

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

RÉPONSE HYDRIQUE DES ARBRES BORÉAUX À UNE SÉCHERESSE DE  
COURTE DURÉE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN ÉCOLOGIE DE

PAR

JEANNY THIVIERGE-LAMPRON

JANVIER 2024



## REMERCIEMENTS

J'aimerais remercier mon directeur et mes codirecteurs de recherche, Fabio Gennaretti, Miguel Montoro Girona et Christofos Pappas pour ce projet plus qu'intéressant. Je les remercie pour le partage de connaissances et leur soutien au cours de ces deux années. Leur dynamisme et leur passion pour la recherche sont contagieux ! Vous êtes des humains d'exception et j'ai eu de la chance de pouvoir faire ce projet avec vous.

Je tiens à remercier aussi Raphael Chavardes qui a été d'une aide incroyable alors que je commençais ce projet. Je remercie aussi ceux qui ont passé plusieurs heures avec moi à faire des inventaires sur le terrain, mettre en place les dispositifs ou collecter les données : Emmy Drouin, Frédérique Bergeron, Marie-Sophie Roy, Erica Anderson, Daniele Barbeta, Olugbadieye Gideon Tobi et Lucie Barbier. Merci à Hélène Lavoie et Dany Charron, vous êtes un support incroyable pour tous les étudiants du GREMA.

Merci aux différents partenaires qui ont permis à ce projet d'exister : la MRC Abitibi, le CRSNG via son programme de subventions Alliance, le réseau Smartforests Canada pour l'acquisition de l'équipement (Pappas et al., 2022), Produit forestier Résolu, le ministère des ressources naturelles et des forêts et le ministère du développement durable, de la lutte aux changements climatiques, de la faune et des parcs. Un merci spécial à la MRC Abitibi qui, par sa contribution importante via le GREMA, m'a permis de réaliser ce projet chez moi, dans ma région natale et de contribuer un peu à mieux comprendre sa forêt. Finalement, merci à ma famille pour leur support et leurs encouragements qui m'ont aidé durant ce retour aux études. Merci Louis pour ton écoute et tes conseils, il y a un peu de toi aussi dans ce projet-là.



## AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise comprend trois chapitres. Le Chapitre I présente une introduction générale sur le sujet d'étude, présentant la mise en contexte et une revue de littérature. Il se termine par les objectifs du projet et les hypothèses de recherche. Le Chapitre II constitue l'article scientifique rédigé en anglais, dans lequel on retrouve entre autres la méthodologie, les résultats et la discussion. Finalement, le Chapitre III est une conclusion générale sur le projet, mettant en lumière sa contribution scientifique, l'implication des résultats pour l'aménagement forestier dans un contexte de changement climatique, les limites du projet de recherche et une ouverture vers les perspectives des futures recherches sur le sujet.

L'article du Chapitre II sera soumis à la revue *New Phytologist* avec comme coauteurs Miguel Montoro Girona, Christoforos Pappas, Louis Duchesne, Raphael D. Chavardès, Lorena Balducci, Marc-André Lemay et Fabio Gennaretti. J'ai réalisé la collecte des données avec l'aide des assistants terrain, traité et produit les résultats. Je les ai interprétés et analysés avec l'aide de ma direction. J'ai de plus réalisé presque l'entièreté de la rédaction de cet article. Mon directeur et mes codirecteurs ont réalisé la conception du dispositif expérimental et ont contribué à sa mise en place, ainsi qu'au financement pour développer cette recherche. Ils m'ont de plus soutenu dans les analyses et l'interprétation des résultats. Raphael D. Chavardès a participé à la mise en place du dispositif et a agi en tant que réviseur sur l'article. Marc-André Lemay m'a soutenu dans la production des résultats en plus de contribuer à la révision de l'article. Louis Duchesne et Lorena Balducci ont contribué au projet par leur expertise sur le sujet dans la révision de l'article. Louis Duchesne et Annie Deslauriers ont siégé sur le comité d'encadrement de ce projet de recherche et ont contribué à la révision de la proposition de recherche initiale.



## TABLE DES MATIÈRES

|                                                                                                                                          |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| AVANT-PROPOS .....                                                                                                                       | v  |
| LISTE DES FIGURES.....                                                                                                                   | ix |
| LISTE DES TABLEAUX.....                                                                                                                  | xi |
| RÉSUMÉ .....                                                                                                                             | 1  |
| CHAPITRE I - INTRODUCTION GÉNÉRALE .....                                                                                                 | 1  |
| 1.1. Changements climatiques et leurs impacts sur les écosystèmes forestiers .....                                                       | 1  |
| 1.2. Relations hydriques chez les plantes.....                                                                                           | 4  |
| 1.3. Réponses des arbres à la sécheresse.....                                                                                            | 5  |
| 1.4. Les traits fonctionnels des arbres et la sensibilité à la sécheresse .....                                                          | 7  |
| 1.5. L'utilisation de dendromètres pour étudier la croissance intra-annuelle et les relations hydriques .....                            | 9  |
| 1.6. Objectifs et hypothèses de recherche .....                                                                                          | 12 |
| CHAPITRE II - WATER- SAVING TREES DO NOT SHOW A MORE CONSERVATIVE USE OF TRUNK STORAGE WATER DURING A SHORT-TERM ANOMALOUS DROUGHT ..... | 15 |
| 2.1. Abstract .....                                                                                                                      | 16 |
| 2.2. Résumé.....                                                                                                                         | 17 |
| 2.3. Introduction.....                                                                                                                   | 18 |
| 2.4. Material and methods.....                                                                                                           | 21 |
| 2.4.1.Study sites and experimental design .....                                                                                          | 21 |
| 2.4.2.Environmental and Meteorological Data .....                                                                                        | 23 |
| 2.4.3.Stem dendrometer measurements .....                                                                                                | 24 |
| 2.4.4.Statistical analysis .....                                                                                                         | 26 |
| 2.5. Results.....                                                                                                                        | 27 |
| 2.5.1. Meteorological conditions.....                                                                                                    | 27 |
| 2.5.2. Drought impact on average tree water deficit.....                                                                                 | 29 |
| 2.5.3. Amplitude of tree water deficit variations .....                                                                                  | 34 |

|                                                                                               |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 2.6. Discussion .....                                                                         | 35 |
| 2.6.1. Specific tree water uses strategies.....                                               | 35 |
| 2.6.2. Conifer responses on contrasting soils.....                                            | 36 |
| 2.6.3. Implications of a specific timing of drought over the growing season .....             | 38 |
| CHAPITRE III - CONCLUSION GÉNÉRALE .....                                                      | 39 |
| 3.1. Contribution scientifique .....                                                          | 39 |
| 3.2. Implications pour l'aménagement des forêts face aux changements climatiques ...<br>..... | 41 |
| 3.3. Limitations du projet.....                                                               | 43 |
| 3.4. Futures recherches .....                                                                 | 43 |
| BIBLIOGRAPHIE .....                                                                           | 45 |

## LISTE DES FIGURES

| Figure                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | Page |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| 1.1. Fonctionnement hydraulique des arbres selon un cycle diurne .....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 5    |
| 1.2. Dendromètre à pointe installé sur un pin gris à Amos, en juillet 2022.....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | 10   |
| 1.3. Variations radiales en mm d'un arbre et illustration des phases de contraction et d'expansion de la tige. La figure présente un exemple de variation nette du tronc associé à la croissance radiale et ainsi que des exemples de valeurs associées à un déficit hydrique (jaune) lorsque les valeurs se trouvent sous le maximum précédent atteint. ....                                                                                                   | 11   |
| 2.1 Location of the four sites and extent of clay soil surficial deposits, eskers and moraines. Eskers and moraines correspond to sandy soil superficial deposit. Data from Commission géologique du Canada (Veillette et al., 2007). ....                                                                                                                                                                                                                      | 22   |
| 2.2. Average daily temperature and total precipitation measured between August 12th and September 4th at Lac-Berry and Manneville near BEC and AMS site, and August 28th at Val-Paradis near AUS and AUC sites (MELCC, 2020). Grey dots represent data from 2006–2020 and the red dot the anomalous conditions during 2021. Dotted lines are the maximum averaged temperature and minimum precipitation measured for the same dates between 2006 and 2020. .... | 28   |
| 2.3. Precipitation and temperature anomalies in Quebec from August 12th to September 4th, 2021, using 1979–2020 average data as the reference period. Climate data were obtained with the RNCEP package (Kemp, 2012). Study area is represented by the black square. ....                                                                                                                                                                                       | 28   |
| 2.4. Daily averaged VPD and REW at the four sites from July 28th to September 15th, 2021. Data were recorded using a Watchdog 1000 Series weather station installed at each site (Spectrum Technologies, USA). The grey area represents the values from August 12th to September 4th, 2021. Clay sites are represented with warm colors (yellow shades) and clay sites by cold colors (blue shades). ....                                                       | 29   |
| 2.5. RTWD <sub>min</sub> and RTWD <sub>max</sub> median time series (mm) for each study site and species. Thinner lines represent the interquartile range, and the                                                                                                                                                                                                                                                                                              |      |

|      |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |    |
|------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
|      | grey rectangle area represents the values during the drought period<br>from August 12th to September 4th. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | 30 |
| 2.6. | RTWD <sub>min</sub> and RTWD <sub>max</sub> predicted responses to changes in REW and<br>VPD. For tree responses to REW, interaction with the soil type was<br>used for jack pine and black spruce. Grey areas in the left columns<br>represent the VPD values from August 12th to September 4th, 2021,<br>coinciding with the drought. Grey areas in the right columns represent<br>from lighter to darker tones the evolution of REW during the drought,<br>using REW averaged values every five days during the drought (i.e.,<br>REW at August 12th, August 17th, August 22th and August 28th). .... | 32 |
| 2.7. | Daily tree water deficit amplitude (TWD <sub>amp</sub> ) from July 28th to<br>September 15th. Grey area represents the drought dates. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | 34 |

## LISTE DES TABLEAUX

| Tableau                                                                                                     | Page |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| 2.1. Stand density in basal area ( $\text{m}^2/\text{ha}$ ) per site and species. ....                      | 22   |
| 2.2. General additive models result for $\text{RTWD}_{\min}$ and $\text{RTWD}_{\max}$ for all species. .... | 33   |



## RÉSUMÉ

La résistance des arbres aux changements climatiques est encore peu comprise en forêt boréale. C'est le cas pour leur réponse aux augmentations en nombre et en intensité des sécheresses estivales. À l'été 2021, un nouveau dispositif expérimental utilisant des dendromètres à pointe a été mis en place dans la région Nord-ouest du Québec, en Abitibi-Témiscamingue. Ce dispositif comprend 50 arbres sur deux dépôts de surface contrastés et typiques de la région, soit l'argile et le sable. L'objectif était d'y étudier la réponse des arbres boréaux (*Pinus banksiana*, *Picea mariana* et *Populus tremuloides*) aux variations environnementales. En août 2021, une sécheresse entre 17 et 24 jours a touché les sites d'étude, permettant de suivre les relations hydriques des arbres étudiés au cours de cette période de faible disponibilité en eau dans le sol. Cette étude a permis d'évaluer les différences qui existent entre les espèces et intra-espèces dans leur capacité à réguler leur contenu en eau au cours d'une sécheresse intense de plusieurs jours. Plus spécifiquement, nous voulions tester si une espèce comme le pin gris connue pour avoir un contrôle stomatique élevé en période de sécheresse montrerait aussi un contenu en eau plus conservateur dans le tronc. À l'inverse, une espèce avec un contrôle stomatique moins élevé (c-à-dire le peuplier-faux-tremble) montrerait une plus grande perte de son contenu en eau durant la sécheresse. Les résultats ont montré un déficit hydrique important pour toutes les espèces durant la sécheresse de courte durée. Le pin gris a subi une diminution marquée de l'amplitude journalière du déficit hydrique durant la sécheresse confirmant une réponse stomatique élevée, mais a montré une difficulté à se réhydrater la nuit. Pour le peuplier, la variation du contenu en eau du tronc était faible, pouvant être expliqué par une efficacité marquée de sa réhydratation. Pour les deux espèces de conifères, le déficit hydrique était plus important sur argile que sur sable durant la majeure partie de la sécheresse, mais plus grand sur sable lorsque l'eau relative disponible dans le sol est très près de 0% après près de trois semaines sans pluie. Ceci peut indiquer une capacité d'acclimatation des arbres à la sécheresse sur sites xériques au moins jusqu'au dépassement de seuils critiques. Ces résultats contribuent à améliorer la compréhension sur la résistance des arbres aux changements climatiques en forêt boréale.

Mots clés : Changement climatique, Dendromètre, Forêt boréale, Relations hydriques, Sécheresse



## CHAPITRE I

### INTRODUCTION GÉNÉRALE

#### 1.1. Changements climatiques et leurs impacts sur les écosystèmes forestiers

Les changements climatiques se produisent à une vitesse plus rapide que prévue. Ces changements sont susceptibles d'impacter les écosystèmes, alors que leur vitesse d'adaptation et leur résilience sont incertaines. C'est le cas pour les milieux forestiers, lesquels procurent d'innombrables bénéfices à nos sociétés (Girona et al. 2023). Ils permettent de séquestrer le carbone, de contribuer au cycle de l'eau et d'un point de vue utilitaire, de fournir la ressource en bois alors que la demande ne fait qu'augmenter. En forêt boréale, l'impact actuel et futur des changements climatiques sur la croissance ne présente pas un consensus clair. Dans certaines zones de la forêt boréale canadienne, on prévoit une augmentation de la productivité forestière, plus particulièrement au nord où le principal facteur limitant la croissance est la température (D Orangeville, 2016; D Orangeville et al., 2023; Duchesnes et al., 2020). D'autres résultats montrent des réponses différentes sur le territoire canadien (Girardin et al., 2016) et même des réponses négatives de la croissance.

Les réponses des arbres aux nouvelles conditions climatiques sont propres à chaque espèce. Le rôle des facteurs environnementaux sur la croissance varie d'une espèce à l'autre et l'impact pourrait être différent selon la région considérée (Boakye et al., 2021; Garant et al., 2009). La vulnérabilité des essences forestières aux changements climatiques dépend des conditions de site, c'est-à-dire entre autres de la composition

forestière en âge, en essences, de la provenance des semences dans le cas d'une plantation, de la densité du peuplement et de sa structure ainsi que du type de sol.

Dans l'est du Canada, l'épinette noire pourrait bénéficier de l'augmentation des températures dans les zones nordiques, alors que la réponse de croissance de l'épinette blanche à ces mêmes projections serait négative (Wang et al., 2023). Cependant, d'autres études ont observé au cours des dernières décennies une diminution de la croissance chez le pin gris et l'épinette noire (Girardin et al., 2016; Luo et Chen, 2015) alors que les augmentations de température et vagues de chaleur ont été associés à une réponse négative de la croissance (Girardin et al., 2016). L'effet négatif des chaleurs estivales pour les deux espèces pourrait même être plus fort l'année suivante (Girardin et al., 2016) alors que les réserves de glucides nécessaires à la croissance pourraient être affectées. Dans le cas du peuplier-faux tremble, une espèce bien présente en forêt boréale, sa croissance aurait augmenté depuis le début du 20<sup>e</sup> siècle (Boakye et al., 2021; Garant et al., 2009; Girardin et al., 2011; Girardin et al., 2012b). L'augmentation des températures affecterait plus positivement les essences feuillues, qui seraient mieux adaptées à des climats plus chauds (Périé et al., 2014).

Plusieurs processus écophysiologiques dépendent des températures, dont la phénologie et la croissance des arbres (Rossi et al., 2008). Les tendances historiques montrent d'ailleurs des changements potentiels importants dans la durée de la saison de croissance selon le climat et, pour l'est du Canada, on pourrait s'attendre à des printemps hâtifs et des froids plus tardifs à l'automne (Vincent et al., 2018). Les activités cambiales aux printemps pourraient donc se voir devancées, créant un allongement de la saison de croissance et du nombre de degrés-jour de croissance (Audet et al., 2012; Boulouf Lugo et al., 2012; Rossi et al., 2014).

