

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

EFFETS D'UN GRADIENT HYDRIQUE EXPÉRIMENTAL SUR LA
XYLOGÉNÈSE DES SEMIS DE QUATRE ESPÈCES DE CONIFÈRES

MÉMOIRE PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
ERIC BRAZEAU-GOUPIL

MARS 2021

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.04-2020). 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 tiens d'abord à remercier mon directeur, Daniel Kneeshaw pour sa patience incroyable et son support tout au long de ce projet. Ses judicieux conseils et nos discussions resteront graver à ma mémoire. Malgré son emploi du temps chargé, il a toujours été disponible lorsque le besoin s'en faisait sentir et m'a toujours prodigué de précieux encouragements. Je veux également remercier mon co-directeur, Loïc D'Orangeville, pour sa disponibilité, ses connaissances et son soutien moral. C'est en grande partie grâce à lui, si j'ai eu l'opportunité de faire ce projet. Je remercie Daniel Houle pour ses conseils et commentaires qui m'ont aidé durant l'ensemble de mes travaux de recherches.

Je tiens à remercier particulièrement les stagiaires de mon directeur qui m'ont accompagné sur le terrain à chaque année : Manon Buissière, Alexandra Villard et Julia Lamoureux. Nous avons eu beaucoup de plaisir à Montmorency. J'aimerais aussi remercier Louis Duchesne et son équipe de la direction de la recherche forestière pour leur aide sur le terrain.

Je souhaite souligner la contribution et le support incroyable des techniciens et employés de soutien du département de biologie, de chimie et des sciences de l'environnement de l'UQAM. Bien que je leurs aie demandé plusieurs questions qui sortaient parfois de leurs champs d'activité respectifs, ils ont toujours été là pour m'aider dans le meilleur du possible. L'aide de Denis Flipo pour le microscope confocale et de ses connaissances en images scientifiques, celle de Sylvain Dallaire, l'archiviste en chef du matériel disponible, le coup de pouce de Pierre Cayer concernant les questions de chimie des sols, auront certainement marqué ce mémoire et mon parcours académique.

Je tiens à souligner le support inconditionnel de ma copine, Laurence Morin pour ses encouragements, son amour, ses relectures. Je ne te remercierai jamais assez. À ma

mère et à ma sœur qui malgré les difficultés à suivre et à comprendre ce que je faisais, ont toujours été là pour moi. Je remercie mes amis qui m'ont toujours encouragé dans la poursuite de mes recherches. Ils se reconnaîtront.

Finalement, je remercie tous mes collègues qui m'ont accompagné dans les travaux de terrain et de laboratoire, toute l'équipe du labo de Daniel Kneeshaw et toute celle de la forêt Montmorency, un petit coin de paradis avec des bon vivants.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ii
LISTE DES FIGURES	viii
LISTE DES TABLEAUX	x
LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS.....	xi
RÉSUMÉ.....	xii
CHAPITRE I.....	
INTRODUCTION ET PROBLÉMATIQUE.....	1
1.1 La forêt boréale.....	1
1.1.1 Projections climatiques pour la forêt boréale de l'Est de l'Amérique du Nord... 2	2
1.1.2 Le réchauffement climatique, les stress hydriques et les semis..... 3	3
1.1.3 Le potentiel hydrique et le continuum sol-plante-atmosphère	4
1.2 La formation du bois	10
1.2.1 La xylogénese	10
1.3. L'architecture hydraulique et le compromis entre l'efficacité et la sécurité..... 12	12
1.3.1 L'architecture hydraulique.....	12
1.3.2 L'efficacité	14
1.3.3 La sécurité.....	15
1.3.4 Les risques de désamorçage	16
1.3.5 La plasticité, compromis entre l'efficacité et la sécurité.....	17
1.4. Les semis de conifères et les différences entre espèces	18

1.4.1 Le sapin baumier.....	19
1.4.2 L'épinette noire	19
1.4.3 L'épinette blanche	20
1.4.4 Le pin gris.....	21
1.5 L'influence du climat.....	21
1.6. Objectif, questions et hypothèses de recherche	25
1.6.1 Objectif.....	25
1.6.2 Questions	26
1.6.3 Hypothèses.....	26
CHAPITRE II.....	
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	29
2.1 Le site de la forêt Montmorency.....	31
2.1.1 Le climat.....	31
2.1.2 Site du dispositif.....	31
2.1.3 Plantation des semis et disposition dans le dispositif.....	32
2.2 Dispositif d'irrigation a charge de précipitation contrôlée	32
2.2.1 Les abris micro-serre du dispositif.....	32
2.2.2 Les traitements dans le dispositif.....	33
2.3 Potentiel hydrique des sols	35
2.3.1 Calcul du potentiel hydrique des sols (ψ_s) selon le modèle de prédiction.....	
($\rho\omega$) humidité volumique	36
2.3.2 La teneur en eau volumétrique du sol (Θ_v).....	36

2.3.3 Matière organique (% M.org)	37
2.3.4 Humidité volumique ($\rho\omega$).....	38
2.4 Xylogénèse des semis.....	38
2.4.1 Mesures de la structure du bois.....	39
2.4.2 Montage des lames.....	40
2.4.3 Création des images, microscope confocal.....	40
2.4.4 Analyse des images avec le programme Image J.....	40
2.4.5 Mesure des caractères morphologiques avec le module Phyton-fiji IADF-IAVFF v.1.0 plugin.....	41
2.5 Analyses statistiques.....	42
CHAPITRE III.....	
RÉSULTATS DE RECHERCHE.....	46
3.1 Potentiel hydrique des sols	46
3.2 L'efficacité et la sécurité.....	46
3.2.1 L'efficacité (comparaison entre espèces).....	46
3.2.2 La sécurité (comparaison entre espèces)	47
3.3 Influence du potentiel hydrique du sol, efficacité et sécurité	54
3.3.1 Efficacité.....	54
3.3.2 Sécurité.....	54
3.3.3 Temps de croissance, analyse à pas de temps.....	54
CHAPITRE IV	
DISCUSSION.....	58
4.1 Le compromis entre l'efficacité et la sécurité.....	58

4.2 Les résultats sur le développement de la xylogénèse contre-intuitif de la croissance des semis	62
4.3 L'analyse de l'efficience par période de temps.....	65
4.4 Retour sur les hypothèses par espèce	66
4.5 Sommaire.....	67
CONCLUSION	69
ANNEXE A.....	
RAPPORT MFFP 2018.....	74
ANNEXE B.....	
DONNÉES BRUTES.....	76
BIBLIOGRAPHIE.....	81

LISTE DES FIGURES

- 1.1 Structure de la coupe d'un tronc d'arbre, avec le cambium entre le bois et l'écorce.p. 11
- 2.0 Figure 2.0 Organigramme à bande représentant les diverses méthodologies utilisées pour obtenir les informations de la fluctuation théorique du débit volumétrique (Q) annuel et en 10 sections de l'année, de la densité des trachéïdes et du potentiel hydrique des sols (ψ_s) associé à chacun des semis.....p. 29
- 2.1 Figure 2.1. Présentation du site et du schéma du dispositif expérimental (Houle *et al.*, 2018). A. Localisation du site d'étude ; B. Schéma du dispositif expérimental. Les valeurs au centre de chaque parcelle correspondent au pourcentage de précipitations reçues. Les traitements 100- et 100+ correspondent aux contrôles négatifs (sans interception) et positifs (avec interception et redistribution) ; C. Exemple de distribution des semis dans chaque parcelle – Chaque couleur correspond à une espèce d'arbre.p. 33
- 2.2 Figure 2.2 Schéma de la direction de calcul de Q par pixel-colonne (pixel blanc = membrane, pixel noir = lumen) Les nombres blancs indiquent l'ordre de détection des membranes/lumen par la fonction (analyser des particules), en commençant par le pixel en haut à gauche. (Rzepecki, 2016).....p. 41
- 2.3 Figure 2.3 Exemple de cerne de croissance pour chacune des quatre espèces, analyse de la conductivité théorique hydrique Q ($m^3 s^{-1}$) sur 10 sections. La ligne représente le niveau de Q ($m^3 s^{-1}$) par section, les images ne sont pas à l'échelle. La croissance annuelle débute à 1 et se termine à 10. Les cercles blancs (pixels blancs) représentent les lumens des trachéïdes et les contours noirs (pixels noirs) représente les membranes des trachéïdes et les parenchymes.....p. 44
- 3.1 Figure 3.1 Distribution des valeurs du potentiel hydrique des sols (ψ_s Mpa). La figure 3.1 présente la distribution du potentiel hydrique des sols pour chacune des quatre espèces. La colonne verte est attribuée au sapin baumier, la colonne grise, à l'épinette blanche, la bleue, à l'épinette noire et finalement, la colonne orange est attribuée au pin gris. L'analyse de la variance ANOVA du ψ_s Mpa est statistiquement représentative à un (p -value = 0.0001).....p. 48

- 3.2 Figure 3.2 Distribution de la conductance volumétrique théorique Q ($m^3 s^{-1}$)
 La figure 3.2 présente la distribution de Q pour chacune des quatre espèces. L'analyse de la variance ANOVA pour Q ($m^3 s^{-1}$) est statistiquement représentative à un (p -value = 0.0084). La distribution du Q ($m^3 s^{-1}$) est élaboré de façon décroissante, de l'espèce qui présente la conductance volumétrique théorique la plus élevée à celle qui présente la conductance volumétrique théorique la moins élevée, soit le pin gris, l'épinette blanche, le sapin baumier et l'épinette noire.....p. 50
- 3.3 Figure 3.3 Distribution de la densité. La figure 3.3 présente la distribution de la densité pour chacune des quatre espèces. La densité se distribue de l'espèce la plus dense à l'espèce la moins dense dans cet ordre : le pin gris, le sapin baumier, l'épinette blanche et l'épinette noire.....p. 52
- 3.4 Figure 3.4 Conductance volumétrique théorique Q ($m^3 s^{-1}$) sur le potentiel hydrique des sols (ψ S Mpa) (Direction du gradient de sécheresse axe des x , \leftarrow)
 Les régressions sont significatives pour le (Sapin baumier : p -value = 0.0552, et l'Épinette blanche : p -value = 0.0276) et non-significative pour l'Épinette noire : p -value = 0.3102, et le Pin gris : p -value = 0.1864). Les lignes représentent la régression linéaire simple.....p. 54
- 3.5 Figure 3.5 Densité sur potentiel hydrique des sols (ψ S Mpa) (Direction du gradient de sécheresse axe des x , \leftarrow). Les régressions sont significatives pour le Sapin baumier : p -value = 0.0556, et l'épinette blanche : p -value = 0.0008), et non-significatives pour le Pin gris : p -value = 0.6940, et l'Épinette noire : p -value = 0.1005). Les lignes représentent la régression linéaire simple.....p. 55
- 3.6 Figure 3.6 Conductance volumétrique théorique Q ($m^3 s^{-1}$) sur 10 pas de temps. Les régressions sont significatives pour toutes les espèces : le Sapin baumier : p -value = 0.0001, l'Épinette blanche : p -value = 0.0049, l'Épinette noire : p -value = 0.0048 et le pin gris : p -value = 0.0381. Les pas de temps représentent la saison de croissance divisée en 10 périodes, le Q ($m^3 s^{-1}$) est pris en compte à partir de la moyenne ajustée par le r^2 de l'analyse des variances des résultats sans distinction du gradient hydrique.....p. 56

LISTE DES TABLEAUX

- 3.1 Tableau 3.1 Éléments du potentiel hydrique des sols (ψ_s Mpa). Résumé de l'analyse des sols, valeurs maximale et minimale, moyenne et écart type pour chacune des variables de l'équation et pour le résultat final. Les résultats sont présentés pour les quatre espèces le sapin baumier, l'épinette blanche et noire et le pin gris. Les analyses proviennent des travaux de laboratoire et de terrain pour chaque microsite des semis étudiés. Les symboles sont ψ_s le gradient du potentiel hydrique des sols, θ_v la teneur en eau volumétrique du sol, % M.org le contenu en matière organique, ρ_w l'humidité volumique, $\psi_m(x,y)$ les courbes du potentiel matriciel..... p. 46
- 3.2 Tableau 3.2 Conductance volumétrique théorique Q ($m^3 s^{-1}$) pour les quatre espèces. Résumé de l'analyse des rondelles de bois plus précisément des trachéides, valeurs maximale et minimale, moyenne et écart type pour chaque espèce. Les résultats sont présentés pour le sapin baumier, l'épinette blanche et noire et le pin gris. Les analyses proviennent des travaux de laboratoire et de l'analyse de Q par les équations présentées selon le modèle de (Rzepecki et al., 2016).....p. 49
- 3.2.1 Tableau 3.2.1 Rapport pour la conductance théorique volumétrique Q ($m^3 s^{-1}$) des différences ordonnées et matrice de seuil HDS test de Tukey. Les valeurs positives montrent des paires de moyennes qui sont significativement différentes.....p. 50
- 3.3 Tableau 3.3 Variable du pourcentage de la densité pour les quatre espèces. Résumé de l'analyse des rondelles de bois plus précisément des trachéides, valeurs maximale et minimale, moyenne et écart type pour chaque espèce. Les résultats sont présentés pour le sapin baumier, l'épinette blanche et noire et le pin gris. Les analyses proviennent des travaux de laboratoire et de l'analyse de la densité par les équations présentées selon le modèle de (Rzepecki et al., 2016).....p. 51
- 3.3.1 Tableau 3.3.1 Rapport pour la densité des différences ordonnées et matrice de seuil HDS Test de Tukey Les valeurs positives montrent des paires de moyennes qui sont significativement différentesp. 52

LISTE DES SYMBOLES ET DES UNITÉS

Θ_v	teneur en eau volumétrique du sol
M.org	contenu en matières organiques des sols
$P\omega$	humidité volumique moyenne
Ψ_m	potentiel matriciel
Ψ_s	potentiel hydrique sol
Mpa	newton par millimètre carré, mégapascal
$Q \text{ (m}^3 \text{ s}^{-1}\text{)}$	conductance volumétrique comme mesure d'efficience

RÉSUMÉ

Les changements climatiques pourraient entraîner une baisse de 20 à 40 % du contenu en eau des sols forestiers boréaux du Québec dans les prochaines décennies. L'impact de cet assèchement risque d'être particulièrement important pour le stade de régénération, qui représente 10 % de la superficie de la forêt boréale aménagée de la province. Le Québec produit annuellement 130 millions de semis pour la régénération suite aux travaux de récoltes. Comment ces semis s'adapteront-ils aux changements du climat ? Les espèces qui dominent présentement la forêt boréale pourront-elles continuer de croître dans des milieux plus secs ? L'objectif de nos travaux est de comprendre la xylogénèse de la régénération face à la sécheresse. Les mécanismes morphologiques de la xylogénèse des conifères oscillent entre deux grandes stratégies d'adaptation : l'efficacité et la sécurité. Nous avons mis en place un gradient expérimental de sécheresse à l'aide d'un système d'interception et de redistribution des précipitations comprenant 2 106 semis des quatre principales espèces de conifères de la forêt boréale (épinette noire, épinette blanche, pin gris, sapin baumier) dans la sapinière à bouleau blanc. Après trois années de traitement, nous avons analysé la xylogénèse de la dernière année de croissance en mettant l'emphase sur l'effet du gradient hydrique sur le compromis entre l'efficacité et la sécurité hydraulique. Les variables de l'étude sont l'efficacité observée par la conductance volumétrique théorique (Q théorique), la sécurité par la densité en traitement de l'image du cerne de croissance binaire entre le vide et la matière et par une subdivision du cerne de croissance en 10 périodes de temps. Les résultats du gradient hydrique ont été analysés en utilisant un modèle d'équation à quatre variables pour obtenir le potentiel hydrique des sols (ψ_s) : la teneur en eau volumétrique du sol (Θ_v), la capacité au champ (potentiel matriciel) (ψ_m), le pourcentage de matière organique (% M.org) et l'humidité volumique (ρ_w).

Les hypothèses sont que le sapin baumier sera plus plastique en termes de sécurité et d'efficacité, que les épinettes ont un comportement fortement influencé par la sécurité et que le pin gris présente une approche plus efficace. Finalement nous avons émis l'hypothèse que la sécurité (densité) serait contre proportionnelle à l'efficacité (conductance volumétrique théorique Q). Nos résultats ont démontré que parallèlement à une diminution du potentiel hydrique des sols, on obtenait une meilleure conductance volumétrique théorique et une baisse de la densité pour l'épinette blanche et le sapin baumier. Nous n'avons pas constaté les effets de l'assèchement des sols pour le pin gris et l'épinette noire. Le sapin baumier et l'épinette blanche qui sont des espèces moins sensibles aux stress hydriques ont modelé leur xylogénèse en fonction du contenu en eau des sols à l'inverse du pin gris qui constitue l'espèce la moins sensible au manque d'eau et de l'épinette noire considérée comme la plus sensible. Plus précisément, les observations de la xylogénèse de l'épinette noire ont permis de conclure à son insensibilité au changement dans le gradient. L'épinette blanche a toutefois démontré

comme pour le sapin baumier un comportement plastique et adaptatif en termes d'efficacité et de sécurité proportionnellement au gradient de sécheresse imposé. Enfin, le pin gris a été l'espèce la plus efficace comme nous en avons émis l'hypothèse, mais contrairement à ce que nous avons envisagé, il a aussi été l'espèce produisant les cellules de bois les plus denses.

En conclusion, il est reconnu par la littérature que le manque d'eau affecte la croissance des semis, mais le comportement morphologique de cette relation est complexe. L'impact du manque d'eau sur l'architecture hydraulique et la croissance des semis dépend de plusieurs facteurs physiologiques propres à l'espèce et de l'environnement immédiat de l'individu. En regard des résultats issus de ce travail, il semble très difficile d'anticiper les interactions le long d'un gradient du contenu en eau des sols en milieu naturel à l'échelle aussi fine que la xylogénèse des semis des conifères boréaux. De plus, la théorie de l'efficacité contre proportionnelle à la sécurité, dans un cas de changement du potentiel hydrique des sols pour des semis de conifères en milieux naturels, ne semble pas apporter les résultats généraux escomptés. En somme, cette étude, qui constitue une contribution aux recherches portant sur la dendroécologie, soulève plusieurs interrogations relativement aux comportements des semis face aux changements du potentiel hydrique des sols. Les interactions de la xylogénèse avec le parenchyme, les diverses ponctions latérales, les concepts de capacité d'absorption foliaire de l'eau et la plasticité de l'architecture hydraulique complète des semis constituent des points aveugles de la littérature que nous croyons pertinent de dévoiler.

Mots-clés : Xylogénèse, changements climatiques, stress environnementaux, potentiels hydriques, sécheresse, sapin baumier, épinette blanche, épinette noire, pin gris, dendroécologie, efficacité, sécurité

CHAPITRE I

INTRODUCTION ET PROBLÉMATIQUE

1.1 La forêt boréale

La végétation de la forêt boréale s'étend sur trois continents et constitue la plus grande étendue forestière de la planète, soit 10% des terres émergées. La forêt boréale se caractérise par un climat froid et la dominance des conifères dans la mosaïque forestière. Au Canada, la forêt boréale assure plusieurs services écosystémiques incluant la purification de l'eau, la production d'oxygène et la régulation du climat (Anielski *et al.*, 2005). Le Canada possède en ses frontières, 28% de la forêt boréale mondiale, équivalant à 522 millions d'hectares (RNC, 2017).

La forêt boréale constitue pour le Québec un ensemble de ressources naturelles majeures et il convient ainsi de la préserver de manière durable. Elle abrite une grande partie de la faune et de la flore de la province (Berteaux *et al.*, 2014). L'accès à cette vaste étendue de ressources génère 83 500 emplois, 23.7 milliards de dollars de produits forestiers pour une valeur ajoutée de 8,4 milliards de dollars à l'économie québécoise annuellement (MRNF, 2009). C'est aussi un patrimoine social pour plusieurs communautés du Québec autant comme habitat, endroit de villégiature ou lieu de récréation, de chasse, de pêche et de récolte de produits forestiers non ligneux.

La forêt québécoise est dominée par les conifères à 67 %, dont les principaux sont l'épinette (noire, blanche), le sapin baumier et le pin gris. L'économie forestière est principalement liée à la coupe de l'épinette (noire, blanche) et du pin gris (Claveau *et al.*, 2008).

Ces espèces sont celles qui sont les plus replantées sur l'ensemble du territoire dans l'objectif de conserver une bonne qualité de fibre ligneuse, des peuplements en santé

et des massifs forestiers (Fortier *et al.*, 2012). La survie de ces semis après plantation dans le sol forestier dépend principalement de leurs capacités à pourvoir à leurs besoins en eau et en nutriments (Gingras *et al.*, 1999).

1.1.1 Projections climatiques pour la forêt boréale de l'Est de l'Amérique du Nord

Le rapport du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat de 2007 prévoit une augmentation des sécheresses et de leur intensité globale ce qui aura des répercussions sur l'ensemble des écosystèmes forestiers de la planète (GIEC, 2007). Le réchauffement climatique modifie le cycle de l'eau selon des paramètres géographiques physiques et biologiques. Certaines espèces pourront mieux s'adapter à ces modifications que d'autres (Sherwood *et al.*, 2014).

Les projections climatiques prévoient des hausses de température pour la forêt boréale canadienne de 2 degrés Celsius d'ici 2050 et de 4 degrés Celsius de plus en 2100 (Price *et al.*, 2013). Cette hausse des températures sera conjuguée à une augmentation du CO₂ atmosphérique et d'un allongement de la saison de croissance (Houle *et al.*, 2015). Les précipitations estivales quant à elles, augmenteront très légèrement ou ne subiront pas de changements significatifs (Logan *et al.*, 2011; DesJarlais *et al.*, 2010). Compte tenu de la faible augmentation des précipitations et de la hausse significative de la température estivale, des scénarios de projection climatique futures prévoient une diminution de 20 à 40% du contenu en eau des sols forestiers boréaux pour l'Est canadien (Houle *et al.*, 2012), ce qui aura des répercussions sur la croissance des arbres mais aussi sur les cycles biogéochimiques et biologiques des écosystèmes forestiers (Périé *et al.*, 2014). La plasticité des espèces sera donc mise à l'épreuve et les changements dans l'environnement favoriseront certaines espèces au détriment d'autres (Johnston *et al.*, 2009).

1.1.2 Le réchauffement climatique, les stress hydriques et les semis

En biologie végétale on parle de stress hydrique lorsque la demande en eau surpasse sa disponibilité sur une période de temps donnée et que la plante n'est pas adaptée au déficit (Balducci *et al.*, 2015). Plusieurs études ont analysé les impacts possibles de l'effet de la diminution du contenu en eau des sols sur les conifères (D'Orangeville *et al.*, 2013, 2016 ; Cuny *et al.*, 2013, 2016 ; Lamhamedi, *et al.*, 2011 ; Rossi *et al.*, 2009, 2013, 2016 ; Gingras *et al.*, 1999 ; Hang *et al.*, 2014 ; Lupi *et al.*, 2013 ; Karsraoui *et al.*, 2011). Leurs résultats montrent une grande variabilité selon la géographie du site, la plasticité des espèces, l'intensité du stress et l'âge des individus étudiés. Les arbres matures ont une plus grande tolérance et résilience face aux changements dans le continuum sol-plante-atmosphère, leur système racinaire est plus développé et plus performant. Leur morphologie a même été modélisée par les propriétés spécifiques de leur habitat, un héritage de leur évolution sur plusieurs milliers d'années.

Les coupes forestières et les feux de forêt occasionnent des perturbations dans la succession forestière qui dans certain cas, peuvent avoir un effet important et néfaste sur la dynamique initiale, lui apportant un changement pouvant ne jamais retourner à l'équilibre d'origine. Pour contrer ce phénomène, le Québec produit annuellement 130 millions de semis dans un objectif de reboisement dans les cas où la régénération naturelle est jugée non-suffisante (MFFP, 2015). 70 millions de ces semis sont des épinettes noires (Salemond *et al.*, 2016). La sélection de l'espèce est alors essentielle pour favoriser la régénération forestière. La visée principale est de maintenir l'espèce qui était en place avant une perturbation. Mais suite à certaines perturbations, des actions doivent être prises pour que l'écosystème initial soit moins sensible aux changements climatiques et que la qualité d'adaptation et de résilience aux perturbations soit améliorée par le changement des provenances ou espèces plantées (Gauthier *et al.*, 2013).

En ce qui a trait aux semis, les premières années sont les plus périlleuses. En effet, c'est à cet âge que le taux de mortalité est le plus important (Miller *et al.*, 2017). Cette réalité s'applique aussi bien aux semis établis par la régénération naturelle qu'aux semis plantés (Burdette *et al.*, 1990). Le facteur le plus important est le stress hydrique qui est la première cause de baisse de croissance ou de mortalité (Yaakoubd *et al.*, 1997; Burdette *et al.*, 1990). Il est donc impératif de connaître les traits fonctionnels spécifiques à la phénologie, à la plasticité, aux processus biochimiques et génétiques afin d'évaluer le succès du reboisement, selon les conditions environnementales, et du potentiel hydrique dans le continuum sol-plante-atmosphère du site sélectionné (Yaakoubd *et al.*, 1997; Burdette *et al.*, 1990; Hebert *et al.*, 2004; Miller *et al.*, 2017).

