

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

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

par

Audrey Turcotte

Analyse intra-annuelle des fluctuations radiales des tiges et des racines adventives de
l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.).

11 MAI 2007

RÉSUMÉ

Les fluctuations radiales des tissus des tiges et des racines d'épinette noire ont été enregistrées entre août 2004 et octobre 2005 en utilisant des dendromètres à pointe automatiques pour déterminer si le retour des fonctions hydriques normales limite le début de la croissance cambiale secondaire. En divisant les fluctuations radiales des tissus en phases de contraction, d'expansion et d'accroissement, des cycles de déshydratation et réhydratation des tissus furent définis. L'amplitude et la durée de chaque phase et des cycles complets ont été mesurées. Les cycles furent classifiés selon quatre critères : leur durée, le moment d'apparition de chacune de leurs phases dans la journée, leur origine théorique en fonction de la température et leur phase d'accroissement positive (augmentation du rayon) ou négative (diminution du rayon). Cette classification a permis de séparer les variations radiales annuelles des arbres en cinq périodes : 1) période de stabilité du rayon après la saison de croissance, 2) période de contraction hivernale des tissus sous l'influence des températures froides, 3) période de réhydratation où le rayon augmentait rapidement jusqu'à atteindre celui de l'automne précédent, 4) période de stabilité du rayon avant la croissance et 5) période de croissance. Les périodes 1 et 4 présentaient les mêmes types de cycles, en proportions semblables. Durant la période de réhydratation et la période de croissance, l'épaisseur radiale des tissus augmentait de façon distincte. Les conditions environnementales moyennes ont été calculées pour chaque phase de chaque cycle afin d'approfondir l'analyse de la période printanière précédant l'éveil cambial (périodes 3, 4 et 5). Les corrélations entre l'amplitude des trois phases du cycle et les variables environnementales ont été étudiées. L'humidité relative, la température de l'air et la radiation solaire, trois variables impliquées dans la transpiration des arbres, influençaient l'amplitude des fluctuations de façon croissante, de la période de réhydratation (période 3) à la période de croissance (période 5). L'effet des précipitations sur l'amplitude des phases de contraction et d'accroissement augmentait aussi de la période 3 à la période 5, à mesure que l'eau de la fonte des neiges était utilisée. La réhydratation printanière a duré 50 jours. Le retour des fluctuations radiales estivales normales précédait le moment de l'éveil cambial de plus de trois semaines. Sur le site, l'éveil cambial de l'épinette noire n'était pas limité par la réhydratation complète des tissus ni par le retour des fonctions hydriques normales, mais vraisemblablement par les températures de l'air comme en témoigne la présence des cycles inversés durant la période précédant la croissance (période 4).

REMERCIEMENTS

Cette étude fut financée par les Fonds québécois sur la nature et les technologies et le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada. L'auteur aimerait remercier M. Hubert Morin, directeur, et Mme Cornelia Krause, codirectrice, pour leur supervision et leur collaboration à la rédaction de ce manuscrit. L'auteur tient aussi à remercier : Annie Deslauriers pour son enseignement en tout ce qui concerne les analyses avec les dendromètres, Sergio Rossi, Roberto Pilli et Carlo DeZan pour leur aide avec la programmation sur le logiciel SAS, Tommaso Anfodillo pour son accueil au *Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-forestali* de l'Université de Padoue, Maxime Thibault-Martel, qui a généreusement fourni les données des analyses histologiques, Miguel Landry pour la correction du manuscrit, ainsi que toute l'équipe du Laboratoire d'écologie végétale de l'UQAC ayant participé au montage du dispositif et à la cueillette de données sur le terrain.

TABLE DES MATIÈRES

Liste des tableaux	vi
Liste des figures	viii
Liste des appendices.	xi
Chapitre I : Introduction	1
Chapitre II : Matériel et méthodes.	6
2.1 Site d'étude	6
2.2 Sélection des arbres	9
2.3 Collecte des données	9
2.4 Données météorologiques	12
2.5 Extraction des cycles et des phases	13
2.6 Association des fluctuations radiales aux données météorologiques	15
2.7 Classification des cycles de fluctuations radiales	16
2.8 Suivi histologique	28
2.9 Séparation du signal annuel en périodes	29
Chapitre III : Résultats	31
3.1 Les fluctuations radiales chez les tiges et les racines	31
3.2 Caractérisation des cycles de fluctuations radiales.	34
3.3 Délimitation de la période de division et d'élargissement radial des cellules du xylème	37
3.4 Séparation du signal annuel en périodes	38
3.5 Fréquence des types de cycles et association avec les cinq périodes	45
3.6 Relations avec les variables environnementales	54

Chapitre IV : Discussion	60
4.1 Les fluctuations de l'épaisseur radiale des tissus des tiges et des racines	60
4.2 Les différents types de cycles de fluctuations radiales	61
4.3 Périodes, types de cycles de fluctuations radiales et variables environnementales	65
Chapitre V : Conclusion	74
Chapitre VI : Références	77
Appendices	83

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Caractéristiques de la pessière noire à mousse étudiée.	7
Tableau 2 : Caractérisation des différents types de cycles observés au cours d'une année	27
Tableau 3 : Analyses de variances comparant l'amplitude totale moyenne des fluctuations radiales entre les tiges et les racines ainsi qu'entre les arbres	31
Tableau 4 : Paramètres mesurés sur les différents types de cycles de fluctuations radiales	36
Tableau 5 : Tableau de contingence où les fréquences des cycles courts et journaliers (COUR + JOUR) et des cycles longs (LONG) sont répertoriées pour les cinq périodes chez les tiges.	46
Tableau 6 : Tableau de contingence où les fréquences des cycles courts et journaliers (COUR + JOUR) et des cycles longs (LONG) sont répertoriées pour les cinq périodes chez les racines.	46
Tableau 7 : Tableau de contingence où les fréquences des cycles normaux (NOR) et des cycles inversés (INV) sont répertoriées pour les cinq périodes chez les tiges.	48
Tableau 8 : Tableau de contingence où les fréquences des cycles normaux (NOR) et des cycles inversés (INV) sont répertoriées pour les cinq périodes chez les racines.	48
Tableau 9 : Tableau de contingence où les fréquences des cycles de transpiration (CT) et des cycles de gel-dégel et de froid (CGD + CF) sont répertoriées pour les cinq périodes chez les tiges.	50
Tableau 10 : Tableau de contingence où les fréquences des cycles de transpiration (CT) et des cycles de gel-dégel et de froid (CGD + CF) sont répertoriées pour les cinq périodes chez les racines.	50

Tableau 11 : Tableau de contingence où les fréquences des cycles avec augmentation du rayon (AR) et des cycles avec diminution du rayon (DR) sont répertoriées pour les cinq périodes chez les tiges. 52

Tableau 12 : Tableau de contingence où les fréquences des cycles avec augmentation du rayon (AR) et des cycles avec diminution du rayon (DR) sont répertoriées pour les cinq périodes chez les racines. 53

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Localisation du site d'étude sim2	8
Figure 2 : Schéma d'une épinette noire équipée d'un dendromètre de tige et d'un dendromètre de racine	11
Figure 3 : Quatre cycles de fluctuations radiales divisés en phases de contraction (1), d'expansion (2) et d'accroissement (3)	13
Figure 4 : Schéma représentant un cycle journalier estival typique (JOUR), d'une durée d'environ 24 heures.	17
Figure 5 : Schéma représentant un cycle long (LONG), d'une durée d'environ 48 heures	18
Figure 6 : Schéma représentant un cycle court (COUR), d'une durée d'environ 12 heures	19
Figure 7 : Schéma représentant un cycle normal (NOR), dont la phase de contraction (1) se produit durant le jour et la phase d'expansion (2) se produit durant la nuit	20
Figure 8 : Schéma représentant un cycle inversé (INV), dont la phase de contraction (1) se produit durant la nuit et la phase d'expansion (2) se produit durant le jour	21
Figure 9 : Schéma représentant des cycles de gel-dégel (CGD), se produisant lorsque la température de l'air oscille autour de $-4,5^{\circ}\text{C}$	23
Figure 10 : Schéma représentant des cycles de froid (CF), se produisant lorsque la température de l'air est inférieure à $-4,5^{\circ}\text{C}$	24
Figure 11 : Schéma représentant des cycles de transpiration (CT), se produisant lorsque la température de l'air est supérieure à $-4,5^{\circ}\text{C}$	25

Figure 12 : Schéma représentant un cycle avec diminution du rayon (DR) et un cycle avec augmentation du rayon (AR)	26
Figure 13 : Séries temporelles de fluctuations radiales mesurées avec les dendromètres pour les 10 épinettes noires, du 1 ^{er} août 2004 au 25 octobre 2005	32
Figure 14 : Dates moyennes du début et de la fin de l'élargissement radial des trachéides du xylème de l'épinette noire en 2004 et en 2005, à sim2	37
Figure 15 : Séparation des variations radiales annuelles mesurées à l'aide de dendromètres en cinq périodes distinctes (5-2004 ; 1-2004 ; 2; 3; 4; 5-2005; 1-2005) chez un arbre représentatif	38
Figure 16 : Changement des cycles de fluctuations entre la période 1-2004 et la période 2..	40
Figure 17 : Exemples de cycles de fluctuations radiales observés pendant 20 jours durant la période 2.	41
Figure 18 : Changement des cycles de fluctuations radiales entre la période 2 et la période 3.	42
Figure 19 : Exemples de cycles de fluctuations radiales observés pendant 20 jours durant la période 5-2005	44
Figure 20 : Fréquence des cycles courts (COUR) et journaliers (JOUR) par rapport aux cycles longs pour les cinq périodes, chez les tiges (a) et les racines (b).	47
Figure 21 : Fréquence des cycles normaux (NOR) par rapport aux cycles inversés (INV) pour les cinq périodes, chez les tiges (a) et les racines (b)	49
Figure 22 : Fréquence des cycles de transpiration (CT) par rapport aux cycles de gel-dégel (CGD) et de froid (CF) pour les cinq périodes, chez les tiges (a) et les racines (b)	51
Figure 23 : Fréquence des cycles avec augmentation du rayon (AR) par rapport aux cycles avec diminution du rayon (DR) pour les cinq périodes, chez les tiges (a) et les racines (b).	53
Figure 24 : Variables environnementales mesurées du 1 ^{er} août 2004 au 25 octobre 2005	56
Figure 25 : Corrélations et intervalles de confiance (5% et 95%) obtenus par échantillonnage <i>bootstrap</i> entre l'amplitude des phases de contraction,	

d'expansion et d'accroissement et les variables environnementales pour les
périodes 3, 4 et 5 59

LISTE DES APPENDICES

Appendice A : Index des abréviations utilisées	82
--	----

CHAPITRE I

INTRODUCTION

Chez les plantes ligneuses, le cambium vasculaire est le méristème qui permet la croissance en diamètre de la tige et la formation d'un tronc. Cependant, la croissance n'est pas le seul phénomène responsable des changements de diamètre des tissus du tronc. Ils sont aussi le résultat d'autres processus, tels que les changements d'hydratation causés par la transpiration ou par la formation de glace dans les tissus (Fritts 1961; Kozlowski and Winget, 1964; Abe and Nakai, 1999, Zweifel and Häsler, 2000).

Durant la saison estivale, les tissus des arbres décrivent des cycles circadiens de contraction et d'expansion caractéristiques. Les tissus se contractent durant la journée, lorsqu'un déficit hydrique se développe, pour reprendre à nouveau de l'expansion durant la nuit, lors de la réhydratation (Pearson, 1924; Kozlowski and Winget, 1964; Dobbs and Scott, 1971; Braekke and Kozlowski, 1975; Kozlowski, 1972; Irvine and Grace, 1997). Même chez les arbres qui profitent de conditions édaphiques optimales, un déficit hydrique quotidien se produit parce que la vitesse d'absorption de l'eau par les racines ne suffit pas à remplacer celle qui est perdue par la transpiration durant le jour (Hergoz *et al.*, 1995). Durant la nuit, les arbres transpirent moins. Le taux d'absorption de l'eau peut donc excéder le taux de transpiration et les réserves hydriques des arbres se renfluent

(Kozlowski and Winget, 1964; Braekke and Kozlowski, 1975; Hergoz *et al.*, 1995). Les fluctuations radiales estivales sont principalement causées par les échanges hydriques entre les tissus du phloème et du xylème, sous l'influence du gradient de potentiel hydrique qui se développe chaque jour dans le xylème avec la transpiration (Dobbs and Scott, 1971; Molz and Klepper 1973; Hergoz *et al.*, 1995). Ce phénomène est bien documenté dans la littérature en ce qui concerne la portion de l'année relative à la saison de croissance, mais peu d'études se sont intéressées aux fluctuations radiales durant les autres saisons (Loris *et al.*, 1999. Améglio *et al.*, 2001; Zweifel and Häsler, 2000).

Les fluctuations radiales des tissus des arbres sont particulièrement évidentes lorsqu'elles sont enregistrées au moyen d'instruments automatiques tels que les dendromètres. Ces instruments de mesure permettent d'enregistrer les fluctuations radiales en continu et peuvent être utilisés sur de longues périodes. Les mesures obtenues avec les dendromètres furent reliées à la physiologie des arbres de plusieurs façons. Elles ont surtout été utilisées pour documenter la croissance secondaire durant la saison active et inférer le moment du début de la croissance (Korstian, 1921; Pearson, 1924; Daubenmire and Deters, 1947; Daubenmire, 1949, 1950; Belyea *et al.*, 1951; Jackson, 1952; Kozlowski and Winget, 1964; Braekke and Kozlowski, 1975; Tardif *et al.*, 2001; Deslauriers *et al.*, 2003b, Rossi *et al.*, 2006), ou encore pour l'étude des phénomènes hydriques prenant place chez les plantes (Zahner *et al.*, 1964; Molz and Klepper, 1973; Milne *et al.*, 1983; Hergoz *et al.*, 1995; Downes *et al.*, 1999; Zweifel, 1999; Zweifel *et al.*, 2000, 2001; Zweifel and Häsler, 2001). Comme les fluctuations radiales du tronc et des racines sont étroitement reliées aux changements du contenu en eau des tissus élastiques, les changements radiaux mesurés par

les dendromètres sont un indicateur valable des relations hydriques prenant place chez les arbres et ce, même en hiver (Molz and Klepper, 1973; Hergoz *et al.*, 1995; Holbrook, 1995; Irvine and Grace, 1997; Loris *et al.*, 1999; Zweifel and Häsler, 2000; Zweifel *et al.*, 2001; Kozlowski, 2002).

En milieu boréal, les tiges et les branches des arbres gèlent en hiver (Sakai and Larcher, 1987). Les tissus élastiques des tiges et des racines des conifères se contractent considérablement lorsque les températures passent sous le point de congélation, puis reprennent rapidement de l'expansion lorsque les températures s'adoucissent (Wiegand, 1906; Winget and Kozlowski, 1964; Lemoine *et al.*, 1999; Loris *et al.*, 1999). Ce phénomène résulte d'un transfert radial d'eau liquide entre les compartiments du phloème et du xylème et longitudinal entre la cime et la souche, sous l'influence de la pression osmotique développée par la formation de cristaux de glace extracellulaires (Sakai, 1982; Jeffrey *et al.*, 1987; Loris *et al.*, 1999; Zweifel, 1999; Zweifel and Häsler, 2000). Les cellules vivantes se déshydratent et perdent leur turgescence, ce qui cause une diminution de l'épaisseur des tissus (Zweifel, 1999; Zweifel and Häsler, 2000). En hiver, les basses températures du sol restreignent l'absorption de l'eau par les racines. Malgré la fermeture de leurs stomates, les conifères perdent inévitablement de l'eau par transpiration cuticulaire et péridermique. Ils subissent donc à long terme des variations saisonnières de leur contenu en eau (Cruziat *et al.*, 2002) et ces changements se répercutent aussi sur l'épaisseur de leurs tissus (Kozlowski and Winget, 1964). La longue période de stress hydrique hivernal ainsi que la réhydratation printanière en sont deux exemples.

Chez les conifères de la zone boréale, l'eau peut être absorbée par les racines dès la fin de l'hiver, bien que les basses températures du sol restreignent la vitesse d'absorption de l'eau (Kramer and Boyer, 1995; Boyce and Lucero, 1999). Plus de 25% de l'eau contenue dans les parois cellulaires des trachéides des conifères demeurerait liquide et mobile à des températures allant jusqu'à -16°C (Owston *et al.*, 1972; Sparks *et al.*, 2000). Chez plusieurs espèces, la contraction hivernale du tronc excède la croissance annuelle et la réhydratation printanière peut être confondue avec l'initiation de la croissance (Winget et Kozlowski, 1964).

La dynamique du recouvrement du flux de sève et sa relation avec le début de la croissance sont des sujets mal documentés chez les conifères de la forêt boréale, comme l'épinette noire. Au Québec, cette essence est la plus convoitée pour les qualités de sa fibre et les particularités de sa croissance sont des éléments essentiels à comprendre. Au début et durant la saison de croissance, le potentiel hydrique du cambium agit comme un régulateur de croissance polyvalent. Promoteur et inhibiteur de l'activité mitotique, le potentiel hydrique du cambium détermine les dimensions radiales atteintes par les cellules dérivées de la cellule initiale fusiforme du cambium et influence la nature de la différenciation. L'eau, en tant que régulateur de la croissance cambiale, semble aussi importante que les phytohormones et les facteurs de transcription (Savidge, 2000). En fait, la variation de la disponibilité de l'eau aurait des effets profonds sur à peu près tous les aspects de la croissance cambiale (Zahner, 1968; Bissing, 1982; Savidge, 1996, 2000; Abe and Nakai, 1999). Compte tenu de l'importance de l'eau pour la division et l'élargissement radial des cellules du xylème, nous émettons l'hypothèse qu'au printemps, la réhydratation complète

des tissus et le retour des fonctions hydriques normales sont des facteurs limitant l'initiation de la croissance. L'objectif de cette étude est de déterminer si le moment où débute l'élargissement radial des cellules du xylème de l'épinette noire correspond avec le retour des fonctions hydriques normales. Afin de répondre à cet objectif, une description des différents types de fluctuations radiales observées chez l'épinette noire durant une année sera élaborée.

CHAPITRE II

MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 Site d'étude

L'étude s'est déroulée dans une placette permanente localisée sur le territoire de la forêt d'enseignement et de recherche de l'Université du Québec à Chicoutimi, au Lac Simoncouche (48°12'55.4'' N, 71°14'35.6'' O), à 25 km au sud-ouest de Chicoutimi (fig. 1), dans la province de Québec, au Canada. Le site, appelé sim2, se trouve dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc, au sud de la zone de répartition de la forêt boréale (Saucier *et al.*, 1998). L'altitude varie entre 350 et 450 m et le relief est montueux (Gagnon, 1989). Le peuplement est composé presque exclusivement d'épinettes noires (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) établies après le passage d'un feu sévère ayant brûlé le territoire en 1922 (Lortie, 1979). La structure d'âge de la cohorte est de type équienne. En 2005, les épinettes noires étaient âgées d'environ 79 ans (tab. 1). Leur hauteur moyenne était de 16,9 m, pour un diamètre à hauteur de poitrine (DHP) de 19,9 cm et un diamètre à la base (DHB) de 26,2 cm (tab. 1). On retrouve également sur le site quelques sapins baumiers (*Abies balsamea* (L.) Mill.), peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides* Michx.) et bouleaux blancs (*Betula papyrifera* Marsh.). Le site fut sélectionné pour sa représentativité d'une pessière noire mésique du centre du Québec. Le sol, en pente légère et bien drainé, repose sur un till (Gagnon, 1989). Il s'agit d'un sol acide (pH 3,4). L'épaisseur de la matière organique varie

entre 10 et 15 cm. La strate herbacée est composée en majeure partie de mousses hypnacées. Le peuplement est périodiquement affecté par la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clemens) et la dernière épidémie a sévit entre 1974 et 1980 (Morin et Laprise, 1990).

Tableau 1 : Caractéristiques de la pessière noire à mousse étudiée

Variable mesurée	Moyenne	Écart-type	n
Hauteur (m)	16,9	2,3	35
Diamètre à la base (DHB) (cm)	26,2	6,3	35
Diamètre à hauteur de poitrine (DHP) (cm)	19,9	3,4	35
Densité des tiges d'épinette noire (nombre de tige/ha)	3000	-	-
Âge des épinettes noires (années)	79	3,7	15
Nombre de cellules produites par année dans les tiges	26,9	9,3	10
Nombre de cellules produites par année dans les racines	28,6	22,3	20

Note : L'âge des arbres a été déterminé par analyse de tige complète incluant la souche. Le nombre de cellules produites par année a été calculé à partir des données histologiques recueillies de 2000 à 2005. Chaque année incluait dix arbres où 3 files cellulaires par échantillon ont été mesurées.

Les moyennes climatiques annuelles suivantes ont été obtenues à partir de 4 années complètes de mesure provenant d'une tour météorologique située à une distance de 1,6 km du site. Le climat de la région est continental, avec des hivers froids et des étés chauds. À l'échelle annuelle, la température de l'air varie presque de 75°C; elle atteint -38,0°C en

hiver et 35,5°C en été. La température moyenne annuelle de l'air est de 1,52°C. La température de l'humus varie entre -1,1°C et 15,0°C, la moyenne annuelle se situant à 4,3°C. Celle du sol minéral varie entre 0,3°C et 12,1°C et la valeur moyenne annuelle est de 4,4°C. Le peuplement reçoit en moyenne 666±68mm de précipitations liquides par année et durant l'hiver, l'épaisseur maximale de la couche de neige atteint 1,12 m.

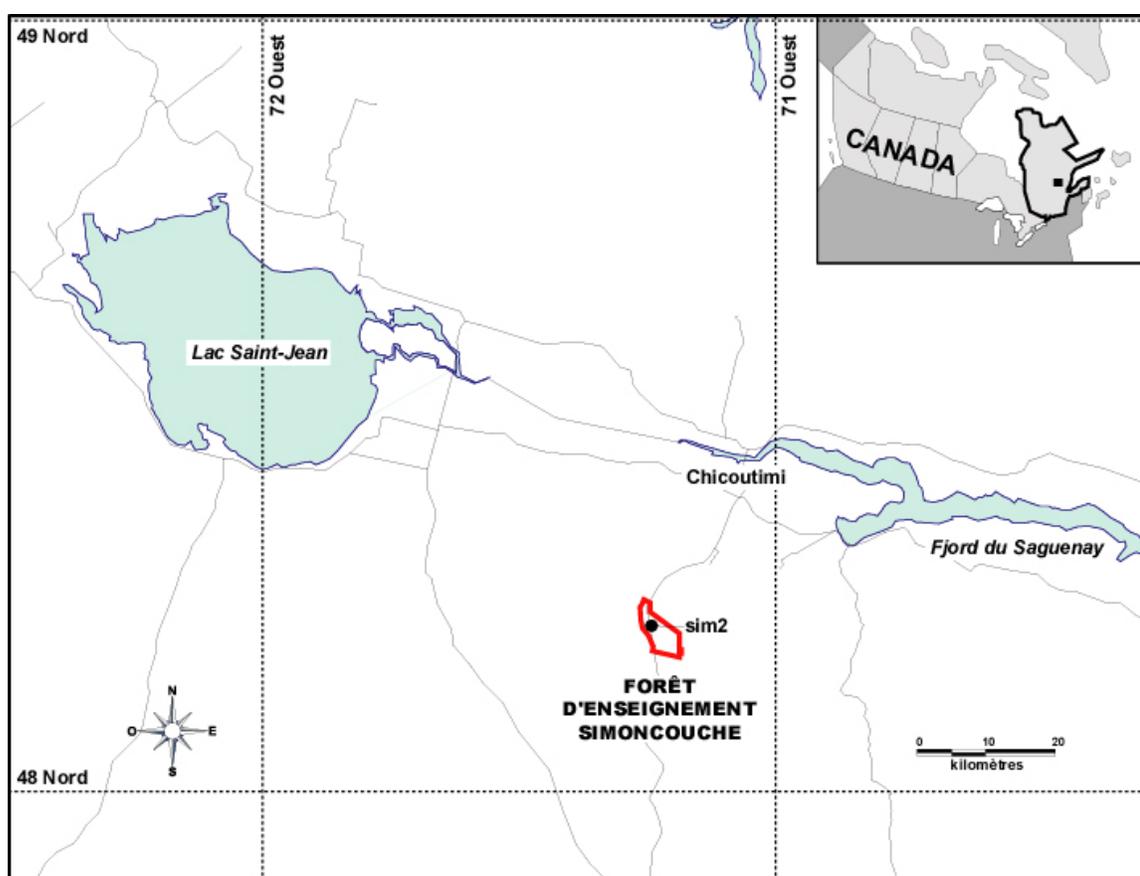


Figure 1 : Localisation du site d'étude sim2

2.2 Sélection des arbres

Une microcarotte a été prélevée au DHP sur 40 arbres pour la sélection préliminaire des arbres. Les cellules des trois derniers cernes de croissance ont été comptées et les arbres qui présentaient un nombre moyen de cellules par cerne similaire furent sélectionnés afin d'obtenir un échantillon d'arbres dont les taux de croissance sont comparables. Dix arbres adultes ont été sélectionnés pour porter des dendromètres à pointe et dix autres pour servir au suivi histologique.

