

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

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

par

CHANTAL VILLENEUVE

B.Sc. en Bio-Environnementale

INFLUENCE DE LA PRÉSENCE DE RACINES ADVENTIVES
ET DU CONTENU EN EAU DU SUBSTRAT
SUR L'ÉCHANGE GAZEUX, LA CROISSANCE ET
L'ALLOCATION GLUCIDIQUE CHEZ LES SEMIS D'ÉPINETTE NOIRE

(*PICEA MARIANA* (MILL.) B.S.P.)

Juin 1997



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.

RÉSUMÉ

Les recherches en foresterie prennent souvent la forme de modèle de prédition de la croissance de l'arbre et des forêts. Toutefois, les modèles reposant uniquement sur la mesure des données de croissance empirique ne pourront pas permettre la compréhension nécessaire à un aménagement durable. Afin d'obtenir des améliorations significatives et prévisibles de la productivité des forêts d'épinette noire, il est essentiel d'accroître la compréhension des processus physiologiques de cette espèce. Plusieurs études effectuées sur les semis d'épinette noire traitent de la nutrition minérale, ainsi que de la réponse aux températures élevées, à l'augmentation en CO_2 atmosphérique et aux changements climatiques. Par contre, peu d'études ont été effectuées sur l'importance physiologique d'un système racinaire adventif se développant sur la tige (racines adventives caulaires) des semis. Pourtant, différents travaux indiquent que les arbres adultes d'épinette noire installés de façon naturelle ont un système racinaire composé en majeure partie de racines adventives caulaires de surface.

L'objectif de cette expérience est de vérifier si la présence de racines adventives caulaires chez de jeunes individus augmente leur croissance, leur taux de photosynthèse nette et leur résistance au stress hydrique pour la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1) et pour la période de dormance (Phase 2). Des semis d'épinette noire de deux ans et de deux phénotypes (avec et sans racines adventives caulaires) ont été cultivés dans un mélange de tourbe-vermiculite 2:1 (v/v) et maintenu à trois niveaux de contenu en eau du substrat (CES) (100%, 60%, et 20% de la capacité de rétention en eau du substrat). Les semis avec racines adventives ont été obtenus préalablement suite à l'enfouissement des cinq premiers cm de la tige. Les plants ont été répartis dans un dispositif en bloc complet aléatoire formant dix-huit combinaisons possibles entre les trois CES, les deux phénotypes et les trois dates d'échantillonnage. Le bloc a été répété deux autres fois, formant ainsi trois répétitions pour un total de 54 plants expérimentaux pour chacune des deux phases de l'expérience.

Le contenu en eau du substrat a été maintenu par gravimétrie à l'aide d'un système automatisé. La vérification du contenu en eau du substrat se faisait chaque semaine en pesant chaque pot. Les semis ont été cultivés avec le maintien du contenu en eau du substrat durant 22 semaines (les 11 premières en période de croissance en hauteur de la tige, les 2 suivantes sous traitement photopériodique de mise en dormance et les 9 dernières en période de dormance des semis). La température ambiante jour/nuit a été maintenue à 22°C/15°C. Des lumières de type HPS 400W ont permis de compléter la photopériode jusqu'à 16 heures durant les phases 1 et 2. La dormance a été induite en réduisant la photopériode à 8 heures durant les deux semaines séparant les deux phases de croissance.

Pour la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1), le maintien à 100% du contenu en eau du substrat a favorisé le taux de photosynthèse nette des semis avec et sans racines adventives. Le maintien du substrat à saturation n'a fait qu'accentuer le taux de photosynthèse, celui étant présent sous les conditions les plus sèches et ce pour les deux phases de l'expérience. Pour la période de dormance (Phase 2), le maintien du substrat à saturation a négativement influencé le taux de photosynthèse, fait probablement attribuable à une diminution de la disponibilité en oxygène.

Les semis soumis au stress hydrique ont montré une diminution de leur croissance en hauteur et de leur biomasse sèche caulinaire durant la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1). Ces semis stressés ont alloué proportionnellement plus de biomasse à leur système racinaire, tel qu'indiqué par un rapport biomasse sèche caulinaire-biomasse sèche racinaire plus petit, ce qui a permis une plus grande exploration du substrat et une

augmentation de l'absorption de l'eau et des minéraux. Ce phénomène peut aussi être observé chez les semis stressés en eau pour la période de dormance (Phase 2) qui ont montré une biomasse sèche des racines adventives plus élevée que les semis bien irrigués. De plus, seulement le contenu en glucides solubles des aiguilles a été significativement influencé par le contenu en eau du substrat pour les deux phases de l'expérience.

La présence de racines adventives caulinaire a négativement influencé la biomasse sèche des parties racinaires et la biomasse sèche totale pour les deux stades phénologiques (Phase 1 et 2). La présence de racines adventives a aussi négativement influencé la biomasse sèche caulinaire et le diamètre des plants au collet pour la période de dormance (Phase 2). La perte d'une partie de la surface photosynthétique lors de l'enfouissement d'une partie de la tige des semis pourrait expliquer la plus faible production de biomasse sèche. Le taux de photosynthèse nette pour les semis avec et sans racines adventives des deux phases de l'expérience est resté le même. La présence de racines adventives caulinaire avant plantation ne semble pas donner aux semis d'épinette noire d'avantages physiologiques pouvant les aider à mieux résister à un stress hydrique survenant tôt après plantation. Il faudra maintenant vérifier s'il en va de même à plus long terme.

Chantal Villeneuve

Étudiante: Chantal Villeneuve

Daniel Lord

Directeur: Dr Daniel Lord

REMERCIEMENTS

J'aimerais particulièrement remercier mon directeur de recherche, Dr. Daniel Lord, qui a mis sur pied ce projet et a su me diriger et m'encourager dans ma démarche et la rédaction de ce mémoire pour l'obtention de ce diplôme. Je tiens aussi à remercier M. Jacques Allaire, agronome, et M. Daniel Gagnon, technicien horticole, qui ont fourni l'aide technique ainsi que le "support moral" nécessaire à la réalisation de ce projet. J'aimerais aussi remercier M. Jean Marc Gauthier et M. André Barrette pour leurs assistance en laboratoire et leurs prêts d'équipements. Je remercie également l'indispensable Marie-Christine Régis pour son aide lors de mes mesures glucidiques. Je remercie Normand Kevin Aubin pour son aide lors de la rédaction de ce mémoire. Je remercie aussi Yann Fillion pour son encouragement et pour cette belle mise en page. Je tiens à exprimer mon appréciation au Dr. Pierre-Yves Bernier du Centre de Foresterie des Laurentides (CFL) pour ses précieux conseils et pour la correction de ce mémoire ainsi que pour le stage effectué sous sa tutelle. Je tiens à remercier Mme. Michèle Cardou-Bernier pour son temps et ses conseils pour l'analyse statistique de ce travail. Je tiens à mentionner l'aide de M. Denis Walsh, maître en ressources renouvelables, qui m'a aidé à comprendre les statistiques adéquates à ce travail. Je remercie aussi l'aide financière du Consortium de Recherche sur la Forêt Boréale Commerciale et du Groupe de Recherche en Productivité Végétale sans laquelle je n'aurais pu poursuivre mes études graduées.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	ii
REMERCIEMENTS.....	iv
TABLE DES MATIÈRES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
LISTE DES FIGURES.....	ix
LISTE DES ABRÉVIATIONS.....	xi
CHAPITRE I INTRODUCTION	1
CHAPITRE II MATÉRIEL ET MÉTHODES	6
2.1 MATÉRIEL VÉGÉTAL ET DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL	7
2.2 CONTENU EN EAU DU SUBSTRAT	10
2.3 MESURES DE CROISSANCE	14
2.4 ANALYSE BIOCHIMIQUE.....	15
2.5 MESURES PHOTOSYNTHÉTIQUES	16
CHAPITRE III RÉSULTATS.....	19
3.1 RÉSULTATS POUR LA PÉRIODE DE CROISSANCE EN HAUTEUR DE LA TIGE (PHASE 1).....	20
3.1.1 TAUX DE PHOTOSYNTHÈSE NETTE.....	20
3.1.2 PARAMÈTRES DE CROISSANCE	22
3.1.3 PARAMÈTRES BIOCHIMIQUES.....	30
3.2 RÉSULTATS POUR LA PÉRIODE DE DORMANCE (PHASE 2)	33
3.2.1 TAUX DE PHOTOSYNTHÈSE NETTE.....	33
3.2.2 PARAMÈTRES DE CROISSANCE	34
3.2.3 PARAMÈTRES BIOCHIMIQUES.....	43
CHAPITRE IV DISCUSSION.....	46
4.1 CROISSANCE DES SEMIS	47
4.2 ALLOCATION GLUCIDIQUE ET ÉCHANGES GAZEUX	52
CHAPITRE V CONCLUSIONS	57
CHAPITRE VI RÉFÉRENCES.....	60
ANNEXE A DONNÉES BRUTES.....	69

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Masses humide et sèche (g) des différentes sections des plants durant la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1) des semis avec (A) et sans racines adventives (B) et durant la période de dormance (Phase 2) des semis avec (C) et sans racines adventives (D).....	12
Tableau 2: Masse en eau à ajouter au substrat (Consigne (g)) pour obtenir les traitements à 100%, 60% et 20% de la capacité de rétention en eau du substrat (CRE) pour (A) la période de croissance en hauteur de la tige et (B) la période de dormance.....	14
Tableau 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 (20, 60 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 durant la période de dormance (4;5;6). Un chiffre plus petit que trois indique la présence de données manquantes.....	18
Tableau 4: Analyse de variance du taux de photosynthèse nette ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).....	20
Tableau 5: Analyse de variance du (A) nombre moyen de racines adventives par plant et (B) de la biomasse sèche des racines adventives (g) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du temps d'échantillonnage (Date) et du contenu en eau du substrat (CES).....	24
Tableau 6: Analyse de variance du diamètre des plants au collet (mm) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE).....	24
Tableau 7: Analyse de variance de la hauteur des semis (cm) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).....	25
Tableau 8: Analyse de variance de la biomasse sèche de la partie racinaire totale (g) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE).....	27
Tableau 9: Analyse de variance de la biomasse sèche de la partie aérienne (g) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).....	27

Tableau 10:	
Analyse de variance de la biomasse sèche totale (g) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE).....	28
Tableau 11:	
Analyse de variance du pourcentage de la biomasse sèche racinaire composant la biomasse sèche totale (%BSR) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).....	30
Tableau 12:	
Analyse de variance du contenu en glucides solubles (mg g^{-1}) des aiguilles durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).....	31
Tableau 13:	
Analyse de variance du contenu en glucides solubles (mg g^{-1}) des branches et tiges durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE).....	32
Tableau 14:	
Analyse de variance du (A) contenu en glucides solubles (mg g^{-1}) des racines initiales et (B) des racines adventives durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE).....	32
Tableau 15:	
Analyse de variance du taux de photosynthèse nette ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).....	33
Tableau 16:	
Analyse de variance du nombre moyen de racines adventives par plant durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date) et du contenu en eau du substrat (CES).....	35
Tableau 17:	
Analyse de variance de la biomasse sèche des racines adventives (g) durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date) et du contenu en eau du substrat (CES). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).....	35
Tableau 18:	
Analyse de variance du diamètre des plants au collet (mm) durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).....	36
Tableau 19:	
Analyse de variance de la hauteur des semis (cm) durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE).....	37

Tableau 20:

Analyse de variance de la biomasse sèche de la partie racinaire totale (g) durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).....39

Tableau 21:

Analyse de variance de la biomasse sèche de la partie aérienne (g) durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).....40

Tableau 22:

Analyse de variance de la biomasse sèche totale (g) durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).....41

Tableau 23:

Analyse de variance du pourcentage de la biomasse sèche racinaire composant la biomasse sèche totale (%BSR) durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).....42

Tableau 24:

Analyse de variance du contenu en glucides solubles (mg g^{-1}) des aiguilles durant la période de dormance en fonction du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).....44

Tableau 25:

Analyse de variance du contenu en glucides solubles (mg g^{-1}) des (A) branches et tige, (B) des racines initiales et (C) des racines adventives durant la période de dormance en fonction du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE).....45

LISTE DES FIGURES

- Figure 1: Schéma du dispositif expérimental. Les ronds blancs représentent les plants expérimentaux et chaque carré représente les pots-contrôles. Les ellipses noires indiquent les plants de bordure. Chaque répétition est composée de 18 pots-traitements disposés aléatoirement. La partie rehaussée montre une combinaison possible d'un contenu en eau du substrat (20%, 60% et 100% de la capacité de rétention en eau du substrat (CRE)), de la présence ou l'absence de racines adventives (avec ou sans r.a.) pour la première date d'échantillonnage (D1). Trois répétitions ont été disposées aléatoirement dans la serre.9
- Figure 2: Variation du taux de photosynthèse nette ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction (A) du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine) et (B) des différents traitements de contenu en eau du substrat. Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard...21
- Figure 3: Photographies montrant (A) la présence de racines adventives caulinaires sur les semis d'épinette noire plantés avec les 5 premiers cm de la tige enfouie (ENFOUI) et (B) l'absence de racines adventives caulinaires sur les semis plantés au collet (NON-ENFOUI). Les semis du traitement à 20% de la capacité de rétention en eau du substrat (XÉRIQUE) sont représentés dans cette figure. T=tige, Hyp=hypocotyle, RAD=racines adventives et RI=racines initiales.....23
- Figure 4: Variation de la hauteur des semis (cm) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du nombre de semaines avec maintien des semis à différents contenus en eau du substrat (Semaine) (CRE=capacité de rétention en eau du substrat). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.....25
- Figure 5: Variation de la biomasse sèche de la partie aérienne (g) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine) pour les différents traitements de contenu en eau du substrat (CRE=capacité de rétention en eau du substrat). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.....28
- Figure 6: Variation du pourcentage de la biomasse sèche racinaire composant la biomasse sèche totale (%BSR) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine) pour les différents traitements de contenu en eau du substrat (CRE=capacité de rétention en eau du substrat). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.29

- Figure 7: Variation du contenu en glucides solubles des aiguilles (mg de D-glucose par g de biomasse sèche) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction des différents traitements de contenu en eau du substrat. Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.....31
- Figure 8: Variation du taux de photosynthèse nette ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) durant la période de dormance en fonction du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine) pour les différents traitements de contenu en eau du substrat (CRE=capacité de rétention en eau du substrat). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.....34
- Figure 9: Variation de la biomasse sèche des racines adventives (g) durant la période de dormance en fonction des différents traitements de contenu en eau du substrat. Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.....36
- Figure 10: Variation du diamètre moyen des plants au collet (mm) durant la période de dormance en fonction du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine) pour les deux phénotypes de semis (PHE) (avec et sans racines adventives). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.37
- Figure 11: Variation de la biomasse sèche racinaire (g) durant la période de dormance en fonction du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.39
- Figure 12: Variation de la biomasse sèche de la partie aérienne (g) durant la période de dormance en fonction du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.40
- Figure 13: Variation de la biomasse sèche totale (g) durant la période de dormance en fonction du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.41
- Figure 14: Variation du pourcentage de la biomasse sèche racinaire composant la biomasse sèche totale (%BSR) durant la période de dormance en fonction du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.....43
- Figure 15: Variation du contenu en glucides solubles des aiguilles (mg de D-glucose par g de biomasse sèche) durant la période de dormance en fonction des différents traitements de contenu en eau du substrat. Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.44

LISTE DES ABRÉVIATIONS

- %BSR: rapport de la biomasse sèche racinaire sur la biomasse sèche totale
BSA: biomasse sèche de la partie aérienne (g)
BSR: biomasse sèche de la partie racinaire (g)
BSRA: biomasse sèche des racines adventives (g)
BST: biomasse sèche totale (g)
CES: contenu en eau du substrat
CRE: capacité de rétention en eau du substrat
D: diamètre au collet (mm)
GLU/AI: contenu en glucides solubles des aiguilles (mg D-glucose mg⁻¹ de biomasse sèche)
GLU/RA: contenu en glucides solubles des racine adventives (mg D-glucose mg⁻¹ de biomasse sèche)
GLU/RI: contenu en glucides solubles des racines initiales (mg D-glucose mg⁻¹ de biomasse sèche)
GLU/TI: contenu en glucides solubles de la tige et des branches (mg D-glucose mg⁻¹ de biomasse sèche)
H: hauteur (cm)
PHE: phénotype de semis (avec et sans racines adventives)
Photo: taux de photosynthèse (μmol CO₂ m⁻² s⁻¹)
RA: nombre moyen de racines adventives caulinaire

CHAPITRE I
INTRODUCTION

Les recherches sur l'épinette noire prennent souvent la forme de modèle de prédition de croissance. Toutefois, selon Wetzel et Burgess (1994), les modèles reposant uniquement sur la mesure des données de croissance empiriques, ne pourront pas permettre la compréhension nécessaire à un aménagement durable de la forêt. Afin d'obtenir des améliorations significatives et prévisibles de la productivité de l'épinette noire, il est essentiel d'accroître la compréhension de ses processus physiologiques. Plusieurs études effectuées sur les semis d'épinette noire traitent de la nutrition minérale, ainsi que de la réponse aux températures élevées, à l'augmentation en CO₂ atmosphérique, et aux changements climatiques (Lamhamedi et Bernier 1994). Par contre, peu d'études traitent de l'importance physiologique de la présence d'un système racinaire adventif se développant sur la tige (racines adventives caulines) des semis produits.

