

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN OUTAOUAIS

CHANGEMENTS DE LA PHÉNOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT ET DES FONCTIONS DE  
LA CIME AU COURS DE L'ONTOGÉNIE CHEZ L'ÉRABLE À SUCRE (MARSH.)

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

ARTHUR DANNEELS

JUIN 2024

## REMERCIEMENTS

J'adresse mes sincères remerciements à tous les professeurs, les intervenants et toutes les personnes qui par leurs paroles, leurs écrits, leurs conseils et leurs critiques ont guidé mes réflexions et ont accepté de me rencontrer et de répondre à mes questions durant mes recherches. Je voudrais dans un premier temps remercier Sylvain pour sa bienveillance et pour avoir assuré la supervision de mon projet de recherche. Je remercie également Josué Bertolino et Cédric Egain pour leur gentillesse et pour les journées qu'ils ont consacrées à la logistique et au pilotage du drone lors de l'échantillonnage. Merci à Sergio Rossi pour ses conseils concernant la conception et la construction des dendromètres. Merci à Régis et Srdjan pour leur précieuse aide dans les laboratoires de l'ISFORT. Merci à Liane Nowell ainsi que l'ensemble de l'équipe scientifique de l'Institut Kenauk, qui ont accepté que j'établisse mon site d'échantillonnage dans le domaine de Kenauk. Enfin, je tiens à remercier les membres du jury pour le temps consacré à la lecture et à l'évaluation de ce travail.

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	II
LISTE DES FIGURES .....	V
LISTE DES TABLEAUX .....	VII
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	IX
RÉSUMÉ .....	X
ABSTRACT.....	XI
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 L'érable à sucre : une espèce capitale .....	1
1.2 L'ontogénie et son importance écologique.....	1
1.2.1 Caractérisation fonctionnelle des unités de croissance selon l'ontogénie .....	2
1.3 Lumière et compétition .....	4
1.4 La phénologie : .....	4
1.4.1 L'interaction ontogénie-phénologie sur la croissance et son importance .....	6
1.5 Objectifs .....	7
CHAPITRE 2 CHANGEMENTS DE LA PHÉNOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT ET DES FONCTIONS DE LA CIME AU COURS DE L'ONTOGÉNIE CHEZ L'ÉRABLE À SUCRE... 9	
2.1 Résumé .....	9
2.2 Introduction.....	11
2.3 Méthodologie.....	13
2.3.1 Suivi phénologique : .....	14
2.3.1.3 Élongation des unités de croissance.....	18
2.3.1 Mesures annuelles d'élongation et d'accroissement.....	21
2.3.2 Mesures morpho-anatomiques.....	21
2.3.3 Traitement de données et analyse.....	23
2.4 Résultats .....	27
2.4.1 Étude de la variation de la phénologie en fonction de l'ontogénie.....	28
2.4.2 Effets de l'ontogénie sur la croissance et sur les traits fonctionnels .....	32
2.5 Discussion :.....	44
2.5.1 Phénologie .....	44
2.5.2 Élongation des unités de croissance.....	46
CONCLUSION .....	54

ANNEXE A ÉLONGATION DES UNITÉS DE CROISSANCE DE LA CIME EN 2022 SELON LES STADES ONTOGÉNIQUES.....	56
ANNEXE B RÉSULTATS DU MODÈLE LINÉAIRE MIXTE PRÉSENTANT LA VARIATION DU LMA AVEC LES STADES ONTOGÉNIQUES EN TANT QU'EFFET FIXE .....	58
ANNEXE C VARIATION DU RAPPORT DE MASSE PETIOLE / FEUILLE EN FONCTION DU DHP.....	59
BIBLIOGRAPHIE .....	60

## LISTE DES FIGURES

- Figure 2.1 : Modèles logistiques ajustés de manière à représenter le bourgeonnement des différents stades ontogéniques étudiés en 2022. Le temps est représenté en jours juliens et les différents stades phénologiques sont décrits dans le tableau 2.1 ..... 28
- Figure 2.2 : Modèles logistiques ajustés de manière à représenter le processus de sénescence des feuilles pour les différents stades ontogéniques étudiés en 2022. Le temps est représenté en jours juliens et les différents stades phénologiques sont décrits dans le tableau 2.2..... 29
- Figure 2.3 : Représentation temporelle schématique des processus phénologiques majeurs ayant été observés lors de l'année 2022 pour chacun des stades ontogéniques étudiés. Les rectangles kaki représentent la période d'activité photosynthétique..... 30
- Figure 2.4 : Graphique représentant les variations des valeurs d'accroissements diamétraux de chaque stade ontogénique à hauteur de poitrine pour l'échantillonnage de septembre 2022 (session 8). Les valeurs de N représentent le nombre d'individus échantillonnés. La valeur moyenne de chaque stade ontogénique est représentée par un point blanc tandis que la valeur médiane est représentée par une barre horizontale en gras. .... 33
- Figure 2.5 : Graphique représentant les élongations annuelles moyennes des unités de croissance des individus de chaque stade ontogénique pendant le mois d'août 2022 (Session 7). Les valeurs de N représentent le nombre d'individus échantillonnés. La valeur moyenne de chaque stade ontogénique est représentée par un point blanc tandis que la valeur médiane est représentée par une barre horizontale en gras. .... 37
- Figure 2.6 : Représentation des valeurs moyennes de LMA (Leaf Mass per Area) par unité de croissance de chaque individu échantillonné à partir de juillet 2022 en fonction de leur valeur respective de diamètre à hauteur de poitrine (DHP)..... 38
- Figure 2.7 : Graphique reprenant la valeur des rapports entre la longueur des axes de croissance de 2022 (en m) sur leur masse (en g) pour les différents stades ontogéniques. Ces rapports ont été obtenus sur les échantillons récoltés à partir de juillet 2022 lorsque la période d'élongation des branches est terminée..... 39
- Figure 2.8 : Graphique reprenant la valeur des rapports entre la longueur des pétioles de la cime des individus échantillonnés en 2022 (en m) sur leur masse (en g). Ces rapports ont été obtenus sur les échantillons récoltés à partir de juillet 2022. La distribution de ces mesures est faite en fonction de la valeur du diamètre de tige/tronc de l'érable à hauteur de poitrine (DHP) duquel les axes de croissance sont issus. .... 40
- Figure 2.9 : Graphique reprenant la variabilité de l'indice de fraction de masse foliaire (LMF) selon les stades ontogéniques. Ce dernier se calcule en faisant le rapport entre la masse des feuilles (en g) sur la masse de l'unité de croissance (en g). Ces rapports ont été obtenus sur les échantillons récoltés à partir de juillet 2022 lorsque la période d'élongation des branches est terminée. La position de chaque point permet d'attribuer un rôle fonctionnel à chacun des axes

de croissance correspondants. La partie colorée limitée par la courbe bleue indique l'aire de distribution des individus échantillonnés. .... 42

Figure 4.1 : Graphiques des suivis de croissance primaire des branches des quatre stades ontogéniques au cours de l'année 2022. Les points de couleurs représentent les moyennes d'élongation par site. Les points blancs représentent les occurrences d'élongation. Les différentes courbes ont été obtenues à l'aide d'ajustements de courbes exponentielles à l'aide de la fonction nls du package « ggplot2 » sur base de l'équation  $y = a^{(b*x)} + c$ . .... 56

Figure 4.2 : Représentation des valeurs de rapport de masse de pétiole sur la masse de la feuille correspondante pour chaque individu échantillonné à partir de juillet 2022 en fonction de leur valeur respective de diamètre à hauteur de poitrine (DHP). Toutes les feuilles proviennent uniquement de la cime de l'individu. .... 59

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 2.1 : Descriptions et illustrations des différents stades phénologiques observés lors du processus de débourrement chez l'érable à sucre. ....	16
Tableau 2.2 : Descriptions des différents stades phénologiques observés par stade ontogénique lors du processus de sénescence des feuilles chez l'érable à sucre.....	16
Tableau 2.3 : Récapitulatif des différentes sessions d'échantillonnage et de leurs correspondances avec les semaines exactes ainsi qu'avec les événements phénologiques majeurs observables chez l'érable à sucre. ....	18
Tableau 2.4 : Description des correspondances entre les différents niveaux de l'échelle d'exposition à la lumière et leurs pourcentages respectifs d'exposition des feuilles les plus hautes d'un individu aux rayonnements lumineux directs.....	21
Tableau 2.5 : Tableau de résultats du modèle A (session 8): le modèle linéaire mixte comprenant la racine carrée accroissement diamétral comme valeur explicative, les stades ontogéniques comme effet fixe et le site d'échantillonnage comme valeur aléatoire. Tous les stades ontogéniques peuvent être comparés au sein d'un même modèle, car ce sous-jeu de données ne comprend qu'une seule session d'échantillonnage. ....	32
Tableau 2.6 : Tableau de résultats du modèle B : le modèle linéaire mixte réalisé comprenant le logarithme de l'élongation de l'unité de croissance comme valeur réponse et les stades ontogéniques juvénile et gaule comme effet fixe. La lumière et le site d'échantillonnage ont été sélectionnés en tant que valeur aléatoire. ....	34
Tableau 2.7 : Tableau de résultats du modèle C : le modèle linéaire mixte réalisé comprenant le logarithme de l'élongation de l'unité de croissance comme valeur réponse et les stades ontogéniques mature et vieux comme effet fixe. Le site d'échantillonnage et l'identité des individus ont été sélectionnés en tant que valeur aléatoire. ....	35
Tableau 2.8 : Tableau de résultats du modèle D (Session 7) : le modèle linéaire mixte réalisé comprenant les racines carrées des élongations annuelles des unités de croissance comme	

valeur réponse, les stades ontogéniques comme effet fixe et le site d'échantillonnage comme variable aléatoire.....	36
Tableau 2.9 : Compilation des résultats des modèles mixtes et des tests de comparaisons multiples pour les traits morpho-anatomiques mesurés pour chaque stade ontogénique. Ces données sont issues de la session 7 à l'exception des mesures d'accroissements diamétraux qui sont issues de la session 8. La valeur de p provient de la valeur de p du modèle mixte du stade en italique dans le tableau. ....	43
Tableau 4.1 a) et b) Résultats du modèle E : le modèle linéaire mixte présentant la variation des valeurs transformées du LMA (logarithme) avec les stades juvéniles et gaules en tant qu'effet fixe. Le tableau b représente les résultats du modèle F : le modèle linéaire mixte généralisé présentant la variation des valeurs de LMA en fonction des modèles mixtes avec les stades mature et vieux en tant qu'effet fixe.....	58

## **LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES**

LMA : Leaf Mass per Area

LMF : La Fraction de Masse Foliaire

UdC : Unité de croissance

## RÉSUMÉ

L'accès à la lumière est crucial pour la survie des plantes, mais il est souvent limité, représentant un défi majeur dans un contexte de compétition. Explorer l'espace environnant est un investissement visant à améliorer cet accès à la lumière. Les arbres, au cours de leur vie, doivent faire un compromis entre allouer des ressources à l'exploration de l'espace et exploiter immédiatement la lumière disponible. La croissance des érables à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) a été caractérisée au cours de leur développement ontogénique en utilisant une approche fonctionnelle basée sur ce compromis d'allocation. L'analyse des traits morphologiques des unités de croissance de la cime décrit le lien existant entre les changements architecturaux et fonctionnels de ces structures au cours du développement ontogénique. La récolte des branches de la cime de vieux érables l'aide de drone a permis de fournir de nouvelles données autrefois difficiles d'accès. Ces analyses fonctionnelles ont permis de confirmer que les juvéniles et les gaules favorisent une stratégie d'exploration de l'espace environnant dans un contexte de compétition pour la lumière. En revanche, une diminution significative d'élongation des unités de croissance de leur cime ( $p=0.045$ ) a été observée entre les érables matures ( $20\text{cm} < \text{DHP} < 40\text{cm}$ ) et les vieux érables ( $\text{DHP} > 40\text{cm}$ ). Ces résultats confirment le phénomène de dérive et montrent qu'au travers de cette baisse de croissance, les érables matures et vieux privilégient une stratégie d'exploitation de la lumière de plus en plus marquée. Il est probable que cette diminution d'élongation leur permette de progressivement minimiser leur gain annuel en biomasse dont les besoins métaboliques représentent un puit énergétique conséquent. De plus, un lien possible entre les contraintes hydriques et la morphologie des unités de croissance des érables adultes est abordé.

Par ailleurs, des tendances aux changements et aux décalages temporels majeurs d'événements phénologiques ont été caractérisées au cours du développement ontogénique. Une tendance au décalage temporel progressif entre les périodes d'accroissement diamétral et d'élongation des unités de croissance en fonction du développement ontogénique a été mise en évidence dans le cadre de ce travail. Ces résultats soulignent l'importance de la prise en compte des facteurs phénologiques pour une compréhension approfondie des flux annuels de carbone des arbres mais également dans l'étude de la réaction des érables à sucre en situation de stress. Cette thématique revêt une importance particulière dans le contexte actuel de changements globaux.

Mots clés : *Acer saccharum* · Phénologie · ontogénie · ontologie · exploration · exploitation · élongation.

## ABSTRACT

Access to light is crucial for plant survival, but it is often limited, representing a major challenge in a competitive context. Exploring the surrounding space is an investment aimed at improving this access to light. Trees, during their life, must make a trade-off between allocating resources to space exploration and immediately exploiting available light. The growth of sugar maples (*Acer saccharum* Marsh.) was characterized during their ontogenetic development using a functional approach based on this allocation trade-off. The analysis of the morphological traits of the crown growth units describes the link between the architectural and functional changes of these structures during ontogenetic development. Harvesting branches from the tops of old maple trees using a drone has provided new data that was previously difficult to access. These functional analyzes made it possible to confirm that juveniles and saplings favor a strategy of exploring the surrounding space in a context of competition for light. On the other hand, a significant reduction in elongation of the growth units of their crown ( $p=0.045$ ) was observed between mature maples ( $20\text{cm}<\text{DBH}<40\text{cm}$ ) and old maples ( $\text{DBH}>40\text{cm}$ ). These results confirm the drift phenomenon and show that through this decline in growth, mature and old maples favor an increasingly marked strategy of exploiting light. It is likely that this reduction in elongation allows them to gradually minimize their annual gain in biomass, the metabolic needs of which represent a significant energetic sink. In addition, a possible link between water constraints and the morphology of adult maple growth units is discussed.

Furthermore, trends towards changes and major temporal shifts of phenological events have been characterized during ontogenetic development. A tendency towards a progressive temporal shift between the periods of diametrical increase and elongation of growth units as a function of ontogenetic development was highlighted in the context of this work. These results underline the importance of considering phenological factors for an in-depth understanding of the annual carbon fluxes of trees but also in the study of the reaction of sugar maples in stress situations. This theme is of particular importance in the current context of global changes.

Keywords: *Acer saccharum* · Phenology · ontogeny · ontology · exploration · exploitation · elongation.

# CHAPITRE 1

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### 1.1 L'érable à sucre : une espèce capitale

L'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) est une espèce de feuillus endémique des régions tempérées de l'est de l'Amérique du Nord. Cette espèce est considérée comme étant une espèce dominante de fin de succession de cette région en vertu de sa tolérance aux milieux ombragés qui lui permet de croître dans des milieux forestiers fermés et ce sur beaucoup de substrats différents. Cette espèce occupe des rôles écologiques importants au sein de son écosystème. Sa présence favorise de hauts taux de nitrates dans le sol, fournit une litière riche en nutriments et favorise la présence de communautés diversifiées (Bishop *et al.*, 2015 ; Lovett et Mitchell, 2004).

Par ailleurs, l'érable à sucre est une espèce à haute importance économique. Cette espèce nous rend divers services écosystémiques. L'essence de son bois est valorisée dans l'industrie forestière en raison de sa solidité et de sa grande capacité calorifique. D'autre part, l'acériculture est à ce jour la plus importante des industries alimentaires exploitant les ressources de forêts tempérées à des fins alimentaires (Farrell, 2013). Le Canada se classe au premier rang mondial des exportateurs de produits de l'érable. En 2019, la production canadienne représentait environ 50 millions de litres de sirop d'érable et un chiffre de vente de produits de l'érable avoisinant les 517,5 millions de dollars canadiens (Agriculture et Agroalimentaire Canada, 2017). Le Québec a produit 75% du sirop d'érable mondial en 2019, et génère actuellement plus de 11 300 emplois dans ce secteur (Agriculture et Agroalimentaire Canada, 2017 ; PPAQ, 2021).

### 1.2 L'ontogénie et son importance écologique

L'ontogénie est le nom donné au processus marqué par les changements physiologiques, morphologiques et fonctionnels d'un individu depuis la naissance d'un individu jusqu'à sa mort (Smirnova *et al.*, 1999). Chaque arbre est amené à passer par différents stades développementaux dont les plus caractéristiques sont appelés des stades ontogéniques (Barton et Koricheva, 2010). Les semis, les gaules, les perches et les arbres matures sont les stades ontogéniques les plus couramment utilisés.

### 1.2.1 Caractérisation fonctionnelle des unités de croissance selon l'ontogénie

La plasticité phénotypique peut être définie comme la capacité d'un individu à exprimer différents phénotypes en fonction de l'environnement dans lequel il se situe (Gratani, 2014 ; Schlichting, 1986). L'érable à sucre présente une importante plasticité phénotypique, notamment concernant sa croissance (Beaudet & Messier, 1998; Copenheaver et al., 2020). L'état de développement ontogénique joue un rôle important sur la plasticité de ce trait (Wright et McConnaughay, 2002). Il est donc important que les comparaisons et interprétations de croissance entre différents individus soient faites sous le prisme de l'ontogénie et de ses changements. Dans le cas contraire, les conclusions tirées à ce propos peuvent mener à de mauvaises interprétations à propos de l'effet de l'environnement sur le développement et la croissance de l'érable à sucre (Coleman *et al.*, 1994 ; Wright et McConnaughay, 2002).

Le caractère itératif de la structure de l'arbre induit une complexification progressive de celle-ci. De plus, les caractéristiques morphologiques et fonctionnelles telles que le taux de ramification, l'élongation et la capacité photosynthétique des feuilles se trouvant sur ces nouvelles unités de croissance varient en fonction du développement ontogénique de l'arbre (Barthélémy et Caraglio, 2007 ; Nock *et al.*, 2008 ; Thomas, 2010). Ces deux caractéristiques sont liées, car la morphologie des nouvelles unités de croissance tend à optimiser au mieux les traits répondant aux besoins fonctionnels de l'individu (Lecigne *et al.*, 2022). L'architecture de ces unités est régie par un compromis entre le besoin d'explorer l'espace environnant en allouant des ressources énergétiques à leur élongation et le besoin d'exploiter la lumière afin d'accumuler directement des ressources énergétiques à l'aide de la photosynthèse. Une exploitation élevée de la lumière est typiquement caractérisée par un nombre élevé de feuilles larges et épaisses supportées par une unité de croissance courte (Taugourdeau *et al.*, 2019).

Chez l'érable à sucre, les semis et gaules sont marqués par des épisodes de faible croissance entrecoupés par des épisodes de croissance plus importants en réponse à des changements d'accès à la lumière liés à des ouvertures de la canopée en milieu forestier (Canham, 1985). Les semis favorisent majoritairement une exploitation de la lumière au détriment d'une forte croissance afin d'éventuellement accroître leurs réserves énergétiques. Cette stratégie est privilégiée en raison de

leur accès réduit à la lumière couplée aux faibles stocks de ressources énergétiques accumulés (Hartmann *et al.*, 2018).

Une importante hausse du taux de ramification et de l'allocation à la croissance est observée chez les gaules et les perches, lorsqu'un tel investissement énergétique est envisageable (Taugourdeau *et al.*, 2019). Une étude rapporte que l'accroissement diamétral des gaules était soumis à une importante variation liée à différentes expositions des arbres à la lumière. Des accroissements radiaux de gaules variant entre 0,05 mm/an et 1,01 mm/an y ont été observés (Canham, 1985).

Par ailleurs, une étude indique que la capacité photosynthétique des feuilles d'érable à sucre est maximale pour les gaules et les perches et est amenée à progressivement baisser. Ces résultats ont permis de démontrer que ces stades ontogéniques ont une capacité photosynthétique plus élevée que les arbres plus âgés, mais que cette capacité diminue à mesure que les arbres atteignent leur taille adulte. Cependant, la raison de ce pic relative à ce trait n'est pas complètement claire. Le coût élevé lié à l'acclimatation des feuilles à la pleine lumière chez une espèce tolérante à l'ombre comme l'érable à sucre pourrait être une des causes de cette observation (Thomas, 2010).