2.3 Collecte des données

Les données obtenues avec les dendromètres peuvent renseigner sur l'état physiologique des arbres (Zweifel and Häsler, 2000), notamment leur statut hydrique. Ils constituent non seulement un outil pour documenter la croissance, mais permettent aussi de suivre la progression des conditions hydriques des arbres tout au long de l'année. Dans cette étude, des dendromètres à pointe automatiques (Agricultural Electronics Corporation, Tucson, Arizona, USA) ont été utilisés pour enregistrer les fluctuations radiales des tiges et des racines d'épinette noire. En comparaison des dendromètres à bandes, ceux-ci permettent de mieux estimer les variations observées à plusieurs endroits différents chez un même arbre (Bormann and Kozlowski, 1962; Kozlowski and Winget, 1964) et peuvent être utilisés au niveau des racines. L'appareil est muni d'un capteur de déplacement linéaire (LVDT), mesurant le déplacement d'une tige métallique sensible pressée contre l'écorce d'un arbre par un contrepoids. Lorsque le tronc prend de l'expansion ou se contracte, la tige sensible est déplacée respectivement vers l'intérieur ou l'extérieur du LVDT, qui traduit ce

déplacement en un signal électrique. La sensibilité de l'appareil est de $0,05\text{mV}\cdot\text{mm}^{-1}$. La tige sensible est faite d'acier inoxydable possédant un coefficient d'expansion linéaire de $17\ \mu\text{m}\cdot\text{m}^{-1}\cdot^{\circ}\text{C}^{-1}$. L'effet des variations thermiques a été considéré comme négligeable, compte tenu de leur faible importance par rapport à l'amplitude des fluctuations mesurées chez les arbres (Winget et Kozlowski, 1965).

Les dendromètres ont été installés sur 10 arbres adultes, chacun portant un dendromètre de tige et un dendromètre de racine (fig. 2). Les dendromètres de racine sont une version du dendromètre de tige modifiée spécifiquement pour l'usage au niveau du système racinaire (Agricultural Electronics Corporation, Tucson, Arizona, USA) et ils fonctionnent avec un LVDT en position verticale. Les dendromètres de tiges furent orientés perpendiculairement à la pente (160° SE) afin d'éviter la présence de bois de réaction. Une partie de l'écorce écailleuse a été retirée afin de fournir une bonne surface de contact avec la pointe. Les dendromètres de racine furent installés sur la racine adventive la plus horizontale à environ 30 cm de distance du tronc. Les dendromètres ont été protégés par des exclos afin d'éviter les perturbations causées par la faune (fig. 2). Pendant l'hiver, les exclos des dendromètres de racines furent remplis de billes de polystyrène expansé afin de reproduire le mieux possible l'isolation offerte par la neige sans entraver le fonctionnement du dendromètre. Les données furent collectées par un acquiiseur de données de type POD AN2 (Agricultural Electronics Corporation, Tucson, Arizona, USA). La saisie automatique des données s'effectuait à toutes les 15 minutes et une moyenne horaire a été calculée. L'étude couvre une période de 451 jours, du 1^{er} août 2004 au 25 octobre 2005.

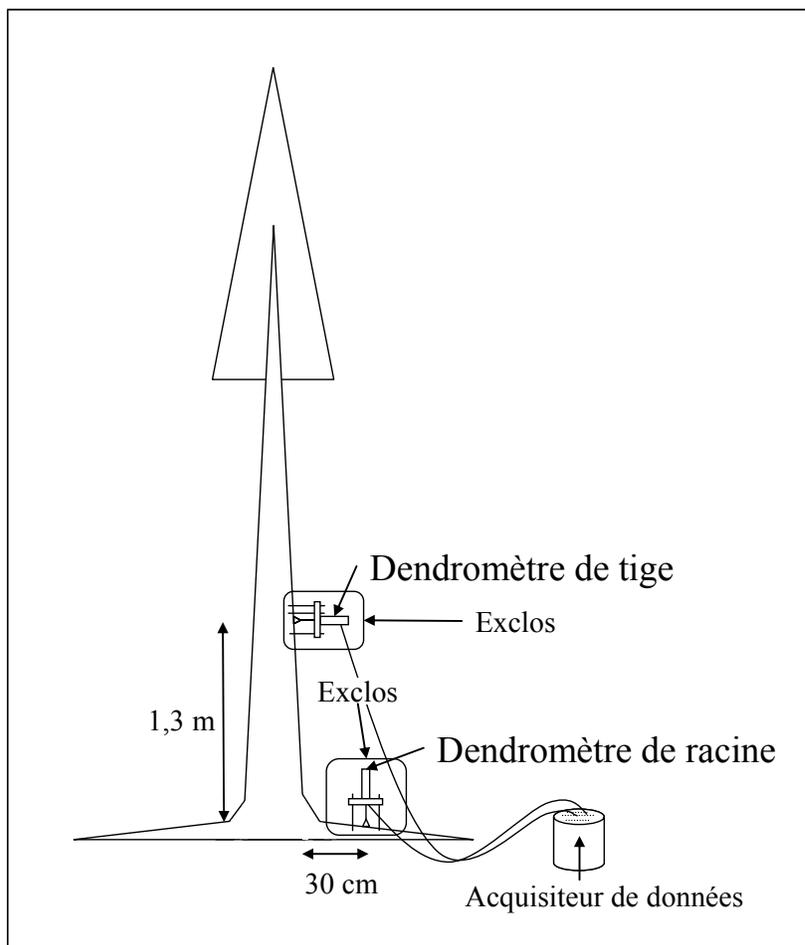


Figure 2 : Schéma d'une épulette noire équipée d'un dendromètre de tige et d'un dendromètre de racine.

2.4 Données météorologiques

Une tour météorologique de 10m (Universal 10m Instrument Tower UT30, Campbell Scientific Canada corp.) a été installée dans une trouée artificielle de 15 m de diamètre, créée à une distance de 40 m du site. Les données météorologiques et les données provenant des dendromètres ont été enregistrées au même endroit, afin de favoriser la qualité des analyses statistiques subséquentes. Cette tour était équipée d'un module de mesure et de contrôle de données autonome (Datalogger CR10X) et de plusieurs capteurs. Les variables environnementales mesurées étaient la température moyenne, minimale et maximale (T_{moy} , T_{min} , T_{max} ; °C) et l'humidité relative (HR; %) de l'air à 3 m, la vitesse du vent (VV; $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$), la température de l'humus (TS_{hu} ; °C) et du sol minéral (TS_{mi} ; °C), la teneur en eau du sol (Eau_{sol} ; %), les précipitations liquides totales (P; mm), l'épaisseur de la couche de neige (N; m) et la radiation solaire (L; $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$). La pression de vapeur saturante de l'air (VPD; kPa) a été calculée à partir des moyennes horaires de T_{moy} et HR (Jones, 1983). Afin de vérifier l'influence des exclos et d'examiner le gradient de température le long des racines, trois des exclos ont été munis de quatre capteurs de température autonomes à communication optique (TidbiT®, StowAway®). Les capteurs ont été placés à quatre endroits stratégiques pour chacun des trois exclos : enfouis à 5 cm à l'extérieur de l'exclos, enfouis à 5 cm au bord de la racine près de la pointe du dendromètre et enfouis en dehors de l'exclos près de la racine à 10 cm et 15 cm dans l'humus.

2.5 Extraction des cycles et des phases

Chaque série temporelle de fluctuations radiales a été divisée en cycles selon la méthodologie décrite par Downes *et al.* (1999) et Deslauriers *et al.* (2003b). Selon cette méthodologie, le cycle circadien (approximativement 24 heures) est divisé en trois phases : 1) la contraction, 2) l'expansion et 3) l'accroissement (fig. 3). Pour faciliter les analyses, les jours ont été identifiés selon le calendrier julien, au lieu du calendrier grégorien utilisé de nos jours en Amérique du Nord. Toutes les analyses ont été effectuées avec le logiciel SAS (SAS Institute, Inc.).

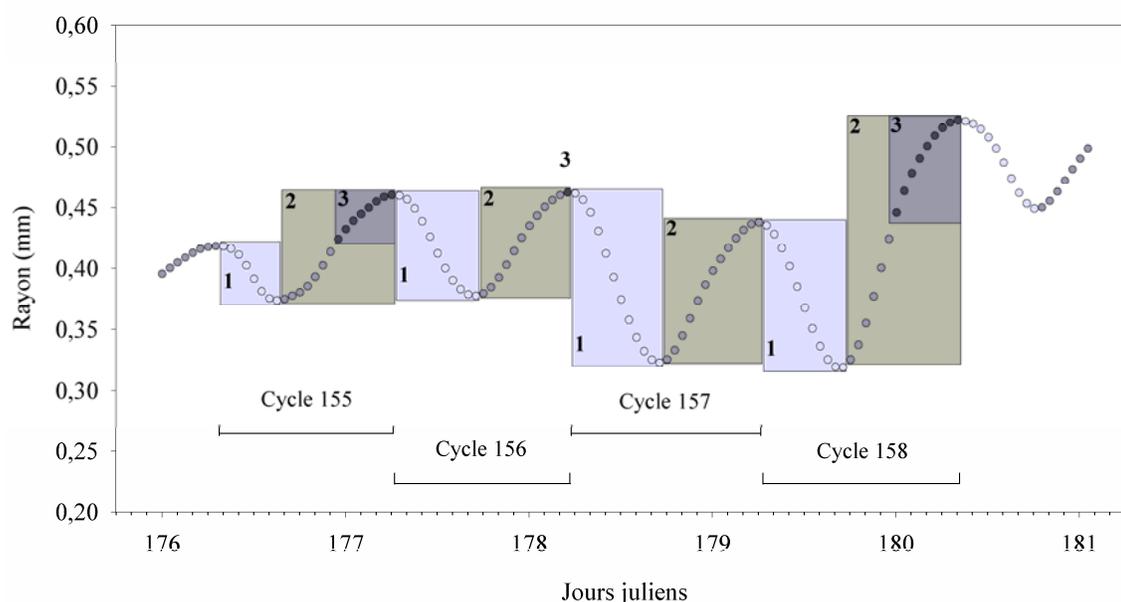


Figure 3 : Quatre cycles de fluctuations radiales divisés en phases de contraction (1), d'expansion (2) et d'accroissement (3).

Note : Les chiffres de 155 à 158 indiquent le numéro donné à ces quatre cycles.

D'abord, le signal enregistré par les dendromètres a été lissé à l'aide de la procédure *proc expand* de SAS, afin d'éliminer les plus petites variations du signal. Les données ont été comparées entre elles afin de dégager les valeurs maximales et minimales, avec lesquelles les phases de contraction et d'expansion ont été définies. Pour constituer les cycles, les phases ont été réunies de façon à ce que chaque cycle débute avec une phase de contraction et soit suivie par une phase d'expansion (Deslauriers *et al.*, 2003b). La phase de contraction (1) était comprise entre le rayon maximum au début du cycle et le rayon minimum. La phase d'expansion (2) était comprise entre le rayon minimum et le rayon maximum atteint à la fin du cycle (Braekke and Kozlowski, 1975). La phase d'accroissement (3) était définie comme la partie de la phase d'expansion à partir de laquelle le rayon excède le rayon maximum atteint à la fin du cycle précédent. La différence entre le rayon maximum atteint à la fin de deux cycles consécutifs correspondait donc à l'amplitude de la phase d'accroissement (Downes *et al.*, 1999; Deslauriers *et al.*, 2003b). Le cycle entier a été considéré comme la phase 4 (Deslauriers *et al.*, 2003b).

La séparation du cycle en quatre phases a permis d'étudier cinq paramètres : l'amplitude de la phase de contraction (CONT), l'amplitude de la phase d'expansion (EXP), l'amplitude de la phase d'accroissement (ACC), l'amplitude totale (A) du cycle, définie comme la somme des amplitudes absolues de la contraction et de l'expansion ($A = \text{CONT} + \text{EXP}$), ainsi que la durée totale du cycle (D_A).

2.6 Association des fluctuations radiales aux données météorologiques

Afin d'approfondir l'étude des quelques semaines précédant et suivant le début de la croissance, les variables environnementales ont été traitées en suivant les divisions données par le cycle afin d'obtenir une donnée moyenne pour chaque phase du cycle. Pour les variables environnementales de l'épaisseur de la couche de neige (N) et des précipitations liquides totales (P), la somme a été utilisée (Downes *et al.*, 1999; Deslauriers *et al.*, 2003b). Ce faisant, les conditions environnementales observées durant les phases de contraction, d'expansion et d'accroissement de chaque cycle ont été obtenues. L'amplitude et la durée de chaque phase furent comparées aux variables environnementales observées au moyen de corrélations. Afin d'éliminer l'effet saisonnier et de permettre l'utilisation de modèles linéaires tels que la corrélation, les tendances annuelles décrites par les variables environnementales VPD, T_{moy} , T_{min} , T_{max} , L, TS_{hu} , TS_{mi} et Eau_{sol} (app. A) ont d'abord été retirées en utilisant la procédure *proc transreg* de SAS (SAS Institute, Inc.). Cette procédure a été utilisée pour ajuster une courbe de tendance aux données. En conservant les résidus obtenus par la différence entre les valeurs obtenues avec la courbe de tendance et les données initiales, la tendance annuelle a été retirée. La normalité de la distribution des cinq variables réponse CONT, EXP, ACC, A, et D_A a été vérifiée par l'examen des histogrammes de fréquence et toutes ces variables ont dû subir une transformation logarithmique. Les variables réponse CONT, EXP et ACC ont donc été renommées logCONT, logEXP et logACC, respectivement.

Afin de pouvoir assigner une mesure de confiance aux corrélations calculées, la technique de l'échantillonnage *bootstrap* a été utilisée (Efron and Tibshirani, 1993). Il

s'agit d'une technique d'inférence statistique basée sur une succession de rééchantillonnages. Dans chaque population d'observations, n observations ont été tirées aléatoirement avec remise pour constituer une nouvelle base de données. Cette opération a été effectuée 1000 fois, ce qui a permis de constituer autant de répliques. Les corrélations entre les variables environnementales et les paramètres mesurés sur les cycles ont été évaluées pour chacune de ces 1000 répliques et leur distribution a été examinée, afin d'obtenir le coefficient de corrélation médian et ses intervalles de confiance 5% et 95%. Les intervalles de confiances 5% et 95% expriment la signification statistique de la corrélation au seuil de signification de 0,05. Lorsque les intervalles de confiance croisent l'axe des abscisses, la corrélation doit être considérée non-significative (Efron and Tibshirani, 1993).

2.7 Classification des cycles de fluctuations radiales

Le suivi d'une année complète de fluctuations radiales a exigé de classer ces fluctuations en différents types de cycles, selon quatre critères : 1) leur durée, 2) le moment d'apparition de chacune de leurs phases dans la journée, 3) leur origine théorique en fonction de la température et 4) l'augmentation ou la diminution générale du rayon des tissus des tiges et des racines. Le cycle estival typique a été choisi comme référence pour toutes les classifications.

Selon le critère de durée, les cycles d'une durée de 24 ± 3 heures étaient définis comme des cycles journaliers (JOUR) (fig. 4). Ceux dont la durée était supérieure à 27

heures étaient définis comme des cycles longs (LONG) (fig. 5) et ceux dont la durée était inférieure à 21 heures étaient définis comme des cycles courts (COUR) (fig. 6).

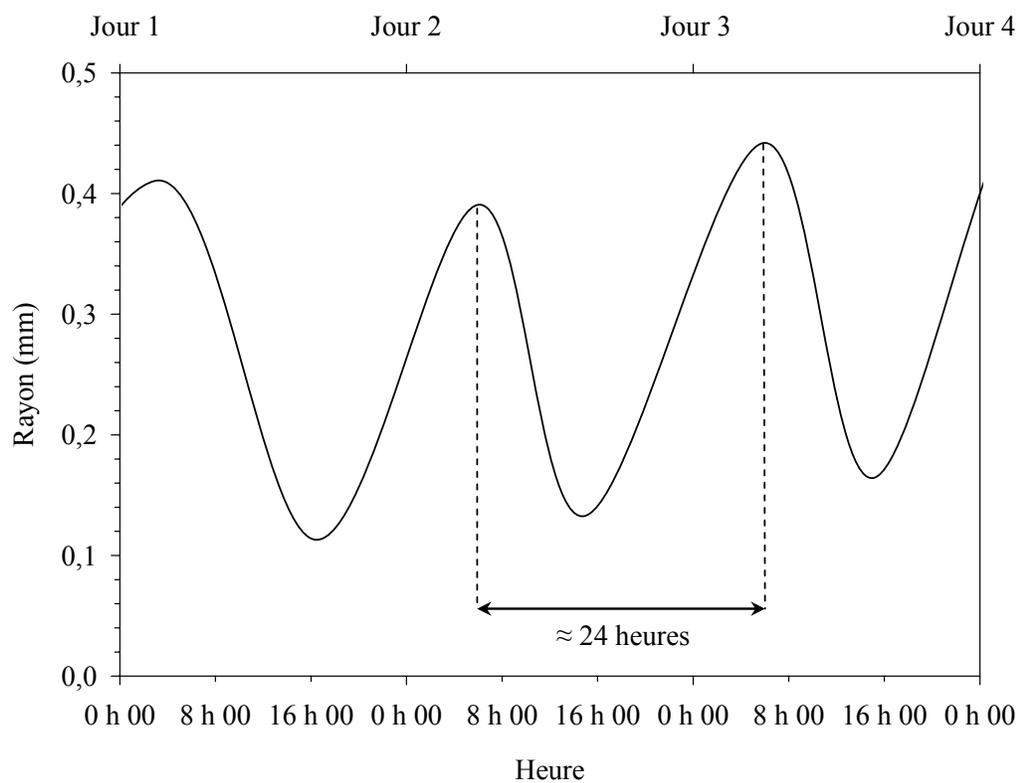


Figure 4 : Schéma représentant un cycle journalier estival typique (JOUR), d'une durée d'environ 24 heures.

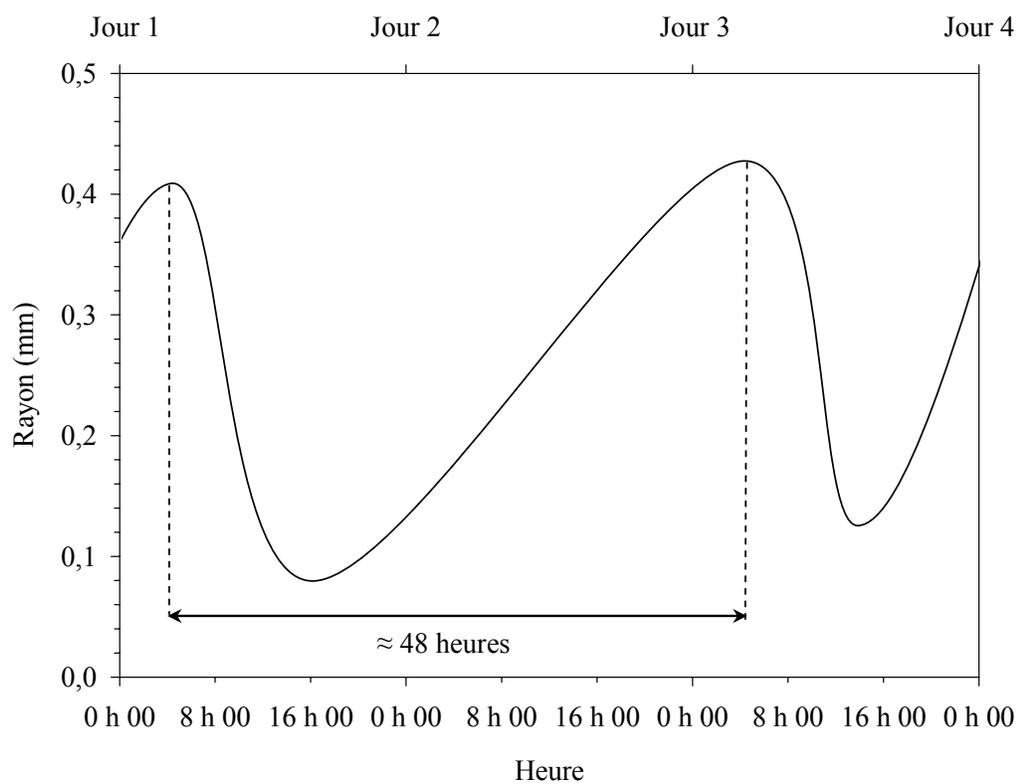


Figure 5 : Schéma représentant un cycle long (LONG), d'une durée d'environ 48 heures.

