

Université de Montréal

**Écophysiologie de l'épinette noire des pessières à mousses et à lichens nordiques**

Par

Catherine Dally-Bélanger

Département de géographie

Faculté des Arts et Sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de  
Maîtrise ès sciences en Géographie

Décembre 2020

© Catherine Dally-Bélanger, 2020

Université de Montréal  
Département de géographie, Faculté des arts et des sciences

---

*Ce mémoire intitulé*

**Écophysiologie de l'épinette noire des pessières à mousses et à lichens nordiques**

*Présenté par*  
**Catherine Dally-Bélanger**

*A été évalué par un jury composé des personnes suivantes*

**Olivier Blarquez**  
Président-rapporteur

**François Girard**  
Directeur de recherche

**Sylvain Delagrangé**  
Membre du jury

## Résumé

Les changements climatiques sont susceptibles d'affecter la croissance, le développement et la régénération des pessières noires de la forêt boréale. Les échecs de régénération dans les pessières à mousses (PM) de l'ouest du Québec causent des trouées dans la mosaïque forestière dense et augmentent la proportion de pessières à lichens (PL) dans le paysage. Les objectifs de l'étude sont de déterminer si les caractéristiques contrastantes des PM et des PL engendrent différents taux de photosynthèse maximale ( $A_{\max}$ ) chez les épinettes noires sur un gradient latitudinal ou saisonnier. Ensuite, l'étude tentera de déterminer si le  $A_{\max}$  des individus reflète leurs capacités physiologiques par leur taux de carboxylation maximal ( $V_{\text{cmax}}$ ) et de transport des électrons maximal ( $J_{\max}$ ) extraits de courbes de réponse au  $\text{CO}_2$ . Les taux de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\max}$  sont différents entre les PM et les PL car l'acquisition de ces nutriments semble différente. La latitude influence les valeurs de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\max}$ , mais l'effet serait causé par les caractéristiques floristiques et la composition du sol des placettes plutôt que par la latitude. Les capacités physiologiques ne se reflètent pas dans les valeurs de  $A_{\max}$ , autant pour le type de peuplement que la latitude, car  $A_{\max}$  serait limité par la concentration en  $\text{CO}_2$  qui ne permet pas la saturation de l'enzyme rubisco. Malgré l'absence de différence entre le  $A_{\max}$  des PM et des PL, l'augmentation de la concentration en  $\text{CO}_2$  et de la température risque de créer un écart de  $A_{\max}$  entre les types de peuplement, considérant leurs capacités physiologiques différentes.

Mots clés : Écophysiologie, taux de photosynthèse maximal, taux de carboxylation maximal, taux de transport des électrons maximal, épinette noire, latitude, saison de croissance, pessière à mousses, pessière à lichens

## Abstract

Climate change is likely to affect the growth, development and regeneration of black spruce stands across the boreal forest. Regeneration failures cause gaps in the dense black spruce-feathermoss (BSFM) mosaic increasing the landscape proportion of open lichen-woodland (LW). The aims of the study are to determine whether the contrasting characteristics of BSFM and LW induce different light-saturated maximum photosynthesis ( $A_{\max}$ ) in black spruce trees across a latitudinal or seasonal gradient. Then the study will attempt to determine if  $A_{\max}$  is likely to reflect their physiological capacities based on their maximum carboxylation rate ( $V_{\max}$ ) and maximum electron transport rate ( $J_{\max}$ ) derived from  $\text{CO}_2$  response curves.  $V_{\max}$  and  $J_{\max}$  are different between BSFM and LW mainly because nutrient acquisition seems different between stand types. Latitude affects values of  $V_{\max}$  and  $J_{\max}$ , but the effect could be explained by soil and vegetation composition between experimental plots rather than by latitude. Physiological capacities do not match  $A_{\max}$  values for stand type and latitude because  $A_{\max}$  would be limited by  $\text{CO}_2$  concentration which does not allow saturation of rubisco. Despite the lack of difference between the  $A_{\max}$  of BSFM and LW stands, future increase in  $\text{CO}_2$  concentration and temperature could induce a gap between their respective photosynthesis rates because of their different physiological capacities.

Keywords: Ecophysiology, maximum carboxylation rate, maximum electron transport rate, black spruce, latitude, growth season, black spruce-feathermoss, lichen woodland

# Table des matières

Résumé .....	3
Abstract .....	4
Liste des tableaux .....	7
Listes des figures .....	8
Liste des sigles .....	10
Remerciements .....	12
Introduction .....	13
Cadre théorique .....	15
Caractéristiques des PM et des PL .....	15
Dégradation de la mosaïque fermée et stabilité temporelle des PL.....	16
Photosynthèse .....	17
Architecture de l'épinette noire .....	22
Question de recherche .....	24
Objectifs et hypothèses.....	24
Pertinence du projet de recherche .....	25
Méthodologie .....	27
Site d'étude .....	27
Échantillonnage .....	28
Dispositif expérimental.....	29
Mesures écophysiologicals.....	30
Taux de photosynthèse maximal ( $A_{max}$ ).....	31
Courbes de réponse au $CO_2$ (RACiR).....	33
Correction des données écophysiologicals par la surface foliaire .....	35
Vigueur des individus .....	36
Caractérisation des placettes expérimentales .....	36
Analyse des données.....	37
$A_{max}$ .....	37
Courbes de réponse au $CO_2$ .....	38
Vigueur des individus .....	39
Caractéristiques des placettes expérimentales .....	39
Résultats .....	41

Courbes de réponse au CO <sub>2</sub> .....	41
A <sub>max</sub> .....	45
Vigueur des individus.....	49
Caractéristiques des placettes expérimentales.....	52
Discussion.....	56
PM vs PL (gradient de stress).....	57
Latitude (gradient climatique).....	63
Saison de croissance (gradient phénologique).....	65
Vigueur (gradient de croissance).....	68
Limites de l'étude.....	69
Conclusion.....	72
Références.....	74
Annexe I.....	83

## Liste des tableaux

Tableau 1: Configuration du LI-6800 lors de la prise de données pour les mesures écophysiologicals. ....	31
Tableau 2 : Répartition des courbes RACiR au sein des types de peuplement et latitudes. ....	41
Tableau 3 : Résumé du résultat de l'ANOVA (chi-carré et p-value) des taux carboxylation ( $V_{cmax}$ ) et de transports des électrons ( $J_{max}$ ).....	43
Tableau 4: Résumé du résultat de l'ANOVA (chi-carré et p-value) des taux de photosynthèse maximaux ( $A_{max}$ ), de la conductance stomatique de la vapeur d'eau ( $g_s$ ) et de la température ambiante au moment de la prise des mesures ( $T_{ambiante}$ ).....	46
Tableau 5 : Hauteur et longueur des unités de croissance moyennes ( $\pm$ écart-type) des épinettes noires (EPN) qui ont été échantillonnées pour les mesures écophysiologicals et toutes les épinettes noires qui se trouvaient à l'intérieur des placettes selon le type de peuplement et la latitude. ....	51
Tableau 6 : Corrélation entre les différents paramètres photosynthétiques ( $A_{max}$ , $J_{max}$ , $V_{cmax}$ ), le pourcentage d'espèce éricacées, l'épaisseur moyenne de matière organique (MO), l'épaisseur moyenne des horizons LF et H-Ah retrouvés sur les placettes expérimentales. ....	55
Tableau 7 : Références publiées au sujet de la phénologie du taux de photosynthèse à lumière saturante ( $A_{max}$ ) de l'épinette noire, à différentes latitudes.....	66

## Listes des figures

Figure 1 : Schéma des réactions se produisant lors des phases claire et sombre de la photosynthèse. .....	19
Figure 2 : Courbe A-C <sub>i</sub> idéalisée. ....	21
Figure 3 : Architecture de l'épinette noire. ....	23
Figure 4 : Sites d'étude présents à l'intérieur du domaine bioclimatique de la PM, à l'intérieur du domaine de la PL et à l'écotone de ces deux domaines bioclimatiques.....	28
Figure 5 : Dispositif expérimental utilisé aux trois latitudes échantillonnées.....	30
Figure 6 : Endroits où l'épaisseur de la matière organique a été mesurée sur chacune des placettes expérimentales.....	37
Figure 7 : Méthode du point d'interception. ....	37
Figure 8 : Courbes RACiR des PM et des PL (A) ainsi que des PL et des PM selon un gradient latitudinal (B et C respectivement).....	42
Figure 9 : Taux maximal de carboxylation de la rubisco ( $V_{cmax}$ , A-C) et taux maximal de transport des électrons ( $J_{max}$ , D-F) des individus composant les PM et les PL (A et D), les différentes latitudes échantillonnées (B et E) ainsi que l'interaction entre le type de peuplement et la latitude (C et F). .....	44
Figure 10 : Relation entre les paramètres physiologiques $V_{cmax}$ et $J_{max}$ .....	45
Figure 11 : Taux maximal de photosynthèse des individus composant les PM et les PL (A) et les différentes latitudes (B) échantillonnées. ....	46
Figure 12 : Évolution du $A_{max}$ au cours de la saison de croissance.....	47
Figure 13 : Évolution de la température ambiante sur les placettes expérimentales au cours de la saison de croissance (A) et relation entre le taux photosynthétique maximal ( $A_{max}$ ) et la température (B).....	48
Figure 14 : Interaction entre les valeurs de $A_{max}$ pour la latitude et le moment dans la saison de croissance. ....	49

Figure 15 : Corrélation entre la longueur moyenne des unités de croissance du rameau principal au cours des cinq dernières années et le taux de photosynthèse maximal (A), le taux maximal carboxylation maximal de la Rubisco (B) et le taux maximal de transport des électrons (C). .....50

Figure 16 : Interaction entre le type de peuplement et la latitude des longueurs moyennes d'unités de croissance des arbres échantillonnés. ....52

Figure 17 : ACC des groupes taxonomiques et des horizons du sol des placettes expérimentales. ....53

Figure 18 : Caractérisation floristique des parcelles expérimentales échantillonnées par la méthode du point d'interception. ....54

Figure 19 : Courbes RACiR d'un individu dont la surface foliaire des aiguilles échantillonnées est inférieure à 4 cm<sup>2</sup> (ligne grise) et supérieure à 7,43 cm<sup>2</sup> (ligne noire).....83

## Liste des sigles

A – Assimilation de CO<sub>2</sub>

A1 – Horizon minéral A1

ACC – Analyse canonique de correspondance

A-C<sub>i</sub> – Courbe d'assimilation de carbone

Ae – Horizon minéral A éluvié

A<sub>max</sub> – Taux de photosynthèse à lumière saturante

ANOVA – Analyse de variance

ATP – Adénosine triphosphate

B1 – Horizon minéral B1

B2 – Horizon minéral B2

B3 – Horizon minéral B3

C – Horizon minéral C

C<sub>i</sub> – Concentration intercellulaire en CO<sub>2</sub>

CO<sub>2</sub> – Dioxyde de carbone

CO<sub>2\_r</sub> – CO<sub>2</sub> de référence

CO<sub>2\_s</sub> – CO<sub>2</sub> dans la chambre de mesure

g<sub>m</sub> – Conductance du mésophylle

H-Ah – Humus et horizon A enrichi d'humus

HR – Humidité relative

IC – Intervalle de confiance

J<sub>max</sub> – Taux de transport maximal des électrons

LF – Litière et fibres

MO – Matière organique

NADP<sup>+</sup> – Nicotinamide adénine dinucléotide phosphate oxydée

NADPH – Nicotinamide adénine dinucléotide phosphate réduite

O<sub>2</sub> – Oxygène

PAR – *Photosynthetically active radiation* (Rayonnement photosynthétiquement actif)

PCP – Péridinine-chlorophylle-protéine

PL – Pessière à lichens

PM – Pessière à mousses

PPFD – *Photosynthetic photon flux density* (Densité de flux photonique photosynthétique)

ppm – Partie par millions

PSI – Photosystème I

PSII – Photosystème II

RACiR – *Rapid A-C<sub>i</sub> response curve* (Courbe de réponse rapide au CO<sub>2</sub>)

R<sub>d</sub> – Respiration des mitochondries

RPM – Rotation par minutes

Rubisco – Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase

RuBP – Ribulose-1,5-bisphosphate

T<sub>aiguille</sub> – Température des aiguilles

TPU – Triose phosphate utilisation/Utilisation des trioses phosphates

V<sub>cmax</sub> – Taux de carboxylation maximal de la rubisco

Γ\* – Point de compensation photorespiratoire

## Remerciements

J'aimerais remercier toutes les personnes qui m'ont soutenue de près ou de loin au cours de ma maîtrise. Je pense particulièrement à mon conjoint qui a été un réel pilier tout au long de mon parcours. Merci également à mes parents et beaux-parents qui m'inspirent et m'encouragent dans tous mes projets. Un énorme merci aux chevaliers et chevalières de l'apocalypse, Nicholas, Andy et Mariam, sans qui mon cheminement n'aurait définitivement pas été le même. Merci pour ces soirées, ces élans de motivations et toutes ces discussions qu'on a eues dans les dernières années. J'ai trouvé des amis en or en choisissant le département de géographie et j'espère les garder longtemps.

Merci à mes collègues de laboratoire, avec qui j'ai développé des amitiés que j'espère conserver. Maude et Patricia pour le soutien moral, les soirées de pirates et les feux de camp. Tiana pour m'avoir fait rire et décompresser au bureau. Marie-Claude, Patricia, Marie-Hélène et Simon qui m'ont accompagné sur le terrain et sans qui la prise de mesures n'aurait pas été possible. Dans le même élan, j'aimerais remercier les employés du relais routier du km 381 pour leur générosité et toutes les commodités qu'ils nous ont offert, allant de la douche chaude gratuite au prêt de couvertures, lorsqu'un ours noir a décidé que Marie-Claude n'aurait plus de sac de couchage pour le restant de la sortie terrain.

Finalement, je remercie mon directeur de recherche, François, pour avoir répondu à mes mille questions avant mon premier départ pour la Baie-James, pour m'avoir épaulé dans ce projet de recherche et pour m'avoir donné l'opportunité d'être auxiliaire d'enseignement dans ses cours.

## Introduction

Dans un contexte de changements climatiques, de nouvelles pressions sont subies par les épinettes noires (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P) de la forêt boréale québécoise. L'augmentation des températures, les modifications du régime des précipitations (Environnement Canada, 2018; Houghton et al., 2001) et l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des événements climatiques extrêmes (Houghton et al., 2001) observés et prévus dans les prochaines décennies sont susceptibles d'affecter la résilience des peuplements forestiers. Au Québec, la forêt boréale est divisée en quatre domaines bioclimatiques : la sapinière à bouleau blanc, la pessière à mousses (PM), la pessière à lichens (PL) et la toundra forestière. Parmi ceux-ci, le domaine de la PM (48°-52° N) et de la PL (52°-55° N) sont les deux domaines qui occupent la plus grande superficie de la forêt boréale. Le premier est composé de peuplements denses dont la strate arborescente est dominée par l'épinette noire (40% à 100% du couvert végétal) et la strate arbustive est composée d'espèces éricacées dont les principales sont *Kalmia angustifolia* L., *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron & Judd et plusieurs espèces du genre *Vaccinium*. La strate herbacée, bien qu'elle soit peu présente, est composée de *Cornus canadensis* L. et de *Clintonia borealis* (Aiton) Raf. et la strate muscinale est dominée par *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. et *Sphagnum* sp.. Le deuxième, composé majoritairement de PL dominées par l'épinette noire, est peu dense (20% à 40% du couvert végétal). Sa strate arbustive est composée d'éricacées telles que *K. angustifolia*, *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench et *R. groenlandicum*, sa strate herbacée, presque absente est composée de *C. canadensis* alors que sa strate lichénique est dominée par *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar & Vězda.

Dans les dernières décennies, il a été observé que certains peuplements denses du domaine de la PM se dégradent et que la succession écologique diverge de la trajectoire habituelle à la suite d'une ou de plusieurs perturbations. Ainsi, les PM peuvent connaître une dégradation de leur mosaïque fermée et leur structure évolue plutôt vers une PL, un état alternatif stable qui se perpétue dans le temps (Jasinski et Payette, 2005). Cette dégradation est liée à des perturbations successives (i.e. coupes forestières, épidémies d'insectes défoliateurs, feux de forêt), dans un court intervalle de temps, qui ne permettent pas aux individus issus de la régénération d'atteindre la maturité sexuelle avant l'arrivée de la perturbation suivante (Johnstone, Hollingsworth, Chapin III et Mack, 2010; Simard et Payette, 2005). L'établissement d'une banque de graines viables est donc

compromis, ce qui n'assurera pas la régénération du peuplement et le retour à son état initial (Johnstone et al., 2010; Payette, Bhiry, Delwaide et Simard, 2000). Il s'agit d'une dégradation de la mosaïque fermée qui a pour effet de diminuer la densité de la forêt et ce processus semble unidirectionnel puisqu'aucune observation d'un retour vers des PM n'a été mentionnée jusqu'à présent (Girard, Payette et Gagnon, 2008; Jasinski et Payette, 2005; Payette et al., 2000). De plus, outre l'intervalle de temps entre deux perturbations, la vigueur des individus soumis à un stress peut limiter leur potentiel reproductif (Dobbertin, 2005) et mener à une dégradation de la mosaïque fermée à la suite d'une perturbation.

Entre 1950 et 2008, 9% du domaine de la PM a subi une dégradation de la mosaïque fermée et s'est transformée en PL (Girard et al., 2008), créant ainsi des trouées dans la mosaïque forestière habituellement dense. Puisque la résilience des peuplements diminue avec la latitude (Girard et al., 2008) et que l'augmentation des températures est susceptible de causer un stress hydrique sur les épinettes noires (D'Orangeville et al., 2018), il est possible de se questionner quant aux performances écophysiologicals et la vigueur des individus composant les peuplements à la limite nordique de ce domaine bioclimatique. Toutefois, peu d'études récentes se sont intéressées à savoir si la vigueur des individus dans les PM et les PL de ces latitudes se transpose à leur écophysologie, alors que ces paramètres affectent la survie des arbres et la capacité de régénération d'un peuplement (Calama, Puértolas, Manso et Pardos, 2015; Garcia-Forner, Sala, Biel, Savé et Martínez-Vilalta, 2016). Les impacts qu'une dégradation de la mosaïque fermée pourrait avoir sur la biogéographie des domaines bioclimatiques sont peu connus. Toutefois, malgré qu'il soit attendu que les espèces et les biomes migrent vers le nord avec l'augmentation des températures (Houghton et al., 2001), la limite nordique du domaine de la PM pourrait régresser vers le sud compte tenu des nouvelles pressions environnementales.

## Cadre théorique

### Caractéristiques des PM et des PL

Les zones dominées par des peuplements denses de PM sont généralement des environnements humides et mésiques (Girard, Payette et Gagnon, 2009). Leur couvert forestier dense limite la ventilation à l'intérieur du peuplement et permet une humidité relative constante qui favorise les mousses au sol (Tamm, 1964). Les sphaignes et les mousses sont bénéfiques puisqu'elles ont une grande capacité de rétention de l'eau (McCarter et Price, 2015; Perrault-Hébert et al., 2017; Price, Dunham, Carleton et Band, 1997), ce qui favorise l'établissement des plantules qui sont très sensibles à la dessiccation (Greene, Noël, Bergeron, Rousseau et Gauthier, 2004). Elles limitent également les dommages aux racines en les isolant du froid, en plus de limiter les fluctuations de température du sol au cours de la saison de croissance (Soudzilovskaia, van Bodegom et Cornelissen, 2013). Les environnements dominés par les mousses sont généralement associés à une épaisse couche de matière organique, une grande densité de plantes vasculaires au sol et une faible intensité lumineuse (Sedia et Ehrenfeld, 2003). De plus, la canopée agit comme tampon pour stabiliser la température ambiante au cours de la journée, ce qui permet des variations de température quotidiennes moins importantes dans les PM que dans les PL, où le couvert forestier est peu dense (Bernier et al., 2011; Plasse et Payette, 2015).

Quant aux PL, elles se retrouvent dans des environnements où le sol est bien drainé et en absence de mousses et de sphaignes, ce qui peut occasionner un stress hydrique chez les individus (Girard et al., 2009). De plus, le couvert pâle de lichens au sol a un grand albédo, ce qui induit une perte radiative beaucoup plus grande par rapport à une forêt où le sol est couvert de mousses (Bernier et al., 2011). Ceci abaisse la température du sol (Bernier et al., 2011; Macias Fauria, Helle, Niva, Posio et Timonen, 2008), ce qui engendre une diminution de l'activité microbienne (Sedia et Ehrenfeld, 2006), ralentit la décomposition de la matière organique (Sedia et Ehrenfeld, 2006) et réduit généralement la quantité de nutriments disponibles pour les plantes vasculaires (DeLuca, Zackrisson, Bergman et Hörnberg, 2013; Pacé, Fenton, Paré et Bergeron, 2017). De plus, le lixiviat des lichens limite l'acquisition des nutriments par les arbres en limitant les associations symbiotiques de leurs racines avec des ectomycorhizes (Pacé et al., 2019; Sedia et Ehrenfeld, 2006), champignons qui stimulent la croissance des arbres en se liant à leurs racines et transfèrent les nutriments présents dans la matière organique du sol par des processus d'oxydation (Wardle et

al., 2004). Les environnements dominés par les lichens sont souvent associés à une grande intensité lumineuse puisque le couvert forestier est éparé, une faible densité de plantes vasculaires au sol et une mince couche de MO (Sedia et Ehrenfeld, 2003). Le couvert du sol des PM et des PL offre donc des caractéristiques très contrastantes aux épinettes noires qui y croissent.

### **Dégradation de la mosaïque fermée et stabilité temporelle des PL**

Dans le domaine bioclimatique de la PM, les PL réussissent à s'installer parce que la banque de graines viables des arbres est insuffisante pour assurer une régénération dense après une perturbation (Girard et al., 2009; Payette et al., 2000). Cette condition arrive habituellement lorsque des perturbations (i.e. feux, insectes défoliateurs, coupes forestières) se succèdent dans un court intervalle de temps (Johnstone et al., 2010; Simard et Payette, 2005). L'ouverture de la canopée créée lors de la faible régénération est favorable à l'établissement des lichens, au détriment des mousses, parce qu'ils sont adaptés à des milieux plus secs (Pacé et al., 2017; Sulyma et Coxson, 2001). Ces conditions leur permettent donc de remplacer les mousses au sol, ce qui limite le développement des plantes vasculaires, réduit l'ombrage au sol et permet le maintien des conditions sèches qui favorisent l'établissement et le maintien de la strate lichénique (Sedia et Ehrenfeld, 2003). Ces milieux secs et dominés par les lichens peuvent être des environnements stressants pour les arbres et affecter leur croissance en limitant la disponibilité et l'assimilation des nutriments (Pacé et al., 2017).

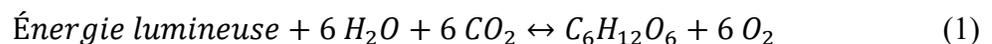
Chez les végétaux, le stress est défini par des conditions qui limitent la production de biomasse. Plusieurs facteurs environnementaux peuvent mener à un stress, par exemple, un déficit en eau, en nutriments, en lumière ou des températures qui ne sont pas optimales (Grime, 1977). Dans le cas où le stress persiste ou qu'un stress supplémentaire survient, la résistance d'un individu peut descendre sous un seuil critique, où sa tolérance n'est plus suffisante pour contrer les effets du stress, ce qui mène à des dommages irréversibles pouvant causer la mort (DeSoto et al., 2020; Dobbertin, 2005; Lloret, Keeling et Sala, 2011). Cependant, avant qu'un arbre ne meure lorsqu'un stress persiste, sa vigueur diminuera d'abord. La vigueur est l'état de santé d'un individu à un temps donné et elle est fonction de l'environnement dans lequel il se développe (Wargo et al., 2002). La vigueur des individus reflète leur capacité de croissance et de reproduction puisqu'un individu en santé devrait produire une plus grande quantité de biomasse (feuille, tronc, racines) qu'un individu qui ne l'est pas (Dobbertin, 2005). Généralement, les individus vigoureux qui ne sont pas stressés

sont donc associés à une croissance et à une production de cônes contenant des graines viables qui augmenteraient la probabilité de régénération du peuplement forestier après une perturbation, dans la mesure où les conditions sont favorables.

Lorsque la vigueur des arbres qui composent une forêt diminue, il est possible de s'attendre à ce que la résilience des arbres et de la forêt diminue également. La résilience d'un individu est sa capacité à retrouver le taux de croissance qu'il avait avant la perturbation (DeSoto et al., 2020), alors que la résilience de la forêt boréale consiste à son habileté à se régénérer après une perturbation sans qu'il y ait de changements dans sa composition et sa structure (Girard et al., 2008). La vigueur de l'épinette noire avant une perturbation serait donc un facteur important qui régirait la régénération de la forêt boréale à l'écotone des domaines bioclimatiques de la PM et de la PL, en affectant la capacité des individus à se reproduire. Outre l'aspect général de l'arbre, la vigueur d'un arbre peut être mesurée indirectement à l'aide d'indicateurs (Dobbertin, 2005), tels que les échanges gazeux qui se produisent lors de la photosynthèse (Eastman et Camm, 1995; Johnstone, Moore, Tausz et Nicolas, 2013) et l'architecture de l'arbre, notamment au niveau de sa croissance (Keller, Deyermond et Bondada, 2015; Löf et Welander, 2000).

## **Photosynthèse**

La photosynthèse est un processus métabolique qui, à l'aide de lumière, permet la réduction de molécules de dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) en carbohydrates (Eq. 1), des sucres nécessaires à l'ensemble du métabolisme primaire et secondaire. L'entrée de CO<sub>2</sub> dans la feuille se produit via les stomates qui sont des pores situés sur l'épiderme des feuilles et qui régulent les échanges gazeux effectués à leur surface. Lorsque les conditions sont optimales, leur ouverture permet l'entrée de CO<sub>2</sub> qui sera utilisé pour la photosynthèse et, par conséquent, la sortie de vapeur d'eau et d'oxygène. Les stomates contrôlent donc la quantité de CO<sub>2</sub> qui peut entrer dans l'espace intercellulaire d'une feuille, ce qui influence le taux photosynthétique (Lamhamedi et Bernier, 1994). Les réactions de la photosynthèse se produisent à l'intérieur des chloroplastes des feuilles, dans la membrane des thylakoïdes et le stroma.



La photosynthèse s'effectue en deux phases : d'abord la phase claire, puis la phase sombre (Figure 1, p.19). Dans la phase claire, les photons provenant de l'énergie lumineuse du soleil sont

captés par les molécules de chlorophylle et excitent le photosystème II (PSII). L'énergie est absorbée par un électron (photoexcitation) qui sera transporté par différents transporteurs pour se rendre au photosystème I (PSI), où il sera de nouveau excité par les photons provenant du soleil. Dans le PSI, il sera utilisé pour réduire une molécule de  $\text{NADP}^+$  en NADPH, une source d'électrons importante. Simultanément, il sera remplacé dans le PSII par le bris d'une molécule d'eau qui libèrera un électron, des protons ainsi que de l' $\text{O}_2$ . Les protons, abondant dans le lumen, créeront un gradient électrochimique vers le stroma qui sera utilisé par l'ATP-synthase pour la phosphorylation de l'adénosine diphosphate (ADP) en adénosine triphosphate (ATP), une molécule hautement énergétique. Les molécules d' $\text{O}_2$  sortiront quant à elles de la feuille via un gradient de concentration.

