

UNIVERSITE DU QUEBEC
INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
CENTRE Eau Terre Environnement

**VARIABLES GÉO-ÉCOLOGIQUES INFLUENÇANT L'ENREGISTREMENT
D'UN SIGNAL CLIMATIQUE DANS LES CERNES DE CROISSANCE DE
L'ÉPINETTE NOIRE (*PICEA MARIANA* MILL. BSP) DANS LA PARTIE NORD
DE LA FORÊT BORÉALE, QUÉBEC**

Par

Thibault LABARRE

Mémoire présenté pour l'obtention du grade de maîtrise
en sciences de l'eau

Jury d'évaluation

Examineur externe

Krause, Cornelia

Université du Québec à Chicoutimi

Examineur interne et président de jury

Francus, Pierre

INRS Centre Eau Terre Environnement

Directeur de recherche

Bégin, Yves

INRS Centre Eau Terre Environnement

Codirecteur de recherche

Bégin, Christian

Commission géologique du Canada

REMERCIEMENTS

Cette étude, réalisée dans le cadre de ma maîtrise en science de l'eau, vise à identifier les variables géo-écologiques qui influencent la réponse des arbres au climat. Pour mener à bien cette étude, plusieurs personnes m'ont soutenu dans cette démarche et c'est envers eux que je souhaite exprimer mes plus sincères remerciements :

à mon directeur M. Yves Bégin et mon co-directeur M. Christian Bégin pour leur soutien et leur encadrement tout au long de mes travaux, ainsi que pour leurs conseils et leurs recommandations en matière de rigueur scientifique;

à Mme Joëlle Marion, professionnelle de recherche au Centre Eau, Terre Environnement à l'Institut National de la Recherche Scientifique à Québec, pour ses conseils lors de l'analyse des échantillons au laboratoire et lors du traitement des données;

à Antoine Nicault, associé de recherche à l'Institut National de la Recherche Scientifique, pour m'avoir aidé et dirigé dans le traitement statistique des données. Son aide m'a été précieuse et d'une grande utilité. Ce fut un grand plaisir de partager ses connaissances pendant nos pauses café et lors de nos séances de travail;

à M. Philippe Boulanger, étudiant à la maîtrise en sciences de l'eau, qui m'a aidé durant ma campagne de terrain 2009 avec lequel nous avons réalisé avec un maximum de soins l'échantillonnage sur le terrain, dans la chaleur et les nuages de mouches;

à M. René Rodrigue, technicien en laboratoire à l'Institut National de la Recherche Scientifique, pour l'analyse des échantillons de sol qu'il a réalisée.

Un grand merci à toutes les personnes, faisant partie du projet ARCHIVES, qui ont su m'écouter et me conseiller.

Merci à tous mes proches : à mes parents, à ma sœur, à mes amis, à ma conjointe.

AVERTISSEMENT

Le présent document contient des directives et recommandations concernant la rédaction et la présentation des mémoires et thèses à l'INRS. Il tient compte des exigences explicites et implicites du *Règlement no 2 sur les études de cycles supérieurs* de l'INRS, mais ne se substitue en rien à celui-ci. Ce texte ainsi que les autres chartes, politiques, procédures et règlements régissant la vie universitaire à l'INRS peuvent être consultés à l'adresse :

<http://www.inrs.ca/universite/structure-et-gouvernance>

Afin d'alléger et rendre plus fluide le texte, il est entendu que les termes de forme masculine utilisés dans l'ensemble du document sous-entendent à la fois les formes masculines et féminines.

RÉSUMÉ

Cette étude a été menée dans l'objectif de déterminer les principales variables géo-écologiques qui concourent à l'enregistrement du climat par les cernes de croissance de l'épinette noire. Des dendroséries ont été construites à partir de 12 populations d'épinette noire réparties le long du complexe hydroélectrique La Grande Rivière dans la région de la baie de James. Dans un premier temps, des sites ont été sélectionnés afin de tester la réponse des arbres au climat en fonction de trois grands facteurs : la densité relative du couvert forestier (ouvert et fermé), la pente moyenne du site (nulle, faible, forte), et la profondeur du sol (épais et mince). Dans un second temps, certaines variables géo-écologiques relatives aux arbres ont été retenues afin de tester leur réponse individuelle au climat en fonction de leur âge, du pourcentage de branches mortes, de la microtopographie, de la projection de leur couronne au sol, de leur hauteur, de la circonférence des tiges et du nombre de marcottes. Ensuite, des fonctions de réponse ont été calculées en confrontant des variables construites au moyen de descripteurs des cernes annuels à des conditions spécifiques révélées par des moyennes mensuelles. L'étude a d'abord porté sur des dendroséries standardisées par peuplement choisi sur des sites jugés homogènes au plan des conditions géo-écologiques en vue de les comparer et d'en tirer une interprétation des différences interstationnelles. Puis, le travail a été reproduit, en utilisant les chronologies standardisées pour chacun des arbres au sein de chaque site pour évaluer la variabilité intrastationnelle. Enfin, les facteurs géo-écologiques relatifs à chacun des sites ont été testés, puis les variables rattachées aux individus afin de déterminer ceux et celles qui influencent le plus la réponse des arbres au climat aux deux échelles. Les résultats ont dévoilé que les milieux forestiers ouverts, composés de jeunes individus (< 100 ans), étaient ceux qui répondaient le plus significativement aux températures et à la quantité d'eau susceptible d'être perdue vers l'atmosphère par le biais du sol (évaporation) et des plantes (transpiration). Les milieux fermés, qui sont composés d'arbres plus âgés, répondent significativement à l'abondance de la neige et à la quantité de pluie. Le nombre de marcottes pourrait avoir une influence sur la réponse des arbres aux températures maximales et minimales et à la perte d'eau du sol et de la végétation. De plus, les fonctions de réponse aux paramètres climatiques de la croissance radiale des arbres individuels indiquent que les arbres vivant sous des conditions jugées homogènes (couvert forestier, pente et profondeur de sol), ne répondent pas tous significativement au climat. Le biotope semble considérablement influencer la capacité de l'arbre à répondre au climat par ses cernes. À la lumière de ces résultats, il semble judicieux d'utiliser, d'une part, les milieux forestiers ouverts pour reconstituer les températures et, d'autre part, les milieux fermés pour reconstituer les précipitations sous forme liquide et solide.

Mots-clés : Dendrochronologie, climat, variables géo-écologiques, couvert forestier, profondeur de sol, pente, forêt boréale, épinette noire, Baie de James.

ABSTRACT

The objective of study was to discriminate the geoecological variables that contribute to climate recording in black spruce tree-rings. Tree-rings series were obtained from 12 populations of black spruce sampled within the hydroelectric complex of La Grande River in the James Bay area. Sites were initially selected to test the stand response to climate according to three factors: relative density of the forest cover (open, mid-density, or closed), average slope of the site (none, gentle or steep), and soil thickness (thick or thin). Then, some geoecological variables specific to trees were chosen to test the response of individual trees to climate with relation: to tree age, percentage of dead branches, microtopography, crown projection over the ground, stem height, circumference and number of layers. Response functions were calculated by using two sets of variables: the annual rings characteristics and the monthly climate variables. Such functions were calculated in order to perform inter-stand comparisons and within every stands to estimate inter-tree variability. A particular attention was paid to site-specific, tree-specific geoecological factors in order to detect which variables most influenced the response of trees to climate. Results revealed that opened forest environments, composed of young individuals (< 100 years), responded most significantly to temperature and water lost to the atmosphere by soil (evaporation) and plants (evapotranspiration). Stands including old trees responded significantly to snow depth and rainfalls. Results highlight that the number of layers could influence the response of trees to the maximum and minimum temperatures and to water loss by the soil and the vegetation. Moreover, the response functions of radial growth of individual trees to climatic variables showed that the living trees under homogeneous conditions (forest cover, slope, and soil depth), do not all significantly respond to climate. The biotope seems to influence considerably the capacity of trees to respond to climate. In light of these results, it seems advisable to use open forest environments for temperature reconstructions, and closed forests for liquid or solid precipitation reconstructions.

Key words: Dendrochronology, climate, geoecological variables, stand relative density, soil depth, slope, boreal forest, black spruce, James Bay.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	III
AVERTISSEMENT	V
RÉSUMÉ.....	VII
ABSTRACT	IX
INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE I — LOCALISATION ET DESCRIPTION DE LA REGION D’ETUDE.....	5
1.1 Territoire d’étude	5
1.2 Géologie et géomorphologie	6
1.3 Végétation.....	7
1.4 Climat	8
CHAPITRE II — METHODES	11
2.1 Sélection des sites et échantillonnage des arbres.....	11
2.2 Traitement des échantillons	15
2.2.1 Mesure et interdatation des sections d’arbres	15
2.2.2 Accroissement en surface terrière	15
2.3 Traitement des données	16
2.3.1 Principe de la standardisation	16
2.3.2 Principe des fonctions de réponse.....	18
2.3.3 Analyse multivariée	20
CHAPITRE III — RESULTATS.....	23
3.1 Structure des peuplements forestiers	23
3.2 Caractéristiques des sols.....	26
3.3 Standardisation des dendroséries.....	28
3.4 Productivité des sites	31
3.5 Relation entre la croissance radiale moyenne par site et le climat	33
3.5.1 Températures.....	33
3.5.2 Précipitations.....	34
3.6 Relation entre la croissance radiale des arbres individuels et le climat.....	36
3.6.1 Températures.....	36
3.6.2 Précipitations.....	37

3.7 Identification des variables géo-écologiques.....	40
3.7.1 À l'échelle des sites	40
3.7.2 À l'échelle des arbres.....	40
CHAPITRE IV — DISCUSSION.....	43
4.1 Réponses des arbres au climat à l'échelle des sites	43
4.2 Réponses des individus au climat à l'échelle des arbres	46
4.3 Facteurs géo-écologiques à l'échelle des sites	46
4.4 Variables géo-écologiques à l'échelle des arbres	47
CONCLUSION	49
REFERENCES CITEES	51

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Caractéristiques des sites d'échantillonnage.....	12
Tableau 2 : Caractéristiques des pessières.	24
Tableau 3 : Caractéristiques des séries dendrochronologiques des sites.	29
Tableau 4 : Fonctions de réponse réalisées sur les paramètres climatiques et la croissance radiale moyenne des sites.	35
Tableau 5 : Facteurs géo-écologiques susceptibles d'influencer les réponses des arbres au climat à l'échelle des sites.	41
Tableau 6 : Variables géo-écologiques susceptibles d'influencer les réponses des arbres au climat.	42

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Climatogramme de la station météorologique de La Grande Rivière.....	9
Figure 2 : Sommes mensuelles cumulées des degrés jours supérieurs à 5°C et évapotranspiration durant la période de croissance.....	10
Figure 3 : Localisation des 12 sites d'échantillonnage situés dans le Haut-Boréal près des réservoirs LG4 et Laforge 1 et des deux stations météorologiques Nitchequon et Wabush Lake.	13
Figure 4 : Description du profil dans un sol profond de type brunisol, site 38.	26
Figure 5 : Profil de sol de 11 des 12 sites.	27
Figure 6 : Épaisseurs cumulées et pH moyens des couches organiques (L, F et H) pour chacun des sites.....	27
Figure 7 : Chronologies indicées par site des séries individuelles standardisées (Méthode LOESS 0.4).....	30
Figure 8 : Accroissement en surface terrière à 50 ans par site.....	31
Figure 9 : Relations entre la croissance radiale individuelle et les températures.	38
Figure 10 : Relations entre la croissance radiale individuelle et les précipitations.	39

LISTE DES ABREVIATIONS

ACP : Analyse en Composantes Principales

ACR : Analyse Canonique de Redondance

TMoym : Température moyenne mensuelle

TMaxm : Température maximale mensuelle

TMinm : Température minimale mensuelle

DJC : Degrés-jours de croissance

BAI : Basal Area Increment

ETP : Évapotranspiration

LFH : Litière, Fibrique, Humique

Introduction

L'impact du changement climatique sur les ressources en eau est un enjeu mondial qui marquera le XXI^e siècle. Les simulations climatiques projettent une hausse des précipitations de l'ordre de 10 à 20 % pour le Nord du Québec avec un scénario de doublement du CO₂ atmosphérique (Houghton et *al.*, 2001). Ceci peut représenter une bonne nouvelle pour la production hydroélectrique, mais on craint les effets des événements extrêmes dont la fréquence et l'amplitude seront amplifiées. Toutefois, la variabilité que présentent les registres instrumentaux depuis quatre décennies ne permet pas de dessiner la tendance à long terme. En effet, après une période prolongée de hautes eaux qui a marqué les décennies 1960 et 1970, depuis le milieu des années 1980, les apports en eau sont inférieurs aux attentes. Pour situer ces variations dans un contexte historique dépassant la période couverte par les registres instrumentaux, il faut recourir à des méthodes indirectes. Dans cette perspective, les études portant sur les conditions climatiques et hydrologiques des siècles passés sont de grand intérêt pour la gestion des ressources et l'adaptation au changement. Elles s'attardent tant à la variabilité naturelle des apports, qu'aux conditions climatiques qui les favorisent (Environnement Canada, 2011; Ressources naturelles Canada, 2011).

Parmi les méthodes indirectes qui permettent d'allonger les séries dans le temps et combler les vides géographiques entre les stations instrumentales, la dendrochronologie offre une des meilleures résolutions. Il s'agit d'une méthode de datation basée sur l'analyse des anneaux (cernes) annuels de croissance des arbres (Fritts, 1976). Elle utilise les caractéristiques des cernes comme leur épaisseur pour indiquer les conditions climatiques (comme par exemple; les précipitations et les températures) qui ont prévalu lors de leur formation. La dendrochronologie offre la possibilité, d'une part, de dater les cernes de croissance à l'année près et, d'autre part, d'étudier les variations interannuelles du climat. Cependant, le climat n'est pas le seul facteur qui influence la croissance. Les conditions de sol, le drainage et la compétition des arbres pour les ressources ont aussi une influence. Mais ces facteurs dits « géo-écologiques » influencent-ils la réponse des arbres au climat ? La présente étude a pour thème l'examen de l'influence des conditions du milieu de croissance sur l'enregistrement dendroclimatique.

Dans le secteur des grands réservoirs hydroélectriques du Moyen-Nord du Québec, c'est l'épinette noire qui domine la plupart des environnements forestiers. Elle est l'espèce dominante d'ailleurs dans l'ensemble de la forêt boréale nord-américaine (Lamhamedi et Bernier., 1994). Son aire de répartition inclut la majeure partie du Canada et des États-Unis nordiques, où elle se développe sur une large variété de terres minérales et végétales (Heinselman, 1957). Cette espèce a une aptitude particulière à se développer dans des conditions indigentes en éléments nutritifs, et par ce biais, elle est une espèce très représentée sur les sols pauvres en nutriments. Selon Apps et *al.*, (1993), le changement climatique influence la croissance des arbres en forêt boréale en modifiant les facteurs environnementaux et de ce fait leur activité physiologique. La croissance des arbres et la dynamique des forêts sont également affectées par des facteurs autres que le climat, tels que la disponibilité de l'eau du sol et les éléments nutritifs (Duchesne et Ouimet., 2008). Les changements climatiques conduisent à des modifications du cycle de l'eau au sein même des écosystèmes forestiers. Malgré le fait que l'épinette noire domine la forêt boréale et qu'elle est susceptible d'être sensible au changement climatique, elle n'a que très peu été utilisée en dendroclimatologie (Payette et Filion., 2010; Wang et *al.*, 2002 ; Tremblay et Bégin, 2000), elle a tout de même permis de produire quelques reconstitutions climatiques (Wang et *al.*, 2001; Ali et *al.*, 2009; Boreux et *al.*, 2009; Drobyshev et *al.*, 2010; Huang et *al.*, 2010). Il s'agit d'une espèce à large spectre de tolérance. Elle est euritherme, eurhygrique et eurhydrique, c'est-à-dire à large spectre de tolérance aux températures, à l'humidité de l'air et à l'humidité du sol, respectivement. De plus, elle réagit non pas à un seul facteur géo-écologique, mais à une combinaison qui détermine des ambiances toujours favorables à sa croissance, mais à des degrés variant dans l'espace selon les conditions locales. Par exemple, on peut postuler que placée dans des conditions de sol saturé en eau, sous des conditions sèches persistantes, l'épinette serait avantagée à l'instar de ses congénères des milieux secs.

Bien que la croissance des arbres puisse être influencée par une large variété de facteurs biotiques et abiotiques, il est établi que le climat et l'état du sol déterminent la composition des espèces et la croissance des écosystèmes forestiers (Oberhuber, 1999). Les dispositifs topographiques du paysage, tels que l'orientation de la pente, créent des différences microclimatiques (Kujansuu et *al.*, 2006). Comme l'on souligné plusieurs auteurs (Sheng Du et *al.*, 2007 ; Tessier et *al.*, 1997 ; Peterson et Peterson, 1994 ; Meiners et *al.*, 1984), la topographie semble être un des facteurs environnementaux les plus significatifs qui affectent la réponse des arbres au climat pouvant-être attribué aux effets de microsites sur la disponibilité de l'eau. Par exemple, le drainage peut être très différent d'un endroit à un autre

puisque que celui-ci dépend d'une part; des apports en eau tout au long de l'année; et d'autre part de la topographie locale qui influence l'écoulement de l'eau ou son stockage. Le drainage dépend principalement du type et de la profondeur du sol qui peut varier considérablement en fonction de la position topographique, ainsi qu'en fonction de la texture et de la structure du sol (Day, 1947). Les propriétés hydrauliques des sols forestiers, dépendent notamment du type et de l'âge de la forêt (Heiskanen et Makitalo, 2002), tandis que la variabilité saisonnière des propriétés hydrauliques du sol est la plupart du temps rapportée pour les sols agricoles (Logsdon and Jaynes, 1996 ; Angulo-Jaramillo et *al.*, 1997), et est peu connu au sujet de la variabilité saisonnière des propriétés hydrologiques dans les sols de forêts (Buczko et Bens Hüttil, 2006). Selon Buczko et Bens Hüttil (2006), la capacité de rétention d'eau du sol et les propriétés hydrologiques dans les écosystèmes forestiers sont à considérer, puisqu'elles varient dans le temps en fonction des saisons par exemple, mais aussi en fonction de la couverture forestière et selon le stade de développement des peuplements forestiers. La couverture du sol par la ou les couronnes des arbres révèle une importante variabilité au sein d'un même site. Selon l'étude réalisée par Costa et *al.* (2008), les arbres vont être sensibles aux caractéristiques des formations géologiques, au type de sol, à la pente et au drainage. Le développement de la couronne se fait en fonction de l'environnement et de la plasticité de l'arbre, le rendant apte à maximiser la structure de la canopée et principalement la photosynthèse (Getzin et Wiegand, 2007). Duchesne et Ouimet, (2008) ont montré que la composition des espèces d'arbres est associée à l'âge des peuplements, à la texture du sol, à la température de l'air et au régime des précipitations. À noter que les feux en forêt boréale jouent un rôle important dans la dynamique forestière et plus précisément dans la régénération des espèces en fonction de la fréquence, de la taille, de l'intensité et du caractère saisonnier des incendies. Les feux sont en grande partie gouvernés par les précipitations, les caractéristiques du sol, la structure de la forêt et sa composition.

