



UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN OUTAOUAIS

ÉTUDE DE LA CROISSANCE PRIMAIRE DU CHÊNE ROUGE ET DE  
L'IMPORTANCE DES FACTEURS CLIMATIQUES DANS SA VARIATION  
ANNUELLE

MÉMOIRE DE RECHERCHE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

EXTENSIONNÉE DE L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR

CHRISTIAN RUIZ

OCTOBRE 2016

## TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES.....	i
LISTE DES FIGURES.....	iii
LISTE DES TABLEAUX.....	iv
RÉSUMÉ .....	v
PROBLÉMATIQUE.....	1
1.1 Mise en contexte .....	1
1.2 Question de recherche.....	4
CADRE THÉORIQUE .....	5
2.1 Botanique .....	5
2.2 L'architecture et sa fonctionnalité.....	6
2.3 Développement des organes.....	9
2.4 Impacts du climat sur le développement architectural.....	11
OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES.....	14
3.1 Objectif de la recherche .....	14
3.2 Objectifs spécifiques .....	14
3.3 Hypothèses de recherche.....	15
MÉTHODOLOGIE.....	16
4.1 Protocole d'échantillonnage et de mesure de l'architecture et de récupération des données climatiques.....	16
4.2 Définition de l'Unité Architecturale (UA).....	21
4.3 Méthode de définition des types d'axes des unités de croissance pour chaque ordre .....	21
4.4 Méthode de définition des fonctions pour chaque type d'axes.....	22
4.5 Méthode d'inter-datation des données .....	23
4.6 Définition de l'influence du climat sur la croissance primaire du chêne rouge .....	24
RÉSULTATS .....	27

5.1 Unité Architecturale du chêne rouge et fonctions des axes .....	27
5.1.1 Unité Architecturale moyenne .....	27
5.1.2 Types d'axes .....	29
5.1.3 Fonctions d'axes .....	31
5.2 Croissance et impact du climat .....	33
5.2.1 Croissance radiale .....	33
5.2.2 Influence du climat sur le taux de ramifications, sur la croissance secondaire au DHP, et sur la croissance primaire .....	34
5.2.2.1 Qualité du modèle pour chaque variable architecturale .....	34
5.2.2.2 Modèle sélectionné pour chaque variable architecturale .....	35
5.2.2.3 Synthèse de la relation mensuelle croissance-climat .....	35
DISCUSSIONS .....	37
6.1 Méthode de définition de l'unité architecturale : de l'architecture à la fonction .....	37
6.2 Relations climat-éléments clés au développement de l'arbre .....	40
6.3 Proposition d'un modèle général pour la compréhension de l'impact du climat sur la croissance primaire .....	44
6.4 Proposition d'un modèle général pour la compréhension de l'impact du climat sur la croissance secondaire .....	46
6.5 Conclusions et ouverture : nécessité d'approfondir les connaissances .....	47
BIBLIOGRAPHIE .....	49
ANNEXES .....	58

## LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1	Localisation de la plantation de chênes rouges d'Amérique.....	16
2	Différenciation des ordres de l'Unité architecturale (UA) du chêne rouge d'Amérique (Source : Logiciel Xplo).....	27
3	Positions des différents types d'axes le long de l'Unité Architecturale.	29
4	Histogramme : moyenne et écart-type des différents types d'axes .....	30
5	Tendance moyenne de la croissance secondaire au DHP .....	33
6	Qualité du modèle pour chaque variable étudiée .....	34
7	Synthèse de la relation mensuelle croissance-climat .....	35

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
1	Résumé des résultats du test statistique avec les K-means .....	30
2	Résultats sous forme de valeurs de $p$ des comparaisons croisées multiples ajustées des ratios de surface foliaire / surface ligneuse en fonction des types d'axes.....	31
3	Définition de la fonction pour chaque catégorie d'axes.....	31
4	Résultat des variables climatiques sélectionnées en fonction de la composante principale (t1).....	35

## RÉSUMÉ

Devant la complexité existante des interactions entre le développement des espèces arborescentes et leur environnement, il est difficile de cerner la manière dont les modifications climatiques actuelles vont influencer la fourniture des nombreux services écosystémiques offerts par ces espèces végétales. Cependant, en étudiant la mise en place de la croissance primaire (l'architecture de la cime) et secondaire (croissance radiale), ainsi que l'impact du climat sur ces croissances, il est possible d'identifier l'impact de modifications climatiques sur le développement de l'arbre (proxy de sa performance). Pour ce faire, j'ai premièrement présenté une analyse approfondie permettant de quantifier la croissance primaire, la ramification, les types d'axes produits et leurs fonctions chez le chêne rouge d'Amérique (*Quercus Rubra L.*) à un stade de développement identifiable à celui de jeune adulte. Deuxièmement, j'ai réalisé une analyse rétrospective de la croissance de l'axe principal de cette essence, dans le but de quantifier la croissance primaire, la croissance secondaire (au DHP), et le taux de ramifications annuel passé en fonction de l'historique des données climatiques. Pour la première partie de l'étude, la méthode statistique des K-means est utilisée, afin de définir des types d'axes et faire une description simplifiée de l'architecture. Pour la seconde partie, j'ai utilisé une méthode statistique permettant de découpler l'influence de la variation du climat sur la croissance primaire, la croissance secondaire et le taux de ramifications de l'espèce à l'étude (régression PLS (« Partial Least Squares Regression »)). L'unité architecturale du chêne rouge d'Amérique mise en évidence par mes mesures montre 3 types d'axes principaux (longs, moyens et courts), ainsi que 2 types d'axes particuliers que sont la réitération (sur l'ordre 2) et le polycycle (sur l'ordre 1). De plus, il a été vérifié que la longueur de l'axe était très corrélée avec les fonctions d'exploration et d'exploitation des axes, et qu'au stade de développement étudié, la fonction d'exploration était très exprimée chez cette espèce. En fonction des paramètres de croissance étudiés, il ressort également que le climat de l'automne de l'année précédente et celui de la saison de croissance de l'année en cours sont les périodes les plus importantes dans l'explication de la performance du chêne rouge ; ce qui renforce l'importance de l'étape de l'organogénèse (réalisée avant la dormance hivernale) dans le processus de développement des arbres. Le travail a donc permis d'élaborer une unité architecturale précise permettant d'observer les différents ordres, types d'axes, et fonctions de la structure, au deuxième stade de développement, correspondant à l'étape de jeune adulte (complexification de la structure du houppier). Il a aussi permis d'identifier les périodes climatiques importantes dans le déploiement de la croissance primaire et secondaire. Finalement, cette étude démontre qu'il reste encore de nombreuses informations à acquérir sur la phénologie de croissance de certains organes (i.e : cambium, cernes, racines), afin de mieux comprendre l'impact du climat sur la croissance des arbres.

MOTS-CLÉS : chêne rouge d'Amérique, architecture fonctionnelle, croissance primaire, impacts climatiques, phénologie, stades de développement, organogénèse.

## PROBLÉMATIQUE

### 1.1 Mise en contexte

Les variations climatiques peuvent engendrer un déclin (diminution de la population) ou un dépérissement (état de la population pouvant entraîner sa disparition) de certaines espèces arborescentes, causés par la complexité d'acclimatation et d'adaptation de la plante à son environnement (Allen *et al.*, 2010). Ces variations climatiques engendrent également des modulations dans l'architecture des arbres visuellement observables et caractérisées par une modification de leur croissance primaire, et de leur phénologie (Chaubert-Pereira *et al.*, 2000 ; Chuine, 2000). Cette croissance comprend deux processus qui sont l'organogenèse (création de l'organe) et l'allongement des organes (Caraglio *et al.*, 2007) ; elle représente une base de développement à la croissance secondaire (i.e. : croissance en épaisseur des phytomères pour la circulation des sèves, aussi appelée croissance radiale au niveau du tronc).

Les variations possibles dans le développement de la structure entre différents groupes fonctionnels, espèces d'un même groupe fonctionnel, ou individus d'une même espèce (dans des conditions de croissance distinctes) forcent les chercheurs à trouver des patrons simplifiés et communs, dans le but d'étudier leurs différences de performance. Pour ce faire, la méthode la plus évidente reste la description de leur croissance par l'observation du développement de leur architecture. Hallé et Oldeman (1970) proposent, grâce à l'observation de plantes tropicales, différents

critères représentant des modèles uniques d'architecture. Ces modèles représentent les possibilités de croissance, de ramifications et des différenciations morphologiques des axes (Edelin, 2014). Cependant, cette méthode trouve rapidement ses limites, puisque la simplification de la réalité ne permet pas de différencier toutes les espèces (plusieurs espèces sont représentées par un même modèle). De plus, cette approche n'inclut qu'une vision botanique de la plante et exclut ainsi tout aspect fonctionnel du développement architectural. De surcroît, beaucoup de changements peuvent avoir lieu au cours de leur vie, tels que la transposition d'un état monopodial (dominance de l'axe principal) à celui de sympodial (dominance de l'axe secondaire), le mimétisme juvénile et le changement de modèle (Millet *et al.*, 1996). Dans le cas où, comme dans ce travail, le but est i) d'étudier l'architecture typique d'une espèce, ii) d'y associer une variabilité avec l'environnement et iii) d'analyser ces différences dans un contexte de performance, il est préférable d'utiliser une méthode basée sur le concept d'Unité architecturale et de fonctionnalité.

L'unité architecturale est une notion plus récente que les modèles architecturaux de Hallé et Oldeman, et est définie par les processus de formation et d'accumulation des organes de l'arbre. En effet, elle est directement liée au fonctionnement de méristèmes apicaux du tronc et des branches, qui définiront à la fois le nombre de ces organes, leur position et leur taille. D'après Barthélémy et Caraglio (2007), la diversité d'expression de ces méristèmes permet l'édification de structures de type arbustives ou arborescentes simplement en modifiant la vigueur de l'expression de certains de ces méristèmes. Dans tous les cas, ceci permet, quel que soit le *mode* de

croissance spécifique, d'aboutir à un stade architectural relativement stable et fortement hiérarchisé dans lequel il est possible de distinguer un nombre fini d'ordres d'axes, différenciable par des caractéristiques morphologiques et fonctionnelles (Barthélémy *et al.*, 1989). Le nombre de ces ordres d'axes, leur nature et la manière dont elles s'agencent entre elles définissent alors le «*diagramme architectural*» (Edelin, 1977) ou encore «*l'unité architecturale* » (Barthélémy *et al.*, 1991), et est différent selon l'espèce. Dans cette unité architecturale, il est également possible d'intégrer la notion des types d'axes (Taugourdeau, 2011). Il s'agit d'une différenciation possible des axes selon différents critères tels que leur position dans la structure (l'ordre) et leur longueur.

La recherche présentée dans ce mémoire est double. En effet, elle se veut d'abord une étude de cas à travers laquelle une méthode d'analyse simple et fonctionnelle de l'unité architecturale va être élaborée, afin de décrire le développement architectural d'une espèce (le chêne rouge d'Amérique). Ensuite, elle propose de mieux comprendre la variabilité du développement architectural en fonction de nombreux facteurs climatiques et donc d'explorer la performance de cette espèce dans un climat changeant. L'étude s'intéresse donc au *Quercus Rubra L.* (chêne rouge d'Amérique ou Red Oak), espèce d'importance dans la forêt feuillue du nord-est de l'Amérique du Nord. Afin d'avoir un contrôle maximal de la variabilité inter-arbre de l'unité architecturale au stade développement étudié (jeune adulte), l'échantillonnage a été effectué dans une plantation du sud du Québec, où tous les individus ont connu le même climat et les mêmes conditions de site.

## 1.2 Question de recherche

Quelle est l'unité architecturale du chêne rouge d'Amérique, et comment est-elle annuellement affectée par le climat ?

## CADRE THÉORIQUE

### 2.1 Botanique

Le domaine bioclimatique du chêne rouge d'Amérique (*Quercus rubra* L.) correspond à celui de l'érable à bouleau jaune (MFFP, 2013). Il est également présent au Canada et aux États-Unis et s'étend jusqu'au nord-est de la Nouvelle-Écosse (Little, 1979). En ce qui concerne l'Amérique du Nord, cette essence pousse sur des sols de type Boralf frais et humides et des Orthod Spodosols. Il croît mieux sur les loams épais et modérément drainés (ST-Julien *et al.*, 1998). La longévité de cette essence est de 200 ans, elle peut atteindre un diamètre à hauteur de poitrine (DHP) de 30 à 90 cm, et une hauteur de 20 à 30 mètres. Le chêne rouge vit dans les régions climatiques où les moyennes de températures annuelles sont d'environ 4°C à 16°C, et où les moyennes de précipitations annuelles sont de 760 mm à 2030 mm (Sander, 1965). Comme il est peu tolérant à l'ombre pendant sa phase mature, il se retrouve que dans les milieux où il peut dominer, tels que les sommets ou les lisières.

