



Impact d'une sécheresse prolongée sur le système racinaire de l'épinette noire

par Maxime Tremblay

**Mémoire présentée à l'Université du Québec à Chicoutimi en vue de l'obtention du grade de
Maître ès sciences en maîtrise en ressources renouvelables Concentration ressources
biologiques**

Québec, Canada

© Maxime Tremblay, 2015

RÉSUMÉ

Les changements climatiques risquent d'avoir des impacts majeurs, et ce, dans plusieurs écosystèmes du monde entier. On prévoit au Québec, Canada, des périodes de sécheresse plus nombreuses et de plus longue durée. Les impacts que pourraient avoir ces sécheresses sur la forêt boréale, l'un des écosystèmes les plus importants du Canada, ne sont pas encore bien connus. C'est pourquoi une étude (Belien 2015) de simulation de sécheresse à l'aide de dispositif de toiles a été réalisée pendant trois ans afin de mieux comprendre les impacts potentiels d'une sécheresse de longue durée sur l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP), l'essence ligneuse dominante de la forêt boréale. Cette étude, qui s'intéressait principalement aux parties aériennes des arbres n'a démontré aucun signe de perturbation majeure. Alors, est-ce que l'épinette noire est réellement résistante face aux sécheresses ou encore est-ce que l'impact se retrouve plutôt dans les parties non considérées dans l'étude? L'objectif de la présente étude était donc de vérifier l'impact de cette sécheresse simulée au niveau racinaire. Pour ce faire, des racines ont été excavées ainsi que chacune de leurs ramifications afin d'analyser leur croissance et leur architecture. Les résultats ont démontré une forte résilience des arbres face au traitement de sécheresse. Il n'y a pas eu de production de ramifications en profondeur là où l'humidité est plus importante. Il n'y a pas eu de mortalité importante des racines fines (1-2 mm) qui ont été mentionnées dans la littérature comme étant sensibles aux sécheresses. Il n'y a pas eu non plus de diminution de la croissance radiale pendant les années de traitement, toutefois, on observe une augmentation significative par rapport aux témoins de la croissance radiale de 87 % aux extrémités distales des racines ce qui pourrait aider à l'hydratation des arbres. Cette augmentation pourrait améliorer l'efficacité des fonctions de transport des extrémités éloignées des racines. Les résultats suggèrent toutefois que l'épinette noire semble avoir une très forte résistance face aux sécheresses avec très peu de changements au niveau racinaire.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	ii
TABLE DES MATIÈRES	iii
LISTE DES TABLEAUX.....	v
LISTE DES FIGURES.....	vi
LISTE DES FORMULES.....	viii
LISTE DES ANNEXES.....	ix
REMERCIEMENTS.....	x
1 INTRODUCTION.....	1
2 MÉTHODOLOGIE.....	9
2.1 SITES D'ÉTUDE.....	9
2.2 DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL	10
2.3 ÉCHANTILLONAGE ET PRÉPARATION	11
2.4 ARCHITECTURE.....	13
2.5 BIOMASSE.....	16
2.6 STATUT RACINAIRE	17
2.7 ANALYSES DENDROCHRONOLOGIQUES	17
2.8 ÂGE.....	20
2.9 ÉLONGATION RACINAIRE	20
2.10 ANALYSES STATISTIQUES	21
3 RÉSULTATS.....	23
3.1 CROISSANCE RADIALE.....	23
3.2 ÉLONGATION DU SYSTÈME RACINAIRE	26
3.3 PRODUCTION RACINAIRE À L'EXTÉRIEUR DES ZONES D'EXCLUSION	30
3.4 PRODUCTION DE RAMIFICATIONS EN PROFONDEUR	31
3.5 MORTALITÉ RACINAIRE.....	33
4 DISCUSSION.....	37
4.1 CROISSANCE RACINAIRE.....	37
4.2 PRODUCTION RACINAIRE	40
4.3 MORTALITÉ DES RACINES FINES DE SURFACE	42
4.4 LIMITES DE L'ÉTUDE ET PERSPECTIVE.....	44
5 CONCLUSION	46

6 RÉFÉRENCES.....	48
7 ANNEXE 1	54

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Altitude et caractéristiques du climat durant l'année 2010.....	9
Tableau 2. Test des moindres carrés standard de la croissance radiale des groupements de sections pendant le traitement. ($\alpha = 0,05$).....	25
Tableau 3. Test des moindres carrés standard de la biomasse des ramifications produites pendant le traitement en profondeur et en surface. ($\alpha = 0,05$).....	33
Tableau 4. Test des moindres carrés standard de la biomasse des catégories de diamètre des ramifications de surface. ($\alpha = 0,05$).....	35
Tableau 5. Test des moindres carrés standard de la biomasse des ordres des ramifications de surface. ($\alpha = 0,05$).....	36

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Dispositif de toile d'exclusion de pluie.....	11
Figure 2. Schématisation de la sélection des ramifications de diamètre égal ou supérieur à 1 mm.....	13
Figure 3. Schématisation avec vue de haut des A) ordres racinaires B) position en cm des ramifications C) longueur des racines.....	15
Figure 4. Schématisation des racines profondes (gauche) et des racines de surface (droite).....	16
Figure 5. A) Rayon tracé sur une section de racine qui a des cernes de croissance discontinus. B) Représentation d'un cerne discontinu.....	19
Figure 6. Schématisation des sections analysées pour l'élongation racinaire.....	21
Figure 7. Indice de la croissance radiale par site et par traitement.....	24
Figure 8. Moyenne de la croissance radiale pendant les trois années de traitement selon les différents regroupements de sections soit 0-125 cm et 150-350 cm des sites MIS et BER ensembles.....	25
Figure 9. Croissance en longueur des racines par site et par traitement.....	27
Figure 10. Nombre d'années afin de pousser de 25 cm (distance entre 2 sections) pour les racines principales A) des arbres stressés B) des témoins.....	28
Figure 11. Croissance en longueur des ramifications les plus longues par site et par traitement.....	30

Figure 12. Proportions de ramifications profondes versus de surface des arbres stressés et les témoins (**A**) produites pendant le traitement (**B**) produites avant le traitement.....32

Figure 13. Proportion de racines de surface de diamètre A) 1-2 mm, B) 2-5 mm, C) > 5 mm.....34

Figure 14. Proportion du nombre de ramifications de surface des ordres racinaire 1 à 4.....36

LISTE DES FORMULES

Formule 1. Standardisation simple.....	19
Formule 2. Taux d'élongation	21
Formule 3. Proportion de ramifications profondes.....	22
Formule 4. Proportion de ramifications de surface selon la catégorie de diamètre.....	22
Formule 5. Proportion de ramifications de surface selon l'ordre racinaire.....	22

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1.....	54
----------------------	-----------

REMERCIEMENTS

Je tiens premièrement à remercier ma directrice de projet, Cornelia Krause, qui a été d'un grand support tout au long du projet.

Je souhaite aussi remercier Evelyn Belien, Pierre-Yves Plourde, Sergio Rossi, Mireille Boulianne, Marie-Josée Tremblay pour leur aide précieuse et leurs conseils ainsi que Xavier Plante et Anne-Élizabeth Harvey pour leur aide sur le terrain et en laboratoire.

Je tiens aussi à remercier mon codirecteur Hubert Morin.

1 INTRODUCTION

Les changements climatiques sont sujets d'actualité et beaucoup de recherches scientifiques s'y rapportent. Le réchauffement progresse à une telle vitesse que les conséquences pourraient être néfastes pour plusieurs espèces animales et végétales (Parmesan 2006). Certains de ces changements risquent d'avoir des impacts sur la forêt boréale, une ressource économique et culturelle importante au Québec (Brooks et al. 1998). Parmi ces effets, on prédit des augmentations de la température pour l'Est du Canada et des périodes plus importantes de sécheresse durant la période végétative (Burke et al. 2006, Plummer et al. 2006). Avec les perturbations naturelles déjà présentes comme les feux et les épidémies d'insectes, les périodes de sécheresse pourraient avoir un impact majeur sur la mortalité des arbres de la forêt boréale (Peng et al. 2011). Ces sécheresses pourraient donc entraîner une sélection rapide d'espèces mieux adaptées au stress hydrique. Par exemple, plusieurs espèces de *Quercus* qui poussent dans les forêts tempérées et méditerranéennes ont des systèmes racinaires profonds leur permettant de puiser de l'eau durant les épisodes de sécheresse (Abrams 1990).

Afin de mieux comprendre les impacts d'une sécheresse prolongée sur l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) mature, l'essence ligneuse dominante de la forêt boréale, une expérience d'exclusion de pluie a été effectuée en milieu naturel. Cette expérience, réalisée de 2010 à 2012, s'est

penchée sur la variation radiale du tronc, la physiologie et phénologie cambiale (xylogénèse) de la tige sous l'effet d'un stress hydrique important de longue durée (Belien et al. 2012). L'exclusion de pluie a été réalisée à l'aide d'un dispositif de toiles installé sous la canopée d'arbres matures (Belien et al. 2012). Il a été démontré que l'exclusion de pluie a réellement provoqué une sécheresse abaissant la teneur en eau volumétrique du sol (volumetric water content) (Belien et al. 2012). La réduction moyenne de teneur en eau par site variait de 46,8 % à 67,9 % (Belien et al. 2012). Malgré cette réduction de l'eau disponible, les arbres ont poursuivi leur cycle quotidien de contraction et d'expansion (Belien et al. 2012). Ce cycle est lié à la croissance radiale ainsi qu' à l'hydratation quotidienne de l'arbre et informe donc sur son statut hydrique (Drew et Downes 2009). L'une des hypothèses des chercheurs était qu'en cas de stress hydrique, ce cycle aurait dû être perturbé. Pour ce qui est de la physiologie, les résultats ont démontré que le stress a provoqué une production de trachéides plus petites dans la tige pour la première année de traitement sans pour autant avoir d'impact sur la quantité de cellules, l'épaisseur de leurs parois et la croissance radiale (Belien et al. 2012). Les résultats suggèrent donc que l'épinette noire semble avoir une forte résistance et face au stress hydrique à l'âge mature.

Au contraire, une expérience d'un stress hydrique sur des semis d'épinettes noires a démontré que leur croissance et leur physiologie étaient fortement affectées par une sécheresse (Balducci et al. 2013). Cette dernière expérience s'est déroulée en milieu contrôlé (serre) avec des semis en pot

âgés de quatre années (Balducci et al. 2013). Les semis étaient soumis à un traitement sans irrigation pendant 32 jours. L'impact de la sécheresse s'est fait ressentir au niveau de la production de cellules du xylème, leur élargissement, l'épaississement de leurs parois et leur lignification (Balducci et al. 2013). Les résultats ont démontré que l'activité cambiale ainsi que la croissance radiale des semis d'épinettes noires étaient très sensibles au stress hydrique et qu'une importante sécheresse pouvait même compromettre leur survie (Balducci et al. 2013).

Alors, comment expliquer la réponse différente entre les semis et les arbres matures? Il est connu que les semis en développement ne réagissent pas de la même façon que des arbres matures (Niinemets 2010). Par exemple, contrairement à un semis, un arbre mature possède un système racinaire plus développé, ce qui lui permet de puiser l'eau plus profondément dans le sol (Niinemets 2010). L'absorption de l'eau est assurée par le système racinaire, système qui n'a malheureusement pas été étudié dans les deux études de stress hydrique mentionnées précédemment. De plus, l'impact d'un stress hydrique peut se faire ressentir dans les racines fines et passer inaperçu dans la tige (Vogt et al. 1993). Il est aussi connu que la croissance radiale du système racinaire est plus fortement influencée par les précipitations que la tige et enregistre donc un meilleur signal de ce paramètre (Krause et Eckstein 1993). Le système racinaire pourrait donc être un bon indicateur des signaux de périodes de sécheresse.

Les principales fonctions du système racinaire sont l'ancrage dans le sol, l'absorption de l'eau et des nutriments et leur transport (Alten 1909, Coutts et Lewis 1983, Strasburger 1978). Normalement, ce sont les parties proximales des racines principales qui assurent l'ancrage et la stabilité des parties aériennes tandis que les racines plus petites et plus éloignées de la tige assurent l'absorption et le transport de l'eau et des nutriments (Fayle 1968, Krause et Eckstein 1993). La croissance du système racinaire est normalement très variable en fonction des éléments disponibles dans le sol ainsi que selon l'espèce végétale (Gregory et Wilson 1968, Polomski et Kuhn 1998). Par exemple, l'épinette noire a un système racinaire de surface tandis que d'autres espèces comme le pin gris possèdent un système racinaire en profondeur avec une racine pivotante (Strong et Roi 1983). Lors d'études des systèmes racinaires, les ramifications (embranchements racinaires) sont souvent classées selon leur diamètre, mais il n'existe cependant pas de convention pour la classification, ce qui complique la comparaison de résultats entre les études : Par exemple, une racine fine peut être classée dans différentes catégories de diamètres selon l'étude. Pour une meilleure compréhension du texte, lorsqu'il sera question de racines fines, les diamètres utilisés par les différents auteurs seront mis entre parenthèses.

Plusieurs chercheurs se sont intéressés aux changements du système racinaire en réponse à un déficit hydrique. Par exemple, il a été démontré que certaines espèces d'arbres avaient une production racinaire plus importante en cas de sécheresse (Joslin et Wolfe 1998, Matias et al 2014, Osonubi et

Davies 1981). D'autres études ont démontré qu'une production de racines en profondeur pourrait être causée par des sécheresses (Hendrick et Pregitzer 1996, Konôpka et Lukac 2013, Persson et al. 1995). Certains arbustes de tourbières vont eux même répondre aux sécheresses par une production de racines qui pénètrent plus en profondeur (Munir et al 2015). Pour ce qui est des racines proches de la surface, la réponse peut être variable selon l'essence végétale. Certaines espèces vont délaisser leurs racines fines (<1 mm) de surface lors de périodes de sécheresse puisque le fait de maintenir en vie ces racines fines impose une demande en carbone inutile pour la respiration lors de ces périodes du fait qu'elles n'accomplissent pas leurs fonctions principales qu'est l'absorption de l'eau et des nutriments (Konôpka et Lukac 2013, Konôpka et al. 2007, Moser et al 2014). De plus, le fait de laisser mourir ses racines fines limiterait certaines pertes d'eau et ainsi empêcher l'eau de passer des racines fines vers le sol plus sec (Kotowska et al. 2015). Cependant, malgré la forte demande en carbone, certaines espèces d'agrumes vont maintenir leurs racines de surface de façon à être plus efficaces lors des prochaines pluies (Eissenstat et al. 1996, Kosola et Eissenstat 1994). Ces deux adaptations opposées ont pour même but de faire face à des périodes de sécheresse. De façon plus générale, les racines réagissent aux sécheresses dans une période de temps relativement courte avec une réponse sur leur croissance, leur physiologie ainsi que leur biochimie (Brunner et al 2015). Un autre facteur ayant un impact sur la production racinaire en surface est la température. Une température plus élevée du sol en surface stimule la décomposition de la matière organique

résultant d'une meilleure disponibilité des nutriments (Steele et al. 1997). Une température plus élevée stimule donc la production de racines fines chez l'épinette noire (Steele et al. 1997). Cependant, une étude de simulation de sécheresse avec des dispositifs de toiles d'exclusion de pluie a démontré que le système de toiles n'influçait pas la température du sol (Konôpka et al. 2007).

