

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ À  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES

par  
BOUCHRA YAAKOUBD  
B.Sc. en Biologie végétale

RELATIONS HYDRIQUES  
ET FORMATION DES RACINES ADVENTIVES CAULINAIRES  
CHEZ DES SEMIS D'ÉPINETTE NOIRE  
(*PICEA MARIANA* (MILL.) B.S.P.)

Mars 97



### Mise en garde/Advice

Afin de rendre accessible au plus grand nombre le résultat des travaux de recherche menés par ses étudiants gradués et dans l'esprit des règles qui régissent le dépôt et la diffusion des mémoires et thèses produits dans cette Institution, **l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** est fière de rendre accessible une version complète et gratuite de cette œuvre.

Motivated by a desire to make the results of its graduate students' research accessible to all, and in accordance with the rules governing the acceptance and diffusion of dissertations and theses in this Institution, the **Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** is proud to make a complete version of this work available at no cost to the reader.

L'auteur conserve néanmoins la propriété du droit d'auteur qui protège ce mémoire ou cette thèse. Ni le mémoire ou la thèse ni des extraits substantiels de ceux-ci ne peuvent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

The author retains ownership of the copyright of this dissertation or thesis. Neither the dissertation or thesis, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

## REMERCIEMENTS

J'aimerais adresser mes sincères remerciements à mon directeur de recherche, le Dr. Daniel Lord qui par ses qualités personnelles a su créer une ambiance amicale entre nous et rendre mon travail profitable à ma formation, merci aussi pour ses judicieux conseils, sa patience proverbiale et la confiance qu'il a manifesté à mon égard en me confiant la réalisation de ce projet. Je tiens à remercier également le Dr. Pierre-Yves Bernier du Centre de Foresterie des Laurentides qui a contribué efficacement à l'orientation du projet et qui malgré ses nombreuses occupations a toujours fait preuve d'une grande disponibilité et une grande patience pour répondre à mes questions, discuter mes résultats, diriger mon stage et corriger mon mémoire, merci aussi pour ses précieux conseils, pour les appareils de mesures qu'il nous a fourni et sans lesquels ce travail n'aurait pu se poursuivre.

Mes remerciements aussi à M. Jacques Allaire, Agr., et M. Daniel Gagnon, technicien horticole, pour leur précieuse aide technique et organisationnelle qu'ils ont fourni et qui ont su rendre mon travail agréable et profitable en créant une ambiance amicale entre nous. Je remercie également M. Denis Walsh, Maître en ressources renouvelables.

Tous les membres du Groupe de la Recherche en Productivité Végétale (GRPV) de l'Université du Québec à Chicoutimi sont remerciés pour leur accueil.

Mes remerciements sont adressés aussi au Dr. Réjean Gagnon pour la bourse de financement de recherche du Consortium de Recherche de la Forêt Boréale Commerciale et du Groupe de Recherche sur la Productivité Végétale qu'il m'a accordé.

J'aimerais aussi remercier l'Agence Canadienne pour le Développement International pour la bourse d'étude qu'elle m'a offerte.

Mes frères et amis Abdel-Ilah, Noureddine et Aziz sont vivement remerciés pour leur encouragements, leurs conseils et leur soutien.

Mes remerciements aussi pour M. Mohamed El Habib Ennaji, M. Moulay Mustapha Ennaji et M. Moulay Abdelouahed Ennaji pour leurs encouragements.

Enfin, je remercie mes parents d'avoir accepté, supporté et respecté mon choix, mes frères et sœurs, pour leurs encouragements et leur soutien.

## RÉSUMÉ

Les critères de qualité utilisés au Québec lors de l'évaluation d'une population de semis d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) produits pour le reboisement ne tiennent pas compte de la présence avant plantation d'un système racinaire adventif caulinaire. Pourtant, les arbres adultes sont tous dotés d'un tel système racinaire.

L'objectif principal de cette étude est de vérifier l'influence de la présence des racines adventives sur l'état physiologique, particulièrement le statut hydrique des semis d'épinette noire pour différents contenus en eau du substrat, à deux stades phénologiques et sous des conditions contrôlées en serre. Pour ce faire, des semis d'un an ont été plantés à deux profondeurs (au collet et avec une partie de la tige enfouie) et maintenus à trois niveaux de contenu en eau du substrat (22%, 66% et 100% de la capacité maximale de rétention en eau par le substrat) dans un mélange de tourbe-vermiculite 2:1 (v/v). Un plant pot-traitement et chaque pot-traitement était distribué aléatoirement selon un dispositif en bloc-aléatoire complet. Le dispositif expérimental était composé de trois blocs-répétitions, à raison de 18 plants par bloc résultant de la combinaison de trois traitements hydriques du substrat, deux phénotypes de semis et trois dates d'échantillonnage. Le contenu en eau du substrat a été maintenu par gravimétrie à l'aide d'un système automatisé. Les récipients étaient pesés et ajustés à leur consigne de contenu relatif en eau deux fois par semaine.

Les objectifs ont été testés pendant la phase de croissance en hauteur de la tige et la phase de dormance. Les semis ont été cultivés pendant 67 semaines, incluant deux cycles de croissance, dont chacun comprend 9 semaines de croissance en hauteur de la tige, 2 semaines de mise en dormance et 11 semaines pour la période de dormance des semis. La dormance a été induite par une réduction de la photopériode de 16 à 8 heures. La température ambiante jour/nuit a été maintenue à 20°C/15°C.

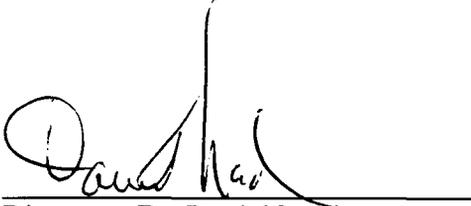
Les composantes du potentiel hydrique tissulaire et la conductance stomatique des semis ont été évaluées en fonction de la présence ou de l'absence des racines adventives et du contenu en eau du substrat. Les composantes du potentiel hydrique estimées en utilisant la technique des courbes pression-volume incluent les potentiels osmotiques à turgescence complète ( $\Psi_{\pi FT}$ )

et au point de perte de turgescence ( $\psi_{\pi TLP}$ ), ainsi que leurs différence ( $\Delta\psi_{\pi}$ ), le contenu relatif en eau au point de perte de turgescence ( $RWC_{TLP}$ ), la fraction d'eau symplastique ( $\theta_{symp}$ ) et le module d'élasticité pris en pleine turgescence ( $\epsilon_{max}$ ). Les autres variables des relations hydriques qui ont aussi été mesurées sont la conductance stomatique ( $g_s$ ) et les potentiels hydriques du xylème au préaube ( $\psi_{xp}$ ) et à midi ( $\psi_{xm}$ ).

Les plants avec racines adventives n'ont pas montré d'avantages physiologiques au plan du statut hydrique par rapport aux plants sans racines adventives. Les seules différences significatives ont été notées au niveau de la fraction symplastique d'eau durant la phase de croissance en hauteur des semis. La fraction plus élevée chez les semis portant des racines adventives semble être reliée à la nouvelle expansion cellulaire nécessitée par la formation des racines adventives.

Les résultats montrent aussi que la dynamique périodique des paramètres des relations hydriques est étroitement reliée aux changements phénologiques. Enfin, cette étude a confirmé la forte capacité de l'épinette noire à tolérer un dessèchement important du substrat.

  
Étudiante: Bouhra Yakoubd

  
Directeur: Dr. Daniel Lord

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ii
RÉSUMÉ.....	iv
TABLE DES MATIÈRES.....	vi
Liste des figures .....	viii
Liste des tableaux.....	x
CHAPITRE I: INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE II: MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	9
2.1 MATÉRIEL VÉGÉTAL ET DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL.....	10
2.2 TRAITEMENT HYDRIQUE DU SUBSTRAT.....	15
2.3 MESURES DES PARAMÈTRES DES RELATIONS HYDRIQUES.....	18
2.4 MESURES DE CROISSANCE.....	21
2.5 TRAITEMENT DES DONNÉES.....	22
CHAPITRE III: RÉSULTATS.....	24
3.1 RACINES ADVENTIVES.....	25
3.2 CONDUCTANCE STOMATIQUE ( $g_s$ ) ET POTENTIELS HYDRIQUES ( $\psi_x$ ).....	25
3.3 PARAMÈTRES DES RELATIONS HYDRIQUES.....	31
3.4 PARAMÈTRES DE CROISSANCE.....	36
CHAPITRE IV: DISCUSSION.....	45
4.1 PARAMÈTRES DES RELATIONS HYDRIQUES.....	46
4.1.1 PÉRIODE DE CROISSANCE EXPONENTIELLE.....	46
4.1.2 PÉRIODE DE DORMANCE.....	51
4.2 RACINES ADVENTIVES ET PARAMÈTRES DE CROISSANCE.....	54
CHAPITRE V: CONCLUSION.....	59
CHAPITRE VI: RÉFÉRENCES.....	61

ANNEXE I: LISTE DES ABRÉVIATIONS.....	77
ANNEXE II: MODÈLE DE COURBE PRESSION-VOLUME.....	79

## LISTE DES FIGURES

Figure	Page	
2.1	Schéma du dispositif expérimental pour chacune des deux phases de l'expérience. Chaque rectangle Rx représente un bloc-répétition composé de 18 pots-traitements Rx;y, résultant d'une combinaison du contenu en eau du substrat, du phénotype de semis et de la date d'échantillonnage attribué aléatoirement à un pot. C1;2;...;9 = récipients contrôleurs, B1;...;n = plants de bordure, R1;2;3 = les trois blocs-répétition et R1;1,..., R1;18 = plants expérimentaux dans un bloc-répétition.....	13
2.2	Schéma du système d'arrosage automatisé.....	17
3.1	Racines adventifs présentes sur la tige des semis d'épinette noire durant la période de croissance en hauteur de la tige. T = tige, Hyp = hypocotyle, Ra.adv = racines adventives et Ra.I = racines initiales.....	26
3.2	Variation du (A, D) potentiel hydrique du xylème au préaube ( $\psi_{xp}$ ), (B, E) potentiel hydrique du xylème à midi ( $\psi_{xm}$ ) et (C, F) conductance stomatique ( $g_s$ ) en fonction de la date d'échantillonnage, durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (tableau 2.3) et les barres associés aux points représentent l'erreur standard. Les lettres différentes au dessus des points indiquent une différence significative à $p=0,05$ .....	30
3.3	Variation du (A) potentiel osmotique au point de perte de turgescence ( $\psi_{\pi TLP}$ ), (B) potentiel osmotique à pleine turgescence ( $\psi_{\pi FT}$ ), (C) amplitude osmotique ( $\Delta\psi_{\pi}$ ), (D) contenu relatif en eau au point de perte de turgescence ( $RWC_{TLP}$ ), (E) module d'élasticité maximum ( $\epsilon_{max}$ ) et (F) de la fraction d'eau symplastique ( $\theta_{symp}$ ) en fonction de la date d'échantillonnage, durant la période de croissance en hauteur de la tige. Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (tableau 2,3) et les barres associées aux points représentent l'erreur standard. Les lettres différentes au dessus des points indiquent une différence significative à $p=0,05$ .....	33
3.4	Variation de (A, B) la fraction d'eau symplastique ( $\theta_{symp}$ ) en fonction de la date d'échantillonnage (selon (A) les différents traitements hydriques du substrat et (B) les deux phénotypes de semis) durant la période de croissance en hauteur de la tige, du (C) potentiel osmotique à pleine turgescence ( $\psi_{\pi FT}$ ) et du (D) module d'élasticité maximum ( $\epsilon_{max}$ ) en fonction de la date d'échantillonnage pendant la période de dormance.	

- Chaque point correspond à la moyenne de “n” mesures (tableau 2.3) et les barres associées aux points représentent l'erreur standard. Les lettres différentes au dessus des points indiquent une différence significative à  $p=0,05$ .....35
- 3.5 Variation de la hauteur caulinaire des semis en fonction de la date d'échantillonnage, durant la période de croissance en hauteur de la tige, pour (A) les différents traitements hydriques du substrat et (B) les deux phénotypes de semis (avec et sans racines adventives (Ra.adv.)). Chaque point correspond à la moyenne de “n” mesures (tableau 2.3) et les barres associées aux points représentent l'erreur standard.....38
- 3.6 Variation du diamètre au collet des semis en fonction de la date d'échantillonnage, durant la période de dormance, pour les deux phénotypes de semis (avec et sans racines adventives (Ra.adv.)). Chaque point correspond à la moyenne de “n” mesures (tableau 2.3) et les barres associées aux points représentent l'erreur standard.....39
- 3.7 Variation de (A, B) la biomasse fraîche caulinaire et (C, D) la biomasse fraîche racinaire en fonction de la date d'échantillonnage, pour (A, C) les différents traitements hydriques du substrat et (B, D) les deux phénotypes de semis (avec et sans racines adventives (Ra.adv.)), durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Chaque point correspond à la moyenne de “n” mesures (tableau 2.3) et les barres associées aux points représentent l'erreur standard.....42
- 3.8 Variation de (A, C) la biomasse sèche caulinaire et (B, D) la biomasse sèche racinaire en fonction de la date d'échantillonnage, pour (A) les différents traitements hydriques du substrat et (B, C, D) les deux phénotypes de semis (avec et sans racines adventives (Ra. adv.)), durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Chaque point correspond à la moyenne de “n” mesures (tableau 2.3) et les barres associées aux points représentent l'erreur standard.....44

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
2.1	Échéancier de réalisation des activités expérimentales.....12
2.2	(A) Masse (g) des parties composantes de l'ensemble récipient-semis servant à calculer (B) les consignes du contrôle du contenu en eau du substrat correspondantes aux trois types de traitements hydriques du substrat (xérique, mésique et saturé) pendant la phase de croissance en hauteur de la tige (12 sept. '95) et la phase de dormance (4 déc. '95). Chaque valeur correspond à la moyenne calculée pour dix échantillons (croissance en hauteur de la tige) et six échantillons (dormance). (B) consignes de masse totale des pots dérivées des mesures de masse et des teneurs en eau du substrat désirées (22, 66 et 100% de la capacité de rétention en eau du substrat).....16
2.3	Nombre réel de mesures pour chaque date d'échantillonnage, en fonction du phénotype de semis (avec et sans racines adventives) et du traitement hydrique du substrat (22, 66 et 100% de la capacité de rétention en eau du substrat) durant la période de croissance en hauteur de la tige (1;2;3) et la période de dormance (4;5;6). Un chiffre plus petit que trois indique la présence de données manquantes.....23
3.1	Analyse de variance (ANOVA) en fonction de la date d'échantillonnage (Date), et du traitement hydrique (Trait) pour le nombre moyen de racines adventives au seuil de signification 5 % ( $\alpha=0,05$ ) durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance.....27
3.2	Analyse de variance (ANOVA) décrivant les effets des facteurs fixes (date d'échantillonnage (Date), traitement hydrique (Trait) et phénotype de semis (Phéno)) sur les variables conductance stomatique ( $g_s$ ), potentiels hydriques du xylème au préaube ( $\Psi_{xp}$ ) et à midi ( $\Psi_{xm}$ ) durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Des contrastes ont été effectués pour les facteurs principaux significatifs ( $p<0,05$ ).....28
3.3	Analyse de variance (ANOVA) décrivant les effets des facteurs fixes (date d'échantillonnage (Date), traitement hydrique (Trait) et phénotype de semis (Phéno)) sur les variables potentiel osmotique à pleine turgescence ( $\Psi_{\pi FT}$ ), potentiel osmotique au point de perte de turgescence ( $\Psi_{\pi TLP}$ ) et amplitude osmotique ( $\Delta\Psi_{\pi}$ ) durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Des contrastes ont été effectués pour les facteurs principaux significatifs ( $p<0,05$ ).....32
3.4	Analyse de variance (ANOVA) décrivant les effets des facteurs fixes (date

	d'échantillonnage (Date), traitement hydrique (Trait) et phénotype de semis (Phéno)) sur les variables contenu relatif en eau au point de perte de turgescence ( $RWC_{TLP}$ ), module d'élasticité maximum ( $\epsilon_{max}$ ) et fraction d'eau symplastique ( $\theta_{symp}$ ) durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Des contrastes ont été effectués pour les facteurs principaux significatifs ( $p < 0,05$ ).....	34
3.5	Analyse de variance (ANOVA) décrivant les effets des facteurs fixes (date d'échantillonnage (Date), traitement hydrique (Trait) et phénotype de semis (Phéno)) sur les variables hauteur caulinaire et diamètre au collet des semis durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Des contrastes ont été effectués pour les facteurs principaux significatifs ( $p < 0,05$ ).....	37
3.6	Analyse de variance (ANOVA) décrivant les effets des facteurs fixes (date d'échantillonnage (Date), traitement hydrique (Trait) et phénotype de semis (Phéno)) sur les variables biomasse fraîche caulinaire et biomasse fraîche racinaire durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Des contrastes ont été effectués pour les facteurs principaux significatifs ( $p < 0,05$ ).....	41
3.7	Analyse de variance (ANOVA) décrivant les effets des facteurs fixes (date d'échantillonnage (Date), traitement hydrique (Trait) et phénotype de semis (Phéno)) sur les variables biomasse sèche caulinaire et biomasse sèche racinaire durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Des contrastes ont été effectués pour les facteurs principaux significatifs ( $p < 0,05$ ).....	43

## CHAPITRE I

### INTRODUCTION

La forêt boréale couvre quelques 560 000 km<sup>2</sup> au Québec et constitue la pierre d'assise de l'industrie forestière. Son importance économique pour le Québec se vérifie rapidement: 12,7 milliards de dollars de livraison pour 1993 et 185 000 emplois (Forêts Canada 1995). À la valeur économique de la forêt boréale se sont ajoutées ces dernières années des vocations écologiques, récréatives, culturelles et sociales.

La forêt boréale québécoise paraît immuable. Pourtant, elle compte parmi les forêts les plus dynamiques au monde. Elle est admirablement bien adaptée à des bouleversements constants causés par le passage répété de perturbations naturelles (Bergeron *et al.* 1992), le feu allumé par la foudre étant l'exemple le mieux connu (Gagnon et Morin 1992). C'est aussi une forêt jeune: au Québec, elle ne dépasse pas 8 à 10 milles ans, époque du dernier retrait glaciaire. Pour plusieurs d'entre nous, l'immense forêt d'épinettes noires (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) trouée de lacs et de rivières constitue le symbole par excellence de la vaste forêt du Nord. Ce type de peuplement domine ce territoire au relief légèrement accidenté, parfois en peuplement pur, parfois associés à d'autres espèces résineuses ou feuillues. Le paysage forestier apparaît donc relativement homogène. La croissance lente de l'épinette noire sous un climat rigoureux lui confère des qualités recherchées par l'industrie forestière, tant pour la force de son bois d'oeuvre que la qualité de sa fibre. Elle croît sur une grande variété de sols organique et minéral (Heinselman 1959, Morgenstern 1978, Cauboue et Malenfant 1988, Sims *et al.* 1990).

Pour renouveler la forêt, la nature utilise des moyens qui sont parfois forts spectaculaires. Le feu, le vent ou les insectes peuvent parfois, en très peu de temps, forcer le rajeunissement de dizaines, de centaines, voire de milliers d'hectares de forêts. Lorsque la perturbation est d'origine anthropique, une coupe par exemple, il faut souvent faire appel au

reboisement comme méthode de régénération du territoire. La culture des semis en récipients est la principale méthode de production de plants pour le reboisement au Québec. À la demande de l'industrie forestière, l'Association Canadienne de Normalisation (CSA) a procédé à l'élaboration des normes en matière de régénération forestière durable. Quinze normes de qualités morphologiques ont été adoptées par le conseil canadien des ministres des forêts. Ces normes s'appuient sur des critères et des indicateurs qui visent à mesurer la qualité et l'efficacité du système de régénération mis en place pour un territoire forestier bien défini. Elles reposent sur des critères tels la hauteur, le diamètre de la tige, l'absence de déformations, la répartition uniforme de la masse racinaire et l'enracinement. Aucun critère ne porte sur la présence d'un système racinaire adventif caulinaire.

Les espèces du genre *Picea* ont un système racinaire superficiel typique qui est très efficace pour l'ancrage du plant et l'absorption de l'eau et des minéraux sur les sols peu profonds et rocaillieux (Sutton 1980, Tang et Kozlowski 1984, Coutts *et al.* 1990, Megonigal et Day 1992). McClain (1981) a étudié le système racinaire d'épinettes noires 10 ans après la plantation. Les deux tiers supérieurs du système racinaire étaient composés de racines adventives et le tiers inférieur du système racinaire initial. Chez l'épinette noire adulte, le système racinaire serait composé presque exclusivement de racines adventives (LeBarron 1945, McClain 1981, Krause et Fournier 1996) croissant dans l'accumulation de débris et de sphaignes autour de la tige (LeBarron 1945, Revyako 1975, McClain 1981, Zobel et Antos 1982), ou résultant d'une plantation profonde (LeBarron 1945, McClain 1981, Stroempl 1990, Paterson et Maki 1994). Ces facteurs maintiennent une certaine humidité et obscurité autour de la tige. Aubin (1996) a observé la présence de racines adventives sur tout le pourtour des tiges enfouies des semis d'épinette noire. McClain (1981) suggère que cette caractéristique de l'épinette noire (formation des racines adventives)

devrait être favorisée lors de la plantation pour que le développement de l'arbre suive son cours normal. Mais cette dernière affirmation reste encore à prouver.