L'augmentation attendue des perturbations naturelles et des événements météorologiques extrêmes auront des effets sur la productivité forestière. L'augmentation des températures et la diminution de l'humidité du sol va mener entre

autres à une fréquence plus élevée de feux de forêts. Les régions caractérisées par des cycles de feux courts seront les plus vulnérables (Boulanger et al., 2013), pouvant être affectées par des échecs de régénération menant à une perte de superficies productives (Splawinski et al., 2019) et à une diminution du stock de carbone (van Bellen et al., 2010). Les épidémies d'insectes qui affectent négativement la productivité forestière sont également influencées par le climat (Subedi et al., 2023) et certains résultats indiquent qu'une augmentation des températures sera favorable à une augmentation des populations d'insectes ravageurs, un aspect qui demandera un suivi robuste (Logan et al., 2003).

Les épisodes de sécheresse font partie des inquiétudes qu'amènent les changements climatiques (Girona et al., 2023). Des réductions de la croissance et de la mortalité ont été associées aux épisodes de sécheresses, alors que ces épisodes sont de plus en plus observés (Anderegg et al., 2012; Choat et al., 2012; McDowell et al., 2008). Certaines études suggèrent qu'une accumulation d'épisodes de sécheresses à l'échelle locale, sans que celles-ci soient majeures, pourrait avoir un impact sur le maintien et la productivité des peuplements forestiers (Sánchez-Pinillos et al., 2021) les rendant plus vulnérables à d'autres perturbations. La disponibilité de l'eau du sol est indispensable à la croissance des arbres, ce qui risque d'être un facteur de plus en plus limitant sur certains sites (D'Orangeville et al., 2016; Houle et al., 2012). Des mortalités importantes ont été observées dans l'ouest du Canada associées à un épisode de sécheresse intense dans des peuplements de peuplier-faux-tremble (Michaelian et al., 2011). L'étude de la réponse de la croissance et du stress hydrique des arbres aux conditions environnementales locales et à une échelle intra-annuelle afin de considérer leur effet est indispensable dans l'analyse de la vulnérabilité des forêts au changement climatique.

## 1.2. Relations hydriques chez les plantes

L'eau fait partie des besoins vitaux des plantes et permet le fonctionnement de plusieurs processus physiologiques. Elle joue un rôle notamment dans le transport des sucres et des nutriments nécessaires au développement des tissus (Kramer, 1983). Les relations hydriques varient de manière diurne en fonction des facteurs environnementaux (Zweifel et al., 2001). Les arbres présentent un patron cyclique de leur contenu en eau au cours d'une journée suivant les conditions météorologiques et l'ouverture et fermeture des stomates. L'eau voyage selon un continuum sol-plante-atmosphère suivant un gradient de potentiel hydrique, vers une zone à plus faible potentiel hydrique (Bréda et al., 2006 ; Jones, 2013). L'augmentation de l'évapotranspiration diminue le potentiel hydrique au niveau du feuillage et provoque une augmentation de la tension dans les vaisseaux conducteurs du xylème (Bréda et al., 2006). Ces processus sont responsables des cycles journaliers du contenu en eau des arbres, variant au cours de la journée due à l'ensoleillement, aux températures et au déficit de pression de vapeur qui influencent l'évapotranspiration. Au cours de la journée, la transpiration cause une diminution de l'eau contenue dans l'écorce et le cambium principalement, ce qui cause une contraction du tronc et réduit son rayon (Zweifel et al., 2014) (Fig. 1.1). Durant la nuit, on observe l'inverse soit une augmentation du rayon du tronc de l'arbre dû à sa réhydratation suite à la fermeture des stomates (Dietrich et al., 2018) et à une diminution du déficit de la pression de vapeur (Zweifel et al., 2021).

La variation du contenu en eau de l'arbre dépend aussi de l'eau disponible dans le sol (Zweifel, 2000). Le contenu en eau du sol varie selon le type de sol, mais d'un point de vue météorologique, dépend fortement des précipitations et de la température. La quantité d'eau du sol pour un arbre dépend aussi fortement de la densité de la végétation en place. En forêt boréale au printemps, l'eau disponible dans le sol est fortement influencée par le moment et la quantité de la fonte des neiges (D'Orangeville et al.,

2016). Les périodes de fortes précipitations ou encore de sécheresse sont perceptibles dans les cycles journaliers ou même à l'échelle mensuelle des variations en diamètres du tronc des arbres. En période de sécheresse, on peut percevoir une diminution importante du potentiel hydrique dans les tissus de l'arbre et une réhydratation non complète au cours de la nuit due à une faible disponibilité en eau du sol (Dietrich et al., 2018).

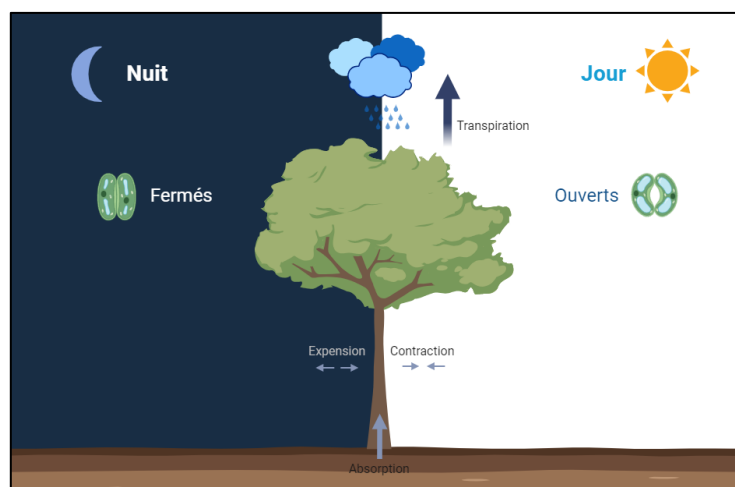


Figure 1.1. Fonctionnement hydraulique des arbres selon un cycle diurne

### 1.3. Réponses des arbres à la sécheresse

Il y a un intérêt grandissant vers les réponses des arbres à la sécheresse, alors qu'on prévoit leur augmentation à plusieurs endroits sur le globe et leurs impacts pourraient être importants sur la productivité forestière (Choat et al., 2012). Les sécheresses auront un impact sur la résilience, la structure et la composition des forêts (Clark et al., 2016), en plus d'augmenter les épisodes de mortalité (Anderegg et al., 2012). La croissance des arbres peut être impactée par une sécheresse intense. Un arrêt complet de la croissance a d'ailleurs été observé lors d'une période de sécheresse prolongée chez

*Abies balsamea* au Québec à l'été 2006. Les températures élevées, l'humidité relative basse, ainsi que des précipitations et vitesses de vents faibles pourraient expliquer cet arrêt de la croissance (Duchesne et al., 2012). Parmi les facteurs abiotiques influençant les déficits hydriques, on note les propriétés du sol. Les sols à texture plus fine comme le limon ou l'argile ont une plus grande capacité à retenir l'eau que les sols à texture grossière comme le sable (Hopkins et Évrard, 2003).

Une période de sécheresse intense peut être induite par un déficit hydrique climatique ou un faible tût d'humidité du sol, dont la réponse de l'arbre peut être la fermeture des stomates afin de limiter l'évapotranspiration (Bréda et al., 2006). L'ouverture stomatique est contrôlée notamment par la concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub>, la disponibilité en eau dans le sol, la lumière, le déficit de pression de vapeur d'eau et la température (Lawson et Blatt, 2014). La fermeture prolongée des stomates inhibe la photosynthèse, due à un arrêt de l'absorption de CO<sub>2</sub> de l'atmosphère, et provoque une diminution progressive des réserves de glucides. L'ouverture des stomates varie d'une espèce à l'autre et est considérée comme un trait adaptatif important des essences forestières à la sécheresse (Arend et al., 2021).

Bien qu'il est démontré que l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique augmente la photosynthèse (Körner, 2006), cela n'aura pas nécessairement d'effet positif sur la croissance si celle-ci est d'abord affectée par les conditions de sécheresse (Fatichi et al., 2013 ; Körner, 2013). Le carbone (C) est nécessaire dans le processus de séquestration (croissance), mais sert également de source d'énergie dans les phases de division et d'expansion cellulaire (Muller et al., 2011). Lorsque le C n'est pas limité, son allocation est suffisante pour optimiser la croissance. En période de sécheresse, ce qui limite la croissance est la quantité d'eau disponible pour les arbres. Il existe un lien important entre le statut hydrique de l'arbre et sa croissance, dont cette dernière pourrait être affectée négativement en période de sécheresse (Fatichi et al., 2013 ; Körner, 2013), et positivement quand la disponibilité hydrique augmente suite à des précipitations (Brooks et al., 1998; Gennaretti et al., 2020; Hofgaard et al., 1999a;

Oberhuber et Gruber, 2010). Pour que la croissance se produise, un seuil de pression de turgescence dans les cellules du cambium doit également être atteint afin de débiter la division et l'élargissement cellulaires (Cabon, Fernandez-de-Una, et al., 2020 ; Proseus et Boyer, 2005). Le statut hydrique de l'arbre pourrait s'avérer être un meilleur prédicteur de la croissance de l'arbre dans certaines conditions que la concentration en carbone disponible (Zweifel et al., 2006)

#### 1.4. Les traits fonctionnels des arbres et la sensibilité à la sécheresse

Les arbres possèdent des traits adaptatifs qui leur permettent, en période de sécheresse, d'être moins impactés par celle-ci. Ces traits varient d'une essence à l'autre et varient également intra-espèce en lien avec des caractères génétiques et la plasticité phénotypique (Royer-Tardif et al., 2021). Différents traits fonctionnels déterminent la sensibilité des arbres à la sécheresse et peuvent être classés en 3 catégories : les traits d'évitement, les traits de résistance et les traits qui permettent la récupération après un épisode de sécheresse (Aubin et al., 2016).

Les traits d'évitement sont les traits typiques des plantes isohydriques qui ont des stratégies pour maintenir leur potentiel hydrique constant même en période de faible disponibilité hydrique. Ces traits incluent : (1) l'atténuation de la perte d'eau en période de sécheresse par régulation de l'ouverture stomatique ; (2) des systèmes racinaires profonds ; (3) la présence de réserves internes d'eau (Aubin et al., 2016). La fermeture des stomates est un moyen d'éviter les pertes d'eau par transpiration, mais inhibe également la photosynthèse et donc et l'assimilation de C. La croissance est arrêtée et de même que l'assimilation de C pouvant mener à un épuisement des réserves de C nécessaires au fonctionnement de plusieurs mécanismes dans les plantes. La réduction des apports de carbone peut donc éventuellement mener à la mort de l'arbre (McDowell et al., 2008).

La profondeur maximale des racines et leur densité sont des caractéristiques à considérer dans la performance de l'arbre à absorber l'eau du sol, particulièrement en période de sécheresse où les espèces avec un enracinement superficiel sont plus vulnérables (Aubin et al., 2016 ; Canadell, 1996). Les essences possédant un système racinaire superficiel sont donc plus sensibles à la sécheresse. C'est le cas pour l'épinette noire qui est reconnue pour avoir un enracinement peu profond dont les racines se situent principalement dans les premiers 20 cm du sol (Lieffers, 1986). Pour le pin gris, son système racinaire en peuplement naturel serait d'abord composé de racines latérales denses localisées principalement dans les premiers 20 cm et d'une racine pivotante d'une profondeur jusqu'à 2-3m (Plourde et al., 2009) Cette dernière permettrait l'accès à l'eau souterraine même en période de faible disponibilité hydrique. Le pin gris posséderait donc une grande capacité d'évitement et de résistance à la sécheresse, alors que l'épinette noire aurait une faible capacité d'évitement (Boisvert-Marsh et al., 2020).

La résistance à la sécheresse se décrit comme la résistance des arbres à la cavitation et à l'embolie (Maherali et al., 2004). En période de sécheresse, on peut observer une formation rapide de bulles à l'intérieur d'une colonne d'eau provenant des gaz dissous dans l'eau. Si la bulle obstrue complètement le canal (embolie), cela empêche la capacité de transport de l'eau du conduit dans le xylème (Bréda et al., 2006 ; Hopkins et Évrard, 2003) et limite l'apport en eau au feuillage diminuant conséquemment la photosynthèse (Choat et al., 2012 ; Klein et Niu, 2014). Les embolies peuvent affecter grandement l'arbre, voir mener à sa mort. La résistance à la cavitation chez les végétaux dépend de plusieurs facteurs, mais principalement des propriétés du xylème et du diamètre des colonnes de transport d'eau jouant un rôle sur la tension dans les éléments conducteurs (Hopkins et Évrard, 2003). Il existe des mécanismes de réparation chez les plantes qui leur permettent dans certains cas de récupérer après l'embolie, dont la capacité de dissoudre les gaz à nouveau dans l'eau lorsque les conditions environnementales y sont favorables (Choat et al., 2012 ; Hopkins et Évrard, 2003).

Selon les propriétés structurales du xylème des gymnospermes et des angiospermes, on perçoit des différences dans la résistance à la sécheresse. Les gymnospermes et les angiospermes ont des éléments conducteurs avec des caractéristiques différentes, les premières ont seulement des trachéides et les deuxièmes ont aussi des vaisseaux avec une capacité de conductance hydraulique plus grande (Tyree et Zimmermann, 2002), mais également avec un plus grand risque de cavitation (Hacke et Sperry, 2001). Les gymnospermes auraient donc une plus grande tolérance à la pression dans le xylème avant de présenter des embolies, alors que les angiospermes y seraient plus fragiles (Choat et al., 2012). Bien que la fenêtre de résistance soit plus grande chez les gymnospermes, cela ne veut pas dire qu'ils ne sont pas sensibles à la sécheresse. Par exemple les pins seraient relativement sensibles aux embolies (Choat et al., 2012), alors leur capacité d'évitement dans ce cas peut leur éviter de frôler le seuil de résistance à la sécheresse. Selon la littérature, l'épinette noire serait assez résistante à l'embolie, alors que le peuplier faux-tremble y serait très sensible (Boisvert-Marsh et al., 2020).

#### 1.5. L'utilisation de dendromètres pour étudier la croissance intra-annuelle et les relations hydriques

Les dendromètres à pointe permettent d'obtenir de l'information sur les fluctuations radiales du tronc des arbres, incluant la croissance (variations irréversibles) et le statut hydrique (variations réversibles) à une fine résolution temporelle (Deslauriers et al., 2003; Deslauriers et al., 2007). Cette résolution horaire/journalière permet l'analyse de l'influence de la météo et des conditions de sol telle l'humidité sur les variations réversibles et irréversibles du tronc. Le traitement des données issues des dendromètres permet selon plusieurs méthodes d'extraire de l'information sur la croissance et le déficit en eau de l'arbre (Deslauriers et al., 2007; Drew et Downes, 2009), mais également sur le début et la fin de la saison de croissance (Knüsel, 2021). Les

dendromètres ont l'avantage de permettre un suivi continu dans le temps sans perturber de manière importante l'arbre étudié et d'obtenir une relation directe entre la croissance et les données météorologiques à haute résolution temporelle (Filion et Payette, 2013)



Figure 1.2. Dendromètre à pointe installé sur un pin gris à Amos, en juillet 2022.

L'extraction des données obtenues par les dendromètres est simple, mais leur analyse est complexe, car plusieurs processus écophysiologiques entrent en compte dans les facteurs pouvant influencer la variation en diamètre des arbres (Deslauriers et al., 2011; Zweifel, 2016). Il faut en extraire de manière distincte la croissance et les processus réversibles liés aux variations hydriques à l'intérieur de l'arbre (Filion et Payette, 2013). Étant donné la complexité de traitement des données provenant de dendromètres, des outils ont été développés fin de simplifier l'analyse des données (Deslauriers et al., 2011; Knüsel, 2021). Une des approches utilisées dans le traitement de données extraites des dendromètres est l'approche par cycle. Cette approche permet de calculer la contraction maximale du tronc (*maximum daily shrinkage, MDS*) au cours d'un cycle journalier et de calculer la variation nette du diamètre entre 2 cycles. Chaque cycle peut se diviser en 3 phases, soient les phases de contraction, d'expansion et la variation nette du rayon de la tige. Comme présenté sur la Figure 1.3, la phase de contraction se produit du matin, lorsque le rayon est à son maximum, jusqu'au minimum atteint en après-midi. La phase d'expansion se produit donc du minimum

atteint dans l'après-midi, jusqu'au maximum du cycle suivant. La période à laquelle le maximum précédent est atteint ou dépassé à la période suivante est appelée la période de variation nette du rayon de la tige (Deslauriers et al., 2003; Deslauriers et al., 2007). Cette dernière phase est basée sur un concept qui affirme que la croissance commence quand le diamètre maximum précédent a été dépassé et se termine lorsque le rétrécissement de la tige se produit (Zweifel et al., 2016). Cette théorie considère que les cellules du cambium doivent être turgescentes pour procéder à leur division (Cabon, Peters, et al., 2020).

