2 schématise les principaux paramètres qui entrent en jeu lors du fractionnement isotopique du carbone. De plus amples détails sont fournis dans la section 1.6 du chapitre I.





En ce qui concerne le rapport isotopique de l'oxygène ( $\delta^{18}$ O), sa valeur finale dans le bois d'un cerne de croissance dépend dans un premier temps du rapport  $\delta^{18}$ O de la source d'eau (H<sub>2</sub>O) puisée par l'arbre, tributaire elle-même du rapport  $\delta^{18}$ O des précipitations et de la disponibilité en eau dans le sol (quantité, profondeur et temps de résidence). Toutefois, il est aussi modifié par le fractionnement au niveau du stomate lorsque l'arbre transpire. Comme l'isotope <sup>16</sup>O est plus léger que l'isotope <sup>18</sup>O, il s'évapore plus rapidement, entraînant un enrichissement en <sup>18</sup>O lors d'épisodes plutôt secs et de température élevée. Dans une moindre mesure, il y a des échanges entre l'oxygène de l'eau de la sève élaborée et celui de la sève brute, ce qui modifie légèrement le rapport isotopique. Cela a pour effet d'atténuer le signal climatique, mais le phénomène reste marginal (Gessler et al. 2014 ; McCarroll & Loader, 2004).

En raison de l'enrichissement en <sup>18</sup>O par évapotranspiration à travers les stomates, la valeur de  $\delta^{18}$ O est parfois utilisée comme un indicateur de la conductance stomatale des arbres (Barbour & Farquhar, 2000). Utilisé conjointement au rapport  $\delta^{13}$ C dans un modèle semi-qualitatif (Grams et al. 2007), le rapport  $\delta^{18}$ O peut permettre de déduire des changements dans A ou g<sub>s</sub> des plantes si certaines conditions sont remplies. Ce

modèle semi-qualitatif ainsi que la théorie de fractionnement seront expliqués plus en détail au chapitre II.

Dans la présente étude, les informations tirées de la chronologie  $\delta^{18}$ O n'ont pas permis de l'utiliser comme un proxy de la conductance stomatale. Cet indicateur n'a donc pas été utilisé pour évaluer la réponse des échanges gazeux des arbres et n'est pas intégré à l'étude principale, présentée sous forme d'article scientifique au chapitre I. Néanmoins, le chapitre II du présent mémoire est consacré à la valeur  $\delta^{18}$ O des cernes d'arbres, puisqu'il s'agit tout de même d'un indicateur innovateur et qu'il s'est révélé un bon proxy climatique.

#### 0.3 Objectifs de l'étude

Le présent mémoire est divisé en deux chapitres. Le chapitre I présente l'étude principale sous forme d'article scientifique et la section d'informations complémentaires qui l'accompagne, toutes deux rédigées en anglais. En lien avec le chapitre I, l'annexe A présente des informations relatives à la Mine Beattie-Donchester, située en bordure du lac Duparquet.

Les objectifs de l'étude présentée au chapitre I sont :

- i. évaluer l'impact de l'augmentation de  $c_a$  sur les échanges gazeux, sur l'iEUE et sur la croissance radiale des arbres;
- ii. déterminer si des changements dans les échanges gazeux entraînent des changements dans la croissance radiale;
- iii. évaluer l'impact du climat sur la variabilité de iEUE et de la croissance radiale des arbres.

Le chapitre II a pour objectif d'évaluer le potentiel du rapport  $\delta^{18}$ O dans les cernes d'arbres des thuyas de Duparquet, comme indicateur pour les échanges gazeux. Il

présente la théorie, la méthodologie, les résultats et l'analyse entourant l'indicateur  $\delta^{18}$ O, ainsi que la justification de son exclusion de l'étude principale.

#### 0.4 Méthodologie

Tous les détails de la méthodologie sont inclus dans la section 1.6 du chapitre I et dans la section 2.2 du chapitre II.

.

.

#### CHAPITRE I

# UNPRECEDENTED WATER-USE EFFICIENCY RESPONSE TO RISING CO<sub>2</sub> IN NORTH AMERICA'S OLDEST BOREAL TREES

Claudie Giguère-Croteau<sup>1,2</sup>, Étienne Boucher<sup>2</sup>, Yves Bergeron<sup>1,4</sup>, Martin Girardin<sup>3</sup> and Igor Drobyshev<sup>4,5</sup>

<sup>1</sup>Center for Forest Research (CEF), Université du Québec à Montréal

<sup>2</sup>GEOTOP, Université du Québec à Montréal

<sup>3</sup>Laurentian Forestry Centre, Canadian Forest Service, Natural Resources Canada <sup>4</sup>Institut de recherche en foresterie, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue <sup>5</sup>Southern Swedish Forest Research Centre, Swedish University of Agricultural

Sciences

#### 1.1 Abstract

Due to anthropogenic emissions and changes in land use, trees are nowadays exposed to atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations  $(c_a)$  that were never reached during the previous 400,000 years (thousands of tree generations). How trees adapt to this new environmental condition will modulate leaf-gas exchange, plant water use efficiency and forest productivity. The aim of this study is to assess leaf-gas exchange acclimation of Canada's oldest boreal trees (*Thuja occidentalis*, 1300-2014) to rising  $c_a$ , its impact on growth and interaction with climate. This multi-centennial record of annually resolved tree-ring width and tree-ring  $\delta^{13}$ C series allow for thorough and temporallycontinuous investigation of living trees response, including a long pre-industrial period under natural conditions. We present evidence of one of the strongest, non-linear and unequivocal post-industrial increase in intrinsic water use efficiency (*WUE*) ever documented (+ 59 %) in northeastern America. From 280 to 312 ppm, leaf internal CO<sub>2</sub> concentration  $(c_i)$  remained constant, leading to a strong i WUE increase. When  $c_a$  raised above 315 ppm, a constant  $c_i/c_a$  was maintained, leading to a moderate *WUE* increase. This high iWUE increase in a xeric site, along with a wetting climate and 40 % increase in CO<sub>2</sub> availability, is not associated with any unprecedented stem growth. Our results emphasize how other limiting factors, such as nutrient availability, keep some trees from being a potential carbon sink for supplementary anthropogenic emissions, despite improvement of *WUE* and active acclimation of leaf-gas exchange.

# Keywords: water-use efficiency, leaf gas exchange, CO<sub>2</sub> fertilization, stable isotopes of carbon, tree rings, *Thuja occidentalis*

#### 1.2 Introduction

Anthropogenic emissions and changes in land use are responsible for a 40 % increase in atmospheric CO<sub>2</sub> concentration ( $c_a$ ) since the beginning of the industrial period. Plants have not been exposed to concentrations above 290 ppm during at least the last 400 000 years (Petit et al . 1999). Controlled chambers and FACE experiments suggest that net primary production (NPP) and gas exchanges between the canopy and the atmosphere will adjust to increasing  $c_a$  (Norby et al. 2010; Ainsworth and Rogers, 2007; Drake et al. 1997), with significant potential impacts on forest productivity, as well as global carbon and water cycles (Keenan, 2013; Voelker et al. 2016). Thus, improving our understanding of leaf-gas exchange responses to CO<sub>2</sub> across a wide range of species and sites in natural environments is essential to accurately model and predict these global processes (Voelker et al. 2016).

Acclimation of  $C_3$  plants to rising  $c_a$  implies a physiological adjustment of both photosynthesis (A) and stomatal conductance  $(g_s)$  that determine the optimal internal  $CO_2$  concentrations ( $c_i$ ) (Voelker et al. 2016; Ehleringer & Cerling, 1995). Three theoretical scenarios have been proposed as guidelines to interpret possible acclimation strategies based on  $c_i$  response (Saurer et al. 2004; figure 1.1): S1)  $c_i$  remains constant although  $c_a$  increases ( $c_i$  = constant); S2)  $c_i$  increases proportionally to  $c_a$  $(c_i/c_a = \text{constant})$ ; S3)  $c_i$  increases at the same rate as  $c_a$  ( $c_a$ - $c_i = \text{constant}$ ). Each of these scenarios leads to drastically different changes in A and gs, and thus in plant intrinsic water use efficiency (*iWUE*, the ratio between A and  $g_s$ ). For example, keeping a constant  $c_i$  while  $c_a$  rises (S1) implies a strong increase in assimilation and/or a decrease of stomatal conductance, leading to a significant increase in WUE. In contrast, a constant  $c_a - c_i$  (S3) would imply almost no change in A,  $g_s$  and WUE. Up to now, there is no clear line of evidence that points out to a single lifetime-valid acclimation strategy. On the contrary, the concept of "optimal stomatal behavior" implies that woody plants shift along a continuum of strategies, yielding non-linear responses to rising  $c_a$  (Voelker et al. 2016). According to that concept, a commonly observed shift in strategies consists in the maximization of C gains at low ca and in drought avoidance at higher  $c_a$ , as photosystems become saturated.

While this optimal stomatal behaviour was evidenced by a meta-analysis of  $c_i$  patterns along a wide range of  $c_a$  (Voelker et al. 2016), it is still unclear how forest productivity is affected by such changes. A reasonable hypothesis would be that any increase in assimilation rate (e.g. S1 or S2) would enhance stem growth, as stipulated by the CO<sub>2</sub> fertilization hypothesis (Huang et al. 2007). While this process has been elucidated mainly from controlled elevated-CO<sub>2</sub> experiments (Drake et al. 1997 and references therein), tree-ring-based studies have found very little evidence to support a widespread fertilization of forest stands, at least in the boreal biome (Gedalof & Berg, 2010; Girardin et al. 2016). However, these studies have only rarely been coupled to a thorough and temporally-continuous investigation of gas exchange response to  $c_a$ . As a consequence, considerable uncertainties persist concerning the physiological processes controlling acclimation of trees to  $c_a$  enrichment.

Here, we report on the physiological response of a population of long-lived white cedars (*Thuja occidentalis* L.) to rising  $c_a$ . We produced the longest (1300-2014), annually-resolved multi-proxy tree ring chronologies in eastern North America, from ring widths and stable isotopes of carbon ( $\delta^{13}$ C) (section 1.6 Material and methods). We examined the response of leaf-gas exchanges, water use efficiency and growth to rising  $c_a$  and climate variability. The sampled white cedars grow on xeric rocky shores of lake Duparquet, at the southern limit of the boreal forest (48,47° N, -79,27° W) in Northeastern Canada (figure 1.4). Forty of the 57 sampled trees have more than 500 years and most of them are still alive. The oldest has even reached 832 years. These old trees present a typical long-living aspect with very slow growth, loss of apical dominance, gnarled appearance and low height (Archambault & Bergeron, 1992). Their roots follow superficial cracks with very little soil. A RCS-standardized ring width chronology was produced from absolutely dated ring width measurements of all trees (1300-2014), along with annually-resolved pooled  $\delta^{13}$ C-chronology (1300-2014) from only two changing cohorts of 5 and 6 trees respectively.

To reconstruct long-term  $c_i$  response of trees, we derived  $c_i$  from tree-ring  $\delta^{13}$ C value, based on the mechanistic model of <sup>13</sup>C fractionation at leaf-level ( $\Delta \% \approx \delta^{13}$ C<sub>air</sub> -  $\delta^{13}$ C<sub>tree</sub> =  $a + (b - a) (c_i / c_a)$ ; Farquar et al. 1982; section 1.6 Material and methods).  $\delta^{13}$ C value is the ratio between <sup>13</sup>C and <sup>12</sup>C, standardized relatively to the <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C ratio of an international reference and expressed in parts per mil (% VPDB). Then, we inferred *WUE* from  $c_i$  (*WUE* = A/g<sub>s</sub> = ( $c_a \cdot c_i$ )/1.6; Ehleringer et al. 1993). *WUE* does not include respiratory carbon loss, so it is only a component of whole plant water-use efficiency (*W*), which is the ratio of carbon uptake to water loss (Saurer et al. 2004).

#### 1.3 Results

#### 1.3.1 Variations of *WUE*, growth and tree-ring $\delta^{13}C$

Our multi-centennial analysis of  $\delta^{13}$ C-derived physiological parameters reveals that old growth white cedars have acclimated to rising  $c_a$  in two main steps. As  $c_a$  starts rising slowly and steadily from 285 ppm to 312 ppm (period 1: 1850-1950),  $c_i$  decreases slightly. During period 1, a 31.5 ppm increase in  $c_a$  co-occurs with an average 2.4 ppm decrease in  $c_i$  (figure 1.2; table 1.1). Therefore, fractionation against heavier isotopes lowers as  $c_i/c_a$  decreases, and tree rings become unprecedentedly <sup>13</sup>C-enriched. This translates into a 27 % increase of  $_iWUE$  in about a hundred years, from the preindustrial mean (81.9) to 104 µmol.mol<sup>-1</sup> in 1950 (table 1.1). This response matches that predicted by the theoretical scenario 1 (maintaining a constant  $c_i$ , figure 1.1A).

When  $c_a$  reaches 312 ppm,  $c_i$  starts rising proportionally to  $c_a$  (figure 1.2). This results in a constant  $c_i/c_a$  (0.48) (period 2: 1950 to 2014; table 1.1), and the consequent lack of trend in tree-ring  $\delta^{13}$ C. Values however remain systematically higher than those found for the pre-industrial period. In accordance with scenario 2, a constant  $c_i/c_a$  implies that *iWUE* keeps increasing under rising  $c_a$ , although at a lower rate. Nowadays, *iWUE* has reached 130.5 µmol.mol<sup>-1</sup>, which represent an increase of 59 % compared to the pre-industrial average (table 1.1).

Growth indexes do not display anomalous trends during period 1 or period 2 (or both combined) (figure 1.2). Overall, the 20<sup>th</sup> century represents a period of favorable, yet not unprecedented growth (figure 1.1B). Indeed, it represents the third most productive century, preceded by the 16<sup>th</sup> and the 19<sup>th</sup> centuries.



**Figure 1.1** (A) Pooled annually-resolved  $\delta^{13}$ C chronology and interpolated confidence interval (CI; grey shade). After 1850, data is corrected for Suess effect ( $\delta^{13}$ C<sub>cor</sub>).  $c_a$  (brown line) and the three theoretical  $\delta^{13}$ C response scenarios to  $c_a$  increase are also plotted (bold grey lines; S1, S2 and S3); (B) Annually-resolved ring width index chronology, RCS-standardized with bootstrap 95 % CI interval (grey shade). The two chronologies are smoothed with a 50 yr Gaussian filter (bold line).

P1 (1850-1950) and P2 (1951-2014) are shaded red and green respectively.