1.1.3 Le potentiel hydrique et le continuum sol-plante-atmosphère

La prédisposition d'un site à l'établissement d'un peuplement forestier dépend de divers facteurs environnementaux parmi lesquels se trouve le continuum hydrique sol-plante-atmosphère. Pour comprendre les relations entre les différents éléments du continuum, il convient de saisir les processus à la base de chacun d'entre eux. La photosynthèse est un processus qui demande de l'eau, de la lumière, du gaz carbonique et des sels minéraux pour fournir l'énergie et les biomatériaux nécessaires à la croissance de l'individu. Il faut savoir que les molécules d'eau sont cohésives ce qui permet de créer un flux, et que 90% de l'eau qui passe à travers le continuum sol-plante-atmosphère se fait prélever de ses minéraux pour être évaporée par les feuilles dans l'atmosphère (Cochard *et al.*, 2002). Lorsque la température et les radiations solaires augmentent, la photosynthèse entraîne l'évaporation de l'eau contenue dans les feuilles, ce qui implique une réaction en chaîne dans tout le tissu de transport végétal, de la cime jusqu'au sol (réservoir), par la force de tension-cohésion entre les molécules d'eau confinées dans un conduit de transport (Lajoie *et al.*, 2016). La littérature sur le sujet parle actuellement d'une théorie multi-forces de l'ascension de l'eau dans les végétaux, notamment de la cohésion, la tension, la capillarité, les

gradients de pression osmotique des cellules, la recirculation du xylème-phloème, la segmentation des conduits de transport et l'activité chimique de l'eau (Zimmermann *et al.*, 2014; Bentrup *et al.*, 2016).

Sol

Le potentiel hydrique des sols (ψ_s) est une valeur qui représente la difficulté pour la plante de prélever l'eau dans le sol. Le sol est composé en moyenne de 50 % d'éléments solides et de 50 % d'espaces vides remplis d'eau et/ou d'air, ce qui permet les transferts d'eau et de gaz dans la colonne de sol et les horizons qui la composent (Doussan *et al.*, 2017). Le potentiel hydrique des sols (ψ_s) est calculé selon divers caractéristiques. Il correspond à l'énergie du fluide dans le sol et à l'énergie nécessaire pour l'extraire de celui-ci. On l'analyse comme une force de déplacement par capillarité en milieu non saturé. Le potentiel matriciel (capacité au champ) (ψ_m), correspond au potentiel gravitationnel auquel on ajoute les conditions des textures pédologiques (forces de capillarité exercées par la matrice poreuse solide) et les échanges cationiques entre les molécules d'eau et les particules solides (Majou *et al.*, 2008). Les textures pédologiques s'analysent, entre autres, par le pourcentage de matières organiques (% M.org) et l'humidité volumique (Θ_V).

Plante

Le flux d'eau qui transite à travers les végétaux dépend de plusieurs propriétés physiologiques des divers compartiments de leur architecture hydraulique (Ducan *et al.*, 2015). À ces propriétés, il faut ajouter les caractéristiques édaphiques spécifiques à l'espèce, l'eau stockée dans ses tissus et le phloème (sève brute). On compte plusieurs compartiments : les racines, la tige, les feuilles qu'on peut diviser en deux catégories : les résistances (racines, feuilles, stomates) et les conduits de transports dans la tige (trachéides, vaisseaux) (Saighi *et al.*, 1997).

Racine

L'osmose se définit par le transport de l'eau à travers une membrane hémiperméable du milieu le moins concentré (hypotonique) vers le milieu le plus concentré (hypertonique). Cette membrane se gorge d'eau jusqu'à rétablir l'équilibre osmotique avec le milieu extracellulaire. On dit alors que la cellule devient turgescente. Au niveau racinaire, la viscosité et la charge positive et négative en ions et cations du fluide (mélange eau minéraux) influencent la conductance osmotique. Le système racinaire des conifères possède une paroi apoplastique pectocellulosique semi-perméable qui laisse circuler l'eau, les microparticules et les ions de l'extérieur vers l'intérieur du système racinaire (Delannois *et al.*, 2017). La charge interne, supérieure en molarité, attire sous un effet similaire à la succion, l'eau à l'intérieur du conifère. Ce mécanisme physico-chimique peut faire monter l'eau à une hauteur d'un mètre cinquante à trois mètres (Blacke *et al.*, 2001) sans transpiration active.

Bois

Une fois que l'eau a pénétré à l'intérieur des racines elle est ensuite acheminée dans un système de canalisation que l'on nomme, chez les plantes vasculaires, vaisseaux ou trachéides, selon leur diamètre (plus petit pour les trachéides). Une des différences entre les arbres feuillus et les conifères se trouve dans leurs systèmes de transport de l'eau. Les conifères ne possèdent que des trachéides pour le support mécanique et pour le transport de l'eau, alors que les feuillus possèdent des vaisseaux de plus grands diamètres pour le transport de l'eau et des trachéides pour le support.

La force motrice la plus importante dans la circulation de l'eau dans l'arbre est la force de tension cohésion. Cette force de tension est provoquée par l'évaporation de l'eau dans les feuilles, dont la pression négative tire la colonne d'eau vers la cime de l'arbre. L'eau étant un fluide incompressible, elle effectue un alignement des ponts hydrogènes

sous forme de chaîne continue, suivant la porosité des parois du tube trachéidal. C'est à travers ce processus que s'organise la cohésion (Charrier *et al.*, 2012; Froux *et al.*, 2002). La pression à l'intérieur du système est négative, inférieure au vide de l'air -0.1 Pa, dans le sol on parlera de tension nulle pour augmenter à -0.3 Pa à trente mètres de hauteur (Cochard *et al.*, 1999). Ce mécanisme gravimétrique est influencé par la hauteur de l'individu.

Pour calculer le potentiel hydrique théorique (Q), soit sa capacité maximale de transport selon une unité de temps donnée d'une trachéide, il faut utiliser les principes de la mécanique des fluides. En effet, les scientifiques Hagen (1839) et Poiseuille (1840) ont mis en commun leurs travaux par une collaboration qui a mené à la loi d'Hagen Poiseuille des écoulements laminaires. Cette loi explique qu'un liquide non compressible à viscosité newtonienne dans un cylindre dépendra des rayons (entrée, sortie), de la pression interne et externe et par rapport à sa longueur. Ce qui se calcule selon la formule suivante :

$$Q = (\pi r^4) / (8 \mu) \times (\Delta P/L)$$

Q désigne la vitesse d'écoulement du liquide, r le rayon interne du tube, ΔP la différence de pression entre les deux extrémités du tube, L la longueur du tube et μ la viscosité du liquide. La loi stipule que le liquide possède un écoulement laminaire (régulier et sans turbulence) (White *et al.*, 2011).

Une fois la vitesse d'écoulement pour une trachéide obtenue, on additionne les résultats de chacune des trachéides pour avoir le produit final, soit le Q théorique. Les principes appliqués sont, selon la mécanique des fluides, ceux de la loi d'Ohm. Cette loi, habituellement utilisée pour les calculs d'acheminement de courant électrique dans des câbles, permet avec des informations de base, de calculer l'intensité selon la tension et la résistance. Une de ses règles stipule que la réponse de l'intensité totale est

proportionnelle à la résistance combinée à la tension totale (White *et al.*, 2011). La formule de Hagen-Poiseuille représente donc la résistance et la tension de la sève brute à l'intérieur d'une trachéide, ce qui nous permet d'avoir l'intensité théorique. Ensuite, l'addition des réponses obtenues (Ohm) selon la pression atmosphérique, la hauteur de l'individu, et la température, nous permettent d'obtenir le potentiel hydrique théorique de la plante (Tyree *et al.*, 1997).

Feuille

Les feuilles sont des organes photosynthétiques spécialisés dans la respiration et la transpiration. Elles sont le principal moteur de la pompe hydraulique du continuum sol-plante-atmosphère (Cochard *et al.*, 1999). La feuille des végétaux utilise l'énergie du spectre lumineux de diverses manières pour pouvoir produire d'une part, de l'énergie chimique potentielle à partir de l'énergie cinétique lumineuse ce qui permet d'exciter la chlorophylle et de faire la photosynthèse, et d'autre part, par bilan du flux radiatif qui convertit la chaleur latente en chaleur sensible pour effectuer l'évaporation foliaire (Loustau *et al.*, 1999).

Le potentiel hydrique foliaire est lié à la proportion d'eau vaporisée au contact de la surface de la feuille (chaleur latente) à laquelle est ajoutée la perte de chaleur par convection dans l'air (chaleur sensible) et l'énergie absorbée pour la photosynthèse (en moyenne 5%) (Saighi *et al.*, 1997).

Les stomates sont des pores qui permettent les échanges entre l'extérieur et l'intérieur de la feuille pour répondre aux besoins de la photosynthèse et constituent à ce titre des mécanismes de résistance aux potentiels hydriques foliaires. Leurs ouvertures permettent l'évaporation de l'eau en plus d'introduire le dioxyde de carbone, essentiel à la croissance des végétaux. Par le changement de la pression turgescente des cellules de garde et mésophylle, elles peuvent donc se refermer pour répondre aux changements

des conditions environnementales. C'est le moyen le plus rapide pour les végétaux supérieurs de réguler leurs échanges avec l'atmosphère et le continuum sol-plante-atmosphère (Guehl *et al.*, 1985).

Atmosphère

Le potentiel hydrique des végétaux est caractérisé par des conditions atmosphériques comme le rayonnement net par unité de surface, la température de l'air, l'humidité relative moyenne de l'air et la vitesse du vent (Saighi *et al.*, 1997). Le déficit de pression de vapeur (VPD) est la différence entre la quantité d'humidité dans l'atmosphère par rapport à la quantité d'humidité que l'atmosphère ambiante peut contenir lorsque celui-ci en est saturé. Tout comme l'humidité relative, le déficit de pression de vapeur agit directement sur la capacité de transpiration des végétaux. Si l'humidité est trop basse, les stomates des feuilles tendent à se fermer pour limiter la transpiration et prévenir le stress hydrique. À l'inverse, lorsque le taux d'humidité est trop élevé les stomates s'ouvrent complètement ce qui paradoxalement, empêche aussi une évaporation optimale (Froux *et al.*, 2002).

Toutefois les conditions atmosphériques sont elles-mêmes grandement influencées par l'évapotranspiration du continuum sol-plante-atmosphère. En effet, environ 50 à 80% des précipitations terrestres proviennent de l'évaporation et de la transpiration biologique ce qui, par rétroaction, permet de soutenir les besoins biologiques en eau des écosystèmes (Lévesque *et al.*, 2008; Jasechko *et al.*, 2013).

1.2 La formation du bois

1.2.1 La xylogénese

Les conifères sont composés majoritairement de trachéides, des cellules spécialisées dans le transport de la sève brute (eau) et utilisées comme support mécanique pour le maintien de l'arbre et de la cime (Cuny *et al.*, 2016). En observant un tronc de conifère (Figure 1.1), on peut distinguer trois couches superposées. Les deux premières couches sont minces et constituent 5% du volume du tronc, elles représentent l'écorce et le cambium. La troisième et principale couche du tronc (95% de son volume) est constituée de bois (trachéides) (Rathgeber *et al.*, 2011).

La première couche apparente du conifère est son écorce, subdivisée en deux types de tissus, le périderme qui est visible de l'extérieur et le liber, une partie intérieure spécialisée dans le transport de la sève élaborée (eau + sucre). Ensuite, suit vers l'intérieur, le cambium, qui forme un anneau autour de l'arbre. Il s'agit d'un tissu méristématique contenant des cellules indifférenciées pouvant se subdiviser d'une part vers l'extérieur pour la formation de l'écorce et d'autre part, vers l'intérieur pour la formation du bois. Enfin, à l'intérieur de l'arbre, soit la partie centrale, le bois est composé de deux couches : l'aubier, la partie active et le duramen, la partie solidifiée. Ces couches sont composées majoritairement de trachéides (transport et support) et de tissus parenchymateux qui ont pour fonction la communication, les réserves nutritives et la circulation nutritive cellulaire (Taylor *et al.*, 2002).

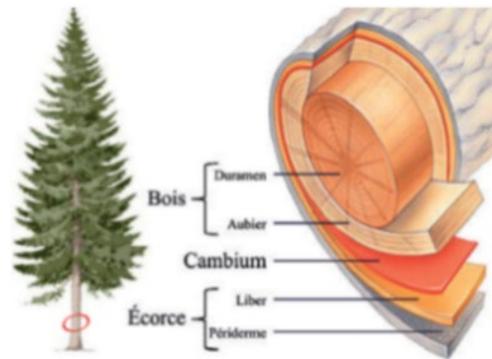


Figure 1.1 Structure de la coupe d'un tronc d'arbre, avec le cambium entre le bois et l'écorce. (Cuny *et al.*, 2014)

Les trachéides sont des cellules de forme cylindrique imbriquées les unes aux autres de manière verticale, des racines à la cime des aiguilles. Elles sont sclérifiées (mortes) et vides de leur contenu. Leurs deux extrémités sont effilées en biseau, et une communication du contenu peut être effectuée latéralement par des ponctuations horizontales. Les lignes, apparentes de manière macroscopique et différentes par leurs couleurs, sont en fait une distinction entre deux types de bois formés durant une même année, soit le bois de printemps et le bois d'été. Le bois de printemps est caractérisé par des cellules de grand diamètre à parois minces, tandis que le bois d'été présente des cellules de plus petit diamètre à parois plus épaisses.

La formation des trachéides, qu'on appelle xylogénèse, est produite par la subdivision des cellules du cambium vasculaire, situées entre l'écorce et le bois. Trois périodes (phases) de croissance participent à cette dynamique de formation dans la saison de croissance – la division cellulaire et l'élongation, la maturation des parois (lignification) et la mort cellulaire (Deslauriers *et al.*, 1999). Divers facteurs influencent le résultat du processus dans le temps : les régulateurs endogènes (régulateurs de croissance), les gènes, les hormones, la plasticité spécifique, l'âge cambial et les facteurs exogènes (environnement), les conditions climatiques et biogéochimiques (carbohydates) et la photopériode (Cuny *et al.*, 2013, Deslaurier *et*

al., 2005, 2008 ; Balducci *et al.*, 2015 ; McDowell *et al.*, 2011). Une fois la cellule formée par la division cellulaire, il y aura la mise en place du « tube trachéidale » (Deslaurier *et al.*, 2005). La mort cellulaire est rapide et la déflagration de la vacuole synthétise des hydrolases qui vide la cellule (autolyse) ne laissant qu'un espace vide, le lumen (Jones *et al.*, 2001).

La température, la disponibilité de l'eau et l'accès à la lumière influencent le nombre de trachéides produites, leur rayon et l'épaisseur de leurs membranes et ce, pour l'année en cours de croissance ou l'année suivante (Balducci *et al.*, 2015). En forêt boréale, la période de production des trachéides par subdivision cambiale pour les conifères est très restreinte (Rossi *et al.*, 2006).

La formation du bois par division cambiale diffère entre les arbres juvéniles et matures. La définition du bois considéré comme juvénile varie, mais en moyenne, pour les conifères, on parle de 15 ans et moins (Zhou *et al.*, 2015). Le bois juvénile formé par le cambium juvénile est moins dense que le bois mature. Le nombre de trachéides par mm² produit annuellement est en moyenne de 10 à 100 fois supérieur et les trachéides produites sont quatre fois moins longues, et leurs membranes sont plus minces (Lagraulet *et al.*, 2015).

1.3. L'architecture hydraulique et le compromis entre l'efficacité et la sécurité

1.3.1 L'architecture hydraulique

Les espèces ligneuses boréales ont développé des stratagèmes de rétroaction afin de réduire l'impact des stress hydriques sur leur cycle physiologique. Ces stratagèmes sont des propriétés intrinsèques à l'espèce qui peuvent être activées en cas de besoin pour favoriser l'acclimatation et l'adaptation. Les stratagèmes d'adaptation sont morphologiques et physiologiques et leur évolution s'est faite sur une période de temps

importante (Chaumeil *et al.*, 2006). À l'inverse, les stratagèmes d'acclimatation aux stress hydriques se développent sur une plus courte période de temps et les processus employés sont plus favorables à un retour à l'équilibre rapide pour limiter les impacts d'un stress spontané et périodique. L'ensemble des stratagèmes d'adaptation et d'acclimatation, et la facilité de l'espèce à s'en servir à un faible coût, définit sa plasticité spécifique en réponse à des modifications environnementales.

Il existe des mécanismes de résistance aux stress hydriques, ils sont divisés en deux catégories principales (l'évitement et la tolérance), qui sont non-exclusives et qui peuvent changer et même s'additionner selon l'espèce, sa morphologie et son acclimatation aux conditions environnementales de son habitat (Guehl *et al.*, 1999).

L'évitement est une stratégie de modification du potentiel hydrique interne de l'arbre par l'ajustement du flux de transpiration en effectuant un contrôle d'ouverture et de fermeture des stomates. Le maintien du potentiel est aussi assuré par un ajustement de la masse foliaire qui peut, dans des cas extrêmes, entraîner une diminution de la surface ou même la conservation d'aiguilles non-photosynthétiques pour se protéger du soleil. Une allocation en carbohydrate supplémentaire est investie dans la mise en place d'un système racinaire profond (Chaumeil *et al.*, 2006; Froux *et al.*, 2002; Ghandor *et al.*, 2016).

La tolérance est une stratégie d'acclimatation aux stress hydriques par le maintien des activités métaboliques en réduisant le contexte phénologique optimal. Les cycles de croissance, de reproduction et photosynthétique sont maintenus à un rythme plus bas grâce à un ajustement osmotique. L'interaction des processus d'ajustement osmotique demande des réserves d'ions minéraux et des composés organiques (sucre, acide aminé, protéine). Cette tolérance à la déshydratation fonctionne en maintenant l'intégrité des structures membranaires et en protégeant les organes. Les organes jeunes sont par

ailleurs les plus sensibles aux turgescences cellulaires (Chaumeil *et al.*, 2006; Froux *et al.*, 2002; Ghandor *et al.*, 2016).

Néanmoins, la résilience d'un conifère à une période de stress hydriques est la combinaison des caractères constitutifs de l'espèce et de sa plasticité spécifique. Également, ces caractéristiques, même contradictoires, peuvent être combinées au sein d'un même individu. En effet, un arbre peut appartenir à une espèce qui est classée comme évitante (ex : morphologie constitutive) et à une variété tolérante (ex : ajustement osmotique) (Chaumeil *et al.*, 2006).

1.3.2 L'efficience

L'efficience de l'architecture de l'anatomie du bois s'analyse par les performances de la structure selon ses fonctions. Le bois des conifères est multitâche, principalement il permet l'acheminement de l'eau dans le continuum, et il constitue la structure des propriétés mécaniques de l'arbre. L'efficience hydraulique est aussi définie comme le rapport entre la quantité de CO₂ absorbée et de l'eau utilisée par la transpiration pour effectuer la photosynthèse (Guehl *et al.*, 1999). Dans ce mémoire, nous allons définir l'efficience comme la capacité du tissu du bois à transporter de l'eau selon une surface dans une période de temps donnée.

Diamètre lumen

Pour le transport de l'eau, plus c'est large, mieux c'est. Les trachéides de plus grand diamètre (lumen) permettent un transport de l'eau plus important en quantité et en moins de temps, elles sont donc plus efficaces (Sperry *et al.*, 2006). Plus on diminue le rapport de friction-parois (qui est proportionnelle à la distance entre les surfaces laminaires) (capillarité), plus on diminue le potentiel hydraulique (Zimmerman *et al.*, 2010; Tyree *et al.*, 1992). De plus, bien que le ratio individuel de chaque trachéide soit

additionné (Ohm) pour calculer l'efficacité d'un même individu, le rapport du nombre peut être contre intuitif. En effet, pour un nombre supérieur de trachéides dont les lumens sont de petit diamètre, l'efficacité peut être inférieure à un nombre moins élevé de trachéides dont le diamètre des lumens est supérieur. Dans ce cas-ci (moins de trachéides, mais diamètre plus grand), l'efficacité sera supérieure. Cela s'explique par l'addition des résistances lorsqu'elles sont disposées en série, comme c'est le cas pour les trachéides d'un individu (Sperry *et al.*, 2006). Ainsi, pour obtenir la même efficacité entre une trachéide A de diamètre de lumen X et une trachéide B de diamètre de lumen 50% de X, on doit multiplier le nombre de trachéide B par 16 (Cochard *et al.*, 1999 ; Tyree *et al.*, 1994). En d'autres termes, la conductivité hydraulique d'un conduit augmente avec la puissance 4 de son diamètre (Zimmerman, 1983; Tyree et al 1994), (loi de Poiseuille, White *et al.*, 2009).

1.3.3 La sécurité

Densité

Plus la composition du bois est importante en composé végétal (parenchyme, parois), plus elle est sécuritaire. Le bois des conifères juvéniles est composé principalement de trachéides longitudinales, de trachéides transversales et de rayons ligneux composés de cellules de parenchyme (Cuny *et al.*, 2013). Dans ce mémoire, la densité représente la proportion de tissu (matière) sur la proportion de lumen (vide). Les images en coupes transversales observées au microscope permettent de mettre en évidence le ratio entre ces deux compartiments pour fournir la réponse de la densité.

Le parenchyme permet le stockage et la translocation des carbohydrates, des minéraux et de la résine (Cuny *et al.*, 1993). Les conifères peuvent être composés de trois types de parenchyme : le parenchyme de rayon, le parenchyme longitudinal et le parenchyme épithélial (Payette *et al.*, 2011). Le parenchyme de rayon est présent au pourtour du

cerne de l'arbre et permet une communication circulaire (Carlquist *et al.*, 2006). Le parenchyme longitudinal chez les conifères n'est ni fréquent ni abondant, il apparaît comme des fils orientés longitudinalement (Payette, 2011). Il est cependant plus présent chez les jeunes que chez les arbres matures (Ghazil *et al.*, 2010). Le parenchyme épithélial ceinture les canaux résinifères, il est spécialisé dans les activités de sécrétion de résine (Payette *et al.*, 2011).

La paroi cellulaire des trachéides est composée essentiellement de cellulose, d'hémicellulose et de lignine (molécule hydrophobique), elle permet le soutien mécanique et facilite le transport de l'eau (Cuny *et al.*, 1993). Elle assure la force et la rigidité mécanique nécessaires pour faire face aux pressions négatives générées dans les trachéides lors du transport de l'eau, ainsi que le renforcement structurel nécessaire pour croître verticalement au-dessus du sol. Les parois peuvent s'ajuster en cas de stress hydriques par deux propriétés importantes : la plasmolyse et la modulation osmotique. La modulation osmotique permet de changer l'osmorégulation en interagissant avec le fluide et la composition de matériel soluble qui le compose, les réserves des tissus du parenchyme sont facilitateurs dans le processus (Chaumeil *et al.*, 2006). La plasmolyse chez les trachéides est définie comme la perte de turgescence, la diminution de la turgescence s'effectue par l'ouverture des ponctions latérales et le décollement des différentes membranes. Finalement, les parois peuvent se collapser (s'effondrer) pour restreindre l'acheminement de l'eau, un phénomène qui peut être définitif ou non, selon l'intensité du stress et la plasticité de l'espèce (Cochard *et al.*, 1999).

1.3.4 Les risques de désamorçage

Le premier phénomène à pouvoir briser le continuum dans le xylème se nomme l'embolie. Elle se produit notamment durant une sécheresse par l'augmentation du potentiel hydrique des sols entraînant une baisse du potentiel hydrique de l'arbre qui

s'enchaîne par une forte tension dans le xylème (Cousio *et al.*, 2011). Cette tension se rééquilibre en brisant la chaîne des ponts hydrogènes à l'échelle des trachéides, l'espace est ainsi comblé par de la vapeur d'eau (vaporisation), c'est la cavitation (Cochard *et al.*, 2002). Ensuite, la vapeur d'eau se résorbe pour laisser place à une bulle d'air, c'est l'embolie (thrombose) (Froux *et al.*, 2002; Zimmerman *et al.*, 1983).

Ensuite, le second phénomène pouvant briser le continuum hydraulique se nomme le collapse des parois. Pour faciliter la montée de l'eau à la hauteur d'un arbre, les trachéides sont soumises à de fortes pressions négatives. En cas de stress hydriques ou d'embolie, un changement de pression peut s'introduire dans le continuum sol-plante-atmosphère et tirer la colonne d'eau du xylème vers le bas, provoquant ainsi l'implosion des parois à l'intérieur de la trachéide (collapse des parois) (Domec *et al.*, 2009). Dans certains cas ce phénomène peut être réversible, alors que dans d'autres, il diminue l'efficacité hydrique de l'arbre, et constituera un risque pour sa survie (Tixier *et al.*, 2013). Les propriétés mécaniques et matricielles de la conception de leurs parois permettent une résistance à l'effondrement des parois sur elles-mêmes (Pittermann *et al.*, 2006). Le phénomène peut se produire dans tous les systèmes où se trouvent des trachéides mais on l'observe plus souvent dans les aiguilles qui possèdent des parois plus minces. Pour arrêter ou atténuer les effets du collapse des parois sur le potentiel hydrique de l'arbre, un effet de réhydratation et de reformation à pression positive peut être enclenché (Lewis *et al.*, 1994). De plus, une membrane de soutien peut être formée entre les deux couches séparées par l'écrasement et finalement, une séparation par élimination des échanges avec l'aiguille peut être effectuée (Zhang *et al.*, 2016).