Cette étude a été menée avec l'objectif d'étudier les variables géo-écologiques qui conditionnent la croissance des arbres et, par conséquent, qui peuvent avoir une influence sur l'enregistrement du climat par les arbres. De ce fait, on postule que sous certaines conditions biotiques et abiotiques, l'épinette serait plus sensible à certains paramètres climatiques. Dans cette perspective, l'identification des variables physiques et écologiques qui conditionnent la croissance de l'épinette devrait aider à la collecte des données futures en dendrochronologie. De plus, les études visant à la connaissance des conditions climatiques des siècles passés, dans l'objectif d'estimer à plus long terme l'évolution probable du climat, seront mieux

orientées. Cette étude a été réalisée le long du complexe hydroélectrique de La Grande Rivière situé dans la région de la baie de James.

Deux ensembles principaux de facteurs sont susceptibles d'affecter la croissance des arbres et d'influer sur leur réponse au climat : les conditions édaphiques et les conditions écologiques. Les premières se définissent par le substrat (chimie, texture et structure du sol, épaisseur du dépôt, pente, drainage) et les secondes par l'arbre lui-même (son âge, sa taille, sa forme, son état de santé, son architecture, son biotope) et par le peuplement (facteurs relatifs à la compétition, rétablissement post perturbation).

Dans la perspective de clarifier les conditions géo-écologiques qui peuvent influencer la sensibilité de l'épinette noire au climat, cette étude propose deux échelles de perception : la station écologique déterminée par un écotype forestier occupant un site aux conditions jugées homogènes et le biotope occupé par des arbres individuels. Ces deux échelles orienteront l'étude de la variabilité interstationnelle et interindividuelle de la réponse des arbres au climat. L'hypothèse forte que sous-tend cette étude est que 1) des peuplements d'une même espèce arborescente, placés sous des conditions géo-écologiques différentes, auront une réponse différente au climat (ex : sensibilité variable à des conditions thermique ou d'humidité définies); 2) des arbres ayant un même statut écologique et placés dans les mêmes conditions auront individuellement la même réponse aux conditions climatiques (cela éliminerait d'emblée des facteurs que ne peut percevoir le dendrochronologue, comme les facteurs génétiques par exemple).

CHAPITRE I — Localisation et description de la région d'étude

1.1 Territoire d'étude

Le terrain d'étude se situe dans la région de la baie de James dans le Moyen Nord du Québec. Cette région est aussi appelée le Haut-Boréal. Elle est caractérisée aujourd'hui par un paysage coniférien fragmenté par les incendies forestiers et dominé par le complexe hydroélectrique La Grande (du nom de la Grande Rivière). Les travaux ont été concentrés dans la région médiane du complexe La Grande, soit près des réservoirs LG4 et Laforge 1, le long de la route Transtaïga qui longe la rive sud des réservoirs au 54^e parallèle.

Les arbres ont été récoltés de part et d'autre de La Grande Rivière qui alimente le réservoir LG4. Nous avons choisi cette région, car elle permettait de regrouper les principales combinaisons de facteurs géo-écologiques utilisées pour la sélection des sites. La région est formée d'un plateau composé de collines de faible altitude qui façonnent le relief. Le relief, caractérisé par des collines, est tapissé de dépôts glaciaires d'épaisseur variable et l'ensemble comprend suffisamment d'hétérogénéité spatiale pour permettre l'existence de conditions édaphiques variées, un premier critère guidant la vérification de l'hypothèse qui sous-tend cette étude. L'agencement des dépôts de till, et le relief influencent la profondeur des sols. S'ajoutent les pentes qui influencent le circuit de l'eau, donc le drainage. Le deuxième ensemble de facteurs à considérer est l'écologie des populations forestières en place. La région d'étude a été choisie parce qu'elle comporte des forêts relativement âgées en comparaison à celles situées plus en aval du complexe La Grande. En effet, les feux sont moins fréquents dans cette région d'altitude que vers la côte et on y trouve une grande variété de densités forestières.

1.2 Géologie et géomorphologie

La région de la baie de James fait partie de l'ensemble physiographique du Bouclier canadien qui se présente sous la forme d'une pénéplaine d'âge précambrien (environ 2,5 milliards d'années). Le socle est formé de roches fortement métamorphisées et dont le relief marqué de collines isodiamétriques est incisé de grandes vallées structurales d'orientation est-ouest qui soulignent aujourd'hui l'orientation du réseau hydrographique. Complètement englacée à plusieurs reprises au Quaternaire, la région porte aussi les traces des avancées glaciaires par des formes d'érosion (drumlins, moraines de Rogan, vallées de surcreusement, et localement par des roches moutonnées marquées de stries, de broutures et de cannelures), et des formes de retrait glaciaire (complexes terminaux de kames et kettles, eskers, moraines frontales, moraines de De Geer). L'invasion marine de Tyrrell, par suite de l'enfoncement isostatique et du retrait glaciaire, a aussi marqué le paysage entre 8000 et 7000 ans avant l'actuel. On trouve des deltas perchés, des terrasses marines, des champs de blocs côtiers et des plages soulevées et de vastes régions couvertes de limons marins qui sont aujourd'hui des terres mal drainées couvertes de tourbières. La limite marine (altitude : 290 m) se trouve dans le secteur de LG3, soit à plus de 200 km de la côte (Hardy, 1976). Au-delà de cette limite, le flanc des collines non délavées par la mer est tapissé d'un till lâche bien drainé. D'ailleurs, c'est en amont de cette limite marine que l'on retrouve les sites d'échantillonnage. Le paysage devient plus accidenté à l'amont du complexe La Grande; les reliefs y étant plus escarpés qu'à l'aval. Le relief et la nature des dépôts ont une grande influence sur la répartition des écosystèmes. Les glaciers ont eu un effet considérable sur la composition des sols puisqu'ils ont laissé derrière eux des dépôts massifs de till à certains endroits. L'épaisseur des sols dans cette région va donc varier en fonction de celle des dépôts édictée étroitement par la topographie locale. Aujourd'hui, le drainage dépend essentiellement de la composition du sol et de son épaisseur, du type de végétation, ainsi que du microrelief qui influence l'écoulement de l'eau. Dans les secteurs où le relief est plat, on retrouve des terres humides, généralement des lacs et des tourbières où l'eau s'échappe difficilement. Après que les glaciers se soient retirés, la pédogénèse est intervenue et a transformé progressivement la surface des dépôts d'origine par l'intermédiaire de processus physiques, chimiques et biologiques, menant à la différenciation des sols. Les sols podzoliques (des brunisols selon Agriculture et Agroalimentaire Canada, 2010) dominent les dépôts bien drainés de la région (milieux oxydants). Il existe des gleysols dans les dépôts mal drainés en raison du confinement de l'eau

(milieux réducteurs) et de la texture du dépôt d'origine, mais ce sont surtout des sites dominés par des sols organiques.

1.3 Végétation

Par sa superficie, la forêt coniférienne boréale constitue de loin la principale zone de végétation de l'Amérique du Nord et elle est certainement l'une des plus étendues du globe, couvrant à elle seule environ 15 millions de km², soit un peu plus de 10 % de la surface terrestre (Payette et Rochefort., 2001). Elle est composée de trois sous-zones (forêt fermée, forêt ouverte et toundra forestière). Les forêts ouvertes représentées par des pessières à lichens sont généralement confinées aux sites les plus secs dans la zone de la forêt fermée (Sirois, 1996). D'autres espèces arborescentes telles que le pin gris (*Pinus banksiana*), le mélèze laricin (*Larix laricina*) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) occupent le territoire. Les forêts ouvertes occupent les milieux bien drainés. Ils sont généralement couverts d'une strate lichénique composée surtout de cladines (*Cadina stellaris*, *C. mitis*, *C. rangiferina*), ainsi que d'éricacées (*Rhododendron groenlandicum*, *Vaccinium* sp, *Kalmia*, sp., *Chamaedaphne calyculata*). La pessière à épinette noire et à lichens est certainement le type forestier dominant de la forêt ouverte située au nord de la forêt fermée (Payette, 1992; Sirois, 1996). Selon Payette et Rochefort (2001), le couvert forestier de ce type de forêt varie entre 25 % et 40 %. Les forêts fermées, par ailleurs, sont composées de mousses hypnacées (ex : *Dicranum*, *Pleurozium* et *Polytrichum*) et de sphaignes de milieux relativement bien drainés. On les retrouve de façon disparate dans la forêt ouverte de la baie de James et sont généralement composées d'une strate dominante composée de vieux arbres.

D'autre part, la dynamique de la forêt boréale est régie par de fréquents incendies. Ces feux représentent une des perturbations de grande ampleur et permettent à la forêt de se régénérer par graine. Leur incidence est manifeste dans les pessières et les pinèdes où la période de rotation peut varier entre 60 et 250 ans (Cogbill, 1985; Bergeron, 1991; Despons et Payette, 1992; Sirois, 1996). C'est aussi dans cette région que l'on retrouve le plus grand nombre de tourbières au Québec. Enfin, le climat de la forêt ouverte est beaucoup plus rigoureux et moins humide que celui de la forêt fermée (Payette et Rochefort, 2001).

1.4 Climat

La zone boréale est dans la ceinture micro-thermale humide de climat attribuable à la classification de Koeppen-Geiger (Price et *al.*, 1997). La température moyenne annuelle est voisine de -3 °C. Les températures sont en dessous du seuil de 5 °C du mois d'octobre au mois de mai. Au cours du mois de mai, les températures vont progressivement passer ce seuil et les processus biologiques vont se déclencher. La Figure 1 montre le profil des températures et des précipitations mensuelles sur la période (1976-2002) pour la station météorologique de la rivière La Grande. Selon Deslauriers et *al.* (2003), la formation du bois initial chez les conifères se déroule à peu près sur un mois entre juin et juillet (forêt boréale, Québec). La majeure partie du cerne (70%) est alors formée. La moyenne de la somme cumulée des degrés jours supérieure à 5 °C (Degrés jours de croissance : DJC) au cours de la période de croissance est d'approximativement 1400 (Figure 2). À partir d'août, la croissance ralentit et au mois de septembre elle cesse progressivement. Les températures des mois de décembre, janvier et février oscillent entre -15 et -25 °C.

La moyenne annuelle de la somme cumulée des précipitations est d'environ 700 millimètres. Les précipitations sous forme de neige représentent approximativement 300 millimètres et sont relativement importantes aux mois d'octobre, novembre et décembre et peu durant les mois de janvier, février, mars et avril. Quant aux précipitations liquides, elles se produisent généralement à partir du mois de mai jusqu'en septembre. Elles sont assez abondantes durant l'été, de l'ordre de 320 millimètres ; cela représente plus de la moitié des précipitations annuelles. L'évapotranspiration totale durant la période de croissance avoisine les 365 millimètres.

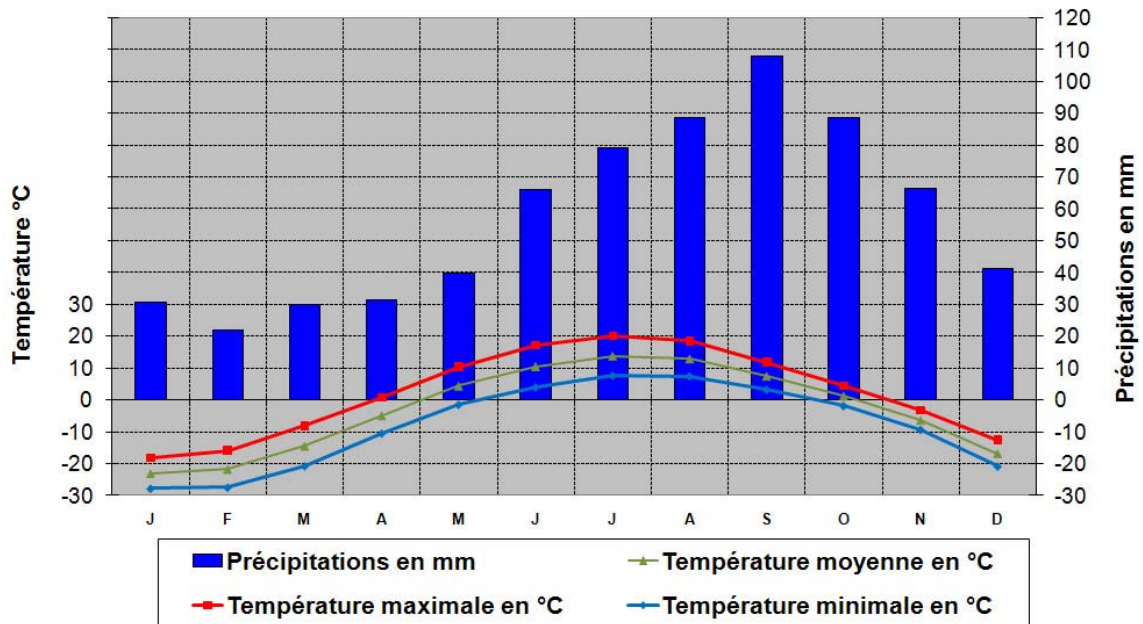


Figure 1 : Climatogramme de la station météorologique de La Grande Rivière.

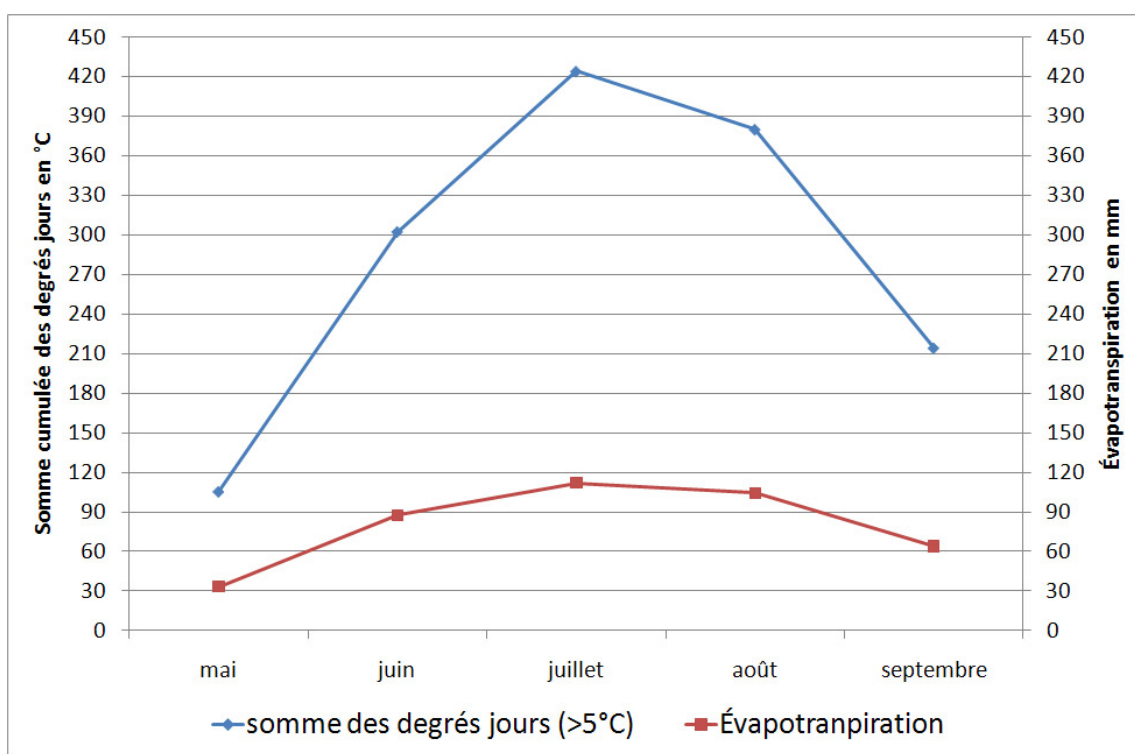


Figure 2 : Sommes mensuelles cumulées des degrés jours supérieurs à 5°C et évapotranspiration durant la période de croissance.

CHAPITRE II – Méthodes

2.1 Sélection des sites et échantillonnage des arbres

Dans l'objectif de mieux comprendre les variables géo-écologiques qui influencent l'enregistrement du climat par l'épinette noire, le choix des sites est basé sur la combinaison de descripteurs des conditions édaphiques et du statut écologique des peuplements d'épinettes.