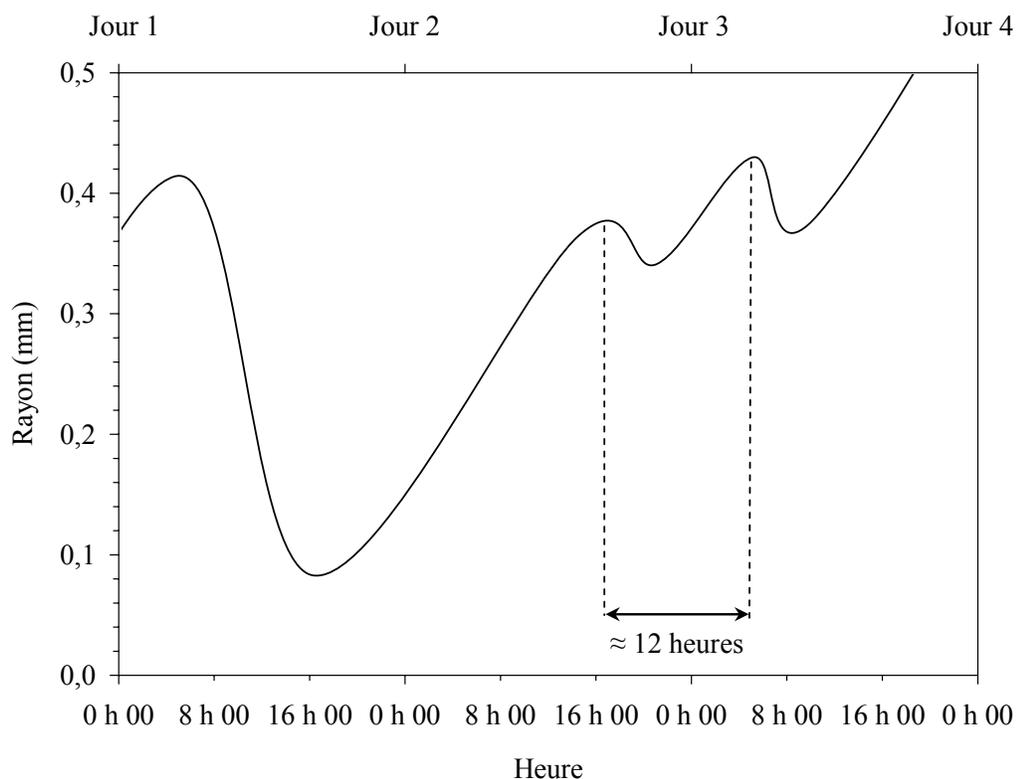


Figure 6 : Schéma représentant un cycle court (COUR), d'une durée d'environ 12 heures.

En été, la phase de contraction se produit durant le jour et la phase d'expansion durant la nuit (Kozłowski and Winget, 1964). Un cycle correspondant à cette définition du cycle estival typique était désigné normal (NOR) (fig. 7). Durant l'hiver, la situation inverse peut se produire, lorsque la contraction s'effectue durant la nuit et que l'expansion se produit durant le jour (Zweifel and Häslar, 2000; Tardif *et al.*, 2001). Les cycles possédant ces caractéristiques furent classés inversés (INV) (fig. 8). Chez l'épinette noire, les fluctuations radiales nocturnes durent généralement plus longtemps que les fluctuations radiales diurnes. Les limites du jour et de la nuit ont donc été fixées à 8h00 et à 16h00. Lorsque la phase de contraction apparaissait entre 8h00 et 15h59 et la phase d'expansion

entre 16h00 et 7h59, le cycle était classé normal. Si la contraction se produisait entre 16h00 et 7h59 et l'expansion entre 8h00 et 15h59, le cycle était inversé. L'heure moyenne d'apparition de chaque phase dans la journée a été calculée au moyen de statistiques circulaires, par conversion des données d'heures en radians (Zar, 1984). La classification des cycles selon l'heure d'apparition de chaque phase dans la journée, basée sur l'heure moyenne calculée pour chaque phase, se limitait donc aux cycles de type courts et journaliers, en excluant les cycles longs. Les données concernant les cycles longs, de plus de 28 heures, étaient considérées invalides parce que les moyennes d'heures calculées sur plusieurs jours sont dépourvues de sens.

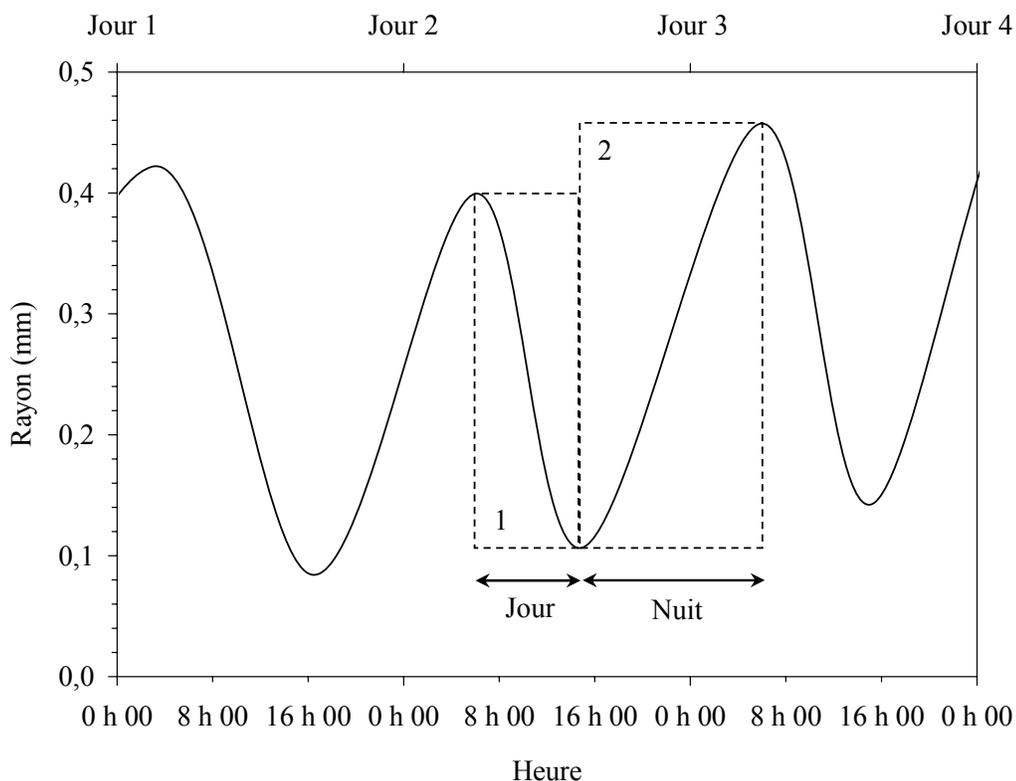


Figure 7 : Schéma représentant un cycle normal (NOR), dont la phase de contraction (1) se produit durant le jour et la phase d'expansion (2) se produit durant la nuit.

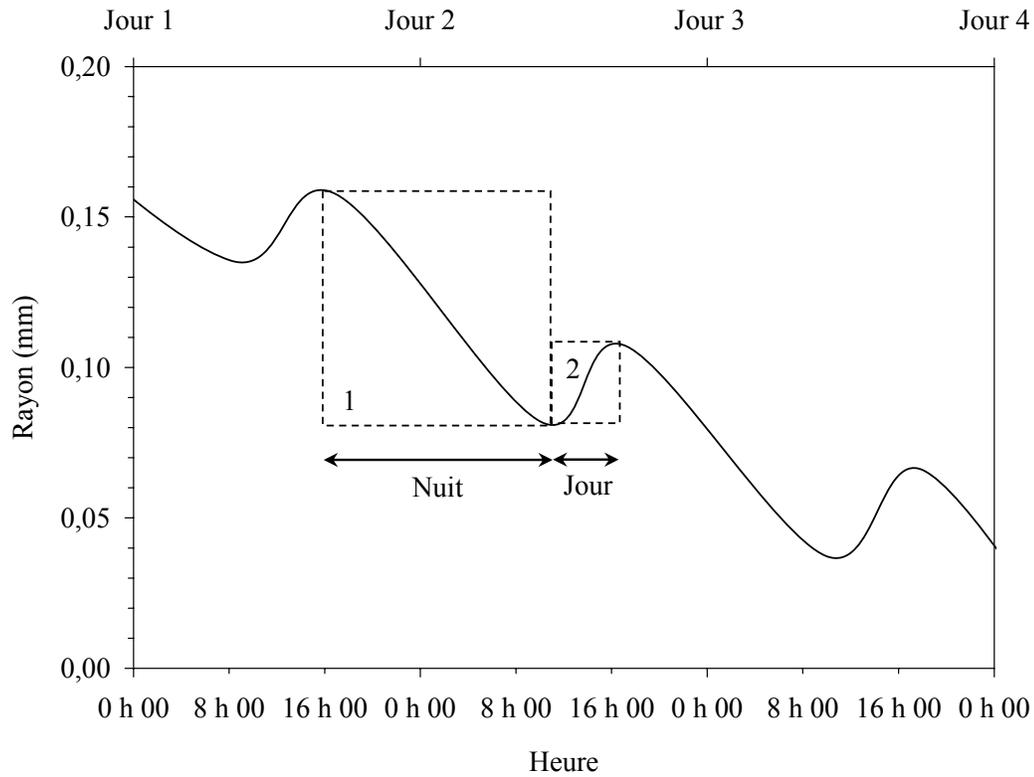


Figure 8 : Schéma représentant un cycle inversé (INV), dont la phase de contraction (1) se produit durant la nuit et la phase d'expansion (2) se produit durant le jour.

Le critère de température visait à classier les cycles selon leur origine théorique en fonction de la température. Les cycles ont été classifiés en trois différents types, basés sur les observations de Zweifel et Häsler (2000) et Sevanto *et al.* (2006): 1) les fluctuations radiales hivernales prononcées de gel-dégel (cycle de gel-dégel; CGD) (fig. 9), 2) les petites fluctuations radiales thermiques produites durant les périodes froides (cycle de froid; CF) (fig. 10) et 3) les fluctuations radiales journalières estivales résultant de la transpiration (cycle de transpiration; CT) (fig. 11). Cette classification était produite par l'examen des températures minimum et maximum observées durant chaque phase par rapport à une

valeur seuil de température. Bien que l'eau puisse demeurer liquide dans les tissus des arbres à une température de -16°C (Owston *et al.*, 1972; Sparks *et al.*, 2000), les fluctuations radiales hivernales prononcées ne sont observées que lorsque la température de l'air atteint environ -5°C . Sevanto *et al.* (2006) ont observé que les tissus de *Pinus sylvestris* se contractaient considérablement lorsque la température de l'air tombait sous -5°C . Zweifel et Häsler (2000) ont observé le même phénomène chez *Picea abies*. Cependant, la valeur seuil de $-4,5^{\circ}\text{C}$ a été choisie parce qu'elle correspondait précisément au point de congélation de la sève de *Picea mariana* (Lamontagne *et al.*, 1998). D'abord, les températures minimum et maximum observées pour chaque phase furent examinées. Pour la phase de contraction, lorsque la température maximum observée était supérieure à $-4,5^{\circ}\text{C}$ et la température minimum inférieure à $-4,5^{\circ}\text{C}$, la phase était interprétée comme une contraction due au gel, décrivant la soudaine réduction radiale initiée par les températures froides. Pour la phase d'expansion, lorsque la température minimum observée était inférieure à $-4,5^{\circ}\text{C}$ et la température maximum observée supérieure à $-4,5^{\circ}\text{C}$, la phase était interprétée comme une expansion due au dégel, décrivant le soudain accroissement radial initié par les températures plus chaudes (Zweifel et Häsler, 2000). Un cycle composé d'une contraction due au gel et d'une expansion due au dégel était classé cycle de gel-dégel. Lorsque l'ensemble des températures observées durant le cycle était inférieur à la valeur seuil, le cycle était classé comme un cycle de froid. Lorsque l'ensemble des températures observées durant le cycle était supérieur à la valeur seuil, le cycle était classé comme un cycle de transpiration.

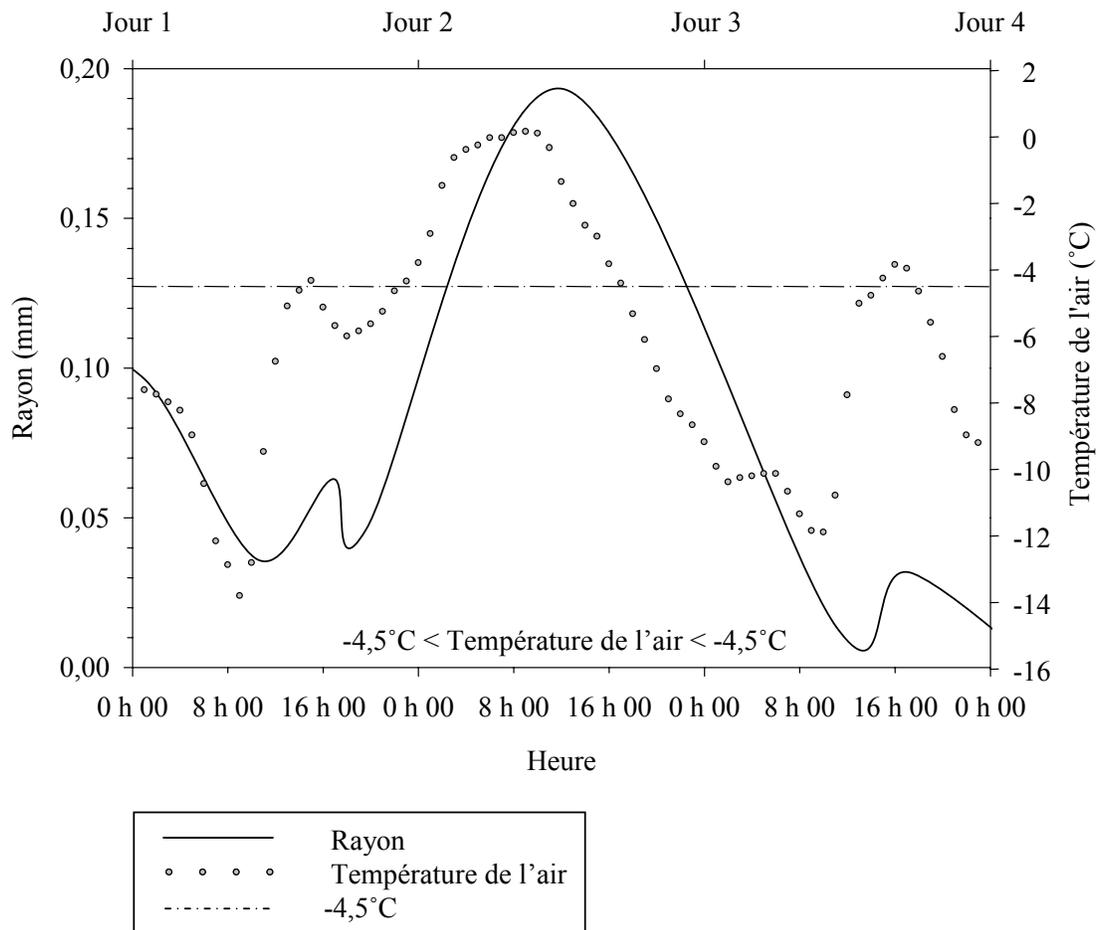


Figure 9 : Schéma représentant des cycles de gel-dégel (CGD), se produisant lorsque la température de l'air oscille autour de $-4,5^{\circ}\text{C}$.

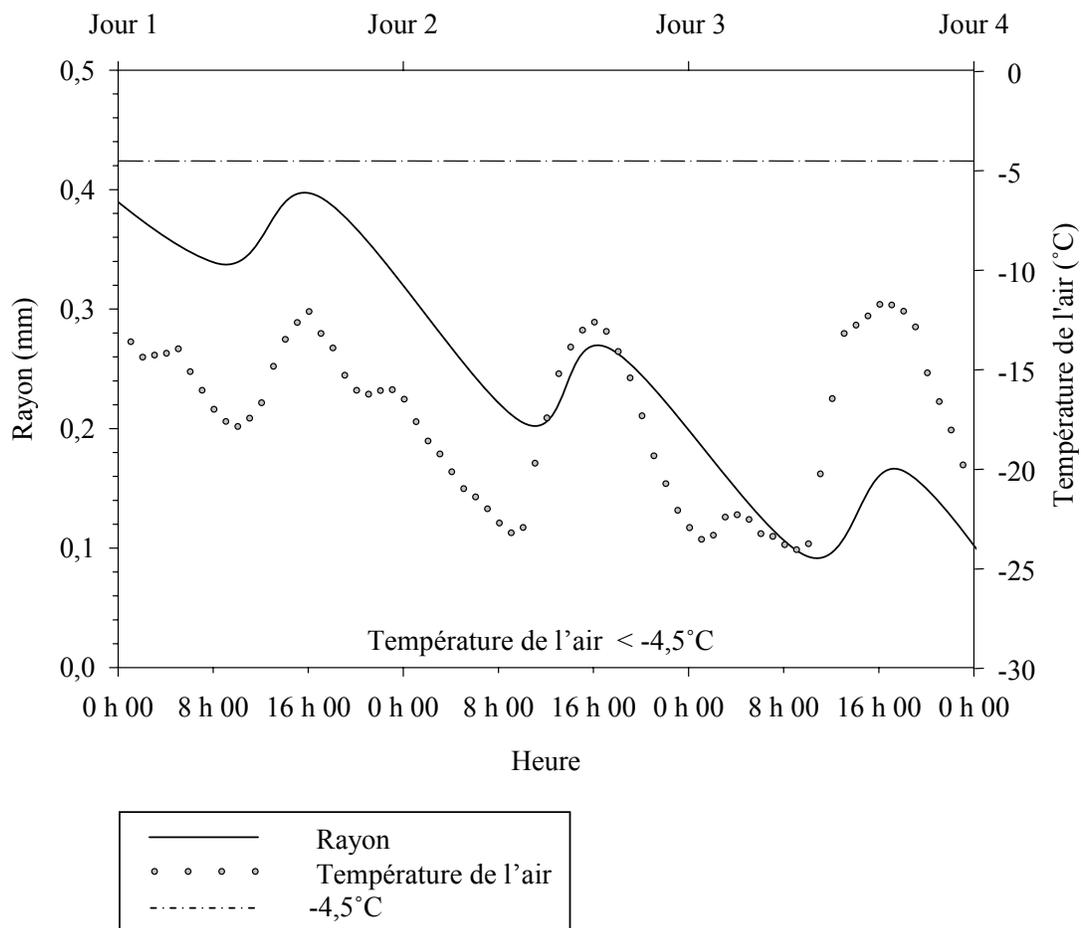


Figure 10 : Schéma représentant des cycles de froid (CF), se produisant lorsque la température de l'air est inférieure à $-4,5^{\circ}\text{C}$.

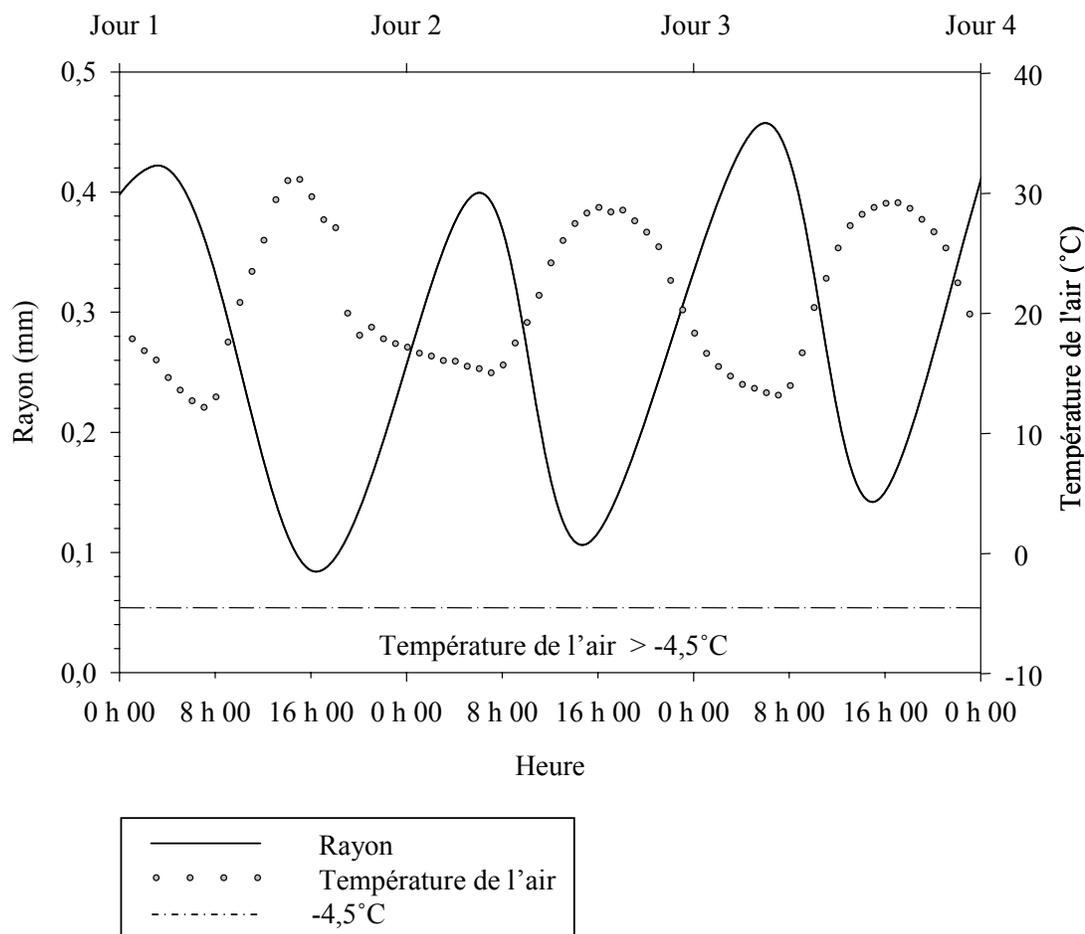


Figure 11 : Schéma représentant des cycles de transpiration (CT) se produisant lorsque la température de l'air est supérieure à $-4,5^{\circ}\text{C}$.

Le quatrième critère de classification, concernant l'augmentation ou la diminution générale du rayon des tissus des tiges et des racines, visait à déterminer si le maximum atteint à la fin de chaque cycle était supérieur ou inférieur à celui du cycle précédent. Lorsque le rayon maximum atteint à la fin du cycle était supérieur à celui du cycle précédent, il s'agissait d'un cycle avec augmentation du rayon (AR) (fig. 12). Lorsque le rayon maximum atteint à la fin du cycle était inférieur à celui du cycle précédent, il

s'agissait d'un cycle avec diminution du rayon (DR) (fig. 12). La classification des cycles de fluctuations radiales et leur description a été résumée dans le tableau 2.

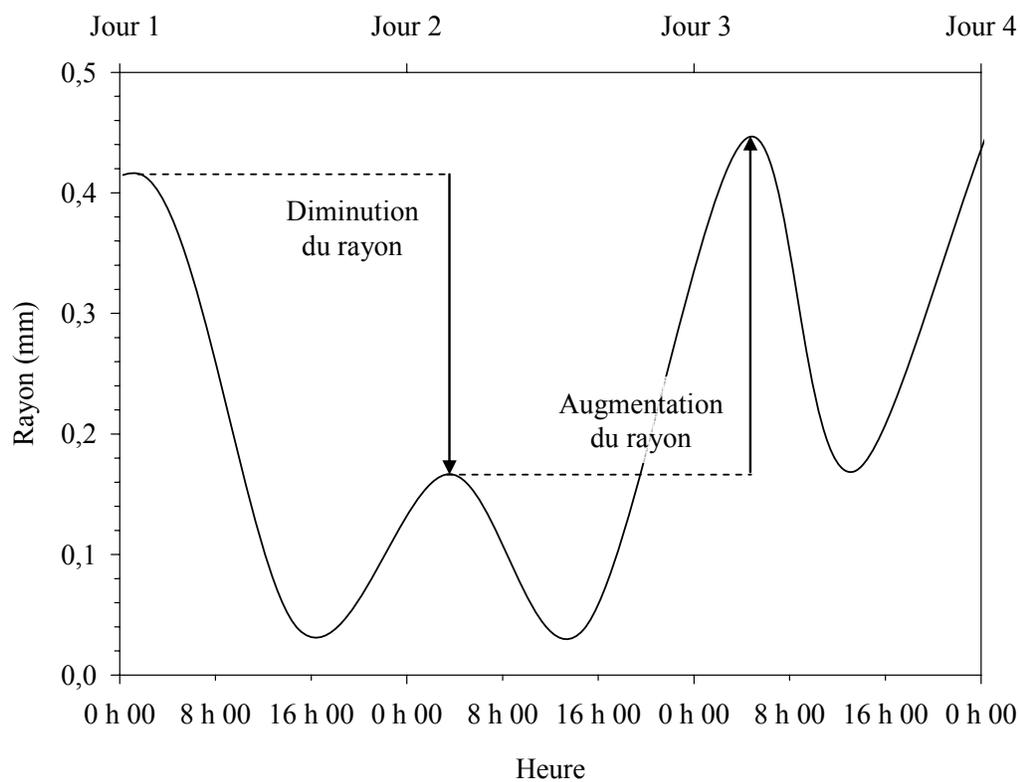


Figure 12 : Schéma représentant un cycle avec diminution du rayon (DR) et un cycle avec augmentation du rayon (AR).