**Figure 1.2** Tree-ring  $\delta^{13}$ C (corrected for Suess effect), derived physiological parameters ( $\Delta$ , *iWUE*,  $c_a - c_i$ ,  $c_i/c_a$  and  $c_i$ ) and tree growth index (rwi) plotted against  $c_a$ . The scatter plot is divided in three periods: pre-industrial period (black, <1850), period 1 (P1, red, 1850-1950) and period 2 (P2, green, >1950). The theoretical scenario of  $c_i$  response is identified for P1 and P2 (based on Saurer et al. 2004).

**Table 1.1** $_{i}WUE$  (µmol.mol<sup>-1</sup>),  $c_{i}$  (ppm),  $c_{a}$  (ppm),  $c_{i}/c_{a}$  and  $\delta^{13}C$  (‰) averagevalue during pre-industrial period (1300-1850), and changes during P1 (1850–1950)and P1 + P2 (1850-2014) with end value and corresponding differences from the pre-

	Dec. inductrial	P1 ch	ange	P1 + P2 change		
	mean	End value	∆ units ∆ %	End value	$\Delta$ units $\Delta$ %	
i <i>WUE</i>	81.88	104.02	22.15 27%	130.45	48.58 59%	
Cı	149.72	150.20	0.48 0%	190.68	40.95 27%	
Ca	280.73	312.20	31.47 11%	398.60	117.88 42%	
ci/ca	0.53	0.47	-0.05 -9.5%	0.48	-0.05 -8.9%	
δ <sup>13</sup> C	-22.79	-21.50	1.15 5.1%	-21.72	1.07 4.7%	

industrial	mean	$(\Delta$	in	units	and	%	).
							/•

**Table 1.2**Correlations between raw data and first difference (difference with<br/>previous value) respectively ( $_{raw}/_{fd}$ ) of  $\delta^{13}$ C-derived  $_{i}WUE$  (µmol mol<sup>-1</sup>),  $\delta^{18}$ O<br/>value (‰), ring width index (rwi) and total precipitation (Ptot; mm), maximum<br/>temperature (Tmax; °C) and Canadian Drought Code (CDC), from 1900 to 2014. All<br/>climatic parameters are averaged over May to August of current year.

	iWUE <sub>raw/fd</sub>	rwi <sub>raw/fd</sub>
rwi <sub>raw/fd</sub>	0.18 /-0.21*	
Ptotraw/fd	0.28*/-0.45**	0.39**/ 0.24*
Tmax <sub>raw/fd</sub>	0.26*/0.33**	-0.15 /-0.09
Tmoy <sub>raw/fd</sub>	0.11 / 0.21*	-0.19* /-0.07
CDC <sub>raw/fd</sub>	-0.18 / 0.43**	-0.43** /-0.23*

\* p < 0.05; \*\* p < 0.005

#### 1.3.2 Relationship with climate

During the 20<sup>th</sup> and early 21<sup>st</sup> centuries, *WUE* (first differences) is negatively correlated with growth indexes and total precipitation, but positively correlated with maximum temperature and moisture availability (i.e., Canadian drought code, CDC) (table 1.2). Thus, on a yearly basis, dry conditions induce a high WUE and a lower growth. However, over the same period, total precipitation from May to August increased by 0.282 mm per year ( $r^2 = 0.18$ , p < 0.005), CDC decreased by 0.51 units per year ( $r^2 = 0.11$ , p < 0.005) and maximum temperature exhibits no significant trend (figure 1.3). When correlated to ring width indexes, precipitation and CDC, iWUEfd and WUE<sub>raw</sub> exhibit opposite sign of correlation. This is because same long-term trends in data of two parameters may result in a significant correlation between them; when detrending data with first difference, an opposite correlation can be found, owing to the nature of the association on a short-term scale between the two parameters. For example, as precipitation and WUE exhibit a positive trend from 1900 to 2014, the correlation between these two parameters becomes positive rather than negative when raw *WUE* data is taken for the Pearson correlation test instead of first differences (table 1.2).



Figure 1.3 Climatic trends over 1900-2014 at Duparquet for total precipitation, mean and maximum temperature (black and grey lines respectively) and Canadian Drought Code (CDC; index). All climatic parameters are averaged over May to August of the current year.

Growth indexes are most correlated with total precipitation (r = 0.39) and CDC (r = -0.43), and not correlated with maximum temperature (for raw data; table 1.1). White cedars are thus moisture-limited rather than temperature-limited (Archambault & Bergeron, 1992). The correlation is better with raw data than with first differences.

# 1.4 Discussion

This study provides the longest assessment of  $_iWUE$  response to rising  $c_a$  in northeastern America, coupled to a stem growth response investigation. The multi-

centennial length of our analysis largely covers both the pre-industrial and the postindustrial period and therefore provides invaluable insights on the mechanisms of acclimation to rising CO<sub>2</sub> concentrations in natural environments.

#### 1.4.1 c<sub>i</sub> response

Tree-ring  $\delta^{13}$ C analysis revealed a non-linear  $c_i$  response to rising  $c_a$ . White cedars shifted along two strategies: a constant  $c_i$  up to 312 ppm of  $c_a$ , and thereafter a constant  $c_i/c_a$ . A constant  $c_i$  under rising  $c_a$  implies a very strong and active physiological response while a constant  $c_i/c_a$  indicates a more moderate one (Saurer et al. 2004). To our knowledge, maintaining a constant  $c_i$  has rarely been observed from tree-ring measurements, FACE experiments and studies under controlled conditions (Voelker et al. 2016, Frank et al. 2015; Andreu-Hayles et al. 2011; Drake et al. 1997). However, a similar response was found in north European deciduous forest (Waterhouse et al. 2004). Trees maintained a constant  $c_i$  up to the mid-1970s. However, *WUE* reached a plateau at higher  $c_a$  levels, which was not observed here for white cedars (figure 1.2). As noticed by Voelker et al. (2016), a possibility exists that WUE reaches a plateau when A is saturated and stomata attain a minimum aperture, which would lead to a constant  $c_a - c_i$ . A constant  $c_i$  was also found in a dry tropical forest of southern Mexico (Brienan et al. 2010). In eastern Canada, no such response has been reported. A constant  $c_i/c_a$  acclimation was rather found in a conifer species (Pinus banksiana) of boreal forest in northern Ontario and was attributed to both stomatal conductance and photosynthesis capacity decrease (Dietrich et al. 2016). A constant ratio was also found in Canadian deciduous forests for a broadleaf species (Acer saccharum) in Gatineau Park (Watmough et al. 2001). However, both studies did not extend beyond the 20th century.

#### 1.4.2 A and gs functions

Within the frame of the optimal stomatal behaviour theory (Voelker et al. 2016), maintaining a constant  $c_i$  would result from trees prioritizing carbon gains at low  $c_a$  (A stimulation). Shifting to a constant  $c_i/c_a$  would result from progressively changing priority toward stomata closure, in order to avoid drought stress at higher  $c_a$ , as photosystems become saturated (Voelker et al. 2016).

In the present study however, radial growth did not support this theory. The lack of a positive trend or unprecedented index values in this proxy during P1 does not point to a greater carbon assimilation. Hence, either lateral growth does not represent a preferential sink for supplementary carbon gains, or  $c_i$  was maintained constant by a progressive closure of stomata from the beginning of  $c_a$  increase.

With respect to the A enhancement hypothesis at low  $c_a$ , Mildner et al. (2014) have proposed that leaf photosynthesis stimulation without growth response may be explained by higher metabolic costs of enhanced turnover of carbon along the phloem path. Excess photosynthates may also be lost by photorespiration instead of ending in new structural biomass (Korner, 2003). The two possibilities would lead to a lower carbon use efficiency, ie. the proportion of carbon acquired that is actually used for growth (Bradford & Crowther, 2013). For slow growing and water-stressed trees such as white cedars, priority in carbon allocation might be given to other components than the stem. For example, elongation, leaf and root biomass were also enhanced in young sapling of T. occidentalis when supplied with phosphorus, in similar ecological conditions (Matthes-Sears et al. 1995). However, Ainsworth & Long (2005) observed greater allocation to wood and structure in woody plants. Besides, where nutrients are limiting, a greater proportion of photosynthates are likely being used to produce volatile organic compounds, root exudates and root symbiotes, instead of aboveground biomass (Vicca et al. 2012). Moreover, a CO<sub>2</sub>-induced photosynthetic response might not directly translate into growth with a 1:1 ratio (Korner, 2003). Finally, although  $\delta^{13}$ C enrichment and iWUE increase appear remarkable, the effective carbon gain may not be significant enough to be captured by stem growth.

24

As a physiological response to  $c_a$  increase, white cedars might also have progressively reduced their leaf stomatal density, as demonstrated on a C<sub>3</sub> grass (*Arabidopsis thalianain*) in controlled chambers (Lake et al. 2001). A reduction in stomatal density under rising  $c_a$  increases i*WUE* at the stomata scale (higher ratio of A to  $g_s$  by stomata), but also the total photosynthesis at the whole plant level. Thus, higher CO<sub>2</sub> uptake by stomata concurring with a lower number of stomata might lead to a total carbon gain similar to the one prevailing in preindustrial conditions (higher stomata density in lower  $c_a$ ). However, there should be a limit to which stomatal density can be reduced in white cedars, as the scaled leaves need evaporative cooling and efficient CO<sub>2</sub> diffusion to the chloroplasts. Reaching of a minimum stomatal density could explain the shift to a constant  $c_i/c_a$ , with trees thereafter reducing  $g_s$ .

#### 1.4.3 Changes in *WUE*

Conifers are known to use water more efficiently than deciduous trees because of their leaf morphology, especially in dry sites and for scaled leaved species, such as *T. occidentalis* (Saurer et al. 2014; Au & Tardif, 2009). It explains why old white cedars, which grow in xeric sites of lake Duparquet in high water-stress conditions, exhibit a higher *iWUE* during the pre-industrial era (81.9 µmol mol<sup>-1</sup>) compared to the 1901-1910 average value of 67.6 µmol mol<sup>-1</sup> from many conifer species and stands distributed across Europe (Saurer et al. 2014). This deviation is further enhanced when comparing the 1991-2000 average value, with white cedars exhibiting a *iWUE* of 118.7, compared to 85.0  $\pm$  13.8 µmol mol<sup>-1</sup> for European conifers (Saurer et al. 2014).

The rate of *iWUE* increase during P1 (0.70  $\mu$ mol mol<sup>-1</sup> per ppm of  $c_a$ ) is at the higher range of values reported in published studies (Brienan et al. 2010; Gomez et al. 2013; Silva & Horwath, 2013; Saurer et al. 2014). However, the second-step response during period 2 (0.31  $\mu$ mol mol-1 per ppm) is well in the average, in accordance with most studies showing a constant  $c_i/c_a$  value. The total increase from pre-industrial mean to 2014, i.e 59 %, is also at the higher range of values and was never documented in North America.

#### 1.4.4 Uncoupled *WUE* and growth

Our study presents a remarkable case where a 59 % *WUE* increase during the last 150 years does not lead to growth enhancement of a multi-centennial population, even in an increasingly humid climate along with a 42 % increase in atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. Many studies report *WUE* increases without any apparent growth stimulation and some even report a growth decline (Penuelas et al, 2011; Dietrich et al. 2016; Lévesque et al. 2014; Andreu-Hayles et al. 2011). In Canada, no overall growth stimulation related to a CO<sub>2</sub> fertilization effect was observed for the last half century across the boreal biome (Girardin et al. 2016). Other stands of white cedars in mesic and hydric sites around lake Duparquet exhibited even a growth decline (Housset et al. 2015), despite spring and summer warming and rising CO<sub>2</sub>. These results were attributed to drought stress. No measures of *WUE* are available for these stands but it indicates at least a lack of CO<sub>2</sub> fertilization.

Some studies attribute part of this lack of growth and *WUE* increase to drought-stress induced by climate change, and thus stomata closure (Saurer et al. 2014; Andreu-Hayles et al. 2011; Dietrich et al. 2016). For old white cedars, there is indeed a stomatal control of *WUE* induced by drought as shown by the negative correlation with growth and total precipitation on a yearly basis. In other words, white cedars are able to adaptively reduce growth and water expense during drought by reducing  $g_s$  and increasing *WUE*, then to recover when water availability returns. A similar response was observed in moisture-sensitive conifer populations in northeastern Spain (Ferrio & Volta, 2005). At our site, climate during the growing season became wetter, but not warmer since 1900 (figure 1.3). Moreover, a dendrochronological study showed that the water level of lake Duparquet increased since 1850, which should further enhance water availability for these riparian trees (Denneler et al. 2008). Given these humidifying conditions, no part of the *WUE* increase can be attributed to drying climate, unlike in center of Europe (Saurer et al. 2014). CO<sub>2</sub> is therefore likely to be the main driver of this high *WUE* increase. This underlines the incapacity of some trees to take advantage of an enhanced carbon supply for stem growth, even with a better  $_{i}WUE$  and enhanced water availability.

Many studies reported photosynthesis saturation at current  $c_a$  levels. Possible causes are limitations from sink capacity (Korner, 2003), nitrogen supply (Norby et al. 2010), water supply (Medlyn et al. 2001) or other resources. Matthes-Sears et al. (1995) found that for similar slow-growth white cedars, in Southern Canada, phosphorus was the main limiting element, plus possibly physical space constraint for roots in bedrock. On a daily basis, they found that photosynthesis was limited by nutrient availability rather than by stomatal conductance, confirming that CO<sub>2</sub> supply was sufficient for photosynthetic capacity, although  $g_s$  was low. When carbon supply exceeds carbon demand, concentration of carbohydrates in the leaves increases and might send a signal to downregulate photosynthesis (Korner, 2003).

Apart from reduction of carbon use efficiency to explain a lack of stem growth even if foliage photosynthesis is stimulated, we must consider the specific conditions of this white cedar population. The trees generally have an eccentric growth, with only a small part of cambium remaining alive. The side exposed to ice is generally dead, as are the corresponding roots, branches and foliage on the same side. It was observed by Archambault (1989) that the different trees had the same proportion between foliage surface and living cambium proportion, suggesting that they adjust the quantity of living photosynthetic tissues to the quantity of conductive tissues. This allows the trees to balance foliage transpiration rate (dependent on foliage surface) with water supply rate (dependent on xylem surface). However, even with this eccentric growth configuration, a higher carbon allowance to the stem owing to  $c_a$  increase would be apparent in tree-ring widths of the remaining cambium, as cell division is only possible from that part (no "new" cambium would be created on dead parts around the stem).