Le drainage est le facteur édaphique qui nous est apparu le plus important. En effet, dans des conditions topographiques homogènes et sur un même dépôt, c'est le drainage qui influence la chimie des sols. L'écoulement de l'eau est gouverné, d'une part, par les apports en eau pendant les saisons et, d'autre part, par la profondeur, la texture, la structure du sol et la composition du couvert végétal. Le drainage influence à son tour le pH du sol car l'eau est un agent de transport des ions facilement lessivables contenus dans le sol. De plus, le pH est régi par le CO₂ et les acides humiques présents dans le sol et leurs concentrations sont influencées par la matière organique qui dépend étroitement de l'âge des peuplements forestiers. Pour décrire le drainage, nous avons utilisé deux variables physiques, soit l'épaisseur du sol (épais et mince) et la pente (forte, faible et nulle).

La majorité des peuplements d'épinettes étudiés forment des populations équiennes dont les plus âgées ont produit des marcottes quand les arbres ont atteint leur maturité reproductive une cinquantaine d'années après l'incendie. Les peuplements gagnent alors en densité, dans la mesure où le milieu ne présente pas de carence ou de limitation réduisant la production de graines. La densité du couvert forestier (fermé et ouvert) nous a semblé un descripteur simple du statut du peuplement reflétant l'ensemble des processus successionnels ayant suivi l'incendie et ayant marqué l'historique du peuplement. On a donc trois variables exprimant les facteurs de site et de population qu'on utilise ici dans leur plus simple expression.

Le croisement des trois facteurs « Épaisseur du dépôt, Pente et Densité du couvert » a servi à déterminer 12 sites (Tableau 1), bien qu'une seule combinaison ne se soit pas présentée dans l'aire d'échantillonnage (pente nulle, sol mince et milieu fermé). Pour classer les pentes, on a considéré trois échelles différentes : nulle (0°), faible (entre 1 et 14°) et forte (supérieure à 15°). La fermeture de la voûte forestière a été estimée au sol ce qui a permis de distinguer les milieux ouverts, des milieux fermés. Plus précisément, la distinction entre les environnements ouverts et fermés s'est fait en fonction du pourcentage de recouvrement au sol par les couronnes des arbres; milieux ouverts < 30% et milieux fermés > 31%. De ce fait, la forte densité de tiges par quadrats ne signifie pas nécessaire que l'environnement forestier soit considéré fermé. Les sites (Figure 3) ont été répertoriés sur une distance d'approximativement 100 kilomètres (choix du premier site riverain de la route Transtaïga qui correspondait à une des combinaisons de facteurs). Les croisements de facteurs non exprimés ont été compensés par un choix de sites hors de la zone d'étude. De ce fait, les sites da1 et N1 ont été échantillonnés respectivement à 6 km et 110 km plus au sud de la route. Le site N1 est au lac Nitchequon à la tête de la Grande Rivière.

Tableau 1 : Caractéristiques des sites d'échantillonnage.

Sites	Nombre d'individus échantillonnés	Latitude	Longitude	Altitude	pente	Degré de pente (°)	Environnement forestier	Recouvrement au sol par la voûte forestière (%)	Épaisseur de sol	Drainage	Exposition
22	15	54.140042°	-71.597468°	455	Forte	16	Ouvert	25	mince	2	Sud
26	30	53.999974°	-71.921265°	500	Faible	8	Fermé	50	mince	3	Sud
263	15	53.998678°	-71.951249°	463	Faible	6	Ouvert	15	épais	2	Est
28	16	53.945458°	-72.216026°	511	Nulle		Ouvert	24	mince	3	
33	21	53.777095°	-72.953347°	406	Forte	21	Ouvert	19	épais	2	Sud-ouest
38	16	53.932567°	-72.275757°	461	Nulle		Ouvert	18	épais	2	
39	15	53.943413°	-72.222302°	510	Faible	8	Fermé	35	épais	4	Nord-est
41	30	53.923695°	-72.318715°	485	Nulle		Fermé	50	épais	6	
49	30	54.088769°	-71.706830°	458	Faible	10	Ouvert	19	mince	2	Sud-est
50	31	54.082080°	-71.722202°	469	Forte	18	Fermé	39	mince	3	Sud-ouest
da1	15	53.862221°	-72.412464°	529	Forte	29	Fermé	83	épais	5	Nord
N1	15	53.195778°	-70.898278°	529	Forte	20	Ouvert	22	épais	2	Nord

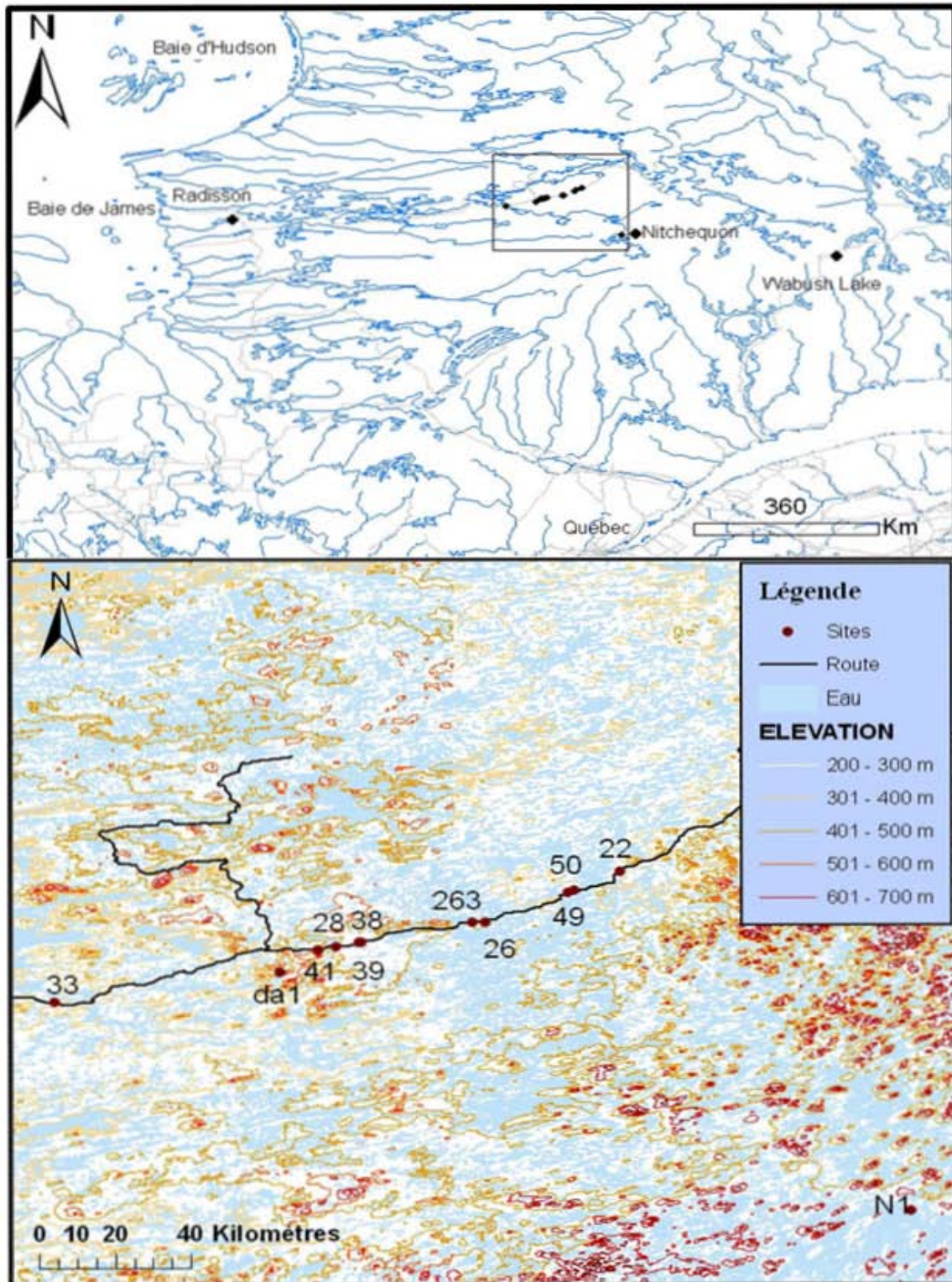


Figure 3 : Localisation des 12 sites d'échantillonnage situés dans le Haut-Boréal près des réservoirs LG4 et Laforge 1 et des deux stations météorologiques Nitchequon et Wabush Lake.

Dans le but de décrire chacun des sites, un quadrat a été délimité. Sa taille varie en fonction de la densité du couvert forestier, soit 15×15 m en milieu fermé et 30×30 m en milieu ouvert. Ces deux superficies ont été considérées dans le but de caractériser les milieux, et par conséquent un certain nombre d'informations ont été répertoriées et mesurées. Premièrement, un recensement, de toutes les tiges de plus d'un mètre présentes dans le quadrat, a été effectué et des mesures ont été réalisées sur les tiges (hauteur, diamètre, recouvrement au sol par la couronne). Deuxièmement, un inventaire floristique a été réalisé en prenant en compte la stratification de la végétation (strates muscinale, lichénique, arbustive et arborescente). Troisièmement, le drainage a été estimé, sur une échelle de 1 à 7, du mieux drainé au moins bien drainé (Agriculture et Agroalimentaire Canada, 2011). À l'intérieur de chaque site, un pédon (Staff, 1975) a été excavé jusqu'à l'horizon C. La profondeur des sols (profondeur de la surface de l'horizon C) a été mesurée. Les profils de sol ont été décrits sur place. Entre autres variables, l'épaisseur de la matière organique de surface (litière, fibrique et humique) est apparue comme une variable intéressante puisqu'elle variait d'un site à un autre. Enfin, nous avons prélevé environ 250 grammes de chaque horizon organique afin d'en mesurer le pH en laboratoire.

Les arbres échantillonnés n'ont pas été prélevés nécessairement dans le quadrat, mais dans toute la zone considérée comme homogène, selon les trois facteurs géo-écologiques utilisés pour discriminer les sites. Au sein des quadrats, il n'était pas toujours possible d'échantillonner le nombre d'arbres désirés, selon les critères de sélection décrits ci-dessous.

À chacun des sites, des arbres adultes ont été sélectionnés et échantillonnés en vue de l'analyse dendrochronologique. Sur un site jugé homogène quant aux trois principaux facteurs mentionnés ci-haut, la sélection des arbres se fait au hasard du premier venu (Stokes et Smiley., 1996) qui répond aux critères suivants : forme dressée de la tige sans anomalie visible, port symétrique, classe de taille reflétant la catégorie d'âge visée par l'échantillonnage, soit les dominants et les sous-dominants, individus isolés de leurs voisins pour minimiser les effets d'une possible compétition, biotope aux caractéristiques similaires d'un arbre à l'autre. Chacun des arbres choisis fait l'objet d'une description détaillée. On note le pourcentage de branches mortes, le diamètre de la projection de la couronne de l'arbre au sol, le nombre de marcottes produites par l'arbre, l'état de la réitération (Bégin et Fillion., 1999), la circonférence de la tige à hauteur de poitrine et la longueur totale de la tige. L'établissement des arbres a été daté plus tard en laboratoire. L'environnement immédiat de l'arbre a aussi été décrit, soit la microtopographie (plat, concave et convexe) et la végétation au sol (présence d'un tapis de mousses sous la couronne de l'arbre, arbustes, lichens).

Le nombre d'arbres échantillonnés par site varie en fonction des classes d'âge présentes au sein du peuplement. Plus précisément, dans certains sites où deux générations distinctes étaient présentes; ce sont 30 arbres au total qui ont été prélevés (15 par génération); alors que dans le cas où une seule génération était présente entre 15 et 20 arbres ont été récoltés. Rappelons que nous entendons par générations, la cohorte d'arbres établis par graine après feu et celle de ses marcottes apparus quand les arbres d'origine ont atteint leur maturité et se sont multipliés. Considérer deux classes d'âge répondait à un objectif : tester la réponse des arbres d'un même site au climat, en fonction de leur classe d'âge. Au final seulement deux sites avaient des classes d'âge bien distinctes; les sites 26 et 41.

Enfin, une coupe transversale a été prélevée sur chaque arbre à environ 60 cm du sol. Cette hauteur a été définie selon les deux raisons suivantes ; 1) définir un échantillonnage homogène chez tous les arbres et 2) faciliter l'exercice lors de l'abattage des arbres. Les arbres récoltés ont été mesurés à l'aide d'un ruban circonférentiel pour obtenir leur diamètre. De plus, la hauteur des arbres a été mesurée lorsqu'abattus au sol et chaque individu a été cartographié à l'aide d'un GPS.

2.2 Traitement des échantillons

2.2.1 Mesure et interdatation des sections d'arbres

Au total, 248 arbres ont été échantillonnés (Tableau 1). Les coupes transversales ont d'abord été séchées à l'air libre, puis poncées finement (papier émeri de 400 μm). Les cernes de croissance ont été dénombrés et mesurés sur trois rayons différents, évitant les séquences de bois de réaction à l'aide d'un micromètre d'une précision de 0,01 mm (Velmex Inc., Bloomfield, N.Y.) sous une loupe binoculaire (max 40 X). L'objectif de mesurer les coupes transversales de bois sur trois rayons différents visait à obtenir une meilleure représentativité des mesures de largeur de cernes. L'interdatation a été réalisée au moyen du recoupement des séries de cernes pâles (Filion *et al.* 1986) et au moyen d'une analyse des séries de largeurs de cernes avec le programme COFECHA (Holmes, 1992).

2.2.2 Accroissement en surface terrière

Dans le but d'estimer la productivité des arbres selon les sites, les mesures de largeurs de cernes ont été transformées en accroissements en surface terrière (Basal Area Increment,

BAI). Les BAI ont été utilisées pour comparer des modèles de croissance entre des peuplements n'ayant pas le même âge cambial et n'ayant pas vécu sous les mêmes conditions physiques et écologiques.

$$\mathbf{BAI}_t = \pi \cdot (\mathbf{R}_t^2 - \mathbf{R}_{t-1}^2)$$

où R est le rayon mesuré de l'arbre et t l'année du premier cerne (Duchesne et *al.*, 2003).

Le BAI permet de modéliser la croissance parce qu'il fournit une quantification précise de la production de bois due au diamètre toujours croissant d'un arbre (Rubino et McCarthy, 2000). Le BAI utilise une fonction sigmoïde qui permet d'apprécier la croissance d'une forêt. En effet, la courbe de BAI grimpe rapidement entre les stades juvénile et mature, puis se stabilise lorsque les arbres ont atteint la canopée, pour ensuite redescendre lorsque les arbres dépérissent. Cette tendance peut être liée à une augmentation croissante de la couverture par la couronne pendant le stade juvénile, à un volume constant du couvert forestier pendant le stade mature ou à un déclin physiologique pendant le stade sénescence (Spiecker et *al.*, 1996). Ainsi, le BAI semble être une meilleure mesure que la largeur brute des cernes pour exprimer la vigueur et la santé des individus, comme proposé par plusieurs auteurs (Phipps, 1984; Phipps et Whitton, 1988; LeBlanc, 1990; Briffa et *al.*, 1998). Dans cette étude, l'accroissement en surface terrière a été calculé à 50 ans pour chacun des sites échantillonnés.

2.3 Traitement des données

2.3.1 Principe de la standardisation

Les arbres passent par différents stades de croissance tout au long de leur vie (juvénile, mature et sénescence). Tout d'abord, au stade juvénile un arbre élabore son architecture en construisant son appareil foliaire avant d'atteindre sa maturité reproductive. La croissance qui s'en suit est proportionnelle à sa capacité photosynthétique (Nicault et *al.*, 2010). Le stade mature intervient à partir du moment où l'arbre a établi toute sa masse foliaire. Dès lors, l'arbre entre dans la phase de maturité. Au fur et à mesure des années, la production de bois est répartie sur une surface plus grande et en des assises ligneuses de plus en plus minces. Comme l'a souligné Fritts (1976), tout écart par rapport à ce modèle biologique traduirait des variations de la croissance radiale sous l'influence de facteurs tels que le climat et la compétition entre les arbres (nutrition et ensoleillement). Aussi, les séries

dendrochronologiques doivent-elles faire l'objet d'une standardisation, un traitement préalable à leur analyse qui vise à minimiser les fluctuations de croissance liées aux stades de développement des arbres et qui peuvent brouiller les signaux d'origine environnementale (Nicault et *al.*, 2010).

Les facteurs environnementaux sont importants dans les études dendrochronologiques, mais ils n'expliquent pas toute la variabilité interannuelle de la largeur des cernes. Comme souligné par Fritts (1976), la productivité des sites, ainsi que les conditions locales et les modifications internes propres à l'arbre, comme par exemple l'âge et la taille, peuvent influencer la croissance secondaire. Pour comparer la croissance des arbres entre les différents sites, il faut réaliser une courbe de référence en utilisant plusieurs séries de cernes d'arbres dont on extrait la tendance liée présumément à l'âge (Fritts, 1976). La qualité de la standardisation des séries dendrochronologiques repose d'une part sur le choix de la méthode de calcul de la courbe de tendance théorique et d'autre part sur le choix de la méthode d'extraction de cette tendance par soustraction ou par division (Nicault et *al.*, 2010). Les méthodes d'extraction du signal sont de trois types selon Cook et Kairiukstis, (1990). Les méthodes déterministes et stochastiques sont classiques et elles ont été utilisées durant plusieurs décennies. Une nouvelle méthode, celle de l'âge cambial, a été récemment développée par Helema et *al.* (2004).