Tableau 2 : Caractérisation des différents types de cycles observés au court d'une année.

Critère de classification	Type de cycle	Abréviation	Description
Durée	Cycle court	COUR	Durée de moins de 21 heures
	Cycle journalier	JOUR	Durée entre 21 et 27 heures
	Cycle long	LONG	Durée de plus de 27 heures
Moment d'apparition des phases dans la journée	Cycle normal	NOR	Contraction 8h00-15h59 Expansion 16h00-7h59
	Cycle inversé	INV	Contraction 16h00-7h59 Expansion 8h00-15h59
Origine théorique en fonction de la température	Cycle de gel-dégel	CGD	Contraction due au gel et expansion due au dégel
	Cycle de froid	CF	Cycle à une température de l'air maximum inférieure à -4,5°C
	Cycle de transpiration	CT	Cycle à une température de l'air maximum supérieure à -4,5°C
Présence d'une phase d'accroissement positive ou négative	Augmentation du rayon	AR	Le rayon maximum atteint à la fin du cycle est supérieur à celui du cycle précédent
	Diminution du rayon	DR	Le rayon maximum atteint à la fin du cycle est inférieur à celui du cycle précédent

2.8 Suivi histologique

Il est reconnu que les dendromètres et les analyses histologiques du développement du xylème doivent être utilisés en conjugaison (Pearson, 1924; Fraser, 1952; Zahner *et al.*, 1964; Deslauriers *et al.*, 2003a). Des aiguilles de prélèvements osseux chirurgicaux DBMNI-1501 (Aiguilles d'aspiration, Inter V médical, Montréal, QC.) ont été utilisées pour l'extraction de petites carottes de bois et d'écorce (microcarottes). Durant toute la saison de croissance, trois microcarottes par arbre ont été extraites de façon hebdomadaire: une au niveau du tronc et deux au niveau de racines adventives horizontales différentes. Pour chaque récolte, 30 microcarottes ont donc été extraites sur dix arbres différents de ceux portant les dendromètres. La préparation histologique des échantillons a été effectuée selon la méthode décrite par Deslauriers *et al.* (2003a) pour *Abies balsamea* (L.) Mill. Les microcarottes ont été fixées dans plusieurs bains d'alcool puis incluses dans la paraffine pour en faire des coupes de 7 µm d'épaisseur à l'aide d'un microtome rotatif. Les coupes furent montées sur lame de verre puis colorées avec une solution aqueuse de *cresyl violet acetate* 0,15% (Antonova et Shebeko 1981). Cette coloration permet de différencier les cellules de xylème et de phloème en phase de développement (Antonova and Shebeko 1981; Deslauriers *et al.*, 2003a). Les cellules de la zone cambiale et les cellules en phase d'élargissement radial présentaient des parois cellulaires de couleur rose, alors que les trachéides matures présentaient des parois fortement biréfringentes sous la lumière polarisée (Riding and Little, 1984). La zone du cambium vasculaire en dormance se présentait sous l'aspect de 2 à 4 cellules filles dérivées de la cellule initiale fusiforme du cambium vasculaire. Lorsque la croissance était active, les cellules de la zone cambiale

étaient turgescentes et les membranes étaient aussi plus minces. Pour chaque échantillon, le décompte des cellules de la zone cambiale, des cellules de xylème en élargissement radial et des cellules de xylème matures a été effectué immédiatement après la coloration, à l'aide d'un microscope et sous une lumière polarisée. Le décompte a été effectué sur trois files cellulaires différentes, puis le nombre moyen de cellules dans chaque phase phénologique a été calculé pour chaque échantillon. Pour chaque tige et chaque racine, la date du début et de la fin de la période d'élargissement radial des trachéides a été déterminée à partir de graphiques présentant le nombre de cellules moyen en fonction du temps. Lorsque la moyenne du nombre de cellules dans la phase d'élargissement radial dans les trois files cellulaires mesurées était égale à 0,66 cellules, le début de la période de croissance était déclaré. La fin de la période de croissance correspondait au moment où cette moyenne était de nouveau égale à 0,66. Dans le cadre de cette étude, le suivi histologique n'a servi qu'à définir les dates de début et de fin de la période d'élargissement radial des cellules du xylème. Ces résultats ont été obtenus dans le cadre des travaux de maîtrise de Maxime Thibault Martel (2007).

2.9 Séparation du signal annuel en périodes

À l'aide des caractérisations de cycle effectuées et du suivi histologique, le signal annuel des dendromètres a été divisé en plusieurs périodes reliées aux fonctions hydriques et à la croissance des arbres. Les dates limites ont été choisies pour chaque tige et chaque racine en fonction des dates d'apparition des différents types de cycles observés et également en fonction des résultats du suivi histologique. Par exemple, le début d'une

période peut être déterminé par la date de la fin de la période d'élargissement radial des cellules du xylème et la fin de cette même période peut être déterminée par le changement d'un type de cycle de fluctuations radiales à un autre. Ces périodes ont d'abord été définies pour chacune des tiges et des racines, puis une moyenne des jours juliens obtenus a été calculée. Étant donnée la faible variabilité entre les individus, les jours moyens ont été choisis comme date limite pour chaque groupe.

Afin de pouvoir observer quantitativement les différences dans la fréquence des types de cycles observés entre les périodes définies, plusieurs tableaux de contingence à deux variables, le type de cycle observé et la période, ont été construits. Pour chaque critère de classification des cycles, un premier tableau a été construit pour les tiges et un second pour les racines. Puisque la séparation des périodes était en partie basée sur la classification des cycles, le fait que la fréquence des cycles soit différente entre les périodes a été statistiquement vérifié. Les analyses de fréquences de chaque type de cycle ont été réalisées à l'aide de la procédure *proc catmod* de SAS (SAS Institute, Inc.). Il s'agit d'un modérateur de catégories généralement utilisé pour l'analyse de tableaux de contingence, dans le cas de variables qualitatives. L'analyse des tableaux de contingence a été réalisée selon un modèle de régression logistique. Les cycles courts et journaliers ainsi que les cycles de gel-dégel et transpiration ont été groupés afin d'obtenir des variables réponses binaires, c'est-à-dire avec seulement deux résultats possibles. Ces types de cycles ont été groupés en fonction de leurs similitudes. Les différences entre les périodes ont été examinées plus en détail avec des contrastes, toujours à l'aide de la procédure *proc catmod* de SAS (SAS Institute, Inc.).

CHAPITRE III

RÉSULTATS

3.1 Les fluctuations radiales chez les tiges et les racines

Durant la période de mesure, les fluctuations de l'épaisseur radiale des tissus des 10 arbres montraient des patrons similaires (fig. 13). Une analyse de variance (ANOVA) a cependant révélé que l'amplitude (A) des fluctuations radiales quotidiennes enregistrées était différente entre les arbres (tab. 3). De plus, l'amplitude des fluctuations radiales était statistiquement différente entre les tiges et les racines (tab. 3), elle était plus élevée au niveau des tiges qu'au niveau des racines (fig. 13).

Tableau 3 : Analyses de variance comparant l'amplitude totale des fluctuations radiales entre les arbres ainsi qu'entre tiges et racines.

Source de variation	SCE	dl	CM	<i>F</i>	<i>P</i>
Arbres	1770849,550	9	196761,061	20,489	< 0,0001
Erreur	58530411,100	6095	9603,021		
Total	60301260,700	6104			
Tige - Racine	7304518,790	1	7304518,790	841,174	< 0,0001
Erreur	52996741,900	6103	8683,720		
Total	60301260,700	6104			

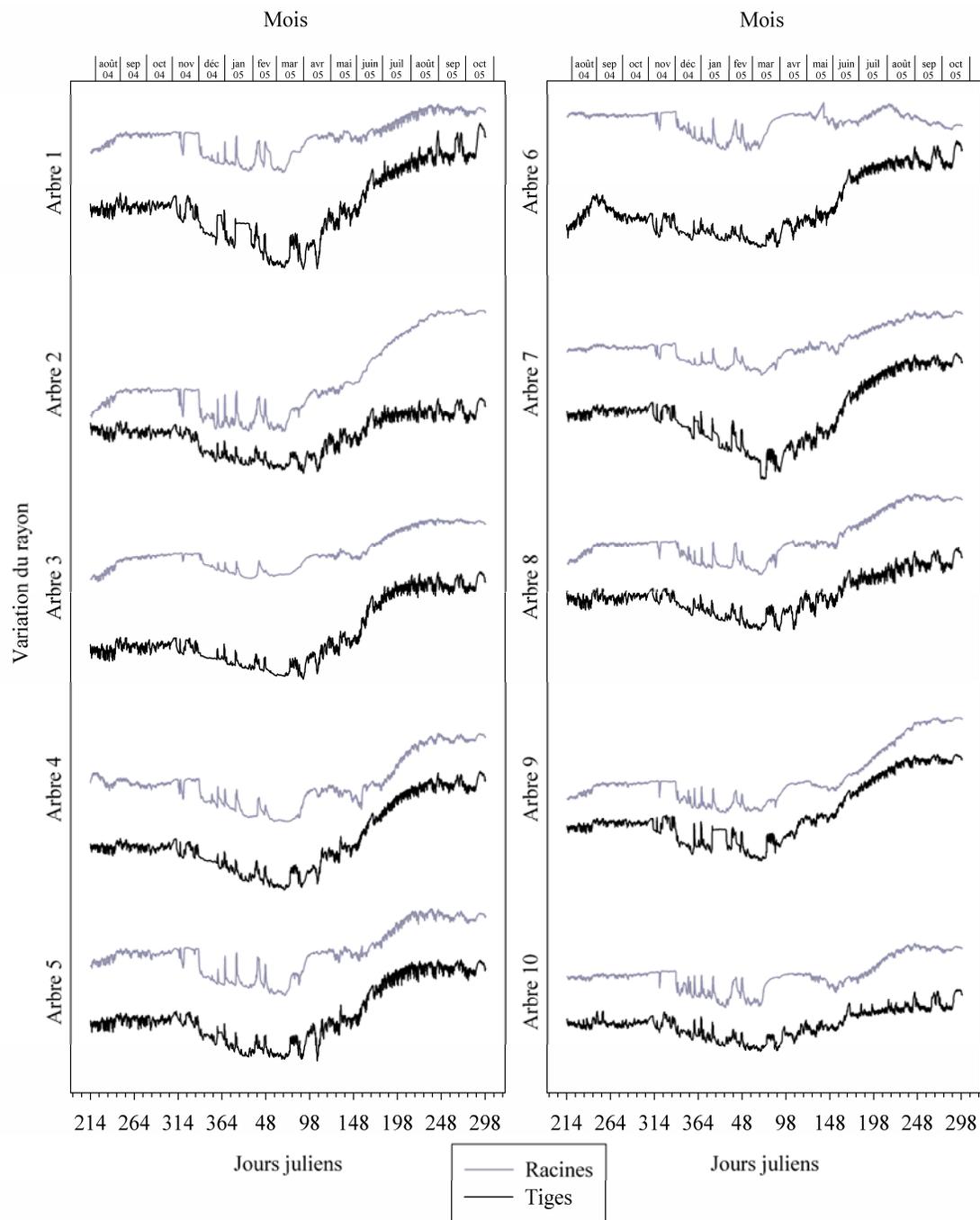


Figure 13 : Séries temporelles de fluctuations radiales mesurées avec les dendromètres pour les 10 épinettes noires, du 1 août 2004 au 25 octobre 2005.

Note : Les courbes ont subi une translation pour en faciliter la présentation.

Durant une année, les fluctuations radiales des tissus des tiges et des racines de l'épinette noire présentaient différents patrons pouvant être séparés en cinq variations radiales saisonnières distinctes. Au cours des mois d'août, septembre et octobre, des fluctuations radiales étaient enregistrées, mais dans l'ensemble, le signal était assez stable et ne montrait aucune tendance particulière à l'augmentation ou à la diminution du rayon des tiges ou des racines. À partir du début de novembre jusqu'à la mi-mars, les tissus des tiges et des racines se contractaient progressivement (fig. 13). Plusieurs fluctuations radiales brèves mais de grande amplitude ont été enregistrées : les 23 et 31 décembre 2004, le 13 janvier 2005 et les 6 et 16 février 2005. De la mi-mars jusqu'à la fin avril, l'épaisseur des tissus des arbres augmentait de façon très importante. L'aspect des fluctuations du rayon des tissus des racines différait beaucoup de celui des tiges et l'amplitude des fluctuations radiales était nettement plus importante au niveau des tiges qu'au niveau des racines. De la fin du mois d'avril à la fin du mois de mai, le signal provenant des dendromètres présentait une seconde période de stabilité, sans tendance particulière à l'augmentation ou à la diminution du rayon (fig. 13). Les tissus produisaient chaque jour des fluctuations radiales, mais dans l'ensemble, le signal formait un plateau. À partir de la fin du mois de mai jusqu'au début du mois de septembre, les tissus prenaient de l'expansion, d'une façon particulièrement intense lors du mois de juin (fig. 13). Afin de diviser le signal annuel fourni par les dendromètres en différentes périodes reliées au statut hydrique des arbres et à leur croissance, les cycles de fluctuations radiales ont été caractérisés et leur distribution dans le temps a été examinée.

3.2 Caractérisation des cycles de fluctuations radiales

Une classification des cycles a été effectuée en fonction de leur durée, du moment d'apparition de leurs phases de contraction et d'expansion dans la journée, des températures de l'air enregistrées durant chaque phase et en fonction de l'augmentation ou de la diminution finale du rayon des tissus des tiges et des racines.

Les cycles courts, journaliers et longs étaient présents durant toute l'année. Les cycles journaliers étaient caractérisés par des phases de contraction et d'expansion bien équilibrées, car l'amplitude de ces deux phases était similaire (tab. 4). L'amplitude de la phase d'expansion semblait proportionnelle à l'amplitude de la contraction (tab. 4); le coefficient de corrélation était de 0,4 ($p < 0,001$). L'amplitude de la phase d'expansion des cycles longs était supérieure à celle de la phase de contraction à la fois chez les tiges et les racines, ce qui concorde avec les valeurs positives obtenues pour la phase d'accroissement (tab. 4). Les cycles courts présentaient des phases de contraction et d'expansion d'amplitude plus faible (tab 4).

Les cycles normaux étaient présents durant toute l'année, mais ils étaient moins fréquents entre les mois de novembre et avril. Les cycles inversés n'étaient présents que du 4 novembre 2004 au 22 mai 2005 chez les tiges et qu'à partir du 1^{er} novembre 2004 jusqu'au 23 mai 2005 chez les racines. Ils étaient plus fréquents chez les tiges ($n = 692$) que chez les racines ($n = 330$) (tab. 4). Les cycles inversés étaient de moindre amplitude que les cycles normaux tant chez les tiges que chez les racines (tab. 4).

L'observation des températures minimum et maximum enregistrées lors des phases de contraction et d'expansion a permis de classer 98,7% des cycles comme des cycle de

transpiration, de gel-dégel ou de froid. Lorsqu'un cycle ne répondait pas aux critères de classification établis, il était rejeté des analyses concernant cette classification. Les cycles de transpiration étaient surtout présents du printemps à l'automne (du 21 mars au 24 novembre). Ce type de cycle était caractérisé par une phase d'expansion d'amplitude légèrement supérieure à l'amplitude de la phase de contraction tant chez les tiges que chez les racines (tab. 4). L'amplitude positive de la phase d'accroissement pour les tiges et les racines confirme ce fait (tab. 4). Les cycles de gel-dégel étaient présents du 19 octobre 2004 au 13 mai 2005 chez les tiges et les racines. Leur amplitude était généralement élevée (tab. 4). Les cycles de gel-dégel de grande amplitude apparaissaient communément en groupes de deux. L'un des deux cycles présentait une phase d'expansion dominante tandis que l'autre présentait une phase de contraction dominante, ce qui explique la grande variabilité observée dans l'amplitude des deux phases (tab. 4). Les cycles de froid n'étaient présents que durant la période hivernale, du 25 novembre 2004 au 9 mars 2005 chez les tiges et du 25 novembre au 10 mars chez les racines. Les cycles de gel-dégel et les cycles de froid duraient plus longtemps (plus de 27 heures) que les cycles de transpiration (environ 25 heures) (tab. 4). Les cycles de froid présentaient une phase de contraction d'amplitude généralement très forte par rapport à la phase d'expansion, ce qui est reflété par les valeurs d'amplitude négatives de la phase d'accroissement, de $-20,3 \pm 64,0 \mu\text{m}$ chez les tiges et $-33,9 \pm 88,2 \mu\text{m}$ chez les racines. Les fluctuations radiales de l'épaisseur des tissus des arbres variaient beaucoup sur une échelle annuelle. Donc, l'amplitude et la durée des cycles de même type étaient très variables, malgré le grand nombre de cycles répertoriés (tab. 4).

Tableau 4: Paramètres mesurés sur les différents cycles de fluctuations radiales.

Cycle	Hauteur	D _A (heures)	A (μm)	CONT (μm)	EXP (μm)	ACC (μm)	n
COUR	Tige	16,0±4,3	72,7±71,4	33,7±40,2	39,0±52,3	5,3±60,1	713
	Racine	17,2±3,7	23,8±22,8	11,6±15,8	12,2±14,7	0,7±20,4	645
JOUR	Tige	24,2±1,4	148,7±91,0	74,6±51,9	74,1±52,7	-0,5±51,6	1798
	Racine	24,3±1,5	65,2±46,0	32,5±25,9	32,7±23,6	0,3±18,7	1433
LONG	Tige	41,3±14,6	185,1±123,2	88,3±75,8	96,8±91,7	8,5±114,6	726
	Racine	48,6±24,2	119,5±123,1	55,6±79,0	63,9±82,1	8,6±104,3	790
NOR	Tige	22,3±4,1	141,6±89,3	71,5±50,0	70,1±49,0	-1,4±42,8	1818
	Racine	22,5±3,5	56,8±44,5	27,5±24,1	29,3±23,2	1,8±16,4	1747
INV	Tige	20,9±5,3	89,2±89,7	40,7±51,2	48,5±65,5	7,8±76,1	692
	Racine	19,9±5,6	28,9±36,8	17,9±28,7	11,0±16,7	-6,9±29,1	330
CT	Tige	24,9±9,2	154,4±93,8	74,6±51,7	79,8±55,8	5,2±52,8	1952
	Racine	25,0±9,0	63,1±48,3	29,5±25,3	33,5±27,4	4,0±21,3	1889
CF	Tige	28,4±12,5	69,0±69,2	44,7±59,8	24,4±29,4	-20,3±64,0	539
	Racine	35,0±24,5	69,26±93,3	51,6±86,1	17,7±26,3	-33,9±86,6	394
CGD	Tige	27,2±14,0	155,9±125,9	64,7±67,2	91,2±93,1	26,4±102,5	678
	Racine	39,6±26,1	96,2±133,3	35,5±62,5	60,7±93,9	25,8±88,2	574

Note : D_A = durée totale; A = amplitude totale; CONT = amplitude de la contraction; EXP = amplitude de l'expansion; ACC = amplitude de l'accroissement; n = nombre d'observations; ± = écart-type.

3.3 Délimitation de la période de division et d'élargissement radial des cellules du xylème

Les dates de début et de fin de la période de division et d'élargissement radial des cellules du xylème, utiles pour la délimitation de la période de croissance, ont été obtenues grâce aux travaux de maîtrise de Maxime Thibault Martel (2007). En 2004, la période d'élargissement radiale des trachéides du xylème a duré du 30 mai au 20 août chez les tiges et du 27 mai au 28 août chez les racines (fig. 14). En 2005, la période d'élargissement radial des cellules du xylème des tiges et des racines a débuté le 26 mai chez les tiges et le 29 mai chez les racines (fig. 14). La période d'élargissement radial des cellules du xylème de 2005 s'est terminée un peu plus tôt qu'en 2004. Au niveau de la tige, l'élargissement radial des trachéides du xylème s'est terminé le 13 août 2005, alors qu'au niveau des racines, il n'a été complet que le 22 août 2005 (fig. 14).

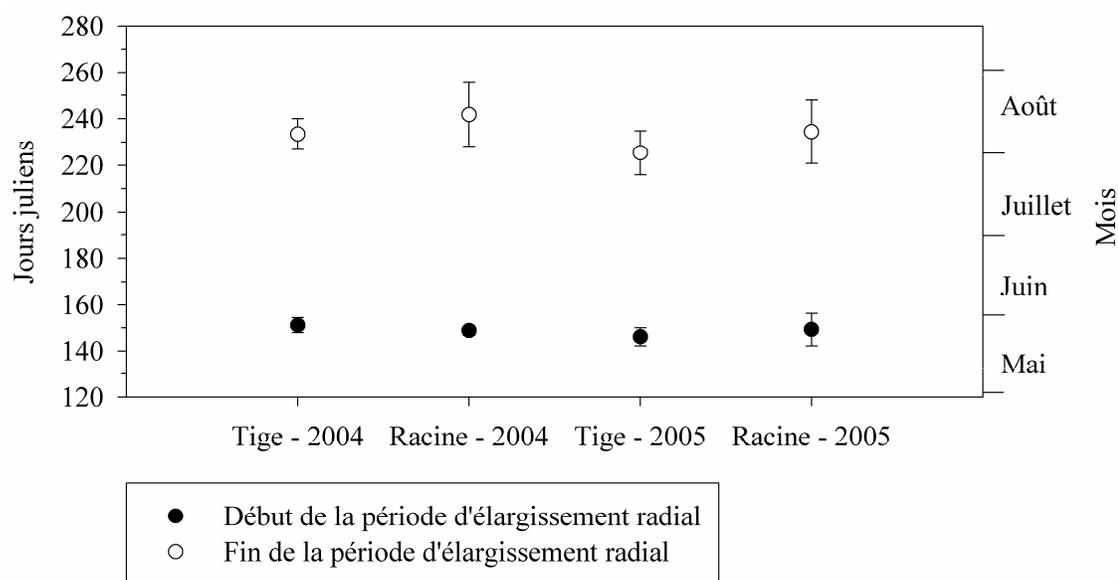


Figure 14 : Dates moyennes du début et de la fin de l'élargissement radial des trachéides chez l'épinette noire en 2004 et en 2005, à sim2.

Note : Les barres d'erreur représentent l'erreur standard.

3.4 Séparation du signal annuel en périodes

Les résultats obtenus avec les dendromètres et avec le suivi histologique ont permis de diviser les variations radiales annuelles de l'épaisseur des tissus de l'épinette noire en cinq périodes (fig. 15). Les dates du début et de la fin de la période d'élargissement radial des trachéides du xylème, obtenues grâce au suivi histologique, ont été utilisées pour définir les périodes croissance 2004 et 2005. Les dates où chaque type de cycle a été observé pour la première et la dernière fois ont servis de marqueurs pour définir toutes les autres périodes.