#### 1.4.5 Comparison with other trees stands

This cedar population is a marginal one and not representative of most stands in northern Quebec. Its iWUE response reflects particular hydrological and nutritive conditions; xeric site, root space constraints and discontinuous thin layer of soil. However, a black spruce (Picea mariana) stand growing in different ecological conditions exhibited a similar tree-ring  $\delta^{13}$ C trend through time (Naulier et al. 2014). Between 1890 and 1930, tree-rings had a stable  $\delta^{13}$ C value corrected for Suess effect of approximately -24.0 %, with no apparent trend. Then, tree-ring  $\delta^{13}$ C value started rising around 1930 to reach a plateau in 1980, of approximately -22.5 ‰. The absolute increase in units is 1.5 ‰ in one century, which is similar to the one observed for white cedars at lake Duparquet, although offset in time. The  $\delta^{13}C$  derived physiological parameters were not calculated for black spruce, but since the  $\delta^{13}C$  curve is very similar, these parameters should also reveal similar. This is quite surprising as the sampled trees were found in a mesic site with deeper soil, being less water and nutrient limited. However, no similar pattern was found for a jack pine stand in Ontario (mesic site, deep soil; Dietrich et al. 2016) and a maple sugar stand (unknown ecological conditions; Watmough et al. 2001) in southwestern Quebec. As these studies did not extend beyond the 20th century, the period where these stands may have adjusted with a high rate of iWUE increase in response to CO2 increase may not have been captured. Empirical data in Canada highlights diverse iWUE response to  $c_a$  increase at high latitudes. Future research should focus on determining what controls iWUE response to CO<sub>2</sub> concentrations, to better predict vegetation retroactivity in the carbon biogeochemical cycle. The role of species regarding their physiological features, plus water and nutrient availability should be investigated.

# 1.5 Conclusion

In conclusion, old white cedars exhibited an unprecedented and unequivocal postindustrial increase in intrinsic water use efficiency (*iWUE*). This is the largest increase in *iWUE* ever reported (+ 59 %) in northeastern America. CO<sub>2</sub> and precipitation had a cumulative and opposite effect on  $_{i}WUE$ : rising  $c_{a}$  greatly increased  $_{i}WUE$ , while the amount of precipitation during the growing season impacted the interannual variability of  $_{i}WUE$ , with a negative association.

This *iWUE* response was non-linear, because of a shift in leaf gas-exchange strategy.  $c_i$  was maintained at 150 ppm until  $c_a$  reached 312 ppm (constant  $c_i$ ). Thereafter,  $c_i$  rose proportionally to  $c_a$  from 150 to 191 ppm, with a constant  $c_i/c_a$  of 0.48.

According to optimal stomatal behavior theory, these strategies imply that trees prioritized carbon gain initially, when  $c_a$  was low. As photosystems became saturated, trees have shifted toward a drought-avoidance strategy. However, the proxy for assimilation (rwi) did not fully support this theory. No significant trend or mean change were found during P1 or P2. The variations of stem growth over time appear to be more coupled to hydroclimate variations than they reflect leaf-gas exchange strategies.

It is remarkable how this high increase in *WUE*, in a wetting climate along with higher  $c_a$ , did not translate into any enhancement of growth for the old white cedars. This points out how other limiting factors, for example nutrient availability, make it impossible for some trees to fix any supplementary anthropogenic carbon emissions. Moreover, it did not reduce growth sensitivity to hydroclimate. Besides, a reduction in stomatal density and an enhanced autorespiration might have modulated carbon use efficiency and the whole plant W, in a way that is not captured by *WUE* (which is not to be confounded with W). Nevertheless, with paleo studies based on tree-ring  $\delta^{13}$ C values, only *WUE* can be derived, and it should be seen as the potential rather than actual W (Saurer et al. 2004).

Further study should focus on mixing paleo data with field monitoring of gasexchanges, water relations and carbon allocation to improve interpretations of long tree-ring records. Ecophysiological modeling should focus on determining preferential allocation strategies and carbon use efficiency of boreal trees in the context of IPCC CO<sub>2</sub> scenarios.

#### 1.6 Material and methods

#### 1.6.1 Study site and sampling strategy

Lake Duparquet is situated at southern limit of the boreal forest (48,47° N, -79,27° W) in Northeastern Canada (figure 1.4). Climate is continental, cold and humid, with a mean annual temperature of 1 °C and a mean annual total precipitation of 985.2 mm (climate normals for 1981-2010 from Station Mont-Brun, situated 12 km south and 42 km east from Duparquet; Government of Canada, 2016).



Figure 1.4 Localization of lake Duparquet (left) and sampled trees (right; stars).

Old *Thuja occidentalis* L. (eastern white-cedar) trees grow on xeric rocky shores, on the west side of islands and peninsulas (figure 1.4). Ring width chronologies from these trees were shown to be precipitation sensitive, although correlation coefficients remained modest (Archambault & Bergeron, 1992). White cedars present a typical long-living aspect: very slow growth, low height with an average of 4.6 m (Archambault & Bergeron, 1992), loss of apical dominance, strong unilateral growth and gnarled appearance. Roots follow superficial cracks with very little soil, as observed for another old thuya population living in a similar ecological habitat in southern Ontario, on cliffs of Niagara Escarpment (Matthes-Sears et al. 1995). Old cedars are found at 1 to 2 m above summer lake water level, meaning they can get shortly flooded during extreme high spring floods (Denneler et al. 2008). Since 1850,

30

the lake water level has increased and fire frequency (a proxy for dryness of the forest floor) has decreased (Denneler et al. 2008).

In 1987, 39 trees were sampled by Archambault and Bergeron (1992). To extend their ring-width chronology (1186-1987) up to 2014, 35 trees spread across 5 islands and 6 peninsulas of lake Duparquet (figure 1.4) were re-sampled in 2012 and 2014, with a 5-mm core increment borer, at breast height. 16 of them were part of the first chronology. Trees were found exclusively on xeric, undisturbed sites. They have different lifespans well spread through time (figure 1.7), which, unlike even-aged populations, facilitates the extraction of non-climatic, age-related trends from tree-ring series. The age average of the trees is 543 years, which allows us to cover the whole range of  $c_a$  increase since the onset of the industrial period, and to compare with pre-industrial conditions. This is a great advantage as the majority of studies rarely expand beyond 1900, owing to the longevity of most trees in nature.

#### 1.6.2 Ring width chronology

Each sample was sanded and scanned, and rings were dated using the pointer-year method and measured with OSM (SCIEM, 2007). Cross-dating of all samples was achieved with Past-4 (SCIEM, 2011) and R-Cran dplR package (Bunn et al, 2016), using an already existing reference chronology (Archambault & Bergeron, 1992). The program COFECHA (Holmes, 1983) was also used for validation. Each series was standardized with the Regional Curve Standardization (RCS) method (figure 1.5), using R-Cran dplR package (Bunn et al, 2016), to remove age trends in tree-ring width series while preserving low-frequency variability. When missing, pith year was determined either with Archambault & Bergeron estimations (1992) when available or with the Duncan method (1989). It was shown that uncertainty around pith offset estimation does not significantly affect the final regional curve (Esper, 2003). The mean ring width chronology was constructed by averaging (biweight mean) all standardized series (Cook & Kalriukstis, 1990). Limits of 95% confidence interval (CI)

were calculated with bootstrap resampling (Efron, 1987). Replication ranges from 11 to 53 and running EPS remains over 0.85 during the whole chronology, except around 1375 and before 1325 (figure 1.6).

# 1.6.3 $\delta^{13}$ C chronology

From the sampled trees, 11 were selected for carbon and oxygen stable isotope ratio analysis, in a way to cover the maximum period length, with the smallest number of possible cohort changes (figure 1.7). The latter avoids loss of a reliable mean back in time, given the systematic offsets between trees  $\delta^{13}$ C values frequently encountered (Gagen et al, 2012 ; McCarroll & Loader, 2004; Labuhn et al. 2014). Isotope chronologies have shown to require few replication (as low as 4) to get a strong common signal (EPS  $\geq 0.85$  ; McCarroll & Loader, 2004). According to these considerations and to available trees, two cohorts of six trees (cohort 1 : 1620-2014) and five trees (cohort 2 : 1295-1645) were obtained, with an overlap of 25 years (figure 1.7). The first 50 years of each sample were excluded to avoid any non-climatic agerelated trends (Labuhn et al. 2014; Young et al. 2011).

For each tree selected for isotope analysis, four thin wood strips of 2 mm by 10 mm were cut from 12-mm cores or cross-sections, and finely sanded on all faces. A strip was selected as the main one to be cut, and the three others were cut only when supplementary mass was needed to yield a minimum threshold of 2 mg by tree ring (some of them being extremely narrow, e.g. 0.1 mm). After absolute dating and pointing of tree samples, each ring was cut individually with a scalpel under a binocular. All rings were then pooled together annually in equal amounts ( $\geq$  2.0 mg by ring), resulting in 6 and 5 trees per year, for cohorts 1 and 2 respectively (Dorado Liñán et al. 2011; Leavitt, 2008). Note that cohort 1 and cohort 2 were pooled separately for the overlapping period (1620-1645). The two cohorts highly correlate over their common period (1620 to 1644, r = 0.76, p < 0.005). Difference between mean values is not significant (p > 0.05), suggesting that no adjustment for mean offset correction

is required for cohort 2 (figure 1.8). Pooled rings were then freeze-milled with a *Fritsch Pulverisette 0* and liquid nitrogen to ensure isotopically homogeneous wood powder, given the small amount to be analysed by sample (1.4 mg for  $\delta^{13}$ C and 0.2 mg for <sup>18</sup>O; Laumer et al. 2009). For uncertainty and inter-tree variability calculation, rings were analysed individually at regular 20 years intervals (Woodley et al. 2012).

To perform isotope analysis on tree rings, alpha or holocellulose is often extracted from whole wood to eliminate more mobile components such as resins, waxes, oils and lignin, which could introduce noise (Leavitt & Danzer, 1993; Leavitt & Long, 1986). Extracting alpha-cellulose is a labor-intensive and expensive process, which further decreases wood mass by 55 to 70 % (Brendel, Iannetta, & Stewart, 2000; Loader et al. 1997). The latter effect is of critical concern as yielding enough mass is already an issue. However, some studies suggest that whole wood can be as effective as alpha or holocellulose to reflect climate signal (Loader, Robertson, & McCarroll, 2003; Borella et al, 1998), possibly being more representative of all sugars produced during growing season. Analyses were thus performed to compare holocellulose (extracted following Leavitt & Danzer procedure, 1993) and whole wood isotopic values from tree rings of 21 different years, spread along the 20<sup>th</sup> century (figure 1.9). Whole wood and holocellulose  $\delta^{13}$ C values were highly correlated (r = 0.94) and showed strong common interannual variability, although whole wood was systematically depleted, with an offset of  $0.42 \% \pm 0.21$ .

For  $\delta^{13}$ C analysis, 1.4 mg of each pool were encapsulated in tin capsules. All samples were then oven-dried and analysed using an elemental analyzer (Elementar Vario MicroCube<sup>TM</sup>), coupled to a Isoprime 100<sup>TM</sup> IRMS (Isotopic Ratio Mass Spectrometer) in continuous flow mode, at GEOTOP laboratory.  $\delta^{13}$ C MO is expressed in ‰ and normalized on the VPDB scale using 3 internal reference materials calibrated using NBS19 and LSVEC (±0,1‰ at 1 $\sigma$ ).

# 1.6.4 $\delta^{13}C$ correction

The pooled- $\delta^{13}$ C chronology ( $\delta^{13}$ C<sub>raw</sub>) was corrected for the Suess effect, thereafter referred as  $\delta^{13}C_{cor}$  (McCarroll & Loader, 2004). The Suess effect refers to the decrease of atmospheric <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> induced by combustion of <sup>13</sup>C-depleted fossil fuels. That results in a systematic decreasing trend in tree-ring  $\delta^{13}$ C records during the industrial period (thereafter considered as 1850-today). For this reason,  $\delta^{13}C_{cor}$  values are used instead of  $\delta^{13}C_{raw}$  for climatic and physiological analyses. We also applied the PIN (preindustrial) correction proposed by McCarroll et al. (2009) to the  $\delta^{13}$ C<sub>cor</sub> chronology to assess its effect on data. The PIN correction is expected to remove physiological CO2 effect on  ${}^{13}C_{cor}$ -chronology and to simulate a pre-industrial response, as if CO<sub>2</sub> concentrations would have remained the same. As the PIN correction takes only scenario 2 and 3 as physiological constraints to correct data, it does not correct for trees that would follow scenario 1 (a constant  $c_i$ ), such as those found in the present study. Moreover, the PIN correction does not allow for changing strategies over time. Thus, applying the PIN correction induces a slight accentuation of the  $\delta^{13}C_{cor}$  positive slope value up to 2014 (figure 1.11), which results in accentuating the  $CO_2$  effect instead of removing it. The PIN correction is therefore unsuited for this study case.

#### 1.6.5 Dendroclimatic analyses

Daily maximum temperature and precipitation at lake Duparquet were computed in BioSIM 10.2 software (Régnière & Bolstad, 1994) from 1901 to 2014. Data comes from the eight nearest weather stations, and is weighed according to distance from station to site and elevation. The Canadian Drought Code (CDC) was calculated according to the method developed by Van Wagner (1987). All climatic variables were averaged over May to August to represent the growing season (Denneler et al. 2010). Pearson correlation analysis were performed to examine the strength of the relationship between tree-ring proxies and climatic variables. The same analysis was done over first differences of all variables to remove low-frequency trends and test only for the relationship between tree-ring proxies and climate at the interannual scale (Battipaglia et al. 2008; Anderson et al. 1998; Saurer et al. 1995). Simple linear regression analyses were performed to test significance of trends in tree-ring proxies and meteorological data over time. Student's *t*-test were performed between growth or  $\delta^{13}$ C of different periods to test for the significance of differences in mean.