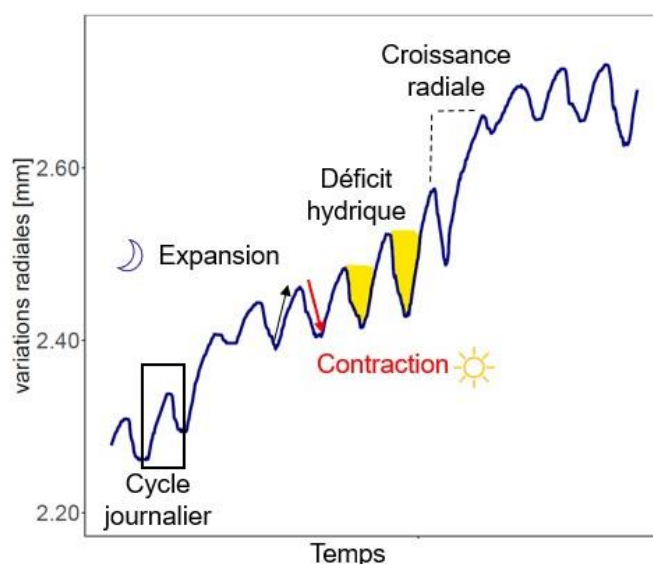


Figure 1.3. Variations radiales en mm d'un arbre et illustration des phases de contraction et d'expansion de la tige. La figure présente un exemple de variation nette du tronc associé à la croissance radiale et ainsi que des exemples de valeurs associées à un déficit hydrique (jaune) lorsque les valeurs se trouvent sous le maximum précédent atteint.

Afin d'étudier le statut hydrique à partir de cette approche, on peut soustraire la mesure du diamètre à un temps donné du dernier rayon maximum atteint de l'arbre et obtenir ainsi le déficit en eau de l'arbre (*TWD ; tree water deficit*) (Dietrich et al., 2018). Cette approche considère qu'au rayon maximal atteint, l'arbre était pleinement hydraté. Il est possible de transposer le *TWD* en série temporelle pour ainsi obtenir de l'information

sur les stress hydriques ou encore de transformer le TWD en L ou kg d'eau par arbre en utilisant une estimation du volume de la tige et ainsi évaluer le déficit par volume d'eau. Une nouvelle méthode d'extraction et de traitement des données de dendromètres fut récemment publiée, permettant de traiter facilement les données et d'obtenir des informations sur la saisonnalité de la croissance, sur la croissance des arbres et de modéliser le déficit hydrique (Knüsel, 2021). Cette approche utilise le moment au printemps où le dernier maximum atteint à l'automne précédent est dépassé pour déterminer le début de la saison de croissance. Pour les variations nettes (croissance) et les déficits hydriques, l'approche utilisée par Knüsel est la même de celle décrite ci-dessus.

Les dendromètres permettent d'étudier l'effet des variations environnementales sur le statut hydrique des arbres. Lors d'un épisode de sécheresse, il est possible d'étudier l'évolution du statut hydrique des arbres en fonction de l'évolution des conditions environnementales durant cet événement, et ce, à une haute résolution temporelle.

#### 1.6. Objectifs et hypothèses de recherche

Ce projet visait à évaluer les réponses hydriques spécifiques des espèces boréales étudiées face à la variabilité environnementale et plus spécifiquement, face à une sécheresse importante en août 2021. De plus, l'objectif était d'évaluer les réponses des arbres propre au type de sol sur lequel ils se trouvent. Quatre sites d'études ont été mis en place au printemps 2021 afin d'étudier le statut hydrique d'un total de 50 arbres (20 pins gris, 20 épinettes noire et 10 peupliers-faux-tremble) sur des sites argileux (2) et sablonneux (2). Des dendromètres ont été utilisés afin d'obtenir des données à haute résolution temporelle.

Considérant l'épisode de sécheresse important, nous avons testé si (H0.a) les espèces d'arbres connues pour leur comportement stomatique d'économie d'eau (c.-à-d. le pin gris) utilisent également l'eau emmagasinée dans le tronc de manière plus conservatrice par rapport aux arbres qui dépensent de l'eau (c.-à-d. le peuplier faux-tremble). Nous verrons que nos résultats ne confirment pas cette première hypothèse. Deuxièmement, nous avons testé si (H1.a) l'eau emmagasinée dans les arbres serait plus facilement épuisée pendant la sécheresse sur les sols sablonneux que sur les sols argileux, ou alternativement si (H1.b) les arbres montrent une certaine forme d'acclimatation aux conditions plus sèches sur les sols sablonneux. Nous verrons au Chapitre II que nos résultats permettent de nuancer ces deux dernières hypothèses alternatives.



## CHAPITRE II

### WATER-SAVING TREES DO NOT SHOW A MORE CONSERVATIVE USE OF TRUNK STORAGE WATER DURING A SHORT-TERM ANOMALOUS DROUGHT

Jeanny THIVIERGE-LAMPRON<sup>1</sup>, Miguel MONTORRO GIRONA<sup>1,2</sup>, Christoforos  
PAPPAS<sup>3</sup>, Louis DUCHESNE<sup>4</sup>, Raphaël D. CHAVARDÈS<sup>1,5,6</sup>, Lorena  
BALDUCCI<sup>7</sup>, Marc-André LEMAY<sup>1</sup>, Fabio GENNARETTI<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institut de Recherche sur les Forêts, Université du Québec en Abitibi-  
Témiscamingue, Amos, Québec J9T 2L8, Canada

<sup>2</sup>Universidad de Huelva, Huelva, Spain

<sup>3</sup>Department of Civil Engineering, University of Patras, Rio Patras, Greece

<sup>4</sup>Direction de la recherche forestière, ministère des Ressources naturelles du Québec,  
Québec, Canada

<sup>5</sup>Laurentian Forestry Center, Canadian Forest Service, Natural Resources Canada,  
Québec, QC, Canada

<sup>6</sup>Atlantic Forestry Center, Canadian Forest Service, Natural Resources Canada,  
Fredericton, NB, Canada

<sup>7</sup>Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi,  
Chicoutimi, Canada

## 2.1. Abstract

There is growing concern on the potential negative impact of drought on tree growth and functioning even in boreal forest ecosystems. In this study, we evaluate the use of trunk water storage of boreal tree species during drought. Trees known to use water-spending or water-saving strategies at leaf-level were compared, as well as trees growing on poorly drained or well-drained soil surficial deposits. Point-dendrometers were installed on 50 trees (10 trembling aspen, 15 jack pines and 15 black spruces) located on clay (all three species) and sandy sites (only conifers). Our results show contrasted use of trunk storage water during drought. Jack pine displayed the highest storage variability despite the known reactive stomatal behaviour of the species and almost no effect of drought was observed on the aspen's water storage. Trunk water deficit was higher on clay sites at the inception of the drought and became more important for trees on sandy sites only at the end of the dry conditions. Our research gives new insights on the sensitivity and water use of boreal trees during drought.

## 2.2. Résumé

L'impact négatif potentiel de la sécheresse sur la croissance et le fonctionnement des arbres est de plus en plus préoccupant, même dans les écosystèmes de la forêt boréale. Dans cette étude, nous évaluons l'utilisation des réserves en eau dans le tronc des espèces d'arbres boréaux pendant une sécheresse. Nous avons comparé des arbres connus pour utiliser des stratégies de dépense ou de conservation de l'eau au niveau des feuilles. Nous avons aussi comparé la réponse des arbres poussant sur des dépôts superficiels de sols mal drainés ou bien drainés. Des dendromètres à pointe ont été installés sur 50 arbres (10 peupliers faux-trembles, 15 pins gris et 15 épicéas noirs) situés sur des sites argileux (pour les trois espèces) et sablonneux (uniquement pour les conifères). Nos résultats montrent une utilisation contrastée de l'eau emmagasinée dans le tronc pendant la sécheresse. Le pin gris a montré la plus grande variabilité de contenu en eau malgré la réponse stomatique élevée connue de l'espèce et presque aucun effet de la sécheresse n'a été observé sur le contenu en eau du tronc pour le peuplier-faux-tremble. Le déficit hydrique du tronc était plus important sur les sites argileux au début de la sécheresse et est devenu plus important pour les arbres sur les sites sablonneux à la fin de la période de sécheresse. Notre recherche donne de nouvelles indications sur la sensibilité et l'utilisation de l'eau des arbres boréaux pendant la sécheresse.

### 2.3. Introduction

The increased frequency of short-term anomalous droughts, associated to anthropogenic climate change is placing additional stress on many forest ecosystems worldwide (Allen et al., 2015; Allen et al., 2010; Carnicer et al., 2011). Anomalous droughts with severe magnitude were associated with declines and dieback in North American and Eurasian boreal forests (Liu et al., 2023; Ma et al., 2014; Schaphoff et al., 2016; Venäläinen et al., 2020). Given that boreal forests account for approximately 30% of the world's forests, represent a vast carbon sink (Gauthier et al. 2023) and provide wide spectrum of ecosystem services to communities, there is an urgent need to better understand how boreal forest functioning and resilience is affected by anomalous droughts. In this research, we defined a short-term anomalous drought as abnormally dry conditions in the context of site history (precipitation below 10th percentile of long-term record for example) during several days to a few weeks (Slette et al., 2019).

The vulnerability of common boreal tree species in a warming environment remains uncertain (Reich et al., 2022). A better comprehension may only be achieved by physiological understanding. More specifically, water relations can be a good indicator of how trees react to certain climatic stresses because tree-level responses to drought are determined by tree-water relations (Zweifel et al. 2005). However, the strength and direction of the responses are species specific. Water plays an important role in several tree physiological processes such as internal water balance, photosynthesis, ascent of sap, nitrogen metabolism, and overall tree growth (Kramer, P.J, et Boyer, J.S., 1995). Water travels along a soil-plant-atmosphere continuum following a water potential gradient, always traveling towards a zone of lower water potential (Bréda et al., 2006; Jones, 2013). During growing season, increased evapotranspiration reduces the water potential of the foliage and causes an increase in tension in the xylem vessels, which

initiates water movement in the tree, from soil to atmosphere (Bréda et al. 2006). Diurnal changes in tree water content follow a cyclic behaviour, ranging from water loss by evapotranspiration during the day and water refilling from roots during the night, when stomata are closed, and when water loss is limited. High evapotranspiration level during abnormally high temperature and low water availability within the soil affect tree-water-relation, leading to decreasing water storage within the tree tissues and thus decreasing cell turgor. Cell turgor as a direct effect on tree growth, phloem transport and stomatal control. Turgor pressure in the cambium is needed in cell division and cell expansion during tree growth.

The way tree-water-relation is affected by short-term drought is linked to the species ability (associated with species traits) to avoid or resist to droughts effects. Stomatal regulation is one example of a trait that is linked to tree response to drought (Boisvert-Marsh et al., 2020). Trees regulate stomata opening to limit evapotranspiration and maintain cell turgor (Bréda et al., 2006). In tree response to drought studies, species have been classified on an isohydric (water saver) to anisohydric (water spender plants) spectrum, corresponding to the degree of their stomatal regulation. Drought avoidance and resistance are strongly linked to tree water relations and are therefore species-specific. A closer look at tree-water-relation during short-term drought may highlight the specific water-use strategies of species and the mechanisms employed remain hydrated during period of droughts (Peters et al. 2023).

Tree water relations are highly site-dependent, and site has been demonstrated to play a role in water conservation behavior (Sala and Tenhunen, 1994). In western Quebec's boreal forest, some species can grow well on contrasting soil types because of their acclimation to site conditions (Chavardès et al., 2022). Soil texture, stand density, and topography may strongly influence water availability. Fine-textured soils like silt or clay have a greater capacity to hold water than coarse-textured soils like sand and gravel (Hopkins and Évrard, 2003). Because these site conditions are important and

because they vary intensively in the landscape, it is important to know how tree-water relations vary in different sites.

Studies on the responses of common North American boreal tree species to extreme droughts at high temporal resolution remain scarce and a more detailed understanding of these responses is needed to develop sustainable forestry practices under future climate change (Girona et al. 2023). Forest productivity could vary with climate change and the expected more frequent and intense droughts. Harvest levels need to be adapted to consider the risk of reduced productivity. A better understanding of species' tolerance to drought could influence silvicultural choices. That is why new insights in forest responses to drought are needed, through new technologies. Techniques for monitoring at high precision and temporal resolution stem radius changes and tree water relations are becoming widespread (Zweifel, 2016). The use of point dendrometers is a promising avenue for tracking changes in water content in tree stems during extreme short-term climatic events. Dendrometers allow interpreting the daily radial variations of stem associated with the diurnal variations in tree water content (reversible variations) and to extract tree growth (irreversible variations) (Zweifel, 2016; Zweifel et al., 2006). In the context of changing environment and increasing extreme climatic events, these high-resolution temporal monitoring are essential and will provide crucial information on the response of trees to these events.

In this research, we investigated in 2021 how a late summer short and intense drought in the Abitibi region of Quebec, Canada, influenced tree-water relations for three common boreal tree species on contrasted soil surficial deposits. We used point dendrometers to document tree water deficits of black spruce, jack pine and trembling aspen at four sites on clay and sandy soil surficial deposits. The objective of our research was to examine species-specific and soil-specific responses of the selected boreal tree species to a late summer drought. Specifically, we wanted to test if (H0.a) trees species known to have a water saving stomatal behavior (i.e., jack pine) have also

a more conservative use of trunk storage water relative to water spender trees (i.e., trembling aspen). We will see that our results did not confirm this first hypothesis. Secondly, we wanted to test if (H1.b) the water storage of trees may be more easily depleted during drought when they are growing on sandy soils relative to clay soils, or if alternatively (H1.b) trees show some form of acclimation on sandy soils to drier conditions. We will see that our results allow nuancing these two last alternative hypotheses.

## 2.4. Material and methods

### 2.4.1. Study sites and experimental design

The study area extends from 49.117° to 48.317° N and 78.515° to 78.128° W in the fir-white birch bioclimatic domain and southern portion of the black-spruce moss bioclimatic domain of Western Quebec (Saucier et al., 2011); Fig. 2.1). Within the study area, we established four sites, two on sandy soils (AUS, AMS) and two on clay soils (AUC, BEC). The sites on sandy soils were established on eskers, which are elongated ridges of fluvio-glacial deposits (Hasan et al., 2023; Storrar et al., 2014). Clay soils are common in the region, resulting from the draining of the Glacial Lake Ojibway (Veillette, 1994). The four sites were established in forest stands with a mixture of common boreal tree species, namely, jack pine and black spruce at the sites with sandy soils, and jack pine, black spruce and trembling aspen on the sites with clay soil (Table 2.1). All stands are mature stands regenerated after forest fires which, in the northern sites, occurred during the early XX century (Bergeron et al. 2004).