Les travaux effectués par différents auteurs (LeBarron 1945, Paterson et Maki 1994, Cloutier et Filion 1995) indiquent que les arbres adultes d'épinette noire, installés de façon naturelle, ont un système racinaire composé en majeure partie de racines adventives caulines de surface. La répartition superficielle des racines dans le sol se vérifie également dans le cas des semis provenant d'une plantation. McClain (1981) a étudié le système racinaire d'épinette noire dix ans après la plantation. Ces semis établis en tube «Ontario» avaient développé un système racinaire radial de surface alors que le développement du système racinaire initial à la base était presque nul. Les racines adventives ayant de 3 à 8 ans, les épinettes noires avaient donc formé un système racinaire entièrement nouveau. La formation de ces nouvelles racines adventives permettrait l'ancre à long terme du plant ainsi que l'absorption de l'eau et des minéraux à la surface du sol, ce qui est très important pour la survie des semis (Sutton 1987, Tang et Kozlowski 1983, 1984, Topa et McLeod 1986, Burdett 1990, Coutts *et al.* 1990, Megonigal et Day 1992).

Lamontagne (1994) a observé, cinq ans après plantation, que seuls les semis plantés dans un sol organique avaient développé un nouveau système racinaire (adventif), les plants échantillonnés sur le site sablonneux conservant et développant leur système racinaire initial. La plantation au collet des semis et les conditions sèches du terrain sablonneux, conditions rendant difficile l'accumulation de débris autour de la tige, pourrait expliquer les résultats obtenus par Lamontagne (1994) (Aubin 1996). Filion et Marin (1988) ont trouvé, en milieu dunaire subarctique, des arbres adultes d'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) ayant un système racinaire adventif caulinaire en réponse à la sédimentation rapide de sable autour de la tige. De plus, Aubin (1996) a étudié les conditions favorables à la formation de racines adventives afin de développer une méthode culturale ou de plantation assurant des plants ayant un tel système racinaire. Les résultats indiquent que les racines adventives se forment exclusivement sur la partie de la tige enfouie et que le nombre total de racines adventives augmente avec l'augmentation du contenu en eau du substrat.

Lors de la plantation de semis de conifères, le stress hydrique est la première cause de mortalité ou de baisse de croissance (Kramer 1986, Örlander *et al.* 1986, Burdett 1990). Un stress hydrique causé par la transplantation peut être dû au confinement des racines au trou de plantation, au mauvais contact des racines avec le sol ou à la faible perméabilité des racines (Sands *et al.* 1984, Burdett 1990, Jiang *et al.* 1994). Ces manques peuvent être comblés par la croissance racinaire, y inclus un système racinaire adventif, qui se révèle ainsi un processus capital dans l'établissement des plantations (Burdett 1990). La présence de racines adventives caulinaires de surface peut conférer aux plants des avantages physiologiques leur attribuant une résistance à un stress hydrique pouvant survenir tôt après plantation. Certains auteurs ont observé une distribution proportionnellement plus élevée de la biomasse sèche au niveau racinaire chez les semis stressés de diverses espèces de conifères (Chapin 1991,

Greiger et Servaites 1991, Paterson et Maki 1994) et chez l'épinette noire (Strong et LaRoi 1983, Lord *et al.* 1990, Lamhamadi et Bernier 1994). Ceci permettrait au plant d'explorer un plus grand volume du substrat et augmenter l'absorption de l'eau et des minéraux (Burdett 1990, Aubin 1996).

Selon Tan *et al.* (1992a), l'ajustement osmotique est le mécanisme dominant de tolérance à la sécheresse chez les plantes. Cet ajustement se manifesterait, chez l'épinette noire, par l'accumulation de glucides, qui permettrait le maintien de la turgescence des cellules (Aubin 1996). L'ajustement osmotique a été observé chez des semis d'épinette noire (Buxton *et al.* 1985, Zwiazek et Blake 1990, Blake *et al.* 1991, Koppenaal *et al.* 1991, Tan *et al.* 1992a) dans lesquels on a noté une accumulation de glucides solubles suite à un ou plusieurs épisodes de stress hydrique.

L'ajustement osmotique lors d'un stress hydrique est aussi très important pour le maintien de la photosynthèse (Morgan 1984, Turner 1986, Ludlow 1989). Les adaptations qui protègent le système photosynthétique lors d'un stress hydrique n'ont pas été étudiées en profondeur. On sait, par contre, que la capacité d'adaptation du système photosynthétique au déficit en eau varie entre les différentes espèces d'épinette (Eastman et Camm 1993). Chez les semis d'épinette noire, Zwiazek et Blake (1990) ont observé une sensibilité des stomates, ceux-ci ayant tendance à se fermer lors d'un stress hydrique. Cette adaptation des semis peut réduire l'absorption de CO_2 et donc diminuer le taux de photosynthèse. Ce phénomène a aussi été confirmé par Brix (1979) où une corrélation linéaire entre la conductance stomatique et le taux de photosynthèse net retrouvé chez les semis de *Pinus taeda* L. démontre que la photosynthèse diminue suite à la fermeture des stomates causé par un stress hydrique.

Le système racinaire original étant éventuellement remplacé par un système racinaire adventif caulinaire, il apparaît que la mise en place d'un tel système tôt durant la croissance des semis en culture pourrait accélérer la reprise de croissance de ceux-ci lors de la plantation en forêt (Aubin 1996). L'objectif général du projet est de vérifier si la présence de racines adventives caulinaires chez les semis d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) lui confère un avantage physiologique. L'objectif spécifique de ce travail est de vérifier l'influence des facteurs «présence d'un système racinaire adventif caulinaire» et «contenu en eau du substrat» sur le taux de photosynthèse des semis de cette espèce. Des mesures de croissance et d'allocation glucidique ont aussi été effectuées afin de savoir si la présence de racines adventives caulinaires pouvaient être favorables à la croissance et à la physiologie des semis. Les hypothèses suivantes seront vérifiées: 1) la présence d'un système racinaire adventif caulinaire chez les semis affecte positivement le taux de photosynthèse et de croissance pour un même contenu en eau du substrat et 2) un contenu en eau du substrat élevé favorise le taux de photosynthèse des semis ainsi que la croissance. Afin de vérifier les hypothèses émises, des semis 2+0 avec et sans racines adventives ont été soumis à différentes conditions constantes de contenu en eau du substrat durant un cycle de croissance complet. Les mesures seront effectuées à deux stades phénologiques différents, soient durant la période de croissance en hauteur de la tige de 11 semaines et durant une période de dormance active de 9 semaines..

CHAPITRE II
MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 MATÉRIEL VÉGÉTAL ET DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

Les semis d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P) ont été produits à la pépinière de Normandin ($48^{\circ} 50'N$ $72^{\circ} 32'O$) à partir de semences de la provenance 90O98 récoltées dans le canton Tremblay ($48^{\circ} 30'N$ $71^{\circ} 00'O$) de la région écologique 6b. Les semis 2+0 ont été cultivés dans des récipient IPL-15-310 dans un substrat de tourbe-vermiculite 2:1 (v/v). Les plants ont été livrés le 22 novembre 1994 et entreposés à l'intérieur des serres de plastique Ovaltec de l'Université du Québec à Chicoutimi ($48^{\circ} 25'N$ $71^{\circ} 04'O$).

Le 28 novembre 1994, les plants ont été placés dans des pots de 2 L (16,5 cm de diamètre et 18 cm de hauteur). Pour obtenir une population de semis sans racines adventives, 134 semis ont été plantés au collet. Pour obtenir une population de semis avec racines adventives, 266 semis ont été plantés avec 50 mm de la tige enfouie, l'enfouissement d'une partie de la tige des semis d'épinette noire étant une condition nécessaire à la formation de racines adventives (Aubin 1996). Les plants ont été irrigués et fertilisés en utilisant la technique marée-haute/marée-basse deux fois par semaine (Aubin 1996).

La première période de croissance en serre a duré 42 semaines (du 28 décembre 1994 au 18 septembre 1995). Durant cette période, les plants ont été cultivés à des températures de $20^{\circ}C$ le jour et de $15^{\circ}C$ la nuit. La mise en dormance a été effectuée en réduisant la photopériode de 16 à 8 heures d'éclairement sous les mêmes conditions de températures durant deux semaines. Deux lumières à vapeur de sodium haute pression (HPS) de 400W ont été utilisées comme éclairage d'appoint.

Les plants expérimentaux ont été sélectionnés en fonction de critères d'uniformité en hauteur et d'absence de maladie et ont été transférés dans des serres Vermax Plus, de type horticole clair, de l'Université du Québec à Chicoutimi le 20 septembre 1995 pour le début de l'expérience. Les plants ont été répartis dans un dispositif en bloc complet aléatoire formant dix-huit combinaisons possibles entre les trois niveaux de contenu en eau du substrat (CES) (maintien d'une quantité d'eau dans le substrat équivalent à 20%, 60% et 100% de la capacité de rétention en eau du substrat (CRE)), les deux phénotypes de semis (avec et sans racines adventives) et les trois dates d'échantillonnages. Le bloc a été répété deux autres fois, formant ainsi trois répétitions (Figure 1). Chaque bloc-répétition était entouré de pots de bordure soumis aux mêmes traitements que les pots expérimentaux. L'expérience a été effectuée lors de deux phases phénologiques successives, soit durant la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1) et durant la période de dormance (Phase 2).

La période de croissance en serre avec le maintien du CES a duré 22 semaines (du 20 septembre 1995 au 19 février 1996). Durant cette période, les plants ont été cultivés à des température de 22⁰ C le jour et de 15⁰ C la nuit. Après une période de onze semaines de croissance en hauteur de la tige, la mise en dormance a été effectuée en modifiant la photopériode à 8 heures d'éclairement et 16 heures d'obscurité sous les mêmes conditions de température durant deux semaines. Ensuite, de la semaine 14 à la semaine 22 inclusivement, les conditions environnementales initiales ont été réutilisées. Des lumières de type HPS 400W ont été utilisées afin de fournir aux plants un minimum en éclairage d'appoint de 200 à 300 $\mu\text{mol de lumière m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

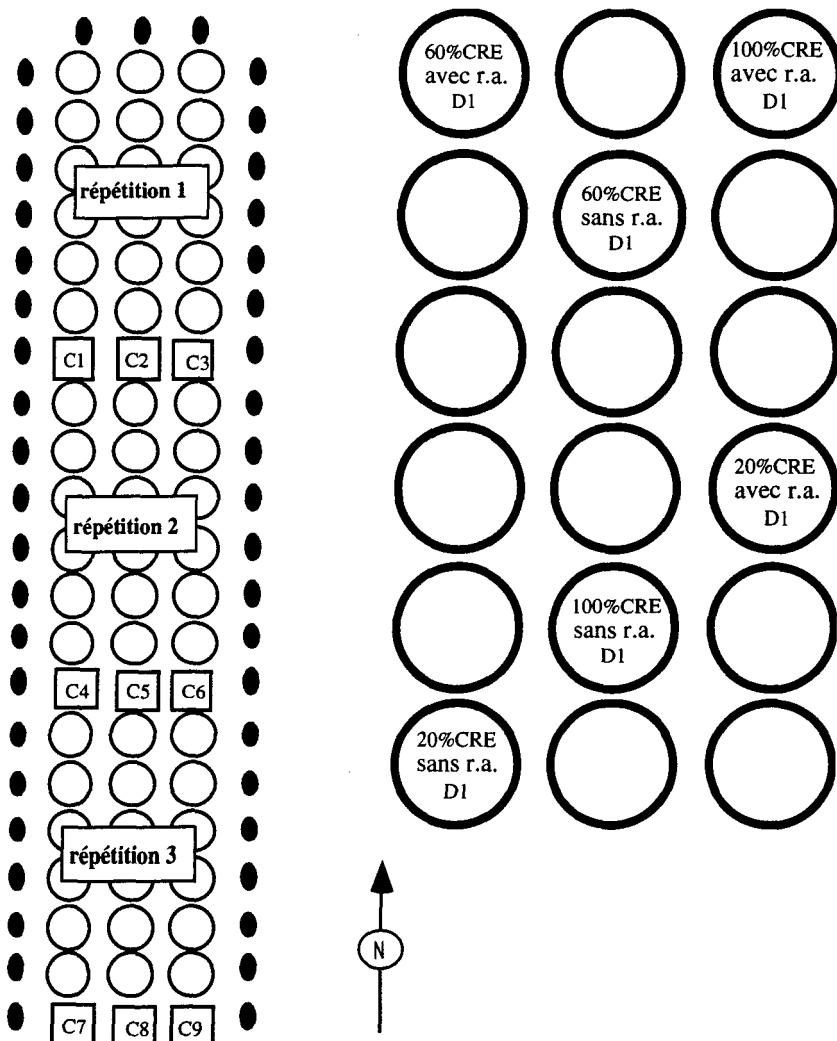


Figure 1: Schéma du dispositif expérimental. Les ronds blancs représentent les plants expérimentaux et chaque carré représente les pots-contrôles. Les ellipses noires indiquent les plants de bordure. Chaque répétition est composée de 18 pots-traitements disposés aléatoirement. La partie rehaussée montre une combinaison possible d'un contenu en eau du substrat (20%, 60% et 100% de la capacité de rétention en eau du substrat (CRE)), de la présence ou l'absence de racines adventives (avec ou sans r.a.) pour la première date d'échantillonnage (D1). Trois répétitions ont été disposées aléatoirement dans la serre.

Pour les deux phases de l'expérience, 27 plants de chacun des deux phénotypes de semis ont été choisis. Le dispositif de la phase 1 a été mis en place le 20 septembre 1995. Le premier échantillonnage a eu lieu trois semaines après la mise en place de chaque répétition, suivi de la deuxième et troisième date d'échantillonnage, à la sixième et neuvième semaine, respectivement.

Les plants de la phase 2 ont été saturés en eau deux fois par semaine et soumis aux mêmes conditions environnementales que les plants de la phase 1. Le dispositif de la phase 2 a été mis en place le 4 décembre 1995. Le premier échantillonnage a eu lieu trois semaines après la mise en place de chaque répétition, suivi de la deuxième et troisième date d'échantillonnage, à la sixième et neuvième semaine, respectivement.

2.2 CONTENU EN EAU DU SUBSTRAT

Le substrat utilisé est composé d'un mélange 2:1 (v/v) de tourbe-vermiculite, les résultats de test préliminaires ayant montré que ce produit permet une meilleure répartition de l'eau dans le substrat comparé à la tourbe seulement (Aubin 1996). La tourbe (Fafard blonde) et la vermiculite ont été mélangées manuellement.

Les caractéristiques hydriques du substrat ont été déterminées en laboratoire. Cinq pots de chacun des deux phénotypes de semis contenant le substrat et les plants ont été utilisés pour la phase 1 et trois pots de chacun des deux phénotypes de semis contenant aussi le substrat et les plants ont été utilisées pour la phase 2. Ces plants ont été saturés en eau afin d'obtenir le volume d'eau à saturation du substrat. Après deux heures d'égouttement, le substrat, les tiges et les racines des semis des deux phénotypes ont été

pesés (Tableau 1). Ces sections ont été mises à sécher à 60°C jusqu'à ce que la masse soit constante, puis ont été pesées de nouveau. La masse d'eau ainsi trouvée a permis de calculer le volume d'eau maximal retenu par le substrat à saturation, soit sa capacité de rétention. La masse en eau à ajouter au substrat (Consigne (g)) afin d'obtenir le traitement à 20% et à 60% de la CRE a ainsi pu être calculée (Tableau 2). La masse totale des contenants pour chaque CES a été évaluée en additionnant la masse des pots, la masse sèche du substrat, la masse d'eau et celle des plants (Aubin 1996). Les traitements à 20%, 60% et 100% de la CRE ont été amenés à leur contenu en eau respectif 48 heures ou moins après la mise en place du dispositif.

Le CES a été maintenu par gravimétrie par un système automatisé (Aubin 1996). Un pot contrôle pour chaque CES et chaque répétition était suspendu à un contrôleur muni d'un interrupteur qui contrôlait électriquement l'ouverture d'une valve placée entre le réservoir de solution nutritive et les conduits de type spaghetti (diamètre de 5 mm) permettant le transport de celle-ci vers le pot-contrôle et les pots soumis au même traitement hydrique. Lorsque la masse du pot-contrôle descendait en deçà de la consigne, l'interrupteur activait la valve lui étant directement reliée, laissant circuler une même quantité de solution dans chacun des pots reliés à ce contrôleur. Lorsque la consigne établie était atteinte, l'interrupteur du contrôleur désactivait l'ouverture de la valve, arrêtant ainsi la circulation de l'eau dans le circuit. Afin de compenser pour la variation de la vitesse d'absorption de l'eau entre les plants, les contenants ont été pesés une fois par semaine et chaque contenant rééquilibré à sa consigne maximale (Aubin 1996). Cette méthode a permis de garder les contenants de la phase 1 à plus ou moins 50 g de leur consigne, soit une erreur maximale de 5% calculée sur les plants soumis au

Tableau 1: Masses humide et sèche (g) des différentes sections des plants durant la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1) des semis avec (A) et sans racines adventives (B) et durant la période de dormance (Phase 2) des semis avec (C) et sans racines adventives (D).

Phase 1:

A)

	masse humide (g) moyenne (n=5)	masse sèche (g) moyenne (n=5)
Tourbe	1837,00±50,19	243,94±16,45
Tige	125,40±18,05	50,54±07,77
Racine	181,90±42,84	37,78±10,05
Pot	92,69±01,01	92,69±01,01

B)

	masse humide (g) moyenne (n=5)	masse sèche (g) moyenne (n=5)
Tourbe	1880,00±37,41	245,06±8,02
Tige	126,66±33,40	52,64±11,34
Racine	165,32±39,51	31,56±8,70

Phase 2:

C)

	masse humide (g) moyenne (n=3)	masse sèche (g) moyenne (n=3)
Tourbe	1556,60±122,20	220,00±10,00
Tige	193,33±70,94	73,33±25,16
Racine	216,66±58,59	43,33±11,54
Pot	91,61±01,05	91,61±01,05

D)

	masse humide (g) moyenne (n=3)	masse sèche (g) moyenne (n=3)
Tourbe	1420,00±151,32	203,33±15,27
Tige	290,00±51,96	113,33±15,27
Racine	333,33±115,90	66,66±23,09

traitement CES de 20% CRE, de 3% sur ceux à 60% CRE et de 2% sur ceux à 100% CRE. Les contenants de la phase 2 ont été gardés à plus ou moins 100 g de leur consigne, soit une erreur maximale de 9% calculée sur les plants soumis au traitement CES de 20% CRE, de 6% sur ceux à 60% CRE et de 4% sur ceux à 100% CRE.