1.3.5 La plasticité, compromis entre l'efficacité et la sécurité

Les ressources étant limitée en quantité et en temps, il y a un choix entre l'efficacité et la sécurité, choix qui a un impact sur le temps de croissance et l'allocation des ressources sur l'ensemble de l'individu. En ce qui a trait à la sécurité, la quantité de

ressources pour la fabrication de plusieurs cellules de plus petits diamètres va être plus importante que pour la conception de cellules à diamètres plus grands. Les cellules de plus petits diamètres sont cependant plus sécuritaires, leur nombre plus important diminue l'impact de la perte de conductivité (redondance) de l'une d'entre elles sur l'ensemble, et leur diamètre plus fin réduira les chances de cavitation. Ainsi, plus le diamètre des lumens est important plus ils sont susceptibles de créer de la cavitation, et plus cette cavitation risque d'être importante et incontrôlable (Cochard *et al.*, 2002). Par ailleurs, lorsque l'épaisseur de la paroi des trachéides est mince, plus elles sont à risque de collapse des parois (Desoto *et al.*, 2006), et plus elles sont épaisses, plus le coût en ressources est augmenté. Donc pour assurer une sécurité hydraulique, il est mieux d'y avoir plusieurs trachéides de petits diamètres, aux parois épaisses et plus de parenchyme. Finalement, la densité apporte la sécurité, mais cette sécurité a un coût important en biomasse, en énergie et en temps (Cochard *et al.*, 1999). En effet, l'efficacité est proportionnelle aux rayons des lumens, et plus ce rayon est grand, plus la conduction de l'eau sera facile et ce, à un coût inférieur. Enfin, plus l'efficacité est importante, plus l'accès aux ressources permettra une meilleure croissance (biomasse), ce qui peut être un avantage contre la compétition.

1.4. Les semis de conifères et les différences entre espèces

Comme mentionné plus haut, les quatre espèces de conifères de la forêt boréale les plus importants au Québec sont le sapin baumier (*Abies balsamea*), le pin gris (*Pinus bankisiana*), l'épinette blanche (*Picea glauca*) et l'épinette noire (*Picea mariana*) (Tousignant *et al.*, 2016). Les différences sont importantes entre les semis de pépinière et les semis de régénération naturelle d'une même espèce. Les caractéristiques soulevées dans ce mémoire portent sur les semis de pépinières. La résilience des arbres à des stress environnementaux multiples s'accroît durant l'ontogenèse, une meilleure détection et une acclimatation échelonnée sur une plus grande période, changent les caractéristiques entre les semis et les arbres matures (Niinement *et al.*, 2010).

1.4.1 Le sapin baumier

Le sapin baumier est présent dans la majorité des domaines bioclimatiques du Québec. Ses caractéristiques physiologiques lui confèrent une meilleure cohabitation dans les forêts de conifères, mais il est aussi adapté à l'établissement avec des feuillus (Coté *et al.*, 2009). Il est le plus septentrional de tous les sapins et s'étend jusqu'en Ungava. Il domine le sud de la forêt boréale du Québec et est associé aux régions plus humides où le régime de feux est moins important. Il est considéré comme une espèce de fin de succession dans le cycle écologique.

Des quatre conifères décrits ici, le sapin baumier est le plus sensible au gel printanier tardif des pousses annuelles. Il possède un système racinaire superficiel orienté de manière plus latérale et ses besoins nutritionnels sont plutôt faibles (GSQ, 2014). Il est peu sensible à la compétition et à la capacité de pouvoir s'adapter à toute ouverture dans le peuplement et d'en tirer profit. Ses ratios de croissance apicale et en diamètre hauteur collet sont faibles, de la germination de la semence aux 15 premiers centimètres de pousse apicale. À la suite de quoi, dans de bonnes conditions, il peut atteindre une croissance de 6 à 12 cm de croissance apicale par année. Il a une tolérance aux stress hydriques faible/modérée (OBF, 2003), mais il est sensible au période de sécheresse, aux sites lumineux dégagés, et à la mortalité par brûlure du collet (GSQ, 2014).

1.4.2 L'épinette noire

L'épinette noire est présente dans toutes les forêts québécoises et elle est l'espèce d'arbre la plus abondante de la forêt boréale canadienne. Elle peut croître dans divers sols (minéral, organique) et dans diverses conditions climatiques (Laflèche *et al.*, 2009). Elle présente une grande variance génétique entre les variétés du sud du Québec et les variétés nordiques, les premières étant plus adaptées au climat sec et chaud (Tousignant *et al.*, 2016). On la qualifie d'espèce en transition dans la succession. De

même, elle forme des peuplements purs de structure équiennne, à la suite d'une forte perturbation.

Son système racinaire est développé en surface et peu profond (Rouleau *et al.*, 1964). Elle est très tolérante aux inondations de courte durée, mais elle est la plus sensible aux stress hydriques de toutes les autres espèces de conifères nordiques au stade du semi (Grossnickle *et al.*, 1986; Lamhamedi *et al.*, 1994 ; Hébert *et al.*, 2006 ; Buxton *et al.*, 1985 ; Robert *et al.*, 1986 ; Bernier *et al.*, 1993), contrairement aux arbres matures (Belien *et al.*, 2012 ; D'Orangeville *et al.*, 2016).

1.4.3 L'épinette blanche

L'épinette blanche est l'une des espèces de conifères les plus largement distribuées dans la forêt boréale canadienne. Elle est considérée comme adaptée à un vaste éventail de conditions édaphiques et climatiques (Shmid *et al.*, 1970; Burn *et al.*, 1990). Au Québec, on la retrouve en majorité dans des peuplement mixtes.

Il est fortement recommandé de la planter en plantation mixte (Caubou *et al.*, 1988), et d'établir celle-ci en sous plantation avant récolte (OBF, 2003). Cependant, son établissement est difficile durant les 5 à 10 premières années. On appelle cette période « *free growth* », pour signifier que la croissance est continue et déterminée par les facteurs environnementaux actuels (Burn *et al.*, 1990). L'épinette blanche est sensible aux stress hydriques et la prolongation d'une perturbation peut entraîner un arrêt complet de la croissance apicale annuelle (GSQ, 2014). Son système racinaire est radiculaire, c'est-à-dire qu'il développe une racine pivot à laquelle des racines latérales sont rattachées. Durant les 5 premières années, sa croissance est lente. Elle augmente ensuite progressivement jusqu'au stade du gaule, pour atteindre son plein potentiel (GSQ, 2014). Ses besoins en nutrition sont faibles au stade du semi, mais ils augmenteront en suivant la progression de l'individu.

1.4.4 Le pin gris

Le pin gris est l'espèce de pin la plus largement distribuée de la forêt boréale canadienne, elle est aussi celle dont l'aire de répartition est la plus nordique. Le pin gris est cependant peu présent dans les milieux propices aux pluies verglaçantes hivernales, comme la péninsule gaspésienne. Son bois semble plus faible et moins dense que les autres espèces étudiées dans ce mémoire (Caubou *et al.*, 1988). C'est une espèce pionnière qui forme principalement des peuplements purs après des perturbations sévères du feu, elle sera accompagnée en peuplement mixte dans d'autres conditions.

Le pin gris a comme habitat de prédilection des sites sableux, bien drainés, pauvres en matières organiques, mais riches en éléments minéraux. Il est le plus tolérant à la sécheresse des quatre espèces étudiées, mais le plus intolérant à l'ombre ainsi qu'aux inondations et aux sols mal drainés (GSQ, 2014; OBF, 2003). Il possède un système racinaire complexe en profondeur avec pivot, et un système de racines latérales plus superficielles (Rouleau *et al.*, 1964). Au printemps, il débute sa croissance annuelle rapidement et la termine plus tôt en saison que les autres conifères analysés dans ce document (Burn *et al.*, 1990). Cette stratégie peut l'aider dans les zones nordiques à mieux tolérer les sécheresses car sa croissance sera plus liée à la recharge hivernale de l'eau du sol. Toutefois il démontre une sensibilité plus importante aux changements de potentiel hydrique des sols, il intervient rapidement en effectuant un contrôle stomatique, une stratégie d'évitement (Dang *et al.*, 1996).

1.5 L'influence du climat

Plusieurs recherches se sont intéressées aux changements climatiques et à l'influence de ceux-ci sur la production de biomasse et la xylogénèse des conifères de la forêt boréale (D'Orangeville *et al.*, 2013, 2016 ; Cuny *et al.*, 2013, 2016 ; Lamhamedi *et al.*, 2011 ; Rossi *et al.*, 2009, 2016 ; Gingras *et al.*, 1999 ; Hang *et al.*, 2014 ; Rossi *et al.*,

2013 ; Lupi *et al.*, 2013 ; Karsraoui *et al.*, 2011; Balducci *et al.*, 2015, 2014 ; Deslaurier *et al.*, 2003, 2015). Leurs conclusions ont démontré que les caractéristiques des trachéides (quantité, volume, épaisseur de membrane ou densité) sont liées à des facteurs génétiques, phénologiques et climatiques. Un groupe de chercheurs a croisé les effets de température, d'âge et de stress hydriques pour l'épinette noire (Balducci *et al.*, 2015 ; Belien *et al.*, 2012, 2014). Leurs conclusions ont démontré une forte plasticité de l'espèce, ce qu'ils ont attribué à un mécanisme inconnu pour s'approvisionner en eau même dans des périodes de sécheresse importante (*idem*). Des études complémentaires (Tremblay *et al.*, 2015) ont été effectuées pour mettre en lumière ce mécanisme, l'excavation d'un site a permis d'observer une croissance radiale de 87 % aux extrémités distales des racines d'épinettes noires adultes par rapport aux témoins.

Les travaux de Balducci et ses collègues (2015) ont démontré que les semis, à l'inverse des arbres adultes, ne pouvaient retrouver une source d'approvisionnement en eau différente, mais étaient capables de prendre une pause de croissance le temps que le stress hydrique soit dissipé. Ils ont enfin émis l'idée que le rehaussement de la température ainsi que des précipitations annuelles pourraient être bénéfiques pour la forêt boréale (Lupi *et al.*, 2010). Les travaux de D'Orangeville et de ses collaborateurs (2016) appuient cette hypothèse en spécifiant que pour l'épinette noire, les bénéfices induits par l'augmentation de la température et du prolongement de la période annuelle de croissance l'emporteront sur les effets négatifs reliés à la baisse de l'eau disponible au nord du 49°N au Québec.

Une étude sur le sapin baumier a démontré qu'une diminution du contenu en eau des sols a provoqué une diminution du diamètre des trachéides et un épaissement de leurs membranes (D'Orangeville *et al.*, 2013). L'étude suggère un impact négatif des sécheresses futures pour les sapins baumiers en forêt boréale. Un impact négatif du

contenu en eau des sols et une augmentation de CO₂ ont aussi été observés lors d'une autre recherche menée sur le pin gris dans le nord de l'Ontario (Dietrich *et al.*, 2016).

Chez les semis, le rehaussement de la température associé à l'augmentation du CO₂, a mené à une allocation en biomasse des tiges vers les feuilles (Olszyk *et al.*, 2003). À la suite d'une sécheresse, Deslauriers et ses collègues (2014) ont observé un apport en sucre du cambium qui selon leurs hypothèses, était trans-localisé vers le système racinaire afin d'augmenter le processus d'osmose. Les recherches de Yaakoubd et de ses collègues, (1997) ont, quant à elles, soulevé l'importance du développement des racines adventives chez l'épinette noire pour faciliter la résilience aux stress hydriques dans divers types de sol à différents potentiels matriciels.

Les travaux de Miller et de ses collaborateurs, (2011) ont montré le rôle des traits fonctionnels clés dans l'adaptation aux stress hydriques du développement de la graine aux semis de trois espèces : le sapin douglas (*Pseudotsuga menziesii*), le mélèze de l'Ouest (*Larix occidentalis*) et le pin jaune (*Pinus ponderosa*). Leurs résultats ont soulevé un ajustement de la conductance hydraulique (Q) du xylème des traitements de changement de potentiel hydrique des sols à partir de la semaine 3 de croissance pour le pin jaune et de la semaine 6 pour les autres espèces (*Ibid.*). L'efficacité a aussi été augmentée parallèlement avec la température et un meilleur potentiel hydrique du sol chez l'épinette noire, l'épinette blanche, le mélèze laricin (*Larix laricina*) et le pin tordu (*Pinus contorta*). Leurs résultats ont également souligné l'importance de la température comme facteur déterminant dans l'efficacité de l'utilisation de l'eau et une classification des espèces selon leur tolérance aux stress hydriques de la plus tolérante, le mélèze laricin et le pin tordu suivis de l'épinette noire et de l'épinette blanche (Wolken *et al.*, 2011).

L'étude de Hubert et de ses collègues (2006) a révélé une meilleure efficacité pour le pin gris avec un accès à l'eau plus favorable. Pour l'épinette noire, aucune différence

n'a été observée, l'auteur explique cette absence de relation par le manque de plasticité aux conditions environnementales de l'espèce. Toutefois, une différence de croissance a été soulignée entre les espèces, le pin gris avait après trois ans de croissance, un diamètre supérieur de 47% et une hauteur plus élevée de 37% (*Ibid.*).

En dernier lieu, Gonzalez-Muñoz *et al.* (2018) et Sperry *et al.* (2006) ont observé que les propriétés plastiques entre l'efficacité et la sécurité des gymnospermes matures et juvéniles sont une sécurité contre l'embolie qui les avantagent par rapport aux angiospermes, en condition de stress hydrique. Les travaux réalisés par Pettermann et ses collaborateurs (2006) ont permis de tester le contraste entre l'efficacité et la sécurité sur des semis de 18 espèces de conifères et de quatre familles. Ils ont conclu que les deux familles (Podocarpaceae et d'Araucariaceae) prédisposées au stress, en favorisant la sécurité, était inefficace pour le transport de l'eau contrairement aux deux autres familles (Pinaceae et de Cupressaceae). Une xylogénèse portée sur l'efficacité s'ajustait de manière plus sécuritaire en période de stress permettant à ces dernières familles de bien fonctionner lors des stress hydriques (*Ibid.*).

Dans l'ensemble, ces recherches démontrent un effet du climat sur la xylogénèse, bien qu'un consensus ne soit pas clair concernant l'influence des deux gradients principaux, soit la température et les stress hydriques. Il est tout à fait clair que les changements du continuum sol-plante-atmosphère auront un impact sur la xylogénèse des conifères boréaux, et que cet impact aura une influence sur le paysage forestier québécois. De plus, il est aussi démontré que la plasticité spécifique à l'espèce chez les semis sera sûrement une considération dont il faudra tenir compte face à ces changements.

1.6. Objectif, questions et hypothèses de recherche

Le futur climatique de la forêt boréale présage une diminution du contenu en eau des sols de 20 à 40% ce qui aura un impact plus que significatif sur le continuum sol-plante-atmosphère. Les conifères, espèces dominantes de la forêt boréale, ont des stratégies différentes pour passer à travers les stress hydriques. Le manque d'eau va accentuer les effets de compétition et certaines espèces seront plus avantagées.

Les changements climatiques et la diminution du contenu en eau des sols aura aussi un impact graduel important sur le potentiel hydrique des sols (ψ_s). Les ressources hydriques sont un facteur primordial à la survie et à la bonne croissance des plantations de conifères. Le développement des connaissances sur les effets entraînés par le changement du potentiel hydrique des sol, sur l'adaptation du comportement physiologique et les changements morphologiques qu'ils entraîneront sur les semis de conifères est capital. La littérature actuelle identifie deux comportements principaux d'adaptation de la xylogénèse des semis à leurs environnements hydriques, soit l'efficacité et la sécurité. L'efficacité concerne les changements affectant le débit volumétrique théorique dans l'architecture hydraulique, soit le transport de la sève brute. La sécurité est davantage relative aux changements affectant la densité, un facteur de protection face aux stress hydriques.

1.6.1 Objectif

L'objectif de ce mémoire est d'analyser l'effet du changement du potentiel hydrique des sols forestiers de l'Est canadien (Québec) sur la xylogénèse de quatre espèces de semis boréaux (épinette noire et blanche, sapin baumier et pin gris). La connaissance des impacts du changement du potentiel hydrique des sols forestiers boréaux pourrait avoir un impact sur le choix des provenances ou espèces utilisées pour le reboisement.

La majorité des études mentionnées ci-haut présentent un traitement binaire qui oppose un groupe avec une réduction de l'eau accessible (stress absolu) à un groupe témoin sans stress hydrique. En plus de comparer les quatre espèces étudiées notre contribution est de documenter comment les semis ajustent leur xylogénèse en termes d'efficacité (Q théorique) et de sécurité (densité) selon un gradient de potentiel hydrique des sols.

1.6.2 Questions

Les questions de recherches se posent comme suit :

- 1- Quelle est la plasticité de la xylogénèse en termes d'efficacité des semis de conifères soumis à un gradient de potentiel hydrique des sols ?
- 2- Quelle est la plasticité de la xylogénèse en termes de sécurité (densité) des semis de conifères soumis à un gradient de potentiel hydrique des sols ?
- 3- Quelles sont, s'il y a lieu, les différences des réponses aux stress hydriques entre les espèces étudiées ?

1.6.3 Hypothèses

Le rapport du lumen à l'épaisseur de la membrane nous informe sur la sécurité vs l'efficacité d'un arbre, un plus grand ratio étant plus efficace. En revanche, un ratio plus petit indique une plus grande sécurité et la densité intra annuelle de la formation du bois devrait être davantage influencée par la diminution du contenu en eau. Puisque les individus exposés à un plus grand potentiel hydrique des sols devraient investir dans leur biomasse foliaire, ces investissements devraient être visibles dans une demande d'acheminement d'eau plus importante et donc une efficacité du système des

trachéides plus importante. Outre la réaction générale au stress hydrique, nous nous attendons à des réponses variées selon l'espèce étudiée.

Le sapin baumier étant reconnu comme une espèce pouvant survivre sous couvert à l'ombre en croissance lente pendant plusieurs années, avant de croître plus rapidement lors d'une ouverture, devrait mieux s'adapter au gradient hydrique par un comportement plus plastique entre l'efficacité et la sécurité. Spécifiquement, nous nous attendons à une plus grande variabilité du ratio efficacité/sécurité le long du gradient du stress hydrique.

Les épinettes, à cause de leur acclimatation aux températures plus nordiques et à de courtes saisons de croissance, démontreront une moins grande plasticité et un comportement plus sécuritaire. Comme la littérature le suggère, l'épinette noire sera la plus sensible à la sécheresse ; son efficacité hydrique diminuera avec l'augmentation de la densité. Chez l'épinette blanche, et puisque les premières années de vie sont importantes dans l'établissement de sa racine pivot qui a un coût en ressources important, le stress hydrique devrait diminuer l'efficacité sans augmenter la densité.

Le pin gris, reconnu pour avoir un bois moins dense, ayant une saison de croissance plus courte et une poussée plus rapide, devrait présenter un comportement insensible au stress hydrique et focaliser sur l'efficacité.

En somme, il devrait y avoir un gradient de réponse entre les quatre espèces évaluées. Le sapin devrait être l'espèce la plus plastique, suivi de l'épinette noire, de l'épinette blanche et finalement le pin gris devrait être le moins sensible aux stress hydriques. Le pin gris devrait être le plus efficace suivis du sapin baumier, de l'épinette blanche et de l'épinette noire. L'épinette noire devrait être la plus dense suivie de l'épinette blanche, du sapin baumier et du pin gris.

CHAPITRE II

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'objectif de ce travail, comme mentionné ci-haut, est de comprendre l'effet d'un gradient hydrique sur la xylogénèse des semis des conifères les plus importants commercialement dans la forêt boréale. Dans ce mémoire, la xylogénèse se traduit par la capacité physiologique des conifères à s'adapter à leur environnement hydrique caractérisé sur des années de croissance en modifiant le diamètre de leurs trachéides en fonction du potentiel hydrique des sols. Plus le stress hydrique est important et moins l'eau contenue dans les sols est accessible pour les conifères. Les mécanismes morphologiques de la xylogénèse des conifères oscillent entre deux grandes stratégies d'adaptation : l'efficacité et la sécurité.

L'efficacité est une réponse généralement en lien avec un plus grand potentiel hydrique des sols. Elle se traduit par l'augmentation du diamètre des trachéides, une diminution de la densité des trachéides par rapport à un plan de surface et donc par une plus petite densité des fibres de bois à l'intérieur de l'arbre mais un plus grand potentiel d'acheminement de l'eau (Q théorique). La sécurité est quant à elle une réponse au faible potentiel hydrique des sols du site par la diminution du diamètre des trachéides et par l'augmentation de leur nombre qui s'observe par une augmentation de la densité des fibres de bois de l'arbre et par une diminution du potentiel de l'acheminement de l'eau (Q théorique).

Comme les hypothèses de ce travail sont basées sur l'observation de la structure hydraulique du bois des semis de conifères face à un gradient de potentiel hydrique des sols, la méthodologie de cette recherche s'effectue en partie sur le terrain et en laboratoire. Les deux grandes variables de ce travail sont le rapport entre l'efficacité et la sécurité des semis et le gradient du potentiel hydrique des sols.

L'organigramme suivant (figure 2.0) démontre la méthodologie appliquée pour arriver à la réponse de chacune de ces variables pour chacun des arbres analysés et ce par chapitre défini pour chacune de ces parties.

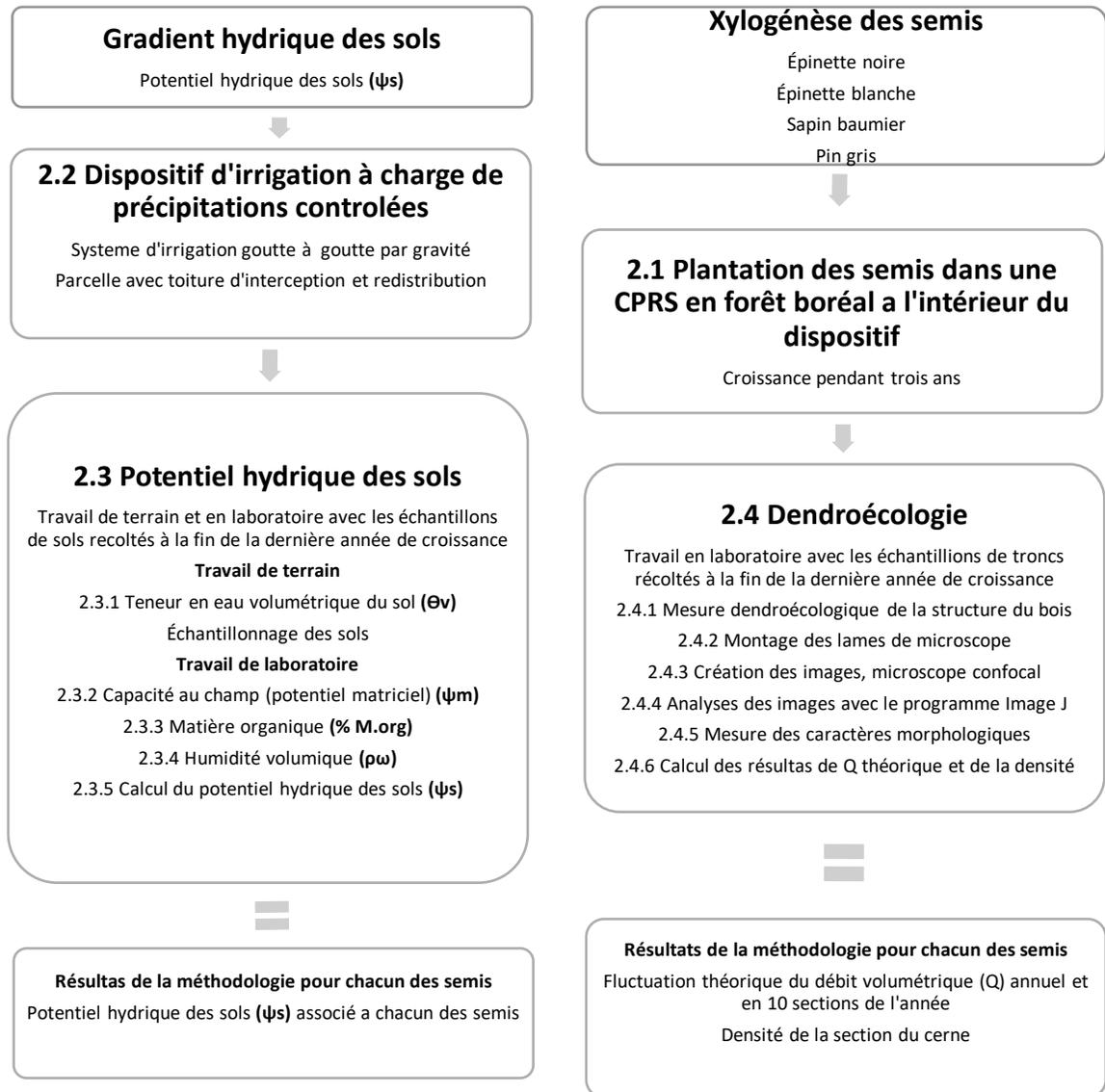


Figure 2.0 Organigramme à bande représentant les diverses méthodologies utilisées pour obtenir les informations de la fluctuation théorique du débit volumétrique (Q) annuel et en 10 sections de l'année, de la densité des trachéides et du potentiel hydrique des sols (ψ_s) associé à chacun des semis.