Table 2.1. Stand density in basal area ( $\text{m}^2/\text{ha}$ ) per site and species.

| Site | Soil surficial deposit | Stand density ( $\text{m}^2/\text{ha}$ ) |                 |           |            |             |
|------|------------------------|------------------------------------------|-----------------|-----------|------------|-------------|
|      |                        | Black spruce                             | Trembling aspen | Jack pine | Balsam fir | White birch |
| AMS  | Sand esker             | 9.57                                     | 0.00            | 12.43     | 0.00       | 0.06        |
| AUC  | Clay                   | 16.99                                    | 10.74           | 13.60     | 0.11       | 0.00        |
| AUS  | Sand esker             | 16.51                                    | 0.00            | 16.24     | 0.07       | 0.14        |
| BEC  | Clay                   | 22.28                                    | 8.16            | 5.52      | 0.80       | 0.17        |

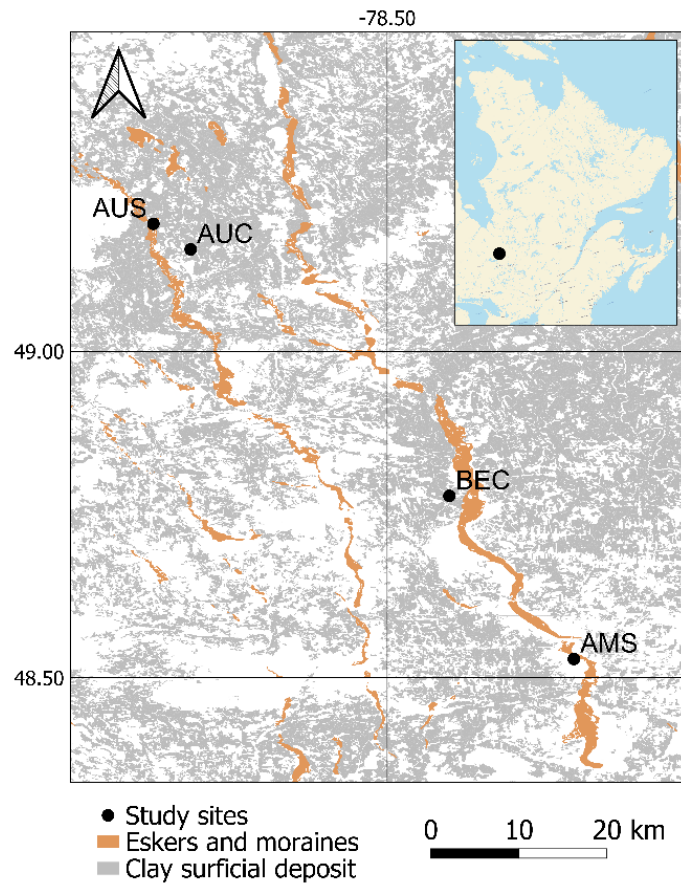


Figure 2.1 Location of the four sites and extent of clay soil surficial deposits, eskers and moraines. Eskers and moraines correspond to sandy soil superficial deposit. Data from *Commission géologique du Canada* (Veillette et al., 2007).

#### 2.4.2. Environmental and Meteorological Data

Air temperature and humidity at the study sites were recorded using Watchdog 1000 Series weather stations (Spectrum Technologies, USA) from the SmartForests network. The stations also recorded volumetric water content at 20 cm depth (SMEC 300 sensors). Black spruce is known to have a shallow root system, with roots located mainly in the top 20 cm of soil (Lieffers, 1986). The root system of jack pine in a natural stand is more complex. It is mainly composed of dense lateral roots located mainly in the first 20 cm of soil, and a taproot up to 2-3 m deep (Plourde et al., 2009). The depth of the sensors allowed to measure the water dynamics in a crucial depth for the studied species. All records were collected at 30-minute intervals. For each site, we calculated the vapour pressure deficit (VPD) using the air temperature and humidity records with the R package *plantecophys* (Duursma, 2015). Relative extractable water (REW) was also calculated for each study site during the growing season (May to September 2021) using volumetric soil water content records:

$$REW_{ji} = \frac{VWC_{ji} - VWC_{min}}{VWC_{max} - VWC_{min}} \quad (\text{Eq. 1})$$

where  $VWC_{ji}$  is volumetric soil water content (%) on a site  $j$  at a giving time  $i$ ,  $VWC_{min}$  and  $VWC_{max}$  are VWC value at 5<sup>th</sup> percentile and 95<sup>th</sup> percentile over the year for that site, respectively.  $VWC_{max}$  corresponds to field capacity and  $VWC_{min}$  corresponds to minimum available water at the study site (Granier et al., 1999; Salomon et al., 2022).

To identify drought dates and climate anomalies at each site, we used meteorological data from the “Info-Climat” network of the Quebec Ministry of the Environment, the Fight Against Climate Change, Wildlife and Parks. We selected the three meteorological stations nearest to our sites (Val-Paradis, 49.126°N, -79.204°W; Lac-Berry 48.720°N, -78.228°W; Manneville-2, 48.517, -78.33°W) and obtained data on daily temperature and precipitation for 2021 and the historical reference period from

2006 to 2020 (MELCC, 2020). The longest series of days with absence or very low ( $< 2\text{mm}$ ) precipitation was used to define the beginning and the end of the 2021 drought at each site. For BEC site, two rainfall events  $> 2\text{ mm}$  occurred during the defined period but were not important enough to change soil water content according to our site records. For the southern AMS and BEC sites, the drought occurred from August 12 to September 4, 2021, while for the AUS and AUC sites, it occurred between August 12 to 28, 2021. The data from the “Info-Climat” stations were also used to compare the 2021 short-term drought with historical climatic conditions for each of the study sites, using the site-specific drought dates.

To spatially assess the intensity of climate anomalies over a broader region, we used data from the NCEP climate reanalysis extracted with the RNCEP package (Kemp, M. U., 2011). Anomaly maps for August 12<sup>th</sup> to September 4<sup>th</sup>, 2021, were plotted using 1979–2020 average data as the reference period.

#### 2.4.3. Stem dendrometer measurements

At each four sites we selected five jack pines and five black spruces trees. On clay soil surficial deposits, we also selected five trembling aspens trees, which represent our water-spending specie in this research. We are most precise that the species do not grow on sandy sites in the study region. The trees were selected based on similar size inside the specie and without any signs of dieback. We installed one high-frequency and precision point dendrometer (DR1W, Ecomatik) on the stem of each tree resulting in a total of 50 trees being monitored. The dead bark was removed using wood chisels before fitting the sensors. All dendrometers were installing at 1 meter height. Starting in spring 2021 (April–May), sub-daily stem radial variations were recorded at 30-minute intervals. Dendrometer records can be used to infer water content diurnal variations in the cambial zone, bark, and phloem (Zweifel et al., 2000). From the radial

variations measured by the dendrometers, tree internal water dynamics can be analyzed since radial stem shrinkage is linked to tree water deficit (TWD; unit in mm) induced by decreasing stem water potential (Zweifel, 2016). In contrast, radial stem swelling may be attributed to both rehydration (reversible stem radius changes) and growth (irreversible increase in stem radius). To study water storage dynamics, irreversible stem swelling must be isolated. Different methods were proposed to disentangle water-related stem radius variations from the irreversible stem growth patterns recorded with high frequency and precision dendrometer data (Deslauriers et al., 2011; Knüsel et al., 2021). After manually removing outliers caused by false readings of the dendrometers using *datacleanr* package (Hurley et al., 2021), we used the methodology proposed by Zweifel et al. (2016) and recently implemented in the R package *Treenetproc* (Knüsel et al., 2021) to extract TWD time series. Based on this approach, dendrometer records that are below the maximum radius previously measured are associated to tree water deficit because shrinkage is assumed to be linked to a decreased water potential (Zweifel, 2016). Thus, we can obtain TWD by subtracting the radial measurement at a given time from the previous maximum radius (Dietrich et al., 2018), i.e.,

$$TWD_i = radius_{max} - radius_i \quad (\text{Eq. 2})$$

Here, focusing on the August 2021 drought that occurred in the study area, we used TWD time series to quantify tree-specific daily water responses during this extreme event. Daily minimum water deficit ( $TWD_{min}$ ) which was measured at night has been exacted for each tree. This value allows to compare the capacity of trees to replenish water reserves (rehydration) after losing water through evaporation during daytime. The daily maximum stem shrinkage ( $TWD_{max}$ ) can thus be informed on water storage dynamics during the day (water-spending or water-saving). For each day (d) during the drought, we computed the minimum and maximum tree water deficit difference relative to a reference period (two weeks preceding the drought), in normal seasonal conditions ( $RTWD_{min}$  and  $RTWD_{max}$ ) as follows:

$$RTWDmin_d = TWDmin_d - TWDmin, c \quad (\text{Eq. 3})$$

$$RTWDmax_d = TWDmax_d - TWDmax, c \quad (\text{Eq. 4})$$

Where  $TWDmax, c$  and  $TWDmin, c$  are the 95<sup>th</sup> percentile of the daily maximum and minimum TWD, respectively, for each tree two weeks before the drought, ending at day-1 of the earliest drought date (control period; from July 28–August 12).

We calculated the daily amplitude in tree water deficit ( $TWD_{amp}$ ) for each tree from July 28 to September 15 using daily maximum and minimum TWD records, i.e.,

$$TWDamp_d = TWDmax_d - TWDmin_d \quad (\text{Eq. 5})$$

We compared the amplitude for each species during the drought, considering site-specific drought dates.

#### 2.4.4. Statistical analysis

Daily responses of  $RTWD_{min}$  and  $RTWD_{max}$  for each species were evaluated by fitting generalized additive mixed models (GAMM). We used the `bam()` function from the `mgcv` R package. The models offered a flexible method for describing the non-linear relationship between the environmental and the response variables. We were interested in evaluating the daily evolution of the response variables before, during and after the drought. We thus used the two weeks preceding the drought and two weeks following the drought to fit the models (from July 28–September 15).  $RTWD$ As predictors, we used the type of soil surficial deposit (`SoilType`) for black spruce and jack pine models and for all tree species daily averaged  $VPD_d$  and  $REW_d$ . The trees unique identification was added as a random effect on the intercept. Different models were compared with the Akaike Information Criterion (AIC). Models with or without an interaction between  $REW_d$  and `SoilType` were tested and the model with interaction was kept as it did

improve the AIC and the  $R^2$ . Autocorrelation as also been tested and was not significant. The significance level was set to 0.05.

$$RTWD_{tree[d]} = \beta 0_{tree[d]} + s(REW_d) * SoilType_{tree} + s(VPD_d) + SoilType_{tree} + \varepsilon$$

(Eq. 6)

## 2.5. Results

### 2.5.1. Meteorological conditions

In the study area, extreme low precipitation was recorded for 17 days for Val-Paradis weather station and 24 days for Lac-Berry and Manneville-2 weather stations at the end of summer 2021. From August 12<sup>th</sup> to September 4<sup>th</sup>, precipitation at Lac-Berry and Manneville-2 weather stations (near BEC and AMS sites) reached a total of 4.4 mm and 28 mm, respectively, whereas Val-Paradis (near AUS and AUC sites) received 4.6 mm total precipitation between August 12<sup>th</sup> and 28<sup>th</sup> (MELCC, 2020). Over the corresponding time of the drought, Lac-Berry and Manneville-2 received much more precipitation between 2006 and 2020, with an average of 75.66 mm and 74.71 mm respectively; likewise for sites Val-Paradis (59.89 mm). At all sites, REW decreased till the site-specific end of the drought. High average daily temperatures and low total precipitation at nearby meteorological stations revealed the strength of the climatic anomaly during the corresponding time of drought in 2021 relative to the preceding years (Fig. 2.5).

Climate reanalysis maps (Fig. 2.6) revealed much warmer temperatures for the August 2021 dry period in eastern Canada (including the study area) than for the broader 1979-2020 reference period. For precipitation, the maps also show climate anomalies with lower precipitation amounts from August 12 to September 4, 2021. In contrast to

temperatures, such anomalies appear to be localized in certain areas of eastern Canada, namely the central and western part of southern Quebec (where the study area is located). These NCEP reanalysis data clearly show climate anomalies in the study area in August 2021.

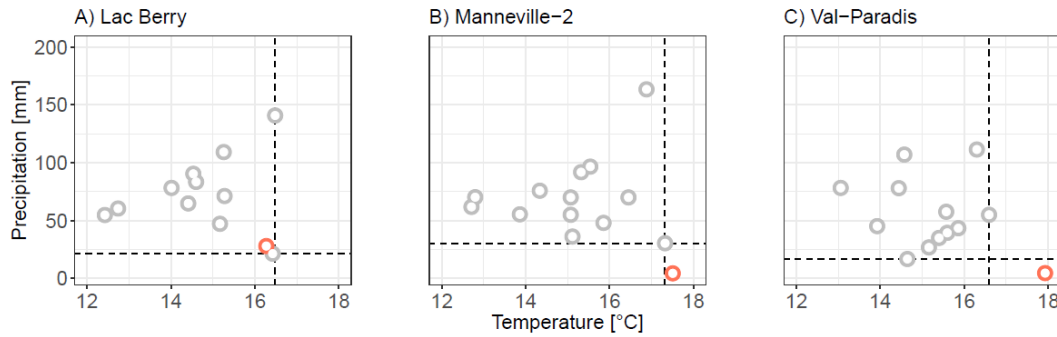


Figure 2.2. Average daily temperature and total precipitation measured between August 12th and September 4th at Lac-Berry and Manneville near BEC and AMS site, and August 28th at Val-Paradis near AUS and AUC sites (MELCC, 2020). Grey dots represent data from 2006–2020 and the red dot the anomalous conditions during 2021. Dotted lines are the maximum averaged temperature and minimum precipitation measured for the same dates between 2006 and 2020.

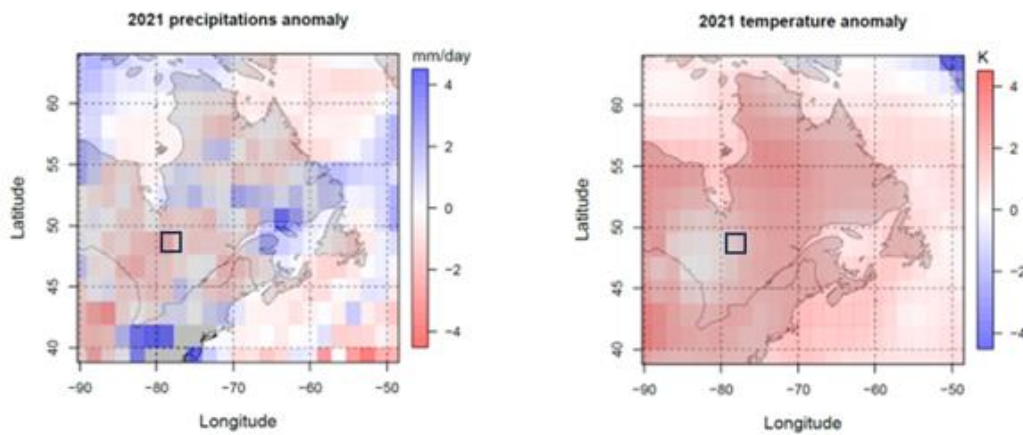


Figure 2.3. Precipitation and temperature anomalies in Quebec from August 12th to September 4th, 2021, using 1979–2020 average data as the reference period. Climate data were obtained with the RNCEP package (Kemp, 2012). Study area is represented by the black square.

The site's VPD were already high the week before the short-term drought occurred. Starting on August 12<sup>th</sup>, it increased and remained above 1 kPa until the last week of August (Fig. 2.7) and reached an average daily maximum across sites of 2.48 kPa on August 16<sup>th</sup>. When the meteorological atmospheric conditions returned to seasonally normal values, the soil conditions, reflected by REW, remained very dry until the end of August at sites AUC and AUS further north and the first week of September at sites BEC and AMS further south.