La structure ligneuse se caractérise par un tronc lisse de couleur gris argenté. Ses branches sont assez grosses, lisses et de couleurs d'un brun-rougeâtre à brun-verdâtre. Un individu peut atteindre 18 à 25m de haut, avec des exceptions à 35m ; il est à croissance moyenne à rapide, contrairement aux autres chênes. Les bourgeons terminaux sont bruns-rougeâtres, lisses et glabres. Les feuilles sont caduques, de 10 à 20cm de longueur, à base cunéiforme, verts-jaunâtre ternes ou

luisantes, alternes, et découpées en sept à treize lobes irréguliers, séparés par des sinus arrondis. Son fruit est un gland brun rougeâtre à graine amère, ovoïde et peut mesurer jusqu'à 3cm, avec une maturation bisannuelle (John Laird Farrar, 2012).

## 2.2 L'architecture et sa fonctionnalité

L'architecture d'une plante peut être définie grâce à la nature et à l'arrangement de chacune des parties qui la composent ; elle est, à un temps donné, l'expression de l'équilibre entre les processus endogènes et les contraintes exercées par l'environnement (Barthélemy et Caraglio, 2007). Chacun de ses traits (caractéristique visuellement observable) est donc plastique (Valladares *et al.*, 2007) et est alors calibré de manière à permettre à l'individu d'exprimer plusieurs fonctions. Il existe trois fonctions essentielles définies pour les plantes et donc par les arbres : la reproduction, la croissance et la survie (Violle *et al.*, 2007).

Le développement architectural peut donc devenir un proxy précieux à la compréhension du développement de l'individu lorsqu'il est possible d'associer, aux différentes structures mises en place, différentes fonctions permettant de comprendre les mécanismes liés à la croissance et à la survie. Pour cela, il est important de bien comprendre les organes qui composent la structure modulaire mise en place par les arbres. Le phytomère représente la plus petite unité structurale du système branché de l'arbre. Il est composé d'un entre-nœud portant une ou plusieurs feuilles et des bourgeons. Dans chacun des bourgeons du phytomère est contenu toutes les composantes nécessaires au développement du phytomère

suisant (Barthélemy et Caraglio, 2007). Ainsi, par accumulation de phytomères, l'arbre développe des axes qui peuvent se ramifier en d'autres axes et poursuivre la complexification de la structure.

Selon le nombre de phytomères qui le composent et la taille de ces phytomères, les axes exprimeront différentes fonctions associées à la croissance ou à la survie. Par exemple, les axes courts portent une surface foliaire importante par rapport à la quantité de biomasse ligneuse investie, ce qui leur confère la fonction d'exploitation (i.e : capture et conversion de la lumière) du milieu (Thiébaud *et al.*, 1984). On les nomme généralement axes d'exploitation. Les axes longs quant à eux, possèdent une fraction de feuillage beaucoup plus faible par rapport à la quantité de biomasse ligneuse investie pour la mettre en place. Cette morphologie leur confère donc un rôle d'exploration de l'espace plus que d'exploitation des ressources. On les nomme alors axes d'exploration. Les axes courts peuvent représenter une faible part de la structure (environ 30%) et porter la majorité (environ 80%) de la surface foliaire (Thiébaud B *et al.*, 1984). Il est possible d'approcher la description de ces axes sur la base de nombreuses autres fonctions, mais celles-ci sont souvent plus difficiles à quantifier et à expliquer. Parmi celles-ci, on retrouve l'optimisation du transport de la sève et la minimisation des ressources nécessaires (Md Rian et Sasson, 2013). Toutes ses approches partent du postulat que la plante optimise sa structure (i.e : l'agencement et la combinaison de ses modules), afin d'obtenir une optimisation de l'utilisation de l'espace et des ressources disponibles dans l'environnement (Md Rian et Sasson, 2013).

Les aspects de l'architecture du chêne rouge d'Amérique énumérés dans cette partie sont recueillis dans les articles de Collins *et al.* (1996) et de Heuret *et al.* (2006). Tout d'abord, chez les chênes rouges, les pousses annuelles peuvent être mono ou bicycliques, et la ramification peut être soit différée d'un cycle de croissance ou soit d'un an. Ceci signifie que le chêne rouge est capable de polycyclisme dès la première année de croissance. Il est également possible pour un chêne rouge âgé de 5 ans (stade juvénile) d'avoir un axe principal (tronc) monocyclique ou un axe principal polycyclique (sachant que dans les deux cas, les rameaux peuvent noter la présence de pousses annuelles polycycliques). Puis, il est montré que les aspects structurels globaux des chênes rouges offrent des caractéristiques semblables, mais également des différences significatives (le nombre de nœuds fait varier la complexité de la structure). En exemple, les rameaux retardés d'un cycle de croissance sont le plus souvent trouvés sur la partie apicale de l'unité de croissance (UC). Ou bien, la probabilité d'observer un nœud ramifié ne se produit qu'à partir du 7<sup>e</sup> entre-nœud, au-dessous du sommet ; cette probabilité devient nulle après le 26<sup>e</sup> nœud. Enfin, les bourgeons endommagés sont principalement situés dans la partie intermédiaire de la structure. L'observation sur les UC, partie correspondante à une phase d'allongement ininterrompue (Hallé et Martin, 1968), indique qu'elles semblent généralement composées d'une alternance entre entre-nœuds courts et entre-nœuds longs, et que leur nombre varie avec la durée de la photopériode. La pousse annuelle (PA), partie correspondante à la somme de tous les phytomères mis en place lors d'une même saison de croissance, n'est pas décrite avec précision dans ces articles, mais observe de façon générale des différences interannuelles,

notamment sur la longueur, le nombre d'entre-nœuds, le diamètre et le taux de ramifications.

### 2.3 Développement des organes

La croissance de la plante peut être vue de différentes manières, selon le type d'organes ou le niveau d'organisation considéré (phytomère, plante au complet, etc.). À l'échelle du phytomère ou de l'axe, la croissance est le résultat de deux processus distincts et coordonnés appelés organogenèse et extension des organes (Champagnat *et al.*, 1986). Le premier correspondant à la formation de l'organe, et le deuxième à l'extension de celui-ci, et sont valables pour les différents organes qui composent la plante telle que les fruits, les feuilles et les tiges. L'organogenèse a lieu dans le bourgeon et se produit avant l'extension des organes, cependant, son activité est invisible. L'extension des organes arrive par la suite, et ce processus est observable dès son démarrage par l'éclatement du bourgeon. Cette séparation dans le temps est importante, car il existe des moments de l'année où le climat peut avoir de l'impact alors que l'arbre semble complètement inactif. La croissance peut être rythmique ou continue (Hallé *et al.*, 1978). En règle générale, la croissance est rythmique, ce qui signifie qu'il existe différentes périodes au cours de l'année qui correspondent à la croissance des organes, et qui sont visibles notamment grâce à des cicatrices présentes sur la tige. Dans une minorité des cas, la croissance a lieu tout au long de l'année tant que les conditions de croissance sont bonnes (Gill and Tomlinson, 1971). La croissance peut également être déterminée ou indéterminée

(Garrison and Wetmore, 1961). La croissance cesse dès qu'une structure génétiquement prédéterminée est complètement formée, on parle de croissance déterminée. Lorsque la plante pousse et continue à produire différents organes (fruits, fleurs) jusqu'à ce qu'elle soit affectée par un facteur externe, la croissance est dite indéterminée.

Chez les arbres des forêts tempérées, la croissance est rythmique, permettant la mise en place d'une pousse annuelle, visuellement observable grâce à des marqueurs de croissance (Taugourdeau O *et al.*, 2012), ce qui permet d'étudier l'architecture grâce à une méthodologie de datation des axes, décrivant de manière rétrospective (de la dernière année de croissance jusqu'à l'année souhaitée) la croissance primaire des tiges (Gatsuk *et al.*, 1980), et offrant des données sur l'âge des axes ou sur la perte de leur vigueur (Menzies *et al.*, 2000). L'influence des changements climatiques sur la structure de la pousse annuelle est reconnue et peut être également observée par cette méthode (Taugourdeau O *et al.*, 2012). Il est également possible de hiérarchiser les différents axes d'un arbre en se basant sur leur ordre de ramification. Il s'agit d'une méthode où les axes sont numérotés dans leur ordre d'apparition (Barthélémy *et al.*, 1989). Si l'on souhaite représenter l'unité architecturale d'une espèce, il est possible de créer des ordres d'axes. Il est également possible, afin d'obtenir plus de précisions, de regrouper les axes selon une morphologie similaire. Pour ce faire, il existe le concept d'âge physiologique. Il est défini comme une combinaison particulière de plusieurs attributs morphologiques, anatomiques ou fonctionnels d'une entité botanique donnée (Barthélémy *et al.*, 1997).

Les informations sur la croissance du chêne rouge détaillées ci-dessous sont recueillies par Collin *et al.* (1996). Les résultats montrent la présence d'une rythmicité annuelle et d'une rythmicité intra-annuelle. Une fois la première année de croissance terminée, la seconde année reprend sa croissance de manière spontanée et le bourgeon terminal débourre pour effectuer un ou deux cycles de croissance supplémentaires. Il est également observé que le méristème produit constamment des feuilles. De plus, pour cette espèce, la croissance est déterminée, ce qui signifie que le bon déroulement de celle-ci dépend étroitement des conditions climatiques des périodes clés pour la croissance de l'espèce. Cependant les connaissances sur les périodes de l'organogenèse de l'espèce et sur l'organogenèse de manière générale sont presque inexistantes pour ce processus invisible et pourtant important à la compréhension de la croissance du chêne rouge d'Amérique.

#### 2.4 Impacts du climat sur le développement architectural

Le développement de l'architecture est influencé par différents facteurs. Parmi ceux-ci on retrouve la position de la branche dans l'arbre, la position de l'axe sur la branche, et le stade de développement (Vennetier et Girard, 2013), mais aussi les conditions climatiques (Girard, 2012). Il est possible d'étudier la relation développement architectural-climat en s'attardant sur les processus liés à la phénologie. La phénologie est définie comme étant la progression des plantes aux différents stades identifiables de leur développement (Lambert *et al.*, 2008). De

plus, elle s'exprime différemment selon les stades de développement (phases ontogéniques). Elle est également intrinsèquement liée au climat, ce qui implique des stress environnementaux pouvant changer drastiquement le développement de la plante, de la germination à la phase végétative, et reproductive. Par exemple, un stress climatique peut jouer sur la formation du bourgeon, la période de débourrement, ou sur la longueur et la période de la phase temporelle d'élongation d'une tige. Lorsqu'on regarde la performance d'individus en termes de croissance, les processus phénologiques les plus importants sont la formation et le débourrement des bourgeons, l'extension des tiges, l'élargissement et la forme des cernes de croissance, et le développement de la surface foliaire. Il est maintenant connu que ces paramètres peuvent varier de manière conséquente en fonction de la dynamique spatio-temporelle du climat, ainsi que de la prédisposition génétique des espèces (Differ, 2001 ; Lebourgeois *et al.*, 2008 ; Lechnowicz, 1984 ; Nienstaedt, 1974).

L'étude des variations climatiques interannuelles représente un bon moyen d'explorer l'impact que les changements climatiques auront sur le développement de l'architecture des arbres. De facto, ces variations climatiques peuvent influencer la croissance primaire, la croissance secondaire et le taux de ramifications, en créant des conditions environnementales plus ou moins propices à la différenciation ou à la croissance des tissus. Ainsi, une diminution drastique de la disponibilité en ressources et particulièrement en eau, peuvent avoir un grand impact sur l'organogenèse ou sur la phase d'élongation lorsque ces deux événements concordent dans le temps. Ces impacts sont potentiellement observables chez toutes

les espèces d'arbres, mais les variables climatiques influentes pourront largement changer selon l'espèce, leur phénologie et leur capacité d'acclimatation (Vennetier *et al.*, 2011). Récemment, il a été montré que les variations climatiques peuvent entraîner la diminution de la largeur des cernes de croissance, de la quantité de surface foliaire développée, de la longueur des pousses annuelles et du taux de ramifications (Girard *et al.*, 2012 ; Vennetier *et al.*, 2013).

## OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

### 3.1 Objectif de la recherche

Décrire l'unité architecturale du chêne rouge d'Amérique et la variabilité de la croissance primaire, de la croissance secondaire et du taux de ramifications annuels de l'espèce face au climat.