En forêt, le développement des racines adventives est plus important pour les semis plantés plus profondément ou plantés en pente (McClain 1981, Paterson et Maki 1994). Lamontagne (1993) a observé, cinq ans après la plantation, que seuls les semis plantés dans un sol organique ont développé un système racinaire adventif, les plants du site sableux se contentant de développer leur système racinaire initial. Il a conclu que la variation de la productivité du sol et de la profondeur de la nappe phréatique influence la production d'un nouveau système racinaire. L'accumulation de débris favorise la formation des racines adventives probablement parcequ'elle amène des conditions d'humidité élevées autour de la tige (LeBarron 1945, Revyako 1975, McClain 1981, Zobel et Antos 1982, Paterson et Maki 1994). Des conditions d'hypoxie causées par un substrat à contenu élevé en eau induisent aussi la formation des racines adventives (Lieffers et Rothwell 1986, Topa et McLeod 1986, Coutts *et al.* 1990, Aubin 1996).

La culture des semis forestiers s'avère très exigeante par rapport à d'autres types de culture car le producteur ne livre pas le produit final, mais la matière première qui sert à générer la forêt de demain (Langlois et Carrier 1984). Les semis doivent donc être produits selon des critères leur permettant de survivre au choc de transplantation, à l'interruption de la croissance et à tout autre type de perturbations. Les raisons du choc de transplantation sont nombreuses: (i) un environnement défavorable (température de l'air, demande évaporative élevée, qualité du sol, manque d'eau et /ou de nutriments, manque d'oxygène, etc.); (ii) des facteurs internes propres aux plants (racines endommagés, déséquilibre entre partie caulinaires et racinaires) et (iii) interaction entre les facteurs internes et externes. Les principaux facteurs

externes dont l'effet varie dans le temps et dans l'espace sont la lumière, l'humidité de l'air et du sol, la température de l'air et du sol, la fertilité des sols et la compétition végétale. Les facteurs internes sont déterminés principalement par l'état phénologique du plant, ses caractéristiques anatomiques, ses processus biochimiques et son potentiel génétique.

Lors de la plantation de semis de conifères pour la reforestation, le stress hydrique est la première cause de mortalité ou de baisse de croissance (Örlander et Due 1986, Burdett 1990). En effet, la plus grande vulnérabilité à la perte de turgescence survient couramment après la transplantation, avant que les semis n'aient développé un système racinaire étendu capable d'extraire l'eau du sol en réponse à la demande atmosphérique (Grossnickle et Blake 1986, Bernier 1993).

La transplantation entraîne souvent une perturbation du flux hydrique à travers le semis (Kozlowski et Clausen 1966), celui-ci pouvant perdre de l'eau rapidement. Cependant, un stress hydrique non léthal n'influence pas la capacité de l'épinette noire à s'ajuster osmotiquement. Avec le temps, cette espèce répond à l'effet du stress hydrique par un faible degré d'ajustement osmotique. Ceci aide à maintenir la turgescence et le volume cellulaire au dessus des seuils critiques pour le statut hydrique (Buxton et *al.* 1985, Zwiazek et Blake 1990, Blake et *al.* 1991, Koppenaar et *al.* 1991, Tan et *al.* 1992). L'ajustement osmotique semble être le mécanisme de tolérance à la sécheresse chez les plants (Blum 1988, Tan et *al.* 1992). Il se manifeste par accumulation des sucres solubles. La conductance stomatique répond également à un stress hydrique non léthal comme mécanisme de tolérance. La fonction stomatique agit comme un mécanisme de rétroaction, la diminution du potentiel hydrique induisant la fermeture des stomates (Maier et Maercker 1981, 1983). Munns

(1988) a démontré que les espèces qui montrent une réduction de la conductance stomatique en réponse à la sécheresse ont une faible capacité de s'ajuster osmotiquement.

Il est désirable lorsqu'on examine la croissance des plants et leur réponse aux facteurs de l'environnement de considérer les processus par lesquels ces réponses se manifestent (Teskey *et al.* 1987). Une technique simple pour tester la vigueur du stock de plantation a été développée en Oregon (Hermann et Lavander 1979). Ce test est basé sur l'effet du stress hydrique sur la survie des semis dans les conditions standards en serres. Le statut hydrique des semis est une fonction physiologique critique qui peut être mesuré en utilisant la chambre à pression dont l'emploi comme outil de recherche a été validée par plusieurs études (Waring et Cleary 1967, Ritchie et Hinckley 1975, Ruetz 1980). De nombreux paramètres peuvent être mesurés pour évaluer le potentiel de résistance des plants au stress hydrique dans des conditions optimales ou même dans des conditions de sécheresse. Certains paramètres portent sur des processus physiologiques et biochimiques, d'autres sur des caractères anatomiques, morphologiques ou de croissance (Bradford et Hsiao 1982, Tyree et Jarvis 1982, Teskey *et al.* 1987, Abrams 1988). Parmi les processus physiologiques pouvant refléter les réponses des plantes au stress, Kozłowski *et al.* (1991) citent la conductance stomatique, le statut hydrique, le taux de photosynthèse et de transpiration, la perméabilité des membranes, l'activité enzymatique et les produits du métabolisme. Dans le présent travail nous avons choisi d'examiner les relations hydriques des tissus et la conductance stomatique.

Les arbres plantés ont besoin d'une croissance vigoureuse des semis pour une bonne implantation des peuplements et un rendement élevé. Les conditions de croissance au printemps et en été sont reconnues pour être très variables dans les forêts canadiennes. Les

semis qui lèvent peuvent être exposés au froid et au gel, ou encore à un sol trop sec et à des vagues de chaleur occasionnelles. Dans ces conditions défavorables, la croissance des semis peut être irrégulière et même médiocre. Les semis qui peuvent supporter les stress environnementaux comme la sécheresse et les extrêmes de température sont mieux en mesure de survivre et de croître lorsque les conditions redeviennent favorables.

Améliorer la capacité de croître des semis dans les conditions naturelles de stress est un objectif important pour le groupe de recherche en productivité végétale de l'Université du Québec à Chicoutimi. Le but est d'assurer une protection des semis de manière à ce que leur implantation soit optimale.

Les études écophysiologicals incluant le phénotype permettent de mieux connaître les possibilités d'adaptation des espèces forestières aux conditions environnementales (Schulze et Hall 1982, Grossnickle 1988, Kozlowski *et al.* 1991). Ces études permettent aussi le développement de relations pouvant servir à prédire la performance et le comportement des plants dans la nature (Thompson et Hinckley 1977, Hinckley *et al.* 1978, Running et Coughlan 1988, Teskey *et al.* 1987, McMurtrie *et al.* 1992). L'amélioration de la morphologie du système racinaire ne doit cependant pas se faire au détriment de l'équilibre morpho-physiologique des plants. Ces derniers doivent rencontrer les standards et critères de qualification actuellement utilisés au Québec pour la production de plants en récipient. De plus les semis doivent posséder une bonne capacité de croissance racinaire afin d'assurer un rendement élevé en plantation.

La forme du système racinaire des semis destinés à la plantation est un sujet qui est débattu régulièrement par les différents intervenants forestiers. Quelle devra être la forme

normale du système racinaire qui sera replantée? En effet, le principal objectif des pépiniéristes est de produire des semis capable de survivre et de bien croître après la transplantation (Armson et Sadreika 1979, Ritchie et Dunlap 1980, van den Driessche 1980).

Chez l'épinette noire, le système racinaire initial est remplacé éventuellement par un système racinaire adventif. La mise en place d'un tel système racinaire tôt durant la plantation des semis pourrait représenter un avantage physiologique pour la résistance des semis à un stress hydrique occasionnel. L'objectif principal de cette étude est de vérifier l'influence des facteurs traitement hydrique du substrat et phénotype des semis sur l'état physiologique et morphologique des semis d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.), à deux stades phénologiques et sous des conditions contrôlées en serre. Les objectifs spécifiques du projet sont de: 1) déterminer si la présence de racines adventives confère au plant d'épinette noire un avantage du point de vue de sa croissance et de sa résistance à un stress hydrique par rapport à des plants qui ne possèdent pas de racines adventives, 2) vérifier si l'application d'un stress hydrique provoque des changements dans la croissance du plant et les variables physiologiques reliées au statut hydrique. Les hypothèses qui sous-tendent cette étude sont les suivantes: (i) les racines adventives caulinaires confèrent aux semis d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) un statut hydrique leur permettant de mieux résister à un stress hydrique occasionnel; (ii) la présence des racines adventives caulinaires améliore la croissance et le statut hydrique de plants d'épinette noire. Afin de vérifier ces hypothèses, des semis d'épinette noire (2+0) avec racines adventives et sans racines adventives ont été soumis à différentes conditions de contenu en eau du substrat. Les mesures ont été prises à deux stades phénologiques différents, soient la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance.

## CHAPITRE II

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

## 2.1 MATÉRIEL VÉGÉTAL ET DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL:

Des semis d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) de deux ans (2+0) cultivés à la pépinière de Normandin (48°50'N, 72°32'O) à partir de semences récoltés dans le Canton Tremblay (48°30'N, 71°00'O) dans la région écologique 6b (Thibault 1985) ont été reçu le 22 novembre 1994 et entreposés dans une serre de type OvalTech à l'Université du Québec à Chicoutimi, (48°25'N, 71°04'O), sous un régime de température de 20°C le jour et de 15°C la nuit, et une photopériode de 16 heures de lumière et 8 heures d'obscurité. Les semis ont été cultivés dans un mélange de tourbe-vermiculite 2:1 (v/v), recouvert de silice, dans des alvéoles de récipients multipots en plastique de type 15-310. L'intensité de la lumière artificielle utilisée variait de 200 à 300  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Un système de ventilation-circulation assurait la climatisation de la serre.

Le choix de nos plants expérimentaux s'est fait à partir d'une présélection de semis d'aspect sain et homogène effectuée le 28 novembre 1994. Ces semis ont été transférés dans des pots de 2 L (16,5 cm de diamètre et 18 cm de hauteur) à raison de un semis par pot. Au total, 134 semis ont été plantés au collet pour obtenir une population de semis ne portant pas des racines adventives. Pour obtenir une population de semis portant des racines adventives, 266 semis ont été plantés avec enfouissement de cinq centimètres de tige au dessus du collet. Les plants de chacune des deux populations ont été placées aléatoirement sur quatre tables dans des bassins de type marée-haute/marée-basse. Deux fois par semaine, ils étaient irrigués avec de l'eau à température ambiante additionnée de fertilisant. Les semis ont suivi deux cycles de croissance sous ces conditions. L'expérimentation qui a suivi s'est déroulée selon l'échéancier donné au tableau 2.1. La dormance a été induite à la huitième semaine, en diminuant la photopériode à 8 heures à l'aide d'une couverture noire opaque de

polypropylène déployée chaque jour pendant quatorze jours au dessus des semis. Préalablement, les semis ont été arrosés avec de l'eau sans fertilisant, pour réduire la concentration des ions minéraux qui auraient pu s'accumuler dans la tourbe.

La première phase de l'expérience a débuté le 12 septembre 1995 et servait à tester les hypothèses pendant la période de croissance en hauteur de la tige. À la sortie de la première période de dormance, l'enfouissement à 5 cm des tiges avait généré, comme prévu, des semis avec racines adventives. Pour cette première phase expérimentale, 54 plants de chacun des deux phénotypes (avec et sans racines adventives), d'aspect sain et homogène, ont été choisis, et placés selon un dispositif en bloc aléatoire complet répété trois fois (figure 2.1). Dix-huit combinaisons de phénotypes (semis avec racines adventives et semis sans racines adventives), de traitements (xérique, mésique et saturé) et de dates d'échantillonnage (trois dates) ont été répétées dans trois blocs. L'ensemble du dispositif était entouré de plants de bordure soumis aux mêmes traitements que les plants expérimentaux. Les blocs-répétitions ont été intercalés avec trois pots contrôleurs, un par traitement hydrique pour un total de neuf pots contrôleurs.

La seconde phase de l'expérience a débuté le 4 décembre 1995 alors que les semis non utilisés lors de la première phase expérimentale ont été mis en dormance une seconde fois au moyen d'une réduction de la photopériode de 16 h à 8 h. Cette deuxième phase expérimentale visait à tester les hypothèses du travail au cours de la période dormance des plants. Le nombre de plants utilisés, le dispositif expérimental, les conditions en serre et les traitements utilisés lors de cette seconde phase étaient semblables à ceux de la première phase. Le stress hydrique a été appliqué dès la fin de la mise en place du dispositif

Tableau 2.1: Échéancier de réalisation des activités expérimentales.

	Activités	Période d'application
Avant expérimentation	Réception des plants	22 novembre 1994
	Présélection des plants	28 novembre 1994
	Croissance en hauteur de la tige	28 nov - 30 jan 1995
	Mise en dormance	30 jan - 13 fév 1995
	Croissance secondaire	13 fév - 1 mai 1995
	Croissance en hauteur de la tige	1 mai - 3 juil 1995
	Mise en dormance	3 juil - 17 juil 1995
	Croissance secondaire	17 juil - 18 sept 1995
Première phase de l'expérience	Sélection de semis pour la première phase de l'expérience	12 septembre 1995
	Croissance en hauteur de la tige	18 sept - 4 déc 1995
	<b>Stress hydrique</b>	18 sept - 4 déc 1995
	Mesure 1	9 octobre 1995
	Mesure 2	30 octobre 1995
	Mesure 3	20 novembre 1995
Deuxième phase de l'expérience	Sélection de semis pour la deuxième phase de l'expérience	4 décembre 1995
	Mise en dormance	4 déc - 18 déc 1995
	Croissance secondaire	18 déc - 19 fév 1996
	<b>Stress hydrique</b>	4 décembre 1995
	Mesure 4	8 janvier 1996
	Mesure 5	29 janvier 1996
	Mesure 6	19 février 1996

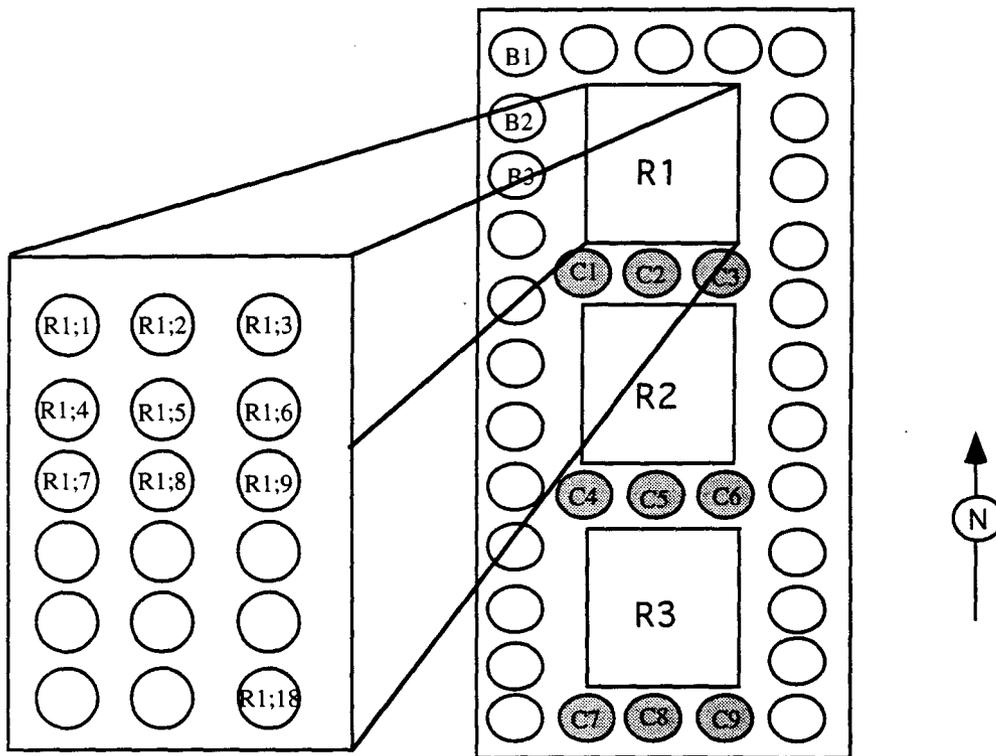


Figure 2.1: Schéma du dispositif expérimental pour chacune des deux phases de l'expérience. Chaque rectangle  $R_x$  représente un bloc-répétition composé de 18 pots-traitements  $R_{x;y}$ , résultant d'une combinaison du contenu en eau du substrat, du phénotype de semis et de la date d'échantillonnage attribué aléatoirement à un pot.  $C1;2;...;9$  = récipients contrôleurs,  $B1;...;n$  = plants de bordure,  $R1;2;3$  = les trois blocs-répétition et  $R1;1, ..., R1;18$  = plants expérimentaux dans un bloc-répétition.

expérimental. Le premier échantillonnage a été effectué le 8 janvier 1996, les deux autres suivant à trois semaines d'intervalle entre chacun d'eux.

Deux types de fertilisants ont été utilisés selon l'état physiologique des plants. Une solution Johnson diluée de moitié (Epstein 1972) a été distribuée aux plants pendant la période de croissance en hauteur de la tige. Il s'agit d'une solution hydroponique, préparée à partir d'engrais solubles (Plant-Products) puis complétée en éléments mineurs avec des sels de pureté analytique: 322 mg L<sup>-1</sup> de nitrate de potassium 12-0-44 + oligo-éléments; 383 mg L<sup>-1</sup> de nitrate de calcium 55,5-0-0; 117 mg L<sup>-1</sup> de monoammonium de phosphate; 12-62-0; 122 mg L<sup>-1</sup> de sulfate de magnésium (9,85%Mg, 13%S); 3,4 mg L<sup>-1</sup> d'oligo-éléments comprenant 7% de Fe, 2% de Mn, 0,4% de Zn, 0,1% de Cu, 1,3% de B et 0,06% de Mo. Cette solution avait un pH de 6,3 et une conductivité totale de 980 µmhos cm<sup>-1</sup>. Durant le traitement d'induction de dormance, les plants ont été arrosés uniquement avec de l'eau sans fertilisant.

Une autre solution plus riche en phosphore et en potassium a servi à la fertilisation pendant la période de dormance. Cette solution consistait en: 83 mg L<sup>-1</sup> de nitrate de potassium 12-0-44 + oligo-éléments; 255 mg L<sup>-1</sup> de nitrate de calcium 15,5-0-0; 309 mg L<sup>-1</sup> de phosphate de potassium 0-52-34; 123 mg L<sup>-1</sup> de sulfate de magnésium (9,85%Mg, 13%S) et les mêmes concentrations en éléments mineurs que dans la solution 1/2 Johnson citée précédemment. Cette solution avait un pH de 5,2 et une conductivité totale de 600 µmhos cm<sup>-1</sup>.

## 2.2 TRAITEMENT HYDRIQUE DU SUBSTRAT:

Trois niveaux de traitements hydriques ont été utilisés (xérique, mésique et saturé ) correspondant respectivement à 22%, 66% et 100% de la capacité maximale de rétention en eau du substrat. Le choix des trois niveaux a été effectué en se basant sur l'étude menée par Aubin (1996).

Les caractéristiques hydriques du substrat d'empotage (tourbe-vermiculite, 2:1 v/v) ont été déterminées au laboratoire sur dix pots de la population de départ choisis au hasard, à raison de cinq pots de chacun des deux phénotypes. Les pots ont été arrosés jusqu'à saturation en eau. Après deux heures d'égouttement, substrat, racines et tige ont été pesés séparément puis séchés à l'étuve à 60°C pendant 24 heures, jusqu'à ce que la masse soit constante. La masse sèche ainsi obtenue permettait de déduire le volume d'eau maximal retenu par le substrat, donc la capacité de rétention en eau du substrat (CRE), et ainsi calculer les consignes attribuées à chaque type de traitement hydrique (tableau 2.2).

Le contenu en eau du substrat a été maintenu par gravimétrie par un système automatisé d'arrosage (Aubin 1996). Un pot de chaque traitement hydrique, pour chaque bloc-répétition a été suspendu à un contrôleur muni d'un interrupteur électrique (figure 2.2). Celui-ci contrôlait l'ouverture et la fermeture d'une valve en fonction d'une consigne de poids calculée pour chaque traitement (tableau 2.2). Lorsque la masse du pot-contrôle descendait en deçà de la consigne minimale attribuée au départ, la valve activée par l'interrupteur laissait circuler une même quantité de solution dans chacun des pots reliés à ce

Tableau 2.2: (A) Masse (g) des parties composantes de l'ensemble récipient-semis servant à calculer (B) les consignes du contrôle du contenu en eau du substrat correspondantes aux trois types de traitements hydriques du substrat (xérique, mésique et saturé) pendant la phase de croissance en hauteur de la tige (12 sept. '95) et la phase de dormance (4 déc. '95). Chaque valeur correspond à la moyenne calculée pour dix échantillons (croissance en hauteur de la tige) et six échantillons (dormance). (B) consignes de masse totale des pots dérivées des mesures de masse et des teneurs en eau du substrat désirées (22, 66 et 100 % de la capacité de rétention en eau du substrat).