Le premier objectif de la standardisation est donc de transformer les largeurs de cernes mesurées en indices et ainsi d'uniformiser les variations de croissance au cours du temps, indépendamment des différences d'âge et des différences de croissance inter-arbres (Fritts, 1976). Pour traiter les données dendrochronologiques récoltées en Jamésie, nous avons utilisé une méthode par lissage, soit la régression locale. Aussi appelée fonction LOESS (Local Regression) (Cleveland, 1979), il s'agit d'une méthode d'analyse non paramétrique, c'est-à-dire qu'il n'existe pas d'hypothèse quant à la forme de la fonction de régression et au nombre de paramètres contenus dans la régression. Généralement, cette méthode est employée pour des forêts fermées ou caractérisées par de fortes perturbations (exemples : feux, compétition entre espèces). La régression locale que nous avons choisie est une méthode qui favorise les variations de hautes et de moyennes fréquences, selon la fenêtre de lissage que l'on décide d'adopter. Dans cette étude, un filtre de 0.4 a été utilisé pour indexer les données dendrochronologiques. Si le paramètre de lissage est trop faible, l'estimateur des paramètres manque de précision, car le voisinage est trop petit (Nicault et *al.*, 2010). Si au contraire le voisinage couvre l'ensemble des observations (paramètre de lissage = 1), on obtient alors la droite d'ajustement linéaire (modèle de régression simple) (Nicault et *al.*, 2010). Il est donc

souhaitable, afin de répondre à cette étude, de prendre un filtre qui permette de conserver les moyennes et hautes fréquences dans le but d'étudier les variations annuelles de croissance des arbres telles que ; le climat, la physiologie de l'espèce et les perturbations éventuelles. Tout d'abord, nous avons appliqué cette méthode par lissage pour les 231 arbres conservés après la vérification statistique (COFECHA). Ensuite, nous avons utilisé la moyenne standardisée des arbres, issus des mêmes conditions géo-écologiques pour obtenir la standardisation par site.

2.3.2 Principe des fonctions de réponse

Fritts, (1971) a présenté la définition de la fonction de réponse comme suit (traduction libre) : « elle est définie comme l'équation de calibration statistique exprimant les effets relatifs séparés de plusieurs facteurs climatiques sur l'épaisseur des cernes ». Selon Messaoudène et Tessier (1997), la modélisation de la croissance sur chaque série d'épaisseurs de cernes fait appel à la procédure ARMA (Auto Regressive Moving Average) (Box et Jenkins, 1970) adaptée à l'analyse dendrochronologique (Tessier, 1987; Guiot, 1990). Il s'agit d'une technique qui utilise les composantes principales des données climatiques comme variables explicatives, afin d'apprécier des valeurs de croissance de cernes. La chronologie maîtresse, construite à partir de la largeur des cernes, est considérée comme une variable dépendante. La réaction des arbres au climat se traduit par un certain degré de sensibilité (sensibilité moyenne SM et coefficient d'autocorrélation R_k), ainsi que par une réaction aux facteurs climatiques saisonniers (fonctions de réponse) (Richter & Eckstein, 1990). Pour un paramètre climatique et une espèce arborescente donnée, la fonction de corrélation avec le climat est constituée de la série de coefficients de corrélation linéaire entre les indices de croissance et les données climatiques mensuelles (Rolland et Schueller, 1995). Le calcul de la fonction de réponse fait appel à la procédure « Bootstrap » (Efron, 1979; Guiot, 1991). La variable dépendante et les variables explicatives sont tirées au sort n fois. Le n correspond au nombre d'années disponibles. Dans cette étude, le n est de 48 années. Pour chaque sous-échantillon, les coefficients de régression et la corrélation multiple sont calculés sur les observations aléatoirement choisies (quelques observations de l'ensemble de données initial sont employées à plusieurs reprises, tandis que d'autres sont omises) (Guiot, 1991). Dans le but de valider les corrélations, une vérification est effectuée sur les observations qui ont été omises lors du sous échantillonnage. Dans cette étude, nous avons effectué 500 répétitions permettant d'obtenir 500 coefficients de régression, 500 corrélations multiples et 500 corrélations indépendantes, comme proposé par Guiot (1991). Pour obtenir le

coefficient de fonction de réponse, on fait le rapport entre la corrélation moyenne pour chacune des variables et l'écart-type correspondant. La valeur obtenue donne l'importance de la relation et son signe. En définitive, plus la valeur d'un paramètre climatique est grande, plus le cerne est grand. Au contraire, quand un signe est négatif, il symbolise une relation inverse, plus la valeur d'un paramètre climatique est grande, plus le cerne est étroit.

Pour cette étude, nous avons retenu les coefficients au seuil de probabilité de 95% et les coefficients sont significatifs lorsque ceux-ci sont supérieurs à 0.85. Nous avons comparé les largeurs de cernes aux variables de climat en prenant la période d'octobre de l'année n-1 au mois de septembre de l'année de croissance (année n). Les fonctions de réponse ont été calculées à l'aide du logiciel Biondic qui utilise la plateforme R statistics (<http://cran.r-project.org>) conçue pour traiter des analyses statistiques d'indicateurs écologiques et paléoclimatologiques tels les pollens, les diatomées et les cernes de croissance des arbres.

Les données climatiques utilisées proviennent de deux stations météorologiques ([1] Wabush Lake : 52°56'23.67"N, 66°53'58.54"O, altitude 551 m et [2] Nitchequon : 53°11'41.19"N, 70°54'38.57"O, altitude 536 m) se situant respectivement à 400 et 100 kilomètres des sites. Les données climatiques de ces deux stations couvrent la période 1961-2008 et ont été moyennées sur ces 48 années. Les paramètres climatiques qui ont été retenues sont les températures mensuelles moyenne, maximale et minimale et les DJC, ainsi que les précipitations sous forme de neige (octobre-avril) et sous forme liquide (mai-septembre), et l'évapotranspiration. Les observations ont été réalisées sur les 12 mois de l'année n d'octobre (n-1) à septembre (n) pour les températures mensuelles moyenne, maximale et minimale. Les DJC ont été observés sur la période de mai à septembre. On a par ailleurs considéré les précipitations au cours de l'été (mai à septembre) et celles d'hiver équivalentes à l'épaisseur maximale de neige au sol (octobre [n -1]-avril n). L'évapotranspiration potentielle (ETP) a été calculée selon la formule de Thornthwaite (1948) sur la période de mai à septembre de l'année de croissance.

Ces paramètres ont été utilisés puisqu'ils expriment les conditions saisonnières du climat. De plus, ils jouent un rôle important dans certains mécanismes physiologiques de l'épinette noire. La température est un facteur limitant aux hautes latitudes (Jacoby et D'Arrigo, 1989; D'Arrigo *et al.*, 1992; Vaganov, 1996; Briffa *et al.*, 1998b). Plusieurs études (Kandelaki, 1979; Tranquillini, 1979; Schweingruber, 1996) ont montré que le déclenchement de l'activité cambiale dans les climats boréaux et tempérés est défini en grande partie par les températures. De plus, ces études montrent que pour que la croissance débute, il faut que le couvert de neige ait commencé à fondre et que le sol en surface soit dégelé. La fonte du

couvert de neige va dépendre d'une part des accumulations pendant l'hiver et, d'autre part, des températures printanières. Les températures de l'air et du sol, ainsi que la photopériode constitueraient un facteur déclencheur de l'activité cambiale au printemps (Rossi et *al.*, 2006; Vaganov et *al.*, 1999). Des températures basses pendant l'hiver peuvent endommager les racines et les aiguilles (Tranquillini, 1979) et par conséquent avoir des répercussions sur la croissance. Les précipitations au début de l'été ont un effet positif sur la croissance annuelle de l'épinette noire (Dang et Lieffers, 1989; Brooks et *al.*, 1998; Hofgaard et *al.*, 1999). Enfin, des températures clémentes au début de l'été ont un effet positif sur la croissance comme constaté par D'Arrigo et *al.* (1992) et Schweingruber et *al.* (1993).

2.3.3 Analyse multivariée

L'analyse multivariée ou analyse multidimensionnelle correspond à un ensemble de méthodes statistiques qui permettent l'analyse de tableaux de données issus de prélèvements, de relevés, de pièges (observations) où chaque élément issu d'un échantillonnage est représenté par plusieurs variables environnementales (exemple : les mesures de climat) qui permettront d'expliquer l'influence des variables observées sur d'autres à expliquer. Pour cette étude, deux méthodes d'analyse ont été utilisées : l'analyse en composantes principales (ACP) et l'analyse canonique de redondance (ACR). La première analyse (ACP) permet de résumer et de réduire la dimension de la matrice des variables (dans ce cas-ci les variables environnementales) qui influencent la largeur des cerne des arbres à l'échelle des sites, ainsi que par la largeur des cernes des arbres individuellement. De cette analyse, la première composante principale (PC1) et la deuxième (PC2) – expression de la réponse des arbres à l'échelle des sites et des arbres individuellement aux paramètres climatiques – ont été retenues dans l'objectif de les utiliser lors de l'analyse canonique de redondance. La deuxième analyse (ACR), nous a permis d'identifier les variables géo-écologiques en fonction de leur influence significative sur l'enregistrement du climat par les arbres à l'échelle des sites et à l'échelle des arbres pris individuellement. L'analyse en composantes principales est une méthode qui permet l'ordination d'objets décrits par des variables environnementales (Borcard, 2008). L'ACP permet de voir des similarités ou des oppositions entre des variables et ainsi, de mettre en évidence celles qui sont corrélées entre elles. Les analyses sont représentées par un graphique et les variables (observations) sont projetées de façon orthogonale sur un plan factoriel d'un cercle de rayon unitaire. L'interprétation des résultats se fait généralement sur les deux premiers axes factoriels, à condition que les deux premiers axes expriment la majeure

partie de la variance. En analyse canonique de redondance, le processus d'ordination est directement influencé par l'action d'un ensemble de variables explicatives; l'ordination cherche les axes qui sont exprimés le mieux possible par une combinaison linéaire des variables environnementales (Borcard, 2008).

CHAPITRE III — Résultats

3.1 Structure des peuplements forestiers

Les peuplements des sites da1, 26, 41, 39, 50, 28 sont les plus denses et ceux des sites 22, 263, 33 et 38 sont les moins denses (Tableau 2). Notons que le peuplement du site 49 est caractérisé comme un site ouvert et non comme un site fermé comme pourrait le suggérer la concentration importante de tiges et de marcottes répertoriées à l'hectare. En effet, les tiges présentes au sein de ce site ont une masse foliaire peu importante, ce qui fait que leur projection au sol en fait un milieu ouvert. Les peuplements des sites fermés et le peuplement du site 49 sont ceux qui ont le plus grand nombre de tiges supérieures à trois mètres de hauteur ainsi que le plus grand nombre de tiges inférieures à trois mètres. Plusieurs sites ouverts et fermés ont un pourcentage de marcottes assez élevé : ce pourcentage pour les sites 33, 263, 22, 49, 28, 41 et 26, oscille entre 28 % et 43 %. Il n'y a pas eu de dénombrement des tiges et des marcottes au site N1, car les arbres ont été échantillonnés antérieurement par une tierce personne.

Tableau 2 : Caractéristiques des pessières.

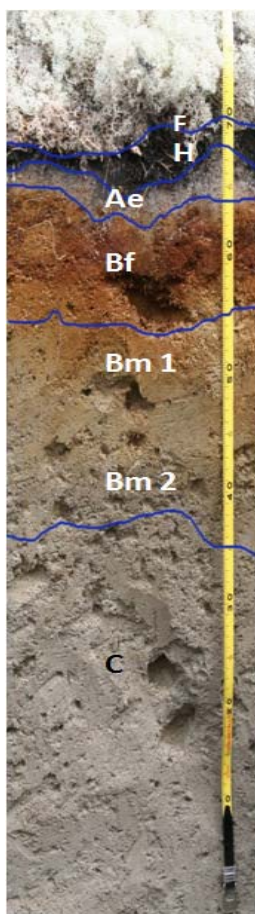
Sites	Type de milieu	Tiges > 3 m/ ha	Tiges < 3 m/ ha	Tiges/ ha (sans les marcottes)	Marcottes/ ha	Tiges totales/ ha	Marcottes/ tiges totales en %
38	Ouvert	422	122	544	33	578	6%
33	Ouvert	544	122	667	500	1167	43%
263	Ouvert	456	333	789	400	1189	34%
22	Ouvert	644	367	1011	500	1511	33%
da1	Fermé	1378	711	2089	89	2178	4%
28	Fermé	900	711	1611	611	2222	28%
50	Fermé	1733	489	2222	0	2222	0%
39	Fermé	2933	755	3689	667	4355	15%
49	Ouvert	2044	1144	3189	1289	4477	29%
41	Fermé	2000	1422	3422	2089	5511	38%
26	Fermé	3155	2755	5911	3689	9599	38%
N1	Ouvert	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Écart_type		983	759	1650	1108	2648	

La Figure 4 permet de voir l'agencement des horizons du sol et leurs épaisseurs (exemple du site 38). Les horizons organiques (fibrique et humique) ne sont pas très épais (4 cm). Il s'agit d'un sol sans litière organique, elle a probablement brûlé antérieurement. L'horizon humique, de couleur noirâtre, se rencontre dans les sols acides et son épaisseur varie en fonction des apports organiques et l'activité des décomposeurs. L'horizon Ae a une texture composée de sables fins et moyens et de limons, appauvris en oxydes de Fe. La structure est lâche et permet l'écoulement de l'eau et des éléments chimiques du sol vers les horizons sous-jacents. L'horizon Bf est composé de sables fins et partiellement de graviers et de cailloux, enrichis en matériau amorphe. La structure est indurée, provoquée par un mauvais drainage qui induit l'oxydation de l'Al et du Fe. L'horizon Bm se différencie en deux sous-horizons : Bm1 et Bm2. Le premier (Bm1) est influencé par l'horizon supérieur Ae, ce qui lui donne cet aspect jaunâtre, légèrement oxydé et compact. Le deuxième (Bm2), d'aspect clair, est composé de sables fins à moyens, légèrement limoneux qui permettent l'écoulement de l'eau. L'horizon C est gris clair et n'est pas influencé par les processus pédogénétiques. La texture est composée d'éléments fins (sables et limons) qui forment une structure compacte.

Les sites comportant les plus vieux peuplements, considérés comme des milieux fermés, sont ceux qui ont les horizons organiques les plus épais (LFH) (Figure 5), à l'exception du site 26. L'épaisseur cumulée des horizons organiques du site 49 apparaît comme un milieu fermé alors que celui-ci a été classé comme milieu ouvert. Cependant, il est probable qu'il y est des densités en L-F-H antérieures qui auraient pu être plus importantes. Si les horizons organiques au sol n'ont pas brûlé, lors de passages de feux, il peut y avoir une

inadéquation entre leur épaisseur et la densité du couvert végétal. Au fur des années, les débris organiques s'accumulent en surface avant d'être décomposés, ce qui explique l'épaisseur des horizons organiques chez ces vieux peuplements. Les formations ouvertes, sont le reflet de l'âge des peuplements et de la fréquence des feux de forêt. En effet, lors de leur passage, ces feux ont brûlé les horizons superficiels du sol. Après le passage du feu, toute une partie des éléments minéraux, ainsi que les métaux vont être libérés et lessivés progressivement dans le sol. Le pH mesuré sur les horizons organiques ne varie pas significativement entre les milieux ouverts et les milieux fermés (Figure 6). Il n'y a pas eu de description de profil de sol, d'échantillonnage de matière organique, de mesure de pH au sein du site N1 pour la raison citée préalablement.

3.2 Caractéristiques des sols



Profondeur	nomenclatures	Épaisseur des horizons	Description des horizons	Limites
0	Lychen			
	F	1 cm	Charbons	
	H	3 cm	Charbons	Limite abrupte
	Ae	7 cm	Structure: lâche présence de charbons Texture: sables fins à moyens, à limoneux	Limite abrupte et nette
	Bf	17 cm	Structure: légèrement polyhydrique Texture: sables fins, très oxydés, indurés par endroit, présence de graviers et de cailloux	Limite graduelle à nette
	Bm 1	29 cm	Structure: sol lâche, légèrement polyhydrique Texture: sables fins à moyens	Limite graduelle et diffuse
	Bm 2		Structure: friable Texture: présence de cailloux, sables fins à moyens légèrement limoneux, présence de graviers, légèrement oxydés	Limite graduelle
	C	41 cm	Structure: compacte, polyhydrique, subangulaire Texture: sables fins à limoneux avec graviers, présence de blocs.	
70				

Figure 4 : Description du profil dans un sol profond de type brunisol, site 38.

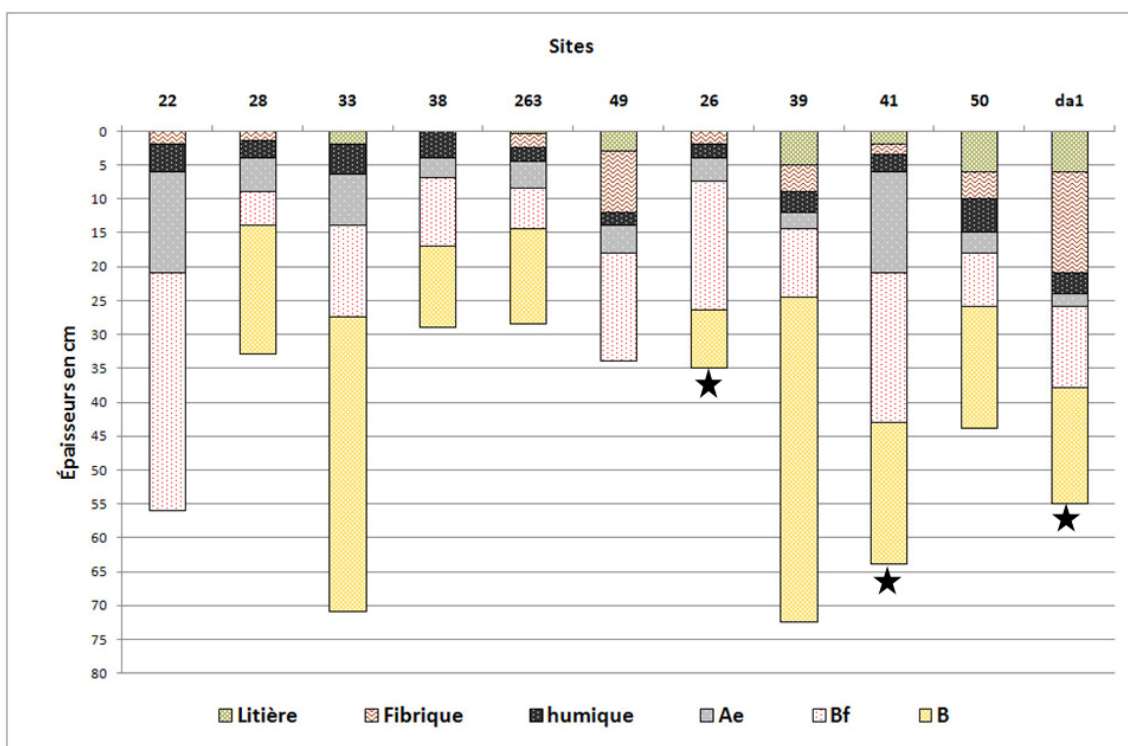


Figure 5 : Profil de sol de 11 des 12 sites. L'étoile indique l'épaisseur maximale de sol atteinte lors de l'échantillonnage.