L'épinette noire est l'une des essences ligneuses dominantes de la forêt boréale (Parent et al. 2012). C'est une espèce qu'on retrouve dans plusieurs milieux puisque cette essence est très bien adaptée aux milieux humides et pauvres en nutriments (Lamhamedi et Bernier 1994). Son écologie est directement liée aux perturbations naturelles de la forêt boréale. Il est connu que l'épinette noire est adaptée pour se régénérer après feux en utilisant ses cônes semi-sérotineux qui s'ouvrent sous l'effet d'une chaleur importante (Viereck et Johnston 1990). De plus, elle est défoliée périodiquement selon les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) (Mattson 1985). Ces défoliations affectent la croissance radiale de la tige et même celle des racines (Krause et Morin 1999). Malgré son importance, nos connaissances sur son système racinaire restent relativement limitées, mais pourraient pourtant être cruciales afin de comprendre sa dynamique face à différents stress. L'épinette noire a un système racinaire de surface composé de racines adventives qui sont produites lorsqu'une branche ou même la tige est en contact avec le sol (Stanek 1961, Viereck et Johnston 1990). Ces racines adventives peuvent

avoir une croissance en longueur très importante dès leur initiation (Krause et Morin 2005). La grande majorité du système racinaire se trouve en surface jusqu'à environ 30 cm de profondeur ce qui en facilite grandement l'excavation (Strong et Roi 1983). De plus, il est connu que la croissance radiale des racines de l'épinette noire est affectée tout comme celle de la tige de certaines autres espèces végétales par différents événements naturels comme les précipitations ou les périodes de défoliation (Boden et al 2014, Krause et Eckstein 1993, Krause et Morin 1995, Krause et Morin 1999).

L'objectif de la présente étude était donc d'évaluer l'impact d'une sécheresse prolongée simulée par des toiles d'exclusion de pluie sur le système racinaire de l'épinette noire mature en forêt boréale. Des arbres qui n'ont pas subi de sécheresse ont servi de témoins. Les objectifs spécifiques étaient :

- A) Évaluer la croissance radiale racinaire avant et pendant le traitement ainsi qu'entre les arbres stressés et les témoins.
- B) Évaluer l'élongation racinaire entre les arbres stressés et les témoins
- C) Évaluer la biomasse et la quantité des ramifications de l'intérieur des zones d'exclusion et de l'extérieur des zones d'exclusion.
- D) Évaluer la biomasse et la quantité des ramifications profondes entre les arbres stressés et les témoins.
- E) Évaluer la mortalité racinaire entre les arbres stressés et les témoins.

Nous émettons les hypothèses suivantes : (i) La croissance radiale des racines principales des arbres stressés diminuera pendant les années de simulation de sécheresse. (ii) Les racines des arbres stressés vont avoir une croissance en longueur importante jusqu'à sortir des zones d'exclusion afin d'avoir accès à de l'eau. (iii) Après l'installation du système d'exclusion de pluie, les parties des racines des arbres stressés se trouvant à l'extérieur des zones d'exclusion vont avoir une production racinaire plus importante (augmentation du nombre de ramifications et de la biomasse) dans le but d'augmenter l'absorption d'eau. (iv) Les arbres stressés produiront une quantité plus importante de ramifications en profondeur là où l'eau est plus abondante. (v) Les racines fines (1-2mm) de surface à l'intérieur des zones d'exclusion ne seront pas maintenues en vie durant la période de traitement.

2 MÉTHODOLOGIE

2.1 SITES D'ÉTUDE

Cette étude fait suite au projet de Mme. Evelyne Belien (Belien et al. 2012, Belien et al. 2014). L'étude portait sur l'épinette noire mature en forêt boréale dans la province de Québec au Canada. Les sites d'étude Bernatchez (BER) et Mistassibi (MIS) se retrouvent respectivement aux coordonnées 48°51 N; 70°20 W et 49°43 N; 71°56 W. Ces sites étaient deux des quatre sites d'étude de la recherche de Belien (2015) et ont été sélectionnés dû à leur niveau de précipitation semblable (tableau 1). On y retrouvait principalement des épinettes noires matures d'âge similaire (Belien et al. 2012). Les sols des sites sont caractérisés par l'ordre podzolique et la couche minérale se trouvait en moyenne à 24 ± 6 cm. Les sites sont caractérisés par des températures annuelles froides (tableau 1).

Tableau 1 : Altitude et caractéristiques du climat durant l'année 2010 (Belien et al. 2012)

Site	Altitude selon le niveau de la mer (m)	Température annuelle moyenne (°C)	Température minimale (°C)	Température maximale (°C)	Précipitation mai-septembre (mm)
BER	611	0,3	-39,8	33,1	500,2
MIS	342	1,0	-42,4	35,1	425,4

2.2 DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

Le traitement de simulation de sécheresse s'est déroulé pendant trois années de suite, soit de 2010 à 2012. Des toiles de plastique transparent de 9,6 m par 9,6 m étaient placées autour de cinq arbres (arbres stressés) par site ce qui, selon la littérature, était suffisant afin de recouvrir la majorité de la superficie couverte par le système racinaire de l'épinette noire (Polomski et Kuhn 1998, Krause communication personnelle) (figure 1). Il est important de noter que, puisque les toiles étaient carrées, une racine de 6,8 m allant en direction d'un coin de la toile ne sortait pas de la zone d'exclusion (figure 1B). Cependant, une racine de même longueur allant perpendiculairement au bord de la toile atteignait l'extérieur de la zone d'exclusion (figure 1B). Les toiles étaient disposées de la fin mai-début juin à septembre sous la canopée puis enlevées pour l'hiver afin que les arbres puissent survivre au froid hivernal puisque c'est la neige accumulée au sol qui isole les racines contre le gel durant l'hiver (Krause, communication personnelle). Les arbres avaient donc accès à l'eau de la fonte des neiges au printemps. Les arbres témoins (sans toile d'exclusion) étaient des arbres matures se trouvant à une distance de 10 à 30 mètres des arbres stressés.

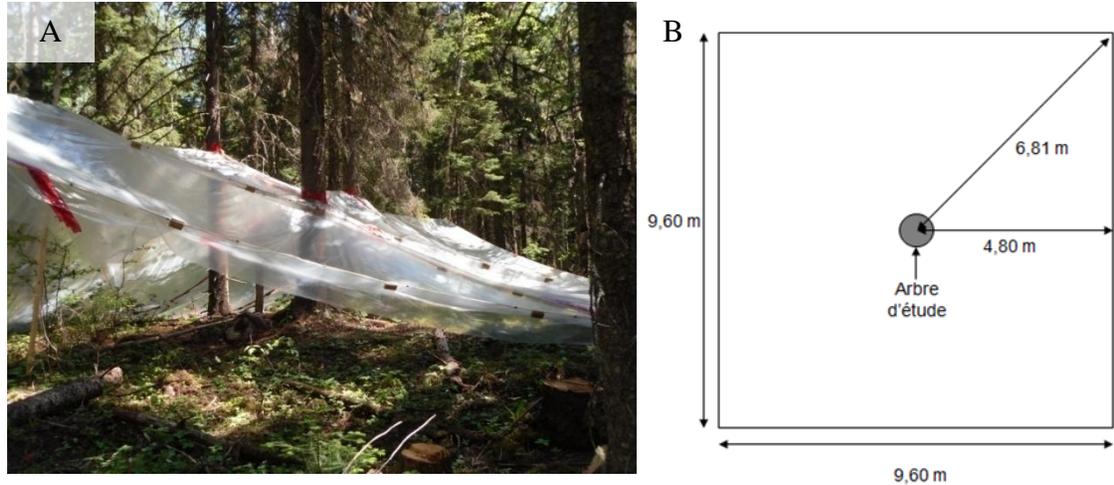


Figure 1 : Dispositif de toile d'exclusion de pluie. A) Exemple d'installation en forêt B) Schéma du recouvrement par chaque toile vu en plan.

2.3 ÉCHANTILLONAGE ET PRÉPARATION

Six arbres par site ont été sélectionnés pour l'échantillonnage dont trois arbres ayant été soumis à l'exclusion de pluie (arbres stressés) et trois témoins. Pour chacun des arbres, une seule racine principale a été sélectionnée et excavée avec chacune de ses ramifications. Les racines principales ont été choisies selon un diamètre semblable. Afin de récolter le maximum de racines fines (1-2 mm de diamètre) sans les endommager, l'excavation s'est faite à la main et à l'aide de petites truelles. Selon une étude, dans laquelle l'excavation de systèmes racinaires s'est faite à la pelle, la truelle, la main et d'outils de dissection, l'efficacité estimée de leur récolte était de plus de 75 % pour les racines de diamètre inférieur à 2 mm et de 95 % pour les racines de diamètre entre 2 et 5 mm (Strong et Roi 1983). La récolte de la présente étude devrait donc être semblable voir supérieure puisque l'excavation s'est faite entièrement à la main à l'approche des

racines fines. De plus, la présence des extrémités terminales blanches (white tips) sur les échantillons récoltés confirmait que les extrémités distales étaient bien récoltées (Konôpka et al. 2007). Une seule racine par arbre a été récoltée puisque l'excavation était une tâche longue et qu'on s'intéressait à la totalité des ramifications jusqu'à l'extraction des « white tips ». Lors de l'excavation, les ramifications qui sortaient des zones d'exclusion ont été notées. Les racines récoltées ont ensuite été apportées au laboratoire afin d'identifier chacune de leurs ramifications, leur ordre et de les couper afin de les compter, mesurer et de les analyser.

Les critères de sélection pour qu'une ramification soit comptée étaient d'avoir plus de 1 mm de diamètre. Cette limite est arbitraire, mais permet une analyse à un niveau très fin. Les ramifications n'entrant pas dans les critères de sélection ont été laissées sur leur racine d'origine afin d'être considérées dans la prise de biomasse (figure 2). Ainsi, selon la figure 2, on compte au total 7 ramifications, mais seulement 3 sont considérées (ramification #1, #2 et #3). Ensuite, puisque les ramifications non comptées sont laissées sur les ramifications #1 et #3, leur biomasse est considérée. Donc, la biomasse de la ramification #3 comprend aussi la biomasse de ses ramifications non comptées, mais est considérée comme étant une seule ramification. Le décompte des ramifications et la prise de la biomasse ont été effectués pour comparer la production de ramifications des arbres stressés et des témoins. Au total, 3 190 ramifications ont été sélectionnées et analysées pour un total de 1,28 kilomètre de racines.

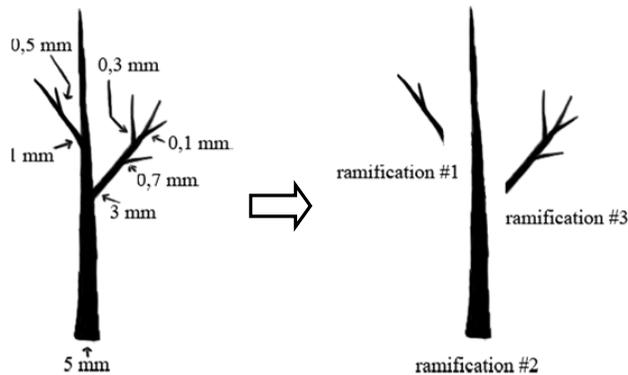


Figure 2 : Schématisation de la sélection des ramifications de diamètre égal ou supérieur à 1 mm. Les valeurs en mm représentent les diamètres à la base de chaque ramification.

2.4 ARCHITECTURE

Les ramifications ont été classées selon leur ordre racinaire (Danjon et al. 2005). Les racines principales adventives (RP) sont celles ayant pour origine la tige (figure 3A). Les ramifications d'ordre un (R1) ont pour origine la racine principale et ainsi de suite avec les ramifications d'ordre deux (R2), trois (R3) et quatre (R4), etc. (figure 3A). La position d'une ramification est la distance sur la racine dont elle origine (figure 3B). Avec la position des ramifications, il était possible de schématiser chacune d'entre elles. La longueur des racines et de chacune des ramifications a été mesurée ainsi que la distance entre la souche et l'extrémité des racines les plus longues de façon à vérifier si les racines sortaient des zones d'exclusion (figure 3C). Les ramifications ont aussi été notées selon leur position en profondeur dans le sol. Elles ont été classées selon deux catégories : lorsqu'elles n'entraient pas dans l'horizon minéral elles étaient notées comme étant des racines de surface alors que celles qui atteignaient l'horizon minéral étaient notées comme étant des

racines profondes (figure 4). La profondeur de l'horizon minéral a été mesurée à tous les mètres pour chacune des racines principales. Pour la récolte des racines profondes, certaines n'ont pas pu être récoltées avec la totalité de leurs ramifications étant donné qu'elles étaient fortement fixées dans l'horizon minéral, un horizon plus compact.