# 1.6.6 $\delta^{13}$ C-derived physiological parameters

Tree-rings  $\delta^{13}$ C variability depends on processes by which trees fractionate carbon at the leaf gas-exchange site (discrimination against <sup>13</sup>C vs <sup>12</sup>C) before fixing it in the stem, along the overall growing season (Gessler et al. 2014; McCarroll & Loader, 2004). Carbon fractionation ( $\Delta$  ‰) is expressed as the difference between atmospheric  $\delta^{13}$ CO<sub>2</sub> values ( $\delta^{13}$ C<sub>air</sub>) and tree-ring  $\delta^{13}$ C values ( $\delta^{13}$ C<sub>tree</sub>), as shown in eqn 1.1 (Saurer et al. 2004):

$$\Delta \%_{0} = \frac{\delta^{13} C_{air} - \delta^{13} C_{tree}}{1 + \delta^{13} C_{tree}/1000} \approx \delta^{13} C_{air} - \delta^{13} C_{tree}$$
(1.1)

Carbon fractionation occurs during two main steps, as modeled by the simplified equation 2 (Farquar et al,1982) : CO<sub>2</sub> diffusion through stomata ( $a \approx -4.4$  ‰: O'Leary, 1981) and carboxylation ( $b \approx -27$  ‰; Farquhar & Richards, 1984; McCarroll & Loader, 2004). The overall fractionation, though, is dependent on the ratio between leaf intercellular ( $c_i$ ) and ambient ( $c_a$ ) CO<sub>2</sub> concentrations (eqn 1.2)

$$\Delta \%_0 \approx \delta^{13} C_{air} - \delta^{13} C_{tree} = a + (b-a) \frac{c_1}{c_a}$$
(1.2)

Records of  $\delta^{13}C_{air}$  and  $c_a$  obtained from Antarctic ice cores by Francey et al (1999) were linearly interpolated back to 1295. From 1850 to 2003, values from McCarroll & Loader (2004) were used (after Francey et al (1999), Robertson et al. (2001) and Mauna Loa records). From 2004 to 2014,  $\delta^{13}C$  and  $c_a$  were linearly interpolated after values obtained for 1963-2003, which showed a linear trend. Verification against mean annual Mauna Loa values, obtained from Earth System Research Laboratory Global Monitoring Division (ESRL GMD) database, showed a high correlation ( $r^2=0.96$ ). Based on plant physiology theory and models, physiological parameters can be derived from tree-rings  $\delta^{13}$ C values.  $c_i$  is calculated from eqn 1.2, given that all other variables are known. Intrinsic water-use efficiency (iWUE), a measure of the amount of carbon assimilated per unit leaf area per unit time per unit cost of water, is calculated with eqn 1.3 (Ehleringer et al. 1993):

$$iWUE = \frac{A}{g} = \frac{c_a - c_i}{1.6}$$
 (1.3)

According to eqn 1.3, difference between  $c_a$  and  $c_i$  is proportional to *iWUE*, and reflects the balance between photosynthesis (A) and stomatal conductance (g).

# 1.6.7 Theoretical scenarios for $c_i$ response under rising $c_a$

For each of the three theoretical scenarios of leaf-gas strategy (Saurer et al. 2004),  $\delta^{13}$ C response to  $c_a$  was simulated and plotted in figure 1.1A. This was achieved by fixing  $c_i$  accordingly, using eqn 1.2. Scenarios start in 1850, at the beginning of the industrial period, reflect a linear response to  $c_a$  and assume a negligible  $c_i$  response to climate variability. The  $c_i$  starting level is 150 ppm (the 1295-1850 mean, same as in 1850).

## 1.7 Supplementary information

This section provides complementary information on methods and results: the regional curve used for RCS-standardization, quality statistics for the RCS-chronology, cohorts selected for  $\delta^{13}$ C-analysis and their junction, effect of correction methods on  $\delta^{13}$ C-chronology and results for whole wood and cellulose  $\delta^{13}$ C values comparison.

## 1.7.1 Regional Curve Standardization

The regional curve of *T. occidentalis* at lake Duparquet was developed from trees growing on xeric sites only (figure 1.5). It reflects the regional common age trend of ring widths through time (Esper et al. 2003). All tree series are first aligned by cambial age (see section 1.6.2 for method of age estimation). The regional cambial curve is obtained by the biweight averaging of ring width series. The mean is then smoothed

with a 100-years spline (0.1 length of the older series). The regional curve exhibits an age-effect for the 200 first years, where tree growth progressively declines. Il subsequently remains stable for at least 400 years. Here, we can observe a growth enhancement around 600 years. However, care must be taken to interpret this change, as few trees are as old as 600 years and the replication is low.



Figure 1.5 Regional curve obtained for RCS standardization.

#### 1.7.2 Signal strength statistics for the RCS-chronology

Replication of the RCS-chronology ranges from 11 to 53 and the running expressed population signal (EPS; Wigley et al. 1984) remains over 0.85 during the whole chronology, except around 1375 and before 1325 (figure 1.6). This value of EPS is widely used as a threshold to indicate acceptable level of correlation between the sample mean and the population mean.





# 1.7.3 Cohorts selected for $\delta^{13}$ C analysis

The trees selected for  $\delta^{13}$ C analysis have different lifespans well spread through time, which prevents from incorporating non-climatic age-effect noise (figure 1.7A). The two cohorts (figure 1.7B) highly correlate (r = 0.79) over their common period, from 1620 to 1645 (figure 1.8) and difference between their mean values is not significant (Student's *t*-test; p > 0.05).



Figure 1.7 A) Lifespan of the eleven sampled trees selected for δ<sup>13</sup>C analysis
B) Periods selected on each sample for δ<sup>13</sup>C analysis to form cohort 1 (right) and cohort 2 (left). The overlap (25 years) is shaded in gray.



**Figure 1.8**  $\delta^{13}$ C value of Cohort 1 (red line, six trees from 1620 to 2014) and Cohort 2 (dotted red line, five trees from 1300 to 1644) and correlation over their common period (1620-1644, r = 0.79, p < 0.005).

1.7.4 Testing for differences between whole wood and holocellulose  $\delta^{13}$ C values Whole wood and holocellulose  $\delta^{13}$ C values of 21 samples (annually pooled tree rings of 21 years spread along the 20<sup>th</sup> and 21<sup>st</sup> centuries) are highly correlated (r = 0.94) and show strong common interannual variability. Whole wood is systematically depleted, with an offset of 0.42 ‰ ± 0.21 (figure 1.9).



Figure 1.9 $\delta^{13}$ C value for each year analyzed (left) and correlation (right)between  $\delta^{13}$ C value of tree rings holocellulose and whole wood for 21 different years,<br/>spread along the 20<sup>th</sup> and 21<sup>st</sup> centuries.

1.7.5 Tree appearance



Figure 1.10 Pictures of a typical sampled white cedar (left) and of roots following superficial cracks of the rocky shore (right).

## 1.7.6 Correction for Suess effect and PIN correction

Correcting for the Suess effect removes the declining trend associated with changes in the  $\delta^{13}$ C ratio of CO<sub>2</sub> in the atmosphere, since the onset of the industrial period. The PIN correction enhances the CO<sub>2</sub> biological effect on leaf-gas exchange instead of removing it, because it is unsuited for S1 ( $c_i$  = constant), as found in our data (figure 1.11 and section 1.6.4).



**Figure 1.111** Pooled  $\delta^{13}$ C-chronology : raw data (blue line), corrected for Suess effect (black line) and after applying the PIN correction (yellow line). The three theoretical scenarios are also plotted in grey (S1, S2 and S3).

## 1.8 References

- Ainsworth, E. A., & Long, S. P. (2005). What have we learned from 15 years of freeair CO<sub>2</sub> enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO<sub>2</sub>. New Phytologist, 165(2), 351–372. http://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01224.x
- Ainsworth, E. A., & Rogers, A. (2007). The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO<sub>2</sub>]: Mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment*, 30(3), 258–270. http://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01641.x
- Anderson, W. T., Bernasconi, S. M., Mckenzie, J. A., & Saurer, M. (1998). Oxygen and carbon isotopic record of climatic variability in tree ring cellulose (*Picea abies*): An example from central Switzerland (1913-1995). Journal of Geophysical Research, 103(1), 31625–31636.
- Andreu-Hayles, L., Planells, O., Gutiérrez, E., Muntan, E., Helle, G., Anchukaitis, K. J., & Schleser, G. H. (2011). Long tree-ring chronologies reveal 20<sup>th</sup> century increases in water-use efficiency but no enhancement of tree growth at five Iberian pine forests. *Global Change Biology*, 17(6), 2095–2112. http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02373.x
- Archambault, S., & Bergeron, Y. (1992). An 802-year tree-ring chronology from the Quebec boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 22, 674–682.
- Archambault, S. (1989). Les cèdres blancs (*Thuja occidentalis* L.) à grande longévité du lac Duparquet, Abitibi : une étude dendroclimatique et écologique. Université du Québec à Montréal.
- Au, R., & Tardif, J. (2009). Chemical pretreatment of *Thuja occidentalis* tree rings: implications for dendroisotopic studies. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(9), 1777–1784. http://doi.org/10.1139/X09-091
- Battipaglia, G., Theodor, R., Siegwolf, W., & Cotrufo, M. F. (2008). Climatic sensitivity of  $\delta^{18}$ O in the wood and cellulose of tree rings : Results from a mixed stand of *Acer pseudoplatanus* L. and *Fagus sylvatica* L. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, 261, 193–202. http://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.01.020
- Borella, S., Leuenberger, M., Saurer, M., & Siegwolf, R. (1998). Reducing uncertainties in <sup>13</sup>C analysis of tree rings: Pooling, milling, and cellulose extraction. *Journal of Geophysical Research*, 103(16), 519–526.

- Bradford, M. A., & Crowther, T. W. (2013). Carbon use efficiency and storage in terrestrial ecosystems. New Phytologist, 199(1), 7-9. http://doi.org/10.1111/nph.12334
- Brendel, O., Iannetta, P. P. M., & Stewart, D. (2000). A rapid and simple method to isolate pure alpha-cellulose. *Phytochemical Analysis*, 11, 7–10.
- Brienen, R. J. W., Wanek, W., & Hietz, P. (2010). Stable carbon isotopes in tree rings indicate improved water use efficiency and drought responses of a tropical dry forest tree species. *Trees*, 25(1), 103–113. http://doi.org/10.1007/s00468-010-0474-1
- Bunn, A., Korpela M., Biondi, F., Campelo, F., Mérian, P., Qeadan, & F., Zang, C. (2016). dplR: dendrochronology program library in R. R package version 1.6.4. https://CRAN.R-project.org/package=dplR
- Cook, E. R., & Kalriukstis, L. A. (1990). Methods of dendrochronology. In *Methods* of dendrochronology (pp. 97–104). Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic publishers.
- Denneler, B., Asselin, H., Bergeron, Y., & Bégin, Y. (2008). Decreased fire frequency and increased water levels affect riparian forest dynamics in southwestern boreal Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(5), 1083–1094. http://doi.org/10.1139/X07-223
- Denneler, B., Bergeron, Y., & Bégin, Y. (2010). Flooding effects on tree-ring formation of riparian eastern white-cedar (*Thuja occidentalis* L.), Northwestern Quebec, Canada. *Tree-Ring Research*, 66(1), 3–17.
- Dietrich, R., Bell, F. W., Silva, L. C. R., Cecile, A., Horwath, W. R., & Anand, M. (2016). Climatic sensitivity, water-use efficiency, and growth decline in boreal jack pine (*Pinus banksiana*) forests in Northern Ontario. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 121(10), 2761–2774. http://doi.org/10.1002/2016JG003440
- Dorado Liñán, I., Gutiérrez, E., Helle, G., Heinrich, I., Andreu-Hayles, L., Planells, O., ... Schleser, G. H. (2011). Pooled versus separate measurements of tree-ring stable isotopes. *The Science of the Total Environment*, 409(11), 2244–51. http://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.02.010
- Drake, B. G., Gonzàlez-Meler, M. A., & Long, S. P. (1997). More efficients plants : A consequence of rising atmospheric CO<sub>2</sub>? Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Bio, 48, 609–639. http://doi.org/10.1146/annurev.arplant.48.1.609

- Duncan, R. P. (1989). An evaluation of errors in tree age estimates based on increment cores in Kahikatea (*Dacrycarpus dacrydioides*). New Zealand Natural Sciences, 16, 31–37. http://doi.org/S
- Ehleringer, J. R., & Cerling, T. E. (1995). Atmospheric CO<sub>2</sub> and the ratio of intercellular to ambient CO<sub>2</sub> concentrations in plants. *Tree Physiology*, 15(2), 105–11.
- Ehleringer, J. R., Hall, AE., & Farquhar GD. (1993). Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations. San Diego: Academic Press.
- Earth System Research Laboratory Global Monitoring Division (ESRL GMD). (2017, April 25). *ESRL/GMD FTP Data Finder*. [Data base]. Retrieved from <u>https://www.esrl.noaa.gov/gmd/</u>
- Efron, B. (1987). Better bootstrap confidence intervals. J. Am. Stat. Assoc. 82, 171-185.
- Esper, J. (2003). Tests of the RCS method for preserving low-frequency variability in long tree-ring chronologies. *Tree-Ring Research*, 59(2), 81–98.
- Farquhar, G.D. & Richards, R.A. (1984). Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Aust. J. Plant Physiol.* 11, 539-552.
- Farquhar, G. D., O'Leary, M. H., & Berry, J. A. (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust. J. Plant Physiol.* 9, 121–137.
- Ferrio, J. P., & Voltas, J. (2005). Carbon and oxygen isotope ratios in wood constituents of *Pinus halepensis* as indicators of precipitation, temperature and vapor pressure deficit. *Tellus*, 57B, 164–173. http://doi.org/10.1111/j.1600-0889.2005.00137.x
- Francey, R. J., Allison, C. E., Etheridge, D. M., Trudinger, C. M., Enting, I. G., Leuenberger, M., ... Steele, L. P. (1999). A 1000-year high precision record of δ<sup>13</sup>C in atmospheric CO<sub>2</sub>. *Tellus, Series B: Chemical and Physical Meteorology*, 51(2), 170–193. http://doi.org/10.1034/j.1600-0889.1999.t01-1-00005.x
- Frank, D. C., Poulter, B., Saurer, M., Esper, J., Huntingford, C., Helle, G., ... Weigl, M. (2015). Water-use efficiency and transpiration across European forests during the Anthropocene. *Nature Climate Change*, 5(6), 579–583. http://doi.org/10.1038/nclimate2614

Gagen, M. H., McCarroll, D., Jalkanen, R., Loader, N. J., Robertson, I., & Young, G.