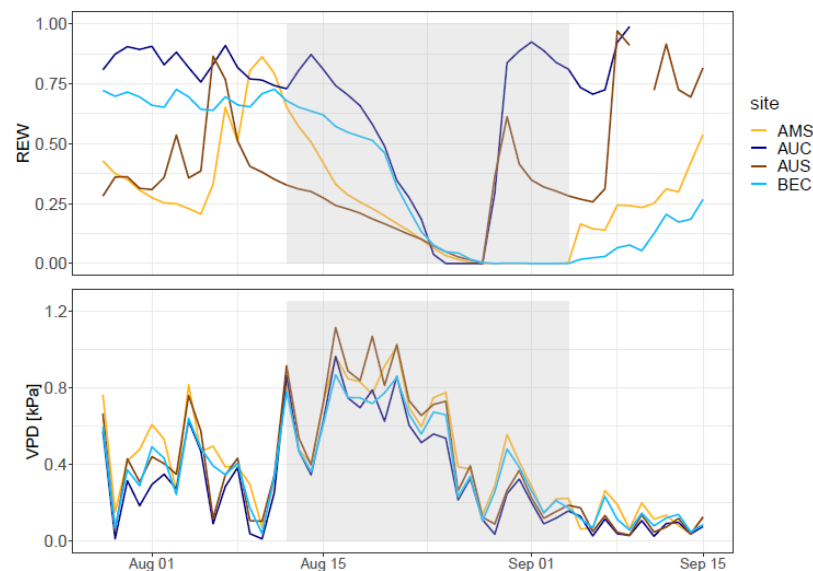


Figure 2.4. Daily averaged VPD and REW at the four sites from July 28th to September 15th, 2021. Data were recorded using a Watchdog 1000 Series weather station installed at each site (Spectrum Technologies, USA). The grey area represents the values from August 12th to September 4th, 2021. Clay sites are represented with warm colors (yellow shades) and clay sites by cold colors (blue shades).

### 2.5.2. Drought impact on average tree water deficit

Our results show an increase in water deficit for all study trees during the drought periods, with a different species response to the soil types and the meteorological

factors considered in the models. The median of the daily  $RTWD_{min}$  and  $RTWD_{max}$  time series show the increase of water deficit for all species and all sites within the period defined as short-term drought for each site. This high-water deficit means a significant contraction of the tree trunk during the dry period, and therefore higher dehydration than before and after the drought. (Fig. 2.8). The maximum contractions of the trunks compared to the control period were recorded between August 21<sup>st</sup> and 25<sup>th</sup>. The maximum  $RTWD_{max}$  measured for jack pine were between 0.11 mm (AUS) and 0.18 mm (AMS), for black spruce between 0.08 mm (AUS) and 0.14 (AMS) and finally for trembling aspen, maximum  $RTWD_{max}$  measured was 0.09 mm (BEC).

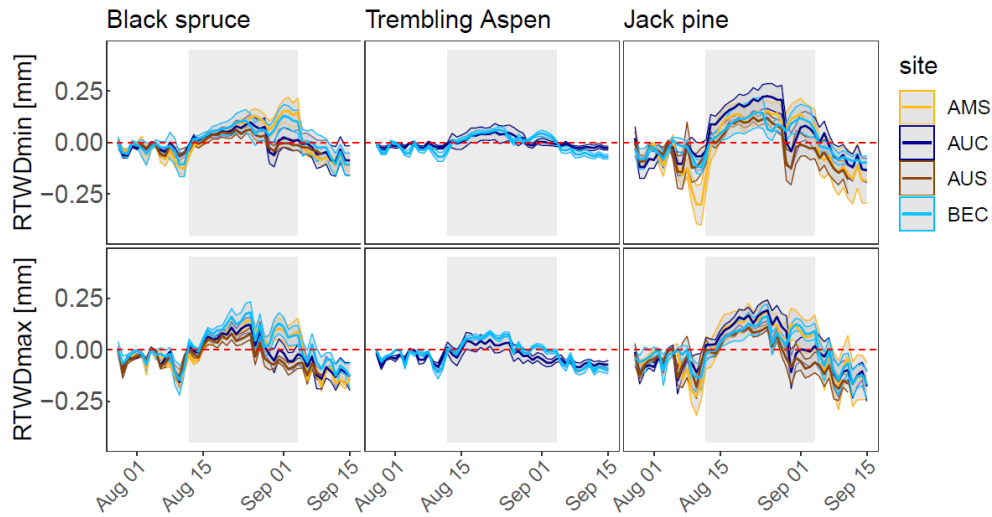


Figure 2.5.  $RTWD_{min}$  and  $RTWD_{max}$  median time series (mm) for each study site and species. Thinner lines represent the interquartile range, and the grey rectangle area represents the values during the drought period from August 12th to September 4th.

The variance explained by the models evaluating daily responses of  $RTWD_{min}$  and  $RTWD_{max}$  was high ( $R^2$  values between 0.59 and 0.77; Table 2.2). Assumptions of the models have been tested, starting with homogeneity of variance using conditional boxplots.  $RTWD_{max}$  and  $RTWD_{min}$  data were plotted for all species and soil type to allow comparing the median response values for a species on sand and on clay. To respect the homogeneity of the variance in this research, we should expect similar

response within species for the two sites on sand, and the two sites on clay. For all species, there was more variability between trees  $RTWD_{max}$  responses on BEC and AMS sites compared to AUC and AUS respectively. The median trees response within species between clay sites and sandy sites for Jack pine and Black spruce were similar. In GAM models, residuals are assumed to be normally distributed, which was the case when tested for all six models. Finally, autocorrelation have also been tested by plotting the residuals of the models for each soil type as a function of time. No pattern was detected over time, which indicates the independence of the residuals and the response variables.

The models revealed a stronger response (steeper slope) of  $RTWD_{max}$  for conifers to increasing VPD during the studied period (Fig. 2.9). Daily maximum stem contractions ( $RTWD_{max}$ ) have exceeded 0 at VPD values of 0.45 kPa for trembling aspen and 0.28 kPa for black spruce and jack pine, showing that the conifer species surpassed  $TWD_{max, control}$  earlier during the drought. Jack pine was the species whose  $RTWD_{min}$  increased most strongly with increasing VPD (Fig. 2.9).

There were different responses to REW between species and soil types. Increasing REW decreased the water deficit in all species (Figure 2.9); conversely, decreasing REW as observed during the short-term drought increased  $RTWD_{min}$  and  $RTWD_{max}$ . Trembling aspen showed the weaker response and did not appear to have a high water deficit during drought, with  $RTWD_{min}$  and  $RTWD_{max}$  values close to 0 and even negative during the late drought period when there was almost no more water available in the soil (i.e. when REW was near 0, Fig. 2.9). On clay soil surficial deposits,  $RTWD_{min}$  and  $RTWD_{max}$  were positive for conifers from the start of the drought (Fig. 2.9). Trees on sandy soils showed more water deficit (surpassed value of 0) later in the drought progression, at lower REW values than trees on clay (Fig 2.9). For  $RTWD_{max}$ , species surpassed the control period ( $TWD_{max, c}$ ) at REW values of 0.29 for black spruce and 0.35 for jack pine, and for  $RTWD_{min}$  at values around 0.62 and 0.65 respectively (Fig. 2.9). Considering our model's results, the average response of

$RTWD_{max}$  and  $RTWD_{min}$  for both jack pine and black spruce was lower on sandy soil surficial deposits (Table 2.2). However, when REW declined close to 0 at the end of the short-term drought, the pattern changed, and both species showed higher stem dehydration on sandy sites.

Conifer responses were dependent to REW values. When REW values were between 1 and 0.5, there was a faster water deficit increase in the stems of jack pine and black spruce on clay compared to sandy soil surficial deposits. A stabilization of the water deficit occurred on clay between an extractable water rate of 0.5 and 0.25. Then the water deficit increased again when REW was below 0.25 (Fig. 2.9).

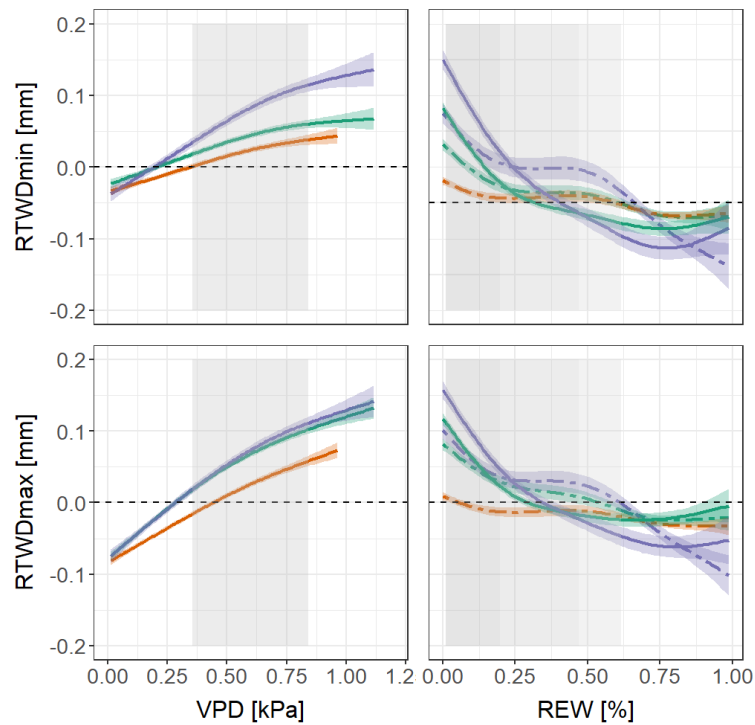


Figure 2.6.  $RTWD_{min}$  and  $RTWD_{max}$  predicted responses to changes in REW and VPD. For tree responses to REW, interaction with the soil type was used for jack pine and black spruce. Grey areas in the left columns represent the VPD values from August 12th to September 4th, 2021, coinciding with the drought. Grey areas in the right columns represent from lighter to darker tones the evolution of REW during the drought, using REW averaged values every five days during the drought (i.e., REW at August 12th, August 17th, August 22th and August 28th).

Table 2.2. General additive models result for  $RTWD_{min}$  and  $RTWD_{max}$  for all species.

| Species         | RTWD | Variable  | Estimate | SE    | t value | p-value | R <sup>2</sup> |
|-----------------|------|-----------|----------|-------|---------|---------|----------------|
| Jack pine       | Max  | Intercept | 0.023    | 0.014 | 1.707   | 0.088   | 0.71           |
|                 |      | sand      | -0.059   | 0.02  | -3.0    | 0.003   |                |
|                 |      | VPD       |          |       |         | < 0.001 |                |
|                 |      | REW       |          |       |         | < 0.001 |                |
|                 |      | tree      |          |       |         | < 0.001 |                |
|                 | Min  | Intercept | 0.042    | 0.016 | 2.625   | 0.009   | 0.67           |
|                 |      | sand      | -0.075   | 0.023 | -3.342  | 0.0009  |                |
|                 |      | VPD       |          |       |         | < 0.001 |                |
|                 |      | REW       |          |       |         | < 0.001 |                |
|                 |      | tree      |          |       |         | < 0.001 |                |
| Black spruce    | Max  | Intercept | 0.014    | 0.006 | 2.202   | 0.0279  | 0.77           |
|                 |      | sand      | -0.042   | 0.009 | -4.888  | < 0.001 |                |
|                 |      | VPD       |          |       |         | < 0.001 |                |
|                 |      | REW       |          |       |         | < 0.001 |                |
|                 |      | tree      |          |       |         | < 0.001 |                |
|                 | Min  | Intercept | 0.017    | 0.008 | 2.094   | 0.037   | 0.63           |
|                 |      | sand      | -0.023   | 0.011 | -2.024  | 0.043   |                |
|                 |      | VPD       |          |       |         | < 0.001 |                |
|                 |      | REW       |          |       |         | < 0.001 |                |
|                 |      | tree      |          |       |         | < 0.001 |                |
| Trembling aspen | Max  | Intercept | -0.017   | 0.005 | -3.687  | 0.0003  | 0.77           |
|                 |      | VPD       |          |       |         |         |                |
|                 |      | REW       |          |       |         |         |                |
|                 |      | Tree      |          |       |         |         |                |
|                 | Min  | Intercept | 0.0003   | 0.006 | 0.956   | 0.771   | 0.59           |
|                 |      | VPD       |          |       |         | < 0.001 |                |
|                 |      | REW       |          |       |         | < 0.001 |                |
|                 |      | tree      |          |       |         | < 0.001 |                |

### 2.5.3. Amplitude of tree water deficit variations

The TWD daily amplitude ( $TWD_{amp}$ ) of water deficit was analyzed before, during and after the drought. In the beginning of the drought,  $TWD_{amp}$  decreased and by the end of the drought, small rain events (see Figure 2.7 with increasing REW) caused the restoration of maximum daily shrinkage which is seen as  $TWD_{amp}$  increase. Amplitude is strongly linked to stomatal control, decreasing when stomata are closed and increasing when open. The speedy recovery of  $TWD_{amp}$  at the end of the drought period shows that the stomata of the trees have reopened. Jack pine showed more important decrease in  $TWD_{amp}$  during the short-term drought period, showing a stronger stomatal control when REW values were low.

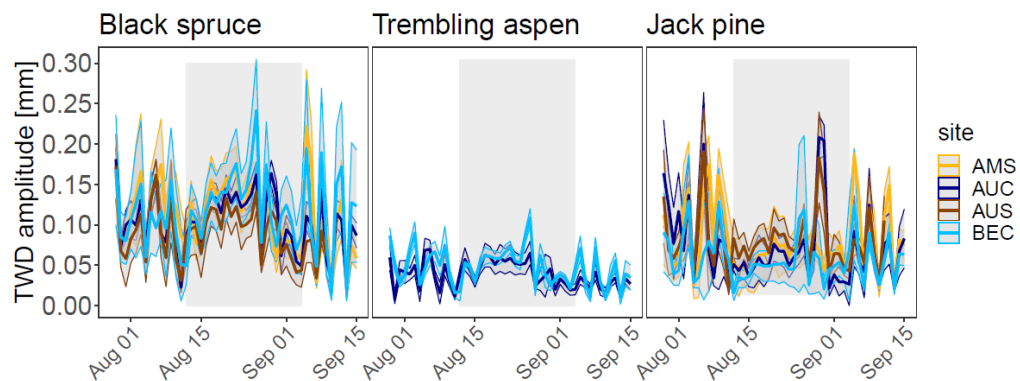


Figure 2.7. Daily tree water deficit amplitude ( $TWD_{amp}$ ) from July 28th to September 15th. Grey area represents the drought dates.

## 2.6. Discussion

### 2.6.1. Specific tree water uses strategies.

Pines are known to adopt high stomatal conductance behavior (Poyatos et al. 2008) which led us to think that this characteristic could provide an advantage during drought conditions (Boisvert-Marsh, S. et al. 2020). In this study, we therefore wanted to test whether trees whose stomatal behavior allows them to save water (e.g. jack pine) i.e. have a more conservative use of the trunk water storage compared with water-spender trees (e.g. trembling aspen). This would help mitigate negative impacts of droughts. Our results show that jack pine may have a strong stomatal control, which is perceived notably in the TWDamp response, which fell sharply from the first days of the drought. Amplitude is strongly linked to stomatal control, decreasing when stomata are closed and increasing when open during daytime (Salomon et al., 2022; Xue et al., 2022).

However, our results did not allow us to validate our initial hypothesis, i.e., trees species known to have a water saving stomatal behavior (i.e., jack pine) have also a more conservative use of trunk storage water relative to water spender trees (i.e. trembling aspen). Pines showed higher trunk dehydration relative to black spruce and trembling aspen (Fig. 2.5), which is surprising regarding the specie traits. Root system structure has been suggested to be a good indication of tree resistance to water stress (Boisvert-Marsh et al., 2020; Čermák et al., 1980). Jack pine has taproots that can access to deep groundwater (Sims, 1964) and therefore resists well to dry conditions (Boisvert-Marsh et al., 2020). In contrast, black spruce has a surficial root system (Ghotsa Mekontchou et al., 2020; Schultz, 1969) which only based on these traits, can make the species more vulnerable to dry soil conditions. These ecological statements first suggested that jack pine would be more able to replenish stem water at night. Our results showed low tree rehydration at night for the studied species. We also found a

significant decrease in the amplitude of TWD in jack pines during the short-term-drought and high stem dehydration, which show low resistance to water deficit during the drought and poor capacity to maintain internal water storage. Lower tree rehydration was observed in Scots pines (*Pinus sylvestris*) following drought (Poyatos et al., 2018; Salomon et al., 2022) where an important root mortality was mentioned as a theory that could explain the low water replenishment. Moreover, emboli are common in the distal parts of many conifers (Johnson et al., 2012). Some coniferous species adopt a strategy that enhances their ability to be more resilient by repairing embolisms instead of working more safely (Johnson et al., 2012).