2.1 Le site de la forêt Montmorency

Le dispositif expérimental a été installé à la forêt Montmorency, une forêt de recherche de l'Université Laval (figure 2.2A). Elle se trouve à 80 kilomètres au nord-ouest de Québec, ses coordonnées géographiques sont 47°17'22" N et le 71 09'44" O. La topographie est caractérisée par une pente d'environ 12 % en direction nord. Le sous-sol est un massif du Bouclier canadien qui est composé de roches cristallines et de dépôts glaciaires datant du précambrien et la proportion supérieure (substrat) est un sol de type podzol orthique ferrohumique (Tremblay *et al.*, 2007). Les pédons creusés en 2015 précisent qu'il s'agit d'un till sableux podzolique de type orthique humo ferrique avec un drainage mésique. La végétation établie est typique du domaine de la sapinière à bouleau blanc (région, 8f).

2.1.1 Le climat

Le climat est frais et humide et sous l'influence d'un climat continental dont la température annuelle moyenne est de type subpolaire (-0.5°C), le niveau de précipitations annuelles est de 1583 mm (964 mm de pluies et 620 mm de neige) (station QC, 674) (MDDELCC, 2017). La saison de croissance est d'une durée moyenne de 150 à 179 jours.

2.1.2 Site du dispositif

Le site d'étude a subi une coupe de protection de la régénération et des sols (CPRS) en 2013. La zone coupée est entourée d'un peuplement mature et suranné à dominance du sapin baumier et à sous-dominance de feuillus intolérants à l'ombre. Une épidémie de l'arpeuteuse de la pruche (*Lambdina fiscellaria fiscellaria* (Guen)) s'est produite dans le peuplement dominant le site. Le terrain choisi comme emplacement du dispositif est

en pente d'environ 12% pour faciliter le déplacement de l'eau dans le système d'irrigation par gravité.

2.1.3 Plantation des semis et disposition dans le dispositif

Le dispositif expérimental a été composé de six traitements répliqués dans trois blocs alignés perpendiculairement à la pente (Figure 2.2B). Chaque parcelle est divisée en trois sous-parcelles perpendiculaires à la pente (Figure 2.2C). Dans chaque sous-parcelle, dix semis de chaque espèce (épinette noire, épinette blanche, pin gris et sapin baumier) sont disposés en deux rangées contiguës de cinq semis pour un total de huit rangées. L'ordre des espèces dans chaque sous-parcelle est aléatoire. Sauf exception (présence de roches empêchant la plantation), chaque parcelle contient 120 semis espacés de 40 cm et une zone tampon de 100 cm borde le contour de la parcelle, pour un total de 2 160 semis. Les semis faisaient 35 cm de hauteur au moment de leur plantation en juin 2014 à l'exception des semis de pins gris qui atteignaient 15 cm.

2.2 Dispositif d'irrigation a charge de précipitation contrôlée

Le dispositif expérimental comporte un système d'interception des précipitations composé de toiles transparentes en hauteur redirigeant la pluie vers des réservoirs à l'aide de gouttières, et un système d'irrigation distribuant l'eau interceptée vers les semis à l'aide de boyaux d'irrigation goutte à goutte. Le gradient de précipitation est produit en interceptant et en redistribuant différentes fractions du total des précipitations

2.2.1 Les abris micro-serre du dispositif

Les parcelles des traitements 40, 60, 80 et 100+ sont recouvertes d'une toile de polyéthylène transparent de 37 m² (7.6 m x 4.9 m) et de 0.15 mm d'épaisseur (Harnois

Industries, Saint-Thomas-de-Joliette, Canada), maintenue à 2-2.5m au-dessus du sol à l'aide d'une structure d'acier galvanisé. Ce type de film permet une transmission de 88-91% des radiations photosynthétiquement actives (PAR). La bonne circulation de l'air sous les toiles permet de limiter l'accumulation de chaleur.

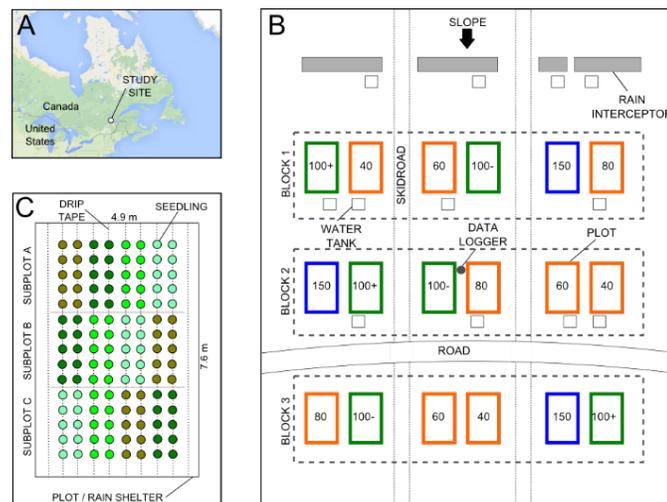
2.2.2 Les traitements dans le dispositif

La disposition des traitements à l'intérieur de chaque bloc est aléatoire. Ces six traitements consistent en quatre niveaux altérés de précipitations, soit 40%, 60%, 80% et 150% des précipitations naturelles, et deux traitements témoins (100% des précipitations). Le traitement témoin négatif reçoit directement les précipitations naturelles, alors que le traitement témoin positif intercepte les précipitations (il est donc recouvert d'un abri) et les redistribue à l'aide de la méthode décrite plus bas. La comparaison des deux traitements permettra d'évaluer l'effet du dispositif en lui-même sur l'environnement.

L'eau recueillie est ensuite redistribuée dans les parcelles par micro-irrigation, une approche permettant d'atteindre une bonne uniformité d'arrosage avec une faible pression d'eau (Assouline, 2002, Soil Sci. Soc. Am. J. 66 : 1630-1636). Douze rangées de boyaux percés à chaque 30 cm (Aqua-TraXX PBX, TORO Agricultural Irrigation, Fiano Romano, IT) sont disposées dans la longueur de la parcelle au pied de chaque rangée de semis (espacées de 40 cm), et déversent 0.7-1 gal min⁻¹ d'eau sous chaque abri. Un tel débit est équivalent à une pluie de 4-6 mm heure⁻¹, comparable au débit naturel des précipitations de 2-10 mm heure⁻¹ mesuré dans le secteur. Pour assurer une irrigation uniforme, la pression dans les tuyaux est maintenue à >6 psi (livres au pouce carré) passivement par gravité, en remontant nos réservoirs le long de la pente du site pour qu'ils soient 4.2 m (verticalement) au-dessus de la parcelle arrosée. Suivant cette logique, les parcelles du bloc 1, en haut de pente, recueillent l'eau qui servira à irriguer les parcelles du bloc 2 situées plus bas, alors que celles-ci recueillent à leur tour l'eau

qui servira à irriguer les parcelles du bloc 3. Afin d'irriguer les parcelles du bloc 1, des panneaux de bois recouverts d'une toile de polyéthylène sont installés en amont afin de recueillir les quantités d'eau nécessaires.

Les traitements 40% et 60% de chaque bloc sont irrigués en parallèle avec 100% de l'eau interceptée par un abri en amont. Des boyaux d'irrigation de débits différents assurent une répartition 40-60% de l'eau. Le traitement 80% est irrigué avec l'eau provenant d'abris dotés de gouttières raccourcies de 20%. Le traitement contrôle 100%+ est irrigué avec l'eau provenant d'un abri doté de gouttières de pleine longueur, tandis que le traitement contrôle 100% consiste en une parcelle non abritée. Le traitement 150% consiste en une parcelle non abritée à laquelle on ajoute les précipitations recueillies sur un seul versant d'abri équivalent à 50% des précipitations.



2.3 Potentiel hydrique des sols

Le potentiel hydrique des sols est l'énergie qu'il faut appliquer au sol pour libérer 1g d'eau. Dans ce travail, le modèle de prédiction du potentiel hydrique des sols choisi (équation présentée plus bas) est celui proposé par Kulte et ses collègues (1986). Ce modèle demande quatre variables pour réaliser l'équation : la teneur en eau volumétrique du sol (Θ_v), la capacité au champ (potentiel matriciel) (ψ_m), le pourcentage de matière organique (% M.org) et l'humidité volumique ($\rho\omega$). Pour ce faire l'humidité volumique ($\rho\omega$) a été calculée sur le terrain en continu durant la saison de croissance des semis et la teneur en eau volumétrique du sol (Θ_v), la capacité au champ (potentiel matriciel) (ψ_m), le pourcentage de matière organique (% M.org) ont été comptabilisés à partir d'échantillons de sols non-remaniés recueillis sur le site à la fin de la saison de croissance.

2.3.1 Calcul du potentiel hydrique des sols (ψ_s) selon le modèle de prédiction

Le modèle prédictif du potentiel hydrique du sol (ψ_s) a été calculé selon les quatre variables suivantes : la teneur volumétrique en eau du sol (Θ_V), le pourcentage de matière organique du sol (% M.org), la courbe du potentiel matriciel (ψ_m) et l'humidité volumique ($\rho\omega$) sous la forme du delta ou de la moyenne (Klute *et al.*, 1986 ; Hebert *et al.*, 2006 ; Saighi, 1998). Le modèle mathématique de prédiction (ψ_s) en fonction du pourcentage de matière organique (% M.org) et de la teneur volumétrique en eau du sol (Θ_v) a été obtenu après avoir trouvé le meilleur ajustement possible, en utilisant les transformations racine carrée et logarithme naturel.

Équation

$$\psi_s = \psi_m(x) * \sqrt{(\theta_v)} - \psi_m(y) * \ln(\%M_{org}) - \rho\omega$$

(ψ_s) Potentiel hydrique du sol

(Θ_V) Teneur volumétrique en eau du sol

(% M.org) Pourcentage de matière organique du sol

(ψ_m) Courbe du potentiel matriciel

(ρ_w) humidité volumique

2.3.2 La teneur en eau volumétrique du sol (Θ_V)

La Teneur volumétrique en eau du sol (Θ_V) a été calculée en se basant sur le contenu volumétrique en eau du sol (SWC). Ce dernier a été mesuré quatre fois durant la saison de croissance, à l'aide d'une sonde FieldScout TDR-300 (time-domain reflectometry) de calibration standard munie de tiges de 20 cm (précision : $\pm 3\%$ vol; Spectrum Technologies Inc., Plainfield, USA). Les coordonnées des points de prélèvement SWC sont attribuées par une adresse (selon un axe x, y) spécifique, à proximité de chacun des semis. Les quatre mesures du contenu volumétrique en eau du sol (SWC) la plus proche d'un semi ont été combinés en moyenne \bar{x} pour chaque semis.

Équation

$$\theta_v = \text{moyenne de SWC } (a + b + c + d)/4$$

a = SWC à temps 1

b = SWC à temps 2

c = SWC à temps 3

d = SWC à temps 4

Échantillonnage des sols

L'échantillonnage de sol non-remanié a été prélevé avec un tube métallique biseauté sur l'ensemble du dispositif, pour effectuer des analyses au laboratoire décrit plus bas afin d'obtenir le potentiel hydrique des sols. Pour chacune des parcelles trois échantillons de sols non-remaniés ont été prélevés à la fin de l'été 2017 soit 54 échantillons. Les échantillons ont été prélevés en haut de pente (H) de la parcelle, au milieu de la parcelle (M) et au bas de la pente (B). Selon la disposition des semis dans la parcelle (H, M, B), chaque semis a été associé aux valeurs de l'échantillon. Les échantillons de sol de 500 cm³ ont été placés dans des contenants hermétiques et transportés au laboratoire. De ces 500 cm³, 400 cm³ ont été gardés non-remaniés pour la capacité au champ (ψ_m) et 100 cm³ ont été fractionnés et perturbés, ils ont servi pour déterminer l'humidité volumique (ρ_w) 50 cm³ et la matière organique (% M.org) 50 cm³.

2.3.3 Matière organique (% M.org)

La matière organique a été établie en utilisant le protocole de perte au feu d'après la méthode de Nelson (1983). Un sous-échantillon (environ 50 cm³) de la surface du sol de la partie fractionnée et perturbée prélevée a été mis à l'étuve pour éliminer l'humidité de son contenu. Une mesure de 30 cm³ a ensuite été introduite dans un creuset (p0), prévu à cette effet, pesée avec le sol (p1), pour ensuite être brûlée dans un four Vulcan à 450 degrés Celsius pendant quatre heures, par la suite les cendre ont été pesé (p2).

Équation

$$\% M_{org} = \frac{((p1 - p0) - (p2 - p0))}{(p1 - p0)} * 100$$

Poids du creuset = (p0)

Pesé avec le sol (p1)

Pesé des cendres (p2)

2.3.4 Humidité volumique ($\rho\omega$)

Une première pesée des 50 ml de sol prélevé à cet effet a été effectuée (poids humide + contenant). Le contenant est un sac de papier non hermétique préalablement pesé. Après 48 heures à l'étuve à 50 degrés Celsius, une deuxième pesée (poids sec - contenant) a été effectuée (Evan, 1965).

Équation

$$\rho \omega = \left(\frac{\text{poids humide} - \text{poids sec}}{\text{poids sec} - \text{poids contenant}} \right) * 100$$

2.4 Xylogénèse des semis

Dans ce mémoire, les travaux de dendroécologie se focalisent sur l'analyse morphologique des trachéides et des parenchymes des individus étudiés. L'observation des propriétés morphologiques s'est faite à partir de photos prises au microscope confocale des échantillons de bois pour chaque individu vu en coupe transversale sur un plan radial-transversal. Le microscope confocale permet la constitution de l'image totale de l'objet en balayant le faisceau laser point par point à l'aide d'un système constitué par deux miroirs vibrants en x et en y (miroirs galvanométriques). Le plan transversal (hauteur) a été prédéterminé et coupé à 500 microns pour toutes les images et le plan radial (largeur) dépend de la saison de croissance de l'individu. Les photos ont ensuite été analysées par une série de logiciels pour obtenir la fluctuation théorique du débit volumétrique (Q) pour la section du cerne de croissance de l'année et en 10 sections du cerne de croissance de l'année en plus de la densité de la section du cerne. Cette division en 10 a été faite pour évaluer si la formation du bois à travers la saison

a changé, car les hypothèses émises supposaient que l'effet des traitements aient été plus forts, plus tard dans la saison. Les premières mesures seront représentatives des caractéristiques du bois formé peu de temps après la fonte des neiges alors que le sol était saturé en eau et donc avant que les traitements aient eu un impact important. La division de la saison en 10 pas du temps permet d'évaluer si les dernières mesures sont les seules différentes ou si la différence entre les espèces est percevable pendant toute la durée de la saison de croissance.

Les mesures de la fluctuation théorique du débit volumétrique (Q) sont reliées au vide (lumen) des trachéides (leurs diamètres et leurs nombres) et donc à la capacité de transport de l'eau ce qui informe sur l'efficacité. Les mesures de la densité, quant à elles, prennent en compte les membranes des trachéides (leur volume) et les espaces occupés par le parenchyme.

Les logiciels de traitement d'image convertissent ensuite les pixels en pixels noirs pour le vide et en pixels blancs pour la matière. L'analyse des particules (pixels noirs, pixels blancs) permet d'obtenir le nombre de cellules, leur rayon (interne et externe), l'épaisseur de la membrane, la surface du lumen, le minimum furet (a), le maximum furet (b) et le positionnement (x, y) de chacune d'elles. Les trachéides ne sont pas circulaires, ce qui implique que la formule de l'aire du diamètre des trachéides doit être calculée en minimum furet (a) et maximum furet (b), formule pour les formes elliptiques de (Bruus et al., 2008).

2.4.1 Mesures de la structure du bois

À l'automne 2017, après trois saisons de croissance, des plants de conifères de chaque espèce (épinette noire, épinette blanche, sapin baumier, pin gris) du dispositif ont été récoltés pour effectuer les analyses de dendroécologie en laboratoire. Une proportion de la tige à la base du tronc proche du collet racinaire de 1 cm (disque d'analyse) a été

conservée dans des tubes hermétiques, dans une solution de FAA (formaldéhyde, acide acétique, alcool). Ces disques ont été entreposés en chambre froide à 4 degrés Celsius.

2.4.2 Montage des lames

Les disques d'analyse ont ensuite été déshydratés et montés en bloc de paraffine selon une méthode inspirée des travaux de Rossi et de ses collaborateurs (2006). Un microtome automatique rotatif (de Leica) et des lames (Thermo Fisher 15mm) ont été utilisées pour effectuer des coupes de 8 à 16 microns. Ensuite, un montage lames (chargées positivement), tissus, milieux de montage (Dabco PVA) a été réalisé.

2.4.3 Création des images, microscope confocal

L'obtention des images s'est faite à l'aide d'un microscope (NIKON) confocal inversé, totalement motorisé, comprenant un scanner hybride à haute vitesse au laser, auquel une caméra de haute résolution est fixée.

2.4.4 Analyse des images avec le programme Image J

Le traitement des images est effectué par le logiciel d'imagerie scientifique libre FIJI (*is just image j*) en utilisant les modèles suivants :

- Biovoxxel : Cette extension permet d'organiser l'image en éliminant l'effet de contraste lumineux en appliquant un signal radiographique à l'ensemble ;
- Treesholt : Cette extension transforme l'image en pixels de deux couleurs : blanc et noir

2.4.5 Mesure des caractères morphologiques avec le module Phyton-fiji IADF-IAVFF v.1.0 plugin

La méthodologie mobilisée par Rzepecki et ses collègues (2016) a été utilisée pour l'analyse des images. Cette méthode, inspirée de Kellogg (1969), permet de calculer la densité et la fluctuation théorique du débit volumétrique (Q). L'image est analysée en prenant en compte que l'année commence à droite et se termine à gauche. Les trachéides sont subdivisées en colonne et traitées en calculant le nombre de pixels noirs (lumen, espace vide) sur pixels blancs (membrane cellulaire, parenchyme, espace comblé). Suite à quoi, un tableau de résultats est créé pour le cerne complet.

Fluctuation théorique du débit volumétrique (Q)

L'équation ci-dessous (figure 2.2) permet d'obtenir le résultat de la fluctuation intra-annuelle théorique du débit volumétrique par pixel en se basant comme mentionné plus tôt, sur la loi de Hagen-Poiseuille sur la conductivité d'un fluide dans une conduite cylindrique. Les paramètres à entrer manuellement sont la viscosité fluide dynamique en MPa^s (réglage par défaut: 1 MPa pour l'eau à 20°C), la longueur du canal conducteur L en mètre (réglage par défaut: 1 m) et le gradient de pression le long de ce canal en MPa (par défaut : 1 MPa).

Formule d'algorithme (Figure 2.2)

$$Q = \frac{\pi}{4} \frac{1}{n} \frac{L}{(a^3 b^3)/(a^2 + b^2)} \Delta p \quad (\text{m}^3\text{s}^{-1})$$

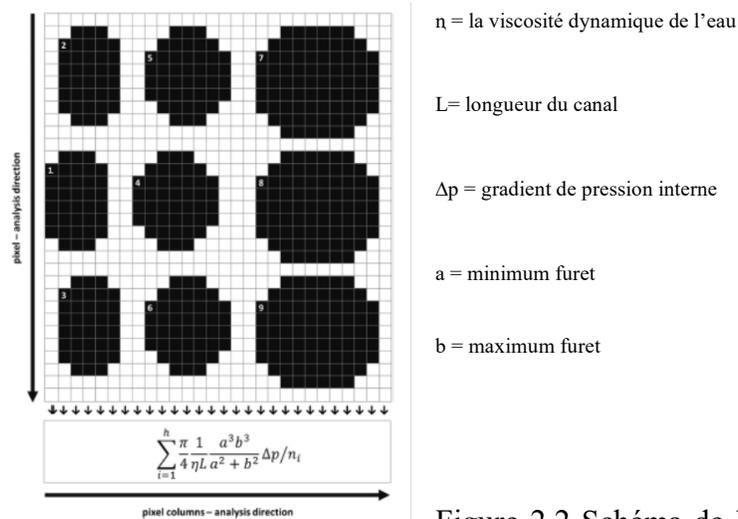


Figure 2.2 Schéma de la direction de calcul de Q par pixel-colonne (pixel blanc = membrane, pixel noir = lumen). Les nombres blancs indiquent l'ordre de détection des membranes/lumen par la fonction (analyser des particules), en commençant par le pixel en haut à gauche (Rzepecki, 2016).

Densité

La densité est calculée en fonction de la matière (membrane cellulaire, parenchyme, espace comblé) sur le vide (lumen, espace vide) en fonction de l'air de l'image ce qui donne un pourcentage.

2.5 Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel JMP de SAS Institute Inc.

Les moyennes des écarts-types des variables de l'équation du potentiel hydrique des sols sont présentées dans le tableau 3.1. Le potentiel hydrique des sols mesurés suivant la méthode décrite à la section 2.3 a été utilisé par microsite de plantation et ce pour chaque arbre. Ceci donne donc un gradient de potentiel hydrique.

Un ANOVA a été effectué pour chacune des variables groupées selon l'espèce. La méthode de comparaisons multiples des moyennes retenues est le test MCB de Hsu pour éviter des comparaisons deux à deux et favoriser une meilleure puissance. Les résultats de la *p-value* ainsi que la moyenne, l'erreur standard de la moyenne, la limite supérieure de l'intervalle à la confiance de la moyenne pour 95%, la limite inférieure de l'intervalle à la confiance de la moyenne pour 95% sont présentés sous forme de tableau. Pour valider les résultats, un test supplémentaire a été effectué, soit un test de comparaisons multiples des moyennes, le HDS de Tukey. Les comparaisons multiples avec le meilleur et le plus faible de Hsu comparent uniquement un sous-ensemble de toutes les comparaisons deux à deux possibles, à la différence de la méthode de Tukey, qui effectue toutes les comparaisons. Par conséquent, la méthode MCB de Hsu génère des intervalles de confiance plus étroits et des tests plus puissants pour n'importe quel taux d'erreur famille. Les représentations graphiques sont démontrées sous forme de figure de type boîte à moustache.

Pour évaluer l'effet du gradient de potentiel hydrique sur la conductivité et aussi sur la densité, des modèles de régression simple de la forme $Y = m(\psi_s) + b$ ont été faits individuellement pour chacun des 4 espèces en utilisant un seuil de signification de $p < 0,05$.

Efficiences

Les premières analyses statistiques des régressions linéaires simples portent sur l'effet de la diminution du contenu en eau des sols sur l'efficiences. $Q_{\text{théorique}} = m(\psi_s) + b$.

La relation a été évaluée en testant le changement du potentiel hydrique (ψ_s , x) sur la xylogénèse (efficiences) ($Q_{\text{théorique}}$, y).

En second lieu, des analyses sur les régressions linéaires simples ont été effectuées sur la diminution de conductance hydraulique par pas de temps. Le cerne annuel pour l'année de l'étude a été divisé en dix pas de temps (x) pour analyser l'effet des changements dans la saison de croissance sur l'efficacité (Q théorique, y) (comme expliqué à la section 2.4). La figure 2.3 présente un exemple individuel pour chacune des espèces de l'analyse de la conductivité théorique sur les 10 pas de temps (saison de croissance). Les cercles blancs sont les lumens des trachéides et leurs contours en noir représentent leur membrane, les lignes horizontales marbrées représentent quant à elles les parenchymes (figure 2.3).

Densité

Finalement, les analyses sur les régressions linéaires simples portent sur l'effet du traitement de la diminution du contenu en eau des sols et de la réponse exprimée par le changement du potentiel hydrique (ψ_s , x) sur la Densité (y). $y = m (\psi_s) + b$.