H. F. (2012). A rapid method for the production of robust millennial length stable isotope tree ring series for climate reconstruction. *Global and Planetary Change*, *82-83*, 96–103. http://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2011.11.006

- Gedalof, Z., & Berg, A. A. (2010). Tree ring evidence for limited direct CO<sub>2</sub> fertilization of forests over the 20<sup>th</sup> century. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(3), 2–7. http://doi.org/10.1029/2009GB003699
- Gessler, A., Ferrio, J. P., Hommel, R., Treydte, K. S., Werner, R. a, & Monson, R. K. (2014). Stable isotopes in tree rings: towards a mechanistic understanding of isotope fractionation and mixing processes from the leaves to the wood. *Tree Physiology*, 1–23. http://doi.org/10.1093/treephys/tpu040
- Girardin, M., Bernier, P. Y., Raulier, F., Tardif, J., Conciatori, F., & Guo, X. J. (2011). Testing for a CO<sub>2</sub> fertilization effect on growth of Canadian boreal forests. *Journal of Geophysical Research*, *116*(G1), G01012. http://doi.org/10.1029/2010JG001287
- Girardin, M., Bouriaud, O., Hogg, E. H., Kurz, W., Zimmermann, N. E., Metsaranta, J. M., ... Bhatti, J. (2016). No growth stimulation of Canada's boreal forest under half-century of combined warming and CO<sub>2</sub> fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 201610156. http://doi.org/10.1073/pnas.1610156113
- Gómez-Guerrero, A., Silva, L. C. R., Barrera-Reyes, M., Kishchuk, B., Velázquez-Martínez, A., Martínez-Trinidad, T., ... Horwath, W. R. (2013). Growth decline and divergent tree ring isotopic composition (δ<sup>13</sup>C and δ<sup>18</sup>O) contradict predictions of CO<sub>2</sub> stimulation in high altitudinal forests. *Global Change Biology*, *19*(6), 1748–1758. http://doi.org/10.1111/gcb.12170
- Government of Canada. (2017, April 25). Canadian Climate Normals 1981-2010 Station Data. Retrieved from http://climate.weather.gc.ca/climate normals/index e.html.
- Holmes, R.L. (1983). Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull.* 43, 69–78.
- Huang, J., Bergeron, Y., Denneler, B., Berninger, F., & Tardif, J. (2007). Response of forest trees to increased atmospheric CO<sub>2</sub>. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 26(5-6), 265–283. http://doi.org/10.1080/07352680701626978
- Keenan, T. F., Hollinger, D. Y., Bohrer, G., Dragoni, D., Munger, J. W., & Schmid, H.
   P. (2013). Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. *Nature*, 499, 324–327.

http://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004

- Körner, C. (2003). Carbon limitation in trees. Journal of Ecology, 91(1), 4-17. http://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00742.x
- Labuhn, I., Daux, V., Pierre, M., Stievenard, M., Girardclos, O., Féron, A., ... Mestre, O. (2014). Tree age, site and climate controls on tree ring cellulose δ<sup>18</sup>O: A case study on oak trees from south-western France. *Dendrochronologia*, 32(1), 78–89. http://doi.org/10.1016/j.dendro.2013.11.001
- Lake, J. A., Quick, W. P., Beerling, D. J., Woodward, F. I., Cobb, B., & Cobb, B. (2001). Signals from mature to new leaves. *Nature*, 411(May), 154. http://doi.org/10.1038/35075660
- Laumer, W., Andreu-Hayles, L., Helle, G., Schleser, G. H., Wieloch, T., & Wissel, H. (2009). A novel approach for the homogenization of cellulose to use microamounts for stable isotope analyses. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 23, 1934–1940. http://doi.org/10.1002/rcm
- Leavitt, S. W. (2008). Tree-ring isotopic pooling without regard to mass: No difference from averaging  $\delta^{13}$ C values of each tree. *Chemical Geology*, 252(1-2), 52–55. http://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2008.01.014
- Leavitt, S. W., & Danzer, S. R. (1993). Method for batch processing small wood samples to holocellulose for stable-carbon isotope analysis. *Analytical Chemistry*, 65(1), 87–89.
- Leavitt, S. W., & Long, A. (1986). Stable-carbon isotope variability in tree foliage and wood. *Ecology*, 67(4), 1002–1010.
- Lévesque, M., Siegwolf, R., Saurer, M., Eilmann, B., & Rigling, A. (2014). Increased water-use efficiency does not lead to enhanced tree growth under xeric and mesic conditions. *New Phytologist*, 203(1), 94–109. http://doi.org/10.1111/nph.12772
- Loader, N. J., Robertson, I., Barker, A. C., Switsur, V. R., & Waterhouse, J. S. (1997). An improved technique for the batch processing of small wholewood samples to a-cellulose. *Chemical Geology*, 136, 313–317.
- Loader, N. J., Robertson, I., & McCarroll, D. (2003). Comparison of stable carbon isotope ratios in the whole wood, cellulose and lignin of oak tree-rings. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 196*(3-4), 395–407. http://doi.org/10.1016/S0031-0182(03)00466-8

Matthes-Sears, U., H. Nash, C., & W. Larson, D. (1995). Constrained growth of trees

in a hostile environment: The role of water and nutrient availability for *Thuja* occidentalis on cliff faces. International Journal of Plant Sciences, 156(3), 311–319.

- McCarroll, D., & Loader, N. J. (2004). Stable isotopes in tree rings. *Quaternary* Science Reviews, 23(7-8), 771-801. http://doi.org/10.1016/j.quascirev.2003.06.017
- Medlyn, B. E., Barton, C. V. M., Broadmeadow, M. S. J., Ceulemans, R., De Angelis, P., Forstreuter, M., ... Jarvis, P. G. (2001). Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO<sub>2</sub> concentration: A synthesis. New Phytologist, 149(2), 247–264. http://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00028.x
- Mildner, M., Bader, M. K. F., Leuzinger, S., Siegwolf, R., & Körner, C. (2014). Longterm <sup>13</sup>C labeling provides evidence for temporal and spatial carbon allocation patterns in mature *Picea abies*. *Oecologia*, 175(3), 747–762. http://doi.org/10.1007/s00442-014-2935-5
- Naulier, M., Savard, M. M., Bégin, C., Marion, J., Arseneault, D., & Bégin, Y. (2014). Carbon and oxygen isotopes of lakeshore black spruce trees in northeastern Canada as proxies for climatic reconstruction. *Chemical Geology*, 374-375, 37– 43. http://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2014.02.031
- Norby, R. J., Warren, J. M., Iversen, C. M., Medlyn, B. E., & McMurtrie, R. E. (2010). CO<sub>2</sub> enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* of America, 107(45), 19368–73. http://doi.org/10.1073/pnas.
- Peñuelas, J., Canadell, J. G., & Ogaya, R. (2011). Increased water-use efficiency during the 20<sup>th</sup> century did not translate into enhanced tree growth. *Global Ecology and Biogeography*, 20(4), 597–608. http://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00608.x
- Petit, R. J., Raynaud, D., Basile, I., Chappellaz, J., Ritz, C., Delmotte, M., ... Pe, L. (1999). Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, 399, 429–413. http://doi.org/10.1038/20859
- Régnière, J. & Bolstad, P. (1994). Statistical simulation of daily air temperature patterns in eastern North America to forecast seasonal events in insect pest management. *Environ. Entomol.* 23, 1368–1380.
- Robertson, A., Overpeck, J., Rind, D. Mosley-Thompson, G. Zielinski, J. Lean, D. Koch, J. Penner, I. Tegen, & R. Healy. (2001). Hypothesized climate forcing time

series for the last 500 years. Journal of Geophysical Research. 106, 14783-14803.

- Saurer, M., Siegenthaler, U., & Schweingruber, F. (1995). The climate-carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions. *Tellus*, 47, 320– 330.
- Saurer, M., Siegwolf, R., & Schweingruber, F. (2004). Carbon isotope discrimination indicates improving water-use efficiency of trees in northern Eurasia over the last 100 years. *Global Change Biology*, 10(12), 2109–2120. http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00869.x
- Saurer, M., Spahni, R., Frank, D. C., Joos, F., Leuenberger, M., Loader, N. J., ... Young, G. H. F. (2014). Spatial variability and temporal trends in water-use efficiency of European forests. *Global Change Biology*, 20(12), 3700–3712. http://doi.org/10.1111/gcb.12717
- SCIEM. (2007). OSM3. On Screen Measuring and Image Analysis Version 3.65 User Manual. Vienna
- SCIEM. (2011). PAST4 Personal Analysis System for Tree ring Research Version 4.3 Instruction Manual. Vienna.
- Silva, L. C. R., & Horwath, W. R. (2013). Explaining global increases in water use efficiency: Why have we overestimated responses to rising atmospheric CO<sub>2</sub> in natural forest ecosystems? *PLoS ONE*, 8(1), 1–5. http://doi.org/10.1371/journal.pone.0053089
- Van Wagner, C.E. (1987). Development and structure of the Canadian Forest Fire Weather Index System. Can. For. Serv. For. Tech. Rep. 35
- Vicca, S., Luyssaert, S., Peñuelas, J., Campioli, M., Chapin, F. S., Ciais, P., ... Janssens, I. A. (2012). Fertile forests produce biomass more efficiently. *Ecology Letters*, 15(6), 520–526. http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01775.x
- Voelker, S. L., Brooks, J. R., Meinzer, F. C., Anderson, R., Bader, M. K. F., Battipaglia, G., ... Wingate, L. (2016). A dynamic leaf gas-exchange strategy is conserved in woody plants under changing ambient CO<sub>2</sub>: Evidence from carbon isotope discrimination in paleo and CO<sub>2</sub> enrichment studies. *Global Change Biology*, 22, 889–902. http://doi.org/10.1111/gcb.13102
- Watmough, S. A., McNeely, R., & Lafleur, P. M. (2001). Changes in wood and foliar delta C-13 in sugar maple at Gatineau Park, Quebec, Canada. *Global Change Biology*, 7(8), 955–960.

- Wigley, T. M. L., Briffa, K. R., & Jones, P. D. (1984). On the Average Value of Correlated Time Series, with Applications in Dendroclimatology and Hydrometeorology. *Journal of Climate and Applied Meteorology*. http://doi.org/10.1175/1520-0450(1984)023<0201:OTAVOC>2.0.CO;2
- Woodley, E. J., Loader, N. J., McCarroll, D., Young, G. H. F., Robertson, I., Heaton, T. H. E., & Gagen, M. H. (2012). Estimating uncertainty in pooled stable isotope time-series from tree-rings. *Chemical Geology*, 294-295, 243-248. http://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2011.12.008

Young, G. H. F., Demmler, J. C., Gunnarson, B. E., Kirchhefer, A. J., Loader, N. J., & McCarroll, D. (2011). Age trends in tree ring growth and isotopic archives: A case study of Pinus sylvestris L. from northwestern Norway. *Global Biogeochemical Cycles*, 25, GB2020. http://doi.org/10.1029/2010GB003913

# CHAPITRE II

# LA VALEUR $\delta^{18}O$ DES CERNES D'ARBRES : QUELLE INFORMATION SUR LES ÉCHANGES GAZEUX ?

## 2.1 Introduction

L'oxygène contenu dans le bois des arbres provient de l'oxygène de l'eau. Dans l'hydrosphère, 99,759 % de cet oxygène est constitué de <sup>16</sup>O, mais une infime portion de 0.2014% se présente sous la forme de l'isotope stable <sup>18</sup>O (Gat et al. 2008). Le rapport  $\delta^{18}$ O, c'est-à-dire la déviation en parties par mille (‰) du rapport <sup>18</sup>O/<sup>16</sup>O par rapport au standard VSMOW, varie toutefois selon divers processus de fractionnement, ce qui donne à différentes sources d'eau leur signature isotopique ( $\delta^{18}$ O de -15 à -8 ‰ pour les précipitations par exemple). D'autre processus au sein de l'arbre modifient la valeur  $\delta^{18}$ O des cernes d'arbres, qui peut varier entre 15 à 30 ‰ environ.

En dendrochronologie, la valeur  $\delta^{18}$ O des cernes annuels de croissance peut être utilisé comme proxy climatique pour des études paléoclimatiques (Naulier et al. 2015; Treydte et al. 2006), mais également comme proxy de la conductance stomatale dans les études sur les échanges gazeux (Barbour & Farquhar, 2000; Battipaglia et al. 2013). Utilisé en combinaison avec le rapport des isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}$ C) dans un modèle semi-qualitatif (Grams et al. 2007), la valeur  $\delta^{18}$ O permet d'évaluer quels changements physiologiques, entre la photosynthèse (A) et la conductance stomatale pour la vapeur d'eau (g<sub>s</sub>), sont responsables d'un changement dans l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (*¡EUE*) des arbres (Battipaglia et al. 2013). Toutefois, quelques problèmes ont été soulevés concernant son utilisation comme proxy de la conductance stomatale (Roden & Farqhar, 2012; Treydte et al. 2010), lesquels seront discutés plus loin.

L'objectif du chapitre II est donc d'étudier le rapport  $\delta^{18}$ O dans le bois des cernes d'arbres des vieux thuyas de Duparquet ( $\delta^{18}O_{arbre}$ ), afin de déterminer sa valeur comme indicateur de la conductance stomatale. Ceci permettra par conséquent d'évaluer le potentiel du rapport  $\delta^{18}O_{arbre}$  pour étudier la réponse des échanges gazeux à l'augmentation de  $c_a$ . Pour ce faire, les liens entre le rapport  $\delta^{18}O_{arbre}$ , le rapport  $\delta^{18}O$ de l'eau des précipitations ( $\delta^{18}O_{prec}$ ) et diverses variables climatiques seront évalués.

Les sections suivantes de l'introduction présentent la théorie du fractionnement isotopique de l'oxygène, ainsi que le modèle semi-qualitatif à deux isotopes stables permettant d'utiliser les valeurs  $\delta^{18}$ O et  $\delta^{13}$ C pour évaluer des changements de A et de  $g_s$  chez les plantes en C<sub>3</sub>.

# 2.1.1 Fractionnement isotopique de l'oxygène

Lae rapport  $\delta^{18}O_{arbre}$  dépend d'abord du rapport  $\delta^{18}O$  de l'eau de source, puis de l'enrichissement lors de l'évaporation de l'eau par les stomates et de certains processus post-photosynthétiques (McCarroll & Loader, 2004; Treydte et al. 2010). Il n'y a pas de fractionnement lors de l'entrée d'eau par les racines. Le fractionnement au site d'évaporation ( $\Delta^{18}O_e$ ) est pour sa part modélisé comme suit (Barbour & Farquhar, 2000; Dongmann et al. 1974; Farquhar and Lloyd, 1993) :

$$\Delta^{18}O_e = \mathcal{E}^* + \mathcal{E}_k \left( \Delta^{18}O_v - \mathcal{E}_k \right) e_a/e_i$$
(2.1)

où  $\varepsilon^*$  est le fractionnement cinétique dû à la diffusion de l'eau à travers les stomates et la couche limite (la mince pellicule d'air stagnant entourant la feuille).  $\varepsilon^*$  est le facteur de fractionnement relié à l'équilibre liquide-vapeur de l'eau,  $\Delta^{18}O_v$  est la différence de composition isotopique entre la vapeur d'eau atmosphérique et la source d'eau et  $e_a/e_i$  est le rapport entre la pression de vapeur de l'atmosphère et la pression de vapeur intercellulaire dans la feuille. Finalement, un fractionnement biochimique se produit également lors de la conversion des sucres en cellulose dans les cernes d'arbres (Csank et al. 2011).