Dans la phase sombre, qui est caractérisée par le cycle de Calvin, l'énergie provient des molécules d'ATP et de NADPH qui ont été consolidées dans la phase claire. Cette phase permet à l'enzyme ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase (rubisco) de fixer le  $\text{CO}_2$  sur des molécules de ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP), ce qui mène à la carboxylation de la RuBP et forme des molécules d'acide phosphoglycérique (3-PGA). Les molécules de 3-PGA sont instables et se briseront pour créer six molécules de triose phosphate (glycéraldéhyde-3-phosphate, G3P), des molécules de haute énergie. Une de ces trioses phosphates sera utilisé pour la formation de carbohydrates : le glucose (énergie à court terme), l'amidon (entreposage d'énergie à long terme) et la cellulose (fonction structurale). Les cinq autres seront utilisées pour régénérer trois RuBP, qui pourront à nouveau être utilisées dans le cycle.

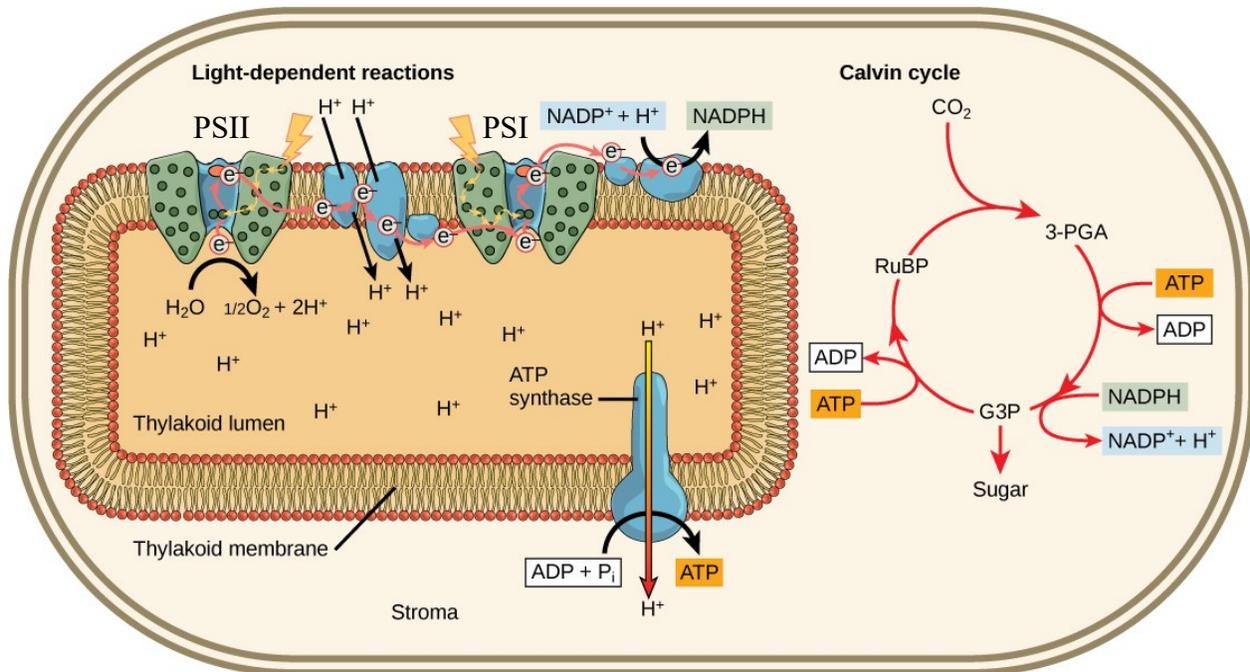


Figure 1 : Schéma des réactions se produisant lors des phases claire et sombre de la photosynthèse. Figure adaptée de Carter (2017), tous droits réservés, licence CC BY 4.0.

Pour mesurer la photosynthèse, plusieurs paramètres peuvent être utilisés, dont le taux de photosynthèse à lumière saturante ( $A_{max}$ ) et les courbes de réponse au  $CO_2$  ( $A-C_i$ ). Le  $A_{max}$  correspond à la quantité de molécules de  $CO_2$  qui sont fixées par unité de surface par seconde ( $\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) lorsque la lumière est saturante et que la concentration en  $CO_2$  est ambiante (Martel et al., 2005; Ripullone, Grassi, Lauteri et Borghetti, 2003). Ce paramètre permet donc d'évaluer le potentiel photosynthétique d'un arbre dans ses conditions de croissance si la lumière n'était pas limitée. Il peut être influencé par les conditions environnementales, principalement par la température atmosphérique (Bergh et Linder, 1999; Sharkey, Bernacchi, Farquhar et Singaas, 2007), l'intensité lumineuse (Sharkey et al., 2007; Yin, Liu et Lai, 2008), l'humidité relative de l'air (Farquhar et Sharkey, 1982; Suvorova, Yankova et Kopytova, 2009), la concentration atmosphérique en  $CO_2$  (Ainsworth et Rogers, 2007), les gels au sol (Bergh et Linder, 1999; Bigras et Bertrand, 2006) et le potentiel hydrique (Drake et al., 2017; Winner et al., 2004). De plus, les facteurs de stress peuvent avoir des effets directs (i.e. dommage aux feuilles) ou indirects (i.e. diminution des ressources), sur la photosynthèse (Dobbertin, 2005; Lichtenthaler et Rinderle, 1988). En conditions de stress, les ressources disponibles sont majoritairement allouées à

l'entretien des tissus photosynthétiques (Girard et al., 2011) et la photochimie est alors réduite jusqu'au moment où l'appareil photosynthétique redevient efficace.

$A_{\max}$  varie également au cours de la saison de croissance (Delagrange, 2011), selon la photopériode (Bauerle et al., 2012; Johnsen, Seiler et Major, 1996; Martel et al., 2005) et la température ambiante (Benomar et al., 2018; Goulden et al., 1997; Martel et al., 2005), mais le patron photosynthétique est très variable selon le site d'étude. Chez l'épinette noire,  $A_{\max}$  serait maximal pendant l'été, de juin à août (Goulden et al., 1997; Martel et al., 2005) ou septembre (Benomar et al., 2018), diminuerait entre août (Johnsen et al., 1996) et septembre (Goulden et al., 1997; Martel et al., 2005) et l'activité photosynthétique s'arrêterait entre août (Johnsen et al., 1996) et octobre (Goulden et al., 1997; Johnsen et al., 1996). Ces données ne semblent pas montrer un patron particulier avec la latitude des sites d'étude. D'ailleurs, peu d'études ont évalué l'écophysologie de l'épinette noire sur un gradient latitudinal et les résultats divergent. Johnsen et al. (1996) ont observé que les épinettes noires du Yukon (63°N) ont des taux plus élevés que leurs semblables de l'Ontario (45°N) en juin et juillet, mais que la tendance inverse serait observée en septembre et octobre, lorsque la période de croissance est terminée au Yukon, mais se poursuit en Ontario. Pour l'épinette blanche, il a été observé qu'à température optimale, les taux photosynthétiques les plus bas sont chez les individus au site d'étude le plus froid et le plus au Nord (49°N), mais aussi au site le plus chaud et le plus au Sud (46°N) (Benomar et al., 2018). Aucune tendance au niveau de la latitude ne semble alors dominer.

Les courbes A- $C_i$  correspondent à l'assimilation du  $CO_2$  (A), c'est-à-dire la quantité de molécules de  $CO_2$  fixées, en fonction de la concentration en  $CO_2$  intercellulaire ( $C_i$ ) (Figure 2, p.21). Ces courbes permettent d'obtenir des informations sur les mécanismes biochimiques qui limitent l'assimilation de carbone à l'échelle de la feuille (Long et Bernacchi, 2003; Sharkey et al., 2007; Stinziano et al., 2017). Elles sont basées sur le modèle de photosynthèse développé par Farquhar, von Caemmerer et Berry (1980) qui permet de comprendre les limitations liées aux processus physiologiques des arbres et des plantes  $C_3$ . Ce modèle prévoit que les réactions biochimiques à l'intérieur d'une feuille évoluent généralement dans un régime permanent, dont le taux photosynthétique est prédit par une limitation soit au niveau de l'enzyme rubisco, soit au niveau de la régénération de la RuBP. Ainsi, le taux maximal de carboxylation de la rubisco ( $V_{cmax}$ ) limite les processus photosynthétiques lorsque la  $C_i$  est faible. En effet, dans le cas où le carbone est limitant, l'enzyme rubisco ne permet pas une carboxylation assez rapide pour carboxyler toutes

les molécules de RuBP disponibles. Ceci limite donc l'assimilation de carbone par la plante et affecte le taux de carboxylation de la rubisco. Par contre, lorsque la  $C_i$  est élevée, une grande quantité de RuBP peut être carboxylée. Le mécanisme limitant sera alors le taux maximal de transport des électrons pour la régénération de la RuBP ( $J_{max}$ ) (Long et Bernacchi, 2003; Sharkey et al., 2007). L'assimilation du carbone peut également être limitée par l'utilisation des molécules de triose phosphate (TPU). Selon le modèle d'assimilation du  $CO_2$  des feuilles des espèces  $C_3$  développé par Farquhar et al. (1980), les deux mécanismes énoncés régulent la photosynthèse et déterminent le régime permanent auquel l'assimilation de carbone s'effectue.

Pour assurer une certaine standardisation des données de  $V_{cmax}$  et  $J_{max}$ , les courbes A- $C_i$  sont généralement effectuées à une température de 25°C (Long et Bernacchi, 2003).  $V_{cmax}$  et  $J_{max}$  sont principalement influencés par la disponibilité des nutriments particulière l'azote (Paquin, Margolis, Doucet et Coyea, 2000; Ripullone et al., 2003; Walker et al., 2014), l'intensité lumineuse (Quebbeman et Ramirez, 2016; Sharkey et al., 2007) et la température de croissance (Maire et al., 2012; Way et Sage, 2008b). L'humidité relative de l'air ainsi que l'humidité du sol peuvent également avoir un effet sur les valeurs de ces paramètres (Maire et al., 2012). De plus, puisque ces paramètres sont seulement affectés par les processus du mésophylle, ils ne sont pas affectés par l'ouverture des stomates ni par la couche limite présente à la surface d'une feuille (Long et Bernacchi, 2003).

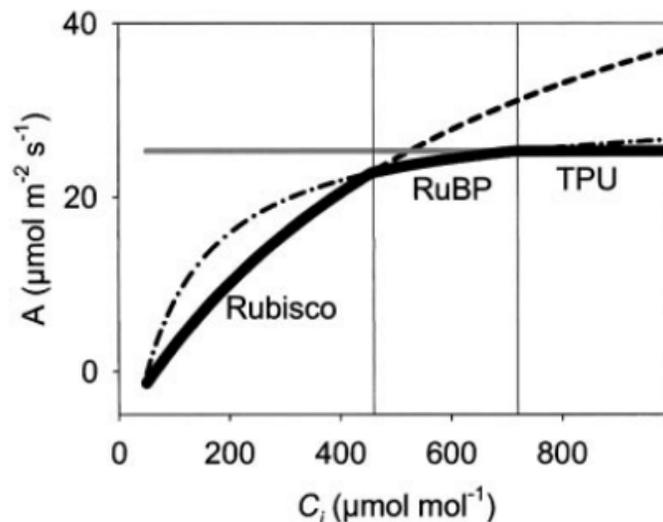


Figure 2 : Courbe A- $C_i$  idéalisée. Les taux photosynthétiques qui seraient mesurés si la rubisco, le RuBP ou le TPU sont limitants sont indiqués. Le taux photosynthétique réel (ligne pleine) est le minimum de ses trois limitations potentielles. Source : Long et Bernacchi (2003).

Une nouvelle méthode, développée par Stinziano et al. (2017), permet désormais d'obtenir les courbes A-C<sub>i</sub> plus rapidement et avec un plus grand nombre de mesures : les courbes RACiR (Rapid A-C<sub>i</sub> Response). Alors que l'obtention d'une seule courbe A-C<sub>i</sub> avec la méthode standard peut prendre entre 30 min et 1h, les courbes RACiR ne nécessitent que 10 min de prises de données, ce qui est un grand avantage pour la prise de mesures sur le terrain. De plus, cette technique permet d'augmenter la quantité et la résolution des données tout au long de la courbe, ce qui est un avantage considérable particulièrement aux points d'inflexion, zones déterminantes pour l'exactitude du calcul des paramètres de V<sub>cmax</sub> et de J<sub>max</sub> (Gu, Pallardy, Tu, Law et Wullschlegel, 2010; Sharkey et al., 2007). La rapidité des mesures est également importante lorsque la C<sub>i</sub> se trouve sous la concentration ambiante pour que les enzymes impliquées aient le même niveau d'activation. En effet, lorsque la C<sub>i</sub> diminue, un plus petit nombre de molécules de 3-GPA, RuBP et G3P sont disponibles dans le cycle de Calvin, ce qui affecte l'activation de la rubisco et des autres enzymes impliquées dans le processus photosynthétique et affecte les taux de V<sub>cmax</sub> et J<sub>max</sub> mesurés (Long et Bernacchi, 2003). Ensuite, les mesures doivent cependant être calibrées avec les données mesurées lorsque la chambre ne contient pas de feuilles, ce qui augmente le temps associé au traitement des données. Les valeurs de V<sub>cmax</sub> et de J<sub>max</sub> extraites des courbes RACiR sont fiables et montrent des résultats qui ne sont pas significativement différents des courbes traditionnelles (Coursolle, Otis Prud'Homme, Lamothe et Isabel, 2019; Taylor et Long, 2019), bien que les valeurs de V<sub>cmax</sub> ont tendance à être un peu plus élevée et les valeurs de J<sub>max</sub> un peu plus petites (Taylor et Long, 2019). Par contre, les autres paramètres qui peuvent être estimés à partir des courbes traditionnelles (conductance du mésophylle au transfert de CO<sub>2</sub> (g<sub>m</sub>), respiration des mitochondries (R<sub>d</sub>) et point de compensation photorespiratoire (Γ\*)) peuvent être biaisés avec la méthode des courbes RACiR (Stinziano et al., 2019; Taylor et Long, 2019).

## **Architecture de l'épinette noire**

L'architecture d'un arbre permet de comprendre la biologie derrière son développement morphologique. L'épinette noire a une croissance rythmique et son architecture comprend quatre ordres d'axes (Figure 3, p.23). Les axes d'ordre 1 et 2 ont une durée de vie limitée par celle de l'arbre alors que les axes d'ordre 3 et 4 ont une durée de vie plus courte, soit 15 et 5 ans respectivement. Au sommet de l'arbre, les cônes femelles se développent sur les axes 3 âgés de 1 à 3 ans, en position terminale, alors que les fleurs mâles se développent en position latérale ou

terminale sur les axes 4 (Caron et Powell, 1992). Les unités de croissance de l'épinette noire sont identifiables par les cicatrices des bourgeons puisqu'ils délimitent la fin de l'élongation qui s'est produite à l'année précédente (Bégin et Filion, 1999).

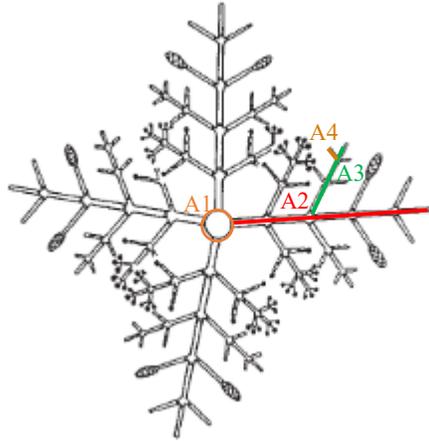


Figure 3 : Architecture de l'épinette noire. Coupe transversale de l'arbre. Les ordres des axes (en couleur), les fleurs mâles (points noirs) et les cônes sont représentés. Figure adaptée de Bégin et Filion (1999).

Il est possible de connaître l'âge des cônes et des aiguilles en comptant les unités de croissance présentes depuis leur formation. Dans le cas des aiguilles de l'épinette noire, leur longévité est d'approximativement 8 à 10 ans (Kayama, Kitaoka, Wang, Choi et Koike, 2007; Reich, Rich, Lu, Wang et Oleksyn, 2014).

Les facteurs de stress, tels que le stress hydrique, affectent différents stades de développement des arbres selon le moment où ils surviennent. Au printemps, pendant la période d'élongation des rameaux, le stress hydrique affecte principalement l'élongation des aiguilles et leur masse (Raison, Myers et Benson, 1992; Tesche, 1992). En été, il augmentera la quantité d'aiguilles qui tomberont à l'automne ou à l'hiver (Solberg, 2004), alors qu'à la fin de la saison de croissance, il diminuera le stockage disponible pour les bourgeons, ce qui produira des rameaux plus courts l'année suivante (Löf et Welander, 2000). Les conditions climatiques de l'année précédente affectent également le développement des arbres : elles peuvent influencer la couleur des aiguilles et réduire la longueur de l'unité de croissance produite. À plus long terme, un stress hydrique peut diminuer la masse totale des aiguilles et des rameaux ainsi que la quantité de nouvelles aiguilles produites chaque année. Ces dernières auront toutefois une masse individuelle plus élevée (Buissart et al., 2018).

## Question de recherche

Considérant que les PM et les PL ont des caractéristiques contrastantes au niveau de leur sol, de leur composition floristique et des conditions abiotiques, quels effets ont ces caractéristiques sur l'écophysiologie et la vigueur des épinettes noires à l'écotone entre le domaine de la PM et le domaine de la PL de l'ouest du Québec?

## Objectifs et hypothèses

Le premier objectif de la présente étude est de déterminer si les caractéristiques contrastantes entre les PM et les PL engendrent des différences au niveau du taux de photosynthèse maximal ( $A_{\max}$ ) des épinettes noires à différentes latitudes et à différents moments au cours de la saison de croissance. Le deuxième objectif est de déterminer si le  $A_{\max}$  des individus échantillonnés reflète leurs capacités physiologiques en termes de taux de carboxylation maximal ( $V_{\text{cmax}}$ ) et de taux maximal de transport des électrons ( $J_{\max}$ ), en comparant les courbes de réponse au  $\text{CO}_2$  obtenues.

Nous posons d'abord l'hypothèse que les individus des PM devraient présenter des taux de  $A_{\max}$ ,  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\max}$  plus élevés et être plus vigoureux que les individus présents dans les PL. Cette hypothèse est basée sur les caractéristiques des PM qui offrent aux épinettes noires un environnement plus favorable à leur croissance et à leur développement (eau, température, nutriments) (Bernier et al., 2011; Perrault-Hébert et al., 2017; Soudzilovskaia et al., 2013) par rapport aux PL où le grand albédo des lichens (Bernier et al., 2011; Macias Fauria et al., 2008; Sedia et Ehrenfeld, 2006) et les effets allélopathiques de leur lixiviat (Pacé et al., 2019; Sedia et Ehrenfeld, 2006) peuvent nuire au développement des épinettes noires. Ensuite, considérant qu'il ne semble pas y avoir de patron clair concernant les taux et capacités physiologiques des épinettes noires avec la latitude (Benomar et al., 2018; Johnsen et al., 1996), il est difficile de se prononcer sur le patron latitudinal qui sera observé dans la présente étude, autant au niveau des  $A_{\max}$  que des taux de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\max}$ . Toutefois, puisqu'il a été démontré que la résilience des forêts diminue avec la latitude (Girard et al., 2008), nous nous attendons à ce que les taux et capacités physiologiques diminuent également avec la latitude. Le taux photosynthétique devrait augmenter au cours de la saison de croissance et diminuer entre les mois d'août et septembre (Goulden et al., 1997; Johnsen et al., 1996; Martel et al., 2005), lorsque la température et la photopériode diminuent (Bauerle et

al., 2012; Goulden et al., 1997; Martel et al., 2005). Finalement, nous croyons que les caractéristiques des PM et des PL aux différentes latitudes devraient affecter les taux photosynthétiques de la même manière que les capacités physiologiques des individus et donc, les valeurs de  $A_{\max}$  mesurées devraient refléter les capacités physiologiques des individus ( $V_{\max}$  et  $J_{\max}$ ).

## Pertinence du projet de recherche

Peu de connaissances scientifiques existent quant aux échanges gazeux qui se produisent dans les PM et particulièrement dans les PL de l'ouest du Québec, que ce soit au niveau de l'aiguille, de l'arbre ou du peuplement. Quelques études récentes se sont questionnées sur les taux et capacités physiologiques des épinettes noires matures composant les PM de la forêt boréale du Québec *in situ* (Bronson et Gower, 2010; Goudiaby, Brais, Grenier et Berninger, 2011; Jensen, Warren, Hanson, Childs et Wullschleger, 2015; Whitehead et Gower, 2001), mais aucune ne s'est attardée aux PL qui sont souvent des écosystèmes situés au nord de la limite des forêts attribuables et qui n'ont donc aucun intérêt commercial. Puisque les effets des changements climatiques seront plus grands dans les écosystèmes nordiques et considérant que la résilience des forêts diminue avec la latitude (Girard et al., 2008), les pessières nordiques pourraient en être grandement affectées, notamment au niveau de leur croissance et de leur reproduction, ce qui pourrait dégrader davantage la mosaïque fermée. De plus, la forêt boréale agit comme un important puits de carbone mondialement et séquestre chaque année des milliards de tonnes de  $\text{CO}_2$  (Apps et al., 1993). La dégradation de la mosaïque forestière fermée causant la divergence des PM denses vers des PL peu denses diminue la quantité de biomasse forestière et pourraient réduire la séquestration de carbone de la forêt boréale, puisqu'il s'agit d'un état alternatif stable (Jasinski et Payette, 2005). D'ailleurs, la perte de biomasse engendrée par d'autres perturbations (feux, insectes) résulte généralement en une diminution de la séquestration de carbone et certaines forêts peuvent même devenir une source d'émission de carbone (Amiro et al., 2010; Dymond et al., 2010). Les différents paramètres photosynthétiques étudiés à l'échelle de l'aiguille dans la présente étude permettraient d'augmenter les connaissances quant à la vigueur des individus des peuplements de PM et de PL de la forêt boréale québécoise. De plus, ce projet de recherche s'insère dans une étude plus large qui permettrait d'évaluer la photosynthèse des arbres à l'échelle d'un peuplement forestier et sur de grandes distances à l'aide de drones. En effet, couplées à des mesures de spectroradiométrie, les

mesures d'échanges gazeux à l'échelle de l'aiguille permettraient de calibrer des données recueillies à l'échelle d'un peuplement à l'aide d'un drone muni d'une caméra multispectrale. Il serait donc possible d'estimer la photosynthèse des arbres par drone, à moindre effort (temps, argent, effectif) pour une zone d'intérêt et à haute résolution. Les données d'échanges gazeux à l'échelle d'un peuplement pourraient permettre d'estimer le stockage de carbone global d'une forêt et d'améliorer les modèles globaux de carbone (Bonan et al., 2011; Wullschleger, 1993; Zaehle et Friend, 2010).

# Méthodologie

## Site d'étude

L'aire d'étude se situe dans l'ouest du Québec, dans la région administrative du Nord-du-Québec, dans la municipalité de la Baie-James (51-53° N, 77°03' O). Trois latitudes différentes ont été étudiées : à l'intérieur du domaine bioclimatique de la PM (51° N), à l'écotone entre le domaine de la PM et celui de la PL (52° N) et à l'intérieur du domaine de la PL (53° N) (Figure 4, p.28). L'altitude de la région d'étude varie entre 190 m et 230 m au-dessus du niveau de la mer. La température annuelle moyenne est de -2,9°C, alors que les précipitations annuelles moyennes totales sont de 697,2 mm, soient 453,8 mm de pluie et 261 cm de neige (Environnement Canada, 2018). Le sol est caractérisé par des podzols, mais il y a également de grandes étendues de tourbières dans la région. Le feu, généralement alimenté par la foudre, est la principale perturbation et tous les peuplements forestiers observés proviennent de ces feux. Les peuplements sont donc principalement des PM et des PL de structure équiennne âgés de 120 à 150 ans. Les coupes forestières pour l'exploitation commerciale sont interdites à cette latitude et ne participent donc pas aux perturbations produites dans cette région. L'aire d'étude est caractérisée par un couvert végétal monospécifique d'épinettes noires, bien que certaines portions du territoire puissent abriter *P. banksiana*, *Larix laricina* (Du Roi) K. Kosch, *Betula papyrifera* Marshall et *Populus tremuloides* Michx. La strate arbustive est principalement composée de *K. angustifolia*, *R. groenlandicum* et plusieurs espèces du genre *Vaccinium*. La strate herbacée, bien que peu présente, est composée de quelques individus de *C. canadensis* et de *C. borealis*. La strate mucinale des PM comporte principalement *P. schreberi* et *Sphagnum* sp, alors que la strate lichénique des PL comporte principalement *C. stellaris*.

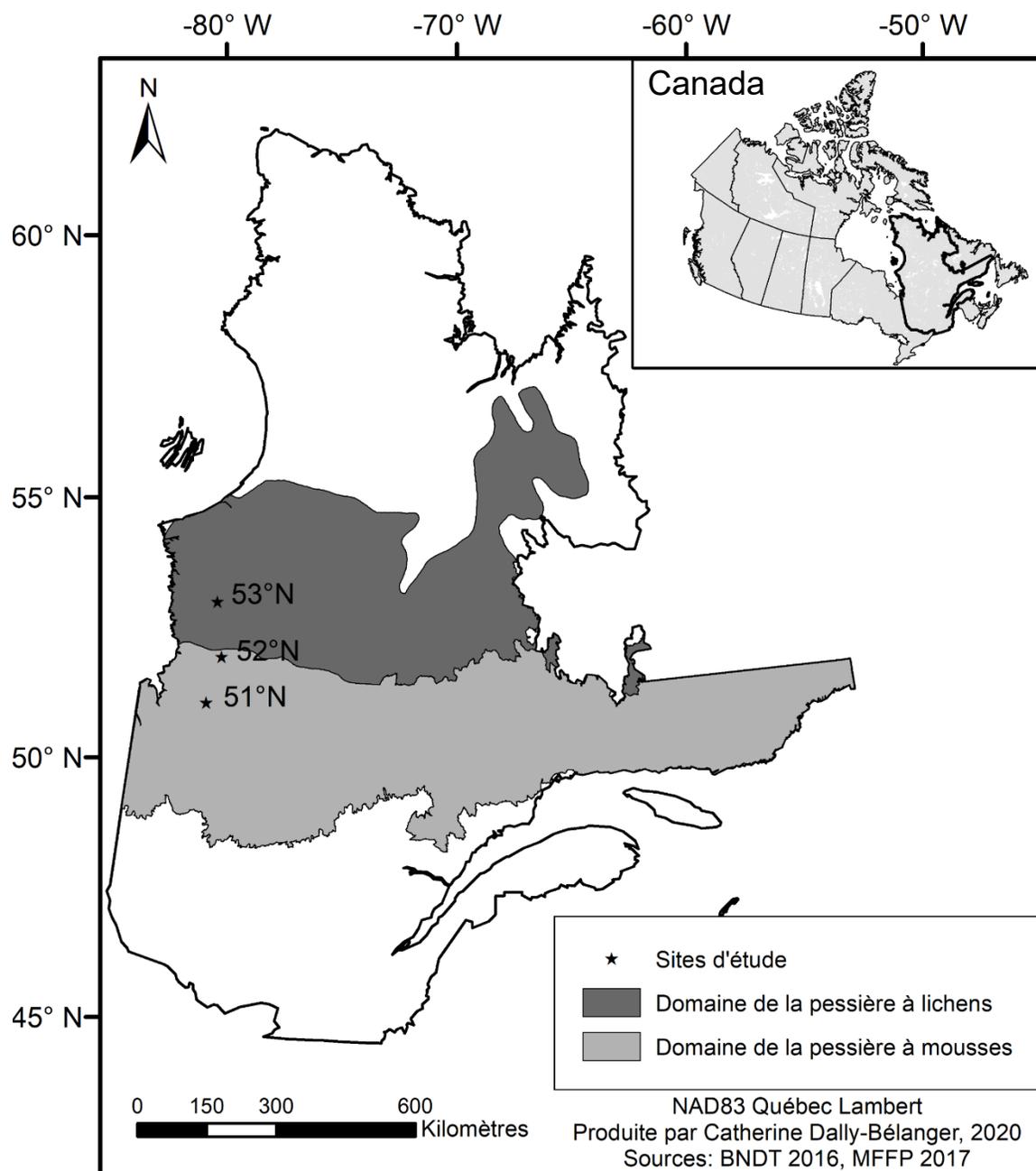


Figure 4 : Sites d'étude présents à l'intérieur du domaine bioclimatique de la PM, à l'intérieur du domaine de la PL et à l'écotone de ces deux domaines bioclimatiques.