La solution distribuée aux plants durant les onze semaines de période de croissance en hauteur de la tige consistait en une solution Johnson modifiée diluée de moitié (Epstein 1972) préparée à partir de fertilisants solubles (Plant Products), puis complétée en éléments mineurs avec des sels de grade analytique: 322 mg L⁻¹ de nitrate de potassium 12-0-44 + oligoéléments; 383 mg L⁻¹ de nitrate de calcium 55,5-0-0; 117 mg L⁻¹ de monoammonium de phosphate 12-62-0; 122 mg L⁻¹ de sulfate de magnésium (9,85% Mg, 13% S); 0,24 mg L⁻¹ de Fe, 0,07 mg L⁻¹ de Mn, 0,01 mg L⁻¹ de Zn, 0,003 mg L⁻¹ de Cu, 0,04 mg L⁻¹ de B, 0,002 mg L⁻¹ de Mo). Cette solution avait un pH de 6,3 et une conductivité totale de 980 µmhos cm⁻¹. Durant la période de mise en dormance, les plants n'ont pas été fertilisés afin d'éviter l'accumulation de minéraux dans le substrat (Aubin, 1996). Durant la période de dormance une autre fertilisation plus riche en phosphore et en potassium a été utilisée: 83 mg L⁻¹ de nitrate de potassium 12-0-44 + oligoéléments; 255 mg L⁻¹ de nitrate de calcium 15,5-0-0; 309 mg L⁻¹ de phosphate de potassium 0-52-34; 123 mg L⁻¹ de sulphate de magnésium (9,85% Mg, 13% S) et la quantité initiale des éléments mineurs. Cette solution avait un pH de 5,2 et une conductivité totale de 600 µmhos cm⁻¹.

Tableau 2: Masse en eau à ajouter au substrat (Consigne (g)) pour obtenir les traitements à 100%, 60% et 20% de la capacité de rétention en eau du substrat (CRE) pour (A) la période de croissance en hauteur de la tige et (B) la période de dormance.

A)

Consigne (g)	%CRE
2250	100
1604	60
960	20

B)

Consigne (g)	%CRE
2096	100
1585	60
1075	20

2.3 MESURES DE CROISSANCE

Dix huit plants ont été échantillonnés à chaque date. Lors de l'échantillonnage, chaque semis a été coupé en sections: les racines (système racinaire initial), les racines adventives lorsque présentes, et la partie aérienne (tige, branches, et aiguilles). Chaque section gardait les parties qui y étaient attachées (nouvelles tiges, branches, etc...) (Aubin 1996). Pour chaque section, les paramètres suivant ont été mesurés au moment de l'échantillonnage; biomasse fraîche, diamètre et longueur de la tige. Les racines adventives, lorsque présentes, étaient dénombrées. Les sections ont été séchés à 60°C pour un minimum de 48 heures. La biomasse sèche de chaque section a été déterminée à l'aide d'une balance METTLER AE-160, précise à 0,0005 g.

Les plants utilisés pour la mesure du taux de glucides solubles étaient les dix-huit plants de la troisième date d'échantillonnage de chacune des deux phases de l'expérience. Les sections de ces semis ont été séchées à 100⁰C pour au moins deux heures afin de détruire les enzymes présents dans la plante et arrêter la dégradation des glucides (Aubin 1996). Puis la température du séchoir a été ajustée à 60⁰C. Les aiguilles ont été séparées de la partie aérienne. Après 24 heures ou plus, la biomasse sèche de chaque section a été déterminée. Chaque section a ensuite été broyée et tamisée à 20 mesh. Les sections broyées ont été placées dans des contenants de verre scellés et mis au réfrigérateur à 4⁰C jusqu'aux étapes de l'analyse biochimique.

2.4 ANALYSE BIOCHIMIQUE

Le taux de glucides solubles pour chaque section a été mesuré après extraction dans une solution chloroforme-méthanol-eau (Amundson *et al.* 1993) et analysé par la méthode acide sulfurique-phénol (Dubois *et al.* 1956, Haslemore et Roughan 1976, Seager et Haslemore 1993). Une masse de 10 mg de chaque section a été pesée et mise dans une éprouvette de 10 mL (Aubin 1996). Puis un volume de 5 mL d'un mélange de chloroforme-méthanol-eau distillée (12:5:3 en volume) a été ajouté et le tout agité durant 60 minutes puis centrifugé durant 15 minutes à 10 000 G à l'aide d'une centrifugeuse (Sorvall Superspeed RC2-B) maintenue à 4⁰C (Aubin 1996). La première phase du surnageant (méthanol-eau) contenant les glucides solubles a été récupéré dans une autre éprouvette. Pour la phase 1, un volume de un mL a été récupéré dans un total de 2,38 mL de mélange de surnageant. Pour la phase 2, un volume de un mL a été récupéré dans un total de 1,5 mL de mélange de surnageant. Pour les deux phases, ce volume de un mL de mélange de surnageant a été reconstitué dans 10 mL d'eau distillée.

Un volume de un mL de la solution de glucides solubles a été pris pour l'analyse. Deux mL d'une solution phénol 5% ont été ajoutés à chacune des solutions à analyser suivis de 5 mL d'une solution d'acide sulfurique 95% (Aubin 1996). La coloration précédente a été effectuée afin de construire une courbe standard. Les lectures ont été faites à 490 nm dans des cellules de quartz de 10 mm de diamètre à l'aide d'un spectrophotomètre Spectronic 2000 (Bausch and Lomb). Les lectures obtenues ont été comparées à la courbe standard faite à partir d'une solution D-glucose (dextrose anhydre) de $0,08 \text{ g L}^{-1}$ (Aubin 1996). La quantité obtenue a été ajustée à la dilution et divisée par la biomasse sèche utilisée au départ afin d'obtenir la quantité en équivalent D-glucose de sucres solubles dans l'échantillon en mg g^{-1} de biomasse sèche (Aubin 1996).

2.5 MESURES PHOTOSYNTHÉTIQUES

Pour effectuer les mesures de photosynthèse, un appareil portatif de mesure du taux de photosynthèse LI-6200 (LiCor, instruments inc., Lincoln, Nebraska) a été utilisé. Environ 30 minutes avant d'effectuer les mesures, l'appareil a été placé et calibré dans les mêmes conditions environnementales que celles sous lesquelles les mesures ont été effectuées afin d'obtenir un maximum de fiabilité dans les résultats (Leuning et Sands 1989). La calibration se fait généralement à zéro et à 500 ppm (LI-COR 1989). La calibration à zéro a été faite selon les directives de LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska (1989). La calibration à 500 ppm a été faite à partir d'un gaz déjà ajusté et analysé (482 ppm) par la compagnie Air Products and Chemicals, Inc.

Lors des prises de mesures, l'intensité de la lumière a varié de 340 à 450 μmol de lumière $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Une mesure par plant a été effectuée. Le taux de photosynthèse (μmol

$\text{CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a été calculé à partir d'un différentiel de temps de 60 secondes pendant lequel 3 observations ont été faites sur les aiguilles de la dernière année de croissance. Les deux observations avec le minimum de différence entre elles ont été choisies parmi les trois afin d'obtenir une moyenne pour l'analyse statistique. Toutes les mesures ont été effectuées en avant-midi entre 8h00 et 12h00.

Afin de ramener le taux de photosynthèse sur une base de surface foliaire projetée, celle-ci a été mesurée sur les aiguilles qui avaient été introduites dans la cuvette un quart de litre de LI-COR à l'aide du logiciel MacNeedle 1.4 (Régent Instruments Inc.). Afin de diminuer les variations dans les résultats, les plants de la même répétition ayant le même traitement de CES ont été mesurés ensemble.

2.6 TRAITEMENT DES DONNÉES

Tous les résultats ont été traités à l'aide du logiciel SAS/STAT 6.03 pour plateforme DOS. L'analyse statistique a été effectuée selon un dispositif de factoriel en bloc complet pour tous les paramètres à un seuil de probabilité de 5% ($\alpha=0,05$). Des contrastes polynomiaux ont été effectués sur les facteurs significatifs.

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 3 et l'intervalle de variation est indiqué sur chacune des figures.

Tableau 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 (20, 60 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 durant 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		
	D1	D2	D3	D4	D5	D6		D1	D2	D3	D4	D5	D6
20%	3	3	2	3	3	2		3	3	2	3	3	3
60%	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 RÉSULTATS POUR LA PÉRIODE DE CROISSANCE EN HAUTEUR DE LA TIGE (PHASE 1)

3.1.1 TAUX DE PHOTOSYNTHÈSE NETTE

La date d'échantillonnage a significativement augmenté le taux de photosynthèse nette ($p= 0,0001$) durant les dernières semaines du cycle de croissance (Tableau 4) (Figure 2A). Le contenu en eau du substrat (CES) a aussi significativement influencé le taux de photosynthèse nette ($p= 0,0001$): plus le CES est élevé, plus le taux de photosynthèse est élevé (Figure 2B).

Tableau 4: Analyse de variance du taux de photosynthèse nette ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	0,02	0,01	0,94	0,4033
CES	2	0,46	0,23	21,10	0,0001
<i>linéaire</i>	1		0,46	41,76	0,0001
<i>quadratique</i>	1		0,00	0,28	0,5996
PHE	1		0,00	0,08	0,7735
Date	2	0,67	0,33	30,27	0,0001
<i>linéaire</i>	1		0,44	40,21	0,0001
<i>quadratique</i>	1		0,32	29,56	0,0001
CES x PHE	2	0,00	0,00	0,27	0,7680
CES x Date	4	0,08	0,02	1,97	0,1250
PHE x Date	2	0,01	0,00	0,74	0,4866
CES x PHE x Date	4	0,03	0,00	0,69	0,6062
Erreur	29	0,32	0,01		

¹ degrés de liberté

² somme des carrés d'écart

³ variance estimée

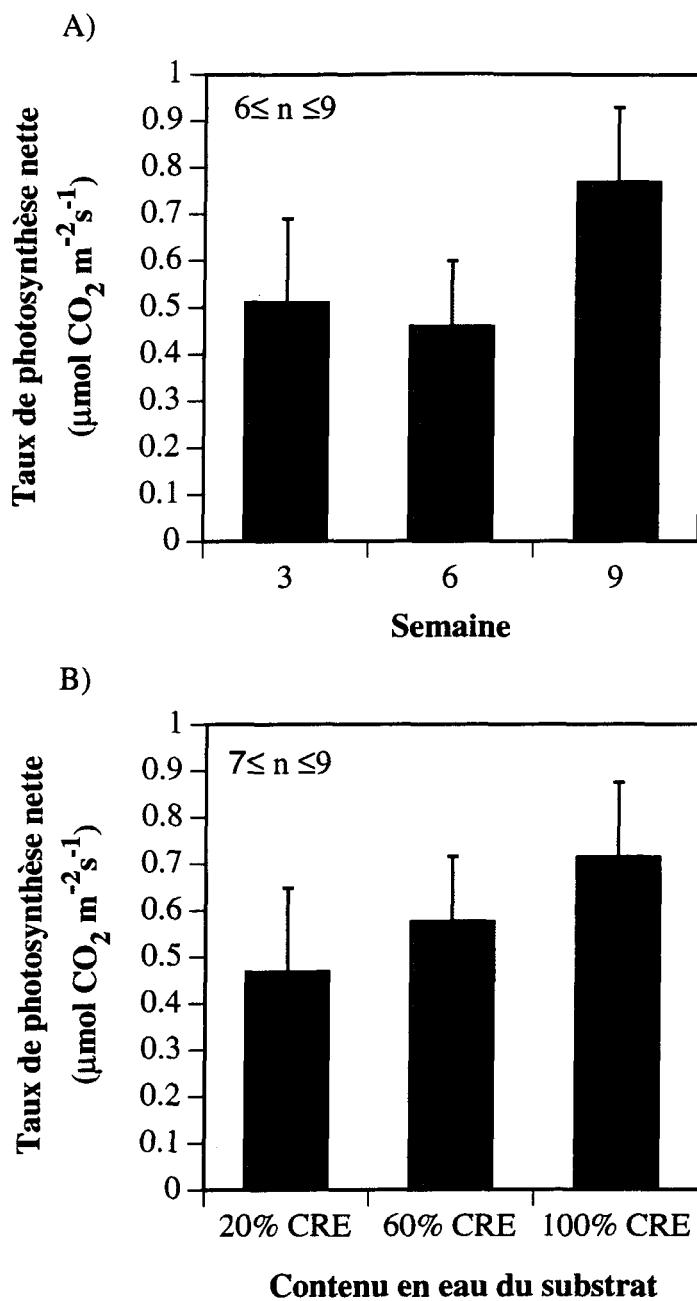


Figure 2: Variation du taux de photosynthèse nette ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction (A) du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine) et (B) des différents traitements de contenu en eau du substrat. Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.

3.1.2 PARAMÈTRES DE CROISSANCE

Tous les semis plantés avec une partie de la tige enfouie ont formé des racines adventives sur la partie de la tige enfouie et non sur l'hypocotyle enfouie (Figure 3A). Les semis plantés au collet n'ont formé aucune racine adventive (Figure 3B). Toutes les racines adventives présentes étaient solides, de couleur brunâtre et lignifiées.

L'analyse de variance démontre que le nombre moyen de racines adventives par plant (Tableau 5A) et la biomasse sèche des racines adventives (Tableau 5B) n'ont pas été significativement influencés par le temps d'échantillonnage ou par le contenu en eau du substrat (CES). De plus, le temps d'échantillonnage, le CES et le phénotype n'ont pas significativement influencé le diamètre des plants au collet (Tableau 6).

La croissance en hauteur a été significative au cours des 3 dates d'échantillonnages ($p=0,0003$) (Tableau 7). Le CES a aussi significativement influencé la hauteur des semis ($p=0,0262$). Les semis ayant subi le traitement à 60% de la CRE ont maintenu une hauteur supérieure durant tout le cycle de croissance à celle des semis ayant été maintenus à 20% et 100% de la CRE (Figure 4).

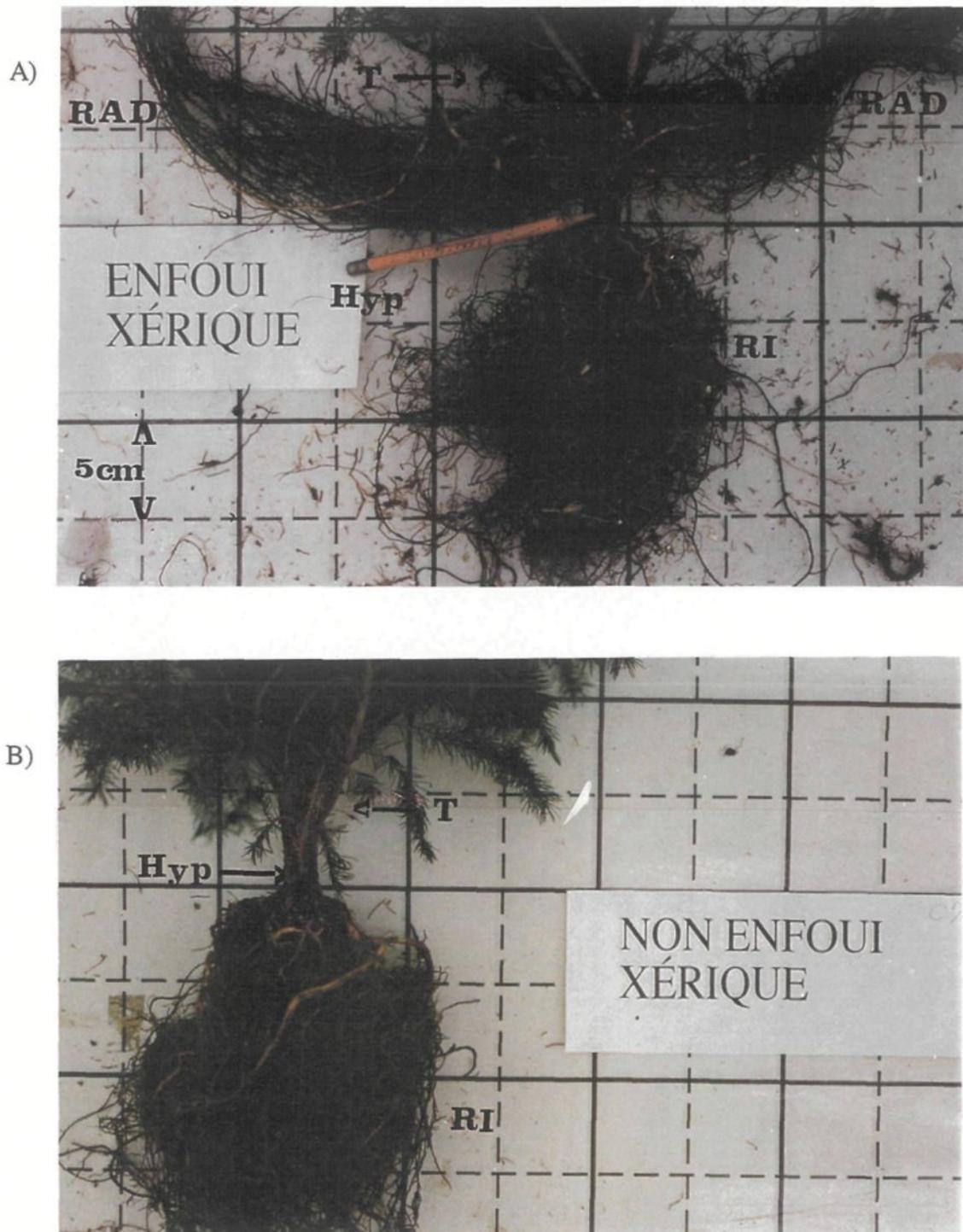


Figure 3: Photographies montrant (A) la présence de racines adventives caulinaires sur les semis d'épinette noire plantés avec les 5 premiers cm de la tige enfouie (ENFOUI) et (B) l'absence de racines adventives caulinaires sur les semis plantés au collet (NON-ENFOUI). Les semis du traitement à 20% de la capacité de rétention en eau du substrat (XÉRIQUE) sont représentés dans cette figure. T=tige, Hyp=hypocotyle, RAD=racines adventives et RI=racines initiales.