A)	12 sept.'95	4 déc.'95	
Parties composantes de l'ensemble récipient-semis	(g)	(g)	
Masse fraîche caulinaire	126,03	241,66	
Masse fraîche racinaire	173,61	275,00	
Masse sèche du substrat	244,50	211,66	
Masse du récipient	91,60	91,60	
<b>Total</b>	<b>635,74</b>	<b>819,92</b>	
Quantité d'eau dans le substrat à saturation	1614	1276,67	
B)			
Groupes hydriques			
Consignes (g)	xérique 22%	mésique 66%	saturé 100%
Croissance en hauteur de la tige	990	1700	2250
Dormance	1100	1662	2100

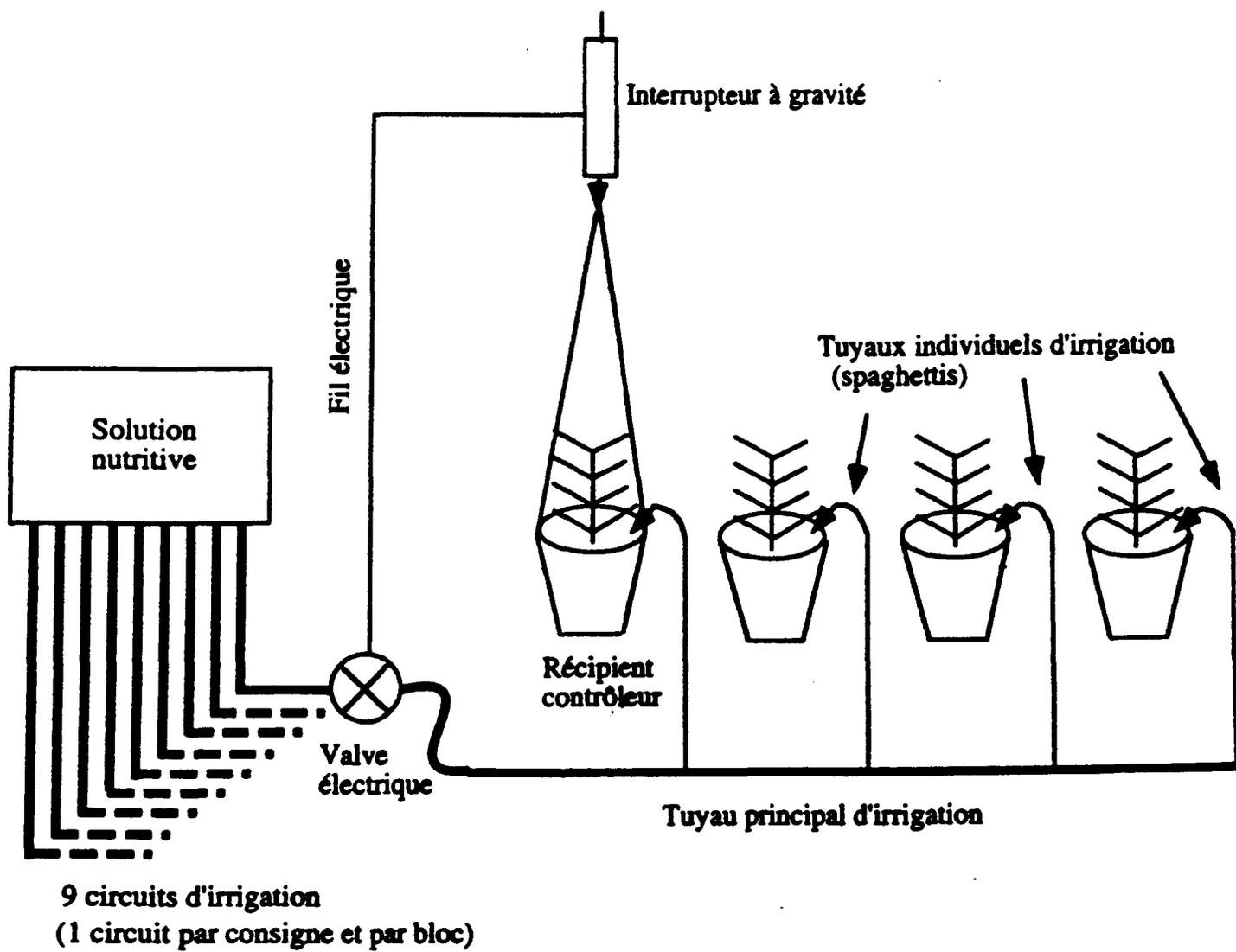


Figure 2.2: Schéma du système d'arrosage automatisé

contrôleur jusqu'à atteindre la consigne maximale établie. La valve alors désactivée par l'interrupteur arrêta ainsi la circulation de l'eau dans le circuit (Aubin 1996).

En plus de l'arrosage automatisé, tous les pots ont été pesés une à deux fois par semaine afin de compenser la variation de la vitesse d'absorption d'eau entre les plants et de maintenir les pots à plus ou moins 20 g de leur consigne maximale.

Il s'est avéré inutile de tenir compte de la croissance des plants lors du réajustement du contenu en eau du substrat, car la croissance en biomasse fraîche était minime par rapport à la masse totale des contenants.

### 2.3 MESURES DES PARAMÈTRES DES RELATIONS HYDRIQUES:

À chaque date d'échantillonnage, les mesures étaient effectuées sur les 18 plants (un plant / phénotype / traitement hydrique / bloc) pré-affectés aléatoirement à cette date. La mesure du potentiel préaube ( $\Psi_{xp}$ ) a été effectuée sur une branche latérale prélevée sur chaque plant à 5h00. Celle du potentiel de midi ( $\Psi_{xm}$ ) a été effectuée sur des branches prélevées à midi. Dans les deux cas, les mesures étaient effectuées dans un délai maximum de trois minutes après le prélèvement. Pendant ce délai, les branches étaient placées dans des sacs en plastique ou des tubes à essai contenant un papier absorbant qui avait été humidifié au préalable, puis entreposées dans un réfrigérateur. Les mesures ont été faites à l'aide de la chambre à pression (P.M.S. Instruments, Corvallis, Oreg), selon la méthode décrite par Bernier (1994). La branche récoltée était insérée dans un bouchon troué en caoutchouc, après avoir enlevé un peu d'écorce à la base et recoupé l'extrémité. Elle était alors installée

dans la chambre à pression. La pression d'azote était ensuite augmenté lentement dans la chambre jusqu'à ce que l'eau commence à perler de la surface de la coupe. La pression était alors notée et considérée égale et opposée au potentiel hydrique du xylème  $\psi_x$  (Scholander *et al.* 1965). Avant le prélèvement de la seconde branche qui a servi à l'estimation du potentiel hydrique du xylème à midi  $\psi_{xm}$ , la conductance stomatique ( $g_s$ ) a été mesurée à l'aide du Li-1600. Lors des mesures une partie de la branche est introduite délicatement dans la cuvette pour ne pas causer la fermeture soudaine des stomates. Après la mesure de  $\Psi_{xm}$ , la surface projetée des aiguilles ayant servi à la mesure de conductance était mesurée à l'aide du logiciel MacNeedle utilisant un scanner (Hewlett Packard, Scanget-4C-T) avec une résolution de 200 dpi. Ces surfaces ont été utilisées par la suite pour exprimer la conductance par unité de surface foliaire.

Des courbes pression-volume (P-V) ont été construites pour les 18 plants à chaque date d'échantillonnage. La limite de l'instrumentation et le temps requis pour les mesures permettaient de construire neuf courbes par jour en utilisant trois chambres à pression. La procédure suivie pour la génération des courbes P-V suit la méthode détaillée et les précautions recommandées par Bernier (1994). La branche ou le semis récolté la veille de la journée des prises de mesures de  $\Psi_x$  pour la réalisation des courbes P-V est sectionné et immédiatement plongé dans l'eau. Pour éviter l'embolisation des éléments conducteurs, l'échantillon est recoupé sous l'eau. Le bûcher avec le plant est ensuite recouvert d'un sac en plastique et placé à l'obscurité pendant au moins 14 heures, à la température de la pièce, de façon à réduire la transpiration et ramener le potentiel hydrique proche de la saturation.

Juste avant la première mesure, l'échantillon est pesé pour déterminer la masse à saturation avant de l'installer dans la chambre à pression. La première valeur de pression

notée se situe généralement entre 0,05 et 0,15 MPa, le laps de temps entre le retrait de l'échantillon du bûcher et la lecture de la première valeur étant très court (<2min), ces valeurs constituent la première mesure. Après la lecture de la pression d'équilibre à saturation un tube de tygon de cinq centimètres de longueur bourré de papier absorbant est d'abord pesé, puis placé sur la tige de l'échantillon pour la récolte de la sève. La pression est alors augmentée de 0,5 MPa et maintenue à ce niveau pendant 10 minutes, ce qui produit une exsudation d'eau et son absorption par le papier mouchoir. La pression est ensuite baissée jusqu'à ce que la sève cesse de sortir de la surface de la coupe. Le tube est ôté et repesé afin de déterminer la masse d'exsudation absorbée par le papier absorbant. Ceci est la fin de la seconde mesure. La même procédure est répétée pour les mesures subséquentes. Ceci se poursuit jusqu'à ce que la pression d'équilibre excède 3,5 MPa (Bernier 1994). Après la mesure de la dernière pression d'équilibre, l'échantillon est sorti de la chambre et pesé pour déterminer sa masse fraîche finale, puis sa masse sèche après un séchage à l'étuve à 110°C pendant 24 heures. Les valeurs de  $\Psi_x$  et les masses de sève récoltées sont compilées et analysées en se servant du programme P-V développé par Schutle et Hinckley (1985). Le programme permet l'obtention des courbes pression-volume dont l'analyse nous fournit les paramètres physiologiques qui suivent: le potentiel osmotique à pleine turgescence ( $\Psi_{\pi FT}$ ), le potentiel osmotique au point de perte de turgescence ( $\Psi_{\pi TLP}$ ), le contenu relatif en eau au point de perte de turgescence ( $RWC_{TLP}$ ), l'amplitude osmotique ( $\Delta\Psi_{\pi}$ ), la fraction d'eau symplastique ( $\theta_{symp}$ ) et le module d'élasticité maximum ( $\mathcal{E}_{max}$ ).

Un potentiel osmotique plus négatif indique une capacité accrue des plantes à absorber l'eau à partir du sol même dans des conditions de sécheresse (Tyree *et al.* 1976). Dans l'analyse des courbes pression-volume, le potentiel osmotique est généralement retenu à deux points précis de teneur en eau du plant: à pleine saturation et au point de perte de

turgescence. Le potentiel osmotique à saturation détermine le contenu en solutés osmotiquement actifs et les limites de l'amplitude de la variation du potentiel de pression que les tissus peuvent développer. Le potentiel osmotique au point de perte de turgescence exprime le potentiel tolérable avant perte de turgescence. Le maintien d'un potentiel à perte de turgescence plus négatif indique que la plante possède des mécanismes d'adaptation à la sécheresse. L'amplitude osmotique pour le maintien de la turgescence ( $\Delta\Psi_{\pi}$ ) est la différence entre  $\Psi_{\pi FT}$  et  $\Psi_{\pi TLP}$ . L'amplitude osmotique détermine la marge de manoeuvre du plant face aux fluctuations de  $\Psi_x$ . Le module d'élasticité maximum dépend des propriétés structurales des tissus et de la membrane des cellules. Une cellule avec une membrane rigide va diminuer sa pression de turgescence en réponse à un changement du contenu en eau, alors qu'une cellule à membrane souple va maintenir sa pression de turgescence élevée malgré une perte en eau (Cheung *et al.* 1975). Une diminution de  $\epsilon_{max}$  indique que le tissu est plus élastique (Tyree et Jarvis 1982). La fraction d'eau symplastique constitue la fraction d'eau intracellulaire. Un tissu plus jeune, plus élastique ( $\epsilon_{max}$  faible) a une  $\theta_{symp}$  plus forte.

#### 2.4 MESURES DE CROISSANCE:

À chaque date d'échantillonnage, les 18 plants qui ont servi à l'obtention des paramètres de relations hydriques sont analysés morphologiquement. Chaque semis est coupé en sections afin de séparer le système racinaire primaire, les racines adventives lorsque présentes et la tige. La hauteur, le diamètre de la tige et le nombre de racines adventives sont mesurés. Les biomasses fraîches et sèches (après un séchage à 110°C pendant 48 heures) sont mesurées pour chaque section à l'aide d'une balance de type METLER SE-160, précise à 0,0005 g.

## 2.5 TRAITEMENT DES DONNÉES:

Tout les résultats ont été analysés à l'aide du Logiciel Systat<sup>TM</sup>5.0 (plate-forme Macintosh) (Wilkinson 1990). L'homogénéité de la variance a été testée en utilisant le test de Bartlett. L'effet des différents facteurs considérés et de leurs interactions a été comparé à l'aide de l'analyse de variance (ANOVA) au seuil de signification de 5% ( $\alpha=0,05$ ). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs significatifs ( $\alpha<0,05$ ) à l'aide du logiciel SAS/STAT 6.03 (plate-forme IBM). Lorsque l'hypothèse d'égalité des moyennes était rejetée, une comparaison multiple des moyennes du ou des facteurs significatifs a été calculée par le test de Tukey à un seuil significatif de 5% ( $\alpha=0,05$ ).

Le nombre de degré de liberté à l'erreur indiqué dans les tableaux d'analyse de variance de certaines variables diffère de celui qui devrait normalement y apparaître étant donné le dispositif retenu pour la présente expérience. La présence de données manquantes explique cette différence. Le nombre de degré de liberté théorique correspond à 14 pour le nombre moyen des racines adventives et 32 pour les autres variables mesurées. La même remarque vaut pour les figures, chaque point correspondant théoriquement à la moyenne de six mesures dans le cas du traitement hydrique, neuf mesures dans le cas du phénotype et 18 dans le cas de la date d'échantillonnage. Le nombre réel de mesures ayant servi à calculer les moyennes utilisées pour la construction des courbes est donné au tableau 2.3 et l'intervalle de variation est indiqué sur chacune des figures.

Tableau 2.3: Nombre réel de mesures pour chaque date d'échantillonnage en fonction du phénotype de semis (avec et sans racines adventives) et du traitement hydrique du substrat (22, 66 et 100% de la capacité de rétention en eau du substrat) durant la période de croissance en hauteur de la tige (1;2;3) et la période de dormance (4;5;6). Un chiffre plus petit que trois indique la présence de données manquantes.

	Semis avec racines adventives						Semis sans racines adventives					
	Croissance en hauteur de la tige			Dormance			Croissance en hauteur de la tige			Dormance		
	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>3</sub>	D <sub>4</sub>	D <sub>5</sub>	D <sub>6</sub>	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>3</sub>	D <sub>4</sub>	D <sub>5</sub>	D <sub>6</sub>
22%	3	3	2	3	3	2	3	3	2	3	3	3
66%	3	3	1	2	3	3	3	3	3	3	3	3
100%	3	3	3	3	3	3	3	3	2	3	3	3

D1;2;3 = Dates d'échantillonnage pendant la période de croissance en hauteur de la tige.

D4;5;6 = Dates d'échantillonnage pendant la période de dormance.

## CHAPITRE III

### RÉSULTATS

### 3.1 RACINES ADVENTIVES:

Les semis enfouis sont les seuls à avoir formé des racines adventives sur la partie de la tige enfouie, aucune racine ne s'étant formée sur l'hypocotyle enfoui (figure 3.1). Des lenticelles hypertrophiées sont observées sur tout le pourtour de la portion de tige enfouie. Les racines adventives se forment en plus grand nombre durant la période de dormance, constituant 33% de la biomasse fraîche et 34% de la biomasse sèche racinaire totale, comparativement à seulement 25% et 24% respectivement lors la période de croissance en hauteur de la tige.

Le nombre moyen de racines adventives durant une phase de croissance donnée n'a pas été affecté par le contenu en eau du substrat ou la date d'échantillonnage (tableau 3.1). Cependant, le nombre moyen de racines adventives atteint 13 par plant durant la période de dormance comparativement à 4 durant la période de croissance en hauteur.

### 3.2 CONDUCTANCE STOMATIQUE ( $g_s$ ) ET POTENTIELS HYDRIQUES ( $\psi_x$ ):

Les différences de conductance stomatique ( $g_s$ ) entre les semis enfouis et non enfouis sont faibles et inconsistantes. Aucun facteur n'a influencé cette variable de façon significative durant la période de croissance en hauteur de la tige; les semis réagissent sensiblement de la même manière indépendamment du traitement hydrique et de la date d'échantillonnage (tableau 3.2).

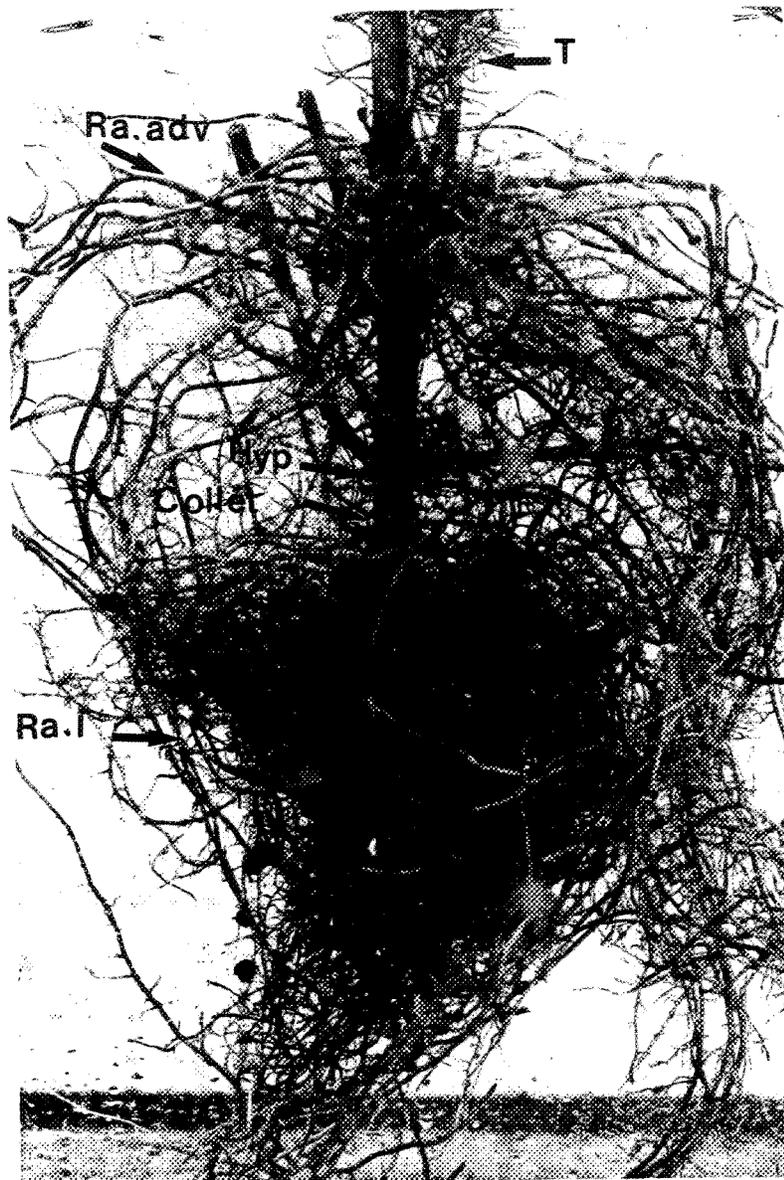


Figure 3.1: Racines adventives présentes sur la tige de semis d'épinette noire durant la période de croissance en hauteur de la tige. T = tige, Hyp = hypocotyle, Ra.adv = racines adventives et Ra.I = racines initiales.

Tableau 3.1: Analyse de variance (ANOVA) en fonction de la date d'échantillonnage (Date), et du traitement hydrique (Trait) pour le nombre moyen de racines adventives au seuil de signification 5% ( $\alpha=0,05$ ) durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance.

Nombre moyen des racines adventives				
Source	dl	SCE	F	P>F
<b>période de croissance en hauteur de la tige</b>				
Bloc	2	134,18	1,94	0,18
Date	2	0,62	0,01	0,99
Trait	2	119,79	1,73	0,21
Date*Trait	4	53,01	0,38	0,82
Erreur	13	448,99		
<b>période de dormance</b>				
Bloc	2	816,27	5,88	0,05
Date	2	90,03	0,65	0,54
Trait	2	189,48	1,37	0,29
Date*Trait	4	72,15	0,26	0,90
Erreur	14	971,05		

dl = degré de liberté. SCE = somme des carrés d'écart. VE = variance estimée

Tableau 3.2: Analyse de variance (ANOVA) décrivant les effets des facteurs fixes (date d'échantillonnage (Date), traitement hydrique (Trait) et phénotype de semis (Phéno)) sur les variables conductance stomatique ( $g_s$ ), potentiels hydriques du xylème au préaube ( $\Psi_{xp}$ ) et à midi ( $\Psi_{xm}$ ) durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Des contrastes ont été effectués pour les facteurs principaux significatifs ( $p < 0,05$ ).