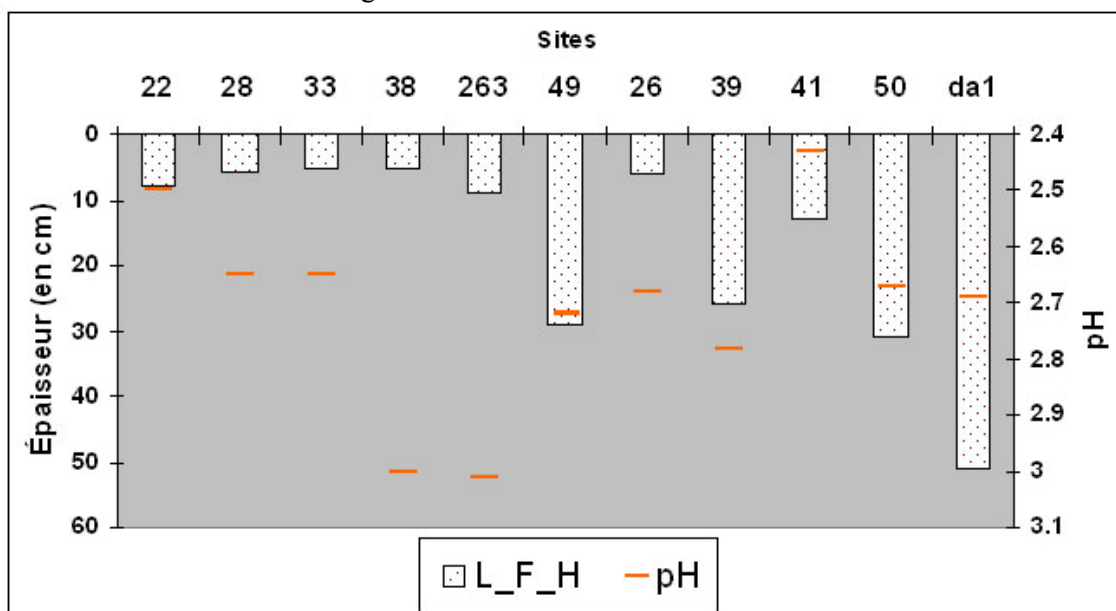


Figure 6 : Épaisseurs cumulées et pH moyens des couches organiques (L, F et H) pour chacun des sites.

3.3 Standardisation des dendroséries

Les chronologies couvrent la période écoulée depuis la deuxième moitié du XVIII^e siècle (Tableau 3). Les peuplements des sites da1, 50, 49, 26, N1, 28 et 41 ont un âge moyen supérieur à 100 ans alors que les peuplements 38, 33, 39, 22 et 263 ont un âge moyen inférieur à 100 ans. Les écarts-type ont été obtenus à partir de la moyenne par site des séries individuelles standardisées (largeur des cernes) et oscillent entre 0.12 et 0.22. Les résultats, exprimant la sensibilité moyenne entre deux épaisseurs annuelles successives, expriment peu le climat puisque les valeurs sont comprises entre 0.15 et 0.12. Le désaccord expliqué dans le premier vecteur, aussi appelé coefficient de GINI, mesure l'inégalité entre la largeur des cernes des arbres. Les résultats, issus du désaccord, montrent qu'il y a de grandes différences entre les séries standardisées par site puisque les pourcentages peuvent montrer jusqu'à 84 %. Ce sont les arbres du site 22 qui ont montré la plus grande différence entre les largeurs des cernes. Dans une moindre mesure, les arbres des sites 41, 26, 49 da1 et N1 montrent également des différences entre les largeurs des cernes.

La figure 7 montre les séries dendrochronologiques moyennes standardisées pour les douze sites étudiés. On remarque sur la période commune 1946-2008 que certains signaux d'origine environnementale se retrouvent dans la plupart des séries. En effet, on observe que la croissance radiale des arbres des milieux ouverts et fermés a été, d'une part, favorisée dans les années 1980 ainsi qu'au début du XX^e siècle et, d'autre part, défavorisée au début des années 1950 et les années 1990. De plus, les arbres des milieux ouverts semblent plus sensibles à la variabilité interannuelle au cours du XX^e siècle. Quant à eux, les arbres des milieux fermés montrent une grande variabilité interannuelle au XIX^e siècle comme suggéré sur les séries des sites da1, 50, 26 et également pour la série du site ouvert 49.

Tableau 3 : Caractéristiques des séries dendrochronologiques des sites.

Sites	Longueur de la Chronologie	Périodes analysées	Poids de l'échantillonnage	Nombre d'individus datés	Âge moyen	Écart-type	Sensibilité	Désaccord expliqué dans le premier vecteur (%)
28	1877-2008	1907-2008	16	15	103	0.144	0.130	0.268
38	1919-2008	1920-2008	16	16	81	0.152	0.130	0.260
41.1	1763-2008	1764-2008	30	12	152	0.223	0.158	0.537
41.2		1922-2008		14		0.139		0.134
26.1	1739-2008	1750-2008	30	12	150	0.176	0.148	0.367
26.2		1875-2008		13		0.161		0.141
39	1905-2008	1906-2008	15	15	94	0.144	0.140	0.243
49	1827-2008	1827-2008	30	25	162	0.161	0.135	0.372
263	1904-2008	1905-2008	15	15	99	0.151	0.137	0.314
22	1934-2008	1935-2008	15	14	69	0.370	0.154	0.845
33	1945-2008	1946-2008	21	21	56	0.120	0.125	0.001
50	1871-2008	1871-2008	30	29	127	0.158	0.142	0.331
da1	1699-2008	1740-2008	15	14	168	0.198	0.159	0.447
N1	1865-2008	1865-2008	15	14	134	0.182	0.153	0.414

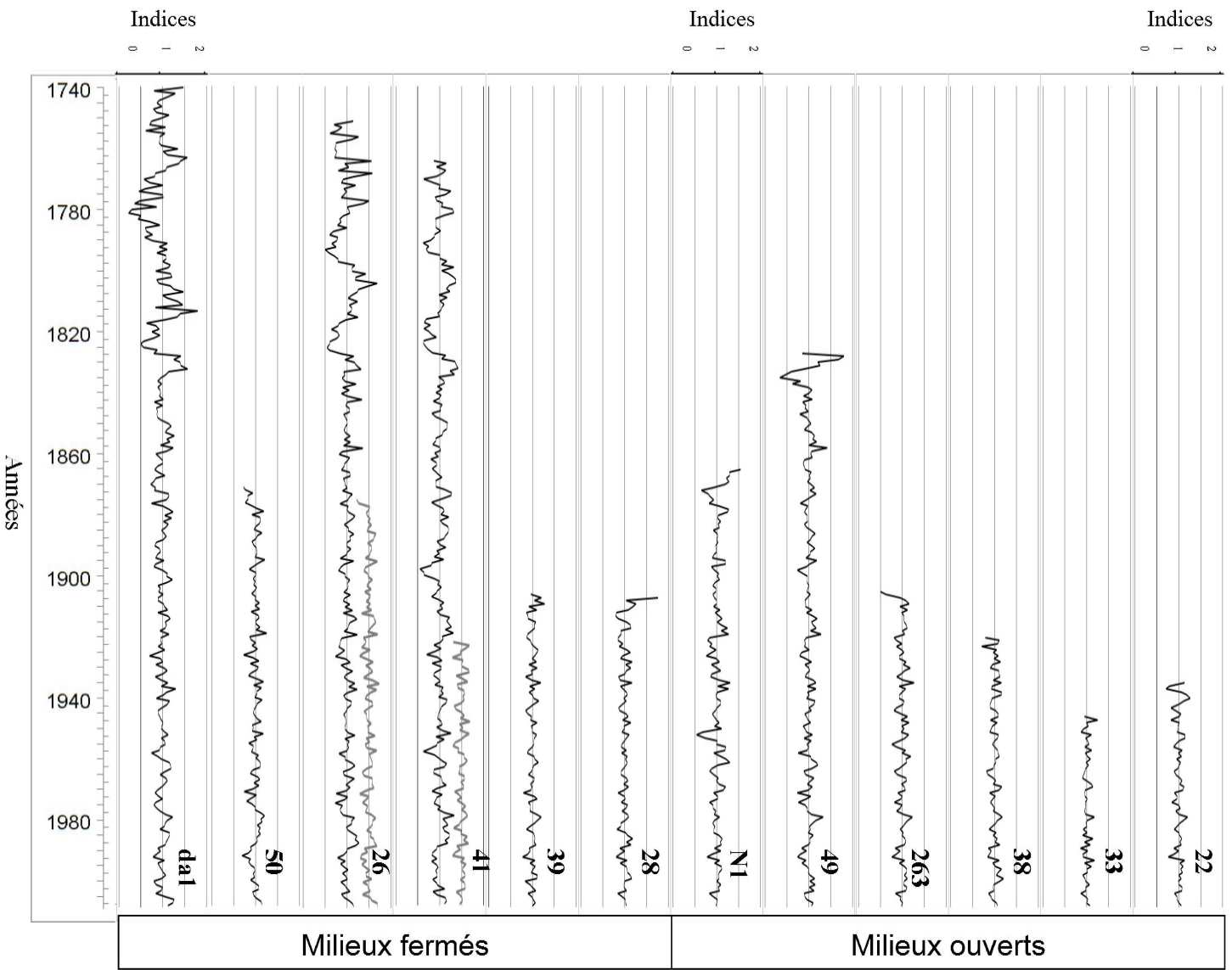


Figure 7 : Chronologies indicées par site des séries individuelles standardisées (Méthode LOESS 0.4). La deuxième génération des sites 26 et 41 est indiquée par une courbe grise.

3.4 Productivité des sites

Il existe de grandes différences de productivité entre les peuplements, principalement entre les formations considérées ouvertes ou fermées (Figures 8, 9, 10). En effet, les milieux fermés formés de vieux peuplements sont ceux dont la productivité à 50 ans est la plus faible. Au contraire, les milieux ouverts, plus jeunes (moins de 100 ans) (Tableau 3), sont ceux dont la productivité est la plus grande. De plus, les plus jeunes générations des milieux fermés (26.2 et 41.2) ont une productivité supérieure à leurs congénères plus âgés (26.1 et 41.1).

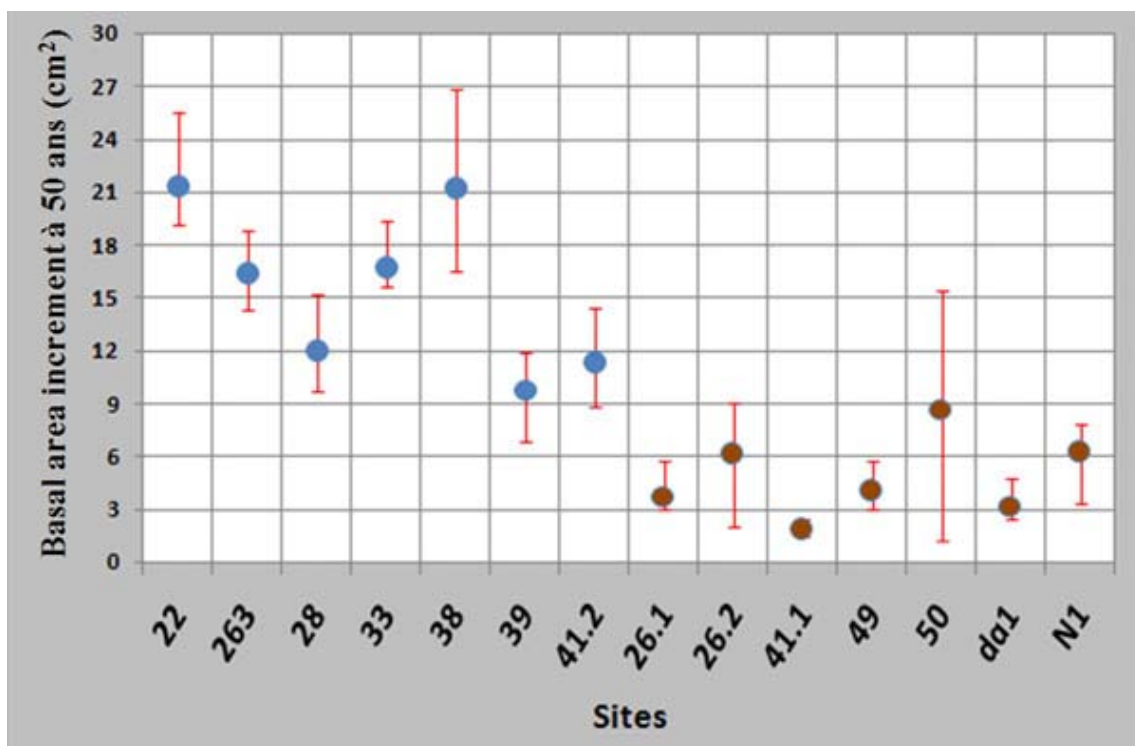


Figure 8 : Accroissement en surface terrière à 50 ans par site. Les barres en rouge représentent l'écart-type de l'accroissement en surface terrière entre les individus d'un même site.

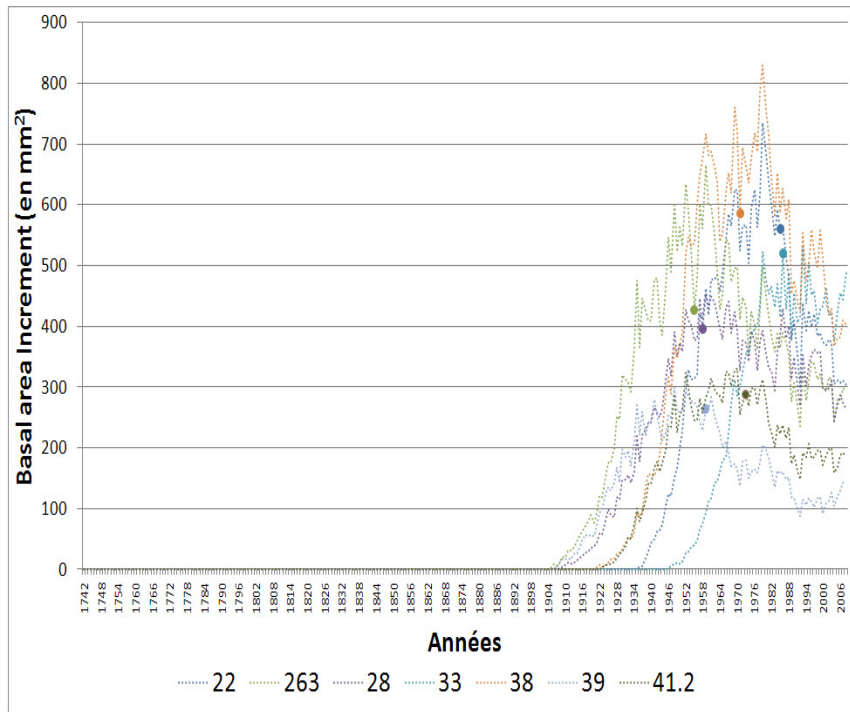


Figure 9 : Accroissement en surface terrière pour les sites dont l'âge moyen est inférieur à moins de 100 ans. Les points correspondent à la productivité à 50 ans.

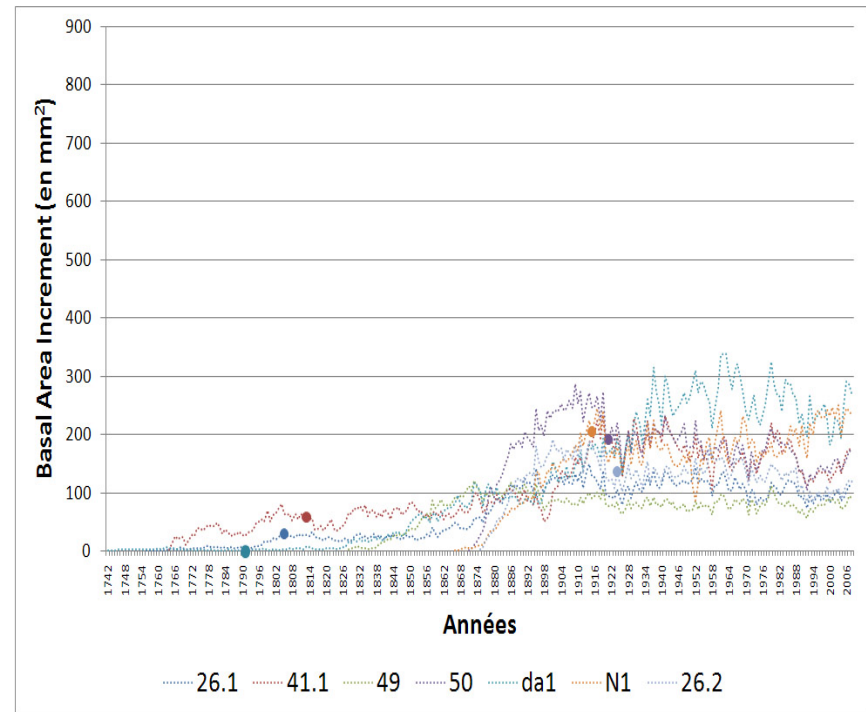


Figure 10 : Accroissement en surface terrière pour les sites dont l'âge moyen est supérieur à 100 ans.

