

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

RÉPONSES MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES DES SEMIS DE  
TROIS ESPÈCES DE CONIFÈRES À UN GRADIENT DE DÉFICIT HYDRIQUE  
EN SERRE

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR  
CATHERINE LÉGER-BEAULIEU

NOVEMBRE 2018

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.»

## REMERCIEMENTS

Je voudrais d'abord remercier mon directeur de mémoire Daniel Kneeshaw. Merci pour les commentaires constructifs et marquants, qui me poussent à réfléchir autrement. Ton savoir et la façon que tu as de le communiquer m'ont incroyablement aidé durant ce processus. Je voudrais aussi remercier mes co-directeurs Loïc D'Orangeville et Daniel Houle pour votre présence et vos suggestions qui m'ont permis d'approfondir mes connaissances. Merci à Steven Kembel et Hubert Morin pour les précieux conseils lors de ma proposition de recherche.

Un remerciement spécial pour Sylvain Dallaire sans qui ce projet n'aurait pas pu avoir lieu. Merci pour ton aide dans la conception et la réalisation du projet et d'avoir été présent pour régler tous les petits détails qui auraient pu mettre en péril ma maîtrise.

J'aimerais remercier mes collègues du labo pour les conversations enrichissantes et les conversations un peu plus légères. Un merci spécial à Éric Brazeau-Goupil qui a bravé les hauteurs et le vent pour envelopper les serres d'une énorme toile thermique.

Merci à Alexandra Villiard, Manon Boissières, Jonathan Bernardo-Santos, Kaim Merali, Weldone Chhay, Kasandra Hernandez, Lou Perrault, Antoine Plouffe, Maihi Hitirere, Laura Maude Moitoso Grenier, Nathan Kneeshaw, Lyna Lapointe-Elmrabti, Julia Lamoureux, Maxime Fraser-Franco, Philippe (Dan), Dominique Tardif, Cédric Boue, Adèle Mongeau et Hamza Bendaoudi pour votre temps et votre aide précieuse. Ces longues heures de travail à rentrer des goutteurs dans les tuyaux ou à laver les nombreuses racines ont été infiniment appréciées.

A special thanks to Ashutosh Bhujbal who helped me way more than I want to admit, I am thankful for everything you've done for me. Et finalement merci à ma famille qui m'a donné les ressources nécessaires et qui m'ont toujours encouragé. Ce mémoire est pour vous.

## TABLES DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
RÉSUMÉ .....	viii
INTRODUCTION .....	1
ARTICLE.....	23
1.1 INTRODUCTION.....	25
1.2 MATÉRIEL ET MÉTHODE.....	30
1.3 RESULTATS.....	38
1.4 DISCUSSION.....	51
CONCLUSION .....	57
ANNEXE A matériels supplémentaires.....	64
BIBLIOGRAPHIE .....	74

## LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Illustration des hypothèses concernant la croissance apicale, la photosynthèse et le ratio racine/tige en fonction du contenu en eau et de la fréquence d'arrosage.....	22
2.1 Relation entre le potentiel matriciel du sol et le pourcentage en eau en gramme par gramme et la relation entre le pourcentage en eau en gramme par gramme et le pourcentage en eau en volume par volume.....	32
2.2 Évolution du potentiel matriciel moyen en fonction des traitements sécheresse et de la température (T et T4)..	34
2.3 Transpiration moyenne ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{sec}$ ) en fonction des traitements sécheresse, des espèces et de la température..	40
2.4 Relation entre la transpiration moyenne et le potentiel matriciel moyen en fonction des espèces..	41
2.5 Photosynthèse moyenne ( $\text{CO}_2/\text{m}^2/\text{sec}$ ) en fonction des traitements sécheresse, des espèces et de la température. ....	42
2.6 Relation entre la photosynthèse moyenne et le potentiel matriciel moyen en fonction des espèces.....	43
2.7 Différence entre les températures en fonction des espèces au niveau du pic de croissance et du début de la croissance.....	46
2.8 Effet de la température sur le moment du pic de croissance et la fin de la croissance en fonction des traitements sécheresse et des espèces. ....	47

2.9	Effet de la température et des traitements sécheresse sur la hauteur de la pousse de l'année.....	49
2.10	Effet de la température et des traitements sécheresse sur le diamètre relatif. .....	50
4.1	Disposition des semis dans la serre 1 et la serre 2.....	64
4.2	Effet de la température et des traitements sécheresse sur la biomasse relative. ....	69
4.3	Relation entre 1) le potentiel hydrique moyen et la transpiration moyenne et 2) le potentiel hydrique et la biomasse finale en fonction des traitements sécheresse et de la température.....	72
4.4	Moyenne du poids initial des semis par espèce. ....	73

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Prévisions climatiques futures pour les horizons 2050 et 2090 en période estivale et hivernale en ce qui a trait à la température et aux précipitations au nord et au sud du Québec.....	2
1.2 Tableau récapitulatif sur les variables à l'étude en fonction des différentes espèces .....	17
4.1 Relation entre les espèces et les traitements sécheresse au niveau du pic de croissance et du début de la croissance.....	68
4.2 Résultats de l'analyse statistique sur le potentiel hydrique moyen en fonction a) des traitements sécheresse, b) des espèces et C) de la température .....	70
4.3 Résultats des régressions entre le potentiel hydrique moyen en tant que variable dépendante et la transpiration, la biomasse finale et l'interaction entre les deux en tant que variables indépendantes .....	71

## RÉSUMÉ

Les modèles climatiques projettent une augmentation considérable de la température ainsi qu'une diminution du contenu en eau pour la forêt boréale de l'est du Canada. Ces conditions entraîneront des conséquences sur les arbres et, plus précisément chez les semis qui sont plus sensibles aux stress hydriques. Les programmes de reboisement utilisent principalement les semis d'épinette noire, de pin gris et d'épinette blanche. Il est donc nécessaire de comprendre comment ces espèces réagiront à la sécheresse. Notre question de recherche consiste à évaluer les stratégies des semis d'épinette noire, de pin gris et d'épinette blanche face à un gradient de sécheresse et une augmentation de la température en serre. Les variables à l'étude sont la transpiration et la photosynthèse, la biomasse des racines, rameaux et aiguilles, la croissance radiale et apicale ainsi que la phénologie de croissance de la pousse de l'année. Nos hypothèses sont basées principalement sur la théorie de l'isohydrie et l'anisohydrie. Le pin gris, classifié comme espèce isohydrique, devrait fermer ses stomates rapidement lors d'un stress hydrique. Ce faisant, la photosynthèse et la transpiration devraient s'arrêter suite à un faible stress hydrique. L'épinette noire et l'épinette blanche, classifiées comme espèce anisohydriques, devraient laisser leurs stomates ouverts lorsqu'exposées à un stress hydrique et continuer de faire la photosynthèse et de transpirer. Ainsi, l'allocation en carbone des épinettes devrait favoriser les racines tandis que le pin gris devrait favoriser la partie aérienne. De plus, la croissance des trois espèces devrait être devancée lorsque la température augmente. L'expérience a été réalisée dans deux serres de l'UQAM, l'une soumise aux températures moyennes mensuelles du mois de mai, juin, juillet et août de la forêt Montmorency et l'autre soumise à quatre degrés supérieurs aux moyennes mensuelles. Dans chaque serre, le design expérimental est le même; quatre niveaux de sécheresse, un traitement témoin, un traitement sécheresse modéré, un traitement sécheresse sévère et un traitement fréquence où la moyenne est équivalente à celle du traitement sécheresse sévère, mais possède des arrosages plus espacés dans le temps. Il y a donc une interaction entre la température, les traitements sécheresse et les espèces. Les résultats montrent que le pin gris possède des caractéristiques anisohydriques puisque la transpiration et la photosynthèse restent stables avec la diminution du contenu en eau. Tandis que la croissance radiale diminue avec l'augmentation de la tension du sol, la croissance apicale reste stable. Les processus physiologiques sont favorisés par l'augmentation de la température ainsi que la croissance apicale. De plus, cette espèce connaît une accélération de la pousse de l'année. L'épinette noire et l'épinette blanche détiennent plutôt des caractéristiques isohydriques en diminuant leur transpiration et leur photosynthèse avec la diminution

du contenu en eau. Bien que l'assimilation du carbone soit restreinte, la pousse de l'année de l'épinette noire continue à croître. Les autres variables sont affectées par la tension du sol. Les processus physiologiques ne sont pas affectés par l'augmentation de la température chez les épinettes et elles connaissent un devancement de leur croissance apicale dans la saison, 16 jours chez l'épinette noire et 13 jours chez l'épinette blanche. Ceci engendre une augmentation de la croissance radiale de l'épinette noire. En conclusion, le pin gris et l'épinette noire sont des espèces plastiques qui varient leurs réponses en réaction à la sécheresse tandis que l'épinette blanche est plus vulnérable à l'augmentation de la température et la diminution du contenu en eau. Les programmes de reboisement doivent avoir une vision qui porte sur les conditions climatiques futures dans le but de faire des choix plus éclairés. Le pin gris et l'épinette noire sont les espèces les plus résistantes à la diminution du contenu en eau et à l'augmentation de la température et pourraient être plantés principalement dans le sud de la forêt boréale, tandis que l'épinette blanche pourrait être concentrée au-dessus du 51<sup>e</sup> parallèle, où l'augmentation de la température et la diminution du contenu en eau se feront moins ressentir. Ces choix permettront de maintenir l'écosystème de la forêt boréale face au réchauffement climatique.

Mots clés : Changement climatique, Sécheresse, Croissance, Photosynthèse, Production ligneuse

## INTRODUCTION

### **Changements climatiques récents et futurs**

Le réchauffement climatique risque fortement de perturber la forêt boréale. Les changements climatiques sont caractérisés par une augmentation de la magnitude et de la fréquence des événements météorologiques extrêmes. Ces changements sont représentés par un déplacement de la courbe normale des paramètres climatiques tels que la température et l'évapotranspiration, ce qui se traduit en une augmentation de leur moyenne et de leur variabilité (Jentsch *et al.*, 2007). Cette augmentation des événements extrêmes a notamment été observée à l'aide de données régionales historiques (Jentsch *et al.*, 2007). Plusieurs régions des États-Unis, plus particulièrement les zones situées à l'est et au sud, ont connu une forte augmentation des précipitations depuis les années 1920 (Kunkel, 2003). Au Québec, les données historiques démontrent qu'il y a une augmentation de la température moyenne annuelle de l'ordre de 1-3°C depuis 1950. De plus, depuis les années 1960 les températures minimales et maximales ont largement augmenté (Ouranos, 2015). Le tableau I montre les scénarios provenant du MRCC pour la forêt québécoise.

**Tableau 1.1.** Prévisions climatiques futures pour les horizons 2050 et 2090 en période estivale et hivernale en ce qui a trait à la température et aux précipitations au nord et au sud du Québec

	2050 - Été	2050 - Hiver	2090 - Été	2090 - Hiver
Température	↑ 1.8 – 2.7°C	↑ 3 – 5°C	↑ 4 – 7°C	↑ 10 – 15°C
Précipitation (nord du Québec)	↑ 0 – 5%	↑ 25 – 45%	↑ 5 – 15%	↑ 30 – 45%
Précipitation (sud du Québec)	↑ -5 – 10%	↑ 10 – 20%	↑ 0 – 5%	↑ 25%

Les données pour les prévisions ont été recueillies à l'aide de (Ouranos, 2015) et (Logan *et al.*, 2011)

Les projections annoncent une augmentation de la température et des précipitations à l'été et à l'hiver pour l'horizon 2050 et 2090. Ce réchauffement se traduira notamment par un prolongement de la saison de croissance d'environ 20-27 jours en 2050 et de 22-35 jours en 2090 (Ouranos, 2015) - (Logan *et al.*, 2011). De plus, il existe un fort consensus entre les modèles quant à la hausse des précipitations dans le nord du Québec lors de la saison estivale et hivernale. Au sud du Québec, les modèles suggèrent une augmentation des précipitations lors de la période hivernale, au printemps et en automne. Cependant, les prévisions pour la période estivale sont plus ambiguës. Certains modèles projettent une augmentation des précipitations tandis que d'autres projettent une diminution des précipitations (Ouranos, 2015). L'augmentation de la

température et la possible diminution des précipitations durant la période estivale provoque une hausse de l'évapotranspiration du sol ce qui diminue considérablement le contenu en eau du sol. L'évapotranspiration se définit par le transfert de l'eau du sol à l'atmosphère.

Une étude réalisée par Houle et al (2012) s'est intéressée à l'influence des réchauffements climatiques sur l'humidité et la température du sol de trois sites représentés par une érablière, une sapinière et une pessière. Selon les modèles utilisés dans cette recherche, il y aurait une diminution importante du contenu en eau du sol du mois de mai au mois d'octobre dès l'année 2020 sur les trois sites à l'étude. Pour l'année 2080, le contenu en eau pourrait diminuer jusqu'à 40%. De plus, les différentes strates du sol connaîtront une augmentation de température entre le mois d'avril et d'octobre. Dans un futur lointain, l'augmentation de la température serait d'environ 5°C pour l'humus, 4°C pour l'horizon B et 3°C pour l'horizon C sur tous les sites confondus (Houle *et al.*, 2012).

Des simulations CMIP3 ont été utilisées dans le rapport spécial SREX du GIEC afin de prédire les effets du réchauffement climatique au Québec. Pour l'horizon 2081, 12 simulations sur 17 projettent une réduction du nombre de jours consécutifs sans pluie pour la période hivernale, mais une augmentation du nombre de jours consécutifs sans pluie pour la période estivale. De plus, 66% des simulations stipulent qu'en été les conditions seront plus sèches et qu'il y aura une augmentation des anomalies d'humidité du sol (Seneviratne *et al.*, 2012).

### *Le concept de sécheresse*

Ce réchauffement de température ainsi que la diminution du contenu en eau du sol devraient engendrer une augmentation des périodes de sécheresse. La sécheresse est caractérisée comme étant une période atypique où la faible quantité d'eau dans le sol cause de graves déséquilibres hydrologiques (Trenberth *et al.*, 2014). Que la sécheresse soit causée par les précipitations, l'augmentation de la température ou par l'interaction entre les deux, la conséquence principale est la même : la diminution de la quantité d'eau dans le sol (Peng, C. *et al.*, 2011). La variabilité des précipitations dans le temps joue aussi un rôle important lors d'une sécheresse. En effet, une période sèche peut se développer selon deux scénarios. Dans la situation A, un site reçoit une très faible quantité d'eau, et ce de manière constante durant toute la période de sécheresse. Dans la situation B, un site reçoit une grande quantité de précipitation, puis soudainement ne reçoit plus aucune précipitation durant une période suffisante pour que le sol puisse s'assécher, puis le site reçoit de nouveau de fortes précipitations. Ces deux situations représentent une période sèche qui se différencie par la variabilité des précipitations. Les propriétés du sol sont influencées par la variation des arrosages dans le temps. Lorsque la quantité des précipitations varie beaucoup, le sol s'assèche davantage comparativement à un arrosage continu. Suite à une période soutenue sans approvisionnement en eau, les particules du sol deviennent hydrophobes. Cette condition entraîne des changements dans la capacité de rétention de l'eau et la distribution de l'eau dans le sol lors d'un nouvel arrosage (Dai *et al.*, 2004). La répartition de l'eau ainsi que la disponibilité de l'eau dans le sol diffèrent entre la situation A et la situation B, ce qui peut engendrer des réponses différentes chez les végétaux. La variabilité du contenu en eau du sol peut aussi être en lien avec le taux d'évapotranspiration. Durant une saison de croissance, l'eau reçue par les précipitations sur un site peut être constante. Cependant, si la température augmente, il y a une hausse de l'évapotranspiration et donc un changement dans la quantité d'eau dans le sol.

### **La forêt boréale**

La forêt boréale du Canada couvre plus de 575 millions d'hectares, ce qui représente 50% de la superficie totale du pays (Gauthier *et al.*, 2008). Au niveau du Québec, c'est plus de 70% du territoire qui est recouvert par la forêt boréale (Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, 2008). Ce biome représente un puit de carbone immense s'évaluant à environ  $0.5 \pm 0.1$  gigatonne de carbone par année (Pan *et al.*, 2011). En effet, les végétaux stockent le carbone atmosphérique au sein de leur organisme et dans le sol grâce à la photosynthèse (Ressources naturelles du Canada, 2016). Aussi, la forêt boréale renferme une diversité importante d'espèce dont plusieurs sont des espèces en péril telles que le caribou forestier (Courtois, 2003). L'économie canadienne et québécoise repose en grande partie sur des ressources présentes sur le territoire de la forêt boréale telles que l'industrie du bois, les ressources minérales et l'hydroélectricité. Annuellement, la forêt engendre environ 23.7 milliards de dollars, ce qui équivaut à 1.9% du produit intérieur brut (PIB) (Ressources naturelles du Canada, 2016). Aussi, la forêt boréale est d'une importance particulière au niveau culturel notamment chez les peuples autochtones. En effet, plus de 70% de leur population habitent sur le territoire de la forêt (Ressources naturelles du Canada, 2016).

### **Conséquences de la sécheresse sur la forêt boréale**

Lorsque l'eau n'est pas une ressource limitante et que les nutriments sont abondants, les processus métaboliques fondamentaux ne sont pas restreints et il y a équilibre hydrologique. Dans cette situation, le potentiel hydrique des organismes se situe entre -30 et -50 kilo pascal (kPa); valeur associée à la capacité au champ de plusieurs espèces végétales. Par contre, lorsque l'eau devient une ressource limitante, la pression dans le sol augmente ce qui engendre une hausse du potentiel hydrique des plantes, entravant

donc l'assimilation de l'eau et les activités biologiques. Afin de caractériser le statut hydrique des plantes, le potentiel hydrique est la principale mesure utilisée. Cette variable se définit par la force que doivent exercer les plantes afin de réussir à puiser l'eau dans le sol. Une valeur de potentiel faible (moins négative) est associée à un environnement où l'eau est abondante tandis qu'une valeur de potentiel élevée (plus négative) est associée à un sol pauvre en eau.

Le stress hydrique des plants augmente en fonction du potentiel hydrique du sol; ainsi lorsque le potentiel hydrique atteint une valeur approximative de -500 à -1000 kPa (seuil conservé durant une période suffisamment longue), la plupart des espèces se retrouvent dans un stress qualifié de modéré (Buxton *et al.*, 1985). À ce moment, plusieurs aspects morphologiques et physiologiques changent chez les organismes soumis à ce stress. Par exemple, les plants vont adapter des stratégies d'allocation du carbone différentes. Certaines espèces acheminent une plus grande quantité de carbone aux racines au détriment des parties aériennes. Ainsi, la croissance racinaire permet d'acquérir une plus grande quantité d'eau en profondeur (Ericsson *et al.*, 1996). Par contre, d'autres espèces adoptent la stratégie opposée et allouent le carbone aux parties aériennes de la plante. Cette méthode permet à celles-ci d'augmenter leur efficacité de transport de l'eau par l'amélioration de la conductivité spécifique des aiguilles, créant ainsi une moins grande tension dans l'organisme et une réduction du risque de cavitation (Lu, 1992).

Lorsque le stress hydrique augmente davantage et que le potentiel hydrique atteint -1500 kPa (point de flétrissement), la majorité des plantes diminuent ou stoppent la photosynthèse. Cependant, le seuil du point de flétrissement varie dépendamment des espèces. Il y a une variation dans la pression de turgescence des cellules de garde qui provoque la fermeture des stomates. Ainsi, par manque de gaz carbonique la photosynthèse ne peut plus s'opérer (Lopushinsky, 1969). L'arrêt de la photosynthèse peut provoquer ainsi l'arrêt de la croissance des végétaux puisqu'il y a diminution ou

interruption complète de la production de carbohydrates. Aussi, indépendamment de la photosynthèse, le manque d'eau dans l'organisme provoque une interruption de la mitose, notamment lors de la phase S, ce qui provoque le blocage de la croissance (Linder *et al.*, 1987). La croissance peut aussi être influencée par la dimension des nouvelles cellules créées en période de sécheresse. En effet, la diminution de la taille des cellules s'effectue lorsqu'il y a perte de la pression de turgescence dans l'organisme (Arend et Fromm, 2007). De plus, durant une sécheresse, la mobilisation des carbohydrates est destinée principalement à l'ajustement osmotique, ce qui engendre une diminution de la croissance en hauteur et de la croissance radiale (Deslauriers *et al.*, 2014).