Source	dl	$g_s$			$\Psi_{xp}$				$\Psi_{xm}$			
		SCE.10 <sup>-3</sup>	F	P>F	dl	SCE	F	P>F	dl	SCE	F	P>F
<b>Période de croissance en hauteur de la tige</b>												
Bloc	2	0,06	1,70	0,20	2	0,09	0,81	0,46	2	0,19	3,46	0,04
Date (D)	2	0,02	0,50	0,61	2	1,67	14,57	<0,01	2	2,27	41,35	<0,01
DL					1	0,37	6,53	0,02	1	1,23	44,84	<0,01
DQ					1	1,62	28,17	<0,01	1	2,22	80,80	<0,01
Trait (T)	2	0,01	0,20	0,82	2	0,01	0,08	0,92	2	0,17	3,13	0,06
Phéno (P)	1	0,00	0,20	0,66	1	0,06	1,12	0,30	1	0,06	2,32	0,14
Date*Trait	4	0,10	1,45	0,25	4	0,30	1,32	0,29	4	0,29	2,63	0,06
Date*Phéno	2	0,03	0,95	0,40	2	<0,01	0,03	0,97	2	0,08	1,51	0,24
Trait*Phéno	2	0,00	0,04	0,96	2	0,02	0,14	0,87	2	0,02	0,31	0,73
D*T*P	4	0,06	0,80	0,54	4	0,08	0,37	0,83	4	0,03	0,24	0,91
Erreur	27	0,49			29	1,66			29	0,80		
<b>Période de dormance</b>												
Bloc	2	0,01	0,58	0,56	2	0,04	1,74	0,19	2	0,01	0,62	0,55
Date (D)	2	1,07	64,80	<0,01	2	0,09	3,44	0,04	2	2,29	111,89	<0,01
DL	1	0,71	85,00	<0,01	1	0,07	5,05	0,03	1	2,19	214,45	<0,01
DQ	1	0,45	54,22	<0,01	1	0,03	1,82	0,19	1	0,09	9,33	<0,01
Trait (T)	2	0,12	7,36	<0,01	2	0,05	1,82	0,18	2	0,41	20,30	<0,01
TL	1	0,11	13,18	<0,01					1	0,07	7,32	<0,01
TQ	1	0,02	2,02	0,16					1	0,34	3,12	<0,01
Phéno (P)	1	0,00	0,31	0,58	1	0,01	0,76	0,39	1	0,01	0,55	0,46
Date*Trait	4	0,18	5,34	<0,01	4	0,09	1,74	0,16	4	0,27	6,54	<0,01
DL*TL	1		14,29	<0,01					1	0,01	0,96	0,33
DL*TQ	1		7,62	0,01					1	0,05	5,41	0,03
DQ*TL	1		1,76	0,19					1	0,04	4,32	0,05
DQ*TQ	1		0,55	0,46					1	0,15	14,72	<0,01
Date*Phéno	2	0,01	0,28	0,76	2	<0,01	0,16	0,85	2	0,01	0,25	0,78
Trait*Phéno	2	0,00	0,06	0,94	2	0,01	0,46	0,64	2	<0,01	0,10	0,90
D*T*P	4	0,04	1,24	0,31	4	0,09	1,81	0,15	4	0,01	0,36	0,83
Erreur	32	0,26			32	0,42			32	0,33		

L = variation linéaire, Q = variation quadratique, dl = degré de liberté et SCE = somme des carrées d'écart.

Durant la période de dormance, une augmentation de  $g_s$  avec l'augmentation du contenu en eau du substrat ( $p=0,002$ ), et une diminution avec le temps a été notée ( $p< 0,0001$ ) (tableau 3.2). La conductance stomatique est positivement corrélée avec  $\psi_{xm}$  durant la période de mise en dormance. La fonction reliant  $g_s$  à la date d'échantillonnage et au traitement hydrique est nettement linéaire (figure 3.2). La pente de la fonction  $g_s/\psi_{xm}$  augmente avec l'augmentation du déficit hydrique, suggérant une augmentation de l'effet de  $\psi_{xm}$  sur la fermeture stomatique (figure 3.2). Cependant, aucun effet apparent du phénotype n'a été détecté dans les mesures de conductance. Durant la période de croissance en hauteur  $g_s$  et  $\psi_{xm}$  sont similaires dans les trois types de traitements

Les valeurs du potentiel hydrique du xylème à midi ( $\psi_{xm}$ ) sont plus basses, plus négatives que celles du potentiel hydrique du xylème au préaube ( $\psi_{xp}$ ), aussi bien durant la période de croissance en hauteur de la tige que la période de dormance (tableau 3.2). Les mesures montrent aussi une augmentation des potentiels hydriques préaube ( $\psi_{xp}$ ) et de midi ( $\psi_{xm}$ ) pendant la période de croissance en hauteur. À l'effet de la date d'échantillonnage sur  $\psi_{xm}$  ( $p<0,001$ ) s'ajoute, pendant la période de dormance, celui du traitement hydrique ( $p<0,001$ ).  $\psi_{xm}$  augmente avec l'augmentation du contenu en eau du substrat. Les contrastes révèlent une variation qui s'établit de façon plus linéaire pour ces derniers paramètres.

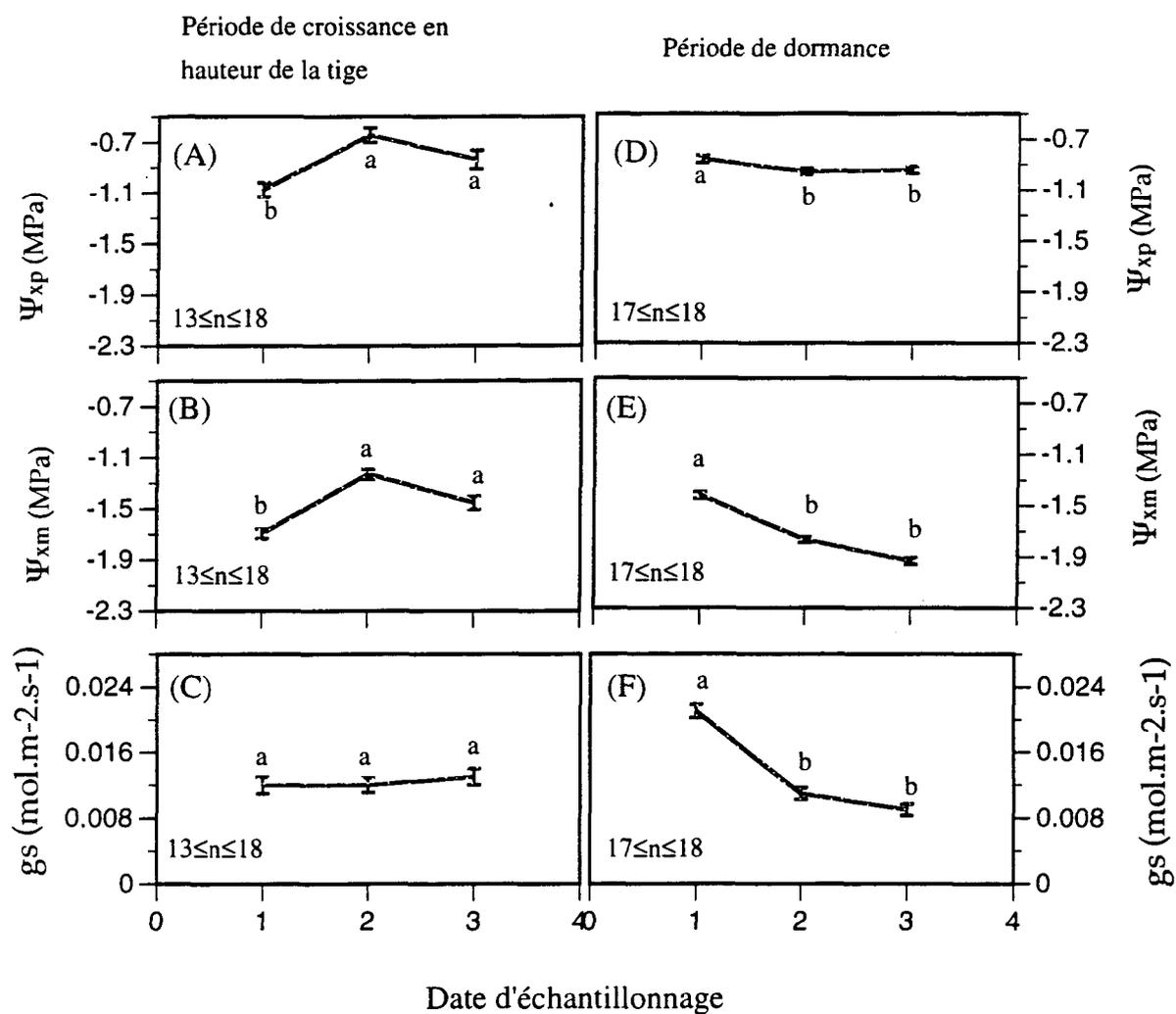


Figure 3.2: Variation du (A, D) potentiel hydrique du xylème au préaube ( $\Psi_{xp}$ ), (B, E) potentiel hydrique du xylème à midi ( $\Psi_{xm}$ ) et (C, F) conductance stomatique ( $gs$ ) en fonction de la date d'échantillonnage, durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (tableau 2.3) et les barres associées aux points représentent l'erreur standard. Les lettres différentes au dessus des points indiquent une différence significative à  $p = 0,05$ .

### 3.3 PARAMÈTRES DES RELATIONS HYDRIQUES:

Les potentiels osmotiques à pleine turgescence ( $\Psi_{\pi FT}$ ) et au point de perte de turgescence ( $\Psi_{\pi TLP}$ ) obtenus par l'analyse des courbes P-V montrent une augmentation progressive avec le temps lors de la période de croissance en hauteur de la tige (tableau 3.3 et figure 3.3). En même temps, le contenu relatif en eau au point de perte de turgescence ( $RWC_{TLP}$ ) diminue de 22% de la première à la troisième date d'échantillonnage. Parallèlement, le module d'élasticité maximum ( $\mathcal{E}_{max}$ ) augmente avec le temps, marquant ainsi une perte progressive de l'élasticité des parois cellulaires, et donc une tendance des cellules à perdre lentement leur turgescence (tableau 3.4, figure 3.3). Une fraction d'eau symplastique ( $\theta_{symp}$ ) plus élevée chez les semis du groupe mésique (66% du contenu en eau du substrat) et chez les semis portant des racines adventives est notée durant cette période (tableau 3.4, figure 3.4A).

Pendant la période de dormance, l'effet de la date d'échantillonnage ne s'exprime qu'au niveau de l'élasticité des parois cellulaires et du potentiel osmotique à pleine turgescence ( $\Psi_{\pi FT}$ ) (tableau 3.3, figure 3.4C), où une diminution de  $\mathcal{E}_{max}$  avec le temps révèle une tendance des cellules à garder leur turgescence (tableau 3.3, figure 3.4D).

L'effet du phénotype ne se présente pas de façon aussi manifeste lorsqu'on consulte les moyennes attribuées aux semis enfouis et non enfouis. L'amplitude osmotique pour le maintien de la turgescence ( $\Delta\Psi_{\pi}$ ) ne montre aucune variation significative durant la période d'élongation de la tige et durant la période de dormance (tableau 3.3).

Tableau 3.3: Analyse de variance (ANOVA) décrivant les effets des facteurs fixes (date d'échantillonnage (Date), traitement hydrique (Trait) et phénotype de semis (Phéno)) sur les variables potentiel osmotique à pleine turgescence ( $\Psi_{\pi FT}$ ), potentiel osmotique au point de perte de turgescence ( $\Psi_{\pi TLP}$ ) et amplitude osmotique ( $\Delta\Psi_{\pi}$ ) durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Des contrastes ont été effectués pour les facteurs principaux significatifs ( $p < 0,05$ ).

Source	$\Psi_{\pi FT}$				$\Psi_{\pi TLP}$				$\Delta\Psi_{\pi}$			
	dl	SCE	F	P>F	dl	SCE	F	P>F	dl	SCE	F	P>F
<b>Période de croissance en hauteur de la tige</b>												
Bloc	2	0,41	3,17	0,06	2	0,31	1,15	0,33	2	0,01	0,09	0,91
Date (D)	2	0,46	3,52	0,04	2	4,10	15,07	<0,01	2	0,68	6,20	0,01
DL	1	0,43	6,67	0,01	1	3,94	29,00	<0,01	1	0,65	11,91	0,00
DQ	1	0,06	0,99	0,33	1	0,47	3,46	0,07	1	0,02	0,03	0,86
Trait (T)	2	0,03	0,20	0,82	2	0,54	1,98	0,16	2	0,01	0,10	0,91
Phéno (P)	1	0,01	0,17	0,68	1	0,09	0,67	0,42	1	0,11	1,97	0,17
Date*Trait	4	0,19	0,72	0,59	4	1,31	2,40	0,07	4	0,39	1,79	0,16
Date*Phéno	2	0,08	0,59	0,56	2	0,20	0,72	0,49	2	0,06	0,53	0,60
Trait*Phéno	2	0,07	0,55	0,58	2	0,02	0,07	0,93	2	0,00	0,03	0,97
D*T*P	4	0,57	2,18	0,10	4	0,53	0,98	0,43	4	0,14	0,65	0,63
Erreur	28	1,82			28	3,81			28	1,54		
<b>Période de dormance</b>												
Bloc	2	0,65	2,45	0,10	2	0,69	2,15	0,13	2	0,01	0,08	0,93
Date (D)	2	1,12	4,19	0,03	2	0,52	1,60	0,22	2	0,12	1,40	0,26
DL	1	0,22	1,66	0,21								
DQ	1	0,90	6,72	0,01								
Trait (T)	2	0,03	0,12	0,89	2	0,21	0,67	0,52	2	0,11	1,25	0,30
Phéno (P)	1	0,00	0,02	0,90	1	0,00	0,02	0,88	1	0,00	0,00	0,94
Date*Trait	4	0,73	1,37	0,27	4	0,66	1,03	0,41	4	0,06	0,38	0,82
Date*Phéno	2	0,08	0,29	0,75	2	0,03	0,09	0,91	2	0,01	0,15	0,86
Trait*Phéno	2	0,02	0,07	0,93	2	0,01	0,02	0,98	2	0,02	0,28	0,76
D*T*P	4	0,07	0,12	0,97	4	0,08	0,13	0,97	4	0,06	0,34	0,85
Erreur	28	3,74			28	4,52			28	1,19		

L = variation linéaire, Q = variation quadratique, dl = degré de liberté et SCE = somme des carrées d'écart.

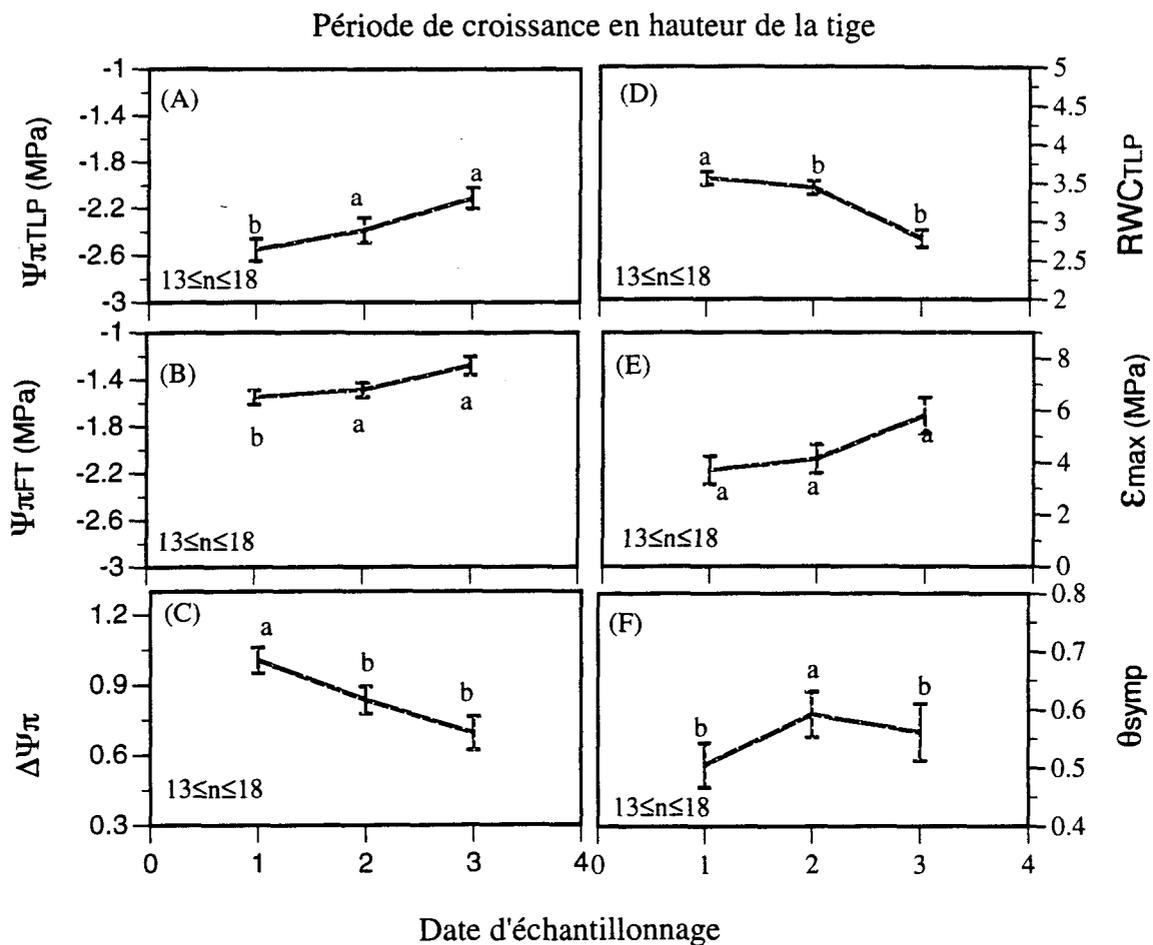


Figure 3.3: Variation du (A) potentiel osmotique au point de perte de turgescence ( $\Psi\pi_{TLP}$ ), (B) potentiel osmotique à pleine turgescence ( $\Psi\pi_{FT}$ ) (C) amplitude osmotique ( $\Delta\Psi\pi$ ), (D) contenu relatif en eau au point de perte de turgescence ( $RWCTLP$ ), (E) module d'élasticité maximum ( $\epsilon_{max}$ ) et (F) de la fraction d'eau symplastique ( $\theta_{symp}$ ) en fonction de la date d'échantillonnage, durant la période de croissance en hauteur de la tige. Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (tableau 2.3) et les barres associées aux points représentent l'erreur standard. Les lettres différentes au dessus des points indiquent une différence significative à  $p = 0,05$ .

Tableau 3.4: Analyse de variance (ANOVA) décrivant les effets des facteurs fixes (date d'échantillonnage (Date), traitement hydrique (Trait) et phénotype de semis (Phéno)) sur les variables contenu relatif en eau au point de perte de turgescence ( $RWC_{TLP}$ ), module d'élasticité maximum ( $\epsilon_{max}$ ) et fraction d'eau symplastique ( $\theta_{symp}$ ) durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Des contrastes ont été effectués pour les facteurs principaux significatifs ( $p < 0,05$ ).

Source	$RWC_{TLP}$				$\epsilon_{max}$				$\theta_{symp}$			
	dl	SCE	F	P>F	dl	SCE	F	P>F	dl	SCE	F	P>F
<b>Période de croissance en hauteur de la tige</b>												
Bloc	2	0,32	1,24	0,30	2	3,59	0,34	0,71	2	0,02	0,31	0,73
Date (D)	2	4,41	17,13	<0,01	2	31,69	3,04	0,06	2	0,07	1,32	0,28
DL	1	4,08	31,62	<0,01								
DQ	1	0,77	5,99	0,02								
Trait (T)	2	0,54	2,09	0,14	2	6,86	0,66	0,53	2	0,27	5,34	0,01
TL									1	0,18	6,99	0,01
TQ									1	0,11	4,25	0,05
Phéno (P)	1	0,03	0,21	0,65	1	16,67	3,20	0,08	1	0,22	8,70	0,01
Date*Trait	4	1,30	2,52	0,06	4	33,65	1,61	0,20	4	0,10	0,94	0,45
Date*Phéno	2	0,32	1,26	0,30	2	0,12	0,01	0,99	2	0,04	0,74	0,48
Trait*Phéno	2	0,02	0,09	0,92	2	19,65	1,88	0,17	2	0,15	2,87	0,07
D*T*P	4	0,54	1,04	0,40	4	38,16	1,83	0,15	4	0,11	1,11	0,37
Erreur	28	3,61			28	146,05			28	0,72		
<b>Période de dormance</b>												
Bloc	2	0,69	2,15	0,13	2	1,40	0,27	0,76	2	0,23	0,47	0,63
Date (D)	2	0,52	1,60	0,22	2	33,29	6,49	0,00	2	1,11	2,29	0,12
DL					1	31,24	12,18	0,00				
DQ					1	2,05	0,80	0,38				
Trait (T)	2	0,21	0,67	0,52	2	4,37	0,85	0,44	2	0,11	0,22	0,80
Phéno (P)	1	0,00	0,02	0,88	1	8,04	3,13	0,09	1	0,21	0,85	0,36
Date*Trait	4	0,66	1,03	0,41	4	8,57	0,83	0,51	4	0,64	0,66	0,62
Date*Phéno	2	0,03	0,09	0,91	2	2,36	0,46	0,64	2	0,47	0,96	0,39
Trait*Phéno	2	0,01	0,02	0,98	2	2,96	0,58	0,57	2	0,10	0,21	0,81
D*T*P	4	0,08	0,13	0,97	4	5,20	0,51	0,73	4	0,17	0,17	0,95
Erreur	28	4,52			28	71,83			28	6,80		

L = variation linéaire, Q = variation quadratique, dl = degré de liberté et SCE = somme des carrées d'écart.