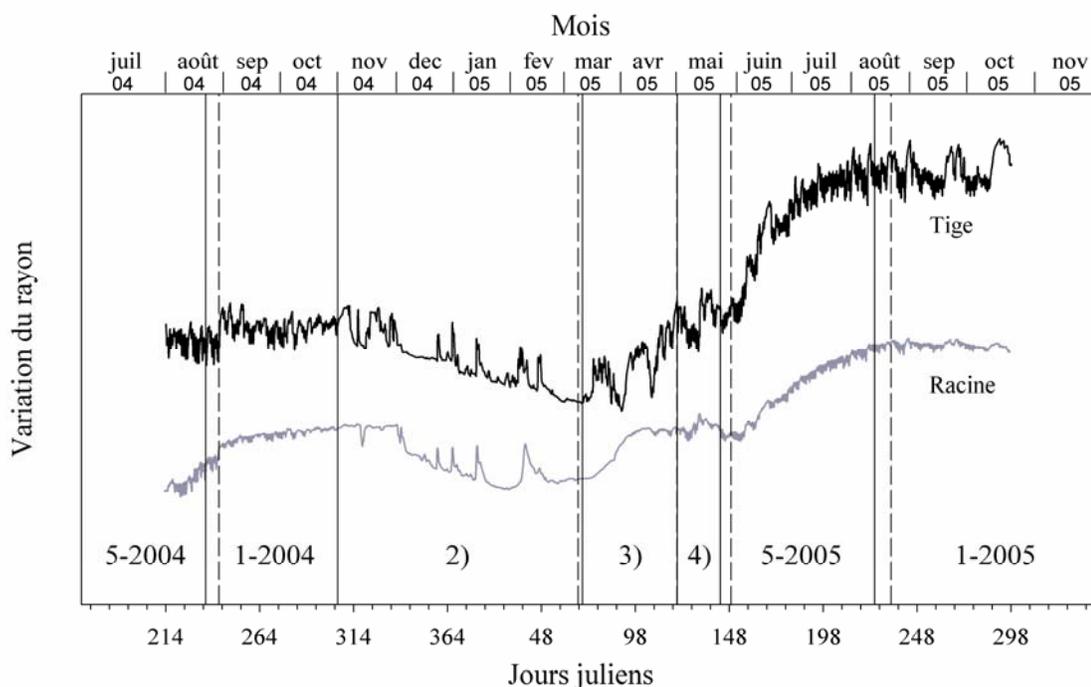


Figure 15: Séparation des variations radiales annuelles mesurées à l'aide de dendromètres en cinq périodes distinctes (5-2004; 1-2004; 2; 3; 4; 5-2005) chez un arbre représentatif.

Note : Les lignes pleines se rapportent aux tiges et les lignes pointillées, aux racines.

La période 1 était définie de la fin août au début novembre, lorsque l'ensemble des fluctuations radiales formaient un plateau où les tissus n'avaient pas de tendance générale à la contraction ou à l'expansion (fig. 15). En 2004, la période 1 s'étendait du 21 août au 31 octobre pour les tiges et du 29 août au 31 octobre pour les racines. En 2005, la période 1 débutait le 14 août pour les tiges et le 23 août pour les racines (fig. 15). La période 1-2005 se trouve incomplète, car elle s'achève avec la série temporelle, tronquée le 25 octobre 2005. La fin de la période d'élargissement radial des trachéides du xylème, déterminée grâce au suivi histologique, a été choisie comme événement marquant le début des périodes 1-2004 et 1-2005 (fig. 14). La fin de la période 1-2004 a été placée entre la date d'apparition des premiers cycles de gel-dégel et celle des premiers cycles inversés (fig. 16). L'apparition de ces types de cycles correspond au moment où la température commence à exercer une importante influence thermique sur les tissus du xylème, du cambium et du phloème, se traduisant par des contractions dues au gel et des expansions dues au dégel.

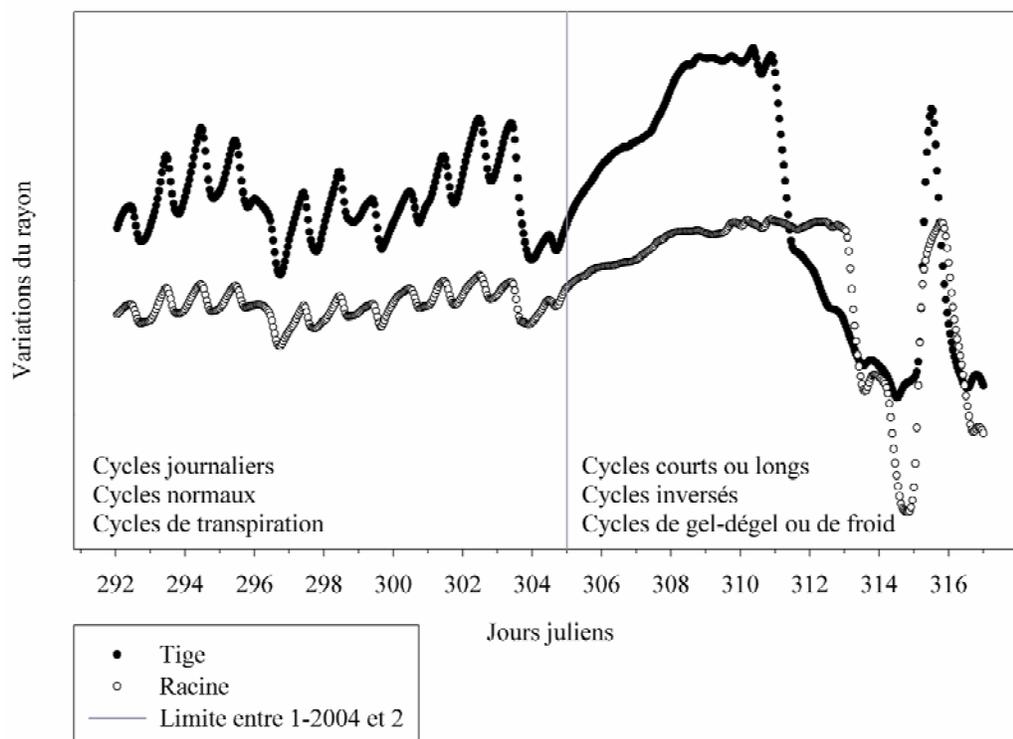


Figure 16 : Changement des cycles de fluctuations radiales entre la période 1-2004 et la période 2.

Le 1^{er} novembre 2004, les cycles journaliers ont commencé à se raréfier et le signal avait perdu son rythme journalier (fig. 16). À partir de cette date, les cycles inversés et les cycles de gel-dégel étaient régulièrement présents. Le 1^{er} novembre 2004 marquait donc le début de la période 2, qui s'étendait jusqu'au 9 mars 2005 chez les racines et jusqu'au 11 mars 2005 chez les tiges (fig. 15 et fig. 16). La figure 17 présente quelques exemples de cycles de fluctuations radiales observés durant la période 2. Les cycles de froid étaient présents en grand nombre au cœur de cette période (fig. 17). Durant la période 2, le rayon diminuait progressivement. Les tissus vivants se contractaient considérablement (fig. 15).

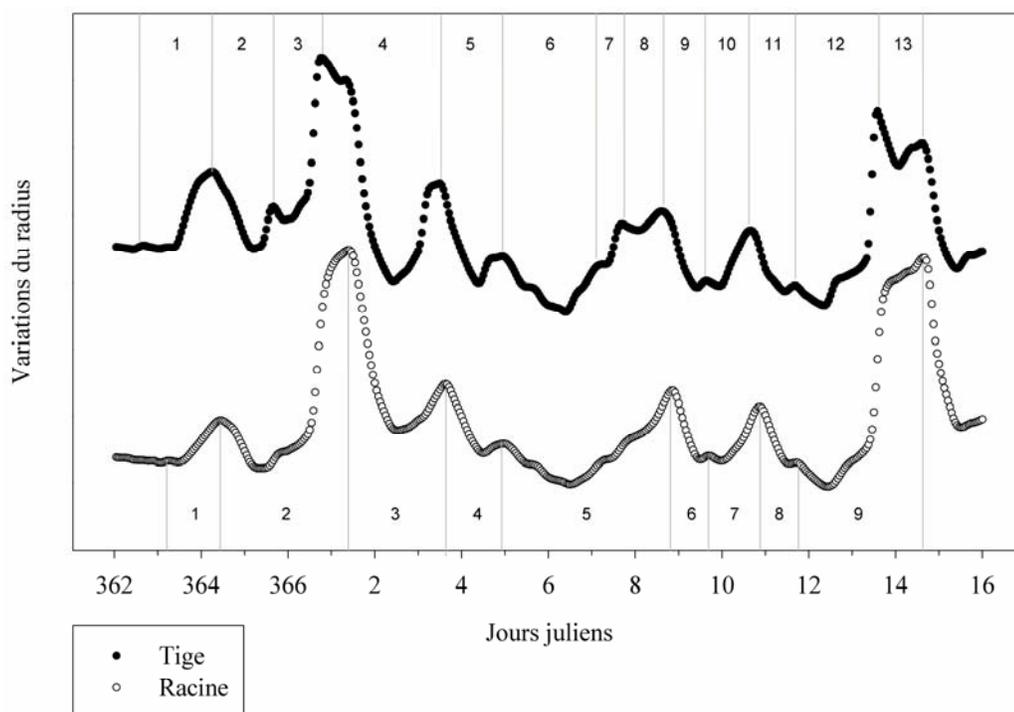


Figure 17 : Exemples de cycles de fluctuations radiales observés pendant 20 jours durant la période 2.

Note : Les 13 cycles représentés pour la tige et les 9 cycles représentés pour la racine sont majoritairement des cycles de types courts ou longs, des cycles inversés et des cycles de gel-dégel ou de froid.

Le début de la période 3, était marqué par l'augmentation de l'abondance de cycles longs et par la présence d'un point d'inflexion dans la courbe, apparaissant le 10 mars 2005 chez les racines et le 12 mars 2005 chez les tiges (fig. 15 et fig. 18). Les cycles longs observés à partir de cette date étaient différents des cycles longs de la période 2, surtout chez les racines. Le taux de variation radiale de ces cycles en fonction du temps était moins élevé que durant l'hiver et plus semblable à celui des cycles longs observés en été. Le rayon

augmentait progressivement, pour enfin atteindre le rayon de l'automne précédent à la fin de la période 3 (fig. 15). Durant cette période, les cycles inversés étaient encore abondants, surtout chez les tiges. Les cycles de gel-dégel étaient également présents, mais pas les cycles de froid.

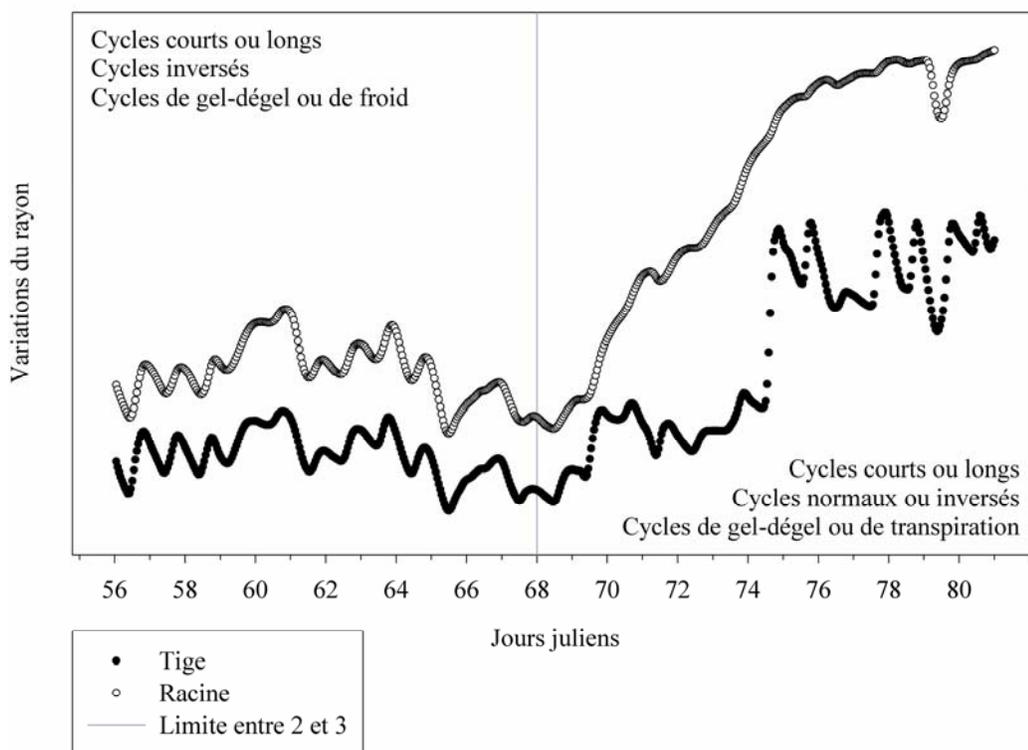


Figure 18 : Changement des cycles de fluctuations radiales entre la période 2 et la période 3.

Le début de la période 4 a été défini par le retour des cycles dont la classification correspond à celle des cycles estivaux typiques, soit : journaliers, normaux et de transpiration (fig. 15). Toutefois, plusieurs cycles inversés ont aussi été observés, principalement chez les tiges. De plus, vers le 1^{er} mai 2005, le rayon avait atteint celui de

l'automne précédent (fig. 15). Cette date a donc été choisie comme limite entre les périodes 3 et 4. La période 4 s'étendait du 1^{er} mai 2005 jusqu'au 25 mai 2005 chez les tiges et jusqu'au 28 mai chez les racines. Durant cette période, des fluctuations radiales étaient observées, mais dans l'ensemble, le signal était plus ou moins stable (fig. 15). Les fluctuations radiales avaient l'apparence du patron estival, mais le suivi histologique a déterminé que la croissance n'était pas encore commencée. Les limites de la période 5 ont été fixées en fonction des dates du début et de la fin de la période d'élargissement radial des cellules du xylème, déterminées grâce au suivi histologique (fig. 14).

La période 5 était visible deux fois sur les séries temporelles (fig. 15). La première fois (5-2004), elle était incomplète et la partie visible correspondait à la fin de la période d'élargissement des trachéides du xylème. La période 5-2004 débutait donc avec le début de la série, le 1^{er} août et s'échelonnait jusqu'au 20 août pour les tiges et jusqu'au 28 août pour les racines. La période 5-2005 s'étendait du 26 mai au 13 août pour les tiges et du 29 mai au 22 août pour les racines. La figure 19 présente quelques exemples de cycles de fluctuations radiales observés durant la période 5. Les cycles étaient tous classés comme des cycles de transpiration et des cycles normaux (fig. 19).

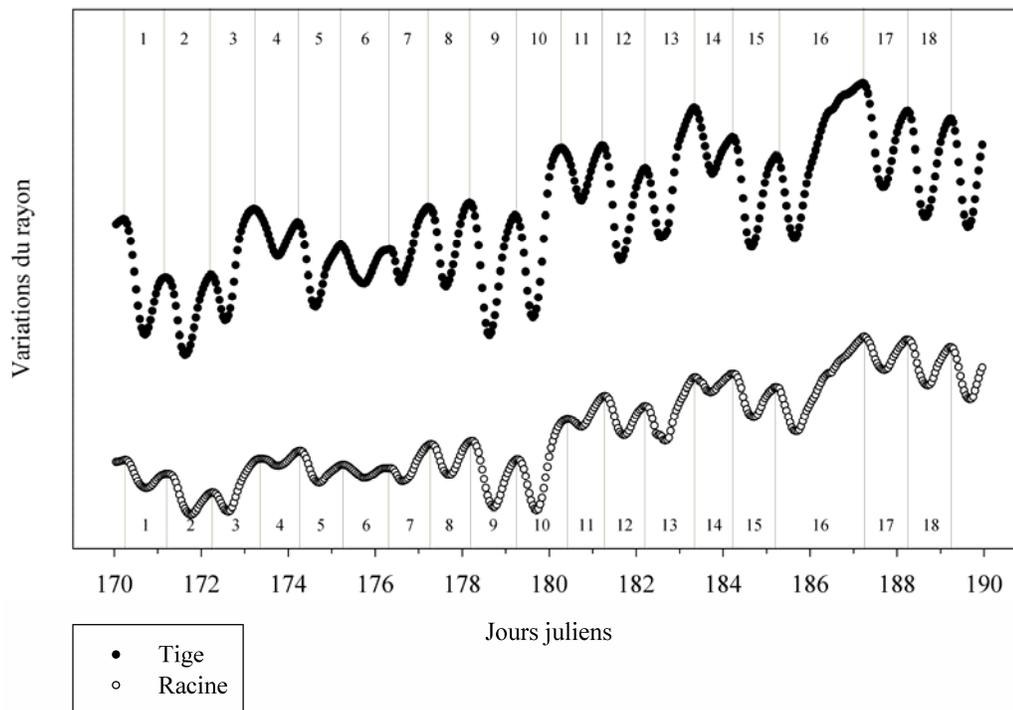


Figure 19 : Exemples de cycles de fluctuations radiales observés pendant 20 jours durant la période 5-2005.

Note : Les 18 cycles représentés pour la tige et la racine sont majoritairement des cycles journaliers, des cycles normaux et des cycles de transpiration.

3.5 Fréquence des types de cycles et association avec les cinq périodes

La classification des cycles de fluctuations radiales en fonction de leur durée (cycles courts, journaliers ou long), du moment d'apparition de chacune de leurs phases dans la journée (cycles normaux ou inversés), des températures de l'air mesurées durant les phases de contraction et d'expansion (cycles de transpiration, de gel-dégel ou de froid) et de l'augmentation ou la diminution générale du rayon des tissus (cycles avec augmentation ou diminution du rayon), conjointement avec les résultats du suivi histologique, ont été utilisés pour définir les cinq périodes. Les critères du moment d'apparition de chacune des phases du cycle dans la journée et de l'origine des cycles en fonction de la température se sont avérés particulièrement utiles. Pour les quatre classifications effectuées, les résultats confirment que les proportions de chaque type de cycle étaient différentes entre les périodes ($p < 0,0001$). Les différences entre les périodes ont été évaluées à l'aide de contrastes.

Les proportions de cycles courts et journaliers par rapport aux cycles longs retrouvées dans les périodes de contraction hivernale (période 2) et de réhydratation (période 3) étaient statistiquement différentes de celles de toutes les autres périodes. Ces deux périodes comportaient une plus grande proportion de cycles longs (fig. 20). De façon générale, les racines produisaient plus de cycles longs que les tiges (tab. 5 et tab. 6). Le nombre total de cycles identifiés chez les tiges était donc plus important. Les proportions de cycles courts et journalier par rapport aux cycles longs étaient semblables pour la période de stabilité du rayon avant la croissance (période 4) et la période de stabilité du rayon après la croissance (période 1) (fig. 20).

Tableau 5 : Tableau de contingence où les fréquences des cycles courts et journaliers (COUR + JOUR) et des cycles longs (LONG) sont répertoriées pour les cinq périodes, chez les tiges.

Type de cycle	Période					Total
	1	2	3	4	5	
COUR + JOUR	<u>598</u>	<u>650</u>	348	220	<u>720</u>	2536
LONG	87	<u>391</u>	<u>120</u>	35	68	701
Total	685	1041	468	255	788	3237

Tableau 6 : Tableau de contingence où les fréquences des cycles courts et journaliers (COUR + JOUR) et des cycles longs (LONG) sont répertoriées pour les cinq périodes, chez les racines.

Type de cycle	Période					Total
	1	2	3	4	5	
COUR + JOUR	<u>518</u>	<u>401</u>	219	195	<u>761</u>	2094
LONG	104	<u>396</u>	137	45	91	773
Total	622	797	356	240	852	2867

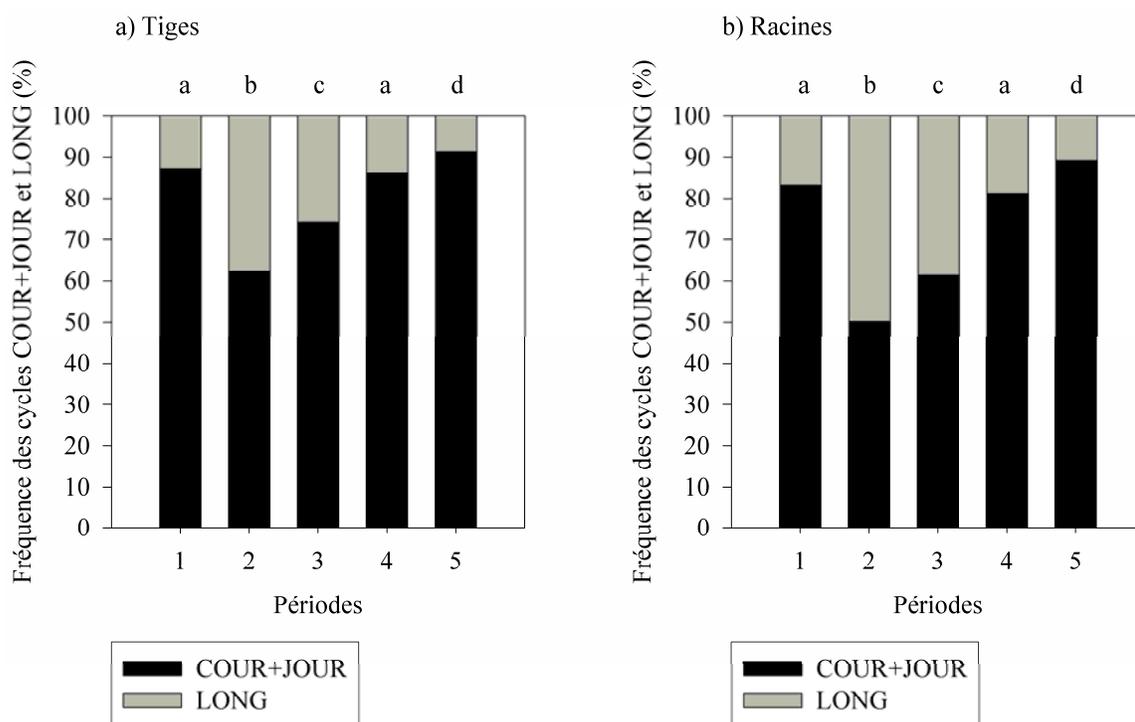


Figure 20 : Fréquences des cycles courts (COUR) et journaliers (JOUR) par rapport aux cycles longs (LONG) pour les cinq périodes, chez les tiges (a) et les racines (b).

Note : Des lettres différentes indiquent une différence statistique au seuil de signification de 0,05.

Les proportions de cycles normaux par rapport aux cycles inversés étaient toutes statistiquement différentes entre les périodes, sauf les périodes 1 et 3 chez les racines (fig. 21). La période de croissance (période 5) ne comportait que des cycles normaux tant chez les tiges (tab. 7) que chez les racines (tab. 8). Les cycles inversés étaient particulièrement fréquents dans la période de contraction hivernale (période 2), ainsi que durant la période de réhydratation (période 3) chez les tiges (fig. 21). En fait, l'une des différences les plus marquantes entre les tiges et les racines concerne la période de réhydratation, car les racines produisaient beaucoup moins de cycles inversés que les tiges (fig. 21). Les périodes avant

et après la croissance (périodes 4 et 1, respectivement) comportaient surtout des cycles normaux, mais aussi une faible proportion de cycles inversés (tab. 7 et tab. 8). La période 4, correspondant au mois de mai, affiche une proportion de cycles inversés surprenante : 15 cycles inversés chez les tiges et 23 chez les racines.