Lorsque le stress hydrique augmente encore davantage et qu'il devient trop intense pour les plantes, il peut y avoir mortalité. Premièrement, les individus peuvent « mourir de faim ». L'arrêt de la production de carbohydrates peut s'avérer très grave chez les plants puisque ces composés sont essentiels aux processus métaboliques. Une diminution de carbone peut entraîner un affaiblissement du système de défense de l'arbre puisque les carbohydrates permettent la production de tannins et d'alcaloïdes (McDowell *et al.*, 2008). Deuxièmement, les individus peuvent mourir de cavitations. La cavitation est caractérisée par l'apparition de bulles d'air dans les trachéides qui interrompt le flux d'eau dans l'organisme. Si la cavitation touche tout le xylème, la plante meurt suite à la dessiccation de ces tissus. Autrement, la réparation entraîne des coûts importants en carbone, mais ne tue pas nécessairement l'arbre. De façon générale, la mort par la cavitation est associée à une sécheresse sévère, mais de courte durée ou les réserves d'eau diminuent plus rapidement que les réserves de carbone. À l'opposé, la mort qui survient par le manque de carbohydrate est associée à une sécheresse de longue durée et d'intensité moyenne (McDowell *et al.*, 2008).

### **Effet de la température sur les arbres de la forêt boréale**

Les simulations climatiques prévoient une augmentation significative des chaleurs extrêmes dans un futur rapproché (Ouranos, 2015). Lorsque l'eau n'est pas limitante, la température seule peut engendrer de graves conséquences sur les arbres de la forêt boréale. Une température élevée (température soutenue à 30°C) initie une diminution de la taille des aiguilles des conifères, réduisant ainsi l'assimilation de carbone. La réduction de l'assimilation de carbone et l'inhibition de la division cellulaire causée par la température engendrent des impacts négatifs sur la croissance des essences, principalement au niveau de la croissance racinaire (Way et Sage, 2008). Les jeunes plants semblent plus susceptibles à la température puisque ses effets sont plus intenses sur les pousses de l'année (Lamhamedi et Bernier, 1994).

De plus, les hautes températures déclenchent une augmentation de la respiration, ce qui diminue considérablement la réserve de carbone des organismes (Zhao *et al.*, 2013). La photosynthèse est aussi affectée par les températures élevées qui causent des dommages à l'enzyme rubisco et aux protéines responsables du transport d'électron (Way et Sage, 2008). De plus, les très hautes températures peuvent même affecter la membrane plasmique, causer la dénaturation des protéines et des enzymes et provoquer l'accumulation de composés azotés toxiques (Raven *et al.*, 2007).

Lorsque l'eau est limitante, l'augmentation de la température amplifie les effets de la sécheresse au niveau de la croissance, de la photosynthèse et de la mortalité (Adams *et al.*, 2009). L'augmentation de la température accroît la vitesse de la diminution de l'eau dans le sol, ce qui augmente considérablement l'intensité des sécheresses. Aussi, dû à l'augmentation de la respiration cellulaire, les espèces soumises à une sécheresse cumulée à de hautes températures sont plus enclines de mourir de faim rapidement (Adams *et al.*, 2009). De plus, la diminution abrupte des réserves de carbone engendre une diminution plus rapide de la photosynthèse et de la croissance.

Par ailleurs, les conséquences de la diminution de la croissance racinaire seront plus importantes lorsque l'eau est limitante puisque les espèces auront un moins grand accès à l'eau (Adams *et al.*, 2009). La restriction de la croissance racinaire aura des impacts différents selon les familles et espèces. Les pins ont tendance à former des racines en pivot qui s'enfoncent profondément dans le sol, l'épinette blanche établit des racines pouvant atteindre trois mètres de profondeur tandis que l'épinette noire et les sapins produisent des racines qui croissent plutôt latéralement et qui restent dans la couche supérieure du sol (Burns et Barbara, 1990). Ainsi en théorie, lorsque l'eau est limitante, que l'évapotranspiration est élevée et que la croissance racinaire est restreinte, les plantes dont les racines restent en surface seront plus susceptibles à la diminution de la quantité d'eau dans le sol. Cependant, l'augmentation de la température pourrait être positive pour les arbres ayant de longues racines et vivant dans le pergélisol. En effet, l'eau habituellement gelée dans les profondeurs du sol deviendrait disponible grâce au réchauffement (Kolb et Robberecht, 1996).

#### *La sensibilité des conifères face à la sécheresse*

La forêt boréale est majoritairement composée de conifères qui sont adaptés aux conditions sèches des hivers longs et froids représentatifs de l'hémisphère nord. Leurs adaptations à ces conditions sont principalement morphologiques et physiologiques. En effet, les conifères possèdent des feuilles transformées en aiguilles ce qui leur permet de réduire la surface d'évaporation des feuilles et ainsi prévenir une perte d'eau (Larcher, 2003). Aussi, lors de conditions sèches, les conifères ont la capacité d'accumuler les composés azotés et les sucres dans des compartiments de la cellule. Ce processus permet d'augmenter la concentration de soluté à l'intérieur de la cellule et ainsi d'abaisser le potentiel osmotique. Grâce au gradient osmotique créé, le transport de l'eau entre les cellules et l'assimilation de l'eau dans le sol est possible (Bray, 2007).

De plus, chez les conifères, les cellules formées lors d'un stress hydrique sont d'un plus petit diamètre et ont des parois cellulaires plus épaisses. Ces modifications des trachéides permettent aux individus de résister plus efficacement aux cavitations (D'orangeville *et al.*, 2016).

Malgré ces adaptations, la sécheresse peut entraîner de graves répercussions sur les individus. La sensibilité à la sécheresse varie notamment selon le stade ontologique. Les semis sont plus sensibles à la sécheresse comparativement aux adultes puisqu'ils sont de petites tailles et que leur système racinaire est peu développé. De plus, lorsqu'il y a arrêt de la photosynthèse et qu'il n'y a plus fabrication de nouveaux carbohydrates, les semis sont plus vulnérables puisqu'ils possèdent une faible réserve de carbone (Hartmann, 2011). Le risque de blessures ou de mortalité plus élevé des semis par rapport aux arbres les rend plus vulnérables dans l'écosystème boréal. La sécheresse pourrait donc causer des dommages chez les jeunes individus provoquant ainsi des changements au niveau de la composition, de la structure et de la géographie des forêts (Walker *et al.*, 2015). Ces changements dans l'écosystème pourraient avoir des impacts sur le stockage de carbone, la diversité biotique et l'économie.

Ainsi, les 130 millions de semis plantés chaque année sur le territoire de la forêt boréale seraient les principaux individus à risque aux périodes de sécheresse. Les programmes de reboisement utilisent essentiellement des semis d'épinette noire, d'épinette blanche et de pin gris pour la plantation. Le choix de l'essence lors du reboisement dépend du type de sol et du régime de précipitation. Dans les sols secs, le pin gris, pin rouge ou pin blanc sont les premiers choix pour la plantation. L'épinette blanche est la principale candidate pour le reboisement dans les sols bien drainés. Dans les sols plus humides, c'est l'épinette noire qui est l'espèce favorite (Thiffault *et al.*, 2003). En 2007 au Québec, le nombre de semis plantés d'épinette noire s'élevait à 70 millions, chez l'épinette blanche le chiffre atteignait 20 millions et plus de 30 millions pour les semis de pin gris (Thiffault *et al.*, 2003). Ainsi, les semis d'épinette noire, d'épinette blanche

et de pin gris nouvellement plantés sont susceptibles de succomber au réchauffement climatique et donc d'engendrer des changements importants dans l'écosystème dû à leur stade précaire, ce sont donc ces espèces que nous utiliserons lors de cette expérience.

### **La réponse à la sécheresse : les stratégies de régulation de l'eau de l'épinette noire, du pin gris et de l'épinette blanche**

#### **L'isohydrie/l'anisohydrie et le potentiel hydrique**

Les deux principales stratégies de régulation de l'eau chez les conifères sont l'isohydrie et l'anisohydrie. Les espèces isohydriques, telles que les pins, « évitent » la sécheresse en fermant rapidement leurs stomates. Ce procédé leur permet de maintenir un faible potentiel hydrique tout au long de la période de stress, mais plonge les individus dans un état physiologique stagnant (McDowell *et al.*, 2008). À l'opposé, les espèces anisohydriques, telles que les épinettes, gardent leurs stomates ouverts et puisent l'eau dans le sol même à de très faibles potentiels hydriques. Cette stratégie entraîne une augmentation du potentiel hydrique chez les individus, mais permet de maintenir les activités biologiques (McDowell *et al.*, 2008). Il est à considérer qu'en réalité les végétaux se situent sur un gradient où certaines espèces peuvent avoir des caractères associés à l'isohydrie et d'autres à l'anisohydrie (Klein, 2014). Ces deux stratégies possèdent des coûts et des compromis contradictoires et entraînent des réponses différentes face aux processus tels que la photosynthèse, la croissance et la mortalité (Franks *et al.*, 2007).

## La transpiration et la photosynthèse

### *En théorie*

Selon les deux stratégies de régulation de l'eau, l'épinette noire et l'épinette blanche devraient avoir une réponse différente du pin gris en ce qui a trait à la transpiration et la photosynthèse. Les deux mécanismes physiologiques sont indissociables; sans transpiration la photosynthèse ne peut plus s'effectuer. Ainsi, si la transpiration diminue ou est à l'arrêt, il en est de même pour la photosynthèse. Le pin gris (iso) devrait fermer ses stomates rapidement lors d'une période de sécheresse. Ainsi, la transpiration et la photosynthèse devraient être inhibées relativement tôt. L'épinette noire et l'épinette blanche (aniso) au contraire devraient continuer à synthétiser des carbohydrates puisque ces espèces laissent leurs stomates ouverts même en période de sécheresse. Ainsi, leur transpiration et leur photosynthèse devraient arrêter plus tardivement comparativement au pin gris.

### *En pratique*

La réponse du pin gris et de l'épinette blanche s'avère concorder avec leur stratégie respective de régulation de l'eau. Par contre, la réponse de l'épinette noire ressemble davantage à celle du pin gris qu'à celle de l'épinette blanche. Chez le pin gris, la transpiration et la photosynthèse diminuent dès que le stress hydrique est modéré (potentiel hydrique du xylème ( $\Psi_x$ ) : -400 kPa) et sont inhibées lorsque le stress devient sévère ( $\Psi_x$  : -1500 kPa), faisant de cette espèce la première à connaître une baisse des paramètres physiologiques (Lopushinsky, 1969) - (Cai et Dang, 2002). La transpiration et la photosynthèse de l'épinette noire diminuent plus tardivement ( $\Psi_x$  : -1000 kPa), mais semblent être inhibées à la même intensité de stress hydrique que le pin gris ( $\Psi_x$  :

-1500 kPa) (Zwiazek, J. J. et Blake, 1989) - (Cai et Dang, 2002) - (Balducci *et al.*, 2014). Les processus physiologiques de l'épinette blanche commenceraient à diminuer lorsque le potentiel hydrique du xylème est à -1240 kPa et seraient inhibés à -2860 kPa. Ainsi, la transpiration et la photosynthèse de l'épinette blanche seraient plus résistantes à l'augmentation du potentiel hydrique (Brix, 1979) - (Cai et Dang, 2002). La sécheresse peut causer des dommages au niveau de l'appareil photosynthétique, plus particulièrement sur la chaîne de transport des électrons, ce qui engendre des conséquences sur la photosynthèse. Chez l'épinette noire, c'est lorsque le potentiel hydrique du xylème atteint -1500 à -3000 kPa que l'appareil photosynthétique est endommagé (Fang-yuan et Guy, 2004), tandis que chez l'épinette blanche c'est plutôt lorsqu'il atteint -2000 à -3500 kPa (Bigras, 2005). Chez le pin gris soumis à un stress hydrique, les thylakoïdes peuvent parfois être déformés, ce qui engendrerait des répercussions au niveau de l'appareil photosynthétique (Zwiazek, J. et Shay, 1987). La fréquence et la durée sans approvisionnement en eau jouent aussi un rôle important dans la réponse à la sécheresse. Chez le pin gris et l'épinette noire, la transpiration et la photosynthèse sont inhibées après 9 jours consécutifs sans eau, tandis que chez l'épinette blanche c'est plutôt après 12 jours consécutifs sans eau (Roberts et Dumbroff, 1986).

### L'allocation en carbone et la phénologie de croissance

#### *En théorie*

Selon les deux stratégies de régulation de l'eau, il est probable de s'attendre à ce que le pin gris (iso) connaisse une diminution ou une inhibition de la croissance avant l'épinette noire et l'épinette blanche (aniso). En effet, l'arrêt de la photosynthèse chez les espèces isohydriques provoque l'arrêt de la production de carbohydrates;

macromolécule nécessaire à la croissance cellulaire. Puisque les épinettes synthétisent toujours ces composés même en période de sécheresse, la croissance peut alors perdurer.

### *En pratique*

La différence dans la réponse à la croissance pourrait être due à leur stratégie d'allocation du carbone. En effet, en période de sécheresse, les épinettes allouent une plus grande quantité de carbone aux racines au détriment de la partie aérienne (Lamhamedi *et al.*, 2001) - (Wang, W. *et al.*, 2012). À l'opposé, le pin gris alloue une plus grande quantité de carbone aux parties aériennes. En période de stress hydrique, le transport des carbohydrates par le phloème chez le pin gris serait endommagé. Ce faisant, les sucres créés grâce à la photosynthèse dans les aiguilles ne pourraient pas être transportés vers les racines. Ainsi, il y aurait une production de biomasse dans la partie aérienne, mais aucune production de biomasse dans les racines. Le transport du carbone chez les épinettes noires et blanches soumises à un stress hydrique serait maintenu, ce qui leur permettrait d'allouer des carbohydrates aux racines (Axelsson et Axelsson, 1986).

La température a aussi un impact sur l'allocation en carbone des différentes parties du semis. Chez le pin gris et l'épinette noire, l'augmentation de la température favorise la biomasse des aiguilles et des rameaux tandis qu'elle favorise la biomasse des racines chez l'épinette blanche. En général, la biomasse totale du pin gris est plus élevée lorsque la température est à 22°C, celle de l'épinette noire à 16°C et celle de l'épinette blanche à 13°C (Peng, Y. Y. et Dang, 2003). Ainsi, l'augmentation de la température devrait être favorable pour la biomasse totale du pin gris en premier lieu, suivie de l'épinette noire puis de l'épinette blanche.

La croissance radiale de l'épinette noire est corrélée positivement avec l'augmentation de la température et la réduction des précipitations lorsqu'elle se retrouve entre le 49° au 52°N parallèle. En revanche, au sud du 49°N, la croissance de l'épinette noire diminue suite à l'augmentation de la température et la baisse des précipitations (D'Orangeville *et al.*, 2013). L'augmentation de la température engendrerait une hausse du nombre de cellules créé lorsque les semis sont bien irrigués (Deslauriers *et al.*, 2014), ainsi qu'une augmentation de l'épaississement des cellules durant la production du bois d'été chez les semis d'épinette noire (Wang, L. *et al.*, 2002). Cependant, lorsque l'augmentation de la température provoque un stress hydrique chez les semis, il a été observé que la croissance radiale de l'épinette noire diminue (Huang *et al.*, 2010). Chez l'épinette blanche, l'augmentation de la température durant la saison de croissance affecte négativement la croissance radiale tandis que les précipitations sont positivement corrélées avec la croissance (Barber *et al.*, 2000) - (Szeicz et MacDonald, 1996). Le nombre de cellules et l'épaississement des cellules chez le pin gris sont influencés positivement par la température du mois de mai et les précipitations de juin et juillet (Hoffer et Tardif, 2009). De plus, les températures chaudes au printemps auraient la capacité de devancer le début de la croissance radiale du pin gris et ainsi d'augmenter la croissance totale (Huang *et al.*, 2010).

Les expériences en serre sur les trois espèces de conifères montrent que la croissance apicale de l'épinette noire et de l'épinette blanche semble plus affectée par la sécheresse que celle du pin gris. En effet, selon l'étude de Buxton et al (1985), la croissance de l'épinette noire et de l'épinette blanche est diminuée de 50% lorsque le stress hydrique est modéré ( $\Psi_x$  : -400 kPa), tandis que la croissance du pin gris diminue de 50% lorsque le stress hydrique est intensifié ( $\Psi_x$  : -800 kPa). Toutefois, la croissance des trois espèces est inhibée lorsque le stress hydrique est élevé ( $\Psi_x$  : -1200 kPa) (Buxton *et al.*, 1985). De plus, le nombre de jours consécutifs sans approvisionnement en eau affecte particulièrement la croissance des trois espèces. Suite à 10 jours sans approvisionnement en eau, la croissance des semis est

complètement inhibée (Buxton *et al.*, 1985) - (Marshall *et al.*, 2000). Une autre étude révèle par contre que la croissance de l'épinette blanche serait affectée seulement lorsque le potentiel hydrique du xylème atteindrait -1000 kPa, mais que la croissance est favorisée par l'augmentation de la température (Driessche, 1991). De plus, le taux de croissance chez l'épinette blanche ne change pas dépendamment de la sécheresse (contrôle et sévère) et de la température (13°, 16°, 20°) (Driessche, 1991). Une étude similaire révèle par contre que la croissance du pin gris diminuerait seulement de 42% après une période de 12 jours consécutifs sans eau (Rajasekaran et Blake, 1999).

La température semble aussi avoir un impact significatif sur la croissance, plus particulièrement pour l'épinette blanche comparativement au pin gris. Une stratégie observée chez les pins pourrait expliquer leur croissance plus importante par rapport aux épinettes. En effet, les pins vont commencer à croître plus rapidement que les épinettes au début de la saison de croissance. Cette manœuvre leur permettrait d'optimiser leur croissance en utilisant rapidement les réserves d'eau accumulée au printemps. Ainsi, même si un stress hydrique surgit au mois de juin-juillet, les pins auront déjà bien entamé leur croissance et seront donc moins sensibles (Hartmann, 2011).

L'augmentation de la température aura un impact aussi sur le début de la croissance apicale chez le pin gris et l'épinette noire. Chez l'épinette noire, une augmentation de la température de 5°C devancerait le début de la croissance d'environ 10 jours (Bronson *et al.*, 2009). Par contre, l'épinette blanche semblerait connaître un retard dans le début de la croissance apicale lorsque la température est élevée (Prud'homme *et al.*, 2017).

Le tableau II fait une synthèse des informations mentionnées dans la partie sur la réponse à la sécheresse : les stratégies de régulation de l'eau de l'épinette noire, du pin gris et de l'épinette blanche, ce qui permet de visualiser et synthétiser la revue de littérature.

**Tableau 1.2.** Tableau récapitulatif sur les variables à l'étude en fonction des différentes espèces

	<b>Transpiration</b>	<b>Photosynthèse</b>	<b>Allocation en carbone</b>	<b>Croissance radiale + hauteur</b>
<b>Épinette noire</b>	++	++	+ racine	+++
<b>Épinette blanche</b>	+	+	+ racine	++
<b>Pin gris</b>	+++	+++	+ tige	+

Légende : Lorsque le symbole + est appliqué une seule fois (+), ceci représente l'espèce dont la variable est la moins affectée par la sécheresse. Lorsque le symbole + est appliqué deux fois (++), ceci représente l'espèce dont la variable est affectée de façon intermédiaire par la sécheresse. Lorsque le symbole + est appliqué trois fois (+++), ceci représente l'espèce dont la variable est la plus affectée par la sécheresse.

### Le but de cette étude

L'objectif de cette étude est de déterminer l'impact d'un gradient hydrique et d'une augmentation de la température sur les échanges gazeux, l'allocation en carbone, la croissance et la phénologie de croissance des semis d'épinette noire, d'épinette blanche et de pin gris. D'une part, les semis seront soumis à différents teneurs en eau du sol ce qui permettra d'évaluer la réponse de ces espèces face à une diminution des précipitations dans le temps selon un gradient hydrique. D'autre part, les semis seront

aussi soumis à deux fréquences d'arrosage. La température est aussi une variable importante à l'étude; les semis soumis aux différentes conditions hydriques seront aussi exposés à une température contrôle (température moyenne mensuelle de la forêt Montmorency) et une température quatre degrés supérieurs à la température contrôle. La variable « fréquence » représente le volet le plus innovateur de cette recherche. La sécheresse est souvent abordée de la même manière dans plusieurs articles scientifiques. Les chercheurs approvisionnent les semis en eau durant une durée déterminée puis arrêtent complètement l'arrosage pendant 2 semaines, 1 mois, 2 mois (Rossi *et al.*, 2009) - (Deslauriers *et al.*, 2014) - (Michelozzi *et al.*, 2011) - (Belien *et al.*, 2012). Le but de cette expérience est de se rapprocher le plus possible de la réalité future où il y aura d'une part diminution de la teneur en eau du sol et d'autre part diminution de la fréquence des précipitations. Cette recherche est importante d'un point de vue théorique et pratique. En effet, l'observation des réponses des semis face au gradient de sécheresse permet d'en savoir davantage sur l'écologie de ces espèces et ainsi pouvoir prédire leur réponse face aux conditions climatiques futures. De plus, il est impératif de pouvoir prédire l'avenir des essences les plus utilisées dans le reboisement de la forêt boréale afin de mieux gérer nos forêts dans une perspective de réchauffement climatique.

### **Objectif**

Dans une perspective de réchauffement climatique, quelles seront les conséquences d'un stress hydrique et d'une augmentation de la température sur la photosynthèse/transpiration, l'allocation en carbone, la phénologie de croissance et la croissance radiale des semis de conifère?