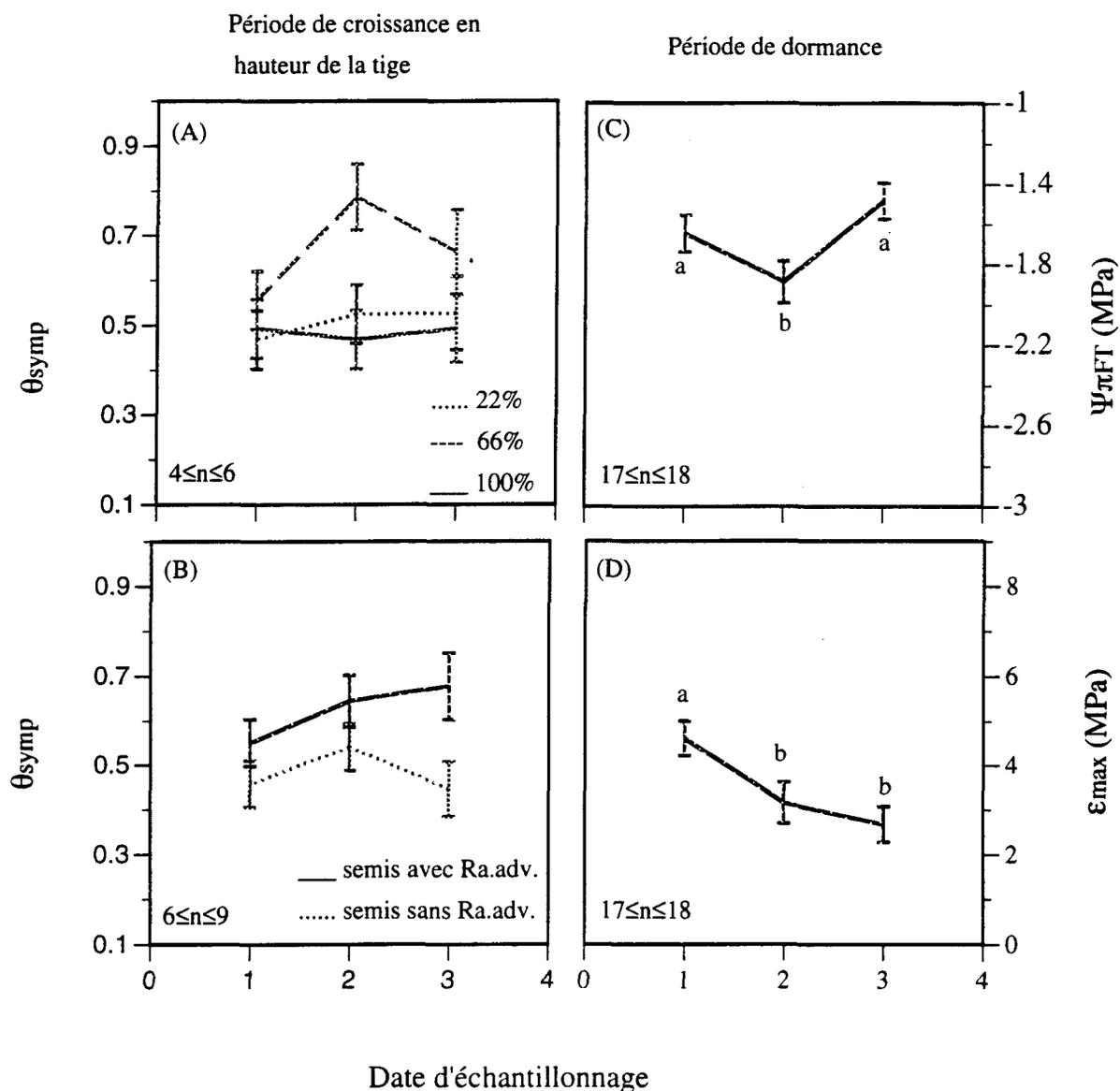


Figure 3.4: Variation de (A, B) la fraction d'eau symplastique ( $\theta_{symp}$ ) en fonction de la date d'échantillonnage (selon (A) les différents traitements hydriques du substrat et (B) les deux phénotypes de semis) durant la période de croissance en hauteur de la tige, du (C) potentiel osmotique à pleine turgescence ( $\Psi_{\pi FT}$ ) et du (D) module d'élasticité maximum ( $\epsilon_{max}$ ) en fonction de la date d'échantillonnage pendant la période de dormance. Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (tableau 2.3) et les barres associées aux points représentent l'erreur standard. Les lettres différentes au dessus des points indiquent une différence significative à  $p = 0,05$ .

### 3.4 PARAMÈTRES DE CROISSANCE:

Une augmentation de la hauteur des semis en fonction du traitement hydrique est observée durant la période de croissance en hauteur de la tige, avec une hauteur plus élevée chez les semis du groupe mésique (66%), comparativement à ceux des groupes xérique (22%) et saturé (100%) (tableau 3.5). La croissance en hauteur des semis forme une courbe légèrement quadratique (figure 3.5A). Lorsque le traitement photopériodique est initié pour induire la dormance, la croissance en hauteur se termine avec la formation du bourgeon apical. La différence de hauteur entre les plants enfouis et non enfouis s'est avérée non significative (figure 3.5B).

Aucun facteur n'a influencé de façon significative le diamètre au collet des semis durant la phase de croissance en hauteur ( $p > 0,05$ ) (tableau 3.5). Une interaction de la date d'échantillonnage avec le phénotype a été observée durant la période de dormance ( $p = 0,006$ ) (tableau 3.5, figure 3.6). La figure 3.6 montre un diamètre initial différent des deux phénotypes. Mais, pendant la dormance, la croissance linéaire en diamètre est plus prononcée chez les semis non enfouis. Les semis enfouis enregistrent un gain non significatif de la croissance radiale. Enfin, le traitement hydrique n'influence pas la croissance radiale de la tige, quelque soit le pourcentage de la capacité de rétention en eau du substrat utilisé.

Un effet significatif de l'interaction date d'échantillonnage-traitement hydrique du substrat ( $p = 0,0001$ ) attribuable à la période de croissance en hauteur de la tige a été notée au niveau de la biomasse fraîche caulinaire (tableau 3.6). L'effet du facteur phénotype de semis

Tableau 3.5: Analyse de variance (ANOVA) décrivant les effets des facteurs fixes (date d'échantillonnage (Date), traitement hydrique (Trait) et phénotype de semis (Phéno)) sur les variables hauteur caulinaires et diamètre au collet des semis durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Des contrastes ont été effectués pour les facteurs principaux significatifs ( $p < 0,05$ ).

Source	Hauteur				Diamètre			
	dl	SCE	F	P>F	dl	SCE	F	P>F
<b>Période de croissance en hauteur de la tige</b>								
Bloc	2	118,05	2,19	0,13	2	1,56	0,17	0,84
Date (D)	2	599,90	11,15	<0,01	2	4,20	0,46	0,63
DL	1	573,28	21,31	<0,01				
DQ	1	77,63	2,89	0,10				
Trait (T)	2	222,86	4,14	0,03	2	22,21	2,45	0,10
TL	1	11,42	0,42	0,52				
TQ	1	209,27	7,78	0,01				
Phéno (P)	1	38,28	1,42	0,24	1	1,45	0,32	0,58
Date*Trait	4	298,49	2,77	0,05	4	18,68	1,03	0,41
DL*TL	1	17,80	0,66	0,42				
DQ*TL	1	189,01	7,03	0,01				
DL*TQ	1	7,16	0,27	0,61				
DQ*TQ	1	81,20	3,02	0,09				
Date*Phéno	2	114,19	2,12	0,14	2	18,01	1,99	0,15
Trait*Phéno	2	164,80	3,06	0,06	2	6,58	0,73	0,49
D*T*P	4	260,02	2,42	0,07	4	13,39	0,74	0,57
Erreur	29	780,19			29	131,19		
<b>Période de dormance</b>								
Bloc	2	3,40	0,01	0,99	2	20,62	2,18	0,13
Date (D)	2	42,26	0,12	0,89	2	43,60	4,61	0,02
DL					1	40,76	8,62	0,01
DQ					1	8,86	1,87	0,18
Trait (T)	2	98,53	0,27	0,76	2	10,97	1,16	0,33
Phéno (P)	1	346,66	1,91	0,18	1	147,35	31,17	<0,01
Date*Trait	4	203,74	0,28	0,90	4	15,86	0,84	0,51
Date*Phéno	2	15,76	0,04	0,96	2	56,03	5,93	0,01
DL*PL					1	53,15	11,24	0,00
DQ*PL					1	2,88	0,61	0,44
Trait*Phéno	2	77,37	0,21	0,81	2	8,02	0,85	0,44
D*T*P	4	1010,86	1,40	0,26	4	7,70	0,41	0,80
Erreur	32	5793,39			32	151,30		

L = variation linéaire, Q = variation quadratique, dl = degré de liberté et SCE = somme des carrées d'écart.

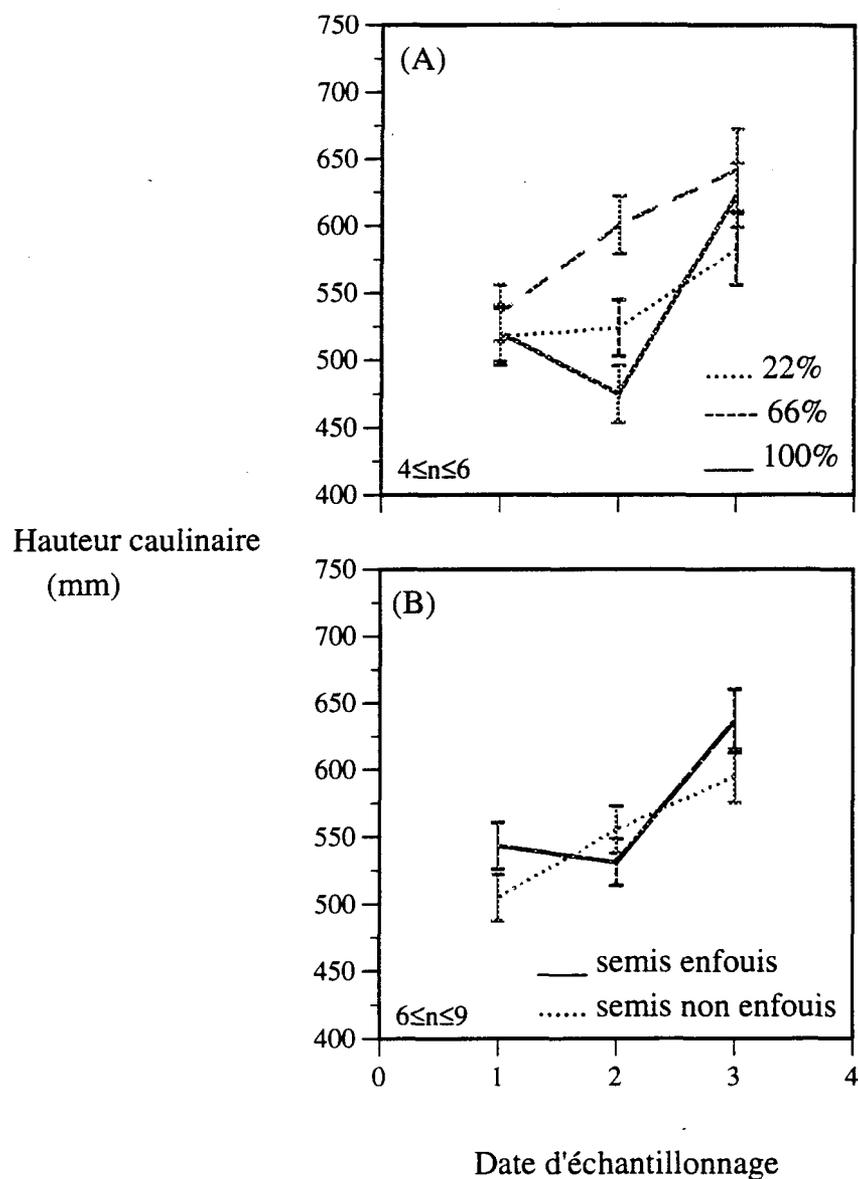


Figure 3.9: Variation de la hauteur caulinaire des semis en fonction de la date d'échantillonnage, durant la période de croissance en hauteur de la tige, pour (A) les différents traitements hydriques du substrat et (B) les deux phénotypes de semis (avec et sans racines adventives (Ra.adv.)). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (tableau 2.3) et les barres associées aux points représentent l'erreur standard.

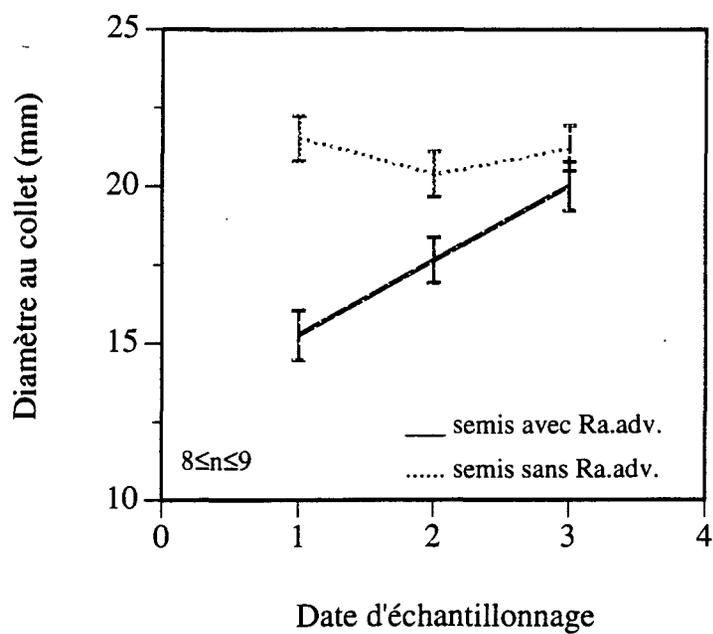


Figure 3.6: Variation du diamètre au collet des semis en fonction de la date d'échantillonnage, durant la période de dormance, pour les deux phénotypes de semis (avec et sans racines adventives (Ra.adv.)). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (tableau 2.3) et les barres associées aux points représentent l'erreur standard.

( $p=0,006$ ) (tableau 3.6) apparaît seul durant la phase de dormance, avec une biomasse fraîche caulinaire plus élevée chez les semis sans racines adventives (figure 3.7B).

Seul le phénotype a affecté la biomasse fraîche du système racinaire initial pendant la période de croissance en hauteur de la tige ( $p=0,0000$ ). Les semis sans racines adventives enregistrent une biomasse fraîche racinaire plus élevée comparés aux semis avec racines adventives (tableau 3.6). La période de dormance a révélé le même effet du facteur phénotype sur les semis. Une augmentation de cette variable en fonction de la date d'échantillonnage a été notée pendant la période de dormance (tableau 3.6, figure 3.7D).

Une interaction date d'échantillonnage-traitement hydrique du substrat sur la biomasse sèche caulinaire a été notée durant la période de croissance en hauteur de la tige ( $p<0,05$ ). Cette interaction s'est révélée strictement linéaire ( $p=0,002$ ) suite à la réalisation des contrastes (tableau 3.7 et figure 3.8A). Durant la période de dormance, l'effet du phénotype apparaît de façon très significative ( $p<0,001$ ), les semis non enfouis ayant plus de biomasse. La variation de la biomasse sèche caulinaire s'effectuait de façon linéaire en fonction de la date d'échantillonnage ( $p=0,029$ ) durant la phase de dormance (tableau 3.7 et figure 3.8C).

Un effet très significatif du phénotype sur la biomasse sèche racinaire ( $p<0,001$ ) durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance est révélé par l'ANOVA (tableau 3.7). Les semis avec racines adventives ont une biomasse sèche du système racinaire plus faible comparés à celle des semis sans racines adventives (figure 3.8B et 3.8D).

Tableau 3.6: Analyse de variance (ANOVA) décrivant les effets des facteurs fixes (date d'échantillonnage (Date), traitement hydrique (Trait) et phénotype de semis (Phéno)) sur les variables biomasse fraîche caulinaire et biomasse fraîche racinaire durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Des contrastes ont été effectués pour les facteurs principaux significatifs ( $p < 0,05$ ).

Source	Biomasse fraîche caulinaire				Biomasse fraîche racinaire			
	dl	SCE	F	P>F	dl	SCE	F	P>F
<b>Période de croissance en hauteur de la tige</b>								
Bloc	2	269,70	0,07	0,93	2	25 783	2,48	0,10
Date (D)	2	33 518,70	8,76	0,00	2	4 438	0,43	0,66
DL	1	33 320,40	17,41	<0,01				
DQ	1	1 782,91	0,93	0,34				
Trait (T)	2	31 528,15	8,23	0,00	2	14 499	1,39	0,26
TL	1	27 411,99	14,32	<0,01				
TQ	1	4 577,85	2,39	0,13				
Phéno (P)	1	234,21	0,12	0,73	1	157 866	30,34	<0,01
Date*Trait	4	40 380,85	5,27	0,00	4	49 687	2,39	0,07
DL*TL	1	38 583,00	20,16	<0,01				
DQ*TL	1	3 403,13	1,78	0,19				
DL*TQ	1	50,01	0,03	0,87				
DQ*TQ	1	602,42	0,31	0,58				
Date*Phéno	2	2 758,06	0,72	0,49	2	21 350	2,05	0,15
Trait*Phéno	2	5 440,85	1,42	0,26	2	10 043	0,96	0,39
D*T*P	4	8 774,77	1,15	0,35	4	66 934	3,22	0,03
Erreur	29	55 497,00			29	150 872		
<b>Période de dormance</b>								
Bloc	2	54 021,81	5,63	0,01	2	10 985	0,47	0,63
Date (D)	2	13 185,19	1,37	0,27	2	460 030	19,51	<0,01
DL					1	182 185	15,46	<0,01
DQ					1	277 845	23,57	<0,01
Trait (T)	2	20 873,38	2,18	0,13	2	56 999	2,42	0,10
TL								
TQ								
Phéno (P)	1	42 011,15	8,76	0,01	1	455 234	38,62	<0,01
Date*Trait	4	34 590,78	1,80	0,15	4	63 630	1,35	0,27
Date*Phéno	2	13 667,10	1,42	0,25	2	60 839	2,58	0,09
Trait*Phéno	2	20 974,89	2,19	0,13	2	36 953	1,57	0,22
D*T*P	4	22 005,26	1,15	0,35	4	108 707	2,31	0,08
Erreur	32	153 448,75			32	377 179		

L = variation linéaire, Q = variation quadratique, dl = degré de liberté et SCE = somme des carrées d'écart.