De manière générale, une tendance à la diminution progressive de la production de branches primaires et de la longueur des unités de croissance est observée chez les arbres matures (Groover, 2017 ; Ryan et Yoder, 1997). Concernant l'érable à sucre, la fin de son développement ontogénique est marquée par une simplification structurelle des unités de croissance, car le coût lié à l'accumulation de tissus non photosynthétiques représente un puits de carbone considérable (Givnish 1988, Delagrange *et al.* 2004). En effet, ceux-ci allouent une part importante de leurs ressources énergétiques à la croissance radiale. Cela leur permet de renforcer la structure permettant de soutenir l'ensemble des branches de l'arbre. Le taux de croissance radiale est également amené à diminuer en fin de développement ontogénique (Marsh *et al.*, 1990).

Au cours de leur développement ontogénique, le pourcentage de biomasse foliaire sur la biomasse totale des érables à sucre est amené à baisser tandis que celui de la tige (tronc) et des racines a tendance à augmenter (Delagrange *et al.* 2004, Niinemets, 2010). La capacité et la quantité potentielle de stockage de ressources énergétiques sont donc également amenées à croître (Hoch *et*

*al.*, 2003 ; Körner, 2003). L'ensemble de ces caractéristiques confèrent ainsi aux arbres matures une plus grande résilience énergétique contrairement aux jeunes arbres, également caractérisés par une grande dépendance à l'usage immédiat des assimilats de la photosynthèse (Niinemets, 2010).

### 1.3 Lumière et compétition

L'accès des plantes à la lumière représente un facteur clé pour la croissance, et ce tout au long du développement ontogénique de l'érable à sucre. En effet, une variation de l'accès à la lumière entraîne une acclimatation morphologique des feuilles mais également des branches des arbres (Sipe, T. W. et Bazzaz, 1994). Une étude révèle que la lumière était le principal facteur limitant la croissance de jeunes arbres sur des sols riches (Ricard *et al.*, 2003). En effet, cet accès est limité et est étroitement lié avec la quantité potentielle de ressources énergétiques que la plante est capable d'emmagasiner grâce à la photosynthèse.

En réponse au caractère limité de cette ressource, la compétition pour l'accès à la lumière stimule la croissance de l'arbre et influence la structure de ses branches afin d'augmenter son exploitation (Brisson, 2001 ; Martin-Ducup *et al.*, 2016). En effet, un environnement avec une compétition pour l'accès à la lumière plus forte induit le maintien d'une forte dominance apicale pour stimuler la croissance verticale tandis qu'un plus accès important à la lumière favorise une croissance horizontale afin d'en maximiser la capture (Bonser et Aarssen, 1994). De plus, une étude a montré que l'allocation à la croissance des gaules changeait en fonction de la quantité de lumière disponible dans ce contexte de compétition (Ricard *et al.*, 2003).

### 1.4 La phénologie :

La phénologie des plantes est l'étude des patrons temporels périodiques regroupant les événements de développement et de croissance de la plante (Piao *et al.*, 2019). L'échelle temporelle annuelle est privilégiée en botanique, car des événements cycliques majeurs tels que la croissance et la période active de la photosynthèse chez les feuillus sont liés à la saisonnalité.

Concernant l'érable à sucre, les événements phénologiques les plus étudiés sont les périodes de coulée de sève au printemps et le débourrement. Compte tenu de l'importante aire de répartition de cette espèce, un décalage temporel de ces différents événements phénologiques est observé entre les érables à sucre provenant de populations adaptées à différentes conditions climatiques (Ren *et al.*, 2021). De plus, l'importante variabilité génétique de cette espèce et sa plasticité phénotypique contribuent également à des décalages temporels de leur développement phénologique (Guo *et al.*, 2023 ; Zeng *et al.*, 2022).

Outre l'influence de facteurs génétiques, l'accumulation de basses températures automnales et hivernales, la photopériode ainsi que la hausse des températures printanières représentent les principaux facteurs responsables du débourrement (Buttò *et al.*, 2021 ; Guo *et al.*, 2023). Cet événement représente une période clé dans le développement phénologique de cette espèce, car la période de débourrement au printemps engendre une baisse de la résistance au froid des bourgeons, les rendant vulnérables au gel (Zeng *et al.*, 2022). Les éventuels dommages subis par les feuilles en développement exposées aux gels tardifs sont associés à une baisse de croissance et à une hausse de la mortalité des individus (Vanoni *et al.*, 2016).

La période de croissance primaire annuelle de la partie aérienne de l'érable à sucre est plus petite comparée à celle de plantes qui ne tolèrent pas les milieux ombragés : elle prend fin vers la mi-juillet alors qu'elle peut se prolonger jusqu'à l'abscission des feuilles en automne chez d'autres espèces d'arbres sympatriques. Cette différence s'explique notamment par une allocation en carbone plus importante vers les organes de réserves au détriment de la croissance (Gaucher *et al.*, 2005).

Une étude menée en 1949 à Indianapolis à propos de la phénologie de l'élongation et de l'accroissement radial de l'érable à sucre rapporte que l'élongation a commencé mi-avril et s'est poursuivie pendant environ sept semaines, tandis que l'accroissement radial a commencé à partir du dix juin et a pris fin le vingt-cinq août, soit pendant onze semaines (Reimer, 1949).

La sénescence des feuilles marque la fin de la période active de photosynthèse de l'individu. L'étude de ce processus n'est pas abondamment documentée, car cet événement est plus difficile

à observer et à quantifier que le débourrement. De plus, l'identification de facteurs environnementaux déclenchant la sénescence des feuilles est complexe et n'est pas totalement définie (Keenan et Richardson, 2015). Il est rapporté que la température, la quantité de précipitation, la photopériode ainsi que la date du débourrement exercent des influences sur la date de sénescence des feuilles. (Archetti *et al.*, 2013 ; Keenan et Richardson, 2015 ; Körner et Basler, 2010 ; Xie *et al.*, 2018). De plus, il a été rapporté que l'augmentation de la productivité saisonnière des arbres de forêts tempérées influence la précocité de la sénescence automnale de leurs feuilles (Zani *et al.*, 2020). Un décalage de cet événement influence la productivité saisonnière en influençant la quantité de carbone assimilé ainsi que la durée de la période de croissance de l'érable à sucre (Norby *et al.*, 2003 ; Zani *et al.*, 2020).

#### 1.4.1 L'interaction ontogénie-phénologie sur la croissance et son importance

L'étude de la phénologie de la croissance de l'érable à sucre est un sujet étudié, mais dont les résultats sont souvent relatifs à un stade défini de cette espèce et le plus souvent aux stades juvéniles. Les informations disponibles à ce sujet sont dispersées parmi différentes publications et à ma connaissance, aucune ne touche à l'interaction phénologie-ontogénie du développement. De plus, étant donné que ces différentes observations ont eu lieu à des endroits géographiquement éloignés, il est difficile de pouvoir comparer leurs résultats d'un point de vue temporel.

Cependant, il a été rapporté que le débourrement et la croissance des jeunes érables ont lieu avec une légère avance par rapport aux autres stades ontogéniques (Augspurger et Bartlett, 2003). Cette avance leur permet de déployer leurs feuilles plus rapidement et de synthétiser la majeure partie de leurs ressources énergétiques de l'année avant que les feuilles de la canopée ne leur fassent de l'ombre (Augspurger *et al.*, 2005). Malheureusement, il n'existe aucune étude détaillée s'attardant sur l'identification d'autres décalages ontogéniques en ce qui concerne la croissance primaire ou secondaire.

Cette étude consiste à décrire et à mettre en relation les modifications architecturales et fonctionnelles de la cime de l'érable à sucre tout au long de son développement ontogénique. Le second objectif consiste à décrire et à approfondir la connaissance à propos des changements

temporels majeurs concernant les principaux événements phénologiques ayant lieu au cours du développement ontogénique de l'érable à sucre. Le débourrement, l'élongation des unités de croissance, la croissance radiale ainsi que la sénescence des feuilles ont été considérés. L'étude de l'interaction phénologie-ontogénie est capitale dans l'étude de la prédiction de la résilience des populations d'érables à sucre face à un stress environnemental. Étant donné que des décalages de développement phénologique peuvent avoir lieu en fonction du développement ontogénique, un potentiel stress est susceptible de ne pas affecter les individus de la même manière suivant leur développement ontogénique (Cavender-bares et Bazzaz, 2000 ; Niinemets, 2010). Davantage d'informations à propos de l'interaction de ces deux facteurs s'avèreraient être également utiles dans le cadre d'études sur la résilience des érablières dans un contexte de changements globaux.

## 1.5 Objectifs

L'objectif premier de cette étude est de caractériser les différents événements phénologiques de la partie aérienne de l'érable à sucre en fonction de son développement ontogénique. Cette caractérisation se base sur l'étude de suivis temporels du débourrement, de l'élongation des unités de croissance, de la croissance radiale et de la sénescence des feuilles auprès de quatre stades ontogéniques contrastés. Cela permettra d'obtenir une vision globale à propos du développement phénologique sur une année de croissance à l'échelle d'une population naturelle d'érables à sucre.

Le deuxième objectif est d'établir un lien entre le développement ontogénique et la variation de différents traits associés aux fonctions d'exploration dans l'espace et d'exploitation de la lumière. Ce travail de caractérisation a pour but de mieux comprendre comment l'ontogénie de l'érable à sucre influence l'allocation de ressources à la croissance radiale et à l'élongation des branches. Enfin, ce travail contribuera à l'élargissement de la compréhension des unités de croissance d'un point de vue fonctionnel, énergétique et structurel.

Bien que très observationnel, ce travail se base sur les 2 hypothèses suivantes :

- H1 : Un décalage temporel progressif entre les périodes de croissance radiale et d'élongation des unités de croissance a lieu en fonction du développement ontogénique. Cette hypothèse repose sur l'idée que la séparation temporelle de ces deux périodes de

croissance permet un certain amortissement de leurs coûts énergétiques, car ceux-ci s'avérant être de plus en plus élevés au cours du développement ontogénique.

- H2 : La fonction d'exploration de l'espace est privilégiée dans les stades ontogéniques plus jeunes, tandis que la fonction d'exploitation de la lumière est favorisée dans les stades plus avancés. Cette hypothèse repose sur l'idée que les stades jeunes compétitionnent pour la lumière, tandis que les stades plus vieux doivent subvenir aux besoins énergétiques de leur masse croissante de tissus non photosynthétiques.

## CHAPITRE 2

### CHANGEMENTS DE LA PHÉNOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT ET DES FONCTIONS DE LA CIME AU COURS DE L'ONTOGÉNIE CHEZ L'ÉRABLE À SUCRE (MARSH.)

#### 2.1 Résumé

L'accès à la lumière est crucial pour la survie des plantes, mais il est souvent limité, représentant un défi majeur dans un contexte de compétition. Explorer l'espace environnant est un investissement visant à améliorer cet accès à la lumière. Les arbres, au cours de leur vie, doivent faire un compromis entre allouer des ressources à l'exploration de l'espace et exploiter immédiatement la lumière disponible. La croissance des érables à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) a été caractérisée au cours de leur développement ontogénique en utilisant une approche fonctionnelle basée sur ce compromis d'allocation. L'analyse des traits morphologiques des unités de croissance de la cime décrit le lien existant entre les changements architecturaux et fonctionnels de ces structures au cours du développement ontogénique. La récolte des branches de la cime de vieux érables l'aide de drone a permis de fournir de nouvelles données autrefois difficiles d'accès. Ces analyses fonctionnelles ont permis de confirmer que les juvéniles et les gaules favorisent une stratégie d'exploration de l'espace environnant dans un contexte de compétition pour la lumière. En revanche, une diminution significative d'élongation des unités de croissance de leur cime ( $p=0.045$ ) a été observée entre les érables matures ( $20\text{cm} < \text{DHP} < 40\text{cm}$ ) et les vieux érables ( $\text{DHP} > 40\text{cm}$ ). Ces résultats confirment le phénomène de dérive et montrent qu'au travers de cette baisse de croissance, les érables matures et vieux privilégient une stratégie d'exploitation de la lumière de plus en plus marquée. Il est probable que cette diminution d'élongation leur permette de progressivement minimiser leur gain annuel en biomasse dont les besoins métaboliques représentent un puit énergétique conséquent. De plus, un lien possible entre les contraintes hydriques et la morphologie des unités de croissance des érables adultes est abordé.

Par ailleurs, des tendances aux changements et aux décalages temporels majeurs d'événements phénologiques ont été caractérisées au cours du développement ontogénique. Une tendance au décalage temporel progressif entre les périodes d'accroissement diamétral et d'élongation des

unités de croissance en fonction du développement ontogénique a été mis en évidence dans le cadre de ce travail. Ces résultats soulignent l'importance de la prise en compte des facteurs phénologiques pour une compréhension approfondie des flux annuels de carbone des arbres mais également dans l'étude de la réaction des érables à sucre en situation de stress. Cette thématique revêt une importance particulière dans le contexte actuel de changements globaux.

## 2.2 Introduction

Le caractère itératif de la structure de l'arbre induit une complexification progressive de celle-ci. De plus, les caractéristiques morphologiques et fonctionnelles telles que le taux de ramification, l'élongation et la capacité photosynthétique des feuilles se trouvant sur ces nouvelles unités de croissance varient en fonction du développement ontogénique de l'arbre (Barthélémy et Caraglio, 2007 ; Nock *et al.*, 2008 ; Thomas, 2010). Ces deux caractéristiques sont liées, car la morphologie des nouvelles unités de croissance tend à optimiser au mieux les traits répondant aux besoins fonctionnels de l'individu (Lecigne *et al.*, 2022). L'architecture de ces unités est régie par un compromis entre le besoin d'explorer l'espace environnant en allouant des ressources énergétiques à leur élongation et le besoin d'exploiter la lumière afin d'accumuler directement des ressources énergétiques à l'aide de la photosynthèse. Une exploitation élevée de la lumière est typiquement caractérisée par un nombre élevé de feuilles larges et épaisses supportées par une unité de croissance courte (Taugourdeau *et al.*, 2019).

L'érable à sucre présente une importante plasticité phénotypique, notamment concernant sa croissance (Beudet et Messier, 1998 ; Copenheaver *et al.*, 2020 ; Steingraeber, 1982). L'état de développement ontogénique joue un rôle important sur la plasticité de ce trait (Wright et McConnaughay, 2002). Il est donc important que les comparaisons et interprétations de croissance entre différents individus soient faites sous le prisme de l'ontogénie et de ses changements. Dans le cas contraire, les conclusions tirées à ce propos peuvent mener à de mauvaises interprétations à propos de l'effet de l'environnement sur le développement et la croissance de l'érable à sucre (Coleman *et al.*, 1994 ; Wright et McConnaughay, 2002).

Chez l'érable à sucre, les semis et gaules sont marqués par des épisodes de faible croissance entrecoupés par des épisodes de croissance plus importants en réponse à des changements d'accès à la lumière liés à des ouvertures de la canopée en milieu forestier (Canham, 1985). Les semis favorisent majoritairement une exploitation de la lumière au détriment d'une forte croissance afin d'éventuellement accroître leurs réserves énergétiques. Cette stratégie est privilégiée en raison de leur accès réduit à la lumière couplée aux faibles stocks de ressources énergétiques accumulés (Hartmann *et al.*, 2018).

C'est au stade de gaule et de perche qu'ont lieu d'importants changements morphologiques et physiologiques. Les valeurs maximales des taux de ramification et de l'allocation à la croissance de la cime ont lieu à ces stades ontogéniques, lorsqu'un tel investissement énergétique est envisageable (Taugourdeau *et al.*, 2019). De plus, une autre étude indique que la capacité photosynthétique des feuilles d'érable à sucre suit la même tendance. Ces derniers résultats ont permis de démontrer que ces stades ontogéniques ont une capacité photosynthétique plus élevée que les arbres plus âgés et que cette capacité diminue à mesure que les arbres atteignent leur taille adulte. Cependant, les raisons expliquant un tel pic pour ce trait ne sont pas complètement claires. La taille de l'individu et le coût élevé lié à l'acclimatation des feuilles à la pleine lumière chez une espèce tolérante à l'ombre comme l'érable à sucre pourraient en faire partie (Thomas, 2010).

L'étude de la phénologie de la croissance de l'érable à sucre est un sujet étudié, mais dont les résultats sont souvent relatifs à un stade défini de cette espèce et le plus souvent aux stades juvéniles. Les informations disponibles à ce sujet sont dispersées parmi différentes publications et à ma connaissance, aucune ne touche à l'interaction phénologie-ontogénie du développement. De plus, étant donné que ces différentes observations ont eu lieu à des endroits géographiquement éloignés, il est difficile de pouvoir comparer leurs résultats d'un point de vue temporel.

Compte tenu de l'importante aire de répartition de cette espèce, un décalage temporel des événements phénologiques tels que la coulée et le débourrement est observé auprès des érables à sucre provenant de populations adaptées à différentes conditions climatiques (Ren *et al.*, 2021). De plus, l'importante variabilité génétique de cette espèce et sa plasticité phénotypique contribuent également à des décalages temporels de leur développement phénologique (Guo *et al.*, 2023 ; Zeng *et al.*, 2022). Par exemple, l'identification de facteurs environnementaux déclenchant la sénescence des feuilles n'est pas totalement définie (Keenan et Richardson, 2015). Il est rapporté que la température, la quantité de précipitation, la photopériode ainsi que la date de du débourrement exercent des influences sur la date de sénescence des feuilles. (Archetti *et al.*, 2013 ; Keenan et Richardson, 2015 ; Körner et Basler, 2010 ; Xie *et al.*, 2018). Cependant, un décalage de cet événement influence la quantité de carbone assimilé ainsi que la durée de la période de croissance de l'érable à sucre (Norby *et al.*, 2003).

Par ailleurs, le débourrement représente une période clé dans le développement phénologique de cette espèce, car la période de débourrement au printemps engendre une baisse de la résistance au froid des bourgeons, les rendant vulnérables au gel (Zeng *et al.*, 2022). Les éventuels dommages subis par les feuilles en développement exposées aux gels tardifs sont associés à une baisse de croissance et à une hausse de la mortalité des individus (Vanoni *et al.*, 2016). Il a été rapporté que le débourrement et la croissance des jeunes érables ont lieu avec une légère avance par rapport aux autres stades ontogéniques (Augspurger et Bartlett, 2003). Cette avance leur permet de déployer leurs feuilles plus rapidement et de synthétiser la majeure partie de leurs ressources énergétiques de l'année avant que les feuilles de la canopée ne leur fassent de l'ombre (Augspurger *et al.*, 2005). Malheureusement, il n'existe aucune étude détaillée s'attardant à l'identification d'autres décalages ontogéniques en ce qui concerne la croissance primaire ou secondaire.

Le premier objectif consiste à décrire et approfondir la connaissance à propos des changements temporels majeurs concernant les principaux événements phénologiques ayant lieu au cours du développement ontogénique de l'érable à sucre. Le débourrement, l'élongation des unités de croissance, la croissance radiale ainsi que la sénescence des feuilles ont été considérés. Le second objectif de ce travail consiste à décrire et à mettre en relation les modifications architecturales et fonctionnelles de la cime de l'érable à sucre tout au long de son développement ontogénique.

L'étude de l'interaction phénologie-ontogénie est capitale dans l'étude de la prédiction de la résilience des populations d'érables à sucre face à un stress environnemental. Étant donné que des décalages de développement phénologique peuvent avoir lieu en fonction du développement ontogénique, un potentiel stress est susceptible de ne pas affecter les individus de la même manière suivant leur développement ontogénique (Cavender-bares et Bazzaz, 2000 ; Niinemets, 2010). Davantage d'informations à propos de l'interaction de ces deux facteurs s'avèreraient être également informatives dans le cadre d'études sur la résilience des érablières dans un contexte de changements globaux.

### 2.3 Méthodologie

Afin d'obtenir les données nécessaires à l'élaboration de ce travail, deux sites forestiers ont été sélectionnés pour y réaliser les mêmes séries de mesures et d'observations. Échantillonner des

érables sur deux sites différents permet de minimiser l'influence possible d'un effet site sur les résultats obtenus.

Le premier site se situe dans une érablière mixte du domaine de Kenauk Nature en Outaouais au Québec. Il se situe entre la marina de Kenauk et le lac Fawn (45.786956 N, 74.790247 O). Des coupes par bandes ont été entreprises il y a 30 ans sur une partie de ce site. La forte présence de semis et de gaules d'érables à sucre sur ces anciennes coupes par bandes indique leur repeuplement progressif. Un quart du site se trouve sur une pente d'environ dix pour cent exposée à l'Est-Sud-Est.

Le second site est une érablière pas ou peu aménagée qui se situe à Ripon à proximité de la chute du Diable (45.801160 N, 75.084906 O). La strate arborée est largement dominée par l'érable à sucre sur ce site. Celui-ci se situe sur un sol relativement plat.