3.5 Relation entre la croissance radiale moyenne par site et le climat

3.5.1 Températures

La réponse des arbres aux paramètres climatiques régionaux a d'abord été évaluée à l'échelle des peuplements forestiers. Les fonctions de réponse ont donc été calculées en utilisant les séries moyennes des largeurs de cernes indicées sur chacun des sites. Les fonctions de réponse basées sur la largeur moyenne des cernes des arbres pour chacun des sites montrent une grande variabilité quant à la réponse au climat (Tableau 4). La réponse des arbres aux températures mensuelles moyennes (TMoym), maximales (TMaxm), minimales (TMinm) et les DJC montre des coefficients de fonction de réponse élevés pour plusieurs mois de l'année. Dans la majorité des cas, les coefficients n'étaient pas significatifs (< 0.85) au seuil de probabilité de 95%. Les coefficients de détermination expriment entre $r^2 = 0.06$ et 0.55 du climat, soit entre 0,003 et 30% de la variance expliquée par les températures.

Les températures moyennes et maximales du mois de décembre de l'année précédente (n-1) ont un effet positif sur la largeur des cernes des arbres des milieux ouverts et de ceux appartenant à la seconde génération des milieux fermés. Les arbres des milieux ouverts répondent positivement aux températures minimales du mois de décembre quand celles-ci sont au dessus des normales de saison. Les températures moyennes et maximales de janvier ont aussi eu une influence sur la largeur des cernes des arbres pour certains sites ouverts et fermés, ce sont cependant les arbres des sites fermés qui ont montré la plus grande sensibilité, y compris les arbres issus de la deuxième génération des sites 26 et 41.

Les arbres des milieux ouverts et les arbres des milieux fermés, issus de la deuxième génération, ont répondu négativement aux températures moyennes et maximales et aux DJC du mois de juin, quand elles sont au-dessus de la normale de saison. De plus, la majorité des arbres des milieux ouverts ont répondu positivement aux températures moyennes et maximales ainsi qu'aux DJC de mai et à la température moyenne et aux DJC du mois d'août. Quant aux arbres des milieux fermés, ils ont répondu positivement aux températures moyennes et maximales du mois d'avril. Enfin, les arbres des milieux fermés ont répondu positivement à la température minimale du mois d'avril quand celle-ci est au dessus de la normale de saison.

3.5.2 Précipitations

Les arbres des milieux fermés et ouverts répondent positivement aux précipitations du mois de juillet quand celles-ci sont au-dessus de la normale de saison. Ce sont les arbres des milieux fermés qui ont montré la plus grande sensibilité aux précipitations (Tableau 4). Les coefficients de détermination sont relativement faibles pour l'ensemble des sites et n'expliquent que $r^2 = 0,24$ du climat, soit 0,06% de la variance expliquée par les précipitations.

Les coefficients issus des fonctions de réponse calculés entre le paramètre « accumulations de neige » et les largeurs des cernes des arbres sont négatifs pour les mois de décembre et d'avril pour les milieux ouverts et fermés. Ce sont les arbres des milieux fermés qui ont montré la plus grande sensibilité. De plus, l'influence de la neige a eu un effet négatif sur les largeurs de cernes au mois de novembre pour les arbres des sites ouverts. Les coefficients de détermination sont compris entre $r^2 = 0.19$ et 0.37 , soit entre 0,03 et 13% de la variance expliquée par les accumulations de neige.

Les fonctions de réponse des largeurs de cernes à l'évapotranspiration (ETP) indiquent un effet positif aux mois de mai et d'août, principalement chez les arbres des milieux ouverts et les arbres issus de la deuxième génération des milieux fermés. Cependant, les coefficients de détermination, expliquant l'évapotranspiration, ne sont pas très élevés ; ils sont compris entre $r^2 = 0,06$ et $0,23$, soit entre 0.00036 et 0.0529% de la variance expliquée par l'évapotranspiration.

3.6 Relation entre la croissance radiale des arbres individuels et le climat

3.6.1 Températures

Les variations locales des conditions écologiques et pédologiques à l'intérieur des sites étudiés peuvent influencer la réponse individuelle des arbres aux conditions climatiques. Dans la présente section, nous présenterons les résultats des fonctions de réponse des arbres considérés individuellement selon les paramètres climatiques. Dans la figure 11, on constate d'abord que les arbres issus d'un même site répondaient généralement dans le même sens au climat, soit positivement ou négativement. Certains arbres ont exprimé des coefficients positifs, au contraire d'autres ont exprimé des coefficients négatifs pour un même paramètre climatique. De plus, les valeurs indiquant l'intensité de la relation entre la croissance annuelle des arbres et le climat sont souvent différentes d'un arbre à l'autre.

L'ensemble des arbres des milieux ouverts a répondu positivement aux températures moyennes, maximales et minimales du mois de décembre (Figure 11). Cependant, les arbres n'ont pas tous répondu aussi significativement. Les relations entre les largeurs des cernes par arbre au sein des milieux fermés et les températures moyennes et maximales des mois de décembre et janvier ont exprimé des coefficients assez contrastés. En effet, une partie des arbres répondent positivement aux températures de décembre, alors que d'autres, ont répondu aux températures de janvier. De plus, certains arbres des milieux fermés ont répondu en janvier, alors que d'autres n'ont pas répondu.

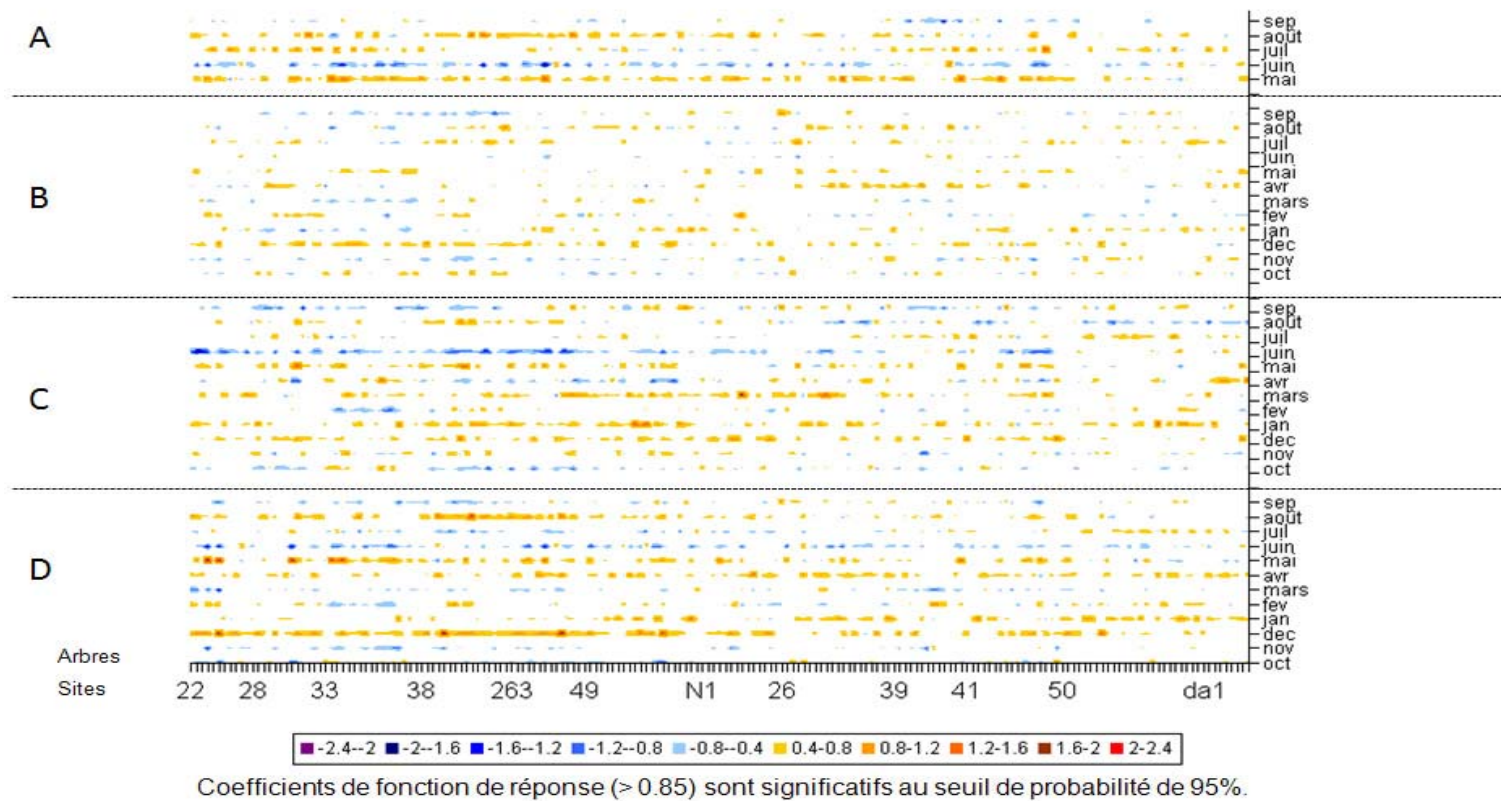
Les fonctions de réponse mettant en relation les séries de largeurs de cernes individuelles et les températures moyennes et maximales et aux DJC ont montré que les arbres des milieux ouverts sont ceux qui ont la plus grande sensibilité à ces paramètres au mois de juin. En ce qui concerne les arbres des sites fermés, seule la seconde génération du site 41 a répondu dans le même sens que les milieux ouverts, soit négativement aux températures moyennes, maximales et aux DJC du mois de juin. Les arbres des milieux fermés sont ceux qui ont répondu le plus favorablement au mois d'avril aux températures moyennes, maximales et minimales lorsque celles-ci sont supérieures aux normales. Au mois d'août, les arbres des milieux ouverts sont ceux qui ont répondu le plus favorablement à la température moyenne et aux DJC. Cependant, tous les arbres n'ont pas montré les mêmes coefficients.

3.6.2 Précipitations

Les fonctions de réponse de la croissance des arbres individuels aux précipitations estivales (Figure 12) indiquent que les arbres ne répondent pas tous avec la même intensité aux précipitations de juillet. D'ailleurs, ce sont les arbres des milieux fermés qui montrent la plus grande sensibilité aux précipitations du mois de juillet.

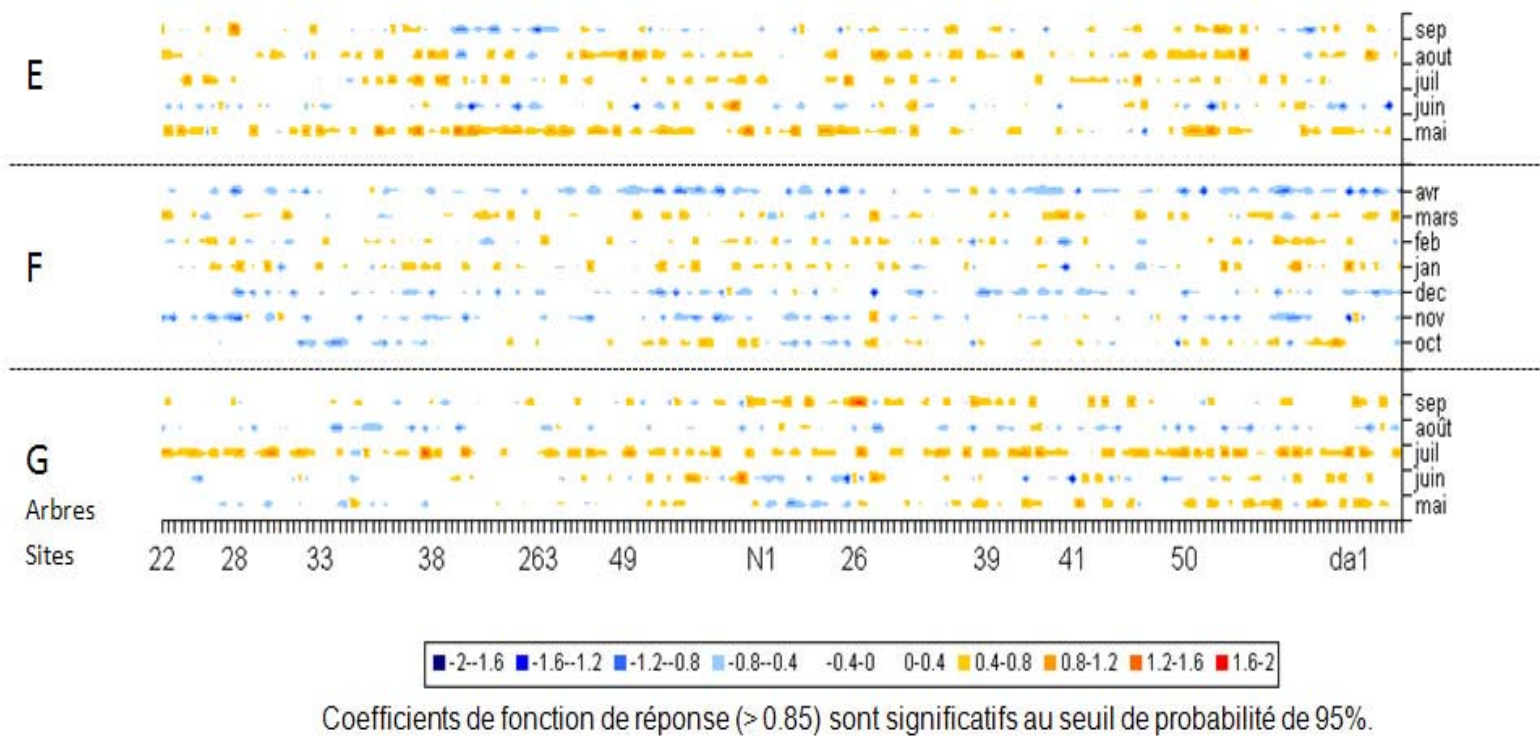
Les fonctions de réponse prenant en compte les accumulations de neige montrent que les arbres ne répondent pas tous avec la même intensité au sein d'un même site et parfois certains arbres n'ont pas répondu du tout. Par ailleurs, les fonctions de réponse considérant la croissance individuelle par arbre et les accumulations de neige indiquent que ce sont les arbres des milieux fermés qui ont la plus grande sensibilité aux conditions des mois de décembre et d'avril. Cependant, les réponses individuelles sont considérablement variables.

Les arbres des milieux ouverts répondent significativement quand l'évapotranspiration est supérieure à la normale au mois de mai. Enfin, la plupart des arbres ont répondu favorablement à l'évapotranspiration au mois d'août était inférieure à la normale observée au cours des 48 années du registre climatique.



A) Somme des degrés jours (> 5 °C) B) Température minimale C) Température maximale D) Température moyenne

Figure 9 : Relations entre la croissance radiale individuelle et les températures.



E) Évapotranspiration

F) Accumulations de neige

G) Précipitations estivales

Figure 10 : Relations entre la croissance radiale individuelle et les précipitations.

3.7 Identification des variables géo-écologiques

3.7.1 À l'échelle des sites

Les sept facteurs géo-écologiques retenues dans les analyses sont : l'exposition, le degré de pente, la profondeur de sol, le drainage, le pH, l'épaisseur cumulée des horizons organiques et enfin la densité du couvert forestier (Tableau 5). Les analyses ont montré que la densité du couvert forestier était le facteur qui semblait le plus influencer la réponse des arbres aux températures moyennes et maximales, aux DJC et à l'évapotranspiration. De plus, le degré de pente, ainsi que le drainage peuvent avoir une influence sur la réponse des arbres aux accumulations de neige. D'autre part, la réponse des arbres à la température minimale semble dépendre de la profondeur du sol et du drainage. L'épaisseur des horizons organiques semble le facteur qui influence le plus significativement l'enregistrement des températures moyenne et maximale, les DJC et les accumulations de neige dans les cernes de croissance des arbres à l'échelle des sites. Le pH moyen des horizons organiques de même que l'exposition n'a pas montré d'influence sur la réponse des arbres au climat.

3.7.2 À l'échelle des arbres

Les variables géo-écologiques associées aux individus sont : l'âge des arbres, la hauteur, la circonférence, le pourcentage de branches mortes, la projection de la couronne au sol, le nombre de marcottes et la microtopographie (Tableau 6). L'âge est la variable la plus significativement corrélée aux sept paramètres climatiques. D'autre part, les variables hauteur et projection de la couronne au sol influencent la réponse des arbres aux températures moyennes, maximales et minimales. De plus, le pourcentage de branches mortes influence la sensibilité des arbres aux températures, aux DJC et à l'évapotranspiration. De plus, le nombre de marcottes semble influencer la réponse des arbres aux températures moyennes et maximales, ainsi que l'évapotranspiration. Enfin, les analyses ont montré que la microtopographie influence la réponse des arbres aux paramètres climatiques suivants : les températures moyennes, maximales et minimales et les précipitations estivales.

Tableau 5 : Facteurs géo-écologiques susceptibles d'influencer les réponses des arbres au climat à l'échelle des sites.

Sites	Paramètres climatiques		Accumulations de neige	Pluie durant l'été	Évapotranspiration	Température maximale	Température minimale	Température moyenne	Somme des degrés jours (> 5 °C)
	A)	Analyse de Composante Principale (matrice à expliquer)	64%	74%	79%	74%	65%	75%	74%
	B)	Analyse Canonique de Redondance (matrice explicative)	33%	33%	39%	50%	48%	45%	39%
		Statistiques	Pr (>r)	Pr (>r)	Pr (>r)	Pr (>r)	Pr (>r)	Pr (>r)	Pr (>r)
		Densité du couvert forestier	0.868	0.322	0.030	0.047	0.105	0.020	0.017
		Degré de pente	0.031	0.942	0.416	0.247	0.117	0.369	0.583
		Exposition	0.440	0.441	0.814	0.367	0.215	0.693	0.942
		Profondeur du sol	0.612	0.641	0.144	0.359	0.040	0.759	0.176
		Drainage	0.059	0.149	0.783	0.453	0.053	0.199	0.402
	Épaisseur cumulée des horizons organiques	0.006	0.117	0.218	0.088	0.149	0.075	0.021	
	pH moyen des horizons organiques	0.841	0.124	0.378	0.265	0.887	0.217	0.144	

A) Inertie totale expliquée par les deux axes de l'Analyse en Composantes Principales réalisée sur les réponses des arbres à l'échelle des sites aux paramètres climatiques.