### 3.2 Objectifs spécifiques

1. Développer une méthode simple d'étude de classification des axes pouvant être adaptée à toutes les espèces arborescentes.
2. Décrire la croissance primaire et la ramification du chêne rouge à un stade de développement juvénile, afin de déterminer son unité architecturale et ses fonctions d'exploration et d'exploitation.
3. Effectuer une analyse rétrospective du développement de l'arbre, afin de mieux comprendre comment et à quel point le chêne rouge pourrait être affecté par les changements climatiques.

### 3.3 Hypothèses de recherche

La croissance primaire est le processus principal définissant le développement de la structure (architecture) d'un individu.

1. Bien que la structure d'une espèce de feuillus comme le chêne rouge montre une grande variabilité, il est possible de définir son unité architecturale moyenne en utilisant des regroupements de types d'axes.
2. Au stade juvénile (jeune adulte) où les individus seront étudiés, il est attendu que l'architecture du chêne rouge soit tournée vers l'exploration de l'espace.
3. En plus de la variabilité naturelle de l'espèce, il est attendu de pouvoir isoler des périodes de l'année où le climat s'avère important dans la performance de la croissance primaire, de la croissance secondaire, et du taux de ramifications du chêne rouge.

## MÉTHODOLOGIE

### 4.1 Protocole d'échantillonnage et de mesure de l'architecture et de récupération des données climatiques



Figure 1 : Localisation de la plantation de chênes rouges d'Amérique

Le site sélectionné est en Outaouais (Figure 1), au sud du Québec (point de référence central de la région : 46°00'00''N, 45°75'00''O). Cette région est située au sud du 51<sup>e</sup> degré de latitude nord et se caractérise par un climat tempéré, avec une température moyenne annuelle d'environ 6°C et des précipitations annuelles de 1000 millimètres, dont environ 250 centimètres de neiges. Cette zone est dominée par des peuplements d'arbres feuillus et mixtes. 44% des peuplements de l'Outaouais sont des feuillus. Les espèces de codominances sont celles du domaine

bioclimatique de l'érablière à boulot jaune, c'est-à-dire le bouleau jaune et l'érable à sucre. Le sous-bois est majoritairement recouvert de tilleul d'Amérique et de l'ostryer de Virginie. Pour ce travail, une station météorologique de Chénéville, située à 14km du site de l'étude, dont les coordonnées GPS centrales sont d'à peu près 45°45'50''N, 75°04'00''O, sera utilisée pour obtenir des informations précises et réalistes des températures et des précipitations du secteur. Ces informations seront enregistrées pour plusieurs périodes de chaque année jugées importantes dans la modulation de la croissance, et ce, sur une période de 6 ans. Afin de prendre en considération la phénologie, des moyennes mensuelles ont été prises (développement du bourgeon à partir de l'explosion du bourgeon, prend en moyenne 12 jours). Une plantation a été sélectionnée de façon à contrôler au maximum la variabilité au niveau de l'âge, des tailles et des diamètres. Il s'agit d'un environnement moins affecté par les paramètres biotiques et abiotiques, tels que la diversité en espèces, les maladies ou la compétition. Les informations sur les conditions passées de la plantation à l'étude, située entre Saint-André-Avellin et Chénéville (aux abords de la 321, dans la région de la Petite Nation) indiquent que le terrain n'a pas subi de traitements dus à l'activité humaine, si ce n'est l'entretien (ramassage des débris). Cependant, après avoir communiqué sur l'historique des chênes de la plantation avec le propriétaire, il en est ressorti que ceux-ci ont subi ce qui ressemble à l'antracnose, et à la « coupe rameau du chêne ». Cette dernière est un insecte qui dépose sa larve dans le bois, celui-ci creuse le rameau pour sortir et le fait tomber. De plus, les plants auraient subi la prédation telle que celle du Cerf de Virginie présent dans le secteur. L'accumulation de ces différents facteurs aurait

fait perdre plusieurs années de développement sur les premières années, au point tel que le propriétaire eu craint de la perte sèche de tous ses plants.

L'analyse s'effectue sur des chênes rouges au stade de jeune adulte (environ 20 ans). La variabilité intraspécifique à ce stade de développement est importante (dominance unique vs dominances secondaires) ; la variabilité interspécifique en termes de tailles ou de formes est au minimum possible. Les individus ont été sélectionnés de manière systématique, selon la condition d'absence de fourches (minimisation des structures accidentées). Parmi les 100 arbres présélectionnés, 40 ont été choisis aléatoirement. Sur chaque arbre, un protocole d'échantillonnage unique a été utilisé, celui-ci ayant pour objectif de récolter les mesures nécessaires à la caractérisation et la quantification de l'unité architecturale de l'arbre. Il repose sur la notion des gradients morphogénétiques, se base sur une méthode rétrospective, et est adapté aux conditions spécifiques du terrain. Tout d'abord, pour chaque unité de croissance (ou PA) du tronc (6 dernières années), la mesure de l'année de formation, de la longueur totale de l'UC et le diamètre médian, du nombre d'entre-nœuds de l'UC, du nombre d'UC par pousse annuelle (taux de polycyclisme), et la présence (nombre) ou l'absence de rameaux sont vérifiés. Puis, pour les dernières UC (les UC portant des feuilles), la biomasse foliaire sèche, par prélèvements destructifs, ainsi que la biomasse collinaire sèche de l'UC, par prélèvements destructifs sont mesurées.

Ensuite, une analyse de la croissance secondaire est effectuée par dendrochronologie. Cette méthode permet de valider la datation des branches et de vérifier la présence de phénomènes climatiques, et ce, avec une grande précision

(Schweingruber, 1988). Elle se base sur le nombre et la forme des cernes présentes sur un disque transversal récupéré à même le tronc. Le nombre de cernes du disque indique l'âge minimum de l'individu et la forme des cernes indique la présence ou non de variations environnementales (i.e : présence ou non de sécheresse). Ici, elles permettront de vérifier à la fois l'âge de l'individu, l'âge d'une branche si nécessaire, et la présence ou non d'événements climatiques significatifs qui ont eu lieu depuis la naissance de l'individu. Ces données de dendrochronologie obtenues seront confrontées aux données climatiques obtenues par la station météorologique de Chénéville, sur le site d'environnement Canada. Pour l'échantillonnage, un disque transversal est coupé au DHP (diamètre à hauteur de poitrine). Ensuite, en ce qui concerne la mesure des branches, les deux derniers étages de branches sont entièrement mesurés sur la partie du houppier hors concurrence (cimette). En effet, pour chaque UC des 3 dernières années de la branche, l'année de formation, la longueur totale de l'UC, le nombre d'entre-nœuds de l'UC, le nombre d'UC par PA (taux de polycyclisme), et la présence (nombre) ou l'absence de rameaux sont mesurés. Pour ce qui a trait aux dernières UC (les UC portant des feuilles), la biomasse foliaire sèche, mesures destructives, et la biomasse collinaire sèche de l'UC par mesures destructives, sont vérifiées.

Une étude visuelle de terrain a démontré une variabilité de la structure importante entre les différents chênes rouges au stade de développement de jeunes adultes. Cela nécessite donc une étude des différents paramètres de leur structure, afin de déterminer des patrons communs et donc de définir leur unité architecturale.

Actuellement, il est connu que le chêne subit fréquemment de la mortalité au niveau du bourgeon terminal. Cependant, ces mortalités sont peu visibles, car un axe latéral se met en place dans le prolongement de l'axe terminal, et ne seront donc pas étudiées dans ce travail. Pour comprendre cette unité, il faut garder en mémoire qu'elle dépend de l'âge physiologique et de la situation choisie.

Avant l'échantillonnage définitif, des calculs de moyennes et de variances sont effectués, ainsi que des tests de puissance (avec G power), afin de déterminer quels paramètres et combien d'échantillons sont nécessaires pour bien décrire la variabilité observée dans un sous échantillon. L'échantillonnage de cette étude préliminaire est effectué sur 4 arbres jeunes adultes (2<sup>e</sup> stade de développement). Les paramètres sont étudiés pour les 3 dernières années de croissance. Les tests montrent qu'il n'est pas nécessaire d'utiliser plus de 40 individus, et démontrent que les paramètres sélectionnés précédemment sont pertinents et suffisants pour l'étude.

Les données climatiques sont recueillies pour les 6 dernières années de croissance, sur le site du Ministère du Développement Durable, Environnement et Lutte contre les Changements Climatiques. Les températures moyennes et les précipitations totales journalières sont récupérées à partir des données du site d'environnement Canada, à la rubrique données historiques journalières de la station météorologique de Chénéville (située à 14 km de la plantation).

#### 4.2 Définition de l'Unité Architecturale (UA)

Tous les paramètres cités dans la méthodologie de sélection de données ont été mesurés et implémentés dans Xplo. Il s'agit d'un logiciel spécialisé dans la modélisation des plantes, programmé par Sébastien Griffon (CIRAD) permettant de prendre en compte les règles topologiques (positionnement, liens) entre les différents segments, de leurs longueurs et de leur nombre de ramifications. Les paramètres ont donc été enregistrés pour chaque individu et une moyenne de ceux-ci a été réalisée, afin d'obtenir la modélisation de la cime typique de 3 ans pour un chêne rouge d'Amérique (*Quercus Rubra L.*).

#### 4.3 Méthode de définition des types d'axes des unités de croissance pour chaque ordre

Le nombre de groupes de longueurs pour chaque ordre est déterminé grâce aux hypothèses biologiques suivantes. Tout d'abord, l'ordre 1 est constitué de deux groupes fondamentaux que représentent les longueurs normales et les polycycles. Les longueurs normales représentent les longueurs effectuées par l'ordre 1 dans un contexte dit normal. Les polycycles sont les seconds cycles de croissance, représentant environ 30% de la longueur des premiers cycles (Girard *et al.*, 2011). Les ordres 2 et 3 disposent de longueurs courtes, moyennes et longues. L'ordre 2 dispose d'un groupe supplémentaire pour les réitérations. Ces dernières sont une reproduction d'une UC d'ordre 1 en ordre 2, et ont une longueur supérieure aux axes longs d'ordre 2. La méthode des K-means (Daniel *et al.*, 2011, chap. 4) permet

de regrouper les différentes longueurs d'UC en différents groupes dont le nombre est prédéterminé. Cette méthode donne le nombre d'UC par groupe, la longueur maximale et la longueur minimale des UC, ainsi que la moyenne représentative du groupe. Elle permet également d'obtenir diverses informations telles que le pourcentage de représentation d'une catégorie sur un ordre. La fonction dans R est la suivante : `kmeans(x, k)`. `x` représente le vecteur étudié et `k` indique le nombre de classes souhaitées. Les résultats s'affichent sous forme de vecteurs uniques à chaque type d'axes.

#### 4.4 Méthode de définition des fonctions pour chaque type d'axes

Les fonctions d'exploitation et d'exploration sont attribuées à chaque catégorie d'axes en utilisant les types d'axes précédemment définis et un ratio fonctionnel de la masse foliaire sur la masse ligneuse des UC actives (possédant encore ses feuilles, soit l'année 2015). La visualisation statistique des données a révélé qu'il était possible d'obtenir la normalité pour la variable dépendante (le log des ratios), mais que l'homogénéité des variances nécessaire dans l'analyse de la statistique paramétrique ANOVA ne peut être obtenue même avec les différentes transformations mathématiques disponibles. Le choix d'utiliser une méthode d'analyse de comparaison des groupes par une statistique non paramétrique est alors effectué. Celui-ci ne nécessite ni la normalité ni l'homogénéité des variances. Il faut cependant transformer la variable `Y` en variable catégorique. Les ratios sont donc transformés en rangs.

Différentes librairies du logiciel R ont été utilisées, afin de visualiser les données. La librairie « psych » permet d'obtenir les caractéristiques générales des différents groupes (Revelle, 2016), et « lattice » permet d'obtenir une visualisation graphique des données par des diagrammes en boîtes (Deepayan, 2008). La méthode « Dunn test for multiple comparisons » est appliquée avec sa méthode d'ajustement des valeurs de  $p$ , afin de corriger les erreurs de type II et donc, de gérer la dépendance entre les données. Il s'agit de la méthode la plus utilisée, afin d'effectuer des analyses de comparaisons de groupes avec un test non paramétrique. Pour ce faire, les librairies « FSA » et « DescTools » sont utilisées (Ogle, 2016 ; Signorell *et al.*, 2016).

#### 4.5 Méthode d'inter-datation des données

La meilleure méthodologie actuelle permettant de vérifier l'âge de l'individu reste la dendrochronologie. Elle permet également de vérifier s'il existe des années particulièrement affectées par le climat, et de vérifier l'âge des branches quand cela paraît nécessaire. Les échantillons ont été traités avec un micromètre sous une loupe binoculaire; le zoom utilisé pour la visualisation est le « x800 ». Les cernes de croissance sont numérotés, dénombrés et la longueur est mesurée entre chaque cerne.