Tableau 5: Analyse de variance du (A) nombre moyen de racines adventives par plant et (B) de la biomasse sèche des racines adventives (g) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du temps d'échantillonnage (Date) et du contenu en eau du substrat (CES).

A)

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	134,17	67,08	1,94	0,1828
CES	2	119,78	59,89	1,73	0,2150
Date	2	0,62	0,31	0,01	0,9910
CES x Date	4	53,01	13,25	0,38	0,8164
Erreur	13	448,98	34,53		

B)

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	1,02	0,51	0,02	0,9769
CES	2	51,00	25,50	1,17	0,3403
Date	2	6,36	3,18	0,15	0,8652
CES x Date	4	19,66	4,91	0,23	0,9190
Erreur	13	282,76	21,75		

¹ degrés de liberté² somme des carrés d'écart³ variance estimée

Tableau 6: Analyse de variance du diamètre des plants au collet (mm) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	1,55	0,77	0,17	0,8425
CES	2	22,20	11,10	2,45	0,1036
PHE	1		1,44	0,32	0,5759
Date	2	4,20	2,10	0,46	0,6330
CES x PHE	2	6,58	3,29	0,73	0,4918
CES x Date	4	18,67	4,66	1,03	0,4075
PHE x Date	2	18,01	9,00	1,99	0,1548
CES x PHE x Date	4	13,38	3,34	0,74	0,5725
Erreur	29	131,19	4,52		

¹ degrés de liberté² somme des carrés d'écart³ variance estimée

Tableau 7: Analyse de variance de la hauteur des semis (cm) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	118,05	59,02	2,19	0,1296
CES	2	222,86	111,43	4,14	0,0262
<i>linéaire (C1)</i>	<i>1</i>	<i>11,41</i>	<i>0,42</i>	<i>0,5199</i>	
<i>quadratique (C2)</i>	<i>1</i>	<i>209,27</i>	<i>7,78</i>	<i>0,0092</i>	
PHE	1		38,27	1,42	0,2426
Date	2	599,90	299,95	11,15	0,0003
<i>linéaire (D1)</i>	<i>1</i>	<i>573,28</i>	<i>21,31</i>	<i>0,0001</i>	
<i>quadratique (D2)</i>	<i>1</i>	<i>77,63</i>	<i>2,89</i>	<i>0,1001</i>	
CES x PHE	2	164,80	82,40	3,06	0,0621
CES x Date	4	298,49	74,62	2,77	0,0457
<i>C1 x D1</i>	<i>1</i>	<i>17,80</i>	<i>0,66</i>	<i>0,4225</i>	
<i>C2 x D2</i>	<i>1</i>	<i>81,20</i>	<i>3,02</i>	<i>0,0929</i>	
<i>C1 x D2</i>	<i>1</i>	<i>189,00</i>	<i>7,03</i>	<i>0,0129</i>	
<i>C2 x D1</i>	<i>1</i>	<i>7,16</i>	<i>0,27</i>	<i>0,6098</i>	
PHE x Date	2	114,18	57,09	2,12	0,1380
CES x PHE x Date	4	260,01	65,00	2,42	0,0714
Erreur	29	780,19	26,90		

¹ degrés de liberté

² somme des carrés d'écart

³ variance estimée

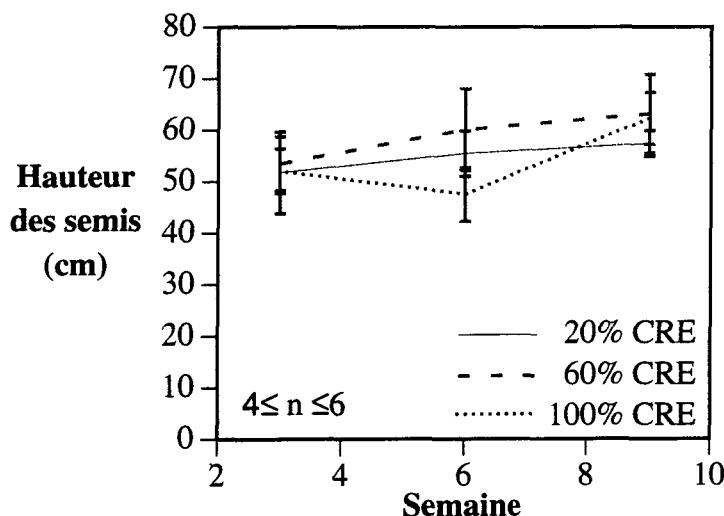


Figure 4: Variation de la hauteur des semis (cm) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du nombre de semaines avec maintien des semis à différents contenus en eau du substrat (Semaine) (CRE=capacité de rétention en eau du substrat). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.

L'analyse de variance pour l'accumulation de la biomasse sèche racinaire totale, incluant les racines adventives, indique que celle-ci a été significativement influencée par le phénotype ($p= 0,0017$), les semis sans racines adventives ayant maintenu une biomasse sèche racinaire plus élevée que les semis avec racines adventives (42,11 vs 26,82) (Tableau 8).

L'accumulation de la biomasse sèche de la partie aérienne a été significativement influencée par le CES ($p= 0,0486$), mais pas par le phénotype (Tableau 9). Plus le CES était élevé, plus la biomasse sèche de la partie aérienne était élevée (Figure 5). Le temps d'échantillonnage a aussi significativement influencé cette accumulation ($p= 0,0072$). Une augmentation de la biomasse sèche de la partie aérienne pour les semis des traitements à 60% et 100% de la CRE a été observée.

L'accumulation de la biomasse sèche totale a été significativement influencée par le phénotype ($p= 0,0205$), les semis sans racines adventives ayant maintenu une biomasse sèche totale plus élevée que les semis avec racines adventives (111,74 vs. 90,34) (Tableau 10).

Tableau 8: Analyse de variance de la biomasse sèche de la partie racinaire totale (g) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	1088,77	544,38	2,92	0,0702
CES	2	505,94	252,97	1,35	0,2739
PHE	1		2245,24	12,02	0,0017
Date	2	408,56	204,28	1,09	0,3483
CES x PHE	2	160,85	80,42	0,43	0,6541
CES x Date	4	1174,76	293,69	1,57	0,2080
PHE x Date	2	206,00	103,00	0,55	0,5819
CES x PHE x Date	4	1728,44	432,11	2,31	0,0812
Erreur	29	5415,13	186,72		

¹ degrés de liberté

² somme des carrés d'écart

³ variance estimée

Tableau 9: Analyse de variance de la biomasse sèche de la partie aérienne (g) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs (p<0,05).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	200,62	100,31	0,35	0,7070
CES	2	1 922,80	961,40	3,36	0,0486
<i>linéaire (C1)</i>	1		1 389,90	4,86	0,0355
<i>quadratique (C2)</i>	1		569,83	1,99	0,1687
PHE	1		374,61	1,31	0,2617
Date	2	3 357,10	1 678,55	5,87	0,0072
<i>linéaire (D1)</i>	1		3 239,31	11,33	0,0022
<i>quadratique (D2)</i>	1		382,17	1,34	0,2570
CES x PHE	2	620,08	310,04	1,08	0,3514
CES x Date	4	3 765,68	941,42	3,29	0,0242
<i>C1 x D1</i>	1		3 281,51	11,48	0,0020
<i>C2 x D2</i>	1		159,39	0,56	0,4613
<i>C1 x D2</i>	1		621,80	2,17	0,1511
<i>C2 x D1</i>	1		33,62	0,12	0,7341
PHE x Date	2	93,82	46,91	0,16	0,8495
CES x PHE x Date	4	1 610,83	402,70	1,41	0,2559
Erreur	29	8 291,28	285,90		

¹ degrés de liberté

² somme des carrés d'écart

³ variance estimée

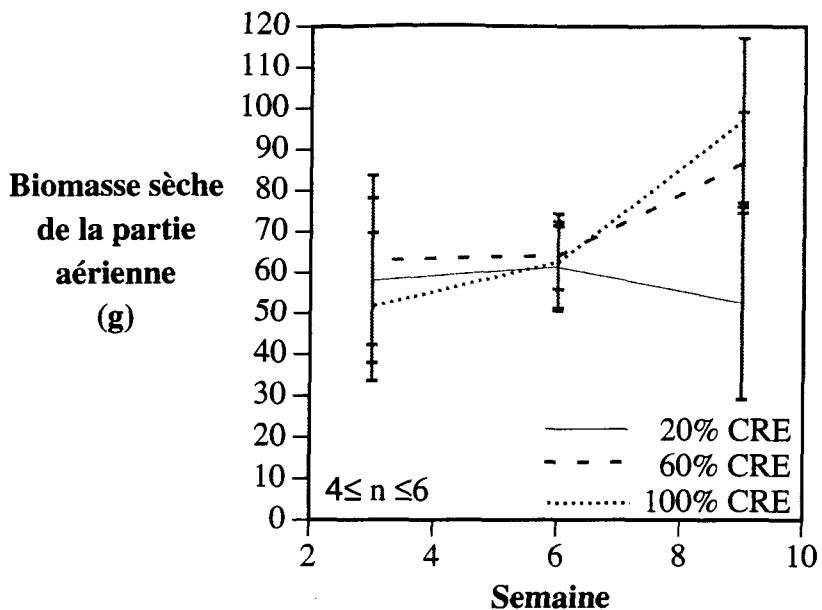


Figure 5: Variation de la biomasse sèche de la partie aérienne (g) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine) pour les différents traitements de contenu en eau du substrat (CRE=capacité de rétention en eau du substrat). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.

Tableau 10: Analyse de variance de la biomasse sèche totale (g) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	2221,75	1110,87	1,46	0,2470
CES	2	2 773,53	1 386,76	1,78	0,1855
PHE	1		4 645,54	5,96	0,0205
Date	2	2 897,06	1 448,53	1,86	0,1728
CES x PHE	2	1 266,35	633,17	0,81	0,4530
CES x Date	4	5 133,32	1 283,33	1,65	0,1876
PHE x Date	2	575,99	287,99	0,37	0,6941
CES x PHE x Date	4	5 380,86	1 345,21	1,73	0,1694
Erreur	31	24 159,28	779,33		

¹ degrés de liberté

² somme des carrés d'écart

³ variance estimée

Une diminution ($p= 0,0007$) du pourcentage de la biomasse sèche racinaire (incluant les racines adventives) composant la biomasse sèche totale (%BSR) est observée durant la période de croissance en hauteur de la tige (Figure 6). Le CES a aussi significativement influencé le %BSR ($p= 0,0431$), plus le CES est élevé, plus le %BSR est faible (Tableau 11). Le phénotype a significativement influencé ($p= 0,0003$) le %BSR, les semis sans racines adventives ayant maintenu un %BSR plus élevé que les semis avec racines adventives (37,64 vs 30,64).

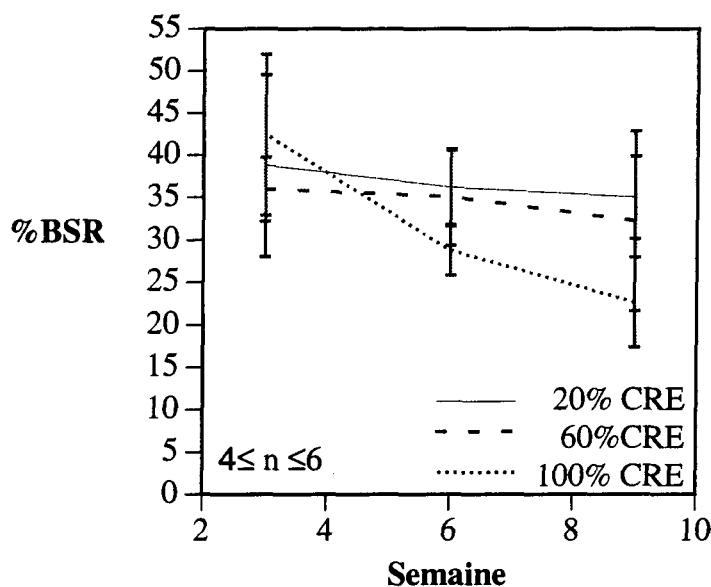


Figure 6: Variation du pourcentage de la biomasse sèche racinaire composant la biomasse sèche totale (%BSR) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine) pour les différents traitements de contenu en eau du substrat (CRE=capacité de rétention en eau du substrat). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.

Tableau 11: Analyse de variance du pourcentage de la biomasse sèche racinaire composant la biomasse sèche totale (%BSR) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	126,91	63,45	2,00	0,1530
CES	2	235,11	117,55	3,49	0,0431
<i>linéaire (C1)</i>	<i>1</i>		<i>232,17</i>	<i>6,88</i>	<i>0,0134</i>
<i>quadratique (C2)</i>	<i>1</i>		<i>1,98</i>	<i>0,06</i>	<i>0,8099</i>
PHE	1		554,39	16,44	0,0003
Date	2	628,22	314,11	9,31	0,0007
<i>linéaire (D1)</i>	<i>1</i>		<i>573,26</i>	<i>17,00</i>	<i>0,0003</i>
<i>quadratique (D2)</i>	<i>1</i>		<i>15,62</i>	<i>0,46</i>	<i>0,5012</i>
CES x PHE	2	25,96	12,98	0,38	0,6837
CES x Date	4	505,84	126,46	3,75	0,0134
<i>C1 x D1</i>	<i>1</i>		<i>323,93</i>	<i>9,60</i>	<i>0,0041</i>
<i>C2 x D2</i>	<i>1</i>		<i>24,95</i>	<i>0,74</i>	<i>0,3963</i>
<i>C1 x D2</i>	<i>1</i>		<i>18,16</i>	<i>0,54</i>	<i>0,4685</i>
<i>C2 x D1</i>	<i>1</i>		<i>92,88</i>	<i>2,75</i>	<i>0,1071</i>
PHE x Date	2	36,61	18,30	0,54	0,5865
CES x PHE x Date	4	317,27	79,31	2,35	0,0758
Erreur	31	1045,58	33,72		

¹ degrés de liberté

² somme des carrés d'écart

³ variance estimée

3.1.3 PARAMÈTRES BIOCHIMIQUES

Le contenu en glucides solubles des aiguilles a été significativement influencé par le CES ($p= 0,0121$) (Tableau 12). Les semis du traitement à 60% de la CRE ont montré un contenu en glucides solubles plus élevé que les semis du traitement à 20% et à 100% de la CRE, respectivement (Figure 7).

Le contenu en glucides solubles des branches et tiges a aussi été significativement influencé par le phénotype ($p= 0,0454$), les semis sans racines adventives ayant maintenu un contenu en glucides solubles des branches et tiges plus élevé que les semis avec racines adventives (6,05 vs 3,23) (Tableau 13).

Tableau 12: Analyse de variance du contenu en glucides solubles (mg g^{-1}) des aiguilles durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	1,47	0,73	0,34	0,7287
CES	2	52,71	26,35	12,10	0,0121
<i>linéaire</i>	1		1,36	0,63	0,4642
<i>quadratique</i>	1		50,32	23,10	0,0049
PHE	1		5,51	2,53	0,1726
CES x PHE	2	38,73	19,36	8,89	0,0526
Erreur	5	10,89	2,17		

¹ degrés de liberté

² somme des carrés d'ecart

³ variance estimée

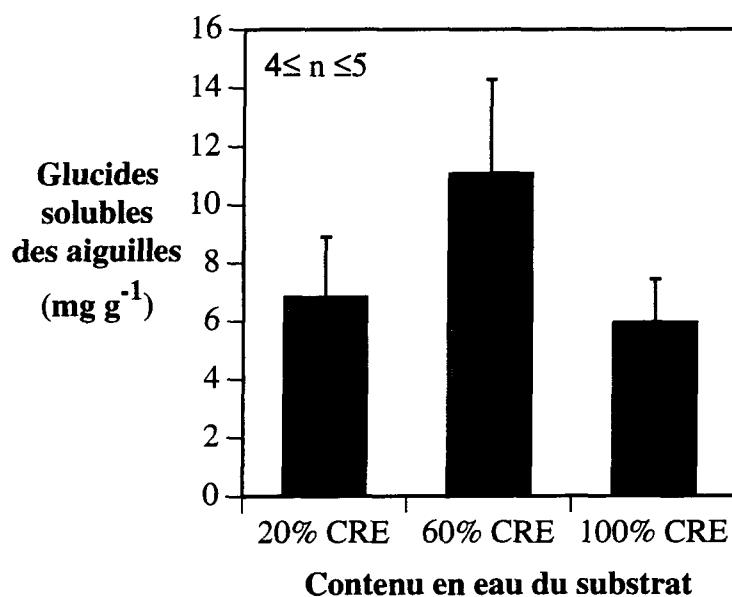


Figure 7: Variation du contenu en glucides solubles des aiguilles ($\text{mg de D-glucose par g de biomasse sèche}$) durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction des différents traitements de contenu en eau du substrat. Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.

De plus, les contenus en glucides solubles des racines initiales (Tableau 14A) et des racines adventives (Tableau 14B) n'ont pas été significativement influencés par le phénotype ou par le CES.