Lors d'une expérience en milieu contrôlé, Barbour & Farqhar (2000) ont démonté comment la fermeture des stomates induite par l'administration de l'hormone ABA (acide abscissique) résultait en un enrichissement en <sup>18</sup>O de la cellulose des feuilles. Lorsque l'ouverture des stomates est plus petite, le fractionnement cinétique ( $\varepsilon_k$ ) ainsi que la température augmentent. L'augmentation de la température diminue ensuite le rapport  $e_a/e_i$ . Cette suite d'effets cumulatifs résulte en une hausse de  $\Delta^{18}O_e$ . D'autres études en milieu contrôlé et en milieu naturel ont confirmé la forte relation négative g<sub>s</sub> et le rapport  $\delta^{18}O$  des tissus foliaires (Grams et al. 2007; Sullivan & Welker, 2007). Le raport  $\delta^{18}O$  des cernes d'arbres a donc été proposé comme un indicateur intéressant pour une mesure intégrée de g<sub>s</sub> au cours de l'année de croissance d'un cerne.

#### 2.1.2 Modèle semi-qualitatif à isotopes combinés

Le modèle semi-qualitatif à isotopes combinés de Grams et al. (2007, modifié de Scheidegger et al. 2000) est basé sur la théorie de fractionnement des isotopes stables du carbone et de l'oxygène. Il utilise la direction des changements simultanés (croissant, nul ou décroissant) des valeurs de  $\delta^{18}$ O et de  $\delta^{13}$ C dans les tissus foliaires ou dans les cernes d'arbres, pour déduire les changements les plus plausibles dans la performance physiologique des plantes, soit de A ou de g<sub>s</sub>.

Cependant, pour que ce modèle soit valide, le rapport  $\delta^{18}$ O du tissu foliaire ou du cerne d'arbre doit effectivement être contrôlé majoritairement par g<sub>s</sub>. Or, une étude a démontré que dans plusieurs conditions, c'est plutôt la valeur  $\delta^{18}$ O de l'eau du sol qui contrôle la valeur de  $\delta^{18}$ O<sub>arbre</sub> (Treydte et al. 2010). Roden & Farquhar (2012) ont également démontré que même lorsque le rapport  $\delta^{18}$ O de la source d'eau des arbres est stable, l'effet de la conductance sur la variabilité de la valeur  $\delta^{18}$ O du tissu foliaire ou du cerne d'arbre peut aussi être masqué par l'effet de l'humidité relative.

# 2.2 Méthodologie

La méthodologie est essentiellement la même qu'au chapitre I (section 1.6). Par conséquent, seules les informations supplémentaires sont présentées dans la section présente.

# 2.2.1 Chronologie $\delta^{18}$ O

Une chronologie  $\delta^{18}$ O de résolution annuelle a été développée à partir des mêmes échantillons que ceux utilisés pour la chronologie  $\delta^{13}$ C, bien que sur une période temporelle plus courte, de 1750 à 2014. Pour chaque échantillon, 0.3 mg de poudre de bois complet a été enveloppé dans des coupelles d'argent, additionné d'une quantité égale de noir de carbone (*black carbon*). Les échantillons ont ensuite été analysés à l'aide d'un analyseur élémentaire (*Elementar Vario PyroCube<sup>TM</sup>*), couplé à un spectromètre de masse (*Isoprime Vision<sup>TM</sup> IRMS*) en mode flux continu. Le rapport  $\delta^{18}$ O est exprimé en ‰ (±0,3‰ à 1 $\sigma$ ) et normalisé sur l'échelle VSMOW, en utilisant le standard IAEA 601 seulement, puisque que les valeurs attendues sont proches de la valeur de ce matériel.

# 2.2.2 La valeur $\delta^{18}$ O du bois complet et de l'holocellulose

Les différences de valeur entre le bois complet et l'holocellulose ont également été analysées sur les mêmes échantillons que ceux utilisés pour l'analyse  $\delta^{13}$ C, afin de déterminer si l'étape d'extraction de l'holocellulose était nécessaire ou non (section 1.6.3). La corrélation entre les données obtenues sur le bois complet et celles de l'holocellulose (r = 0.67, p < 0.005; figure 2.1) est plus faible que celle obtenue avec le rapport  $\delta^{13}$ C (r = 0.94, p < 0.005; figure 1.9). Néanmoins, sa valeur est comprise dans la gamme de valeurs trouvées dans la littérature, soit de 0.47 à 0.83 (Gori et al. 2013; Battipaglia et al. 2008; Cullen & Grierson, 2006; Ferrio & Volta, 2005). En
revanche, comparativement à cette même littérature, il n'y a pas d'écart systématique d'environ 4 ‰ entre la valeur  $\delta^{18}$ O du bois et celle de l'holocellulose pour *T. occidentalis* au lac Duparquet. Une autre caractéristique remarquable concerne les valeurs absolues de  $\delta^{18}$ O, qui sont significativement plus faibles que celles reportées dans la littérature, même pour une autre espèce appartenant également à la famille botanique des cupressacées (Cullen & Grierson, 2006). Les valeurs se situent généralement dans une fourchette de 24 à 32 ‰, où l'holocellulose est la plus enrichie. Dans ce cas-ci, le rapport  $\delta^{18}$ O varie entre 14.2 et 21.6 ‰. Des valeurs de  $\delta^{18}$ O aussi faibles, jumelées à une absence d'écart systématique entre le bois complet et l'holocellulose ne sont pas habituels. Il serait intéressant d'en investiguer les causes lors d'études futures. Néanmoins, la corrélation significative entre les deux composés justifie l'utilisation directe du bois complet plutôt que l'extraction de l'holocellulose pour la présente étude.



Figure 2.1 La valeur  $\delta^{18}$ O du bois complet et de l'holocelullose pour chaque année d'analyse au cours des 20<sup>e</sup> et 21<sup>e</sup> siècles (n = 21).

Les mêmes variables climatiques que pour l'analyse  $\delta^{13}$ C ont été sélectionnées pour les analyses dendroclimatiques avec le rapport  $\delta^{18}$ O (section 1.6.5). Les enregistrements du  $\delta^{18}$ O des précipitations se font rares et sont souvent récents. L'enregistrement le plus à proximité du lac Duparquet s'étend sur la période de 1997 à 2010 et se trouve à la station Bonner Lake en Ontario, située à 250 km au Nord-Ouest du site d'étude. Les données sont disponibles à partir de la base de données du réseau mondial des isotopes dans les précipitations (*Global Network of Isotopes in Precipitation*; International Atomic Energy Agency, 2017). La valeur de  $\delta^{18}O_{prec}$  retenue est la moyenne des données mensuelles d'avril à août.

### 2.3 Résultats

La chronologie  $\delta^{18}$ O est présentée à la figure 2.2. À des fins de comparaison visuelle entre les indicateurs présentés au chapitre I et le rapport  $\delta^{18}$ O, le lecteur pourra se référer à la figure A.2 de l'annexe A. Dans un souci de continuité avec le chapitre I, les mêmes périodes d'analyse seront considérées, soient la période préindustrielle (<1850), P1 (1850-1950) et P2 (1950-2014).

# 2.3.1 Variations de la valeur $\delta^{18}O_{arbre}$

De 1750 à 2014, la valeur de  $\delta^{18}$ O<sub>arbre</sub> a varié de 14.2 à 21.6 ‰. Il ne présente aucune tendance significative durant chacune des trois périodes mentionnées, ni sur l'ensemble de la chronologie. La moyenne du rapport  $\delta^{18}$ O de P1 ou de P2 n'est pas plus élevée que la moyenne préindustrielle (test-t de Student, p > 0.05). Néanmoins, on observe que durant P1, le rapport  $\delta^{18}$ O a augmenté jusqu'en 1900 puis diminué, jusqu'à rejoindre un minium au début de P2. Le rapport  $\delta^{18}$ O présente ensuite une nouvelle hausse, avec une plus grande variabilité interannuelle.

# 2.3.2 Liens entre le rapport $\delta^{18}O_{arbre}$ , le rapport $\delta^{18}O_{prec}$ et le climat

De 1997 à 2010 (seule période où des données de  $\delta^{18}O_{prec}$  sont disponibles), le rapport  $\delta^{18}O_{arbre}$  corrèle fortement avec le rapport  $\delta^{18}O_{prec}$  (r = 0.80; tableau 2.1 et figure 2.3). Les corrélations entre la valeur de  $\delta^{18}O_{prec}$  et les variables climatiques Tmax et CDC sont similaires mais plus fortes que les corrélations entre la valeur  $\delta^{18}O_{arbre}$  et ces mêmes variables. Toutefois, seul la valeur de  $\delta^{18}O_{prec}$  est corrélé avec les précipitations totales.



Figure 2.2Chronologie  $\delta^{18}$ O de 1750 à 2014, lissée avec un filtre Gaussian de<br/>50 ans (ligne en surgras).

**Tableau 2.1** Table de corrélation entre les valeurs de  $\delta^{18}O_{arbre}$  et de  $\delta^{18}O_{prec}$ , ainsi que trois paramètres climatiques représentant la moyenne de mai à août, soit la température maximale (Tmax; °C), les précipitations totales (Ptot, mm) et CDC (index).

	$\delta^{18}O_{\text{prec}}$	$\delta^{18}O_{arbre}$
$\delta^{18}O_{arbre}$	0.80**	
Tmax	0.69*	0.59*
Ptot	-0.61*	-0.32
CDC	0.69*	0.56*
* p <	0.05: ** p < 0.005	5



Figure 2.3 Valeurs de  $\delta^{18}O_{\text{prec}}$  (moyenne d'avril à août) et de  $\delta^{18}O_{\text{arbre}}$ , de 1997 à 2010.

Afin de comparer avec les indicateurs du chapitre 1, la valeur  $\delta^{18}O_{arbre}$  a été ajouté à la table de corrélation entre les proxys et les variables climatiques de 1900 à 2014, d'une part sur les données brutes, et d'autre part sur les différences premières (tableau 2.2).  $\delta^{18}O_{arbre}$  ne corrèle pas avec les largeurs de cernes (rwi) ni avec *¡EUE* dérivé de la valeur  $\delta^{13}C$ , que ce soit pour les données brutes ou les différences premières. Toutefois,  $\delta^{18}O_{arbre}$  corrèle avec l'ensemble des paramètres climatiques pour les données brutes. Seules les corrélations avec Tmax et CDC sont significatives avec les différences premières.

**Tableau 2.2** Table de corrélation entre les indicateurs des cernes d'arbres ( $\delta^{18}$ O, ¡EUE et rwi) et trois paramètres climatiques représentant la moyenne de mai à août, soient la température maximale (Tmax; °C), les précipitations totales (Ptot, mm) et

CDC (index), de 1900 à 2014. Pour chaque association entre les variables, une corrélation a été calculée sur les données brutes (brut) et une autre sur les différences

premièr	es (fd)	).
1	· · ·	

	$\delta^{18}O_{brut/fd}$	iEUEbrut/fd	rwi <sub>brut/fd</sub>
iWUE brut/fd	-0.08 / 0.14		
Rwibrut/fd	-0.10 / 0.05	0.18 /-0.21*	
Ptotbrut/fd	-0.28**/-0.09	0.28* /-0.45**	0.39** / 0.24*
Tmax <sub>brut/fd</sub>	0.19*/0.25*	0.26* / 0.33**	-0.15 /-0.09
CDCbrut/fd	0.31**/ 0.16	-0.18 / 0.43**	-0.43** /-0.23*

\* p < 0.05; \*\* p < 0.005

### 2.4 Discussion

# 2.4.1 Rapport $\delta^{18}$ O des précipitations

La corrélation élevée entre les valeurs de  $\delta^{18}O_{arbre}$  et de  $\delta^{18}O_{prec}$  suggère que la valeur  $\delta^{18}O$  des cernes d'arbres de la vieille population de *T. occidentalis*, au lac Duparquet, est fortement contrôlée par la valeur  $\delta^{18}O$  des précipitations. Pourtant, sur une population similaire de conifères adaptés à des conditions de stress hydrique, l'étude de Ferrio & Volta (2005) a plutôt révélé que le signal  $\delta^{18}O$  des précipitations des précipitations était atténué par le signal relié à l'enrichissement en <sup>18</sup>O par évaporation. Dans ce cas-ci, la valeur de  $\delta^{18}O_{arbre}$  est bel et bien corrélée à des paramètres climatiques responsables d'une plus grande évaporation, tels que Tmax, Ptot et CDC. Néanmoins, cette corrélation peut être indirecte et découler de la corrélation entre  $\delta^{18}O_{prec}$  et ces mêmes paramètres.

Cette forte association entre la valeur de  $\delta^{18}O_{arbre}$ , la valeur de  $\delta^{18}O_{prec}$  et les variables climatiques suggère également que l'eau utilisée par les thuyas provient

essentiellement des précipitations, plutôt que du lac. Leurs racines superficielles et le lien établi entre la croissance et les précipitations (Archambault & Bergeron, 1992) appuient également cette idée; si les thuyas puisaient l'eau dans le lac, leur croissance ne serait pas sensible à la quantité de précipitations. Ainsi, malgré leur proximité avec le lac (les arbres sont situés entre 0 et 1 m au-dessus de la ligne naturelle des hautes eaux), ceux-ci ne semblent pas bénéficier de cette source d'eau constante.

Par ailleurs, le temps de résidence de l'eau dans le sol ou dans le lac, ainsi que la profondeur des racines, sont des facteurs déterminants pour la composition isotopique de l'eau absorbée par les arbres (Labuhn et al. 2014). Un temps de résidence de l'eau plus long, comme c'est le cas pour les lacs ou plus en profondeur dans les sols, atténue la variabilité interannuelle du rapport  $\delta^{18}$ O de l'eau. Pour isoler le signal d'évapotranspiration dans les valeurs de  $\delta^{18}$ O<sub>arbre</sub>, il est préférable que l'eau absorbée par les arbres présente un rapport  $\delta^{18}$ O plus stable dans le temps. À la lumière des données présentées, les thuyas de Duparquet ne semblent pas répondre à cette condition.

2.4.2 La valeur  $\delta^{18}$ O des cernes d'arbres : un indicateur de la conductance stomatale ? La présente étude se limitant aux indicateurs des cernes d'arbres, aucune mesure simultanée de g<sub>s</sub> et du rapport  $\delta^{18}$ O des tissus des feuilles n'a été prise. Par conséquent, il n'est pas possible de vérifier la corrélation entre ces deux paramètres. Pour évaluer si la valeur de  $\delta^{18}$ O<sub>arbre</sub> apparaît comme un indicateur fiable de g<sub>s</sub>, il est toutefois possible d'étudier les liens entre les différents indicateurs sur les cernes d'arbres, mais également de confronter le modèle à isotopes combinés de Grams et al. (2007) à la théorie du comportement optimal des stomates (Voelker et al. 2016).