Tableau 7 : Tableau de contingence où les fréquences des cycles normaux (NOR) et des cycles inversés (INV) sont répertoriées pour les cinq périodes, chez les tiges.

Type de cycle	Période					Total
	1	2	3	4	5	
NOR	<u>586</u>	137	192	205	<u>720</u>	1840
INV	12	<u>512</u>	<u>156</u>	15	0	695
Total	598	649	348	220	720	2535

Tableau 8 : Tableau de contingence où les fréquences des cycles normaux (NOR) et des cycles inversés (INV) sont répertoriées pour les cinq périodes, chez les racines.

Type de cycle	Période					Total
	1	2	3	4	5	
NOR	<u>490</u>	135	213	172	<u>753</u>	1763
INV	28	<u>266</u>	6	23	0	323
Total	518	401	219	195	753	2086

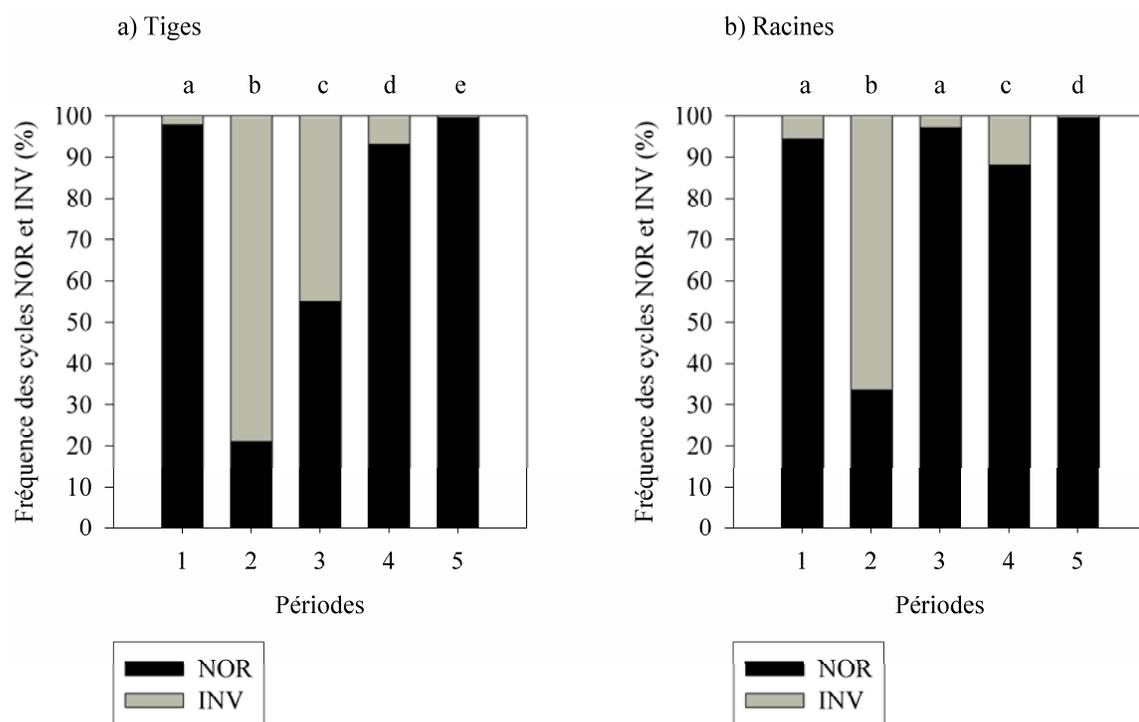


Figure 21 : Fréquences des cycles normaux (NOR) par rapport aux cycles inversés (INV) pour les cinq périodes, chez les tiges (a) et les racines (b).

Note : Des lettres différentes indiquent une différence statistique au seuil de signification de 0,05.

En ce qui concerne les proportions de cycles de transpiration par rapport aux cycles de gel-dégel et de froid, seules les périodes de stabilité avant et après la croissance (périodes 4 et 1, respectivement) présentaient chaque type de cycle en proportions équivalentes (fig. 22). Les proportions de chaque type de cycles étaient différentes entre toutes les autres périodes. Le critère de classification étant basé sur les températures de l'air, les tiges et les racines présentaient des situations assez semblables (fig. 22). Les cycles de gel-dégel et de froid étaient nombreux dans la période de contraction hivernale (période 2) et la période de réhydratation (période 3) (tab. 8 et tab. 10). La période de

stabilité du rayon avant la croissance (période 4) comportait quelques cycles de gel-dégel et de froid (tab. 9 et tab. 10). La période de croissance (période 5) ne comportait que des cycles de transpiration (tab. 8 et tab. 10).

Tableau 9 : Tableau de contingence où les fréquences des cycles de transpiration (CT) et des cycles de gel-dégel et de froid (CGD + CF) sont répertoriées pour les cinq périodes, chez les tiges.

Type de cycle	Période					Total
	1	2	3	4	5	
CT	606	111	212	235	787	1951
CGD+CF	79	862	256	20	0	1217
Total	685	973	468	255	787	3168

Tableau 10 : Tableau de contingence où les fréquences des cycles de transpiration (CT) et des cycles de gel-dégel et de froid (CGD + CF) sont répertoriées pour les cinq périodes, chez les racines.

Type de cycle	Période					Total
	1	2	3	4	5	
CT	550	94	172	220	852	1888
CGD+CF	72	692	184	20	0	968
Total	622	786	356	240	852	2856

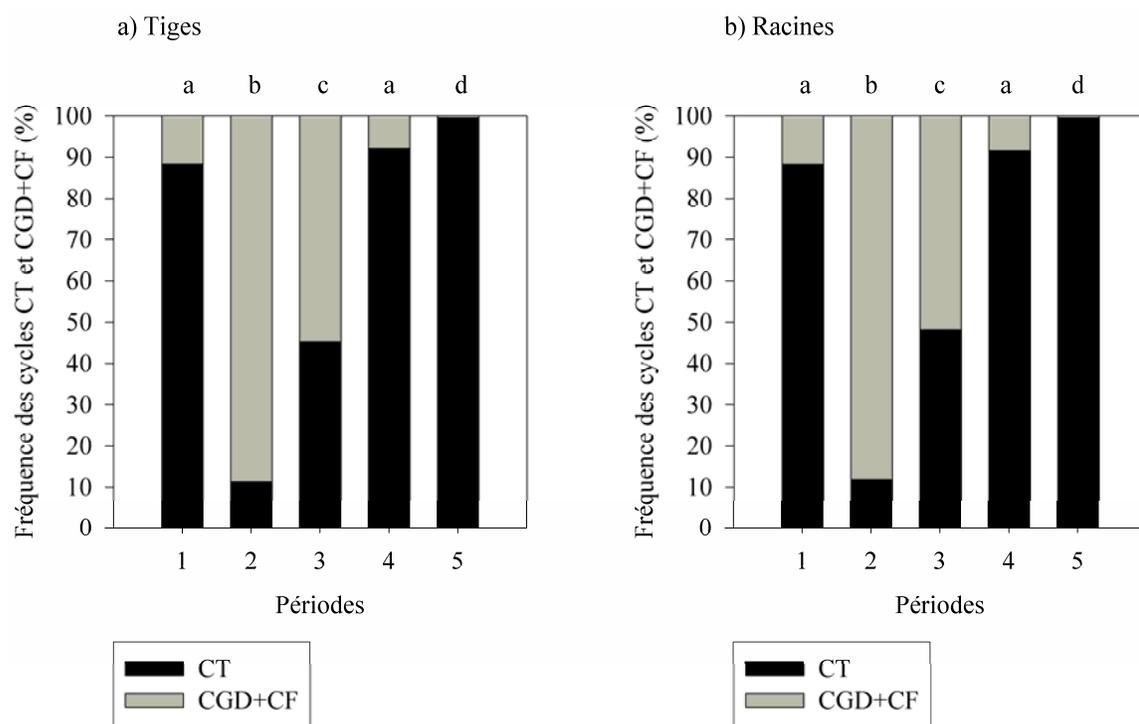


Figure 22 : Fréquences des cycles de transpiration (CT) par rapport aux cycles de gel-dégel et de froid (CGD + CF) pour les cinq périodes, chez les tiges (a) et les racines (b).

Note : Des lettres différentes indiquent une différence statistique au seuil de signification de 0,05.

Les proportions de cycles avec augmentation du rayon par rapport aux cycles avec diminution du rayon permettent de savoir si les variations radiales saisonnières observées sont dues au nombre de cycles de chaque type où à un changement dans le rapport entre l'amplitude des phases de contraction et d'expansion dans les cycles. Chez les tiges, le nombre de cycles avec augmentation du rayon était presque toujours égal au nombre de cycles avec diminution du rayon (tab. 11). Les variations saisonnières observées chez les tiges seraient donc davantage reliées au changement dans le rapport entre l'amplitude des phases de contraction et d'expansion dans les cycles. Mais chez les racines, les périodes de

réhydratation (période 3) et de croissance (période 5) comportaient une proportion de cycles avec augmentation du rayon nettement plus importante (tab. 12). La proportion des cycles avec augmentation du rayon par rapport aux cycles avec diminution du rayon était différente entre les périodes de réhydratation (période 3) et de stabilité du rayon avant la croissance (période 4) (fig. 23). Les proportions de chaque type de cycle étaient également différentes entre la période de stabilité du rayon avant la croissance (période 4) et la période de croissance (période 5) (fig. 23).

Tableau 11 : Tableau de contingence où les fréquences des cycles avec augmentation du rayon (AR) et des cycles avec diminution du rayon (DR) sont répertoriées pour les cinq périodes, chez les tiges.

Type de cycle	Période					Total
	1	2	3	4	5	
AR	351	465	243	130	427	1616
DR	334	576	225	125	361	1621
Total	685	1041	468	255	788	3237

Tableau 12 : Tableau de contingence où les fréquences des cycles avec augmentation du rayon (AR) et des cycles avec diminution du rayon (DR) sont répertoriées pour les cinq périodes, chez les racines.

Type de cycle	Période					Total
	1	2	3	4	5	
AR	329	381	239	100	559	1608
DR	293	416	117	140	294	1260
Total	622	797	356	240	853	2868

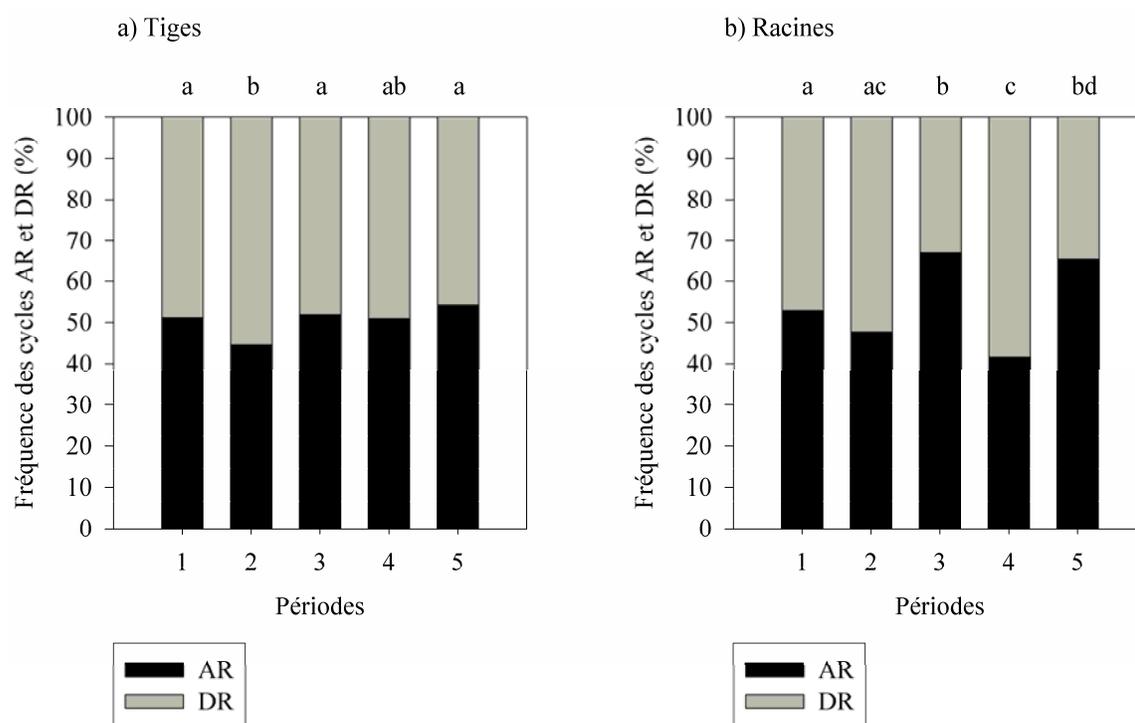


Figure 23 : Fréquences des cycles avec augmentation du rayon (AR) par rapport aux cycles avec diminution du rayon (DR) pour les cinq périodes, chez les tiges (a) et les racines (b). Note : Des lettres différentes indiquent une différence statistique au seuil de 0,05.

3.6 Relations avec les variables environnementales

La figure 24 présente huit des variables environnementales mesurées : température moyenne de l'air, pression de vapeur saturante de l'air, radiation solaire, température de l'humus, température du sol minéral, pluie, épaisseur de la couche de neige et quantité d'eau dans le sol. La température moyenne journalière de l'air a été en dessous de 0°C entre le 20 octobre 2004 et le 12 avril 2005. Durant toute cette période, la pression de vapeur saturante de l'air était très faible. L'amplitude des variations de température de l'humus et du sol minéral diminua considérablement le jour du 3 novembre 2004, peu après la première chute de neige. L'épaisseur de la couche de neige atteignit son maximum, 1,2 m de neige, le 9 mars 2005. La fonte des neiges débuta de façon détectable le 17 mars 2005 et se termina le 7 mai 2005. Entre le 30 mars 2005 et le 2 mai 2005, la température de l'humus était invariablement de -0,1°C. Ce n'est que 22 jours plus tard, le 24 mai 2005, qu'elle s'éleva au-dessus de 0°C. La température du sol minéral s'est maintenue à 0,3°C entre le 21 mars 2005 et 21 mai 2005, après quoi elle se mit à augmenter progressivement. La quantité d'eau liquide dans le sol commença à diminuer le 4 décembre 2004. Elle atteignit sa valeur minimale le 15 mars 2005. Le 19 mars, elle commença à s'élever progressivement. Le 16 mai 2005, la quantité d'eau dans le sol recommença à décrire des variations journalières détectables.

Durant l'hiver, plusieurs évènements de redoux se sont produits. Afin de documenter leur effet sur les fluctuations radiales observées avec les dendromètres, cinq évènements de redoux importants seront décrits en détail. Le premier redoux est survenu le 23 décembre 2005. La température maximum était de 7,1°C et la température minimum, de

-5,4°C. L'air était très humide, l'humidité relative a atteint les 98,6%. Le lendemain, la quantité d'eau dans le sol s'était accrue de 3,0%. Un second redoux a été enregistré le 31 décembre 2004. La température de l'air est passée de -12,5°C à 6,2°C. L'humidité relative maximale de cette journée était de 96,5%. Le lendemain, la quantité d'eau dans le sol avait augmenté de 8,1%. Le troisième redoux a duré environ 2 jours, entre le 13 janvier 2005 et le 14 janvier 2005. Le 12 janvier, la température minimum de l'air était de -20,6°C. Au matin du 14 janvier, la température maximum était 12,5°C mais en soirée, la température minimum enregistrée était déjà de -20,1°C. L'humidité relative maximale, 98,2%, a été enregistrée le 13 janvier en matinée. La couche de neige a fondu de 18,7 cm durant ces deux journées, ce qui a provoqué une brusque mais brève augmentation de la quantité d'eau dans le sol de 24,1%. Le quatrième redoux a été le plus important, il a duré 5 jours, entre le 4 février 2005 et le 8 février 2005. Le matin du 3 février, la température minimum était de -14,1°C. Dans l'après-midi du 7 février, la température de l'air avait atteint les 9,7°C. La température de l'air diminua ensuite jusqu'à -12,7°C, température minimale enregistrée le 9 février. Durant ces quelques jours, l'humidité de l'air a augmenté progressivement jusqu'à 99,6%, valeur enregistrée le 8 février. La vitesse du vent était faible. La neige a fondu considérablement, si bien que le 8 février, la quantité d'eau dans le sol augmenta brusquement de 3,8% en 3 heures. Suite à cette infiltration d'eau, la température du sol s'est rapprochée de la valeur de 0°C. Le cinquième redoux a duré un peu plus de 2 jours, entre le 15 et le 17 février 2005. La température de l'air est passée de -23,1°C le 14 février au matin, à 5,0°C dans l'après midi du 15 février, puis a rechuté à -11,2°C dans la nuit du 16 février. Durant ces deux journées, il est tombé 29,5 cm de neige en 20 heures.

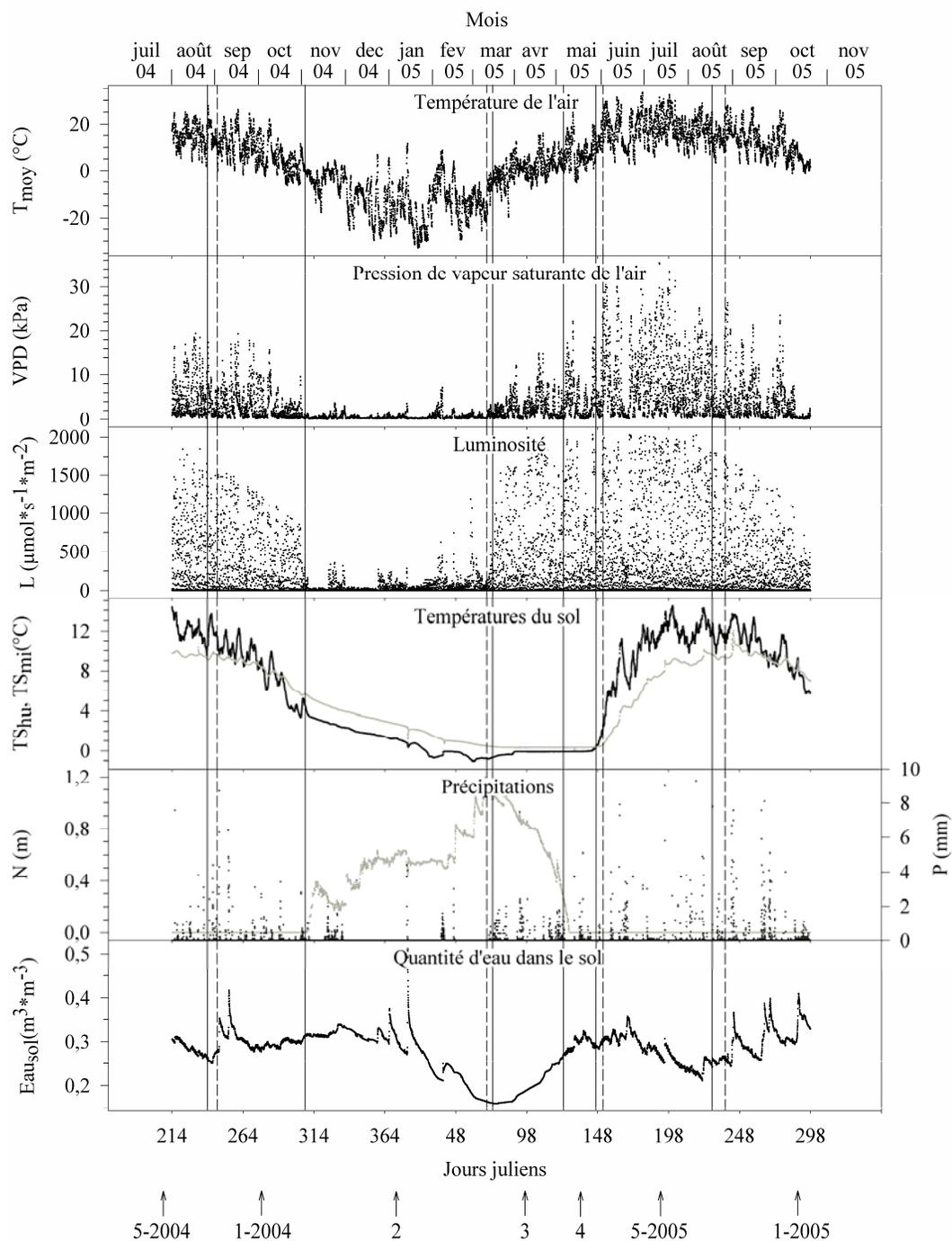


Figure 24 : Variables environnementales mesurées du 1^{er} août 2004 au 25 octobre 2005.

Note : Les lignes verticales et les chiffres indiquent les cinq périodes définies. Les lignes pleines correspondent aux tiges et les pointillées aux racines. Les températures du sol minéral et l'épaisseur de la couche de neige sont représentées en gris.

Afin d'établir les relations fines entre les fluctuations radiales, les variables environnementales et l'initiation de la croissance, l'étude des périodes 3, 4 et 5 a été approfondie. La période 4 a servi de période centrale puisqu'à ce moment de l'année 2005, le rayon avait atteint celui de l'automne précédent et la classification de la majorité des cycles correspondait aux cycles estivaux, mais la croissance n'était pas commencée. Les périodes 3 et 5 ont été tronquées en fonction de la longueur de la période 4, ce qui a permis d'obtenir trois ensembles de données égaux et comparables d'une durée de 25 jours, un pour chacune des périodes 3, 4 et 5.

L'humidité relative (HR) pour les périodes 4 et 5, la température moyenne de l'air (T_{moy}) pour les périodes 3, 4 et 5, la radiation solaire (L) pour les périodes 4 et 5, et la pluie (P) pour la période 5, étaient les variables environnementales qui influençaient le plus significativement l'amplitude de la phase de contraction ($\log\text{CONT}$) (fig. 25). Plus la température et la radiation solaire étaient fortes et plus l'air était sec, plus l'amplitude de la contraction était importante. Pour les variables HR, T_{moy} et L, la force des corrélations avec l'amplitude de la phase de contraction augmentait de la période 3 à la période 5 (fig. 25). La corrélation entre la quantité d'eau dans le sol (Eau_{sol}) et l'amplitude de la contraction était faible et invariable entre les trois périodes et ne semblait pas différente entre tiges et racines (fig. 25). Les températures de l'humus et du sol minéral étaient faiblement corrélées à l'amplitude de la contraction. La corrélation entre la vitesse du vent (VV) et l'amplitude de la contraction était nulle ou faiblement significative pour toutes les périodes.

En général, toutes les corrélations entre l'amplitude de l'expansion ($\log\text{EXP}$) et les variables environnementales étaient soit faibles, soit non-significatives. Pour la période 3,

seule la pluie (P) semblait avoir une certaine importance (fig. 25). L'influence de la pluie se faisait moins importante pour les périodes 4 et 5 (fig. 25). Pour les périodes 4 et 5, il y avait correspondance entre les corrélations obtenues pour l'amplitude de la contraction et celle de l'expansion. Les corrélations allaient dans le même sens alors qu'elles devraient être inversées et elles étaient aussi plus faibles pour l'expansion que pour la contraction.