### Échantillonnage

Toutes les données analysées ont été récoltées lors d'une campagne de terrain qui s'est déroulée en trois périodes de collecte de données à l'été 2018. Les trois périodes d'échantillonnage

sont les suivantes : du 21 au 28 juillet (mi-juillet), du 30 juillet au 8 août (début août) et du 23 au 29 août (fin août). Les différentes dates d'échantillonnage ont permis d'évaluer la vigueur des arbres pendant des moments critiques de la saison de croissance de l'épinette noire (peu après le débourrement, pendant la construction des unités de croissance et de reproduction, pendant la phase de consolidation).

Les dates de la première collecte de données ont été déterminées spécifiquement en lien avec les caractéristiques des sites d'étude. En effet, lors d'un pré-échantillonnage se déroulant du 25 au 27 juin 2018 et permettant de déterminer l'emplacement des placettes expérimentales, les bourgeons des épinettes noires n'étaient pas encore totalement débourrés. Une période de trois semaines à partir de ces dates s'est donc écoulée avant de procéder à la prise de mesures. Le début du mois d'août correspondait au meilleur moment pour effectuer les courbes de réponse au CO<sub>2</sub> puisque c'est à ce moment que les valeurs des paramètres  $V_{cmax}$  et  $J_{max}$  sont généralement optimales (Rayment, Loustau et Jarvis, 2002). Finalement, la période d'échantillonnage à la fin du mois d'août a été choisie parce que les valeurs de photosynthèse déclinent généralement à la fin de la saison de croissance au profit de la consolidation des réserves. Selon l'emplacement, cette période arrive entre le mois d'août et la fin du mois de septembre chez l'épinette noire (Goulden et al., 1997; Johnsen et al., 1996; Martel et al., 2005). Ainsi, la dernière prise de mesures a été réalisée à la fin du mois d'août pour tenter de capter le moment où la photosynthèse commence à diminuer chez les épinettes noires échantillonnées.

## **Dispositif expérimental**

À chaque latitude, trois paires de placettes à l'intérieur d'une distance de 10 km ont été échantillonnées. Une paire de placettes a dû être retirée de l'analyse à la latitude 53°N. En effet, à la suite d'analyses subséquentes, une teneur en argile nettement supérieure aux autres placettes a été observée, obligeant son retrait du protocole expérimental. Ces placettes n'ont malheureusement pas pu être remplacées, car il y avait des contraintes phénologiques. En effet, lorsque le sol a été analysé, la phénologie avancée des arbres ne nous permettait pas d'établir une nouvelle paire de placette pour prendre de nouvelles données expérimentales puisque les mesures écophysologiques prises aux trois latitudes devaient se faire dans un court délai.

À toutes les latitudes, chaque paire comprend une placette dominée par une PM et une placette dominée par une PL situées à une distance d'environ 50 m l'une de l'autre de façon à

éliminer les effets microclimatiques et édaphiques de l'analyse (Figure 5, p.30). À l'intérieur des placettes de 11,28 m de rayon (400 m<sup>2</sup>), tous les arbres ont été positionnés à l'aide d'un Vertex IV (Haglöf, Suède) puis marqués avec de la peinture forestière biodégradable. Parmi ces arbres, cinq épinettes noires matures et dominantes ont été sélectionnées aléatoirement pour la prise de mesures, pour un total de 80 arbres.

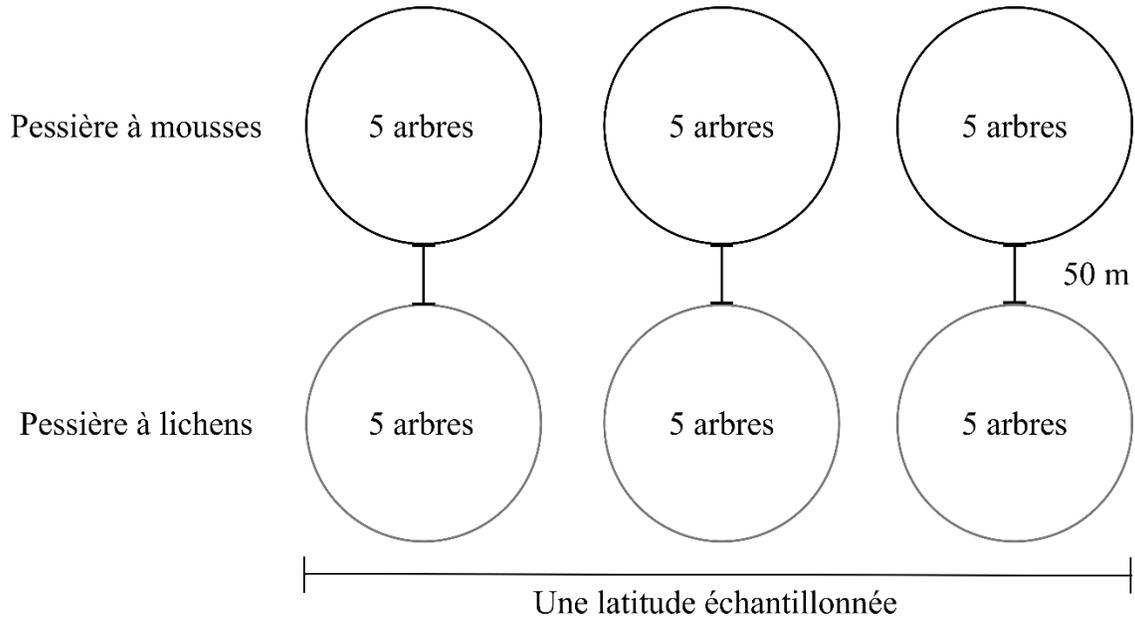


Figure 5 : Dispositif expérimental utilisé aux trois latitudes échantillonnées. Une distance minimale de 50 m est respectée entre les placettes de PM et de PL.

### Mesures écophysiologicals

Toutes les données ont été récoltées à l'aide du système portatif de mesures de photosynthèse (Modèle LI-6800, Li-Cor Inc., Lincoln, NE) qui utilise le modèle de Farquhar-von Caemmerer-Berry (FvCB) (Farquhar et al., 1980) pour calculer l'assimilation de carbone. La concentration ambiante de CO<sub>2</sub> a été mesurée avec le module d'échanges gazeux du LI-6800. Lors d'une journée sans nuages, l'intensité lumineuse lorsque le soleil est à son point de culmination, soit au midi solaire (approximativement 13 h 15 HAE), a été mesurée à l'aide d'un capteur quantique (Modèle LI-190R, Li-Cor Inc., Lincoln, NE) installé sur le LI-6800 qui évalue le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR), en  $\mu\text{mol}$  de photons  $\text{s}^{-1} \text{m}^{-2}$ . À l'aide de ces mesures, une configuration a été programmée dans le LI-6800 pour chaque type de données écophysiologicals mesurées (Tableau 1).

Tableau 1: Configuration du LI-6800 lors de la prise de données pour les mesures écophysiologicals. [CO<sub>2</sub>] : Concentration en CO<sub>2</sub>; HR : Humidité relative; PPFD : densité de flux photonique photosynthétique, T<sub>aiguille</sub> : Température des aiguilles échantillonnées.

Mesures	[CO <sub>2</sub> ] (ppm)	HR (%)	PPFD ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	T <sub>aiguille</sub> (°C)	Fan (rpm)	Débit ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )
A <sub>max</sub>	Ambiante 405	50	Ambiante et saturante 1700	Ambiante Non-contrôlée	10 000	500
RACiR	Variable 0-1500	50	Saturante 2000	30	10 000	500

### Taux de photosynthèse maximal (A<sub>max</sub>)

Pour chaque individu sélectionné, un rameau exposé au soleil et situé sous le bouquet reproducteur de l'individu a été prélevé à l'aide d'une scie à élaguer télescopique dans le but de mesurer les échanges gazeux ponctuels, dont le taux de photosynthèse maximale (A<sub>max</sub>), la conductance stomatique (g<sub>s</sub>), la concentration intercellulaire en CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>) et le taux de transpiration (E). Les rameaux situés au haut de l'arbre ont généralement des taux photosynthétiques plus élevés que les rameaux situés plus bas dans l'arbre (Jensen et al., 2015). Les rameaux choisis devaient être exposés au soleil puisque les chloroplastes de leurs aiguilles sont plus efficaces que ceux exposés à l'ombre pour utiliser la lumière et faire la photochimie (Lichtenthaler et Rinderle, 1988). Le temps d'acclimatation des aiguilles dans la chambre de mesures du LI-6800 est donc plus rapide, ce qui réduit le temps de la prise de données et limite l'utilisation des batteries de l'appareil. Une fois le rameau scié, il était immédiatement placé dans un récipient d'eau dans lequel il était recoupé sous l'eau, à l'aide d'une paire de sécateurs (Damesin, 2003; DeLucia et Smith, 1987; Räm, Kaurilind, Hallik et Merilo, 2012). Recouper les rameaux sous l'eau permet d'éviter l'entrée d'air dans la colonne d'eau du xylème lors de la transpiration des aiguilles, ce qui rompt la colonne d'eau et cause une embolie gazeuse (Damesin, 2003). En rompant la colonne d'eau, l'embolie gazeuse empêche l'évapotranspiration de se produire normalement ce qui affecte les taux photosynthétiques mesurés. La photosynthèse de rameaux recoupés sous l'eau ne présente généralement pas de différences significatives avec des rameaux toujours attachés sur l'arbre (DeLucia et Smith, 1987). De plus, la différence réelle a été évaluée comme étant non significative lors d'une prise de mesures préliminaires.

Contrairement à ses prédécesseurs, le LI-6800 utilise un système de flux indépendant pour la chambre de mesures et la référence, ce qui lui permet de corriger les fuites jusqu'à concurrence de 55%. Pour réduire les fuites potentielles, les aiguilles situées sous le joint d'étanchéité de la chambre de l'appareil ont été retirées avant la prise de mesures. Les aiguilles ont été retirées avec soin en s'assurant que le rameau ne soit pas endommagé lors du processus (Bronson et Gower, 2010; Paquin et al., 2000). Avant de mettre les rameaux dans la chambre de mesures, les paramètres désirés ont été chargés dans l'appareil (Tableau 1). Puisque nous voulions que les valeurs de  $A_{\max}$  mesurées soient représentatives de l'environnement dans lequel les épinettes noires échantillonnées croissent, la concentration ambiante en  $\text{CO}_2$  (405 ppm) et la densité de flux photonique photosynthétique au midi solaire ( $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ont été réglées pour qu'elles correspondent aux valeurs ambiantes et la température n'a pas été contrôlée afin de prendre les mesures à la température ambiante sur les placettes expérimentales. Une humidité relative entre 40% et 60% est généralement utilisée pour les mesures écophysiologicals chez l'épinette noire (Dumais, Coursolle, Bigras et Margolis, 2002; Gaumont-Guay, Margolis, Bigras et Raulier, 2003; Way et Sage, 2008a), donc un taux intermédiaire de 50% a été utilisé dans la présente étude. La vitesse de rotation du ventilateur (10 000 rpm) ainsi que le débit ( $500 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ) ont été fixés selon les recommandations d'utilisation du LI-6800 pour permettre la correction des fuites et assurer une homogénéité des conditions dans la chambre de mesures.

Les aiguilles ont été acclimatées aux paramètres de la chambre de l'appareil et la mesure était prise manuellement lorsque la photosynthèse était stabilisée (variation inférieure à  $0,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  sur une période de deux minutes). La majorité des auteurs allouent un temps fixe de 5 min à 10 min pour l'acclimatation des feuilles aux conditions de la chambre de prises de mesures (Coursolle et al., 2019; Jensen et al., 2015; Martel et al., 2005), toutefois, les échantillons mesurés dans la présente étude avaient des temps d'acclimatation très variable qui pouvaient aller au-delà de 15 min. La photosynthèse des aiguilles augmentait lorsqu'elles étaient placées dans un environnement à lumière saturante et une variation inférieure à  $0,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  sur une période de deux minutes permettait de voir une stabilisation de la courbe photosynthétique en fonction du temps. Une fois la stabilisation de la photosynthèse atteinte, la correspondance entre les analyseurs de gaz infrarouge de référence et de la chambre a été faite avant chaque mesure dans le but d'appliquer un facteur de correction aux mesures d'échanges gazeux ponctuels, dans le cas où la concentration en  $\text{CO}_2$  et en vapeur d'eau mesurée par les deux analyseurs sont différentes.

Ces mesures ont été prises à trois moments dans l'été, soit à la mi-juillet, au début du mois d'août ainsi qu'à la fin du mois d'août, puisque le stade physiologique des aiguilles influence leur taux de photosynthèse (Rayment et al., 2002). De plus, selon la latitude et les conditions du site d'étude, le patron photosynthétique varie grandement au cours de la saison de croissance (Goulden et al., 1997; Hébert, Thiffault et Munson, 2011; Martel et al., 2005) et plusieurs campagnes d'échantillonnage permettent de capter les changements dans la phénologie de  $A_{\max}$  (Sullivan, Bovard et Middleton, 1997). Elles ont été prises sur trois pousses d'aiguilles de l'année par rameau, à l'exception de la campagne de terrain au début du mois d'août lors de laquelle une seule pousse de l'année a été mesurée par individu. En effet, la capacité des batteries des appareils étant limitée, la quantité de données pouvant être récoltées pour un même effort de collecte au début du mois d'août a diminué puisque les courbes de réponse au  $\text{CO}_2$  ont également été effectuées à cette période. Toutes les données de  $A_{\max}$  ont été mesurées entre 9 h et 16 h 30, période à laquelle plusieurs auteurs ont pris des mesures écophysiologicals et où l'activité photosynthétique devrait être maximale aux latitudes échantillonnées (Gaumont-Guay et al., 2003; Martel et al., 2005; Paquin et al., 2000). Les placettes de PM et de PL étaient également échantillonnées dans un ordre aléatoire à jour d'échantillonnage pour limiter l'effet de moment dans la journée. Les mesures ont également été réalisées en absence de pluie, lors de journées ensoleillées ou nuageuses (Martel et al., 2005).

### **Courbes de réponse au $\text{CO}_2$ (RACiR)**

La méthode des courbes RACiR a été utilisée puisqu'elle comporte de nombreux avantages sur la qualité et la quantité de données recueillies par rapport à la méthode traditionnelle des courbes A- $C_i$ , tout en produisant des résultats comparables. En effet, cette méthode est beaucoup plus rapide et la grande quantité de données mesurées permet d'augmenter la résolution de la courbe résultante et donc, de cibler avec plus de précision ces points d'inflexion (Stinziano et al., 2017).

Les mesures ont été prises à l'aide du LI-6800 sur des rameaux prélevés et recoupés sous l'eau, comme pour les données de  $A_{\max}$ . Les mesures ont été réalisées au début du mois d'août, au moment où les paramètres  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  sont les plus élevés (Rayment et al., 2002).

D'abord, les aiguilles étaient acclimatées aux conditions de la chambre du LI-6800 selon les paramètres mentionnés (Tableau 1), à une concentration en  $\text{CO}_2$  ambiante, soit 405 ppm. Les

courbes RACiR et A-C<sub>i</sub> sont généralement réalisées à une température de 25°C, ce qui permet une certaine standardisation des données. Toutefois, la température ambiante lors de la prise de mesures n'a pas permis d'abaisser la température de la chambre du LI-6800 pour atteindre 25°C et les courbes RACiR ont été prises à 30°C. La température était mesurée et contrôlée par un thermocouple à l'intérieur de la chambre de mesures et placé sur la face abaxiale des aiguilles. La densité de flux photonique photosynthétique (PPFD) a été réglée à 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pour être sûre d'atteindre la saturation de l'épinette noire, qui varie entre 800 et plus de 1200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  selon les études (Bigras et Bertrand, 2006; Dang et Cheng, 2004; Hébert et al., 2011). Le taux d'humidité relative (50%), la vitesse de rotation du ventilateur (10 000 rpm) et le débit (500  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ) étaient les mêmes que lors des mesures de A<sub>max</sub> pour les raisons évoquées précédemment. Tout comme les mesures de A<sub>max</sub>, au moment où la photosynthèse était stable (variation inférieure à 0,3  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  sur une période de deux minutes), la correspondance entre les analyseurs de gaz infrarouge de référence et de la chambre a été faite et la prise de données automatique a été activée sur le LI-6800. L'appareil augmentait donc la concentration en CO<sub>2</sub> pour atteindre 1500 ppm puis la diminuait jusqu'à ce que la concentration atteigne 0 ppm sur une période de 10 min. Contrairement aux courbes A-C<sub>i</sub> traditionnelle, il n'y a pas de différence sur les courbes RACiR qu'elles soient prises lorsque la concentration en CO<sub>2</sub> augmente ou diminue (Stinziano et al., 2017). Une fois par jour, l'exercice a été répété lorsque la chambre de l'appareil était vide, sans aiguilles, afin de corriger les données d'assimilation de CO<sub>2</sub>, tel que décrit par Stinziano et al. (2017). Cette correction des données permet de prendre en considération les trois facteurs qui peuvent affecter les valeurs de photosynthèse, outre l'assimilation du carbone par les aiguilles présentes dans la chambre de mesures. Le premier facteur est le délai entre la diminution de la concentration en CO<sub>2</sub> de référence et la diminution réelle dans la chambre de mesures causée par le temps de résidence du CO<sub>2</sub> dans la chambre, selon la taille de la chambre et le débit des fluides. Le deuxième facteur qui peut affecter les valeurs de photosynthèse mesurée est la différence qu'il peut y avoir entre la correspondance des analyseurs de référence et de la chambre pendant la mesure des courbes RACiR. Comme mentionné précédemment, la correspondance entre ces deux analyseurs a été effectuée avant d'activer la prise de données automatique. Cependant, la correspondance entre les analyseurs est sensible à la modification de concentration en CO<sub>2</sub> dans la chambre et peut donc être légèrement différente entre la première et la dernière mesure de la courbe RACiR. Finalement, il peut y avoir des erreurs résiduelles qui peuvent être causées par le délai entre lequel l'air injecté

dans le système arrive à la chambre de mesures. La courbe RACiR de la chambre lorsqu'elle ne contient pas d'aiguilles permet la correction de ces biais, car ils sont intrinsèques au fonctionnement du LI-6800 et qu'ils sont présents qu'il y ait des aiguilles ou non lors des mesures. Les variations en photosynthèse qui restent à la suite de ces corrections sont alors liées uniquement à l'assimilation du carbone par les aiguilles (Stinziano et al., 2017).

### **Correction des données écophysologiques par la surface foliaire**

La photosynthèse est directement liée à la surface foliaire de l'échantillon mesuré et, par défaut, la surface utilisée dans le calcul du taux photosynthétique par le LI-6800 est celle de la chambre de mesures, soit 6 cm<sup>2</sup>. Toutefois, cette surface ne correspond pas à la surface foliaire des aiguilles échantillonnées et donc, une correction est nécessaire. Ainsi, les aiguilles de chaque échantillon ont été numérisées à l'aide du logiciel WinSeedle (version 2005a, Regent Instrument, Canada) et d'un numériseur (A3F2400N, Mustek, Taiwan). Les images ont été acquises en échelle de gris 8-bit, ce qui était optimal pour reconnaître le plus grand nombre de pixels associés aux aiguilles, et à une résolution de 1200 points par pouce. La surface foliaire projetée a été utilisée pour corriger les données d'échanges gazeux (Bronson et Gower, 2010; Islam et Macdonald, 2005; Jensen et al., 2015) et des paramètres d'exclusion ont permis d'éliminer la surface des petits débris se trouvant sur la vitre du scanner.

Les mesures d'échanges gazeux ont été prises lorsque les aiguilles étaient humides, mais la majorité des surfaces foliaires ont été calculées à partir des aiguilles sèches. En effet, les longues campagnes de terrain ne permettant pas de conserver les aiguilles adéquatement pour obtenir la surface foliaire des aiguilles humides, les aiguilles ont été conservées à température ambiante dans des enveloppes en papier. Pour contrer ce problème, les échantillons d'aiguilles humides prélevés lors d'une campagne de terrain à la fin du mois d'août ont été conservés dans un sac de plastique hermétique à 4°C et ont été numérisés dès le retour à Montréal. Les aiguilles ont ensuite été placées dans une enveloppe de papier pour qu'elles sèchent puis elles ont été numérisées à nouveau quelques semaines plus tard. Le quotient entre les deux mesures de surface foliaire a permis d'appliquer un facteur de correction aux aiguilles provenant des plus longues campagnes de terrain et qui étaient sèches une fois arrivées à Montréal.

Les surfaces foliaires corrigées ont ensuite été associées à la bonne mesure dans les différents fichiers de données de  $A_{max}$  et des courbes RACiR à l'aide d'une procédure automatisée programmée dans MatLab (version R2014a).

### **Vigueur des individus**

Dans cette étude, la croissance des individus a été utilisée comme proxy de leur vigueur. Ainsi, la hauteur des arbres échantillonnés pour les mesures écophysologiques ainsi que toutes les épinettes noires qui étaient présentes sur les placettes expérimentales ont été mesurées. De plus, lors de la dernière campagne de terrain, soit à la mi-août, cinq à sept rameaux âgés entre 5 et 17 ans et situés sous le bouquet reproducteur des 80 arbres échantillonnés ont été prélevés. La longueur des unités de croissance de chaque rameau a été mesurée en laboratoire pour connaître la croissance annuelle du rameau principal des individus au cours des cinq dernières années. Ces mesures permettent de donner davantage d'informations sur la vigueur des individus échantillonnés.

### **Caractérisation des placettes expérimentales**

À la fin de la campagne de terrain, les 80 arbres échantillonnés ont été coupés. Une rondelle prélevée à l'interface air-sol a permis de déterminer l'âge minimum des arbres en dénombrant les cernes annuels de croissance radiale. Pour ce faire, les rondelles ont été poncées jusqu'à ce que les trachéides soient visibles sous une loupe binoculaire à 40X.

L'épaisseur des horizons organiques et minéraux a été mesurée dans un pédon (1 m<sup>3</sup>) qui a été creusé à chaque placette pour connaître la nature et la structure du sol. De plus, dix trous par placette ont été creusés systématiquement dans le but de connaître l'épaisseur de la matière organique à différents endroits dans la placette (Figure 6, p.37).

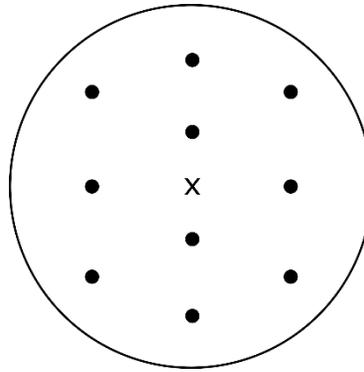


Figure 6 : Endroits où l'épaisseur de la matière organique a été mesurée sur chacune des placettes expérimentales. Le X représente le centre de la placette.

Pour connaître la composition floristique et le substrat de germination à la surface du sol des parcelles, la méthode du point d'interception a été utilisée pour déterminer la fréquence de chaque espèce (arbres, arbustes, herbacées) et de chaque type de recouvrement de sol (débris ligneux, roc, sol minéral, litière). Cette méthode consiste à réaliser quatre transects d'une longueur de 11,28 m d'orientation nord, sud, est et ouest à partir du centre de la placette. À intervalle de 50 cm, une fine tige de métal est déposée sur le sol verticalement pour dénombrer tous les individus et les recouvrements de sol. Tous individus ayant un point de contact avec la tige étaient ainsi dénombrés par espèce et leur fréquence a été déterminée sur l'ensemble des quatre transects (Figure 7, p.37).

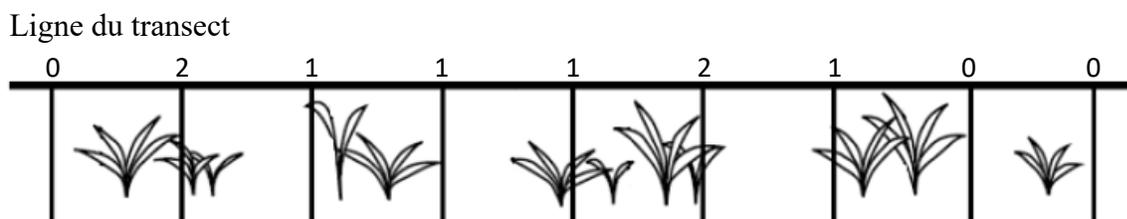


Figure 7 : Méthode du point d'interception. Figure adaptée de Elzinga et Salzer (1998).

## Analyse des données

### $A_{max}$

Pour chaque campagne d'échantillonnage (mi-juillet, début août, fin août), trois valeurs de  $A_{max}$  ont été mesurées par individu pour s'assurer de la validité de ces mesures. Pour chaque individu échantillonné, la moyenne de ces trois valeurs a donc été utilisée pour faire les analyses subséquentes. Un modèle linéaire à effet mixte a ensuite été appliqué sur les données. Les effets

fixes étaient les types de peuplement, les latitudes et les moments dans la saison de croissance où les données ont été prises. Les effets aléatoires étaient les placettes expérimentales ainsi que les individus échantillonnés, ce qui permettait de considérer la dépendance entre les données recueillies sur une même placette et sur un même individu. Une ANOVA de type III (somme des carrés de type III) a ensuite été effectuée à l'aide du logiciel R (version 3.5.3) pour tester s'il y avait des différences significatives entre les différents types de peuplement, les différentes latitudes et les différents moments dans la saison de croissance. Les interactions ont aussi été analysées. L'ANOVA de type III a été utilisée puisque le dispositif expérimental est déséquilibré. En effet, le nombre de mesures diffère à la latitude 53°N par rapport aux autres latitudes, car seulement quatre placettes expérimentales sur six ont pu être analysées. Ce type d'ANOVA analyse chaque facteur et interaction en tenant compte des autres facteurs et interactions du modèle, ce qui permet de considérer le débalancement des données (Shaw et Mitchell-Olds, 1993). Les résidus du modèle ont été soumis au test de normalité Shapiro-Wilk et leur digramme quantile-quantile a été observé pour valider leur distribution normale. De plus, l'homogénéité des variances a été observée par un graphique des résidus standardisés en fonction des valeurs ajustées qui démontrent une distribution aléatoire des résidus standardisés autour de 0. Finalement, un test de Tukey a ensuite été appliqué aux facteurs dont au moins un niveau était significativement différent afin de connaître quels niveaux étaient significativement différents (Abdi et Williams, 2010).