#### 4.6 Définition de l'influence du climat sur la croissance primaire du chêne rouge

D'après Vennetier *et al.*, 2013, Girard *et al.*, 2011 et Thabeet *et al.*, 2007, le choix de la méthode PLS (« partial least square » ou encore « moindres carrés partiels ») semble le plus approprié pour ce genre d'études. En effet, cette méthode permet d'étudier la relation entre les paramètres de croissances (ici croissance primaire annuelle (par UC), croissance secondaire annuelle (par cernes), et nombre de ramifications (par UC) qui définissent l'architecture de la plante et son climat. Elle est caractérisée dans les articles comme étant fiable dans le cas où l'on dispose de beaucoup de variables avec relativement peu d'observations (ici 6 observations, sous forme d'années différentes). Elle est également utilisée comme analyse statistique lorsque la dépendance entre les données est importante, comme sur les arbres (architecture : éléments emboîtés les uns dans les autres). Comme constaté dans la littérature, lorsqu'il s'agit d'étudier les pousses annuelles (PA), il faut prendre en considération l'influence de nombreux paramètres dépendants. Parmi ceux-ci on retrouve l'influence des années précédentes sur les PA actuelles (l'organogénèse de la pousse ou de l'Unité de croissance à lieu au cours de la phase d'extension précédente), l'influence du gradient morphogénétique et l'influence de la position sur l'axe vertical (dans la canopée). Cette méthode permet de tester séparément l'influence des paramètres climatiques sur la croissance primaire, la croissance secondaire et sur le taux de ramifications.

Les paramètres climatiques sélectionnés dans le modèle sont le taux de précipitations totales mensuelles (prenant en compte tous les types de précipitations : pluie, neige, etc.), ainsi que les températures moyennes mensuelles.

La base de données est configurée de manière à ce que le modèle prenne en compte l'influence de l'été, l'automne et l'hiver (les dates des saisons sélectionnées sont représentatives du calendrier grégorien) de l'année précédente jusqu'à la fin de l'été de l'année en cours, afin d'en connaître l'influence sur la croissance de l'année en cours. Les paramètres utilisés dans le 1<sup>er</sup> modèle représentent des moyennes aux 15 jours, permettant ainsi de respecter la période du développement des bourgeons (étape de la phénologie qui dure en moyenne 13 jours à partir de l'éclatement des bourgeons jusqu'au développement complet de la feuille), et afin de s'assurer d'avoir suffisamment de précision en ce qui a trait à la variabilité mensuelle de ces paramètres climatiques. Les tests révèlent qu'il n'est pas nécessaire d'effectuer une moyenne aux 15 jours pour les moyennes de températures (aucune différence notable entre le premier et le second mois de l'année pour les différentes périodes), mais que cette précision peut s'avérer plus intéressante pour le total des précipitations. Un deuxième modèle a donc été effectué en regroupant les données par mois. Ce modèle est alors choisi pour expliquer l'influence du climat de manière plus significative sur les paramètres clés de l'architecture du chêne rouge :

ChR.pls<-

```
plsr(CHR~Tmean61+Tmean71+Tmean81+Tmean91+Tmean101+Tmean111+Tmean121+Tmean12+Tmean22+Tmean32+Tmean42+Tmean52+Tmean62+Tmean72+Tmean82+Tmean92+Precip61+Precip71++Precip81+Precip91+Precip101+Precip111+Precip121+Precip12+Precip22+Precip32+Precip42+Precip52+Precip62+Precip72+Precip82+Precip92,ncomp=1, scale = TRUE, data=Longvsclim, validation = « LOO »)
```

La validation croisée est effectuée grâce à la technique Jackknife « LOO » (Roy et Roy, 2007). Celle-ci est utilisée, car  $k$  (nombre d'échantillons) est égal à  $n$  (nombre d'observations), ainsi le résultat est donné pour  $n-1$  observations, puis est validé avec la  $n$ ème observation et l'opération est répétée  $n$  fois. Les variables sont centrées réduites, et l'intervalle de confiance utilisé est de 0.95. CHR : représente la moyenne par année du paramètre architectural étudié.

La régression PLS1 (Roy et Roy, 2007) est utilisée ici (un seul  $Y$  représentant la moyenne de la caractéristique observée). La PLS1 effectue un mélange entre la régression multiple d' $Y$  sur  $X$  et l'analyse en composantes principales de  $X$ . Les composantes sont calculées les unes après les autres, la première étant  $t_1$ , la deuxième  $t_2$ , etc. Ensuite, elle calcule le  $RESS_h$  (« residual sum of squares »), et le  $PRESS_h$  (« predicted residual sum of squares »), afin de déterminer le nombre de composantes. Une composante ( $h$ ) est retenue si :  $[PRESS_h] \leq 0.95 * [RESS_{h-1}]$ . Le  $Q^2$ (cum) utilisé par la PLS est identique au  $R^2$  d'une validation croisée standard. La composante est acceptable pour le modèle si  $[Q^2_{cum}]_h > 0.5$ , dans le cas contraire, le modèle n'est pas acceptable. L'indice  $Q^2$  cumulé est une mesure globale de la qualité de l'ajustement et de la qualité prédictive des différents modèles possibles. Il est l'indice à favoriser lors de la sélection des variables à considérer.

## RÉSULTATS

### 5.1 Unité Architecturale du chêne rouge et fonctions des axes

#### 5.1.1 Unité Architecturale moyenne

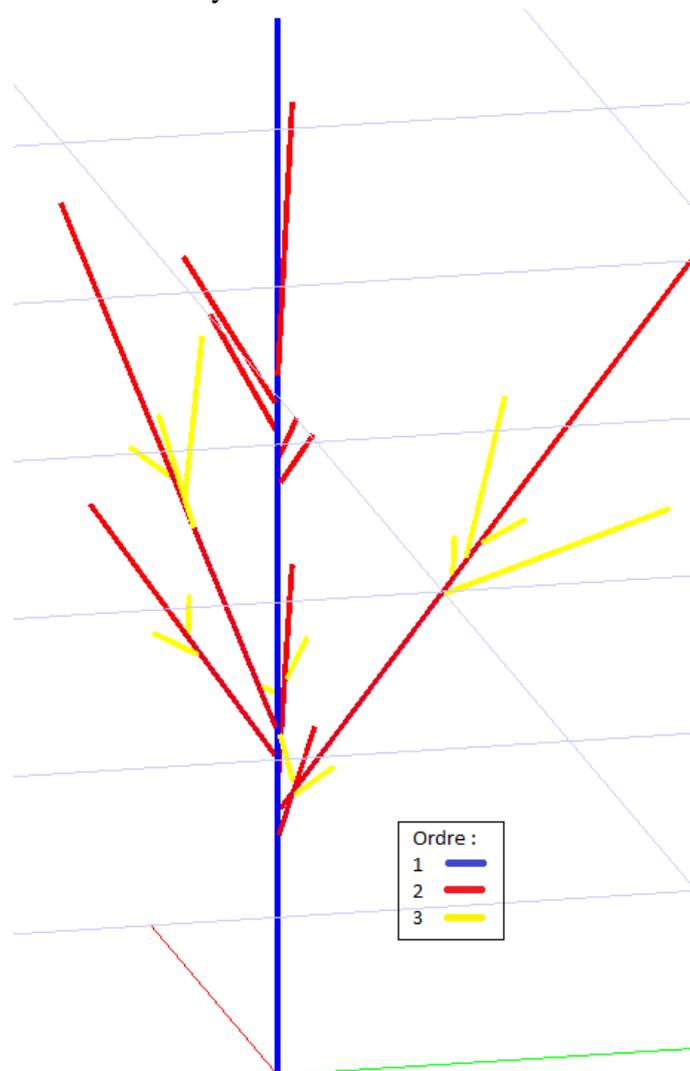


Figure 2 : Différenciation des ordres de l'Unité architecturale (UA) du chêne rouge d'Amérique (Source : Logiciel Xplo)

Ordre 1 : représente le tronc. L'ordre 2 montre les axes portés par le tronc. L'ordre 3 correspond aux axes portés par les axes d'ordre 2.

Les résultats ont montré la structure simplifiée et en trois dimensions (Figure 2) du chêne rouge d'Amérique (CHR). La forme de la structure a pu être attribuée à de l'acrotonie, celle-ci étant caractérisée par des axes orientés vers le haut, par le développement apical, et par la production du matériel foliaire vers le haut de la cime. L'unité architecturale du CHR a mis en évidence un taux de ramifications moyen sur l'ordre 1 et 2, l'ordre 3 n'étant pas ramifié. L'ordre 1 a disposé de 10 ramifications, 5 sur l'UC de 2014 et 5 sur l'UC de 2013. L'ordre 2 porté par 2013 a pris 13 ramifications. Le tronc a été observé comme étant monopodial et sans polycycle dans sa forme la plus simplifiée (tableau 1). Les axes ont montré une disposition alterne, sur la partie apicale des UC d'ordres 1 et 2, et les 3 ordres une règle orthotrope.

### 5.1.2 Types d'axes

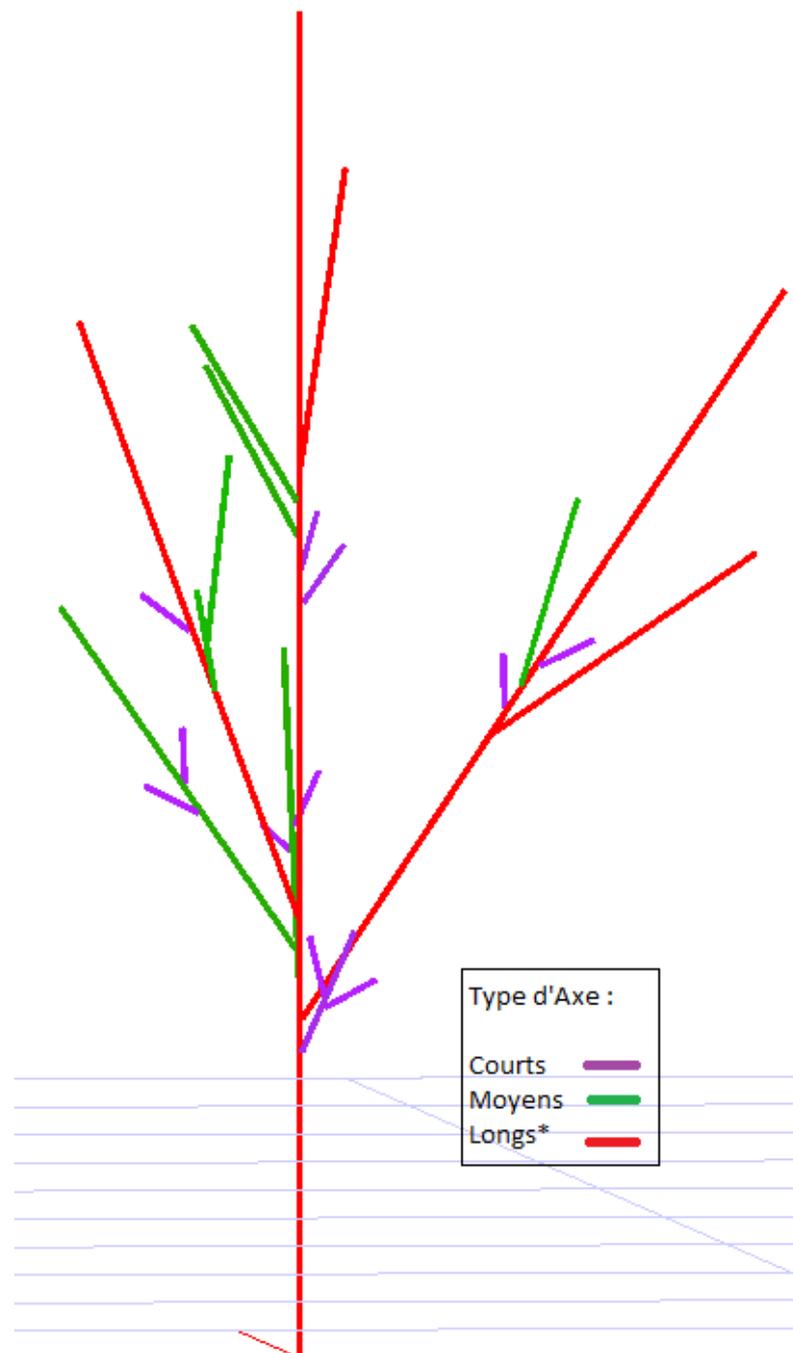


Figure 3 : Positions des différents types d'axes le long de l'Unité Architecturale

Les types d'axes longs représentent : les longs, la réitération (ordre 2), et les longueurs normales (ordre 1).