Dans le but de caractériser l'influence des facteurs ontogéniques sur la croissance de l'érable à sucre, quatre stades ontogéniques ont été déterminés sur base du diamètre à hauteur de poitrine (DHP) des individus : les juvéniles ( $DHP < 2$  cm), les gaules ( $2 \text{ cm} < DHP < 12$  cm), les arbres matures ( $20 \text{ cm} < DHP < 40$  cm) et les vieux arbres ( $DHP > 40$  cm).

La sélection des individus à échantillonner au cours de l'année a été faite sur base de trois critères : une bonne vigueur, une exposition à la lumière similaire par stade ontogénique et des valeurs de DHP aussi variées que possible au sein d'un même stade ontogénique. Pour chaque site, cinquante-quatre juvéniles, cinquante-quatre gaules, six arbres matures et six vieux arbres ont été sélectionnés sur base de ces critères. Ceux-ci ont été marqués et une identification unique leur a été attribuée.

### 2.3.1 Suivi phénologique :

Parmi les individus marqués, six individus de chaque stade ontogénique ( $n=6$ ) ont été choisis sur chaque site pour réaliser un suivi phénologique entre le mois d'octobre 2022 et le mois d'octobre 2023. Ce suivi phénologique consiste d'une part à mesurer périodiquement l'élongation des unités de croissance, l'accroissement diamétral des arbres et d'autre part à suivre le débourrement ainsi que le développement et la sénescence des feuilles pour chacun des stades ontogéniques.

### 2.3.1.1 Débourrement et sénescence des feuilles

Les six individus de chaque stade ontogénique ont été observés à l'aide d'une longue vue pour les individus les plus grands, à une fréquence variant entre une et trois semaines dépendamment de la vitesse des changements phénologiques à observer. Il n'y a pas eu de relevé de phénologie pendant la période de dormance, car aucune manifestation physique d'un changement phénologique n'a été observé à ce moment de l'année.

Pour suivre et analyser le développement des feuilles et le processus de sénescence au cours du temps, des stades phénologiques numérotés ont été déterminés sur base de critères morphologiques décrits dans les tableau 2.1 et tableau 2.2 ci-dessous. Des modèles logistiques du débourrement et du processus de sénescence ont ensuite été dressés afin de pouvoir comparer les différences temporelles entre les différents stades ontogéniques. Ces modèles logistiques ont été ajustés séparément pour chaque stade en utilisant la fonction `drm` (fonction LL2.5) de la bibliothèque `drc`. Les modèles ajustés ont été utilisés pour prédire les valeurs de débourrement sur une plage de jours juliens. Les résultats prédits ont été visualisés à l'aide de la fonction `ggplot2`, permettant une comparaison claire des courbes logistiques entre les différents stades ontogéniques.

Afin de déterminer si les résultats des modèles logistiques relatifs au débourrement diffèrent significativement entre les stades ontogéniques, une analyse de variance (ANOVA) à un facteur a été réalisée. La même analyse a été effectuée sur les modèles logistiques relatifs à la sénescence des feuilles.

Tableau 2.1 : Descriptions et illustrations des différents stades phénologiques observés lors du processus de débourrement chez l'érable à sucre.

Stade phénologique	Description du stade phénologique	Photographie
1	Le bourgeon est fermé, pointu voire légèrement gonflé	
2	Les écailles protectrices du bourgeon se séparent et le bourgeon est gonflé	
3	Le bourgeon est ouvert, la couleur verte des feuilles est visible mais celles-ci sont repliées sur elles-mêmes	
4	Les feuilles commencent à s'ouvrir, sont flétries et légèrement pendantes	
5	Les jeunes feuilles sont ouvertes	

Tableau 2.2 : Descriptions des différents stades phénologiques observés par stade ontogénique lors du processus de sénescence des feuilles chez l'érable à sucre.

Stade ontogénique	Stade phénologique	Description des stades phénologiques	Pourcentage du feuillage de couleur verte
Juvéniles et gaules	5	Le feuillage est vert, des petites taches jaunâtres peuvent être visibles	90
	4	La majorité du feuillage est verte avec de petites taches brunes	80
	3	Les zones situées près des nervures sont vertes, le reste du limbe est jaune	50
	2	Perte de quelques feuilles. Les feuilles sont brunes, avec quelques zones encore verdâtres	30
	1	Les feuilles sont entièrement jaunes / orange / brunes ou sont toutes tombées	0
Arbres matures et vieux	5	Le feuillage est vert, des petites taches jaunâtres peuvent être visibles	90
	4	La majorité du feuillage est verte avec quelques feuilles jaunes, orange ou brunes	80
	3	Les feuilles sont jaunes et vertes	50
	2	Perte la partie inférieure du feuillage, la majorité des feuilles restantes sont orange avec quelques feuilles vertes	30
	1	Les feuilles restantes sont complètement jaunes / orange ou sont toutes tombées	0

### 2.3.1.2 Accroissement radial

Concernant le suivi phénologique de l'accroissement radial des gaules, arbres matures et vieux, le suivi phénologique a été réalisé à l'aide de neuf dendromètres construits manuellement avec des potentiomètres linéaires (modèle LMTIS de la marque OPKON) fixés à hauteur de poitrine des arbres. Les dendromètres ont été posés sur trois individus de chacun de ces stades ontogéniques. Les données récoltées ont été enregistrées à un intervalle de deux heures entre le 25 juin et le 10 novembre 2022 à l'aide d'enregistreurs de données (modèle UX120-006M de la marque HOBO) fixés sur les arbres dans des boîtiers hermétiques. Les variations de potentiels électriques

enregistrées pendant cette période ont ensuite servi à déterminer la période d'activité de l'accroissement radial pour les stades ontogéniques mesurés. Pour les juvéniles, les accroissements diamétraux ont été mesurés une semaine sur deux à l'aide d'un pied à coulisse électronique afin de situer la période de début et de fin de l'accroissement radial. Les diamètres de tige des semis trop petits pour obtenir une valeur de DHP ont été mesurés à une hauteur de 5 cm du sol. Un point de repère a été tracé au marqueur indélébile de part et d'autre de la tige afin que les mesures répétées se fassent systématiquement au même endroit.

### 2.3.1.3 Élongation des unités de croissance

Les prélèvements de rameaux ont eu lieu au cours de six sessions d'échantillonnage. Les dates de ces six sessions ont été sélectionnées pour correspondre aux changements phénologiques majeurs de l'érable à sucre comme indiqué dans le tableau ci-dessous.

Tableau 2.3 : Récapitulatif des différentes sessions d'échantillonnage et de leurs correspondances avec les semaines exactes ainsi qu'avec les événements phénologiques majeurs observables chez l'érable à sucre.

Session	Numéro de la semaine	Semaine	Activité phénologique
1	41	Semaine du 11 octobre 2021	Fin de la croissance secondaire et chute des feuilles
2	10 et 11	Semaine du 07 et 14 mars 2022	Derniers moments de dormance
3	14 et 15	Semaine du 04 et 11 avril 2022	Période de la coulée, réparation de l'embolisme hivernal
4	19	Semaine du 09 mai 2022	Sortie des feuilles et début de la croissance primaire
5	24	Semaine du 13 juin 2022	Croissance primaire active et début de croissance secondaire
6	29	Semaine du 18 juillet 2022	Fin de croissance primaire et croissance secondaire active
7	32	Semaine du 08 août 2022	Suite ou fin de la croissance secondaire
8	39	Semaine du 26 septembre 2022	Fin de la croissance secondaire, organogenèse et chute des feuilles

Les rameaux prélevés ont été ramenés pour en mesurer l'élongation des unités de croissance et des traits morpho-anatomiques. Les rameaux provenant des gaules ont été prélevés à l'aide d'un échenilloir en prenant soin de prélever les branches les plus hautes des individus. Concernant les arbres matures et vieux, ceux-ci ont été prélevés à l'aide d'un drone (DJI, Matrice 300 RTK) équipé d'une pince (Outreach Robotics, DeLeaves®) munie d'une scie circulaire.

Concernant les prélèvements de rameaux faits sur les individus des stades juvénile et gaule, chaque individu n'a été échantillonné qu'une fois au cours de l'année afin de minimiser l'impact de la coupe sur leur santé. En revanche, des prélèvements répétés ont été faits sur les individus des stades matures et vieux et ont donc été échantillonnés six fois pour des raisons logistiques au cours de ce travail. L'option de prendre des mesures uniques sur des arbres matures et vieux a été écartée, car elle impliquait de trouver deux sites accessibles, compatibles avec les méthodes d'échantillonnage utilisées et contenant suffisamment d'individus avec des valeurs de DHP élevées.

Ces différences de conception expérimentale en fonction des stades ontogéniques considérés entraînent différentes sources de variabilité des données selon ceux-ci. Des variations interindividuelles entre les différents échantillonnages doivent être prise en compte pour les juvéniles et les gaules. En revanche, des variations intra-individuelles doivent être considérées entre les échantillonnages répétés chez les individus de stades matures et vieux. En effet, les différents échantillons prélevés sur un même individu proviennent de différentes branches et sont donc soumis à des variations non négligeables liées à leur position au sein de cette même cime.

Bien qu'un effort ait été fait pour standardiser les conditions lumineuses de chaque individu, le contrôle de la variable « exposition à la lumière » était difficile pour les deux stades ontogéniques plus jeunes qui se trouvent en sous-étage. Une estimation visuelle (sur une échelle de 0 à 5) de l'accès à la lumière a été établie pour chaque individu. Cette échelle d'exposition à la lumière se base sur la proportion des feuilles les plus hautes de l'individu qui sont exposées au rayonnement solaire direct. Une explication détaillée de l'échelle d'exposition à la lumière est présente dans le tableau 2.4 se trouvant ci-dessous. Ces estimations ont été faites le 14 et 15 juin entre 13h et 15 h. Ces mesures ont permis d'avoir une estimation numérique de l'exposition de chaque plante à la lumière. En moyenne, les stades juvéniles et gaules se trouvaient dans une exposition à la lumière de 2,0 et 3,1 respectivement. Les stades matures et vieux avaient des expositions moyennes de lumière de 5,0 et 5,0 respectivement. Cette variable a été utilisée comme cofacteur aléatoire dans les analyses.

Les mesures d'élongation des unités de croissance issues des prélèvements ainsi que du suivi phénologique ont permis d'estimer la période du début et de fin de l'activité d'élongation pour

chaque stade. Celles-ci ont été déterminées à l'aide ont été obtenues à l'aide une approche basée sur l'ajustement de courbes non linéaires. Pour chaque stade ontogénique, les données de croissance primaire ont été visualisées à l'aide de graphiques de dispersion (`geom_point` dans `ggplot2`). Ensuite, une courbe de tendance a été ajustée aux données de manière automatique par itérations (10 000 itérations maximum) en utilisant la méthode des moindres carrés non linéaires (`nls`). La formule utilisée pour l'ajustement était de la forme exponentielle  $y = a^{(b \cdot x)} + c$ , où  $a$ ,  $b$ , et  $c$  sont des paramètres estimés. Les données lissées générées par l'ajustement de courbes ont été extraites à l'aide de la fonction `ggplot_build()` et converties en dates pour une interprétation plus aisée. Les courbes lissées fournissent une estimation continue de la croissance primaire au cours du temps. Les périodes de début et de fin d'élongation ont été identifiées graphiquement à partir des courbes lissées. La date de début correspond au point où la courbe commence à augmenter de manière significative par rapport à la ligne de base, tandis que la date de fin est déterminée par le point où la courbe atteint un plateau. La représentation graphique est représentée en annexe (voir figure 4.1.)

Tableau 2.4 : Description des correspondances entre les différents niveaux de l'échelle d'exposition à la lumière et leurs pourcentages respectifs d'exposition des feuilles les plus hautes d'un individu aux rayonnements lumineux directs.

Échelle d'exposition à la lumière	Pourcentage d'exposition à la lumière estimé [%]
0	0
0.5	10
1	20
1.5	30
2	40
2.5	50
3	60
3.5	70
4	80
4.5	90
5	100

### 2.3.1 Mesures annuelles d'élongation et d'accroissement

L'élongation annuelle des unités de croissance des quatre stades ontogéniques a été mesurée sur les échantillons prélevés lors de la dernière session d'échantillonnage.

Concernant les mesures d'accroissements diamétraux annuels, celles-ci ont été obtenues en soustrayant la première mesure du diamètre à la dernière mesure du diamètre pour les juvéniles. Pour les autres stades ontogéniques, des échantillons de carottes de bois ont été prélevés lors de la dernière session d'échantillonnage. L'analyse de ces carottes à l'aide d'un scanner d'images (EPSON B11B223201) a permis de mesurer la croissance annuelle en diamètre des gaules, arbres matures et vieux à la fin de la saison de croissance. Le traitement et les mesures de ces images ont également été faits à l'aide du logiciel FIJI.

### 2.3.2 Mesures morpho-anatomiques

Les mesures d'élongations et de masses sèches des unités de croissance de 2021 et de 2022 ont été obtenues à partir des échantillons de bois raméal prélevés au cours des six sessions

d'échantillonnage. Le taux de ramification de 2022 a été calculé en comptabilisant le nombre de ramifications présentes sur l'axe le plus vigoureux de 2021.

De plus, les feuilles présentes sur les axes de 2022 ont été prélevées et pesées. Les pétioles présents sur ces feuilles ont été séparés du limbe, afin d'être eux aussi mesurés et pesés. Ces mesures ont permis de calculer deux indices :

- i) La Fraction de Masse Foliaire (Leaf Mass Fraction ou LMF) : Ce dernier se calcule en obtenant le ratio de la masse foliaire sèche totale portée par unité de croissance sur la masse sèche de cette même unité de croissance. Cet indice est couramment utilisé à l'échelle d'une plante entière, mais dans le cadre de cette étude, celui-ci est utilisé à l'échelle de l'unité de croissance (Pickup *et al.*, 2005 ; Taugourdeau *et al.*, 2019). Il permet d'estimer la proportion de ressources énergétiques allouée à la photosynthèse comparée à celle allouée à l'expansion structurelle de la branche. La valeur de cet indice permet donc de caractériser les fonctions d'exploration de l'espace et l'exploitation de la lumière de chaque unité de croissance. Une valeur élevée de cet indice est associée à une allocation élevée de ressources pour l'exploitation de la lumière tandis qu'une valeur faible est associée à une allocation élevée de ressources pour l'exploration dans l'espace.
- ii) Un ratio de longueur sur la masse des pétioles : Cet indice se calcule en obtenant le rapport entre la longueur du pétiole et sa masse sèche. Une valeur élevée du ratio indique que la longueur du pétiole est importante comparée à sa masse. De tels pétioles sont longs et peu denses, conférant aux feuilles un potentiel supérieur d'exploration dans l'espace au détriment de leur solidité. Au contraire, une faible valeur de rapport indique une masse importante comparée à la longueur du pétiole, témoignant d'un certain investissement énergétique pour la synthèse d'un pétiole court mais plus dense et résistant.

De plus, la surface du limbe des feuilles a été mesurée après avoir été numérisée (logiciel FIJI ImageJ) afin de calculer l'indice de LMA (Leaf Mass per Area) pour chaque axe de 2022. Cet indice permet d'estimer l'investissement de l'arbre dans ses feuilles par unité de surface mais

également du potentiel photosynthétique de ses feuilles. Sa comparaison entre les différents stades ontogéniques permet d'étudier la variation du coût de construction des feuilles au cours de l'ontogénie. Cet indice est calculé de la manière suivante :

$$LMA = \frac{\text{Masse de la feuille [g]}}{\text{Surface de la feuille [m}^2\text{]}}$$

### 2.3.3 Traitement de données et analyse.

Après calcul des différentes variables d'intérêt à expliquer, les analyses ont été faites à l'aide du logiciel R. Les stades ontogéniques ont été traités comme une variable catégorique explicative fixe alors que l'exposition à la lumière, le site et le numéro d'individu ont été traités comme des variables aléatoires.

Plusieurs modèles mixtes linéaires ont été réalisés afin d'examiner les influences de diverses variables mesurées sur la variation de l'élongation des unités de croissance, sur l'accroissement diamétral ainsi que sur la variation de LMA. Ces modèles ont été réalisés à l'aide de la fonction `lmer` du package `lme4` (version 1.1-32). Une sélection des variables comprises initialement dans le modèle a été faite pour chaque modèle cité ci-dessous. Ces sélections de variables ont été établies sur base des valeurs corrigées d'AIC ainsi que sur base du critère de parcimonie.

$$\text{Modèle A : } \text{lmer}(\sqrt{Adiam} \sim \text{Stade} + (1 | \text{Site}))$$

Le premier modèle linéaire mixte (Modèle A) a pour but de mesurer l'effet de l'ontogénie sur la variation des accroissement diamétraux des individus échantillonnés lors de la dernière session d'échantillonnage (fonction `lmer`). L'étude a privilégié la transformation par la racine carrée de la variable d'accroissement diamétral en raison de sa distribution non normale, confirmée par la comparaison des Q-Q plots des différentes transformations. Plusieurs modèles ont été comparés en fonction des critères d'information d'Akaike corrigés (AICc). Le modèle ne comprenant pas la variable d'exposition à la lumière en effet aléatoire a été retenu. La normalité des résidus du modèle retenu a été vérifiée à l'aide d'un graphique Q-Q, confirmant l'adéquation du modèle.

L'hétéroscédasticité des résidus a été testée à l'aide du test de Breusch-Pagan (fonction `bptest`). Une légère hétéroscédasticité a été détectée ( $p$ -value = 0.03). Un modèle pondéré a été ajusté pour corriger l'hétéroscédasticité en utilisant les résidus et les valeurs ajustées du modèle initial pour calculer les poids inverses des variances des résidus. Les poids ont été utilisés pour ajuster un modèle pondéré des données transformées par la racine carrée. Les comparaisons multiples ont ensuite été ajustées en utilisant la méthode Sidak pour permettre de discerner les différents groupes significatifs entre les stades ontogéniques. Une vérification graphique concernant l'autocorrélation des résidus du modèle a été effectuée à l'aide de la fonction `acf`.

Modèle D :  $lmer(\log(CrI22a) \sim Stade + (1 | Site))$

Le second modèle linéaire mixte (Modèle D) a pour but de mesurer l'effet de l'ontogénie sur la variation de l'élongation des unités de croissance lors de la Session 7 (fonction `lmer`). Le choix de mettre en avant les résultats d'élongation de la session 7 est justifié par le fait qu'ils sont plus représentatifs du jeu de données global. L'étude a privilégié la transformation par le logarithme de la variable d'élongation en raison de sa distribution non normale, confirmée par la comparaison des Q-Q plots des différentes transformations. Plusieurs modèles ont été comparés en fonction des critères d'information d'Akaike corrigés (AICc). Le modèle contenant la variable d'exposition à la lumière en facteur aléatoire n'a pas été retenu. La normalité des résidus du modèle retenu a été vérifiée à l'aide d'un graphique Q-Q, confirmant l'adéquation du modèle. L'homoscédasticité des résidus a été testée à l'aide du test de Breusch-Pagan (fonction `bptest`) ( $p$ -value = 0.6). Les comparaisons multiples ont ensuite été ajustées en utilisant la méthode Sidak pour permettre de discerner les différents groupes significatifs entre les stades ontogéniques. Enfin, une vérification graphique concernant l'autocorrélation des résidus du modèle a été effectuée à l'aide de la fonction `acf`.

Concernant les autres modèles mixtes, à cause de la conception expérimentale impliquant des répétitions de mesures uniquement pour les stades matures et vieux, les stades ontogéniques ont été séparés et analysés en deux parties, car ceux-ci ne peuvent pas être tous inclus dans un seul et même modèle mixte. Les juvéniles et les gaules ont donc été analysés séparément des arbres matures et vieux. Le groupe des matures et vieux a la particularité d'inclure la variable liée à l'identité de l'individu en tant que variable aléatoire dans les modèles mixtes.

Modèle B :  $lmer(\log(CrI22a) \sim Stade + (1 | Site) + (1 | Lumiere))$

Un modèle mixte (Modèle B) a été réalisé afin d'étudier l'effet de la lumière, du site et des deux premiers stades ontogéniques sur la valeur logarithmique de l'élongation des unités de croissance pour les juvéniles et gaules seulement (fonction *lmer*). L'étude a privilégié la transformation par le logarithme de la variable d'élongation en raison de sa distribution non normale. Plusieurs modèles ont été comparés en fonction des critères d'information d'Akaike corrigés (AICc). Le modèle contenant la variable d'exposition à la lumière en effet aléatoire a été retenu. La normalité des résidus a été vérifiée par un Q-Q plot et le test de Shapiro-Wilk. Un test de Breusch-Pagan a été effectué en ajustant un modèle linéaire aux résidus du modèle mixte et en testant l'homoscédasticité de ces résidus (fonction *bptest*). Enfin, une vérification graphique concernant l'autocorrélation des résidus du modèle a été effectuée à l'aide de la fonction *acf*.