### **Courbes de réponse au CO<sub>2</sub>**

Les courbes RACiR ont d'abord été corrigées avec leur courbe homologue sans aiguille présente dans la chambre selon la méthode de Stinziano et al. (2017). Le package *plantecophys* (Duursma, 2015) a ensuite été utilisé dans le logiciel R pour analyser les courbes et extraire les valeurs de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$ . Un modèle linéaire à effet mixte a ensuite été appliqué sur les données. Les effets aléatoires étaient les placettes expérimentales ainsi que les individus échantillonnés. Les mesures étant déséquilibrées, une ANOVA de type III a été utilisée pour tester s'il y avait des différences significatives entre les types de peuplement et les latitudes ainsi que leur interaction à l'aide du logiciel R (version 3.5.3), suivie d'un test de Tukey. La normalité des résidus de l'ANOVA a été vérifiée par le test de Shapiro-Wilk et le diagramme quantile-quantile. L'homogénéité des variances a été validée par le graphique des résidus standardisés en fonction des valeurs ajustées.

Pour s'assurer que les valeurs de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  sont représentatives des capacités physiologiques des individus et concorde avec les valeurs de  $A_{\text{max}}$  mesurées, ces deux paramètres ont été utilisés pour extraire des valeurs d'assimilation de carbone ( $A$ ) calculées à partir des courbes RACiR. Les valeurs de  $A$  ont été calculées à partir de la fonction  $A_{\text{ci}}$  du package *plantecophys*. Les paramètres utilisés dans la fonction étaient, pour chaque individu, les valeurs de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  ainsi que la  $C_i$  correspondant à celle mesurée lors des  $A_{\text{max}}$  au même moment que les courbes RACiR (début août). Les valeurs de  $C_i$  utilisées correspondent donc à la  $C_i$  lorsque la concentration ambiante en  $\text{CO}_2$  est de 405ppm, pour chaque individu (Jensen et al., 2015; Ripullone et al., 2003). Les valeurs de  $A$  ainsi calculées ont été comparées aux valeurs de  $A_{\text{max}}$  mesurées au même moment que les courbes RACiR, soit au début du mois d'août, par un test de Student apparié. Ce test permet de comparer les moyennes de deux jeux de données qui sont appariées (Hsu et Lachenbruch, 2005).

### **Vigueur des individus**

Les longueurs d'unités de croissance du rameau principal des cinq dernières années, soient de 2014 à 2018 inclusivement, ont été moyennées par individu. Pour les longueurs moyennes des unités de croissance et la hauteur des arbres, un modèle linéaire à effet mixte a été appliqué. Les effets aléatoires étaient les placettes expérimentales ainsi que les individus échantillonnés. Les mesures étant déséquilibrées, une ANOVA de type III a été utilisée pour tester les différences significatives entre les types de peuplement, les latitudes et leur interaction avec le logiciel R (version 3.5.3), suivie d'un test de Tukey. La normalité des résidus de l'ANOVA a été vérifiée par le test de Shapiro-Wilk et le diagramme quantile-quantile. L'homogénéité des variances a été validée par le graphique des résidus standardisés en fonction des valeurs ajustées. Dans le cas des longueurs d'unités de croissance, la distribution des résidus du modèle initial n'était pas normale et les données ont été transformées avec une fonction logarithmique. Ce nouveau modèle a été utilisé puisqu'il répondait aux exigences de normalité et d'homoscédasticité des résidus.

### **Caractéristiques des placettes expérimentales**

Les données de végétation issues de la méthode du point d'interception ont d'abord été regroupées en groupes taxonomiques (herbacées, arbustes, éricacées, prêles, mycètes, lichens, mousses, *P. mariana*). Ces données de végétation groupées par taxon ainsi que les données de sol (épaisseurs des horizons et épaisseur de matière organique) ont été mises en relation et analysées

par une analyse canonique de correspondance (ACC) à l'aide du logiciel R (version 3.5.3). L'ACC a été utilisée, car elle est adaptée aux données de fréquence et qu'elle permet de mettre en relation les parcelles expérimentales avec les mesures environnementales (Legendre et Legendre, 2012).

## Résultats

### Courbes de réponse au CO<sub>2</sub>

Plusieurs courbes RACiR ont dû être retirées de l'analyse puisque leur allure générale et leur disposition n'étaient pas adéquates. En effet, les valeurs de photosynthèse des courbes dont la surface foliaire des aiguilles était inférieure à 4 cm<sup>2</sup> étaient négatives, ce qui posait problème (Annexe 1). L'allure générale de la courbe semble adéquate, cependant, elle se situe majoritairement sous l'axe des X. Les courbes RACiR dont les échantillons ont une surface foliaire supérieure à 7,4 cm<sup>2</sup> ont également été retirées, car ces courbes ont des valeurs de C<sub>i</sub> négatives. Au total, ce sont donc 51 courbes RACiR qui ont pu être analysées sur un total de 80 (Tableau 2).

Tableau 2 : Répartition des courbes RACiR au sein des types de peuplement et latitudes.

Latitude	Type de peuplement		Total
	PL	PM	
53°N	9	6	15
52°N	8	14	22
51°N	8	6	14
Total	17	20	

Les courbes RACiR démontrent que les individus présents dans les PM ont un taux d'assimilation potentiel significativement plus élevé que les individus présents dans les PL (Figure 8 A, p.42). En effet, à une C<sub>i</sub> de 1200 ppm, les individus des PM ont un taux photosynthétique moyen de 13,6 μmol m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup> (intervalle de confiance (IC) : 11,7 – 15,5 μmol m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>) alors que les individus des PL ont un taux moyen de 9,8 μmol m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup> (IC : 8,8 – 10,8 μmol m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>). Les individus des PM ont également un taux d'assimilation plus grand à chaque C<sub>i</sub> mesurées tout au long de la courbe par rapport aux individus des PL. Les intervalles de confiance des courbes RACiR selon la latitude (Figure 8 B et C, p.42) démontrent que les individus des PM et des PL semblent avoir le même taux photosynthétique potentiel peu importe la latitude à laquelle les données ont été recueillies. Les individus des PM de la latitude 52°N ont toutefois les taux moyens les plus élevés.

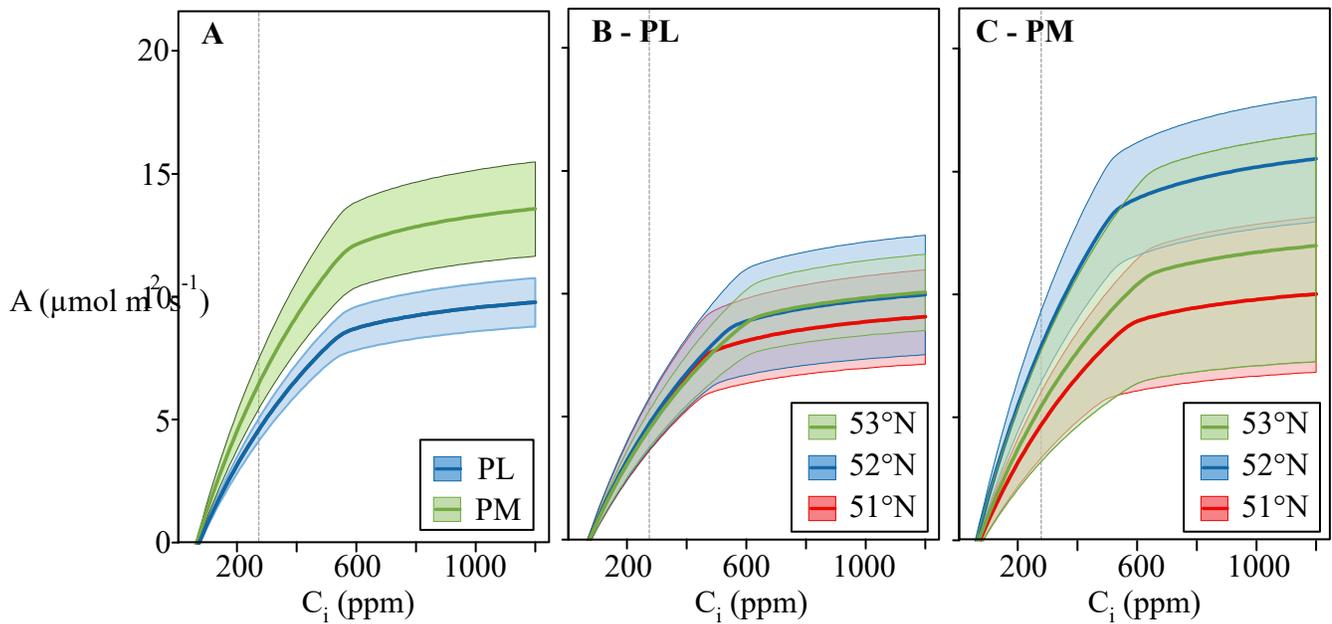


Figure 8 : Courbes RACiR des PM et des PL (A) ainsi que des PL et des PM selon un gradient latitudinal (B et C respectivement). Les zones colorées représentent les intervalles de confiance de 95% et la ligne pointillée représente la  $C_i$  moyenne à la concentration en  $CO_2$  ambiante (405 ppm).

Les  $V_{cmax}$  et  $J_{max}$  extraits des courbes RACiR démontrent de meilleures capacités physiologiques pour les épinettes noires issues des PM que celles des PL (Tableau 3; Figure 9 A et D, p.44). Les épinettes noires des PM ont des taux de  $V_{cmax}$  de  $31,5 \pm 10,8 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$  (moyenne  $\pm$  écart-type) et leur  $J_{max}$  est de  $65,9 \pm 22,2 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$  alors que les individus des PL ont des taux de  $23,5 \pm 4,7 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$  et  $48,3 \pm 11,0 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$  respectivement. Les figures 9 B et E (p.44) démontrent que pour les deux paramètres, il y a également un effet significatif de la latitude où les taux de  $V_{cmax}$  et de  $J_{max}$  sont plus élevés à la latitude  $52^\circ\text{N}$  ( $32,2 \pm 10,9 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$  et  $66,3 \pm 22,6 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$  respectivement) qu'à la latitude  $51^\circ\text{N}$  ( $23,6 \pm 5,1 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$  et  $47,2 \pm 11,9 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$  respectivement). Les individus de la latitude  $53^\circ\text{N}$  ( $24,5 \pm 6,5 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$  et  $53,6 \pm 15,1 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$  respectivement) ne présentent pas de différence avec ceux des deux autres latitudes. L'interaction significative entre le type de peuplement et la latitude démontre que les taux de  $V_{cmax}$  et  $J_{max}$  des individus des PM de la latitude  $52^\circ\text{N}$  sont significativement plus élevés que les individus issus des autres PM et PL (Figure 9 B et E, p.44).

Finalement, les valeurs d'assimilation de carbone (A) calculées à partir de  $V_{cmax}$  et  $J_{max}$  ne sont pas significativement différentes des valeurs de  $A_{max}$  mesurées au même moment dans la saison de croissance ( $p > 0,05$ ). De plus, la relation entre le  $V_{cmax}$  et le  $J_{max}$  est linéaire, à une pente

de 2,05 et les deux paramètres ont un coefficient de corrélation de Pearson positif et significatif de 0,968 au seuil de 5% (Figure 10, p.45).

Tableau 3 : Résumé du résultat de l'ANOVA (chi-carré et p-value) des taux carboxylation ( $V_{cmax}$ ) et de transports des électrons ( $J_{max}$ ). Les p-value en gras indiquent une différence significative au seuil de 5%.

Facteurs	$V_{cmax}$		$J_{max}$	
	$\chi^2$	p-value	$\chi^2$	p-value
Type de peuplement	6,45	<b>0,011</b>	7,85	<b>0,005</b>
Latitude	8,26	<b>0,016</b>	7,31	<b>0,026</b>
Type : Latitude	7,04	<b>0,030</b>	4,43	0,109

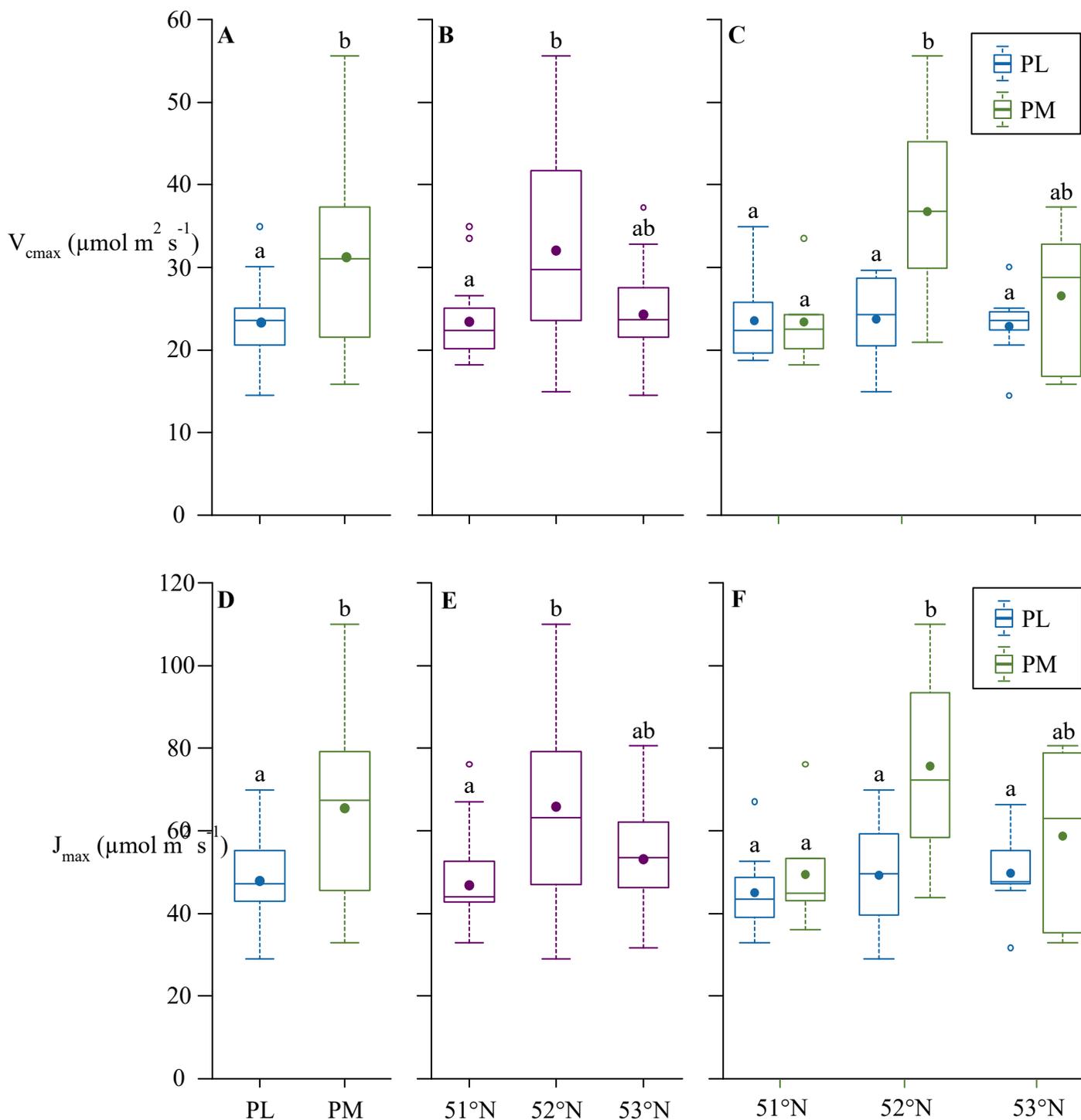


Figure 9 : Taux maximal de carboxylation de la rubisco ( $V_{cmax}$ , A-C) et taux maximal de transport des électrons ( $J_{max}$ , D-F) des individus composant les PM et les PL (A et D), les différentes latitudes échantillonnées (B et E) ainsi que l'interaction entre le type de peuplement et la latitude (C et F). Les points pleins et les lettres représentent respectivement la moyenne et les différences significatives au seuil de 5% (test de Tukey).

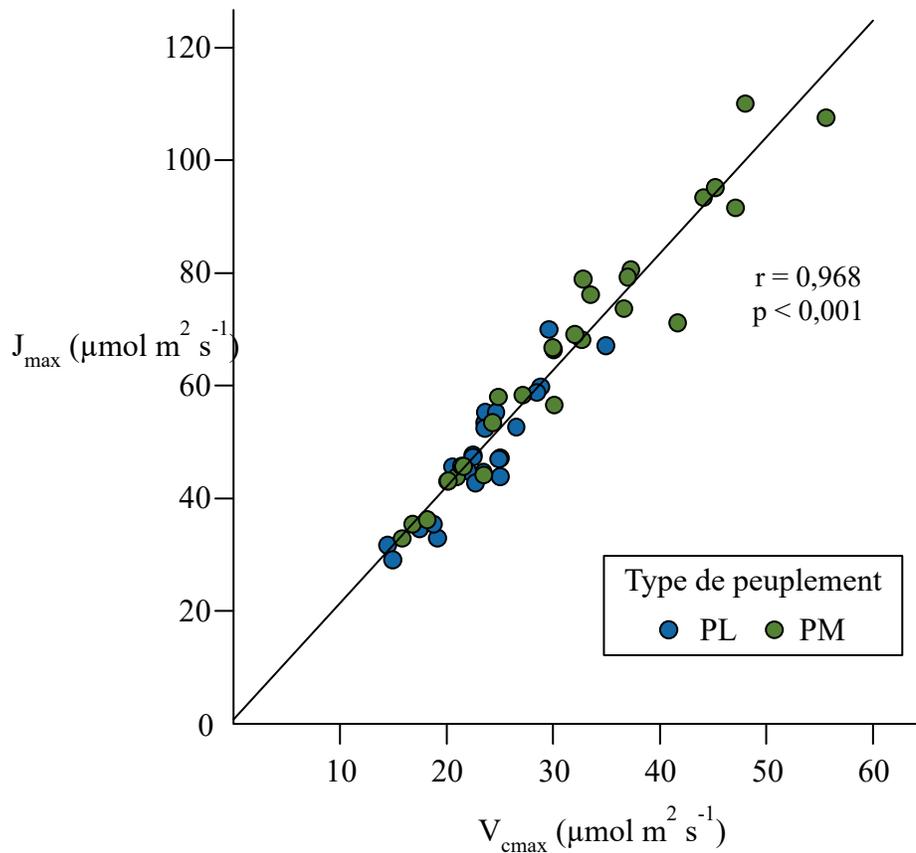


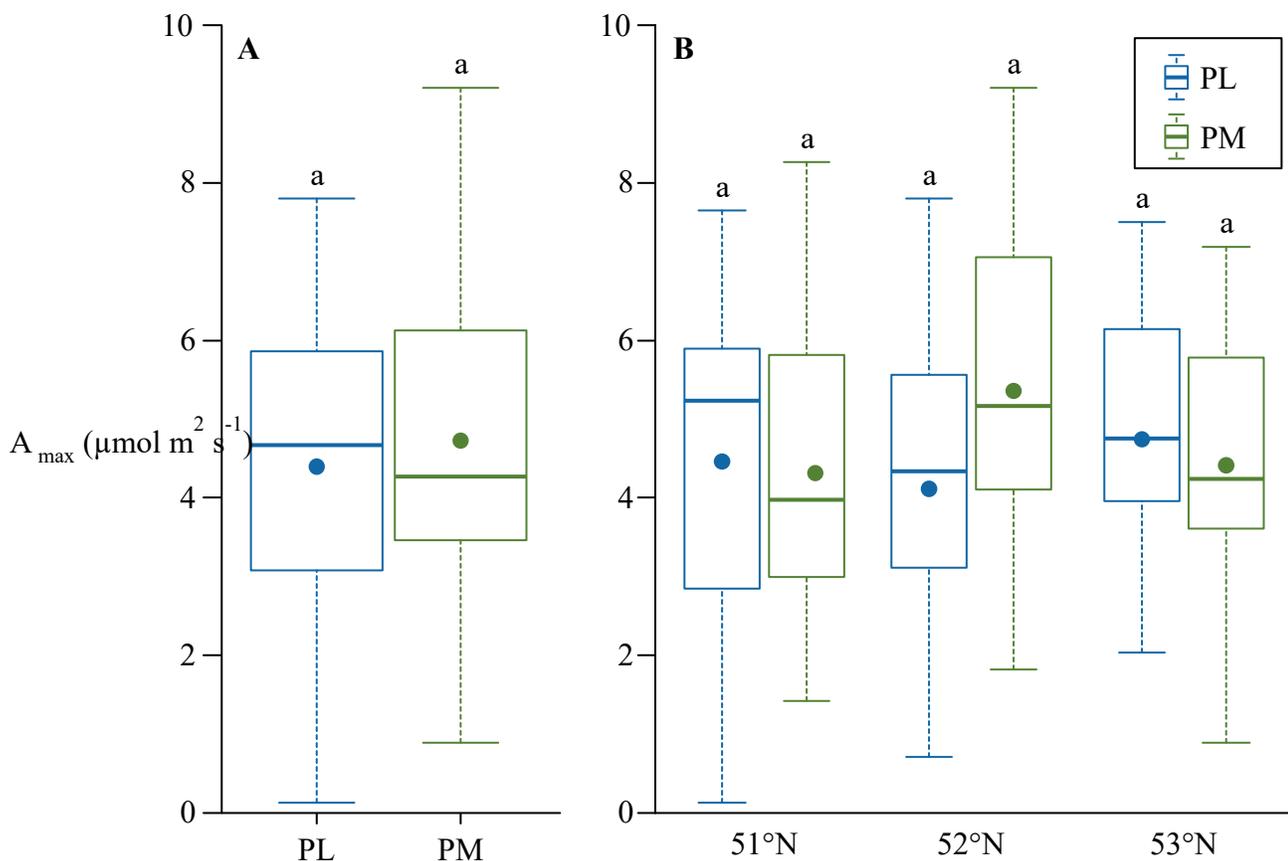
Figure 10 : Relation entre les paramètres physiologiques  $V_{cmax}$  et  $J_{max}$ . Le coefficient de corrélation de Pearson ( $r$ ) est significatif ( $p < 0,001$ ).

### $A_{max}$

Bien que les individus des PM aient une capacité physiologique plus élevée que les individus des PL, le type de peuplement ne semble pas affecter le taux photosynthétique réel des individus mesurés sur le terrain (Tableau 4). En effet, tel qu'illustré à la figure 11 A (p. 46), le  $A_{max}$  des individus des PM est de  $4,7 \pm 1,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  alors que celui des individus composant les PL est de  $4,4 \pm 1,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . De plus, contrairement aux mesures de  $V_{cmax}$  et de  $J_{max}$ , les mesures de  $A_{max}$  ne démontrent pas de différence significative au niveau de la latitude, bien qu'il soit possible d'observer une tendance pour laquelle le  $A_{max}$  des PM de la latitude  $52^{\circ}\text{N}$  soit légèrement plus élevé que les valeurs observées dans les PM et PL des autres latitudes (Figure 11 B, p.46).

Tableau 4: Résumé du résultat de l'ANOVA (chi-carré et p-value) des taux de photosynthèse maximaux ( $A_{\max}$ ), de la conductance stomatique de la vapeur d'eau ( $g_s$ ) et de la température ambiante au moment de la prise des mesures ( $T_{\text{ambiante}}$ ). Les p-value en gras indiquent une différence significative au seuil de 5%.

Facteurs	$A_{\max}$		$g_s$		$T_{\text{ambiante}}$	
	$\chi^2$	p-value	$\chi^2$	p-value	$\chi^2$	p-value
Type de peuplement	0,64	0,424	1,82	0,178	0,53	0,465
Latitude	0,91	0,634	0,79	0,675	0,09	0,958
Saison de croissance	347,87	<b>&lt;0,001</b>	42,13	<b>&lt;0,001</b>	2114,40	<b>&lt;0,001</b>
Type : Latitude	5,07	0,079	0,01	0,998	0,20	0,904
Type : Saison	1,25	0,535	3,90	0,142	18,41	<b>&lt;0,001</b>
Latitude : Saison	14,56	<b>0,006</b>	4,75	0,313	122,17	<b>&lt;0,001</b>
Type : Latitude : Saison	2,60	0,626	1,03	0,905	7,64	0,106



$A_{\max}$  augmente significativement au cours de la saison de croissance (Tableau 4; Figure 12, p.47) variant de  $2,9 \pm 1,2 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$  à la mi-juillet à  $4,7 \pm 1,4 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$  au début du mois d'août et finalement  $6,2 \pm 1,2 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$  à la fin du mois d'août. La température ambiante sur les placettes expérimentales lors de la prise des mesures est quant à elle inversement proportionnelle aux valeurs de  $A_{\max}$  (Figure 13 B, p.48). En effet, la température ambiante diminue significativement au cours de la saison de croissance (Tableau 4; Figure 13 A, p.48). Elle varie donc de  $33,0 \pm 3,2 \text{ }^\circ\text{C}$  à la mi-juillet,  $27,4 \pm 2,9 \text{ }^\circ\text{C}$  au début août et finalement  $21,3 \pm 3,7 \text{ }^\circ\text{C}$  à la fin du mois d'août. Selon la figure 13 B (p.48), les valeurs de  $A_{\max}$  sont optimales lorsque la température ambiante est approximativement  $20^\circ\text{C}$  et elles diminuent lorsque la température est au-dessus de  $25^\circ\text{C}$ . La conductance stomatique suit le même patron que  $A_{\max}$ , c'est-à-dire qu'elle augmente au cours de la saison de croissance (Tableau 4). Elle se situe à  $0,053 \pm 0,021 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  à la mi-juillet,  $0,070 \pm 0,036 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  au début du mois d'août et finalement  $0,093 \pm 0,048 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  à la fin du mois d'août.

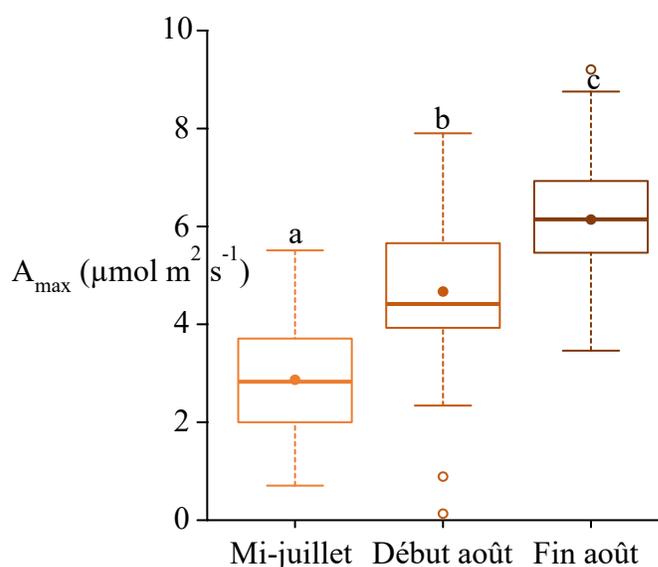


Figure 12 : Évolution du  $A_{\max}$  au cours de la saison de croissance. Les points pleins et lettres représentent respectivement la moyenne et les différences significatives au seuil de 5% (test de Tukey).