Tableau 13: Analyse de variance du contenu en glucides solubles (mg g^{-1}) des branches et tiges durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	15,19	7,59	1,99	0,2313
CES	2	1,56	0,78	0,20	0,8212
PHE	1		26,82	7,03	0,0454
CES x PHE	2	3,38	1,69	0,44	0,6649
Erreur	5	19,09	3,81		

¹ degrés de liberté

² somme des carrés d'écart

³ variance estimée

Tableau 14: Analyse de variance du (A) contenu en glucides solubles (mg g^{-1}) des racines initiales et (B) des racines adventives durant la période de croissance en hauteur de la tige en fonction du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE).

A)

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	0,00	0,00	0,00	0,9980
CES	2	1,38	0,69	0,63	0,5706
PHE	1		1,15	1,05	0,3526
CES x PHE	2	0,60	0,30	0,27	0,7715
Erreur	5	5,49	1,09		

B)

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	1,09	0,54	0,29	0,7936
CES	2	0,54	0,27	0,15	0,8804
Erreur	1		1,86		

¹ degrés de liberté

² somme des carrés d'écart

³ variance estimée

3.2 RÉSULTATS POUR LA PÉRIODE DE DORMANCE (PHASE 2)

3.2.1 TAUX DE PHOTOSYNTHÈSE NETTE

Le CES ($p= 0,0020$) et la date d'échantillonnage ($p= 0,0001$) ont significativement influencé le taux de photosynthèse nette (Tableau 15). Une augmentation de celui-ci est observée durant les premières semaines de la période de dormance pour les semis des traitements à 20%, 60% et 100% de la CRE (Figure 8). Cette augmentation du taux de photosynthèse a été suivie d'une importante diminution pour tous les traitements. De plus, les semis du traitement à 60% de la CRE ont généralement maintenu un taux de photosynthèse nette plus élevé que les semis des traitements à 100% et 20% de la CRE.

Tableau 15: Analyse de variance du taux de photosynthèse nette ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	0,00	0,00	0,13	0,8827
CES	2	0,41	0,20	7,60	0,0020
<i>linéaire (C1)</i>	1		0,08	3,25	0,0809
<i>quadratique (C2)</i>	1		0,32	12,22	0,0014
PHE	1		0,02	0,82	0,3722
Date	2	1,18	0,59	22,03	0,0001
<i>linéaire (D1)</i>	1		0,59	21,93	0,0001
<i>quadratique (D2)</i>	1		0,59	22,12	0,0001
CES x PHE	2	0,04	0,02	0,87	0,4298
CES x Date	4	0,37	0,09	3,51	0,0175
<i>C1 x D1</i>	1		0,13	4,90	0,0341
<i>C2 x D2</i>	1		0,16	6,10	0,0190
<i>C1 x D2</i>	1		0,01	0,53	0,4719
<i>C2 x D1</i>	1		0,07	2,87	0,0998
PHE x Date	2	0,26	0,13	5,00	0,0629
CES x PHE x Date	4	0,21	0,05	2,01	0,1171
Erreur	29	0,86	0,02		

1 degrés de liberté

2 somme des carrés d'écart

3 variance estimée

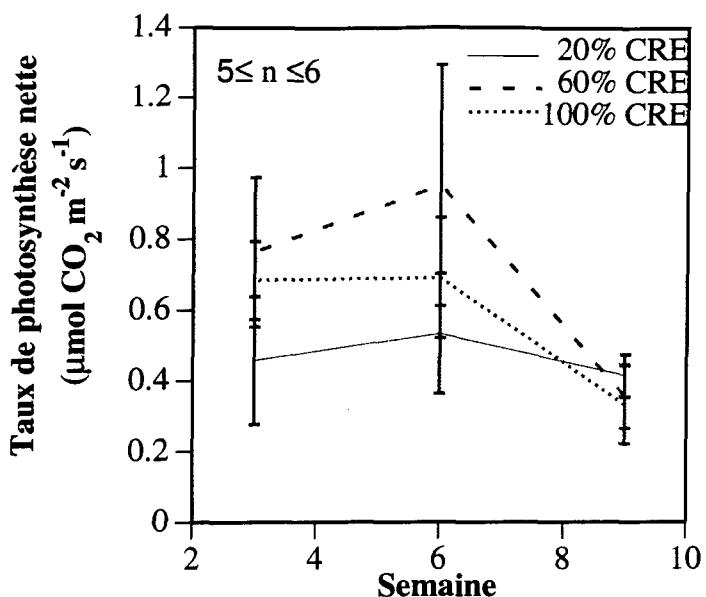


Figure 8: Variation du taux de photosynthèse nette ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) durant la période de dormance en fonction du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine) pour les différents traitements de contenu en eau du substrat (CRE=capacité de rétention en eau du substrat). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.

3.2.2 PARAMÈTRES DE CROISSANCE

L'analyse de variance démontre que le nombre moyen de racines adventives par plant (Tableau 16) n'a pas été significativement influencé par le temps d'échantillonnage ou par le CES.

De plus, l'analyse de variance démontre que la biomasse sèche des racines adventives a été significativement influencée par le CES ($p= 0,0419$) (Tableau 17). Plus le CES est faible, plus la biomasse sèche des racines adventives est élevée (Figure 9).

Tableau 16: Analyse de variance du nombre moyen de racines adventives par plant durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date) et du contenu en eau du substrat (CES).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	816,26	408,13	5,88	0,0140
CES	2	189,47	94,73	1,37	0,2872
Date	2	90,02	45,01	0,65	0,5376
CES x Date	4	72,15	18,03	0,26	0,8986
Erreur	13	971,06	69,36		

1 degrés de liberté

2 somme des carrés d'écart

3 variance estimée

Tableau 17: Analyse de variance de la biomasse sèche des racines adventives (g) durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date) et du contenu en eau du substrat (CES). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	145,62	72,81	3,19	0,0724
CES	2	183,47	91,73	4,01	0,0419
<i>linéaire</i>	1		160,05	7,00	0,0192
<i>quadratique</i>	1		28,12	1,23	0,2860
Date	2	16,97	8,48	0,37	0,6964
CES x Date	4	113,07	28,26	1,24	0,3400
Erreur	13	319,95	22,85		

1 degrés de liberté

2 somme des carrés d'écart

3 variance estimée

Le diamètre des plants au collet a été significativement influencé par le phénotype ($p=0,0001$) (Tableau 18). Les semis sans racines adventives ont un diamètre au collet plus élevé que les semis avec racines adventives (Figure 10). Le temps d'échantillonnage a aussi significativement influencé le diamètre des plants ($p=0,0174$) (Tableau 18).

Le temps d'échantillonnage, le CES et le phénotype n'ont pas significativement influencé la hauteur des semis (Tableau 19). Ce résultat était attendu puisqu'au stade phénologique dormance, la hauteur de semis n'augmente plus de façon importante.

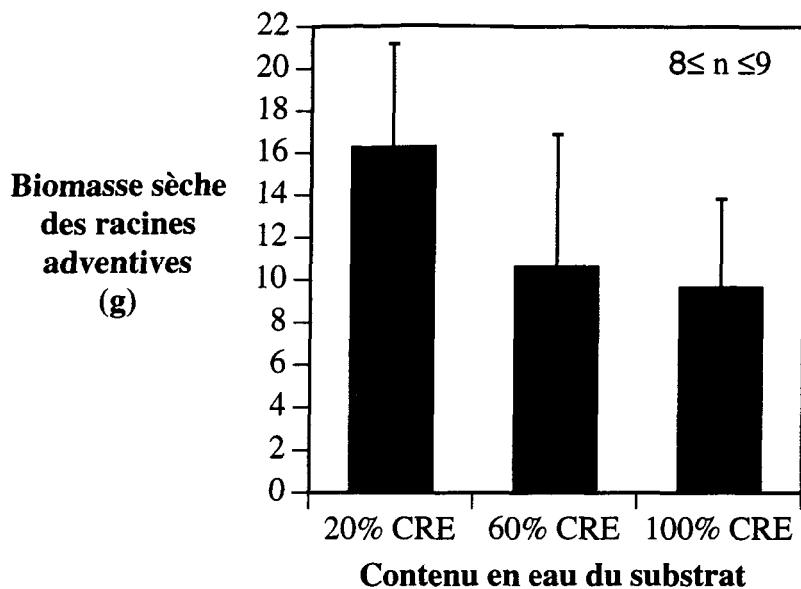


Figure 9: Variation de la biomasse sèche des racines adventives (g) durant la période de dormance en fonction des différents traitements de contenu en eau du substrat. Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.

Tableau 18: Analyse de variance du diamètre des plants au collet (mm) durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	20,62	10,31	2,18	0,1295
CES	2	10,96	5,48	1,16	0,3264
PHE	1		147,35	31,17	0,0001
Date	2	43,60	21,80	4,61	0,0174
<i>linéaire</i>	1		40,75	8,62	0,0061
<i>quadratique</i>	1		2,84	0,60	0,4438
CES x PHE	2	8,02	4,01	0,85	0,4374
CES x Date	4	15,86	3,96	0,84	0,5108
PHE x Date	2	56,03	28,01	5,93	0,0065
<i>linéaire</i>	1		53,15	11,24	0,0021
<i>quadratique</i>	1		2,87	0,61	0,4409
CES x PHE x Date	4	7,70	1,92	0,41	0,8019
Erreur	29	151,29	4,72		

1 degrés de liberté

2 somme des carrés d'écart

3 variance estimée

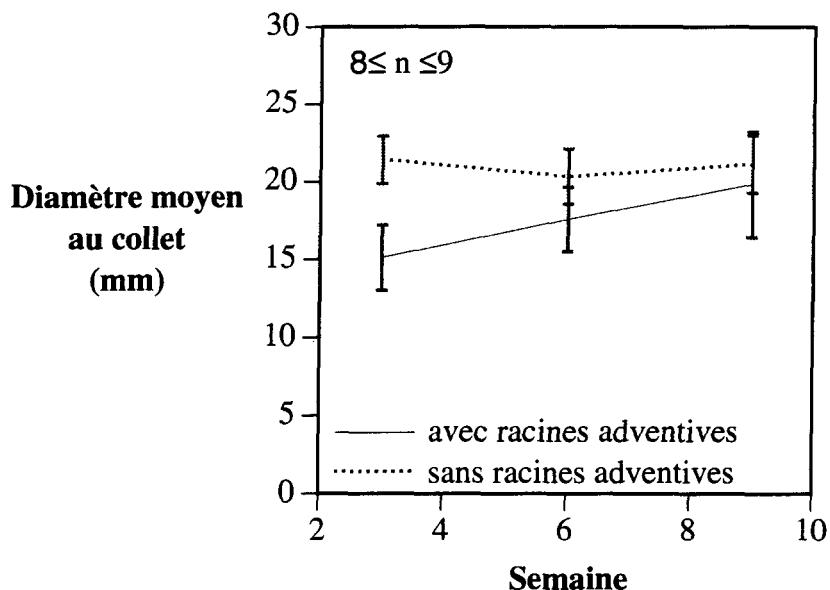


Figure 10: Variation du diamètre moyen des plants au collet (mm) durant la période de dormance en fonction du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine) pour les deux phénotypes de semis (PHE) (avec et sans racines adventives). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.

Tableau 19: Analyse de variance de la hauteur des semis (cm) durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	3,40	1,70	0,01	0,9906
CES	2	98,52	49,26	0,27	0,7635
PHE	1		346,66	1,91	0,1760
Date	2	42,26	21,13	0,12	0,8902
CES x PHE	2	77,36	38,68	0,21	0,8088
CES x Date	4	203,73	50,93	0,28	0,8879
PHE x Date	2	15,75	7,87	0,04	0,9575
CES x PHE x Date	4	1010,85	252,71	1,40	0,2576
Erreur	29	5793,38	181,04		

1 degrés de liberté

2 somme des carrés d'écart

3 variance estimé

L'accumulation de la biomasse sèche racinaire, incluant les racines adventives, a été significativement influencée par le phénotype ($p= 0,0001$), les semis sans racines adventives ayant maintenu une biomasse sèche racinaire plus élevée que celle des semis avec racines adventives (62,77 vs 41,97) (Tableau 20). La biomasse sèche racinaire a significativement augmentée ($p= 0,0001$) durant les dernières semaines de la période de dormance (Figure 11).

L'accumulation de la biomasse sèche de la partie aérienne a été influencée par le phénotype ($p= 0,0008$), les semis sans racines adventives ayant maintenu une biomasse sèche de la partie aérienne plus élevée que les semis avec racines adventives (147,57 vs 119,83) (Tableau 21). La biomasse sèche de la partie aérienne s'est accrue significativement avec le temps ($p= 0,0288$), tel qu'attendu (Figure 12).

L'accumulation de la biomasse sèche totale a été significativement influencée par le phénotype ($p= 0,0001$), les semis sans racines adventives ayant maintenu une biomasse sèche totale plus élevée que les semis avec racines adventives (210,35 vs 161,58) (Tableau 22). La biomasse sèche totale a augmenté significativement avec le temps ($P= 0,0011$) (Figure 13).

Tableau 20: Analyse de variance de la biomasse sèche de la partie racinaire totale (g) durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	302,87	151,43	0,55	0,5846
CES	2	1449,43	724,71	2,61	0,0889
PHE	1		5432,39	19,58	0,0001
Date	2	9487,85	4743,92	17,10	0,0001
<i>linéaire</i>	<i>1</i>		<i>5001,47</i>	<i>18,03</i>	<i>0,0002</i>
<i>quadratique</i>	<i>1</i>		<i>4486,37</i>	<i>16,17</i>	<i>0,0003</i>
CES x PHE	2	932,59	466,29	1,68	0,2022
CES x Date	4	2429,74	607,43	2,19	0,0925
PHE x Date	2	1476,20	738,10	2,66	0,0853
CES x PHE x Date	4	2088,25	522,06	1,88	0,1378
Erreur	29	8876,94	277,40		

¹ degrés de liberté

² somme des carrés d'écart

³ variance estimée

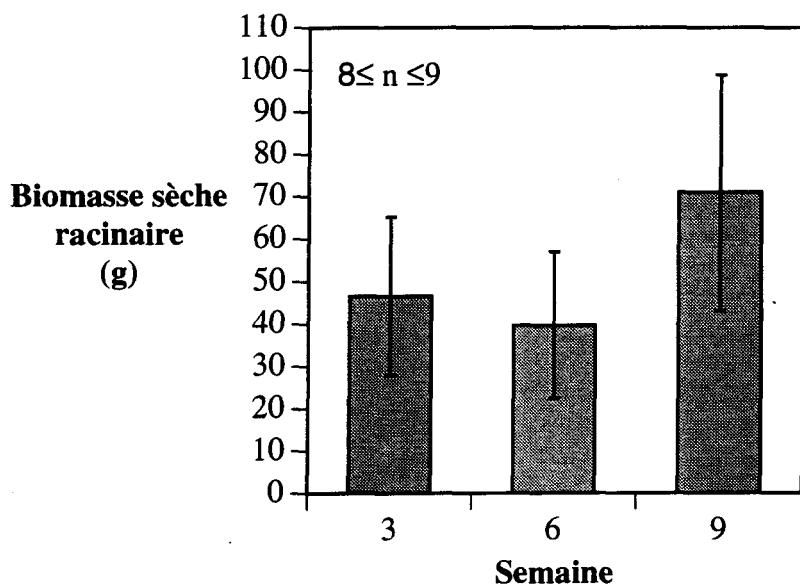


Figure 11: Variation de la biomasse sèche racinaire (g) durant la période de dormance en fonction du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.

Tableau 21: Analyse de variance de la biomasse sèche de la partie aérienne (g) durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	5108,80	2554,40	3,34	0,0480
CES	2	2045,26	1022,63	1,34	0,2765
PHE	1		10463,63	13,70	0,0008
Date	2	6068,79	3034,39	3,97	0,0288
<i>linéaire</i>	<i>1</i>		<i>5929,59</i>	<i>7,76</i>	<i>0,0089</i>
<i>quadratique</i>	<i>1</i>		<i>139,19</i>	<i>0,18</i>	<i>0,6723</i>
CES x PHE	2	2827,66	1413,83	1,85	0,1735
CES x Date	4	3911,48	977,87	1,28	0,2983
PHE x Date	2	1961,46	980,73	1,28	0,2909
CES x PHE x Date	4	4276,96	1069,24	1,40	0,2564
Erreur	29	24444,91	763,90		

1 degrés de liberté

2 somme des carrés d'écart

3variance estimée

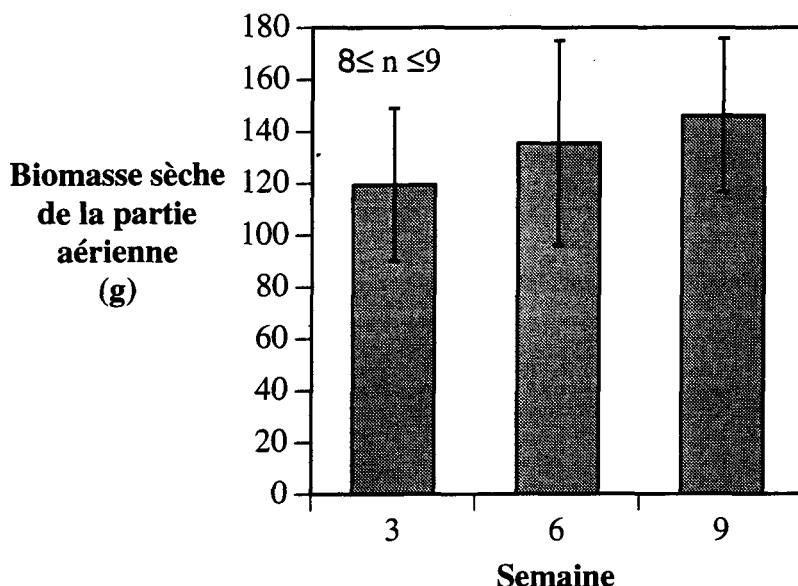


Figure 12: Variation de la biomasse sèche de la partie aérienne (g) durant la période de dormance en fonction du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.