Modèle C :  $lmer(\log(CrI22a) \sim Stade + (1 | ID) + (1 | Site))$

Un modèle (Modèle C) a été réalisé sur le jeu de données relatif aux arbres matures et vieux (fonction *lmer*). Ce modèle est similaire au précédent à l'exception qu'il ne contient pas la variable de lumière, mais bien la valeur relative à l'identité des individus comme effet aléatoire. En effet, aucune variation d'indice de lumière n'existe pour ce jeu de données, car tous les individus étaient exposés à la pleine lumière. L'étude a privilégié la transformation par le logarithme de la variable d'élongation en raison de sa distribution non normale. Plusieurs modèles ont été comparés en fonction des critères d'information d'Akaike corrigés (AICc). Le modèle contenant la variable d'exposition à la lumière en facteur aléatoire a été retenu. La normalité des résidus a été vérifiée par un Q-Q plot et le test de Shapiro-Wilk. Un test de Breusch-Pagan a été effectué en ajustant un modèle linéaire aux résidus du modèle mixte et en testant l'homoscédasticité de ces résidus (fonction *bptest*). Enfin, une vérification graphique concernant l'autocorrélation des résidus du modèle a été effectuée à l'aide de la fonction *acf*.

Modèle E :  $lmer(\log(LMAa) \sim Stade + (1 | Site))$

Un modèle mixte (Modèle E) a été réalisé afin d'étudier l'effet de l'ontogénie sur les valeurs de LMA sur la moitié du jeu de données (juvéniles et gaules seulement). L'étude a privilégié la transformation par le logarithme de la variable du LMA en raison de sa distribution non normale.

Plusieurs modèles ont été comparés en fonction des critères d'information d'Akaike corrigés (AICc). Le modèle contenant la variable d'exposition à la lumière en facteur aléatoire n'a pas été retenu. La normalité des résidus a été vérifiée par un Q-Q plot et le test de Shapiro-Wilk. Un test de Breusch-Pagan a été effectué en ajustant un modèle linéaire aux résidus du modèle mixte et en testant l'homoscédasticité de ces résidus (fonction `bptest`). Enfin, une vérification graphique concernant l'autocorrélation des résidus du modèle a été effectuée à l'aide de la fonction `acf`.

Modèle F :  $lmer(\sqrt{LMAa} \sim Stade + (1 | Site) + (1 | ID))$

Enfin, un modèle similaire a été réalisé sur le jeu de données des arbres matures et vieux (Modèle F). Celui-ci contenait un effet aléatoire supplémentaire, la variable liée à l'identité des individus. L'étude a privilégié la transformation par le logarithme de la variable du LMA en raison de sa distribution non normale. Les mêmes étapes de vérification de normalité, de colinéarité, d'homoscédasticité de la variance et des résidus ont été effectués.

## 2.4 Résultats

Au terme de l'échantillonnage et du traitement de ces données, cette étude a permis de cumuler 169 itérations de mesures de traits morphologiques et fonctionnels. De plus, le suivi phénologique a permis de recueillir 624 observations. La caractérisation des élongations des unités de croissance et des accroissements diamétraux a respectivement été faite auprès de 45 et 37 individus.

L'analyse des données n'a pas pour but de comparer les deux sites d'échantillonnage entre eux, mais bien d'obtenir une réplication du design expérimental utilisé dans le cadre de cette étude. Ainsi, l'influence liée à la provenance du site est systématiquement prise en compte en tant que variable aléatoire et leur variabilité, bien que minime hormis un léger décalage phénologique, n'est pas expliquée dans ce travail.

Les résultats de ce travail se regroupent en deux parties : l'étude de la variation de la phénologie en fonction de l'ontogénie suivie de l'effet de l'ontogénie sur les différents traits morpho-fonctionnels mesurés.

## 2.4.1 Étude de la variation de la phénologie en fonction de l'ontogénie

### 2.4.1.1 Le débourrement

#### Modèles logistiques du débourrement selon les stades ontogéniques

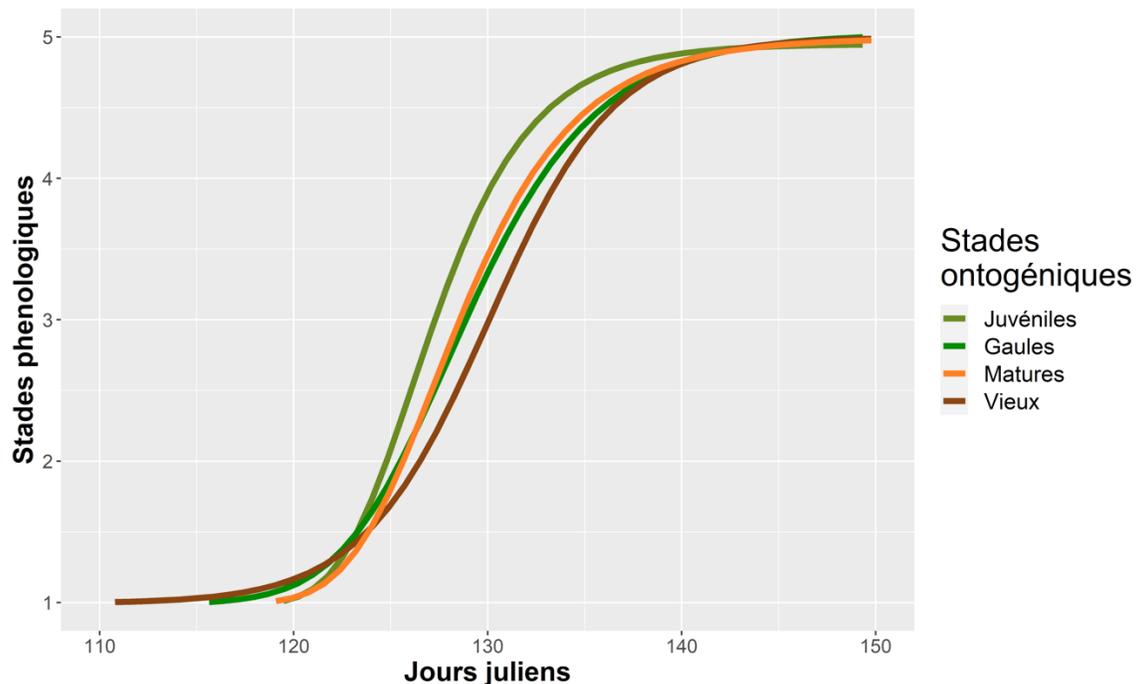


Figure 2.1 : Modèles logistiques ajustés de manière à représenter le bourgeonnement des différents stades ontogéniques étudiés en 2022. Le temps est représenté en jours juliens et les différents stades phénologiques sont décrits dans le tableau 2.1

Une analyse de variance (ANOVA) a été réalisée pour examiner l'effet des stades ontogéniques sur le débourrement. Aucune différence temporelle significative n'a été observée ( $F(3, 260) = 0.06, p = 0.98$ ). Cependant, le faible recouvrement des différentes courbes visibles sur la figure 2.1 témoigne d'une tendance à un léger décalage phénologique concernant le débourrement entre les différents stades ontogéniques. Les juvéniles entament leur bourgeonnement le plus tard comparé aux autres stades ontogéniques. Cependant, leur développement semble être le plus rapide. Ce développement rapide mène au déploiement de leurs feuilles entre deux et trois jours avant les autres stades. Bien que le débourrement des feuilles des autres stades ontogéniques ne s'étende pas sur la même durée, ceux-ci terminent ce processus simultanément.

### 2.4.1.2 La sénescence des feuilles

#### Modèles logistiques de la sénescence selon les stades ontogéniques

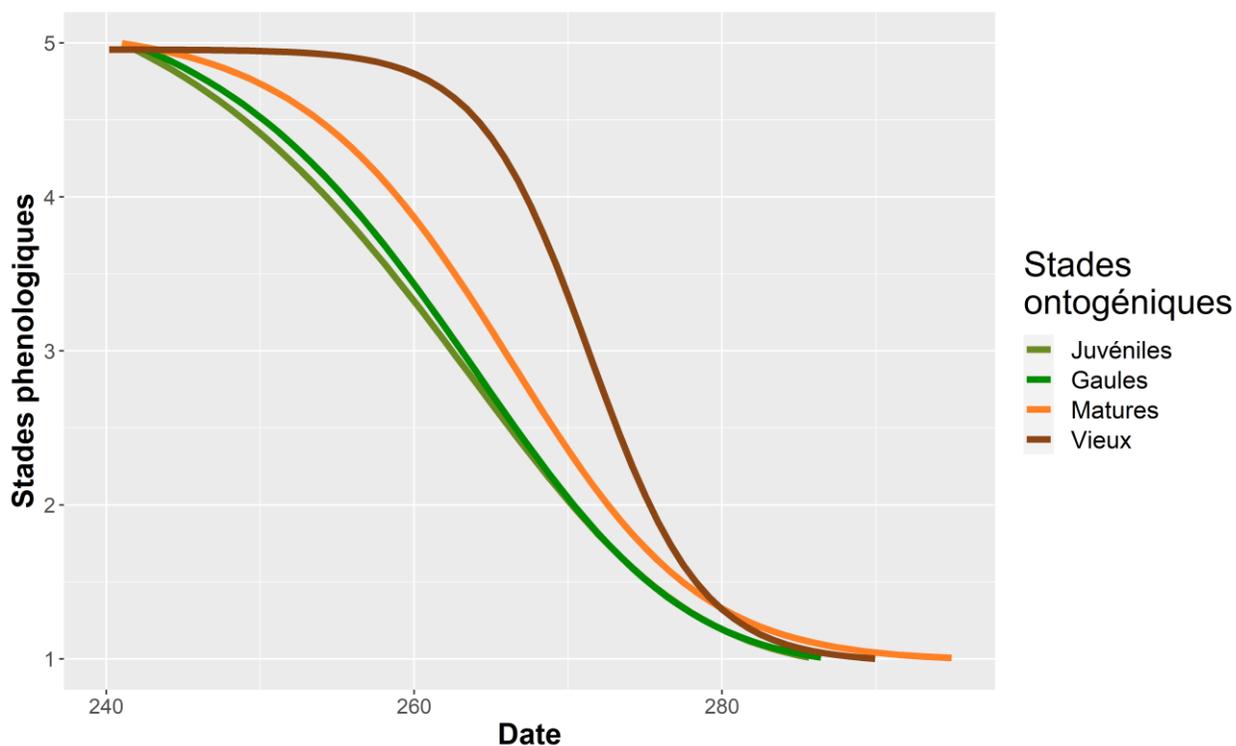


Figure 2.2 : Modèles logistiques ajustés de manière à représenter le processus de sénescence des feuilles pour les différents stades ontogéniques étudiés en 2022. Le temps est représenté en jours juliens et les différents stades phénologiques sont décrits dans le tableau 2.2.

La représentation des différentes courbes de la figure 2.2 montre des décalages phénologiques mineurs concernant la sénescence des feuilles entre les différents stades ontogéniques.

Une analyse de variance (ANOVA) a été réalisée pour examiner l'effet des stades ontogéniques sur la sénescence des feuilles. Aucune différence temporelle significative n'a été observée ( $F(3, 206) = 0.86, p = 0.49$ ). Le recouvrement presque parfait entre les courbes représentant les juvéniles et les gaules indique que ces deux stades ont été les premiers stades à entamer le processus de sénescence de leurs feuilles. Ces résultats diffèrent des études précédemment menées à ce sujet, car un retard de sénescence des feuilles des juvéniles n'a pas été observé dans le cadre de cette étude (Augspurger et Bartlett, 2003 ; Gill *et al.*, 1998).

Bien que les arbres matures aient entamé ce processus au même moment que ces derniers, un retard entre un à deux jours a été observé chez les arbres matures en raison d'un processus progressivement plus lent. Enfin, les vieux arbres ont entamé le processus de sénescence à mesure de quatre à cinq jours plus tard par rapport aux autres stades ontogéniques.

Cependant, un biais d'observation a perturbé la prise de ces données. Premièrement, une observation de la canopée prise par voie aérienne aurait été optimale afin de suivre avec précision le processus de sénescence. En effet, l'observation des feuilles des arbres les plus grands depuis le sol était difficile, car les arbres plus petits ainsi que les branches et les feuilles les plus basses des individus observés masquaient la vue des branches les plus hautes.

### 2.4.1.3 Interaction entre ontogénie et phénologie

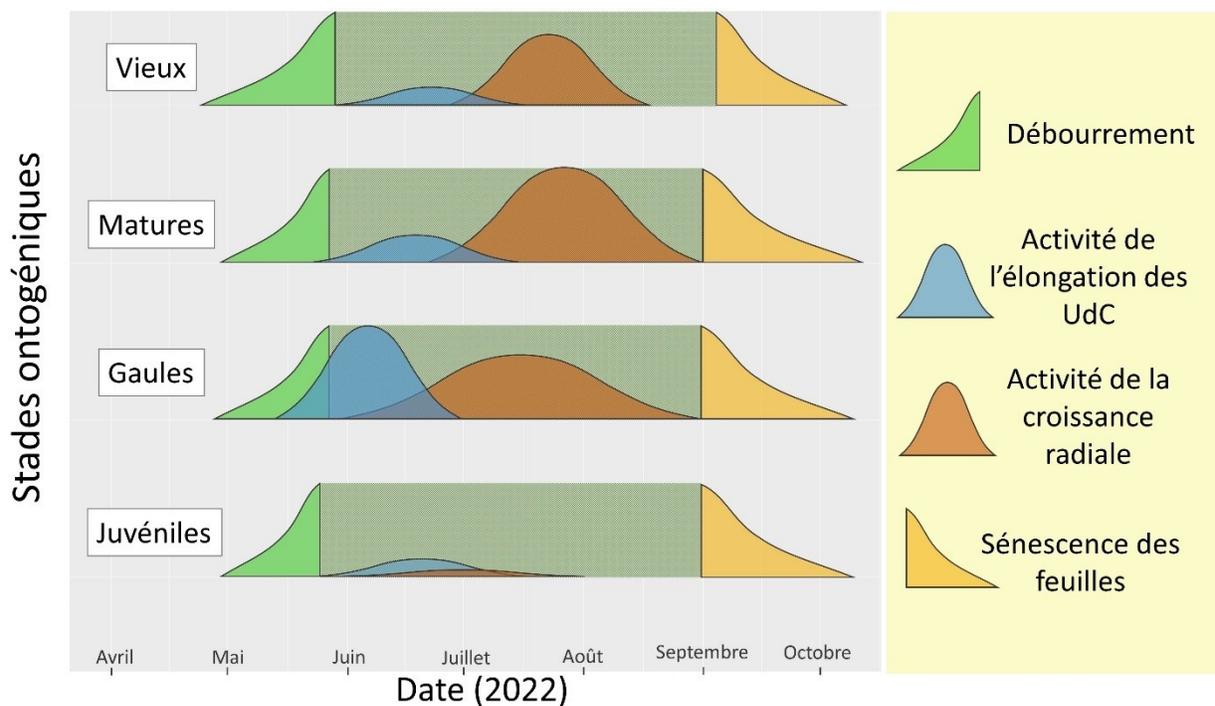


Figure 2.3 : Représentation temporelle schématique des processus phénologiques majeurs ayant été observés lors de l'année 2022 pour chacun des stades ontogéniques étudiés. Les rectangles kaki représentent la période d'activité photosynthétique.

Les représentations temporelles de la phénologie des stades ontogéniques visibles sur la figure 2.3 ont chacune un aspect global différent, plus particulièrement par l'intensité des deux événements de croissance représentés en bleu et en brun. Cependant, étant donné le fait que le suivi phénologique a eu lieu à une fréquence variant entre une et trois semaines, l'imprécision temporelle de chaque courbe d'élongation d'unité de croissance est d'environ deux semaines. Concernant la période d'activité de l'accroissement radial, la même imprécision concernant les juvéniles s'applique. Concernant autres stades ontogéniques, étant donné le faible nombre de dendromètres déployés ( $N=3 \times 3$ ), l'imprécision temporelle est certes beaucoup plus faible avec ces instruments de mesures mais la variabilité intragroupe n'est probablement bien représentée à travers ces mesures. De ce fait, il est possible d'interpréter des tendances concernant les différences de développement phénologique entre les stades ontogéniques sans toutefois en distinguer de différences significatives.

Tout comme les événements de débourrement et de sénescence des feuilles, l'activité de l'élongation des unités de croissance représentée en bleu semblent présenter des périodes phénologiques décalées. C'est au stade de gaule que l'élongation semble la plus précoce. En effet, elle commence chez les gaules environ neuf jours avant celle des arbres matures et environ 12 jours avant celle des juvéniles et des vieux arbres. De ce fait, un chevauchement temporel entre la fin du développement des feuilles chez les gaules et du début de l'activité de l'élongation est clairement visible. La même observation a également été faite dans une moindre mesure chez certains arbres matures et juvéniles et est représentée par un léger chevauchement de la forme bleu et verte sur la figure 2.3.

Concernant la période d'activité de l'accroissement diamétral, tous les stades ontogéniques présentent un profil d'activité distinct (représenté en brun sur le graphique). Les juvéniles présentent une activité de croissance radiale la plus précoce et la plus faible. Les valeurs d'accroissement diamétral obtenues par dendromètres pour les gaules ont été comparées avec celles obtenues lors du suivi phénologique et concordent avec celle-ci. Les mesures de largeurs de cernes mesurées sur les carottes ont permis d'établir avec davantage de précision l'amplitudes des courbes d'activité d'accroissement radial sur la figure 2.3 Une variabilité temporelle importante de la période d'accroissement diamétral a été observée au sein des gaules.

La croissance diamétrale des arbres matures commence à partir de la mi-juin et termine à la fin du mois d'août. Enfin, la croissance radiale des vieux arbres commence à la même période, mais termine à la mi-août. Il est toutefois nécessaire de rappeler que les dates de débuts et de fins des accroissements diamétraux des arbres matures et vieux sont sujettes à une plus grande imprécision en raison du nombre limité de dendromètres déployés.

Par ailleurs, un changement progressif d'allocation en faveur de l'accroissement diamétral par rapport à l'élongation des unités de croissance est observable en fonction du développement ontogénique de l'érable à sucre.

## 2.4.2 Effets de l'ontogénie sur la croissance et sur les traits fonctionnels

### 2.4.2.1 Étude de l'accroissement diamétral

Tableau 2.5 : Tableau de résultats du modèle A (session 8): le modèle linéaire mixte comprenant la racine carrée accroissement diamétral comme valeur explicative, les stades ontogéniques comme effet fixe et le site d'échantillonnage comme valeur aléatoire. Tous les stades ontogéniques peuvent être comparés au sein d'un même modèle, car ce sous-jeu de données ne comprend qu'une seule session d'échantillonnage.

<b>Modèle A</b>		lmer(sqrt(Adiam) ~ Stade + (1   Site))				
<b>Effets Fixes</b>	Estimé (± erreur-type)	Valeur de t	Valeur p	<b>Effets Aléatoires</b>	Variance	Écart-Type
Ordonnée à l'origine	0.415 (± 0.038)	10.83	<b>0.027</b>	Site	<0.001	0.028
Gaules	0.654 (±0.111)	5.87	<b>&lt;0.001</b>	Résiduel	0.069	0.263
Matures	1.044 (±0.139)	7.49	<b>&lt;0.001</b>			
Vieux	0.821 (±0.103)	7.96	<b>&lt;0.001</b>			

Un modèle linéaire mixte comprenant ces deux facteurs avec le site d'échantillonnage comme valeur aléatoire a été réalisé et les résultats se trouvent dans le tableau 2.5 ci-dessus. Le modèle contenant la variable lumière n'a pas été retenu à l'issue du procédé de sélection de modèles. Les résultats des comparaisons multiples montrent que l'accroissement diamétral des juvéniles (moyenne = 0,415) est significativement différent de celui des gaules, matures et vieux (moyennes respectives = 1,069; 1.460 et 1,237), qui ne diffèrent pas significativement entre eux ( $p < 0,05$ , méthode d'ajustement de Sidak). Cela illustre une importante variation d'accroissement diamétral au cours du développement ontogénique de l'érable à sucre. Cet accroissement diamétral annuel a

tendance à augmenter au début de son développement ontogénique, à atteindre un plateau une fois que celui-ci a atteint le stade mature et tend ensuite à légèrement diminuer à la fin de son développement ontogénique.