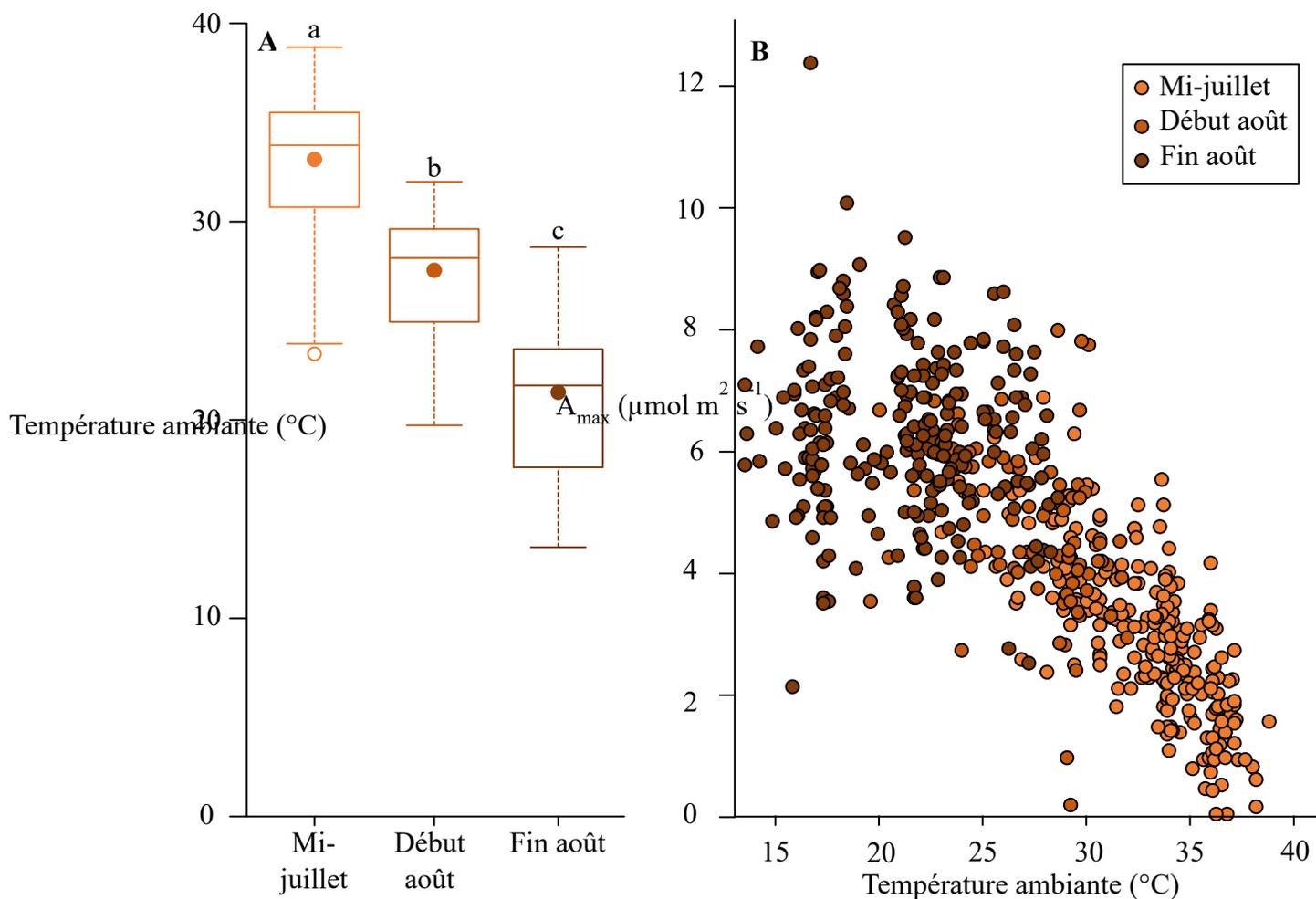


Figure 13 : Évolution de la température ambiante sur les placettes expérimentales au cours de la saison de croissance (A) et relation entre le taux photosynthétique maximal ( $A_{max}$ ) et la température (B). Les points et les lettres (A) représentent respectivement les moyennes et les différences significatives au seuil de 5% (test de Tukey).

L'interaction significative entre la latitude et le moment dans la saison de croissance montre qu'il y a des différences significatives entre certaines latitudes à certains moments dans la saison de croissance (Figure 14, p.49). Par contre, le moment de la saison de croissance a le même effet sur les valeurs de  $A_{max}$  à chacune des latitudes étudiées puisqu'il n'y a pas de différence entre les latitudes pour un même moment dans la saison.

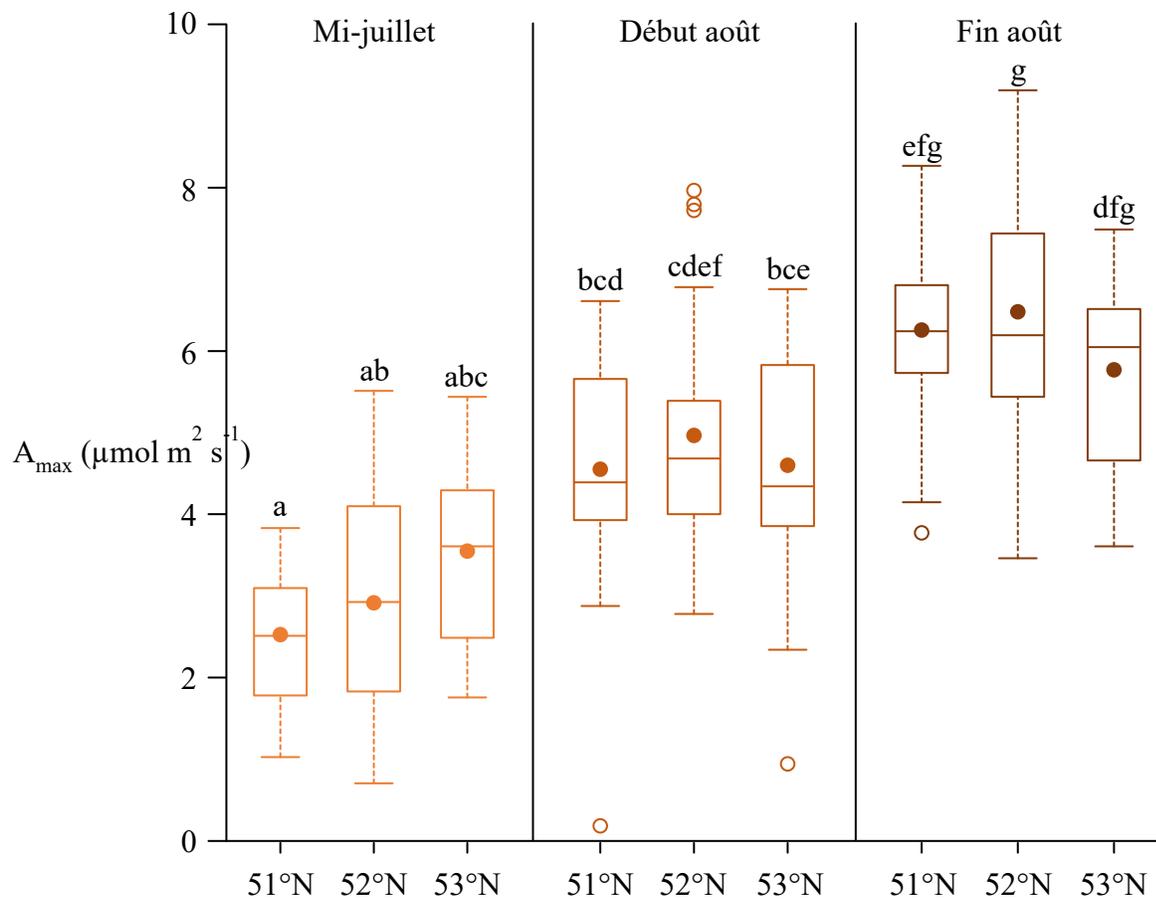


Figure 14 : Interaction entre les valeurs de  $A_{\max}$  pour la latitude et le moment dans la saison de croissance. Les points pleins représentent la moyenne et les lettres représentent les différences significatives au seuil de 5%, entre les latitudes et le moment dans la saison de croissance (test de Tukey).

### Vigueur des individus

La longueur moyenne des unités de croissance du rameau principal au cours des cinq dernières années démontre de bonnes corrélations positives avec les capacités physiologiques des épinettes noires échantillonnées ( $V_{\max}$  et  $J_{\max}$ ) ainsi qu'avec leur  $A_{\max}$  (Figure 15, p.50). Toutes les corrélations sont significatives au seuil de 5%. Le coefficient de corrélation de Pearson du  $A_{\max}$  avec les longueurs moyennes des unités de croissance est de 0,409. Il est de 0,367 et 0,365 pour les paramètres de  $V_{\max}$  et  $J_{\max}$  respectivement.

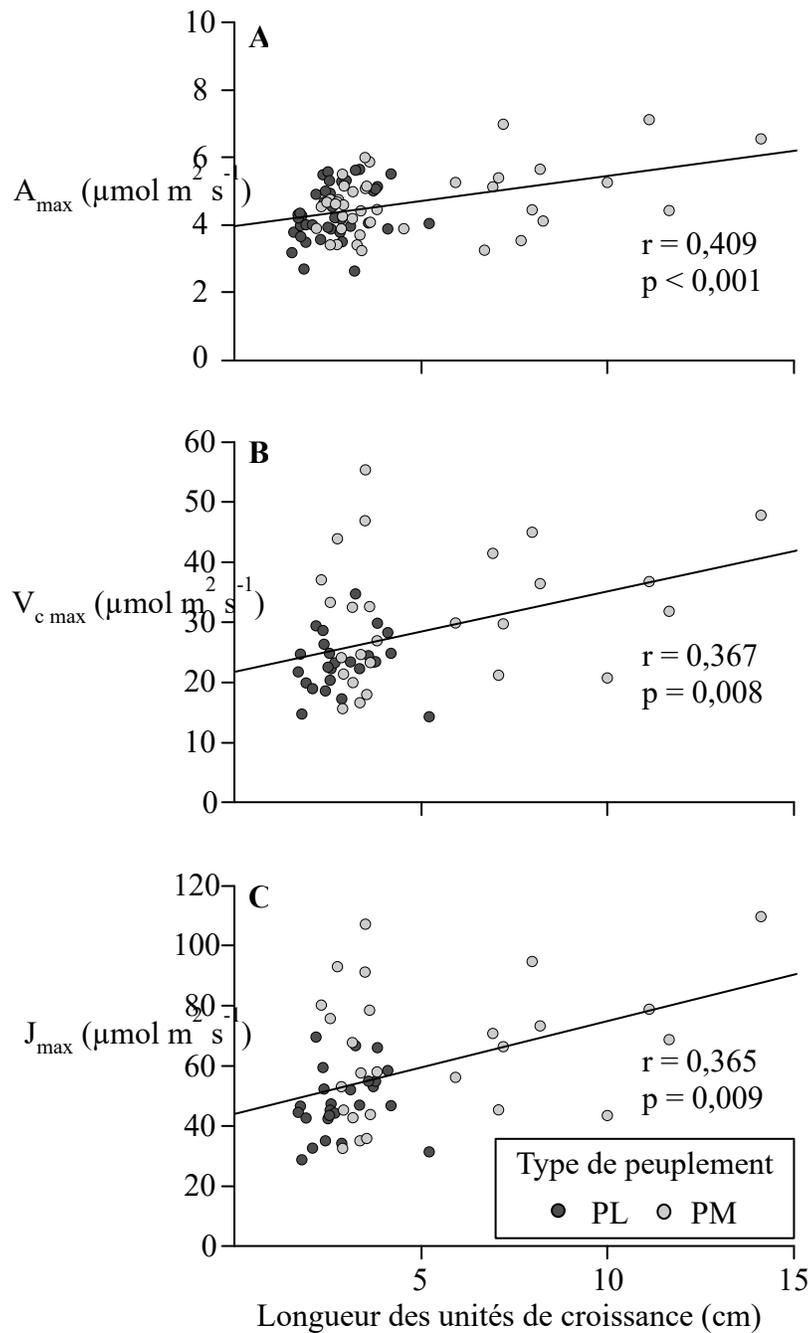


Figure 15 : Corrélation entre la longueur moyenne des unités de croissance du rameau principal au cours des cinq dernières années et le taux de photosynthèse maximal (A), le taux maximal carboxylation maximal de la Rubisco (B) et le taux maximal de transport des électrons (C).  $A_{\max}$  a été moyenné par individu indépendamment de la période à laquelle les données ont été récoltées. Chaque point correspond à un individu, les coefficients de corrélation de Pearson ( $r$ ) sont affichés et significatifs ( $p < 0,05$ ).

Le tableau 5 démontre que la hauteur des épinettes échantillonnées est représentative de l'ensemble des individus qui étaient présents sur les placettes expérimentales. Les arbres des PM sont significativement plus grands que ceux des PL et ont des unités de croissances plus longues au cours des cinq dernières années. Les arbres présents à la latitude 51°N sont significativement plus grands que ceux des autres latitudes. La longueur moyenne des unités de croissance est similaire entre les trois latitudes échantillonnées. L'interaction significative entre le type de peuplement et la latitude pour la longueur des unités de croissance, démontre que ce sont les individus des PM de la latitude 52°N qui se démarquent des autres individus des PL de la latitude 51°N et 52°N (Figure 16, p.52).

Tableau 5 : Hauteur et longueur des unités de croissance moyennes ( $\pm$  écart-type) des épinettes noires (EPN) qui ont été échantillonnées pour les mesures écophysologiques et toutes les épinettes noires qui se trouvaient à l'intérieur des placettes selon le type de peuplement et la latitude. Les lettres différentes par colonne et par facteur notent les différences significatives au seuil de 5% résultant d'un test de Tukey.

Type de peuplement	Hauteur (m)		Unités de croissance (cm)
	EPN échantillonnées	Toutes les EPN	EPN échantillonnées
PM	11,5 (1,9) <sup>a</sup>	9,9 (2,8) <sup>a</sup>	4,8 (3,0) <sup>a</sup>
PL	9,4 (2,2) <sup>b</sup>	7,8 (2,8) <sup>b</sup>	2,6 (0,8) <sup>b</sup>
<b>Latitude</b>			
53°N	9,8 (1,9) <sup>b</sup>	8,8 (2,2) <sup>b</sup>	3,22 (0,8) <sup>a</sup>
52°N	8,9 (2,1) <sup>b</sup>	6,9 (2,2) <sup>b</sup>	4,7 (3,5) <sup>a</sup>
51°N	11,7 (1,9) <sup>a</sup>	10,3 (3,1) <sup>a</sup>	3,1 (1,6) <sup>a</sup>

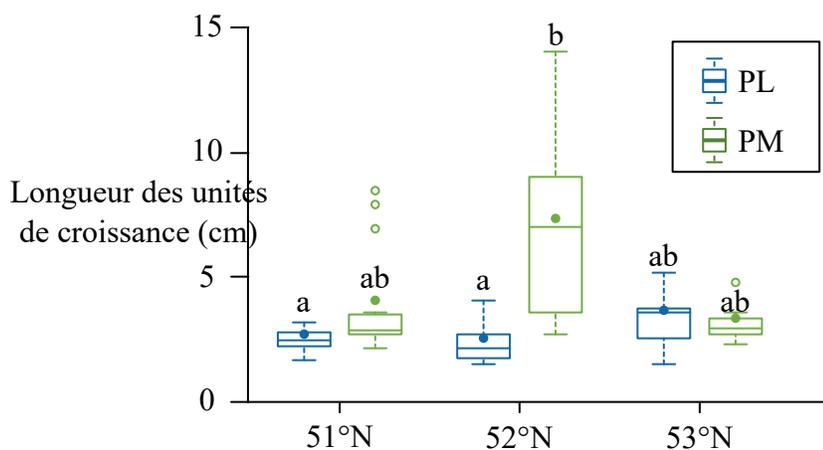


Figure 16 : Interaction entre le type de peuplement et la latitude des longueurs moyennes d'unités de croissance des arbres échantillonnés. Les points pleins représentent la moyenne et les lettres représentent les différences significatives au seuil de 5%, entre les types de peuplement et les latitudes (test de Tukey).

### Caractéristiques des placettes expérimentales

Dans la figure 17 (p.53), l'axe 1 (43,4%), démontre une opposition entre les horizons minéraux A éluvié (Ae), B2, B3 et C ainsi que les horizons de litière et fibres (LF), d'humus et d'horizon minéral enrichi d'humus (H-Ah), des horizons minéraux A1, B1 et l'épaisseur moyenne de matière organique (MO). L'axe 2 (23,1%), démontre quant à lui une opposition entre les horizons LF, Ae, B1, B2, C et l'épaisseur moyenne de MO ainsi que les horizons H-Ah, A1 et B3. En observant les scores des placettes, il est possible de constater que les PL sont principalement représentées par des horizons minéraux, tels que le Ae, le B2, le B3 et le C. Les PM sont plutôt représentées par des horizons organiques, tels que la litière et la fibre (LF), l'humus et l'horizon minéral enrichi d'humus (H-Ah), ainsi que l'épaisseur moyenne en matière organique (MO) et par un horizon minéral, le B1. Il est toutefois possible d'observer une divergence au niveau des PM de la latitude 52°N qui semblent fortement associées aux horizons H-Ah, alors que les autres PM sont plutôt associées à un sol riche en MO, en litière et en matériaux fibreux (LF). Au niveau de la composition floristique, les placettes de PL sont associées à la présence de lichens, alors que les PM sont associées aux mousses, herbacées, arbustes, prêles, lycopodes et mycètes. Plus précisément, les PM des latitudes 51°N et 53°N qui sont fortement associées aux herbacées et arbustes alors que les PM de la latitude 52°N dénotent la présence de prêles, lycopodes et mycètes.

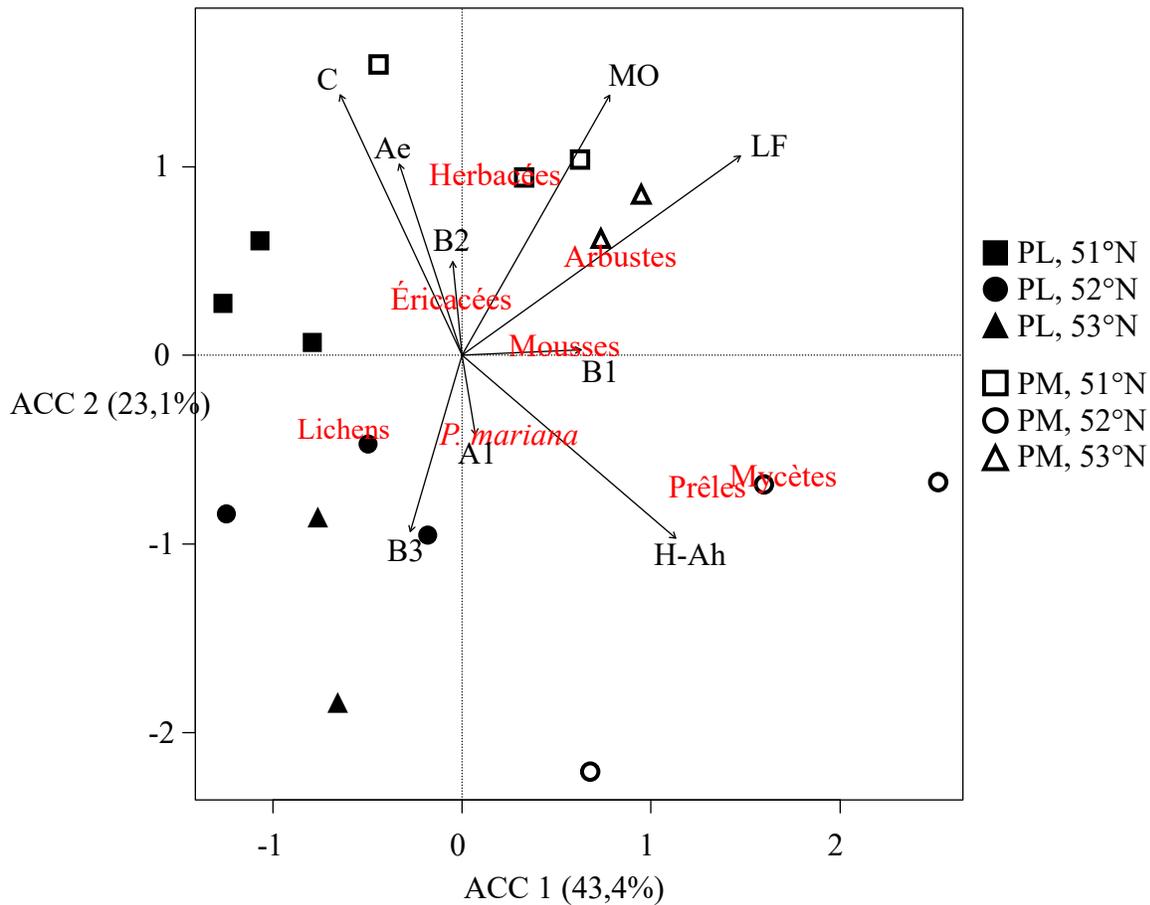


Figure 17 : ACC des groupes taxonomiques et des horizons du sol des placettes expérimentales. Chaque forme géométrique représente une placette expérimentale. Sigles des horizons du sol : LF – Litière et matériaux fibreux; H-Ah – Humus et horizon A enrichi de matière organique; A1 – Horizon minéral A; Ae – Horizon minéral A éluvié; B1, B2, B3 – Horizons minéraux B; C – Horizon minéral C; MO – Épaisseur moyenne de matière organique.

En complément à la figure 17 (p.53), la figure 18 (p.54) montre l'abondance relative de chaque groupe taxonomique selon la méthode du point d'interception dans les placettes expérimentales échantillonnées. Les PM sont caractérisées par des placettes où les mousses sont très présentes au sol alors que les lichens dominent généralement le recouvrement au sol des PL. Très peu de prêles, lycopodes, mycètes, plantes herbacées et arbustes ont été dénombrés sur les placettes et lorsque ces groupes sont présents, ils sont principalement dans les PM. Les éricacées sont présentes sur toutes les placettes, mais sont particulièrement abondantes aux placettes de PM de la latitude 51°N. Elles sont moins abondantes à une PL de la latitude 53°N et aux trois PM situées à la latitude 52°N. Les placettes de PM à la latitude 53°N ont une abondance en éricacées similaire

aux placettes de PL, toutes latitudes confondues. La proportion d'épinettes noires touchant à la tige du point d'interception est similaire entre les PL et les PM. La litière au sol est généralement peu abondante, sauf pour les trois PM de la latitude 52°N. Finalement, peu de débris ligneux ont été dénombrés.

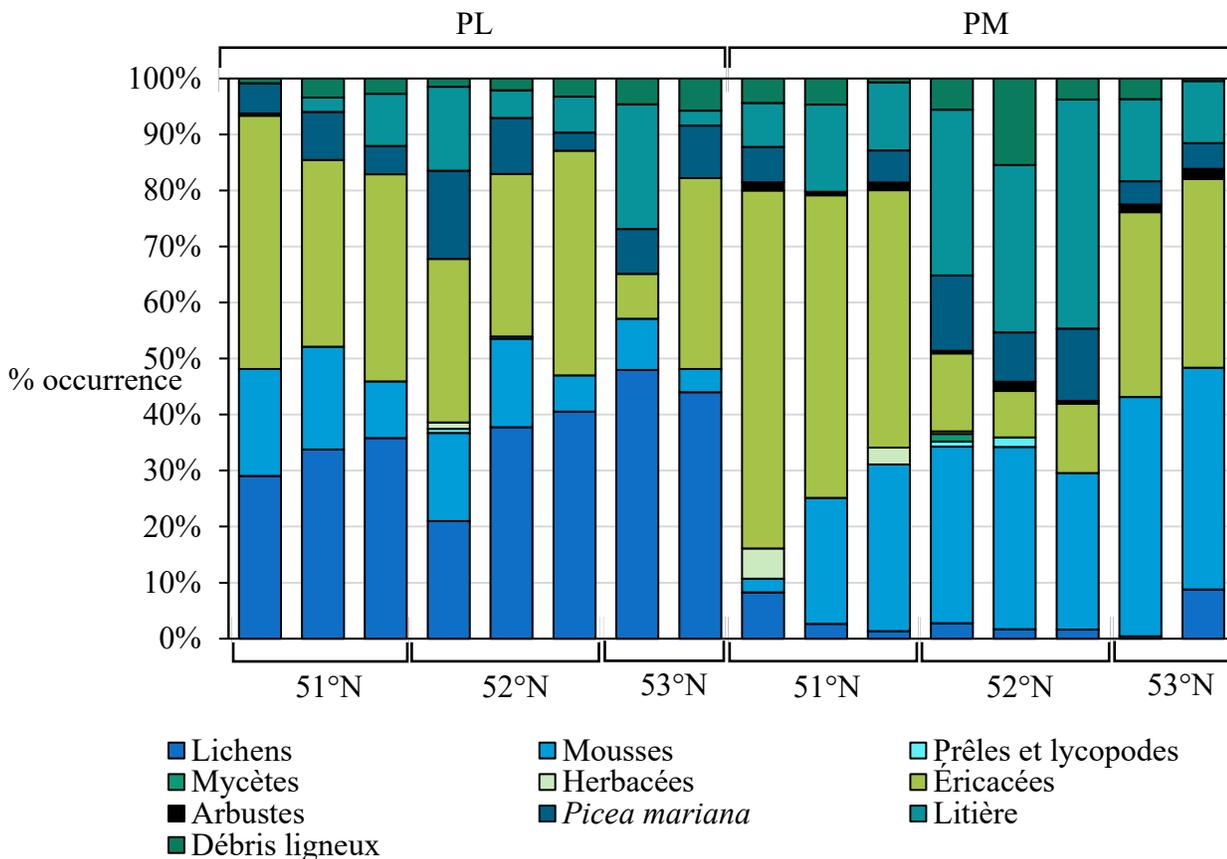


Figure 18 : Caractérisation floristique des parcelles expérimentales échantillonnées par la méthode du point d'interception. Chaque groupe floristique est représenté par une couleur et le pourcentage représente la proportion de l'occurrence de chaque groupe lors du point d'interception.

Finalement, les valeurs moyennes de  $A_{max}$  ne sont pas corrélées avec le pourcentage d'éricacées présentes sur les placettes expérimentales, alors que  $V_{cmax}$  et  $J_{max}$  le sont négativement, au seuil de 0,01, avec des coefficients de corrélation de Pearson de -0,656 et -0,670 respectivement (Tableau 6).  $A_{max}$ ,  $V_{cmax}$  et  $J_{max}$  ne sont pas corrélées avec l'épaisseur moyenne de matière organique retrouvée sur le sol des placettes expérimentales ni avec l'épaisseur des horizons L et F. Toutefois,  $V_{cmax}$  et  $J_{max}$  sont corrélées positivement avec l'épaisseur des horizons H et Ah avec des coefficients de corrélation de 0,801 et 0,780 respectivement.

Tableau 6 : Corrélation entre les différents paramètres photosynthétiques ( $A_{\max}$ ,  $J_{\max}$ ,  $V_{\text{cmax}}$ ), le pourcentage d'espèce éricacées, l'épaisseur moyenne de matière organique (MO), l'épaisseur moyenne des horizons LF et H-Ah retrouvés sur les placettes expérimentales. Les coefficients de corrélation de Pearson et les p-values sont indiqués

	% Éricacées		MO		LF		H-Ah	
	r	p-value	r	p-value	r	p-value	r	p-value
$A_{\max}$	-0,463	0,071	-0,230	0,391	0,063	0,818	0,368	0,161
$V_{\text{cmax}}$	<b>-0,656</b>	<b>&lt;0,01</b>	0,100	0,712	0,163	0,546	<b>0,801</b>	<b>&lt;0,001</b>
$J_{\max}$	<b>-0,670</b>	<b>&lt;0,01</b>	0,074	0,785	0,175	0,518	<b>0,780</b>	<b>&lt;0,001</b>

## Discussion

Les échanges gazeux, tels que la photosynthèse, sont utiles pour déterminer l'effet des conditions environnementales sur les arbres étudiés. La photosynthèse permet à l'arbre d'obtenir les carbohydrates indispensables à sa croissance et à sa reproduction, tout en étant une méthode de mesure peu invasive (Manter et Kerrigan, 2004). Bien que les mesures d'échanges gazeux soient utilisées depuis plusieurs décennies, leur importance et leur utilisation s'accroissent avec l'étude des changements climatiques et leurs effets sur les forêts, qui sont des secteurs de recherche de plus en plus étudiés en ce moment. En effet, les échanges gazeux peuvent se faire à différentes échelles (feuille, arbre, peuplement, écosystème) ce qui permet d'estimer le stockage de carbone global d'une forêt et d'améliorer les modèles globaux de carbone (Bonan et al., 2011; Wullschlegel, 1993; Zaehle et Friend, 2010). Ces derniers sont fortement influencés par les capacités photosynthétiques des arbres (Bonan et al., 2011; Verheijen et al., 2013; Zaehle, Sitch, Smith et Hatterman, 2005) et ils prennent généralement en considération qu'elles sont constantes, ignorant ainsi les variations qui se produisent au cours d'une saison de croissance, mais aussi les variations interannuelles (Quebbeman et Ramirez, 2016).