Tableau 22: Analyse de variance de la biomasse sèche totale (g) durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	2957,78	1478,89	0,99	0,3820
CES	2	6275,46	3137,73	2,11	0,1374
PHE	1		30 333,55	20,35	0,0001
Date	2	25 070,00	12 535,00	8,41	0,0011
<i>linéaire</i>	<i>1</i>		<i>21 822,25</i>	<i>14,64</i>	<i>0,0005</i>
<i>quadratique</i>	<i>1</i>		<i>3 247,74</i>	<i>2,18</i>	<i>0,1491</i>
CES x PHE	2	3 778,83	1 889,41	1,27	0,2945
CES x Date	4	12 212,47	3 053,11	2,05	0,1095
PHE x Date	2	2 210,71	1 105,35	0,74	0,4839
CES x PHE x Date	4	10 888,75	2 722,18	1,83	0,1465
Erreur	31	50 677,19	1 490,50		

1 degrés de liberté

2 somme des carrés d'écart

3 variance estimée

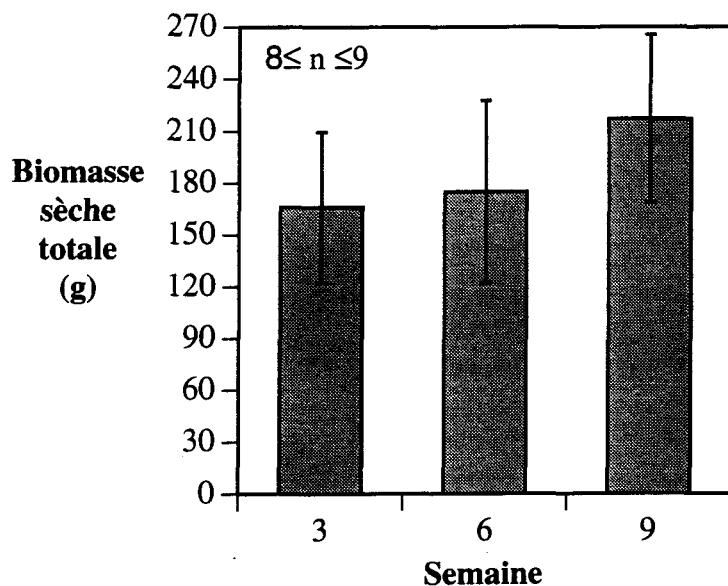


Figure 13: Variation de la biomasse sèche totale (g) durant la période de dormance en fonction du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.

Le temps d'échantillonnage a significativement influencé ($p= 0,0001$) le pourcentage de la biomasse sèche racinaire (incluant les racines adventives) composant la biomasse sèche totale (%BSR) (Tableau 23). Une augmentation du %BSR est observée durant les dernières semaines de la période de dormance (Figure 14). Le phénotype a aussi significativement influencé ($p=0,0221$) le %BSR, les semis sans racines adventives ayant maintenu un %BSR plus élevé que les semis avec racines adventives (29,19 vs 25,11).

Tableau 23: Analyse de variance du pourcentage de la biomasse sèche racinaire composant la biomasse sèche totale (%BSR) durant la période de dormance en fonction du temps d'échantillonnage (Date), du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	275,70	137,85	4,49	0,0191
CES	2	103,26	51,63	1,40	0,2614
PHE	1		212,76	5,75	0,0221
Date	2	868,03	434,01	11,74	0,0001
<i>linéaire</i>	1		201,83	5,46	0,0255
<i>quadratique</i>	1		666,20	18,02	0,0002
CES x PHE	2	135,76	67,88	1,84	0,1750
CES x Date	4	186,92	46,73	1,26	0,3033
PHE x Date	2	120,46	60,23	1,63	0,2111
CES x PHE x Date	4	128,81	32,20	0,87	0,4914
Erreur	34	1257,28	36,97		
1 degrés de liberté		2 somme des carrés d'écart		3variance estimée	

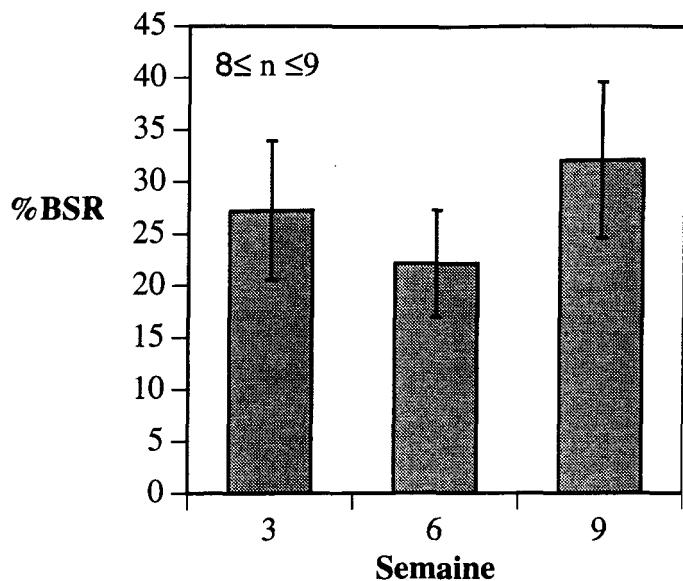


Figure 14: Variation du pourcentage de la biomasse sèche racinaire composant la biomasse sèche totale (%BSR) durant la période de dormance en fonction du nombre de semaines avec maintien des plants à différents contenus en eau du substrat (Semaine). Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.

3.2.3 PARAMÈTRES BIOCHIMIQUES

Le contenu en glucides solubles des aiguilles a été significativement influencé par le CES ($p= 0,0176$) (Tableau 24). Les semis du traitement à 60% de la CRE montrent le contenu en glucides solubles le plus élevé suivi des semis des traitements à 100% et 20% de la CRE, respectivement (Figure 15).

Les contenus en glucides solubles des branches et tiges (Tableau 25A), des racines initiales (Tableau 25B) et des racines adventives (Tableau 25C) n'ont pas été significativement influencés par le temps d'échantillonnage, le phénotype ou par le CES.

Tableau 24: Analyse de variance du contenu en glucides solubles (mg g^{-1}) des aiguilles durant la période de dormance en fonction du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE). Des contrastes ont été effectués sur les facteurs principaux significatifs ($p<0,05$).

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	4,46	2,23	2,40	0,1458
CES	2	12,17	6,08	6,55	0,0176
<i>linéaire</i>	1		1,97	2,13	0,1787
<i>quadratique</i>	1		10,85	11,68	0,0077
PHE	1		0,00	0,01	0,9373
CES x PHE	2	5,79	2,89	3,12	0,0936
Erreur	5	8,36	0,92		

1 degrés de liberté

2 somme des carrés d'écart

3 variance estimée

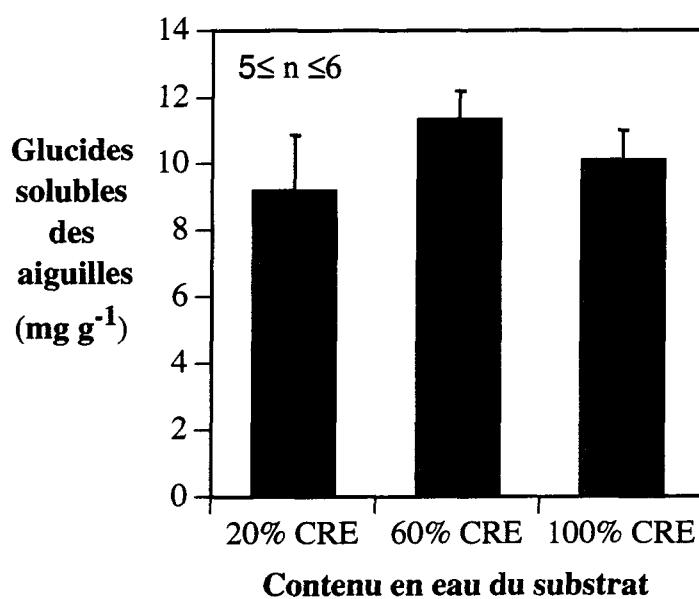


Figure 15: Variation du contenu en glucides solubles des aiguilles (mg de D-glucose par g de biomasse sèche) durant la période de dormance en fonction des différents traitements de contenu en eau du substrat. Chaque point correspond à la moyenne de "n" mesures (Tableau 3) et les barres associées aux point représentent l'erreur standard.

Tableau 25: Analyse de variance du contenu en glucides solubles (mg g^{-1}) des (A) branches et tige, (B) des racines initiales et (C) des racines adventives durant la période de dormance en fonction du contenu en eau du substrat (CES) et du phénotype (PHE).

A)

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	0,84	0,42	0,30	0,7479
CES	2	3,11	1,55	1,11	0,3700
PHE	1		2,16	1,55	0,2450
CES x PHE	2	10,53	5,26	3,76	0,0652
Erreur	5	12,61	1,40		

B)

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	5,09	2,54	1,73	0,2312
CES	2	0,55	0,27	0,19	0,8324
PHE	1		0,09	0,07	0,8016
CES x PHE	2	6,53	3,26	2,22	0,1645
Erreur	5	13,24	1,47		

C)

Source de variation	dl ¹	SCE ²	VE ³	F	P>F
Bloc	2	2,11	1,05	0,91	0,4923
CES	2	0,11	0,05	0,05	0,9523
Erreur	1	3,49	1,16		

1 degrés de liberté

2 somme des carrés d'écart

3 variance estimée

CHAPITRE IV

DISCUSSION

4.1 CROISSANCE DES SEMIS

Contrairement à l'hypothèse émise au départ, la présence d'un système racinaire adventif caulinaire a peu influencé la croissance des semis d'épinette noire en général. La croissance en hauteur ainsi que le taux de photosynthèse nette des semis durant la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1) et durant la période de dormance (Phase 2) n'ont pas été significativement influencé par la présence de racines adventives caulinaires. Par contre, selon Aubin (1996), la hauteur des semis d'épinette noire a été favorisée par la présence de racines adventives mais seulement après 8 semaines de période de croissance en hauteur de la tige et surtout pour des contenus élevés en eau du substrat. Paterson et Maki (1994) ont obtenu des résultats similaires. Ces auteurs ont planté des semis de pins à trois profondeurs (plantation au collet, collet enfoui à 25 mm et le collet enfoui à 50 mm de la surface). Malgré qu'aucune différence significative pour la hauteur et la survie des semis n'ait été obtenue, les semis plantés le plus en profondeur (présence de racines adventives caulinaires) ont produit les arbres les plus hauts après seulement six années de croissance (Paterson et Maki 1994). La présence d'un système racinaire adventif caulinaire pourrait donc influencer la croissance en hauteur de la tige ainsi que le taux de photosynthèse nette des semis mais seulement quelques années suivant leur mise en terre. Sutton (1965) obtient les mêmes résultats pour l'épinette blanche et attribue la performance supérieure des semis enfouis au contact du système racinaire avec le sol. De plus, le développement des racines adventives sur la tige suppléerait le système racinaire primaire initial pour l'absorption de l'eau et des minéraux, et donc pour la croissance en hauteur de la tige (Aubin 1996). Stroempl (1990) rapporte que la plantation en profondeur est bénéfique pour plusieurs espèces d'arbres en augmentant la stabilité et la croissance des semis avec la formation de

racines adventives et en protégeant la jonction racine-tige (collet) des grandes chaleurs de l'été.

La présente étude a montré que la présence d'un système racinaire adventif caulinaire entraîne une réduction significative de la biomasse sèche des parties racinaires et de la biomasse sèche totale. La présence d'un tel système racinaire a aussi réduit l'accumulation de glucides solubles (mg g^{-1}) pour les branches et tiges des semis de la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1), ce qui infirme l'hypothèse émise au départ. De plus, les racines adventives ont aussi entraînée une réduction significative de la biomasse sèche caulinaire pour la période de dormance (Phase 2). La perte d'une partie de la surface photosynthétique lors de l'enfouissement d'une partie de la tige des semis pourrait expliquer la plus faible production de glucides solubles (mg g^{-1}) et de la biomasse sèche caulinaire et racinaire.

La comparaison du diamètre pris au niveau du collet plutôt qu'au niveau du substrat pourrait expliquer la croissance significativement inférieure du diamètre chez les semis avec racines adventives (Phase 2, Figure 10). En effet il a été observé par Filion et Marin (1988) que des épinette blanches ayant une partie de leur tige enfouie par une dune de sable avait le diamètre de la portion enfouie (au collet) inférieur au diamètre pris au niveau du sol. Ces auteurs proposent que ce phénomène est dû au dégel printanier de la surface du sol, ce qui permettrait à la tige en surface de croître plus tôt et plus longtemps que la portion de tige enfouie. Mais dans les présentes expériences aucun gel n'a été appliqué. Par ailleurs, les résultats d'une étude de Knight (1961), portant sur l'évolution dans le temps de l'activité cambiale de toutes les parties de trois cultivars de pommiers (*Malus* sp.), montrent une vague d'activité partant du sommet des tiges et progressant lentement vers le bas du plant jusqu'à la base de la tige durant la période de croissance. Cette vague ne se rend pas toujours jusqu'au

bout de la portion de tige enfouie. Avec les années, le diamètre au niveau du sol s'accroît tandis que celui du collet ne varie que très peu. La tige prend donc une forme d'effilement inversé. Ce phénomène serait dû en partie aux conditions nutritionnelles de la partie de tige enfouie, partie étant située sous les racines adventives et en deçà de l'échange nutritif entre les feuilles et les racines (Knight 1961)). Vu les observations d'effilement inversé chez la tige enfouie d'arbres adultes d'épinette noire et la présence de la vague d'activité cambiale semblable à celle des pommiers chez les conifères, la faible croissance en diamètre au collet des semis ayant une partie de la tige enfouie est normale (Kozlowski *et al.* 1991, DesRochers 1996). Il apparaît donc que la mesure du diamètre au niveau de la surface du sol soit plus appropriée afin de comparer l'effet d'un traitement sur ce paramètre.

La variation du contenu en eau du substrat (CES) n'a pas significativement influencé le nombre moyen de racines adventives par plant et la biomasse sèche des racines adventives pour la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1). Par contre, Aubin (1996) a montré que plus le CES était élevé, plus le nombre moyen de racines adventives par plant et la biomasse sèche des racines adventives étaient élevés. La baisse du contenu en oxygène du substrat au niveau du système racinaire original pourrait expliquer la formation des racines adventives (Walsh 1993). La saturation en eau du substrat amènerait une baisse de la concentration d'oxygène au niveau du substrat, ce qui forcerait le semis à former des racines adventives en surface afin d'aller chercher l'oxygène, l'eau et les minéraux nécessaires au métabolisme de la plante (Aubin 1996). Par contre, les semis de la période de dormance (Phase 2) soumis au plus faible contenu en eau du substrat ont montré une biomasse sèche des racines adventives plus élevée que les semis soumis à une saturation du substrat. Selon Khalil et Grace (1992) et Lansac *et al.* (1994), une croissance racinaire accrue permet aux semis stressés d'explorer un volume de sol plus grand, permettant une augmentation de

l'absorption de l'eau. Dans ces conditions, les semis ne sont plus physiologiquement stressés et peuvent donc reprendre une seconde saison de croissance.

Les plants de la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1) ayant subi un stress hydrique ont eu une accumulation de biomasse sèche plus faible pour la partie aérienne. Ils ont alloué proportionnellement plus de biomasse à leur système racinaire, amenant un faible rapport biomasse sèche caulinaire-biomasse sèche racinaire. Des résultats similaires ont été obtenus chez diverses espèces de conifères (Chapin 1991, Geiger et Servaites 1991, Paterson et Maki 1994) et chez l'épinette noire (Strong et LaRoi 1983, Lord *et al.* 1990, Lord *et al.* 1993, Lamhamadi et Bernier 1994). Le maintien d'un faible rapport biomasse sèche caulinaire-biomasse sèche racinaire durant la période de croissance en hauteur de la tige par les semis stressés pourrait indiquer qu'un bon équilibre entre la surface de transpiration (aiguilles) et la surface d'absorption (racines) est atteint, permettant ainsi aux plants de survivre (Paterson et Maki 1994). Pour la période de dormance (Phase 2) le rapport biomasse sèche caulinaire-biomasse sèche racinaire n'a pas été influencé par les traitements hydriques. Ce résultat peut indiquer que les conditions de croissance (stress hydriques) n'affectent le rapport qu'à un stade phénologique donné.

Des faibles taux de croissance en hauteur et en biomasse sèche caulinaire des semis d'épinette noire soumis au stress hydrique ont été observés lors de la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1). Ceci peut être attribué non seulement au manque d'eau et à la baisse de turgescence qui s'en suit, mais aussi à un stress nutritionnel (Chapin 1991, Schultze 1991). Lorsqu'il y a un manque d'eau disponible dans le sol, tous les ions deviennent moins mobiles dû au remplacement de l'eau du sol par de l'air (Aubin 1996). Cet effet sur la mobilité des ions est important pour de petits changements de contenu en eau du

sol (Chapin 1991). Le faible contenu en eau du substrat a pu entraîner une réduction de la disponibilité des minéraux, donc une carence minérale et une croissance réduite des plants (Aubin 1996). Schultze (1991) propose même que cette 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. Par contre, selon les résultats de Aubin (1996) ainsi que ceux de la présente étude, les semis stressés n'ont pas montré de signe de carence minérale, à part un faible jaunissement au bout des aiguilles sur certains plants. Il est important de mentionner que ces plants étaient fertilisés durant l'expérimentation, et la fertigation reçue a pu leur fournir la quantité de minéraux nécessaire à leur fonctions métaboliques et à leur croissance.