## **Hypothèses**

**Transpiration et photosynthèse** : Selon les études citées dans l'introduction générale, la transpiration et la photosynthèse du pin gris serait plus sensible au stress hydrique, suivi de l'épinette noire tandis que l'épinette blanche serait beaucoup plus résistante. De plus, la transpiration et la photosynthèse de l'épinette noire et de l'épinette blanche seraient plus sensibles à l'augmentation de la température.

*Contenue en eau* → La transpiration et la photosynthèse du pin gris sera presque nulle à 15% vol/vol, l'épinette noire à 10% vol/vol tandis que l'épinette blanche diminuera seulement de moitié à 10% vol/vol. La diminution de la photosynthèse et de la transpiration sera plus rapide et plus drastique (pente + prononcée) dans la serre à quatre degrés supérieurs pour les semis d'épinette noire et d'épinette blanche tandis qu'il n'y aura pas de différence entre les deux températures pour le pin gris.

*Fréquence d'arrosage* → La transpiration et la photosynthèse du pin gris et de l'épinette noire diminuera plus rapidement et plus drastiquement (pente + prononcée) lorsque la fréquence d'arrosage sera plus faible. De plus, les effets seront plus prononcés dans la serre à quatre degrés supérieurs.

## **Distribution du carbone**

**Allocation du carbone** : Lors d'une période de sécheresse, les épinettes alloueraient leur énergie aux racines tandis que le pin gris allouerait son énergie aux rameaux et aux aiguilles. Lorsque la température augmente, le pin gris et l'épinette noire allouent plus de carbone aux racines et à la tige, tandis que l'épinette blanche alloue plus de carbone aux rameaux et aux aiguilles.

*Contenue en eau* → Dès 15% vol/vol, le ratio racine/tige sera  $>1$  pour les épinettes et  $<1$  pour le pin gris. À T°+4 il y aura augmentation de la production des racines et des rameaux pour l'épinette noire et le pin gris et augmentation de la production des rameaux et des aiguilles pour l'épinette blanche.

*Fréquence d'arrosage* → L'allocation en carbone à la tige et aux racines sera limitée chez le pin gris tous traitements confondus (10%, fréquence, T°contrôle, T°+4). L'allocation du carbone aux racines sera plus importante pour le traitement fréquence à T°contrôle et sera limitée par la T°+4.

**Croissance apicale et radiale** : la croissance de l'épinette noire et de l'épinette blanche est plus sensible à la diminution du contenu en eau comparativement au pin gris. De plus, la température aura un impact plus important sur la croissance de l'épinette blanche suivi de l'épinette noire.

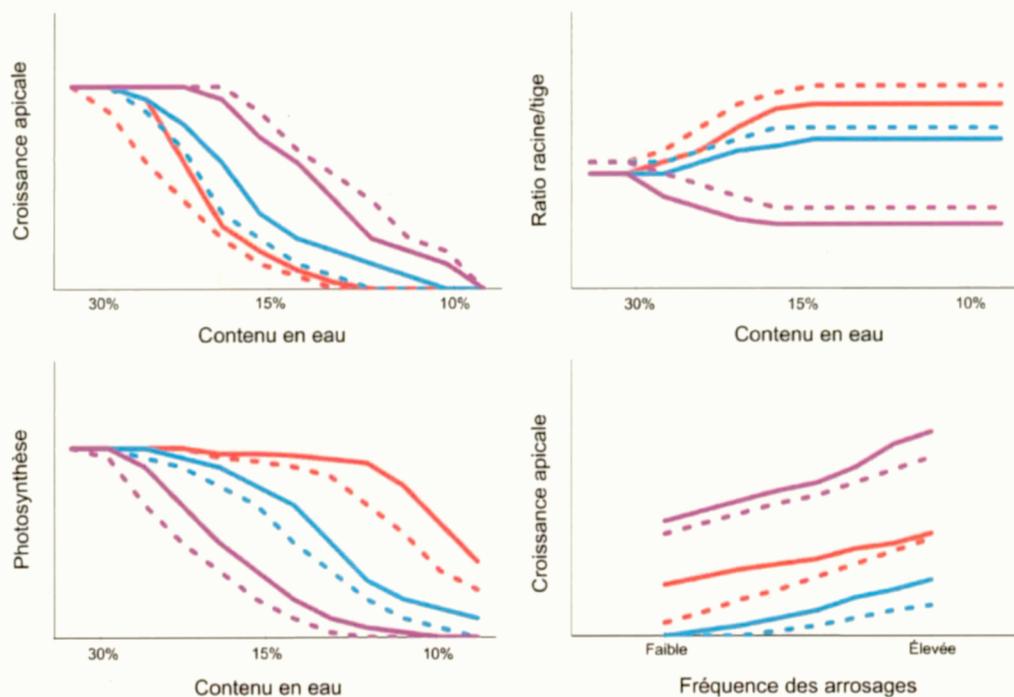
*Contenue en eau* → La croissance de l'épinette noire et de l'épinette blanche diminuera à 15% vol/vol, tandis que la croissance du pin gris diminuera à 10% vol/vol. La croissance diminuera plus drastiquement (pente plus grande) chez l'épinette noire et l'épinette blanche dans la serre à quatre degrés supérieurs, tandis qu'il n'y aura pas d'impact chez le pin gris.

*Fréquence d'arrosage* → Il y aura une diminution plus importante de la croissance des trois espèces lorsqu'elles seront soumises au traitement fréquence (plus particulièrement pour epn et epb). La T°+4 aura un impact significatif sur la croissance des épinettes, tandis qu'elle n'aura pas d'impact sur le pin gris.

**Phénologie de la croissance apicale** : En milieu naturel, le pin gris commence sa croissance apicale avec celle des épinettes et l'épinette blanche débute sa croissance avant celle de l'épinette noire. L'épinette noire et plus particulièrement l'épinette blanche serait influencée par la diminution du contenu en eau. De plus, lorsque la température augmente, il y aurait un devancement de la croissance apicale du pin gris et de l'épinette noire.

*Contenue en eau* → Le pin gris commencera sa croissance beaucoup plus rapidement comparativement aux épinettes (tous les traitements confondus). Les épinettes soumises au traitement témoin (30% vol/vol) commenceront leur croissance avant celles soumises à 15% et 10% vol/vol. Les témoins (30% vol/vol) seront favorisés par l'augmentation de la température, tandis que les traitements 15% et 10% en seront défavorisés.

*Fréquence d'arrosage* → Le début de la croissance du pin gris sera le même tous traitements confondus. Les épinettes soumises au traitement de basse fréquence commenceront leur croissance avant celles soumises au traitement 10% vol/vol.



**Figure 1.1.** Illustration des hypothèses concernant la croissance apicale, la photosynthèse et le ratio racine/tige en fonction du contenu en eau et de la fréquence d'arrosage. La couleur magenta représente le pin gris, la couleur cyan représente l'épinette noire et la couleur rouge représente l'épinette blanche. Les lignes pleines représentent la température contrôle et les lignes pointillées représentent la température +4°C.

## ARTICLE

### **Des semis de conifère soumis à une augmentation de la température et une diminution du contenu en eau : les stratégies d'isohydrie et d'anisohydrie s'appliquent-elles?**

Catherine LEGER-BEAULIEU<sup>1</sup>, Loïc D'ORANGEVILLE<sup>1</sup>, Daniel HOULE<sup>1, 2, 3</sup> et Daniel KNEESHAW<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Département des sciences biologiques et Centre d'étude de la forêt, Université du Québec à Montréal, Montréal, H2X 3Y7, Canada*

<sup>2</sup> *Ouranos, Consortium sur le réchauffement climatique, Montréal, H3A 1B9, Canada*

<sup>3</sup> *Ministère des forêts, de la faune et des parcs (MFFP), Québec, G1H 6R1, Canada*

L'augmentation considérable de la température ainsi que la diminution du contenu en eau du sol entraîneront des conséquences importantes sur les essences de la forêt boréale et plus particulièrement sur les semis qui sont plus sensibles aux variations de leur environnement. Notre objectif est de déterminer l'impact d'un gradient hydrique et de l'augmentation de la température sur les stratégies adoptées et la croissance des semis de conifères. Nous nous attendons à des réponses morphologiques et physiologiques différentes entre le pin gris qui est reconnu comme étant une espèce isohydrique et les épinettes qui sont associées à l'anisohydrie. Nous avons réalisé une expérience sur des semis d'épinette noire, de pin gris et d'épinette blanche dans deux serres, dont la différence de température était de 4°C. Dans chaque serre, les semis ont été soumis à un gradient hydrique; un traitement témoin, un traitement sécheresse modérée, un traitement sécheresse sévère et un traitement sécheresse sévère avec de plus grandes variations de contenu en eau. Nous observons d'abord que lorsque le contenu en eau baisse, la photosynthèse et la transpiration du pin gris restent stables

tandis qu'elles diminuent chez l'épinette noire et l'épinette blanche. Contrairement à nos hypothèses, le pin gris aurait un caractère anisohydrique tandis que les épinettes seraient isohydriques. Les réponses de croissance varient et démontrent que le concept d'isohydrie et d'anisohydrie est sous forme de continuum. De plus, l'augmentation de la température favorise les processus physiologiques du pin gris tandis qu'elle n'influence pas ceux des épinettes. Nous observons une accélération de la croissance apicale du pin gris et un devancement de la croissance des épinettes. Ces résultats nous permettent de comprendre comment réagiront les semis peuplant la forêt boréale dans une perspective de climat futur.

## 1.1 INTRODUCTION

L'écologie de la forêt boréale sera perturbée par les changements climatiques, plus principalement par les périodes de sécheresse. Cette situation peut être causée par l'augmentation de la température, la diminution des précipitations ou l'interaction entre les deux facteurs. Les températures élevées peuvent créer un stress hydrique par l'augmentation de l'évapotranspiration des végétaux qui entraîne une diminution du contenu en eau du sol. L'augmentation de la température seule peut causer des dommages sur les arbres de la forêt boréale (Way et Sage, 2008) - (Zhao *et al.*, 2013), idem pour la diminution des précipitations (Rossi *et al.*, 2009) - (Lamhamedi *et al.*, 2001). Cependant, dans une perspective de changement climatique, il est nécessaire de s'intéresser aux répercussions combinées de ces deux facteurs. De plus, la fréquence des précipitations joue aussi un rôle important comme agent déclencheur de période de sécheresse. Des épisodes de fortes précipitations plus espacés dans le temps peuvent aussi créer un stress hydrique (Jones *et al.*, 2007). Lorsque le temps entre les périodes de précipitations est de longue durée, le sol s'assèche davantage. Ainsi, les particules du sol deviennent plus hydrophobes et la capacité de rétention d'eau du sol diminue (Dai *et al.*, 2004).

Face à un stress hydrique, les essences de la forêt boréale emploient des stratégies afin de réagir à la problématique. Ces comportements déterminent si les espèces adoptent une stratégie conservatrice où elles évitent le stress ou une stratégie téméraire qui les mettent en danger, mais permet de produire de la biomasse. Il est pertinent de s'intéresser principalement aux semis de la forêt boréale puisque ce sont ceux-ci qui formeront l'écosystème de demain.

La tolérance à la sécheresse est souvent abordée selon le concept d'isohydrie et d'anisohydrie. Les espèces isohydriques, telles que les pins, maintiendraient un potentiel hydrique constant lors d'une période de stress hydrique. Pour ce faire, la plante adopte un comportement conservateur et limite la perte d'eau par la réduction de l'activité stomatale (Sade *et al.*, 2012). Cette stratégie permettrait de maintenir un potentiel hydrique faible durant le stress hydrique et ainsi d'éviter les risques de cavitations. Puisque l'entrée de carbone est impossible dû à la fermeture des stomates, ces espèces risquent de mourir d'un manque de carbohydrates (McDowell *et al.*, 2008). À l'opposé, les espèces anisohydriques, telles que les épinettes ajustent leur potentiel hydrique à celui du sol ce qui leur permet de garder leurs stomates ouverts durant la période de stress. L'ouverture constante des stomates en période de sécheresse entraînerait la formation de bulles d'air dans le système conducteur. Ces cavitations engendrent un coût énergétique significatif en réparation et peuvent mener à la mort (Sade *et al.*, 2012).

Les recherches sur les stratégies isohydriques et anisohydriques prennent, dans la majorité des cas, comme sujet d'étude des essences provenant d'un climat sec et chaud (Garcia-Forner *et al.*, 2016) - (Sade *et al.*, 2012). Ce faisant, les études concernant les stratégies iso et anisohydriques des essences boréales se font rares. Les recherches observent les stratégies sur les arbres matures, cependant les semis et les adultes réagissent différemment à la sécheresse (Niinemets, 2010). On peut donc se poser la question, est-ce que les stratégies d'isohydrie et d'anisohydrie reflètent réellement le comportement que les semis boréaux adoptent face à une sécheresse?

La phénologie de croissance apicale aurait des répercussions sur l'assimilation de carbone et sur leur capacité de tolérer une période de sécheresse (White *et al.*, 1999). Puisque l'augmentation de la température engendre une fonte des neiges plus hâtive dans la saison, les espèces débutant leur croissance tôt pourront profiter de l'eau disponible. Les épisodes de sécheresse risquent de survenir au milieu de la saison de

croissance, ainsi les espèces débutant leur croissance tardivement seront défavorisées tandis que les espèces terminant leur croissance hâtivement seront avantagées (Allen *et al.*, 2010). De plus, les espèces dont la croissance totale s'étend dans la saison lors d'une sécheresse montreraient une tolérance et une assimilation de carbone plus importante.

En réponse au stress hydrique, les semis peuvent réagir en ajustant leurs processus physiologiques et/ou en modifiant leur phénologie de croissance. Mais, peu importe la stratégie adoptée par les espèces, va-t-elle se refléter sur leur productivité? Le prolongement de la croissance apicale et radiale lors d'une période de stress est un indice de tolérance des espèces et est la clé d'un écosystème résistant et résilient.

Afin de vérifier quelle stratégie les espèces de la forêt boréale utilisent en période de sécheresse, nous avons utilisé des semis d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P) de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) et d'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss), les trois espèces les plus utilisées dans les programmes de reboisement de la forêt boréale. Ces espèces diffèrent grandement en ce qui a trait à leur tolérance au stress hydrique.

Au niveau des stratégies isohydriques et anisohydriques, il n'est pas certain que les espèces à l'étude appartiennent bel et bien aux catégories qui leur sont attribuées dans la littérature. En effet, de nombreuses études ont conclu au caractère isohydrique de plusieurs espèces de pin (Klein *et al.*, 2013) - (Hubbard *et al.*, 2001) - (Garcia-Forner *et al.*, 2016), par contre aucune étude ne se concentre sur le pin gris spécifiquement. La stratégie de l'isohydrie et de l'anisohydrie appliquée aux épinettes n'est pas un sujet exploré dans la littérature. Seule une étude relate le caractère anisohydrique de l'épinette noire (Pappas *et al.*, 2017). Si l'on se fie aux stratégies de régulation de l'eau que les espèces devraient adopter, le pin gris fermerait ses stomates rapidement lors d'une période de stress et devrait donc arrêter la transpiration et la photosynthèse à un

faible stress hydrique. À l'opposé les épinettes devraient laisser leurs stomates ouverts plus longtemps et donc continuer leur transpiration et leur photosynthèse sur une plus longue durée et à un stress hydrique plus élevé. Bien que nous pensions que la fermeture des stomates se déroulerait plus hâtivement chez le pin gris comparativement aux épinettes, nous ne savons pas à quel seuil de contenu en eau les stomates se fermeront et quel sera l'impact d'une augmentation de la température sur la fermeture.

Au niveau de la phénologie, le pin gris commence sa croissance bien plus rapidement que l'épinette noire et l'épinette blanche puisque ces deux espèces nécessitent une température plus chaude pour entamer leur croissance (Chuine *et al.*, 2006) - (Dougherty *et al.*, 1994). Ainsi, le pin gris aurait la capacité de profiter de l'eau provenant de la fonte des neiges et ainsi de « fuir » le stress hydrique, celui-ci survenant surtout aux mois de juillet et août. De plus, l'épinette blanche commence sa croissance apicale au moins une semaine avant l'épinette noire (Bronson *et al.*, 2009). Le début de croissance plus hâtif du pin gris dans la saison lui permettrait d'être moins affecté par la sécheresse et ainsi être plus productif. Suivant cette logique, l'épinette noire et l'épinette blanche seraient plus vulnérables à la sécheresse comparativement au pin gris puisque leur croissance est plus tardive. Cependant, une augmentation de la température pourrait devancer la croissance apicale des espèces, telle que l'épinette noire qui connaît un début de croissance plus hâtif lors d'une augmentation de 5°C (Bronson *et al.*, 2009). À notre connaissance, aucune étude n'a étudié l'impact du contenu en eau sur la phénologie de la croissance.

Il y a une interaction directe entre l'assimilation du carbone par la photosynthèse et la croissance radiale et apicale durant la saison. Le pin gris dont la photosynthèse est ralenti par la sécheresse devrait aussi avoir une croissance plus faible comparativement aux épinettes puisqu'il y a peu d'acquisitions de carbone. Cette espèce devrait utiliser principalement les réserves de carbone des années précédentes. Cependant, certaines études ont démontré que le pin gris aurait une croissance plus élevée que l'épinette

noire et l'épinette blanche en période de stress (Buxton *et al.*, 1985) - (Marshall *et al.*, 2000). Il est donc possible que la croissance très hâtive du pin gris lui permette d'obtenir la quantité de carbone nécessaire pour croître avant d'être affecté par la sécheresse.

Ainsi, l'objectif de cette recherche est d'évaluer la réponse des semis d'épinette noire, de pin gris et d'épinette blanche en serre face à un gradient hydrique et une élévation de la température en évaluant 1) les échanges gazeux, 2) la phénologie de la croissance apicale et 3) la croissance apicale et radiale. Nous pensons notamment que la photosynthèse et la transpiration du pin gris diminueront en réponse au stress hydrique alors que les épinettes seront moins affectées. De plus, nous pensons que le pin gris aura une croissance apicale et radiale plus élevée que les épinettes. Finalement, nous pensons que les trois espèces étudiées devraient débiter leur croissance apicale plus hâtivement lorsque la température est élevée.

## 1.2 MATÉRIEL ET MÉTHODE

### **Design expérimental**

L'étude a été réalisée dans deux serres de l'Université du Québec à Montréal selon un design expérimental randomisé par bloc avec deux traitements nichés (sécheresse dans température). Deux niveaux de température ont été appliqués dans deux serres contiguës, une température contrôle et une température élevée. À l'intérieur de chaque traitement température, quatre niveaux de sécheresse ont été appliqués : témoin, modérée, sévère et fréquence. Chacun des traitements sécheresse a été appliqué à trois espèces de conifères, soit l'épinette noire, le pin gris et l'épinette blanche. Chacune des combinaisons de traitements (température\*sécheresse\*espèce) est répliquée trois fois dans trois blocs répartis aléatoirement dans chaque serre. Au total, 216 individus ont été utilisés dans l'expérience. Les semis sont tous âgés de 2 ans, proviennent des vergers de la pépinière de Berthierville (Sainte-Geneviève-de-Berthier, Québec) et sont fournis en récipient.

### **Traitements**

#### *Température*

La première serre, température contrôle, est soumise aux températures moyennes mensuelles du mois de mai, juin, juillet et août de la forêt Montmorency qui est un exemple typique de la forêt boréale (N47°18'12.409'', O71°9'41.533''); soit 13°C,

17°C, 20°C et 18°C. La deuxième serre est maintenue à une température quatre degrés supérieurs aux températures moyennes mensuelles; soit 17°C, 21°C, 24°C, 22°C.

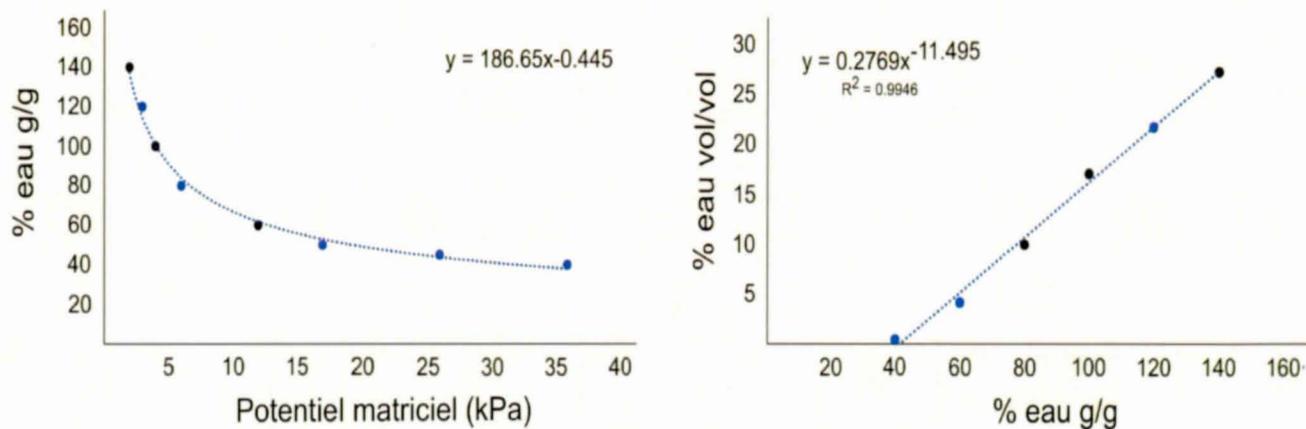
La température est contrôlée par le système de chauffage et à l'aide de toile thermique à 50% qui diminuent le réchauffement des pièces et d'une toile blanche posée au-dessus des serres qui permet le réfléchissement des rayons. Ainsi, les températures et les écarts de température entre les deux serres sont stables durant la saison de croissance. Puisque l'expérience s'est déroulée à l'hiver, il n'y a pas eu de problème de surchauffe.