Plusieurs paramètres photosynthétiques sont utilisés pour connaître l'effet du milieu de croissance sur les arbres, dont le taux de photosynthèse maximal ( $A_{\max}$ ), le taux de carboxylation par la Rubisco ( $V_{\text{cmax}}$ ) et le taux de transport des électrons d'un photosystème à l'autre ( $J_{\max}$ ). Alors que les valeurs de  $V_{\text{cmax}}$  et de  $J_{\max}$  indiquent les capacités physiologiques des arbres, les valeurs de  $A_{\max}$  nous renseignent sur l'assimilation de carbone qui se produit selon la physiologie de l'arbre et les conditions environnementales dans lesquelles il croît (Jensen et al., 2015; Sharkey et al., 2007).

Dans la littérature, pour l'épinette noire, les taux de  $V_{\text{cmax}}$  et de  $J_{\max}$  ont majoritairement été mesurés avec la méthode traditionnelle des courbes A- $C_i$  et les auteurs obtiennent une moyenne de taux de  $V_{\text{cmax}}$  entre 15 et 60  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  et des taux moyens de  $J_{\max}$  entre 34 et 225  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Bigras et Bertrand, 2006; Jensen et al., 2015; Rayment et al., 2002; Way et Sage, 2008b). Jusqu'à présent, seulement une étude a utilisé conjointement les méthodes traditionnelles et les RACiR pour l'épinette noire, obtenant des résultats similaires entre les deux méthodes et des valeurs de  $V_{\text{cmax}}$  et de  $J_{\max}$  de 62 et 119  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  respectivement (Coursolle et al., 2019). Dans la présente étude, les taux de  $V_{\text{cmax}}$  moyens se situent entre 23,50 et 31,48  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  et les taux de  $J_{\max}$  entre

48,31 et 65,92  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  dans les PL et les PM respectivement. Ces valeurs sont similaires aux taux retrouvés dans les études réalisées avec la méthode traditionnelle, mais elles sont nettement inférieures à celle effectuée avec les courbes RACiR, probablement à cause de l'environnement et de l'âge des semis utilisés dans l'étude de Coursolle et al. (2019). D'ailleurs, les taux de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  de l'épinette noire semblent avoir une grande variabilité entre les études qui ont utilisé la méthode traditionnelle. De plus, toutes les études ayant effectué des courbes A-C<sub>i</sub> sur des épinettes noires ont été réalisées dans des peuplements de PM ou en serre. Aucune n'a été réalisée dans des environnements semblables aux PL de l'ouest du Québec.

Les taux photosynthétiques de l'épinette noire mesurés dans cette étude ressemblent aux taux retrouvés dans la littérature pour des paramètres de prise de mesures similaires à ce qui a été utilisé (lumière saturante, concentration en CO<sub>2</sub> d'environ 400 ppm, température entre 20 et 30°C, surface foliaire évaluée par la méthode de l'aire projetée). En effet, la moyenne des taux photosynthétiques des études varie entre 2,6 et 12  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Bronson et Gower, 2010; Jensen et al., 2015; Way et Sage, 2008b) et la moyenne des valeurs observées pour cette étude varie entre 2,87 et 6,17  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  à la mi-juillet et la fin du mois d'août respectivement. La majorité des études comportant des valeurs de  $A_{\text{max}}$  sur des épinettes noires ont été faites dans des peuplements de PM ou en serre et une seule a été réalisée dans des environnements semblables aux PL de l'ouest du Québec (Tremblay, Boucher, Tremblay et Lord, 2013). Toutes les valeurs, incluant la présente étude, ont été calculées à partir du modèle de Farquhar et al. (1980), ce qui implique que les paramètres sont comparables et ont été calculés à partir des mêmes équations.

### **PM vs PL (gradient de stress)**

Les PM et les PL sont des environnements très contrastés au Québec. Alors que les PM sont des peuplements denses d'épinettes noires et que le sol est recouvert par différentes espèces de mousses, les épinettes noires dans les PL sont plutôt éparses et le sol est recouvert d'un épais tapis de lichens. Ces caractéristiques confèrent des environnements différents pour la germination et la croissance des arbres. En effet, les PL sont des environnements stressants pour les arbres qui y croissent (Dy et Payette, 2007). Les sphaignes et les mousses présentes dans les PM favorisent la rétention de l'eau et des nutriments pour l'établissement des plantules (Greene et al., 2004; McCarter et Price, 2015; Perrault-Hébert et al., 2017) et elles permettent une accumulation de matière organique et donc, de nutriments dans le sol (Sedia et Ehrenfeld, 2003). De plus, elles

protègent les racines des périodes de gels et limitent les fluctuations saisonnières de la température du sol (Soudzilovskaia et al., 2013). La densité du couvert forestier des PM favorise un effet de serre qui stabilise la température quotidienne, ce qui limite les variations de température diurne et nocturne par rapport aux PL où les températures peuvent être extrêmes pour les arbres (Bernier et al., 2011; Plasse et Payette, 2015). Les PL sont plutôt des environnements où le sol est bien drainé, avec très peu de mousses, ce qui peut mener à un stress hydrique pour les arbres (Girard et al., 2009). De plus, le tapis de lichens au sol confère un albédo élevé, ce qui cause de grandes pertes radiatives (Bernier et al., 2011), abaisse la température du sol (Bernier et al., 2011; Macias Fauria et al., 2008), diminue l'activité microbienne (Sedia et Ehrenfeld, 2006), ralentit la décomposition de la matière organique (Sedia et Ehrenfeld, 2006) et réduit la quantité de nutriments disponibles pour les plantes vasculaires (DeLuca et al., 2013; Pacé et al., 2017). C'est en se basant sur la dichotomie des caractéristiques entre les PL et les PM que nous avons fait l'hypothèse que les taux de photosynthèse et les capacités physiologiques des individus devraient être différentes entre ces deux peuplements.

La différence de milieux entre les PM et les PL s'observent clairement dans les taux de  $V_{\text{cmax}}$  et de  $J_{\text{max}}$  mesurés dans cette étude. En effet, ces taux sont significativement différents entre les deux types de peuplement et ils sont plus élevés dans les PM. Plusieurs facteurs peuvent influencer les taux de  $V_{\text{cmax}}$  et de  $J_{\text{max}}$  mesurés. Parmi ceux-ci, la quantité d'azote disponible dans le sol (Paquin et al., 2000; Ripullone et al., 2003; Walker et al., 2014), la température de croissance des arbres (Maire et al., 2012; Way et Sage, 2008b) et l'intensité lumineuse (Quebbeman et Ramirez, 2016; Sharkey et al., 2007) sont les variables qui semblent avoir la plus grande influence sur les capacités physiologiques des arbres. Dans une moindre mesure, l'humidité du sol et l'humidité relative de l'air peuvent également affecter les taux de  $V_{\text{cmax}}$  et de  $J_{\text{max}}$  (Maire et al., 2012).

La couche organique du sol et l'effet des lichens sur les associations symbiotiques des racines avec les ectomycorhizes semblent expliquer les différences observées entre les capacités physiologiques des arbres composant les PM et les PL. D'abord, puisque les racines des épinettes noires se situent dans les premiers centimètres du sol (Damman, 1971; Walker et al., 2018), l'importante couche de MO, mais surtout l'importante couche d'humus retrouvée dans les PM pourrait indiquer que l'apport en nutriments entre les deux types de peuplement diffère (Haughian

et Burton, 2015) et que cette différence affecte les taux de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  mesurés. En effet, les taux de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  sont fortement corrélés positivement avec l'épaisseur de l'horizon H-Ah, qui libère des nutriments disponibles aux différentes espèces végétales présentes sur le substrat. Puisque la litière et le sol sur lequel les épinettes noires de la forêt boréale croissent sont froids et acides, la décomposition par les microorganismes est lente et la disponibilité des nutriments est limitante, particulièrement l'azote (Elser et al., 2007; Van Cleve, Oechel et Hom, 1990). L'azote est un nutriment essentiel aux mécanismes biochimiques de la photosynthèse et il est très présent dans les feuilles des arbres. Il est utilisé pour la synthèse de protéines impliquées dans les phases claires et sombres de la photosynthèse (Evans, 1989). Dans la phase claire, ce sont les protéines de la membrane des thylakoïdes qui contiennent l'azote : le complexe péridinine-chlorophylle-protéine (PCP), qui permet de capter l'énergie lumineuse et de la réacheminer vers les molécules de chlorophylle, les composantes de la chaîne de transport des électrons et les facteurs de couplage, qui permettent d'utiliser l'énergie de haute intensité produite par la chaîne de transport des électrons pour consolider les molécules d'ATP (Evans, 1989). Dans la phase sombre, se sont plutôt des protéines solubles qui nécessitent de l'azote, dont la majorité est allouée à l'enzyme rubisco. D'ailleurs, le contenu en azote des feuilles est utilisé comme étant un proxy du contenu en enzyme rubisco, puisqu'une grande proportion de l'azote contenu dans les feuilles est investie dans cette enzyme clé de la machinerie photosynthétique (Jensen et al., 2015; Tissue, Thomas et Strain, 1993). Les valeurs de  $V_{\text{cmax}}$  sont d'ailleurs proportionnelles à la quantité et à l'activation de l'enzyme rubisco (Farquhar et al., 1980).

Plusieurs auteurs ont observé de fortes corrélations positives entre la quantité d'azote foliaire et les taux de  $V_{\text{cmax}}$  et de  $J_{\text{max}}$  (Maire et al., 2012; Quebbeman et Ramirez, 2016; Ripullone et al., 2003; Walker et al., 2014) et cette tendance a aussi été observée chez l'épinette noire (Paquin et al., 2000; Rayment et al., 2002). Malgré la différence marquée d'épaisseur de matière organique, un sol recouvert de mousses a parfois une plus grande quantité d'azote qu'un sol recouvert par des lichens (DeLuca et al., 2013; Sedia et Ehrenfeld, 2005), mais il n'y a parfois pas de différence (Haughian et Burton, 2015; Pacé et al., 2019). Le lixiviat des lichens au sol modifie également la composition et l'abondance d'ectomycorhizes à la surface des racines des arbres, limitant ainsi leur assimilation de nutriments (Pacé et al., 2019; Sedia et Ehrenfeld, 2003). Ces champignons stimulent normalement la croissance des arbres lorsque le sol est pauvre en nutriments en se liant à leurs racines pour transférer les nutriments présents dans la matière organique du sol (Wardle et

al., 2004). Donc, outre la quantité de nutriments présents dans le sol des PM et des PL, l'acquisition de ceux-ci par l'épinette noire peut être compromise dans les PL et mener à des taux de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  plus faibles. Pour valider cette explication, une étude approfondie sur la quantité d'azote foliaire des arbres des deux types de peuplement est nécessaire.

Ensuite, l'humidité du sol ainsi que l'humidité relative de l'air n'ont pas été mesurées sur les placettes expérimentales, car cette dernière a été contrôlée dans la chambre de mesures. L'épaisse couche de MO retrouvée dans les PM pourrait favoriser une plus grande humidité du sol et l'effet tampon du couvert forestier pourrait permettre une plus grande humidité relative que ce qui se retrouve dans les PL et favoriser des taux de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  plus élevés. De plus, les PL se trouvent sur des sols bien drainés, ce qui peut occasionner un stress hydrique pour les arbres (Girard et al., 2009) et les individus dont l'apport en eau est limité ont généralement tendance à diminuer leurs capacités physiologiques (Cai et Dang, 2002). Toutefois, les données ponctuelles d'échanges gazeux ( $A_{\text{max}}$ ) recueillies au cours de la saison de croissance ne démontrent aucune différence significative dans la conductance stomatique ( $g_s$ ) pour le type de peuplement, suggérant que les stomates ont la même contrainte au niveau de leur ouverture, que les individus se retrouvent dans une PM ou une PL. En effet, les déficits en vapeur d'eau et les stress hydriques que peuvent subir les arbres entraînent la fermeture des stomates et réduisent donc  $g_s$  (Bongi et Loreto, 1989; Delfine, Loreto et Alvino, 2001; Drake et al., 2017). Par contre, l'humidité relative dans la chambre de mesures était la même pour les mesures d'échanges gazeux des PL et des PM et puisqu'elle influence l'ouverture des stomates, il n'est pas étonnant qu'il n'y ait pas d'effet du type de peuplement sur  $g_s$ . Il est toutefois important de mentionner que les mesures de  $g_s$  sont ponctuelles et ne sont pas nécessairement représentatives des conditions d'humidité du sol et de l'air quotidiennement et au cours de la saison de croissance. D'ailleurs, même en cas de stress hydrique,  $g_s$  ne diminue pas nécessairement chez l'épinette noire (Hébert, Thiffault, Ruel et Munson, 2010) et il serait donc préférable de prendre des mesures de potentiels hydriques pour connaître le statut hydrique des arbres.

Les autres facteurs qui peuvent influencer les taux de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  ne semblent pas expliquer les différences qui sont observées. D'abord, au moment des prises de mesures, aucune différence significative n'a été mesurée pour la température ambiante sur les placettes expérimentales des PM et des PL. Il n'y aurait donc pas de différence entre la température de croissance des individus des

PM et des PL de la mi-juillet à la fin du mois d'août, ce qui n'expliquerait pas les écarts de capacités physiologiques observés. Ensuite, l'intensité lumineuse était contrôlée lors de la prise de mesures et tous les rameaux sélectionnés étaient d'exposition Sud et au soleil. Ceci implique qu'ils reçoivent tous la même intensité lumineuse quotidiennement, qu'ils aient été prélevés dans une PM ou une PL et qu'ils y sont acclimatés.

Contrairement à ce qui était attendu, les capacités physiologiques ( $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$ ) de l'épinette noire ne se reflètent pas dans le taux de photosynthèse mesuré sur le terrain,  $A_{\text{max}}$ , puisqu'aucune différence significative n'a été observée au niveau du type de peuplement. Ceci implique donc que malgré les différences fondamentales dans la physiologie des arbres, les épinettes noires des PM et des PL ont le même rendement à l'échelle de l'aiguille. Tremblay et al. (2013) ont également observé une absence de différence entre le  $A_{\text{max}}$  d'épinettes noires dans des PM et des PL.

Plusieurs conditions environnementales peuvent influencer  $A_{\text{max}}$ , telles que la température ambiante (Bergh et Linder, 1999; Sharkey et al., 2007), l'intensité lumineuse (Sharkey et al., 2007; Yin et al., 2008), l'humidité relative de l'air (Farquhar et Sharkey, 1982; Suvorova et al., 2009), les gels au sol (Bergh et Linder, 1999; Bigras et Bertrand, 2006) et le potentiel hydrique (Drake et al., 2017; Winner et al., 2004). L'azote peut également être un facteur important, mais chez l'épinette noire, la disponibilité de l'azote favorise  $A_{\text{max}}$  dans certaines études (Islam et Macdonald, 2005; Paquin et al., 2000; Ripullone et al., 2003), mais n'a parfois aucun effet remarquable (Greenway, Macdonald et Lieffers, 1992; Hébert et al., 2011; Tremblay et al., 2013; Whitehead et Gower, 2001). Le consensus quant à l'azote n'est pas unanime puisque les traitements de fertilisation de différentes études ont donné des résultats différents sur les valeurs de  $A_{\text{max}}$ . Toutefois, l'azote pourrait affecter jusqu'à 22 fois plus les taux de  $J_{\text{max}}$  et 8 fois plus les taux de  $V_{\text{cmax}}$  que les taux de  $A_{\text{max}}$  (Ripullone et al., 2003). En supposant qu'il y aurait une plus grande disponibilité de l'azote dans le sol des PM et que son acquisition soit différente entre les deux peuplements, il serait probable que la quantité d'azote dans le sol et dans les aiguilles des arbres affectent les capacités physiologiques des individus, mais ne se reflètent pas dans le taux de photosynthèse mesuré sur le terrain.

Alors que la température ambiante des placettes expérimentales est similaire entre les placettes, l'intensité lumineuse et l'humidité relative de l'air étaient contrôlées dans la chambre de

mesures et ne devraient donc pas être un facteur qui influence le taux de photosynthèse mesuré. D'un autre côté, compte tenu du fait que la PL génère elle-même son propre microclimat, l'échelle d'échantillonnage ne permettait pas d'évaluer l'effet microclimatique sur le  $A_{\max}$ . Les gels au sol et le potentiel hydrique n'ont pas été mesurés, mais l'absence de différence entre le  $A_{\max}$  des deux types de milieux indique qu'ils n'ont pas été des facteurs assez importants pour engendrer une baisse de photosynthèse dans l'un des groupes étudiés.

Ce qui semble finalement réguler les valeurs de  $A_{\max}$ , est la concentration ambiante en  $\text{CO}_2$ . En effet, la  $C_i$  moyenne mesurée chez les épinettes noires et qui correspond à une concentration ambiante de 405 ppm de  $\text{CO}_2$  se situe bien avant le premier point d'inflexion des courbes RACiR. Avant ce point d'inflexion, l'élément limitant de la photosynthèse est la capacité de l'enzyme rubisco à utiliser le  $\text{CO}_2$  pour carboxyler les molécules de RuBP ( $V_{\text{cmax}}$ ) parce que la quantité de  $\text{CO}_2$  intercellulaire n'est pas assez grande pour carboxyler toutes les molécules de RuBP disponibles (Long et Bernacchi, 2003; Sharkey et al., 2007). Ainsi, il n'y aurait pas assez de  $\text{CO}_2$  atmosphérique pour saturer l'enzyme rubisco (Ellis, 2010) et qu'il soit possible d'observer une différence de  $A_{\max}$ , peu importe l'épaisseur de la matière organique et les associations mycorhiziennes des racines. Cette tendance est aussi observée chez d'autres espèces adaptées à des environnements froids (Kattge et Knorr, 2007; Yamori, Noguchi, Hikosaka et Terashima, 2010). Les résultats de cette étude rappellent également que l'apport en carbone via la photosynthèse, même en situation de stress, est une grande priorité pour les arbres. En effet, le carbone assimilé peut ensuite être réinvesti dans le maintien et la réparation de l'appareil photosynthétique (Girard et al., 2011) ou dans les racines pour augmenter l'accès aux ressources (eau, nutriments) (Garcia-Forner et al., 2016), par exemple.

Ce décalage entre les capacités physiologiques des épinettes noires et leur taux de photosynthèse maximale pourrait avoir des effets à moyen et à long terme avec les changements climatiques. Les PL deviendront probablement des milieux de plus en plus stressés avec la modification du régime de précipitations et l'augmentation des températures et, éventuellement, il sera probablement possible de voir une différence au niveau des  $A_{\max}$ . De plus, l'augmentation de la concentration en  $\text{CO}_2$  dans l'atmosphère amplifiera cet écart entre les PM et les PL puisque l'enzyme rubisco pourra carboxyler un plus grand nombre de molécules de RuBP dans les PM, mais sera limitée dans les PL, dû à la moindre capacité physiologique des individus. Pour l'instant,

les caractéristiques des PL n'affectent pas la photosynthèse des arbres mesurée *in situ*, mais il sera important de monitorer tous changements écophysologiques qui pourraient se produire entre les PM et les PL pour assurer la continuité des connaissances dans les pessières noires de l'ouest du Québec. Ces connaissances sont particulièrement importantes en sachant qu'après la dernière glaciation, les épinettes noires ont densément colonisé le paysage nordique et que les PL sont apparues récemment (Prentice, Bartlein et Webb III, 1991; Ritchie, 2004). Avec la modification du climat, les perturbations sont devenues plus fréquentes, morcelant le paysage et augmentant la proportion de PL sur le territoire. Ceci a entraîné des modifications micro, macro et mésoclimatiques et la modification du régime des feux exacerbe cette conversion des PM en PL (Girard et al., 2008; Jasinski et Payette, 2005).

### **Latitude (gradient climatique)**

La latitude, quant à elle, influence grandement le climat et, comme mentionné précédemment, les différences de conditions environnementales se reflètent généralement dans les taux et capacités photosynthétiques des arbres. Dans l'ouest du Québec, le nombre de degrés-jours, les températures annuelles moyennes, maximales et minimales et les précipitations tendent à diminuer avec la latitude (Huang et al., 2010). Sur le gradient latitudinal de 300 km entre les latitudes 51°N et 53°N, la température annuelle moyenne, minimale et maximale varie d'environ 1,5°C, 1°C et 2°C respectivement (Huang et al., 2010). De plus, aucune différence significative n'a été observée pour la température ambiante des placettes expérimentales entre les latitudes étudiées.

L'effet simple de la latitude est significatif et indique que les individus échantillonnés à la latitude 52°N auraient des taux de  $V_{cmax}$  et de  $J_{max}$  supérieurs aux taux mesurés à la latitude 51°N. En observant l'interaction significative entre le type de peuplement et la latitude, il est possible de constater que seuls les individus des PM de la latitude 52°N se démarquent des autres individus.

Parmi les variables qui influencent les taux de  $V_{cmax}$  et de  $J_{max}$ , la disponibilité de l'azote semble encore une fois être le facteur dominant. En effet, la composition floristique et la structure de la MO de chaque placette permettraient d'expliquer ces différences. D'abord, les corrélations négatives obtenues entre les taux de  $V_{cmax}$  et  $J_{max}$  ainsi que le pourcentage d'éricacées présents aux placettes expérimentales démontrent que l'effet de ce groupe taxonomique est bien présent sur les placettes étudiées. D'ailleurs, les placettes de PM de la latitude 52°N présentaient une fréquence en éricacées plus faible que sur les autres placettes de PM. Ceci diminue la compétition pour les

nutriments entre les éricacées et les épinettes noires et limite les effets néfastes des éricacées sur la composition du sol. Ces dernières laissent des composés secondaires dans la litière qui réduisent la minéralisation de l'azote contenu dans l'humus et limitent l'activité microbienne du sol (Joanisse, Bradley, Preston et Munson, 2007). Les conifères ont généralement plus de facilité à utiliser l'azote provenant du  $\text{NH}_4^+$  que celui du  $\text{NO}_3^-$  dans le sol (Alber, Ehling, Ehling, Hawkins et Rennenberg, 2012; Öhlund et Näsholm, 2001) et une plus grande quantité de  $\text{NH}_4^+$  est retrouvée dans les sols exempts d'éricacées (Hébert et al., 2010). Les éricacées peuvent donc avoir des effets à long terme sur la photosynthèse et la croissance de l'épinette noire (Hébert et al., 2010). Ces placettes sont également caractérisées par une épaisse couche d'humus, un horizon organique dont le rôle est principalement de retenir l'eau et les nutriments et de les rendre disponibles aux plantes et organismes (Prescott, Maynard et Laiho, 2000). D'ailleurs, les corrélations positives obtenues entre les taux de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  ainsi que l'épaisseur des horizons H-Ah corrobore cette hypothèse. La structure des horizons du sol semble être plus importante que l'épaisseur totale de la MO puisque la corrélation des paramètres photosynthétiques avec cette variable s'avère non significative. Une grande quantité d'humus combinée à une faible abondance d'espèces éricacées favoriseraient l'action des microorganismes décomposeurs et assurerait la minéralisation de l'azote présent dans l'humus des PM de la latitude 52°N (Prescott et al., 2000). La quantité d'azote disponible dans le sol des PM de la latitude 52°N et son acquisition par les arbres est probablement plus élevée que celles des latitudes 51°N et 53°N, ce qui augmenterait les capacités physiologiques de ces individus.

L'épaisse couche de MO des PM laisse supposer qu'elles ont toutes une quantité similaire de nutriments dans leur sol et l'abondance d'éricacées balancerait les taux de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  dans les PM par rapport aux PL où l'épaisseur de matière organique et l'abondance d'éricacées sont relativement homogènes entre les placettes. Ainsi, les individus présents dans les PM ayant une plus grande abondance d'éricacées par rapport aux PL ont des taux de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  qui s'apparentent à ceux des PL (51°N). Les PM ayant moins d'éricacées, ont aussi une grande quantité d'humus et les individus qui s'y trouvent ont de plus grands taux (52°N). Finalement, les PM ayant une abondance en éricacées similaire aux PL ont des individus avec des taux légèrement plus grands que ceux des PL, bien que cette tendance ne soit pas significative (53°N). Ainsi, chaque combinaison d'abondance d'éricacées et d'épaisseur de matière organique entre les PM et les PL de chaque latitude permettrait d'expliquer les taux de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  observés. Au niveau de la

latitude, ce sont les caractéristiques propres aux placettes expérimentales qui semblent influencer les taux de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  davantage que l'effet de la latitude, dont le gradient climatique est faible.

Les capacités physiologiques de l'épinette noire ne se reflètent pas non plus dans le taux de photosynthèse maximal ( $A_{\text{max}}$ ) pour la latitude. Peu d'études ont évalué l'écophysologie de l'épinette noire sur un gradient latitudinal et leurs résultats divergent. Johnsen et al. (1996) ont observé que les épinettes noires du Yukon (63°N) ont des taux photosynthétiques plus élevés que leurs semblables de l'Ontario (45°N) en juin et juillet, mais que la tendance inverse serait observée en septembre et octobre, lorsque la période de croissance est terminée au Yukon, mais se poursuit en Ontario. Chez l'épinette blanche, Benomar et al. (2018) ont observé qu'à température optimale, les taux photosynthétiques les plus bas sont chez les individus aux sites d'étude le plus froid et le plus au nord (49°N), mais aussi au site le plus chaud et le plus au sud (46°N). Aucune tendance au niveau de la latitude ne semblait alors dominer. Les résultats de ces études démontrent qu'il peut y avoir des différences photosynthétiques sur des gradients latitudinaux plus importants que ce qui a été évalué dans la présente étude et qu'à l'échelle où les données ont été prises, les conditions environnementales aux sites d'étude n'ont pas un assez grand effet pour que les données de  $A_{\text{max}}$  soient différentes aux latitudes échantillonnées. D'ailleurs, aucune corrélation significative n'est ressortie entre les valeurs de  $A_{\text{max}}$  et les caractéristiques des placettes (structure de la MO, pourcentage d'éricacées). Ceci démontre également la grande plasticité de l'épinette noire dont les peuplements s'étendent de la région des Grands Lacs (43°N) jusqu'au début du pergélisol (56-58°N). La plasticité physiologique de l'espèce dépasse donc largement les faibles variations climatiques des latitudes étudiées.