La croissance de la biomasse sèche caulinaire des semis d'épinette noire a été significativement favorisée par une forte teneur en eau du substrat durant la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1), ce qui confirme l'hypothèse émise au départ. Ce résultat était attendu chez les conifères quoique plusieurs auteurs (Sena Gomez et Kozlowski 1980, Topa et McLeod 1986, Topa et Cheeseman 1992) dont Lord *et al.* (1990) et Leiffers et Rothwell (1986) pour l'épinette noire, indiquent qu'un contenu en eau du substrat trop élevé amène une diminution de la croissance et même la mort. Ceci pourrait expliquer la plus faible croissance en hauteur des semis soumis à une forte teneur en eau du substrat. Cette diminution de croissance serait causée par une diminution importante de la concentration en oxygène du substrat lorsqu'il tend vers la saturation (Aubin 1996). Cette hypoxie amène des lésions, la mort apicale des racines et la dégradation du système racinaire primaire, l'absorption de l'eau et des minéraux étant donc affectée négativement.

Le type de substrat utilisé est de première importance, la tourbe pure étant utilisée pour la production des semis d'épinette noire (Aubin 1996). Il est reconnu que ce substrat a une très grande capacité de rétention en eau et qu'à saturation, le taux d'oxygénation de la tourbe y est très faible (Richards *et al.* 1964). Dans la présente étude un mélange de tourbe-vermiculite (2:1, volume par volume) a été utilisé. Grâce à l'ajout de vermiculite qui aère le substrat, ce mélange a une capacité de rétention du substrat plus faible par rapport à celui de la tourbe pure (Aubin 1996). Malgré cela, une sursaturation du substrat en eau pourrait expliquer en partie la plus faible croissance en hauteur lors de la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1) et un plus faible taux de photosynthèse nette observé lors de la période de dormance (Phase 2) pour les semis soumis à un traitement à 100% de la CRE. Le manque d'oxygène, dans ce cas, affecterait le métabolisme du plant et donc une diminution de sa croissance pour les deux phases.

4.2 ALLOCATION GLUCIDIQUE ET ÉCHANGES GAZEUX

La survie des semis soumis à un stress hydrique prolongé pourrait être attribuable à l'ajustement osmotique résultant d'une accumulation significative de glucides solubles observée dans la partie aérienne (aiguilles) des semis pour la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1) et la période de dormance (Phase 2) (Figures 7 et 15). Cet ajustement osmotique des aiguilles permettrait au plant 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, Koppenaal *et al.* 1991, Tan *et al.* 1992a, Amundson *et al.* 1993, Lamhamedi et Bernier 1994). L'accumulation significative de glucides solubles dans les aiguilles a donc été favorable à la physiologie des semis. Selon Tan *et al.* (1992b) le maintien de la turgescence lors d'un stress

hydrique permet l'ouverture des stomates afin de maintenir un taux de photosynthèse suffisant pour la survie des semis.

La présente étude indique que seul le contenu en glucides solubles des aiguilles a été significativement influencée par le contenu en eau du substrat. Par contre, Aubin (1996) a observé une accumulation plus importante dans la partie racinaire des semis soumis au stress hydrique prolongé. Cette réaction serait très importante afin de maintenir la synthèse de cytokinine à l'apex des racines (Geiger et Servaites 1991). En effet, il a été observé que la production de cytokinines diminue à mesure que le sol se dessèche. La cytokinine produite par les racines et distribuée vers la partie aérienne du plant semble prévenir la fermeture des stomates sous l'action de l'acide abscissique. Ainsi, cette hormone aiderait à maintenir la conductance stomatique la plus élevée possible en tenant compte du contenu en eau du sol (Turner 1986). Le système racinaire serait donc non seulement un organe servant à l'aquisition de l'eau et des minéraux, mais aussi un organe senseur permettant aux plantes de réagir au contenu en eau du substrat, et ce par le jeu du rapport cytokinine/acide abscissique (Geiger et Servaites 1991).

À l'encontre de ces études, Blake *et al* (1991) et Zine El Abidine *et al.* (1994) n'observent aucune différence significative du potentiel osmotique pour la partie aérienne des semis stressés, et suggèrent plutôt que les changements de l'élasticité des tissus observés contribuent davantage au mécanisme de tolérance à la sécheresse chez l'épinette noire que l'ajustement osmotique. L'apparente contradiction des résultats de toutes ces études peut provenir de la durée et de l'intensité du stress hydrique imposé aux semis (Aubin 1996). De plus, la vitesse d'absorption de l'eau par les semis soumis aux différents traitements du contenu en eau du substrat a pu influencer les résultats. Un autre facteur peut être l'utilisation

du polyéthylène glycol afin de générer le stress hydrique par Zwiazek et Blake (1990), Blake *et al.* (1991) et Tan *et al.* (1992b). Le polyéthylène glycol est un composé reconnu pour son effet toxique sur différentes espèces végétales (Lawlor 1975). De plus, l'immersion du système racinaire dans ce composé en solution ne fait qu'imiter partiellement la dynamique de dessèchement d'un substrat (Aubin 1996).

Brix (1979) chez différentes espèces de conifères, Zine El Abidine *et al.* (1994) et Stewart *et al.* (1995) chez l'épinette noire, ont montré que la photosynthèse décroît lorsque le contenu en eau du substrat diminue (Figure 2B). De plus, Lamhamadi et Bernier (1994) ont montré que la sensibilité des stomates au stress en eau est plus élevée au début de la période de stress, ce qui pourrait expliquer la baisse du taux de photosynthèse nette observée durant la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1, Figure 2A). Selon Burdett (1990), la croissance racinaire et la photosynthèse sont deux facteurs interdépendants. Comme le mentionnent Krueger et Trappe (1967), Ledig *et al.* (1976) et Drew et Ledig (1981), une augmentation du taux de photosynthèse nette durant la fin du cycle de croissance en hauteur de la tige pourrait être partiellement attribuée à une augmentation de la croissance racinaire (Figure 2A). De plus, cette croissance racinaire pourrait augmenter la capacité d'absorption de l'eau et des minéraux. Selon Sulzer *et al.* (1992), une hausse du taux de photosynthèse pourrait augmenter la quantité de photosynthats pouvant être utilisés pour le prochain cycle de croissance.

Dang et Leiffers (1989) ont démontré qu'une teneur en eau très élevée du sol induit des retards de croissance chez l'épinette noire. Une augmentation du contenu en eau du substrat cause une diminution de la disponibilité en oxygène, les racines se trouvant ainsi en état de privation d'oxygène (Kozlowski 1984). De plus, des expériences en serres ont

démontré que les semis d'épinette noire soumis à une période prolongée d'un contenu en eau du substrat très élevé ont un taux de photosynthèse nette réduit (Dang *et al.* 1991). Contrairement à l'hypothèse émise au départ, les semis soumis à une haute teneur en eau du substrat ont montré un faible taux de photosynthèse (Phase 2, Figure 8). Ce contenu en eau du substrat très élevé peut augmenter la résistance du mouvement de l'eau dans les racines. Par contre, Dang *et al.* (1991) ont montré que les racines, par la respiration en anaérobiose, peuvent continuer leur métabolisme afin d'absorber l'eau et éviter un déficit hydrique dans la tige et les aiguilles. Ceci pourrait maintenir l'ouverture des stomates ainsi que la continuité de la photosynthèse.

La réduction du taux de photosynthèse nette observée lors de la période de dormance (Phase 2) peut être due à l'âge des aiguilles (Figure 8) (Zine El Abidine *et al.* 1994). De plus, chez les semis d'épinette noire, D'Aoust (1978) a montré que la diminution du taux de photosynthèse est corrélée avec le vieillissement des aiguilles. Ceci peut être associé à l'accumulation de cire dans les stomates, ce qui pourrait nuire à leur bon fonctionnement (Teskey *et al.* 1984). À long terme, la réduction de la capacité photosynthétique apparaît être reliée en partie à des changements au niveau des enzymes de carboxylation, à une réduction du contenu chlorophyllien des feuilles et à une sénescence des feuilles ainsi que leur abscission (Kozlowski 1984).

La présence d'un système racinaire composé presqu'exclusivement de racines adventives chez les arbres adultes de cette espèce montre l'importance de la formation de ces racines pour la survie des semis en forêt (LeBarron 1945, McClain 1981, Cloutier et Fillion 1995). De plus, selon Sutton (1965), McClain (1981) et Paterson et Maki (1994), les racines adventives contribuent davantage à la croissance de la tige et des parties aériennes des semis.

La présente étude indique que les racines adventives n'ont pas influencées le taux de photosynthèse nette. Par contre, il semble logique que la présence d'un système racinaire adventif confère aux semis d'épinette noire un avantage significatif au plan physiologique mais peut être seulement quelques années après leur mis en terre. Cette interprétation devrait faire l'objet d'expériences futures en vue d'en confirmer la validité.

CHAPITRE V
CONCLUSIONS

Le maintien à 100% du contenu en eau du substrat a significativement favorisé le taux de photosynthèse nette des semis avec et sans racines adventives durant la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1). Le maintien du substrat à saturation n'a fait qu'accentuer le taux de photosynthèse nette, celui-ci étant présent sous les conditions les plus sèches et ce pour les deux phases. Les semis soumis au traitements à 20% de contenu en eau du substrat ont accumulé plus de glucides solubles dans la partie aérienne (aiguilles), ce qui les aurait aidé à maintenir un niveau de turgescence suffisant dans leurs tissus (Phase 1 et 2). Cette accumulation de glucides solubles proviendrait surtout de l'hydrolyse de l'amidon durant la période de croissance et de l'inutilisation de ces glucides pour la croissance, la photosynthèse ne procurant que le minimum requis au métabolisme de base des semis. Pour la période de dormance (Phase 2), le maintien du substrat à saturation a négativement influencé le taux de photosynthèse nette, fait probablement attribuable à une diminution de la disponibilité en oxygène.

Les semis soumis au stress hydrique ont montré une diminution de leur taux de croissance en hauteur et leur biomasse sèche caulinaire durant la période de croissance en hauteur de la tige (Phase 1). L'effet négatif sur la croissance en hauteur serait dû à la sensibilité des plants aux changements de turgescence, l'expansion cellulaire avant la division provoquant un appel d'eau important. Ces semis stressés ont alloué proportionnellement plus de biomasse à leur système racinaire, amenant un faible rapport biomasse sèche caulinaire-biomasse sèche racinaire afin de permettre une plus grande exploration du substrat et augmenter l'absorption de l'eau et des minéraux. De ce fait il y aurait rétablissement des fonctions métaboliques. Ce phénomène peut aussi être observé chez les semis stressés en eau pour la période de dormance (Phase 2). Ces semis ont montré une biomasse sèche des

racines adventives plus élevée que les semis bien irrigués ce qui leur permettrait d'explorer un plus grand volume de substrat.

La présence de racines adventives caulinaires a négativement influencé la biomasse sèche des parties racinaires et la biomasse sèche totale pour les deux stades phénologiques (Phases 1 et 2). La présence de racines adventives a aussi entraîné une réduction significative de la biomasse sèche caulinaire et du diamètre des plants au collet pour la période de dormance (Phase 2). La perte d'une partie de la surface photosynthétique lors de l'enfouissement d'une partie de la tige des semis pourrait expliquer la plus faible production de biomasse sèche. Le taux de photosynthèse nette pour les semis avec et sans racines adventives des deux phases est resté le même. Il n'est donc toujours pas clair si la formation de celles-ci avant plantation confèrent aux semis d'épinette noire des avantages physiologiques leur attribuant une résistance au stress hydrique survenant tôt après plantation.

Malgré de nombreuse études sur l'effet du stress sur la physiologie des semis de conifères naturellement établie, aucune étude ne traite, à notre connaissance, de l'effet de la présence des racines adventives caulinaires sur celle-ci. La présence de racines adventives chez les conifères pourrait leurs conférer des avantages physiologiques (échanges gazeux) mais seulement quelques années suivant leur mise en terre. De plus, puisque l'épinette noire semble former aisément des racines adventives, leur présence pourrait leur conférer un avantage significatif aux plans mécanique, hydrique et nutritionnel; donc une résistance accrue à différents stress dans les différents milieux tourbeux occupés par cette espèce. Ceci reste à confirmer.

CHAPITRE VI
RÉFÉRENCES

- Amundson, R.G., Kohut R.J., Laurence A., Fellows S. et L.J. Colavito. 1993. Moderate water stress alters carbohydrate content and cold tolerance of red spruce foliage. *Experimental and Environmental Botany* 33(3): 383-390.
- Aubin, N.K. 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 des 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.
- Blake, T.J., E. Bevilacqua et J.J. Zwiazek. 1991. Effects of repeated stress on turgor and cell elasticity changes in black spruce seedlings. *Can. J. For. Res.* 21: 1329-1333.
- Brix, H. 1979. The effect of water stress on the ratio of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedlings. *Physiol. Plant.* 15: 10-20.
- 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 responses of three northern conifers to rapid and slow induction of moisture stress. *Can. J. For. Res.* 63: 1171-1176.
- Campagna, M.A., et H.A. Margolis. 1989. Influence of short term atmospheric CO₂ enrichment on growth, allocation patterns, and biochemistry of black spruce seedlings at different stages of development. *Can. J. For. Res.* 19: 773-782.
- Chapin, F.S. III. 1991. Effects of environmental multiple stresses on nutrient availability and use. *In Response of plants to multiple stresses.* 1991. H.A. Mooney, W.E. Winner and E.J. Pell, Eds. 67-88p.

- Cloutier, J. et L. Filion. 1995. Analyse dendrométrique d'une frange forestière soumise à l'entourbement sur une île centrale de lac Bienville, Québec subarctique. Recueil des résumés de communications, 63 ième congrès de l'association canadienne française pour l'avancement de la science, Université du Québec à Chicoutimi, p 47.
- 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(2): 143-159.
- Dang, Q.L. et V.J. Leiffers. 1989. Climate and tree ring growth of black spruce in some Alberta peatlands. *Can. J. Bot.* 67: 1885-1889.
- Dang, Q.L., Leiffers, V.J., Rothwell, R.L., et Macdonald, S.E. 1991. Diurnal variation and interrelations of ecophysiological parameters in three peatland woody species under different weather and soil moisture conditions. *Oecologia*. 88: 317-324.
- D'Aoust, A.L. 1978. La physiologie des semis d'épinette noire (*Picea mariana*) (Mill) B.S.P. en contenants. *Can. For. Serv. Inf. Rep.* LAU-X-35.
- DesRochers, A. 1996. Détermination de l'âge de l'épinette noire (*Picea mariana*) en sous-étage de peuplements faux-trembles (*Populus tremuloides*) dans la forêt boréale, Québec.
- Drew, A.P., et Ledig, F.T. 1981. Seasonal patterns of CO₂ exchange in the shoot and root of loblolly pine seedlings. *Bot. Gaz.* 142: 200-205.
- Dubois, K., K.A. Gilles, J.K Hamilton, P.A. Rebers et F. Smith. 1956. Colorimetric method for determination of sugar and related substances. *Analytical Chemistry* 28(3):350-356.
- Eastman, P.A.K. et E.L. Camm. 1993. Regulation of photosynthesis in interior spruce during water stress: changes in gas exchange and chlorophyll fluorescence. *Tree Physiology* 15, 229-235.

- Epstein, E. 1972. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. Johnson Weley and Sons. Inc. New York. 412p
- 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.
- Geiger, D.R. et J.C. Servaites. 1991. Carbon allocation and response to stress. *In Response of plants to multiple stresses.* 1991. H.A. Mooney, W.E. Winner and E.J. Pell, Eds. 104-128p.
- Haslemore, R.M. et P.G. Roughan. 1976. Rapid chemical analysis of some plant constituents. *J.Sci.Food Agric.* 27: 1171-1178.
- Jiang, Y., MacDonald, S.E., et J.J. Zwiazek. 1994. Effects of cold storage and water stress on water relations and gas exchange of white spruce (*Picea glauca*) seedlings. *Tree Physiology* 15, 267-273.
- Khalil, A.A.M. et J. Grace. 1992. Acclimation to drought in *Acer pseudoplatanus* L. (sycamore) seedlings. *J. Exp. Bot.* 43: 1591-1602
- Knight, R.C. 1961. Taper and secondary thickening in stems and roots of the apple. East Malling Research Station, Annual Report, 1960, p 65-71.
- Koppenaal, R.S., T.J. Taschapinski et S.J. Colombo. 1991. Carbohydrate accumulation and turgor maintenance in seedling shoots and roots of two boreal conifers subjected to water stress. *Can. J. Bot.* 69(11): 2522-2528.
- 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. 1984. Flooding and plants growth. Academic press. Inc. Orlando. U.S.A. 295p.
- Kramer, P.J. 1986. The role of physiology in forestry. *Tree Physiology.* 2: 1-16p.

- Krueger, K.W., et Trappe, J.M. 1967. Food reserves and seasonal growth of Douglas-fir seedlings. *For.Sci.* 13: 192-202.
- 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, Manuel. 1994. 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.
- Lansac, A.R., J.P. Zaballos et A. Martin. 1994. Seasonal water potential changes and proline accumulation in Mediterranean shrubland species. *Vegetation.* 113: 141-154.
- Lawlor, D.W. 1975. Absorption of polyethylene glycols by plants and their effects on plant growth. *New Phytol.* 69: 501-513.
- LeBarron, R.K. 1945. Adjustment of black spruce root systems to increasing depth of peat. *Ecology*, 26(3): 309-311.
- Ledig, F.T., Drew, A.P., et Clark, J.G. 1976. Maintenance and constructive respiration, photosynthesis, and net assimilation rate in seedlings of pitch pine (*Pinus rigida* Mill). *Ann. Bot.* 4: 289-300.
- Leiffers, 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 labricina* seedlings. *Can. J. For. Res.* 16: 1201-1206.
- Leuning, R. et P. Sands. 1989. Theory and practice of a portable photosynthesis instrument. Technical report. *Plant, Cell Environ.*, 12: 669-678.
- LI-COR. 1989. LI-6200 primer. LI-COR Inc. Lincoln, Nebraska, U.S.A.