### *Sécheresse*

#### Détermination des traitements « sécheresse »

Les traitements « sécheresse » ont été déterminés à partir de la courbe mettant en relation le potentiel matriciel et la tension dans le sol pour le type de sol utilisé lors de l'expérience (les semis ont été plantés dans le sol Agromix N7 procuré par Fafard & Frères Ltée) qui établit trois seuils de potentiel matriciel, soit -2 kPa qui représente une saturation en eau, -5 kPa qui représente le seuil de la fin de la croissance optimale et -10 kPa où l'eau devient difficilement utilisable par les plantes. Par la suite, nous avons réalisé plusieurs courbes afin d'associer ces trois seuils de potentiel matriciel à un pourcentage en eau en volume par volume (vol/vol), voir figure 2. Le pourcentage en eau (vol/vol) est utilisé comme unité, car il est possible de prendre des mesures rapidement et facilement avec la sonde TDR. La description de la méthode utilisée se trouve dans le matériel supplémentaire. Le potentiel matriciel représente la force que les plantes doivent exercer pour puiser l'eau dans le sol, mais ne représente pas le potentiel hydrique total. Celui s'exprime par l'addition du potentiel matriciel, du

potentiel gravitationnel, du potentiel osmotique et du potentiel de pression (Campbell, 1988).



**Figure 2.1** Relation entre le potentiel matriciel du sol et le pourcentage en eau en gramme par gramme et la relation entre le pourcentage en eau en gramme par gramme et le pourcentage en eau en volume par volume. Les explications relatives à la construction de ces courbes se trouvent dans le matériel supplémentaire.

### Les traitements sécheresse

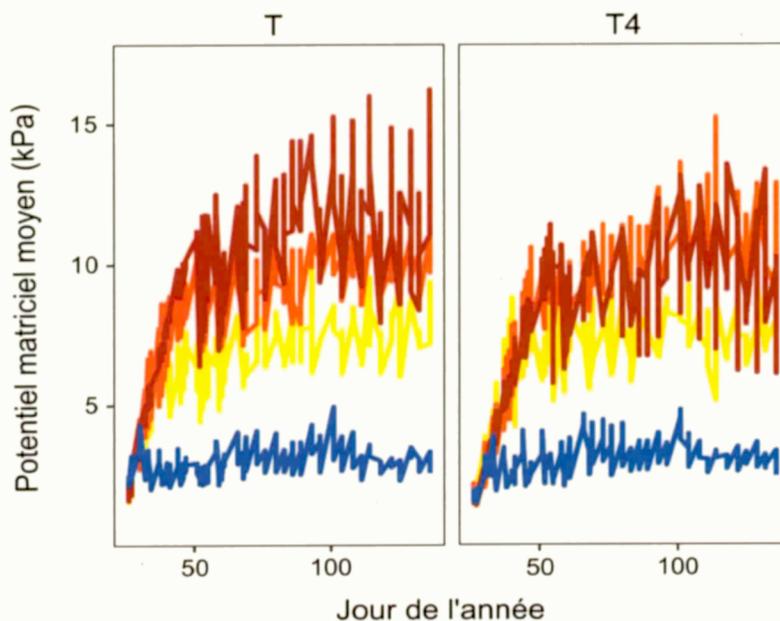
Le traitement témoin consiste à arroser les sols pour maintenir leur contenu en eau entre 27% (vol/vol) et 33% (vol/vol). Le traitement sécheresse modérée consiste à maintenir le contenu en eau entre 12% (vol/vol) et 18% (vol/vol). Le traitement sécheresse sévère consiste à maintenir le contenu en eau entre 8% (vol/vol) et 12% (vol/vol).

Afin de tester l'effet de la fréquence d'arrosage sur nos semis, nous avons ajouté un second traitement de sécheresse sévère, dit 'basse-fréquence' où les arrosages sont plus

espacés, mais les quantités ajoutées plus élevées, de sorte que la quantité d'eau totale reçue durant toute la durée de l'expérience est la même pour les deux traitements. Les semis sont arrosés une fois sur deux par rapport au traitement de sécheresse sévère. Donc, ceux-ci reçoivent la même quantité que ceux soumis à 10%, mais répartis différemment.

L'irrigation est contrôlée par un système de micro-irrigation. Dans chaque serre, quatre valves, une pour chaque traitement, alimentent tous les pots à partir d'un système de tuyaux. Les tuyaux amènent l'eau jusqu'aux goutteurs placés dans les pots. Chaque pot contient quatre goutteurs placés de part et d'autre du semis, ceci permet une irrigation distribuée uniformément. Chaque goutteur a un débit constant de 2 litres par heure.

Des mesures sont effectuées deux fois par semaine à l'aide de la sonde TDR afin de vérifier le contenu en eau des sols. Ces valeurs permettent d'ajuster les teneurs en eau visées pour chaque traitement (Témoin = 30%, sécheresse modérée = 15%, sécheresse sévère = 10% et Fréquence = 1/2). Afin d'ajouter 1% d'eau en vol/vol dans les sols, il est nécessaire d'arroser pendant 22 secondes.



**Figure 2.2** Évolution du potentiel matriciel moyen en fonction des traitements sécheresse et de la température (T et T4). Toutes les espèces sont confondues. Les valeurs de potentiel matriciel sont en valeur absolue. L'acronyme T représente la serre à température contrôlée tandis que T4 représente la serre soumise à 4 degrés supérieurs. La couleur bleue représente le traitement sécheresse témoin (30% vol/vol), la couleur jaune représente le traitement sécheresse modéré (15% vol/vol), la couleur orange représente le traitement sécheresse sévère (10% vol/vol) et la couleur rouge foncé représente le traitement fréquence. Le jour 1 représente le 1<sup>er</sup> janvier. L'expérience s'est déroulée de février à mai.

### *Environnement lumineux*

La luminosité est contrôlée elle aussi par la toile blanche et la toile thermique à 50%. Les semis seront disposés au sol et des lampes seront suspendues à neuf pieds du plafond. Les lumières artificielles sont des lampes à sodium possédant un FPP de 175  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Pour le mois de mai, juin et juillet, la durée de luminosité le jour était de 15 heures, tandis que pour le mois d'août la durée de luminosité était de 14 heures.

## **Mesures**

### **Transpiration et photosynthèse**

La transpiration et la photosynthèse (en  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{sec}$ ) ont été mesurées à l'aide du système photosynthétique portatif LI-6400XT. L'appareil mesure les molécules d'eau ainsi que les molécules de gaz carbonique. Cet analyseur de gaz carbonique est adapté aux conifères grâce à une chambre conçue pour les branches munies d'aiguilles le LI-6400-05. Les mesures sont effectuées de 9h00 à 11h00, trois matins par semaine. Les mesures sont effectuées sur tous les individus appartenant au bloc 1 la première semaine, sur les individus appartenant au bloc 2 la deuxième semaine et sur les individus appartenant au bloc 3 la troisième semaine. Il faut donc 3 semaines afin que les mesures soient prises chez tous les semis. Plus amples détails dans le matériel supplémentaire.

### **Hauteur de la pousse terminale et diamètre**

La hauteur de la pousse de l'année et le diamètre sont mesurés chaque semaine tout au long de l'expérience. La hauteur de la pousse terminale est mesurée à l'aide d'une règle millimétrique tandis que le diamètre est mesuré à l'aide d'un pied à coulisse. Le début de la croissance est déterminé par le moment où le bourgeon terminal commence à croître. La fin de la croissance est déterminée par le moment où le bourgeon terminal ne croit plus.

## **Modèles**

### **Croissance apicale**

La croissance saisonnière de chaque individu a été modélisée à l'aide d'un modèle logistique de croissance à trois paramètres (D'Orangeville *et al.*, 2013).

$$\text{Modèle} = \text{Pousse} \sim b1 * \exp(-\exp(b2 * (b3 - \text{DOY})))$$

Ce modèle a permis d'obtenir des valeurs pour les paramètres de la courbe, soit  $b1$  qui représente l'asymptote maximale,  $b2$  qui représente le taux de croissance maximale (pic de croissance) et  $b3$  qui représente le moment où il y a le pic de croissance dans l'année. Des dérivés ont été réalisées sur ces courbes afin d'obtenir les courbes de phénologie de croissance.

Dix individus n'ont pas présenté de croissance durant toute l'expérience tandis que deux autres individus présentaient des valeurs de croissance anormale due à une erreur dans la prise de donnée. C'est-à-dire qu'il y avait des valeurs de croissance seulement trois jours avant la fin de la saison de croissance. Ces douze individus ont donc été exclus de toutes les analyses.

## **Statistiques**

Pour chaque individu, la moyenne de la photosynthèse, de la transpiration, de la croissance apicale relative et de la croissance radiale relative dans la saison de croissance est mesurée. Les valeurs du début et de la fin de la croissance ont été transformées en logarithme.

Ensuite, la photosynthèse moyenne, la transpiration moyenne, la croissance apicale et radiale moyenne, le taux de croissance maximal, le moment où le taux de croissance est à son maximum, le début et la fin de la croissance sont comparés entre les traitements (sécheresse, température, espèce) à l'aide d'un modèle linéaire mixte. Puis, des tests Post-Hoc pour comparaisons multiples sont appliqués à l'aide de la fonction `lsmeans` du package `lsmeans`.

- Modèle utilisé pour la photosynthèse, transpiration, début et fin de croissance, hauteur et diamètre relatif :  

```
mlm.variable=lmer(variable.moy ~ temp*secheresse*espece + (1+temp|bloc), data=data,
                  REML=F, control = lmerControl(optimizer ="Nelder_Mead"))
```
- Modèle utilisé pour le taux de croissance maximal et le moment du taux de croissance maximal :  

```
mlm.variable=lmer(varibale ~ temp*secheresse*espece + (1+temp|bloc), data=data,
                  REML=FALSE, control = lmerControl(optimizer ='optimx', optCtrl=list(method='L-
                  BFGS-B')))
```

La méthode d'optimisation Nelder-Mead utilise l'algorithme d'origine ainsi qu'un algorithme de recuit simulé. La méthode d'optimisation L-BFGS-B utilise un algorithme à direction de descente. Ces deux méthodes différentes permettent d'optimiser la solution pour chaque modèle.

### 1.3 RESULTATS

#### *Stratégie isohydrique ou anisohydrique lors d'une sécheresse?*

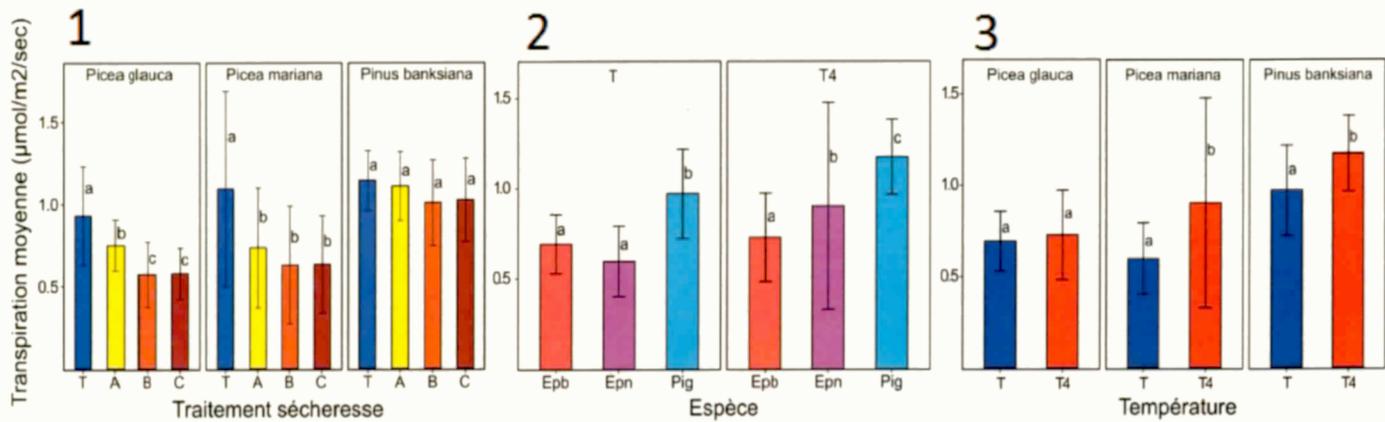
Lorsque la sécheresse est créée par la diminution du contenu en eau, l'épinette blanche est très vulnérable. La transpiration diminue de 20% lorsqu'on passe des sols bien irrigués au traitement de sécheresse modérée, puis diminue de 23% dans le traitement de sécheresse sévère et fréquence puisque les stomates se ferment. On observe un impact des traitements sécheresse plus faible chez l'épinette noire; la transpiration diminue une fois le seuil modéré atteint, mais ne change pas avec une sécheresse accrue. Le pin gris n'est pas affecté par les traitements; la transpiration est équivalente entre tous les traitements sécheresse, caractéristiques des espèces anisohydriques (figure 2.3). En résumé, la transpiration du pin gris n'est pas affectée par la quantité d'eau dans le sol tandis que la transpiration des épinettes diminue plus la quantité d'eau dans le sol s'appauvrit (figure 2.4). La sécheresse créée par la diminution du contenu en eau affecte similairement l'épinette blanche et l'épinette noire en ce qui a trait à la photosynthèse. La photosynthèse diminue de 35% chez l'épinette blanche et de 43% chez l'épinette noire lorsqu'on passe des sols bien irrigués au traitement de sécheresse sévère. La photosynthèse est semblable entre le traitement sévère et le traitement fréquence. Chez le pin gris, idem que la transpiration, la photosynthèse n'est pas influencée par le contenu en eau (figure 2.5). Similairement à la transpiration, on observe que l'augmentation du potentiel matriciel diminue la photosynthèse des épinettes, mais n'a pas d'influence sur celle du pin gris (figure 2.6).

Lorsque la sécheresse est seulement créée par la température, l'augmentation de la température favorise la transpiration du pin gris et de l'épinette noire, mais n'affecte pas l'épinette blanche (figure 2.3). On observe aussi que l'augmentation de la

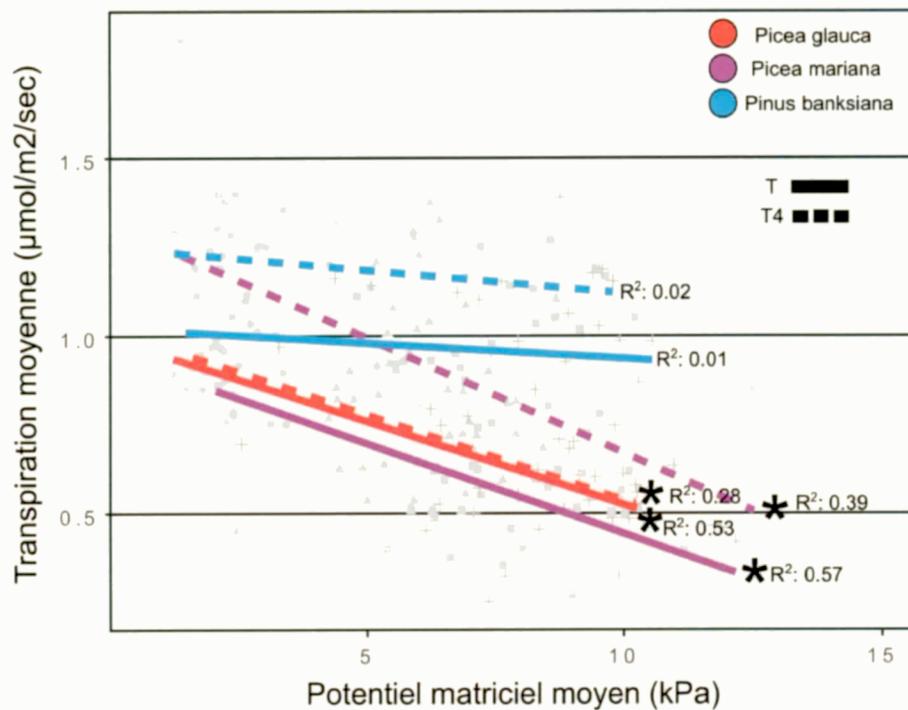
température affecte positivement la photosynthèse du pin gris, tandis qu'elle n'a pas d'effet sur l'épinette blanche et l'épinette noire (figure 2.5)

Il est aussi possible d'observer un gradient lorsque la température augmente, la transpiration du pin gris est 23% plus élevée que l'épinette noire et 38% plus haute que l'épinette blanche et la transpiration de l'épinette noire est plus élevée que celle de l'épinette blanche; il y a donc une gradation entre les trois espèces (figure 2.3). La photosynthèse du pin gris est presque deux fois plus élevée que celle des épinettes lorsqu'on augmente la température (figure 2.5).

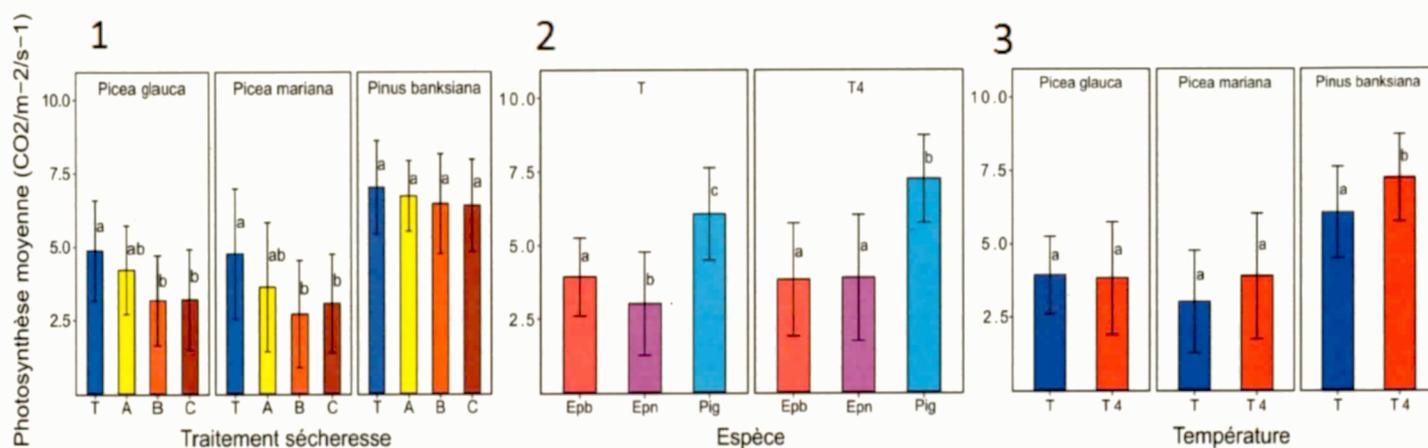
Les hypothèses fixées au départ ne sont pas acceptées; on observe le contraire des attentes. En effet, le pin gris que l'on pensait isohydrique agit comme une espèce anisohydrique en laissant ses stomates ouverts durant la période de sécheresse et peu importe le degré de sécheresse. À l'opposé, les épinettes sont affectées par la diminution de la disponibilité de l'eau et diminuent leur transpiration et leur photosynthèse, caractère isohydrique.