Tableau 1 : Résumé des résultats du test statistique avec les K-means

Ordre	Nbr. Ramifs / axe	Type d'Axes (TA)	Fréquence	% / ordre	Moyenne (cm)	Étendue (cm)	Probabilité d'apparition sur l'UA
1	X	Polycycles (P)	81	0.352173913	29	[18-40.5]	0.6
1	10	Longueurs Normales (LN)	149	0.647826087	66	[52-80]	1.2
2	2	Courts (CB)	171	0.271860095	10.5	[5-18]	1.4
2	2	Moyens (MB)	201	0.319554849	31	[26-38]	1.8
2	3	Longs (LB)	159	0.252782194	52	[45-58]	1.3
2	4	Réitérations (R)	98	0.148710167	72.5	[64-82]	0.8
3	X	Courts (CC)	319	0.609942639	9	[5-15]	2.7
3	X	Moyens (MC)	152	0.290630975	30	[24-36]	1.3
3	X	Longs (LC)	52	0.099426386	59	[49-66]	0.4

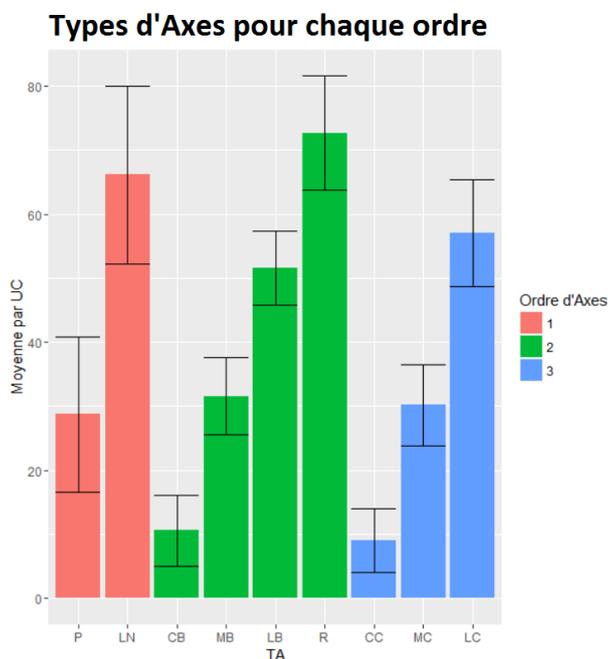


Figure 4 : Histogramme : moyenne et écart-type des différents types d'axes

Le type d'axe dominant (Figure 3) d'ordre 3 a été défini comme celui des courts. Les types d'axes d'ordre 2 ont été observés majoritairement moyens à longs, avec la présence d'au moins une réitération de l'axe principal en ordre 2. La longueur des types d'axes d'ordre 1 est apparue spécifique au tronc, et fut classée dans les longueurs normales pour cet axe, sa longueur étant située entre celle d'une réitération et la longueur des types d'axes de longueur normale. Les longueurs normales ont été observées comme les plus représentatives de l'axe principal (65%). L'ordre 2 s'est montré très hétérogène, ne possédant pas de type d'axes dominant. L'ordre 3 a clairement été visualisé comme étant dominé par le type d'axes courts (61%). Les étendues ont affiché une séparation claire entre les différents TA. Les axes d'ordre 2 ou 3 ont permis de visualiser des types d'axes courts, moyens et longs, sensiblement identiques (Tableau 1, Figure 3 et Figure 4).

### 5.1.3 Fonctions d'axes

Tableau 2 : Résultats sous forme de valeurs de  $p$  des comparaisons croisées multiples ajustées des ratios de surface foliaire / surface ligneuse en fonction des types d'axes

P-values	CC	CB	MC	MB	LC	LB
CC	-	-	-	-	-	-
CB	0.8035	-	-	-	-	-
MC	2.00E-16	1.50E-11	-	-	-	-
MB	2.00E-16	1.20E-14	0.2257	-	-	-
LC	2.00E-16	2.00E-16	1.30E-06	0.0002	-	-
LB	2.00E-16	2.00E-16	2.00E-09	4.60E-06	0.9153	-
R	2.00E-16	2.00E-16	2.10E-15	4.00E-11	0.0483	0.0312

CC = Courts ordre 3, CB = Courts ordre 2, MC = Moyens ordre 3, MB = Moyens ordre 2, LC = Longs ordre 3, LB = Longs ordre 2, R = réitérations

Tableau 3 : Définition de la fonction pour chaque catégorie d'axes

Ordre	Type d'axes	Moy. Ratio MF/ML (écart à la moy.)	Fonction(s)
3	Courts (CC)	8.03 ( $\pm$ 2.6)	Exploitation
2	Courts (CB)	8.51 ( $\pm$ 2.8)	Exploitation
3	Moyens (MC)	3.20 ( $\pm$ 0.55)	Exploration / Exploitation
2	Moyens (MB)	2.46 ( $\pm$ 0.45)	Exploration / Exploitation
3	Longs (LC)	1.26 ( $\pm$ 0.24)	Exploration
2	Longs (LB)	1.15 ( $\pm$ 0.25)	Exploration
2	Réitérations	0.76 ( $\pm$ 0.12)	Exploration
1	Longueurs Normales	x	x
1	Polycycles	x	x

Les polycycles (P) et les (LN) longueurs normales appartenant au tronc sont retirés du tableau, puisqu'ils ne portent pas de feuilles. Selon la classification choisie, ces deux types d'axes pourraient faire de l'exploration. Pour 2015, l'axe principal porte des feuilles (LN 2015), il semble également que ce type d'axe pourrait effectuer de l'exploration.

Les types d'axes ont toujours affiché la même fonction (Tableau 2). Ils ont été catégorisés entre les deux fonctions possibles (Tableau 3). Les axes moyens ont été significativement différents entre eux et ont donc été distribués sur les deux différentes fonctions. Les axes longs n'ont pas permis d'observer de différences significatives entre eux et ont donc été affectés à la même fonction, celle-ci différente de celle des axes courts (Tableau 2 et 3). La fonction des axes courts a été attribuée à l'exploitation, tandis que la fonction des axes longs a été attribuée à l'exploration.

## 5.2 Croissance et impact du climat

### 5.2.1 Croissance radiale

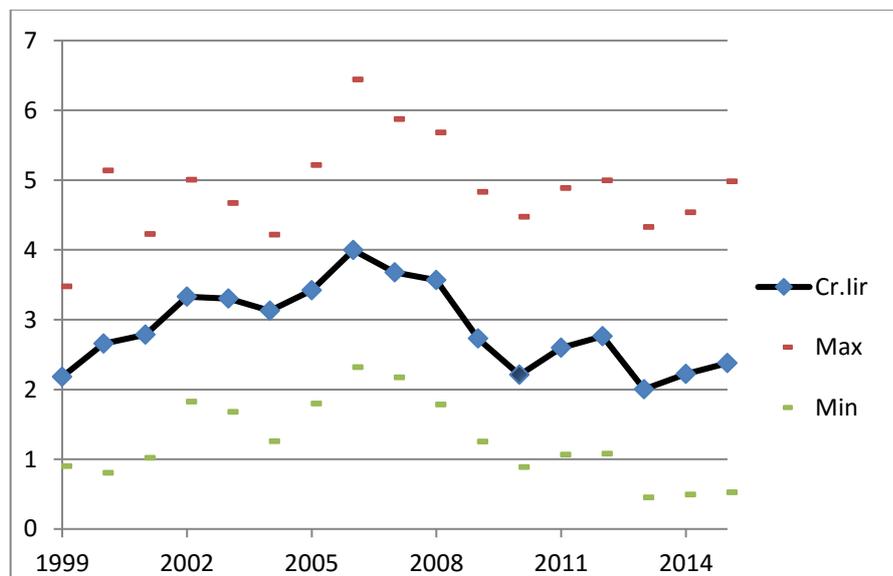


Figure 5 : Tendence moyenne de la croissance secondaire au DHP

La première année correspond à l'année 1997 et la dix-neuvième correspond à l'année 2015.

Les résultats (Figure 5) ont montré une croissance secondaire faible à l'installation des semis, mais une augmentation dans les premières années alors que chaque individu est libre de croître ; suivi d'une diminution qui a semblé être reliée à la compétition qui s'installe par la suite dans la plantation alors que les individus grandissent. 2004, 2010 et 2013 ont semblé être de mauvaises années pour la croissance secondaire. À l'inverse, 2006 et 2010 ont semblé être les meilleures années pour cette croissance.

## 5.2.2 Influence du climat sur le taux de ramifications, sur la croissance secondaire au DHP, et sur la croissance primaire

### 5.2.2.1 Qualité du modèle pour chaque variable architecturale

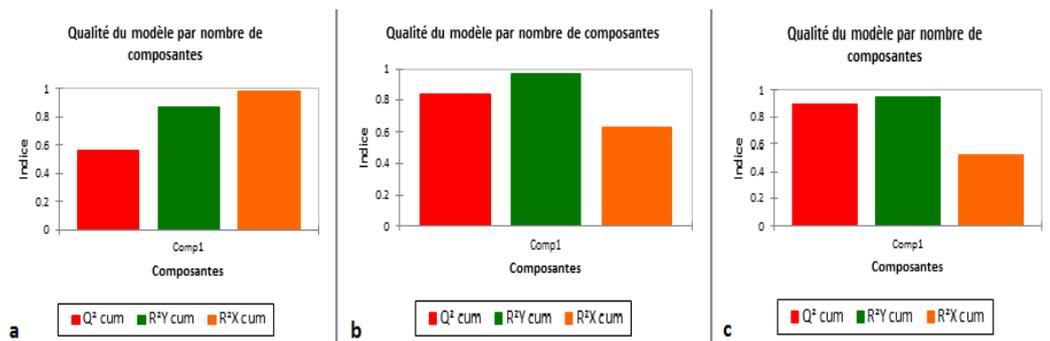


Figure 6 : Qualité du modèle pour chaque variable étudiée

a) nombre de ramifications du tronc, b) croissance secondaire annuelle au DHP, c) croissance primaire annuelle.

L'indice  $Q^2$  de la Figure 6,a est apparu acceptable, et le  $R^2Y_{cum}$  et  $R^2X_{cum}$  furent très élevés. Le modèle s'est donc montré représentatif du nombre de ramifications de l'axe principal en fonction des variables climatiques sélectionnées. Puis, l'indice  $Q^2$  de la Figure 6,b est apparu très élevé, et le  $R^2Y_{cum}$  et  $R^2X_{cum}$  furent également très élevés. Le modèle s'est également montré représentatif de la croissance secondaire au DHP en fonction des variables climatiques sélectionnées. Enfin, l'indice  $Q^2$  de la Figure 6,c est apparu très élevé. Les  $R^2Y_{cum}$  et  $R^2X_{cum}$  furent eux aussi très élevés. Le modèle s'est donc révélé représentatif de la croissance primaire (i.e élongations des pousses) en fonction des variables climatiques.



dépend des températures moyennes d'octobre (effet positif) de l'année précédente, ainsi que des précipitations de janvier de l'année en cours. Ceux de la table 4, b ont montré que les températures moyennes de novembre (effet positif), des précipitations d'août (effet positif) et de septembre (effet négatif) de l'année passée, ainsi que les températures moyennes du mois d'août (effet positif) et les précipitations du mois de juin (effet négatif) de l'année en cours, ont un effet sur la croissance secondaire au DHP. Enfin, la table 4, c ci-dessus a affiché un effet négatif des précipitations du mois de décembre de l'année passée, des températures moyennes de janvier, février et juillet de l'année en cours. Les précipitations du mois d'août, et les températures moyennes du mois d'octobre de l'année passée sont apparues comme ayant un effet positif sur la croissance primaire. Les températures moyennes de mai, les précipitations de janvier et d'avril de l'année en cours ont également affiché un effet positif sur la croissance primaire annuelle.