B) Inertie totale expliquée par les deux axes de l'Analyse Canonique de Redondance entre la matrice à expliquer (résultats des fonctions de réponse à l'échelle des sites) et la matrice explicative (facteurs géo-écologiques). Les valeurs en bleu sont significatives selon le test de permutation d'ANOVA (Pr (>r) = 0.05), en vert (Pr (>r) = 0.01) et en orange (Pr (>r) = 0.001).

Tableau 6 : Variables géo-écologiques susceptibles d'influencer les réponses des arbres au climat.

Arbres	Paramètres climatiques		Accumulations de neige	Pluie durant l'été	Évapotranspiration	Température maximale	Température minimale	Température moyenne	Somme des degrés jours (> 5 °C)
	A)	Analyse de Composante Principale (matrice à expliquer)		58%	57%	62%	46%	40%	67%
B)	Analyse Canonique de Redondance (matrice explicative)		8%	4%	8%	20%	24%	15%	6%
	Statistiques		Pr (>r)	Pr (>r)	Pr (>r)	Pr (>r)	Pr (>r)	Pr (>r)	Pr (>r)
	Âge		0.001	0.060	0.001	0.001	0.001	0.001	0.005
	hauteur des arbres		0.985	0.435	0.513	0.001	0.004	0.015	0.063
	Circonférence des arbres		0.373	0.886	0.184	0.706	0.379	0.016	0.884
	Pourcentage de branches mortes par arbre		0.367	0.219	0.004	0.019	0.006	0.060	0.019
	Projection par la couronne au sol par arbre		0.604	0.398	0.164	0.011	0.003	0.012	0.571
	Nombre de marcottes par arbre		0.660	0.257	0.006	0.004	0.756	0.051	0.135
	Microtopographie		0.871	0.043	0.879	0.044	0.012	0.018	0.930

A) Inertie totale expliquée par les deux axes de l'Analyse en Composantes Principales réalisée sur les réponses des arbres aux paramètres climatiques.

B) Inertie totale expliquée par les deux axes de l'Analyse Canonique de Redondance entre la matrice à expliquer (résultats des fonctions de réponse à l'échelle des arbres) et la matrice explicative (variables géo-écologiques). Les valeurs en rouge sont significatives selon le test de permutation d'ANOVA (Pr (>r) = 0), en orange (Pr (>r) = 0.001), en vert (Pr (>r) = 0.01) et en bleu (Pr (>r) = 0.05).

CHAPITRE IV — Discussion

Dans cette étude, nous avons vérifié la possibilité que certains facteurs géo-écologiques puissent influencer la réponse des arbres au climat. Dans ce sens, les réponses des arbres à l'échelle des sites, ainsi que les réponses individuelles à l'échelle des arbres ont permis d'identifier leur sensibilité à certains facteurs. Plusieurs études (Oberhuber, 1999; Kujansuu et *al.*, 2006; Drobyshchev et *al.*, 2010; Wilmking et Smith, 2008) ont déjà suggéré que sous des conditions géo-écologiques différentes, certains arbres pouvaient répondre différemment au climat. Une autre étude de Tardif et Conciatori (2001) a porté sur la considération des paramètres climatiques entre sept espèces d'arbres en zone boréale, dont l'épinette noire. À notre connaissance, aucune étude n'a été réalisée dans l'objectif d'identifier les facteurs qui concourent à l'enregistrement d'un signal climatique chez l'épinette noire en Jamésie. De plus, l'originalité de cette étude réside dans l'analyse des réponses individualisées des arbres au climat sous des conditions géo-écologiques jugées homogènes.

4.1 Réponses des arbres au climat à l'échelle des sites

Comme l'ont soulevé Wilmking et Smith (2008), les milieux ouverts sont ceux où les arbres ont montré la plus grande sensibilité aux températures. En effet, les relations entre la croissance radiale moyenne des milieux ouverts et les températures moyennes, maximales et minimales montrent des coefficients de détermination ($r^2 = 0.06$ et 0.55) plus élevées que leurs congénères des milieux fermés (Tableau 4). Les milieux fermés ont révélé des coefficients de détermination expliqués par les températures moyennes, maximales et minimales ($r^2 = 0.19$ et 0.39). Les arbres des milieux ouverts ont répondu positivement aux températures maximales, moyennes et minimales du mois de décembre de l'année $n-1$ et aux températures maximales de janvier. Parallèlement, on a observé que les arbres des milieux fermés avaient répondu positivement aux températures maximales et moyennes de janvier. Manifestement, le régime de température durant l'hiver précédent la période de croissance semble avoir une influence favorable sur la croissance des arbres. Les effets positifs des températures sur la croissance supposent que lorsqu'il fait plus chaud que la normale saisonnière, les aiguilles d'épinette résistent mieux à l'hiver (Tremblay, 2005). Les

températures plus chaudes d'hiver diminuent le risque de dommages dû au gel comme l'a proposé Tranquillini (1979). On suppose par ailleurs que les arbres des milieux ouverts, plus exposés, pourraient être plus sujets à enregistrer les variations de température. De plus, il semble que l'âge soit un facteur à considérer, puisque ce sont les jeunes arbres qui ont répondu spécifiquement aux conditions de décembre. Cependant, on ne comprend pas exactement ce qui pourrait expliquer un décalage d'un mois entre la réponse des arbres des milieux ouverts et celle des arbres des milieux fermés aux températures d'hiver (décembre et janvier) (Tableau 4). La seule hypothèse envisagée pourrait être reliée à la densité du peuplement qui favoriserait une réponse favorable dans les milieux ouverts quand les températures sont plus clémentes. On a aussi constaté que la quasi-totalité des arbres des milieux fermés montrent une réponse positive aux températures moyennes, maximales et minimales du mois d'avril quand celles-ci sont au-dessus des normales saisonnières. De plus, les arbres des milieux ouverts réagissent positivement aux températures maximales et moyennes et aux DJC des mois de mai et d'août. Il semble que les arbres jeunes (milieux ouverts) soient plus sensibles aux températures que les arbres plus âgés des milieux fermés durant l'année.

D'autre part, on a remarqué que les jeunes arbres (< 100 ans) sont ceux qui réagissent le plus (coefficients de fonction de réponse compris entre -1.85 et -0.20) aux températures moyennes et maximales et aux DJC au mois de juin (réponses négatives). Quant aux arbres des milieux fermés, ils répondent aux trois paramètres climatiques cités précédemment, mais modérément (-0.71 et -0.02). Il semble que le déclenchement de l'activité cambiale chez les jeunes arbres se fasse plus rapidement au printemps, comme nous l'avons souligné précédemment. Les stomates s'ouvrent en faveur des températures élevées et les processus d'échange débutent. Cependant, au mois de juin, il est fréquent que le sol ne soit pas toujours dégelé (retard printanier), ce qui pourrait limiter l'absorption de l'eau du sol par les arbres, alors que les mécanismes biologiques sont déclenchés. Les jeunes arbres ont un appareil foliaire bien développé, comparativement aux arbres plus vieux, ce qui leur confère une meilleure activité photosynthétique, mais possiblement des dommages plus importants lors de la fermeture précoce des stomates. La fermeture des stomates est provoquée par une diminution du potentiel hydrique du mésophylle (Hopkins *et al.*, 2003). La diminution osmotique dans les cellules induit le ralentissement ou la fermeture des stomates ce qui occasionne la diminution des échanges entre la plante et l'atmosphère. Dès lors, la croissance ralentit. Le déficit atmosphérique d'humidité ou plus exactement la différence entre l'humidité à l'intérieur des aiguilles et celle de l'atmosphère a une influence importante sur

l'ouverture stomatale de l'épinette noire et d'autres conifères boréaux (Lamhamedi et Bernier, 1994). De plus, les environnements ouverts sont peut-être plus favorables à la captation de la lumière puisque leur superficie foliaire des arbres qui y croissent est grande et que la compétitivité entre les arbres n'est pas aussi forte que dans les milieux plus densément peuplés.

Également, on a constaté que lorsque l'évapotranspiration (ETP) est supérieure à la normale du mois de juin, les arbres des milieux ouverts, ainsi que certains arbres des sites fermés (26.1, 41.1 et 41.2) y répondaient négativement. Cependant, il faut noter que les coefficients de détermination expliqués par l'évapotranspiration sont faibles ($r^2 = 0.07$ et 0.23). Ce paramètre climatique vient compléter des éléments discutés préalablement au sujet des effets négatifs des températures du mois de juin. En effet, la perte d'eau durant le mois de juin pourrait défavoriser la croissance puisque les températures plus élevées favoriseraient l'évaporation de l'eau du sol et la transpiration foliaire entraînant par conséquent, la fermeture des stomates.

Les analyses des fonctions de réponse, effectuées entre la croissance radiale moyenne des arbres à l'échelle des sites et les précipitations estivales, ont montré une réponse positive sur la croissance lors du mois de juillet et ce pour tous les sites (ouverts et fermés). Cependant, les résultats ont montré de très faibles coefficients de détermination ($r^2 = 0.06$ et 0.24). On suggère généralement que les apports au-dessus des normales pourraient influencer la croissance pendant la période végétative. De plus, le mois de juillet est la période où l'épinette noire réalise la majeure partie de sa croissance annuelle. Buxton et *al.* (1985) ont démontré que les mécanismes liés à la sécheresse chez l'épinette noire sont liés à l'état phénologique. On suppose qu'un apport supplémentaire d'eau concorde avec la croissance, principalement dans les sites fermés où la densité est plus élevée. Au cours de la période durant laquelle la sensibilité de la croissance est à son maximum vis-à-vis de l'eau, l'évapotranspiration plus élevée peut induire la perte de pression osmotique, et ce dans des conditions où la disponibilité en eau est élevée (Zine El Abidine et *al.*, 1993).

Les analyses des fonctions de réponse, effectuées entre la croissance radiale moyenne des arbres à l'échelle des sites et les accumulations de neige durant l'hiver, ont montré que ces dernières avaient une influence négative sur la croissance aux mois de décembre et d'avril. Les coefficients de détermination exprimés par les accumulations de neige sont respectivement de $r^2 = 0.23$ et 0.37 pour les milieux ouverts et $r^2 = 0.19$ et 0.32 pour les milieux fermés. Les chutes de neige abondantes tout au long de l'hiver ont des répercussions sur la croissance de l'année suivante. Les arbres des milieux fermés ont répondu plus

significativement que ceux des milieux ouverts (Tableau 4). Les chutes de neige abondantes et les accumulations tardives de neige conduisent à un retard dans le déclenchement de la croissance au printemps là où la densité de peuplement est la plus élevée. L'équipe de Kirdyanov (2003) a montré que les précipitations hivernales influencent le début de l'activité cambiale et, conséquemment, le déclenchement des mécanismes biologiques est inter-relié avec la période de fonte. Les milieux forestiers moins denses et plus exposés aux radiations solaires, sont des environnements dans lesquels la neige s'accumule souvent en moins grande quantité et où la neige disparaît rapidement au printemps. Dans les milieux fermés, la densité du peuplement favoriserait les accumulations de neige. Par conséquent, la fonte se produirait plus tardivement dans les milieux à forte densité que dans les milieux ouverts puisque le couvert végétal dense empêcherait le rayonnement solaire d'y pénétrer.

4.2 Réponses des individus au climat à l'échelle des arbres

Même si les relations entre la croissance radiale individuelle et le climat sont le reflet proprement-dit des analyses des fonctions de réponse effectuées entre la croissance radiale moyenne des arbres à l'échelle des sites, on a montré que les arbres d'un même site ne répondaient pas tous avec la même intensité aux paramètres climatiques. En conséquence, on suppose, qu'à l'échelle d'un individu, le biotope (drainage, enracinement, épaisseur du sol, disponibilité des éléments nutritifs, compétition entre voisins, exposition) pourrait avoir une influence sur la réponse des arbres au climat au niveau de leurs cernes de croissance. D'autre part, l'âge des arbres, comme suggéré par les analyses canoniques de redondance, semble expliquer une grande part de leur réponse au climat. Globalement, les jeunes individus sont surtout sensibles aux températures, alors que les vieux le sont surtout aux précipitations.

4.3 Facteurs géo-écologiques à l'échelle des sites

Tout d'abord, les analyses canoniques de redondance ont permis de montrer que les inerties totales sont comprises entre 39% et 50% pour ce qui est des températures et entre 33% et 39% pour ce qui est des précipitations. Ces analyses ont fait ressortir que la densité du couvert forestier était le facteur qui expliquait le plus significativement les températures maximales (au seuil de 99.95%), moyennes (au seuil de 99.99%) et les DJC (au seuil de 99.99%) et l'ETP (au seuil de 99.99%) (Tableau 5). Plus précisément, la croissance radiale

des arbres des milieux ouverts semble plus sensible aux températures (exception de la température minimale) et à l'évapotranspiration (Tableau 5). Les facteurs physiques (déclivité de la pente, profondeur de sol, exposition, drainage et pH) n'ont pas montré qu'ils pouvaient favoriser l'enregistrement du climat par les arbres.

L'épaisseur cumulée des horizons organiques semble influencer l'enregistrement du climat par les arbres. En effet, on a observé que l'épaisseur cumulée des horizons organiques avait une influence significative sur l'enregistrement des paramètres climatiques suivants : accumulations de neige, températures maximales, moyennes et DJC. Cependant, les inerties totales expliquées sont respectivement de : 11% pour les accumulations de neige, 22% pour les températures maximales, 21% pour les températures moyennes et enfin 24% pour les DJC. Les horizons organiques de surface sont plus épais dans les milieux fermés. Drobyshev et *al.* (2010) ont montré que l'épaisseur des horizons organiques peut avoir un effet négatif sur le réchauffement du sol au début de la période de croissance. Par conséquent, on suppose que lorsque les températures maximales et moyennes ainsi que les DJC sont au-dessus des normales de saison, principalement en début de saison de croissance, celles-ci peuvent avoir un effet sur la croissance des arbres des vieux peuplements.

4.4 Variables géo-écologiques à l'échelle des arbres

L'âge des arbres apparaît comme la variable la plus significative. Il explique le mieux l'enregistrement du climat par les cernes de croissance et plus précisément leur réponse aux précipitations dans le cas des vieux arbres et leur réponse aux températures dans le cas des jeunes individus. Cependant, les inerties totales exprimées lors des analyses canoniques de redondance ne sont pas très claires (compris entre 6% et 24% pour les températures et entre 4% et 8% pour les précipitations). Les variables suivantes : pourcentage de branches mortes, hauteur et circonférence sont des variables associées à l'âge des individus; ce sont donc des variables qui varient en fonction du stade de croissance des arbres. Cependant, la productivité des peuplements (Figure 8) n'est pas nécessairement le reflet de l'âge des arbres, car les plus jeunes individus ont montré la meilleure productivité.

Le degré de fermeture du couvert forestier semble influencer la réponse des arbres aux températures maximales (significatif au seuil de 99.99%), minimales (99.999%) et moyennes (99.99%) (Tableau 6). Il apparaît que les jeunes arbres, ayant un appareil foliaire plus développé que celui des arbres plus âgés, sont ceux qui enregistrent le mieux les températures.

De plus, il semble y avoir une relation positive entre le nombre de marcottes et l'évapotranspiration (99.999%), les températures maximales (99.95%) et les températures moyennes (99.95%).

Enfin, les arbres sénescents répondent plus fortement aux précipitations estivales. On suppose que dans des environnements fermés, là où l'on retrouve les plus vieux individus, la compétition entre les arbres est plus forte. De ce fait, des apports supplémentaires d'eau, sous forme liquide durant la période de croissance, seraient plus bénéfiques aux vieux arbres qu'aux jeunes constituant des formations peu denses dans lesquelles la compétition est faible.

CONCLUSION

Le facteur écologique qui semble influencer le plus la réponse de l'épinette noire au climat à l'échelle des sites est la densité du couvert forestier. En effet, les arbres des milieux ouverts sont les plus sensibles aux températures maximales et moyennes ainsi qu'aux DJC. Plus précisément, les arbres des milieux ouverts réagissent positivement aux températures des mois de décembre, janvier, mai et août quand celles-ci sont au-dessus des normales mensuelles. Les arbres des milieux ouverts réagissent négativement aux températures maximales et moyennes et aux DJC au mois de juin. De plus, les arbres de ces environnements ont répondu; 1) positivement à l'évapotranspiration du mois de mai et d'août quand la perte en eau du sol (évaporation) et de la végétation (transpiration) est inférieure aux normales mensuelles et 2) négativement à l'évapotranspiration du mois de juin quand celle-ci est supérieure à la normale de saison. Les arbres des milieux fermés réagissent positivement aux précipitations estivales quand celles-ci sont au-dessus de la normale du mois de juillet. Cependant, la densité du couvert forestier n'est pas apparue significative lors des tests statistiques. L'épaisseur des horizons organiques a un effet sur l'enregistrement des températures maximales et moyennes, des DJC et des accumulations de neige par les cernes de croissance. Aussi, l'épaisseur des horizons organiques semble favoriser la réponse des vieux arbres au sein des sites fermés, aux paramètres climatiques cités plus haut. En effet, quand ces paramètres sont supérieurs aux normales mensuelles en début de période de croissance, elles favoriseraient la croissance des arbres dans les milieux où l'épaisseur des horizons organiques est importante.

La variable écologique qui influence le plus la réponse individuelle des arbres au climat est leur âge. En effet, les jeunes individus semblent plus sensibles aux températures. Cela vient appuyer les résultats précédents concernant la variable à l'échelle des sites qui est apparue significative, soit la densité du couvert forestier. En effet, les milieux ouverts sont généralement des environnements qui ne comportent que de jeunes individus (< 100 ans). Nos analyses ont aussi montré que le nombre de marcottes présentes dans la formation pouvait avoir une incidence sur la sensibilité des arbres aux températures maximales et minimales et à l'évapotranspiration. On pense que la forte présence de marcottes accentuerait la compétition durant la période de croissance.