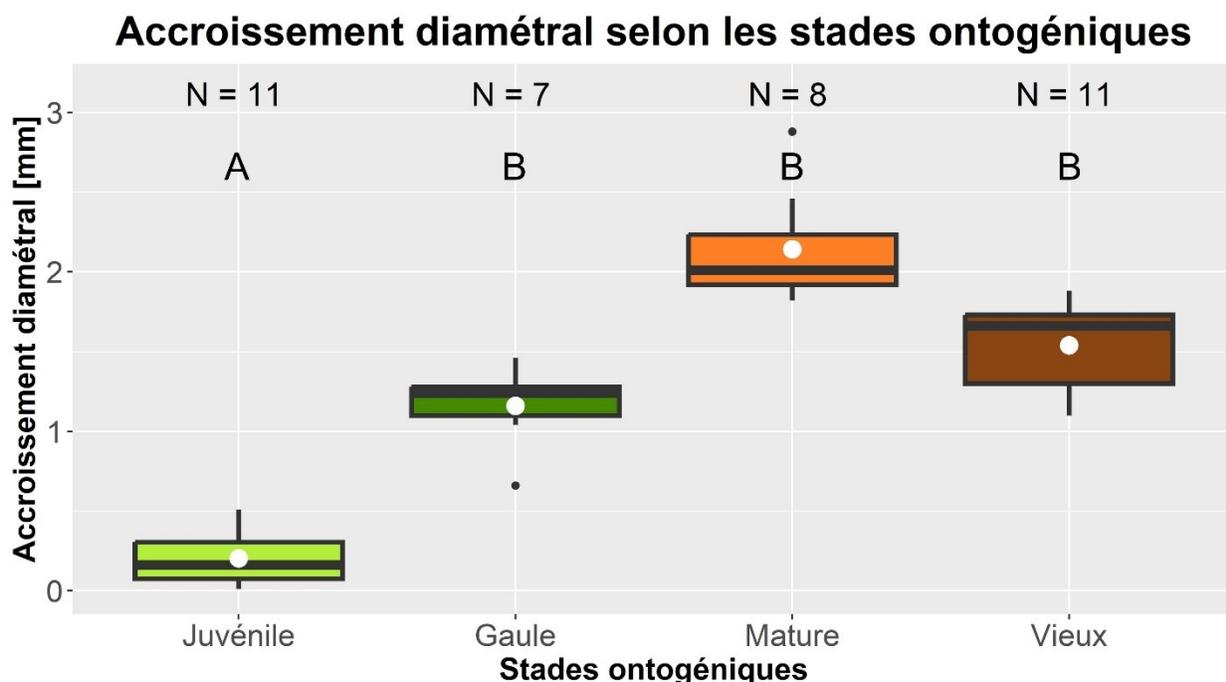


Figure 2.4 : Graphique représentant les variations des valeurs d'accroissements diamétraux de chaque stade ontogénique à hauteur de poitrine pour l'échantillonnage de septembre 2022 (session 8). Les valeurs de N représentent le nombre d'individus échantillonnés. La valeur moyenne de chaque stade ontogénique est représentée par un point blanc tandis que la valeur médiane est représentée par une barre horizontale en gras.

Sur la figure 2.4, les résultats d'accroissements diamétraux des juvéniles sont caractérisés par les valeurs les plus faibles, tous stades confondus. Leur valeur moyenne est de 0,2 mm. Ensuite, les gaules et les vieux arbres présentent des valeurs moyennes intermédiaires (respectivement égales à 1,2 mm et 1,5 mm). Enfin, ce sont les arbres matures qui présentent les accroissements diamétraux les plus élevés avec une valeur moyenne de 1,7 mm. Ces résultats ont été obtenus grâce aux mesures faites au pied à coulisse pour le stade juvénile et grâce à l'analyse des carottes de bois pour les autres stades ontogéniques. Les résultats du test de comparaisons multiples décrit dans le paragraphe précédent sont symbolisés par des lettres majuscules sur cette figure 2.4.

### 2.4.2.2 Étude sur les unités de croissance

Deux modèles linéaires mixtes ont été réalisés afin de définir l'influence potentielle de l'effet de l'ontogénie, de l'identité d'un individu et du site d'échantillonnage sur l'élongation des unités de croissance mesurées au cours des trois dernières sessions d'échantillonnage. Dans ces deux modèles, la valeur transformée en logarithme de la variable réponse d'élongation a été considérée et, en raison du design d'échantillonnage, cette variable a été analysée en divisant le jeu de données entre les deux groupes : juvéniles et gaules et matures et vieux.

#### 2.4.2.2.1 Juvéniles et gaules

Tableau 2.6 : Tableau de résultats du modèle B : le modèle linéaire mixte réalisé comprenant le logarithme de l'élongation de l'unité de croissance comme valeur réponse et les stades ontogéniques juvénile et gaule comme effet fixe. La lumière et le site d'échantillonnage ont été sélectionnés en tant que valeur aléatoire.

Modèle B	lmer(log(Elongation) ~ Stade + (1   Site) + (1   Lumiere))					
Effets Fixes	Estimé (± erreur-type)	Valeur de t	Valeur p	Effets Aléatoires	Variance	Écart-Type
Ordonnée à l'origine	1.985 (± 0.419)	4.74	0.062	Lumière	0.226	0.476
Juvéniles	-0.536(±0.186)	-2.89	<b>0.005</b>	Site	0.264	0.514
				Résiduel	0.602	0.776

Ce modèle a été réalisé sur base de 64 observations, 7 indices de lumière différents, et ce sur les deux sites d'échantillonnage.

Concernant les effets aléatoires, l'effet lié à l'exposition à la lumière ainsi que l'effet site ont tous deux montré une variabilité significative. Premièrement, la valeur de la variance liée à la variable d'exposition à la lumière (0,226) indique que l'exposition de la plante à la lumière contribue de manière significative à la variation de l'élongation des unités de croissance.

Deuxièmement, la valeur de la variance liée à la variable du site d'échantillonnage (0,264) indique une variation notable de l'élongation des unités de croissance liée à cette variable. Ces résultats suggèrent que les caractéristiques spécifiques des deux sites d'échantillonnage, qui n'ont pas été

mesurées au cours de ce travail, exercent une influence non négligeable sur l'élongation des unités de croissance.

Les résultats du tableau 2.6 indiquent un effet significatif et du stade ontogénique sur l'élongation de l'unité de croissance ( $p = 0,005$ ). Ces résultats permettent de mettre en lumière une augmentation progressive de l'élongation des unités de croissance au début de leur développement ontogénique ( $\times 2,5$ ).

#### 2.4.2.2.2 Arbres matures et vieux

Tableau 2.7 : Tableau de résultats du modèle C : le modèle linéaire mixte réalisé comprenant le logarithme de l'élongation de l'unité de croissance comme valeur réponse et les stades ontogéniques mature et vieux comme effet fixe. Le site d'échantillonnage et l'identité des individus ont été sélectionnés en tant que valeur aléatoire.

Modèle C						
lmer(log(Elongation) ~ Stade + (1   Site) + (1   Identité))						
Effets Fixes	Estimé ( $\pm$ erreur-type)	Valeur de t	Valeur p	Effets Aléatoires	Variance	Écart-Type
Ordonnée à l'origine	1.138 ( $\pm$ 0.165)	6.9	<b>0.008</b>	Identité de l'individu	0.121	0.348
Vieux	-0.433( $\pm$ 0.202)	-2.14	<b>0.045</b>	Site	0.011	0.106
				Résiduel	0.35	0.591

Ce modèle a été réalisé sur base de 52 individus répartis sur les deux sites d'échantillonnage. Il est important de préciser que la variable d'exposition à la lumière n'a pas été prise en compte dans ce modèle, car tous les individus matures et vieux bénéficient d'une exposition à la pleine lumière et qu'il n'y a donc pas de variation de cette variable dans ces données.

Concernant les effets aléatoires, la variance relative aux résultats relatifs à l'identité de l'individu (0,121) indique que ce facteur joue un rôle important dans la variabilité d'élongation des unités de croissance. Il y a donc une part de variabilité d'élongation importante liée à la variabilité interindividuelle. D'autre part, la variance attribuée au site d'échantillonnage (0,011) indique qu'un effet site influence faiblement une part de la variabilité des valeurs d'élongation obtenues.

Concernant les effets fixes, les résultats du tableau 2.7 indiquent que l'élongation des arbres matures est significativement plus élevée que celle des vieux arbres ( $\times 1,8$ ) ( $p = 0,045$ ). Les résultats

du test de comparaisons multiples montrent une différence significative de l'élongation entre les arbres matures et vieux, confirmée par une valeur de p de 0,0466 après l'ajustement de Sidak.

Tableau 2.8 : Tableau de résultats du modèle D (Session 7) : le modèle linéaire mixte réalisé comprenant les racines carrées des élongations annuelles des unités de croissance comme valeur réponse, les stades ontogéniques comme effet fixe et le site d'échantillonnage comme variable aléatoire.

Modèle D	lmer(log(CrI22a) ~ Stade + (1   Site))					
Effets Fixes	Estimé (± erreur-type)	Valeur de t	Valeur p	Effets Aléatoires	Variance	Écart-Type
Ordonnée à l'origine	0.680 (± 0.358)	1.9	0.1	Site	0.031	0.117
Gaules	2.039(±0.406)	5.03	<b>&lt;0.001</b>	Résiduel	0.623	0.789
Matures	0.550 (±0.424)	1.3	0.2			
Vieux	0.033 (±0.418)	0.008	0.94			

Les résultats du modèle mixte linéaire les gaules présentent des valeurs d'élongation significativement plus élevées que celle des autres stades ontogéniques ( $p < 0,001$ ; tableau 2.8). Les résultats des comparaisons multiples montrent que l'élongation du stade gaule (moyenne = 2,719) est significativement différente des groupes juvéniles, matures et vieux (moyennes respectives = 0,680; 1,230 et 0,713), qui ne diffèrent pas significativement entre elles ( $p < 0,05$ ; méthode d'ajustement de Sidak). (voir figure 2.5).

La variable associée à l'exposition à la lumière n'a pas été retenue car son influence sur les données d'élongation était faible. Cependant, en fonction de la session analysée, son rôle variait fortement. L'effet aléatoire lié au site d'échantillonnage ne semble avoir aucun effet sur la variable d'élongation dans ce modèle.

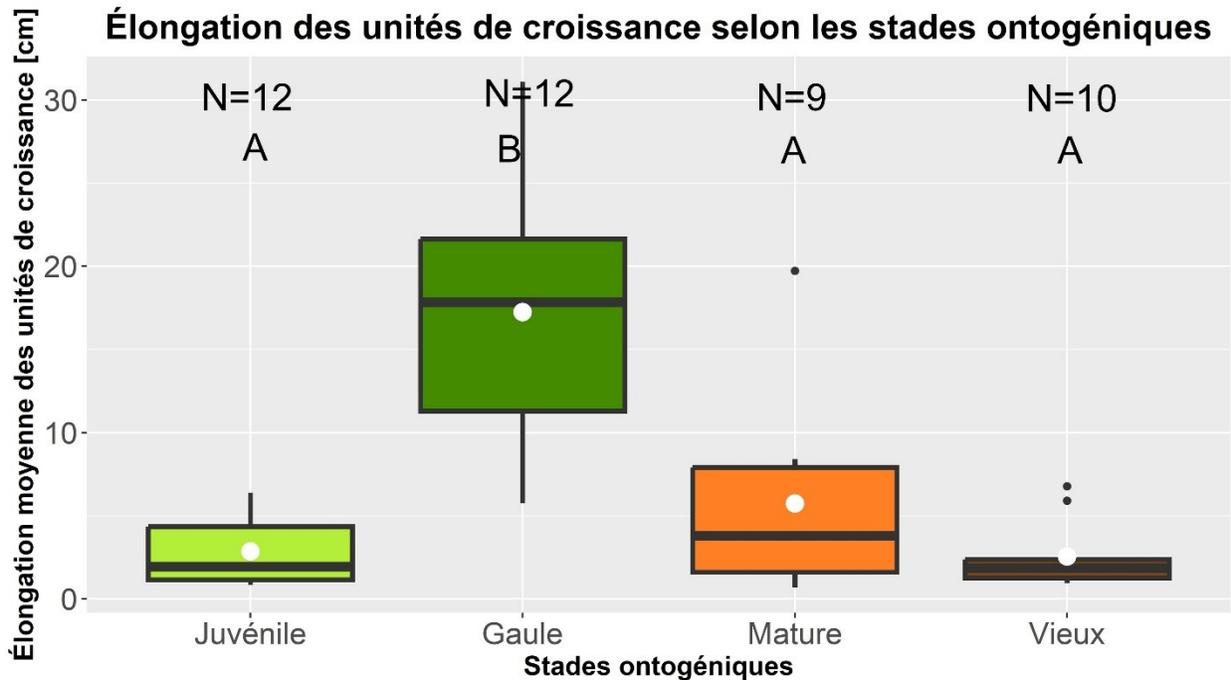


Figure 2.5 : Graphique représentant les élongations annuelles moyennes des unités de croissance des individus de chaque stade ontogénique pendant le mois d'août 2022 (Session 7). Les valeurs de N représentent le nombre d'individus échantillonnés. La valeur moyenne de chaque stade ontogénique est représentée par un point blanc tandis que la valeur médiane est représentée par une barre horizontale en gras.

Les résultats de la figure 2.5 permettent de constater des différences de variations de tailles d'élongation selon les stades ontogéniques étudiés. Bien que la taille d'échantillonnage soit limitée, la distribution des données est similaire à celle du jeu de données complet. De tous les stades ontogéniques, les vieux arbres présentent la moyenne la plus faible (2,6 cm) ainsi que la plus faible variation d'élongation.

Les juvéniles présentent des résultats légèrement inférieurs à ceux des arbres matures. Leurs moyennes sont respectivement égales à 2,8 cm et 17,3 cm. En revanche, les élongations d'unités de croissance des gaules présentent deux différences majeures. Premièrement, les gaules présentent les variations d'élongations interindividuelles les plus élevées. Deuxièmement, la valeur moyenne d'élongations de ce stade ontogénique est la plus élevée (17,3 cm). Les résultats du test de comparaisons multiples décrit dans le paragraphe précédent sont symbolisés par des lettres majuscules sur cette figure 2.5.

### 2.4.2.3 Étude fonctionnelle de l'unité de croissance et de ses feuilles

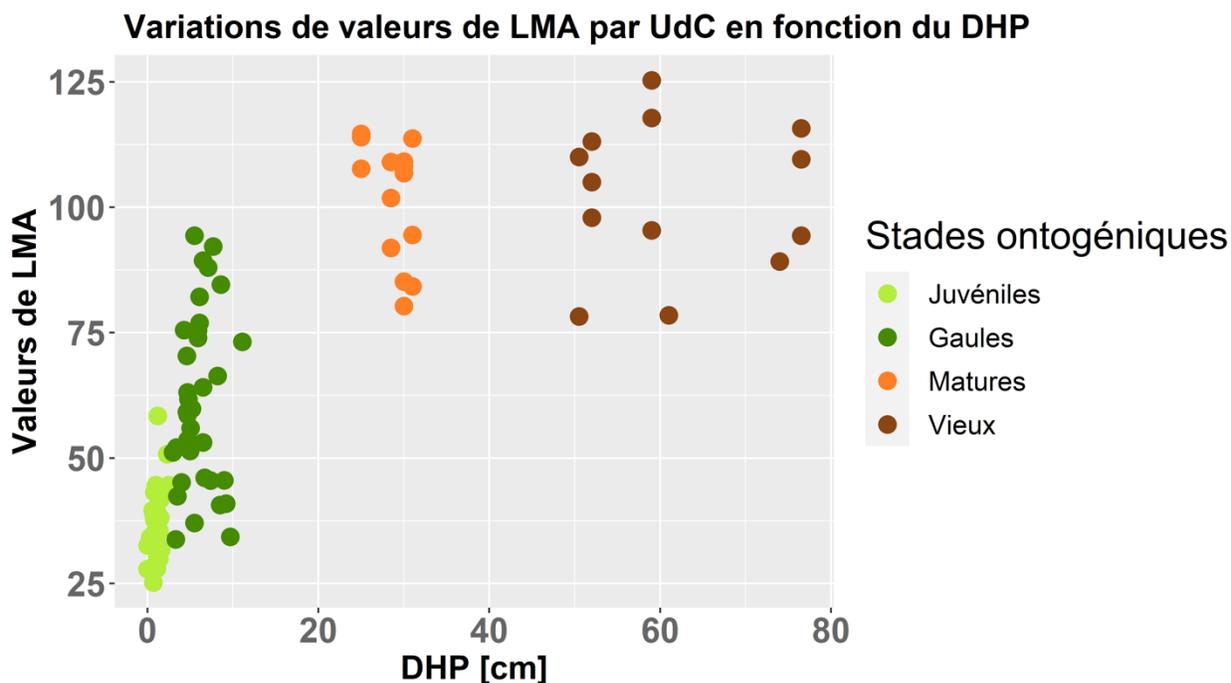


Figure 2.6 : Représentation des valeurs moyennes de LMA (Leaf Mass per Area) par unité de croissance de chaque individu échantillonné à partir de juillet 2022 en fonction de leur valeur respective de diamètre à hauteur de poitrine (DHP).

La distribution des valeurs de LMA en fonction des valeurs de DHP sur la figure 2.6 s'apparente à une distribution exponentielle croissante.

Les juvéniles présentent des valeurs de LMA les plus faibles ainsi que la variabilité la plus faible de tous les stades ontogéniques. Les résultats du modèle mixte indiquent que les valeurs de LMA sont significativement plus faibles que celles des gaules (voir tableau 4.1 a en annexe).

Les gaules se caractérisent par la variabilité de valeurs de LMA la plus élevée. De plus, ce stade compte le plus grand nombre de feuilles par unité de croissance mais également les feuilles les plus larges.

Concernant les arbres matures, les valeurs sont distribuées autour d'une valeur de LMA de 100. Il en va de même pour les vieux arbres excepté le fait que la variabilité est légèrement plus élevée.

Aucune différence significative de valeur du LMA n'a été relevée à l'issue d'un modèle mixte comparant l'effet de ces deux stades sur la variabilité de LMA suivi du test de comparaisons multiples (voir tableau 4.1 b). Leurs feuilles sont caractérisées par leur épaisseur importante. Enfin, il est important de souligner une variabilité interindividuelle importante concernant ces valeurs de LMA des arbres matures et vieux.

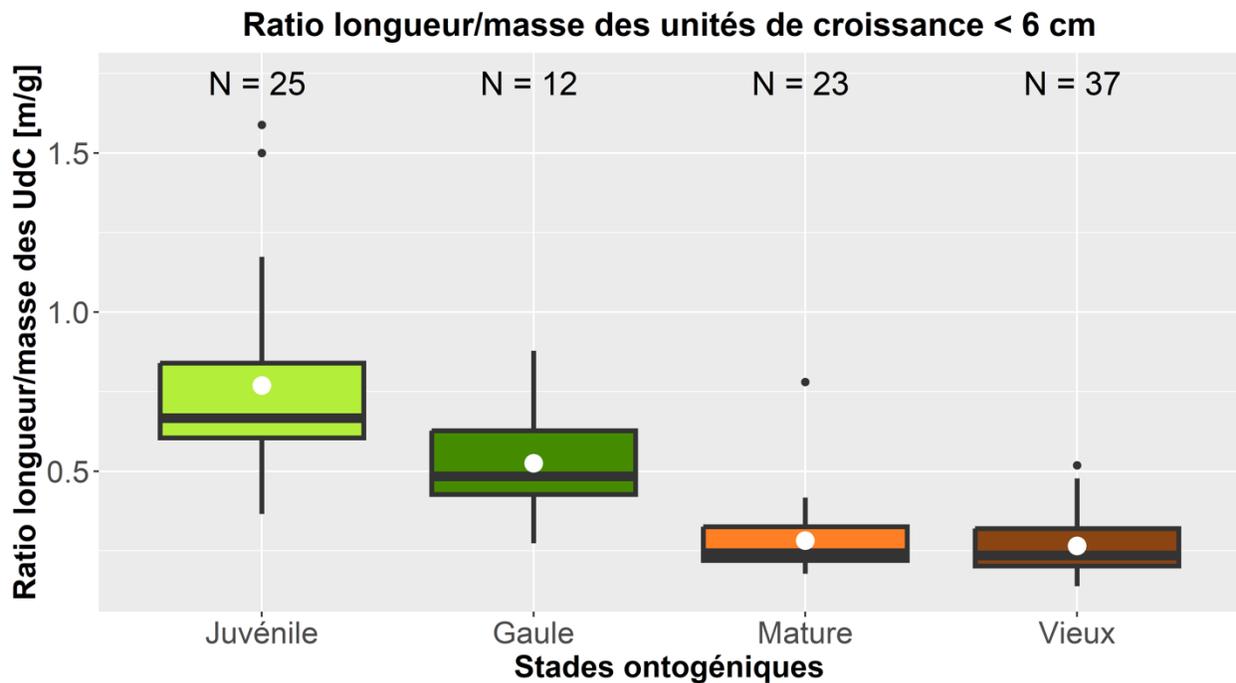


Figure 2.7 : Graphique reprenant la valeur des rapports entre la longueur des axes de croissance de 2022 (en m) sur leur masse (en g) pour les différents stades ontogéniques. Ces rapports ont été obtenus sur les échantillons récoltés à partir de juillet 2022 lorsque la période d'élongation des branches est terminée.