## DISCUSSIONS

### 6.1 Méthode de définition de l'unité architecturale : de l'architecture à la fonction

La méthodologie proposée dans cette étude tente d'observer 3 niveaux d'ordres différents (Figure 2) à partir d'une cimette moyenne de 3 ans, composée de 32 unités de croissance. Sur celle-ci est observée, en premier lieu, une complexification orientée vers l'extérieur de la structure (tableau 1), par l'accumulation du nombre de ramifications avec l'augmentation du niveau d'ordre. Puis, grâce à la catégorisation des ramifications en type d'axes, basée sur leur longueur et leur niveau d'ordre, on observe un gradient morphologique partant de types d'axes longs à l'intérieur de la structure, vers des types d'axes courts en périphérie de celle-ci (Figure 3, Figure 4). Basé sur une méthode de classification distincte, Millet, 2012 avait montré chez l'érable à sucre qu'il existait 4 types d'axes émergents (tableau 1, Figure 3). Cette catégorisation se fondait sur un gradient morphologique expliqué par l'âge physiologique des méristèmes (Barthélémy *et al.*, 1997). La classification observée ici reste très similaire en sachant que les 2 types d'axes supplémentaires décrits ici sont la réitération et le polycycle, qui n'avait pas été trouvés/observés chez l'érable à sucre. De plus, en associant une fonction d'exploration ou d'exploitation basée sur le ratio Masse Foliaire / Masse ligneuse (tableaux 2 et 3), il est confirmé que les types d'axe observés se différencient dans leur rôle. En effet, les types d'axes observés démontrent des allocations relatives très différentes entre la quantité de masse ligneuse accumulée, et la masse foliaire développée. Dans le cas des axes dits d'exploitation, la quantité

de masse foliaire accumulée par unité de biomasse sèche de tige est beaucoup plus importante que pour les axes dits d'exploration.

Il existe 4 stades de développement pour un arbre. Le 1<sup>er</sup> correspond à l'édification du tronc, c'est le stade de l'arbre jeune. Ensuite, le 2<sup>e</sup> stade est celui de l'édification du houppier définitif, c'est l'arbre jeune adulte. Puis, le 3<sup>e</sup> stade représente le renouvellement du houppier, c'est l'arbre adulte. Et enfin, le stade 4 est celui de la sénescence, c'est l'arbre sénéscent (Millet, 2012). Dans cette étude, c'est au 2<sup>e</sup> stade où l'individu est dans une mode de croissance libre (i.e : en pleine croissance) que les mesures ont été effectuées. On peut voir que la fonction d'exploration du chêne rouge est très exprimée (nombreux axes longs, polycyclisme, présence de réitérations), ce qui n'est pas le cas dans des stades juvéniles ou sénescents (Millet *et al.*, 1996).

Au premier stade de développement, l'individu effectue une production successive d'unités de croissance annuelle sur l'axe principal (tronc), avec un développement apical des méristèmes, définissant l'étape de croissance en hauteur de l'arbre (Guédon *et al.*, 2007). Au stade que j'ai étudié, second stade de développement, l'arbre est généralement considéré dans un processus de complexification de sa structure (Taugourdeau *et al.*, 2012b). Cette complexification s'effectue par l'ajout de réitérations (ordre 2), et par un plus grand nombre de petits axes (ordre 3). Cette distribution des axes et la différenciation des types d'axes peuvent s'expliquer par la théorie des puits de carbone (Prusinkiewicz *et al.*, 2005). En effet, au premier stade de développement, l'individu croît rapidement en hauteur, afin d'occuper un maximum d'espace pour le développement de ses axes producteurs et ainsi

intercepter un maximum de lumière. Dans la seconde étape de son développement, il augmente donc le nombre de petits axes, lui permettant d'accumuler de la surface foliaire et donc d'augmenter l'interception de la lumière et l'assimilation de carbone (Nicolini, 1998). En effet, les ordres 1 et 2 (plus longs) sont en majorité d'exploration, ce qui éloigne les axes courts vers la périphérie, rendant plus efficace leur fonction d'exploitation. On notera que ce type de développement d'axes vers le haut et la périphérie est représentatif de l'acrotonie, mode de développement architectural caractérisant les arbres comparativement aux autres plantes (Millet, 2012).

De plus, l'architecture du chêne rouge au stade de développement étudié (jeune adulte  $10 < \text{DHP} < 20 \text{cm}$ ) présente des différences avec celle observée chez l'érable à sucre pour le même stade de développement (Taugourdeau *et al.*, In prep). En effet, la fréquence et le positionnement des types d'axes le long de la structure ne sont pas les mêmes. Dans le cas de l'érable à sucre, l'axe principal porte 8 ramifications, tout comme les réitérations. Les axes longs (ST2) et les axes moyens (ST3) portent environ 7 ramifications, et les axes courts (ST4) en portent 3. Chez le chêne rouge on observe plus de ramifications chez sur l'axe principal, mais un nombre moins important de celles-ci sur tous les autres types d'axes. En effet, l'axe principal porte 10 ramifications (et les réitérations en portent 8), les axes longs, 6, les axes moyens 4, et enfin les axes courts en portent seulement 2. Ceci démontre une priorisation plus importante de l'exploration par le CHR, comparativement à l'érable (ERS) à sucre au même stade. Ceci confère donc au CHR une compétitivité supérieure en terme de croissance en hauteur et d'occupation de l'espace, mais à

l'ERS une capacité d'exploitation de la ressource lumineuse supérieure. Ces observations sont en accord avec la classification de ces deux espèces en fonction de leur taux de croissance (rapide pour le CHR et plus lente pour l'ERS) et de leur capacité de tolérance à l'ombre (plus grande pour l'ERS).

## 6.2 Relations climat-éléments clés au développement de l'arbre

Basée sur la description des tendances climatiques annuelles (Annexe 1) et l'étude rétrospective de la croissance primaire et secondaire, il a été possible d'explorer les différents facteurs qui régissent la relation climat-croissance chez le CHR. L'évolution séquentielle de la croissance dans le temps et dans l'espace dépend de différents facteurs externes et internes à la plante (Caraglio *et al.*, 2007) et est très dépendante du climat (Allen *et al.*, 2010). Dans la plante, les ressources sont distribuées à partir d'organes sources qui « nourrissent » les organes puits qui les utilisent pour accumuler de la biomasse (Prusinkiewicz *et al.*, 2005). Cependant, les mécanismes qui contrôlent la force des puits sont mal compris (i.e : activités du méristème), mais le climat y joue assurément un rôle déterminant en pouvant affecter soit la période d'organogénèse (souvent à l'automne de l'année précédente) soit la période d'allongement (saison de croissance de l'année en cours). Enfin, les dysfonctionnements hydrauliques dus à des sécheresses peuvent également être impliqués dans des réactions différées ou de diminution de croissance (Fahad et Delagrangé, 2016).

Dans le but de bien comprendre les relations climat-croissance, il est primordial de reconnaître la désynchronisation organogénèse-élongation des tissus donnant lieu à au moins deux périodes dans l'année où le climat peut effectuer la croissance (Kramer *et al.*, 2000). Le sens et les périodes d'influence des mois important dans la croissance peuvent dépendre de la région climatique et de l'adaptation de l'espèce à celle-ci (Kramer *et al.*, 2000). Dans cette étude, une période de 16 mois couvrant l'année précédente et la saison de croissance a été confrontée aux données de croissance primaire et secondaire sur une base mensuelle (Figure 7). Cependant, devant le manque d'information sur la phénologie de l'organogénèse de la croissance primaire et de la phénologie de l'activité cambiale, il demeure difficile d'expliquer les processus en relation avec les relations climat-croissance observées. Toutes les explications ci-dessous sont donc exploratoires et demanderont plus d'attention de recherche dans le futur.

Pour ce qui est de la relation *Ramifications vs précipitations et températures* celle-ci peut être expliquée par le fait que les précipitations hivernales importantes et les températures douces de l'automne vont être corrélées respectivement avec une bonne recharge de l'eau du sol et des conditions favorables lors de la préformation des bourgeons (Chuine et Cour, 1999). Donc, si les températures sont douces en octobre, la mise en protection des bourgeons se fait mieux et assure une survie et un bon développement au printemps, et inversement avec des températures trop faibles.

Pour ce qui est de la relation *croissance radiale vs précipitations*, on observe que les précipitations automnales de l'année passée sont reliées à la croissance radiale

de l'année en cours ce qui a déjà été observé (Rolland et Schueller, 1996). Cette association est probablement en lien avec la période de mise en réserve de l'amidon pour la croissance printanière. D'un autre côté, la relation avec les précipitations au printemps est assurément due à la période de croissance de la nouvelle cerne, ce qui s'est déjà observé chez d'autres espèces, tel que le *Pinus Sylvestris* (Tardif, 2003). De plus, on observe une relation *DHP vs températures*, qui tend à démontrer que les températures automnales de l'année précédente et estivales de l'année en cours sont importantes pour la croissance radiale. Il est difficile de conclure sur le lien entre ces périodes et l'activité méristématique cambiale, mais on peut penser que la mise en réserve des sucres ainsi que la mise en place de la dormance cellulaire peuvent être impliquées à l'automne précédent, alors que les températures estivales seraient reliées à la possibilité d'allonger la période de croissance radiale de l'année en cours (Rolland et Scheller, 1994), par exemple lors de l'occurrence de polycyclisme.

Finalement, la relation *croissance primaire et climat* semble plus complexe que les deux précédentes. Trois périodes semblent impliquées dans le développement d'une bonne croissance primaire. Premièrement, de bonnes conditions environnementales automnales sont reliées avec une bonne croissance. Ceci peut être dû à des conditions favorables pour i) la mise en réserve de l'amidon pour la croissance printanière, ii) la construction du bourgeon (organogénèse), iii) la protection hivernale des bourgeons et iv) la recharge en eau du sol (Rolland et Schueller, 1994 ; Larcher, 1995 ; Chuine et Cour, 1999 ; Tardif et Bergeron, 2001 ; Adams *et al.*, 2015). En second lieu, on observe une tendance négative des conditions

hivernales sur la croissance primaire. Celle-ci est probablement associée à des bris physiques et de la mortalité cellulaire le long de la tige, ainsi qu'à des bris de la conduction hydraulique (cavitation) lors de grand froid (Larcher, 1995) qui pourraient freiner la mise en place de la croissance printanière. Enfin, on observe une tendance positive des conditions climatiques au printemps, qui se comprend très bien puisqu'elle survient au moment du débourrement et l'établissement de la croissance des pousses (Larcher, 1995, Dufour et Morin, 2010). Il est possible que le lien observé entre croissance et température estivale soit associé à la possibilité de polycyclisme et donc à la possibilité de produire une pousse plus importante. Cependant, une fois encore, plus de recherche sera nécessaire afin de valider ces observations.

### 6.3 Proposition d'un modèle général pour la compréhension de l'impact du climat sur la croissance primaire

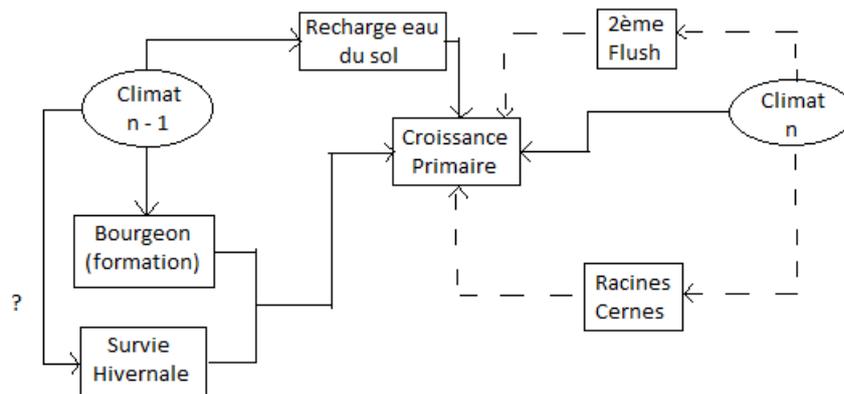


Figure 8 : Effets du climat sur la croissance primaire

Flèches continues : effets supportés par la littérature, Flèches discontinues : effets demandant plus de recherche.

Il est donc possible de tenter d'expliquer de manière saisonnière les effets du climat sur la croissance primaire. Pour cela, il faut séparer les périodes d'influences de l'année en cours, et celles de l'année précédente (Figure 8).

En ce qui concerne l'année courante, les températures du printemps et de l'été, ainsi que les précipitations printanières sont importantes. De bonnes températures et précipitations au printemps, et températures à l'été semblent favoriser la croissance du premier cycle, ainsi que le départ et la croissance d'un second cycle pour l'élongation de la tige. En effet, il s'agit des saisons influençant l'élongation et la multiplication des cellules des organes qui ont été initiées en n-1, pendant l'organogénèse. Il est donc nécessaire d'avoir une bonne mobilisation des réserves

de sucre de n-1, une bonne période de photosynthèse de l'année n, ainsi que d'une bonne recharge d'eau, afin de permettre la croissance et la division cellulaire ainsi que le transport des nutriments (Larcher, 1995).