In our study, trembling aspen showed little change in tree water deficit and low variations in the trunk water storage during the drought compared to jack pine. Aspen revealed almost no additional stem shrinkage during most of the short-term drought in despite the import decrease in soil water content. This suggests a greater ability of the species to rehydrate overnight which could be attributed to a deeper root system (Ghotsa Mekontchou et al., 2020). This root system would allow to postpone water deficit by access to water from deeper layers of soil. Even though aspen did not seem to experience negative effects of the drought, the species is known for its vulnerability to hydraulic failure and western Canadian aspen stands suffered from impacts of more frequent and severe droughts in the last decade (Michaelian et al., 2011; Rehfeldt et al., 2009). The species responded more to increases in VPD rather than to decrease in soil water availability. Because the species shows high hydraulic conductivity and high stomatal conductance, it may be vulnerable to extreme air dryness such as we may observe in western Canada during summer.

#### 2.6.2. Conifer responses on contrasting soils.

In this study, we aimed see if trees show some form of acclimation on sandy soils to drier conditions. Our results allow nuancing this alternative hypothesis. During the

beginning of the drought, a faster increase of tree water deficit for jack pine and black spruce has been observed on clay sites when the soil started to dry out (Fig. 2.6) probably because the trees are not acclimated to such conditions. Water availability in the soil was the most persistent environmental stressor. REW decreased continuously over the drought due to soil water evaporation, water uptake by trees, and the absence of precipitation. At our clay sites, the soils have most of the time usually display high moisture conditions during the over normal course of the growing season due to abundant precipitations. Small porosity, low permeability, high electrochemical water bonding, and anisotropic flow procure to this soil type great ability to maintain high moisture level. Water retention in soils depends on the surface forces that bind water to soil particles which is modulated by soil texture (Bréda et al., 2006). Fine textured soils with their micro-porosity retain more water than soil composed with larger particles. This would explain why water in sandy soils drains faster in deeper soils horizons whereas clay soils maintain a certain amount of water even in the surficial layers. It was demonstrated that trees growing in resource limited conditions such as dryer sandy soils may develop structural acclimations in the long-term (Mencuccini, 2003). Examples of structural acclimations include enhanced xylem resistance to cavitation or increased allocation of biomass to roots (Bréda et al., 2006). Some species growing in wet environments show higher vulnerability to drought-induced cavitation (Brodribb et Cochard, 2009). The situation is reversed when REW is below the threshold value of 0.2 coinciding with the initiation of high-water deficit for trees on sandy soils. Granier et al. (1999) identified a REW threshold of 0.4 under which transpiration is gradually reduced due to stomatal closure during water deficit. The theoretical threshold was constant across broadleaf and coniferous species. This threshold could explain the stabilization of RTWD that we observed between 50% and 25% of field capacity on clay soils, which may be linked to stomata regulation decreasing transpiration and water loss. On sandy sites, we did not observe these flattening in the slopes of the model as the slopes start already quite flat and then the stress begins at one specific REW threshold. This is another indication of the

acclimation of trees on sandy soil to moderate dry conditions (i.e., above REW thresholds) due to stomatal regulation or morphological changes inducing, for example, higher resistance to embolism (Brodribb et al., 2014).

### 2.6.3. Implications of a specific timing of drought over the growing season

Our findings better define tree-specific and site-specific water relations and help to better understand potential implications of short-term drought on forest productivity and resilience in the Canadian boreal forest. Late summer droughts may have a significant impact on the start of the following growing season because tree resilience to drought correspond to the trees ability to recover normal hydraulic conductivity, but also non-structural carbohydrates (NSC) to ensure plant's physiological activities (Boisvert-Marsh et al., 2020). We have shown within this research that higher stomatal conductance does not result in greater trunk water conservation. Tree responses are even more nuanced on soils with opposing retention capacities. We have also shown some amount of acclimation to dry conditions for trees growing on soil surficial deposits characterized by fast water drainage at least until the reaching of low thresholds of soil water content. The impact of tree-water deficit will depend on the species and site conditions.

## CHAPITRE III

### CONCLUSION GÉNÉRALE

#### 3.1. Contribution scientifique

Ce projet a permis de faire avancer les connaissances sur la réponse des arbres aux sécheresses, plus précisément pour les espèces boréales étudiées. Les connaissances sur les traits physiologiques des espèces permettent d'émettre des hypothèses sur leur manière d'éviter ou de résister aux sécheresses (Aubin et al., 2016; Boisvert-Marsh et al., 2020). Les études de cas réels de sécheresse telles que présentées dans ce projet permettent d'augmenter nos connaissances sur la réponse des espèces à ces perturbations. Avec un peu de chance, notre dispositif à haute résolution temporelle utilisant des dendromètres nous a permis d'étudier l'évolution du statut hydrique des arbres en temps réel lors d'une sécheresse intense. De plus, il s'agit de la première étude sur le stress hydrique réalisée sur des arbres sur eskers. La réponse des arbres aux sécheresses est souvent étudiée en analysant les cernes des arbres (Sanchez-Pinillos et al., 2022) et en les comparant aux données météorologiques interannuels, plus rarement en utilisant aussi des systèmes d'exclusion de la pluie (Belien et al., 2012, 2014; Vieira et al., 2017) ou encore par des expériences en serre sur des semis (Galvez et al., 2011; Schall et al., 2012; Soro et al., 2023). Ces méthodes permettent de simuler une sécheresse puisque ces événements sont imprévisibles, ce qui rend les projets de recherche presque impossible à mettre en place au même moment. Avoir été en mesure de mesurer en temps réel l'évolution du statut hydrique au cours de cet événement

d'août 2021 est une contribution importante dans la compréhension de la réponse des arbres étudiés à la sécheresse.

Pour l'épinette noire et le pin gris, nous avons pu comparer les différentes réponses sur les deux types de sols typiques de la région d'étude (sable et argile). Les arbres ont montré un stress hydrique plus important sur les sols argileux, jusqu'au dépassement d'un seuil où les arbres sur sable ont montré un déficit hydrique plus important. Bien que les arbres sur sables puissent être plus adaptés à des conditions plus sèches que sur argile, ces arbres ont été plus stressés lors d'une sécheresse intense de plusieurs jours.

Les résultats présentés dans l'étude ne nous ont pas permis de confirmer notre hypothèse initiale sur l'évitement du stress hydrique pour le pin gris durant la sécheresse. En effet, l'espèce a montré une faible capacité de réhydratation durant la période d'étude et une diminution de l'amplitude journalière de son déficit hydrique. L'espèce n'a pas été en mesure de conserver une réserve d'eau interne au cours de la sécheresse.

Les études sur les conditions environnementales qui déterminent la sensibilité à la sécheresse sont indispensables à une meilleure compréhension de l'effet des changements climatiques sur les arbres. Bien que le potentiel de l'utilisation des dendromètres pour mieux comprendre le fonctionnement physiologique des arbres soit grand, encore peu d'études utilisant cette méthode ont été réalisées. La raison est que cette technologie demande un suivi rigoureux et que l'analyse des données demeure complexe. Plusieurs processus écophysiologiques doivent être pris en compte (Deslauriers et al., 2007; Deslauriers et al., 2011; Drew et Downes, 2009; Zweifel, 2016) et les bases de données résultantes sont grandes. La publication d'un *package* comme *Treenetproc* (Knüsel et al., 2021) permettra d'accroître la facilité à analyser et interpréter ces données, ouvrant la porte à une production plus nombreuse de ces études. Notre étude permet d'ailleurs de mettre en application ce *package* (Knüsel et al., 2021) récemment publié. Cette étude contribue donc à fournir de l'information sur

la réponse des arbres à la variabilité environnementale, en utilisant une technologie à haute résolution temporelle.

Notre méthodologie propose un modèle statistique flexible et versatile permettant de voir des patrons dans la réponse des arbres à fur et à mesure que les limitations hydriques évoluent. Ce projet permet non seulement de voir un effet significatif des variables météorologiques mesurées sur les relations hydriques des arbres, mais permet aussi de comprendre comment ce stress hydrique évolue avec le temps pendant une sécheresse, en considérant les changements dans les conditions environnementales du site.

### 3.2. Implications pour l'aménagement des forêts face aux changements climatiques

Les forêts boréales représentent aujourd'hui environ 37% du bois produit mondialement (Girona et al., 2023). D'ici 2050, cette demande en bois à l'échelle planétaire pourrait doubler (Park et Wilson, 2007). L'avenir des forêts et leur résistance aux changements environnementaux demeurent toutefois incertains et il faut agir avec prudence et modifier les pratiques forestières actuelles pour préserver les ressources (Raymond et al. 2023). L'aménagement des forêts doit être fait de manière à prendre en compte l'impact de ses changements afin de minimiser les effets négatifs sur la productivité forestière et garantir de pouvoir répondre à la demande en bois (D'Amato et al. 2023).

Afin de considérer les risques sur la productivité forestière associés aux changements climatiques dans l'aménagement des forêts, il faut être en mesure de mieux comprendre ces risques et éventuellement, de mieux les quantifier (Molina et al. 2023). Les modèles de productivité des forêts sont à la base des choix d'aménagement forestier et des niveaux de récolte calculés. En pratique, ils sont basés sur les données de croissance

historique ainsi que sur des taux de productivité estimés considérant les travaux sylvicoles effectués (Fortin, 2010), mais l'incertitude liée à ces estimations de la croissance ne fait qu'augmenter dans un contexte de climat changeant. Afin d'améliorer les scénarios de productivité et d'assurer aujourd'hui un aménagement qui soit plus durable dans un contexte de changements globaux, le risque doit y être inclus. Cela passe par l'acquisition de connaissances par des projets de recherche tels que présentés dans le cadre de ce mémoire.

La réponse des forêts face aux changements climatiques dépendra fortement de la localisation de ces forêts. Les récentes publications montrent un effet différent selon la région, et ce, même à l'échelle du Québec (Boulanger et Pascual Puigdevall, 2021). Les régimes de précipitations et les températures seront modifiés, mais à différentes intensités selon la localisation et leur effet pourraient aussi être différents en fonction de la latitude. Dans les forêts plus nordiques, la température est le principal facteur affectant la croissance alors qu'au sud de la forêt boréale, ce serait la disponibilité de l'eau dans le sol (D'Orangeville et al., 2016). Il faut donc considérer le risque local sur la productivité forestière, soit par la diminution de croissance ou la mortalité des arbres, ou même tenir compte des endroits où la productivité pourrait augmenter dans de nouvelles conditions climatiques.

Dans le cadre de notre étude, le type de substrat sur lequel se trouvent les arbres a été démontré comme jouant un rôle sur la réponse des espèces aux sécheresses. Ces résultats mettent en évidence une adaptation-acclimatation plus grande à la sécheresse des espèces sur les sols plus limités en eau (sable) lors de sécheresses d'intensité moyenne à forte, mais pas lors de sécheresses extrêmes. Les arbres sur argiles pourraient être impactés d'avantage par les épisodes plus fréquents de sécheresses de courte durée. Cependant, lors de sécheresses plus longues, le pin gris et l'épinette noire ont démontré un stress plus important sur le sable lorsque l'eau disponible était autour de zéro. À l'échelle du site, ces connaissances pourraient contribuer à intégrer des pratiques d'aménagement qui prennent en compte la vulnérabilité des espèces sur

différents sites. Par exemple, ces connaissances peuvent influencer les scénarios sylvicoles, incluant la composition (choix des essences à planter) et la densité visée d'un peuplement, afin de garantir une plus grande résilience face aux sécheresses.

### 3.3. Limitations du projet

Bien que ce projet permette de mieux comprendre la réponse hydrique des essences étudiées à la sécheresse, il ne permet pas de prendre en compte les effets physiologiques du stress hydrique sur les fonctions métaboliques des arbres. Une partie de la discussion se base sur la littérature afin d'amener des répercussions possibles du déficit hydrique sur la croissance et la résilience des arbres. Plusieurs autres mesures prises sur les arbres pendant la sécheresse, utilisant d'autres techniques, auraient permis d'appuyer les résultats présentés dans cette étude.

L'échelle de temps courte considérée dans cette étude pourrait aussi être une limite au projet. Une étude sur plusieurs années permettrait d'avoir des modèles plus justes et diminuer l'incertitude associée aux conditions de référence de stress hydrique chez les arbres étudiés. De plus, comme mentionné dans le Chapitre II, la période de la sécheresse étudiée en août 2021 nous a permis d'étudier l'impact sur le déficit hydrique, mais pas sur la croissance puisque la croissance était complétée.

### 3.4. Futures recherches

Ce projet de recherche a permis de mettre en lumière les différences intra et interspécifiques dans les relations hydriques des arbres étudiés pendant la sécheresse. D'un point de vue physiologique, il serait intéressant de valider, pour faire suite au

projet, la résilience des arbres après une sécheresse de courte-durée. La résilience des arbres correspond notamment à leur capacité à retrouver une conductivité hydraulique normale et une quantité de glucides non structuraux (NSC) suffisante pour assurer la poursuite des activités physiologiques de l'arbre (Boisvert-Marsh et al., 2020). Ces deux éléments sont souvent pointés pour expliquer les réponses des plantes à la sécheresse, mais sont peu mesurés (Anderegg et al., 2012 ; Girardin et al., 2016). Il pourrait donc être intéressant de les mesurer dans le cadre d'un projet de recherche simulant une sécheresse en forêt boréale.

L'été 2023 a été l'un des plus chauds enregistrés dans plusieurs régions du monde. Des vagues de chaleur et d'importants feux de forêt ont d'ailleurs été enregistrés dans la région d'étude. Ces événements climatiques extrêmes sont donc déjà présents alors que la recherche ne permet pas présentement de bien comprendre leur impact à long terme. Le potentiel des nouvelles technologies permettant d'étudier l'impact de la variabilité environnementale sur les forêts est impressionnant. Les technologies utilisant des capteurs tels les dendromètres, les capteurs de flux de sèves ou des tours permettant de suivre les flux écosystémiques des forêts permettront de mieux comprendre en temps réel les changements qui se produisent à l'échelle de la forêt boréale, alors que ces changements se produisent maintenant.

## BIBLIOGRAPHIE

- Allen, C. D., Breshears, D. D. et McDowell, N. G. (2015). On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6(8), 1-55. <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E. H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A. et Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259 (4), 660-684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Anderegg, W. R., Berry, J. A., Smith, D. D., Sperry, J. S., Anderegg, L. D. et Field, C. B. (2012, Jan). The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, 109(1), 233-237. <https://doi.org/10.1073/pnas.1107891109>
- Arend, M., Link, R. M., Patthey, R., Hoch, G., Schuldt, B. et Kahmen, A. (2021, Apr). Rapid hydraulic collapse as cause of drought-induced mortality in conifers. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, 118(16). <https://doi.org/10.1073/pnas.2025251118>
- Aubin, I., Munson, A. D., Cardou, F., Burton, P. J., Isabel, N., Pedlar, J. H., Paquette, A., Taylor, A. R., Delagrangé, S., Kebli, H., Messier, C., Shipley, B., Valladares, F., Kattge, J., Boisvert-Marsh, L. et McKenney, D. (2016). Traits to stay, traits to move: a review of functional traits to assess sensitivity and adaptive capacity of temperate and boreal trees to climate change. *Environmental Reviews*, 24(2), 164-186. <https://doi.org/10.1139/er-2015-0072>
- Audet, R., Côté, H., Bachand, D. et Mailhot, A. (2012). Atlas agroclimatique du Québec : Évaluation des opportunités et des risques agroclimatiques dans un climat en évolution. *Centre de référence en agriculture et agroalimentaire du Québec*.