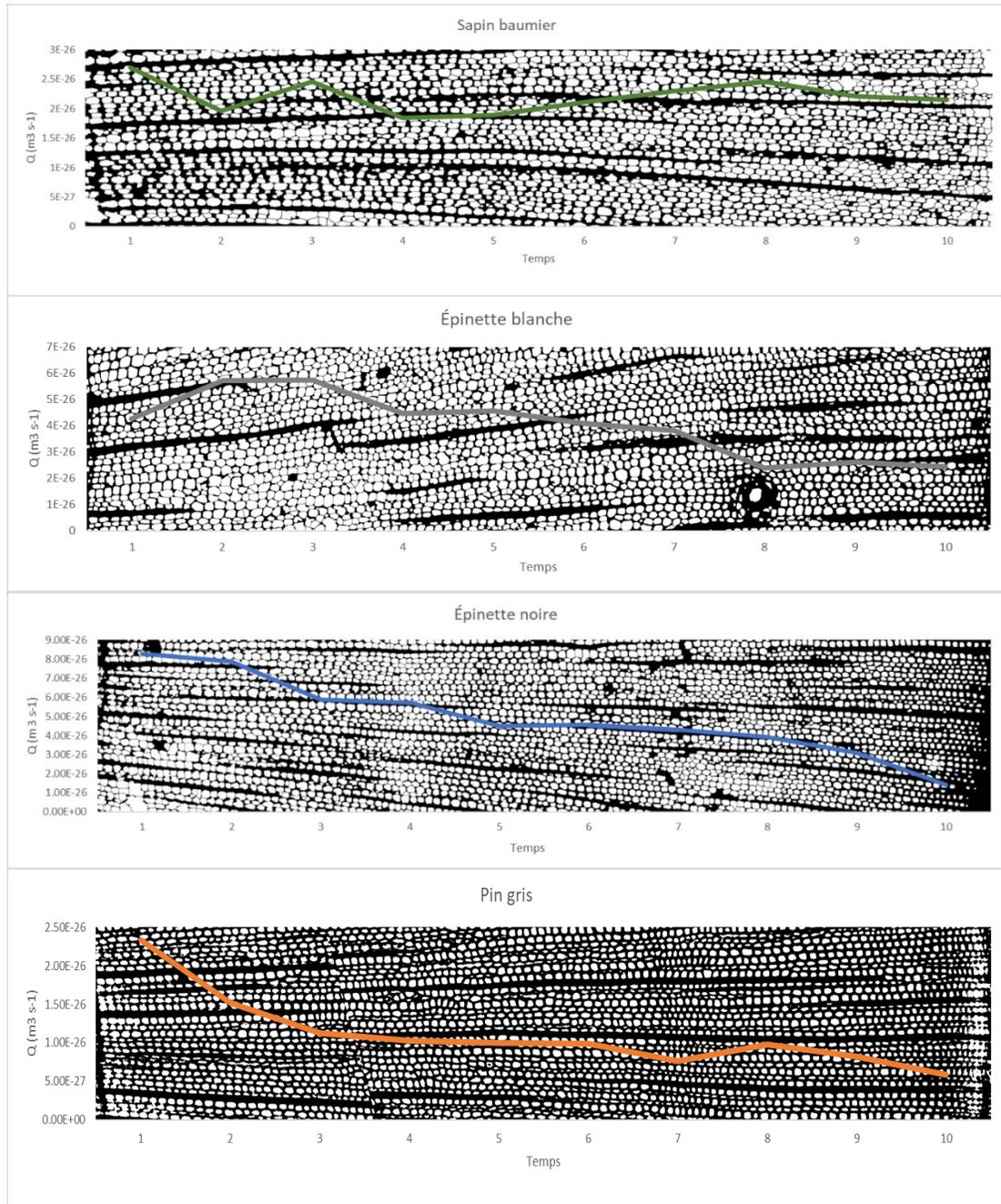


Figure 2.3 Exemple de cerne de croissance pour chacune des quatre espèces, analyse de la conductivité théorique hydrique Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) sur 10 sections. La ligne représente le niveau de Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) par section, les images ne sont pas à l'échelle. La croissance annuelle débute à 1 et se termine à 10. Les cercles blancs (pixels blancs) représentent les lumens des trachéides et les contours noirs (pixels noirs) représente les membranes des trachéides et les parenchymes.

CHAPITRE III

RÉSULTATS DE RECHERCHE

3.1 Potentiel hydrique des sols

La teneur en eau volumétrique du sol (Θ_v) moyenne est similaire pour les quatre espèces, mais varie de 32 % pour le sapin baumier à 28 % pour l'épinette noire (Tableau 3.1). Le contenu en matière organique (% M.org) est équivalent pour le sol des pins gris, et des épinettes blanches et noires avec une moyenne de 26 %. Le sapin baumier pousse sur les sols avec une matière organique moyenne de seulement 18% (tableau, 3.1). L'humidité volumique (ρ_w) moyenne est homogène entre les sites des quatre espèces, soit une moyenne globale de 38% (Tableau 3.1). Les courbes du potentiel matriciel ψ_m moyen sont aussi semblables avec une valeur maximale de ($x = 5,083, y = 0.720$) et minimale de ($x = 3.750, y = 0.68$) (Tableau 3.1).

3.2 L'efficacité et la sécurité

3.2.1 L'efficacité (comparaison entre espèces)

L'efficacité est représentée dans ce mémoire par le Q ($m^3 s^{-1}$) théorique qui est présentée en ordre décroissant pour le pin gris, l'épinette blanche, le sapin baumier et l'épinette noire (Figure 3.2). La comparaison multiple des moyennes fait avec le test de MCB de Hsu démontre pour l'analyse avec la moyenne la plus faible l'épinette noire, une différence significative avec le pin gris, mais non significative avec l'épinette blanche et le sapin baumier (Figure 3.2). Cette même analyse effectuée avec l'espèce à la moyenne la plus forte, le pin gris, montre une différence significative avec l'épinette noire, et le sapin baumier, mais non-significative avec l'épinette blanche

(Tableau 3.2). L'espèce qui a la conductance hydraulique la plus efficiente en moyenne est le pin gris, elle est plus élevée que l'épinette blanche de 39 % (non-significative), du sapin baumier de 109 % et de l'épinette noire de 184 % (significative). La comparaison multiple des moyennes est plus conservatrice pour le test de Tukey HDS, et présente une seule différence entre les moyennes significatives soit pour le pin gris et l'épinette noire (tableau, 3.2.1).

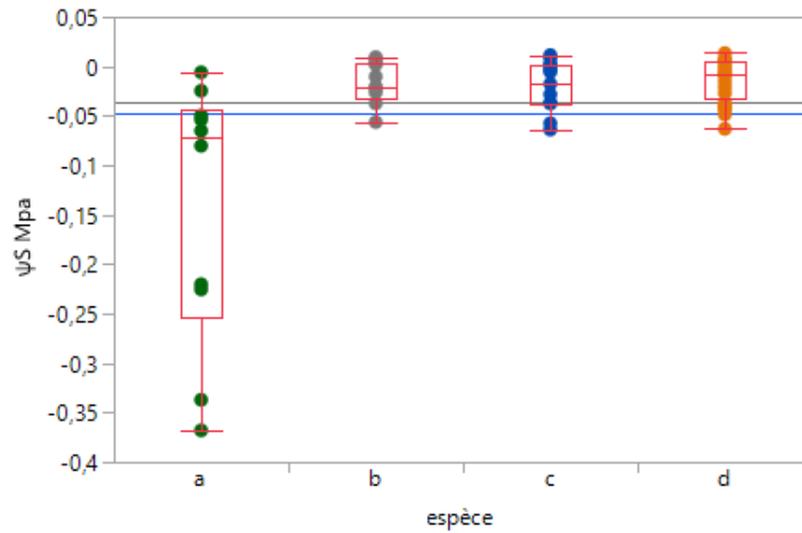
3.2.2 La sécurité (comparaison entre espèces)

La sécurité est analysée par la densité pour chacune des quatre espèces. La comparaison multiple des moyennes du test de MCB de Hsu démontre que l'épinette noire produit en moyenne la densité de bois la plus élevée en comparaison avec le pin gris, l'épinette blanche et le sapin baumier (tableau 3.3). L'espèce qui a la moyenne la plus forte, le pin gris soutient une différence significative avec l'épinette noire et non significative avec le sapin baumier, et l'épinette blanche (figure 3.3). La moyenne de la densité de l'espèce la plus dense a la moins dense dans cette ordre pin gris, sapin baumier, épinette blanche, épinette noire. Le pin gris est l'espèce la plus dense, sa densité est supérieure à l'épinette noire de 25% (significatif), l'épinette blanche de 7% et au sapin baumier de 2% (non-significatif) (figure 3.3). L'épinette noire se démarque des autres espèces avec une moyenne de densité nettement sous les trois autres espèces (figure 3.3). La comparaison multiple des moyennes par le test de Tukey HDS, présente deux différences entre les moyennes significatives, le pin gris et l'épinette noire, et le sapin baumier et l'épinette blanche (tableau, 3.3.1).

Tableau 3.1 Éléments du potentiel hydrique des sols (ψ_s Mpa). Résumé de l'analyse des sols, valeurs maximale et minimale, moyenne et écart type pour chacune des variables de l'équation et pour le résultat final. Les résultats sont présentés pour les quatre espèces le sapin baumier, l'épinette blanche et noire et le pin gris. Les analyses proviennent des travaux de laboratoire et de terrain pour chaque microsite des semis étudiés. Les symboles sont ψ_s le gradient du potentiel hydrique des sols, Θ_v la teneur

en eau volumétrique du sol, % M.org le contenu en matière organique, $\rho\omega$ l'humidité volumique, $\psi_m(x,y)$ les courbes du potentiel matriciel.

<i>Espèce</i>	Θ_v	% M_{org}	$\rho\omega$	$\psi_m X$	$\psi_m Y$	ψ_S Mpa
Sapin baumier						
Moyenne ; Écart type	32.399 ; 10.189	18.183 ; 15.653	38.284 ; 18.133	5.083 ; 2.281	0.638 ; 0.223	-1.429 ; 1.335
Épinette blanche						
Moyenne ; Écart type	32.316 ; 11.680	25.559 ; 19.405	38.167 ; 19.473	3.938 ; 2.927	0.667 ; 0.211	-0.016 ; 0.20
Épinette noire						
Moyenne ; Écart type	28.418 ; 7.087	26.901 ; 26.771	41.401 ; 17.822	3.750 ; 2.965	0.681 ; 0.199	-0.020 ; 0.026
Pin gris						
Moyenne ; Écart type	31.309 ; 10.100	27.230 ; 23.488	37.001 ; 17.316	4.448 ; 2.927	0.720 ; 0.185	-0.013 ; 0.021



a = sapin baumier, b = épinette blanche, c = épinette noire, d = pin gris

Figure 3.1 Distribution des valeurs du potentiel hydrique des sols (ψ_S Mpa). La figure 3.1 présente la distribution du potentiel hydrique des sols pour chacune des quatre espèces. La colonne verte est attribuée au sapin baumier, la colonne grise, à l'épinette blanche, la bleue, à l'épinette noire et finalement, la colonne orange est attribuée au pin gris. L'analyse de la variance ANOVA du ψ_S Mpa est statistiquement représentative à un (p -value = 0.0001).

Tableau 3.2 Conductance volumétrique théorique Q ($m^3 s^{-1}$) pour les quatre espèces. Résumé de l'analyse des rondelles de bois plus précisément des trachéides, valeurs maximale et minimale, moyenne et écart type pour chaque espèce. Les résultats sont présentés pour le sapin baumier, l'épinette blanche et noire et le pin gris. Les analyses proviennent des travaux de laboratoire et de l'analyse de Q par les équations présentées selon le modèle de (Rzepecki *et al.*, 2016).

Q ($m^3 s^{-1}$)	(a)Sapin baumier	(b)Épinette blanche	(c)Épinette noire	(d)Pin gris
Moyenne	3.171 ^e -25	4.697 ^e -25	2.304 ^e -25	6.544 ^e -25
Erreur standard de la moyenne	4.193 ^e -26	1.103 ^e -25	3.326 ^e -26	1.05 ^e -25
Limite supérieure de l'intervalle à la confiance de la moyenne pour 95%	4.119 ^e -25	7.099 ^e -25	3.018 ^e -25	8.711 ^e -25
Limite inférieure de l'intervalle à la confiance de la moyenne pour 95%	2.222 ^e -25	2.294 ^e -25	1.591 ^e -25	4.376 ^e -25
Comparaisons de moyennes test MCB de Hsu avec p-value min (-) p-value max (+)	0.4871 (-) 0.0287 (+)	0.1246 (-) 0.1840 (+)	0.9046 (-) 0.0021 (+)	0.0021 (-) 0.9939 (+)
Nombre d'observations	10	13	15	25

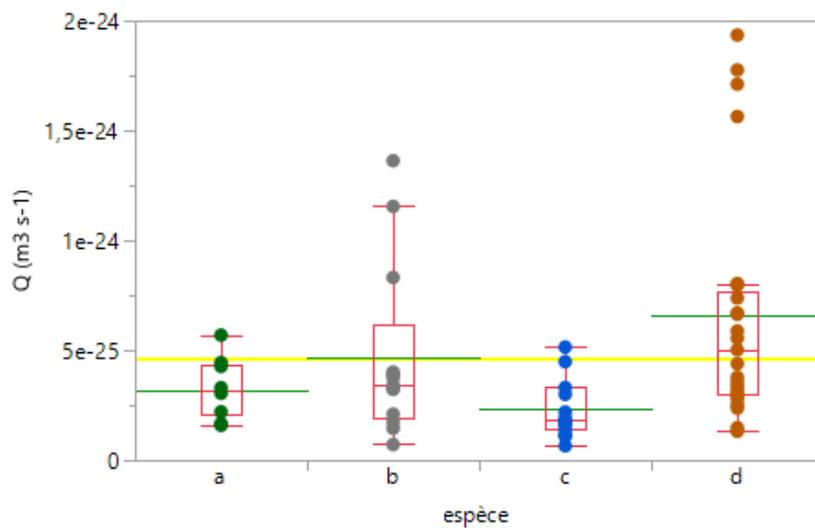
Tableau 3.2.1 Rapport pour la conductance théorique volumétrique Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) des différences ordonnées et matrice de seuil HSD test de Tukey. Les valeurs positives montrent des paires de moyennes qui sont significativement différentes.

Matrice de seuil HSD

Abs (Dif)-HSD

	PIG	SAB	EPB	EPN
PIG	-5,7372	-5,5128	-3,6325	3,8801
SAB	-5,5128	-9,0713	-7,3053	0,1471
EPB	-3,6325	-7,3053	-7,9560	-0,4849
EPN	3,8801	0,1471	-0,4849	-7,4067

SAB = sapin baumier, EPB = épinette blanche, EPN = épinette noire, PIG = pin gris



a = sapin baumier, b = épinette blanche, c = épinette noire, d = pin gris

Figure 3.2 Distribution de la conductance volumétrique théorique Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) La figure 3.2 présente la distribution de Q pour chacune des quatre espèces. L'analyse de la variance ANOVA pour Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) est statistiquement représentative à un (p -value = 0.0084). La distribution du Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) est élaboré de façon décroissante, de l'espèce qui présente la conductance volumétrique théorique la plus élevée à celle qui présente la

conductance volumétrique théorique la moins élevée, soit le pin gris, l'épinette blanche, le sapin baumier et l'épinette noire.

Tableau 3.3 Variable du pourcentage de la densité pour les quatre espèces. Résumé de l'analyse des rondelles de bois plus précisément des trachéides, valeurs maximale et minimale, moyenne et écart type pour chaque espèce. Les résultats sont présentés pour le sapin baumier, l'épinette blanche et noire et le pin gris. Les analyses proviennent des travaux de laboratoire et de l'analyse de la densité par les équations présentées selon le modèle de (Rzepecki *et al.*, 2016).

<i>Densité %</i>	Sapin baumier	Épinette blanche	Épinette noire	Pin gris
Moyenne	50.12	48.91	41.71	52.21
Erreur standard de la moyenne	2.58	2.17	1.86	1.52
Limite supérieure de 'intervalle à la confiance de la moyenne pour 95%	55.99	53.66	45.72	55.36
Limite inférieure de l'intervalle à la confiance de la moyenne pour 95%	44.29	44.16	37.70	49.07
Comparaisons de moyennes test MCB de Hsu avec p-value min (-) p- value max (+)	0.0117 (-) 0.4110 (+)	0.0209 (-) 0.2242 (+)	0.9997 (-) 0.0001 (+)	0.0001 (-) 0.9555 (+)
Nombre d'observations	10	13	15	25

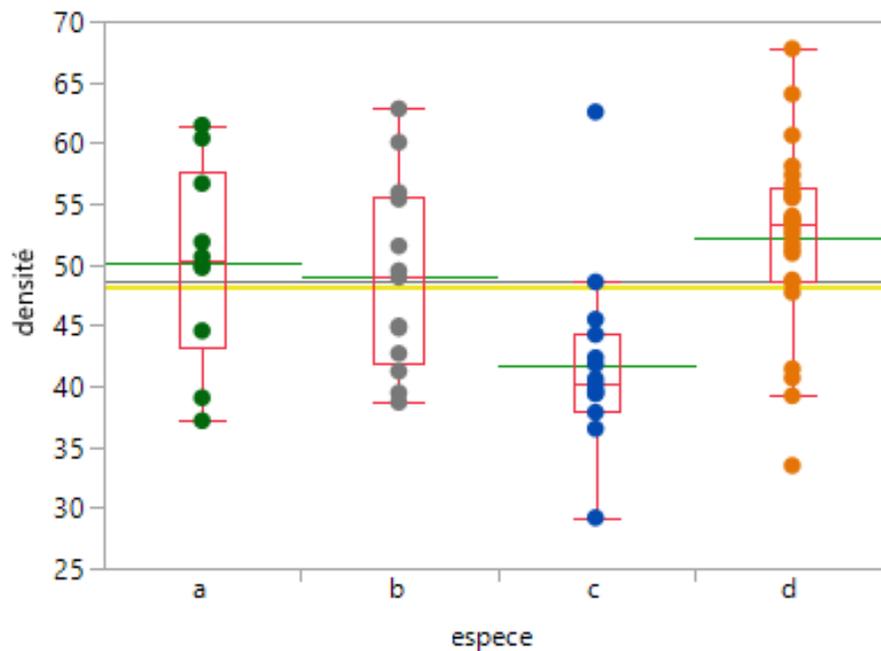
Tableau 3.3.1 Rapport pour la densité des différences ordonnées et matrice de seuil HDS Test de Tukey.

Matrice de seuil HSD

Abs(Dif)-HSD

	PIG	SAB	EPB	EPN
PIG	-2,9e-25	-1,7e-25	-4,7e-26	8,85e-26
SAB	-1,7e-25	-4e-25	-2,8e-25	-1,5e-25
EPB	-4,7e-26	-2,5e-25	-4,6e-25	-3,3e-25
EPN	8,85e-26	-1,5e-25	-3,3e-25	-3,5e-25

SAB = sapin baumier, EPB = épinette blanche, EPN = épinette noire, PIG = pin gris



a = sapin baumier, b = épinette blanche, c = épinette noire, d = pin gris

Figure 3.3 Distribution de la densité. La figure 3.3 présente la distribution de la densité pour chacune des quatre espèces. La densité décroît dans cet ordre : le pin gris, le sapin baumier, l'épinette blanche et l'épinette noire.

3.3 Influence du potentiel hydrique du sol, efficacité et sécurité

Seulement le sapin et l'épinette blanche ont des relations statistiquement significatives de l'efficacité de même que pour la sécurité avec le potentiel hydrique des sols (comme détaillé ci-bas).

3.3.1 Efficacité

Le sapin baumier et l'épinette blanche sont les seules espèces dont la relation statistiquement significative entre Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) et le potentiel hydrique des sols ψ_S Mp. Pour le sapin baumier, le potentiel hydrique des sols explique 38,6% de la variance Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) (p-value = 0.0552). Pour l'épinette blanche la relation est similaire, expliquant 37 % (p-value = 0.0276) (figure 3.4). Les relations entre le potentiel hydrique des sols et la conductivité sont non significatives pour l'épinette noire (p-value = 0.3102) et pour le pin gris (p-value = 0.1864) (figure 3.4). Même si pas de manière significative, le pin gris est la seule espèce qui ne montre pas une tendance négative.

3.3.2 Sécurité

Le potentiel hydrique des sols ψ_S Mp explique la densité à 39% pour le sapin baumier et à 65% pour l'épinette blanche (p-value = 0.0556, p-value = 0.0008, respectivement) (figure 3.5). La densité du pin gris (p-value = 0.6940) r^2 de 0.007 et de l'épinette noire (p-value = 0.1005) r^2 de 0.194 semble peu sensible aux variations du potentiel hydrique des sols (figure 3.5).

3.3.3 Temps de croissance, analyse à pas de temps

L'analyse de la conductance volumétrique théorique Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) sur 10 pas de temps (sois le cerne de croissance divisé par 10) montre que l'efficacité et la densité diminuent à travers la saison de croissance, pour toutes les espèces mais les relations

sont plus fortes pour le sapin que le pin gris (sapin baumier : p -value = 0.0001 ; $r^2 = 0.905$, épinette blanche : p -value = 0.0049 ; $r^2 = 0.651$; épinette noire : p -value = 0.0048 , $r^2 = 0.651$; et pin gris : p -value = 0.0381 ; $r^2 = 0.435$) (figure 3.6).

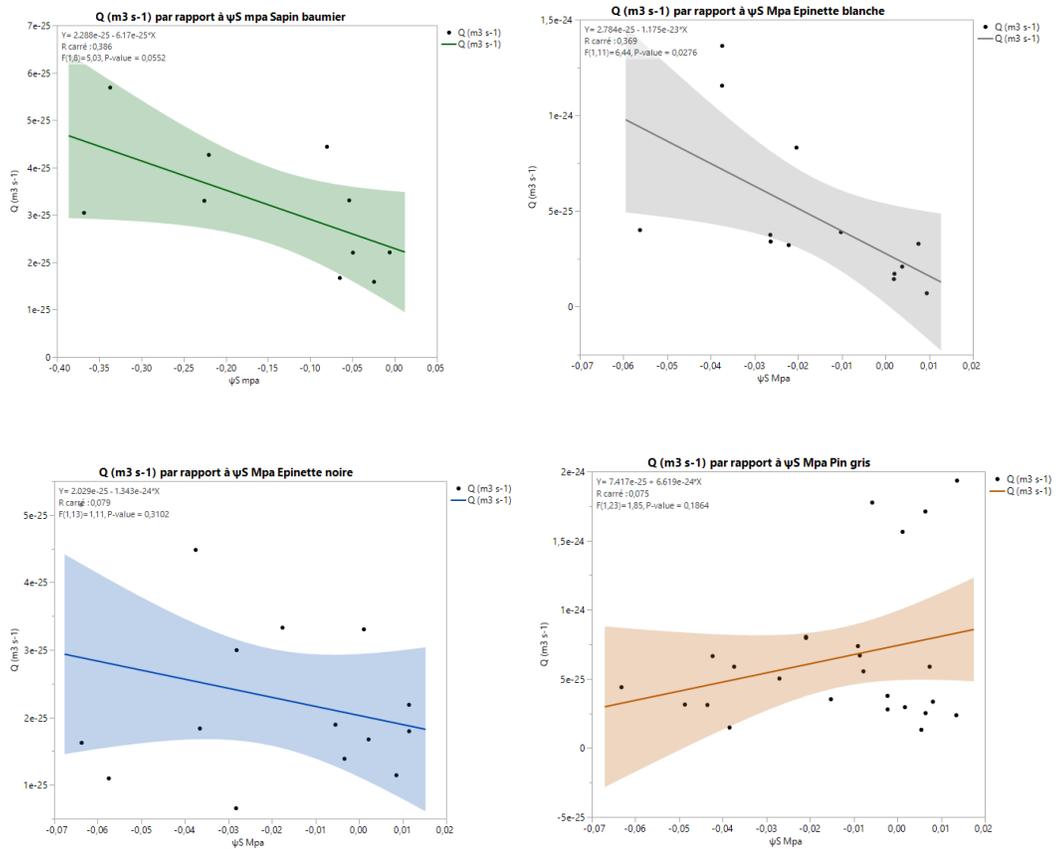


Figure 3.4 Conductance volumétrique théorique Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) sur le potentiel hydrique des sols (ψ_S Mpa) (Direction du gradient de sécheresse axe des x, ←) Les régressions sont significatives pour le (Sapin baumier : p -value = 0.0552, et l'Épinette blanche : p -value = 0.0276) et non-significative pour l'Épinette noire : p -value = 0.3102, et le Pin gris : p -value = 0.1864). Les lignes représentent la régression linéaire simple.