L'interprétation des valeurs de la figure 2.7 repose sur la comparaison des rapports entre la longueur et la masse des axes branchés. Une valeur élevée du rapport indique que la longueur de l'échantillon est importante comparée à sa masse. Au contraire, une faible valeur de rapport indique une masse importante comparée à la longueur de l'échantillon.

Le fait de prendre uniquement en compte des unités de croissance d'élongations inférieures à 6 cm permet de comparer des unités de croissance ayant le même rôle fonctionnel d'exploitation de la lumière.

Les variations des rapports longueur/masse sur la figure 2.7 sont différentes selon les stades ontogéniques. Les juvéniles présentent la moyenne la plus élevée (0,77) ainsi que la variabilité de valeurs la plus élevée concernant ce rapport. C'est à ce stade que les unités de croissance sont les moins denses. Concernant les gaules, la variation de ce rapport est moins importante. La moyenne du ratio chez les gaules est de 0,53. Ce stade ontogénique comporte à la fois des échantillons les plus longs, mais également les plus lourds, tous stades confondus. Enfin, les arbres des stades matures et vieux sont quant à eux caractérisés par des valeurs de ratio avec les moyennes et les variabilités les plus faibles. Leurs moyennes pour ce ratio sont respectivement égales à 0,28 et 0,27. Leurs unités de croissance annuelles sont caractérisées par leurs plus grosses densités de carbone et leurs masses supérieures.

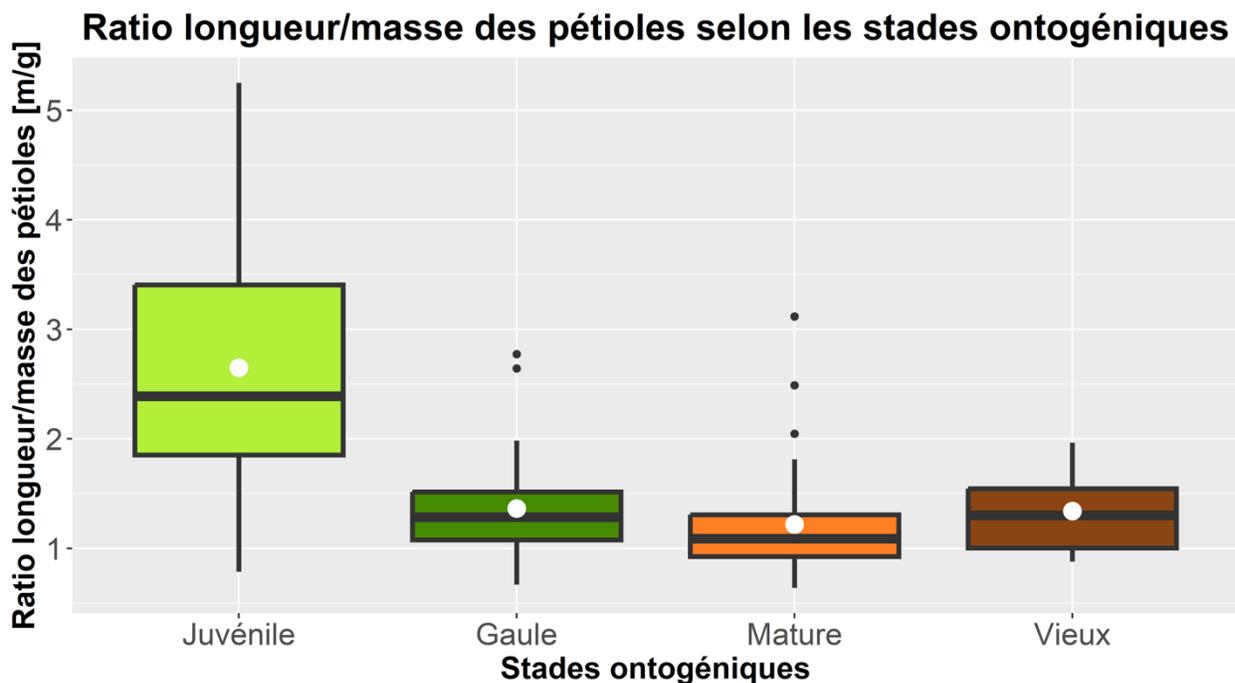


Figure 2.8 : Graphique reprenant la valeur des rapports entre la longueur des pétioles de la cime des individus échantillonnés en 2022 (en m) sur leur masse (en g). Ces rapports ont été obtenus sur les échantillons récoltés à partir de juillet 2022. La distribution de ces mesures est faite en fonction de la valeur du diamètre de tige/tronc de l'érable à hauteur de poitrine (DHP) duquel les axes de croissance sont issus.

Le même ratio de longueur sur masse est à nouveau utilisé mais est calculé pour les pétioles sur la figure 2.8. L'interprétation des valeurs de ce ratio présentes sur l'ordonnée est similaire à celles présentes sur la figure 2.7. La distribution de ces deux résultats est d'ailleurs relativement similaire.

Il faut cependant nuancer les résultats obtenus dans cette figure 2.8 : ces résultats s'appliquent uniquement à la cime des arbres et non à l'ensemble de leur feuillage car la hauteur à laquelle les feuilles grandissent influence grandement la longueur de leur pétiole.

Les juvéniles présentent des valeurs de ratio de longueur sur masse les plus élevées et une variabilité interindividuelle la plus élevée de tous les stades ontogéniques. La moyenne des juvéniles pour cet indice est de 3,1. En plus d'avoir des longueurs moyennes de pétioles plus élevées que celle des arbres matures et vieux, ceux-ci sont également les plus légers.

Les gaules présentent des valeurs et une variabilité plus faible. La valeur moyenne de ce ratio est de 1,2. Les pétioles prélevés sur les gaules étaient à la fois les plus longs, mais également les plus lourds.

Les moyennes de ratio des arbres des stades matures et vieux sont respectivement égales à 1,1 et 1,3. Les pétioles des arbres matures ont une longueur variable alors que ceux des vieux arbres sont systématiquement de longueur intermédiaire. Cependant, la densité importante de leurs pétioles contribue à leurs masses notables.

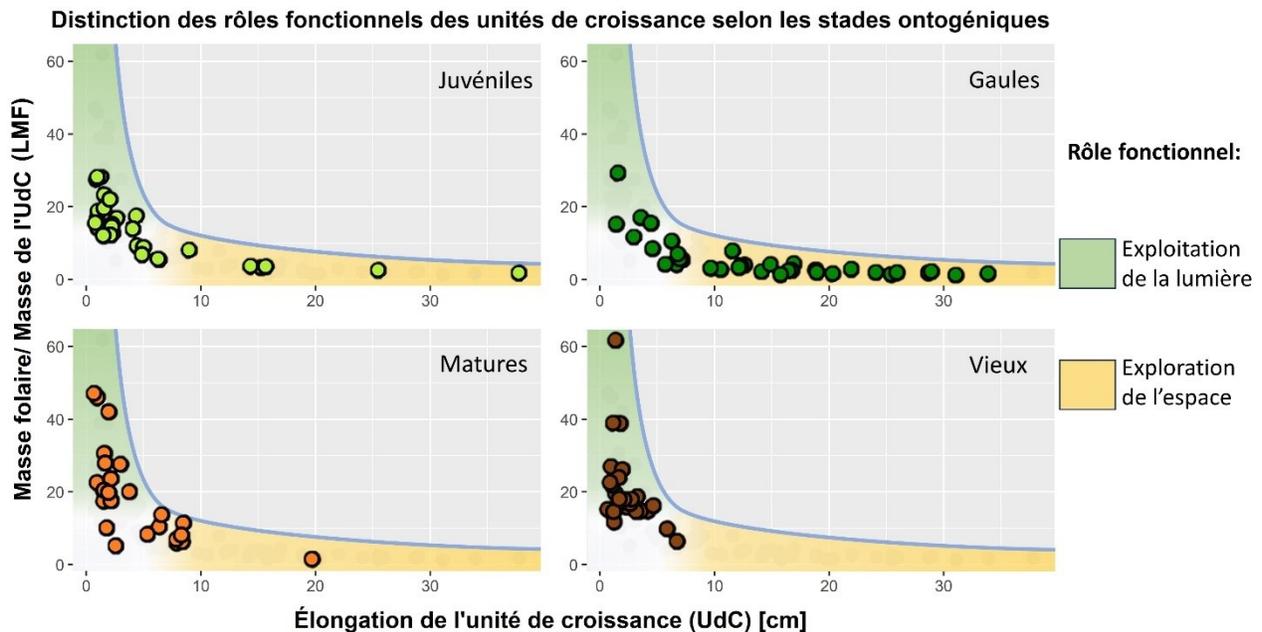


Figure 2.9 : Graphique reprenant la variabilité de l'indice de fraction de masse foliaire (LMF) selon les stades ontogéniques. Ce dernier se calcule en faisant le rapport entre la masse des feuilles (en g) sur la masse de l'unité de croissance (en g). Ces rapports ont été obtenus sur les échantillons récoltés à partir de juillet 2022 lorsque la période d'élongation des branches est terminée. La position de chaque point permet d'attribuer un rôle fonctionnel à chacun des axes de croissance correspondants. La partie colorée limitée par la courbe bleue indique l'aire de distribution des individus échantillonnés.

Un rapport élevé de l'indice de fraction de masse foliaire (LMF) indique que la masse foliaire investie est élevée comparée à la masse de l'unité de croissance sur lequel les feuilles ont poussé. Au contraire, une faible valeur de ce rapport indique une masse importante de l'unité de croissance comparée à sa masse foliaire.

Les juvéniles présentent des valeurs variées de LMF indiquant que ce stade synthétise des unités de croissance aux rôles fonctionnels différents dont les plus abondantes sont courtes et dont la proportion de biomasse foliaire est importante. Concernant les gaules, la situation inverse est observée : une majorité des individus ont synthétisé de longues unités de croissance de la cime favorisant une exploration accrue de l'espace environnant. Enfin, les unités de croissance des arbres matures et les vieux arbres ont, quant à elles, des valeurs d'indice de ratio majoritairement élevées,

privilégiant ainsi l'exploitation de la lumière au détriment de l'élongation de leurs unités de croissance.

Tableau 2.9 : Compilation des résultats des modèles mixtes et des tests de comparaisons multiples pour les traits morpho-anatomiques mesurés pour chaque stade ontogénique. Ces données sont issues de la session 7 à l'exception des mesures d'accroissements diamétraux qui sont issues de la session 8. La valeur de p provient de la valeur de p du modèle mixte du stade en italique dans le tableau.

lmer(Transformation(Trait) ~ Stade + (1   Site) + (1   Lumière))							
Trait morpho-anatomique	Stade				Valeur de p	Transformation du trait	Session
	Juveniles	Gaules	Matures	Vieux			
Accroissement diamétral	A	B	C	B	$2.10^{-16}$	Racine carrée	S8
Élongation des UdC 2022	A	B	A	A	$4,7.10^{-3}$	Logarithme	S7
Taux de ramification	B	B	A	A	$4,9.10^{-4}$	Racine carrée	S7
LMA	A	B	B	B	$8,9.10^{-5}$	Logarithme	S7
Fraction de Masse Foliaire (LMF)	B	A	AB	AB	$4.10^{-4}$	Racine carrée	S7

Les couleurs présentes sur le tableau 2.9 permettent de classer les groupes significatifs entre eux. La couleur bleue est attribuée aux groupes significatifs présentant des valeurs inférieures à celles du groupe jaune, elles-mêmes inférieures aux valeurs du groupe rouge. Les lettres affichées au centre de chaque case représentent l'identité du groupe significatif obtenu à l'issue d'un test de comparaisons multiples.

Les données de la figure 2.9 et du tableau 2.9 permettent de mettre en évidence l'augmentation de la vigueur de la cime et du taux de ramification de ses unités de croissance, typiquement observée auprès des individus du sous-étage. Une baisse progressive de cette variable chez les arbres matures et vieux marque une simplification structurelle progressive des unités de croissance de la cime.

## 2.5 Discussion :

### 2.5.1 Phénologie

Concernant les résultats relatifs à la phénologie des feuilles, la tendance au débourrement plus rapide observé chez les juvéniles (figure 2.1) concorde avec les résultats déjà publiés à ce propos (Augspurger & Bartlett, 2003). Les résultats de ces études indiquent que la période entre le développement des feuilles des juvéniles et des feuilles des arbres de la canopée représente la période la plus importante concernant le gain de carbone annuel chez les juvéniles (Kwit *et al.*, 2010). D'autre part, la rapidité de développement phénologique des individus de ce stade peut s'expliquer par le nombre limité de bourgeons dont disposent les juvéniles couplé au faible coût de production de leurs feuilles.

Cependant, les résultats obtenus concernant la sénescence des feuilles (figure 2.2) diffèrent des études précédemment menées à ce sujet, car un retard de sénescence des feuilles des individus du sous-étage n'a pas été observé dans le cadre de cette étude (Gill, Amthor, & Bormann, 1998; Augspurger & Bartlett, 2003). Il est fort probable que la tendance au retard de sénescence observé auprès des vieux arbres soit attribuable à un biais d'observation plutôt qu'à un changement ontogénique inhérent aux stades ontogéniques les plus avancés. En effet, l'observation des feuilles de la cime des arbres les plus grands était difficile depuis le sol, car les arbres plus petits ainsi que les branches et les feuilles les plus basses des individus observés masquaient la vue des branches les plus hautes. Une observation de la canopée par voie aérienne aurait été optimale afin de suivre avec précision le processus de sénescence chez les plus grands arbres.

Bien que certains décalages phénologiques lors de l'élongation des unités de croissance aient été observés entre les stades ontogéniques, la durée de la période d'élongation des unités de croissance semble être comparable pour tous les stades. Cependant, le chevauchement du début de l'élongation des unités de croissance et du développement des feuilles chez les gaules (figure 2.3) permet d'apporter une nouvelle information quant à la provenance énergétique des ressources allouées lors de cet épisode de croissance. Cela indique que l'énergie fournie pour pourvoir au début du processus d'élongation provient uniquement des réserves énergétiques chez les gaules et chez certains arbres matures dans une moindre mesure. Il est fort probable que les produits de la

photosynthèse nouvellement synthétisés soient ensuite progressivement mobilisés pour subvenir à l'élongation des unités de croissance une fois le développement des feuilles terminé.

Bien que les gaules présentent la période d'accroissement diamétral la plus longue, aucun individu de ce stade n'a présenté un accroissement diamétral sur l'ensemble de cette période. Les gaules se distinguent par la variabilité temporelle élevée concernant cet événement phénologique. Ces résultats diffèrent de ceux publiés par Canham qui avait constaté une période d'accroissement diamétral synchrone au sein des gaules (Canham, 1985). Il est fort probable que cette forte variabilité temporelle entre les individus de ce stade soit liée aux coûts énergétiques croissants associés à l'accroissement diamétral au cours du développement ontogénique. L'augmentation de ces coûts énergétiques pourrait expliquer un décalage temporel entre l'élongation des unités de croissance et l'accroissement diamétral. Bien que cette étude ne permette pas de prouver qu'une séparation temporelle de ces deux périodes de croissance permette un certain amortissement de leurs coûts énergétiques, la tendance d'un décalage temporel progressif de la période d'élongation et de celle de l'accroissement diamétral est observée en fonction de l'avancement des stades ontogéniques (hypothèse H1). Un tel décalage pourrait permettre de maintenir le puits de carbone lié à la croissance à un niveau le plus faible possible en amortissant ce coût énergétique sur la durée pour pouvoir accumuler des stocks de carbone pendant toute la période de croissance. Ces données sont cependant limitées et une étude phénologique avec une résolution temporelle plus fine couplée à une étude plus approfondie sur la gestion des ressources énergétiques des érable à sucre à ce propos pourrait permettre de confirmer ces propos.

La tendance à la diminution des périodes d'élongation et d'accroissement diamétral chez les vieux arbres peut être attribuée aux limitations physiologiques et énergétiques auxquelles ils font face. La baisse de leur capacité photosynthétique peut entraver l'élongation et l'accroissement radial des arbres les plus vieux (Thomas, 2010). D'autre part, il est possible que, vers la fin du développement ontogénique, l'augmentation du besoin de mobiliser leurs réserves énergétiques pour subvenir aux coûts de leur structure grandissante s'accroisse progressivement. Il est donc probable que la bonne gestion de leurs ressources énergétiques se fasse au détriment d'une réduction de leurs périodes de croissance pour ces deux raisons.

Enfin, la tendance au décalage des événements phénologiques entre les différents stades ontogéniques illustrée sur la figure 2.3 évoque l'importance du facteur temporel d'un stress et de l'effet différent qu'il peut avoir en fonction de l'ontogénie. Outre les différences de résistance liées au développement morphologique et physiologique, il semble que la date d'exposition à un stress environnemental pourrait contribuer à une affectation de la croissance plus ou moins marquée entre les individus de différents stades ontogéniques au sein d'une même population. Par exemple, une période de sécheresse survenant le premier juillet aurait probablement mené à une élongation réduite des unités de croissance de tous les stades à l'exception des gaules ayant déjà terminé cet événement phénologique. Cet exemple permet ainsi d'illustrer l'importance de l'ontogénie et de la prise en compte des facteurs influencés par son développement, dont la phénologie, dans la compréhension écologique d'une espèce.

### 2.5.2 Élongation des unités de croissance

La distribution hyperbolique des points de la figure 2.9 illustre le compromis d'investissement des ressources énergétiques qui existe entre l'exploitation de la lumière et l'exploration de l'espace. En effet, aucune unité de croissance ne possédait à la fois une valeur d'indice de masse élevée et une importante élongation. Il est cependant important de préciser que les unités de croissance courtes au rôle d'exploitation sont largement majoritaires, et ce, tout au long du développement ontogénique (Taugourdeau *et al.*, 2019).

La majorité des juvéniles entreprennent une croissance modeste et les valeurs élevées de LMF indiquent que ce stade privilégie le développement d'axes permettant l'exploitation de la lumière en synthétisant des unités de croissance généralement courtes et densément pourvues de feuilles (figure 2.9). Cependant, on observe une variabilité importante chez certains juvéniles qui présentent des valeurs élevées d'élongation de leurs unités de croissance. Ces quelques individus ont les valeurs de DHP élevées et se sont également vus attribuer les indices de lumière les plus élevés au sein de leur stade. Ces deux informations laissent penser que ces individus sont parvenus à exploiter un trou de lumière et ont réussi à accumuler suffisamment de ressources énergétiques pour se permettre un tel investissement. La valeur de variance de la lumière sur la variabilité des résultats d'élongation visible sur le tableau 2.6 permet de confirmer l'influence capitale de celle-ci sur l'élongation des érables à sucre présents en sous-étage.

Les juvéniles se caractérisent par leur grande efficacité d'exploitation des trous de lumière, notamment en synthétisant les unités de croissance les moins denses, tous stades ontogéniques confondus. En effet, les résultats de la figure 2.7 indiquent que les juvéniles dépensent comparativement moins de carbone par unité de longueur pour la synthèse de leurs unités de croissance et qu'elles sont, dans l'absolu, de plus petites tailles. Le même constat a été fait concernant la morphologie de leur pétiole (figure 2.8). D'un point de vue fonctionnel, la légèreté et la forme élancée des pétioles des juvéniles leur permettent une exploration accrue à faible coût. Contrairement à l'investissement dans l'élongation des unités de croissance, cet investissement d'exploration dans l'espace est temporaire, mais permet un déploiement des feuilles sur de plus grandes distances et leur permet d'atteindre des percées de lumière environnantes de différentes tailles.

Ces deux caractéristiques morphologiques orientées vers l'exploration ne sont visibles que chez les juvéniles, possiblement car leurs unités de croissance sont les moins exposées aux dommages potentiels liés aux contraintes physiques liées à l'environnement (e.g. vent), ainsi qu'aux contraintes biomécaniques.