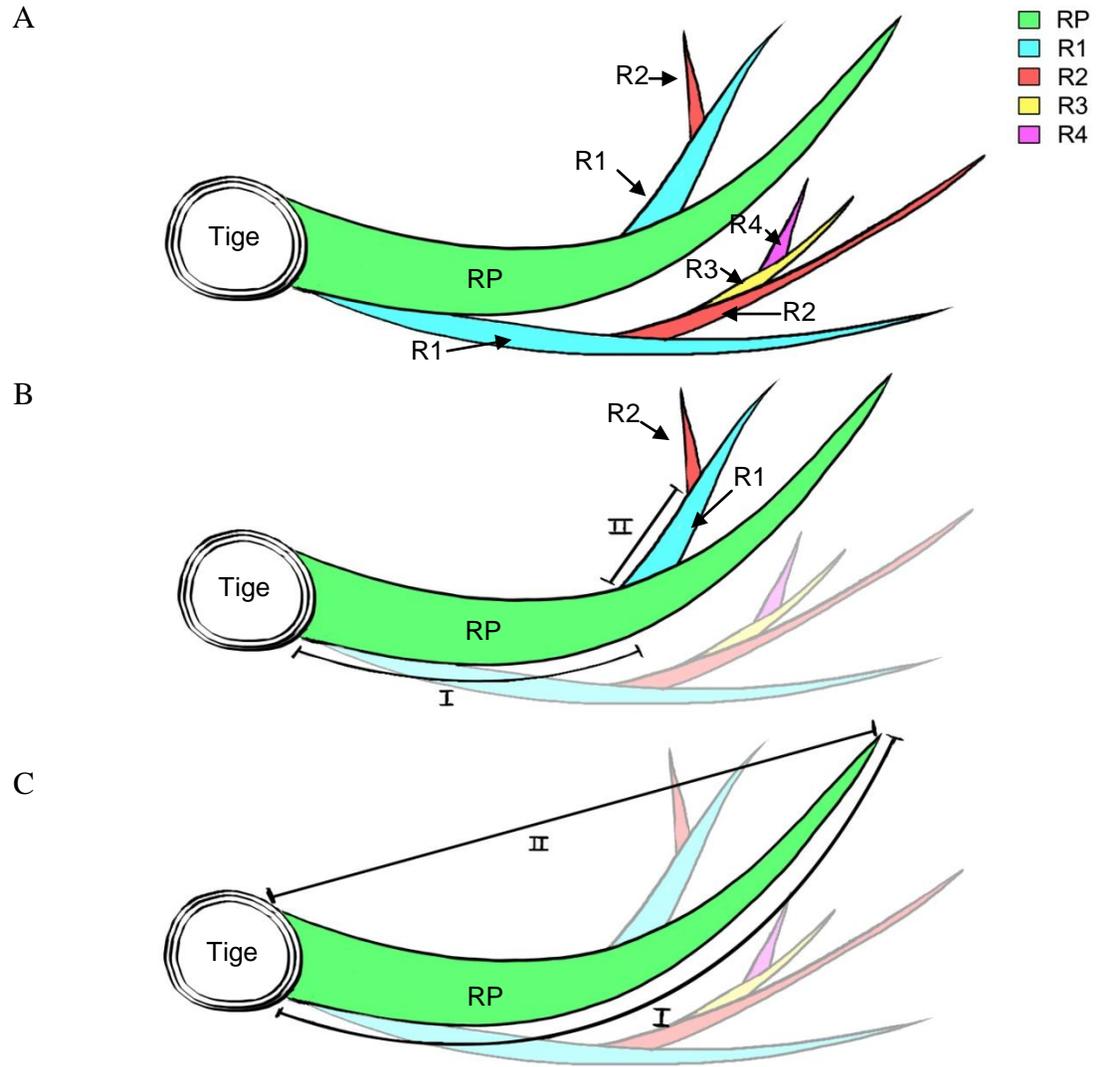


Figure 3 : Schématisation avec vue de haut des A) ordres racinaires (racine principale (RP), ramifications d'ordre 1 (R1), ramifications d'ordre 2 (R2), ramification d'ordre 3 (R3) et ramification d'ordre 4 (R4)), B) position en cm des ramifications (I est la position de la R1 et II est la position de la (R2)), C) longueur des racines en cm (I est la longueur de la RP et II est l'étendue de la RP soit, la distance entre la tige et l'extrémité distale de la RP).

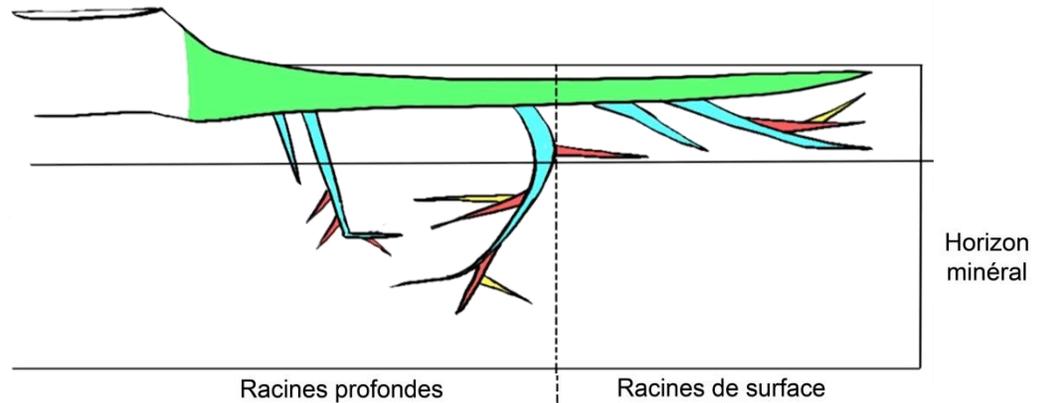


Figure 4 : Schématisation des racines profondes (gauche) et des racines de surface (droite). La racine principale (vert) est une racine de surface. Les couleurs réfèrent aux ordres racinaires, voir figure 3 A.

2.5 BIOMASSE

Les échantillons, divisés par ordres racinaires, ont été séchés dans une étuve jusqu'à l'obtention d'une masse constante afin que la totalité de l'eau se soit évaporée. La biomasse sèche a ainsi été pesée pour les racines principales (RP) ainsi que chacune de leurs ramifications (R1 à R6). Connaissant l'ordre des ramifications ainsi que leur diamètre, il était donc possible de calculer la biomasse selon l'ordre racinaire ainsi que selon trois groupes de diamètres soit 1-2 mm, 2.01-5,00 mm et >5 mm (John et al. 2012). Pour le reste du mémoire, le groupe de diamètre 2-5 mm fera référence à 2,01-5,00 mm. De plus, connaissant les ramifications sortant des zones d'exclusion, il était possible de calculer la biomasse racinaire à l'intérieur des zones d'exclusion ainsi que celle à l'extérieur.

2.6 STATUT RACINAIRE

Lors de l'excavation, les ramifications ont été vérifiées de façon à savoir si elles étaient vivantes, et ce, par la présence de « white tips » ainsi que leur souplesse (Konôpka et al. 2007). Il est à noter que quelques ramifications d'ordre 5 et 6 mortes récoltées étaient très cassantes et pour cette raison, n'ont pas pu être récoltées entièrement. Il a été démontré qu'une sécheresse entraînait principalement la mortalité des racines fines qui se traduisait par une réduction du nombre de ces racines fines (Konôpka et Lukac 2013, Konôpka et al. 2007). Une autre façon d'évaluer la mortalité des racines de surface était de comparer le nombre et la biomasse des racines de surface. Puisque ce sont les racines fines de surface qui sont le plus sensibles face aux sécheresses, elles devraient donc se retrouver en quantité moins importante chez les arbres stressés que les témoins. Les racines fines ont donc été comparées selon leur catégorie de diamètre (racines fines 1-2 mm, 2-5 mm et >5 mm) ainsi que leur ordre racinaire, et ce, entre les arbres stressés et les témoins.

2.7 ANALYSES DENDROCHRONOLOGIQUES

Les racines principales ainsi que toutes les ramifications d'au moins 50 cm de long ont été coupées en sections à tous les 25 cm jusqu'à un diamètre du xylème de 5 mm. La limite de 5 mm est arbitraire, mais est basée sur le fait qu'un certain nombre de cernes de croissance sont nécessaires afin

d'interdater correctement (Holmes 1983, Krause communication personnelle). Chacune des sections a été sablée dans le but de mieux percevoir les cernes de croissance. Par la suite, un rayon discontinu a été tracé afin de distinguer le plus de cernes de croissance possible (Krause et Eckstein 1993) (figure 5). Les cernes de croissance des racines ont été mesurés avec une précision de 1,01 mm en suivant le rayon à l'aide de l'appareil de mesure manuel Lintab et du logiciel TSAP-Win (Rinntech). L'interdatation s'est faite par superposition des courbes de croissance sur une table lumineuse (Stokes et Smiley 1968). Le but étant de vérifier la concordance des variations de croissance des différentes sections et de déterminer s'il y avait des cernes discontinus. La vérification statistique des courbes s'est faite par le logiciel COFECHA qui calcule la corrélation entre les différentes courbes de croissance (Holmes 1983). Une corrélation de plus de 0,3281 est significative à 99 % (Holmes 1983). Il est important de noter que pour certaines racines, l'interdatation visuelle était plus efficace puisque les séries de cernes de croissance étaient très courtes. Puisqu'il est possible que la croissance radiale ne soit pas affectée de la même manière selon la fonction et la partie de la racine, la croissance radiale le long des RP a été divisée en trois groupes selon leur fonction principale soit, 0-125 cm pour la stabilisation des parties aériennes par des forces de compressions, 150-325 cm et >350 cm qui ont les fonctions de stabilisation par des forces de tension ainsi que l'absorption de l'eau. Les regroupements >350 cm ont été exclus des analyses puisque trop peu de sections interdatées chez les témoins entraient dans cette classe durant les années de traitement. La croissance radiale durant les années de traitement

des arbres stressés a par la suite été comparée à celle des témoins. Une diminution ou une augmentation de croissance de 40% ou plus est perçue comme étant liée à un changement abrupt (Schweingruber et al. 1986). Ainsi, en cas de stress important durant les années d'exclusion (2010 à 2012), la croissance radiale des racines devrait être affectée. Afin de comparer les valeurs de croissance radiale, une standardisation simple a été appliquée. C'est-à-dire que pour chacune des sections, une moyenne de la largeur des cernes de croissance a été calculée (formule 1). Par la suite, chacune des valeurs de largeur des cernes de croissance a été divisée par cette moyenne.

$$\text{Standardisation} = \frac{\text{Largeur de cerne de croissance}_{\text{section}}}{\text{Moyenne largeur des cernes}_{\text{section}}} \quad (1)$$

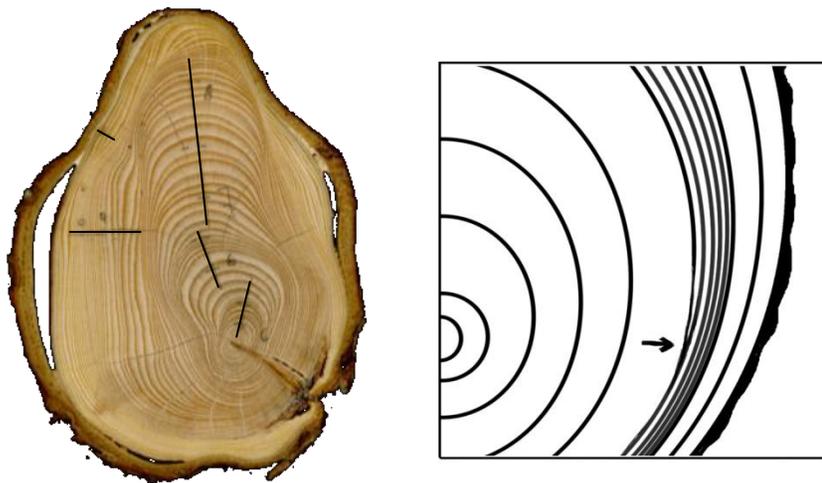


Figure 5 : A) Rayon tracé sur une section de racine qui a des cernes de croissance discontinus. B) Représentation d'un cerne discontinu.

2.8 ÂGE

L'âge de la racine principale (RP) et de chacune de ses ramifications (R1 à R6) a été calculé avec le compte des cernes de croissance sous un microscope binoculaire. Pour les RP ainsi que toutes les ramifications de plus de 5 mm de diamètre de xylème, le nombre exact de cernes a été confirmé avec l'interdatation. Dans le cas des ramifications de diamètre de xylème inférieur à 5 mm, il s'agit d'un âge minimal puisque l'interdatation est nécessaire afin de s'assurer que le nombre de cernes de croissances est exact.

2.9 ÉLONGATION RACINAIRE

Le taux d'élongation des racines principales et de leurs ramifications (R1 à R6) a été calculé à l'aide des sections interdatées. Puisque les sections ont été coupées à tous les 25 cm, il était possible de mettre en relation la longueur de la racine avec l'âge (figure 6). Par la suite, le taux d'élongation fut calculé (formule 2). Selon la figure 6, l'âge de la racine est de 8 ans (nombre de cernes de la section 0 cm), son taux d'élongation est donc de 13,75 cm par an ($110 \text{ cm} / 8 \text{ ans}$). De plus, le nombre d'années nécessaires pour que les RP s'allongent de 25 cm a aussi été calculé. Ainsi, un nombre d'années élevé pour la croissance de 25 cm signifie que la croissance en longueur était lente.

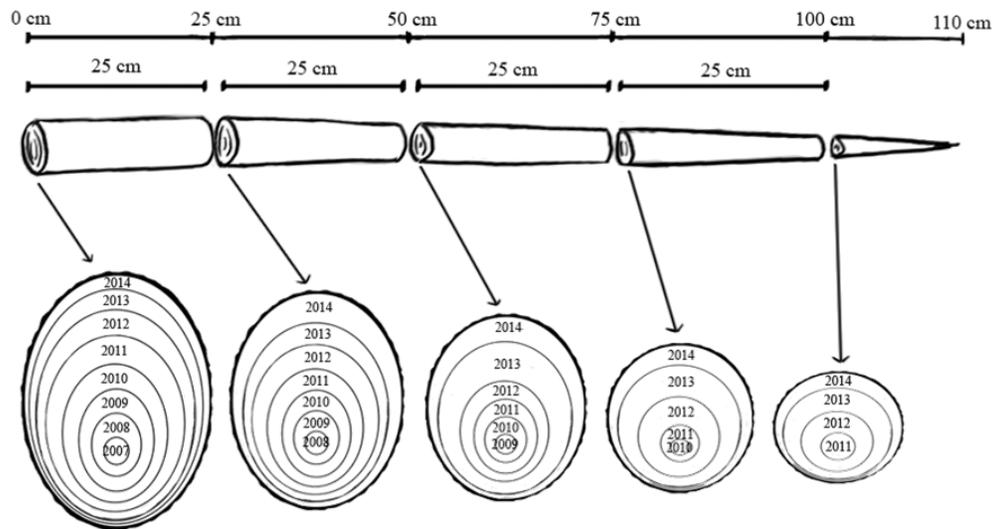


Figure 6 : Schématisation des sections analysées pour l'élongation racinaire. Le taux d'élongation est de 13,75 cm par an (110 cm / 8 ans)

$$\text{Taux d'élongation} = \frac{\text{Longueur de la racine}}{\text{Âge de la racine}} \quad (2)$$

2.10 ANALYSES STATISTIQUES

Comme les racines échantillonnées avaient des âges, des tailles, des masses et un nombre de ramifications très variables, les paramètres d'étude ont été analysés selon des proportions afin que les racines soient comparables. Pour comparer le nombre de ramifications profondes entre les arbres stressés et les témoins, ce sont les proportions du nombre de ramifications profondes sur le nombre de ramifications de surface qui ont été comparées (formule 3). Pour la mortalité, afin de comparer le nombre de ramifications de surface entre les arbres stressés et les témoins et ainsi vérifier si les arbres stressés avaient moins de racines de surface que les témoins, c'était les proportions du nombre de ramifications de surface sur le reste des autres ramifications ($\text{Nb. de ram totale} - \text{Nb. de ram}_{\text{surface}}$) qui ont

été comparées selon l'ordre racinaire (formule 4) ainsi que selon la catégorie de diamètre (formule 5). Ces proportions ont été comparées à l'aide du test exact de Fisher qui permet de vérifier les différences dans une proportion (Scherrer 2007). L'erreur alpha utilisée était de 0,05.

$$\text{Proportion de ramifications profondes} = \frac{\text{Nb. de ramifications profondes}}{\text{Nb. de ramifications en surface}} \quad (3)$$

$$\text{Proportion de ram}_{\text{surface}} \text{ ordre } x = \frac{\text{Nb. de ram}_{\text{surface}} \text{ d'ordre } x}{\text{Nb. de ram totale} - \text{Nb. de ram}_{\text{surface}} \text{ d'ordre } x} \quad (4)$$

$$\text{Proportion de ram}_{\text{surface}} \text{ D } x = \frac{\text{Nb. de ram}_{\text{surface}} \text{ D } x}{\text{Nb. de ram totale} - \text{Nb. de ram}_{\text{surface}} \text{ D } x} \quad (5)$$

Ram = ramification

D x = Catégorie de diamètre (1-2 mm, 2-5mm ou >5mm)

Ordre x = Ordre racinaire (R1, R2, R3 ou R4)

Le test des moindres carrés standard (erreur alpha de 0,05) a été utilisé pour comparer les biomasses selon différentes variables explicatives fixes soit : le site, le traitement, l'ordre racinaire, la catégorie de diamètre, la mortalité, la profondeur et le groupement de sections. Lorsqu'un test était significatif, les données étaient par la suite comparées avec un test de comparaison multiple de Tuckey. On a vérifié la normalité et la plupart des données avaient une distribution normale et un modèle paramétrique pouvait s'appliquer adéquatement. On a donc décidé qu'aucune transformation des données n'était nécessaire. Les tests statistiques ont été réalisés à l'aide du logiciel statistique JMP (JMP Version 10).