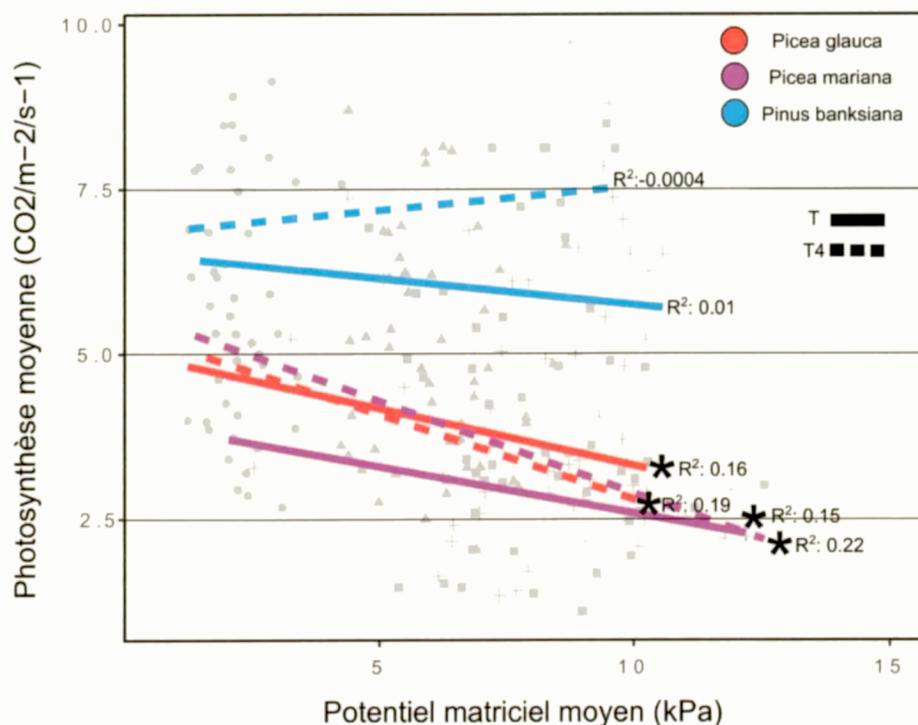
**Figure 2.3** Transpiration moyenne ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{sec}$ ) en fonction des traitements sécheresse, des espèces et de la température. Dans la figure 2.3.1, l'analyse statistique montre une interaction significative entre les traitements sécheresse et les espèces seulement (espece\*secheresse). Dans la figure 2.3.2 et 2.3.3, l'analyse statistique montre une interaction significative entre les espèces et la température seulement (temp\*espece). Les acronymes sur l'axe des abscisses dans la figure 2.3.1 représentent les différents niveaux de sécheresse; T pour traitement témoin, A pour sécheresse modérée, B pour sécheresse sévère et C pour fréquence. Dans la figure 2.3.2 les acronymes représentent les différentes espèces; Epb pour épinette blanche, Epn pour épinette noire et Pig pour pin gris. Dans la figure 2.3.3 les acronymes représentent les deux températures; T pour la température contrôle et T4 pour la température 4°C supérieur.



**Figure 2.4** Relation entre la transpiration moyenne et le potentiel matriciel moyen en fonction des espèces. Les valeurs de potentiel matriciel sont en valeur absolue. Les droites complètes démontrent une régression significative (Épinette blanche : p-value <0.001, Épinette noire : p-value <0.001) et la droite en pointillée démontre une régression non-significative (Pin gris : p-value = 0.1152). Les ronds gris représentent le traitement sécheresse témoin, les triangles gris représentent le traitement sécheresse modérée, les carrés gris représentent le traitement sécheresse sévère et les croix grises représentent le traitement fréquence.



**Figure 2.5.** Photosynthèse moyenne (CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/sec) en fonction des traitements sécheresse, des espèces et de la température. La figure 2.5.1 représente la relation entre la photosynthèse moyenne et les traitements sécheresse en fonction des espèces, la figure 2.5.2 représente la relation entre la photosynthèse moyenne et les espèces en fonction de la température et la figure 2.5.3 représente la relation entre la photosynthèse moyenne et la température en fonction des espèces. Les acronymes sur l'axe des abscisses dans la figure 2.5.1 représentent les différents niveaux de sécheresse; T pour traitement témoin, A pour sécheresse modérée, B pour sécheresse sévère et C pour fréquence. Dans la figure 2.5.2, l'acronyme Epb représente l'épinette blanche, Epn représente l'épinette noire et Pig représente le pin gris. Dans la figure 2.5.3, l'acronyme T représente la température contrôlée et T4 représente la température +4°C.



**Figure 2.6.** Relation entre la photosynthèse moyenne et le potentiel matriciel moyen en fonction des espèces. Les valeurs de potentiel matriciel sont en valeur absolue. Les droites complètes démontrent une régression significative (Épinette blanche : p-value <0.001, Épinette noire : p-value <0.001) et la droite en pointillée démontre une régression non-significative (Pin gris : p-value = 0.8193). Les ronds gris représentent le traitement sécheresse témoin, les triangles gris représentent le traitement sécheresse modérée, les carrés gris représentent le traitement sécheresse sévère et les croix grises représentent le traitement fréquence.

### *Phénologie de la croissance apicale*

#### Le début de la croissance apicale :

On observe que la chaleur influence l'épinette blanche et l'épinette noire puisque celles-ci connaissent un devancement de leur croissance de 13 jours et 15 jours respectivement lorsque la température augmente. Elle n'influence pas l'initiation de la

croissance chez le pin gris, qui devance sa croissance de 3 jours seulement (figure 2.7). Une diminution du contenu en eau n'influence pas le début de la croissance chez l'épinette noire et le pin gris. Chez l'épinette blanche, le traitement de sécheresse modéré débute sa croissance 8 jours avant le traitement témoin (Tableau 4.1 en matériel supplémentaire).

L'augmentation de la température crée un gradient entre les espèces, le pin gris commence sa croissance 13 jours avant l'épinette blanche et celle-ci 12 jours avant l'épinette noire. Le contenu en eau n'a pas non plus d'impact sur la différence entre espèces. Qu'importe le traitement sécheresse, le pin gris est l'espèce qui initie sa croissance en premier (après 23 jours), suivi de l'épinette blanche (après 41 jours), puis de l'épinette noire (après 54 jours) (tableau 4.1, matériel supplémentaire).

#### Le moment du pic de croissance :

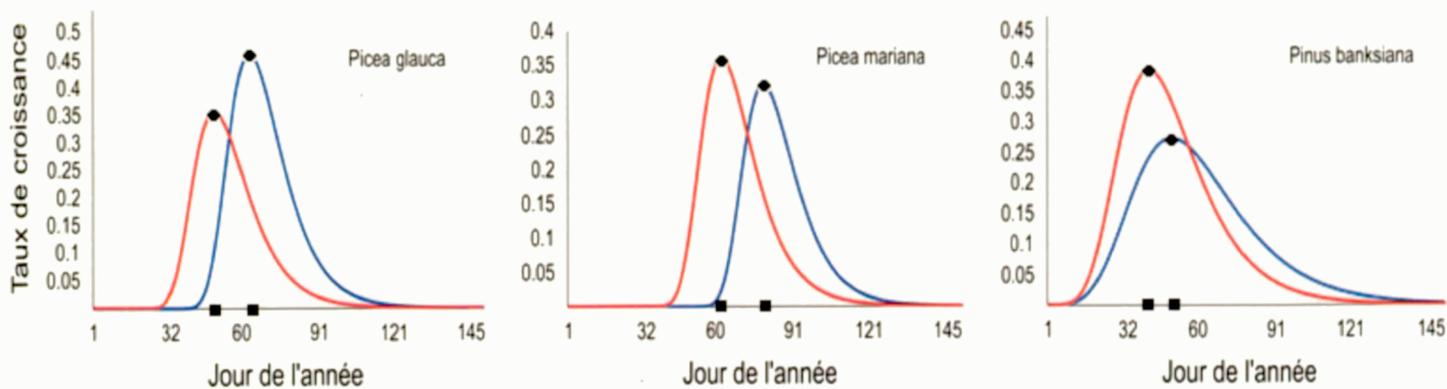
L'augmentation de la température devance l'atteinte du pic de croissance de toutes les espèces (figure 2.7).

Dans la plupart des traitements, on observe un moment du pic de croissance plus hâtif chez le pin gris suivi de l'épinette blanche puis de l'épinette noire. Par contre, il existe quelques variations. Dans certains cas, le moment du pic de croissance est plus hâtif chez le pin gris comparativement aux épinettes, mais le moment du pic de croissance des épinettes ne diffère pas. Dans d'autres cas, le moment du pic de croissance du pin gris et celui de l'épinette blanche sont plus hâtifs que celui de l'épinette noire, mais ne diffèrent pas entre eux (figure 2.8).

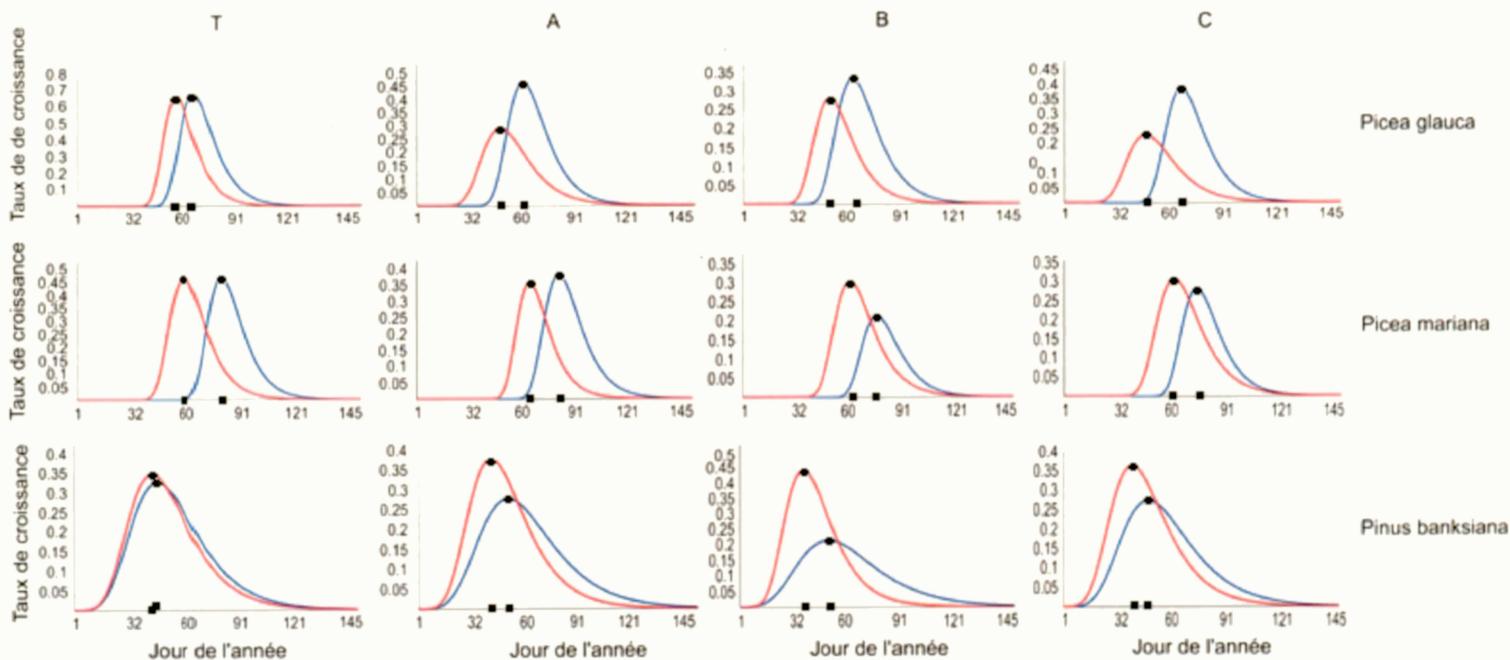
### La fin de la croissance apicale :

Lorsque seule la température crée la sécheresse, la fin de la croissance est devancée de 12 jours chez l'épinette blanche, 14 jours chez l'épinette noire et 22 jours chez le pin gris. On observe que pour les épinettes la courbe se déplace; un début de croissance et une fin de croissance hâtive. Pour le pin gris, la courbe s'écrase, le début de la croissance ne change pas, mais la fin de la croissance est plus hâtive (figure 2.7).

En revanche, l'augmentation de la température combinée à la diminution du contenu en eau devance la fin de la croissance chez l'épinette noire soumise au traitement témoin et à une sécheresse modérée et chez le pin gris soumis à une sécheresse modérée, sévère et de fréquence différente (figure 2.8). Pour ces espèces, la courbe se déplace et donc le début de la croissance commence plus tôt et la fin de la croissance termine plus tôt.



**Figure 2.7.** Différence entre les températures en fonction des espèces au niveau du pic de croissance et du début de la croissance. L'analyse statistique montre une interaction significative entre la température et les espèces seulement (temp\*espece), donc les traitements sécheresse sont confondus. *Picea glauca* représente l'épinette blanche, *Picea mariana* représente l'épinette noire et *Pinus banksiana* représente le pin gris. La couleur bleue représente la température contrôle et la couleur rouge représente la température +4°C. Les points noirs représentent le taux de croissance maximal dans la saison de croissance tandis que les carrés noirs représentent le moment où la croissance est maximale. Ces courbes ont été créées à partir de la dérivée des courbes de croissance.



**Figure 2.8.** Effet de la température sur le moment du pic de croissance et la fin de la croissance en fonction des traitements sécheresse et des espèces. L'analyse statistique montre une interaction significative entre les trois variables (temp\*espece\*secheresse). Au-dessus des graphiques, la lettre T représente le traitement sécheresse témoin, la lettre A représente la sécheresse modérée, la lettre B représente la sécheresse sévère et la lettre C représente le traitement fréquence, la couleur bleue représente la température contrôle et la couleur rouge représente la température +4°C. Les carrés noirs représentent le moment dans la saison de croissance où le taux de croissance est à son maximum tandis que les losanges noirs représentent la fin de la saison de croissance. Ces courbes ont été créées à partir de la dérivée des courbes de croissance.

*Dynamique de la croissance apicale, le taux de croissance maximal :*

Le taux de croissance maximal de l'épinette blanche est freiné par l'augmentation de la température, celui du pin gris est plutôt favorisé, tandis que le taux de croissance de l'épinette noire n'est pas affecté (figure 2.7).

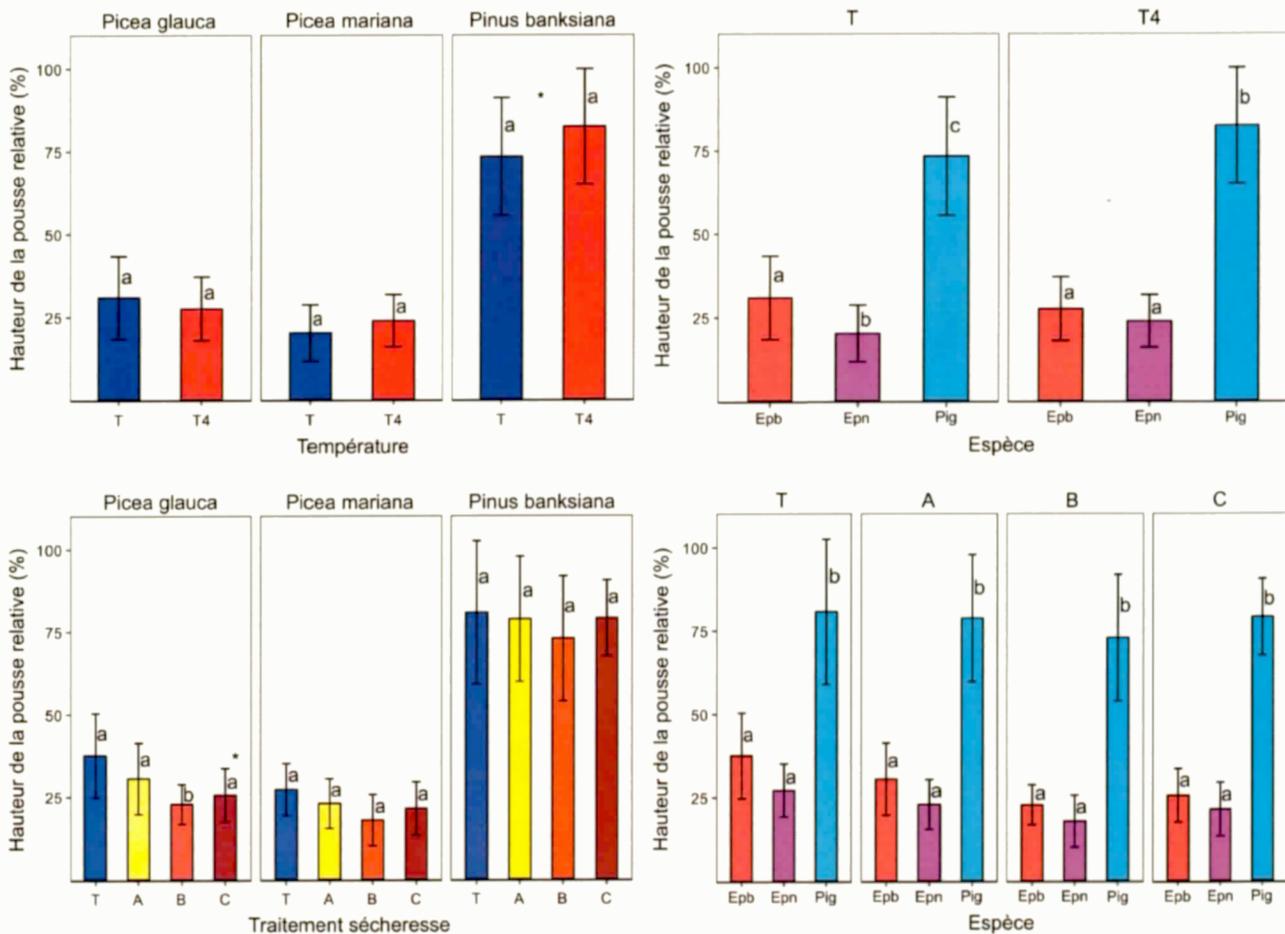
La croissance maximale de l'épinette blanche est plus vulnérable à la diminution du contenu en eau. Lors d'une sécheresse modérée, sévère ou de fréquence différente, le taux de croissance maximal de l'épinette blanche ralentit. Chez l'épinette noire, le taux

de croissance maximal est seulement ralenti par une sécheresse sévère et de fréquence différente. Encore une fois, le pin gris n'est pas affecté par les traitements sécheresse (tableau 4.1, matériel supplémentaire).

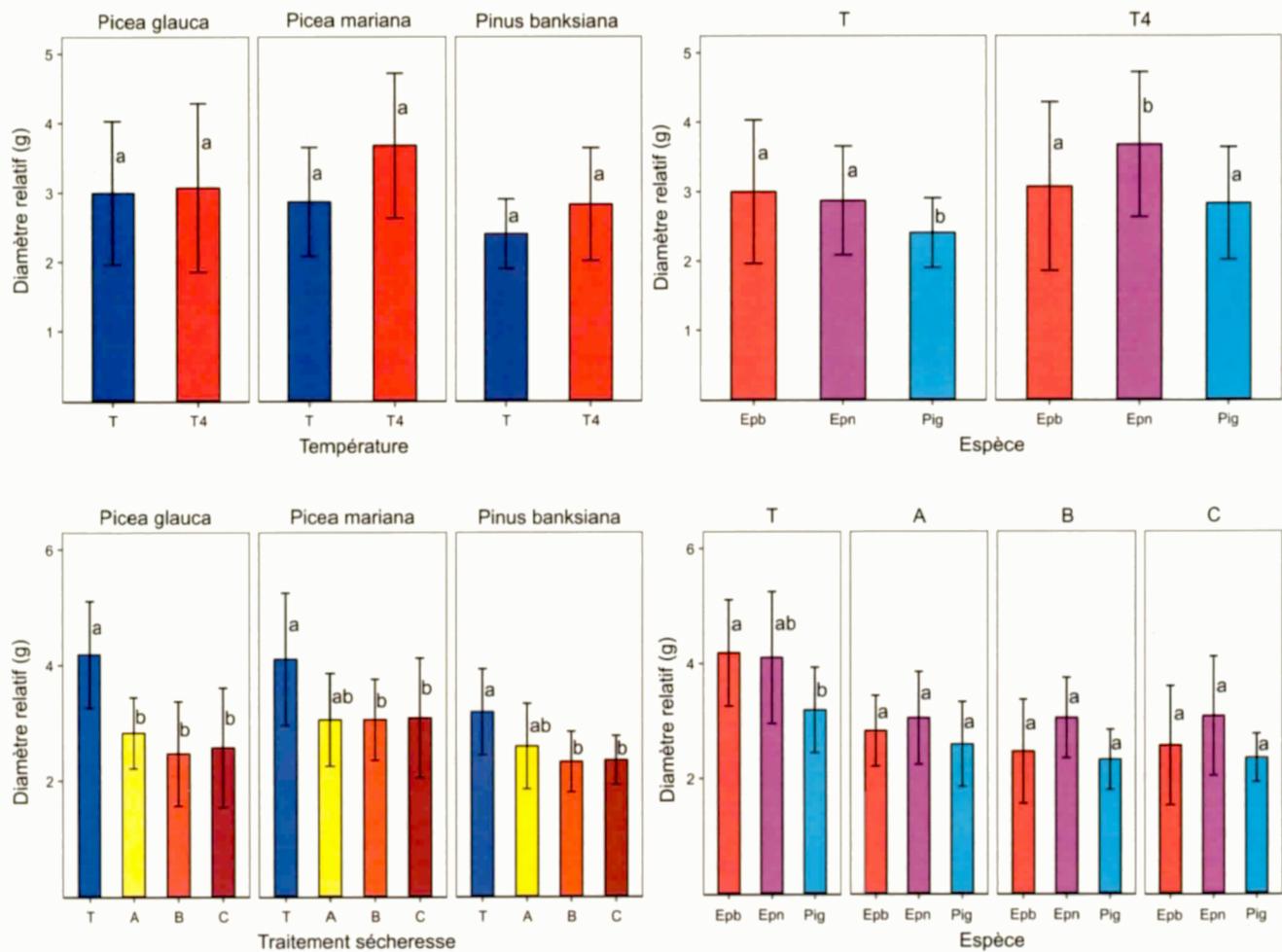
#### *Croissance relative de la pousse et du diamètre*

Lors d'une sécheresse provoquée par l'augmentation de la température, la croissance relative de la pousse de l'année de l'épinette blanche et l'épinette noire n'est pas affectée. On remarque, cependant, que la croissance du pin gris augmente de 11% lorsque la température augmente (P-value = 0.08). À température contrôle comme à température élevée, le pin gris possède une croissance relative de la pousse supérieure par rapport aux épinettes. La croissance de l'épinette noire et du pin gris n'est pas affectée par la diminution du contenu en eau. Cependant, la croissance de l'épinette blanche diminue de 40% en passant des sols bien irrigués aux sols à sécheresse sévère. Aussi, la croissance de l'épinette blanche diminue de 32% des sols irrigués aux sols à basse fréquence (P-value = 0.07) (figure 2.9).