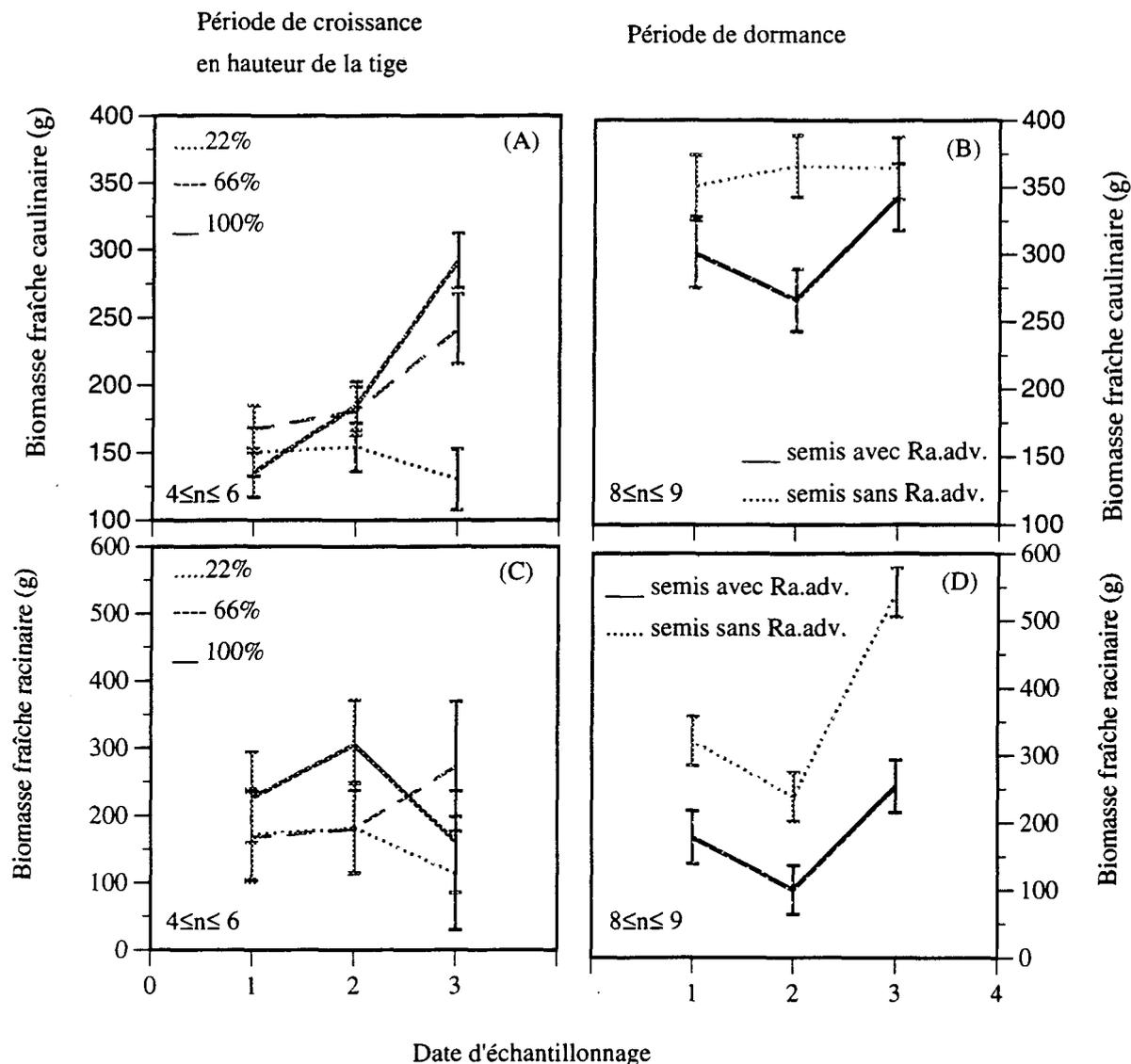


Figure 3.7: Variation de (A, B) la biomasse fraîche caulinaire et (C, D) la biomasse fraîche racinaire en fonction de la date d'échantillonnage, pour (A, B) les différents traitements hydriques du substrat et (B, D) les deux phénotypes de semis (avec et sans racines adventives (Ra.adv.)), durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (tableau 2.3) et les barres associées aux points représentent l'erreur standard.

Tableau 3.7: Analyse de variance (ANOVA) décrivant les effets des facteurs fixes (date d'échantillonnage (Date), traitement hydrique (Trait) et phénotype de semis (Phéno)) sur les variables biomasse sèche caulinaire et biomasse sèche racinaire durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Des contrastes ont été effectués pour les facteurs principaux significatifs ( $p < 0,05$ ).

Source	Biomasse sèche caulinaire				Biomasse sèche racinaire			
	dl	SCE	F	P>F	dl	SCE	F	P>F
<b>Période de croissance en hauteur de la tige</b>								
Bloc	2	200,63	0,35	0,71	2	1 128	2,87	0,07
Date (D)	2	3 357,10	5,87	0,01	2	383	0,97	0,39
DL	1	3 239,32	11,33	0,00				
DQ	1	736,09	2,57	0,12				
Trait (T)	2	922,80	3,36	0,05	2	544	1,38	0,27
TL	1	1 389,09	4,86	0,04				
TQ	1	569,84	1,99	0,17				
Phéno (P)	1	374,61	1,31	0,26	1	4 648	23,67	<0,01
Date*Trait	4	3 765,69	3,29	0,02	4	1 124	1,43	0,25
DL*TL	1	3 281,51	11,48	0,00				
DQ*TL	1	33,63	0,12	0,73				
DL*TQ	1	621,80	2,17	0,15				
DQ*TQ	1	159,39	0,56	0,46				
Date*Phéno	2	93,82	0,16	0,85	2	249	0,63	0,54
Trait*Phéno	2	620,08	1,08	0,35	2	290	0,74	0,49
D*T*P	4	1 610,83	1,41	0,26	4	1 763	2,24	0,09
Erreur	29	8 291,29			29	5 694		
<b>Période de dormance</b>								
Bloc	2	5 108,81	3,34	0,05	2	657	1,11	0,34
Date (D)	2	6 068,80	3,97	0,03	2	8 891	14,99	<0,01
DL	1	5 929,60	7,76	0,01	1	4 627	15,61	<0,01
DQ	1	139,20	0,18	0,67	1	4 263	14,38	<0,01
Trait (T)	2	1 022,63	1,34	0,28	2	1 334	2,25	0,12
Phéno (P)	1	10 463,63	13,70	0,00	1	13 692	46,18	<0,01
Date*Trait	4	3 911,49	1,28	0,30	4	2 519	2,12	0,10
Date*Phéno	2	1 961,46	1,28	0,30	2	1 712	2,89	0,07
Trait*Phéno	2	2 827,67	1,85	0,17	2	1 414	2,38	0,11
D*T*P	4	4 276,96	1,40	0,26	4	1 723	1,45	0,24
Erreur	32	24 444,92			32	9 487		

L = variation linéaire, Q = variation quadratique, dl = degré de liberté et SCE = somme des carrés d'écart.

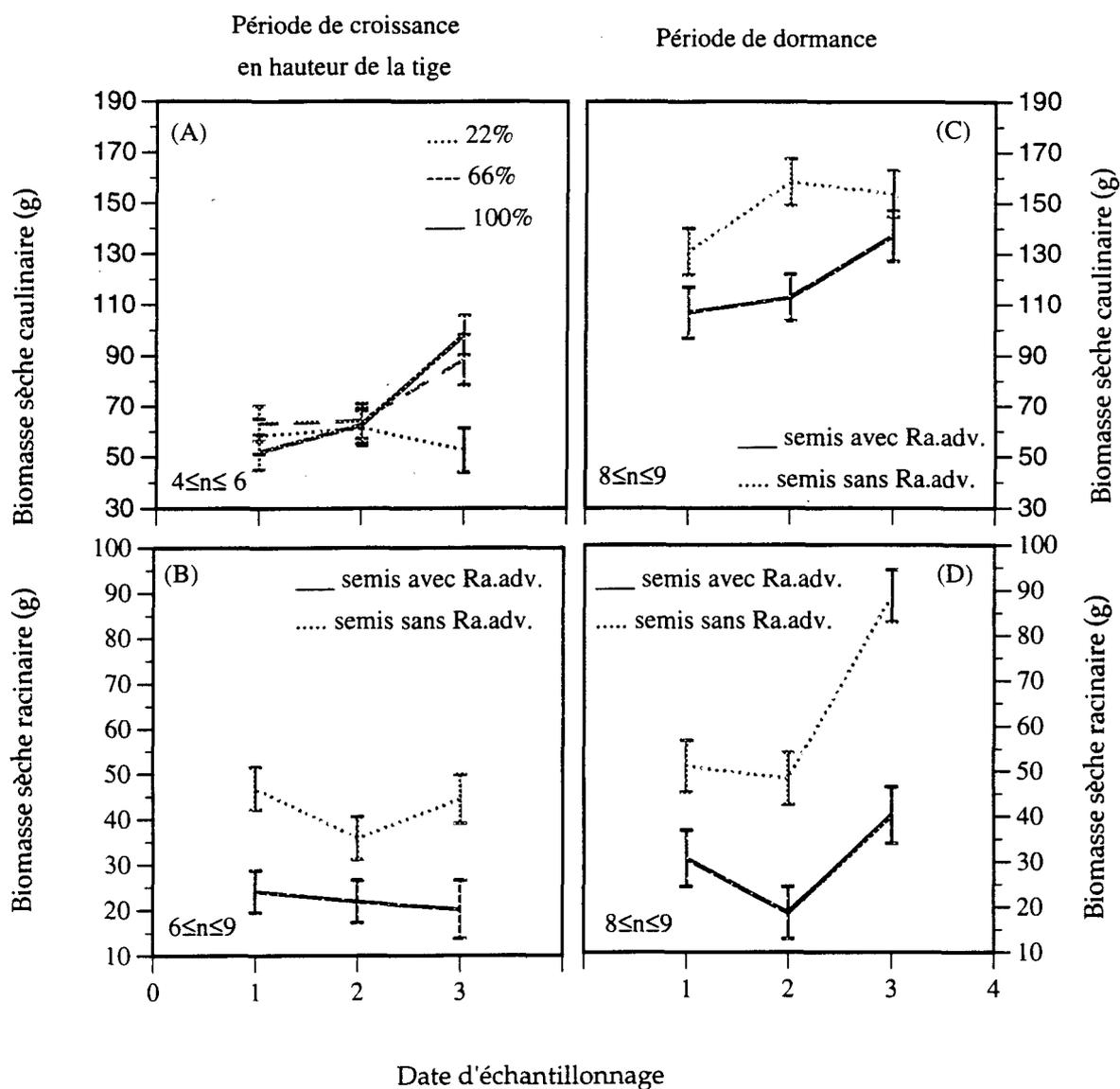


Figure 3.8: Variation de (A, C) la biomasse sèche caulinaire et (B, D) la biomasse sèche racinaire en fonction de la date d'échantillonnage, pour (A) les différents traitements hydriques du substrat et (B, C, D) les deux phénotypes de semis (avec et sans racines adventives (Ra.adv.)), durant la période de croissance en hauteur de la tige et la période de dormance. Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (tableau 2.3) et les barres associées aux points représentent l'erreur standard.

## CHAPITRE IV

### DISCUSSION

## 4.1 PARAMÈTRES DES RELATIONS HYDRIQUES:

### 4.1.1 PÉRIODE DE CROISSANCE EN HAUTEUR DE LA TIGE:

Le stress hydrique peut induire des changements dans les paramètres des relations hydriques (Abrams 1988). Des changements périodiques dans ces mêmes paramètres associées à des changements dans la concentration de solutés osmotiquement actifs dans les cellules sont aussi détectables durant la saison de croissance (Cutler *et al.* 1977, Tyree *et al.* 1978, Morgan 1984, Ritchie et Shula 1984, Abrams 1988, Kozłowski 1992, Zine El Abidine *et al.* 1993). L'augmentation de  $\psi_{\pi}$  durant l'élongation de la tige résulte de l'allocation des sucres aux processus primaires de croissance (Kozłowski 1992). Teskey et Hinckley (1986) ont mentionné que les variations de température peuvent induire des changements dans l'activité physiologique des plants causant un changement dans  $\psi_{\pi}$  chez certaines espèces, particulièrement les conifères. Zine El Abidine *et al.* (1993) ont noté chez deux écotypes d'épinette noire une augmentation similaire de  $\psi_{\pi FT}$  et  $\psi_{\pi TLP}$  entre le débourrement et le début de l'élongation de la tige. Parallèlement à l'augmentation de la température,  $\psi_{\pi FT}$  et  $\psi_{\pi TLP}$  atteignaient des valeurs maximales et demeuraient stables durant la croissance caulinaire pour diminuer à la fin de la phase de croissance en hauteur de la tige. Cette augmentation est corrélée avec la diminution progressive du contenu relatif en eau au point de perte de turgescence ( $RWC_{TLP}$ ).

La variation de  $\Delta\psi_{\pi}$  est corrélée avec  $RWC_{TLP}$ , résultant probablement d'une perte passive de turgescence. La perte rapide de turgescence résulte généralement d'un arrêt de croissance et des principaux processus physiologiques (Hsiao *et al.* 1976).

La fraction d'eau symplastique ( $\theta_{\text{symp}}$ ) plus élevée chez les semis à 66% de contenu en eau du substrat, également chez les semis portant des racines adventives serait liée à une nouvelle expansion cellulaire (Zine El Abidine *et al.* 1993). Parker *et al.* (1982) ont démontré qu'une nouvelle expansion cellulaire serait responsable de l'augmentation de  $\theta_{\text{symp}}$ . Or, chez les semis du groupe mésique, les résultats ont montré une hauteur caulinaire moyenne significativement plus élevée comparée aux deux autres groupes. La fraction d'eau symplastique plus élevée chez les semis portant des racines adventives serait associée à une nouvelle expansion cellulaire pour la formation des racines adventives.

Bannan (1942) a mentionné que, chez toutes les espèces qu'il a examiné, les relations anatomiques entre les racines adventives et les branches sont similaires. Des racines adventives sont connectés intérieurement avec une couche radiale de tissu parenchymateux qui ressemble à une trace de branche et est localisé au dessus et parallèlement à la trace foliaire. Les trachéides sont généralement courtes et plusieurs sont courbés ressemblant aux trachéides observés sous les traces foliaires. Le même auteur a précisé que les racines adventives se formant à la partie basale de la tige principale ou des branches chez l'épinette noire et plus précisément au niveau de la cicatrice du bourgeon terminal, prennent naissance au niveau d'une zone médullaire à paroi épaisse. Par contre les racines adventives qui se forment en dehors de cette zone (cicatrice du bourgeon terminal) sont reliés à la trace foliaire. Donc, on peut présumer que, pendant la période de croissance en hauteur de la tige, la formation des racines adventives a eu lieu en dehors de la zone de cicatrice du bourgeon terminal. Ceci reste à confirmer.

L'augmentation de  $\mathcal{E}_{\max}$  (diminution de l'élasticité) associée avec la maturation de la tige, démontre un épaissement faible des parois cellulaires durant la période de croissance en hauteur de la tige (Zine El Abidine *et al.* 1993). Selon Zwiazek (1991) les parois cellulaires ont une structure dynamique qui peut changer selon les conditions environnantes. En effet, un  $\mathcal{E}_{\max}$  élevé reflète une grande résistance des parois cellulaires aux déformations, ainsi qu'une grande capacité des cellules à retenir l'eau quand le potentiel hydrique diminue (Tyree et Hammel 1972). D'autres études ont également révélé des valeurs de  $\mathcal{E}_{\max}$  élevées durant la saison de croissance caulinaire (Roberts *et al.* 1981, Davis et Lasko 1979, Zine El Abidine *et al.* 1993). Au début de la période de croissance, la grande élasticité peut agir comme un mécanisme de maintien de la turgescence tant que la disponibilité d'eau n'est pas limitante (Colombo 1987). Mais, au fur et à mesure que les parois s'épaississent, les cellules ont plus tendance à la plasmolyse. La pression de turgescence est contrôlée par  $\mathcal{E}_{\max}$  des tissus (Tyree et Hammel 1972, Hellkvist *et al.* 1974, Cheung *et al.* 1975). L'élasticité des parois cellulaires minces répond linéairement aux changements de turgescence. L'augmentation de l'élasticité peut indiquer la production de nouvelles cellules par le cambium (Colombo 1986). Cependant, il est concevable que deux plants peuvent avoir un  $\mathcal{E}_{\max}$  égal, mais différer dans leur capacité à maintenir la turgescence (Roberts *et al.* 1981, Robichaux 1984, Colombo 1986). Ce comportement des paramètres des relations hydriques observé est compatible à celui noté chez des semis (Colombo 1987) et des arbres matures d'épinette noire (Zine El Abidine *et al.* 1993), et chez d'autres conifères (Tyree *et al.* 1978, Jackson et Sponser 1979, Gross *et al.* 1980, Ritchie et Shula 1984, Teskey *et al.* 1984, Doi *et al.* 1986, Joly et Zaerr 1987, Grossnickle 1989, Andersen et McLaughlin 1991, Gross et Koch 1991).

Le potentiel hydrique du xylème diminue rapidement du préaube jusqu'à midi. Ce comportement a été observé chez des semis (Pothier *et al.* 1989) et des arbres matures d'épinette noire (Vowinckel *et al.* 1975, Zine El Abidine *et al.* 1994), ainsi que chez d'autres espèces (Hinckley *et al.* 1978, Schulze et Hall 1982). Cette diminution du potentiel hydrique à midi ( $\psi_{xm}$ ) n'est pas reliée au potentiel hydrique du sol, mais à l'augmentation de la température et du déficit d'humidité absolue (Vowinckel *et al.* 1975, Wolff *et al.* 1977, Hinckley *et al.* 1978, Schulze et Hall 1982) et simultanément, à une faible conductivité hydraulique racinaire (Hinckley *et al.* 1978, Schulze et Hall 1982, Robichaux 1984).

Le conflit des résultats sur le comportement des stomates n'est pas surprenant, car la fermeture des stomates peut être affectée par plusieurs facteurs (Beadle *et al.* 1978, Melzak *et al.* 1985, Boucher *et al.* 1995). Des valeurs basses de  $\psi_{xm}$  causent en général une fermeture progressive des stomates (Hinckley *et al.* 1978, Schulze et Hall 1982). Dans la présente étude, les stomates n'ont montré aucune réaction à aucun des facteurs testés durant la période de croissance en hauteur de la tige. L'absence de leur réaction au traitement hydrique peut être associé à (i) la résistance entre le milieu racinaire et la surface racinaire, (ii) la résistance hydraulique des semis ou (iii) la résistance stomatique. La première est supprimée car les valeurs mesurées révèlent une augmentation de  $\psi_{xm}$  avec le temps. Les variations dans la résistance hydraulique peuvent être causés par la cavitation (Tyree et Dixon 1986). Cochard (1992), Lu *et al.* (1994) ont trouvé qu'une valeur de  $\psi_{xm}$  de -1,4 MPa produit une cavitation significative du xylème chez l'épinette de Norvège (*Picea abies* (L.) Karst). Nos valeurs enregistrées chez l'épinette noire durant la période de croissance en hauteur indiquent une moyenne de -1,7 MPa à -1,2 MPa ce qui est comparable à la valeur notée chez l'épinette de Norvège. De plus, les conditions environnementales d'humidité et de température étaient maintenues stables durant cette période. La stabilité de  $g_s$  doit donc être allouée aux stomates

(Kramer 1983, Nobel 1992) et pourrait être attribué à différentes causes: (1) une accumulation de résine qui bloque les pores des stomates (Teskey *et al.* 1984), bien que ne causant pas une fermeture totale, maintient une conductance stomatique faible comparable dans les trois types de traitement ( $0,012 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); (2) le vieillissement des semis, puisque D'Aoust (1978) a noté dans des conditions contrôlées, une diminution des échanges gazeux, entre autre  $g_s$ , avec l'âge des semis chez l'épinette noire; (3) au phénomène de cavitation (Tyree et Dixon 1986, Tyree et Sperry 1989). Un faible degré de contrôle stomatique avec une conductance similaire chez des plants stressés et non stressés a aussi été observé par Tschaplinski *et al.* (1993) chez des hybrides de peuplier (*Populus deltoides* Bastr.). Dans d'autres études, une faible conductance stomatique a été observée durant l'expansion foliaire (Merritt et Kaufmann 1991). Dans la présente étude, la fraction d'eau symplastique élevée chez les plants soumis au traitement de type mésique a révélé une nouvelle expansion foliaire. La nouvelle expansion cellulaire a peut-être causée une diminution de  $g_s$  chez ces plants à des valeurs similaires à ceux des semis soumis aux traitements de type xérique et saturé. Ceci peut également être une explication des valeurs comparables de  $g_s$  notées dans les trois types de traitement hydrique. Schulze (1991) propose même qu'une carence minérale amènerait une augmentation du pH interne de la plante qui causerait la protonation de l'acide abscissique et son transport vers les stomates. La fermeture des stomates s'en suivrait. Il est important de mentionner que ses semis ont été fertilisés abondamment l'année précédant l'expérience. Les semis pouvaient donc avoir accumuler assez d'éléments minéraux durant ce temps et donc ne pas avoir de besoins importants en minéraux durant la période de croissance suivante. De plus, ces plants étaient fertilisés durant l'expérimentation.

Durant la période de croissance en hauteur, la distribution du carbone vers les racines permettrait l'ajustement osmotique afin de maintenir la turgescence minimale exigée par les fonctions métaboliques de base chez l'épinette noire, ce qui empêcherait la dégradation des protéines et des acides nucléiques (Buxton *et al.* 1985, Zwiazek et Blake 1990, Geiger et Servaites 1991, Koppenaar *et al.* 1991, Tan *et al.* 1992, Amundson *et al.* 1993, Lamhamedi et Bernier 1994). Cette réaction serait importante afin de maintenir la synthèse de cytokinine à l'apex des racines (Geiger et Servaites 1991, Taiz et Zeiger 1991). En effet, il a été observé que la production de cytokinine se poursuit tant que le sol ne se dessèche pas (Schulze 1986). La cytokinine produite par les racines et distribuée vers la partie aérienne du plant pourrait prévenir la fermeture des stomates sous l'action de l'acide abscissique. Ainsi, cette hormone aiderait à maintenir une conductance stomatique la plus élevée possible en tenant compte du contenu hydrique du sol (Turner 1986 *In* Geiger et Servaites), permettant au plant de maintenir un gradient de potentiel hydrique.