Il est plus difficile d'expliquer les éléments qui caractérisent la période de l'année précédente. En effet, Les éléments essentiels de l'année précédente dans le développement de l'arbre ressortant du modèle sont, la formation des bourgeons (organogenèse), la recharge en eau, et la survie hivernale. Dans cette partie, ce sont les précipitations totales qui ressortent majoritairement du modèle, ce qui leur confère plus d'importance dans la compréhension de celle-ci. Les conditions à la survie hivernale posent quant à eux encore de nombreuses questions, mais on peut généraliser le fait que les températures négatives à l'hiver vont avoir un effet négatif sur la survie des méristèmes (profondeur du gèle dans le méristème) (Chuine et Cour, 1999). De plus, la fin de l'automne de l'année n-1 semble avoir une importance capitale sur cette survie hivernale. Probablement qu'une fin d'automne (n-1) avec des températures saisonnières basses permettrait une meilleure préparation des tissus pour une meilleure protection hivernale (Chuine *et al.*, 1999). Quant à elles, les températures chaudes de l'été (n - 1) permettraient un bon développement du bourgeon et prépareraient l'organe à lancer son développement dès le début du printemps de l'année en cours. En effet, c'est à cette période qu'a lieu la mobilisation de l'amidon (Rolland et Schueller, 1994). Enfin, la fin de l'automne n-1, et surtout au début de l'hiver apparaissent significatifs, ce qui serait lié à la recharge des réserves en eau du sol (Larcher, 1995).

L'impact du climat sur la croissance primaire pourrait également passer par un effet indirect sur l'organogénèse et la croissance des cernes et des racines. En effet, ces organes sont activement impliqués dans le transport de l'eau, des nutriments et des réserves (Larcher, 1995). Cependant, on sait très peu de choses sur la phénologie du développement de ces organes qui devrait faire l'objet de plus de recherche.

#### 6.4 Proposition d'un modèle général pour la compréhension de l'impact du climat sur la croissance secondaire

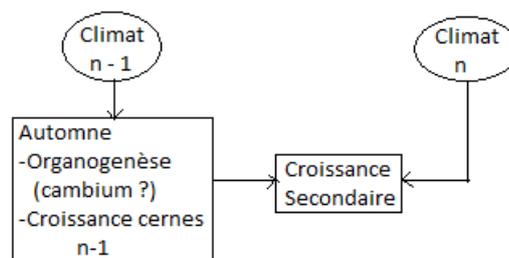


Figure 9 : Effets du climat sur la croissance secondaire

Les effets du climat sur la croissance secondaire peuvent principalement être expliqués par l'effet de l'année n-1 (Figure 9). En effet, les éléments essentiels à la compréhension de la croissance secondaire semblent être liés avec la saison automnale de n-1, plus particulièrement à la période liée à la mise en réserve de carbone (Larcher, 1995), et hypothétiquement à la formation du cambium.

## 6.5 Conclusions et ouverture : nécessité d'approfondir les connaissances

De manière générale, il est observé que de nombreuses variables sont à prendre en considération lorsqu'il s'agit d'étudier la croissance d'un individu et les impacts des variations climatiques sur celui-ci. Le chêne rouge d'Amérique s'est montré comme un individu avec une architecture offrant de nombreuses possibilités de variations (polycycles, sympodes, positionnement des réitérations, etc.), rendant son étude particulièrement complexe. Son unité architecturale à l'échelle de la cimette et en trois dimensions se rapproche de celle de l'érable à sucre, mais offre des distinctions intéressantes. En effet, le chêne rouge d'Amérique propose une structure dans laquelle l'exploration est maximisée au profit d'une meilleure exploitation de l'espace périphérique, ce qui n'est pas observé chez l'érable à sucre. Cette différence montre qu'il est notamment possible pour deux espèces de feuillus, à un stade de développement identique, d'adopter une stratégie de développement différente.

En ce qui concerne l'étude des variations climatiques sur la croissance du chêne rouge d'Amérique, il a été démontré qu'il existe des périodes charnières en fonction du type de croissance étudiée : primaire ou secondaire. La croissance primaire semble se jouer principalement sur les périodes de formation des bourgeons, sur la survie hivernale, ainsi que sur la période d'engorgement du sol en eau, afin de permettre une bonne préformation et un bon développement des bourgeons le long de la structure. En ce qui concerne la croissance secondaire, la période de l'automne n-1 semble de loin la plus importante et pourrait être expliquée par plusieurs

événements tels que la formation et le métabolisme des réserves, l'organogenèse du cambium (hypothèse), et la croissance des cernes.

Il existe cependant encore de nombreux questionnements quant à la phénologie et à l'organogenèse de certains organes (notamment du cambium), car cette dernière est invisible et ne peut pas être étudiée de façon directe. Il est donc nécessaire d'envisager une étude plus approfondie de l'impact du climat sur la phénologie, et d'améliorer les connaissances sur les périodes clés de l'organogenèse des différents organes. Ces études permettront de mieux comprendre pourquoi l'automne de l'année passée est si important dans la balance, et permettra de faire de meilleurs liens entre le développement des différents organes qui s'opèrent en parallèle (bourgeons, cernes, cambium, etc.), ainsi que de meilleurs liens avec la partie élongation des organes (tiges, cernes, etc.).

## BIBLIOGRAPHIE

- Adams, H.D et al. (2015). Research frontiers in drought-induced tree mortality: crossing scales and disciplines. *New Phytologist*.
- Alban, D. H., Prettyman, H., & Brand, G. J. (1987). Growth patterns of red pine on fine-textured soils. *USDA Forest Service, Research Paper NC-280, North Central Forest Experiment Station, St. Paul, MN*, 8.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N. G., Vennetier, M., Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced treemortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest ecology and management*, 259, 660-684.
- Aloni. R. (1987). Differentiation of vascular tissues. *Annual review of plant physiology*.
- Barthélémy, D., Edelin, C., & Hallé, F. (1989). Architectural concepts for tropical trees. In: *Holm-Nielsen LB, Balsley, H. eds. Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity. London: Academic Press*, 89-100.
- Barthélémy, D. e. a. (1995). Modélisation et simulation de l'architecture des arbres : bilan et perspectives.
- Barthélémy, D., et al. (1997). Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. *Comptes rendus du colloque I.N.R.A/C.I.R.A.D., Modélisation et simulation de l'architecture des arbres fruitiers et forestiers*, 23-25.
- Bell, A. D. (1991). Plant form: An illustrated guide to flowering plant morphology (New Edition). *Oxford: Oxford University Press*, 432.
- Bigler, C., Braker, O. U., Bugmann, H., Dobbertin, M., & Rigling, A. (2006). Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Swizerland. *Ecosystems*, 9, 330-343.
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P. (2011). Numerical Ecology with R. Chapter 4: Cluster Analysis. *Springer*. P.53–114.
- Bréda. N., Huc. R., Granier. A., Dreyer. E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*.

- Burns, R. M., & Barbara, H. (1990). *Sylvics of North America: 1. Conifers; 2. Hardwoods. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC, 2, 877*
- Caraglio, Y., & Barthélémy, D. (1997). Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. *In: Bouchon J, de Reffye Ph, Barthélémy, D. eds, Modélisation et simulation de l'Architecture des végétaux. Science Update, Editions Inra, 11-88.*
- Caraglio, Y. (2007)., & Barthélémy, D. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. (99), 375-407.
- Champagnat, P. (1983). Quelques réflexions sur la dormance des bourgeons des végétaux ligneux. *Physiologie végétale. (3),322-613*
- Champagnat P., et al. (1986). Rythmic growth of juvenile common oaks under uniform and controlled conditions. *Lab. Phytomorphogénèse, Clermont-Ferrand, 303-337.*
- Chaubert-Pereira, F., Caraglio, Y., Lavergne, C., & Guédon, Y. (2009). Identifying ontogenetic, environmental and individual components of forest tree growth. *Ann Bot, 104, 883-896.*
- Chuine, I., Cour. P., Rousseau. D.D. (1999). Selecting models to predict the timing of flowering of temperate trees: implications for tree phenology modelling. *Cell & Environment.*
- Chuine, I. (2000). A Unified Model for Budburst of Trees. *J. theor. Biol. Academic Press. Institut des Sciences de l'Évolution, Université Montpellier 2(207), 337-347.*
- Climat-Québec & Ouranos Canada. 2015. Bilans mensuels et saisonniers. [www.climat-quebec.qc.cq](http://www.climat-quebec.qc.cq)
- Collin, P., Badot, P., & Millet, B. (1996). Croissance rythmique et développement du chêne rouge d'Amérique, *Quercus rubra* L, cultivé en conditions contrôlées annales des sciences forestières. *Ann. For. Sci., 53(6), 1059-1069.*
- Costes, E. (1993). Architecture aérienne de l'Abricotier en développement libre. *Acta Botanica Gallica: Botany Letters, 140(3), 249-261.*
- Côté, J. F., Fournier, R., & Egli, R. (2011). An architectural model of trees to estimate forest structural attributes using terrestrial LiDAR. *Environmental Modelling and Software, 26(6), 761-777.*

- Côté, J. F., Fournier, R., & Luther, J. E. (2013). Validation of L-Architect model for balsam fir and black spruce trees with structural measurements. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 39(1), 41-59.
- Côté, J. F., Wildlowski, J. L., Fournier, R., & Verstraete, M. M. (2009). The structural and radiative consistency of three-dimensional tree reconstructions from terrestrial lidar. *Remote Sensing of Environment*, 113(5), 1067-1081.
- Cruiziat, P., Cochard, H., & Ameglio, T. (2002). Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. . *Annales des Sciences Forestières*, 59(7), 723-752.
- Danusevicius, J. (2001). Use of introduced provenances to increase genetic diversity in local Scots pine populations. *Biologija*, 1, 59-61.
- De Reffy. P., et al. (2006). Adaptation of the GreenLab model for analyzing sink-source relationships in Chinese Pine saplings. Fourcaud Thierry, Zhang XiaoPeng, PMA06, *Plant Growth modeling, Simulation, Visualization and Applications*, Nov 2006, Beijing, China, IEEE. Computer Society Press, II, 236-243
- Deepayan, S. (2008). Lattice : Multivariate Data Visualization with R. *Springer, New York*. ISBN 978-0-387-75968-5
- Dickson, R. E. (1994). Croissance en hauteur et polycyclisme chez le chêne rouge. *in: Timbal, J., Kremer A., Le Goff N., Nepveu G. (Eds.), Le chêne rouge d'Amérique, INRA, Paris*, 131-140.
- Differt, J. (2001). Phénologie ds espèces arborées. Synthèse bibliographique. Analyse des données du Réseau National de Suivi à long terme des Ecosystèmes Forestiers (RENECOFOR). *Revue Forestière Française*.
- Dufour, B., & Morin, H. (2010). Tracheid production phenology of *Picea mariana* and its relationship with climatic fluctuations and bud development using multivariate analysis. *Tree Physiol.* 30(7) : 853-865
- Dupré Sylvie, Thiébaud, B., Teissier du Cros, E. (1985). Polycyclisme, vigueur et forme chez de jeunes hêtres plantés (*Fagus sylvatica* L.), 456-464.
- Fahad, R., & Delagrangé, S. (2016). Acclimatation of *Betula alleghaniensis* Britton to moderate soil water deficit : small morphological changes make for important consequences in crown display. *Oxford Journals*.

- Falusi, M., & Calamassi, R. (1996). Geographic variation and bud dormancy in beech seedlings (*Fagus Sylvatica* L.). *Annales des Sciences Forestières*, 53(5), 967-979.
- Garrison, R., Ralph, H., Weltmore. (1961). Studies in Shoot-Tip Abortion : *Syringa vulgaris*. *American Journal of Botany*. 48 (9), 789-795.
- Gatsuk, L. E., Smirnova, O. V., Vorontzova, L. I., Zaugolnova, L. B., & Zhukova, L. A. (1980). Age States of plants of various growth forms: a review *J. Ecol.*, 68, 675-696.
- Gedalof, Z.e., & Smith, D.J. (2001). Dendroclimatic response of mountain hemlock (*Tsuga mertensiana*) in *Pacific North America*. *Can.J. For. Res.* (31), 322-332.
- Gill, A.M., Tomlinson, P.B. (1971). Studies on the Growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 3. Phénology of the Shoot. *Association for Tropical Biology and Conservation*. 3 (2), 109-124.
- Girard, F., Payette, S., & Gagnon, R. (2011). Dendroecological analysis of black spruce in lichen-spruce woodlands of the closed-crown forest zone in eastern Canada. *Ecoscience* 18(3), 279-294
- Girard, F., Vennetier, M., Guibal, F., Corona, C., Ouarmim, S., Herrero, A. (2011). *Pinus halepensis* Mill. Crown development and fruiting declined with repeated drought in Mediterranean France. Springer Verlag.
- Girard, F., Payette, S., & Gagnon, R. (2011). Dendroecological analysis of black spruce in lichen-spruce woodlands of the closed-crown forest zone in eastern Canada. *Ecoscience* 18(3): 279-294.
- Guédon, Y., Caraglio, Y., Heuret, P., Lebarbier, E., & Meredieu, C. (2007). Analyzing growth components in trees. *Journal of Theoretical Biology*, 248(418-447).
- Hallé, F. (1978). Architectural variation at specific level of tropical trees. In: Tomlinson PB, Zimmermann MH eds. *Tropical trees as living systems*. Cambridge: Cambridge University Press, 209-221.
- Hallé, F., & Martin, R. (1968). Etude de la croissance rythmique chez *Hevea brasiliensis* (Euphorbiaceae). *Adansonia*, Série 2. 8, 475-503.
- Hallé, F., & Oldeman, R. (1970). Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. *Paris: Masson*, 178.