En somme, il existe des différences marquées entre la réponse des arbres au climat selon qu'ils sont associés à des milieux ouverts ou fermés. Les variables telles que la

profondeur de sol, le drainage, le pH, l'exposition et la pente n'ont pas montré d'influence significative sur la relation cernes-climat. Enfin, on a pu observer que les arbres d'un même site, évoluant sous des conditions jugées homogènes, ne répondent pas avec la même intensité au climat. Il paraît pertinent d'échantillonner des arbres matures dans des environnements forestiers relativement denses à des fins de reconstitutions du climat. Considérant ces conclusions, la construction d'un réseau dendrochronologique en zone boréale devrait compter des populations d'âges différents (jeunes et vieilles) et de densité variées (formations fermées et ouvertes) de sorte que le travail de reconstitution climatologique qui en découle puisse capturer la réponse des arbres à la fois au niveau des températures et des précipitations.

REFERENCES CITEES

- Agriculture et agroalimentaire Canada., 2010. Consulté le 3 janvier 2011;
<http://sis.agr.gc.ca/siscan/taxa/cssc3/chpt02.html>;
http://sis.agr.gc.ca/siscan/glossary/sombrie_brunisol.html;
<http://res.agr.gc.ca/siscan/nsdb/slc/v3.1/snf/drainage.html>
- Ali, A.A., Carcaillet, C. & Bergeron, Y., 2009. Long-term fire frequency variability in the eastern Canadian boreal forest: the influences of climate vs. local factors. *Global Change Biology*. 15: 1230–1241.
- Apps, M.J., Kurz, W.A., Luxmoore R.J., Nilsson, L.O., Sedjo, R.A., Schmidt, R., Simpson, L.G., & Vinson, T.S., 1993. Boreal forests and tundra. International Workshop on terrestrial biospheric carbon fluxes: Quantification of sinks and sources of CO₂. Bad Harzburg, 1-5 March, 1993.
- Bégin, C. & Filion, L., 1999. Black spruce (*Picea mariana*) architecture. *Canadian Journal of Botany*. 77: 664–672.
- Bergeron, Y., 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology*. 72: 1980–1992.
- Borcard, D., 2008. Introduction à l'analyse multidimensionnelle. Département de sciences biologiques, Université de Montréal, 2008. Consulté le 24 avril 2011.
http://biol09.biol.umontreal.ca/BIO2042/Ana_mult.pdf. Consulté en octobre 2010.
- Boreux, J.J., Naveau, P., Guin, O., Perreault, L. & Bernier, J., 2009. Extracting a common high frequency signal from northern Quebec black spruce tree-rings with a Bayesian hierarchical model. *Climate of the past*. 5: 797–816.
- Box, G.F.P. & Jenkins, G.M., 1970. *Time Series Analysis: Forecasting and Control*. Holden Day, San Francisco, USA.
- Briffa, K.R., Schweingruber, F.H., Jones, P.D., Osborn, T.J., Harris, I.C., Shiyatov, S.G., Vaganov, E.A., Grudd, H. & Cowie, J., 1998. Trees tell of past climates: But are they speaking less clearly today? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biology Sciences*. 353: 65–73.

- Briffa, K.R., Schweingruber, F.H., Jones, P.D., Osborn, T.J., Shiyatov, S.G. & Vaganov, E.A., 1998b. Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes. *Nature*. 391: 678–682.
- Brooks, J.R., Flanagan, L.B. & Ehleringer, J. R., 1998. Responses of boreal conifers to climate fluctuations: indications from tree-ring widths and carbon isotope analyses. *Canadian Journal for Research*. 28: 524–533.
- Buczko, U. & Bens Hütti, R.F., 2006. Water infiltration and hydrophobicity in forest soils of a pine-beech transformation chronosequence. *Journal of hydrology*. 33: 383–395.
- Buxton, G.F., Cyr, D.R., Dumbroff, E.B. & Webb, D.P., 1985. Physiological responses of three northern conifers to rapid and slow induction of moisture stress. *Canadian Journal of Botany*. 63: 1171–1176.
- Cleveland, W.S., 1979. Robust locally weighted regression and smoothing scatter-plots. *Journal of American Statistical Association*. 74: 829–836.
- Cogbill, C.V., 1985. Dynamics of boreal forests on the Laurentian Highlands. *Canadian Journal of Research*. 15: 252–261.
- Cook, E.R. & Kairiukstis, L.A.E., 1990. *Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences*. Kluwer Academic Publishers. 394.
- Costa, A., Madeira, M. & Carvalho Oliveira, A., 2008. The relationship between cork oak growth patterns and soil, slope and drainage in a Cork oak woodland in Southern Portugal. *Forest Ecology and Management*, April 2008, vol. 255, issues 5-6, Pages 1525–1535.
- D'Arrigo, R.D., Jacoby, G.C. & Free, R.M., 1992. Tree-ring width and maximum latewood density at the North American tree line: parameters of climatic change. *Canadian Journal of Research*. 22: 1290–1296.
- Dang, Q.L. & Lieffers, V. J., 1989. Climate and annual ring growth of black spruce in some Alberta peatlands. *Canadian Journal Botany*. 67: 1885–1889.

- Day, W.R., 1947. On the effect of changes in elevation, aspect, slope, and depth of free-rooting material on the growth of European larch, Japanese larch, sitka spruce, and scots pine in Mynydd DDU forest. Department of Forestry, University of Oxford.
- Deslauriers, A., Morin, H., Urbinati, C. & Carrer, M., 2003. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Quebec (Canada). *Trees*. 17: 477–484.
- Despons, M. & Payette, S., 1992. Recent dynamics of jack pine at its northern distribution limit in northern Quebec. *Canadian Journal of Botany*. 70: 1157–1167.
- Drobyshev, I., Simard, M., Bergeron, Y. & Hofgaard, A., 2010. Does soil organic layer thickness affect climate-growth relationships in the Black Spruce Boreal Ecosystem? *Ecosystems*. 13: 556–574.
- Duchesne, L., Ouimet, R & Morneau, C. 2003. Assessment of sugar maple health based on basal area growth pattern. *Canadian Journal of Forestry Research*. 33: 2074–2080.
- Duchesne, L & Ouimet, R., 2008. Relationships between Structure, Composition, and Dynamics of the Pristine Northern Boreal Forest and Air Temperature, Precipitation, and Soil Texture in Quebec (Canada) *International Journal of Forestry Research*: 13.
- Efron, B., 1979. Bootstrap methods: another look at the Jackknife. *Annals Statistics*. 7: 1–26.
- Environnement Canada, 2011. Consulté le 24 avril 2011 ;
<http://www.ec.gc.ca/eau-water/default.asp?lang=Fr&n=3E75BC40-1>
- Filion, L., Payette, S., Gauthier, L. & Boutin, Y., 1986. Light rings in Subarctic conifers as a dendrochronological tool. *Quaternary Research*. 26: 272–279.
- Fritts, H.C., 1971. Dendrochronology and dendroecology. *Quaternary Research*. 1: 419–449.
- Fritts, H. C. 1976. *Tree rings and climate*. Academic Press, London, 567 p.

- Getzin, S. & Wiegand, K., 2007. Asymmetric tree growth at the stand level: Random crown patterns and the response to slope. *Forest Ecology and Management*. 242: 165-174.
- Guiot, J., 1990. Methods and programs of statistics for paleoclimatology and paleoecology. In: Guiot, J. & Labeyrie, L., eds. With a diskette for PC programs package (3Pbase), Guiot, J. & Goeury, C, IMEP, Marseille.,
- Guiot, J., 1991. The bootstrapped response function. Research report. *Tree-Ring Bulletin*. 51: 39–41.
- Hardy, L., 1976. Contribution à l'étude géomorphologique de la portion québécoise des basses terres de la Baie de James. Thèse de doctorat, Montréal : Université McGill : 264.
- Heinselman, M.L., 1957. Silvical Characteristics of Black Spruce (*Picea mariana*). Forest Service U. S. Department of Agriculture, Saint Paul, Minnesota.
- Helema, S., Lindholm, M., Timonen, M. & Eronen, M., 2004. Detection of climate signal in dendrochronological data analysis: A comparison of tree-ring standardization methods. *Theoretical and Applied Climatology*. 79: 239–254.
- Hofgaard, A., Tardif, J. & Bergeron, Y., 1999. Dendroclimatic response of *Picea mariana* and *Pinus banksiana* along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal Forest Research*. 29: 1333–1346.
- Holmes, R.L., 1992. Dendrochronology program library, instruction and program manual (January 1992 update). Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson.
- Houghton, J.T., Ding, Y., Nogueira, M., Griggs, D., Vander Linden, P. & Maskell, K., 2001. Climate Change : Synthesis Report, IPCC : 398.
- Hopkins, W.G., Rambour, S. & Evrard, C.M., 2003. Introduction to Plant Physiology, Second Edition by William, G. Hopkins; De Boeck: 514.
- Huang, J., Tardif, J., Bergeron, Y., Denneler, B., Berninger, F. & Girardin, M., 2010. Radial growth response of four dominant boreal tree species to climate along a

latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. *Global Change Biology*. 16: 711–731.

Jacoby, G.C. & D'Arrigo, R.D., 1989. Reconstructed Northern Hemisphere annual temperature since 1671 based on high-latitude tree-ring data from North America. *Climate Change*. 14: 39–49.

Kandelaki, A.A., 1979. Larch wood formation on Taymir. (in Russian). *Lesovedenie*. 6: 64–69.

Kirdyanov, A., Hughes, M., Vaganov, E., Schweingruber, F. & Silkin, P., 2003. The importance of early summer temperature and date of snow melt for tree growth in the Siberian Subarctic. *Trees – Structure and Function*. 17: 61–69.

Kujansuu, J., Koh, Y., Takayoshi, K., Anatoly, P.A., Takuya, K., Takashi, T., Morihiko, T. & Yojiro, M., 2006. Climatic responses of tree-ring widths of *Larix gmelinii* on contrasting north-facing and south-facing slopes in central Siberia. *The Japan Wood Research Society*. 22: 582–592.

Lamhamedi, M.S. & Bernier, P.Y., 1994. Ecophysiology and field performance of black spruce (*Picea mariana*): a review. *Natural Resources Canada*. 51: 529–551.

Leblanc, D.C., 1990. Relationships between breast-height and whole-stem growth indices for red spruce on whiteface Mountain, New York. *Canadian Journal of Forest Research*. 20: 1399–1407.

Meiners, T.M., Smith, D.W., Sharik, T. L. & Beck, D.E., 1984. Soil and plant water stress in an Appalachian oak forest in relation to topography and stand age. *Plant soil*. 80: 171-179.

Messaoudène, M. & Tessier, L., 1997. Tree-ring to climate relationships for populations of *Quercus afares* Willd and *Quercus canariensis* Pomel in Algeria. *Annales des sciences forestières*. 54: 347–358.

Nicault, A., Bégin, Y. & Guiot, J., 2010. La standardisation des séries dendrochronologiques. Principes, méthodes et applications, la dendrochronologie, sous la direction de Serge Payette et Louise Filion. Presses de l'Université Laval. Chapitre 8: 199–227.

- Oberhuber, W., 1999. Topographic influences on radial growth of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) at small spatial scales. *Plant ecology*. 146: 231–240.
- Payette, S., 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. in Shugart, H.H., Leemans, R.R. & Bonan, G.B., (éd). *A systems analysis of Global Boreal Forest*. Cambridge University Press, Cambridge: 145–169.
- Payette, S. & Rochefort, L., 2001. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les presses de l'Université Laval, Québec, 621 p..
- Payette, S. & Filion, L., 2010. *La dendrochronologie : Principes, méthodes et applications*. Presses de l'Université Laval, Québec, 765 p..
- Peterson, D.W. & Peterson, D.L., 1994. Effects of climate on radial growth of subalpine conifers in the North Cascade Mountains. *Canadian Journal Forest Resources*. 24: 1921-1935.
- Phipps, R.L., 1984. Ring-width analysis. *In* Proceedings of the symposium on air pollution and the Productivity of the forest, 4-5 October 1983. Davis, D.D., Millen, A.A. & Dochinger, L.S. Izaak Walton League, Washington, D.C: 255–271.
- Phipps, R.L. & Whitton, J.C., 1988. Decline in long-term growth trends of white oak. *Canadian Journal of Forest Research*. 18: 24–32.
- Price, A.G., Dunham, K., Carleton, T. & Band, L., 1997. Variability of water fluxes through the black spruce (*Picea mariana*) canopy and feather moss (*Pleurozium schreberi*) carpet in the boreal forest of Northern Manitoba. *Journal of Hydrology*. 196: 310–323.
- Ressources naturelles Canada, 2011. Consulté le 24 avril 2011;
http://ess.nrcan.gc.ca/ercc-rrcc/proj1/theme1/act2_f.php
- Richter, K. & Eckstein, D., 1990. A proxy summer rainfall record for southeast Spain derived from living and historic pine trees. *Dendrochronologia*, 8: 67-82.
- Rolland, C. & Schueller, J., 1995. Croissance comparée du Pin à crochets et de l'Épicéa (*Pinus uncinata* Ram. et *Picea abies* Karst.) sur dalle karstifiée en moyenne

montagne tempérée (Vercors, France). *Revue de Géographie alpine*, tome LXXXIII. 1 : 17–31. Consulté le 25 avril 2010 :

http://www.persee.fr/web/revues/home/prescript/article/rga_00351121_1995_num_83_1_3788

Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., Morin, H., Saracino, A., Motta, R. & Borghetti, M., 2006, Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of treering formation with day length. *New Phytologist*, 170: 301-310.

Rubino, D.L. & McCarthy, B.C., 2000. Dendroclimatological analysis of white oak (*Quercus alba* L., *Fagaceae*) from an old-growth forest of southeastern Ohio, USA. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 127: 240–250.

Schweingruber, F.H., Briffa, K.R. & Nogler, P., 1993. A tree-ring densitometric transect from Alaska to Labrador. *International Journal of Biometeorology*. 37: 151–169.

Schweingruber, F.H., 1996. Tree rings and environment. *Dendroecology*. Haupt, Berne, 609 p.

Sheng, D., Norikazu, Y., Fukuju, Y., Kyoichi, O., Shengqi, W. & Qingchun, H., 2007. The effect of climate on radial growth of *Quercus liaotungensis* forest trees in Loess Plateau, China. *Dendrochronologia* 25: 29–36.

Sirois, L., 1996. Domaine de la pessière noire à lichens. Shugart, H.H., Leemans, R. & Bonan, G.B (éd). *A Systems Analysis of Global Boreal Forest*. Cambridge University Press, Cambridge: 196–215.

Spiecker, H., Mielikaeinen, K., Kohl, M. & Skovsgaard, P., 1996. Growth trends in European forests: Studies from 12 countries. *European Forest Institute Research Report*, n° 5. Springer. Berlin, Germany.

Stokes, M.A. & Smiley, T.L., 1996. An introduction to tree ring dating. An introduction to tree-ring Dating. University of Arizona Press (Tucson): 73.

Tardif, J. & Conciatori, F., 2001. Comparative analysis of the climatic response of seven Boreal tree species from Northwestern Québec, Canada. *Tree-Rings Research*. 57: 169–181.

Tessier, L., 1987. Dendroclimatological approach to the ecology of *Quercus pubescens* Willd and *Pinus silvestris* L in the French Mediterranean area (methodological aspects). In: Proceedings of the International Symposium on ecological aspects of tree-ring analysis. In CO₂: 599–610.

Tessier, L., Guibal, F. & Schweingruber, F.H., 1997. Research strategies in dendroecology and dendroclimatology in mountain environments. *Climate Change*. 36: 499-517.

Thorntwaite, C.W., 1948. An approach toward a rational classification of climate. — *Geographical Review*, January 1948, pp. 55-94.

Tranquillini, W., 1979. Physiological ecology of the Alpine timberline tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps. Springer-Verlag; Berlin; New-York.

Tremblay, M. & Bégin, Y., 2000. The response of black spruce to the climatic influence of Robert-Bourrassa Reservoir in northern Québec. *Écoscience*, Vol. 7, n° 2, pp. 228-236.

Tremblay, M., 2005. La croissance de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.) en milieux tourbeux, Jamésie, Québec nordique, Thèse présenté à la faculté des études supérieur de l'Université Laval, faculté de foresterie et géomatique.

U.S. Deptment. of Agriculture. Soil Conservation Service. Soil Survey Staff. 1975. *Soil Taxonomy: A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys*. Handb. 436. U.S. Govt. Print. Off. Washington, DC: 754.

Vaganov, E.A., 1996. Mechanisms and simulation model of tree ring structure developing in conifers (in Russian). *Lesovedenie*. 1: 3–15.

Vaganov, E.A. Hughes, M.K., Kirilyanov, A.V., Schweingruber, F.H. & Silkin, P.P. 1999., Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia. *Nature* 400: 149-151.

Wang, L., Payette, S. & Bégin, Y., 2002. Relationships between anatomical and densitometric characteristics of black spruce and summer temperature at tree line in northern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*. 32: 477–486.

Wang, L., Payette, S. & Bégin, Y., 2001. 1300-year tree-ring width and density series based on living, dead and subfossil black spruce at tree-line in Subarctic Québec, Canada. *The Holocene*. 11: 333–341.

Wilmking, M. & Smith, M., 2008. Changing climate sensitivity of black spruce (*Picea mariana* Mill.) in a peatland-forest landscape in interior Alaska. *Dendrochronologia*. 25: 167–175.

Zine El Abidine, A., Bernier-Cardou, M., Bernier, P.Y. & Plamondon, A.P., 1993. Control of pressure chamber and rehydration-time effects on pressure–volume determination of water-relation parameters. *Canadian Journal Botany*. 71: 1009–1015.