Lorsque la température augmente, la croissance relative du diamètre des trois espèces ne change pas. Pourtant, on remarque qu'à température élevée, la croissance de l'épinette noire est 20% supérieure à celle de l'épinette blanche et du pin gris. La croissance du diamètre de l'épinette blanche est plus affectée par la diminution du contenu en eau que les deux autres espèces. La croissance diminue de 32% en passant des sols irrigués au sol modérément sec. La croissance de l'épinette noire et du pin gris diminue des sols irrigués aux sols sévèrement secs, respectivement de 26% et 27% (figure 2.10).



**Figure 2.9.** Effet de la température et des traitements sécheresse sur la hauteur de la pousse de l'année. La hauteur relative a été calculée ainsi : (hauteur de la pousse de l'année/hauteur du plant au début de la saison de croissance)\*100. Les astérisques signifient que le résultat n'est pas significatif ( $P$ -value = 0.05), mais proche. La lettre T représente le traitement sécheresse témoin, la lettre A représente la sécheresse modérée, la lettre B représente la sécheresse sévère et la lettre C représente le traitement fréquence. L'acronyme T représente la température contrôle et T4 représente la température +4°C. L'acronyme Epb représente l'épinette blanche, Epn représente l'épinette noire et Pig représente le pin gris.



**Figure 2.10.** Effet de la température et des traitements sécheresse sur le diamètre relatif. Le diamètre relatif a été calculé ainsi : diamètre final – diamètre initial. La lettre T représente le traitement sécheresse témoin, la lettre A représente la sécheresse modérée, la lettre B représente la sécheresse sévère et la lettre C représente le traitement fréquence. L'acronyme T représente la température contrôle et T4 représente la température +4°C. L'acronyme Epb représente l'épinette blanche, Epn représente l'épinette noire et Pig représente le pin gris.

## 1.4 DISCUSSION

### *Les processus physiologiques et la stratégie isohydrie/anisohydrie*

La photosynthèse et la transpiration du pin gris sont favorisées par l'augmentation de la température, ainsi que la transpiration de l'épinette noire. Cependant, la photosynthèse et la transpiration de l'épinette blanche, ainsi que la photosynthèse de l'épinette noire ne sont pas affectées par la hausse de température. Nos résultats concordent avec ceux d'autres auteurs qui montrent que la transpiration et la photosynthèse du pin gris sont plus élevées lorsque la température augmente de 12°C, tandis qu'elle ne change pas chez l'épinette blanche (Grossnickle, 1988). L'étude de *Cleve et al* (1990) suggère que l'épinette noire peut s'adapter rapidement aux changements dans l'environnement et que l'augmentation de la température du sol favoriserait fortement la photosynthèse (*Cleve et al.*, 1990). Dans notre expérience, les pots ayant été exposés pendant plusieurs mois à la température des serres, la température des sols a dû s'ajuster avec la température ambiante, mais nous n'avons pourtant pas observé d'effet pour l'épinette noire.

Les processus physiologiques continuent chez le pin gris tandis qu'ils diminuent chez l'épinette noire et l'épinette blanche avec l'augmentation du potentiel hydrique. Les résultats de notre étude sont contraires aux hypothèses de départ stipulant que le pin gris aurait un caractère isohydrique, fermant ses stomates afin de maintenir une faible pression (*West et al.*, 2007) - (*Klein et al.*, 2011) - (*Hacke et al.*, 2000) et les épinettes un comportement anisohydrique, laissant ouvert leurs stomates (*Pappas et al.*, 2017).

La fermeture des stomates ne dépend pas seulement du potentiel hydrique du sol et de la plante, mais aussi des caractéristiques individuelles, de l'architecture hydraulique et

des propriétés des racines (Garcia-Forner *et al.*, 2016). Aussi, la fermeture des stomates dépend de la quantité de l'hormone ABA accumulée dans les feuilles (Garcia-Forner *et al.*, 2016). Il serait possible que lors de notre expérience le stress hydrique ne soit pas suffisamment élevé pour qu'il y ait assez d'accumulation de l'hormone ABA chez le pin gris. La régulation de l'eau dépend de l'activité stomatale, mais aussi de l'ajustement du potentiel hydrique de la plante, variable qui n'a pas été explorée dans cette étude.

### *Phénologie de croissance apicale*

Dans la nature, le pin gris commence sa croissance bien avant la plupart des espèces boréales (Chuine *et al.*, 2006). Le devancement de la croissance dans la saison pourrait être déjà une stratégie adoptée par le pin gris afin d'éviter de croître dans un sol sec. Cette espèce vit dans les sols sableux qui sont bien drainés. Ainsi, suite à la fonte de la neige, il y a beaucoup d'eau disponible dans le sol, mais ce réservoir s'amenuise rapidement avec l'avancement de la saison de croissance. Ce devancement de la croissance serait alors une façon de se prémunir contre une sécheresse éventuelle et de maintenir sa productivité. Puisque le pin gris commence sa croissance très hâtivement en condition normale, il n'a pas le besoin de devancer sa croissance de façon extrême lorsque la température augmente. On remarque en effet que le pin gris devance sa croissance de seulement 4 jours avec l'augmentation de la température.

Le devancement de la croissance est une stratégie plus pertinente pour l'épinette noire et l'épinette blanche. La diminution du contenu en eau du sol entraîne une baisse de l'assimilation de carbone chez les épinettes ce qui pourrait provoquer des conséquences sur la croissance de ces semis. Ainsi, les épinettes ont avantage à croître rapidement. De cette façon, la croissance pourrait débiter avant la diminution de l'assimilation de

carbone. On remarque grâce aux résultats que les épinettes devancent leur croissance de plusieurs jours avec l'augmentation de la température, soit 16 jours pour l'épinette noire et 13 jours pour l'épinette blanche.

Pareillement à nos résultats, l'augmentation de la température permettrait à l'épinette de Norvège et l'épinette noire de croître plus rapidement. En effet, une augmentation de la température du sol de 5°C entraînerait un devancement de la croissance apicale de 17.5 jours chez l'épinette de Norvège et de 10 jours chez l'épinette noire (Bronson *et al.*, 2009). Aussi, *Pinus contorta* et l'épinette blanche commencent leur croissance plus rapidement lorsqu'il y a une augmentation de la température. En effet, comme le pin gris, le pin tordu nécessite moins d'accumulation de jour de chaleur comparativement à l'épinette blanche (Green, 2007).

### *Les stratégies expliquent-elles la productivité des semis?*

L'augmentation de la température engendre une hausse de la photosynthèse et une accélération de la croissance apicale chez le pin gris. Pour les épinettes, la photosynthèse reste la même et il y a un devancement de la croissance apicale. Comment ça se reflète sur la croissance apicale et radiale? Le pin gris augmente faiblement sa croissance apicale tandis qu'il n'y a pas d'augmentation pour les épinettes. De plus, l'augmentation de la température n'influence pas la croissance du diamètre. Cependant, lorsque la température est élevée, nous observons que le diamètre de l'épinette noire est supérieur aux deux autres espèces. Le pin gris profite potentiellement de l'augmentation de la photosynthèse, donc d'une augmentation de carbone et de sa croissance rapide pour augmenter la croissance de la pousse de l'année. L'épinette noire pourrait profiter du devancement de la croissance et des réserves des années antérieures.

Nos résultats concordent avec ceux de Rossi et al (2011) qui montrent à partir d'un modèle de croissance que la croissance radiale de l'épinette noire est favorisée par l'augmentation de la température au Lac-Saint-Jean. En effet, la croissance radiale est élevée puisqu'il y a un devancement du début de la croissance radiale et un retard dans la fin de la croissance radiale ce qui permettrait une augmentation de la durée totale de la croissance radiale (Rossi *et al.*, 2011). Il a aussi été observé que l'augmentation de la température de 2°C n'influence pas la croissance radiale de l'épinette blanche en Alaska (Danby et Hik, 2007). Nos résultats montrent aussi que l'augmentation de la température diminue la croissance apicale de l'épinette blanche. Contrairement à nos résultats, l'épinette blanche ne réagirait pas à l'augmentation de la température (Danby et Hik, 2007).

Avec la diminution du contenu en eau, la photosynthèse du pin gris reste stable tandis qu'elle diminue chez les épinettes. Cependant, seule l'épinette blanche voit sa croissance apicale diminuée avec le contenu en eau. Le pin gris adopte une stratégie anisohydrique dans ce cas-ci, en continuant à puiser l'eau dans le sol et mettre des ressources dans la croissance apicale. L'épinette noire adopte des caractéristiques des deux stratégies en diminuant l'entrée de carbone, mais tout en continuant de mettre des ressources dans la croissance apicale. L'épinette blanche adopte une stratégie isohydrique, diminuant l'entrée du carbone et l'allocation vers la pousse de l'année. Au niveau de la croissance du diamètre, le pin gris continue d'assimiler du carbone, mais diminue sa croissance radiale. Les épinettes adoptent une stratégie isohydrique en diminuant l'entrée du carbone et la croissance radiale.

Nos résultats semblent supporter les arguments de certains auteurs qui proposent que l'isohydrie et l'anisohydrie soient plutôt sous forme de continuum. Ainsi, les espèces ne possèdent pas toutes les caractéristiques et peuvent avoir des traits associés plus ou moins à l'une des stratégies. De plus, selon quelques études, il est possible que certaines espèces possèdent des caractéristiques des deux stratégies. Une espèce isohydrique, qui

maintient son potentiel hydrique à un faible niveau, peut assimiler autant de carbone qu'une espèce anisohydrique et courir un risque de succomber aux cavitations aussi élevées (Attia *et al.*, 2015). Ceci pourrait expliquer pourquoi l'épinette noire diminue sa photosynthèse, mais la croissance de la pousse de l'année reste stable et que le pin gris maintienne sa photosynthèse, mais que la croissance radiale diminue avec la diminution du contenu en eau.

Les concepts d'isohydrie et d'anisohydrie n'expliquent pas totalement les réponses des espèces face à la sécheresse. Mais pourquoi? Il est possible que la réponse soit en lien avec le climat et la distribution des espèces. La grande majorité des recherches s'intéressant aux concepts d'iso et anisohydrie portent sur des espèces vivant aux États-Unis et au Mexique (Garcia-Forner *et al.*, 2016) - (Sade *et al.*, 2012). La différence de climat entre la forêt boréale et celle du sud est énorme et ceci engendre des différences sur la physiologie et la croissance des espèces. La stratégie de l'isohydrie et l'anisohydrie est possiblement moins importante dans l'écosystème boréal à cause de la saisonnalité et de la forte accumulation de précipitation sous forme de neige durant l'hiver. Ce qui expliquerait le manque d'information sur les espèces boréales. Dans la forêt boréale au printemps, le sol est gorgé d'eau à cause de la neige. Ce faisant, l'eau est moins limitée pour la croissance des espèces. La majorité des études sur les stratégies isohydriques et anisohydriques sont réalisées sur des arbres adultes. Cependant, les réponses physiologiques des semis versus les arbres matures diffèrent lors d'un stress hydrique, c'est le cas pour le chêne rouge d'Amérique (Cavender-Bares et Bazzaz, 2000). Les stratégies peuvent donc changer avec le stade ontogénique.

Mais principalement, la phénologie de croissance sera l'aspect le plus important à observer. Avec une augmentation de la température, les espèces profiteraient du devancement de la croissance pour bénéficier du sol gorgé d'eau après l'hiver. Aussi grâce à l'augmentation de la température, les espèces pourraient bénéficier du devancement de la croissance pour profiter de la fonte du pergélisol. Les températures

chaudes pourraient aussi provoquer un décalage général de la saison de croissance, donc une fonte des neiges, un début de croissance et une sécheresse plus hâtive dans la saison. Ainsi, observer la courbe de croissance dans la saison pourrait être un indicateur à savoir si les espèces suivent une stratégie d'évitement. En effet, une courbe de croissance élevée et devancée montre une croissance plus rapide et hâtive (figure 16). Dans notre expérience, toutes les espèces suivent ce patron. Cette technique leur permettrait de croître avant une possible sécheresse. Ainsi, le devancement du début de la croissance et du moment du pic de croissance pourrait être considéré comme une stratégie d'évitement. Le pin gris et l'épinette noire maintiendraient une productivité dans la saison grâce au changement dans la phénologie de croissance tandis que les réponses de l'épinette blanche seraient dictées par les échanges gazeux.

## CONCLUSION

### *Interactions*

Lors de cette recherche, nous avons observé l'effet de l'augmentation de la température et de la diminution du contenu en eau sur les stratégies adoptées par les espèces les plus utilisées dans les programmes de reforestation de la forêt boréale et les impacts sur la productivité de la pousse de l'année et du diamètre des semis.

Pin gris → L'augmentation de la température provoque une hausse de la photosynthèse et de la transpiration, ainsi qu'une accélération de la croissance apicale. Le pin gris profite de cette situation pour augmenter légèrement sa croissance apicale, mais n'augmente pas sa croissance radiale. Avec la diminution du contenu en eau, la photosynthèse et la transpiration restent stables. La croissance apicale reste aussi stable tandis que la croissance radiale diminue avec l'augmentation du potentiel hydrique. La croissance apicale est moins sensible que la croissance radiale chez cette espèce.

Épinette noire → L'augmentation de la température n'a pas d'influence sur la photosynthèse et la transpiration de l'épinette noire. Cependant, cette espèce connaît un devancement de la croissance apicale dans la saison. La croissance apicale n'est pas influencée par la hausse de la température tandis que la croissance radiale en est favorisée. Avec la diminution du contenu en eau, la photosynthèse et la transpiration diminuent. Tandis que la croissance radiale diminue avec la hausse du potentiel hydrique, la croissance apicale reste stable.

Épinette blanche → Comme pour l'épinette noire, l'augmentation de la température n'a pas d'influence sur la photosynthèse et la transpiration de l'épinette blanche et elle connaît un devancement de la croissance apicale dans la saison. La hausse de la température n'a pas d'effet sur la croissance apicale et la croissance radiale de cette espèce. Avec la diminution du contenu en eau, les processus physiologiques diminuent ainsi que la croissance apicale et la croissance radiale.

L'augmentation de la température a le même impact chez les épinettes au niveau de la phénologie de croissance. En effet, les températures élevées devancent le début de la croissance apicale. Ce faisant, les espèces auraient la capacité de fuir la sécheresse puisqu'elles peuvent croître avant que les effets du stress hydrique se fassent ressentir. Donc grâce à l'augmentation de la température les espèces ont la capacité de fuir les possibles répercussions d'une diminution des précipitations. Cette technique est donc une stratégie de tolérance à la sécheresse.

L'un des aspects les plus percutants de notre étude est le manque de résultats significatifs entre le traitement fréquence et le traitement sécheresse sévère pour toutes les variables à l'étude. On peut donc conclure que la fréquence des précipitations n'a pas d'influence sur les stratégies déployées par les semis en période de sécheresse et la productivité de celles-ci. Nous pensions que la réduction de l'arrosage allait engendrer un assèchement du sol plus accru et qu'ainsi le sol aurait une capacité de rétention de l'eau plus faible. En observant la figure 3, on s'aperçoit que dans la serre à température contrôlée le traitement fréquence possède effectivement un potentiel hydrique moyen plus élevé comparativement au traitement sécheresse sévère. Cependant, dans la serre à température élevée le traitement fréquence possède un potentiel hydrique moyen plus faible que le traitement sécheresse sévère. En revanche, nous remarquons qu'il y a beaucoup de variations dans le potentiel hydrique moyen chez les deux traitements et que ceci engendre un chevauchement. Il est donc possible qu'il n'y ait pas de résultats

significatifs entre le traitement sécheresse sévère et le traitement fréquence, car les valeurs du contenu en eau se chevauchent beaucoup. Pour des études futures, il serait intéressant d'arroser les semis une fois sur trois (au lieu d'une fois sur deux dans notre expérience) ou même une fois sur quatre afin d'augmenter le temps sans arrosage. De cette façon, le sol deviendrait plus sec et ceci causerait possiblement un affaiblissement de la capacité de rétention. Ainsi, il serait probable d'obtenir des résultats significatifs.

### *Limitations*

La grande majorité des hypothèses formulées au départ ont été rejetées suite aux observations effectuées lors de l'expérience. En effet, nos résultats montrent des conclusions différentes de celles attendues pour les hypothèses concernant les échanges gazeux et la croissance apicale et radiale. L'une des principales raisons pour laquelle cette situation est survenue est que les hypothèses ont été basées principalement sur le concept d'isohydrie et d'anisohydrie. Cependant, plusieurs études démontrent que l'isohydrie et l'anisohydrie ne sont pas des concepts binaires, mais plutôt un continuum (Klein, 2014). De plus, il n'y a que très peu d'études qui montrent que les espèces se retrouvant dans le même genre peuvent être à des endroits opposées du spectre. Il y a toujours plusieurs généralités en ce qui a trait aux genres, par exemple les pins. Les bases de ces concepts sont aussi floues. En effet, lors d'une sécheresse les espèces isohydriques maintiendraient un potentiel hydrique interne stable même si la tension dans le sol augmente. De plus, ces espèces sont caractérisées par une fermeture rapide des stomates, les empêchant donc de continuer leurs activités métaboliques. À l'opposé, les espèces anisohydriques laisseraient leur potentiel hydrique interne augmenter à la même intensité que le sol, ce qui les mettrait à risque de mourir de cavitations. Ces espèces fermeraient leurs stomates plus lentement et pourraient donc continuer leurs activités métaboliques durant une plus longue période. Il y a donc deux phénomènes

qui caractérisent les concepts; la variation du potentiel hydrique dans l'arbre et la rapidité de la fermeture des stomates. Dans notre expérience, seule la fermeture des stomates a été observée par les valeurs de transpiration et de photosynthèse. Il aurait été intéressant de prendre des mesures de potentiel hydrique chez les semis soumis aux différents traitements sécheresse dans la saison de croissance. Avec cette information, nous aurions pu recueillir de plus amples données sur l'état hydrique des plants et ainsi avoir une meilleure idée du caractère isohydrique ou anisohydrique des espèces. Mesurer le potentiel hydrique des plants est destructeur, car ceci nécessite de sacrifier plusieurs individus dans la saison.

De plus, plusieurs variables à l'étude n'ont pas montré d'interaction significative entre les espèces et les traitements sécheresse. Ce manque de résultats significatifs nous a surpris. Nous avons donc regardé les valeurs de contenu en eau bihebdomadaire afin de vérifier si les traitements avaient bien fonctionné. Ce que nous avons observé c'est que parfois les valeurs du contenu en eau d'un traitement sécheresse ne sont pas celles prévues, mais appartiennent plutôt à celles d'un autre traitement sécheresse. Donc il se peut que les valeurs des différents traitements témoin, sécheresse modérée, sécheresse sévère et fréquence se chevauchent ce qui met beaucoup de variation dans les données. Afin de comprendre pourquoi le contenu en eau a été aussi variable dans la saison de croissance, des corrélations ont été effectuées mettant en relation premièrement 1) le potentiel hydrique et la transpiration et deuxièmement 2) le potentiel hydrique et la biomasse totale des semis. Les résultats des régressions sont montrés dans le matériel supplémentaire. Nous observons que les valeurs du contenu en eau diffèrent entre les espèces. En effet, la variation du potentiel hydrique dépend principalement de la biomasse finale chez l'épinette blanche et l'épinette noire. Nous n'avons pas observé d'interaction entre le potentiel hydrique et la transpiration ou la biomasse finale chez le pin gris.