De leur côté, les gaules sont caractérisées par une phase de diversification fonctionnelle importante des branches de leur cime au cours de leurs étapes de développement. La combinaison d'unités de croissance aux rôles fonctionnels différents avec la capacité photosynthétique élevée de leurs feuilles permet aux gaules de maximiser leur prise d'espace et leur production de carbone (Taugourdeau *et al.*, 2019). Les valeurs d'élongation significativement plus élevées pour ce stade ( $p < 0,001$ ; tableau 2.8; tableau 2.6 et figure 2.5) couplées aux faibles valeurs de LMF (figure 2.9) témoignent de l'importance à ce stade d'explorer l'espace environnant pour surpasser la compétition intra et interspécifique et ainsi atteindre des espaces plus ensoleillés. Par ailleurs, le taux élevé de ramifications à ce stade (tableau 2.9) représente également un investissement clé, car le nombre élevé de bourgeons axillaires présents sur ces unités de croissance permet une multiplication des accès potentiels aux espaces les mieux exposés à la lumière. Cette caractéristique confère aux gaules une plasticité élevée au niveau architectural.

Les résultats d'élongation des unités de croissance significativement plus élevés pour les arbres matures que pour les vieux arbres ( $p = 0.008$ ; tableau 2.7) illustrent le phénomène de « dérive » observé auprès des arbres les plus âgés. Ce terme définit le vieillissement des structures et des fonctions de l'organisme, elle se manifeste par une homogénéisation progressive de celles-ci et par une baisse de leur vigueur (D Barthélémy, Caraglio, & Costes, 1997; Daniel Barthélémy & Caraglio, 2007; Taugourdeau et al., 2019). L'homogénéisation des unités de croissance chez les vieux arbres est visible au travers de la faible variation de leurs élongations sur la figure 2.5. Le phénomène de dérive couplé à l'augmentation progressive des valeurs de LMF des unités de croissance de leur cime tendant à maximiser l'exploitation de la lumière incidente a été observé dans cette étude.

Ces changements morphologiques sont en partie liés à l'augmentation progressive des coûts énergétiques liés à la respiration de la biomasse de l'arbre et au fait que la fin du développement ontogénique est marquée par une baisse de la croissance en raison de contraintes hydrauliques croissantes. En effet, il a été constaté que plus un arbre est grand, plus le potentiel hydrique doit être élevé afin de limiter les problèmes de cavitation dans les vaisseaux de xylème. Si le potentiel hydrique n'est pas suffisamment élevé pour éviter ces problèmes, une baisse de croissance peut être observée (Koch, Stillet, Jennings, & Davis, 2004).

Par ailleurs, la densification progressive du carbone observée par unité de croissance des arbres matures et vieux dans cette étude est probablement liée avec la contrainte hydraulique à laquelle ils font face. Il est difficile de savoir lequel de ces deux facteurs influence l'autre ou si ces derniers s'influencent mutuellement. Dans tous les cas, ce rapport d'influence semble important, car les résultats relatifs à la densité des unités de croissance des gaules visibles sur la figure 2.7 proviennent d'individus aux valeurs variées de DHP, incluant plusieurs gaules de grandes tailles et dont l'exposition aux stress mécaniques peut être relativement élevée. Une étude ultérieure à ce sujet pourrait être menée afin de confirmer cette observation sur un nombre plus élevé d'individus.

Enfin, le résultat de la variance liée à l'identité de l'individu dans le tableau 2.7 indique qu'une part importante de variabilité d'élongation est liée à la variabilité interindividuelle pour les stades matures et vieux. Cette information met en évidence l'influence importante que peut avoir

l'interaction génétique/environnement sur les traits d'une population d'érables à sucre et de l'importance que cela peut avoir en matière de productivité et de services écosystémiques à l'échelle de cette population.

Un changement progressif d'allocation en faveur de l'accroissement diamétral par rapport à l'élongation des unités de croissance est observable en fonction du développement ontogénique de l'érable à sucre. En effet, au fil de son développement ontogénique, celui-ci aura besoin de dépenser de plus en plus de ressources énergétiques dans l'élargissement de son tronc afin de soutenir cette structure aérienne de plus en plus lourde et ramifiée (cf. Givnish, 1988 ; Kutsch *et al.*, 2009). En effet, pour les arbres au développement ontogéniques avancés, l'ajout annuel de masse aérienne lié aux biosynthèses des nouvelles unités de croissance doit être accompagné d'un accroissement radial au coût énergétique de plus en plus élevé. En effet, chaque nouvelle unité de croissance primaire doit être accompagnée par un accroissement radial sur l'entièreté de la verticalité de l'arbre, des racines jusqu'à la nouvelle pousse annuelle. Cependant, ces individus sont obligés de synthétiser de nouvelles unités afin d'y développer de nouvelles feuilles et d'être en mesure de subvenir aux coûts énergétiques sans cesse grandissants liés à la maintenance de cette structure.

Les résultats des moyennes d'accroissements diamétraux de la figure 2.4 sont comparables bien que légèrement inférieurs avec ceux déjà publiés dans la littérature (Houle, 1990 ; Parker *et al.*, 1985). La faible quantité d'individus échantillonnés, les différences liées à la localisation des sites d'échantillonnage ainsi que la composition du sol peuvent être à l'origine de la différence de résultats avec les études citées.

Le raccourcissement de la période d'accroissement radiale chez les vieux arbres pourrait en partie expliquer la diminution significative entre les valeurs d'accroissements diamétraux des vieux arbres comparées à celles des arbres matures (Tableau 2.7). Il est également possible que la baisse du taux de croissance soit liée à une baisse de la quantité de leurs réserves énergétiques. Il serait intéressant de mener une étude à ce sujet en incluant un nombre plus élevé d'individus afin d'évaluer l'influence de ces deux facteurs. Il est cependant important de rappeler que l'importante variabilité génétique et phénotypique des érables à sucre est à l'origine d'une variabilité

interindividuelle importante de leur croissance et que ces résultats peuvent ne pas être représentatifs de l'ensemble des individus de cette espèce (Copenheaver *et al.*, 2020)

Étant donné que le facteur ontogénique covarie avec les changements de conditions environnementales et en particulier avec l'exposition à la lumière, il est difficile d'isoler l'effet d'un de ces facteurs dans le cadre de cette étude. Cependant, la comparaison et la sélection de différents modèles mixtes comprenant notamment l'estimation de l'exposition à la lumière comme effet aléatoire permet d'estimer la part de variabilité associée à l'une ou l'autre variable. Bien que ces deux modèles ne se basent sur une seule session d'échantillonnage, ni le modèle A, ni le modèle D (tableau 2.5 et tableau 2.8) n'ont inclus la variable d'exposition à la lumière car son influence sur la variabilité de chacune des variables réponses a été estimée minime au cours du procédé de sélection de modèles. Cela permet de mettre en avant le fait que les différences significatives d'élongation et d'accroissement radial sont davantage liées aux facteurs ontogéniques qu'au facteur d'ensoleillement.

Par ailleurs, la variable d'ensoleillement n'est pas présente dans le modèle C car les arbres matures et vieux bénéficient tous d'une pleine lumière. Pourtant, des différences significatives d'élongation des unités de croissance ont été constatées ( $p = 0.045$ ; tableau 2.7). Ces résultats permettent également de distinguer l'influence des facteurs ontogéniques sur l'élongation de leurs unités de croissance de celui de l'ensoleillement.

Des changements allocatifs à l'échelle de la feuille ont été observés au cours du développement ontogénique. Les traits morpho-fonctionnels foliaires mesurés chez les juvéniles et les gaules favorisent une exploration de l'espace par le biais de pétioles élancés. Par la suite, l'augmentation progressive des valeurs de LMA couplée au raccourcissement et à la densification des pétioles chez les arbres matures et vieux favorisent une exploitation de la lumière chez les stades ontogéniques plus avancés. La Figure 4.2 (Annexe C) apporte davantage d'informations concernant l'augmentation de la part de carbone allouée à la production des limbes de feuilles au détriment de l'allocation à leurs pétioles qui leurs sont associés en fonction du développement ontogénique.

La hausse des résultats de LMA au début du développement ontogénique visible sur la figure 2.6 témoigne d'une acclimatation des feuilles à l'évolution de la disponibilité de la luminosité entre le sol (pour les semis) et le sous-étage (pour les gaules) et d'une influence du diamètre de l'arbre (proxy de sa taille) chez les individus du sous-étage. Ces relations affectent la variation de la capacité photosynthétique de leurs feuilles ainsi que leurs gains en carbone (Beaudet *et al.*, 2000 ; Ellsworth et Reich, 1992a, 1992b).

La valeur de LMA est faible pour les juvéniles car leurs feuilles sont les plus fines. Cela s'explique par le fait que la majorité de la lumière a déjà été capturée par les individus plus grands, les juvéniles sont donc moins exposés à celle-ci et ne la capturent qu'au travers de trous de lumière. Cependant, la morphologie économe en carbone de leurs feuilles leur permet d'exploiter la lumière à moindre coût.

La variabilité élevée des valeurs de LMA observées chez les gaules sur la figure 2.6 peut s'expliquer par une variabilité élevée d'exposition à la lumière et par des changements ontogéniques rapides survenant au sein de ce stade ontogénique. Par exemple, une augmentation progressive de l'auto-ombrage et une baisse progressive de la tolérance à l'ombre ont été observées en fonction du DHP chez les gaules (Sendall, Lusk, & Reich, 2015). Ces facteurs sont connus pour influencer les valeurs de LMA ainsi que la variation de gain de carbone des arbres (Falster, Duursma, & FitzJohn, 2018).

Cette importante variabilité coïncide d'ailleurs avec la variabilité élevée des valeurs d'élongation présentées précédemment. Des relations négatives entre le SLA (*i. e.* relations positives entre le LMA) des feuilles et la taille d'élongation des branches chez l'érable rouge ont déjà été mises en évidence (Niklas & Cobb, 2010). Le même résultat a été observé dans le cadre de ce travail (voir les résultats du tableau 4.1 a en annexe). Il est donc possible que la concentration des ressources énergétiques accumulées dans les branches et les bourgeons avant le débourrement exercent une influence sur la morphologie de l'unité de croissance et de ses feuilles.

Concernant les arbres matures et vieux, l'élaboration de feuilles épaisses leur permet de maximiser la capture de lumière incidente pour une surface foliaire donnée. Une réduction progressive du taux

d'azote dans les feuilles ainsi que des modifications épigénétiques associées au processus de vieillissement pourraient également expliquer ce phénomène chez les arbres les plus âgés (Qiu *et al.*, 2021 ; Thomas, 2011, 2013).

Cependant, les résultats publiés par Thomas indiquent que les feuilles des vieux arbres ont des valeurs élevées de LMA, mais que leur capacité photosynthétique est inférieure à celles des gaules. Il semble que les contraintes hydrauliques liées à la hauteur de l'arbre aient une influence négative sur cette variable (Thomas, 2010). En effet, une baisse de la conductance stomatique constitue un moyen de maintenir un potentiel hydrique élevé chez les arbres de grandes tailles. En contrepartie, cette baisse entraîne une baisse des échanges gazeux des feuilles avec une baisse de leur capacité photosynthétique. Il est donc probable que cette baisse progressive de rendement énergétique chez les vieux arbres soit responsable de la baisse de l'accroissement radial et de l'élongation des unités de croissance observées sur les figure 2.4 et figure 2.5. Ce propos est appuyé par le fait qu'une étude a constaté une baisse de la transpiration de la canopée des vieilles forêts comparée aux forêts matures dans la région des Grands Lacs. Ces résultats suggèrent donc une baisse de la conductance stomatique et hydraulique des vieux arbres comparés aux arbres matures (Tang *et al.*, 2006).

Une importante variabilité intraindividuelle des valeurs de LMA a été constatée chez les arbres matures et vieux. Cette hausse de variabilité est attribuable à l'âge physiologique de la feuille, à son exposition à la lumière, à la taille de l'arbre ainsi qu'à la position de la feuille sur l'axe (Ellsworth et Reich, 1993 ; Legner *et al.*, 2014 ; Rozendaal *et al.*, 2006 ; Valladares et Niinemets, 2008) . Il est toutefois possible que le regroupement inégal d'unités de croissance au sein des différentes branches constituent des puits énergétiques inégaux et qu'une différence de répartition des ressources énergétiques avant le débourrement représente le facteur contribuant à cette variation.

En revanche, une moindre variabilité interindividuelle concernant ces valeurs de LMA a été observée. Bien que faible, cette variabilité représente des différences conséquentes d'un point de vue fonctionnel, car elle amène une certaine variabilité de productivité primaire (Poorter *et al.*, 2009). Ces variabilités résultent d'interactions complexes entre les facteurs génétiques et environnementaux. Il serait intéressant d'étudier davantage les enjeux de cette variabilité

importante d'un point de vue énergétique, fonctionnel et génétique. Ce sujet permettrait d'en apprendre davantage sur les facteurs affectant les différences de productivité observées entre les individus, un sujet potentiellement intéressant dans le domaine de l'acériculture.

Ces résultats relatifs aux mesures sur les unités de croissance et sur leurs feuilles confirment la seconde hypothèse de ce travail tendant à montrer qu'au travers de leurs caractéristiques morphologiques et physiologiques, la fonction d'exploration de l'espace autour de la cime est privilégiée dans les stades ontogéniques plus jeunes, tandis que la fonction d'exploitation de la lumière est favorisée dans les stades plus avancés. Les deux premiers stades compétitionnent pour la lumière, tandis que les stades plus vieux doivent subvenir aux besoins énergétiques de leur masse croissante de tissus non photosynthétiques.

### CHAPITRE 3 CONCLUSION

L'analyse des traits morphologiques des unités de croissance met en évidence des stratégies fonctionnelles différentes en fonction du développement ontogénique. Ces traits permettent de confirmer que les juvéniles et les gaules favorisent l'exploration de l'espace environnant dans un contexte de compétition pour la lumière. Concernant les stades plus avancés, les arbres matures et vieux favorisent au travers de ces traits, une exploitation de la lumière. La relation possible entre le changement fonctionnel majeur observé sur les unités de croissance de la cime des arbres matures et vieux et le besoin de subvenir énergétiquement à leurs besoins énergétiques de plus en plus conséquents est discuté. Cette analyse fonctionnelle a également permis de développer davantage le concept de compromis fonctionnel entre l'exploitation de la lumière et l'exploration dans l'espace notamment pour des vieux arbres dont le DHP dépasse les 70 cm.

En effet, l'analyse des échantillons prélevés à l'aide du drone a permis d'obtenir des données nouvelles, auparavant difficiles d'accès. Un lien possible entre les contraintes hydriques et la morphologie des unités de croissance des érables adultes a également été abordé.

D'autre part, un travail de caractérisation des changements phénologiques survenant au cours du développement ontogénique de l'érable à sucre a été réalisé dans le cadre de cette étude. Celui-ci a permis de mettre en évidence une tendance à un décalage temporel progressif des périodes d'accroissement diamétral et d'élongation des unités de croissance en fonction du développement ontogénique. Cette étude fait le lien entre les décalages phénologiques observés et les coûts énergétiques associés aux épisodes de croissance en fonction de l'ontogénie. L'interprétation de ces variations phénologiques apporte des informations utiles à la compréhension de la dynamique saisonnière de l'allocation du carbone au cours de la vie de l'érable à sucre.

En effet, les ressources énergétiques de l'érable à sucre jouent un rôle majeur sur sa santé et sur sa manière de réagir en réponse aux variations environnementales. Ces ressources varient au fil des saisons et ces variations sont étroitement liées avec le développement phénologique et ontogénique (Wong *et al.*, 2003). Bien que complexe et lourde, une étude détaillée à ce sujet permettrait de faire

le lien entre la temporalité des demandes énergétiques liées à la croissance des érables et la compréhension des patrons annuels de variations de leurs ressources énergétiques.

Pour conclure, ces résultats illustrent l'importance de la prise en compte des facteurs ontogéniques et phénologiques dans l'étude de la réponse de l'érable à sucre face à un stress. De futures recherches similaires axées sur l'influence du facteur génétique et environnemental pourraient permettre d'approfondir ces résultats, ouvrant ainsi de nouvelles perspectives pour une meilleure compréhension des écosystèmes forestiers.

**CHAPITRE 4 ANNEXE A**  
**ÉLONGATION DES UNITÉS DE CROISSANCE DE LA CIME EN 2022 SELON**  
**LES STADES ONTOGÉNIQUES**

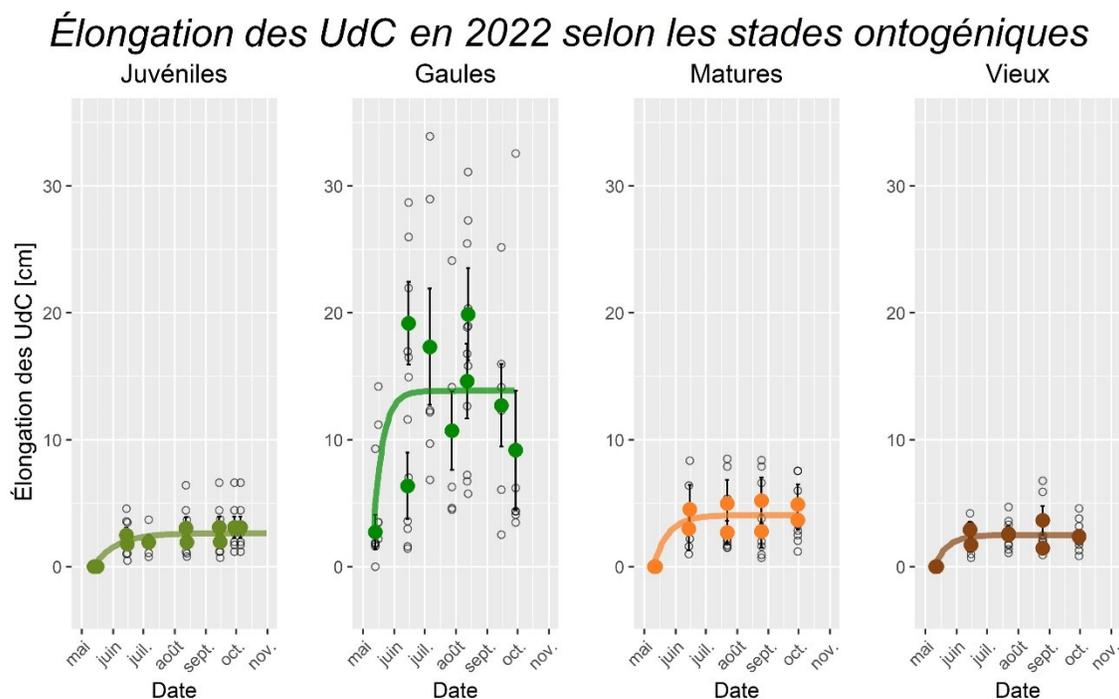


Figure 4.1 : Graphiques des suivis de croissance primaire des branches des quatre stades ontogéniques au cours de l'année 2022. Les points de couleurs représentent les moyennes d'élongation par site. Les points blancs représentent les occurrences d'élongation. Les différentes courbes ont été obtenues à l'aide d'ajustements de courbes exponentielles à l'aide de la fonction nls du package « ggplot2 » sur base de l'équation  $y = a^{(b*x)} + c$ .

Cette figure a permis, à l'aide des différentes courbes, d'estimer les dates phénologiques de début et de fin de l'élongation avec le plus de précision possible. Les valeurs d'élongation dont la valeur dépassait le triple de la moyenne ont été éliminées du jeu de données uniquement pour cette figure. Ces quelques valeurs tronquaient la courbe lissée permettant d'établir la fin de la période d'élongation des unités de croissance (en particulier pour le stade juvénile).

Il est important de préciser que les mesures prises chez les juvéniles sont des mesures répétées d'une même branche marquée chez les mêmes individus au cours de l'année. Les mesures d'élongation des arbres matures et vieux proviennent respectivement des mêmes arbres, mais pas

des mêmes branches au cours des différentes prises de mesures. Enfin, les mesures faites sur les gaules proviennent systématiquement d'individus différents.

## ANNEXE B

### RÉSULTATS DU MODÈLE LINÉAIRE MIXTE PRÉSENTANT LA VARIATION DU LMA AVEC LES STADES ONTOGÉNIQUES EN TANT QU'EFFET FIXE

Tableau 4.1 a) et b) Résultats du modèle E : le modèle linéaire mixte présentant la variation des valeurs transformées du LMA (logarithme) avec les stades juvéniles et gaules en tant qu'effet fixe. Le tableau b représente les résultats du modèle F : le modèle linéaire mixte généralisé présentant la variation des valeurs de LMA en fonction des modèles mixtes avec les stades mature et vieux en tant qu'effet fixe.