3 RÉSULTATS

3.1 CROISSANCE RADIALE

Tous les arbres ont des patrons de croissance semblables avant le traitement entre leur groupement 0-125 cm et 150-350 cm (figure 7). Cependant, les arbres stressés ont une importante augmentation de la croissance radiale pendant les années de traitement dans les sections 150 à 350 cm. L'année d'augmentation de la croissance radiale maximale est 2012 pour BER et 2011 pour MIS (figure 7). Ces années représentent respectivement des augmentations de 167 % et 135 % par rapport à leurs témoins. Pour les sections de 0 à 125 cm des arbres stressés de MIS, on perçoit, pendant les années de traitement, une diminution de croissance. La production de cernes de croissance s'est arrêtée en 2012 soit 2 ans avant la récolte pour les sections situées de 150-350 cm du site BER.

La moyenne de la croissance radiale des trois années de traitement des deux sites jumelés est significativement différente entre les arbres stressés et les témoins pour le regroupement de sections (l'interaction entre les variables section et traitement est significative) ($p = 0,0014$) (figure 8, tableau 2). Selon le test de Tukey, c'est le groupe 150-350 cm des arbres stressés qui est différent avec une augmentation de la croissance radiale de 87 % pendant le traitement (2010-2013) comparativement aux témoins (figure 8).

L'analyse de carottes récoltées sur des racines principales non excavées des arbres d'étude a démontré des tendances similaires, c'est-à-dire, une augmentation de la croissance radiale dans la partie proximale des racines principales (données non présentées).

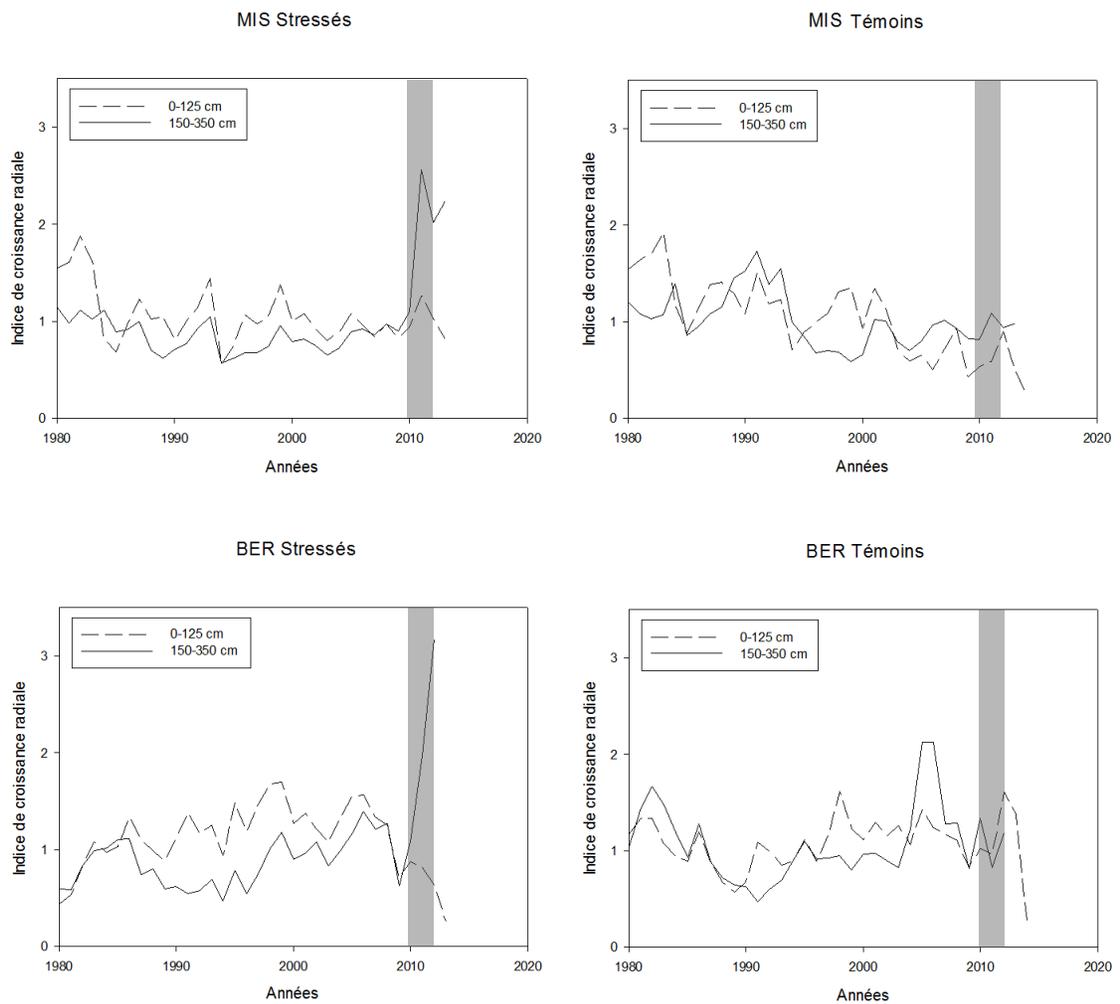


Figure 7 : Indice de la croissance radiale par site et par traitement. Les bandes grises représentent les années de traitement (2010-2012).

Tableau 2 : Test des moindres carrés standard de la croissance radiale des années de traitement des groupements de sections (0-125 cm et 150-350 cm) selon le traitement (stressé et témoin) et le site (BER et MIS). ($\alpha = 0,05$). * indique les valeurs significatives.

Sources	Nombre de coefficients	Degrés de liberté	Somme des carrés	Rapport F	Prob. > F
Sections (Sec)	1	1	11,471030	19,1279	< 0,0001*
Traitement (T)	1	1	5,805424	9,6805	0,0023*
Site (S)	1	1	0,785740	1,3102	0,2544
Sec x T	1	1	6,395283	10,6641	0,0014*
S x Sec	1	1	0,015620	0,0260	0,8720
T x S	1	1	1,246519	2,0786	0,1517
Sec x S x T	1	1	0,622550	1,0381	0,3101

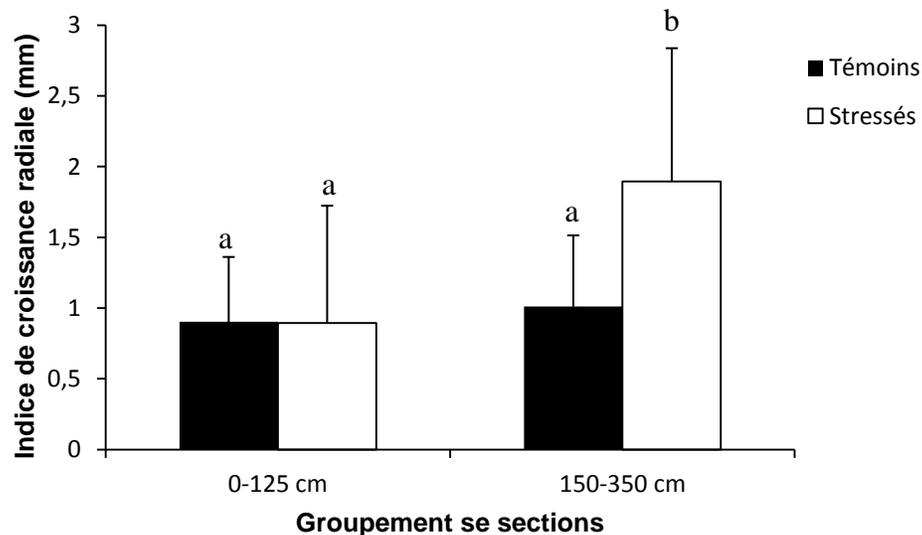


Figure 8 : Moyenne de la croissance radiale pendant les trois années de traitement selon les différents regroupements de sections soit 0-125 cm et 150-350 cm des sites MIS et BER ensemble. Les traitements significativement différents sont identifiés par différentes lettres au dessus des colonnes (test de Tukey, $\alpha = 0,05$).

3.2 ÉLONGATION DU SYSTÈME RACINAIRE

Malgré la longueur des racines principales (RP) très variable, soit de 250 cm à 1 130 cm avec une moyenne de 588 cm, aucune ne sortait des zones d'exclusion (figure 9). Le fait qu'elles n'atteignaient pas l'extérieur des toiles est simplement dû au fait qu'elles n'ont pas poussé en ligne droite limitant ainsi l'étendue racinaire.

L'âge des racines varie de 33 ans à 105 ans et ce ne sont pas les racines les plus vieilles qui sont les plus longues (figure 9). Selon les sections racinaires interdatées, il est possible d'affirmer pour deux racines qu'elles avaient arrêté leur croissance en longueur avant l'application du traitement. Il s'agit de l'arbre stressé #3 de MIS et du témoin #3 de MIS (figure 9). Pour les 10 autres racines, la partie des RP non interdatée (diamètre du xylème < 5 mm) varie entre 18 cm et 242 cm de long. Le pourcentage de la longueur des RP analysé par la dendrochronologie est donc de $84,6 \% \pm 11,5\%$ de la longueur totale. Les parties non analysées sont les extrémités distales des racines et incluent donc l'élongation racinaire durant la période de traitement (2010-2012). Ainsi, il n'est pas possible de vérifier si ces 10 RP échantillonnées ont eu une période d'élongation racinaire durant le traitement. L'âge moyen des racines principales (RP) des épinettes stressées était autour de 50 ans. Toutefois, celui des RP des arbres témoin était plutôt de 70 ans (figure 9). Le taux de croissance en longueur (formule 2) était variable d'une racine à l'autre cependant, les arbres stressés ont eu une

croissance plus rapide que les témoins avec une moyenne de 14,3 cm par an tandis que les témoins ont eu une croissance de 7,0 cm par an ($p = 0,0044$). Selon la figure 10, l'élongation des RP des arbres stressés est plus rapide et constante que celle des témoins. Il est à noter que cette croissance n'est pas liée au traitement et que la différence entre les arbres stressés et les témoins était déjà présente bien avant le traitement.

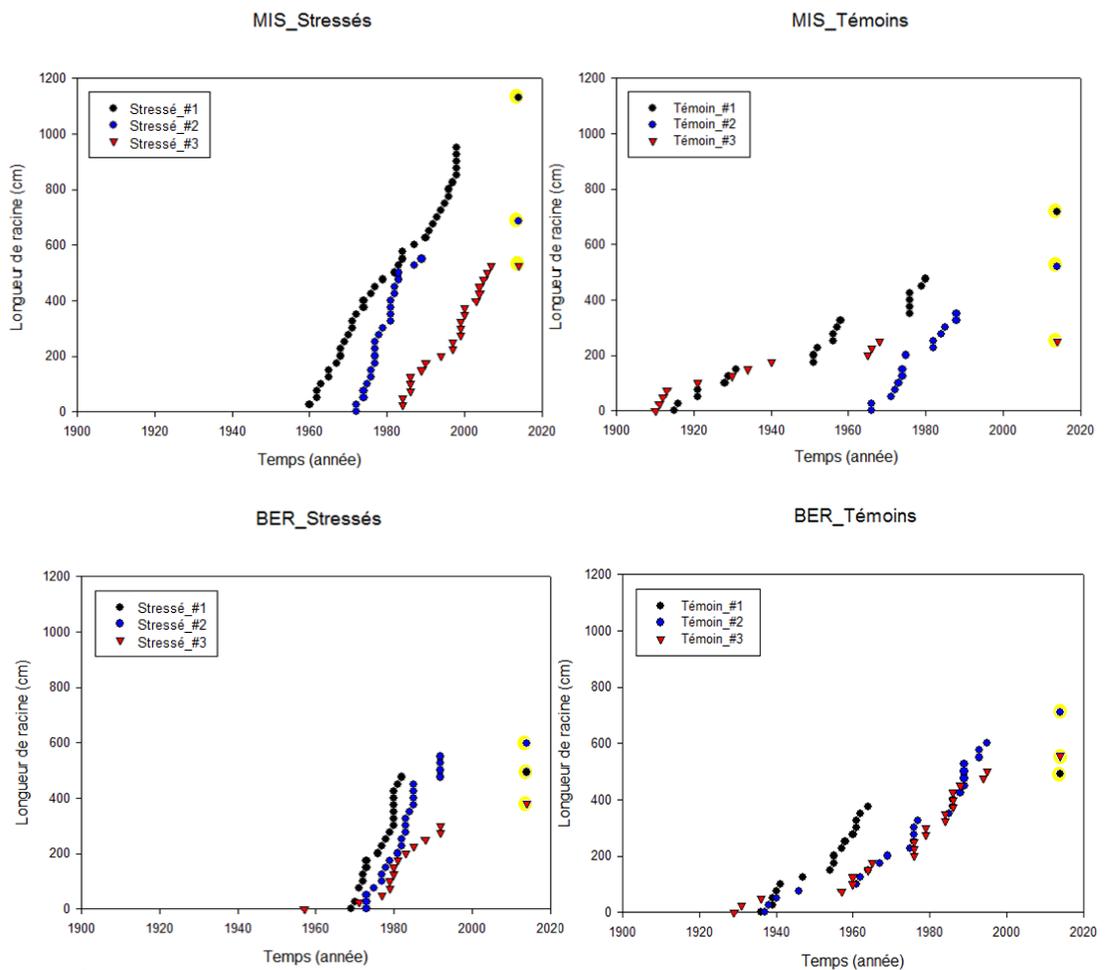


Figure 9 : Croissance en longueur des racines par site et par traitement. La longueur totale est représentée par les points surlignés en jaune pour chacune des racines (2013 pour BER et 2014 pour MIS). Il s'agit de la mesure de la longueur totale (figure 3 C I.).