### **Saison de croissance (gradient phénologique)**

Étant donné que les RACIR ont été mesurés une seule fois dans la saison de croissance, la partie suivante ne s'attardera qu'au paramètre  $A_{\text{max}}$ . Le  $A_{\text{max}}$  est déterminé par les conditions environnementales actuelles aux sites d'étude et le moment dans l'été influence le taux de photosynthèse des arbres (Jensen et al., 2015; Martel et al., 2005). Au cours de la saison de croissance, la phénologie de  $A_{\text{max}}$  est principalement liée à la photopériode (Bauerle et al., 2012; Johnsen et al., 1996; Martel et al., 2005) et à la température ambiante (Benomar et al., 2018; Goulden et al., 1997; Martel et al., 2005). La photosynthèse augmente généralement avec l'augmentation des températures au printemps et lorsque les gels au sol deviennent moins fréquents

(Bergh et Linder, 1999) et elle diminue à l'automne avec l'arrivée des températures plus fraîches qui accentuent l'effet de la photopériode (Bigras et Bertrand, 2006). La photosynthèse cesse finalement lors des premiers gels au sol, qui mettent fin à la saison de croissance des arbres (Goulden et al., 1997; Martel et al., 2005). Chez l'épinette noire, une grande variabilité existe dans la phénologie de  $A_{\max}$  et l'atteinte de sa valeur maximale, le début de sa diminution et la fin de la photosynthèse ne semble pas linéaire avec la latitude à laquelle les études sont réalisées (Tableau 7).

Tableau 7 : Références publiées au sujet de la phénologie du taux de photosynthèse à lumière saturante ( $A_{\max}$ ) de l'épinette noire, à différentes latitudes. Les moments où  $A_{\max}$  est maximal, diminue et s'arrête sont indiqués.

Auteurs	Latitude	Maximum	Déclin	Fin
Johnsen et al., 1996	45°N	Début septembre	Octobre	Octobre
Johnsen et al., 1996	48°N	Début septembre	Octobre	Octobre
Martel et al., 2005	49°N	Fin août	Fin septembre	Fin octobre
Hébert et al., 2011	50°N	-	Début septembre	-
Johnsen et al., 1996	52°N	Fin juillet	Fin septembre	-
Goulden et al., 1997	56°N	Juin à août	Fin septembre	Octobre
Johnsen et al., 1996	63°N	Juillet	Août	Août

Dans la présente étude, les valeurs de  $A_{\max}$  augmentent de la mi-juillet à la fin août, ce qui supporte généralement les études antérieures. Deux facteurs semblent expliquer l'augmentation du  $A_{\max}$  au cours de la saison de croissance. Premièrement, les mesures ont été réalisées sur les aiguilles de l'année des individus et le taux photosynthétique de ces aiguilles augmente légèrement au cours de la saison de croissance (Hébert et al., 2011). En effet, puisque le stade physiologique de ces aiguilles en croissance évolue (Hébert et al., 2011), la concentration en azote, en carbone et en chlorophylle ainsi que la capacité de l'enzyme rubisco augmentent au cours de l'été, jusqu'à ce que ces aiguilles soient matures (Jach et Ceulemans, 2000). Ceci bonifie leur appareil photosynthétique et augmente leur taux de photosynthèse (Hébert et al., 2011). Le développement des aiguilles de l'année augmenterait  $A_{\max}$  d'environ  $0,2 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$  entre juillet et août (Hébert et al., 2011), ce qui n'expliquerait que partiellement l'augmentation des  $3 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$  observée entre la mi-juillet et la fin du mois d'août de la présente étude.

Deuxièmement, la température ambiante des placettes expérimentales au moment où les mesures ont été prises est fortement corrélée avec les valeurs de  $A_{\max}$ . La diminution de la température entre la mi-juillet et la fin du mois d'août semble favoriser des taux photosynthétiques plus élevés à la fin de l'été. En effet, lorsque la température ambiante est supérieure à 25°C, comme c'était le cas à la mi-juillet, la photosynthèse des individus plafonne puis diminue. Chez l'épinette noire, cette température correspond à la limite thermique de l'optimum photosynthétique :  $A_{\max}$  reste à 90% de sa valeur maximale entre 15°C et 25°C (Goulden et al., 1997; Lamhamedi et Bernier, 1994; Way et Sage, 2008b). Des températures plus élevées forcent la fermeture des stomates afin de limiter les pertes d'eau par évapotranspiration, limitant par le fait même l'entrée de CO<sub>2</sub> nécessaire à la photosynthèse. De plus, au-delà de 35°C, l'activité de l'enzyme rubisco diminue (Crafts-Brandner et Salvucci, 2000). L'été 2018 a été particulièrement chaud pour la Baie-James, ce qui a favorisé des taux photosynthétiques plus élevés à la fin de la saison de croissance, lorsque la température était plus favorable à l'ouverture des stomates. Les campagnes d'échantillonnage prévues dans les prochaines années pour ces mêmes sites d'étude permettront de vérifier si ce patron photosynthétique est représentatif de ce qui se produit normalement chez les épinettes noires de ces latitudes.

Bien qu'il y ait une interaction significative entre le moment dans la saison de croissance et la latitude,  $A_{\max}$  évolue de la même manière à toutes les latitudes échantillonnées au cours de la saison de croissance, en suivant le patron de température. L'interaction démontre des différences entre certaines latitudes et périodes dans la saison, mais aucune différence n'est observée entre les latitudes pour un même moment dans la saison de croissance. Le  $A_{\max}$  des arbres aux trois latitudes réagit donc de la même manière à la mi-juillet, au début du mois d'août et à la fin du mois d'août, bien que l'interaction soit significative. L'effet de la température au moment de prendre les mesures est donc encore un facteur qui a influencé les valeurs de  $A_{\max}$ . Ceci reflète encore une fois l'homogénéité des conditions environnementales entre les trois latitudes échantillonnées.

Finalement, la saison de croissance de l'épinette noire, basée sur la photosynthèse, se poursuit après la fin du mois d'août. Pour capter l'ensemble des variations saisonnières aux latitudes échantillonnées, il faudrait ajouter des campagnes d'échantillonnage jusqu'à la fin du mois de septembre. Ainsi, il serait possible de capter le moment où  $A_{\max}$  diminue et vérifier si la latitude à

laquelle les arbres se trouvent, même si le gradient climatique est petit, influence la fin de leur saison de croissance, et donc, le temps qu'ils ont pour accumuler des carbohydrates.

### **Vigueur (gradient de croissance)**

Bien que les individus des PL et des PM aient un taux de photosynthèse similaire, leur vigueur est différente. Basée sur la hauteur et les longueurs des unités de croissance des cinq dernières années, les individus des PM présentaient généralement une plus grande croissance générale que ceux dans les PL. En effet, ils sont généralement plus grands et ont des unités de croissance plus longues.

Les taux photosynthétiques ( $A_{\max}$ ) et les capacités physiologiques ( $V_{\max}$ ,  $J_{\max}$ ) semblent être de bons prédicteurs pour déterminer la vigueur des individus échantillonnés, selon les corrélations obtenues. Toutefois, les taux photosynthétiques ( $A_{\max}$ ) similaires entre les PL et les PM montrent qu'une même surface foliaire produit une même quantité de carbohydrates et que la différence de croissance s'explique par une allocation de carbone différente entre les deux groupes. En effet, pour survivre, les arbres doivent ajuster leur allocation de carbone entre leur biomasse aérienne et souterraine dans le but de s'acclimater aux ressources et aux conditions de leur environnement (Brassard, Chen et Bergeron, 2009; Noguchi, Dannoura, Jomura, Awazuhara-Noguchi et Matsuura, 2012). Pour compenser les effets des lichens, de leur lixiviat et l'environnement sec des PL, les épinettes noires peuvent avoir une plus grande biomasse souterraine par rapport aux individus des PM (Tremblay et al., 2013). Leur réseau racinaire plus développé leur permettrait de combler leur besoin en eau et en nutriments, ce qui est nécessaire à leur développement (Garcia-Forner et al., 2016; Tremblay et al., 2013). En ayant un système racinaire plus développé que les individus des PM, un même taux de photosynthèse signifie nécessairement qu'ils ont une quantité de biomasse aérienne réduite (Tremblay et al., 2013).

Finalement, malgré des différences significatives au niveau de la physiologie des épinettes noires selon les types de peuplements, la relation entre  $V_{\max}$  et  $J_{\max}$  reste linéaire et la pente, qui devrait se situer près de  $2,1 \pm 0,6$ , est de 2,05 (Quebbeman et Ramirez, 2016). Ceci indique que les arbres des différents peuplements forestiers et aux différentes latitudes conservent une certaine balance au niveau de l'allocation des ressources entre l'enzyme rubisco et les différentes protéines impliquées dans la chaîne de transport des électrons (Cai et Dang, 2002; Quebbeman et Ramirez, 2016).

## Limites de l'étude

Dans la présente étude, quelques limites sont associées à la prise de mesures. D'abord, puisque l'appareil LI-6800 est optimisé pour prendre des mesures sur des feuilles planaires, certaines courbes RACiR ont dû être retirées des analyses. Il s'agit des courbes ayant des surfaces foliaires inférieures à 4 cm<sup>2</sup> et supérieures à 7,4 cm<sup>2</sup> car leur allure générale ou leur disposition n'étaient pas adéquates. Pour celles dont la surface foliaire était inférieure à 4 cm<sup>2</sup>, la meilleure explication serait que le ratio signal/bruit lors des mesures est réduit lorsque la surface foliaire est trop faible (Doug Lynch, communication personnelle, Scientifique en recherche et développement, LI-COR Inc.). Ainsi, la différence entre la concentration en CO<sub>2</sub> envoyé par l'appareil (CO<sub>2, R</sub>) et celle mesurée dans la chambre (CO<sub>2, S</sub>) est petite parce qu'il n'y a pas une grande quantité de CO<sub>2</sub> assimilée par les aiguilles. Le bruit de fond présent dans le système pourrait alors engendrer des erreurs de calcul au niveau de la photosynthèse mesurée, ce qui expliquerait les valeurs négatives de photosynthèse. Ceci serait surtout véridique lorsque les concentrations en CO<sub>2</sub> sont faibles et que peu d'échanges gazeux se font au niveau de l'aiguille (Doug Lynch, communication personnelle, Scientifique en recherche et développement, LI-COR Inc.). Puisque les valeurs de A<sub>max</sub> relativement à leur surface foliaire ne semblaient pas avoir de patron clair démontrant un biais dans les mesures lorsque la surface foliaire est inférieure à 4 cm<sup>2</sup>, ces données ont été conservées dans les analyses. Dans le cas des courbes RACiR dont la surface foliaire était supérieure à 7,4 cm<sup>2</sup>, ce sont les valeurs de C<sub>i</sub> qui étaient négatives. Ceci s'expliquerait par la grande quantité d'aiguilles qui limite l'homogénéité des paramètres dans la chambre. Pour faire les calculs de C<sub>i</sub>, il est assumé que la température des aiguilles et la conductance de la couche limite à la surface des aiguilles sont uniformes. Si ces conditions ne sont pas respectées, il peut y avoir de grandes erreurs dans le calcul de la C<sub>i</sub>, ce qui expliquerait les valeurs de C<sub>i</sub> négatives obtenues (Doug Lynch, communication personnelle, Scientifique en recherche et développement, LI-COR Inc.). Puisque la C<sub>i</sub> n'influence pas le calcul de la photosynthèse, les données de A<sub>max</sub> dont la surface foliaire était supérieure à 7,4 cm<sup>2</sup> ont été conservées pour les analyses.

Malgré le retrait de ces courbes RACiR lors des analyses, il est important de noter que la différence entre les capacités physiologiques (V<sub>cmax</sub> et J<sub>max</sub>) et le A<sub>max</sub> mesuré sur le terrain n'est pas expliquée par un biais lors de la prise de mesures, mais relève d'une réponse différente de ces paramètres. En effet, il n'y a pas de différence entre le A<sub>max</sub> mesuré sur le terrain et le taux d'assimilation de carbone extrait des courbes RACiR aux taux de V<sub>cmax</sub> et J<sub>max</sub> mesurés et à une C<sub>i</sub>

équivalente à la concentration ambiante en CO<sub>2</sub>, et ce, pour chaque individu échantillonné. Le taux de photosynthèse mesuré est donc similaire entre les deux méthodes, ce qui indique que les taux de A<sub>max</sub>, V<sub>cmax</sub> et J<sub>max</sub> sont fiables et comparables. À la lumière de ces résultats, nous suggérons de faire des courbes RACiR à plusieurs moments dans la saison de croissance plutôt que de prendre des données ponctuelles de A<sub>max</sub>. Ceci permettrait d'avoir une plus grande quantité de données à la fois (A<sub>max</sub>, V<sub>cmax</sub> et J<sub>max</sub>) pour un effort sur le terrain qui soit similaire. Si cette méthode est employée, il faut cependant être attentif à la quantité d'aiguilles qui se retrouvent dans la chambre de mesures afin d'assurer l'homogénéité des conditions et ne pas compromettre les valeurs d'assimilation et de C<sub>i</sub> qui peuvent mener au rejet de courbes RACiR. Un nombre d'aiguilles totalisant une surface foliaire projetée entre 4 cm<sup>2</sup> et 7,4 cm<sup>2</sup> devrait alors être priorisé.

Ensuite, la température à laquelle les courbes RACiR ont été effectuées était de 30°C plutôt que 25°C comme il est convenu de le faire. Prendre les mesures à 25°C permet une certaine standardisation des valeurs de V<sub>cmax</sub> et J<sub>max</sub>, mais malheureusement, ceci a été impossible lors de la période d'échantillonnage, principalement à cause de contraintes logistiques et environnementales. En effet, la température ambiante sur les placettes était d'approximativement 30°C et refroidir la chambre de mesures du LI-6800 à 25°C était trop demandant énergétiquement pour permettre de prendre toutes les données dans un délai raisonnable, considérant le nombre de batteries disponibles pour cet équipement. La température à laquelle les courbes A-C<sub>i</sub> sont réalisées influence grandement les valeurs de V<sub>cmax</sub> et de J<sub>max</sub> qui sont mesurées (Bernacchi, Singaas, Pimentel, Portis Jr et Long, 2001; Dreyer, Le Roux, Montpied, Daudet et Masson, 2001; Long et Bernacchi, 2003) et il est donc possible que les valeurs obtenues soient légèrement sous-estimées. Puisqu'elles ont toutes été prises à la même température, la comparaison entre les deux milieux reste appropriée. De plus, elles se situent dans un intervalle qui correspond à ce qui a été observé dans la littérature.

Finalement, il n'y a pas de méthode standardisée chez les conifères pour évaluer la surface foliaire utilisée pour la correction des mesures écophysiologicals, ce qui peut entraîner de légères différences des taux photosynthétiques d'une étude à l'autre (Serrano, Gamon et Berry, 1997). Pour la présente étude, la surface projetée a été utilisée, comme plusieurs auteurs pour l'épinette noire (Bigras et Bertrand, 2006; Bronson et Gower, 2010; Islam et Macdonald, 2005; Jach et Ceulemans, 2000; Jensen et al., 2015; Way et Sage, 2008b). Cette méthode n'est pas parfaite puisque les aiguilles des épinettes noires sont disposées tout autour du rameau, et donc, elles ne sont pas toutes

perpendiculaires à la source lumineuse dans la chambre de mesures. Or, les équations permettant de corriger les données d'échanges gazeux considèrent que toute la surface foliaire reçoit une quantité homogène de lumière. En utilisant l'aire projetée, ce n'est pas la totalité de la surface foliaire mesurée qui reçoit la lumière saturante perpendiculairement à l'aiguille, ce qui cause une sous-estimation des taux mesurés. Pour contrer ce problème, il est possible de rabattre et maintenir les aiguilles pour qu'elles soient dans le plan de la chambre de mesures, ce qui est difficile à faire lorsque les aiguilles sont courtes, comme c'est le cas de l'épinette noire. Lorsqu'elles sont laissées dans leur orientation naturelle, les mesures d'échanges gazeux représentent une moyenne de toutes les aiguilles présentes dans la chambre, quels que soient leur orientation et le flux photonique photosynthétique qu'elles reçoivent. Pour l'instant, il n'y a pas de méthode particulière qui soit recommandée pour bien corriger la surface foliaire lors d'étude d'échanges gazeux sur des aiguilles non-planaires (Doug Lynch, communication personnelle, Scientifique en recherche et développement, LI-COR Inc.). Dans la présente étude, les erreurs sont constantes puisque nous ne comparons pas deux espèces ensemble, mais bien la même espèce dans des environnements contrastants. Il y a certes une erreur, mais elle est négligeable dans le cadre de notre étude, ce qui ne serait certainement pas le cas si nous prenions des données pour plus d'une espèce de conifères.

## Conclusion

Dans ce projet de recherche, deux objectifs étaient posés, soit de (1) déterminer si les caractéristiques contrastantes entre les PM et les PL causent des différences dans le taux de photosynthèse maximal ( $A_{\max}$ ) des épinettes noires à différentes latitudes et moments dans la saison de croissance et (2) si leur  $A_{\max}$  reflète leurs capacités physiologiques ( $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$ ). Nous avons posé l'hypothèse que les individus des PM seraient plus vigoureux que ceux des PL, ce qui causerait des différences de  $A_{\max}$  aux différentes latitudes et moments dans la saison de croissance et que ces taux reflèteraient leurs capacités physiologiques. Nous avons observé que le taux de carboxylation maximal ( $V_{\text{cmax}}$ ) et le taux de transport d'électrons maximal ( $J_{\text{max}}$ ) sont plus élevés dans les PM que dans les PL de l'ouest du Québec, à l'écotone des domaines bioclimatiques de la PM et de la PL. Les différences entre les PM et les PL affectent donc les capacités physiologiques des individus. Ces taux sont également différents entre les latitudes échantillonnées, mais seules les PM de la latitude 52°N se démarquent des autres placettes expérimentales, ce qui laisse croire que les conditions spécifiques aux placettes influencent davantage les taux de  $V_{\text{cmax}}$  et  $J_{\text{max}}$  que la latitude à proprement dit. Contrairement à ce qui était attendu, les capacités physiologiques des épinettes noires ne se sont pas reflétées dans le taux de photosynthèse maximal à lumière saturante ( $A_{\max}$ ). La concentration actuelle en  $\text{CO}_2$  atmosphérique ne permet pas d'atteindre le premier point d'inflexion des courbes de réponse au  $\text{CO}_2$ , donc l'enzyme rubisco n'atteint pas son seuil de saturation et n'est donc pas limitante pour les processus photosynthétiques. Les épinettes noires échantillonnées auraient donc des taux photosynthétiques similaires, quel que soit le type de peuplement ou la latitude auquel elles croissent. La saison de croissance, basée sur la photosynthèse, est plus longue que ce que nous pensions et se poursuit après la fin du mois d'août, où les températures plus fraîches s'approchent davantage de l'optimum de température de l'épinette noire. Finalement, tel qu'attendu, les individus présents dans les PM sont plus vigoureux que ceux des PL par leur longueur d'unités de croissance et leur hauteur plus grande. Ainsi, malgré les différences de capacités physiologiques, le taux de photosynthèse *in situ* laisse croire que les épinettes noires des PL ont une aussi bonne performance que celles des PM à l'échelle de l'aiguille, mais la différence de croissance laisse supposer qu'il y aurait une allocation de carbone différente entre les deux types de peuplement, à l'échelle de l'arbre.

Finalement, il est important de noter que les données de cette étude proviennent d'une seule année d'observations et, par conséquent, d'autres années de mesures physiologiques sont nécessaires pour avoir un portrait adéquat de la physiologie des individus à ce site d'étude (Rayment et al., 2002). De plus, avec l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique, il est possible de s'attendre à ce que la concentration en CO<sub>2</sub> soit moins limitante pour la photosynthèse (Bigras et Bertrand, 2006; Tjoelker, Oleksyn et Reich, 1998) et que l'écart entre le A<sub>max</sub> des PM et des PL se creuse. Avec une plus grande concentration en CO<sub>2</sub>, la diffusion de celui-ci à l'intérieur des aiguilles est plus grande et c'est donc un plus grand nombre de molécules de CO<sub>2</sub> qui peuvent être utilisées pour la carboxylation des molécules de RuBP et donc, la saturation de l'enzyme rubisco (Urban, 2003). D'autre part, les capacités physiologiques (V<sub>cmax</sub> et J<sub>max</sub>) de l'épinette noire tendent à diminuer lorsque la concentration en CO<sub>2</sub> augmente au-delà de 600 ppm (Bigras et Bertrand, 2006; Tjoelker et al., 1998) puisque la quantité et/ou l'activation de l'enzyme rubisco diminuent (Tjoelker et al., 1998; Urban, 2003). L'expression génique d'une sous-unité de l'enzyme rubisco (*rbcS*) diminue également, probablement parce que l'azote foliaire est retransloqué vers des fonctions structurelles (Bigras et Bertrand, 2006; Tissue et al., 1993). Ces modifications des processus photosynthétiques risquent d'affecter les taux de A<sub>max</sub>, V<sub>cmax</sub> et J<sub>max</sub> des épinettes noires aux latitudes échantillonnées et la disponibilité de l'azote sur les placettes risque d'augmenter les écarts écophysologiques qui ont été observés (Tissue et al., 1993). D'autres études écophysologiques seront primordiales dans les années à venir, particulièrement dans les écosystèmes nordiques où les changements climatiques seront plus importants. Elles permettront de voir l'évolution temporelle de l'écophysologie de l'épinette noire et d'avoir une idée de l'état de santé des arbres qui peuplent la forêt boréale québécoise.

## Références

- Abdi, H. et Williams, L. J. (2010). Newman-Keuls test and Tukey test. *Encyclopedia of Research Design*. Thousand Oaks, CA: Sage, 1-11.
- Ainsworth, E. A. et Rogers, A. (2007). The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO<sub>2</sub>]: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell & Environment*, 30(3), 258-270.
- Alber, A., Ehrling, B., Ehrling, J., Hawkins, B. et Rennenberg, H. (2012). Net NH<sub>4</sub><sup>+</sup> and NO<sub>3</sub><sup>-</sup> flux, and expression of NH<sub>4</sub><sup>+</sup> and NO<sub>3</sub><sup>-</sup> transporters in roots of *Picea glauca*. *Trees*, 26(4), 1403-1411.
- Amiro, B. D., Barr, A. G., Barr, J., Black, T. A., Bracho, R., Brown, M., Chen, J., Clark, K. L., Davis, K. J. et Desai, A. (2010). Ecosystem carbon dioxide fluxes after disturbance in forests of North America. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 115(G4).
- Apps, M., Kurz, W., Luxmoore, R., Nilsson, L., Sedjo, R., Schmidt, R., Simpson, L.G., Vinson, T. (1993). Boreal forests and tundra. *Water, Air, and Soil Pollution*, 70(1-4), 39-53.
- Bauerle, W. L., Oren, R., Way, D. A., Qian, S. S., Stoy, P. C., Thornton, P. E., Bowden, J. D., Hoffman, F.M. et Reynolds, R. F. (2012). Photoperiodic regulation of the seasonal pattern of photosynthetic capacity and the implications for carbon cycling. *PNAS USA*, 109(22), 8612-8617. doi: 10.1073/pnas.1119131109
- Bégin, C. et Filion, L. (1999). Black spruce (*Picea mariana*) architecture. *Canadian Journal of Botany*, 77(5), 664-672.
- Benomar, L., Lamhamedi, M. S., Pepin, S., Rainville, A., Lambert, M.-C., Margolis, H. A., Bousquet, J. et Beaulieu, J. (2018). Thermal acclimation of photosynthesis and respiration of southern and northern white spruce seed sources tested along a regional climatic gradient indicates limited potential to cope with temperature warming. *Annals of Botany*, 121(3), 443-457.
- Bergh, J. et Linder, S. (1999). Effects of soil warming during spring on photosynthetic recovery in boreal Norway spruce stands. *Global Change Biology*, 5(3), 245-253.
- Bernacchi, C., Singsaas, E., Pimentel, C., Portis Jr, A. et Long, S. P. (2001). Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 24(2), 253-259.
- Bernier, P., Desjardins, R., Karimi-Zindashty, Y., Worth, D., Beaudoin, A., Luo, Y. et Wang, S. (2011). Boreal lichen woodlands: a possible negative feedback to climate change in eastern North America. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(4), 521-528.
- Bigras, F. et Bertrand, A. (2006). Responses of *Picea mariana* to elevated CO<sub>2</sub> concentration during growth, cold hardening and dehardening: phenology, cold tolerance, photosynthesis and growth. *Tree Physiology*, 26(7), 875-888.
- Bonan, G. B., Lawrence, P. J., Oleson, K. W., Levis, S., Jung, M., Reichstein, M., Lawrence, D. M. et Swenson, S. C. (2011). Improving canopy processes in the Community Land Model version 4 (CLM4) using global flux fields empirically inferred from FLUXNET data. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 116(G2).
- Bongi, C. et Loreto, F. (1989). Gas-exchange properties of saltstressed olive (*Olea europaea* L.) leaves. *Plant physiology*, 90, 1408-1416.
- Brassard, B. W., Chen, H. Y. et Bergeron, Y. (2009). Influence of environmental variability on root dynamics in northern forests. *Critical Reviews in Plant Science*, 28(3), 179-197.

- Bronson, D. R. et Gower, S. T. (2010). Ecosystem warming does not affect photosynthesis or aboveground autotrophic respiration for boreal black spruce. *Tree Physiology*, 30(4), 441-449. doi: 10.1093/treephys/tpq001
- Buissart, F., Vennetier, M., Delagrangé, S., Girard, F., Caraglio, Y., Sabatier, S.-A., Munson, A. D. et Nicolini, E.-A. (2018). The relative weight of ontogeny, topology and climate in the architectural development of three North American conifers. *AoB Plants*, 10(4), ply045.
- Cai, T. et Dang, Q.-L. (2002). Effects of soil temperature on parameters of a coupled photosynthesis–stomatal conductance model. *Tree Physiology*, 22(12), 819-828.
- Calama, R., Puértolas, J., Manso, R. et Pardos, M. (2015). Defining the optimal regeneration niche for *Pinus pinea* L. through physiology-based models for seedling survival and carbon assimilation. *Trees*, 29(6), 1761-1771.
- Caron, G. E. et Powell, G. R. (1992). Patterns of cone distribution in crowns of young *Picea mariana*. I. Effect of tree age on seed cones. *Canadian Journal of Forest Research*, 22(1), 46-55.
- Carter, S. (2020, 7 juillet). Photosynthesis. Lumen Learning. <https://courses.lumenlearning.com/suny-wmopen-biology1/chapter/photosynthesis/>
- Coursolle, C., Otis Prud'Homme, G., Lamothe, M. et Isabel, N. (2019). Measuring Rapid A-C<sub>i</sub> Curves in Boreal Conifers: Black Spruce and Balsam fir. *Frontiers in plant science*, 10, 1276.
- Crafts-Brandner, S. J. et Salvucci, M. E. (2000). Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO<sub>2</sub>. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(24), 13430-13435.
- Damesin, C. (2003). Respiration and photosynthesis characteristics of current-year stems of *Fagus sylvatica*: from the seasonal pattern to an annual balance. *New Phytologist*, 158(3), 465-475.
- Damman, A. (1971). Effect of vegetation changes on the fertility of a Newfoundland forest site. *Ecological Monographs*, 41(3), 253-270.
- Dang, Q.-L. et Cheng, S. (2004). Effects of soil temperature on ecophysiological traits in seedlings of four boreal tree species. *Forest Ecology and Management*, 194(1-3), 379-387. doi: 10.1016/j.foreco.2004.03.004
- Delagrangé, S. (2011). Light- and seasonal-induced plasticity in leaf morphology, N partitioning and photosynthetic capacity of two temperate deciduous species. *Environmental and Experimental Botany*, 70(1): 1-10.
- Delfine, S., Loreto, F. et Alvino, A. (2001). Drought-stress effects on physiology, growth and biomass production of rainfed and irrigated bell pepper plants in the Mediterranean region. *Journal of American Society of Horticultural Sciences*, 126(297-304).
- DeLuca, T., Zackrisson, O., Bergman, I. et Hörnberg, G. (2013). Historical land use and resource depletion in spruce-Cladina forests of subarctic Sweden. *Anthropocene*, 1, 14-22.
- DeLucia, E. H. et Smith, W. K. (1987). Air and soil temperature limitations on photosynthesis in Engelmann spruce during summer. *Canadian Journal of Forest Research*, 17(6), 527-533.
- DeSoto, L., Cailleret, M., Sterck, F., Jansen, S., Kramer, K., Robert, E., Aakala, T., Amoroso, M. M., Bigler, C. et Camarero, J. J. (2020). "Low growth resilience to drought is related to future mortality risk in trees." *Nature communications*, 11(1): 1-9.
- Dobbertin, M. (2005). Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research*, 124(4), 319-333.
- Drake, J. E., Power, S. A., Duursma, R. A., Medlyn, B. E., Aspinwall, M. J., Choat, B., Creek, D., Eamus, D., Maier, C., Pfautsch, S., Smith, R. A., Tjoelker, M. G. et Tissue, D. T. (2017).

- Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis for four tree species under drought: A comparison of model formulations. *Agricultural and Forest Meteorology*, 247, 454-466. doi: 10.1016/j.agrformet.2017.08.026
- Dreyer, E., Le Roux, X., Montpied, P., Daudet, F. A. et Masson, F. (2001). Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate tree species. *Tree Physiology*, 21(4), 223-232.
- Dumais, D., Coursolle, C., Bigras, F. J. et Margolis, H. A. (2002). Simulated root freezing in the nursery: effects on the growth and physiology of containerized boreal conifer seedlings after outplanting. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(4), 605-615.
- Duursma, R. A. (2015). Plantecophys - An R package for analysing and modelling leaf gas exchange data. *PLoS One*, 10(11), e0143346. doi: 10.1371/journal.pone.0143346
- Dy, G. et Payette, S. (2007). Frost hollows of the boreal forest as extreme environments for black spruce tree growth. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(2), 492-504.
- Dymond, C. C., Neilson, E. T., Stinson, G., Porter, K., MacLean, D. A., Gray, D. R., Campagna, M. et Kurz, W. A. (2010). Future spruce budworm outbreak may create a carbon source in eastern Canadian forests. *Ecosystems*, 13(6), 917-931.
- Eastman, P. A. K. et Camm, E. L. (1995). Regulation of photosynthesis in interior spruce during water stress: changes in gas exchange and chlorophyll fluorescence. *Tree Physiology*, 15(4), 229-235.
- Ellis, R. J. (2010). Tackling unintelligent design. *Nature*, 463(7278), 164-165.
- Elser, J. J., Bracken, M. E., Cleland, E. E., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Ngai, J. T., Seabloom, E. W., Shurin, J. B. et Smith, J. E. (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology letters*, 10(12), 1135-1142.
- Elzinga, C. L. et Salzer, D. W. (1998). *Measuring & monitoring plant populations*. US Department of the Interior, Bureau of Land Management.
- Environnement Canada. (2018). *Données et scénarios climatiques canadiens*. <https://scenarios-climatiques.canada.ca/?page=main>
- Environnement Canada. (2018). *Normales climatiques canadiennes*. [https://climat.meteo.gc.ca/climate\\_normals/](https://climat.meteo.gc.ca/climate_normals/)
- Evans, J. R. (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. *Oecologia*, 78(1), 9-19.
- Farquhar, G. D. et Sharkey, T. D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual review of plant physiology*, 33, 317-345.
- Farquhar, G. D., von Caemmerer, S. et Berry, J. A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, 149(1), 78-90. doi: 10.1007/BF00386231
- Garcia-Forner, N., Sala, A., Biel, C., Savé, R. et Martínez-Vilalta, J. (2016). Individual traits as determinants of time to death under extreme drought in *Pinus sylvestris* L. *Tree Physiology*, 36(10), 1196-1209.
- Gaumont-Guay, D., Margolis, H., Bigras, F. et Raulier, F. (2003). Characterizing the frost sensitivity of black spruce photosynthesis during cold acclimation. *Tree Physiology*, 23(5), 301-311.
- Girard, F., Payette, S. et Gagnon, R. (2008). Rapid expansion of lichen woodlands within the closed-crown boreal forest zone over the last 50 years caused by stand disturbances in eastern Canada. *Journal of Biogeography*, 35(3), 529-537.
- Girard, F., Payette, S. et Gagnon, R. (2009). Origin of the lichen-spruce woodland in the closed-crown forest zone of eastern Canada. *Global Ecology and Biogeography*, 18(3), 291-303.

- Girard, F., Vennetier, M., Guibal, F., Corona, C., Ouarmim, S. et Herrero, A. (2011). *Pinus halepensis* Mill. crown development and fruiting declined with repeated drought in Mediterranean France. *European Journal of Forest Research*, 131(4), 919-931. doi: 10.1007/s10342-011-0565-6
- Goudiaby, V., Brais, S., Grenier, Y. et Berninger, F. (2011). Thinning effects on jack pine and black spruce photosynthesis in eastern boreal forests of Canada. *Silva Fenn*, 45(4), 595-609.
- Goulden, M. L., Daube, B. C., Fan, S.-M., Sutton, D. J., Bazzaz, A., Munger, J. W. et Wofsy, S. C. (1997). Physiological responses of a black spruce forest to weather. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 102(D24), 28987-28996. doi: 10.1029/97jd01111
- Greene, D. F., Noël, J., Bergeron, Y., Rousseau, M. et Gauthier, S. (2004). Recruitment of *Picea mariana*, *Pinus banksiana*, and *Populus tremuloides* across a burn severity gradient following wildfire in the southern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(9), 1845-1857.
- Greenway, K. J., Macdonald, S. E. et Lieffers, V. J. (1992). Is long-lived foliage in *Picea mariana* an adaptation to nutrient-poor conditions? *Oecologia*, 91(2), 184-191.
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169-1194.
- Gu, L., Pallardy, S. G., Tu, K., Law, B. E. et Wullschleger, S. D. (2010). Reliable estimation of biochemical parameters from C<sub>3</sub> leaf photosynthesis–intercellular carbon dioxide response curves. *Plant, Cell & Environment*, 33(11), 1852-1874.
- Haughian, S. R. et Burton, P. J. (2015). Microhabitat associations of lichens, feathermosses, and vascular plants in a caribou winter range, and their implications for understory development. *Botany*, 93(4), 221-231.
- Hébert, F., Thiffault, N. et Munson, A. D. (2011). Field photosynthesis measurements on black spruce (*Picea mariana*): Does needle age matter? *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 42(22), 2738-2750. doi: 10.1080/00103624.2011.622821
- Hébert, F., Thiffault, N., Ruel, J.-C. et Munson, A. D. (2010). Ericaceous shrubs affect black spruce physiology independently from inherent site fertility. *Forest Ecology and Management*, 260(2), 219-228. doi: 10.1016/j.foreco.2010.04.026
- Houghton, J. T., Ding, Y., Griggs, D. J., Noguer, M., Van der Linden, P. J. et Xiaosu, D. (dir.). (2001). *Climate change 2001: the scientific basis. Contribution of Working Group I to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hsu, H. et Lachenbruch, P. A. (2005). Paired t test. *Encyclopedia of Biostatistics*, 6.
- Huang, J., Tardif, J. C., Bergeron, Y., Denneler, B., Berninger, F. et Girardin, M. P. (2010). Radial growth response of four dominant boreal tree species to climate along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. *Global Change Biology*, 16(2), 711-731.
- Islam, M. A. et Macdonald, S. E. (2005). Effects of variable nitrogen fertilization on growth, gas exchange, and biomass partitioning in black spruce and tamarack seedlings. *Botany*, 83(12), 1574-1580.
- Jach, M. et Ceulemans, R. (2000). Effects of season, needle age and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on photosynthesis in Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Tree Physiology*, 20(3), 145-157.
- Jasinski, J. P. P. et Payette, S. (2005). The creation of alternative stable states in the Southern boreal forest, Québec, Canada. *Ecological Monographs*, 75(4), 561-583.
- Jensen, A. M., Warren, J. M., Hanson, P. J., Childs, J. et Wullschleger, S. D. (2015). Needle age and season influence photosynthetic temperature response and total annual carbon uptake

- in mature *Picea mariana* trees. *Annals of Botany*, 116(5), 821-832. doi: 10.1093/aob/mcv115
- Joanisse, G., Bradley, R., Preston, C. et Munson, A. (2007). Soil enzyme inhibition by condensed litter tannins may drive ecosystem structure and processes: the case of *Kalmia angustifolia*. *New Phytologist*, 175(3), 535-546.
- Johnsen, K. H., Seiler, J. R. et Major, J. E. (1996). Growth, shoot phenology and physiology of diverse seed sources of black spruce: II. 23-year-old field trees. *Tree Physiology*, 16(3), 375-380.
- Johnstone, D., Moore, G., Tausz, M. et Nicolas, M. (2013). The measurement of plant vitality in landscape trees. *Arboricultural Journal*, 35(1), 18-27.
- Johnstone, J. F., Hollingsworth, T. N., Chapin III, F. S. et Mack, M. C. (2010). Changes in fire regime break the legacy lock on successional trajectories in Alaskan boreal forest. *Global Change Biology*, 16(4), 1281-1295.
- Kattge, J. et Knorr, W. (2007). Temperature acclimation in a biochemical model of photosynthesis: a reanalysis of data from 36 species. *Plant, Cell & Environment*, 30(9), 1176-1190.
- Kayama, M., Kitaoka, S., Wang, W., Choi, D. et Koike, T. (2007). Needle longevity, photosynthetic rate and nitrogen concentration of eight spruce taxa planted in northern Japan. *Tree Physiology*, 27(11), 1585-1593.
- Keller, M., Deyermond, L. S. et Bondada, B. R. (2015). Plant hydraulic conductance adapts to shoot number but limits shoot vigour in grapevines. *Functional Plant Biology*, 42(4), 366-375.
- Lamhamedi, M. S. et Bernier, P. Y. (1994). Ecophysiology and field performance of black spruce (*Picea mariana*): a review. *Annals of forest science*, 51, 529-551.
- Legendre, P. et Legendre, L. (2012). *Numerical ecology*. Elsevier.
- Lichtenthaler, H. K. (1998). The stress concept in plants: An introduction. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 851(1), 187-198.
- Lichtenthaler, H. K. et Rinderle, U. (1988). The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants. *Critical Reviews in Analytical Chemistry*, 19(Sup1), S29-S85. doi: 10.1080/15476510.1988.10401466
- Lloret, F., Keeling, E. G. et Sala, A. (2011). "Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests." *Oikos*, 120(12): 1909-1920.
- Löf, M. et Welander, N. T. (2000). Carry-over effects on growth and transpiration in *Fagus sylvatica* seedlings after drought at various stages of development. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(3), 468-475.
- Long, S. P. et Bernacchi, C. J. (2003). Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany*, 54(392), 2393-2401. doi: 10.1093/jxb/erg262
- Macias Fauria, M., Helle, T., Niva, A., Posio, H. et Timonen, M. (2008). Removal of the lichen mat by reindeer enhances tree growth in a northern Scots pine forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(12), 2981-2993.
- Maire, V., Martre, P., Kattge, J., Gastal, F., Esser, G., Fontaine, S. et Soussana, J. F. (2012). The coordination of leaf photosynthesis links C and N fluxes in C<sub>3</sub> plant species. *PLoS One*, 7(6), e38345. doi: 10.1371/journal.pone.0038345
- Manter, D. K. et Kerrigan, J. (2004). A/C<sub>i</sub> curve analysis across a range of woody plant species: influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance. *Journal of Experimental Botany*, 55(408), 2581-2588.

- Martel, M.-C., Margolis, H. A., Coursolle, C., Bigras, F. J., Heinsch, F. A. et Running, S. W. (2005). Decreasing photosynthesis at different spatial scales during the late growing season on a boreal cutover. *Tree Physiology*, 25(6), 689-699.
- McCarter, C. P. et Price, J. S. (2015). The hydrology of the Bois-des-Bel peatland restoration: hydrophysical properties limiting connectivity between regenerated *Sphagnum* and remnant vacuum harvested peat deposit. *Ecohydrology*, 8(2), 173-187.
- Noguchi, K., Dannoura, M., Jomura, M., Awazuhara-Noguchi, M. et Matsuura, Y. (2012). High belowground biomass allocation in an upland black spruce (*Picea mariana*) stand in interior Alaska. *Polar Science*, 6(1), 133-141.
- Öhlund, J. et Näsholm, T. (2001). Growth of conifer seedlings on organic and inorganic nitrogen sources. *Tree Physiology*, 21(18), 1319-1326.
- Pacé, M., Fenton, N. J., Paré, D. et Bergeron, Y. (2017). Ground-layer composition affects tree fine root biomass and soil nutrient availability in jack pine and black spruce forests under extreme drainage conditions. *Canadian Journal of Forest Research*, 47(4), 433-444.
- Pacé, M., Fenton, N. J., Paré, D., Stefani, F. O., Massicotte, H. B., Tackaberry, L. E. et Bergeron, Y. (2019). Lichens contribute to open woodland stability in the boreal forest through detrimental effects on pine growth and root ectomycorrhizal development. *Ecosystems*, 22(1), 189-201.
- Paquin, R., Margolis, H. A., Doucet, R. et Coyea, M. R. (2000). Physiological responses of black spruce layers and planted seedlings to nutrient addition. *Tree Physiology*, 20(4), 229-237.
- Payette, S., Bhiry, N., Delwaide, A. et Simard, M. (2000). Origin of the lichen woodland at its southern range limit in eastern Canada: the catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce-moss forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(2), 288-305.
- Perrault-Hébert, M., Boucher, Y., Fournier, R., Girard, F., Auger, I., Thiffault, N. et Grenon, F. (2017). Ecological drivers of post-fire regeneration in a recently managed boreal forest landscape of eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 399, 74-81.
- Plasse, C. et Payette, S. (2015). Frost hollows of the boreal forest: a spatiotemporal perspective. *Journal of Ecology*, 103(3), 669-678.
- Prentice, I. C., Bartlein, P. J. et Webb III, T. (1991). Vegetation and climate change in eastern North America since the last glacial maximum. *Ecology*, 72(6), 2038-2056.
- Prescott, C. E., Maynard, D. G. et Laiho, R. (2000). Humus in northern forests: friend or foe? *Forest Ecology and Management*, 133(1-2), 23-36.
- Price, A., Dunham, K., Carleton, T. et Band, L. (1997). Variability of water fluxes through the black spruce (*Picea mariana*) canopy and feather moss (*Pleurozium schreberi*) carpet in the boreal forest of Northern Manitoba. *Journal of Hydrology*, 196(1-4), 310-323.
- Quebbeman, J. et Ramirez, J. (2016). Optimal allocation of leaf-level nitrogen: Implications for covariation of  $V_{\text{cmax}}$  and  $J_{\text{max}}$  and photosynthetic downregulation. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 121(9), 2464-2475.
- Räim, O., Kaurilind, E., Hallik, L. et Merilo, E. (2012). Why does needle photosynthesis decline with tree height in Norway spruce? *Plant Biology*, 14(2), 306-314.
- Raison, R. J., Myers, B. J. et Benson, M. L. (1992). Dynamics of *Pinus radiata* foliage in relation to water and nitrogen stress: I. Needle production and properties. *Forest Ecology and Management*, 52(1-4), 139-158.
- Rayment, M. B., Loustau, D. et Jarvis, P. G. (2002). Photosynthesis and respiration of black spruce at three organizational scales: shoot, branch and canopy. *Tree Physiology*, 22(4), 219-229.
- Reich, P. B., Rich, R. L., Lu, X., Wang, Y. P. et Oleksyn, J. (2014). Biogeographic variation in evergreen conifer needle longevity and impacts on boreal forest carbon cycle projections.

- Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38), 13703-13708. doi: 10.1073/pnas.1216054110
- Ripullone, F., Grassi, G., Lauteri, M. et Borghetti, M. (2003). Photosynthesis–nitrogen relationships: interpretation of different patterns between *Pseudotsuga menziesii* and *Populus × euroamericana* in a mini-stand experiment. *Tree Physiology*, 23(2), 137-144.
- Ritchie, J. C. (2004). *Post-glacial vegetation of Canada*. Cambridge University Press.
- Sedia, E. G. et Ehrenfeld, J. G. (2003). Lichens and mosses promote alternate stable plant communities in the New Jersey Pinelands. *Oikos*, 100(3), 447-458.
- Sedia, E. G. et Ehrenfeld, J. G. (2005). Differential effects of lichens, mosses and grasses on respiration and nitrogen mineralization in soils of the New Jersey Pinelands. *Oecologia*, 144(1), 137-147.
- Sedia, E. G. et Ehrenfeld, J. G. (2006). Differential effects of lichens and mosses on soil enzyme activity and litter decomposition. *Biology and Fertility of Soils*, 43(2), 177-189.
- Serrano, L., Gamon, J. et Berry, J. (1997). Estimation of leaf area with an integrating sphere. *Tree Physiology*, 17(8-9), 571-576.
- Sharkey, T. D., Bernacchi, C. J., Farquhar, G. D. et Singsaas, E. L. (2007). Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C<sub>3</sub> leaves. *Plant, Cell & Environment*, 30(9), 1035-1040. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01710.x
- Shaw, R. G. et Mitchell-Olds, T. (1993). ANOVA for unbalanced data: an overview. *Ecology*, 74(6), 1638-1645.
- Simard, M. et Payette, S. (2005). Reduction of black spruce seed bank by spruce budworm infestation compromises postfire stand regeneration. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(7), 1686-1696.
- Solberg, S. (2004). Summer drought: a driver for crown condition and mortality of Norway spruce in Norway. *Forest Pathology*, 34(2), 93-104.
- Soudzilovskaia, N. A., van Bodegom, P. M. et Cornelissen, J. H. (2013). Dominant bryophyte control over high-latitude soil temperature fluctuations predicted by heat transfer traits, field moisture regime and laws of thermal insulation. *Functional Ecology*, 27(6), 1442-1454.
- Stinziano, J. R., McDermitt, D. K., Lynch, D. J., Saathoff, A. J., Morgan, P. B. et Hanson, D. T. (2019). The rapid A/C<sub>i</sub> response: a guide to best practices. *New Phytologist*, 221(2), 625-627.
- Stinziano, J. R., Morgan, P. B., Lynch, D. J., Saathoff, A. J., McDermitt, D. K. et Hanson, D. T. (2017). The rapid A-C<sub>i</sub> response: photosynthesis in the phenomic era. *Plant Cell Environ*, 40(8), 1256-1262. doi: 10.1111/pce.12911
- Sullivan, J. H., Bovard, B. D. et Middleton, E. M. (1997). Variability in leaf-level CO<sub>2</sub> and water fluxes in *Pinus banksiana* and *Picea mariana* in Saskatchewan. *Tree Physiology*, 17(8-9), 553-561.
- Sulyma, R. et Coxson, D. S. (2001). Microsite displacement of terrestrial lichens by feather moss mats in late seral pine-lichen woodlands of north-central British Columbia. *Bryologist*, 104(4), 505-516.
- Suvorova, G. G., Yankova, L. S. et Kopytova, L. D. (2009). Photosynthetic productivity of three coniferous species in Baikal Siberia, Eastern Russia. *Eurasian Journal of Forest Research*, 12(1), 47-56.
- Tamm, C. O. (1964). Growth of *Hylocomium splendens* in relation to tree canopy. *The Bryologist*, 67(4), 423-426.

- Taylor, S. H. et Long, S. P. (2019). Phenotyping photosynthesis on the limit - a critical examination of RACiR. *New Phytologist*, 221(2), 621-624.
- Tesche, M. (1992). Immediate and long-term (memory) responses of *Picea abies* to a single growing season of SO<sub>2</sub>-exposure or moderate drought *Forest Ecology and Management*, 51, 179-186.
- Tissue, D., Thomas, R. et Strain, B. (1993). Long-term effects of elevated CO<sub>2</sub> and nutrients on photosynthesis and rubisco in loblolly pine seedlings. *Plant, Cell & Environment*, 16(7), 859-865.
- Tjoelker, M., Oleksyn, J. et Reich, P. B. (1998). Seedlings of five boreal tree species differ in acclimation of net photosynthesis to elevated CO<sub>2</sub> and temperature. *Tree Physiology*, 18(11), 715-726.
- Tremblay, P., Boucher, J.-F., Tremblay, M. et Lord, D. (2013). Afforestation of boreal open woodlands: early performance and ecophysiology of planted black spruce seedlings. *Forests*, 4(2), 433-454.
- Urban, O. (2003). Physiological impacts of elevated CO<sub>2</sub> concentration ranging from molecular to whole plant responses. *Photosynthetica*, 41(1), 9-20.
- Van Cleve, K., Oechel, W. C. et Hom, J. L. (1990). Response of black spruce (*Picea mariana*) ecosystems to soil temperature modification in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(9), 1530-1535.
- Verheijen, L., Brövkín, V., Aerts, R., Bonisch, G., Cornelissen, J. H., Kattge, J., Reich, P. B., Wright, I. J. et Van Bodegom, P. (2013). Impacts of trait variation through observed trait-climate relationships on performance of an Earth system model: a conceptual analysis. *Biogeosciences*, 10(8), 5497-5515.
- Walker, A. P., Beckerman, A. P., Gu, L., Kattge, J., Cernusak, L. A., Domingues, T. F., Scales, J. C., Wohlfahrt, G., Wullschlegel, S. D. et Woodward, F. I. (2014). The relationship of leaf photosynthetic traits -  $V_{cmax}$  and  $J_{max}$  - to leaf nitrogen, leaf phosphorus, and specific leaf area: a meta-analysis and modeling study. *Ecol Evol*, 4(16), 3218-3235. doi: 10.1002/ece3.1173
- Walker, X. J., Baltzer, J. L., Cumming, S. G., Day, N. J., Johnstone, J. F., Rogers, B. M., Solvik, K., Turetsky, M. R. et Mack, M. C. (2018). Soil organic layer combustion in boreal black spruce and jack pine stands of the Northwest Territories, Canada. *International Journal of Wildland Fire*, 27(2), 125-134.
- Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., Van Der Putten, W. H. et Wall, D. H. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304(5677), 1629-1633.
- Wargo, P. M., Minocha, R., Wong, B. L., Long, R. P., Horsley, S. B. et Hall, T. J. (2002). Measuring changes in stress and vitality indicators in limed sugar maple on the Allegheny Plateau in north-central Pennsylvania. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(4), 629-641. doi: 10.1139/x02-008
- Way, D. A. et Sage, R. F. (2008a). Elevated growth temperatures reduce the carbon gain of black spruce [*Picea mariana* (Mill.) BSP]. *Global Change Biology*, 14(3), 624-636.
- Way, D. A. et Sage, R. F. (2008b). Thermal acclimation of photosynthesis in black spruce [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.]. *Plant Cell Environ*, 31(9), 1250-1262. doi: 10.1111/j.1365-3040.2008.01842.x
- Whitehead, D. et Gower, S. T. (2001). Photosynthesis and light-use efficiency by plants in a Canadian boreal forest ecosystem. *Tree Physiology*, 21(12-13), 925-929.

- Winner, W. E., Thomas, S. C., Berry, J. A., Bond, B. J., Cooper, C. E., Hinckley, T. M., . . . McCarthy, S. (2004). Canopy carbon gain and water use: analysis of old-growth conifers in the Pacific Northwest. *Ecosystems*, 7(5), 482-497.
- Wullschlegel, S. D. (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C<sub>3</sub> plants—a retrospective analysis of the A/C<sub>i</sub> curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany*, 44(5), 907-920.
- Yamori, W., Noguchi, K., Hikosaka, K. et Terashima, I. (2010). Phenotypic plasticity in photosynthetic temperature acclimation among crop species with different cold tolerances. *Plant physiology*, 152(1), 388-399.
- Yin, H. J., Liu, Q. et Lai, T. (2008). Warming effects on growth and physiology in the seedlings of the two conifers *Picea asperata* and *Abies faxoniana* under two contrasting light conditions. *Ecological research*, 23(2), 459-469.
- Zaehle, S. et Friend, A. (2010). Carbon and nitrogen cycle dynamics in the O-CN land surface model: 1. Model description, site-scale evaluation, and sensitivity to parameter estimates. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(1). doi: 10.1029/2009GB003521
- Zaehle, S., Sitch, S., Smith, B. et Hatterman, F. (2005). Effects of parameter uncertainties on the modeling of terrestrial biosphere dynamics. *Global Biogeochemical Cycles*, 19(3). doi: 10.1029/2004GB002395

## Annexe I

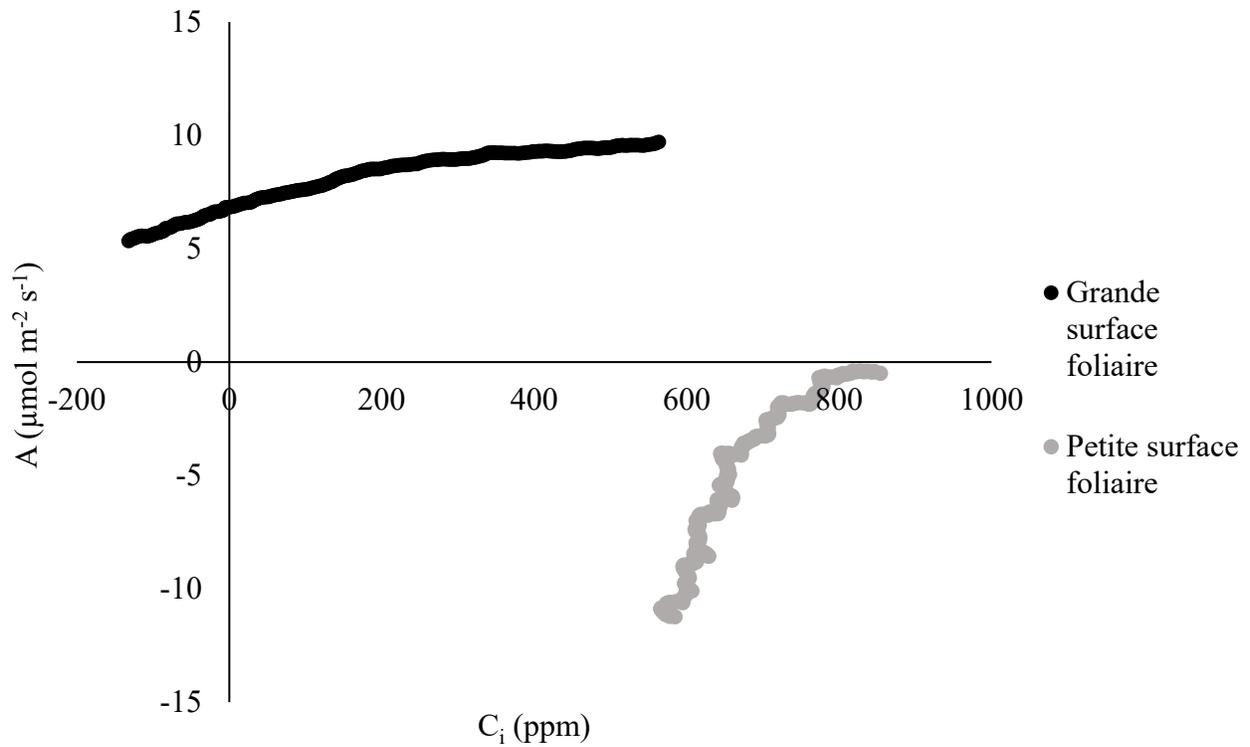


Figure 19 : Courbes RACiR d'un individu dont la surface foliaire des aiguilles échantillonnées est inférieure à  $4 \text{ cm}^2$  (ligne grise) et supérieure à  $7,43 \text{ cm}^2$  (ligne noire). La surface foliaire des individus est de  $3,18$  et  $11,65 \text{ cm}^2$  respectivement.