- Belien, E., Rossi, S., Morin, H. et Deslauriers, A. (2012). Xylogenesis in black spruce subjected to rain exclusion in the field<sup>1</sup>This article is one of a selection of papers from the 7th International Conference on Disturbance Dynamics in Boreal Forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(7), 1306-1315. <https://doi.org/10.1139/x2012-095>
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M. & V. Kafka. (2004). Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Québec. *Ecology* 85(7): 1916-1932.
- Boakye, E. A., Bergeron, Y., Girardin, M. P. et Drobyshev, I. (2021). Contrasting Growth Response of Jack Pine and Trembling Aspen to Climate Warming in Quebec Mixedwoods Forests of Eastern Canada Since the Early Twentieth Century. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 126(5). <https://doi.org/10.1029/2020jg005873>
- Boisvert-Marsh, L., Royer-Tardif, S., Nolet, P., Doyon, F. et Aubin, I. (2020). Using a Trait-Based Approach to Compare Tree Species Sensitivity to Climate Change Stressors in Eastern Canada and Inform Adaptation Practices. *Forests*, 11(9). <https://doi.org/10.3390/f11090989>
- Boulanger, Y., Gauthier, S., Gray, D. R., Le Goff, H., Lefort, P. et Morissette, J. (2013). Fire regime zonation under current and future climate over eastern Canada. *Ecological Applications*, 23(4), 904-923.
- Boulanger, Y. et Pascual Puigdevall, J. (2021). Boreal forests will be more severely affected by projected anthropogenic climate forcing than mixedwood and northern hardwood forests in eastern Canada. *Landscape Ecology*, 36(6), 1725-1740. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01241-7>
- Boulouf Lugo, J., Deslauriers, A. et Rossi, S. (2012, Nov). Duration of xylogenesis in black spruce lengthened between 1950 and 2010. *Annals of Botany*, 110(6), 1099-1108. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs175>

- Bréda, N., Huc, R., Granier, A. et 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*, 63(6), 625-644. <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>
- Brodrribb, T. J. et Cochard, H. (2009, Jan). Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiol*, 149(1), 575-584. <https://doi.org/10.1104/pp.108.129783>
- Brodrribb, T. J., McAdam, S. A. M., Jordan, G. J. et Martins, S. C. V. (2014, Oct). Conifer species adapt to low-rainfall climates by following one of two divergent pathways. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(40), 14489-14493. <https://doi.org/10.1073/pnas.1407930111>
- Brooks, J. R., Flanagan, L. B. et Ehleringer, J. R. (1998). Responses of boreal conifers to climate fluctuations: indications from tree-ring widths and carbon isotope analyses. *Canadian Journal of Forest Research*, 28(4), 524-533. <https://doi.org/10.1139/x98-018>
- Cabon, Fernandez-de-Una, L., Gea-Izquierdo, G., Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Martinez-Vilalta, J. et De Cáceres, M. (2020, Jan). Water potential control of turgor-driven tracheid enlargement in Scots pine at its xeric distribution edge. *New Phytologist*, 225(1), 209-221. <https://doi.org/10.1111/nph.16146>
- Cabon, Peters, R. L., Fonti, P., Martínez-Vilalta, J. et De Cáceres, M. (2020). Temperature and water potential co-limit stem cambial activity along a steep elevational gradient. *New Phytologist*, 226(5), 1325-1340. <https://doi.org/10.1111/nph.16456>
- Canadell, J. (1996). Maximum Rooting Depth of Vegetation. *Oecologia*, v108 n4 (199612): 583-595
- Carbone, M. S., Czimczik, C. I., Keenan, T. F., Murakami, P. F., Pederson, N., Schaberg, P. G., Xu, X. et Richardson, A. D. (2013). Age, allocation and availability of non-structural carbon in mature red maple trees. *The New Phytologist*, 200(4), 1145-1155. <https://doi.org/10.1111/nph.12448>
- Carnicer, J., Coll, M., Ninyerola, M., Pons, X., Sánchez, G. et Peñuelas, J. (2011). Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of the*

- National Academy of Sciences*, 108(4), 1474-1478.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1010070108>
- Čermák, J., Huzulák, J. et Penka, M. (1980). Water potential and sap flow rate in adult trees with moist and dry soil as used for the assessment of root system depth. *Biologia Plantarum*, 22(1), 34-41. <https://doi.org/10.1007/BF02878125>
- Chavardès, R. D., Balducci, L., Bergeron, Y., Grondin, P., Poirier, V., Morin, H. et Gennaretti, F. (2022) Greater tree species diversity and lower intraspecific competition attenuate impacts from temperature increases and insect epidemics in boreal forests of western Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 53(1), 48-59, article. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2022-0114>
- Chen, L., Huang, J.-G., Alam, S. A., Zhai, L., Dawson, A., Stadt, K. J. et Comeau, P. G. (2017). Drought causes reduced growth of trembling aspen in western Canada. *Global Change Biology*, 23(7), 2887-2902. <https://doi.org/10.1111/gcb.13595>
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S. J., Feild, T. S., Gleason, S. M., Hacke, U. G., Jacobsen, A. L., Lens, F., Maherali, H., Martinez-Vilalta, J., Mayr, S., Mencuccini, M., Mitchell, P. J., Nardini, A., Pittermann, J., Pratt, R. B., Sperry, J. S., Westoby, M., Wright, I. J. et Zanne, A. E. (2012, Nov). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491(7426), 752-755. <https://doi.org/10.1038/nature11688>
- Clark, J. S., Iverson, L., Woodall, C. W., Allen, C. D., Bell, D. M., Bragg, D. C., D'Amato, A. W., Davis, F. W., Hersh, M. H., Ibanez, I., Jackson, S. T., Matthews, S., Pederson, N., Peters, M., Schwartz, M. W., Waring, K. M. et Zimmermann, N. E. (2016, Jul). The impacts of increasing drought on forest dynamics, structure, and biodiversity in the United States. *Global Change Biology*, 22(7), 2329-2352. <https://doi.org/10.1111/gcb.13160>
- D'Amato, A. W., Palik, B. J., Raymond, P., Puettmann, K. J., & Girona, M. M. (2023). Building a Framework for Adaptive Silviculture Under Global Change. In *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (pp. 359-381). Cham: Springer International Publishing.
- D'Orangeville, L., Houle, D., Duchesne, L. et Côté, B. (2016). Can the Canadian drought code predict low soil moisture anomalies in the mineral soil? An

- analysis of 15 years of soil moisture data from three forest ecosystems in Eastern Canada. *Ecohydrology*, 9(2), 238-247. <https://doi.org/10.1002/eco.1627>
- D'Orangeville, L. (2016). Northeastern North America as a potential refugium for boreal forests in a warming climate. *Science*, 6292, 1452-1452.
- Deslauriers, A., Morin, H., Urbinati, C. et Carrer, M. (2003). Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Québec (Canada). *Trees* 17, 477-484. <https://doi.org/10.1007/s00468-003-0260-4>
- Deslauriers, A., Rossi, S. et Anfodillo, T. (2007). Dendrometer and intra-annual tree growth: What kind of information can be inferred? *Dendrochronologia*, 25(2), 113-124. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2007.05.003>
- Deslauriers, A., Rossi, S., Turcotte, A., Morin, H. et Krause, C. (2011). A three-step procedure in SAS to analyze the time series from automatic dendrometers. *Dendrochronologia*, 29(3), 151-161. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2011.01.008>
- Dietrich, L., Zweifel, R. et Kahmen, A. (2018, Jul). Daily stem diameter variations can predict the canopy water status of mature temperate trees. *Tree Physiology*, 38(7), 941-952. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy023>
- Drew, D. M. et Downes, G. M. (2009). The use of precision dendrometers in research on daily stem size and wood property variation: A review. *Dendrochronologia*, 27(2), 159-172. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2009.06.008>
- Duchesne, L., Houle, D. et D'Orangeville, L. (2012, Sep). Influence of climate on seasonal patterns of stem increment of balsam fir in a boreal forest of Québec, Canada. *Agricultural and Forest Meteorology*, 162-163, 108-114. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.04.016>
- Duchesne, L., Domaine, É., Schab, A. et D'Orangeville, L. (2020). Sensibilité de la croissance radiale des arbres en forêt boréale en réponse aux sécheresses ponctuelles et à la variabilité interannuelle du bilan hydrique climatique. *Gouvernement du Québec, ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière.*, Mémoire de recherche forestière no 185, 70 p.

- Duursma, R. A. (2015). Plantecophys - An R Package for Analysing and Modelling Leaf Gas Exchange Data. *PLOS ONE*, 10(11), e0143346. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143346>
- Fatichi, S., Leuzinger, S. et Körner, C. (2013). Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modeling. *New Phytologist*, 201(4), 1086-1095.
- Filion, L. et Payette, S. (2013). La dendroécologie : principes, méthodes et applications. Presses de l'Université Laval. <http://www.deslibris.ca/ID/446004>
- Fortin, M. et Langevin, L. (2010). ARTÉMIS-2009 un modèle de croissance basé sur une approche par tiges individuelles pour les forêts du Québec. Gouvernement du Québec, ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la recherche forestière, *Mémoire de recherche forestière no 156*, <https://numerique.banq.qc.ca/patrimoine/details/52327/1961090>
- Galvez, D. A., Landhäusser, S. M. et Tyree, M. T. (2011). Root carbon reserve dynamics in aspen seedlings: does simulated drought induce reserve limitation? *Tree Physiology*, 31(3), 250-257. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr012>
- Garant, M.-P., Huang, J.-G., Gea-Izquierdo, G., Raulier, F., Bernier, P. et Berninger, F. (2009). Use of tree rings to study the effect of climate change on trembling aspen in Québec. *Global Change Biology*, 16, 2039-2051. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02048.x>
- Gauthier, S. et al. (2023). Ecosystem Management of the Boreal Forest in the Era of Global Change. In: Girona, M.M., Morin, H., Gauthier, S., Bergeron, Y. (eds) *Boreal Forests in the Face of Climate Change. Advances in Global Change Research*, vol 74. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-031-15988-6_1)
- Gennaretti, F., Ogée, J., Sainte-Marie, J. et Cuntz, M. (2020). Mining ecophysiological responses of European beech ecosystems to drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, 280. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107780>
- Ghotsa Mekontchou, C., Houle, D., Bergeron, Y. et Drobyshev, I. (2020 Jan). Contrasting Root System Structure and Belowground Interactions between Black Spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P) and Trembling Aspen (*Populus*

- tremuloides Michx) in Boreal Mixedwoods of Eastern Canada. *Forests*, 11(2), 127. <https://www.mdpi.com/1999-4907/11/2/127>
- Girardin, M. P., Bernier, P. Y., Raulier, F., Tardif, J. C., Conciatori, F. et Guo, X. J. (2011). Testing for a CO<sub>2</sub> fertilization effect on growth of Canadian boreal forests. *Journal of Geophysical Research*, 116(G1). <https://doi.org/10.1029/2010jg001287>
- Girardin, M. P., Bouriaud, O., Hogg, E. H., Kurz, W., Zimmermann, N. E., Metsaranta, J. M., de Jong, R., Frank, D. C., Esper, J., Buntgen, U., Guo, X. J. et Bhatti, J. (2016). No growth stimulation of Canada's boreal forest under half-century of combined warming and CO<sub>2</sub> fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(52), E8406-E8414. <https://doi.org/10.1073/pnas.1610156113>
- Girardin, M. P., Guo, X. J., Bernier, P. Y., Raulier, F. et Gauthier, S. (2012). Changes in growth of pristine boreal North American forests from 1950 to 2005 driven by landscape demographics and species traits. *Biogeosciences*. <https://doi.org/10.5194/bgd-9-1021-2012>
- Girardin, M. P., Guo, X. J., Bernier, P. Y., Raulier, F. et Gauthier, S. (2012 Jul). Changes in growth of pristine boreal North American forests from 1950 to 2005 driven by landscape demographics and species traits. <https://doi.org/10.5194/bgd-9-1021-2012>
- Girona, M. M., Aakala, T., Aquilué, N., Bélisle, A. C., Chaste, E., Danneyrolles, V., ... & Gauthier, S. (2023). Challenges for the sustainable management of the boreal forest under climate change. *Boreal Forests in the face of climate change: sustainable management* (pp. 773-837). Cham: Springer International Publishing.
- Girona, M. M., Morin, H., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2023). *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (p. 837). Cham: Springer International Publishing.
- Girona, M. M., Moussaoui, L., Morin, H., Thiffault, N., Leduc, A., Raymond, P., Bosé, A., Bergeron, Y. et Lussier, J.-M. (2023). Innovative Silviculture to Achieve Sustainable Forest Management in Boreal Forests: Lessons from Two Large-Scale Experiments. *Advances in global change research*, 74, 417-442.

- Goff, H. G. L., Flannigan, M. D. F. D. et Bergeron, Y. (2009). Potential changes in monthly fire risk in the eastern Canadian boreal forest under future climate change. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(12), 2369-2380. <https://doi.org/10.1139/x09-153>
- Granier, A., Bréda, N., Biron, P. et Villette, S. (1999). A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling*, 116 (1999), 269–283.
- Hacke, U. G. et Sperry, J. S. (2001, Jan) Functional and ecological xylem anatomy. Perspectives in Plant Ecology, *Evolution and Systematics*, 4(2), 97-115. <https://doi.org/https://doi.org/10.1078/1433-8319-00017>
- Hasan, A., Montoro Girona, M., Imbeau, L., Lento, J., Hof, A. R. et Grosbois, G. (2023). Indicator species reveal the physical and biological singularity of esker ecosystems. *Ecological Indicators*, 154. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110612>
- Hofgaard, A., Tardif, J. et Bergeron, Y. (1999b) Dendroclimatic response of *Picea mariana* and *Pinus banksiana* along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(9), 1333-1346, article. <https://doi.org/10.1139/x99-073>
- Hopkins, W. G. et Évrard, C.-M. (2003). *Physiologie végétale (1re éd.)*. De Boeck. <http://catalogue.bnf.fr/ark:/12148/cb39036802k>
- Houle, D., Bouffard, A., Duchesne, L., Logan, T. et Harvey, R. (2012). Projections of Future Soil Temperature and Water Content for Three Southern Quebec Forested Sites. *Journal of Climate*, 25(21), 7690-7701.
- Hurley, A., Peters, R. et Pappas, C. (2021). Interactive and Reproducible Data Cleaning. *PLOS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0268426>
- Johnson, D. M., McCulloh, K. A., Woodruff, D. R. et Meinzer, F. C. (2012, Oct). Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: why are conifers and angiosperms so different? *Plant Science*, 195, 48-53. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.06.010>

- Jones, H. G. (2013). *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology* (3e éd.). Cambridge University Press. <https://doi.org/DOI: 10.1017/CBO9780511845727>
- Kemp, M. U., Emiel van Loon, E., Shamoun-Baranes, J., Bouten, W. (2012). RNCEP: global weather and climate data at your fingertips. *Methods in Ecology and Evolution* (3), 65-70., DOI: 10.1111/j.2041-210X.2011.00138.x
- Klein, T. et Niu, S. (2014). The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28(6), 1313-1320. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12289>
- Knüsel, S., Peters, R. L., Haeni, M., Wilhelm, M. et Zweifel, R. (2021). Processing and Extraction of Seasonal Tree Physiological Parameters from Stem Radius Time Series. *Forests*, 12(6). <https://doi.org/10.3390/f12060765>
- Faticchi, C. (2006). Plant CO<sub>2</sub> responses: an issue of definition, time and resource supply. *New Phytologist*, 172(3), 393-411. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01886.x>
- Körner, C. (2013). Growth controls photosynthesis—Mostly. *Nova Acta Leopoldina* NF 114, Nr. 391, 273 –283
- Körner, C. (2003). Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, 91(1), 4-17. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00742.x>
- Kramer, P. J. et Boyer, J. (1983). *Water relations of plants*. Academic Press.
- Lawson, T. et Blatt, M. R. (2014). Stomatal Size, Speed, and Responsiveness Impact on Photosynthesis and Water Use Efficiency. *Plant Physiology*, 164(4), 1556-1570. <https://doi.org/10.1104/pp.114.237107>
- Lieffers, R. (1986). Rooting of peatland black spruce and tamarack in relation to depth of water table. *Canadian Journal of Botany*, 65(5). <https://doi.org/10.1139/b87-111>
- Liu, Q., Peng, C., Schneider, R., Cyr, D., McDowell, N. G. et Kneeshaw, D. (2023). Drought-induced increase in tree mortality and corresponding decrease in the