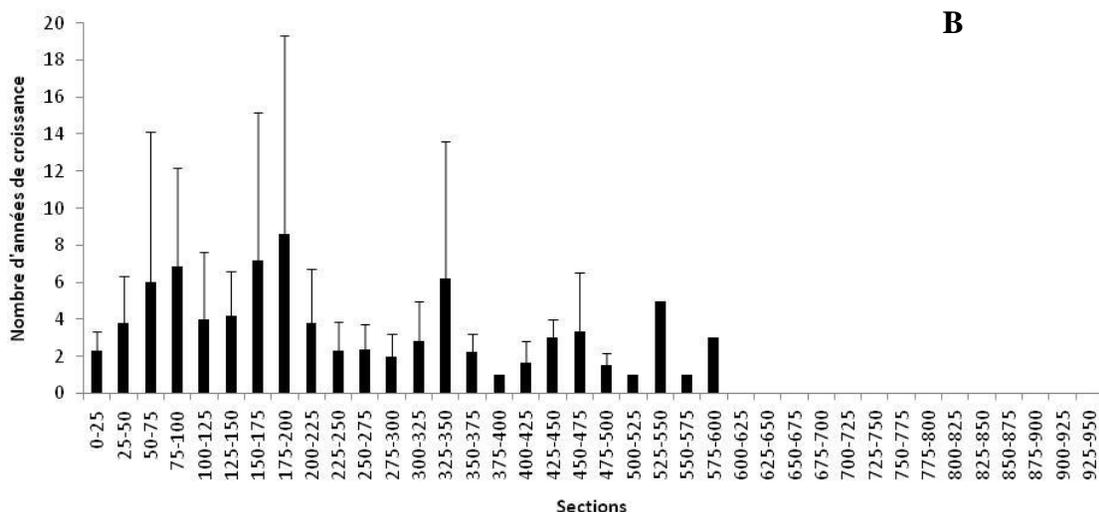
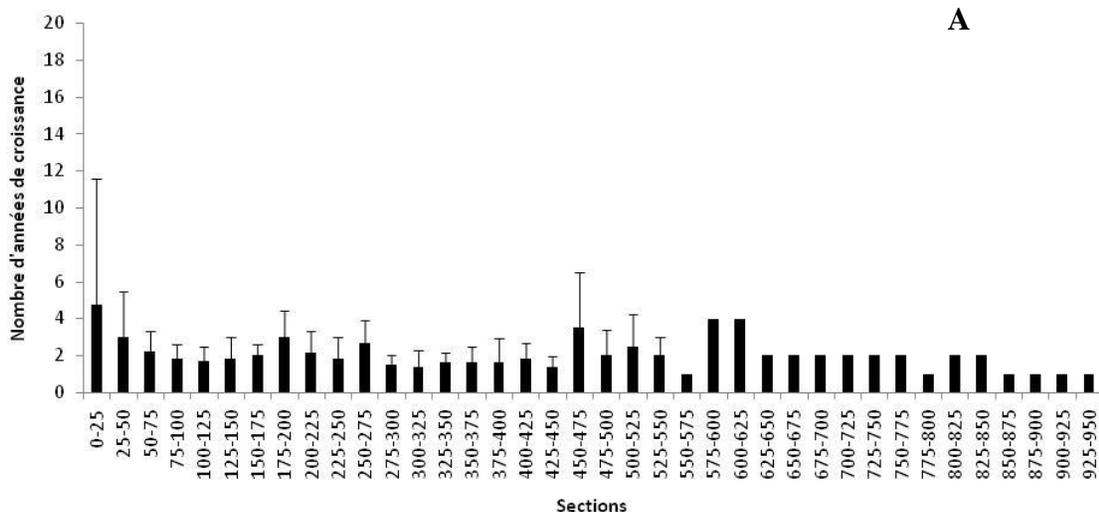


Figure 10 : Nombre d'années afin de pousser de 25 cm (distance entre 2 sections) pour les racines principales A) des arbres stressés B) des témoins.

Pour les ramifications ayant des diamètres du xylème supérieur à 5 mm, les sections analysées par dendrochronologie ne représentent que $56,9 \pm 22,6 \%$ de la longueur totale des ramifications. Ainsi, comme pour les RP, la croissance en longueur pendant les années de traitement n'est pas accessible. La longueur moyenne des ramifications du site MIS est de 432 ± 219 cm pour les arbres stressés et 352 ± 174 cm pour les témoins. Ensuite,

pour le site de BER, la longueur moyenne des ramifications est de 308 ± 236 cm pour les arbres stressés et 511 ± 193 cm pour les témoins. L'âge moyen des ramifications du site MIS est de 40 ± 11 cm pour les arbres stressés et 63 ± 16 cm pour les témoins. Pour le site de BER, la longueur moyenne des ramifications est de 30 ± 12 cm pour les arbres stressés et 40 ± 1 cm pour les témoins. La ramification la plus longue de chacune des RP a été représentée dans la figure 11 pour chacun des sites et des traitements sauf pour le témoin 1 de BER puisqu'il n'avait pas de ramification suffisamment longue. Certaines d'entre elles atteignaient des proportions similaires aux RP. Ces ramifications ont pour origine des années aux alentours de l'origine de leur propre RP à l'exception des témoins de BER (figure 11).

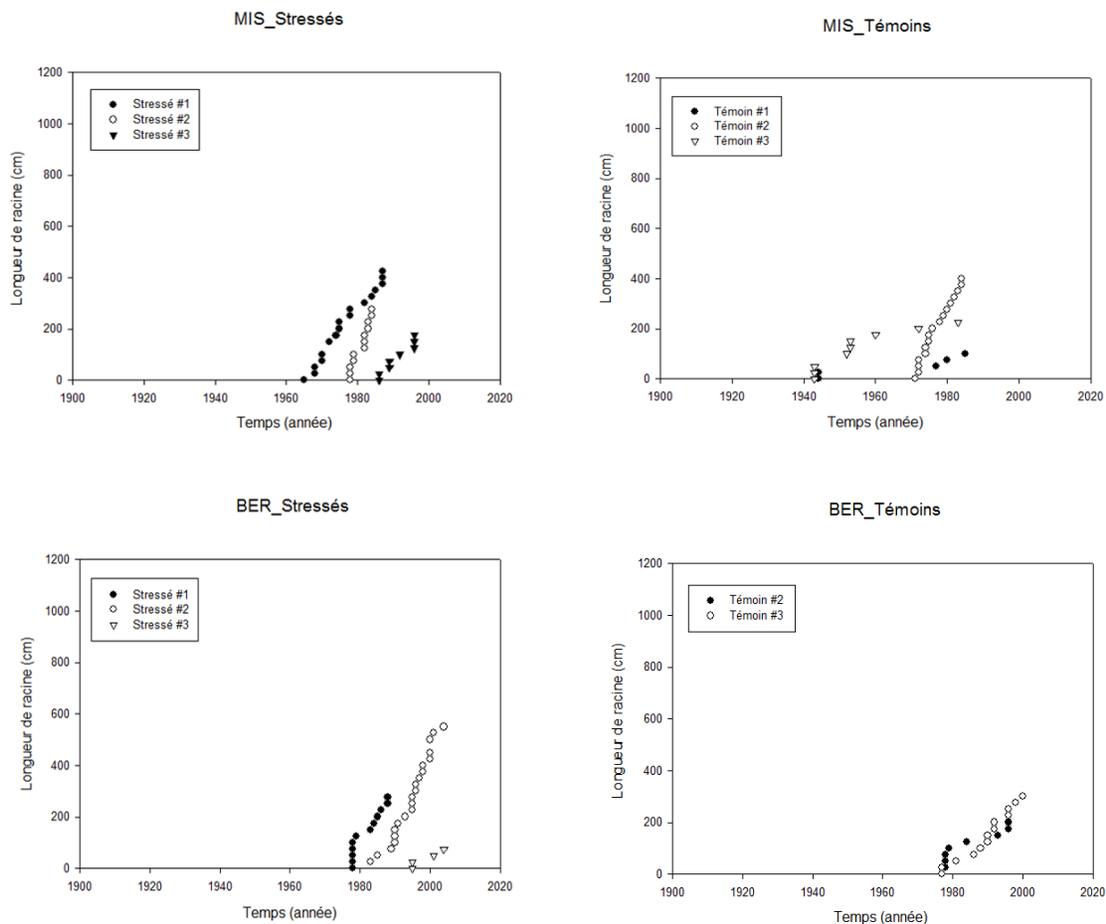


Figure 11 : Croissance en longueur des ramifications les plus longues par site et par traitement.

3.3 PRODUCTION RACINAIRE À L'EXTÉRIEUR DES ZONES D'EXCLUSION

Malgré le fait qu'aucune RP n'atteignait l'extérieur des zones d'exclusion, certaines de leur ramification ont été récoltées à l'extérieur de ces zones. Au total, 27 ramifications atteignaient l'extérieur des zones d'exclusion et elles provenaient toutes du même arbre soit l'arbre stressé #2 du site BER. De ces ramifications, seulement 11 ont été produites pendant le traitement (2010-2012). Puisque chez 5 des 6 arbres stressés il n'y a pas eu

de production à l'extérieur des zones d'exclusion de pluie, aucune d'analyse statistique n'était possible.

3.4 PRODUCTION DE RAMIFICATIONS EN PROFONDEUR

Les proportions du nombre de ramifications profondes d'un diamètre supérieur à 1 mm (formule 3) produites pendant le traitement sont significativement différentes entre les arbres stressés et les témoins avec une différence de 3 % ($p < 0,0001$) (figure 12 A) avec plus de ramifications en profondeur chez les témoins. Cependant, si on s'intéresse aux proportions des ramifications profondes produites avant le traitement, elles sont elles aussi significativement différentes entre les arbres stressés et les témoins avec une différence de 13 % ($p < 0,0001$) et toujours plus importantes chez les témoins (figure 12 B).

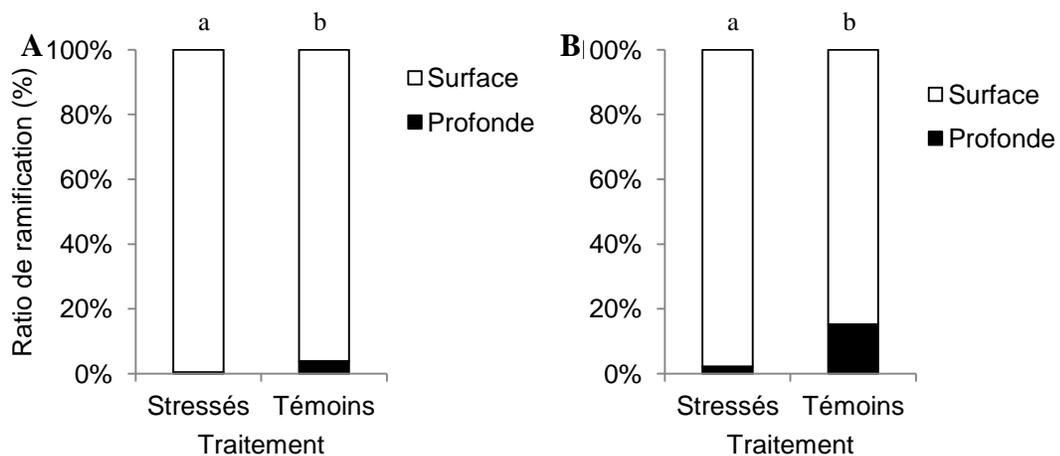


Figure 12 : Proportions de ramifications profondes versus de surface des arbres stressés et les témoins (A) produites pendant le traitement (2010 à 2012) (B) produites avant le traitement (avant 2010). Les traitements significativement différents sont identifiés par différentes lettres au dessus des colonnes (test exact de Fisher, $\alpha = 0,05$).

Ces proportions ont aussi été comparées avant et pendant le traitement pour les arbres stressés ainsi que les témoins. Les résultats démontrent que les proportions des arbres stressés sont significativement différentes pendant et avant le stress ($p = 0,0042$). La proportion de ramifications profondes a diminué de 1,8 % pendant le traitement. Cependant, les arbres témoins suivent une tendance similaire ($p = < 0,0001$). Pour les témoins, la proportion de ramifications profondes a diminué de 11,4 % pendant le traitement.

Il n'y avait pas de différence dans la production de la biomasse des ramifications profondes et en surface entre les arbres stressés et les témoins pendant le traitement ($p = 0,3618$) (tableau 3).

Tableau 3 : Test des moindres carrés standard de la biomasse des ramifications produites pendant le traitement selon la profondeur (profonde et surface) selon le traitement (stressé et témoin). ($\alpha = 0,05$). * indique les valeurs significatives.

Sources	Nombre de coefficients	Degrés de liberté	Somme des carrés	Rapport F	Prob. > F
Profondeur	1	1	2281,5000	24,6855	< 0,0001*
Traitement	1	1	63,5702	0,6878	0,4167
Profondeur X Traitement	1	1	80,5201	0,8712	0,3618

3.5 MORTALITÉ RACINAIRE

Sur les 3 190 ramifications récoltées et analysées, seulement 7 étaient considérées mortes. Les proportions du nombre de racines de surfaces selon leur catégorie de diamètre (formule 4) ont donc été comparées afin d'avoir un autre point de vue de la mortalité. Les proportions de racines fines (1-2 mm) sont significativement différentes entre les arbres stressés et les témoins ($p = 0,0001$) avec 6,9 % plus de racines fines chez les arbres stressés (figure 13 A). Les deux autres catégories de diamètre (2-5 mm et > 5 mm) sont similaires entre les arbres stressés et les témoins (figure 13 B et C). Dans la figure 13, « reste » représente la totalité des racines moins les racines de surface (formule 5).