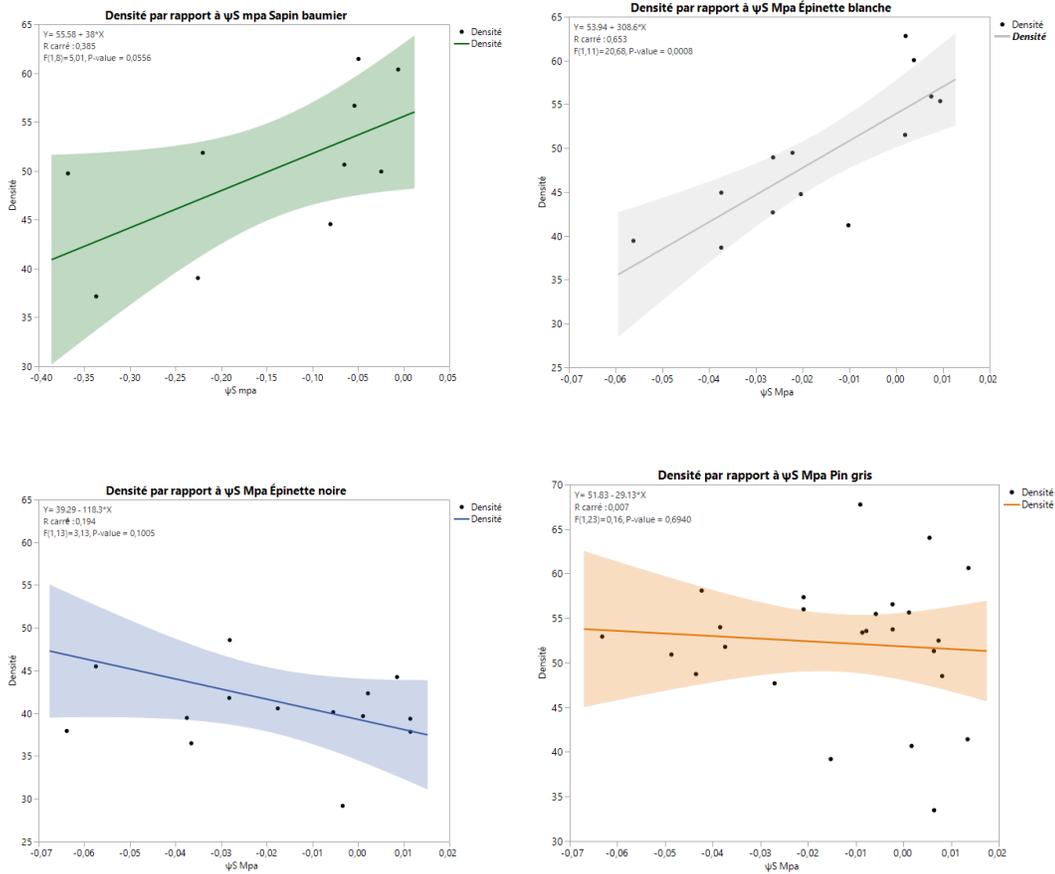


Figure 3.5 Densité sur potentiel hydrique des sols (ψ S Mpa) (Direction du gradient de disponibilité en eau axe des x, \leftarrow). Les régressions sont significatives pour le Sapin baumier : p-value = 0.0556, et l'Épinette blanche : p-value = 0.0008), et non-significatives pour le Pin gris : p-value = 0.6940, et l'Épinette noire : p-value = 0.1005). Les lignes représentent la régression linéaire simple.

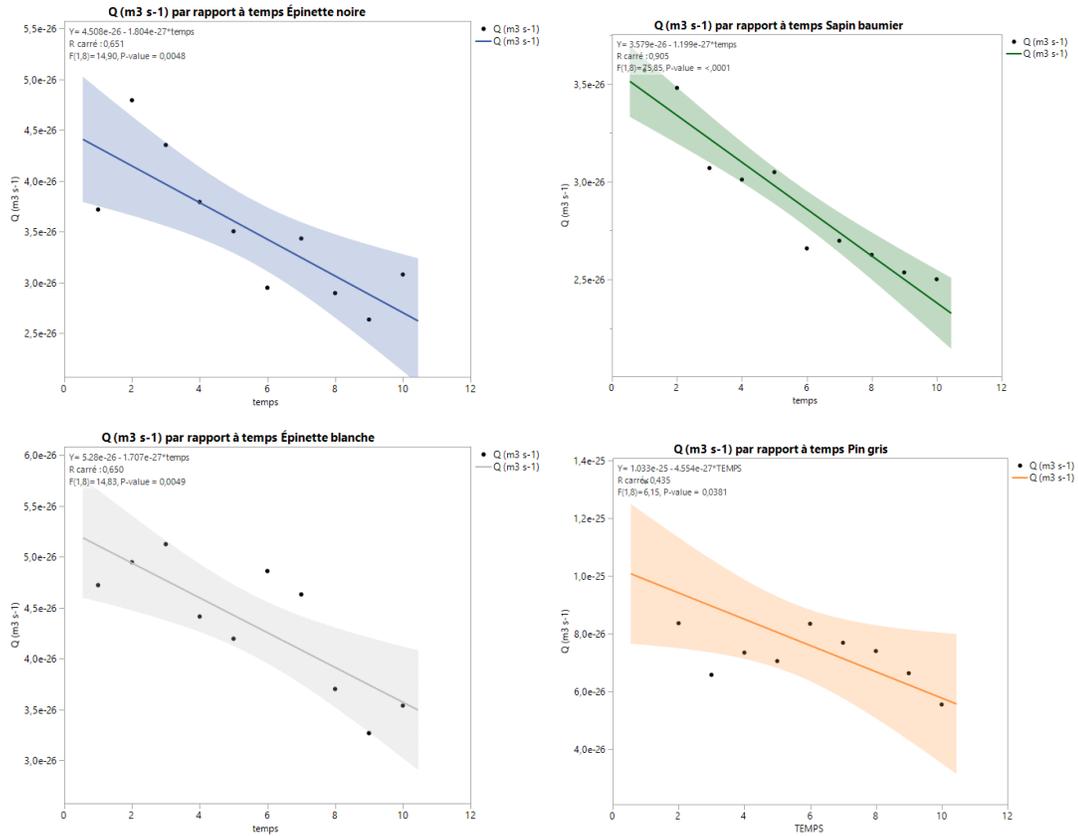


Figure 3.6 Conductance volumétrique théorique Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) sur 10 pas de temps entre le début et la fin de la saison de croissance. Les régressions sont significatives pour toutes les espèces : le Sapin baumier : $p\text{-value} = 0.0001$, l'Épinette blanche : $p\text{-value} = 0.0049$, l'Épinette noire : $p\text{-value} = 0.0048$ et le pin gris : $p\text{-value} = 0.0381$. Les pas de temps représentent la saison de croissance divisée en 10 périodes, le Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) est pris en compte à partir de la moyenne ajustée par le r^2 de l'analyse des variances des résultats sans distinction du gradient hydrique.

CHAPITRE IV

DISCUSSION

4.1 Le compromis entre l'efficacité et la sécurité

Dans ce mémoire, notre objectif de recherche a visé tout d'abord à comprendre l'influence du potentiel hydrique des sols sur la xylogénèse des semis de conifères plantés en forêt boréale. Les semis ont été soumis au traitement de réduction des précipitations pendant trois ans avant leur prélèvement. L'analyse des résultats de la dernière année de croissance permet de faire trois constats importants.

Premièrement, la réduction du potentiel hydrique des sols a augmenté la conductivité théorique hydraulique (efficacité) pour le sapin baumier et pour l'épinette blanche mais n'a pas eu d'effet pour l'épinette noire et le pin gris.

Deuxièmement, la réduction du potentiel hydrique des sols a eu comme conséquence de diminuer la densité (sécurité) pour le sapin baumier et l'épinette blanche mais sans avoir d'effet pour l'épinette noire et le pin gris.

Finalement, un compromis entre l'efficacité et la sécurité a bel et bien été observé pour le sapin baumier et l'épinette blanche, mais à l'inverse des hypothèses présentées précédemment. En effet, nous avons émis l'hypothèse que la plasticité de la xylogénèse des espèces leur permettrait de répondre à la diminution du contenu en eau des sols en diminuant leurs conductances théoriques hydrauliques et en augmentant leur densité, par le compromis entre l'efficacité et la sécurité (Cochard, 2002 ; Pittermann *et al*, 2006 ; Tyree *et al*, 1994). À l'inverse, nous avons plutôt observé que lors d'une diminution du potentiel hydrique des sols, l'épinette blanche et le sapin

baumier ont augmenté leur efficacité et diminué leur sécurité. Cette réaction de la xylogénèse de ces deux espèces face au changement du potentiel hydrique des sols fait en sorte que lorsque l'eau est moins accessible, ils s'ajustent en pouvant transporter un plus grand volume d'eau en moins de temps tout en augmentant leur vulnérabilité par la diminution de leur sécurité en réduisant leur densité (Sperry *et al.*, 2006).

Le pin gris et l'épinette noire ne montre pas de compromis entre l'efficacité et la sécurité. Le pin gris semble investir dans la sécurité et l'efficacité ayant la densité et la conductivité les plus élevées tandis que l'épinette noire semble ni sûre ni efficace (ayant la plus faible densité du bois et le plus faible taux de conductance). Cela nous mène à se questionner si la densité du bois et le Q sont les meilleures mesures, l'analyse des réseaux et interconnexion de pits, torus et margos permettront sûrement d'augmenter la connaissance sur le sujet. Récemment, Roskilly *et al.* (2019) ont montré que la sécurité chez le pin tordu peut être plus influencée par le torus que par la densité du bois. Le même effet peut être présent chez d'autres espèces de conifères

Les résultats peuvent s'interpréter sous différents angles et bien qu'une analyse de la littérature ait été effectuée, nous n'avons pas trouvé de résultats comparables. La littérature sur le sujet (Pratt *et al.*, 2016; Tyree *et al.*, 2002; Miller *et al.*, 2017) notamment et celle référée plus haut dans ce mémoire, appuie plutôt, de façon générale, l'hypothèse émise au départ entre l'efficacité et la sécurité.

Dans un premier temps, nous croyons que le traitement de diminution du contenu en eau des sols peut avoir favorisé l'augmentation de l'efficacité des semis de l'épinette blanche et du sapin baumier, car la diminution du contenu en eau n'a pas vraiment créé de stress hydrique. En effet, plusieurs études sur des stress hydriques appliqués à des semis de conifères de la forêt boréale établissent un seuil d'initiation des mécanismes physiologiques de réponse aux stress à partir de - 0.12 Mpa pour l'épinette blanche, l'épinette noire et le pin gris (Buxton *et al.*, 1985), et d'autres études concluent à un

seuil d'initiation de -0.18 Mpa pour le pin gris et de -0.29 Mpa pour l'épinette blanche (Koppelaar *et al.*, 1991). Une étude méditerranéenne montre que le potentiel hydrique du sol (Ψ) auquel on observe une perte de 50% de la conductivité à cause d'embolisme de tige variait de -2.0 à < -8 Mpa pour neuf espèces (Martinez-Vilalta *et al.* 2002). La moyenne générale du gradient du potentiel hydrique est de -0.0479 Mpa, et seulement quatre valeurs passent sous la barre du -0.1 Mpa. Dans le même sens et avec des valeurs de potentiel hydrique des sols comparables à l'étude de Hébert et de ses collègues (2006) sur des semis de pins gris et d'épinettes noires, leurs résultats montraient un manque de stress hydrique significatif. Le dispositif mis en place dans la présente étude a donc créé un stress relatif. Ce gradient, au contenu en eau des sols variable, n'a toutefois pas induit un stress absolu, ce qui semblerait donc être plus important pour la xylogénèse des semis. Comme expliqué par l'étude de Balducci et ses collègues (2015), certaines espèces comme l'épinette noire en stress absolu sont capables de prendre une pause de croissance le temps que le stress hydrique soit dissipé.

Pour garantir la survie hivernale des semis à l'intérieur du dispositif entre deux saisons de croissance, il convenait d'enlever les toiles d'interception des précipitations des abris pour que le couvert neigeux protège les arbres du froid et au printemps suivant, ils étaient réinstallés. La couche de neige qui fond au printemps recharge la nappe phréatique et permet au sol des parcelles de l'étude d'être humides et froides pendant une période de temps importante au début de la saison de croissance. L'accès au site au printemps était permis en fonction de l'assèchement des chemins forestiers pour éviter leur dégradation. Il est fort possible que le moment d'enclencher les systèmes d'interception et de redistribution des précipitations pour provoquer un stress hydrique absolu était trop tard dans la saison de croissance. Sans compter que la forêt Montmorency est située dans une région froide à fortes précipitations et que la diminution du contenu en eau des sols débute tardivement durant la saison de croissance des conifères. Cette hypothèse, peut aussi être supportée par l'absence relative d'effet constaté sur les pins gris qui, ayant une croissance plus hâtive dans la

saison (Leger-Beaulieu *et al.*, 2018), bénéficieront de l'eau de la recharge hivernale et ne souffriront d'un stress hydrique, exprimé seulement plus tard dans la saison. En fait, l'étude de Leger-Beaulieu (*Ibid.*), suggère comme celle de D'Orangeville et de ses collaborateurs (2018a), que pour plusieurs espèces la saisonnalité des sècheresses est un facteur incontournable à considérer.

Nous croyons que l'assèchement des sols (diminution du potentiel hydrique des sols) testés dans notre dispositif a favorisé une xylogénèse des semis d'épinettes blanches et de sapins baumiers plus efficiente (accroissement de la conductance volumétrique théorique Q) que sécuritaire (Dense), car ces espèces ont effectué une gestion plus portée sur le stockage du carbone dans d'autres parties que leurs bois et qu'un comportement soumis à une gestion entre l'efficience et la sécurité n'ait pas été nécessaire, car ils n'ont subi aucun stress hydrique. Il se peut aussi qu'un stress associé à trop d'eau pour les semis d'épinettes blanches et de sapins baumiers leur ait été défavorable, ce qui peut aussi avoir un impact sur la translocation du carbone entre les diverses parties morphologiques des semis comme démontré dans l'étude de Deslauriers et ses collaborateurs (1999). Finalement, il n'a pas été possible d'expliquer pourquoi l'épinette noire n'a pas montré de sensibilité au stress mais elle semble adopter une stratégie conservatrice en tout temps. L'étude en serre de Balducci et de ses collègues (2013) sur des semis d'épinettes noires n'avait pas non plus démontré de différence significative dans l'anatomie du bois entre les différents régimes d'irrigation contrairement à la réponse obtenue aux changements de température. Ils ont cependant démontré un changement de densité occasionné par une élévation de la température. À quoi il faut ajouter que les épinettes noires et blanches, ont un mécanisme leur permettant de résorber les problèmes liés à la cavitation (embolie) hivernale par l'absorption d'eau foliaire au printemps (Mayr *et al.*, 2014 ; Laur *et al.*, 2014). Ces mécanismes supplémentaires pour l'épinette blanche et l'épinette noire peuvent expliquer que l'approche de la sécurité dans la xylogénèse ait présenté un moins grand investissement que pour le sapin baumier et le pin gris.

Pour conclure, nous croyons donc que l'effet de la diminution du potentiel hydrique des sols de la forêt boréale dans des conditions initiales similaires à la forêt Montmorency pourrait, à un certain niveau, favoriser un développement de l'architecture hydraulique des semis de l'épinette blanche et du sapin baumier plus efficiente. En effet, une réduction du potentiel hydrique des sols a eu comme effet d'augmenter la conductance volumétrique théorique Q ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) et de diminuer la densité, ce qui peut favoriser leurs capacités à produire de la biomasse en moins de temps. L'effet de l'augmentation de la sécheresse par le réchauffement climatique pourrait donc être bénéfique dans certaine situation. Ces conclusions s'inscrivent dans la lignée de l'étude de Wolken et de ses collaborateurs (2011) qui portait sur la réduction du contenu en eau des sols trop humides chez des semis d'épinettes noires, d'épinettes blanches, de mélèzes larçons et de pins tordus.

4.2 Les résultats sur le développement de la xylogénèse contre-intuitif de la croissance des semis

Il est formellement admis que le manque d'eau a un effet de diminution sur la croissance des conifères (Sperry et al., 2006 ; Zimmerman et al., 2010 ; Tyree et al., 1992 ; Lu et al., 1992) ce qui a aussi été démontré par l'étude de Aussenac et Finkelstein (1983) sur des plants de cèdres de l'Atlas âgés de 5 ans. Ceux-ci ont aussi conclu à une diminution de la croissance corrélée à une diminution du contenu en eau. De ce fait, il est intuitif de croire que plus l'architecture hydraulique du xylème est efficiente, plus la croissance radiale, la hauteur, la biomasse foliaire et racinaire seront importantes. L'efficiency serait donc synonyme de croissance *a contrario* de quoi, la sécurité désavantagerait cette croissance. Mais ce n'est pas si simple et comme nos travaux l'ont démontré ainsi que les travaux menés par Froux et ses collaborateurs (2002), la conductance hydraulique (efficiency) peut expliquer un faible pourcentage du rendement de l'utilisation de l'eau et donc de la croissance du semi.

Durant les travaux de suivis de terrain pour la période de 2015 à la fin de 2017, d'autres mesures ont été prises pour la création d'un rapport présenté au ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP), Direction de la recherche forestière. Le rapport de l'équipe de Houle et ses collaborateurs (2018) intitulé *Vulnérabilité de la forêt québécoise à la sécheresse : Effet de la sécheresse sur la régénération des conifères boréaux* présente les données de croissance en hauteur et en diamètre et les ratios de biomasse foliaire et racinaire pour les trois années de cette recherche sur le gradient de la teneur en eau volumétrique du sol (Θ_v). Les mesures de hauteur ont été prises chaque deux semaines durant les saisons de croissance et les mesures de diamètre hauteur collet ont été relevées à la fin de chacune des saisons. Pour ce qui a trait aux mesures de biomasse, elles ont été prises sur les plants récoltés pour les analyses en laboratoire.

Hauteur / Diamètre

Leurs résultats (ANNEXE-1, Figure 4.1) des mesures de hauteur et de diamètre des semis de conifères prises de 2015 à 2017 démontrent qu'un contenu en eau des sols plus élevé accroît la hauteur et augmente le diamètre des épinettes blanches et des épinettes noires. La hauteur et l'augmentation du diamètre des pins gris n'ont pas été affectées par le contenu en eau des sols et pour le sapin baumier, une corrélation a été établie entre le diamètre et le contenu en eau des sols, mais n'a pas eu d'effet sur la hauteur.

Allocation biomasse sur le contenu en eau des sols

Le pin gris et l'épinette noire sont les deux espèces pour lesquelles un coefficient de corrélation positif entre le poids moyen des aiguilles et le contenu en eau du sol ont été démontré (ANNEXE-1, Figure 4.2). La réponse du sapin baumier semble plutôt neutre, le poids des aiguilles d'épinette blanche diminue légèrement avec l'augmentation des contenus en eau. Finalement, la corrélation est significative seulement pour le pin gris.

Toutes les espèces montrent une tendance de diminution du ratio entre la biomasse aérienne et souterraine avec l'accroissement du contenu en eau du sol (ANNEXE-1, Figure 4.3).

Hauteur/Diamètre, Efficience/Sécurité

Le pin gris n'a pas été affecté par la diminution du contenu en eau ce qui confirme les résultats de cette recherche et des études sur les semis de pins (Leger-Beaulieu *et al.*, 2018 ; Froux *et al.*, 2002 ; Lu *et al.*, 1994). En revanche, l'augmentation du contenu en eau des sols a augmenté le poids de ses aiguilles tout en diminuant le ratio de sa biomasse aérienne sur sa biomasse racinaire. L'épinette noire a présenté une meilleure croissance en hauteur et en diamètre, et un poids d'aiguille plus important avec un plus grand contenu en eau, mais le gradient de potentiel hydrique des sols n'a pas eu d'impact sur son efficience et sa densité. L'épinette blanche a elle aussi, eu une meilleure croissance en diamètre et en hauteur pour un meilleur potentiel hydrique des sols, ce qui correspond à l'idée générale sur la croissance des semis de conifères. En revanche, elle a augmenté sa densité et diminué son efficience avec l'augmentation du potentiel hydrique des sols et a diminué le poids de ses aiguilles avec une augmentation du contenu en eau. Finalement, pour le sapin baumier, une corrélation a été établie entre le contenu en eau des sols, le diamètre, l'efficience et la sécurité, mais n'a toutefois pas eu d'effet sur la hauteur et le poids de ses aiguilles.

Ces résultats vont à l'encontre du compromis intraspécifique entre efficacité de conduction de l'eau et sécurité du xylème attesté dans les travaux de Zimmermann et de ses collaborateurs (1983). La relation qui semble avoir été démontrée dans cette étude est que pour un potentiel hydrique des sols plus élevé, les épinettes blanches ont augmenté le diamètre de leur tronc (hauteur collet) et le nombre de leurs trachéides et elles ont diminué le diamètre de leurs lumens. Ceci correspond à une augmentation de la densité et à une diminution de l'efficience. Cette relation peut être expliquée par le

fait que le compromis général entre l'efficacité et la sécurité est lui-même controversé et n'a pu être mis en évidence pour certaines espèces (Sperry *et al.*, 1994 ; Tyree *et al.*, 1994 ; Froux *et al.*, 2002). En plus de quoi, le potentiel hydrique des sols n'est peut-être pas l'élément principal qui a influencé cette relation. La température, les ressources nutritionnelles et l'âge des individus, constituant des facteurs importants pour les épinettes blanches, ont sans doute eu des effets non négligeables. Le sens de la relation du sapin baumier est le même que pour l'épinette blanche, ce qui va à l'encontre des études sur les sapins baumiers adultes avec l'imposition d'un stress hydrique absolu (D'Orangeville *et al.*, 2013) qui avaient conclu à un effet sur la durée et la production de la xylogénèse potentiellement négative en efficacité.

4.3 L'analyse de l'efficacité par période de temps

L'analyse de l'efficacité par période de temps (Figure 3.6) a démontré une décroissance de la conductance volumétrique théorique au fil de la saison, cette décroissance a été significative pour toutes les espèces. L'objectif d'analyse était de déterminer si la plasticité des jeunes semis au stress imposé aurait pu être percevable dans une section de manière plus importante mais aucune différence marquante n'a été soulevée. De plus, nous voulions valider le fait que les semis n'ont pas de changement facilement percevable entre le bois d'été et de printemps comme les arbres matures, aucune césure n'a été observée dans les droites de régression qui aurait pu souligner un changement important en cours de saison de croissance. Un exemple de cette analyse est démontré dans la (Figure 2.3) pour chacune des espèces de l'étude. Bien que ces observations individuelles semblent démontrées des différences entre certaines périodes de temps la moyenne par espèce par période de temps a dilué ces observations.

4.4 Retour sur les hypothèses par espèce

Pour le sapin baumier, nous avons proposé un comportement plastique et adaptatif au stress imposé (Parent et Ruel, 2002). Bien que le résultat final n'ait pas été celui appréhendé au départ, sa sensibilité de réponse au gradient du potentiel hydrique des sols démontre bien qu'il avait un comportement adaptatif aux changements de disponibilité en eau introduits par le dispositif de recherche. Comme mentionné ci-haut, sa réponse, opposée à nos attentes, pourrait être induite par les conditions très humides des sols. La relation telle que proposée dans l'hypothèse de recherche, aurait pu être observée si les sols avaient séché en-dessous du seuil de stress absolu et donc une étude future devrait évaluer la réponse de xylogénèse du sapin avec des stress hydriques plus élevés.

Dans le cas des épinettes blanches et noires nous avons proposé qu'elles seraient les plus enclines à investir dans la sécurité et qu'elles produiraient donc un bois plus dense. Au contraire, nos résultats ont démontré qu'elles ont été les espèces les moins denses. Plus précisément, les observations de la xylogénèse de l'épinette noire ont permis de conclure à son insensibilité aux changements dans le gradient hydrique. L'épinette blanche a toutefois démontré, comme c'est également le cas pour le sapin baumier, un comportement plastique et adaptatif en termes d'efficacité et de sécurité proportionnellement au gradient de sécheresse imposé.

Finalement, le pin gris a été l'espèce la plus efficace comme nous en avons émis l'hypothèse. En outre et contrairement à ce que nous avons envisagé, il a aussi été l'espèce produisant les cellules de bois la plus dense. Les semis de pin gris ont déjà été identifiés comme étant peu sensibles aux stress hydriques et plus sensibles à la compétition (Robinson et al. 2001). D'autres chercheurs ont suggéré que des relations entre la compétition et les stress hydriques changeront selon le site (Gonzalez et al. 2018). Il faut donc vérifier comment la compétition en interaction avec d'autres stress,

peut interagir afin de mieux comprendre si les relations observées dans la présente recherche existent dans les écosystèmes naturels.

4.5 Sommaire

La diminution du potentiel hydrique des sols a influencé la xylogénèse de l'épinette blanche et du sapin baumier. En effet, pour le sapin baumier et l'épinette blanche, la relation avec le gradient hydrique a démontré une augmentation de leur efficacité par l'accroissement de leur conductance théorique volumétrique Q (efficacité). De plus, cet accroissement de la conductance volumétrique théorique a été proportionnel dans leur diminution de la sécurité (densité). Le compromis entre l'efficacité et la sécurité pour la xylogénèse a donc été observé pour ces espèces. En revanche, le pin gris et l'épinette noire n'ont pas été affectés par le gradient hydrique, ce qui peut être interprété soit par un gradient trop faible ou encore par un manque de plasticité. La relation aurait donc pu être observée avec un gradient hydrique plus important de même que le manque de plasticité par un changement subit dans la survie des individus.

Le réchauffement climatique va diminuer le contenu en eau des sols boréaux dans des sites froids et humides. Cet impact pourrait être bénéfique pour la densité et diminuer l'efficacité de la xylogénèse des semis du sapin baumier et de l'épinette blanche, sans pour autant être nuisible à la xylogénèse de l'épinette noire et du pin gris qui semblent être insensibles aux changements de l'eau dans le sol. Il convient de souligner que nous n'avons étudié que la diminution du contenu en eau des sols et le gradient de potentiel hydrique en milieu naturel sur la xylogénèse et la croissance. Néanmoins, les stress hydriques sont le facteur de mortalité le plus important pour l'établissement des semis de conifères en forêt boréale. En définitive, nous croyons que les décideurs des futurs travaux sylvicoles pourront voir cette étude comme un développement des connaissances sur les effets de la diminution du contenu en eau des sols sur

l'implantation des semis en forêt boréale et comme un point d'appui pour orienter le choix des espèces des futures plantations.