Beaucoup de différences ont été relevées dans les corrélations obtenues pour les trois périodes en ce qui concerne l'amplitude de la phase d'accroissement (logACC). L'influence positive de HR était plus marquée durant la période 3 que durant les périodes 4 et 5 (fig. 25). Les corrélations obtenues entre l'amplitude de la phase d'accroissement et T_{moy} étaient négatives pour la période 3. La température moyenne de l'air était donc particulièrement importante pour les racines durant la période 3, avec un coefficient de corrélation de -0,40. Durant cette même période, des corrélations positives et significatives ont été trouvées chez les racines entre l'amplitude de la phase d'accroissement et les variables Eau_{sol} , TS_{hu} , et TS_{mi} , mais ces corrélations étaient non-significatives chez les tiges. Le sens des corrélations entre ces trois variables et l'amplitude de la phase d'accroissement s'inversait parfois de la période 4 à la période 5 (fig. 25). Pour les trois périodes, L était corrélée négativement avec l'amplitude de la phase d'accroissement. La phase d'accroissement s'effectuait donc durant la nuit, c'est-à-dire en absence de lumière. La pluie (P) influençait l'amplitude de la phase d'accroissement de façon croissante de la période 3 à la période 5. Les corrélations allaient jusqu'à 0,54 chez les tiges et 0,48 chez les racines.

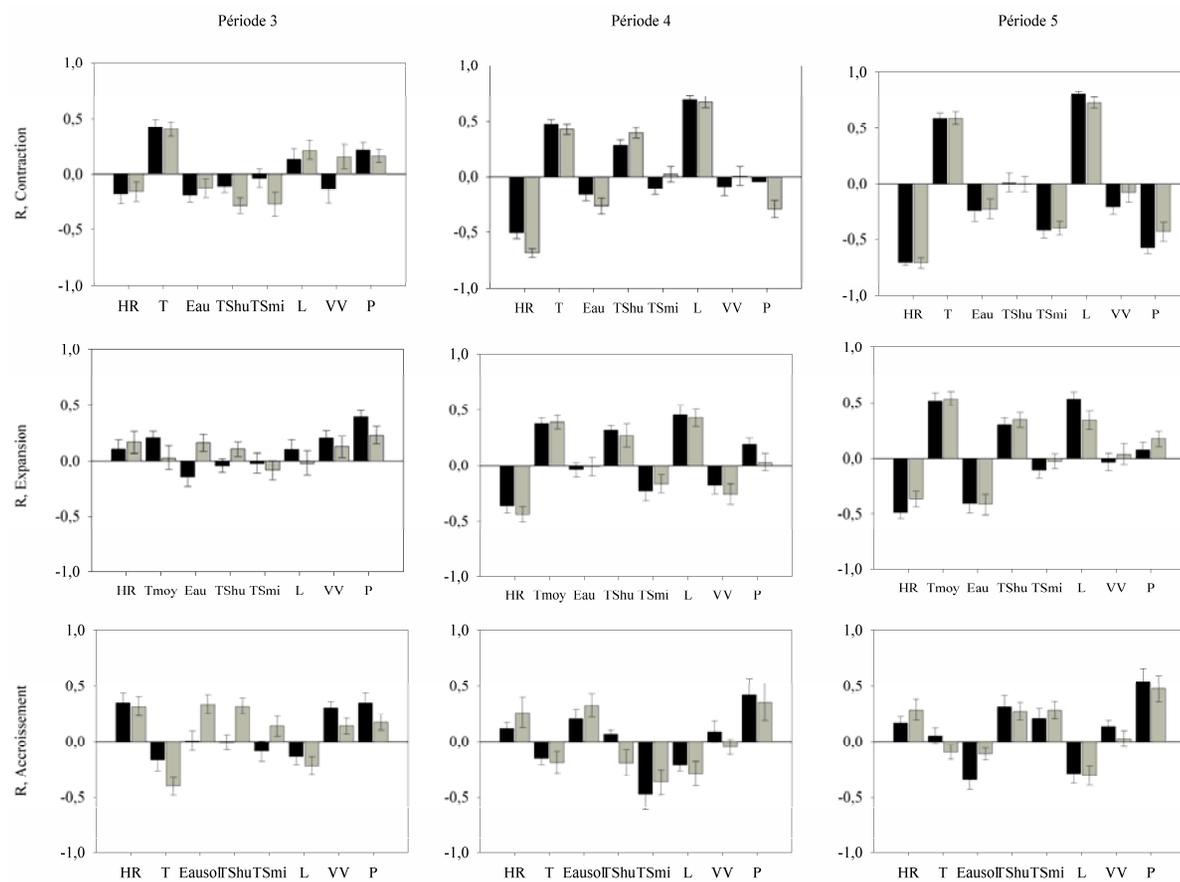


Figure 25 : Corrélations et intervalles de confiance (5% et 95%) obtenus par échantillonnage *bootstrap* entre l'amplitude des phases de contraction, d'expansion et d'accroissement et les variables environnementales pour les périodes 3, 4 et 5.

Note : Les barres noires correspondent aux tiges et les grises aux racines.

CHAPITRE IV

DISCUSSION

4.1 Les fluctuations de l'épaisseur radiale des tissus des tiges et des racines

Les tiges et les racines de tous les arbres produisaient des fluctuations radiales similaires et simultanées (fig. 13), ce qui n'est pas exceptionnel par rapport aux résultats d'études antérieures obtenus avec un grand nombre de séries temporelles (Sevanto *et al.*, 2001). L'amplitude des fluctuations radiales observées au niveau du DHP était supérieure à celle qui a été observée au niveau des racines adventives (tab. 3). Ce résultat correspond à ceux décrits dans les études antérieures, puisque l'amplitude des fluctuations augmente généralement de la souche à la cime (Winget and Kozlowski, 1964; Braekke and Kozlowski, 1975; Zweifel and Häsler, 2001). Les fluctuations radiales sont proportionnelles à l'épaisseur des tissus vivants extensibles de l'écorce, c'est-à-dire le cambium, le phloème et le parenchyme et à la quantité d'eau qu'ils contiennent (Holbrook, 1995; Dobbs and Scott, 1971; Molz and Klepper, 1973; Zweifel *et al.*, 2000; Zweifel and Häsler, 2001). Quant aux tissus ligneux du xylème, ils ne contribuent que très peu aux fluctuations radiales (Zweifel and Häsler, 2000). Chez *Picea abies*, l'épaisseur des tissus est maximale dans les sections médianes de la tige (Zweifel and Häsler, 2001). Les racines de *Picea mariana* produisaient des fluctuations radiales de moindre amplitude. Cela

pourrait être du au fait que les racines profitent à la fois d'un environnement immédiat et d'un statut hydrique plus stables. Le contenu en eau varie considérablement de la souche à la cime d'un arbre (Winget and Kozloski, 1964). Le tronc de l'arbre est sujet à une déshydratation journalière plus importante que les racines durant les heures chaudes de la journée (Cruiziat *et al.*, 2002). Cela pourrait expliquer pourquoi les fluctuations radiales étaient beaucoup moins prononcées chez les racines que chez les tiges. Une seconde différence majeure entre les fluctuations radiales annuelles des tissus des tiges et celles des racines a été trouvée au cours de la période 3, c'est-à-dire de la mi-mars à la fin d'avril. La période de réhydratation était beaucoup plus évidente chez les racines, avec la présence de nombreux cycles longs.

4.2 Les différents types de cycles de fluctuations radiales

Les résultats ont démontré que les types de cycles définis présentaient des caractéristiques bien différentes. Pour les cycles journaliers, l'amplitude de la phase d'expansion semblait proportionnelle à l'amplitude de la contraction, c'est-à-dire que l'ampleur de la contraction d'un cycle influencerait l'ampleur de l'expansion subséquente. Cette corrélation entre l'amplitude des phases de contraction et d'expansion d'un cycle pourrait également expliquer en partie pourquoi les corrélations obtenues pour la phase d'expansion allaient dans le même sens que pour la phase de contraction (fig. 25). Chez les arbres qui profitent de bonnes conditions hydriques, l'amplitude de la phase d'expansion pourrait dépendre davantage de l'amplitude de la contraction précédente que des facteurs environnementaux. À l'échelle annuelle, les cycles de plus de 28 heures (LONG) étaient

principalement responsables de l'augmentation du rayon (tab. 4), tel qu'observé par Winget et Kozlowski (1964) et Deslauriers (2003b). Ces cycles étaient caractérisés par une phase d'expansion d'amplitude supérieure à la phase de contraction (tab. 4). Pour les cycles longs, les valeurs positives d'accroissement, représentant l'augmentation radiale observée lors de la phase 3 du cycle, la phase d'accroissement, étaient surtout reliées aux précipitations. Lorsqu'une période de déshydratation précède une période pluvieuse ou nuageuse, la réhydratation provoque l'apparition de cycles de grande amplitude (Kozlowski *et al.*, 1962; Kozlowski and Winget, 1964; Braekke and Kozlowski, 1975; Downes *et al.*, 1999). L'importante fréquence des cycles longs lors de la période de réhydratation printanière, s'étalant de la mi-mars à la fin d'avril (période 3), pourrait être attribuée au fait que l'eau était constamment disponible suite à la fonte des neiges (fig. 24). La période 2, définie du début novembre jusqu'à la mi-mars, comportait également une grande proportion de cycles LONG, mais ils étaient davantage reliés aux cycles de gel-dégel ainsi qu'aux cycles de froid.

Les cycles normaux, décrivant une phase de contraction diurne et une phase d'expansion nocturne, ont été observés durant toute l'année, mais ils étaient principalement présents du début de mai jusqu'à la fin du mois d'octobre (périodes 4, 5 et 1). Pour ce type de cycle, la phase de contraction apparaissait durant les heures chaudes de la journée, lorsque la perte d'eau par déshydratation dépassait la capacité d'absorption de l'eau par les racines, tandis que la phase d'expansion s'effectuait durant la nuit, lorsque la capacité d'absorption de l'eau par les racines dépassait le taux de transpiration. Quant aux cycles inversés, caractérisés par une phase de contraction nocturne et une phase d'expansion

diurne, ils étaient surtout présents du début de novembre à la mi-mars, dans la période 2 (fig. 21). Leur existence a été mentionnée par Zweifel et Häsler (2000) ainsi que par Tardif *et al.* (2001). Ils étaient souvent associés aux cycles de gel-dégel ou aux cycles de froid (*non présenté*). Les cycles inversés seraient d'origine thermique (Zweifel and Häsler, 2000). Il est vraisemblable que la contraction nocturne ait été provoquée par les basses températures de la nuit, alors que l'apparition d'une expansion ait été favorisée par les températures plus chaudes de la journée.

Les cycles produits à des températures supérieures à $-4,5^{\circ}\text{C}$ (CT) étaient surtout présents lors des périodes 3, 4 et 5, c'est-à-dire de la mi-mars à la fin du mois d'août. Ces cycles comportaient deux composantes : une composante irréversible due à la croissance et une composante réversible créé par des fluctuations de potentiel hydrique (Winget and Kozlowski, 1964). Les cycles de transpiration présentaient généralement une phase d'expansion d'amplitude supérieure à la phase de contraction (tab. 4), ce qui reflète la présence de la composante irréversible du cycle, due à la croissance. Les cycles de gel-dégel (CGD) étaient surtout retrouvés dans les périodes 2 et 3, du début du mois de novembre jusqu'à la fin du mois d'avril. Les fluctuations radiales composant ce type de cycles étaient de grande amplitude, par rapport aux fluctuations d'origine hydrique (CT) (tab. 4). Plusieurs études antérieures ont déjà publié de tels résultats. Chez *Picea abies* (Zweifel and Häsler, 2000), *Pinus radiata* (Bryan and Doolittle, 1950) et *Pinus sylvestris* (Sevanto *et al.*, 2006), l'amplitude des fluctuations radiales hivernales peut être 10 fois supérieure à celle des fluctuations radiales estivales. L'envergure de ces fluctuations, dépassant de loin l'expansion thermique du bois, s'explique par la déshydratation soudaine

des cellules vivantes, causée par la formation de glace extracellulaire et par le passage de l'eau d'un tissu à un autre (Jefree *et al.*, 1987; Zweifel, 1999; Zweifel and Häsler, 2000). Les cycles de gel-dégel sont donc d'ordre physique. Ils ne dépendent pas d'un transport actif d'énergie ou d'un senseur biochimique de température (Zweifel and Häsler, 2000). Sous des régimes de refroidissement progressifs comme ceux retrouvés dans la nature, la glace se cristallise d'abord dans les méats intercellulaires (Pearce and Beckett, 1985). D'abord, la glace se forme dans l'apoplasme entre les trachéides du xylème, ce qui induit un gradient de pression de vapeur forçant l'eau toujours liquide à passer du phloème au xylème. Ensuite, l'eau dans l'apoplasme entre les cellules vivantes du le phloème finit par geler, mais les cellules restent intactes (Sakai and Larcher, 1987; Zweifel and Häsler, 2000). Au niveau tissulaire, le processus du gel des tissus vivants débute avec les petites gouttelettes ou la vapeur d'eau condensée sur les parois cellulaires. La nucléation débute à cet endroit à cause de la présence de nucléateurs dans ce compartiment et parce que cette eau, presque pure, est moins concentrée en solutés que l'eau contenue dans les vacuoles et le cytoplasme des cellules vivantes (Loris *et al.*, 1999). Quand la température chute sous le point de congélation du contenu cellulaire, la pression de vapeur du contenu cellulaire devient supérieure à celle de la glace formée dans les méats intercellulaires. L'eau diffuse à travers la membrane plasmique semipermeable à partir des cellules vers les méats intercellulaires, où elle s'accumule sur la surface externe des parois cellulaires sous forme de glace, jusqu'à ce que la pression de vapeur soit égale de chaque côté de la membrane (Sakai and Larcher, 1987). En conséquence de cette perte de turgescence, les cellules, et ainsi le tissu en entier, se contractent (Loris *et al.*, 1999). Une membrane plasmique intacte

empêche les cristaux de glace de pénétrer à l'intérieur de la cellule, ce qui lui serait fatal. L'expansion des cellules s'effectue par les mêmes mécanismes; le gradient de pression de vapeur devient inversé lorsque les températures s'élèvent au-dessus du point de fusion de la sève et l'eau retourne dans les cellules vivantes (Loris *et al.*, 1999). Les cycles de gel-dégel se retrouvaient communément en petits groupes de deux ou trois cycles car les périodes de redoux responsables de l'apparition de ce type de cycle étaient généralement de courte durée (moins de 5 jours).

Les cycles produits à des températures inférieures à $-4,5^{\circ}\text{C}$ (CF) étaient principalement responsables de la contraction hivernale progressive des tissus, puisque l'amplitude de la phase de contraction de ce type de cycle dominait fortement sur l'amplitude de la phase d'expansion (tab. 4). En milieu boréal, les températures de l'air élevées combinées à un sol gelé ou très froid sont des facteurs qui favorisent la dessiccation hivernale (Sevanto *et al.*, 2006). Les valeurs d'amplitude de la phase d'accroissement, fortement négatives (tab. 4), suggèrent que la déshydratation hivernale de l'épinette noire puisse également s'effectuer lorsque la température de l'air est inférieure à $-4,5^{\circ}\text{C}$.

4.3 Périodes, types de cycles de fluctuations radiales et variables environnementales

Aucune étude antérieure n'avait tenté de séparer clairement les variations radiales saisonnières observées chez les arbres au cours d'une année. Zweifel et Häsler (2000) avaient séparé les fluctuations radiales annuelles en fonction de l'intervalle de rayon auquel elles appartenaient, soit qu'elles correspondaient à un état physiologiquement actif (*physiologically active state*) ou à un état froid et passif (*inactive cold state*). Dans la

présente étude, cinq périodes ont été définies dans le temps, sur la base du calendrier. Ces périodes incluait différents types de fluctuations radiales, formant des cycles dont l'origine a pu être déterminée en fonction de leurs caractéristiques et des conditions environnementales observées.

La période 1, définie de la fin du mois d'août à la fin d'octobre, et la période 4, définie durant le mois de mai, présentaient des caractéristiques similaires. Chez les tiges, ces deux périodes présentaient des proportions de cycles AR et DR et proches de 50% (fig. 23), ce qui concorde avec la stabilité du rayon observé durant ces deux périodes (fig. 15). Les périodes 1 et 4 présentaient aussi la même proportion de cycles longs par rapport aux cycles courts et journaliers, ainsi que la même proportion de cycles de gel-dégel et de froid par rapport aux cycles de transpiration. Durant la période 1, les températures de l'air et du sol diminuaient progressivement (fig. 24). La quantité d'eau dans le sol était plus ou moins stable à l'échelle hebdomadaire, mais elle variait de façon journalière (fig. 24). Le sol, comme les arbres, étaient soumis à des variations journalières de leur contenu en eau durant les périodes 1 et 4, ainsi que durant la période 5.

Le début de la période 2 correspondait avec la première chute de neige (fig. 24). Avec l'apparition de cette couche de neige au sol, les températures du sol étaient plus stables. Durant l'hiver, les températures du sol minéral et de l'humus ont diminué progressivement jusqu'à 0°C et -1,1°C, respectivement (fig. 24). La période 2 était caractérisée par une forte proportion de cycles longs, inversés, de gel-dégel et de froid. En hiver, les fluctuations étaient donc beaucoup plus lentes, surtout chez les racines isolées par la couche de neige, et tiraient principalement leur origine de fluctuations thermiques. Les

fluctuations radiales les plus importantes à être enregistrées durant l'hiver correspondaient à des événements de redoux, lors desquels la température de l'air surpassait le point de congélation. Lors de ces événements, des cycles de gel-dégel furent observés. En plus des cycles de gel-dégel, une dizaine de cycles de transpiration et de cycles normaux ont été observés pour chaque arbre durant la période 2. L'apparition de cycles de transpiration et de cycles normaux suggère la possibilité d'une certaine activité de réhydratation durant l'hiver. Puisque la phase de contraction se produit durant la journée, lorsque l'air se réchauffe, et que la phase d'expansion se produit durant la nuit, lorsque l'air se refroidit, il est probable que ces cycles hivernaux classifiés à la fois comme des cycles de transpiration et des cycles normaux soient d'origine hydrique. Ces cycles apparaissaient généralement entre deux cycles de gel-dégel, lorsque le rayon atteignait un maximum. Chez l'épinette noire, le rayon maximum n'était maintenu que durant un à trois jours, au plus. Cette observation contraste avec les résultats obtenus par Loris *et al.* (1999) chez *Pinus cembra* et Zweifel et Häsler (2000) chez *Picea abies*, qui observèrent le maintien d'une valeur de rayon élevée durant plusieurs jours. Ce phénomène n'a été observé qu'à 5 reprises au cours de la présente étude, soit le 17 décembre 2004, les 23 et 24 décembre 2004, le 1^{er} janvier 2005, les 7, 8 et 9 février 2005 et le 16 février 2005. Le maintien d'une valeur de rayon plus élevée durant la période hivernale correspondrait à l'état physiologique actif de l'arbre, permettant l'accomplissement d'activités telles que le transport de l'eau, la transpiration et la photosynthèse (Zweifel and Häsler, 2000). Malgré leur acclimatation aux conditions hivernales, les conifères peuvent afficher des taux de respiration et de transpiration élevés lors des événements de redoux et un peu de photosynthèse peut alors s'effectuer (Sevanto

et al., 2006). Mais la capacité de mise en réserve de l'eau dans la tige des arbres est grande (Holbrook, 1995) et cette eau peut être utilisée durant la période hivernale pour répondre à la demande causée par la transpiration (Running, 1980). Au lieu de dépendre de l'eau tirée du sol, les arbres utiliseraient l'eau mise en réserve dans la tige pour subvenir aux besoins occasionnés par les courtes périodes où ils sont physiologiquement actifs en hiver (Boyce *et al.*, 1991; Sevanto *et al.*, 2006). Les cycles normaux pourraient être impliqués dans les activités physiologiques hivernales des arbres et devraient être étudiés plus en profondeur, avec des instruments permettant d'effectuer des mesures physiologiques d'échanges gazeux, si l'on veut comprendre jusqu'à quel point la photosynthèse hivernale contribue à l'acquisition annuelle du carbone. Pour l'épinette noire, étant donné le faible nombre de jours passés dans l'état actif, correspondant au rayon maximum atteint en hiver lors des événements de redoux, la photosynthèse hivernale semble à prime abord, peu importante.

Le commencement de la période 3 correspondait avec le début de la fonte des neiges, ainsi qu'avec l'augmentation de la quantité d'eau dans le sol. Durant la période 3, la réhydratation s'est particulièrement manifestée au niveau des racines (fig. 15). Ces résultats montrent l'importance de la mesure au niveau des racines dans le contexte d'une étude de la réhydratation printanière, car le moment du début de la réhydratation est plus difficile à déterminer au niveau du DHP. En 1962, dans leur étude sur les fluctuations radiales de *Pinus resinosa*, Kozlowski et Peterson ont décrit la réhydratation printanière comme la première augmentation importante du rayon observée principalement près de la souche. La réhydratation peut s'effectuer très tôt dans l'année et à des températures très basses. Même si les tissus sont encore gelés, l'eau présente sous forme liquide dans les parois des cellules

de la tige et des racines aurait la possibilité d'être transportée jusqu'aux feuilles avec une faible conductivité (Sparks *et al.*, 2000). Les corrélations entre les variables environnementales et l'amplitude des trois phases du cycle (fig. 25) ont montré la grande importance de l'humidité relative lors de la période 3. L'amplitude de la phase d'accroissement était positivement corrélée à cette variable. De plus, la température moyenne de l'air et la quantité d'eau dans le sol influençaient positivement l'amplitude de la phase d'accroissement des cycles décrits chez les racines durant la période 3. La chaleur, l'humidité de l'air et la grande disponibilité de l'eau dans le sol suite à la fonte des neiges favorisaient la réhydratation des arbres. La proportion de cycles avec augmentation du rayon était particulièrement importante durant cette période (fig. 23), ce qui explique en partie l'augmentation générale du rayon. Lorsque l'eau dans le sol est hautement disponible, la contraction des tissus est minime (Winget and Kozlowski, 1964), c'est pourquoi les cycles comportaient une phase d'expansion beaucoup plus accentuée que la phase de contraction. Aussi, plus de cycles longs ont été observés chez les racines que chez les tiges. Il est possible que l'effet tampon du sol sur les températures et sur la disponibilité de l'eau puisse réduire l'ampleur des variations journalières, ce qui aurait pour effet d'unifier les fluctuations radiales entre elles. La réhydratation a été pratiquement continue durant toute la période 3 (fig. 15).

La période 4 a été définie à partir du moment où le rayon avait atteint celui de l'automne précédent, au début du mois de mai, et avec le retour des cycles dont la classification correspondait à celle des cycles estivaux typiques. Cependant, la période 4 comportait encore des cycles inversés, vraisemblablement produits sous l'influence des

températures fraîches de la nuit. La présence de ce type de cycle avant le début de la croissance suggère l'importance des températures de l'air dans le processus de l'éveil cambial. La température, en permettant aux activités métaboliques de s'effectuer durant la production et la différenciation des cellules, a été proposée comme le principal facteur affectant l'initiation de la croissance (Vaganov *et al.*, 1999; Rossi *et al.*, 2006). Plusieurs changements dans le sens et la force des corrélations furent observés autour de cette période, notamment pour les variables HR, T_{moy} , L et P (fig. 25). Ces variables environnementales, participent au développement d'un gradient de pression de vapeur entre les feuilles et l'environnement. Le retour des cycles estivaux suggère également le retour de l'évapotranspiration, principale force qui sous-tend l'apparition des cycles de fluctuations radiales en été. Aussi, chez les racines, le rayon a décrit une petite décroissance lors de la période 4, ce qui se reflète sur le pourcentage de cycles avec diminution du rayon observé durant cette période (fig. 15). Cette décroissance coïncide avec une diminution de la quantité d'eau dans le sol engendrée par une période un peu plus sèche après la fonte des neiges (fig. 24). Il n'aurait pas été surprenant que les températures du sol influencent aussi le processus, mais les corrélations étaient faibles et difficilement interprétables.