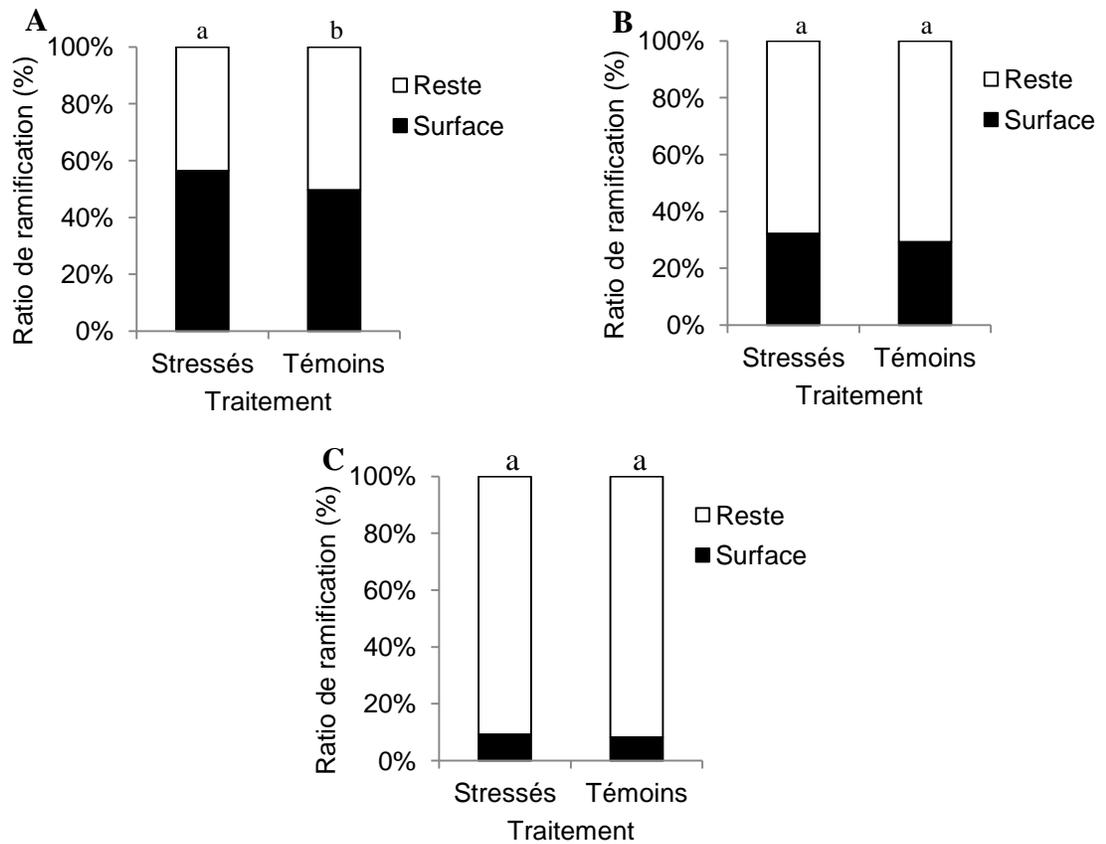


Figure 13: Proportion de racines de surface de diamètre A) 1-2 mm, B) 2-5 mm, C) > 5 mm. Les traitements significativement différents sont identifiés par différentes lettres au dessus des colonnes (test exact de Fisher, $\alpha = 0,05$).

Pour la biomasse des ramifications de surface selon les catégories de diamètre (1-2 mm, 2-5 mm et >5 mm), aucune différence n'a été détectée entre les arbres stressés et les témoins ($p = 0,7342$) (tableau 4).

Tableau 4 : Test des moindres carrés standard de la biomasse des ramifications de surface selon la catégorie de diamètre (1-2 mm, 2-5 mm et >5 mm), le traitement (stressés et témoin) et le site (BER et MIS). ($\alpha = 0,05$). * indique les valeurs significatives.

Sources	Nombre de coefficients	Degrés de liberté	Somme des carrés	Rapport F	Prob. > F
Diamètre (D)	2	2	3210800,2	24,3734	< 0,0001*
Traitement (T)	1	1	52380,7	0,7952	0,3799
Site (S)	1	1	180012,1	2,7330	0,1091
S x T	1	1	6962,5	0,01055	0,7481
S x D	2	2	278312,1	2,1090	0,1433
T x D	2	2	41301,8	0,3130	0,7342
D x S x T	2	2	5492,3	0,0417	0,9592

Les proportions du nombre de racines de surface selon leur ordre racinaire (formule 5) ont aussi été comparées afin d'avoir un aperçu de la mortalité. Les proportions du nombre de racines de surface selon leur ordre racinaire sont non significatives pour l'ordre 1 ($p = 0,5406$) et l'ordre 2 ($p = 0,2626$) entre les arbres stressés et les témoins (figure 14). Les proportions sont significativement différentes pour l'ordre 3 ($p = <0,0001$) et l'ordre 4 ($p = 0,0010$) entre les deux groupes. Les arbres stressés ont plus de ramifications de surface d'ordre 3 et 4 soit respectivement 9,0 % et 3,2 % de plus que les témoins. Les ordres 5 et 6 ne sont pas représentés puisque très peu de ramifications se trouvaient dans ces catégories.

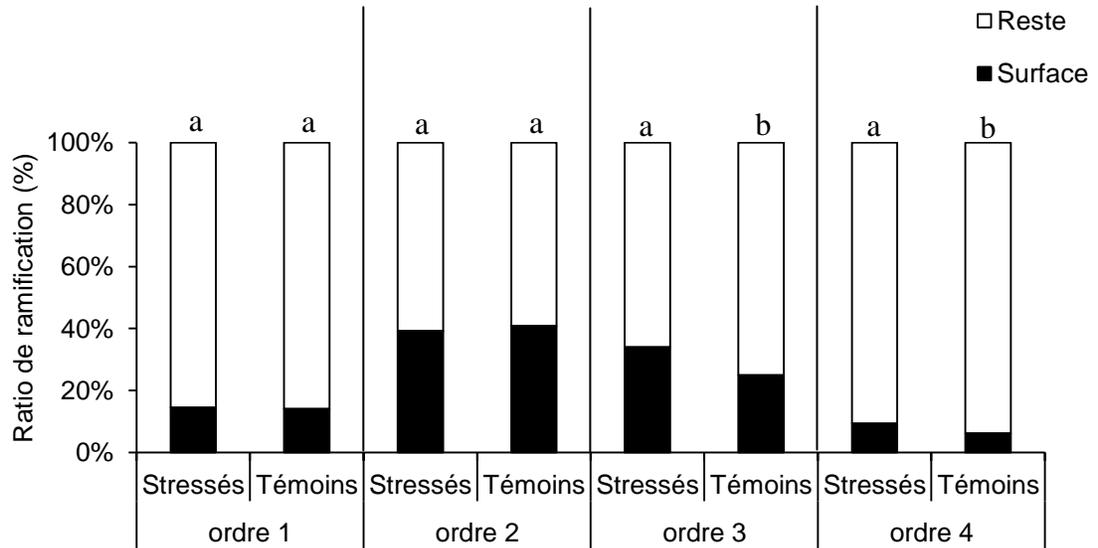


Figure 14: Proportion du nombre de ramifications de surface des ordres racinaires 1 à 4. Les traitements significativement différents sont identifiés par différentes lettres au dessus des colonnes. Les ordres racinaires n'ont pas été testés entre eux (test exact de Fisher, $\alpha = 0,05$).

Les résultats démontrent que l'interaction entre la biomasse des ramifications de surface et l'ordre racinaire (1 à 4) n'est pas significativement différente entre les arbres stressés et les témoins ($p = 0,4799$) (tableau 5).

Tableau 5 : Test des moindres carrés standard de la biomasse des ramifications de surface selon l'ordre racinaire (R1, R2, R3 et R4), le traitement (stressé et témoin) et le site (BER et MIS). ($\alpha = 0,05$). * indique les valeurs significatives.

Sources	Nombre de coefficients	Degrés de liberté	Somme des carrés	Rapport F	Prob. > F
Ordre (O)	3	3	2791240	40,2481	< 0,0001*
Traitement (T)	1	1	98226,2	4,2491	0,0483*
Site (S)	1	1	197608,0	8,5482	0,0066*
S x T	1	1	9457,9	0,4091	0,5274
S x O	3	3	86332,7	1,2449	0,3115
T x O	3	3	58680,2	0,8461	0,4799
O x S x T	3	3	104472,8	1,5064	0,2337

4 DISCUSSION

4.1 CROISSANCE RACINAIRE

Les résultats obtenus démontraient pour les sections plus éloignées de la racine principale (RP) (150 – 350 cm) que la croissance radiale des RP augmente considérablement pour les arbres stressés comparativement aux témoins, et ce, pour les deux sites. Par contre, la croissance restait inchangée dans la RP près de la souche (0-125 cm). Il est connu que la croissance radiale du système racinaire de l'épinette noire peut être sévèrement affectée durant des périodes de stress (Krause et Eckstein 1993, Krause et Morin 1995, Krause et Morin 1999). L'impact d'un stress important peut causer une réduction de la croissance radiale (Krause et Morin 1999). L'hypothèse selon laquelle la croissance radiale des arbres stressés diminuerait pendant les années de traitement n'est pas retenue. Le stress n'était peut-être pas assez important pour induire une diminution de la croissance radiale malgré une diminution de plus de 46% de l'eau volumétrique du sol enregistrée (Belien et al. 2012). L'augmentation de la croissance radiale plus loin de la souche pourrait être en lien avec les fonctions de la RP. La partie proche de la souche assure la stabilité de l'arbre, spécialement pour des forces de compression (Mattheck et Breloer 1992, Weber et Mattheck 2005). Les fonctions principales des parties distales des racines sont l'absorption et le transport de l'eau et des nutriments (Fayle 1968, Krause et Eckstein 1993). L'augmentation de la largeur des cernes de

croissance pourrait donc permettre d'augmenter la possibilité du transport d'eau. Cependant, toutes les RP et presque la totalité de leurs ramifications se trouvaient sous les toiles d'exclusion. Alors, où les arbres stressés puisaient-ils leur eau? Une expérience réalisée sur des semis d'épinette de Norvège [*Picea abies* (L.) Karst] a démontré que la biomasse racinaire ne semblait pas être affectée par une simulation de période de sécheresse, ce qui pouvait être dû à certaines mycorhizes nécessaires à l'absorption de l'eau qui elles sont plus résistantes que les racines face aux sécheresses (Nilsen et al. 1998, Schall et al. 2012). Il est aussi connu que les mycorhizes ont une plus grande surface d'absorption de l'eau comparativement aux racines fines seules des arbres (Fortin et al. 2008). Ainsi, les mycorhizes pourraient jouer un rôle important dans la fonction d'absorption de l'eau et pourraient être responsables de la grande résistance de l'épinette noire face à cette simulation de sécheresse.

Lors de l'excavation, aucune RP récoltée n'atteignait l'extérieur des zones d'exclusion de pluie. Cependant, une seule RP par arbre a été récoltée et en moyenne, une épinette noire en possède environ huit (Krause et Morin 2005). Il est donc possible que des racines non récoltées atteignent l'extérieur des zones d'exclusion. Rappelons que les toiles ne faisaient que 9,6 m² ce qui signifie qu'une racine de plus de 4,8 m de long pourrait potentiellement sortir des zones d'exclusion et assurer l'approvisionnement en eau (figure 1). Une possible réaction des racines aurait été une croissance en longueur accentuée durant le traitement de sécheresse. Par contre, la

méthodologie utilisée afin d'estimer la croissance en longueur présentait une limite de faisabilité. L'analyse a été réalisée le long des racines jusqu'à un diamètre du xylème de 5 mm. Ainsi, c'est environ 15 % de la longueur totale des RP qui n'a pas été analysée pour la croissance en longueur. Il n'est donc pas possible d'affirmer ou d'infirmer si les RP ont eu une période d'augmentation d'élongation durant le traitement. Ainsi, l'hypothèse selon laquelle les racines auraient investi de l'énergie dans la croissance en longueur dans le but d'atteindre une ressource en eau n'a donc pu être vérifiée. L'étude de la croissance en longueur des RP a toutefois permis l'avancement des connaissances sur le système racinaire de l'épinette noire. On observe dans la figure 9 une différence dans l'âge et le taux de croissance des RP. Il est connu que l'épinette noire a un système racinaire de surface et qu'à maturité, il peut initier des racines adventives (Stanek 1961, Viereck et Johnston 1990). Lors de l'initiation de racines adventives, un système racinaire est normalement déjà en place et efficace pour l'acquisition des ressources ce qui fait en sorte que l'arbre peut fournir beaucoup d'énergie dans la croissance des racines adventives (Krause, communication personnelle). Contrairement, lors de l'initiation des premières racines du système racinaire, les ressources sont limitées ainsi que l'énergie à investir dans la croissance racinaire (Krause, communication personnelle). Ce qui pourrait expliquer le fait que les arbres stressés composés de jeunes RP aient un fort taux de croissance (14.3 cm par an) contrairement aux témoins, composés de RP plus vieilles (7.0 cm par an) (figure 9 et figure 10). Le fait qu'en moyenne les témoins aient des RP plus âgées que les arbres stressés

ne serait qu'un hasard. De plus, il est connu que pour certaines espèces d'arbres comme le pin rouge (*Pinusresinosa* Ait.), l'élongation racinaire est limitée à un certain nombre d'années ainsi, l'extension maximale est atteinte entre 15 et 20 ans (Fayle 1975). L'élongation racinaire de l'épinette noire ne semble cependant pas suivre cette tendance. Certaines RP ont atteint leur extension maximale après 24 et 59 ans tandis que d'autres racines âgées d'environ 100 ans poursuivaient toujours leur élongation (figure 9). Selon Krause 2005, plus de 93 % de la longueur des racines de l'épinette noire prend place dans les premières 10 années de croissance. Il faut cependant prendre en considération que leur échantillonnage s'arrêtait à un diamètre de 2 cm. En appliquant cette limite à nos données, on observe que seulement 24,8 % de la longueur totale des racines principales est considérée et donc, que 75,2 % des RP est de diamètre inférieur à 2 cm. En considérant la totalité de la longueur des RP, ce n'est que 20 % de la RP qui est installée après les dix premières années de croissance.

4.2 PRODUCTION RACINAIRE

4.2.1 PRODUCTION À L'EXTÉRIEUR DES ZONES D'EXCLUSION

Trop peu de racines se trouvaient à l'extérieur des zones d'exclusion de plus, puisqu'elles provenaient toutes d'un même arbre, il n'était pas possible d'en faire l'analyse statistique. Alors, l'hypothèse selon laquelle les parties des racines des arbres stressés se trouvant à l'extérieur des zones

d'exclusion auraient une production racinaire plus importante n'est donc pas retenue pour les racines récoltées.

4.2.2 PRODUCTION EN PROFONDEUR

Les résultats de cette étude ont démontré que, pendant le traitement, les arbres stressés ont produit moins de ramifications en profondeur que les arbres témoins (figure 12 A). Cependant, avant même que le traitement ne soit appliqué, les arbres stressés avaient déjà moins de ramifications profondes en place que les témoins (figure 12 B). Le fait de produire moins de ramifications en profondeur ne peut donc pas être lié au traitement et est donc probablement dû aux conditions environnementales ou au développement naturel du système racinaire de l'épinette noire. Un stress hydrique provoque chez certaines plantes la production des ramifications plus en profondeur, là où le taux d'humidité est plus important ce qui selon les résultats obtenus (Hendrick et Pregitzer 1996, Konôpka et Lukac 2013, Persson et al. 1995), n'a pas semblé être le cas pour l'épinette noire. Il est cependant à considérer que l'épinette noire a un système racinaire de surface avec quelques racines verticales plus profondes qui sont rarement fonctionnelles (Strong et Roi 1983). Lorsqu'il y a accumulation du sol, l'épinette noire est même reconnue pour initier de nouvelles racines plus en surface (Stanek 1961, Viereck et Johnston 1990). L'hypothèse selon laquelle la production de ramifications dans l'horizon minéral est une solution dans le but de trouver plus d'eau en cas de stress hydrique chez l'épinette noire n'est

pas soutenue. Par contre, il est connu que l'épinette noire peut avoir une racine pivotante qui elle peut être un peu plus profonde que le reste du système racinaire de l'épinette noire (Strong et Roi 1983). Cette racine pivotante n'a pas été étudiée. Ainsi, peut-être que les arbres stressés ont investi de l'énergie dans la production de ramifications sur cette racine plus profonde. Cependant, il est à noter que la racine pivotante de l'épinette noire n'est souvent pas maintenue en vie et est quelques fois absente chez l'arbre mature (Strong et Roi 1983, Viereck et Johnston 1990).