Au chapitre I, il a été démontré que lors d'une année de sécheresse, les arbres présentaient une  $_iEUE$  plus élevée, ce qui concordait également avec une croissance plus faible. Cela est interprété comme une conséquence de la fermeture des stomates, qui réduit la photosynthèse totale effectuée au cours de l'année de croissance tout en

rendant plus efficace l'utilisation de l'eau. Or, la valeur de  $\delta^{18}O_{arbre}$  n'est pas corrélée à la croissance radiale ni à *¡EUE* et ce, même sur les différences premières. Ainsi, la valeur de  $\delta^{18}O_{arbre}$  ne semble pas capter un signal de fermeture des stomates.

Ensuite, le modèle à isotopes combinés peut être appliqué aux deux périodes identifiées lors de l'analyse de la réponse des échanges gazeux, vue au chapitre I. Durant P1, l'enrichissement en <sup>13</sup>C concorde avec une réduction de  $c_i/c_a$ , alors que le rapport  $\delta^{18}$ O demeure stable. Selon le modèle, cela signifie que  $g_s$  est demeuré inchangé. La réduction de  $c_i/c_a$  serait donc provoquée par une augmentation de la capacité photosynthétique maximale (A<sub>max</sub>), plutôt que par une fermeture des stomates. Pour cette période, l'interprétation découlant du modèle concorde avec la théorie du comportement optimal des stomates; c'est-à-dire qu'à des concentrations relativement faibles de  $c_a$ , les arbres vont maximiser les gains en carbone, tant que leur photosystème n'est pas saturé, plutôt que fermer leurs stomates.

Par contre, durant P2, aucune tendance à long terme n'est observée ni pour  $c_i/c_a$ , la valeur de  $\delta^{13}$ C ou la valeur de  $\delta^{18}$ O. Dans des conditions où  $c_a$  était demeuré stable, cela signifierait simplement qu'aucun changement physiologique de A ou de g<sub>s</sub> n'ait eu lieu. Or, dans un contexte d'augmentation du  $c_a$ , conserver un  $c_i/c_a$  constant nécessite une adaptation physiologique modérée des thuyas. L'absence d'acclimatation résulterait plutôt en un  $c_a - c_i$  constant (Saurer et al. 2004). Selon la théorie du comportement optimal des stomates, la réponse en 2<sup>e</sup> phase découlerait plutôt de la fermeture progressive des stomates au fur et à mesure que  $c_a$  augmente (Voelker et al. 2016). Par ailleurs, les arbres étudiés dans les expérimentations FACE ont réduit significativement g<sub>s</sub> en réponse à la hausse de  $c_a$  (Ainsworth & Long, 2005) et cette réponse est plus forte dans les conditions de stress hydrique (Ainsworth & Rogers, 2007), comme c'est le cas pour les thuyas à l'étude. L'absence d'un rapport  $\delta^{18}$ O significativement plus élevé durant P1 et P2 par rapport à la période pré-industrielle suggère que cet indicateur ne capte pas la fermeture stomatale des arbres.

### 2.5 Conclusion

Le rapport  $\delta^{18}O_{arbre}$  présente un bon potentiel comme indicateur pour une reconstitution climatique, puisqu'il est corrélé au rapport  $\delta^{18}O_{prec}$  et aux variables climatiques de température et de sécheresse. Toutefois, pour les arbres du terrain d'étude, il ne contribue pas à mettre en lumière les échanges gazeux de l'arbre, car aucune association n'est trouvée avec la largeur des cernes et *iEUE* (dérivé du rapport  $\delta^{13}C$ ). En plus de cette absence de lien avec les autres indicateurs des cernes d'abres, le  $\delta^{18}O$ ne semble pas capter un signal de fermeture des stomates de basse tendance, habituellement observé chez les arbres, en réponse à la hausse de  $c_a$ . En effet, sa valeur ne sort pas de la variabilité naturelle pré-industrielle, contrairement au rapport  $\delta^{13}C$ , et n'est pas significativement plus élevé. Par précaution, cet indicateur n'est donc pas pris en compte pour interpréter la réponse des échanges gazeux des vieux thuyas de Duparquet.

Par ailleurs, le  $\delta^{18}$ O de ces thuyas est aussi anormalement bas et il n'y a pas d'écart entre l'holocellulose et le bois complet, ce qui pointe vers des processus particuliers chez cette espèce longévive. Une étude plus détaillée et de résolution temporelle plus courte (à chaque semaine par exemple) de la signature  $\delta^{18}$ O de l'eau (lac, sol et précipitations) et de son parcours dans l'arbre, contribuerait à mieux interpréter cet indicateur au niveau écophysiologique.

#### 2.6 Références

- Ainsworth, E. A., & Long, S. P. (2005). What have we learned from 15 years of freeair CO<sub>2</sub> enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO2. New Phytologist, 165(2), 351–372. http://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01224.x
- Ainsworth, E. A., & Rogers, A. (2007). The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO<sub>2</sub>]: Mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment, 30*(3), 258–270. http://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01641.x
- Archambault, S., & Bergeron, Y. (1992). An 802-year tree-ring chronology from the Quebec boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 22, 674–682.
- Barbour, M. M., & Farquhar, G. D. (2000). Relative humidity- and ABA-induced variation in carbon and oxygen isotope ratios of cotton leaves. *Plant, Cell and Environment, 23*(5), 473–485. http://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00575.x
- Battipaglia, G., Saurer, M., Cherubini, P., Calfapietra, C., Mccarthy, H. R., Norby, R. J., & Francesca Cotrufo, M. (2013). Elevated CO<sub>2</sub> increases tree-level intrinsic water use efficiency: Insights from carbon and oxygen isotope analyses in tree rings across three forest FACE sites. New Phytologist, 197(2), 544–554. http://doi.org/10.1111/nph.12044
- Battipaglia, G., Theodor, R., Siegwolf, W., & Cotrufo, M. F. (2008). Climatic sensitivity of  $\delta^{18}$ O in the wood and cellulose of tree rings : Results from a mixed stand of *Acer pseudoplatanus* L. and *Fagus sylvatica* L. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, 261, 193–202. http://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.01.020
- Csank, A. Z., Patterson, W. P., Eglington, B. M., Rybczynski, N., & Basinger, J. F. (2011). Climate variability in the Early Pliocene Arctic: Annually resolved evidence from stable isotope values of sub-fossil wood, Ellesmere Island, Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 308*(3-4), 339–349. http://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.05.038
- Cullen, L., & Grierson, P. F. (2006). Is cellulose extraction necessary for developing stable carbon and oxygen isotopes chronologies from *Callitirs glaucophylla*? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 236*, 206–216. http://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.11.003

- Dongmann, G., Nurnberg, H.W., Forstel, H., & Wagener, K. (1974). On the enrichment of H<sub>2</sub><sup>18</sup>O in leaves of transpiring plants. *Radiation, Environment and Biophysiology*, 11, 41–52.
- Farquhar, G.D. & Lloyd, J. (1993). Carbon and oxygen isotope effects in the exchange of carbon dioxide between terrestrial plants and the atmosphere. In Ehleringer, J.R., Hall, A.E. & Farquhar, G.D. (Eds.), Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations (pp. 47-70). New York: Academic Press.
- Ferrio, J. P., & Voltas, J. (2005). Carbon and oxygen isotope ratios in wood constituents of Pinus halepensis as indicators of precipitation, temperature and vapor pressure deficit. *Tellus*, 57B, 164–173. http://doi.org/10.1111/j.1600-0889.2005.00137.x
- Gat, R. J., Mook, W., et Meijer, A.J. (2008). Isotopes de l'environnement dans le cycle hydrologique – volume II Eau atmosphérique. Vienne, Autriche : Agence internationale de l'énergie atomique.
- Gori, Y., Wehrens, R., Greule, M., Keppler, F., Ziller, L., Porta, N. La, & Camin, F. (2013). Carbon, hydrogen and oxygen stable isotope ratios of whole wood, cellulose and lignin methoxyl groups of *Picea abies* as climate proxies. *Rapid Commun. Mass Spectrom.*, 27, 265–275. http://doi.org/10.1002/rcm.6446
- Grams, T. E. E., Kozovits, A. R., Häberle, K.-H., Matyssek, R., & Dawson, T. E. (2007). Combining delta <sup>13</sup>C and delta <sup>18</sup>O analyses to unravel competition, CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> effects on the physiological performance of different-aged trees. *Plant, Cell & Environment, 30*(8), 1023–34. http://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01696.x
- International Atomic Energy Agency. (2017). Global Network of Isotopes in Precipitation. [Base de données]. Récupéré de <u>http://www-naweb.iaea.org/napc/ih/IHS resources gnip.html</u>
- Labuhn, I., Daux, V., Pierre, M., Stievenard, M., Girardclos, O., Féron, A., ... Mestre, O. (2014). Tree age, site and climate controls on tree ring cellulose δ18O: A case study on oak trees from south-western France. *Dendrochronologia*, 32(1), 78–89. http://doi.org/10.1016/j.dendro.2013.11.001
- McCarroll, D., & Loader, N. J. (2004). Stable isotopes in tree rings. *Quaternary* Science Reviews, 23(7-8), 771-801.

- Naulier, M., Savard, M. M., B??gin, C., Marion, J., Nicault, A., & B??gin, Y. (2015). Temporal instability of isotopes-climate statistical relationships - A study of black spruce trees in northeastern Canada. *Dendrochronologia*, 34, 33–42. http://doi.org/10.1016/j.dendro.2015.04.001
- Roden, J. S., & Farquhar, G. D. (2012). A controlled test of the dual-isotope approach for the interpretation of stable carbon and oxygen isotope ratio variation in tree rings. *Tree Physiology*, 32(4), 490–503. http://doi.org/10.1093/treephys/tps019
- Saurer, M., Siegwolf, R., & Schweingruber, F. (2004). Carbon isotope discrimination indicates improving water-use efficiency of trees in northern Eurasia over the last 100 years. *Global Change Biology*, 10(12), 2109–2120. http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00869.x
- Scheidegger, Y., Saurer, M., Bahn, M., & Siegwolf, R. (2000). Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model. *Oecologia*, 125(3), 350–357. http://doi.org/10.1007/s004420000466
- Sullivan, P. F., & Welker, J. M. (2007). Variation in leaf physiology of Salix arctica within and across ecosystems in the High Arctic: Test of a dual isotope (<sup>13</sup>C and <sup>18</sup>O) conceptual model. Oecologia, 151(3), 372–386. http://doi.org/10.1007/s00442-006-0602-1
- Treydte, K. S., Boda, S., Battipaglia, G., Fonti, P., Gessler, A., Graf-Pannatier, E., ... Werner, W. (2010). The pathway of oxygen isotopes from soil to wood (Lötschental, Swiss Alps). TRACE-Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology, 8, 33-40.
- Treydte, K. S., Schleser, G. H., Helle, G., Frank, D. C., Winiger, M., Haug, G. H., & Esper, J. (2006). The twentieth century was the wettest period in northern Pakistan over the past millennium. *Nature*, 440, 1179–1182. http://doi.org/10.1038/nature04743
- Voelker, S. L., Brooks, J. R., Meinzer, F. C., Anderson, R., Bader, M. K. F., Battipaglia, G., ... Wingate, L. (2016). A dynamic leaf gas-exchange strategy is conserved in woody plants under changing ambient CO<sub>2</sub>: Evidence from carbon isotope discrimination in paleo and CO<sub>2</sub> enrichment studies. *Global Change Biology*, 22, 889–902. http://doi.org/10.1111/gcb.13102

### CONCLUSION

Le CO<sub>2</sub> atmosphérique ( $c_a$ ) est le substrat principal d'un processus élémentaire de la vie : la photosynthèse. L'augmentation de sa concentration dans l'atmosphère risque d'affecter la production primaire nette à l'échelle planétaire, ainsi que le bilan des échanges gazeux d'eau et de CO<sub>2</sub> entre la couverture végétale et l'atmosphère. L'objectif de cette étude était d'évaluer la réponse physiologique (croissance radiale et échanges gazeux) des plus vieux arbres de la forêt boréale canadienne à l'augmentation de  $c_a$  et à la variabilité climatique. Cette population multiséculaire de *Thuja occidentalis* permet de comparer les conditions préindustrielles, de 1300 à 1850, aux conditions de l'ère industrielle, où  $c_a$  augmente progressivement de 285 à 400 ppm.

Pour ce faire, trois indicateurs des arbres ont été étudiés : croissance radiale (n = 57),  $\delta^{13}$ C et  $\delta^{18}$ O (n = 11 pour les isotopes stables). Une chronologie de résolution annuelle a été produite pour chacun des indicateurs. La croissance radiale est un proxy de la productivité primaire nette. Le rapport  $\delta^{13}$ C est un indicateur indirect des échanges gazeux, puisqu'il permet de dériver la concentration intercellulaire de CO<sub>2</sub> dans les feuilles (c<sub>i</sub>) et l'efficacité intrinsèque d'utilisation de l'eau (*¡EUE*), à partir du modèle mécanistique de son fractionnement. Le  $\delta^{18}$ O peut constituer un proxy pour la conductance stomatale dans certaines conditions, ce qui a été évalué au chapitre II.

L'analyse de l'évolution du rapport  $\delta^{13}$ C de cette population a démontré une acclimatation très forte des échanges gazeux à l'augmentation de  $c_a$ . En effet, il s'agit de la plus forte augmentation de *iEUE* documentée en Amérique du Nord jusqu'à ce jour, soit de 59 % entre la moyenne préindustrielle et aujourd'hui. Les précipitations et le CO<sub>2</sub> ont un effet cumulatif et opposé sur  $_iEUE$  : l'augmentation de  $c_a$  provoque une nette amélioration de  $_iEUE$  à long terme, alors que les précipitations réduisent cette efficacité sur une base interannuelle.

Par ailleurs, cette acclimatation des échanges gazeux est non-linéaire et s'est effectuée en deux phases. Dans un premier temps, les thuyas de Duparquet ont conservé un  $c_i$ constant de 150 ppm, alors que  $c_a$  augmentait de 285 à 312 ppm, causant un enrichissement remarquable des cernes d'arbres en <sup>13</sup>C. La conservation d'un  $c_i$ constant nécessite une réponse physiologique fortement active et demeure un rare cas de figure. Dans un deuxième temps, lorsque  $c_a$  a atteint 312 ppm, les thuyas ont commencé à conserver un rapport  $c_i/c_a$  constant. En d'autres termes,  $c_i$  a cessé d'être stable et a commencé à augmenter proportionnellement à  $c_a$ . Depuis 1950, ce rapport est de 0.48, comparativement à une moyenne de 0.53 durant la période préindustrielle.