L'estimé ( $\pm$  erreur type), la valeur du test t de Student et du p sont présentés pour chaque effet fixe. La variance et l'écart-type des effets aléatoires sont également affichés dans ce tableau.

a)

Modèle E	lmer(log(LMA) ~ Stade + (1   Site))					
Effets Fixes	Estimé ( $\pm$ erreur-type)	Valeur de t	Valeur p	Effets Aléatoires	Variance	Écart-Type
Ordonnée à l'origine	4.075 ( $\pm$ 0.156)	34.87	<b>0.013</b>	Site	0.025	0.156
Juveniles	-0.474( $\pm$ 0.056)	-8.42	<b>&lt;0.001</b>	Résiduel	0.05	0.224

Le test de comparaisons multiples avec ajustement de Sidak montre une différence significative entre les stades juvénile et gaule pour la variable de LMA, ( $p < 0.0001$ ).

b)

Modèle F	lmer(sqrt(LMAa) ~ Stade + (1   Site) + (1   ID))					
Effets Fixes	Estimé ( $\pm$ erreur-type)	Valeur de t	Valeur p	Effets Aléatoires	Variance	Écart-Type
Ordonnée à l'origine	9.998 ( $\pm$ 0.124)	80.73	<b>&lt;0.001</b>	Site	0	0
Vieux	0.042( $\pm$ 0.24)	0.24	0.81	ID	0	0
				Résiduel	0.383	0.619

Les résultats des comparaisons multiples avec ajustement de Sidak indiquent qu'il n'y a pas de différence statistiquement significative entre les stades mature et vieux pour la variable de LMA ( $p = 0.8130$ ).

## ANNEXE C

### VARIATION DU RAPPORT DE MASSE PETIOLE / FEUILLE EN FONCTION DU DHP

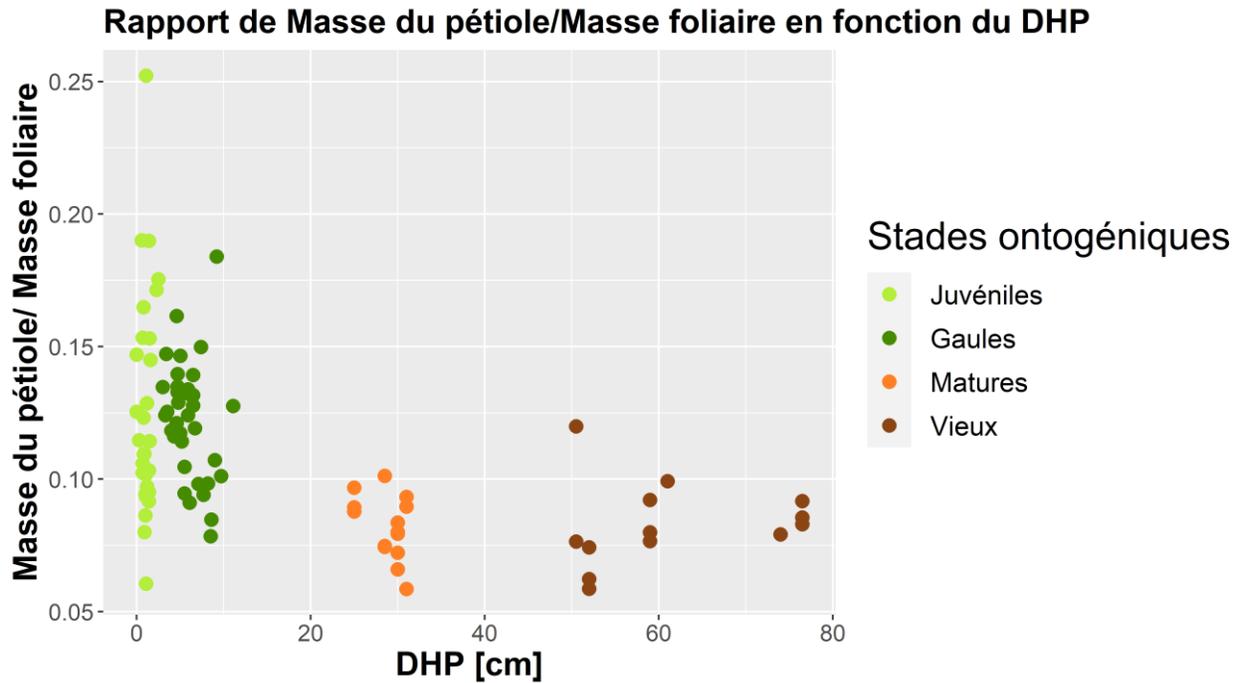


Figure 4.2 : Représentation des valeurs de rapport de masse de pétiole sur la masse de la feuille correspondante pour chaque individu échantillonné à partir de juillet 2022 en fonction de leur valeur respective de diamètre à hauteur de poitrine (DHP). Toutes les feuilles proviennent uniquement de la cime de l'individu.

## BIBLIOGRAPHIE

- Agriculture et Agroalimentaire Canada. (2017). *Aperçu statistique de l'industrie de l'érable au Canada*. [https://multimedia.agr.gc.ca/pack/pdf/maple\\_erable\\_2019a-fra.pdf](https://multimedia.agr.gc.ca/pack/pdf/maple_erable_2019a-fra.pdf)
- Archetti, Marco, Richardson, Andrew D., O'Keefe, John et Delpierre, Nicolas. (2013). Predicting Climate Change Impacts on the Amount and Duration of Autumn Colors in a New England Forest. *PLoS ONE*, 8(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057373>
- Augspurger, Carol K. et Bartlett, Elizabeth A. (2003). Differences in leaf phenology between juvenile and adult trees in a temperate deciduous forest. *Tree Physiology*, 23(8), 517-525. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.8.517>
- Augspurger, Carol K., Cheeseman, J. M. et Salk, C. F. (2005). Light gains and physiological capacity of understory woody plants during phenological avoidance of canopy shade. *Functional Ecology*, 19(4), 537-546. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01027.x>
- Barthélémy, Daniel et Caraglio, Yves. (2007). Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*, 99(3), 375-407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- Barton, Kasey E. et Koricheva, Julia. (2010). The ontogeny of plant defense and herbivory: Characterizing general patterns using meta-analysis. *American Naturalist*, 175(4), 481-493. <https://doi.org/10.1086/650722>
- Beaudet, Marilou et Messier, Christian. (1998). Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(7), 1007-1015. <https://doi.org/10.1139/x98-077>
- Beaudet, Marilou, Messier, Christian, Hilbert, David W., Lo, Ernest, Wang, Zhang M. et Lechowicz, Martin J. (2000). Leaf- and plant-level carbon gain in yellow birch, sugar maple, and beech seedlings from contrasting forest light environments. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(3), 390-404. <https://doi.org/10.1139/x99-220>
- Bishop, Daniel A., Beier, Colin M., Pederson, Neil, Lawrence, Gregory B., Stella, John C. et Sullivan, Timothy J. (2015). Regional growth decline of sugar maple (*Acer saccharum*) and its potential causes. *Ecosphere*, 6(10), 1-14. <https://doi.org/10.1890/ES15-00260.1>
- Bonser, Stephen P. et Aarssen, Lonnie W. (1994). Plastic allometry in young sugar maple (*Acer saccharum*): adaptive responses to light availability. *American Journal of Botany*, 81(4), 400-406. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1994.tb15463.x>
- Brisson, Jacques. (2001). Neighborhood competition and crown asymmetry in *Acer saccharum*. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(12), 2151-2159. <https://doi.org/10.1139/cjfr-31-12-2151>

- Buttò, V., Surget-Groba, Y., Huang, J. G., Delagrangé, S. et Rossi, S. (2021). *Phenological Plasticity and Adaptive Potential of Sugar Maple Populations.*, 1-17.
- Canham, Charles D. (1985). Suppression and Release during Canopy Recruitment in *Acer saccharum*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 134-145.
- Cavender-bares, Author J et Bazzaz, F A. (2000). Changes in Drought Response Strategies with Ontogeny in *Quercus rubra*: Implications for Scaling from Seedlings to Mature Trees. *Oecologia*, 124(1), 8-18.
- Coleman, James S., McConnaughay, Kelly D.M. et Ackerly, David D. (1994). Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(5), 187-191. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90087-6](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90087-6)
- Copenheaver, Carolyn A., Shumaker, Ketia L., Butcher, Brittany M., Hahn, George E., Perkins, La' Portia J., Dukes, Christopher J., Thompson, Emma G. et Pisaric, Michael F.J. (2020). Dendroclimatology of sugar maple (*Acer saccharum*): Climate-growth response in a late-successional species. *Dendrochronologia*, 63(July), 125747. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125747>
- Ellsworth, D. S. et Reich, P. B. (1992a). Leaf Mass Per Area, Nitrogen Content and Photosynthetic Carbon Gain in *Acer saccharum* Seedlings in Contrasting Forest Light Environments. *Functional Ecology*, 6(4), 423. <https://doi.org/10.2307/2389280>
- Ellsworth, D. S. et Reich, P. B. (1993). Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia*, 96(2), 169-178. <https://doi.org/10.1007/BF00317729>
- Ellsworth, David S. et Reich, Peter B. (1992b). Water relations and gas exchange of *Acer saccharum* seedlings in contrasting natural light and water regimes. *Tree Physiology*, 10(1), 1-20. <https://doi.org/10.1093/treephys/10.1.1>
- Farrell, Michael. (2013). Estimating the maple syrup production potential of American forests: An enhanced estimate that accounts for density and accessibility of tappable maple trees. *Agroforestry Systems*, 87(3), 631-641. <https://doi.org/10.1007/s10457-012-9584-7>
- Gaucher, Catherine, Gougeon, Sébastien, Mauffette, Yves et Messier, Christian. (2005). Seasonal variation in biomass and carbohydrate partitioning of understory sugar maple (*Acer saccharum*) and yellow birch (*Betula alleghaniensis*) seedlings. *Tree Physiology*, 25(1), 93-100. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.1.93>
- Gill, David S., Amthor, Jeffrey S. et Bormann, F. Herbert. (1998). Leaf phenology, photosynthesis, and the persistence of saplings and shrubs in a mature northern hardwood forest. *Tree Physiology*, 18(5), 281-289. <https://doi.org/10.1093/treephys/18.5.281>
- Givnish, T. J. (1988). Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15(1-2), 63-92. <https://doi.org/10.1071/pp9880063>

- Gratani, Loretta. (2014). Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Advances in Botany*, 2014, 1-17. <https://doi.org/10.1155/2014/208747>
- Groover, Andrew. (2017). Age-Related Changes in Tree Growth and Physiology. *eLS*, (June), 1-7. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0023924>
- Guo, Xiali, Buttò, Valentina, Mohytych, Vasyl, Klisz, Marcin, Surget-Groba, Yann, Huang, Jianguo, Delagrangé, Sylvain et Rossi, Sergio. (2023). Plasticity plays a dominant role in regulating the phenological variations of sugar maple populations in Canada. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11(June), 1-9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1217871>
- Hartmann, Henrik, Adams, Henry D., Hammond, William M., Hoch, Günter, Landhäuser, Simon M., Wiley, Erin et Zaehle, Sönke. (2018). Identifying differences in carbohydrate dynamics of seedlings and mature trees to improve carbon allocation in models for trees and forests. *Environmental and Experimental Botany*, 152(March), 7-18. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.03.011>
- Hoch, G, Richter, A et Körner, Ch. (2003). Hoch, Richter, Körner - 2003 - Non-structural carbon compounds in temperate forest trees.pdf. *Plant, Cell and Environment*, (26), 1067-1081.
- Houle, G. (1990). Growth patterns of sugar maple seedlings and mature trees in healthy and in declining hardwood stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(7), 894-901.
- Keenan, Trevor F. et Richardson, Andrew D. (2015). The timing of autumn senescence is affected by the timing of spring phenology: Implications for predictive models. *Global Change Biology*, 21(7), 2634-2641. <https://doi.org/10.1111/gcb.12890>
- Körner, Christian. (2003). Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, 91(1), 4-17. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00742.x>
- Körner, Christian et Basler, David. (2010). Phenology under Global Warming. *Science*, 327(5972), 1461-1462.
- Kutsch, Werner L., Wirth, Christian, Kattge, Jens, Nöllert, Stefanie, Herbst, Matthias et Kappen, Ludger. (2009). Ecophysiological Characteristics of Mature Trees and Stands - Consequences for Old-Growth Forest Productivity. Dans *Old-growth forests: function, fate and value* (p. 57-79). [https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-540-92706-8_4)
- Kwit, Matthew C., Rigg, Lesley S. et Goldblum, David. (2010). Sugar maple seedling carbon assimilation at the northern limit of its range: The importance of seasonal light. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(2), 385-393. <https://doi.org/10.1139/X09-196>
- Lecigne, Bastien, Delagrangé, Sylvain, Lauri, Pierre Éric et Messier, Christian. (2022). Trimming influences tree light interception and space exploration: contrasted responses of two cultivars of *Fraxinus pennsylvanica* at various scales of their architecture. *Trees - Structure and Function*, 36(3), 1067-1083. <https://doi.org/10.1007/s00468-022-02273-5>
- Legner, N., Fleck, S. et Leuschner, C. (2014). Within-canopy variation in photosynthetic capacity,

- SLA and foliar N in temperate broad-leaved trees with contrasting shade tolerance. *Trees - Structure and Function*, 28(1), 263-280. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0947-0>
- Lovett, Gary M. et Mitchell, Myron J. (2004). Sugar maple and nitrogen cycling in the forests of eastern North America. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(2), 81-88. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0081:SMANCI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0081:SMANCI]2.0.CO;2)
- Marsh, Acer, Godman, Richard M, Yawney, Harry W et Tubbs, Carl H. (1990). Acer saccharum Marsh. sugar maple. *Silvics of North America*, 2(654), 78.
- Martin-Ducup, Olivier, Schneider, Robert et Fournier, Richard A. (2016). Response of sugar maple (Acer saccharum, Marsh.) tree crown structure to competition in pure versus mixed stands. *Forest Ecology and Management*, 374, 20-32. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.047>
- Niinemets, Ülo. (2010). Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*, 260(10), 1623-1639. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.054>
- Nock, C. A., Caspersen, J. P. et Thomas, S. C. (2008). Large ontogenetic declines in intra-crown leaf area index in two temperate deciduous tree species. *Ecology*, 89(3), 744-753. <https://doi.org/10.1890/07-0531.1>
- Norby, Richard J., Hartz-Rubin, Jennifer S. et Verbrugge, Maria J. (2003). Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO2 enrichment. *Global Change Biology*, 9(12), 1792-1801. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2003.00714.x>
- Parker, G. R., Leopold, D. J. et Eichenberger, J. K. (1985). Tree dynamics in an old-growth, deciduous forest. *Forest Ecology and Management*, 11(1-2), 31-57. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(85\)90057-X](https://doi.org/10.1016/0378-1127(85)90057-X)
- Piao, Shilong, Liu, Qiang, Chen, Anping, Janssens, Ivan A., Fu, Yongshuo, Dai, Junhu, Liu, Lingli, Lian, Xu, Shen, Miaogen et Zhu, Xiaolin. (2019). Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges. *Global Change Biology*, 25(6), 1922-1940. <https://doi.org/10.1111/gcb.14619>
- Pickup, M., Westoby, M. et Basden, A. (2005). Dry mass costs of deploying leaf area in relation to leaf size. *Functional Ecology*, 19(1), 88-97. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00927.x>
- Poorter, Hendrik, Niinemets, Ülo, Poorter, Lourens, Wright, Ian J. et Villar, Rafael. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3), 565-588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
- PPAQ. (2021). *Producteurs et productrices acéricoles du Québec*. <https://ppaq.ca/fr/sirop-erable/seve-au-sirop-erable/>
- Qiu, Tong, Aravena, Marie Claire, Andrus, Robert, Ascoli, Davide, Bergeron, Yves, Berretti,

- Roberta, Bogdziewicz, Michal, Boivin, Thomas, Bonal, Raul, Caignard, Thomas, Calama, Rafael, Camarero, J. Julio, Clark, Connie J., Courbaud, Benoit, Delzon, Sylvain, Calderon, Sergio Donoso, Farfan-Rios, William, Gehring, Catherine A., Gilbert, Gregory S., ... Clark, James S. (2021). Is there tree senescence? The fecundity evidence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(34), 1-10. <https://doi.org/10.1073/pnas.2106130118>
- Reimer, C. W. (1949). Growth correlations in five species of deciduous trees. *Butler University Botanical Studies*, 9(1), 43-59.
- Ren, Ping, Liang, Eryuan, Raymond, Patricia et Rossi, Sergio. (2021). Bud break in sugar maple submitted to changing conditions simulating a northward migration. *Canadian Journal of Forest Research*, 51(6), 842-847. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0365>
- Ricard, Jean-Pierre, Messier, Christian, Delagrange, Sylvain et Beaudet, Marilou. (2003). Do understory sapling respond to both light and below-ground competition?: a field experiment in a north-eastern American hardwood forest and a literature review. *Annals of Forest Science*, 60(8), 749-756. <https://doi.org/10.1051/forest>
- Rozendaal, D. M.A., Hurtado, V. H. et Poorter, L. (2006). Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*, 20(2), 207-216. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01105.x>
- Ryan, Michael G. et Yoder, Barbara J. (1997). Hydraulic limits to tree height and tree growth: What keeps trees from growing beyond a certain height? *BioScience*, 47(4), 235-242. <https://doi.org/10.2307/1313077>
- Schlichting, C D. (1986). The Evolution of Phenotypic Plasticity in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17(1), 667-693. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.003315>
- Sipe, T. W. et Bazzaz, F. A. (1994). Gap partitioning among maples (*Acer*) in central New England: shoot architecture and photosynthesis. *Ecology*, 75(8), 2318-2332.
- Smirnova, O V, Chistyakova, A A, Zaugolnova, L B, Evstigneev, O I, Popadiouk, R V, Romanovskii, A M, Evstigneev, O I, Popadiouk, R V et Romanovsky, A M. (1999). Ontogeny of a tree. *Ботаник*, 84, 8-20.
- Steingraeber, David A. (1982). Phenotypic Plasticity of Branching Pattern in Sugar Maple (*Acer Saccharum*). *American Journal of Botany*, 69(4), 638-640. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1982.tb13301.x>
- Taugourdeau, Olivier, Delagrange, Sylvain, Lecigne, Bastien, Sousa-Silva, Rita et Messier, Christian. (2019). Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) shoot architecture reveals coordinated ontogenetic changes between shoot specialization and branching pattern. *Trees - Structure and Function*, 33(6), 1615-1625. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01884-9>
- Thomas, Howard. (2013). Senescence, ageing and death of the whole plant. *New Phytologist*,

197(3), 696-711. <https://doi.org/10.1111/nph.12047>

Thomas, Sean C. (2010). Photosynthetic capacity peaks at intermediate size in temperate deciduous trees. *Tree Physiology*, 30(5), 555-573. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq005>

Thomas, Sean C. (2011). *Age-Related Changes in Tree Growth and Functional Biology: The Role of Reproduction*. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-1242-3\\_2](https://doi.org/10.1007/978-94-007-1242-3_2)

Valladares, Fernando et Niinemets, Ülo. (2008). Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(2008), 237-257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>

Vanoni, Marco, Bugmann, Harald, Nötzli, Magdalena et Bigler, Christof. (2016). Drought and frost contribute to abrupt growth decreases before tree mortality in nine temperate tree species. *Forest Ecology and Management*, 382, 51-63. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.001>

Wong, B. L., Baggett, K. L. et Rye, A. H. (2003). Seasonal patterns of reserve and soluble carbohydrates in mature sugar maple (*Acer saccharum*). *Canadian Journal of Botany*, 81(8), 780-788. <https://doi.org/10.1139/b03-079>

Wright, Sarah D. et McConnaughay, Kelly D.M. (2002). Interpreting phenotypic plasticity: The importance of ontogeny. *Plant Species Biology*, 17(2-3), 119-131. <https://doi.org/10.1046/j.1442-1984.2002.00082.x>

Xie, Yingying, Wang, Xiaojing, Wilson, Adam M. et Silander, John A. (2018). Predicting autumn phenology: How deciduous tree species respond to weather stressors. *Agricultural and Forest Meteorology*, 250-251(June 2017), 127-137. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.12.259>

Zani, Deborah, Crowther, Thomas W., Mo, Lidong, Renner, Susanne S. et Zohner, Constantin M. (2020). Increased growing-season productivity drives earlier autumn leaf senescence in temperate trees. *Science*, 370(6520), 1066-1071. <https://doi.org/10.1126/science.abg1438>

Zeng, Qiao, Marquis, Benjamin, Delagrangé, Sylvain, Zhou, Ping, Yuan, Shaoxiong, Sylvain, Jean Daniel, Raymond, Patricia et Rossi, Sergio. (2022). Late frost as a driver of ecotypic differentiation in sugar maple: Implications for assisted migration. *Agricultural and Forest Meteorology*, 323(June), 109041. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.109041>