4.3 MORTALITÉ DES RACINES FINES DE SURFACE

Les résultats obtenus ont démontré que les racines fines (1-2 mm) en surface sont plus importantes chez les arbres stressés que chez les témoins (figure 13 A). Si on y inclut l'observation du faible nombre de racines mortes, cela indique que le traitement n'a pas induit une mortalité plus importante de racines fines chez les arbres stressés. Cependant, le traitement de stress hydrique n'a pas induit une différence de production plus importante chez les arbres stressés non plus puisqu'avant le traitement, les arbres stressés avaient déjà plus de racines en surface (figure 12 B). En s'intéressant aux ordres racinaires, les ordres 3 et 4 sont significativement différents entre les arbres stressés et les témoins (figure 14) puisque ces ordres sont composés presque qu'exclusivement de racines fines (1-2 mm) avec une fonction potentielle d'absorption de l'eau et des nutriments (figure 14). Le fait de maintenir en vie les racines fines de surface impose une forte demande en

carbone lors de sécheresse. Pour cette raison, certaines espèces vont délaissier les ramifications fines de surface sous ces conditions (Konôpka et Lukac 2013, Konôpka et al. 2007). Normalement, ce sont les racines fines (0-2 mm) qui sont les plus affectées par la mortalité (turn over) (Gaudinski et al. 2010, Joslin et al. 2006). De plus, cette mortalité varie aussi selon l'ordre racinaire des racines fines (0-2 mm) (Pregitzer et al. 2002, Wang et al. 2006). Puisque les racines fines sont plus sensibles à la mortalité, on pouvait donc s'attendre à retrouver moins de racines fines en surface chez les arbres stressés. De plus, une étude sur l'épinette noire qui s'intéressait à la biomasse racinaire produite selon différents drainages de sol a démontré que la biomasse racinaire du sol avec le meilleur drainage, et donc le plus sec, avait une production racinaire moins importante en surface (John et al. 2012). Alors, puisque les arbres stressés ont plus de ramifications en surface des catégories de diamètre et d'ordres susceptibles à la mortalité que les témoins, nous infirmons l'hypothèse selon laquelle l'épinette noire, en cas de sécheresse, laisse mourir ses racines fines de surface. Peut-être que l'épinette noire répond à une sécheresse comme le font certaines espèces d'agrumes qui maintiennent vivantes leurs ramifications de surface de façon à avoir un système racinaire pleinement fonctionnel lors des prochaines pluies (Eissenstat et al. 1996, Kosola et Eissenstat 1994). Il est à noter, cependant, qu'il s'agit d'une adaptation d'une espèce qui fait souvent face à des épisodes sécheresses, ce qui n'est pas le cas de l'épinette noire.

4.4 LIMITES DE L'ÉTUDE ET PERSPECTIVE

Certains aspects non étudiés sont à considérer. Par exemple, le mouvement de l'eau dans le sol est lié aux différences de potentiel hydrique. L'eau se déplace d'un endroit où le potentiel hydrique est plus élevé vers un endroit où le potentiel est moins élevé (Hopkins 2003). Il est donc fort probable qu'une certaine quantité d'eau présente dans le sol à l'extérieur des zones d'exclusion (haut potentiel hydrique) se soit déplacée jusqu'à l'intérieur de ces zones (faible potentiel hydrique). Puisque plusieurs racines se trouvaient près de ces limites, il est possible qu'elles aient eu accès à une certaine quantité d'eau. Cependant, le problème n'est pas simplement de savoir la quantité de ramifications ayant accès à de l'eau, mais aussi de savoir la quantité ou la biomasse racinaire ayant accès à l'eau nécessaire afin d'hydrater convenablement une épinette noire mature. Sachant qu'une épinette noire a en moyenne 8 racines principales, c'est environ 12,5 % du système racinaire qui a été récolté pour chacun des arbres (Krause et Morin 2005). Une vérification des données des dendromètres installés sur les arbres d'études a démontré que la récolte des RP n'a induit aucun impact important au niveau de la croissance radiale du tronc (données non présentées). Ce qui laisse croire que la quantité de racines prélevées n'était pas suffisante afin d'induire un manque d'eau qui se traduirait normalement par une diminution de la croissance radiale. On pourrait donc supposer qu'une faible portion des racines de l'épinette noire soit suffisante afin de l'hydrater convenablement. De plus, le système de toiles d'exclusion n'avait

aucun impact sur l'humidité de l'air comparativement à une sécheresse naturelle qui elle, peut grandement la diminuer. De ce fait, la simulation de sécheresse avait un moins fort impact sur le continuum sol-plante-atmosphère qu'une sécheresse naturelle. Le continuum sol-plante-atmosphère est lié au principe qui alimente le mouvement de l'eau du sol (haut potentiel hydrique) vers l'atmosphère (endroit à potentiel hydrique plus faible) (Hopkins 2003). C'est le faible potentiel hydrique de l'atmosphère qui crée en partie la tension qui tire l'eau dans la plante à partir du sol (Hopkins 2003). Il est donc possible que l'air étant ainsi plus humide dans le traitement comparativement à une sécheresse naturelle exerçait un potentiel hydrique plus haut. Ainsi, l'eau des arbres était moins fortement attirée vers l'air ce qui fait en sorte que la demande au niveau racinaire était elle aussi moins importante. Peut-être alors, que ce phénomène aurait pu diminuer les impacts de la sécheresse. Ensuite, puisque les toiles étaient disposées sous la canopée, les aiguilles des arbres étaient en contact direct avec l'eau de pluie. Belien (2015) a donc aussi testé si les semis d'épinette noire étaient aptes à l'absorption foliaire. L'expérience a révélé que les semis ne pouvaient pas absorber l'eau par leurs parties aériennes, mais il n'est toujours pas connu si les épinettes noires matures en sont capables. Des études plus approfondies restent toutefois nécessaires afin de tester ces hypothèses.

5 CONCLUSION

Le traitement de simulation de sécheresse qui a été appliqué de 2010 à 2012 en forêt boréale n'a pas affecté la quantité de ramifications ainsi que leur biomasse chez les épinettes noires matures. Nous n'avons pas mesuré de mortalité des ramifications fines (1-2 mm) qui normalement sont très sensibles au stress hydrique (Konôpka et Lukac 2013, Konôpka et al. 2007). L'étude n'a pas permis de vérifier si le stress hydrique avait influencé l'élongation des racines principales ou de leurs ramifications puisque l'approche méthodologique utilisée par la dendrochronologie ne le permettait pas. Malgré le fait qu'un faible pourcentage de ramifications atteignait l'extérieur des zones d'exclusion, il est difficile de déterminer si cette proportion était suffisante pour hydrater quotidiennement les arbres stressés afin qu'ils puissent poursuivre leur cycle de contraction et d'expansion, spécialement quand seulement ~ 12,5 % du système racinaire a été étudié. Seule la croissance radiale laisse voir l'impact du stress avec une augmentation de 87,4 % pendant les trois années de traitement aux extrémités distales des RP, ce qui pourrait aider au transport de l'eau. L'ensemble des données récoltées supporte l'affirmation que l'épinette noire est une espèce très résistante face à la sécheresse. Des études investiguant le système racinaire entier ainsi que leurs associations avec des mycorhizes seront cependant nécessaires afin d'en apprendre davantage sur cette résistance à la sécheresse de l'épinette noire. Malgré le fait que les résultats n'ont pas permis de percevoir l'impact de la simulation de sécheresse sur le

systeme racinaire des arbres traités, l'étude a toutefois permis l'avancement de nouvelles connaissances sur le systeme racinaire de l'épinette noire. L'étude de RP entières a permis de démontrer qu'environ 20 % de la longueur totale d'une RP s'installait dans les 10 premières années de croissance.

6 RÉFÉRENCES

- Abrams, M.D. 1990 Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree physiology*, 7 (1-2-3-4), 227-238.
- Alten, H.V. 1909 Wurzelstudien. *Bot. Z.* 67: 184-198.
- Balducci, L., Deslauriers, A., Giovannelli, A., Rossi, S. et Rathgeber, C.B.K. 2013 Effects of temperature and water deficit on cambial activity and woody ring features in *Picea mariana* saplings. *Tree physiology*, 33 (10), 1006-1017.
- Belien, E. 2015 Wood formation and physiology of mature black spruce (*Picea mariana* (MILL.) BSP) subjected to rain exclusion in the field. Thèse de doctorat, Université du Québec à Chicoutimi, Saguenay, 119 p.
- Belien, E., Rossi, S., Morin, H. et Deslauriers, A. 2012 Xylogenesis in black spruce subjected to rain exclusion in the field¹¹ This article is one of a selection of papers from the 7th International Conference on Disturbance Dynamics in Boreal Forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 42 (7), 1306-1315.
- Belien, E., Rossi, S., Morin, H. et Deslauriers, A. 2014 High-resolution analysis of stem radius variations in black spruce [*Picea mariana* (Mill.) BSP] subjected to rain exclusion for three summers. *Trees*, 28 (5), 1257-1265.
- Boden, S., Kahle, H.P., Wilpert, K. et Spiecker, H. 2014 Resilience of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) growth to changing climatic conditions in Southwest Germany. *Forest ecology and management*. 315:12-21.
- Brooks, J.R., Flanagan, L.B. et Ehleringer, J.R. 1998 Responses of boreal conifers to climate fluctuations: indications from tree-ring widths and carbon isotope analyses. *Canadian Journal of Forest Research*, 28 (4), 524-533.
- Brunner, I., Herzog, C., Dawes, M.A., Arend, M. et Sperisen, C. 2015 How tree roots respond to drought. *Frontiers in plant science*, 6:547
- Burke, E.J., Brown, S.J. et Christidis, N. 2006 Modeling the Recent Evolution of Global Drought and Projections for the Twenty-First Century with the Hadley Centre Climate Model. *Journal of Hydrometeorology*, 7 (5), 1113-1125.
- Coutts, M.P. et Lewis, G.J. 1983 When is the structural root system determined in Sitka spruce? *Plant and Soil*, 71 (1-3), 155-160.

Danjon, F., Fourcaud, T. et Bert, D. 2005 Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster*. *The New Phytologist*, 168 (2), 387-400.

Drew, D.M. et Downes, G.M. 2009 The use of precision dendrometers in research on daily stem size and wood property variation: A review. *Dendrochronologia*, 27, 159-172.

Eissenstat, D.M., Espeleta, J.F. et Whaley, E.L. 1996 Responses of the Fine Roots of Citrus to Dry Surface Soil. *HortScience*, 31 (4), 577.

Fayle, D.C.F. 1975 Extension and Longitudinal Growth During the Development of Red Pine Root Systems. *Canadian Journal of Forest Research*, 5 (1), 109-121.

Fayle, D.C.F. 1968 Radial growth in tree roots. University of Toronto, Toronto, Ont. Tech. Rep. No. 9.

Fortin, J.A., Piché, Y. et Plenchette, C. 2008 Les mycorhizes : la nouvelle révolution verte, Édition multimondes, Québec, 138 p.

Gaudinski, J.B., Torn, M.S., Riley, W.J., Dawson, T.E., Joslin, J.D. and Majdi, H. 2010 Measuring et modeling the spectrum of fine-root turnover times in three forests using isotopes, minirhizotrons, and the Radix model. *Global Biogeochemical Cycles*, 24 (3), n/a-n/a.

Gregory, R.A. et Wilson, B.F. 1968 A comparison of cambial activity of white spruce in Alaska and New England. *Canadian Journal of Botany*, 46, 733-734.

Hendrick, R.L. et Pregitzer, K.S. 1996 Temporal and depth-related patterns of fine root dynamics. *Journal of Ecology*, 84 (2), 167.

Holmes, R.L. 1983 Computer-Assisted Quality Control in Tree-Ring Dating and Measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 1983 (43), 51-67.

Hopkins, W.G. 2003 *Physiologie végétale*.

JMP Version 10. SAS Institute Inc., Cary, NC, 1989-2007.

John, E.M., Kurt, H.J., Debby, C.B. and Moira, C. 2012 Fine and coarse root parameters from mature black spruce displaying genetic \times soil moisture interaction in growth. *Canadian Journal of Forest Research*, 42 (11), 1926-1938.

Joslin, J.D., Gaudinski, J.B., Torn, M.S., Riley, W.J. et Hanson, P.J. 2006 Fine-root turnover patterns and their relationship to root diameter and soil depth in a ¹⁴C-labeled hardwood forest. *New Phytologist*, 172 (3), 523-535.

Joslin, J.D. et Wolfe, M. 1998 Impacts of Water Input Manipulations on Fine Root Production and Mortality in a Mature Hardwood Forest. *Plant and Soil*, 204 (2), 165-174.

Konôpka, B. et Lukac, M. 2013 Moderate drought alters biomass and depth distribution of fine roots in Norway spruce. *Forest Pathology*, 43 (2), 115-123.

Konôpka, B., Noguchi, K., Sakata, T., Takahashi, M. et Konôpková, Z. 2007 Effects of simulated drought stress on the fine roots of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) in a plantation forest on the Kanto Plain, eastern Japan. *Journal of Forest Research*, 12 (2), 143-151.

Kosola, K.R. et Eissenstat, D.M. 1994 The fate of surface roots of citrus seedlings in dry soil. *Journal of Experimental Botany*, 45 (11), 1639-1645.

Kotowska, M.M., Hertel, D., Rajab, Y.A., Barus, H., and Schuldt, B. 2015 Patterns in hydraulic architecture from roots to branches in six tropical tree species from cacao agroforestry and their relation to wood density and stem growth. *Front. Plant Sci.* 6:191. doi: 10.3389/fpls.2015.00191

Krause, C. et Eckstein, D. 1993 Dendrochronology of roots. *Dendrochronologia*, 11, 9-23.

Krause, C. et Morin, H. 1995 Changes in radial increment in stems and roots of balsam fir [*Abies balsamea* (L.) Mill.] after defoliation spruce budworm. *The Forestry Chronicle*, 71 (6), 747-754.

Krause, C. et Morin, H. 1999 Tree-ring patterns in stems and root systems of black spruce (*Picea mariana*) caused by spruce budworms. *Canadian Journal of Forest Research*, 29 (10), 1583-1591.

Krause, C. et Morin, H. 2005 Adventive-root development in mature black spruce and balsam fir in the boreal forests of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 35 (11), 2642-2654.