- carbon sink capacity of Canada's boreal forests from 1970 to 2020. *Global Change Biology*, 29(8), 2274-2285. <https://doi.org/10.1111/gcb.16599>
- Logan, J. A., Régnière, J. et Powell, J. A. (2003). Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and Environment*, 1(3), 130-137.
- Luo, Y. et Chen, H. Y. H. (2015, Nov). Climate change-associated tree mortality increases without decreasing water availability. *Ecology Letters*, 18(11), 1207-1215. <https://doi.org/10.1111/ele.12500>
- Ma, Z., Peng, C., Zhu, Q., Liu, J., Xu, X. et Zhou, X. (2014). Long-Term Changes in Tree Basal Area Across the Boreal Zone, Canada. *Ecoscience*, 21(3-4), 232-241. [https://doi.org/10.2980/21-\(3-4\)-3662](https://doi.org/10.2980/21-(3-4)-3662)
- Maherali, H., Pockman, W. T. et Jackson, R. B. (2004). Adaptive Variation in the Vulnerability of Woody Plants to Xylem Cavitation. *Ecology*, 85(8), 2184-2199.
- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D. G. et Yezzer, E. A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178(4), 719-739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>
- Mencuccini, M. (2003). The ecological significance of long-distance water transport: short-term regulation, long-term acclimation, and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant, Cell & Environment*, 26(1), 163-182. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00991.x>
- Michaelian, M., Hogg, E. H., Hall, R. J. et Arsenault, E. (2011). Massive mortality of aspen following severe drought along the southern edge of the Canadian boreal forest. *Global Change Biology*, 17(6), 2084-2094. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02357.x>
- Ministère de l'Environnement et de la Lutte contre les changements climatiques. (2020). *Données du Réseau de surveillance du climat du Québec, Direction de la qualité de l'air et du climat, Québec.*

- Molina, E., Valeria, O., Martin, M., Montoro Girona, M., et Ramirez, J. A. (2022). Long-term impacts of forest management practices under climate change on structure, composition, and fragmentation of the Canadian boreal landscape. *Forests*, 13(8), 1292.
- Muller, B., Pantin, F., Génard, M., Turc, O., Freixes, S., Piques, M. et Gibon, Y. (2011). Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany*, 62(6), 1715-1729. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq438>
- Oberhuber, W. et Gruber, A. (2010, Jun). Climatic influences on intra-annual stem radial increment of *Pinus sylvestris* (L.) exposed to drought. *Trees* (Berl West), 24(5), 887-898. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0458-1>
- Pappas, C., Bélanger, N., Bergeron, Y., Blarquez, O., Chen, H. Y. H., Comeau, P. G., De Grandpré, L., Delagrange, S., DesRochers, A. et Diochon, A. (2022). Smartforests Canada: A Network of Monitoring Plots for Forest Management Under Environmental Change. *Managing forest ecosystems*, 40, 521-544.
- Park, A. et Wilson, E. R. (2007). Beautiful Plantations: can intensive silviculture help Canada to fulfill ecological and timber production objectives? *The Forestry Chronicle*, 83(6), 825-839. <https://doi.org/10.5558/tfc83825-6>
- Périé, C., Blois, S. d., Lambert, M.-C., Casajus, N., Québec . Commission sur les enjeux énergétiques du, Q. b. et Bibliothèque numérique, c. (2014). Effets anticipés des changements climatiques sur l'habitat des espèces arborescentes au Québec. *Ministère des Ressources naturelles du Québec*.
- Peters, R. L., Steppe, K., Pappas, C., Zweifel, R., Babst, F., Dietrich, L., von Arx, G., Poyatos, R., Fonti, M., Fonti, P., Grossiord, C., Gharun, M., Buchmann, N., Steger, D. N., & Kahmen, A. (2023). Daytime stomatal regulation in mature temperate trees prioritizes stem rehydration at night. *New Phytologist*, n/a(n/a). <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/nph.18964>
- Plourde, A., Krause, C. et Lord, D. (2009). Spatial distribution, architecture, and development of the root system of *Pinus banksiana* Lamb. in natural and planted stands. *Forest Ecology and Management*, 258(9), 2143-2152. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.08.016>

- Poyatos, R., Aguadé, D. et Martínez-Vilalta, J. (2018). Below-ground hydraulic constraints during drought-induced decline in Scots pine. *Annals of Forest Science*, 75(4). <https://doi.org/10.1007/s13595-018-0778-7>
- Poyatos, R., Llorens, P., Piñol, J. et Rubio, C. (2008). Response of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and pubescent oak (*Quercus pubescens* Willd.) to soil and atmospheric water deficits under Mediterranean mountain climate. *Annals of Forest Science*, 65(3), 1.
- Proseus, T. E. et Boyer, J. S. (2005). Turgor pressure moves polysaccharides into growing cell walls of *Chara corallina*. *Annals of Botany*, 95(6), 967-979.
- Raymond, P., Löf, M., Comeau, P., Rytter, L., Girona, M. M., & Puettmann, K. J. (2023). Silviculture of Mixed-Species and Structurally Complex Boreal Stands. *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management* (pp. 403-416). Cham: Springer International Publishing.
- Rehfeldt, G. E., Ferguson, D. E. et Crookston, N. L. (2009, Nov). Aspen, climate, and sudden decline in western USA. *Forest Ecology and Management*, 258(11), 2353-2364. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.005>
- Reich, P. B., Bermudez, R., Montgomery, R. A., Rich, R. L., Rice, K. E., Hobbie, S. E. et Stefanski, A. (2022). Even modest climate change may lead to major transitions in boreal forests. *Nature*, 608(7923), 540-545. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05076-3>
- Richardson, A. D., Carbone, M. S., Huggett, B. A., Furze, M. E., Czimczik, C. I., Walker, J. C., Xu, X., Schaberg, P. G. et Murakami, P. (2015). Distribution and mixing of old and new nonstructural carbon in two temperate trees. *The New Phytologist*, 206(2), 590-597. <https://doi.org/10.1111/nph.13273>
- Rossi, S., Deslauriers, A., Gričar, J., Seo, J.-W., Rathgeber, C. B. K., Anfodillo, T., Morin, H., Levanic, T., Oven, P. et Jalkanen, R. (2008). Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography*, 17(6), 696-707. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00417>
- Rossi, S., Girard, M. J. et Morin, H. (2014, Jul). Lengthening of the duration of xylogenesis engenders disproportionate increases in xylem production. *Global Change Biology*, 20(7), 2261-2271. <https://doi.org/10.1111/gcb.12470>

- Royer-Tardif, S., Boisvert-Marsh, L., Godbout, J., Isabel, N. et Aubin, I. (2021). Finding common ground: Toward comparable indicators of adaptive capacity of tree species to a changing climate. *Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1002/ece3.8024>
- Sala, A. et Tenhunen, J.D. (1994). Site-specific water relations and stomatal response of *Quercus ilex* in a Mediterranean watershed. *Tree Physiology*, 14, 601-617.
- Salomon, R. L., Peters, R. L., Zweifel, R., Sass-Klaassen, U. G. W., Stegehuis, A. I., Smiljanic, M., Poyatos, R., Babst, F., Cienciala, E., Fonti, P., Lerink, B. J. W., Lindner, M., Martinez-Vilalta, J., Mencuccini, M., Nabuurs, G. J., van der Maaten, E., von Arx, G., Bar, A., Akhmetzyanov, L., Balanzategui, D., Bellan, M., Bendix, J., Berveiller, D., Blazenec, M., Cada, V., Carraro, V., Cecchini, S., Chan, T., Conedera, M., Delpierre, N., Delzon, S., Ditmarova, L., Dolezal, J., Dufrene, E., Edvardsson, J., Ehekircher, S., Forner, A., Frouz, J., Ganthaler, A., Gryc, V., Guney, A., Heinrich, I., Hentschel, R., Janda, P., Jezik, M., Kahle, H. P., Knusel, S., Krejza, J., Kuberski, L., Kucera, J., Lebourgeois, F., Mikolas, M., Matula, R., Mayr, S., Oberhuber, W., Obojes, N., Osborne, B., Paljakka, T., Plichta, R., Rabbal, I., Rathgeber, C. B. K., Salmon, Y., Saunders, M., Scharnweber, T., Sitkova, Z., Stangler, D. F., Sterenczak, K., Stojanovic, M., Strelcova, K., Svetlik, J., Svoboda, M., Tobin, B., Trotsiuk, V., Urban, J., Valladares, F., Vavrcik, H., Vejpustkova, M., Walthert, L., Wilmking, M., Zin, E., Zou, J. et Steppe, K. (2022, Jan 10). The 2018 European heatwave led to stem dehydration but not to consistent growth reductions in forests. *Nature Communication*, 13(1), 28. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-27579-9>
- Sanchez-Pinillos, M., D'Orangeville, L., Boulanger, Y., Comeau, P., Wang, J., Taylor, A. R. et Kneeshaw, D. (2022, Jan). Sequential droughts: A silent trigger of boreal forest mortality. *Global Change Biology*, 28(2), 542-556. <https://doi.org/10.1111/gcb.15913>
- Saucier, J.-P., Robitaille, A., Grondin, P., Bergeron, J-F et Gosselin, J. (2011). Les régions écologiques du Québec méridional (4e version). *Ministère des ressources naturelles et de la faune*.
- Schall, P., Lödige, C., Beck, M. et Ammer, C. (2012). Biomass allocation to roots and shoots is more sensitive to shade and drought in European beech than in Norway spruce seedlings. *Forest Ecology and Management*, 266, 246-253. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.017>

- Schaphoff, S., Reyer, C. P. O., Schepaschenko, D., Gerten, D. et Shvidenko, A. (2016). Tamm Review: Observed and projected climate change impacts on Russia's forests and its carbon balance. *Forest Ecology and Management*, 361, 432-444. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.043>
- Schultz, J. D. (1969). The vertical rooting habit in black spruce, white spruce, and balsam fir. *University of Michigan ProQuest, Dissertations Publishing*, 6918102.
- Shorohova, E., Shvidenko, A., Bélisle, A. C., ... & Girona, M. M. (2023). Ecosystem management of the boreal forest in the era of global change. *Boreal forests in the face of climate change: Sustainable management* (pp. 3-49).
- Sims, H. (1964). Root development of jack pine seedlings on burned-over dry sites in southeastern Manitoba. *Published under the authority of the Minister of Forestry*.
- Slette, I. J., Post, A. K., Awad, M., Even, T., Punzalan, A., Williams, S., Smith, M. D. et Knapp, A. K. (2019, Oct). How ecologists define drought, and why we should do better. *Global Change Biology*, 25(10), 3193-3200. <https://doi.org/10.1111/gcb.14747>
- Splawinski, T. B., Cyr, D., Gauthier, S., Jetté, J.-P. et Bergeron, Y. (2019). Analyzing risk of regeneration failure in the managed boreal forest of northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 49(6), 680-691. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0278>
- Steppe, K., Sterck, F. et Deslauriers, A. (2015, Jun). Diel growth dynamics in tree stems: linking anatomy and ecophysiology. *Trends Plant Science*, 20(6), 335-343. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.03.015>
- Storarr, R. D., Stokes, C. R. et Evans, D. J. A. (2014). Morphometry and pattern of a large sample (>20,000) of Canadian eskers and implications for subglacial drainage beneath ice sheets. *Quaternary Science Reviews*, 105, 1-25. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.09.013>
- Soro, A., Lenz, P., Roussel, J.-R., Larochelle, F., Bousquet, J. et Achim, A. (2023, Sept). The phenotypic and genetic effects of drought-induced stress on apical growth, ring width, wood density and biomass in white spruce seedlings. *New Forests*, 54(5), 789-811. <https://doi.org/10.1007/s11056-022-09939-5>

- Subedi, A., Marchand, P., Bergeron, Y., Morin, H. et Girona, M. M. (2023). Climatic conditions modulate the effect of spruce budworm outbreaks on black spruce growth. *Agricultural and Forest Meteorology*, 339. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2023.109548>
- Tyree, M. T. et Zimmermann, M. H. (2002). Hydraulic Architecture of Whole Plants and Plant Performance. Dans M. T. Tyree et M. H. Zimmermann (dir.), *Xylem Structure and the Ascent of Sap* (p. 175-214). *Springer Berlin Heidelberg*. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0_6)
- Van Bellen, S., Garneau, M. et Bergeron, Y. (2010). Impact of Climate Change on Forest Fire Severity and Consequences for Carbon Stocks in Boreal Forest Stands of Quebec, Canada: a Synthesis. *Fire Ecology*, 6(3), 16-44. <https://doi.org/10.4996/fireecology.0603016>
- Veillette, J.J. et Thibaudeau, P. 2007 : Géologie des formations en surface et histoire glaciaire, Rivière Wawagasic, Québec; *Commission géologique du Canada*, Carte 1995A, échelle 1/100 000.
- Venäläinen, A., Lehtonen, I., Laapas, M., Ruosteenoja, K., Tikkanen, O.-P., Viiri, H., Ikonen, V.-P. et Peltola, H. (2020). Climate change induces multiple risks to boreal forests and forestry in Finland: A literature review. *Global Change Biology*, 26(8), 4178-4196. <https://doi.org/10.1111/gcb.15183>
- Vieira, J., Nabais, C., Rossi, S., Carvalho, A., Freitas, H. et Campelo, F. (2017). Rain exclusion affects cambial activity in adult maritime pines. *Agricultural and Forest Meteorology*, 237-238, 303-310. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.02.024>
- Vincent, L. A., Zhang, X., Mekis, É., Wan, H. et Bush, E. J. (2018). Changes in Canada's Climate: Trends in Indices Based on Daily Temperature and Precipitation Data. *Atmosphere-Ocean*, 56(5), 332-349. <https://doi.org/10.1080/07055900.2018.1514579>
- Wang, J., Taylor, A. R. et D'Orangeville, L. (2023). Warming-induced tree growth may help offset increasing disturbance across the Canadian boreal forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(2), e2212780120. <https://doi.org/doi:10.1073/pnas.2212780120>

- Xue, F., Jiang, Y., Dong, M., Wang, M., Ding, X., Yang, X., Cui, M., Xu, H. et Kang, M. (2022). Seasonal and daily variations in stem water relations between co-occurring *Larix principis-rupprechtii* and *Picea meyeri* at different elevations, *Forest Ecology and Management*, Volume 504, 119821, ISSN 0378-1127, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119821>.
- Zweifel, R. (2016, Feb). Radial stem variations - a source of tree physiological information not fully exploited yet. *Plant Cell Environ*, 39(2), 231-232. <https://doi.org/10.1111/pce.12613>
- Zweifel, R., Drew, D. M., Schweingruber, F. et Downes, G. M. (2014). Xylem as the main origin of stem radius changes in *Eucalyptus*. *Functional Plant Biology*, 41(5), 520-534. <https://doi.org/10.1071/FP13240>
- Zweifel, R., Haeni, M., Buchmann, N. et Eugster, W. (2016, Aug). Are trees able to grow in periods of stem shrinkage? *New Phytologist*, 211(3), 839-849. <https://doi.org/10.1111/nph.13995>
- Zweifel, R., Item, H. et Häsler, R. (2001) Link between diurnal stem radius changes and tree water relations. *Tree Physiology*, 21(12-13), 869-877, article. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.12-13.869>
- Zweifel, R., Item, H. et Häsler, R. (2000). Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. *Trees: Structure and Function*, 15(1), 50-57. <https://doi.org/10.1007/s004680000072>
- Zweifel, R., Sterck, F., Braun, S., Buchmann, N., Eugster, W., Gessler, A., Hani, M., Peters, R. L., Walthert, L., Wilhelm, M., Zieminska, K. et Etzold, S. (2021, Sep). Why trees grow at night. *New Phytologist*, 231(6), 2174-2185. <https://doi.org/10.1111/nph.17552>
- Zweifel, R., Zimmermann, L., Zeugin, F. et Newbery, D. M. (2006). Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of Experimental Botany*, 57(6), 1445-1459. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj125>
- Zweifel, R., Zimmermann, L. et Newbery, D. M. (2005, Feb). Modeling tree water deficit from microclimate: an approach to quantifying drought stress. *Tree Physiologist*, 25(2), 147-156. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.2.147>

Zweifel, R. I., Hans; Hasler, Rudolf. (2000). Link between diurnal stem radius changes and tree water relations. *Tree Physiology*, 21.