*À améliorer et études futures*

Si je pouvais améliorer mon expérience, je m'attarderais principalement sur le problème de la variation du contenu en eau. La variation du contenu en eau a été en partie créée par l'évapotranspiration rapide des sols dans les deux serres. Au départ, nous pensions qu'arroser les semis deux fois par semaine serait adéquat. Par contre, il aurait peut-être été préférable d'arroser les semis aux deux jours. Ce faisant, une durée plus courte entre les arrosages permettrait une diminution de l'évapotranspiration. Aussi, il aurait été préférable de faire des analyses statistiques chaque semaine afin de vérifier si les valeurs du contenu en eau du sol appartenaient au traitement associé. De plus, si le temps l'avait permis, il aurait été préférable d'arroser les semis individuellement au lieu d'utiliser un système de tuyau, puisque nous avons remarqué une différence entre les plants. Nous aurions aimé avoir la chance de mesurer le potentiel hydrique des semis dans la saison de croissance. Nous aurions pu les placer dans une serre soumise à la même température et aux mêmes traitements sécheresse. Durant la saison de croissance, chaque mois, plusieurs individus de chacun des traitements sécheresse auraient été utilisés pour les mesures.

Plusieurs études futures seraient très pertinentes à entreprendre. Notamment de recommencer l'expérience réalisée en modifiant l'arrosage comme expliqué plus haut et de poursuivre l'expérience sur plusieurs années. En effet, il est reconnu dans la littérature que les effets d'une augmentation de la température et d'une diminution des précipitations se font ressentir plus fortement dans les années de croissance subséquentes. De cela vient la nécessité de suivre les semis quelques années après la période de stress. Il serait intéressant aussi de faire la même étude sur différentes espèces, particulièrement des feuillus afin de pouvoir observer la différence de tolérance à la sécheresse de ces deux types d'arbres. De plus, les feuillus sont reconnus comme ayant une tolérance à la sécheresse plus faible comparativement aux conifères. Par exemple, l'érable à sucre possède un indice de tolérance à la sécheresse de 2.25

(sur 5), le peuplier faux-tremble possède un indice de 1.77 et le bouleau blanc possède un indice de 2.02 (Niinemets et Valladares, 2006). En outre, la distribution de ces espèces est au sud du Québec où l'augmentation de la température se fera plus ressentir. Il est donc d'autant plus pertinent d'observer leurs réponses face au stress hydrique et l'augmentation de la température. Une étude sur les mêmes espèces utilisées dans cette expérience, mais au stade mature serait aussi intéressante. La possibilité d'observer les stratégies utilisées par les semis et les arbres matures nous permettrait d'obtenir davantage d'informations sur les espèces.

Une autre étude très pertinente serait de rajouter une autre variable à l'équation, soit la compétition interspécifique. Ainsi il serait possible d'observer comment les espèces interagiraient entre elles lors d'un stress hydrique. C'est une problématique réelle sur le terrain lors d'une sécheresse. En compétition, les espèces pourraient adopter des stratégies différentes par rapport notamment à l'allocation de carbone et la croissance. La densité serait aussi une variable intéressante à aborder puisqu'elle est étroitement liée à la compétition. Nous pouvons émettre l'hypothèse que plus la densité d'arbre est élevée, plus les activités physiologiques de l'arbre sont affectées puisqu'il y a une augmentation de la compétition pour les ressources.

### *Recommandations pour forestiers*

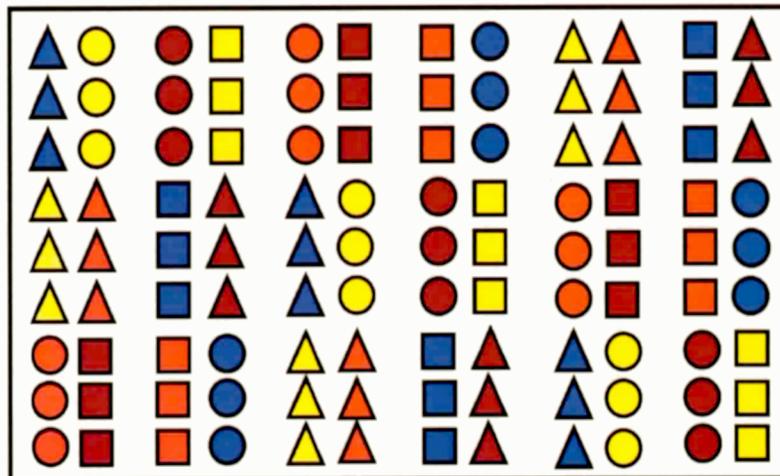
Ce projet permet de comprendre comment les semis qui sont utilisés dans les programmes de reboisement et qui constitueront l'écosystème de demain réagiront aux périodes de sécheresse. D'après les résultats obtenus lors de l'expérience, les programmes de reboisement de la forêt boréale devraient prendre en compte les semis de pin gris et d'épinette noire principalement. La transpiration du pin gris et de l'épinette noire ainsi que la photosynthèse du pin gris s'adaptent à l'augmentation de

la température. De plus, ces deux espèces réussissent à augmenter leur productivité dans ces conditions. Bien qu'avec la diminution des précipitations la croissance radiale diminue, la croissance apicale reste stable, il y a donc une continuation de la productivité. À l'opposé, la transpiration et la photosynthèse de l'épinette blanche ne s'adaptent pas à la hausse de la température. Bien qu'elle connaisse un devancement de sa croissance, la croissance apicale et radiale n'en est pas favorisée. De plus, avec la diminution du contenu en eau, l'assimilation du carbone est diminuée ainsi que la croissance apicale et radiale. Par contre, il est important de maintenir une diversité de végétaux dans le paysage, d'où l'importance d'établir les stratégies utilisées par les autres espèces de conifères peuplant la forêt boréale et les feuillus dans le sud du Québec face à la sécheresse. Il serait intéressant de planter des semis de pin gris dans le sud de la forêt boréale puisque cette espèce est celle qui bénéficie de plus des températures élevées. Ce faisant, même avec l'augmentation de la température prédite par les modèles climatiques, cette espèce s'adapterait mieux à ces conditions. Aussi, les semis d'épinette blanche pourraient être plantés dans le nord de la forêt boréale où les températures dans le futur se trouvent dans son optimum et où les précipitations restent stables. L'épinette noire est une espèce plus plastique. Elle pourrait être plantée un peu partout puisqu'elle réagit relativement bien à la température et à la diminution du contenu en eau du sol.

## ANNEXE A

### MATÉRIELS SUPPLÉMENTAIRES

#### Matériel et méthode



**Figure 4.1.** Disposition des semis dans la serre 1 et la serre 2. Le design expérimental est le même. Les triangles représentent les semis d'épinette noire, les ronds représentent les semis de pin gris et les carrés représentent les semis d'épinette blanche. La couleur bleue représente le traitement témoin, la couleur jaune représente le traitement de sécheresse modérée, la couleur orange représente le traitement de sécheresse sévère et la couleur rouge foncé représente le traitement fréquence.

### Détermination des traitements « sécheresse » :

La courbe réalisée par les agronomes de Fafard et fils Ltée a permis d'établir trois seuils de potentiel matriciel, soit -2 kPa qui représente une saturation en eau, -5 kPa qui représente le seuil de la fin de la croissance optimale et -10 kPa où l'eau devient difficilement utilisable par les plantes. Nous avons ensuite réalisé notre propre courbe mettant en relation le potentiel matriciel et le pourcentage d'eau dans le sol en grammes par grammes (gramme d'eau par gramme de sol). Pour ce faire, nous avons séché le sol et l'avons pesé. Ensuite, nous ajoutés 20, 40, 60, 80, 100, 120, 140 et 160% d'eau (g/g) dans des pots, chacun contenant un réplica (n=16). Nous avons mis un tensiomètre Watermark dans chacun des sols pendant une période de 24 heures en scellant bien le dessus avec du parafilm afin que l'eau reste dans le pot. Ceci a permis de faire une courbe et d'établir des pourcentages en eau équivalents aux potentiels matriciels établis par la compagnie. Par la suite, dans chacun des pots, des valeurs de pourcentage en eau (volume d'eau par volume de sol) sont mesurées grâce à la sonde TDR. Ce qui permet de lier les pourcentages en gramme aux pourcentages en volume. Les valeurs de potentiel matriciel moyen ont été calculées à partir des valeurs de contenu en eau (vol/vol) mesurées chaque semaine. Ces valeurs sont transformées en potentiel hydrique grâce aux équations des courbes de la figure 2.

### Explication des différences entre les chiffres provenant de la littérature et nos valeurs de potentiel matriciel :

La majorité des études utilise le potentiel hydrique des plantes comme mesure, ce qui peut être différent du potentiel hydrique du sol. Dans notre étude, nous avons mesuré le potentiel hydrique des branches de quelques échantillons dont le sol avait une teneur en eau de 20 à 10% d'eau vol/vol avec le pressure bomb et la pression varie entre 8 bar

(-850 kPa) et 12 bar (-1200 kPa). Nous pouvons ainsi observer que la différence entre le potentiel matriciel du sol et le potentiel hydrique des tissus de la plante peuvent donner des résultats très différents. Cependant, les mesures ne sont pas effectuées sur assez d'échantillons pour mettre en lien ces valeurs avec celles du potentiel matriciel du sol dans notre étude.

Exemple concret de la différence entre le traitement de sécheresse sévère et le traitement fréquence :

Par exemple, si le jour 1 l'on ajoute 100 ml d'eau aux semis d'épinette noire soumis à 10% vol/vol, les semis d'épinette noire soumis au traitement fréquence ne reçoivent rien. Au jour 2, si l'on ajoute 75 ml d'eau aux semis d'épinette noire soumis à 10% vol/vol, alors les semis d'épinette noire soumis au traitement fréquence recevront 175 ml d'eau (100 ml + 75 ml).

Détails sur la mesure de la photosynthèse et la transpiration :

Le temps d'attente pour une mesure sur un individu requiert environ 3 minutes. Ainsi, la première journée de prise de mesure, la photosynthèse et la transpiration sont mesurées sur 1 individu par bloc des semis pour une espèce donnée; donc tous les traitements sont pris en compte dans les mesures. La deuxième journée les mesures sont prises sur la seconde espèce et la troisième journée les mesures sont prises sur la dernière espèce. Ainsi, la première semaine (3 matinées) les mesures ont été prises sur les premiers individus des trois blocs chez les trois espèces. La deuxième semaine les mesures sont prises chez les deuxièmes répliques des trois blocs chez les trois espèces

et la troisième semaine les mesures sont prises chez les troisièmes répliques des trois blocs chez les trois espèces. Il faut donc 3 semaines afin que les mesures soient prises chez tous les semis.

#### Statistique sur la biomasse relative:

Les valeurs du poids sec relatif des racines, du poids sec des rameaux de l'année et des aiguilles des rameaux de l'année ont été comparées entre les traitements (sécheresse, température et espèce) à l'aide d'un modèle linéaire mixte. Par la suite, des tests Post-Hoc pour comparaisons multiples sont appliqués à l'aide de la fonction lsmeans du package lsmeans.

- Modèle racine, rameaux et aiguilles:

```
mlm.rac=lmer(racine_relative ~ temp*secheresse*espece + (1+temp|bloc),
             data=bio2, REML=FALSE, control = lmerControl(optimizer
             ="Nelder_Mead"))
```

#### Explication de la différence entre les méthodes d'optimisation :

Le modèle pour le taux de croissance maximal et celui du moment du taux de croissance maximal utilisent la méthode d'optimisation L-BFGS-B tandis que le modèle pour le début et la fin de la saison de croissance, la photosynthèse, la transpiration, la hauteur relative et le diamètre relatif utilisent la méthode d'optimisation Nelder-Mead. La méthode d'optimisation Nelder-Mead utilise l'algorithme d'origine ainsi qu'un algorithme de recuit simulé. La méthode

d'optimisation L-BFGS-B utilise un algorithme à direction de descente. Ces deux méthodes différentes permettent d'optimiser la solution pour chaque modèle.

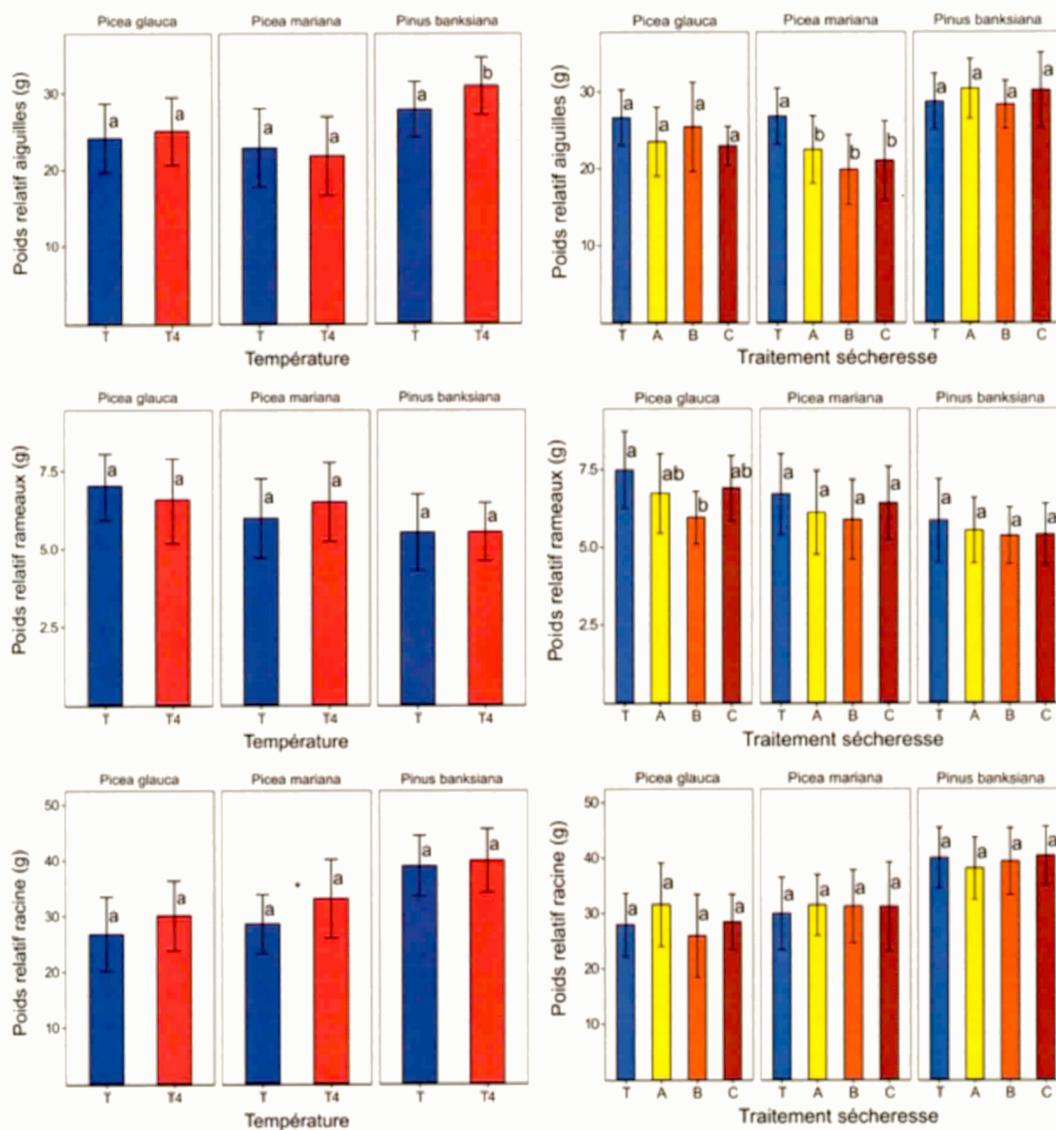
### Résultats

**Tableau 4.1.** Relation entre les espèces et les traitements sécheresse au niveau du pic de croissance et du début de la croissance.

1	Pic de croissance						Début de croissance					
	EPB	EPN	PIG	EPB	EPN	PIG	EPB	EPN	PIG	EPB	EPN	PIG
	$\mu$	$\mu$	$\mu$	Ds	Ds	Ds	$\mu$	$\mu$	$\mu$	Ds	Ds	Ds
T	0.64	0.46	0.34	a	b	b	46	51	23	a	b	c
A	0.39	0.36	0.33	a	a	a	38	59	24	a	b	c
B	0.31	0.26	0.33	a	a	a	40	54	23	a	b	c
C	0.30	0.29	0.32	a	a	a	41	52	23	a	b	c

2	Pic de croissance								Début de croissance							
	T	A	B	C	T	A	B	C	T	A	B	C	T	A	B	C
	$\mu$	$\mu$	$\mu$	$\mu$	Ds	Ds	Ds	Ds	$\mu$	$\mu$	$\mu$	$\mu$	Ds	Ds	Ds	Ds
EPB	0.64	0.39	0.31	0.30	a	b	b	b	46	38	40	41	a	b	a	a
EPN	0.46	0.36	0.26	0.29	a	ab	b	b	51	59	54	52	a	a	a	a
PIG	0.34	0.33	0.33	0.32	a	a	a	a	23	24	23	23	a	a	a	a



**Figure 4.2.** Effet de la température et des traitements sécheresse sur la biomasse relative. La biomasse de chaque individu a été divisé par la moyenne de la biomasse initiale de chaque espèce. La lettre T représente le traitement sécheresse témoin, la lettre A représente la sécheresse modérée, la lettre B représente la sécheresse sévère et la lettre C représente le traitement fréquence. L'acronyme T représente la température contrôle et T4 représente la température +4°C.

## Autres résultats liés à l'étude

**Tableau 4.2** Résultats de l'analyse statistique sur le potentiel hydrique moyen en fonction a) des traitements sécheresse, b) des espèces et C) de la température.

	T-EPB	T-EPN	T-PIG	T4-EPB	T4-EPN	T4-PIG
T	a	a	a	a	a	a
A	b	b	b	b	b	b
B	bc	c	bc	c	c	bc
C	c	d	c	c	b	c

	T-T	T-A	T-B	T-C	T4-T	T4-A	T4-B	T4-C
EPB	a	a	a	a	a	a	a	a
EPN	a	a	a	a	a	a	a	a
PIG	a	a	a	a	a	a	a	a

	T-EPB	A-EPB	B-EPB	C-EPB	T-EPN	A-EPN	B-EPN	C-EPN	T-PIG	A-PIG	B-PIG	C-PIG
T	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
T4	a	a	a	a	a	a	a	b	a	a	a	a

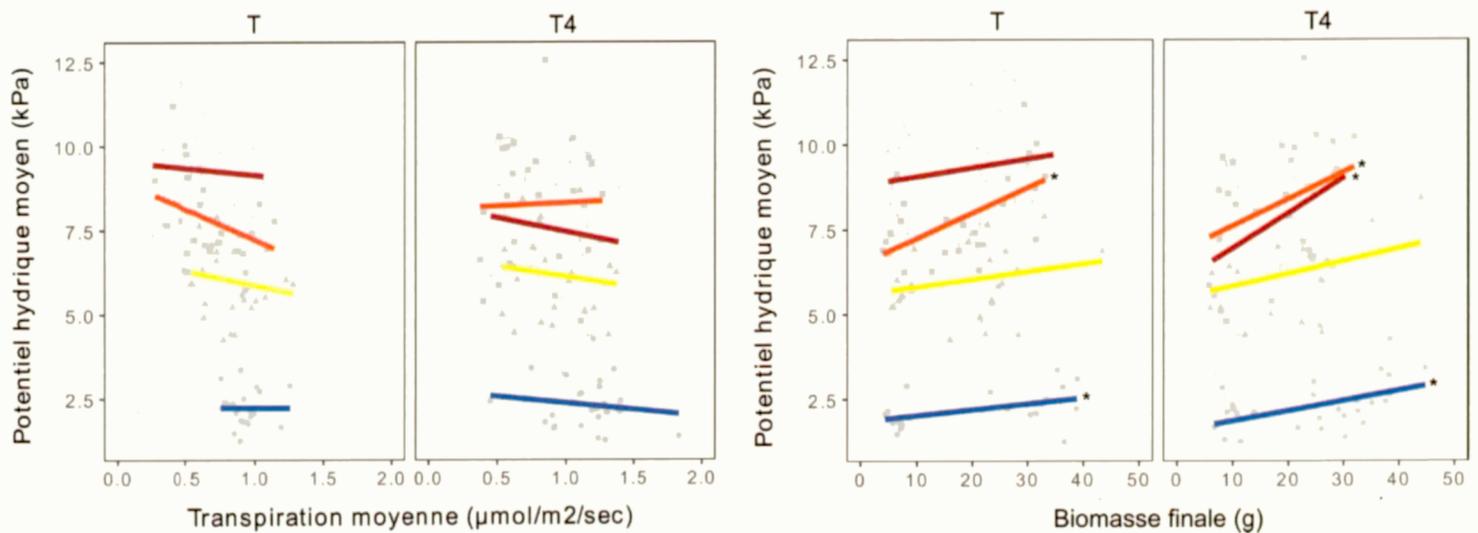
La différence entre les lettres (a, b, c et d) démontre une différence dans le potentiel hydrique moyen. Le tableau a) représente les différences de potentiel hydrique moyen entre les traitements sécheresse en fonction de la température et des espèces. Le tableau b) représente les différences de potentiel hydrique entre les espèces en fonction de la température et les traitements sécheresse. Le tableau c) représente les différences de potentiel hydrique entre les deux températures en fonction des espèces et des traitements sécheresse.