CONCLUSION

En conclusion, nous reviendrons brièvement sur la problématique ayant orienté le mémoire et les questions de recherches, nous insisterons sur les résultats principaux et les principales contributions, et enfin, nous aborderons quelques limites et des pistes de réflexions pour l'avenir.

Dans ce mémoire, nous avons mesuré l'impact d'un stress hydrique sur la xylogénèse de quatre espèces de conifères, soit le sapin baumier, l'épinette noire, l'épinette blanche et le pin gris. Ces conifères représentent des essences importantes de la forêt boréale canadienne et constituent aussi des espèces de choix dans les travaux de sylviculture, c'est entre autres ce qui a motivé la réalisation de ce mémoire.

Le contexte environnemental actuel, marqué par les changements climatiques tend à diminuer le contenu en eau dans les sols de la forêt boréale de l'Est de l'Amérique du nord dû à la sécheresse qui en découle. Cet assèchement des sols sous-tend une baisse en termes d'efficacité et une augmentation de la densité du bois des conifères, bien que pas exclusivement comme démontré par la recherche sur des arbres matures de D'Orangeville et ses collaborateurs (2016). Par ailleurs, les semis de conifères sont davantage vulnérables aux stress hydriques, ce qui justifie que nous nous y soyons penchés plutôt que d'étudier des conifères matures.

Comme nous l'avons exposé au Chapitre I, l'impact environnemental du réchauffement climatique a une influence sur le contenu en eau des sols qui a impacté à son tour le continuum sol-plante-atmosphère. Le mémoire poursuivait l'objectif de mesurer et d'analyser les effets des changements de contenu en eau des sols de la forêt boréale

sur le potentiel hydrique de ceux-ci et l'effet de ces changements sur la xylogénèse du sapin baumier, de l'épinette blanche, de l'épinette noire et du pin gris.

Ainsi, nous voulions plus précisément répondre à 3 questions :

(1) Quelle est la plasticité de la xylogénèse en termes de conductivité hydraulique (efficience) des semis de conifères, selon l'espèce, soumis à un gradient de potentiel hydrique des sols ?

(2) Quelle est la plasticité de la xylogénèse en termes de sécurité (densité) des semis de conifères, selon l'espèce, soumis à un gradient de potentiel hydrique des sols ?

(3) La réponse de l'efficience est-elle directement contre proportionnelle de la densité ?

Nous avons fait l'hypothèse que le sapin baumier serait plus plastique en termes de sécurité et d'efficience, que les épinettes auraient un comportement fortement influencé par la sécurité et que le pin gris aurait une approche plus efficiente. Finalement, nous avons émis l'hypothèse que la sécurité (densité) serait contre proportionnelle à l'efficience (conductance volumétrique théorique Q).

Nos résultats ont démontré que la diminution du potentiel hydrique des sols a influencé contre proportionnellement l'efficience et la sécurité pour le sapin baumier et l'épinette blanche, mais que contrairement à nos hypothèses, l'augmentation du potentiel hydrique a augmenté la densité et a diminué l'efficience. Ces deux espèces ont donc démontré un comportement plastique entre l'efficience et la sécurité au gradient du potentiel hydrique des sols et ont effectué un ajustement de leur xylogénèse face à celui-ci. L'épinette noire et le pin gris n'ont pas été sensibles à l'étendue du gradient du potentiel hydrique des sols. Comme nous l'avons envisagé, dans le cas du sapin baumier et de l'épinette blanche, la réaction de l'augmentation de la conductance

théorique hydrique (efficience) a été inversement proportionnelle à la diminution de la densité (sécurité). Finalement, les réchauffements climatiques, en termes d'assèchement des sols froids et humides de la forêt boréale, semblent avoir plus d'impacts sur la croissance et la xylogénèse des semis du sapin baumier et de l'épinette blanche.

Ce faisant, il s'agit d'une contribution majeure à l'organisation des futurs travaux sylvicoles dans des régions aux sols froids et humides comparables à la forêt Montmorency. En effet, la recherche permettrait d'orienter ces travaux, qui pourraient adapter les mesures de reboisement par plantation selon les espèces et les gradients hydriques des sols.

Enfin, il aurait été particulièrement fructueux d'avoir un gradient de potentiel hydrique des sols plus étendu et plus sec afin de pouvoir nuancer l'analyse. Il aurait été aussi intéressant de l'appliquer à d'autres espèces de conifères ou d'arbres, ou encore à des individus matures.

Les limites de l'études

Bien que certaines de nos hypothèses étaient fondées, certains des résultats ont été contraires à nos prédictions. En effet, nous avons envisagé que la diminution du contenu en eau des sols diminuerait la conductance théorique volumétrique et augmenterait la densité. De plus, seulement deux espèces sur quatre ont répondu avec une modification de leur xylogénèse au gradient de stress hydriques : le sapin baumier et l'épinette blanche. Ceci dit, le manque de sensibilité de l'épinette noire et du pin gris est un résultat très intéressant qui suggère que ces espèces sont plus adaptées aux conditions variables. Le fait d'augmenter la durée de l'étude sur plusieurs années aurait sans aucun doute permis de mieux comprendre cette relation avec une meilleur robustesse.

L'établissement du dispositif expérimental dans la forêt Montmorency nous a permis d'effectuer cette étude sans craindre un effet de sécheresse régionale et sporadique qui aurait noyé les effets du dispositif et donc nuit à nos résultats en accentuant de manière trop importante la diminution du potentiel hydrique des sols. La localisation du dispositif dans cette région humide nous a permis de tester l'effet d'une sécheresse relative et absolue. Nos résultats confirment donc que les stress relatifs ne causent pas de problèmes de croissance, comme observé dans les régions déjà sèches ou même une légère baisse d'eau peut causer des réductions de croissance importante et une mortalité accrue (Allen *et al.* 2015).

Plusieurs protocoles ont été utilisés pour réaliser cette étude. Leur combinaison a de toute évidence augmenté la possibilité d'erreurs. Les valeurs positives du potentiel hydrique des sols en sont un bon exemple puisque qu'il est plus probable de calculer des valeurs négatives. Néanmoins, nous pouvons souligner qu'à notre connaissance aucune autre de recherche a testé l'impact de la diminution du contenu en eau par un système d'irrigation proportionnel dans des quantités préétablies, appliqué aux sols des parcelles sous couvert, dans un dispositif de cette envergure installée en forêt boréale. Ce point aveugle des recherches en dendroécologie a nécessité la mise en place de protocoles et de dispositifs d'analyse inédits et novateurs.

Au départ, l'effectif d'individus prélevés pour le traitement en laboratoire était de 200 individus, soit 50 de chaque espèce. Plusieurs erreurs de traitement en laboratoire ont détruit des échantillons. Il restait, au final, 10 sapins baumiers, 13 épinettes blanches, 15 épinettes noires et 25 pins gris. La réduction du nombre d'individus a été due au nombre de tests effectués avant de trouver une méthode rigoureuse et au fait que toutes les méthodes d'analyse sont destructrices.

Pistes d'ouverture

Dans un premier temps, si nous pouvions modifier notre expérience nous commencerions par subdiviser le dispositif expérimental en trois. Ces trois nouveaux dispositifs pourraient ensuite être démenagés dans des secteurs où l'activité sylvicole est importante et pour des conditions de climat et de sol différentes, comme par exemple la région de l'Abitibi Témiscamingue, le Saguenay-Lac-Saint-Jean et la Mauricie qui sont, avec le nord du Québec, les quatre régions aux plus grandes garanties d'approvisionnement en 2015-2018. Ceci permettrait d'avoir un gradient de potentiel hydrique des sols plus large avec des conditions climatiques et de propriétés de sols différentes.

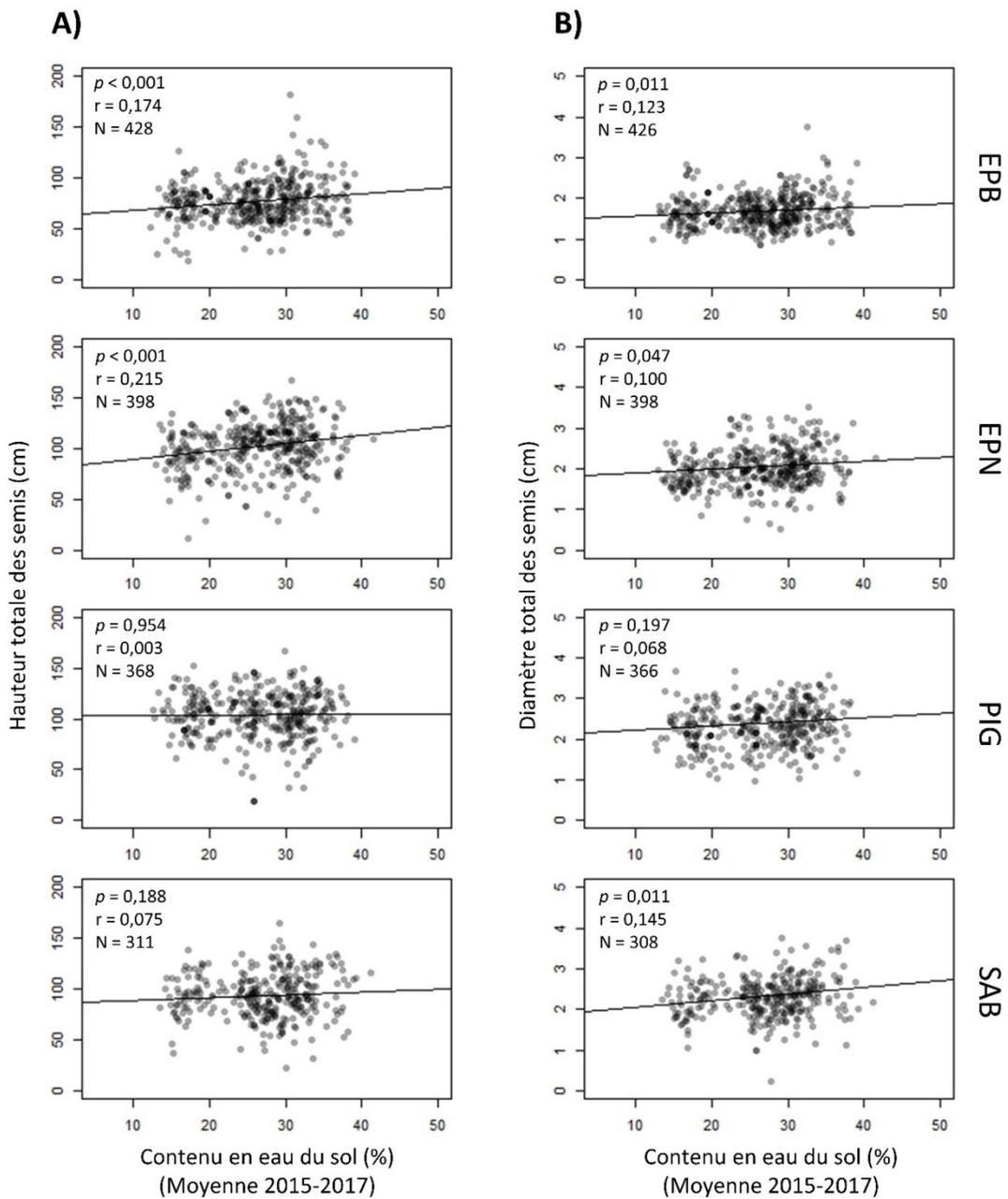
L'analyse en dendroécologie des disques des semis est laborieuse et a des coûts importants. Nous croyons que des méthodes comme des techniques d'imagerie par résonance magnétique IRM pourraient être moins laborieuses et effectuées à un coût inférieur en matériel et en temps. De plus, cette technique nous permettrait d'éviter les erreurs de traitement puisqu'elle est non-destructrice pour les échantillons et elle permettrait même de procéder à la conception de l'architecture hydraulique complète du semi étudié. Ce genre de proposition peut sembler difficile à imaginer, mais les équipements des hôpitaux dédiés à la recherche peuvent être loués dans des périodes de temps non-utilisées.

Finalement, l'analyse de la littérature montre quelques vides importants à combler surtout relativement à la croissance des semis. Peu de travaux se sont consacrés à l'effet des impacts environnementaux sur le parenchyme qui bien qu'il soit moins visible pour l'arbre mature, est omniprésent chez les semis de conifères. Dans le même ordre d'idées, peu de travaux ont impliqué les interactions complètes dans l'architecture hydraulique de l'arbre en introduisant les diverses ponctions latérales et les concepts de capacité d'absorption foliaire de l'eau.

ANNEXE A

RAPPORT MFFP 2018

Figure 4.1 Hauteur totale (A) et diamètre total (B) des semis par espèces (EPB : épinette blanche ; EPN : épinette noire ; PIG : pin gris ; SAB : sapin baumier) en fonction du contenu en eau des sols moyen pour l'ensemble des trois saisons de croissance (Houle et al., 2018).



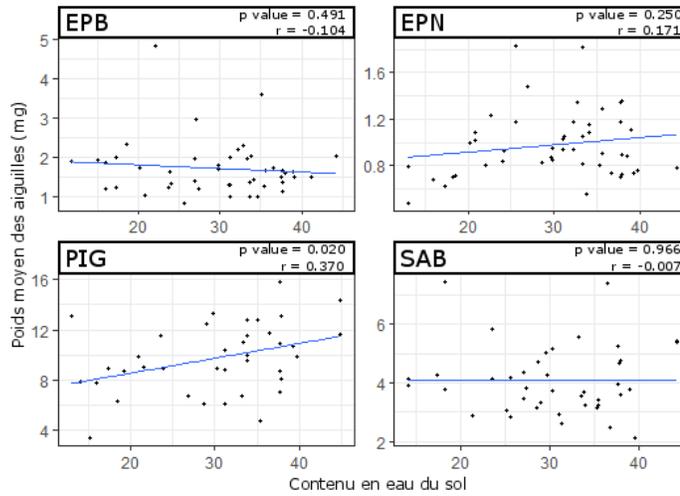


Figure 4.2 Le poids moyen des aiguilles par espèce (EPB : épinette blanche ; EPN : épinette noire ; PIG : pin gris ; SAB : sapin baumier) en fonction du contenu en eau du sol (Houle *et al.*, 2018).

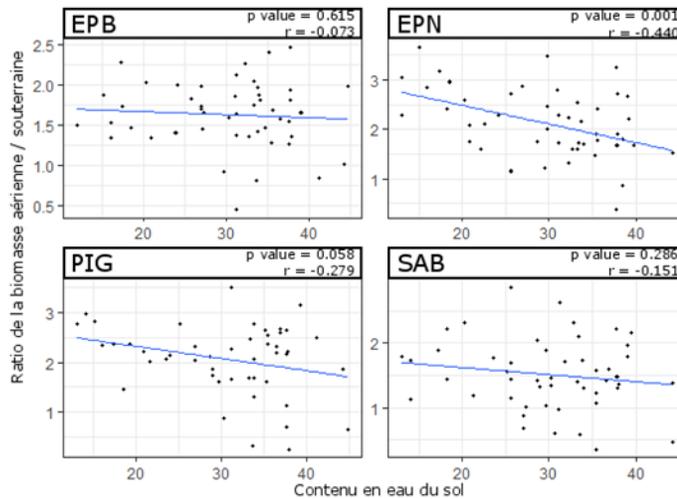


Figure 4.3 Ratio de la biomasse des aiguilles sur la biomasse souterraine par espèce (EPB : épinette blanche ; EPN : épinette noire ; PIG : pin gris ; SAB : sapin baumier) en fonction du contenu en eau du sol (Houle *et al.*, 2018).

ANNEXE B

DONNÉES BRUTES

1-DENDRO-PIN

espece	Tx	Densité	Q Total	$\psi S \text{ mpa } \bar{x}$	$\psi S \text{ mpa } \Delta 2$
PIG	60%	33.47	2.519E-25	-0.0064275	-0.00438073
PIG	60%	64.02	1.3147E-25	-0.0054651	-0.00457304
PIG	60%	48.52	3.347E-25	-0.00811507	-0.00460424
PIG	-100%	55.64	1.564E-24	-0.00116726	-0.00446513
PIG	150%	60.63	1.9346E-24	-0.01363867	-0.00023059
PIG	150%	40.68	2.949E-25	-0.0017092	-0.00877302
PIG	150%	67.75	7.3707E-25	-0.00905321	-0.02735895
PIG	80%	56.56	3.772E-25	-0.00227561	-0.00670782
PIG	80%	53.75	2.79E-25	-0.00199997	-0.00902313
PIG	150%	52.49	5.8799E-25	-0.0073663	-0.00184464
PIG	150%	41.43	2.369E-25	-0.0134632	-0.00421831
PIG	100%	52.94	4.395E-25	-0.06318183	-0.06396694
PIG	-100%	48.74	3.11E-25	-0.04351182	-0.04427862
PIG	-100%	50.93	3.138E-25	-0.0486657	-0.0490608
PIG	80%	53.57	5.543E-25	-0.00778986	-0.02433557
PIG	80%	51.32	1.7111E-24	-0.00638247	-0.009222
PIG	60%	47.7	5.023E-25	-0.02702551	-0.02449426
PIG	60%	56	7.963E-25	-0.02093972	-0.01874288
PIG	80%	53.4	6.693E-25	-0.00862635	-0.0150427
PIG	-100%	51.79	5.879E-25	-0.03739656	-0.04307245
PIG	-100%	55.48	1.7757E-24	-0.0057852	-0.01483988
PIG	60%	57.36	8.038E-25	-0.02094385	-0.02431445
PIG	40%	58.1	6.645E-25	-0.04232116	-0.04443448
PIG	150%	39.21	3.5247E-25	-0.01523977	-0.0343574
PIG	100%	53.99	1.4771E-25	-0.03844166	-0.04285778

2-DENDRO-EPN

ID	espece	Tx	Densité	Q Total	$\psi S \text{ mpa } \bar{x}$	$\psi S \text{ mpa } \Delta 2$
1690	EPN	40%	45.49	1.098E-25	-0.05746371	-0.05626019
1732	EPN	40%	41.8	6.558E-26	-0.0282371	-0.02594393
1855	EPN	60%	42.34	1.6756E-25	-0.0021769	-0.00339985
1898	EPN	-100%	40.58	3.33E-25	-0.01758203	-0.02243592
2268	EPN	150%	37.85	1.796E-25	-0.0114868	-0.00701048
2345	EPN	100%	62.55	1.6248E-25	-0.06369883	-0.0648413
2347	EPN	100%	37.94	5.1482E-25	-0.06385283	-0.06508072
2575	EPN	80%	44.25	1.1445E-25	-0.00855847	-0.00092819
2830	EPN	40%	29.18	1.3886E-25	-0.0033595	-0.00793256
2836	EPN	40%	40.14	1.8934E-25	-0.0054364	-0.01162862
2838	EPN	40%	39.68	3.305E-25	-0.0010979	-0.0044074
3124	EPN	-100%	36.5	1.8371E-25	-0.03654876	-0.04828074
3240	EPN	60%	48.57	2.9972E-25	-0.02811917	-0.03173688
3436	EPN	150%	39.37	2.1876E-25	-0.01145489	-0.01680534
3540	EPN	100%	39.47	4.481E-25	-0.03752016	-0.04111728

3-DENDRO-EPB

ID	espece	Tx	Densité	Q Total	$\psi S \text{ mpa } \bar{x}$	$\psi S \text{ mpa } \Delta$
1588	EPB	100%	49.49	3.2234E-25	-0.0221628	-0.02951035
1770	EPB	40%	39.45	4.007E-25	-0.0562096	-0.05624726
2054	EPB	150%	55.38	7.091E-26	-0.00944127	-0.00686102
2068	EPB	150%	60.06	2.0971E-25	-0.0038079	-0.00263293
2215	EPB	80%	51.53	1.4484E-25	-0.00192625	-0.0098124
2219	EPB	80%	62.81	1.7247E-25	-0.00203785	-0.01157588
2260	EPB	150%	55.92	3.291E-25	-0.007531	-0.00342844
2366	EPB	100%	48.96	3.4083E-25	-0.02630893	-0.02725827
2763	EPB	60%	44.78	8.315E-25	-0.02038797	-0.01854951
2991	EPB	80%	41.22	3.898E-25	-0.01020195	-0.01429678
3095	EPB	-100%	44.94	1.3628E-24	-0.03739656	-0.05438339
3363	EPB	40%	42.69	3.758E-25	-0.02638321	-0.03465527
3510	EPB	100%	38.67	1.1548E-24	-0.03742316	-0.04938455

4-DENDRO-SAB

ID	espece	Tx	Densité	Q Total	$\psi S \text{ mpa } \bar{x}$	$\psi S \text{ mpa } \Delta$
1705	SAB	0.4	35.41	2.25E-25	-0.05626	-0.05574
1979	SAB	-1	61.46	2.2E-25	-5.2E-05	-0.00475
2036	SAB	1.5	49.93	1.59E-25	-0.00245	-0.00056
2223	SAB	0.8	60.38	2.21E-25	-0.0006	-0.00896
2243	SAB	1.5	56.67	3.31E-25	-0.00539	-0.00073
2276	SAB	1.5	61.46	2.2E-25	-0.00495	-0.00537
2303	SAB	1.5	44.55	4.44E-25	-0.00803	-0.0028
2505	SAB	-1	37.16	5.69E-25	-0.0337	-0.03477
2659	SAB	0.8	50.64	1.67E-25	-0.0065	-0.01262
2859	SAB	0.4	43.43	1.91E-25	-0.00534	-0.01093
3009	SAB	0.8	39.04	3.3E-25	-0.02255	-0.02642
3452	SAB	1.5	51.85	4.27E-25	-0.02202	-0.01977

5-POTENTIEL SOL SAB

ID	Ov	$\psi m X$	$\psi m Y$	% mor	pw	\sqrt{Ov}	LOG MOR	$\psi m X$	$\psi m Y$	$\psi S \text{ Mpa}$
2036	30.99265	6.77000	0.80000	12.52026	34.37500	5.570	1.100	6.76633	0.79935	-0.024539
2223	15.41761	5.58000	0.84000	5.34145	21.91781	3.930	0.730	5.58200	0.83672	-0.00601608
2243	21.91648	5.49000	0.33000	8.09650	20.00000	4.680	0.910	5.48621	0.33055	-0.053929
2276	40.27243	5.49000	0.33000	16.57505	29.50820	6.350	1.220	5.48621	0.33055	-0.04950703
2303	47.69007	5.49000	0.33000	16.57505	29.50820	6.910	1.220	5.48621	0.33055	-0.08025103
2505	30.02390	0.43000	0.79000	9.22313	35.29412	5.480	0.960	0.42961	0.79282	-0.33696118
2659	25.16847	6.40000	0.81000	9.55548	37.83784	5.020	0.980	6.40010	0.80733	-0.06503638
3009	29.53381	2.02000	0.58000	10.36643	32.92683	5.430	1.020	2.02419	0.58237	-0.22549829
3452	43.35232	8.32000	0.79000	51.73176	75.40984	6.580	1.710	8.31737	0.79064	-0.22015136
3478	39.62757	4.85000	0.79000	41.84676	66.06786	6.300	1.620	4.85196	0.78592	-0.36792664

6-POTENTIEL SOL EPB

semis	Ov	$\psi m X$	$\psi m Y$	% mor	pw	$\sqrt{Ov} \cdot x$	LOG MOR	$\psi S \text{ mpa } \bar{x}$	$\psi m X$	$\psi m Y$
1588	46.6022059	7.66	0.27	60.3015075	74	6.83	1.78000	-0.0221628	7.6603774	0.2735849
1770	30.9485795	-0.92	0.76	27.5843308	50	5.56	1.44000	-0.0562096	-0.920658	0.7601597
2054	31.2066176	6.77	0.8	52.2152937	27.027027	5.59	1.72000	0.00944127	6.766328	0.7993469
2068	33.3503676	6.77	0.8	12.5202593	34.375	5.77	1.10000	0.0038079	6.766328	0.7993469
2215	17.0334559	5.58	0.84	4.83693661	20.5479452	4.13	0.68000	0.00192625	5.5820029	0.8367199
2219	17.1863636	5.58	0.84	4.83693661	20.5479452	4.15	0.68000	0.00203785	5.5820029	0.8367199
2260	46.4738971	5.49	0.33	16.5750529	29.5081967	6.82	1.22000	0.007531	5.4862119	0.3305515
2366	45.8279412	0.55	0.42	42.7076923	29.3478261	6.77	1.63000	-0.02630893	0.5534591	0.4245283
2763	11.9676471	-1	0.93	12.0992366	15.9235669	3.46	1.08000	-0.02038797	-1.000968	0.9267054
2991	28.5610294	2.02	0.58	5.80013976	20.5479452	5.34	0.76000	-0.01020195	2.0241896	0.5823657
3095	29.8029412	4.71	0.76	38.8297872	61.9047619	5.46	1.59000	-0.03739656	4.7097242	0.761611
3363	43.0940341	3.14	0.56	12.1153846	46.3768116	6.56	1.08000	-0.02638321	3.1427189	0.5609579
3510	38.0558824	4.85	0.79	41.8467583	66.0678643	6.17	1.62000	-0.03742316	4.8519594	0.7859216