Lamhamedi, M.S. et Bernier, P.Y. 1994 Ecophysiology and field performance of black spruce (*Picea mariana*): a review. *Annales des Sciences Forestières* 51(6):529-551.

Matias, L. Gonzalez-Diaz, P. Jump, A.L. 2014 Larger investment in roots in southern range-edge populations of Scots pine is associated with increased growth and seedling resistance to extreme drought in response to simulated climate change, *Environmental and Experimental Botany*, 105: 32–38

Mattheck, C. et Breloer, H. 1992 The root cross-section as a record of load history. *Allgem Forst Jagtz* 168:142–145.

Mattson, W.J. 1985 Role of host plants in the population dynamics of spruce budworm research. Edited by C. J. Sander, R. W. Stark, E. J. Mullins, and J. Murphy. Canadian Forest Service, Ottawa Ont. pp. 124-125.

Moser, B., Kipfer, T., Richter, S., Egli, S. et Wohlgemuth, T. 2014 Drought resistance of *Pinus sylvestris* seedlings conferred by plastic root architecture rather than ectomycorrhizal colonisation. *Annals of forest science*. 72:303-309.

Munir, T.M., Perkins, M., Kaing, E. et Strack, M. 2015 Carbon dioxide flux and net primary production of boreal treed bog: Responses to warming and water-table-lowering simulations of climate change. *Biogeosciences*. 12,1091-1111.

Niinemets, Ü. 2010 Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*, 260 (10), 1623-1639.

Nilsen, P., Børja, I., Knutsen, H. et Brean, R. 1998 Nitrogen and drought effects on ectomycorrhizae of Norway spruce [*Picea abies* L.(Karst.)]. *Plant and Soil*, 198 (2), 179-184.

Osonubi, O. et Davies, W.J. 1981 Root Growth and Water Relations of Oak and Birch Seedlings. *Oecologia*, 51 (3), 343-350.

Parent, G., Boulay, E. et Fortin, C. 2012 Ressources et industries forestières. Portrait statistique Édition 2012. Ministère des ressources naturelles et de la faune du Québec.

Parmesan, C. 2006 Ecological et Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637-669.

Peng, C., Ma, Z., Lei, X., Zhu, Q., Chen, H., Wang, W., Liu, S., Li, W., Fang, X. et Zhou, X. 2011 A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature Clim. Change*, 1 (9), 467-471.

Persson, H., Fircks, Y., Majdi, H. et Nilsson, L. 1995 Root distribution in a Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stand subjected to drought and ammonium-sulphate application. *Plant and Soil*, 168-169 (1), 161-165.

Plummer, D.A., Caya, D., Frigon, A., Côté, H., Giguère, M., Paquin, D., Biner, S., Harvey, R. et de Elia, R. 2006 Climate and Climate Change over North America as Simulated by the Canadian RCM. *Journal of Climate*, 19 (13), 3112-3132.

Polomski, J. et Kuhn, A.J. 1998 Wurzelsysteme. Birmensdorf: Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft.

Pregitzer, K.S., DeForest, J.L., Burton, A.J., Allen, M.F., Ruess, R.W. et Hendrick, R.L. 2002 Fine Root Architecture of Nine North American Trees. *Ecological Monographs*, 72 (2), 293-309.

Rinntech. TSAP-Win, Version 4.64. <http://www.rinntech.de/content/view/17/48/lang,english/index.html> (Consulté le 01.04.14).

Schall, P., Lödige, C., Beck, M. et Ammer, C. 2012 Biomass allocation to roots and shoots is more sensitive to shade and drought in European beech than in Norway spruce seedlings. *Forest Ecology and Management*, 266 (0), 246-253.

Scherrer, B. 2007 Biostatistique, Volume 1, 2^e édition. Les Éditions de la Chenelière inc., Montréal, 816 p.

Schweingruber, F.H., Albrecht, H., Beck, M., Hessel, J., Joos, K., Keller, D., Kontic, R., Lange, K., Niederer, M., Nippel, C., Spang, S., Spinnler, A., Steiner, B. et Winkler-Seifert, A. 1986 Abrupte Zuwachsschwankungen in Jahrringabfolgen als Ökologische Indikatoren. *Dendrochronologia*, 125-183.

Stanek, W. 1961 NATURAL LAYERING OF BLACK SPRUCE IN Northern Ontario. *The Forestry Chronicle*, 37 (3), 245-258.

Steele, S.J., Gower, S.T., Vogel, J.G. et Norman, J.M. 1997 Root mass, net primary production and turnover in aspen, jack pine and black spruce forests in Saskatchewan and Manitoba, Canada. *Tree physiology*, 17 (8/9), 577-587.

Stokes, M.A. et Smiley, T.L. 1968 An introduction to tree-ring dating. University of Chicago, Chicago, Ill.

Strasburger, E. 1978 Lehrbuch des Botankik. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart and New York.

Strong, W.L. et Roi, G.H.L. 1983 Root-system morphology of common boreal forest trees in Alberta, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 13 (6), 1164-1173.

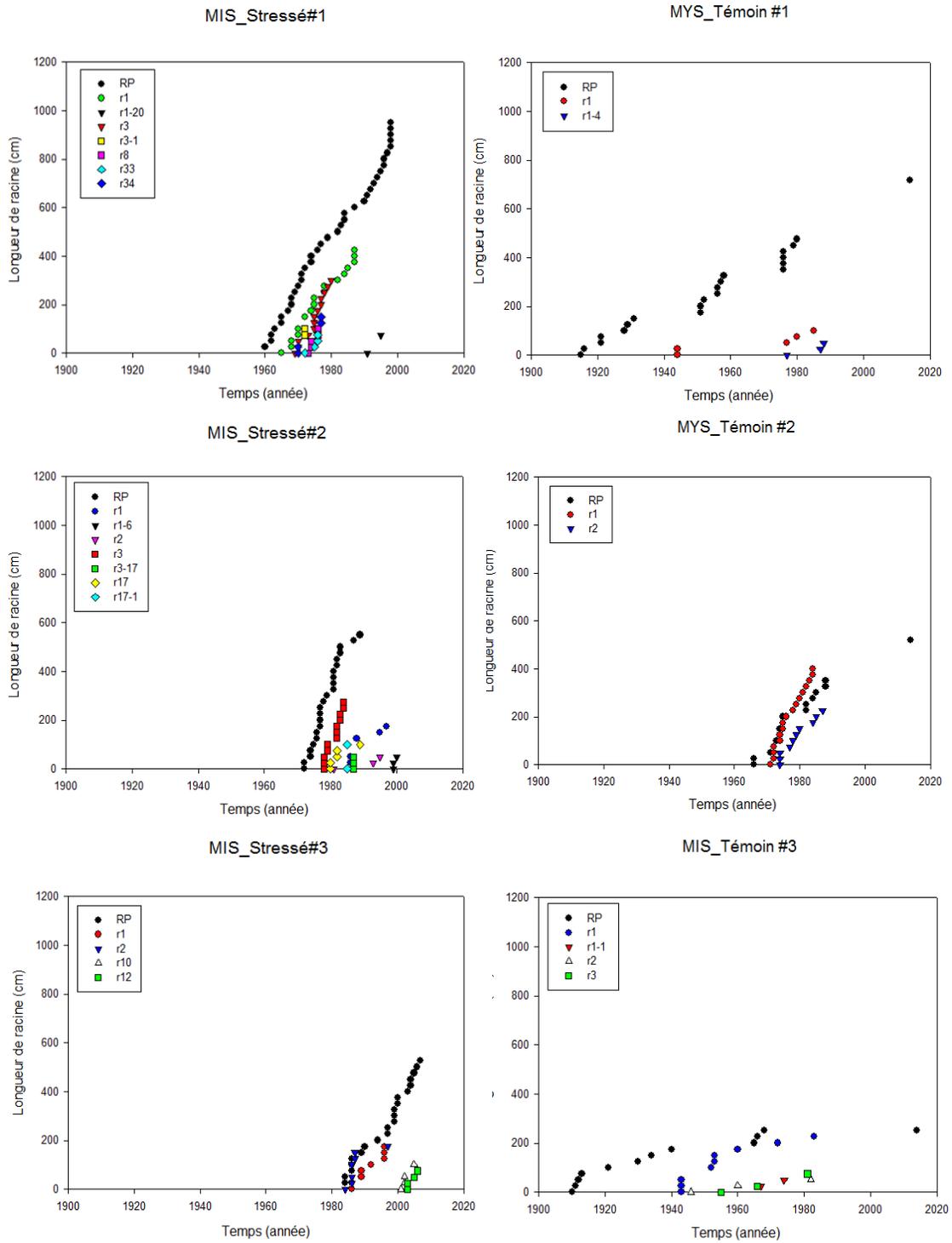
Viereck, L.A. et Johnston, W.F. 1990 Black spruce. In *Silvics of North America*. Vol 1, Conifers. U.S. Dep. Agric. Handb. 654.

Vogt, K.A., Publicover, D.A., Bloomfield, J., Perez, J.M., Vogt, D.J. et Silver, W.L. 1993 Belowground responses as indicators of environmental change. *Environmental and Experimental Botany*, 33 (1), 189-205.

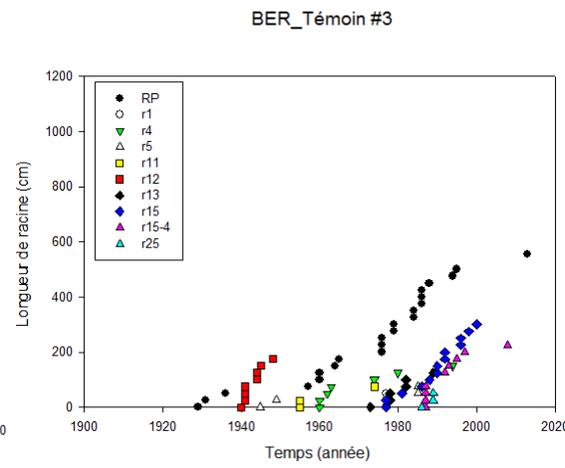
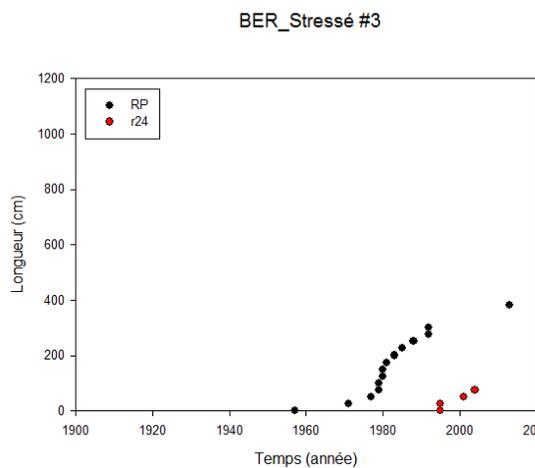
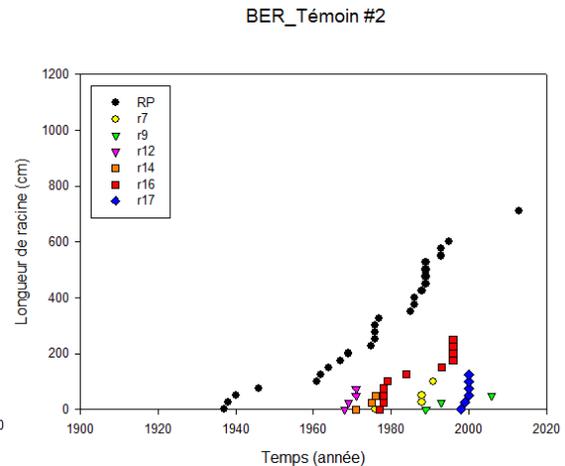
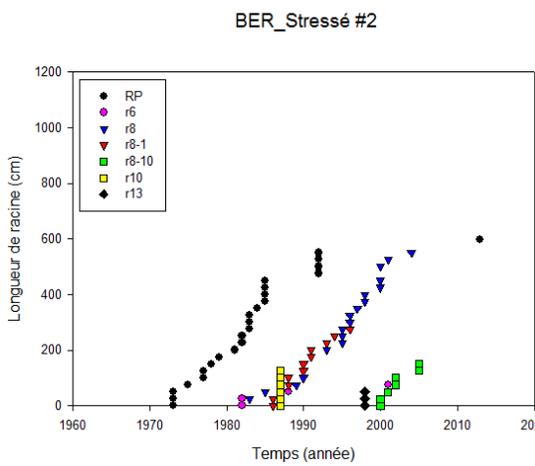
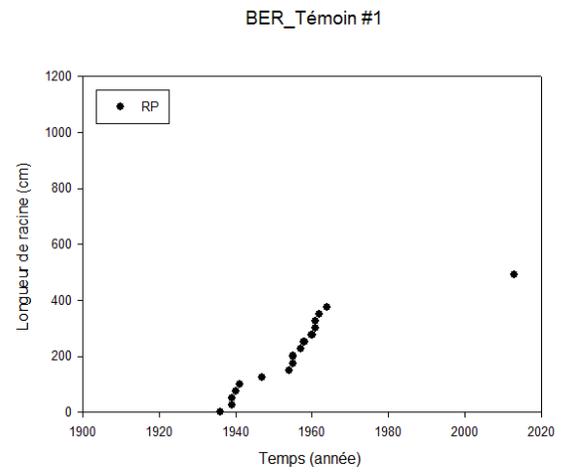
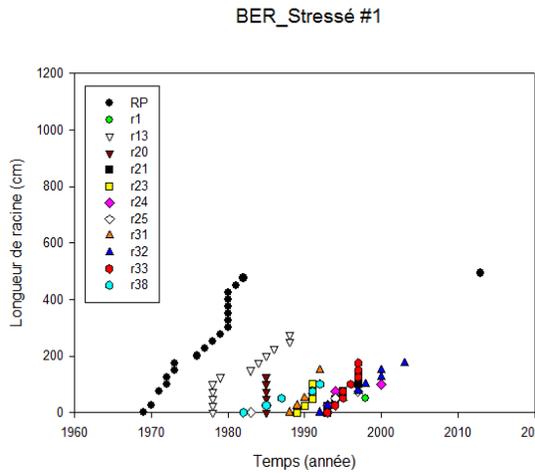
Wang, Z., Guo, D., Wang, X., Gu, J. et Mei, L. 2006 Fine root architecture, morphology, and biomass of different branch orders of two Chinese temperate tree species. *Plant and Soil*, 288 (1-2), 155-171.

Weber, K. et Mattheck, H. 2005 The double nature of the root plate. *Allgem Forst-und Jagtz* 176:77–85.

7 ANNEXE 1



Élongation racinaire des RP (cercles noirs) de MIS avec leurs ramifications longues d'au moins 50 cm.



Élongation racinaire des RP (cercles noirs) de BER avec leurs ramifications longues d'au moins 50 cm. Les arbres stressés 306 et 312 n'ont pas la même échelle de temps afin de mieux faire ressortir les données.