La période 5 a été définie comme la période d'élargissement radial des cellules du xylème. L'ajout de nouvelles cellules et l'élargissement radial de celles-ci participent à l'augmentation du rayon mesuré avec les dendromètres (Winget and Kozlowski, 1964). Chez plusieurs espèces, il arrive que les conditions hydriques défavorables provoquent la diminution du rayon, en pleine période de croissance (Winget and Kozlowski, 1964). Ce phénomène a été observé à quelques reprises chez l'épinette noire (fig. 15), mais il

s'agissait de courts événements de faible importance. Aucune sécheresse n'a affecté le site durant l'été 2005. Le rayon suivait une courbe semblable à celle de la fonction de Gompertz (Gompertz, 1825), un modèle largement utilisé pour décrire la croissance du cerne annuel chez les arbres en fonction du temps (Camarero *et al.*, 1998; Deslauriers *et al.*, 2003a; Mäkinen *et al.*, 2003; Rossi *et al.*, 2003). Cette courbe, en forme de S, était composée d'une première phase de croissance exponentielle, observée en juin, suivie d'une phase où le taux de croissance diminue. Le début de la période d'élargissement radial des cellules du xylème correspondait étroitement avec le réchauffement de l'humus et du sol minéral (fig. 24). Les résultats des corrélations obtenues entre les variables environnementales et l'amplitude des trois phases du cycle (fig. 25) ont démontré que ce sont la température de l'air, l'humidité relative et la radiation solaire, trois variables environnementales directement impliquées dans le processus de la transpiration, qui influençaient le plus l'amplitude de la phase de contraction. L'influence de ces deux variables augmentait beaucoup de la période 3 à la période 5. Les températures de l'air et du sol, ainsi que la photopériode constitueraient un facteur déclencheur de l'activité cambiale au printemps (Rossi *et al.*, 2006; Vaganov *et al.*, 1999). L'influence des précipitations augmentait aussi de la période 3 à la période 5 (fig. 25), ce qui suggère que l'eau était moins limitante au cours des périodes 3 et 4 qu'au cours de la période 5, à mesure que l'eau de la fonte des neiges était utilisée. L'eau apportée par les précipitations n'influait positivement l'amplitude de la phase d'accroissement que lors de la période 5. Pendant la saison estivale, la phase d'accroissement est considérée comme une expression de la croissance (Downes *et al.*, 1999; Deslauriers *et al.*, 2003b). Les cycles observés à ce moment de l'année étaient des cycles normaux, ce qui signifie que

la phase d'accroissement s'effectuait la nuit, lorsque les réserves hydriques des arbres se renflouaient. La corrélation négative entre l'amplitude de la phase d'accroissement et la radiation solaire confirment que cette phase du cycle s'effectuait durant la nuit, c'est-à-dire en absence de lumière (fig. 25). Braekke et Kozlowski (1975) avaient observé le même phénomène. Ces résultats suggèrent, donc, que la turgescence provoquée par cet important flux hydrique nocturne favoriserait la croissance en diamètre. Chez *Abies balsamea*, les températures de l'air de la nuit stimulent positivement la croissance radiale (Deslauriers *et al.*, 2003b). Bien que cette relation n'ait pas encore été démontrée chez *Picea mariana*, une relation entre les températures de l'humus et du sol minéral et l'amplitude de la phase d'accroissement a été observée (fig. 25). Selon les résultats de cette étude, les précipitations et possiblement les températures du sol, pourraient favoriser la croissance de l'épinette noire au printemps. Toutefois, étant donné que seule la première portion de la saison de croissance a été étudiée (25 jours) il est possible qu'un certain seuil de température du sol soit nécessaire à la croissance, et qu'au-delà de ce seuil la température du sol n'ait plus la même importance.

Finalement, la croissance radiale de *Picea mariana* n'a jamais été comparée à l'amplitude de la contraction hivernale ou à celle de la réhydratation. L'importance de la contraction hivernale est principalement fonction de l'espèce et de la taille de la tige (Winget and Kozlowski, 1964). Pour l'épinette noire, la contraction des tissus observée durant l'hiver 2004-2005 était de moindre amplitude que la croissance de l'été 2005 (fig. 15). La contraction hivernale était de moins de 1 mm, alors que chez *Picea abies*, Zweifel and Häsler (2001) ont observé des contractions hivernales de 1 à 2 mm. Ces observations

contrastent avec celles de Winget et Kozlowski (1964), qui notèrent que la contraction hivernale excédait la croissance d'une saison entière et avec celles de Zweifel and Häsler (2001), qui observèrent une contraction hivernale d'amplitude deux fois plus grande que celle de la saison de croissance. La diminution radiale d'amplitude causée par la contraction hivernale fut complètement compensée par le gain d'amplitude causé par la réhydratation printanière (fig. 15). La période de réhydratation a duré environ 50 jours. Au printemps 2005, le rayon avait atteint la valeur de l'automne précédent 25 jours avant le début de la croissance. Surtout chez les racines, la réhydratation printanière se distinguait nettement de la période de croissance. Ce résultat ne correspond pas aux observations de Winget et Kozlowski (1964), ni à celles de Zweifel and Häsler (2001), qui ont observé que la réhydratation était simultanée et impossible à distinguer de la croissance chez des spécimens de *Picea abies* en milieu subalpin. Toutefois, les résultats obtenus s'accordent avec ceux de Sevanto *et al.* (2006), qui affirment que la disponibilité de l'eau n'est pas un facteur limitant le début de la saison de croissance chez *Pinus sylvestris* en milieu boréal. L'eau de la fonte des neiges s'est avérée importante pour la période de réhydratation, mais compte tenu de l'influence croissante des précipitations, il apparaît que cette eau se serait épuisée avant que la croissance ne débute. Le retour des fonctions hydriques normales, marqué par l'apparition des cycles dont la classification correspondait aux cycles estivaux (CT, NOR, JOUR), précédait le moment de l'éveil cambial de plus de trois semaines. Sur le site, l'éveil cambial de l'épinette noire n'était donc pas limité par la réhydratation complète des tissus ni par le retour des fonctions hydriques normales.

CHAPITRE V

CONCLUSION

Cette étude avait pour objectif général d'évaluer l'importance de l'eau pour le début de la croissance cambiale secondaire chez l'épinette noire. Les résultats obtenus avec les dendromètres ont démontré qu'il était possible de suivre la progression saisonnière des conditions hydriques des arbres en mesurant les fluctuations radiales en continu sur une longue période. Pour la première fois, les fluctuations radiales observées au niveau de la tige et des racines adventives de l'épinette noire durant une année ont été caractérisées et certaines relations entre les variables environnementales et les fluctuations radiales observées ont pu être établies. Les dendromètres se sont avérés être des outils efficaces pour comprendre la dynamique du recouvrement du flux de sève au printemps.

Les dates d'apparition des différents types de cycles définis et les résultats du suivi histologique ont servi de base pour diviser les fluctuations radiales annuelles en cinq périodes différentes, ce qui n'avait jamais été effectué auparavant. Concernant les relations entre les variables environnementales et les fluctuations radiales observées, il était parfois difficile d'obtenir des résultats d'interprétation biologique clairs, puisque le signe des corrélations obtenues pouvait s'inverser à une échelle aussi petite que 25 jours. Toutefois, certains résultats se démarquaient davantage. La température de l'air, l'humidité relative et la radiation solaire influençaient fortement l'amplitude de la phase de contraction.

De la période 3 à la période 5, l'augmentation de la force des corrélations entre ces variables environnementales et l'amplitude des fluctuations a montré que l'environnement exerçait déjà une pression hydrique sur les arbres et que ceux-ci répondaient à cette demande par des fluctuations radiales plus importantes. Au début du mois de mai, les arbres s'étaient complètement réhydratés. Ces résultats ont permis de confirmer que, bien avant le début de la saison de croissance, les arbres avaient retrouvé leur capacité de transporter l'eau. L'élargissement radial des cellules du xylème n'était donc pas limité par le retour des fonctions hydriques normales, mais plutôt par les basses températures, comme en témoigne la présence des cycles de type inversé chez les tiges durant la période précédant la croissance (période 4), au mois de mai. Ce dernier type de cycle pourrait donc constituer un élément clé pour les prochaines études au sujet du retour du flux de sève printanier et des facteurs limitant la croissance au printemps. Il serait important de poursuivre les recherches sur la réhydratation printanière, en comparant plusieurs sites et plusieurs années de mesure, pour déterminer si le temps qui passe entre la réhydratation complète des tissus et le début de la croissance cambiale est variable et s'il existe des variations à l'intérieur d'un gradient latitudinal. Sur un même site, le moment de l'éveil du cambium vasculaire peut varier selon la fonte des neiges et l'augmentation des températures de l'air et du sol (Vaganov *et al.*, 1999). Ces informations permettraient de mieux comprendre les facteurs qui limitent la distribution des espèces, un sujet d'intérêt grandissant compte tenu des changements climatiques annoncés pour le prochain siècle.

Avec le perfectionnement des instruments de mesure électroniques, les activités de recherche sur les relations entre la météorologie, la croissance et les relations hydriques des

arbres en milieu naturel à l'échelle intra-annuelle se multiplient. L'observation des caractéristiques des cycles de fluctuations radiales produits par les arbres rend possible leur classification et permet leur association avec certaines conditions physiologiques ou physiques. Puisque chaque type de cycle présente des caractéristiques différentes, la comparaison entre l'amplitude des fluctuations radiales et les variables environnementales qui lui sont associées devrait être effectuée avec une base de données regroupant des cycles de même type. La séparation du signal des dendromètres en différents cycles est une technique qui pourrait permettre l'épuration des bases de données, afin de concentrer l'analyse sur un phénomène physiologique ou physique donné, exprimé par un type de cycle en particulier.

CHAPITRE VI

RÉFÉRENCES

- Abe, H. and Nakai, T. 1999. Effect of the water status within a tree on tracheid morphogenesis in *Cryptomeria japonica* D. Don. *Trees-Structure Funct.* 14: 124-129.
- Améglio, T., Cochard, H. and Ewers, F.W. 2001. Stem diameter variations and cold hardiness in walnut trees. *Jour. Exp. Bot.* 52: 2135-2142.
- Antonova, G.F. and Shebeko, V.V. 1981. Applying cresyl violet in studying wood Formation. *Khim. Drev.* 4: 102-107. (*En russe*)
- Belyea, R.M., Fraser, D.A. and Rose, A. H. 1951. Seasonal growth of some trees in Ontario. *For. Chron.* 27: 300-305.
- Bissing, D.R. 1982. Variation in qualitative anatomical features of the xylem of selected dicotyledonous woods in relation to water availability. *Bull. Torrey. Bot. Club.* 109: 371-384.
- Bormann, F.H. and Kozlowski, T.T. 1962. Measurements of tree growth with dial gage dendrometers and vernier tree bands. *Ecology* 43: 289-294.
- Boyce, R.L., Friendland, A.J., Webb, E.T. and Herrick, G.T. 1991. Modeling the effect of winter climate on high elevation red spruce shoot water content. *For. Sci.* 37: 1567-1580.
- Boyce, R.L. and Lucero, A.S. 1999. Role of roots in winter water relations of Engelmann spruce saplings. *Tree. Physiol.* 19: 893-898.
- Braekke, F.H. and Kozlowski, T.T. 1975. Shrinkage and swelling of stems of *Pinus resinosa* and *Betula papyrifera* in northern Wisconsin. *Plant and Soil* 43: 387-410.
- Bryan, G.M. and Doolittle, W.T. 1950. A year of growth for a short leaf pine. *Ecology* 31: 27-35.

- Camarero, J.J., Guerrero-Campo, J. and Gutiérrez, E. 1998. Tree-ring growth and structure of *Pinus sylvestris* in the Central Spanish Pyrenees. *Arct. Alp. Res.* 30: 1-10.
- Cruiziat, P., Cochard, H. and Ameglio, T. 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of forest science* 59: 723-752.
- Daubenmire, R.F. 1949. Relation of temperature and daylength to the interception of tree growth in spring. *Bot. Gaz.* 110: 464-475.
- Daubenmire, R.F. 1950. A comparison of season of cambial growth in different geographic races of *Pinus ponderosa*. *Bot. Gaz.* 112: 182-188.
- Daubenmire R.F. and Deters, M. E. 1947. Comparative studies of growth in deciduous and evergreen trees. *Bot. Gaz.* 109: 1-12.
- Deslauriers, A., Morin, H. and Begin, Y. 2003a. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada). *Can. J. For. Res.* 33: 190-200.
- Deslauriers, A., Morin, H., Urbinati and C. Carrer, M. 2003b. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem rayon increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Québec (Canada). *Trees* 17: 477-484.
- Dobbs, R.C. and Scott, D.R.M. 1971. Distribution of diurnal fluctuations in stem circumference of Douglas-fir. *J. Forestry* 62: 252-255.
- Downes, G. Beadle, C. and Worledge, D. 1999. Daily stem growth patterns in irrigated *Eucalyptus globulus* and *E. nitens* in relation to climate. *Trees* 14: 102-111.
- Efron, B. and Tibshirani, R.J. 1993. An introduction to the Bootstrap. Chapman & Hall, New York, London.
- Fraser, D.A. 1952. Initiation of cambial activity in some forest trees in Ontario. *Ecology* 33: 259-273.
- Fritts, D.C. 1961. An evaluation of three techniques for measuring radial tree growth. *Bull. Eco. Soc. Am.* 42: 54-55.
- Gagnon, R. 1989. Maintien après feu de limites abruptes entre des peuplements d'épinettes noires (*Picea mariana*) et des formations de feuillus intolérants (*Populus tremuloides* et *Betula papyrifera*) dans la région du Saguenay – Lac Saint-Jean (Québec). *Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.)* 116: 117-124.
- Gompertz, B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality

- and on a new mode of determining life contingencies. *Phil. Trans. R. Soc.* 2: 513-585.
- Hergoz, K.M., Häsler, R. and Thum, R. 1995. Diurnal changes in the rayon of a subalpine Norway spruce stem: their relation to the sap flow and their use to estimate transpiration. *Trees* 10: 94-101.
- Holbrook, N.M. 1995. Stem water storage. *In: Gartner BL (ed) Plant stems: physiology and functional morphology.* Academic Press, San Diego, CA. pp. 151-174.
- Irvine, J. and Grace, J. 1997. Continuous measurements of water tension in the xylem of trees based on the elastic properties of wood. *Planta* 202: 455-461
- Jackson, L.W.R. 1952. Radial growth of forest trees in the Georgia piedmont. *Ecology* 33: 336-341.
- Jefree, C.E., Read, N.D., Smith, J.A.C. and Dale, J.E. 1987. Water droplets and ice deposits in leaf intercellular spaces: redistribution of water during cryofixation for scanning electron microscopy. *Planta* 172: 20-37.
- Jones, H.G. 1983. *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Korstian, C.F. 1921. Diameter growth in box elder and blue spruce. *Bot. Gaz.* 71: 454-461.
- Kozlowski, T.T. and Peterson, A.E. 1962. Seasonal growth of dominant, intermediate, and suppressed red pine trees. *Bot. Gaz.* 124: 301-311.
- Kozlowski, T.T., Winget, C.H. and Torrie, J.H. 1962. Daily radial growth of oak in relation to maximum and minimum temperature. *Bot. Gaz.* 124: 301-311.
- Kozlowski, T.T. 1972. Shrinking and swelling of plant tissues. *In: T.T. Kozlowski (Editor) Water Deficits and Plant Growth, Vol. 3.* Academic Press, London, pp. 1-64.
- Kozlowski, T.T. 2002. Acclimatation and adaptative responses of woody plants to environmental stresses. *The Botanical Review* 88: 270-334.
- Kozlowski, T.T. and Winget, C.H. 1964. Diurnal and seasonal variation in radii of the stems. *Ecology* 45: 149-155.
- Kramer, P.J. and Boyer, J.S. 1995. *Water relations of plants and soils.* Academic Press, San Diego, California.

- Lamontagne, M., Margolis, H. and Bigras, F. 1998. Photosynthesis of black spruce, jack pine, and trembling aspen after artificially induced frost during the growing season. *Can. J. For. Res.* 28: 1-12.
- Lemoine, D. Granier, A. and Cochard, H. 1999. Mechanism of freeze-induced embolism in *Fagus sylvatica* L. *Trees* 13: 206-210.
- Loris, K., Havranek, W.M., and Wieser, G. 1999. The Ecological Significance of Thickness Changes in Stem, Branches and Twigs of *Pinus cembra* L. during Winter. *Phyton* (horn, Austria) 39: 117-122.
- Lortie, M. 1979. Arbres, forêts et perturbations naturelles au Québec. Québec, Presses de l'Université Laval.
- Mäkinen, H. Nöjd, P. and Saranpää, P. 2003. Seasonal changes in stem rayon and production of new tracheids in Norway spruce. *Tree Physiol.* 23: 959-968.
- Milne, R., Ford, E.D and Deans, J.D. 1983. Time lags in the water relations of sitka spruce. *For. Ecol. and Manag.* 5: 1-25.
- Molz, F.J and Klepper, B. 1973. On the mechanism of water-stresse-induced stem deformation. *Agronomy Journal* 65: 304-306.
- Morin, H. et Laprise, D. 1990. Histoire récente des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du lac Saint-Jean (Québec): une analyse dendrochronologique. *Can. J. For. Res.* 20: 1-8.
- Owston, P.W., Smith, J.L. and Halverson, H.G. 1972. Seasonal water movement in tree stems. *For. Res.* 18: 267-272.
- Pearce, R.S. and Beckett, A. 1985. Water droplets in intercellular spaces of barley leaves examined by low temperature scanning electron microscopy. *Planta* 166: 335-340.
- Pearson, G.A. 1924. The growing season of western yellow pine. *J. Agri. Res.* 29: 203-204.
- Riding, R.T. and Little, C.H.A. 1984. Histochemistry of the dormant vascular cambium of *Abies balsamea* cambial zone cells during the onset and breaking of dormancy. *Can. J. Bot.* 62: 2570-2579.
- Rossi, S. Deslauriers, A. and Morin, H. 2003. Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development. *Dendrochronologia* 21: 33-39.
- Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., Morin, H., Saracino, A., Motta, R. and Borghetti,

- M. 2006. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytol.* 170: 301-310.
- Running, S.W. 1980. Relating plant capacitance to the water relations of *Pinus contorta*. *For. Ecol. Manag.* 24: 237-252.
- Sakai, A. 1982. Freezing tolerance of shoot and flower promordia of coniferous buds by extraorgan freezing. *Plant Cell. Physiol.* 23: 1219-1227.
- Sakai, A. and Larcher, W. 1987. Frost survival of plants. *Ecol. Stud.* 62: 157-165.
- Saucier, J.-P., Bergeron, J.-F., Grondin, P., and Robitaille, A. 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3ième version): un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des ressources naturelles. *L'Aubelle* 124 : 1-12.
- Savidge, R. A. 1996. Xylogenesis, genetic and environmental regulation—a review. *IAWA J.* 14: 3-11.
- Savidge, R. A. 2000. Intrinsic regulation of cambial growth. *J. of plant growth regul.* 20: 52-77.
- Sevanto, S., Vesala, T., Perämäki, M. and Nikinmaa, E. 2001. Xylem diameter changes as an indicator of stand-level evapo-transpiration. *Boreal Environ. Res.* 6: 45-52.
- Sevanto, S., Suni, T., Pumpanen, J., Grönholm, T., Kolari, P., Nikinmaa, E., Hari, P. and Vesala, T. 2006. Wintertime photosynthesis and water uptake in a boreal forest. *Tree Physiol.* 26: 749-757.
- Sparks, J.P., Campbell, G.S. and Black, R.A. 2000. Liquid water content of wood tissues at temperatures below 0°C. *Can. J. For. Res.* 30: 624-630.
- Tardif, J., Flannigan and M. Bergeron, Y. 2001. An analysis of the daily radial activity of 7 boreal tree species, northwestern Québec. *Environ. Monit. Assess.* 67: 141-160.
- Thibault, M.M. 2007. Comparaison de l'activité cambiale et de la xylogénèse entre la tige et la racine chez l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) et le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.). Chicoutimi, UQAC, Mémoire de maîtrise.
- Vaganov, E.A., Hughes, M.K., Kirilyanov, A.V., Schweingruber, F.H. and Silkin, P.P. 1999. Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia. *Nature* 400: 149-151.

- Wiegand, K.M. 1906. Some studies regarding the biology of buds and twigs in winter. Bot. Gaz. (Chicago) 41: 373-424.
- Winget, C.H. and Kozlowski, T.T. 1964. Winter shrinkage in stems of forest trees. J. For. 62: 335-337.
- Winget, C.H. and Kozlowski, T.T. 1965. Seasonal basal growth area as an expression of competition in northern hardwoods. Ecology 46: 786-793.
- Zahner, R., Lotan, J.E. and Baughman, W.D. 1964. Earlywood-latewood features of Red pine grown under simulated drought and irrigation. Ecology 46: 786-793.
- Zahner, R. 1968. Water deficits and growth of trees. *In*: Kozlowski T.T. Ed. Water deficits and plant growth. Academic Press, New York. pp. 192-254.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Zweifel, R. 1999. The rhythm of trees – water storage dynamics in subalpine Norway spruce. Ph.D. Thesis No. 13391, Swiss Federal Institute of Technology (ETH), Zürich.
- Zweifel R. and Häsler, R. 2000. Frost-induced reversible shrinkage of bark of mature subalpine conifers. Agr. and For. Meteor. 102: 213-222.
- Zweifel, R., Item, H. and Häsler, R. 2000. Stem rayon changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. Trees 15: 50-57.
- Zweifel, R., Item, H. and Häsler, R. 2001. Link between diurnal stem rayon changes and tree water relations. Tree Physiol. 21: 869-877.
- Zweifel R. and Häsler, R. 2001. Dynamics of water storage in mature subalpine *Picea abies*: temporal and spatial patterns of change in stem rayon. Tree Physiol. 21: 561-569.

APPENDICES

Appendice A : Index des abréviations utilisées

Abréviation	Signification	Unité
Variables environnementales		
T_{moy}	Température moyenne de l'air	°C
T_{min}	Température minimum de l'air	°C
T_{max}	Température maximum de l'air	°C
HR	Humidité relative	%
VV	Vitesse du vent	$m*s^{-1}$
TS_{hu}	Température de l'humus	°C
TS_{mi}	Température du sol minéral	°C
Eau_{sol}	Teneur en eau du sol	%
P	Pluie	mm
N	Neige	m
L	Luminosité	$\mu mol*s^{-1}*m^{-2}$
VPD	Pression de vapeur saturante de l'air	kPa
Paramètres mesurés sur les cycles		
CONT	Amplitude de la phase de contraction	μm
EXP	Amplitude de la phase d'expansion	μm
ACC	Amplitude de la phase d'accroissement	μm
A	Amplitude totale du cycle (CONT + EXP)	μm
D_A	Durée totale du cycle	heures
logCONT	Transformation logarithmique de CONT	μm
logEXP	Transformation logarithmique de EXP	μm
logACC	Transformation logarithmique de ACC	μm
Types de cycles		
COUR	Cycle court	
JOUR	Cycle journalier	
LONG	Cycle long	
NOR	Cycle normal	
INV	Cycle inversé	
CT	Cycle de transpiration	
CGD	Cycle de gel-dégel	
CF	Cycle de froid	
AR	Augmentation du rayon	
DR	Diminution du rayon	