7-POTENTIEL SOL EPN

1690	25.3852941	-0.92	0.76	23.7003058	51.7857143	5.04	1.37	-0.05746	-0.920658	0.7601597
1732	20.1889706	-0.92	0.76	7.64184979	23.4375	4.49	0.88000	-0.0282371	-0.920658	0.7601597
1855	20.0507353	8.02	0.8	26.7773742	32.6086957	4.48	1.43000	0.0021769	8.0237059	0.7957184
1898	31.5727273	2.86	0.29	13.01071	33.3333333	5.62	1.11000	-0.01758203	2.8553459	0.2924528
2268	33.5621324	5.49	0.33	8.09649703	20	5.79	0.91000	0.0114868	5.4862119	0.3305515
2345	34.8482955	0.55	0.42	86.8869936	66.1290323	5.9	1.94000	-0.06369883	0.5534591	0.4245283
2347	31.5292614	0.55	0.42	86.8869936	66.1290323	5.62	1.94000	-0.06385283	0.5534591	0.4245283
2575	32.5988971	6.4	0.81	7.66731644	27.2727273	5.71	0.88000	0.00855847	6.4000968	0.8073295
2830	21.9246324	4.83	0.81	15.4362416	25	4.68	1.19000	-0.0033595	4.8258345	0.8069666
2836	18.0220588	4.83	0.81	15.4362416	25	4.25	1.19000	-0.0054364	4.8258345	0.8069666
2838	20.8882353	4.83	0.81	8.18008878	20.2380952	4.57	0.91000	0.0010979	4.8258345	0.8069666
3124	31.8659091	4.71	0.76	38.8297872	61.9047619	5.64	1.59000	-0.03654876	4.7097242	0.761611
3240	25.8650568	1.88	0.87	4.83451097	37.0967742	5.09	0.68000	-0.02811917	1.876149	0.8682874
3436	40.1511029	8.32	0.79	18.2944259	40.2985075	6.34	1.26000	0.01145489	8.3173682	0.7906386
3540	37.8235294	4.85	0.79	41.8467583	66.0678643	6.15	1.62000	-0.03752016	4.8519594	0.7859216

8- POTENTIEL SOL PIG

1881	25.1360772	8.02	0.8	26.7773742	32.6086957	5.01	1.43	0.00643	8.0237059	0.7957184
1883	23.9129065	8.02	0.8	26.7773742	32.6086957	4.89	1.43	0.00547	8.0237059	0.7957184
1895	23.1889205	8.02	0.8	32.6411076	29.3333333	4.82	1.51	0.00812	8.0237059	0.7957184
1965	30.8863971	2.86	0.29	2.75650842	14.6067416	5.56	0.44	0.00117	2.8553459	0.2924528
1992	38.5221375	6.77	0.8	52.2152937	27.027027	6.21	1.72	0.01364	6.766328	0.7993469
2005	29.8440341	6.77	0.8	12.5202593	34.375	5.46	1.1	0.00171	6.766328	0.7993469
2075	30.7474265	6.77	0.8	12.0793788	45.7627119	5.55	1.08	-0.00905	6.766328	0.7993469
2133	13.2014706	5.58	0.84	5.34144692	21.9178082	3.63	0.73	-0.00228	5.5820029	0.8367199
2155	11.4441176	5.58	0.84	4.83693661	20.5479452	3.38	0.68	-0.00226	5.5820029	0.8367199
2251	46.1389706	5.49	0.33	16.5750529	29.5081967	6.79	1.22	0.00737	5.4862119	0.3305515
2296	37.8036765	5.49	0.33	8.09649703	20	6.15	0.91	0.01346	5.4862119	0.3305515
2372	46.7555147	0.55	0.42	86.8869936	66.1290323	6.84	1.94	-0.06318	0.5534591	0.4245283
2539	37.9823529	0.43	0.79	23.7738986	45.0704225	6.16	1.38	-0.04351	0.4296081	0.7928157
2554	31.640227	0.43	0.79	23.6053481	50	5.62	1.37	-0.04867	0.4296081	0.7928157
2557	38.8252371	6.4	0.81	52.8387097	46.2686567	6.23	1.72	-0.00779	6.4000968	0.8073295
2664	28.8704545	6.4	0.81	7.66731644	27.2727273	5.37	0.88	0.00638	6.4000968	0.8073295
2674	18.3177168	-1	0.93	7.84893268	21.9178082	4.28	0.89	-0.02703	-1.000968	0.9267054
2689	14.7830882	-1	0.93	8.91346779	16.2162162	3.84	0.95	-0.02094	-1.000968	0.9267054
2931	37.3974265	2.02	0.58	5.80013976	20.5479452	6.12	0.76	-0.00863	2.0241896	0.5823657
3065	29.7716912	4.71	0.76	38.8297872	61.9047619	5.46	1.59	-0.03740	4.7097242	0.761611
3101	30.6863971	4.71	0.76	67.4766355	30.4878049	5.54	1.83	-0.00579	4.7097242	0.761611
3222	34.2463235	1.88	0.87	3.17236517	31.5068493	5.85	0.5	-0.02094	1.876149	0.8682874
3279	36.5669118	3.14	0.56	48.1051817	60.3773585	6.05	1.68	-0.04232	3.1427189	0.5609579
3402	50.5110294	8.32	0.79	63.3693972	72.972973	7.11	1.8	-0.01524	8.3173682	0.7906386
3543	35.5676471	4.85	0.79	41.8467583	66.0678643	5.96	1.62	-0.03844	4.8519594	0.7859216

BIBLIOGRAPHIE

- Allen, C.D., Breshears, D.D. and McDowell, N.G., 2015. *On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene*. *Ecosphere*, 6(8), pp.1-55.
- Anfodillo, T, Deslauriers, A, Menardi, R, Tedoldi, L, Petit, G, Rossi, S, 2012. *Widening of xylem conduits in a conifer tree depends on the longer time of cell expansion downwards along the stem*. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 63, No. 2, pp. 837–845
- Arbellay, E., P. Fonti and M. Stoffel (2012). "*Duration and extension of anatomical changes in wood structure after cambial injury*." *J Exp Bot* 63(8): 3271-3277.
- Balducci, L., A. Deslauriers, A. Giovannelli, S. Rossi and C. B. Rathgeber (2013). "*Effects of temperature and water deficit on cambial activity and woody ring features in Picea mariana saplings*." *Tree Physiol* 33(10): 1006-1017.
- Balducci L., Deslauriers A., Giovannelli A., Beaulieu M., Delzon S., Rossi S. & Rathgeber C.B.K. (2015) *How do drought and warming influence survival and wood traits of Picea mariana saplings?* *Journal of Experimental Botany* 66, 377–389.

- Balducci L, Cuny HE, Rathgeber CBK, Deslauriers A, Giovannelli A, Rossi S (2016) *Compensatory mechanisms mitigate the effect of warming and drought on wood formation*. Plant Cell Environ 10.1111/pce.12689
- Bates, B. Kundzewicz, S. Wu et J. P. Palutikof, éd., 2008: *Le changement climatique et l'eau*. Document technique publié par le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat, Secrétariat du GIEC, Genève, 236 p.
- Belien, E., S. Rossi, H. Morin and A. Deslauriers (2012). "*Xylogenesis in black spruce subjected to rain exclusion in the field*" 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.
- Björn H, Inger E, 1998. *Age-age correlations for tracheid length and wood density in Pinus sylvestris*. 1 Department of Forest Yield Research, Swedish. University of Agricultural Sciences. Can. J. For. Res. 28: 1373–1379. 9p
- Burns, Russell M., and Barbara H. Honkala, tech. coords. 1990. *Silvics of North America: 1. Conifers. Agriculture Handbook 654*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. vol. 1, 675 p.
- Cauboue, M. et D. Malenfant. 1988. *Le reboisement au Québec - Exigences écologiques des épinettes (Picea), des pins (Pinus) et des mélèzes (Larix) plantés au Québec*. Les publications du Québec. 90 p.
- Cauboue, M. 2007. *Description écologique des forêts du Québec*. Centre collégial de développement de matériel didactique. 294 p.

Carvalho A, Nabais C, Vieira J, Rossi S, Campelo F, 2015. *Plastic Response of Tracheids in Pinus pinaster in a Water-Limited Environment: Adjusting Lumen Size instead of Wall Thickness*. CFE–Centre for Functional Ecology, Department of Life Sciences, University of Coimbra, Calçada Martim de Freitas, 3000–456, Coimbra, Portugal. PLoS ONE 10(8): e0136305. doi:10.1371/journal.pone.0136305. 8P

Chun Liang, Louise Filion, and Luc Cournoyer, 1997. *Wood structure of biotically and climatically induced light rings in eastern larch (Larix laricina)*. Centre d'études Nordiques. Université Laval. Sainte-Foy. Can. J. For. Res. 27: 1538–1547

Clémentine Pernota, Nelson Thiffault, Annie DesRochers, 2018. *Contribution of adventitious vs initial roots to growth and physiology of black spruce seedlings*. Institut de recherche sur les forêts. Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue. 10.1111/ppl.12735

- Cocozza, C., A. Giovannelli, B. Lasserre, C. Cantini, F. Lombardi and R. Tognetti (2012). "A novel mathematical procedure to interpret the stem radius variation in olive trees." *Agricultural and Forest Meteorology* 161: 80-93.
- Cochard H, Bréda N, Aussenac G, Granier A. 1992. *Vulnerability to air embolism of three european species (Quercus petraea (Matt) Liebl, Q. pubescens Willd, Q. robur L).* *Annals of Forest Science* 49, 225–233.
- Cochard H, Coll L, Roux XL, Améglio T. 2002. *Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut.* *Plant Physiology* 128, 282–290.
- Cochard H, Damour G, Bodet C, Tharwat I, Poirier M, Améglio T. 2005. *Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves.* *Physiologia Plantarum* 124, 410–418.
- Cochard H, Badel E, Herbette S, Delzon S, Choat B, Jansen S. 2013. *Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: a critical review.* *Journal of Experimental Botany* 64: 4779–4791
- Deslauriers A, Morin H. 2005. *Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables.* *Trees* **19**: 402–408.
- Deslauriers A, Morin H, Begin Y. 2003. *Cellular phenology of annual ring formation of Abies balsamea in the Quebec boreal forest (Canada).* *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 190–200.

- Deslauriers A, Rossi S et Anfodillo T. 2007. *Dendrometer and intra-annual tree growth: What kind of information can be inferred?* Dendrochronologia, 25 : 113-124.
- Deslauriers A, Morin H, Urbinati C et Carrer M. 2003. *Daily weather response of balsam fir (Abies balsamea (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Quebec (Canada)*. Trees - Structure and Function, 17: 477–484.
- Deslauriers A, Anfodillo T, Rossi S et Carraro V. 2007. *Using simple causal modeling to understand how water and temperature affect daily stem radial variation in trees*. Tree Physiology, 27: 1125-1136.
- D'Orangeville, L., B. Cote, D. Houle and H. Morin (2013). "*The effects of throughfall exclusion on xylogenesis of balsam fir.*" Tree Physiol 33(5): 516-526.
- D'Orangeville L, Duchesne L, Houle D, Kneeshaw D, Côté B, Pederson N (2016) *Northeastern North America as a potential refugium for boreal forests in a warming climate*. Science. Vol 352, Issue 6292
- Duchesne, L. and D. Houle (2011). "*Modelling day-to-day stem diameter variation and annual growth of balsam fir (Abies balsamea (L.) Mill.) from daily climate.*" Forest Ecology and Management 262(5): 863-872.
- Duchesne, L., D. Houle and L. D'Orangeville (2012). "*Influence of climate on seasonal patterns of stem increment of balsam fir in a boreal forest of Québec, Canada.*" Agricultural and Forest Meteorology 162-163: 108-114.

- Emmanuel Defays, 1996. *Bois juvénile et sylviculture du douglas*. Centre Luxembourgeois de l'Université Libre de Bruxelles. Bruxelles. 15p
- Frossard, J. S. and A. Lacoïnte (2014). "*Les variations saisonnières de l'utilisation du carbone chez les arbres au stade végétatif, en zone tempérée (revue bibliographique)*." Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques 135(1): 9-24.
- Gricar, J., P. Prislan, V. Gryc, H. Vavrcik, M. de Luis and K. Cufar (2014). "*Plastic and locally adapted phenology in cambial seasonality and production of xylem and phloem cells in Picea abies from temperate environments*." Tree Physiol 34(8): 869-881.
- González de Andrés, E., Camarero, J.J., Blanco, J.A., Imbert, J.B., Lo, Y.H., Sangüesa-Barreda, G. and Castillo, F.J., 2018. *Tree-to-tree competition in mixed European beech–Scots pine forests has different impacts on growth and water-use efficiency depending on site conditions*. Journal of Ecology, 106(1), pp.59-75.
- Hébert F, Boucher JF, Bernier P, Lord D, 2006. *Growth response and water relations of 3-year-old planted black spruce and jack pine seedlings in site prepared lichen woodlands*. Forest Ecology and Management 223(1-3):226-236
- Hong Z, Fries A, Wu X, 2015. *Age trend of heritability, genetic correlation, and efficiency of early selection for wood quality traits in Scots pine*. Swedish University of Agricultural Sciences. Can. J. For. Res. 45: 817–825. 9p

- Houle, D., A. Bouffard, L. Duchesne, T. Logan and R. Harvey (2012). *"Projections of Future Soil Temperature and Water Content for Three Southern Quebec Forested Sites."* Journal of Climate 25(21): 7690-7701.
- Houle, D., L. D'Orangeville, L. Duchesne, S. Legault et B. Coter (2018). *Vulnérabilité de la forêt québécoise à la sécheresse : Effet de la sécheresse sur la régénération des conifères boréaux.* Rapport final, Présenté au ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP), Direction de la recherche forestière. 24p.
- Hyllen G, 1998. *Age trends in genetic parameters of wood density in young Norway spruce.* Norwegian Forest Research Institute, Høskoleveien 12, N-1432 Ås, Norway. 9p.
- Jagels Richard and Visscher George E, 2006. *A Synchronous Increase in Hydraulic Conductive Capacity and Mechanical Support in Conifers with Relatively Uniform Xylem Structure.* American Journal of Botany, Vol. 93, No. 2 pp. 179-187 Published by: Botanical Society of America, Inc.
- Jyske, T., M. Manner, H. Mäkinen, P. Nöjd, H. Peltola and T. Repo (2011). *"The effects of artificial soil frost on cambial activity and xylem formation in Norway spruce."* Trees 26(2): 405-419.
- Ko Heinrichs, D., J. C. Tardif and Y. Bergeron (2007). *"Xylem production in six tree species growing on an island in the boreal forest region of western Quebec, Canada."* Canadian Journal of Botany 85(5): 518-525.
- Laurent Astrade, Cécile Miramont, 2010. *Panorama de la Dendrochronologie en France.* Coordinateurs : Laurent Astrade ; Miramont, Cécile. Collection EDYTEM, pp.226, Collection Edytem, n° 11, 978-2-918435-03-7.

Lenz P, Cloutier A, MacKay J, Beaulieu J, 2009. *Genetic control of wood properties in Picea glauca — an analysis of trends with cambial age*. Laval University, Department for Wood Science and Forestry. Can. J. For. Res. 40: 703–715

Lintunen, A., Paljakka, T., Salmon, Y. and Hölttä, T. (2018). *Belowground hydraulic conductance in a mature boreal Scots pine tree*. Acta Hortic. 1222, 103-108

- Lupi, C., H. Morin, A. Deslauriers and S. Rossi (2010). "*Xylem phenology and wood production: resolving the chicken-or-egg dilemma.*" *Plant Cell Environ* 33(10): 1721-1730.
- Lupi, C., S. Rossi, J. Vieira, H. Morin and A. Deslauriers (2014). "*Assessment of xylem phenology: a first attempt to verify its accuracy and precision.*" *Tree Physiol* 34(1): 87-93.
- Majou, Hassan Al. 2008. *Étude et prédiction des propriétés de rétention en eau des sols : Prise en compte de la composition et de l'état structural du sol.* Sciences de la Terre. Université d'Orléans.
- McCulloh, K. A., J. Petitmermet, A. Stefanski, K. E. Rice, R. L. Rich, R. A. Montgomery and P. B. Reich (2016). "*Is it getting hot in here? Adjustment of hydraulic parameters in six boreal and temperate tree species after 5 years of warming.*" *Glob Chang Biol* 22(12): 4124-4133.
- Megan L. Miller M, Johnson. 2017. *Vascular development in very young conifer seedlings: Theoretical hydraulic capacities and potential resistance to embolism.* *American journal of botany.* 104 (7): 979 – 992
- Mvolo S, Koubaa A, Beaulieu J, Cloutier A, 2015. *Variation in Wood Quality in White Spruce (Picea Glauca (Moench) Voss). Part I. Defining the Juvenile–Mature Wood Transition Based on Tracheid Length.* Chaire de Recherche du Canada en Valorisation, Caractérisation et Transformation du Bois. Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue. Rouyn-Noranda. *Forests*, 6(1), 183-202
- N Katerji, Pg Schoch, P Rimgoto, Jc L'Hotel, B Brunel, et al. 1990. *Diagnostic des périodes de contrainte hydrique chez des plantes d'aubergine cultivées en serre,*

au moyen des microvariations des tiges. Agronomie, EDP Sciences, 1990, 10 (7), pp.541-549.

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.

OMNR. 2003. *Silviculture Guide to Managing Spruce, Fir, Birch, and Aspen Mixedwoods in Ontario's Boreal Forest*. Version 1.0. Ont. Min. Nat. Resour., Queen's Printer for Ontario. 382 pp.

Parent S, Ruel JC, 2002. *Chronologie de la croissance chez des semis de sapin baumier (Abies balsamea (L.) Mill.) après une coupe à blanc avec protection de la régénération*. vol. 78, no. 6, *The Forestry Chronicle*

Parrot L, 1960. *De la variabilité génétique de la densité du bois chez l'Epicéa (« Picea excelsa » Link)*. Ingénieur forestier. Université Laval, Québec. 225p

- Pellizzari, E., J. J. Camarero, A. Gazol, G. Sanguesa-Barreda and M. Carrer (2016). *"Wood anatomy and carbon-isotope discrimination support long-term hydraulic deterioration as a major cause of drought-induced dieback."* Glob Chang Biol 22(6): 2125-2137.
- Petit, G., T. Anfodillo, V. Carraro, F. Grani and M. Carrer (2011). *"Hydraulic constraints limit height growth in trees at high altitude."* New Phytol 189(1): 241-252.
- Pitterman J, Sperry J, 2006. *Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem.* Plant, Cell and Environment 29, 1618–1628.
- Poutou Estelle, 2003. *Etude numérique du rôle des interactions entre la surface et l'atmosphère dans le cadre d'un changement climatique aux hautes latitudes nord.* Sciences de la Terre. Université Joseph-Fourier - Grenoble I.
- Pratt B, Jacobson A. 2016. *Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics.* Plant cell environment. Volume40, Issue6 Special Issue: Special Issue on Water Transport
- Qiao Zeng, Sergio Rossi and Bao Yang, 2018. *Effects of Age and Size on Xylem Phenology in Two Conifers of Northwestern China,* Frontiers in Plant Science, 8
- Rainville A, 2015. *L'amélioration des arbres au Québec : un outil de performance industrielle et environnementale.* Note de recherche forestière n° 127. Gouv.QC. 8p.

- Robinson, D.E., Wagner, R.G., Bell, F.W. and Swanton, C.J., 2001. *Photosynthesis, nitrogen-use efficiency, and water-use efficiency of jack pine seedlings in competition with four boreal forest plant species*. Canadian Journal of Forest Research, 31(11), pp.2014-2025
- Rossi S, Anfodillo T, Menardi R. 2006a. *Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems*. IAWA Journal 27: 89–97.
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Morin H, Saracino A, Motta R, Borghetti M. 2006. *Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length*. New Phytologist 170: 301–310.
- Rossi S, Deslauriers A, Anfodillo T, Carrer M, 2007. *Age-dependent xylogenesis in timberline conifers*. New phytologist. Volume177, Issue1. Pages 199-208
- Rossi S, Simard S, Rathgeber CBK, Deslauriers A, De Zan C .2009. *Effects of a 20-day-long dry period on cambial and apical meristem growth in Abies balsamea seedlings*. Trees 23:85–93
- Rosner S, Klein A, Ulrich M, Karlson B, 2011. *Tradeoffs between hydraulic and mechanical stress responses of mature Norway spruce trunk wood*. 1Institute of Botany, Department of Integrative Biology, University of Natural Resources and Applied Life Sciences, BOKU Vienna, Gregor Mendel Strasse. Tree Physiol. 8p.
- Roskilly, B., Keeling, E., Hood, S., Giuggiola, A. and Sala, A., 2019. *Conflicting functional effects of xylem pit structure relate to the growth-longevity trade-off in a conifer species*. Proceedings of the National Academy of Sciences, p. 734.
- Rzepecki.A, Thomas.T, 2018. *A new Fiji-plugin for visualizing intra-annual density fluctuations and analyzing intra-annual theoretical volumetric flow rate*

fluctuations along wood cross-sections. Geobotany, Faculty of Regional and Environmental Sciences, University of Trier, Behringstraße 21, 54296 Trier, Germany. 8P.

Sané de Parcevaux, Laurent Huber, 2007. Bioclimatologie: Concepts et applications, Livre, Editions Quae. Versailles. 315p

Savidge, R. A. (2014). "Cell biology of bordered-pit formation in balsam-fir trees." Botany 92(7): 495-511.

Simonneau T, Ollat N, Pellegrino A, Lebon E, 2014. *Contrôle de l'état hydrique dans la plante et réponses physiologiques de la vigne à la contrainte hydrique*. INRA, Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux. Innovations Agronomiques. 13-32

Sherwood, S. and Q. Fu (2014). "Climate change. A drier future?" Science 343(6172): 737-739.

Thibeault-Martel, 1998. *L'activité cambiale et la xylogénèse des tiges et des racines d'Abies balsamea (L.) MILL, et de Picea mariana (MILL.) B.S.P*. Université du Québec. Chicoutimi. 77p

- Thibeault-Martel, M., C. Krause, H. Morin and S. Rossi (2008). "*Cambial activity and intra-annual xylem formation in roots and stems of Abies balsamea and Picea mariana.*" *Ann Bot* 102(5): 667-674.
- Tixier Aude, 2013. *Physique et biologie moleculaire de la vulnerabilite du xyleme a la cavitation.* Sciences agricoles. Universite Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II.
- Tyree MT. 1997. *The Cohesion–Tension theory of sap ascent: current controversies.* *Journal of Experimental Botany*, 48: 1753–1765.
- Tyree MT. Zimmermann MH. 2002. *Hydraulic Architecture of Whole Plants and Plant Performance Xylem Structure and the Ascent of Sap* © Springer-Verlag Berlin Heidelberg
- Wang, X., C. Wang, Q. Zhang and X. Quan (2010). "*Heartwood and sapwood allometry of seven Chinese temperate tree species.*" *Annals of Forest Science* 67(4): 410-410.
- Watt M, Sorensson C, Cown D, Heidi S, 2010. *Determining the main and interactive effect of age and clone on wood density, microfibril angle, and modulus of elasticity for Pinus radiata.* Fendalton, Christchurch, New Zealand. *Can. J. For. Res.* 40: 1550–1557. 8p
- White F, 2011. *Fluid Mechanics.* McGraw-Hill Companies, Inc., 1221 Avenue of the Americas, New York, NY 10020. Copyright ©. 885p

- Weligepolage, K., A. S. M. Gieske, C. van der Tol, J. Timmermans and Z. Su (2012). *"Effect of sub-layer corrections on the roughness parameterization of a Douglas fir forest."* Agricultural and Forest Meteorology 162-163: 115-126.
- Williamson, T.B.; Colombo, S.J.; Duinker, P.N.; Gray, P.A.; Hennessey, R.J.; Houle, D.; Johnston, M.H.; Ogden, A.E.; Spittlehouse, D.L. 2009. *Les changements climatiques et les forêts du Canada : des impacts à l'adaptation.* Réseau de gestion durable des forêts et Service canadien des forêts, Centre de foresterie du Nord, Edmonton (Alberta). 112 p.
- Wolken J.M, Landhäusser S.M, Lieffers V.J, and Silins U. 2011. *Seedling growth and water use of boreal conifers across different temperatures and near-flooded soil conditions.* Department of Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, Canada. 10 p.
- Yi, K., D. Dragoni, R. P. Phillips, D. T. Roman and K. A. Novick (2017). *"Dynamics of stem water uptake among isohydric and anisohydric species experiencing a severe drought."* Tree Physiol.
- Zimmermann. MH, 1978. *Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees.* Harvard University Can. J. Bot. 56: 236-2295, 8p.
- Zimmermann MH, Meinzer FC, Benkert R, Zhu JJ, Schneider H, G. G, Kuchenbrod E et Haase A. 1994. *Xylem water transport: is the available evidence consistent with the cohesion theory?* Plant, Cell and Environment, 17: 1169-1118
- Zweifel R, Zimmermann L, Zeugin F et Newbery DM. 2006. *Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism.* Journal of Experimental Botany, 57: 1445–1459.