**Tableau 4.3** Résultats des régressions entre le potentiel hydrique moyen en tant que variable dépendante et la transpiration, la biomasse finale et l'interaction entre les deux en tant que variables indépendantes.

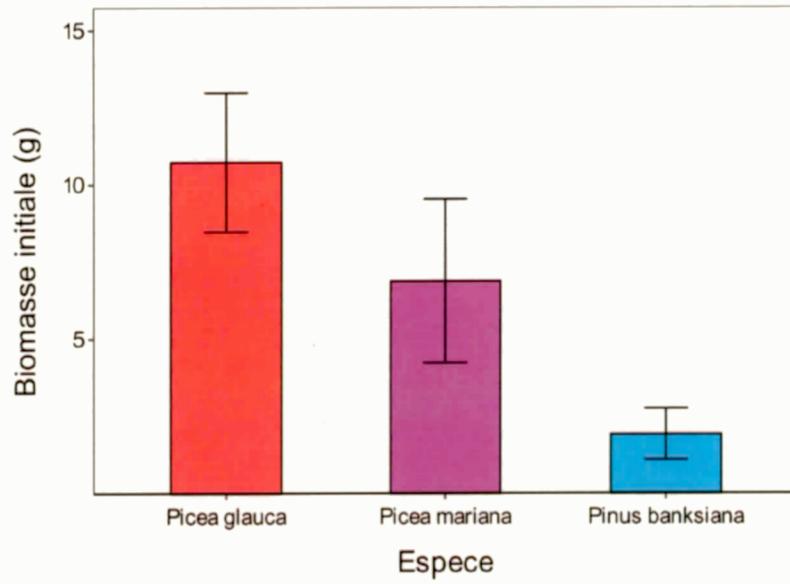
Combinaisons	Transpiration	Biomasse finale	Transpiration*biomasse
T-T-EPN	-	-	-
T-T-PIG	*	-	-
T-T-EPB	-	-	-
T4-T-EPN	-	-	-
T4-T-PIG	-	-	-
T4-T-EPB	-	**	**
T-A-EPN	*	-	-
T-A-PIG	-	-	-
T-A-EPB	-	-	-
T4-A-EPN	-	-	-
T4-A-PIG	-	-	-
T4-A-EPB	-	-	-
T-B-EPN	-	**	**
T-B-PIG	*	-	-
T-B-EPB	-	**	-
T4-B-EPN	-	-	-
T4-B-PIG	*	*	-
T4-B-EPB	-	-	-
T-C-EPN	-	-	-
T-C-PIG	-	-	-
T-C-EPB	-	**	-

T4-C-EPN	-	**	**
T4-C-PIG	-	**	-
T4-C-EPB	-	**	*

Le symbole – une régression non significative entre les variables, le symbole \* représente une régression significative entre les variables (0.05) et le symbole \*\* représente une régression très significative entre les variables (<0.001). Les régressions linéaires simples et multiples ont été réalisées grâce à la fonction lm() dans le logiciel R. Dans les combinaisons, la première lettre représente la température, soit T est la température contrôle et T4 est la température +4°C. La deuxième lettre correspond au traitement sécheresse, soit T est le traitement témoin, A la sécheresse modérée, B la sécheresse sévère et C le traitement fréquence. Le dernier composant de la combinaison représente l'espèce, soit EPB est l'épinette blanche, EPN est l'épinette noire et PIG est le pin gris. Les premières dates ainsi que les individus erronés ont été enlevés des valeurs du potentiel hydrique moyen et de la transpiration moyenne.



**Figure 4.3** Relation entre 1) le potentiel hydrique moyen et la transpiration moyenne et 2) le potentiel hydrique et la biomasse finale en fonction des traitements sécheresse et de la température. Toutes les espèces sont confondues. Les lignes bleues représentent le traitement sécheresse témoin, les lignes jaunes représentent le traitement de sécheresse modéré, les lignes oranges représentent le traitement de sécheresse sévère et les lignes rouges foncés représentent le traitement fréquence. Les ronds gris représentent le traitement sécheresse témoin, les triangles gris représentent le traitement sécheresse modérée, les carrés gris représentent le traitement sécheresse sévère et les croix gris représentent le traitement fréquence. Les astéris démontrent une relation significative.



**Figure 4.4** Moyenne du poids initial des semis par espèce. La moyenne du poids initial des semis a été mesuré sur 30 semis de chaque espèce.

## BIBLIOGRAPHIE

- Adams, H.D., Guardiola-Claramonte, M., Barron-Gafford, G.A., Villegas, J.C., Breshears, D.D., Zou, C.B., Troch, P.A. et Huxman, T.E. (2009). Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the national academy of sciences*, 106(17), 7063-7066.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D. et Hogg, E.T. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest ecology and management*, 259(4), 660-684.
- Arend, M. et Fromm, J. (2007). Seasonal change in the drought response of wood cell development in poplar. *Tree Physiology*, 27(7), 985-992.
- Attia, Z., Domec, J.-C., Oren, R., Way, D.A. et Moshelion, M. (2015). Growth and physiological responses of isohydric and anisohydric poplars to drought. *Journal of experimental botany*, 66(14), 4373-4381.
- Axelsson, E. et Axelsson, B. (1986). Changes in carbon allocation patterns in spruce and pine trees following irrigation and fertilization. *Tree Physiology*, 2(1-2-3), 189-204.
- Balducci, L., Deslauriers, A., Giovannelli, A., Beaulieu, M., Delzon, S., Rossi, S. et Rathgeber, C.B. (2014). How do drought and warming influence survival and wood traits of *Picea mariana* saplings? *Journal of experimental botany*, eru431.

- Barber, V.A., Juday, G.P. et Finney, B.P. (2000). Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature*, 405(6787), 668.
- Belien, E., Rossi, S., Morin, H. et Deslauriers, A. (2012). Xylogenesis in black spruce subjected to rain exclusion in the field 1 1 This article is one of a selection of papers from the 7th International Conference on Disturbance Dynamics in Boreal Forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(7), 1306-1315.
- Bigras, F. (2005). Photosynthetic response of white spruce families to drought stress. *New Forests*, 29(2), 135-148.
- Bray, E.A. (2007). Plant Response to Water - deficit Stress. *eLS*.
- Brix, H. (1979). Effects of plant water stress on photosynthesis and survival of four conifers. *Canadian Journal of Forest Research*, 9(2), 160-165.
- Bronson, D.R., Gower, S.T., Tanner, M. et Van Herk, I. (2009). Effect of ecosystem warming on boreal black spruce bud burst and shoot growth. *Global Change Biology*, 15(6), 1534-1543.
- Burns, R.M. et Barbara, H. (1990). *Silvics of North America: 1. conifers; 2. hardwoods*.
- Buxton, G., Cyr, D., Dumbroff, E. et Webb, D. (1985). Physiological responses of three northern conifers to rapid and slow induction of moisture stress. *Canadian journal of botany*, 63(7), 1171-1176.
- Cai, T. et Dang, Q.-L. (2002). Effects of soil temperature on parameters of a coupled photosynthesis–stomatal conductance model. *Tree Physiology*, 22(12), 819-828.

- Campbell, G. (1988). Soil water potential measurement: An overview. *Irrigation Science*, 9(4), 265-273.
- Cavender-Bares, J. et Bazzaz, F. (2000). Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia*, 124(1), 8-18.
- Chuine, I., Rehfeldt, G.E. et Aitken, S.N. (2006). Height growth determinants and adaptation to temperature in pines: a case study of *Pinus contorta* and *Pinus monticola*. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(5), 1059-1066.
- Cleve, K.V., Oechel, W.C. et Hom, J.L. (1990). Response of black spruce (*Picea mariana*) ecosystems to soil temperature modification in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(9), 1530-1535.
- Courtois, R. (2003). *La conservation du caribou forestier dans un contexte de perte d'habitat et de fragmentation du milieu*. Université du Québec à Rimouski.
- D'Orangeville, L., Houle, D., Côté, B., Duchesne, L. et Morin, H. (2013). Increased soil temperature and atmospheric N deposition have no effect on the N status and growth of a mature balsam fir forest. *Biogeosciences*, 10(7), 4627.
- D'orangeville, L., Duchesne, L., Houle, D., Kneeshaw, D., Côté, B. et Pederson, N. (2016). Northeastern North America as a potential refugium for boreal forests in a warming climate. *Science*, 352(6292), 1452-1455.
- Dai, A., Trenberth, K.E. et Qian, T. (2004). A global dataset of Palmer Drought Severity Index for 1870–2002: Relationship with soil moisture and effects of surface warming. *Journal of Hydrometeorology*, 5(6), 1117-1130.

- Danby, R.K. et Hik, D.S. (2007). Responses of white spruce (*Picea glauca*) to experimental warming at a subarctic alpine treeline. *Global Change Biology*, 13(2), 437-451.
- Deslauriers, A., Beaulieu, M., Balducci, L., Giovannelli, A., Gagnon, M.J. et Rossi, S. (2014). Impact of warming and drought on carbon balance related to wood formation in black spruce. *Annals of botany*, 114(2), 335-345.
- Dougherty, P.M., Whitehead, D. et Vose, J.M. (1994). Environmental influences on the phenology of pine. *Ecological Bulletins*, 64-75.
- Driessche, R.v.d. (1991). Influence of container nursery regimes on drought resistance of seedlings following planting. I. Survival and growth. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(5), 555-565.
- Ericsson, T., Rytter, L. et Vapaavuori, E. (1996). Physiology of carbon allocation in trees. *Biomass and Bioenergy*, 11(2), 115-127.
- Fang-yuan, Y. et Guy, R.D. (2004). Variable chlorophyll fluorescence in response to water plus heat stress treatments in three coniferous tree seedlings. *Journal of Forestry Research*, 15(1), 24-28.
- Franks, P.J., Drake, P.L. et Froend, R.H. (2007). Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant, Cell & Environment*, 30(1), 19-30.
- Garcia - Forner, N., Adams, H.D., Sevanto, S., Collins, A.D., Dickman, L.T., Hudson, P.J., Zeppel, M.J., Jenkins, M.W., Powers, H. et Martínez - Vilalta, J. (2016). Responses of two semiarid conifer tree species to reduced precipitation and warming reveal new perspectives for stomatal regulation. *Plant, cell & environment*, 39(1), 38-49.

- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P. et Bergeron, Y. (2008). *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. : Presses de l'Université du Québec.
- Green, D.S. (2007). Controls of growth phenology vary in seedlings of three, co-occurring ecologically distinct northern conifers. *Tree physiology*, 27(8), 1197-1205.
- Grossnickle, S. (1988). Planting stress in newly planted jack pine and white spruce. 2 Changes in tissue water potential components. *Tree physiology*, 4(1), 85-97.
- Hacke, U., Sperry, J., Ewers, B., Ellsworth, D., Schäfer, K. et Oren, R. (2000). Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. *Oecologia*, 124(4), 495-505.
- Hartmann, H. (2011). Will a 385 million year - struggle for light become a struggle for water and for carbon? - How trees may cope with more frequent climate change - type drought events. *Global Change Biology*, 17(1), 642-655.
- Hoffer, M. et Tardif, J.C. (2009). False rings in jack pine and black spruce trees from eastern Manitoba as indicators of dry summers. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(9), 1722-1736.
- Houle, D., Bouffard, A., Duchesne, L., Logan, T. et Harvey, R. (2012). Projections of future soil temperature and water content for three southern Quebec forested sites. *Journal of Climate*, 25(21), 7690-7701.
- Huang, J., Tardif, J.C., Bergeron, Y., Denneker, B., Berninger, F. et Girardin, M.P. (2010). Radial growth response of four dominant boreal tree species to climate along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. *Global Change Biology*, 16(2), 711-731.

- Hubbard, R.M., Ryan, M., Stiller, V. et Sperry, J. (2001). Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine. *Plant, Cell & Environment*, 24(1), 113-121.
- Jentsch, A., Kreyling, J. et Beierkuhnlein, C. (2007). A new generation of climate - change experiments: events, not trends. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(7), 365-374.
- Jones, P., Trenberth, K., Ambenje, P., Bojariu, R., Easterling, D., Klein, T., Parker, D., Renwick, J., Rusticucci, M. et Soden, B. (2007). Observations: surface and atmospheric climate change. *Climate change*, 235-336.
- Klein, T. (2014). The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28(6), 1313-1320.
- Klein, T., Cohen, S. et Yakir, D. (2011). Hydraulic adjustments underlying drought resistance of *Pinus halepensis*. *Tree physiology*, 31(6), 637-648.
- Klein, T., Shpringer, I., Fikler, B., Elbaz, G., Cohen, S. et Yakir, D. (2013). Relationships between stomatal regulation, water-use, and water-use efficiency of two coexisting key Mediterranean tree species. *Forest Ecology and Management*, 302, 34-42.
- Kolb, P.F. et Robberecht, R. (1996). High temperature and drought stress effects on survival of *Pinus ponderosa* seedlings. *Tree Physiology*, 16(8), 665-672.
- Kunkel, K.E. (2003). North American trends in extreme precipitation. *Natural hazards*, 29(2), 291-305.

- (dir.). (1994). *Ecophysiology and field performance of black spruce (Picea mariana): a review*. Annales des sciences forestières. : EDP Sciences.
- Lamhamedi, M., Lambany, G., Margolis, H., Renaud, M., Veilleux, L. et Bernier, P.Y. (2001). Growth, physiology, and leachate losses in *Picea glauca* seedlings (1+0) grown in air-slit containers under different irrigation regimes. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(11), 1968-1980.
- Larcher, W. (2003). *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. : Springer Science & Business Media.
- Linder, S., Benson, M., Myers, B. et Raison, R. (1987). Canopy dynamics and growth of *Pinus radiata*.: I. Effects of irrigation and fertilization during a drought. *Canadian journal of forest research*, 17(10), 1157-1165.
- Logan, T., Charron, I., Chaumont, D. et Houle, D. (2011). Atlas de scénarios climatiques pour la forêt québécoise. *Ouranos et MRNF*.
- Lopushinsky, W. (1969). Stomatal closure in conifer seedlings in response to leaf moisture stress. *Botanical Gazette*, 258-263.
- Lu, P. (1992). *Ecophysiology and responses to drought of three conifer species (Abies alba Miller, Picea abies (L.) Karsten and Pinus sylvestris L.) at seedling, sapling and adult stages: Ecophysiologie et réaction à la sécheresse de trois espèces de conifères (Abies alba Miller, Picea abies (L.) Karsten et Pinus sylvestris L.); effet de l'âge= Ecophysiology and reactions to drought of three conifer species (Abies alba Miller, Picea abies (L.) Karsten and Pinus sylvestris L.); effects of age*. : Ping LU.
- Marshall, J., Rutledge, R., Blumwald, E. et Dumbroff, E. (2000). Reduction in turgid water volume in jack pine, white spruce and black spruce in response to drought and paclobutrazol. *Tree Physiology*, 20(10), 701-707.

- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A. et Williams, D.G. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New phytologist*, 178(4), 719-739.
- Michelozzi, M., Loreto, F., Colom, R., Rossi, F. et Calamassi, R. (2011). Drought responses in Aleppo pine seedlings from two wild provenances with different climatic features. *Photosynthetica*, 49(4), 564-572.
- Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. (2008). L'aménagement durable en forêt boréale :  
une réponse concrète aux défis environnementaux. *ministère des Ressources naturelles et de la Faune*,  
*Direction de l'environnement forestier*, 56.
- Niinemets, Ü. (2010). Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*, 260(10), 1623-1639.
- Niinemets, Ü. et Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological monographs*, 76(4), 521-547.
- Ouranos. (2015). *Vers l'adaptation. Synthèse des connaissances sur les changements climatiques au Québec*. Montréal.
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S.L. et Canadell, J.G. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333(6045), 988-993.

- (dir.). (2017). *Boreal Tree Light-and Water-Use: Asynchronous, Diverging, yet Complementary*. AGU Fall Meeting Abstracts.
- Peng, C., Ma, Z., Lei, X., Zhu, Q., Chen, H., Wang, W., Liu, S., Li, W., Fang, X. et Zhou, X. (2011). A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature climate change*, 1(9), 467-471.
- Peng, Y.Y. et Dang, Q.-L. (2003). Effects of soil temperature on biomass production and allocation in seedlings of four boreal tree species. *Forest Ecology and Management*, 180(1-3), 1-9.
- Prud'homme, G.O., Lamhamedi, M.S., Benomar, L., Rainville, A., DeBlois, J., Bousquet, J. et Beaulieu, J. (2017). Ecophysiology and growth of white spruce seedlings from various seed sources along a climatic gradient support the need for assisted migration.
- Rajasekaran, L. et Blake, T. (1999). New plant growth regulators protect photosynthesis and enhance growth under drought of jack pine seedlings. *Journal of plant growth regulation*, 18(4), 175-181.
- Raven, P.H., Evert, R.F. et Eichhorn, S.E. (2007). *Biologie végétale*. (2 éd.). Bruxelles.
- Ressources naturelles du Canada. (2016). La forêt boréale.
- Roberts, D. et Dumbroff, E. (1986). Relationships among drought resistance, transpiration rates, and abscisic acid levels in three northern conifers. *Tree physiology*, 1(2), 161-167.
- Rossi, S., Morin, H., Deslauriers, A. et PLOURDE, P.Y. (2011). Predicting xylem phenology in black spruce under climate warming. *Global Change Biology*, 17(1), 614-625.

- Rossi, S., Simard, S., Rathgeber, C.B., Deslauriers, A. et De Zan, C. (2009). Effects of a 20-day-long dry period on cambial and apical meristem growth in *Abies balsamea* seedlings. *Trees*, 23(1), 85-93.
- Sade, N., Gebremedhin, A. et Moshelion, M. (2012). Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait. *Plant signaling & behavior*, 7(7), 767-770.
- Seneviratne, S.I., Nicholls, N., Easterling, D., Goodess, C.M., Kanae, S., Kossin, J., Luo, Y., Marengo, J., McInnes, K. et Rahimi, M. (2012). Changes in climate extremes and their impacts on the natural physical environment. *Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation*, 109-230.
- Szeicz, J.M. et MacDonald, G.M. (1996). A 930-year ring-width chronology from moisture-sensitive white spruce (*Picea glauca* Moench) in northwestern Canada. *The Holocene*, 6(3), 345-351.
- Thiffault, N., Roy, V., Prigent, G., Cyr, G., Jobidon, R. et Ménétrier, J. (2003). La sylviculture des plantations résineuses au Québec. *Nat. can*, 127(1), 63-80.
- Trenberth, K.E., Dai, A., van der Schrier, G., Jones, P.D., Barichivich, J., Briffa, K.R. et Sheffield, J. (2014). Global warming and changes in drought. *Nature Climate Change*, 4(1), 17-22.
- Walker, X.J., Mack, M.C. et Johnstone, J.F. (2015). Stable carbon isotope analysis reveals widespread drought stress in boreal black spruce forests. *Global change biology*, 21(8), 3102-3113.
- Wang, L., Payette, S. et Bégin, Y. (2002). Relationships between anatomical and densitometric characteristics of black spruce and summer temperature at tree line in northern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(3), 477-486.

- Wang, W., Peng, C., Kneeshaw, D.D., Larocque, G.R., Song, X. et Zhou, X. (2012). Quantifying the effects of climate change and harvesting on carbon dynamics of boreal aspen and jack pine forests using the TRIPLEX-Management model. *Forest Ecology and Management*, 281, 152-162.
- Way, D.A. et Sage, R.F. (2008). Elevated growth temperatures reduce the carbon gain of black spruce [*Picea mariana* (Mill.) BSP]. *Global Change Biology*, 14(3), 624-636.
- West, A., Hultine, K., Jackson, T. et Ehleringer, J. (2007). Differential summer water use by *Pinus edulis* and *Juniperus osteosperma* reflects contrasting hydraulic characteristics. *Tree Physiology*, 27(12), 1711-1720.
- White, M., Running, S.W. et Thornton, P.E. (1999). The impact of growing-season length variability on carbon assimilation and evapotranspiration over 88 years in the eastern US deciduous forest. *International Journal of Biometeorology*, 42(3), 139-145.
- Zhao, J., Hartmann, H., Trumbore, S., Ziegler, W. et Zhang, Y. (2013). High temperature causes negative whole - plant carbon balance under mild drought. *New phytologist*, 200(2), 330-339.
- Zwiazek, J. et Shay, J.M. (1987). Fluoride-and drought-induced structural alterations of mesophyll and guard cells in cotyledons of jack pine (*Pinus banksiana*). *Canadian journal of botany*, 65(11), 2310-2317.
- Zwiazek, J.J. et Blake, T.J. (1989). Effects of preconditioning on subsequent water relations, stomatal sensitivity, and photosynthesis in osmotically stressed black spruce. *Canadian Journal of Botany*, 67(8), 2240-2244.