- Heuret P., Guédon, Y., Guérard, N., Barthélémy, D., 2003. Analysing branching pattern in plantations of young red oak trees (*Quercus rubra* L., Fagaceae). *Annals of Botany*, 91 (4) : 479-492.
- Heuret, P., Meredieu, C., Coudurier, T., Courdier, F., Barthélémy, D., 2006. Ontogenetic trends in the morphological features of main stem annual shoots of *Pinus pinaster* Ait. (Pinaceae). *American Journal of Botany*, 93 (11), 1577-1587.
- Javier, G., Puntieri, M. S. S., Barthélémy, D., Cecilia, B., Martin, N., & Camilo, M. (2000). Preformation, neoformation and shoot structure in *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). *Can. J. Bot.*, 78, 1044-1054.
- Jeschke. W.D., Pate. J.S. (1995). Role of stems in transport, storage, and circulation of ions and metabolites by the whole plant. *Plant stems physiology and functional*.
- John Laird Farrar. (2012). Les Arbres du Canada. Feuilles alternes, simples, lobées. Chêne rouge, Chêne boréal, chêne rouge d'Amérique, *Quercus rubra* L. Red oak. *Service canadien des forêts. Fides*. p.248.
- Karl, K. N., & Edward, D. C. (2010). Ontogenetic changes in the numbers of short- vs. Long-shoots account for decreasing specific leaf area in ACER RUBRUM (ACERACEAE) as trees increase in size. *American Journal Of Botany*, 97(1), 27-37.
- Kramer. K., Leinonen. I., Loustau. D. (2000). The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems : an overview. *Internation Journal of Biometeorology*.
- Lambers, H., Stuart Chapin III., F., Pons T.L. (2008). Plant Physiological Ecology. Second Edition. *Chapitre 8 : Life Cycles : Environmental Influences and Adaptations*. Springer, 375-398.
- Larcher, W. (1995). *Physiological Plant Ecology : ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer-Verlag, 506.
- Lebourgeois, F., Pierrat, J. C., Perez, V., Piedallu, C., & Ulrich, E. (2008). Déterminisme de la phénologie des forêts tempérées françaises : Etude sur les peuplements du RENECOFOR. *Revue Forestière Française*, 60(3), 323-343.
- Lechnowicz, M. J. (1984). Why do temperate deciduous trees leaf out at different times ? Adaptation and ecology of forest communities. *Am. Nat.*, 124, 821-842.

- Lefèvre, F., Pichot, C., & Pinon, J. (1994). Intra- and interspecific inheritance of some components of the resistance to leaf rust (*Melampsora laricipopulina* Kled.) in pines. *Theoretical and Applied Genetics*, 88, 501-507.
- Little, E. L. (1979). Checklist of United States trees (native and naturalized). *Department of Agriculture, Agriculture Handbook 541, Washington, DC*, 375.
- Masotti, V., et al. (1995). Etude de l'effet du milieu sur la croissance, la ramification et l'architecture du Cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl). Manetti ex Carrière. In : *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*. Bouchon J. Ed. Les colloques n°74, INRA Editions : 175-190.
- Md Rian., Sassone., M. (2014). Tree-inspired dendriforms and fractal-like branching structures in architecture: A brief historical overview. *Frontiers of Architectural Research*. 3, 298-323.
- Menzies, M. I., Dibley, M. J., Faulds, T., Aimers-Hallyday, J., & Holden, D. G. (2000). Morphological markers of physiological age for *Pinus radiata*. *New Zeal. J. Forest. Sci*, 30(3), 359-364.
- Millet, J., Sheth, A., Kochut, K., & Wang, X. (1996). CORBA-based Run-time Architectures for Workflow Management Systems. *Journal of Database Management*, 7(1), 16-27.
- Millet, J. (2012). L'architecture des arbres des régions tempérées: son histoire, ses concepts, ses usages. Multimondes, Sainte-Foy, QC.
- Nicolini, E. (1998). Architecture et gradients morphogénétiques chez de jeunes hêtres en milieu forestier. *Canadian Journal of Botany* 76: 1232-1244.
- Nienstaedt, H. (1974). Genetic variation in some phenological characteristics of forest trees. *Phenology and seasonality modelling, H. Lieth editor, Springer Verlag*, 389-400.
- Ogle, D.H. (2016). FSA: Fisheries Stock Analysis. R package version 0.8.10.
- Pearcy, H. M., Muraoka, H., & Valladares, F. (2005). Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three dimensional simulation model. *New Phytologist*, 166, 791-800.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *The New Phytologist*, 182, 565-588.

- Prusinkiewicz, P., & Remphrey, W. (2000). Characterization of architectural tree models using L-systems and Petri nets. in M. Labrecque (Ed.): *L'arbre - The tree 2000: Papers presented at the 4th international Symposium on the Tree*. 177-186.
- Prusinkiewicz, P., & Allen, M.T., DeJong, T.M. (2005). Using L-systems for modeling source-sink interactions, architecture and physiology of growing trees: The L-PEACH model. *New Phytologist*.
- Rees, A. (1964). The apical organization and phyllotaxis of the Oil Palm. *Annals of Botany (N.S.)*, 28, 209-269.
- Revelle, W. (2016). Psych: procedures for personality and psychological research, *Northwestern University, Evanston, Illinois, USA*, <https://CRAN.R-project.org/package=psych> Version = 1.6.9
- Rolland, C., and J.F. Schueller. (1994). Relationship between mountain pine and climate in the French Pyrenees (Font-Romeu) studied using the radiodensitometrical method. *Pirineos* 143-144:55-70.
- Rolland, C., and J.F. Schueller. (1996). Dendroclimatologie du Pin à crochets (*Pinus uncinata* Mill. Ex Mirb.) in the Pyrenees and the Alps. *Ecologie* 29:417-421.
- Roy, P.P., & Roy, K. (2007). On Some Aspects of Variable Selection for Partial Least Squares Regression Models. *QCS*. 27 (3), 302-313
- Sabatier, S., et al. (1995). Nature de la pousse annuelle chez le Noyer commun. *Juglans regia* L. var. *Lara* (Juglandaceae) : preformation hivernale et printanière. In : *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*. Bouchon J. Ed. Les colloques n°74, INRA Editions : 109-124.
- Sabatier, S., & Barthélémy, D. (2001). Annual shoot morphology and architecture in Persian walnut, *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Acta Hort.*, 544, 255-264.
- Sander, I. L. (1965). Northern red oak (*Quercus rubra* L.). In *Silvics of forest trees of the United States*. H. A. Fowells, comp. U.S. Department of Agriculture, *Agriculture Handbook* 271. Washington, DC., 588-592.
- Schweingruber, F. H. (1988). *Tree rings - basics and applications of dendrochronology*. 276pp.
- Segura, V., Cilas, C., & Costes, E. (2008). Dissecting apple tree architecture into genetic, ontogenetic and environmental effects: mixed linear modelling of repeated spatial and temporal measures. *New Phytologist*, 178, 302-314.

- Signorell, A., et al. (2016). DescTools: Tools for descriptive statistics. R package version 0.99.17.
- ST-Julien, C., Lessard, G., Blouin, D., & Zenaddochio, N. (1998). Etude de l'impact de divers travaux sylvicoles sur la régénération des feuillus tolérants dans l'Outaouais. . *Les Entreprises Pro-Folia et CERFO*, 18.
- Tardif. J., Bergeron. Y., Brisson. J. (2001). Dendroclimatic analysis of *Acer saccharum*, *Fagus grandifolia*, and *Tsuga canadensis* from an old-growth forest, southwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*.
- Tardif. J., Camarero. J.J., Ribas. M. (2003). Spatiotemporal variability in tree growth in the Central Pyrenees : climatic and site influences. *Ecological Monographs* 73(2) :241-257.
- Taugourdeau, O. (2011). Le sapin pectiné (*Abies alba* Mill., Pinaceae) en contexte méditerranéen : développement architectural et plasticité phénotypique. *Thèse. Université Montpellier 2 sciences et techniques*. p.218.
- Taugourdeau, Dauzat, Griffon, Sabatier, Caraglio, et al. (2012). Retrospective analysis of tree architecture in silver fir (*Abies alba* Mill.): ontogenetic trends and responses to environmental variability. *Annals of Forest Science, Springer Verlag, Germany*, 69(6), 713-721.
- Taugourdeau. O., Barczi. J.F., Caraglio. Y. (2012). Simulation of Morphogénétical Gradients Using a Minimal Functional-Structural Plant Model (FSPM). In: Kang M., Dumont. Y., Guo. Y., eds. *Plant Growth Modeling, Simulation, Vizualization and Applications, IEEE press*, 379-387.
- Taugourdeau. O., Delagrangé. S., Lecigne. B., Messier. C. (in prep). Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) shoot architecture reveals coordinated ontogenetic changes between shoot specialization and branching pattern.
- Thabeet, A., Vennetier, M., Gadbin-Henry, C., Denelle, N., Roux, M., et al.(2009). Response of *Pinus sylvestris* L. to recent climatic events in the French Mediterranean region. *Trees - Structure and Function, Springer Verlag, Germany*, 23(4),843-853.
- Thiébaud, B., Cuguen. J., Dupré. S. (1984). Architecture des jeunes hêtres *Fagus sylvatica*. *Journal Botanique, Canada*, 68.171.71.52.
- Thornley. J.H.M. (1991). A transport-resistance model of forest growth and partitioning. *Annals of Botany*.

- Tomlinson, P. B. (1971). The shoot apex and its dichotomous branching in the Nypa palm. *Annals of Botany*, 35, 865-879.
- Valladares, F., Gianoli, E., & Gómez, J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176(4), 749-763. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x
- Vennetier, M., Girard, F., Didier, C., Ouarnim, S., Ripert, C., & al., e. (2011). Adaptation phénologique du pin d'Alep au changement climatique. *Forêt méditerranéenne*. . 32, 2, 167.
- Vennetier, M., Girard, F., Taugourdeau, O., Cailleret, M., Caraglio, Y., Sabatier, S. A., . . . Thabeet, A. (2013). Climate change impact on tree architectural development and leaf area. *INTECH*, 103-126.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.
- Waring, R. H., Cromack, K., Matson, P. A., Boone, R. D., & Stafford, S. G. (1987). Responses to pathogen-induced disturbance: decomposition, nutrient availability and tree vigour. *Forestry*, 60(219-227).
- Wilson, B. F. (1966). Development of the shoot system of *Acer rubrum* L. . *Harvard Forest Paper*, 14, 1-21.

## ANNEXES

### Annexe 1 : Tendances climatiques sur les 10 dernières années pour la localisation étudiée

Les informations intéressantes appartiennent à la période de l'automne 2011 et montrent une tendance extrêmement douce pour les moyennes saisonnières, ainsi qu'une quantité de pluie limitée. L'été 2012 quant à lui observe des températures élevées à extrêmement élevées, et les précipitations passent au-dessus de la normale saisonnière pendant toute la période estivale. Au cours de cette étape temporelle, de multiples événements ponctuels significatifs sont reportés. La fin du mois de juin représente des températures bien supérieures à la normale, avec une moyenne de 30°C sur tout le sud-ouest du Québec. Pendant ce temps, des événements variés d'accumulation de précipitations font acte de présence à travers le Québec, n'affectant aucunement la région de l'Outaouais de juin à août. Cependant, une forte quantité de pluie est arrivée au mois de septembre, à l'origine d'une queue d'Ouragan, laissant derrière elle, le 7 septembre, 100 mm de pluie dans la région. Puis, l'hiver 2012 arrive avec un mois de retard et se termine plus rapidement que prévu, avec une augmentation des températures du 18 au 23 mars. Cette période est marquée par des températures très douces pour la saison, ainsi que des précipitations sous la normale de saison. Enfin, l'hiver reste encore doux en 2013, et les précipitations sont relativement élevées (Climat-Québec et Ouranos Canada, 2015). Les informations pour 2014 et 2015 sur ce sujet pour les sources proposées ne sont pas encore disponibles.