Interprété à l'intérieur du cadre théorique du comportement stomatal optimal (Voelker et al. 2016), les thuyas de Duparquet auraient d'abord maximisé les gains en carbone. Lorsque la capacité de photosynthèse est devenue saturée, les arbres ont cessé d'absorber la part supplémentaire de CO<sub>2</sub> disponible dans l'atmosphère. Ils auraient par la suite opté pour une stratégie d'optimisation de leur utilisation de l'eau, en diminuant la conductance stomatale. Cela permet en effet d'absorber autant de CO<sub>2</sub>, puisque sa concentration atmosphérique augmente, tout en perdant moins d'eau. Il est également possible que la densité stomatale ait diminué, pour les mêmes raisons.

Toutefois, le proxy de la production primaire nette (croissance radiale) ne supporte pas pleinement cette théorie. En effet, bien que favorable, la croissance radiale n'a pas augmenté significativement durant P1 par rapport à la période préindustrielle. Il est possible que le carbone supplémentaire ait été alloué à d'autres puits au sein de l'arbre (racines, surface foliaire ou élongation des parties aériennes). Il se peut également que l'efficacité d'utilisation du carbone ait diminué, c'est-à-dire la proportion de carbone assimilé qui est utilisée pour la croissance (Bradford & Crowther, 2013). Dans tous les cas, les thuyas semblent avoir atteint un niveau de saturation de leur photosynthèse, ce qui se traduit par une impossibilité d'augmenter leur capacité à puiser du carbone. Par ailleurs, la croissance radiale est positivement corrélée aux précipitations et cette sensibilité hydroclimatique n'a pas progressivement diminué. Ainsi, cette absence d'augmentation significative de la croissance radiale est d'autant plus remarquable que le climat de Duparquet s'est humidifié durant le dernier siècle, que les thuyas ont une meilleure *¡EUE* de 59%, et que  $c_a$  a augmenté de 40%.

Ces résultats démontrent que malgré certaines conditions favorables et une adaptation proactive de leurs échanges gazeux en réponse à l'augmentation de  $c_a$ , la croissance des thuyas est limitée par d'autres conditions, tels que la disponibilité en nutriments. À l'échelle globale, cela signifie que les arbres dont la photosynthèse est saturée et limitée par la disponibilité d'autres ressources, ne pourront pas contribuer à ralentir les changements climatiques, puisqu'ils n'augmenteront pas leur capacité à puiser du carbone. Cette observation concorde avec les résultats d'une étude plus globale : seule une faible proportion des populations étudiées dans la forêt boréale canadienne ont vu leur croissance radiale favorisée en raison de la fertilisation par le CO<sub>2</sub> (Girardin et al. 2016).

L'étude combinée du rapport  $\delta^{13}$ C et de la croissance radiale a permis de mettre en lumière les liens entre les échanges gazeux et la production de biomasse d'une population multiséculaire de *T. occidentalis*, en réponse à l'augmentation de  $c_a$  et en tenant compte de la variabilité climatique. Le  $\delta^{18}$ O ne s'est toutefois pas avéré être un proxy fiable de la conductance stomatale pour cette population. Par contre, il s'agit d'un proxy intéressant pour les reconstitutions climatiques.

En Amérique du Nord, d'autres études couplant ces trois proxys devraient être menées surs d'autres espèces, dans différentes régions et avec diverses conditions, tel un sol fertile et bien alimenté en eau. Cela permettrait de dresser un portrait des patrons spatiaux et de l'ampleur des changements physiologiques susceptibles de se produire à l'échelle des forêts nord-américaines, en réponse à la hausse continue de  $c_a$ . Alors qu'une telle méta-analyse existe en Europe (Saurer et al. 2014), les données sont encore trop peu accessibles en Amérique du Nord.

# ANNEXE A

## LA MINE BEATTIE-DONCHESTER

En bordure du lac Duparquet, au nord de celui-ci, on peut apercevoir les vestiges des activités d'extraction de la mine Beattie-Donchester (48.5075, -79.2339; figure A.1). La mine est entrée en fonction en 1933 pour l'extraction de cuivre, d'argent, mais surtout d'or, puis elle a fermé en 1956 (*Hudson Institute of Mineralogy*, 2017). Au total, la mine a traité 10 614 421 tonnes de minerais, avec une production variant entre 800 et 1900 tonnes par jour (Bevan, 2009).



Figure A.1 Emplacement de la mine Beattie-Donchester en bordure du lac Duparquet.

À ses débuts, le minerai était acheminé à la fonderie Asaraco, située à Tacoma, dans l'État de Washington (Bevan, 2009). Ensuite, une usine de grillage a été construite en 1937 pour optimiser la récupération de l'or. Le grillage est un procédé pyrométallurgique qui produit de grandes quantités d'émissions de carbone, de SO<sub>2</sub> et de divers polluants toxiques.

De fortes émissions de CO<sub>2</sub> pourraient avoir modifié ponctuellement et localement la signature isotopique du carbone de 1933 à 1956. Des études ont également démontré un effet du SO<sub>2</sub> sur la capacité photosynthétique des feuilles, résultant en une anomalie du rapport  $\delta^{13}$ C (Savard et al. 2014; Savard et al. 2006).

Nous n'avons pas d'enregistrement précis de ces émissions. Toutefois, dans la présente étude, la hausse du rapport  $\delta^{13}$ C commence en 1870, soit bien avant le début des activités de la mine en 1933 (figure A.2). Si la mine a pu avoir un effet sur la conductance stomatale ou sur la capacité photosynthétique des feuilles des thuyas de Duparquet, cet effet semble négligeable, comparativement aux forçages que sont la concentration globale de CO<sub>2</sub> atmosphérique et la variabilité climatique.





## RÉFÉRENCES

- Ainsworth, E. A., & Rogers, A. (2007). The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO 2]: Mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment, 30*(3), 258–270. http://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01641.x
- Archambault, S., & Bergeron, Y. (1992). An 802-year tree-ring chronology from the Quebec boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 22, 674–682.
- Barbour, M. M., & Farquhar, G. D. (2000). Relative humidity- and ABA-induced variation in carbon and oxygen isotope ratios of cotton leaves. *Plant, Cell and Environment, 23*(5), 473–485. http://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00575.x

Bevan, P. A. (2009). Technical Report on Beattie-Donchester gold mine property Duparquet township, Quebec (NI 43-101). Québec: Clifton Star Resources Inc.

- Bradford, M. A., & Crowther, T. W. (2013). Carbon use efficiency and storage in terrestrial ecosystems. New Phytologist, 199(1), 7-9. http://doi.org/10.1111/nph.12334
- Denneler, B., Asselin, H., Bergeron, Y., & Bégin, Y. (2008). Decreased fire frequency and increased water levels affect riparian forest dynamics in southwestern boreal Quebec, Canada. Canadian Journal of Forest Research, 38(5), 1083–1094. http://doi.org/10.1139/X07-223
- Denneler, B., Bergeron, Y., & Bégin, Y. (2010). Flooding effects on tree-ring formation of riparian eastern white-cedar (Thuja occidentalis L.), Northwestern Quebec, Canada. *Tree-Ring Research*, 66(1), 3–17.
- Drake, B. G., Gonzàlez-Meler, M. A., & Long, S. P. (1997). More efficients plants: A consequence of rising atmospheric CO<sub>2</sub>? Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Bio, 48, 609–639. http://doi.org/10.1146/annurev.arplant.48.1.609

Earth System Research Laboratory Global Monitoring Division (ESRL GMD). (2017). *ESRL/GMD FTP Data Finder*. [Base de données]. Récupéré de <u>https://www.esrl.noaa.gov/gmd/</u>

Ehleringer, J. R., Hall, AE., & Farquhar GD. (1993). Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations. San Diego: Academic Press.

- Ehleringer, J. R., & Cerling, T. E. (1995). Atmospheric CO<sub>2</sub> and the ratio of intercellular to ambient CO<sub>2</sub> concentrations in plants. *Tree Physiology*, 15(2), 105–11.
- Farquhar, G. D., & Learyb, M. H. O. (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9, 121–137.
- Feng, X. (1999). Trends in intrinsic water-use efficiency of natural trees for the past 100-200 years: A response to atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 63(13-14), 1891–1903. http://doi.org/10.1016/S0016-7037(99)00088-5
- Francey, R. J., Allison, C. E., Etheridge, D. M., Trudinger, C. M., Enting, I. G., Leuenberger, M., ... Steele, L. P. (1999). A 1000-year high precision record of δ<sup>13</sup>C in atmospheric CO<sub>2</sub>. *Tellus, Series B: Chemical and Physical Meteorology*, 51(2), 170–193. http://doi.org/10.1034/j.1600-0889.1999.t01-1-00005.x
- Fritts, H. C. (1976). Tree Rings and Climate. London: Academic Press.
- Gedalof, Z., & Beig, A. A. (2010). Tree ring evidence for limited direct CO<sub>2</sub> fertilization of forests over the 20<sup>th</sup> century. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(3), 2–7. http://doi.org/10.1029/2009GB003699
- Gessler, A., Ferrio, J. P., Hommel, R., Treydte, K. S., Werner, R. a, & Monson, R. K. (2014). Stable isotopes in tree rings: towards a mechanistic understanding of isotope fractionation and mixing processes from the leaves to the wood. *Tree Physiology*, 00, 1–23. http://doi.org/10.1093/treephys/tpu040
- GIEC. (2013). Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge : Cambridge University Press.
- Girardin, M., Bernier, P. Y., Raulier, F., Tardif, J., Conciatori, F., & Guo, X. J. (2011). Testing for a CO<sub>2</sub> fertilization effect on growth of Canadian boreal forests. *Journal* of Geophysical Research, 116(G1), G01012. http://doi.org/10.1029/2010JG001287

- Girardin, M. P., Bouriaud, O., Hogg, E. H., Kurz, W., Zimmermann, N. E., Metsaranta, J. M., ... Bhatti, J. (2016). No growth stimulation of Canada's boreal forest under half-century of combined warming and CO<sub>2</sub> fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. http://doi.org/10.1073/pnas.1610156113
- Girardin, M., Tardif, J., Flannigan, M. D., Wotton, B. M., & Bergeron, Y. (2004). Trends and periodicities in the Canadian Drought Code and their relationships with atmospheric circulation for the southern Canadian boreal forest. *Canadian Journal* of Forest Research, 34, 103–119. http://doi.org/10.1139/x03-195
- Grams, T. E. E., Kozovits, A. R., Häberle, K.-H., Matyssek, R., & Dawson, T. E. (2007). Combining delta <sup>13</sup>C and delta <sup>18</sup>O analyses to unravel competition, CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> effects on the physiological performance of different-aged trees. *Plant, Cell & Environment, 30*(8), 1023–34. http://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01696.x
- Huang, J., Bergeron, Y., Denneler, B., Berninger, F., & Tardif, J. (2007). Response of forest trees to increased atmospheric CO<sub>2</sub>. Critical Reviews in Plant Sciences, 26(5-6), 265–283. http://doi.org/10.1080/07352680701626978

Hudson Institute of Mineralogy. (2017). Beattie Mine, Duparquet, Abitibi-Ouest RCM, Abitibi-Témiscamingue, Québec, Canada. Récupéré de <u>https://www.mindat.org/loc-8598.html</u>

- Jones, P. D., & Mann, M. E. (2004). Climate over past millennia. Reviews of Geophysics, 42(RG2002), 1-42. http://doi.org/10.1029/2003RG000143.CONTENTS
- Keenan, T. F., Hollinger, D. Y., Bohrer, G., Dragoni, D., Munger, J. W., & Schmid, H. P. (2013). Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. *Nature*, 499, 324–327. http://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004
- Matthes-Sears, U., H. Nash, C., & W. Larson, D. (1995). Constrained growth of trees in a hostile environment: The role of water and nutrient availability for *Thuja* occidentalis on Cliff Faces. International Journal of Plant Sciences, 156(3), 311– 319.
- McCarroll, D., & Loader, N. J. (2004). Stable isotopes in tree rings. *Quaternary* Science Reviews, 23(7-8), 771-801. http://doi.org/10.1016/j.quascirev.2003.06.017
- Norby, R. J., Warren, J. M., Iversen, C. M., Medlyn, B. E., & McMurtrie, R. E. (2010). CO<sub>2</sub> enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen

availability. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 107(45), 19368–73. http://doi.org/10.1073/pnas.

- Petit, R. J., Raynaud, D., Basile, I., Chappellaz, J., Ritz, C., Delmotte, M., ... Pe, L. (1999). Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, 399, 429–413. http://doi.org/10.1038/20859
- Roden, J. S., & Farquhar, G. D. (2012). A controlled test of the dual-isotope approach for the interpretation of stable carbon and oxygen isotope ratio variation in tree rings. *Tree Physiology*, 32(4), 490–503. http://doi.org/10.1093/treephys/tps019
- Saurer, M., Siegwolf, R., & Schweingruber, F. (2004). Carbon isotope discrimination indicates improving water-use efficiency of trees in northern Eurasia over the last 100 years. *Global Change Biology*, 10(12), 2109–2120. http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00869.x
- Saurer, M., Spahni, R., Frank, D. C., Joos, F., Leuenberger, M., Loader, N. J., ... Young, G. H. F. (2014). Spatial variability and temporal trends in water-use efficiency of European forests. *Global Change Biology*, 20(12), 3700–3712. http://doi.org/10.1111/gcb.12717
- Savard, M. M., Bégin, C., & Marion, J. (2014). Modelling carbon isotopes in spruce trees reproduces air quality changes due to oil sands operations. *Ecological Indicators*, 45, 1–8. http://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.03.005
- Savard, M. M., Begin, C., Parent, M., Marion, J., & Smirnoff, A. (2016). Dendrogeochemical distinction between geogenic and anthropogenic emissions of metals and gases near a copper smelter. *Geochemistry: Exploration, Environment, Analysis, 6*, 237–247. http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1144/1467-7873/05-096
- Voelker, S. L., Brooks, J. R., Meinzer, F. C., Anderson, R., Bader, M. K. F., Battipaglia, G., ... Wingate, L. (2016). A dynamic leaf gas-exchange strategy is conserved in woody plants under changing ambient CO2: Evidence from carbon isotope discrimination in paleo and CO2 enrichment studies. *Global Change Biology*, 22, 889–902. http://doi.org/10.1111/gcb.13102
- Wilson, B. F., & Howard, R. A. (1968). A computer model for cambial activity. Forest Science, 14(1), 77-90.