#### 4.1.2 PÉRIODE DE DORMANCE:

Les variations des paramètres des relations hydriques tissulaires entre la phase de croissance et de dormance se font parallèlement aux changements phénologiques des semis. Ces derniers sont causés par les variations des conditions environnementales, en particulier la température et la photopériode (Zur *et al.* 1981, Calkin et Percy 1984, Andersen et McLaughlin 1991, Zine El Abidine *et al.* 1993), avec la concentration de solutés osmotiquement actif (Cutler *et al.* 1977, Tyree *et al.* 1978, Morgan 1984, Ritchie et Shula 1984, Abrams 1988, Kozlowski 1992, Zine El Abidine *et al.* 1993) et avec l'ontogénie des

nouvelles expansions foliaires (Tyree *et al.* 1978, Roberts *et al.* 1981, Parker *et al.* 1982, Zine El Abidine *et al.* 1993)

La diminution de  $\psi_{\pi FT}$  à la deuxième date d'échantillonnage n'est pas nécessairement liée à un déficit hydrique du sol. Une diminution significative du potentiel osmotique a été observée chez des semis saturés en eau malgré une grande humidité du sol et un faible déficit de pression de vapeur (Abrams 1988). D'autres études ont également révélé une diminution du potentiel osmotique après la période d'élongation de la tige chez des semis non stressés hydriquement (Ritchie et Shula 1984, Colombo 1987, Grossnickle 1989, Anderson et McLaughlin 1991). La diminution du potentiel osmotique après la période de croissance en hauteur semble un processus ontogénique normal relié à la diminution de la température et de la photopériode (Tyree *et al.* 1978, Ritchie et Shula 1984, Colombo 1987, Grossnickle 1989, Gross et Koch 1991, Zine El Abidine *et al.* 1993), et une première étape de la lignification des tissus (Tyree *et al.* 1978, Ritchie et Shula 1984).

La diminution de  $\psi_{\pi}$  a aussi été reliée à une augmentation de la concentration foliaire en sucres, acides aminés et ions inorganiques (Ritchie et Shula 1984, Abrams 1988, Kozlowski 1992, Zine El Abidine *et al.* 1993). L'augmentation des carbohydrates est reliée à la lignification des tissus (Kozlowski 1992). Aussi, la distribution du carbone vers les racines permettrait l'ajustement osmotique afin de maintenir la turgescence des cellules (Buxton *et al.* 1985, Geiger et Servaites 1991, Koppenaal *et al.* 1991).

Pendant la période de dormance, la diminution de  $\mathcal{E}_{\max}$  (augmentation de l'élasticité) indique que les cellules subiront moins de perte de turgescence même si le contenu hydrique diminue (Robichaux 1984, Dawson et Bliss 1989). Les plantes à haute capacité de maintenir

leur turgescence ont une plus grande survie et un potentiel de croissance élevé sous des conditions de stress hydrique (Hsiao *et al.* 1976, Jones 1983, Turner 1986).

Les valeurs de  $\epsilon_{\max}$  montrent une augmentation de l'élasticité cellulaire causée en général par la faible épaisseur des parois cellulaires (Tyree *et al.* 1978, Roberts *et al.* 1981). Selon Zwiazek (1991), les parois cellulaires ont une structure dynamique qui peut aussi changer selon les conditions environnantes. Une grande élasticité peut agir comme un mécanisme de maintien de la turgescence tant que la disponibilité d'eau n'est pas limitante (Colombo 1987).  $\epsilon_{\max}$  faible attribue aux cellules moins de perte de turgescence lorsque le contenu en eau diminue (Robichaux 1984, Dawson et Bliss 1989).

Le potentiel hydrique du xylème accuse des valeurs plus négatives à midi qu'au préaube. Ce comportement a aussi été noté durant la phase d'élongation de la tige. Les valeurs basses de  $g_s$  chez les semis saturés en eau est une réaction commune chez plusieurs espèces et a été associée avec une concentration d'ABA (acide abscissique) résiduelle élevée (Roberts et Dumbroff 1986, Squire *et al.* 1988). Mansfield *et al.* (1990) ont également mentionné dans leurs travaux qu'une augmentation du potentiel hydrique du xylème sera suivie d'une fermeture progressive des stomates. La fonction stomatale agit comme un mécanisme de «feed back» (Maier-Maercker 1981, 1983).

#### 4.2 RACINES ADVENTIVES ET PARAMÈTRES DE CROISSANCE:

Les racines adventives se sont formées chez tous les semis enfouis, aussi bien durant la période de croissance que la phase de dormance, mais avec un nombre moyen plus élevé durant la période de dormance. Ce phénomène était attendu (Aubin 1996). D'autres travaux ont également démontré la formation des racines adventives à la base de la tige chez des semis d'épinette noire (Larouche 1994, Simard 1995), des semis d'épinette de Sitka (Coutts *et al.* 1990) et d'autres espèces (Topa et McLeod 1986, Grönroos et Von Arnold 1988). La formation des racines adventives a été observée soit dans le cas de l'accumulation de débris autour de la tige (LeBarron 1945, Revyako 1975, McClain 1981, Zobel et Antos 1982) ou dans le cas des semis plantés profondément (LeBarron 1945, McClain 1981, Stroempl 1990, Paterson et Maki 1994, Aubin 1996). Ces conditions assurent une certaine obscurité et humidité autour de la tige. La formation un peu plus importante des racines adventives après la mise en dormance était aussi attendue, puisqu'il a été mentionné dans les travaux réalisés par Langlois *et al.* (1983), Tryon et Chapin (1986), Lambany et Langlois (1990), Lord *et al.* (1993), Lamhamedi et Bernier (1994) et Aubin (1996) que le système racinaire aurait une croissance plus importante après la mise en dormance des semis, la croissance de la tige mobilisant la plus grande partie de l'énergie disponible durant la période de croissance en hauteur de la tige.

Le contenu en eau du substrat n'a pas affecté la formation des racines adventives. Par contre les résultats de Aubin (1996) indiquent que le nombre de racines adventives augmente avec l'augmentation du contenu en eau du substrat. Nos études ont révélé un nombre moyen de racines adventives similaire dans les trois types de traitements hydriques, aussi bien durant la période de croissance en hauteur que durant la période de dormance.

Ceci s'avérerait normal, puisque les semis supposés être soumis au stress hydrique n'ont pas montrés de tels signes sur les paramètres physiologiques mesurés. Chez l'épinette noire, un contenu en eau du substrat élevé ne ferait qu'accélérer la formation des racines adventives.

Les racines adventives composaient 25% de la biomasse sèche racinaire totale durant la période de croissance caulinaire, comparé à 34% après la mise en dormance. Ceci n'est guère surprenant, puisque chez des sujets d'épinette noire adultes le système racinaire serait composé presque uniquement de racines adventives (LeBarron 1945, McClain 1981, Krause et Fournier 1996). McClain (1981) a constaté chez des semis d'épinette noire que le système racinaire adventif composait les 2/3 du système racinaire après dix ans de plantation. Larouche (1994) ayant utilisé des semis portant déjà des racines adventives a constaté que le système racinaire adventif constituait presque 50% de la biomasse racinaire après 14 semaines de croissance.

Les semis sans racines adventives ont montré une biomasse sèche du système racinaire initial plus élevée que celle des semis avec racines adventives. Ceci indique que les racines adventives se forment au détriment du système racinaire initial (LeBarron 1945, McClain 1981). Des études réalisés par Coutts (1981), Lord *et al.* (1992), Topa et Cheesman (1992) ont mentionné que la baisse de la concentration d'oxygène au niveau du substrat peut causer des lésions, la mort apicale des racines et la dégradation du système racinaire primaire. Ce sont justement ces conditions qui forceront les semis enfouis à former des racines adventives afin d'aller chercher l'eau, l'oxygène et les éléments minéraux nécessaires au métabolisme de la plante (Sutton 1980, Tang et Kozlowski 1983, Topa et McLeod 1986, Coutts *et al.* 1990, Megonigal et Day 1992). Une présence accrue des lenticelles hypertrophiées sur la partie de tige enfouie et l'hypocotyle serait indicatrice du

niveau d'oxygénation du substrat. Ces structures servent de contact entre l'extérieur du plant et les faisceaux vasculaires en laissant passer l'eau et les minéraux en cas d'hypoxie (Tang et Kozlowski 1983, Kozlowski 1984, Lieffers et Rothwell 1986, Aronen et Haggman 1994). En plus, l'emplacement des racines adventives leur donne l'avantage de capter les éléments de la photosynthèse et de les utiliser pour leur croissance avant le système racinaire initial.

La présence de racines adventives n'a pas eu d'effet sur la croissance en hauteur des semis. Cette observation va dans le même sens que les résultats obtenus par Patersen et Maki (1994). Ces auteurs ont plantés des semis du genre *Picea* à trois profondeurs différentes et n'ont noté aucune différence significative pour la hauteur des semis enfouis comparée à ceux non enfouis. Les semis plantés en profondeur ont cependant produits les arbres les plus hauts après six années de croissance. Ainsi l'effet de la profondeur de plantation sur la hauteur des semis semble se produire à long terme.

La croissance en hauteur des semis d'épinette noire a été favorisée par un traitement mésique du substrat. Ce résultat va dans le même sens que celui observé par Lord *et al.* (1990) qui ont mentionnés que les traitements hydriques moyens, soit 40 à 70 % sont ceux qui favorisent le plus la croissance en hauteur . De plus, un contenu en eau du substrat plus élevé amène une diminution de la croissance des plants, causé par une diminution importante de la concentration en oxygène du substrat lorsqu'il tend vers la saturation (Sena Gomez et Kozlowski 1980, Topa et McLeod 1986, Topa et Cheesman 1992).

Pendant la croissance, l'expansion cellulaire qui précède la division crée un appel d'eau symplastique important (Levitt 1980). Ceci a été d'ailleurs noté sur les valeurs de la fraction d'eau symplastique mesurés. La sensibilité de la croissance en hauteur à un stress

hydrique serait donc plus élevé comparativement à la photosynthèse (Levitt 1980, Loescher *et al.* 1990, Lamhamedi et Bernier 1994, Aubin 1996). Une même quantité de sucres solubles est acheminée vers les racines qu'elle que soit le type de traitement hydrique. Ceci explique l'absence de l'effet du traitement hydrique sur la biomasse sèche racinaire.

En général, la faible croissance et production de biomasse sèche caulinare des semis d'épinette noire soumis à un stress hydrique peut être attribuée à un stress nutritionnel (Chapin 1991, Schulze 1991). Dans un milieu xérique, la faible quantité d'eau disponible dans le sol, même si ne causant pas d'effet au niveau physiologique du plant, le remplacement de l'eau du sol par de l'air rend les ions moins mobiles. La mobilité des ions étant en effet sensible même à des changements mineurs du contenu en eau du sol (Nye et Tinker 1977 *In* Chapin 1991). La carence minérale qui s'ensuit cause une croissance réduite des plants. Par contre, les semis "stressés" de la présente expérience n'ont pas montré de tels signes. Les semis étant largement fertilisés durant l'expérimentation et l'année précédant l'expérience, le peu d'eau d'irrigation leur étant fournie a pu leur fournir la quantité suffisante de minéraux nécessaires à leur fonctions métaboliques et à leur croissance. Il faut par contre préciser qu'aucune mesure d'éléments nutritifs n'a été effectué durant cette expérience.

L'emplacement des racines adventives leur permettant de capter les produits de la photosynthèse avant le système racinaire initial, allouant ainsi moins de biomasse à ce dernier, peut expliquer la baisse de croissance racinaire lors d'une plantation profonde. La plantation en profondeur bien qu'elle soit avantageuse pour la formation des racines adventives, reste nuisible pour la croissance en diamètre au collet ainsi que pour la biomasse sèche des parties caulinare et racinaire. À cause de l'enfouissement des branches inférieurs

lors de la plantation en profondeur des semis. La perte d'une partie de la surface photosynthétique pourrait expliquer la plus faible production de biomasse de tous les organes (Aubin 1996). Par ailleurs, l'étude menée par Desrochers (1996) montre un phénomène d'effilement inverse chez l'épinette noire. Les tiges enfouies dans le sol prenant ainsi la forme de cône renversé, ont un diamètre croissant de la base vers le niveau du sol. Selon Knight (1961), la cause immédiate du phénomène d'effilement inversé est la répression de l'activité cambiale de la tige enfouie, due en partie aux conditions nutritionnelles. La tige enfouie étant en dessous des racines adventives, elle est donc située en deçà de l'échange d'éléments nutritifs entre les feuilles et les racines. Le même phénomène a été observé chez des conifères (Kozlowski *et al.* 1991). Filion et Marin (1988) ont noté des observations similaires chez des épinettes blanches dont une partie de la tige est enfouie, le diamètre au niveau de la surface du sol était supérieur à celui pris au niveau du collet. Il serait donc préférable pour comparer l'effet du traitement hydrique sur le diamètre, de mesurer le diamètre au niveau de la surface du sol (Aubin 1996).

Les résultats de la présente expérience ont révélé que le maintien pendant neuf semaines de semis d'épinette noire à une teneur en eau aussi basse que 22% de la capacité maximale de rétention en eau du substrat n'a pas permis d'obtenir des plants vraiment stressés. Pourtant, dans les travaux menés par Aubin (1996), un traitement hydrique à 25% de la capacité de rétention en eau s'est avéré suffisant pour induire un stress hydrique non létal chez des semis d'épinette noire. Cette apparente contradiction laisse croire que le pourcentage de la capacité de rétention en eau du substrat qui répond aux besoins hydriques du plant en terme de croissance et de développement ne semble pas très éloigné de celui qui correspond à son point de flétrissement. D'autres travaux devront être mis en place pour confirmer cette affirmation.

CHAPITRE V

CONCLUSION

Nous avons supposé initialement que des variations phénotypiques dans les paramètres des relations hydriques s'exprimeraient en présence d'un stress hydrique. Nos résultats ont montré un effet faible et inconsistant du phénotype sur les paramètres des relations hydriques chez l'épinette noire, du moins en absence du stress hydrique. En accord avec des études antérieures, nos résultats ont montré la dynamique périodique des paramètres des relations hydriques reliés aux changements phénologiques des semis d'épinette noire. Cette étude vient surtout révéler la grande capacité de l'épinette noire à tolérer des conditions entraînant un important assèchement du substrat. La date d'échantillonnage a été le facteur expliquant la majorité de la variation de l'ensemble des paramètres mesurés et calculés.

Les différences physiologiques et morphologiques sont minimales entre les semis portant des racines adventives et ceux n'en portant pas. Les seules différences significatives entre les deux phénotypes ont été notées au niveau de la fraction symplastique d'eau durant la période de croissance en hauteur. La fraction d'eau symplastique plus élevée chez les semis portant des racines adventives semble être reliée à la nouvelle expansion cellulaire nécessitée par la formation des racines adventives. La présence des racines adventives ne confère donc pas d'avantages marqués aux semis qui en possèdent en terme de croissance et de résistance aux conditions asséchantes utilisées dans cette expérience.

Une explication possible pour cette absence de différences significatives entre les deux phénotypes et les trois traitements hydriques du substrat menant à l'absence effective de stress hydrique malgré les conditions sévères imposées aux semis soumis aux conditions xériques. Ceci reste à confirmer.

## CHAPITRE VI

## RÉFÉRENCES

- Abrams, M.D. 1988. Sources of variation in osmotic with special reference to North American tree species. *For. Sci.* 34: 1030-1046.
- Amundson, R.G., R.J. Kohut, A. Laurence, S. Fellows et L.J. Colavito. 1993. Moderate water stress alters carbohydrate content and cold tolerance of red spruce foliage. *Exp. Environ. Bot.* 33: 383-390.
- Anderson, C.P. et S.B. McLaughlin. 1991. Seasonal changes in shoot water relations of *Picea rubens* at two high elevation sites in the smoky Mountains. *Tree physiol.* 8: 11-21.
- Armson, K.A. et V. Sadreika. 1979. Forest tree nursery soil management and related practices Ont. Min., Nat. Res. Can.: 179 p.
- Aronen, T.S. et H.M. Haggman. 1994. Occurrence of lenticels in roots of scots pine seedlings in different growth conditions. *J. Plant Physiol.* 143: 325-329.
- Aubin, N. 1996. Influence du contenu en eau du substrat et de la profondeur de plantation sur la formation de racines adventives caulinaires, la croissance et l'allocation glucidiques de semis d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.). Mémoire présenté en exigence partielle de la Maîtrise en ressources renouvelables, à l'Université du Québec à Chicoutimi, Université du Québec.
- Bannan, M.W. 1942. Notes on the origin of adventitious roots in the native ontario conifers. *Amer. J. Bot.* 29: 593-598.
- Beadle, C.L., N.C. Turner et P.G. Jarvis. 1978. Critical water potential for stomatal closure in Sitka spruce. *Physiol. Plant.* 43: 160-165.
- Bergeron, Y., Gagnon, D., Mauffette, Y. et J. Tardif. 1992. La forêt menacée pp. 55-64. *In* Terre, patrimoine Common. *Édité par* M. Barrère. Association Descartes et Éditions La Découverte, Paris, France. 196p.

- Bernier, P.-Y. 1993. Comparing natural and planted black spruce seedlings. I. Water relations and growth. *Can. J. For. Res.* 23: 2427-2434.
- Bernier, P.-Y. 1994. La courbe Pression -volume (communication personnelle). Professeur-chercheur (Ph.D.). Ressources naturelles Canada. Service canadien des forêts. Région du Québec.
- Blake, T.J., Bevilacqua, E. et J.J. Zwiazek. 1991. Effects of repeated stress on turgor pressure and cell elasticity changes in black spruce seedlings. *Can. J. For. Res.* 21: 1329-1333.
- Blum, A. 1988. Drought resistance . *In* Plant breeding for stress environments. (ed.) A. Blum. CRC Press Inc., Boca Raton, Fl. P. 50.
- Boucher, J.F., A.D. Munson et P.-Y. Bernier. 1995. Foliar absorption of dew influences shoot water potential and root growth in *Pinus strobus* seedlings. *Tree Physiol.* 15: 819-823.
- Bradford, K.J. et T.C. Hsiao. 1982. Physiological responses to moderate water-stress. *In* Encyclopedia of Plant Physiol. Physiological Plant Ecology I, New series V12 B: : 263-324.
- Burdett, A.N. 1990. Physiological processes in plantation establishment and the development of specifications for forest planting stock. *Can. J. For. Res.* 20: 415-427.
- Buxton, G.F., D.F. Cyr, E.B. Dumbroff et D.P. Webb. 1985. Physiological reponses of three northern conifers to rapid and slow induction of moisture stress. *Can. J. For. Res.* 63: 1171-1176.
- Calkin, H.W. et R.W. Pearcy. 1984. Seasonal progression of tissue and cell water relation parameters in evergreen and deciduous perennials. *Plant. Cell. Envir.* 7: 347-352.

- 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, Québec, Canada. 32 p.
- Chapin, F.S. 1991. Effects of environmental multiple stresses on nutrient availability and use. *In* Reponse of plants to multiple stresses, 1991. (eds.) H.A Mooney. W.E Winner and E.J. Pell : 67-88.
- Cheung, Y.N.S., M.T. Tyree et J. Dainty. 1975. Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations. *Can. J. Bot.* 53: 1342-1346.
- Cochard, H. 1992. Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiol.* 11: 73-83.
- Colombo, S.J. 1986. Second-year shoot development in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) container seedlings. *Can. J. For. Res.* 16: 68-73.
- Colombo, S.J. 1987. Changes in osmotic potential, cell elasticity, and turgor relationships of 2nd-year black spruce container seedlings. *Can. J. For. Res.* 17: 265-269.
- Coutts, M.P. 1981. Effects of water logging on water relations of actively-growing and dormant Sitka spruce seedlings. *Ann. Bot.* 47: 747-753.
- Coutts, M.P., C. Walker et A.C. Burnand. 1990. Effects of establishment method on root form of lodgepole pine and sitka spruce and on production of adventitious roots. *Forestry* 63: 143-159.
- Cutler, J. M., D.W. Rains et R.S. Loomis. 1977. Role of changes in solute concentration in maintaining favorable water balance in field-grown cotton. *Agron. J.* 69: 773-779.

- D'Aoust, A.L. 1978. La physiologie des semis d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P) en contenants. For. Can., Région du Québec, Sainte Foy, Québec. Rapport d'information. LAU-X-35, 26p.
- Davies, F.S. et A.N. Lakso. 1979. Diurnal and seasonal changes in leaf water potential components and elastic properties in response to water stress in apple trees. *Physiol. Plant.* 46: 109-114.
- Dawson, T.E. et L.C. Bliss. 1989. Intraspecific variation in water relations of *Salix artica*, an arctic-alpine dwarf willow. *Oecologia*, 79: 322-331.
- Derochers, A. 1996. Détermination de l'âge de l'épinette noire (*Picea mariana*) en sous-étage de peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides*) dans la forêt boréale. Mémoire présenté en exigence partielle de la Maîtrise en ressources renouvelables, à l'Université du Québec à Chicoutimi, Université du Québec.
- Doi, K., Y. Morikawa et T.M. Hinckley. 1986. Seasonal trends of several water relation parameters in *Cryptomeria japonica* seedlings. *Can. J. For. Res.* 16: 74-77.
- Epstein, E. 1972. Mineral Nutrition of Plants: Principles and perspectives. John Wiley and Sons, Inc. New York: p.39.
- Filion, L. et P. Marin. 1988. Modifications morphologiques de l'épinette blanche soumise à la sédimentation éolienne en milieu dunaire, Québec subarctique. *Can. J. Bot.* 66: 1862-1869.
- Forêts Canada, 1995. L'état des forêts au Canada, rapport au parlement 1995, Forêts Canada, Ottawa. 112p.
- Gagnon, R. et H. Morin. 1992. Establishment period of black spruce (*Picea mariana*) after fire. *In proceedings of international dendrochronological symposium, tree rings and environment*, Ystad, South Sweden, September 3-9 1990. T.S. Bartholin, B. E. Berglund, Dieter Eckstein, F. H. Schweingruber (eds.). 34: 112-114.