- Lord, D., J. Allaire et D. Gagnon. 1990. Effets du niveau de dessèchement du substrat avant le réarroisage sur le gauchissement et la croissance des semis d'épinette noire produits en récipients. Rapport de recherche, Groupe de Recherche en Productivité Végétale, Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, 14pp.
- Lord, D., Morissette, S. et J. Allaire. 1993. Influence de l'intensité lumineuse, de la température nocturne de l'air et de la concentration en CO₂ sur la croissance de semis d'épinette noire (*Picea mariana*) produits en récipients en serres. Can. J. For. Res. 23: 101-110.
- Ludlow, M.M. 1989. Strategies of responses to water stress. In Structural and Functional Responses to Environmental Stresses: Water Shortage (K.H. Kreeb, H. Richter, and T.M. Hinkley, eds), pp. 269-281. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands. ISBN 90-5103-027-4.
- McClain, K.M. 1981. Growth, nutrition and root development of Ontario tubeling, plugs and 3+0 bare-root black spruce. Proc. Can. Containerized Tree Seedling Symp., September 1981, Toronto: 331-342.
- 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(4): 1182-1193.
- Morgan, J.M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. Annu. Rev. Plant. Physiol. 35: 299-329.
- 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.
- 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 Ressources, Ontario Forest Research Institute, Sault Ste-Marie, Ont., Forest Research Report no. 130, 15p.

- Richards, S.J., J.E. Warneke, A.W. Marsh et F.K. Aljibury. 1964. Physical properties of soil mixes. Paper No. 1521, Citrus Research Centre and Agricultural Experiment Station, Riverside, California, pp 129-132.
- Sands, R., Kriedemann, P.E. et P.P., Cotterill. 1984. Water relations and photosynthesis in three families of radiata pine seedlings known to differ in their response to weed control. *For. Ecol. Manage.* 9: 173-184.
- Schultze, E.-D. 1991. Water and nutrients interaction with plant water stress. In *Response of plants to multiple stresses*. 1991. H.A. Mooney, W.E. Winner and E.J. Pell, Eds. p 89-103.
- Seager, N.G. et R.M. Haslemore. 1993. Rapid estimation of fruit starch and soluble sugar concentrations in Kiwifruit. *HortScience* 28(9): 948-950.
- Sena Gomez, A.R. et T.T. Kozlowski. 1980. Responses of *Pinus halepensis* seedlings to flooding. *Can. J. For. Res.* 10: 308-311.
- Stewart, J.D., Zine El Abidine, A., et Bernier, P.-Y. 1995. Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in black spruce seedlings during multiple cycles of drought. *Tree Physiol.* 15:57-64.
- Stroempl, G. 1990. Deeper planting of seedlings and transplants increases plantation survival. *Tree planter's Notes*, 41(4): 17-21.
- Strong, W.L. et G.H. LaRoi. 1993. Root-system morphology of common boreal forest trees in Alberta, Canada. *Can. J. For. Res.* 13: 1164-1173.
- Sulzer, A.M., Greenwood, M.S., Livingston, W.H. et G. Adams. 1992. Early selection of black spruce using physiological and morphological criteria. *Can.J. For. Res.* 23: 657-664.
- Sutton, R.F. 1965. Influence of planting depth on early growth of conifers. Source inconnue. 14pp.

- Sutton, R.F. 1987. Root growth capacity and field performance of jack pine and black spruce in boreal stand forest. *Can. J. For. Res.* 17: 794-804.
- Tan, W., Blake T.B. et T.J.B. Boyle. 1992a. Drought tolerance in faster- and slower-growing black spruce (*Picea mariana*) progenies: II. Osmotic adjustment and changes of soluble carbohydrates and amino acids under osmotic stress. *Physiol. Plant.* 85: 645-651.
- Tan, W., Blake T.B. et T.J.B. Boyle. 1992b. Drought tolerance in faster- 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.
- Tang, Z.C., et T.T. Kozlowski. 1984. Water relations, ethylene production, and morphological adaptation of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. *Plant and soil* 77: 183-192.
- Teskey, R.O., Grier, C.C. 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.
- Topa, M.A. et J.M. Cheeseman. 1992. Carbon and phosphorus partitioning in *Pinus serotina* growing under hypoxic and low-phosphorus conditions. *Tree Physiology* 10: 195-207.
- Topa, M.A. et K.W. McLeod. 1986. Responses 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.
- Turner, N.C. 1986. Adaptation to water deficit: A changing perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* 13: 175-190.

- Walsh, D. 1993. Gauchissement de la tige et croissance de semis de conifères traités à l'éthylène et soumis à l'anaérobiose racinaire. Mémoire présenté en exigence partielle de la Maîtrise en ressources renouvelables, à l'Université du Québec à Chicoutimi, Université du Québec.
- Webb, W.L. et K.J. Kilpatrick. 1993. Starch content in Douglas-fir: diurnal and seasonal dynamics. *Forest Science* 39(2): 359-367.
- Wetzel, S., et D. Burgess. 1994. Current understanding of white and red pine physiology. *The Forestry Chronicle* 70(4): 420-426.
- Zine El Abidine, A., P.-Y. Bernier, J.D. Stewart et A.P. Plamondon. 1994. Water stress preconditioning of black spruce seedlings from lowland and upland sites. *Can.J.Bot.* 72: 1511-1518.
- Zwiazek, J.J. et T.J. Blake. 1990. Effects of preconditioning on subsequent water relations, stomatal sensitivity, and photosynthesis in osmotically stressed black spruce. *Can. J. Bot.* 67: 2240-2244.

ANNEXE A
DONNÉES BRUTES

DONNÉES DES PARAMÈTRES DE CROISSANCES (EXPÉRIENCE 1)

Bloc	Date	PRF CES	Photo	BSA	H	D	RA	BSRA	BSR	BST	%BSR
1	3	tige 20	0.125	71.65	58	13.75	9	8.2	16.67	88.32	18.88
1	3	hyp 20	0.553	28.78	37	12.93	0	0	18.89	47.67	39.63
1	3	tige 60	0.759	34.35	57	13.35	5	2.96	16.17	50.52	32.01
1	3	hyp 60	0.488	59.03	51	18.27	0	0	27.58	86.61	31.85
1	3	tige 100	0.601	52.2	47	15.32	5	2.02	28.6	80.8	35.4
1	3	hyp 100	0.724	44.27	51	13.94	0	0	36.54	80.82	45.22
2	3	tige 20	0.212	63.36	55	15.71	7	6.39	38.83	102.2	38
2	3	hyp 20	0.365	83.92	52	15.59	0	0	62.8	146.7	42.8
2	3	tige 60	0.329	93.11	55	17.97	6	3.34	53.5	146.6	36.49
2	3	hyp 60	0.509	69.19	44	15.7	0	0	37.21	106.4	34.97
2	3	tige 100	0.668	45.23	50	10.47	10	11.7	19.79	65.02	30.43
2	3	hyp 100	0.758	57.21	60	15.23	0	0	79.7	136.9	58.21
3	3	tige 20	0.366	60.09	58	15.75	7	1.97	44.13	104.2	42.34
3	3	hyp 20	0.296	41.53	51	14.34	0	0	43.57	85.1	51.19
3	3	tige 60	0.563	47.86	58	15.58	15	10.3	32.57	80.42	40.5
3	3	hyp 60	0.558	75.02	56	19.17	0	0	50.17	125.2	40.07
3	3	tige 100	0.739	28.88	52	10.26	10	6.58	20.5	49.37	41.51
3	3	hyp 100	0.651	83.03	53	18.78	0	0	65.22	148.3	44
1	6	tige 20	0.46	43.48	62	12.64	4	4.32	21.59	65.07	33.18
1	6	hyp 20	0.403	70.01	56	16.11	0	0	36.45	106.5	34.24
1	6	tige 60	0.625	67.94	53	13.67	3	4.93	30.51	98.45	30.99
1	6	hyp 60	0.461	61.76	53	16.35	0	0	40.61	102.4	39.67
1	6	tige 100	0.601	62.67	46	15.14	4	4.15	27.99	90.66	30.87
1	6	hyp 100	0.443	79.55	46	19.02	0	0	26.23	105.8	24.8
2	6	tige 20	0.244	57.82	55	16.97	1	2.63	34.63	92.45	37.46
2	6	hyp 20	0.327	70.74	53	16.89	0	0	45.34	116.1	39.06
2	6	tige 60	0.336	58.07	63	19.89	5	2.49	29.71	87.79	33.85
2	6	hyp 60	0.419	53.15	73	12.36	0	0	39.47	92.61	42.62
2	6	tige 100	0.673	67.54	40	13.81	11	6.72	27.6	95.13	29.01
2	6	hyp 100	0.629	53.18	49	16.57	0	0	21.14	74.32	28.44
3	6	tige 20	0.515	61.06	49	16.65	6	4.98	26.94	88	30.61
3	6	hyp 20	0.414	65.09	58	14.43	0	0	48.47	113.6	42.68
3	6	tige 60	0.341	68.1	55	12.66	24	10.4	25.4	93.49	27.16
3	6	hyp 60	0.574	76.2	64	16.84	0	0	43.5	119.7	36.34
3	6	tige 100	0.425	66.42	56	14.72	19	9.7	23.91	90.34	26.47
3	6	hyp 100	0.545	45.58	48	14.57	0	0	22.34	67.93	32.89
1	9	tige 20	0.693	84.35	61	17.19	3	4.27	39.81	124.2	32.06
1	9	hyp 20	0.702	56.4	55	14.59	0	0	32.4	88.81	36.49
1	9	tige 60	0.766	80.03	70	17.91	7	7.95	25.57	105.6	24.21
1	9	hyp 60	0.709	84.05	52	15.65	0	0	47.65	131.7	36.18
1	9	tige 100	0.876	79.45	62	16.07	20	17.9	29.44	108.9	27.03
1	9	hyp 100	0.905	96.73	59	12.72	0	0	36.97	133.7	27.65
2	9	tige 20	0.71	32.35	57	14.27	2	2.41	14.15	46.51	30.43

2	9	hyp	20	0.658	37.86	57	14.92	0	0	26.58	64.44	41.25
2	9	hyp	60	0.68	107.7	57	17.88	0	0	107.8	215.5	50.01
2	9	tige	100	0.925	95.71	59	14.55	9	9.82	29.48	125.2	23.55
3	9	hyp	60	0.719	90.07	62	17.15	0	0	48.15	138.2	34.84
3	9	tige	100	0.928	74.61	60	17.05	6	1.83	13.53	88.14	15.35
3	9	hyp	100	0.881	125.5	71	14.72	0	0	29.81	155.3	19.19

DONNÉES DES PARAMÈTRES DE CROISSANCES (EXPÉRIENCE 2)

Bloc	Date	PRF	CES	Photo	BSA	H	D	RA	BSRA	BSR	BST	%BSR
1	3	tige	20	0.63	143.51	77	15.52	44	15.5	45.5	189	24.07
1	3	hyp	20	0.68	100.37	40	22	0	0	40	140.37	28.5
1	3	tige	60	0.46	85.795	68	11.59	17	5.6	15.6	101.4	15.39
1	3	hyp	60	0.63	151.09	84	21.03	0	0	40	191.09	20.93
1	3	tige	100	0.7	109.67	64	14.16	24	17.7	37.67	147.34	25.57
1	3	hyp	100	0.67	178.59	100	23.76	0	0	70	248.59	28.16
2	3	tige	20	0.23	120.82	74	18.98	14	18.1	58.09	178.9	32.47
2	3	hyp	20	0.5	79.257	71	20.87	0	0	30	109.26	27.46
2	3	hyp	60	0.95	110.37	38	22.88	0	0	40	150.37	26.6
2	3	tige	100	0.77	148.99	86	16.17	7	6.31	76.31	225.3	33.87
2	3	hyp	100	0.8	135.5	90	21.33	0	0	50	185.5	26.95
3	3	tige	20	0.24	114.76	89	14.55	9	16.1	34.86	149.62	23.3
3	3	hyp	20	0.46	142.49	59	22.83	0	0	80	222.49	35.96
3	3	tige	60	0.96	82.501	75	16.09	15	9.57	21.54	104.04	20.7
3	3	hyp	60	0.86	123.45	88	18.78	0	0	50	173.45	28.83
3	3	tige	100	0.51	83.174	64	15.33	6	8.91	68.91	152.09	45.31
3	3	hyp	100	0.65	155.3	54	20.21	0	0	60	215.3	27.87
1	6	tige	20	0.49	160.62	69	17.86	23	26.2	39.31	199.93	19.66
1	6	hyp	20	0.68	166.03	76	18.66	0	0	34.06	200.09	17.02
1	6	tige	60	1.22	152.84	62	15.63	18	16	42.33	195.17	21.69
1	6	hyp	60	0.86	189.36	77	19.37	0	0	35.04	224.4	15.61
1	6	tige	100	0.53	104.64	54	16.09	9	11.8	19.96	124.6	16.02
1	6	hyp	100	0.59	133.2	73	18.26	0	0	45.44	178.64	25.44
2	6	tige	20	0.61	94.87	75	18.08	9	13.5	20.12	114.99	17.5
2	6	hyp	20	0.39	104	60	20	0	0	57.36	161.36	35.55
2	6	tige	60	1.02	68.2	78	15.74	6	5.31	15.94	84.14	18.94
2	6	hyp	60	0.51	216.89	82	22.76	0	0	88.22	305.11	28.91
2	6	tige	100	0.57	111.27	93	18.49	8	8.47	25.26	136.53	18.5
2	6	hyp	100	0.84	192.97	70	21.79	0	0	63.83	256.8	24.86
3	6	tige	20	0.74	99.989	69	15.42	15	11.7	36.51	136.5	26.75
3	6	hyp	20	0.3	134.27	71	18.66	0	0	32.12	166.39	19.3
3	6	tige	60	1.44	98.73	85	20.8	7	6.44	31.06	129.79	23.93
3	6	hyp	60	0.66	139.66	70	21.16	0	0	44.16	183.82	24.02
3	6	tige	100	0.97	123.89	90	20.56	7	4.01	41.91	165.8	25.28

3	6	hyp	100	0.65	148.16	59	22.69	0	0	35.61	183.77	19.38
1	9	tige	20	0.48	180.39	74	20.38	17	11	47.34	227.73	20.79
1	9	hyp	20	0.31	202.05	76	24.07	0	0	113.5	315.59	35.98
1	9	tige	60	0.44	139.96	78	13.57	35	22.9	36.23	176.18	20.56
1	9	hyp	60	0.32	169.2	72	19.45	0	0	67.04	236.24	28.38
1	9	tige	100	0.23	129.64	87	19.1	6	12	51.28	180.93	28.34
1	9	hyp	100	0.25	151.76	64	22.28	0	0	104.2	255.91	40.7
2	9	hyp	20	0.37	128.46	64	20.17	0	0	102.8	231.21	44.44
2	9	tige	60	0.22	107.66	72	18.12	3	15.1	56.88	164.54	34.57
2	9	hyp	60	0.42	123.66	67	22.88	0	0	71.85	195.51	36.75
2	9	tige	100	0.5	167.84	64	24.38	9	5.69	88.31	256.14	34.48
2	9	hyp	100	0.42	132.72	69	22.56	0	0	70.2	202.92	34.6
3	9	tige	20	0.44	102.79	70	18.66	15	19.2	49.15	151.94	32.35
3	9	hyp	20	0.43	183.55	76	19.89	0	0	131.1	314.69	41.67
3	9	tige	60	0.29	112.83	68	22.36	7	8.97	41.25	154.08	26.77
3	9	hyp	60	0.44	122.14	58	21.11	0	0	88.45	210.59	42
3	9	tige	100	0.25	164.38	82	22.84	17	12.1	60.91	225.3	27.04
3	9	hyp	100	0.35	170.05	60	18.45	0	0	49.98	220.03	22.72

DONNÉES DES PARAMÈTRES BIOCHIMIQUES (EXPÉRIENCE 1)

Bloc	Date	PRF	CES	GLU/AI	GLU/TI	GLU/RI	GLU/RA
1	6	tige	20	5.365	3.7653	4.0277	5.2367
1	6	hyp	20	7.444	7.1805	5.4279	0
1	6	tige	60	14.11	2.4372	2.8923	5.3836
1	6	hyp	60	9.429	5.6916	3.842	0
1	6	tige	100	4.392	2.6868	2.035	4.4648
1	6	hyp	100	4.918	6.1298	3.3367	0
2	6	tige	20	5.028	3.1964	4.0708	2.8268
2	6	hyp	20	9.47	5.0191	2.7589	0
2	6	hyp	60	7.28	9.2196	4.4717	0
2	6	tige	100	7.812	7.5467	3.8404	4.7838
3	6	hyp	60	7.363	6.2649	4.0733	0
3	6	tige	100	7.344	1.1803	2.6521	4.577
3	6	hyp	100	5.829	3.9007	3.6503	0

DONNÉES DES PARAMÈTRES BIOCHIMIQUES (EXPÉRIENCE 2)

Bloc	Date	PRF	CES	GLU/AI	GLU/TI	GLU/RI	GLU/RA
1	9	tige	20	7.91	4.828	3.8466	6.394
1	9	hyp	20	11.99	5.8546	3.3824	0
1	9	tige	60	12.23	6.5387	3.2154	4.6436
1	9	hyp	60	10.5	5.2208	3.1632	0
1	9	tige	100	11.03	6.4198	2.2527	6.9596
1	9	hyp	100	10.72	7.9207	2.9357	0
2	9	hyp	20	10.07	6.3281	2.4073	0
2	9	tige	60	12.4	6.0313	2.7109	7.6329
2	9	hyp	60	11.19	5.8187	2.6286	0
2	9	tige	100	9.738	3.2634	3.4253	6.9643
2	9	hyp	100	10.49	8.291	7.1141	0
3	9	tige	20	8.748	6.174	5.5629	6.5301
3	9	hyp	20	8.079	4.5635	4.1323	0
3	9	tige	60	11.42	8.2679	4.548	7.3551
3	9	hyp	60	10.39	7.2315	5.1159	0
3	9	tige	100	10.16	5.0278	3.203	6.4932
3	9	hyp	100	8.476	6.9249	4.0452	0