- Geiger, D.R. et J.C. Servaites. 1991. Carbon allocation and reponse to stress: 104-128. *In* Reponse of plants to multiple stresses. (eds.) H.A Mooney, W.E Winner and E.J. Pell.
- Grönroos, R. et S. von Arnold. 1988. Initiation of roots on hypocotyle cuttings of *Pinus sylvestris*, with emphasis on direct rooting, root elongation, and auxine uptake. *Can. J. For. Res.* 18: 1457-1462.
- Gross, K., T. Pham-Nguyen et H. Unger. 1980. Diurnal and seasonal changes of water potential and its components in growns of spruces of varing ages. *Allg. Forest and gatzutung* 151: 69-79.
- Gross, K. et W. Koch. 1991. Water relations of *Picea abies*. I. Comparison of water relations parameters of spruce shoots examined at the end of the vegetation period and in winter. *Physiol. Plant.* 83: 290-295.
- Grossnickle, S.C. et T.J. Blake. 1986. Environmental and physiological control of needle conductance for bare-root black spruce, white spruce, and Jack pine seedlings on boreal cutover sites. *Can. J. Bot.* 64: 943-949.
- Grossnickle, S. C. 1988. Conifer seedling establishment on boreal reforestation sites: environmental influences and ecophysiological responses: 71-78. *In* Taking stock: the role of nursery practice in forest renewal (C. R. Smith, R. J. Reffle, eds.) OFRC. Symposium proceedings. O-P-16.
- Grossnickle, S.C. 1989. Shoot phenology and water relations of *Picea glauca*. *Can. J. For. Res.* 19: 1287-1290.
- Heinselman, M. L. 1959. Naturel regeneration of swamp black spruce in Minnesota under various cuttings systems. U.S.D.A. Forest serv. Prod. Res., Rep. n° 32. 22p.
- Hellkvist, J., G.P.Richards et P.G.Jarvis. 1974. Vertical gradients of water relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber. *J. Appl. Ecol.* 11: 637-667.

- Hermann, R.K. et D.P. Lavander. 1979. Testing the vigor of coniferous planting stock. For. Res. Lab., Oregon State Univ., Corvallis, Oregon, Res. Note 63.
- Hinckley J.M., J.P. Lassoie et S.W. Running. 1978. Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. For. Sci. 20: 1-72
- Hsiao, T.C., E. Acevado, E. Fereres et D.W. Henderson. 1976. Water stress, growth and osmotic adjustment. Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B. 372: 479-500.
- Jackson, D.A. et G.G. Sponser. 1979. Biophysical adaptations of four western conifers to habitat water conditions. Bot. Gaz. 140: 428-432.
- Joly, R.J. et J.B. Zaerr. 1987. Alteration of cell-wall water content and elasticity in douglas-fir during periods of water deficit. Plant Physiol. 83: 418-422.
- Jones, H.G. 1983. Plants and microclimate. *In* A quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University Press. Cambridge London. 323p.
- Kauffman, M.R. 1982. Leaf conductance as a function of photosynthetic photon flux density and absolute humidity difference from leaf to air. Plant Physiol., vol.69: 1018-1022.
- Knight, R.C. 1961. Taper and secondary thickning in stems and roots of the apple. East Malling Research Station, Annual Report, 1960: 65-71.
- Koppenaar, R.S., T.J. Tschaplinski et S.G. Colombo. 1991. Carbohydrate accumulation and turgor maintenance in seedling shoots and roots of two boreal conifers subjected to water stress. Can. J. Bot. 69: 2522-2528.
- Kozlowski, T.T. et J.J. Clausen. 1966. Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants. Can. J. Bot. 44: 827-843.
- Kozlowski, T.T. 1984. Response of woody plants to flooding: 129-163. *In* flooding and plant growth (T.T. Kozlowski, ed) Academic Press, New York, USA,

- Kozlowski, T.T., P.J. Kramer et G.P. Pallardy. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press, New York, 657p.
- Kozlowski, T.T. 1992. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. Bot. Rev. 52: 107-222.
- Kramer, P.J. 1983. Water relations of plants. Academic Press, New York. 489p.
- Krause, C. et M. Fournier. 1996. Development and initiation of the root system of old black spruces and balsam firs. Second International symposium on the Biology of root formation and development. Jerusalem, Israel, June 23-28, 1996, p19.
- Lambany, G. et C.G. Langlois. 1990. La quantification physiologique des plants: un nouvel outil pour l'amélioration des techniques culturales en pépinières. IUFRO Montréal 1990, 6p.
- Lamhamedi, M.S. et P.-Y. Bernier. 1994. Ecophysiology and field performance of black spruce (*Picea mariana*): a review. Ann. Sci. For. 51: 529-551.
- Lamontagne, M. 1993. Influence du gauchissement de la tige de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) sur le redressement de la tige et la croissance des plants de plus d'un an. Mémoire présenté en exigence partielle de la Maîtrise en ressources renouvelables, à l'Université du Québec à Chicoutimi, Université du Québec.
- Langlois, C.G., L. Godbout et J.A. Fortin. 1983. Seasonal variation of growth and development of the roots of five second-year conifer species in the nursery. Plant and Soil 71: 55-62.
- Langlois, C. G. et C. Carrier. 1984. La culture en récipients-croissance, conditions culturelles et fertilisation: 36-64. Dans: Deuxième atelier de travail sur la culture des semis en récipients, 29-30 novembre 1984. SCF, MER, OIFQ. Sainte-Foy, Québec.
- Larouche, M. 1994. Le développement des racines adventives sur la tige des semis

d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) de deux ans. Rapport d'initiation à la recherche, Module de biologie, Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi. 20 p.

LeBarron, R.K. 1945. Adjustment of black spruce root systems to increasing depth of peat. *Ecology* 26: 309-311.

Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. II. Water, radiation, salt and other stresses. 2nd ed. Academic press, Toronto: 28-53.

Lieffers, V.J. et R.J. Rothwell. 1986. Effects of depth of water table and substrate temperature on root and top growth of *Picea mariana* and *Larix laricina* seedlings. *Can. J. For. Res.* 16: 1201-1206.

Loescher, W.H., T. McCarnant et J.D. Keller. 1990. Carbohydrate reserves, translocation and storage in woody plant roots. *HortScience* 25: 274-281.

Lord, D., J. Allaire et D. Gagnon. 1990. Effets du niveau de dessèchement du substrat avant le réarrosage sur le gauchissement et la croissance des semis d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) produits en récipients. Rapport de recherche, Groupe de Recherche en Productivité Végétale, Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, 14 p.

Lord, D., J.-F. Boucher, D. Walsh, J. Allaire et D. Gagnon. 1992. Simulation de l'évolution du système racinaire de semis d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) livrables cultivés en récipients au centre sylvicole de forestville inc. Rapport de recherche, Groupe de recherche en productivité végétale, Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, 35 p.

Lord, D., S. Morissette et J. Allaire. 1993. Influence de l'intensité lumineuse, de la température nocturne de l'air et de la concentration en CO<sub>2</sub> sur la croissance de semis d'épinette noire (*Picea mariana*) produits en récipients en serres. *Can. J. For. Res.* 23: 101-110.

- Lu, P., P. Biron, N. Bréda et A. Granier. 1994. Water relations of adult Norway spruce (*Picea abies* (L) Karst) under soil drought in the Vosges mountains: water potential, stomatal conductance and transpiration. *Ann. Sci. For.* 52: 117-129.
- Maier-Maercker, U. 1981. Peristomatal transpiration and stomatal movement: a controversial view. VII. Correlation of stomatal aperture with evaporative demand and water uptake through the roots. *Z. Pflanzenphysiol.* 102: 397-413.
- Maier-Maercker, U. 1983. The role of peristomatal transpiration in the mechanism of stomatal movement. *Plant. Cell. Environ.* 6: 369-380.
- Mansfield, T.A., A.M. Hetherington et C.J. Atkinson. 1990. Some current aspects of stomatal physiology. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 41: 55-75.
- McClain, K.H. 1981. Growth, nutrition and root development of Ontario tubeling, plugs and 3+0 bare root black spruce: 331-342. *In Proc. Canadian containerized tree seedlings. Symp., September. 1981, Toronto.*
- McMurtrie, R.E., R. Leuning, W.A. Thompson et A.M. Wheeler. 1992. A model of canopy photosynthesis and water use incorporating a mechanistic formulation of leaf CO<sub>2</sub> exchange. *For. Ecol. Manage.* 52: 261-278.
- Megonigal, J.P. et F.P. Day. 1992. Effects of flooding on root and shoot production of bald cypress in large experimental enclosures. *Ecology* 73: 1182-1193.
- Melzack, R.N., B. Bravdo et J. Riov. 1985. The effect of water stress on photosynthesis and related parameters in *Pinus halepensis*. *Physiol. Plant.* 64: 295-300.
- Morgan, J.M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: 299-319.
- Morgenstern, E.K. 1978. Range-wide genetic variation of black spruce. *Can. J. For. Res.* 8: 463-473.

- Munns, R. 1988. Why measure osmotic adjustment ? *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 717-726.
- Nye, P.H. et P.B. Tinker. 1977. *Solute movement in the soil-root system.* University of California Press, Berkley.
- Nobel, P.S. 1992. *Physicochemical and environmental plant physiology.* Academic Press Inc., Toronto, 635p.
- Örlander, G. et K. Due. 1986. Location of hydraulic resistance in the soil- plant pathway in seedlings of *Pinus sylvestris* L. grown in peat. *Can. J. For. Res.* 16: 115-123.
- Parker, W.C., S.G. Pallardy, T.M. Hinckley et R.O. Teskey. 1982. Seasonal changes in tissue water relations of three woody species of the Quercus-carya forest type. *Ecology* 63: 1259-1267.
- Paterson, J.M. et D.S. Maki. 1994. Effect of initial seedling morphology and planting practices on field performance of jack pine 6 years after planting. Ontario Ministry of Resources, Ontario Forest Research Institute, Sault Ste-Marie, Ont., Forest Research Report no. 130-15p.
- Pothier, D., M. Bédard, R. Caissy et J. Stein. 1989. Variation du potentiel hydrique de plants d'épinette noire en pépinière en fonction de variables météorologiques. *Naturaliste Can.* 116: 61-68.
- Revyako, I.V. 1975. Effect of deposits from dust storms on the growth of trees in forest belts in the Rostov region. (Résumé en Anglais, Russe) *Novocherkas* 16: 77-81.
- Ritchie, G.A. et T.M. Hinkley. 1975. The pressure chambre as an instrument for ecological research. *Adv. Ecol. Res.* 9: 165-254.
- Ritchie, G.A. et J.R. Dunlap. 1980. Root growth potential: Its developpment and expression in forest tree seedlings. *N. Z. J. For. Sci.* 10: 218-248.

- Ritchie, G.A. et R.G. Shula. 1984. Seasonal changes of tissue-water relations in shoots and root systems of Douglas-fir seedlings. *For. Sci.* 30: 538-548.
- Roberts, S.W., B.R. Strain et K.R. Knoeer. 1981. Seasonal variation of leaf tissue elasticity in four forest tree species. *Physiol. Plant.* 52: 245-250.
- Roberts, D.R. et E.B. Dumbroff. 1986. Relationships among drought resistance, transpiration rates, and abscisic acid levels in three northern conifers. *Tree Physiol.* 1: 161-167.
- Robichaux, R.H. 1984. Variation in tissue water relations of two sympatric Hawaiian *Dudautia* species and their natural hybrid. *Oecologia* 65: 75-81.
- Ruetz, W.F. 1980. Water potential measurements as an index of freshness of forest plants. Pages 126-133 *In* H. Schmidt-Vogt, (ed.) *Characterization of plant material*. Proc. IUFRO Meet., Div. I. Freiburg, Fed. Repub. Ger.
- Running, S.W. et J.C. Coughlan. 1988. A general model of forest ecosystem processes for regional application. I: Hydrology balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecol. Modelling* 42: 125-154.
- Scholander, P.F., H.T. Hammel, E.P. Bradstreet et E.A. Hemmingsen. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339-346.
- Schulze, E.-D. 1986. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37: 247-274.
- Schulze, E.-D. 1991. Water and nutrients interactions with plant water stress: 89-103. *In* *Response of plants to multiple stresses*. 1991. (eds.) H.A Mooney, W.E Winner and E.J. Pell.
- Schulze, E.-D. et A.E. Hall. 1982. Stomatal responses, water loss and CO<sub>2</sub> assimilation rates of plants of contrasting environments: 181-230. *In* *Physiological plant ecology*.

Vol. II. Water relations and carbon assimilation. (eds) O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, and H. Ziegler. Springer-Verlag, New York.

Schulze, P.J. et T.M. Hinckley. 1985. A comparison of pressure-volume curve data analysis techniques. *J. Exp. Bot.* 36: 1590-1602.

Sena Gomez, A.R. et T.T. Kozlowski. 1980. Responses of *Pinus halepensis* seedlings to flooding. *Can. J. For. Res.* 10: 308-311.

Simard, Luc. 1995. Développement des racines adventives sur la tige de semis d'épinettes noires (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) âgés de 6 à 14 semaines. Initiation à la recherche, Module de biologie, Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi.

Sims, R.A., H.M. Kershaw et G.M. Wickware. 1990. The Autoecology of major tree species in the North central region of Ontario. *For. Can. Ont. region, Sault Ste Marie, Ontario, Canada, COFRIDA Rep.* 3002.

Squire, R.O., T.F. Neales, B.R. Loveys et P.M. Attiwill. 1988. The influence of water deficits on needle conductance, assimilation rate and abscissic concentration of seedlings of *Pinus radiata* D. Don. *Plant Cell and Environ.* 11: 13-19.

Stroempl, G. 1990. Deeper planting of seedlings and transplants increases plantation survival. *Tree Planter's Notes* 41: 17-21.

Sutton, R.F. 1980. Planting stock quality, root growth capacity, and field performance of three boreal conifers. *N.Z. J. For. Sci.* 10: 54-71.

Tan, W.X., T.J. Blake et T.J.B. Boyle. 1992. Drought tolerance in faster-growing and slower-growing black spruce (*Picea mariana*) progenies. I. Stomatal and gas exchange responses to osmotic stress. *Physiol. Plant.* 85: 639-644.

Tang, Z.C. et T.T. Kozlowski. 1983. Responses of *Pinus banksiana* and *Pinus resinosa* seedlings to flooding. *Can. J. For. Res.* 13: 633-639.

- Teskey, R.O., C.C. Grier et T.M. Hinckley. 1984. Change in photosynthesis and water relations with age and season in *Abies amabilis*. *Can. J. For. Res.* 14: 77-84.
- Teskey, R.O. et T.M. Hinckley. 1986. Moisture: Effects of water stress on trees: 9-33. *In* Stress Physiology and Forest Productivity. (eds) T.C. Hennessey, P.M. Dougherty, S.V. Kossuth, and J.D. Johnson. M. Nijhoff Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Teskey, R.O., B.C. Bongarten, B.M. Cregg, P.M. Dougherty et T.C. Hennessey. 1987. Physiology and genetic of tree growth reponse to moisture and temperature stress: an examination of characteristics of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) *Tree Physiol.* 3: 41-61.
- Thibault, M. 1985. Les régions écologiques du Québec méridional. Deuxième approximation. Carte 1: 250 000, service de la recherche, Ministère de l'Énergie et des ressources, Québec.
- Thompson, D.R. et T.M. Hinckley. 1977. A simulation of water relations of white oak based on soil moisture and atmospheric evaporative demand. *Can. J. For. Res.* 7: 400-409.
- Topa, M.A. et K.W. McLeod. 1986. Reponses of *Pinus clausa*, *Pinus serotina* and *Pinus taeda* seedlings to anaerobic solution culture. I. Changes in growth and root morphology. *Physiol. Plant.* 68: 523-531.
- Topa, M.A. et J.M. Cheesman. 1992. Carbon and phosphorus partitioning in *Pinus serotina* growing under hypoxic and low-phosphorus conditions. *Tree Physiol.* 10: 195-207.
- Tryon, P.R. et F.S. Chapin. 1983. Temperature control over root growth and root biomass in taïga forest trees. *Can. J. For. Res.* 13: 827-833.

- Tschaplinski, T.J., G.A. Tuskan et C.A. Gunderson. 1993. Water-stress tolerance of black and eastern cottonwood clones and four hybrid progeny. I. Growth, water relations, and gas exchange. *Can. J. For. Res.* 24: 364-371.
- Turner, N.C. 1986. Adaptation to water deficits: a changing perspective. *Aust. J. Plant. Physiol.* 13: 175-190.
- Tyree, M.T. et H.T. Hammel. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure bomb technique. *J. Exp. Bot.* 23: 267-282.
- Tyree, M.T., Y.N.S. Cheung, M.E. Mac Gregor et A.J.B. Talbot. 1978. The characteristics of seasonal and ontogenetic changes in the tissue-water relations of *Acer*, *populus*, *Tsuga*, and *Picea*. *Can. J. Bot.* 56: 635-647.
- Tyree, M.T. et P.G. Jarvis. 1982. Water in tissues and cells: 36-77. *In Encyclopedia of Plant Physiol. New series, 12b, Physiological Plant Ecology II.* (eds.) O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, and H. Ziegler. Springer-Verlag, Berlin.:
- Tyree, M.T. et M.A. Dixon. 1986. Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. *Physiol. Plant.* 66: 397-405.
- Tyree, M.T. et J.S. Sperry. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40: 19-38.
- Van den Driessche, R. 1980. Health vigour and quality of conifer seedlings in relation to nursery soil fertility: 100-132. *In Proc. North Amer. For. Tree Nurs. Soils Works Syracuse, N. Y.*
- Vowinckel, T., W.C. Oechel et W.G. Boll. 1975. The effects of climate on the photosynthesis of *Picea mariana* at the subarctic tree line. I. Field measurements. *Can. J. Bot.* 53: 604-620.
- Waring, R.H. et B.D. Cleary. 1967. Plant moisture stress: evaluation by pressure bomb. *Science* 155: 1248-1254.

- Wilkinson, L. 1990. Sygraph: the system for graphics-SYSTAT Inc. Evanston, IL, 547p.
- Wolff, J.O., S.D. West et L.A. Viereck. 1977. Xylem pressure potential in black spruce in interior Alaska. *Can. J. For. Res.* 7: 422-428.
- Zine El Abidine, A., M. Bernier-Cardou, P.Y. Bernier et A.P. Plamondon. 1993. Control of pressure-chamber and rehydration-time effects on pressure-volume determination of water-relation parameters. *Can. J. Bot.* 71: 1009-1015.
- Zine El Abidine, A., P.Y. Bernier et A.P. Plamondon. 1994. Water relation parameters of lowland and upland black spruce: seasonal variations and ecotypic difference. *Can. J. For. Res.* 24: 587-593.
- Zobel, D.B. et J.A. Antos. 1982. Adventitious rooting of eight conifers into a volcanic tephra deposit. *Can. J. For. Res.* 12: 717-719.
- Zur, B., K.J. Boote et J.W. Jones. 1981. Changes in interval water relations and osmotic properties of leaves in maturing soybean plants. *J. Exp. Bot.* 32: 1181-1191.
- Zwiazek, J.J. et T.J. Blake. 1990. Effects of preconditioning on carbohydrate and amino acid composition of osmotically stressed black spruce (*Picea mariana*) cuttings. *Can. J. For. Res.* 20: 108-112.
- Zwiazek, J.J. 1991. Cell wall changes in white spruce (*Picea glauca*) needles subjected to repeated drought stress. *Physiol. Plant.* 82: 513-518.

ANNEXE I

LISTE DES ABRÉVIATIONS

## LISTE DES ABRÉVIATIONS

- Date = Date d'échantillonnage, par semaines  
 Trait = Traitement hydrique du substrat en %  
 Phéno = Phénotype des semis (avec racines adventives ou sans racines adventives)  
 Ra.adv.= Racines adventives  
 $g_s$  = Conductance stomatique en  $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$   
 $\Psi_x$  = potentiel hydrique du xylème en MPa  
 $\Psi_{xp}$  = Potentiel hydrique du xylème au préaube en MPa  
 $\Psi_{xm}$  = Potentiel hydrique du xylème de midi en MPa  
 $\Psi_\pi$  = Potentiel osmotique en MPa  
 $\Psi_{\pi FT}$  = Potentiel osmotique à pleine turgescence (ou à saturation) en MPa  
 $\Psi_{\pi TLP}$  = Potentiel osmotique au point de perte de turgescence (ou à plasmolyse) en MPa  
 $\Delta\Psi_\pi$  = Amplitude osmotique =  $(\Psi_{\pi FT} - \Psi_{\pi TLP})$  en MPa  
 $RWC_{TLP}$  = Contenu relative d'eau au point de perte de turgescence  
 $\mathcal{E}_{\max}$  = Module d'élasticité maximum en MPa  
 $\theta_{\text{symp}}$  = Fraction d'eau symplastique

## ANNEXE II

### MODÈLE DE COURBE PRESSION-VOLUME

## Courbe "Pression-Volume"

