

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

L'EFFET DES AMENDEMENTS CATIONIQUES SUR LA PHOTOSYNTHÈSE;
LE CAS DES ÉRABLES À SUCRE (*ACER SACCHARUM*)

MÉMOIRE PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE DE LA
MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
ALEXANDRE PROULX

JANVIER 2020

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

REMERCIEMENTS

Je tiens pour commencer à remercier la personne sans qui rien n'aurait été possible, mon directeur Vincent Maire, pour tout le temps, les conseils, le support et l'énergie qu'il a mis afin de m'aider à faire ma maîtrise.

Je tiens à remercier grandement mon codirecteur de maîtrise, Guy Samson, pour l'aide qu'il m'a apporté.

Je tiens à remercier Jean-David Moore pour ses conseils et son aide pour le terrain d'échantillonnage et les bases de données du MFFP.

Je tiens à remercier Esther Lévesque, qui a toujours eu le mot et l'inspiration pour m'aider à rester motivé tout au long de ma maîtrise.

Je tiens à remercier Roxanne Giguère-Tremblay, qui a été ma collègue de bureau tout au long de ma maîtrise, qui m'a accompagné et aidé à travers les discussions tout au long de mon parcours.

Je tiens à remercier Jean-Sébastien Laplante, qui m'a donné de gros coups de main sur le terrain lors de mon année d'échantillonnage 2017.

Je tiens à remercier Catherine Simard Dunn, qui m'a aidé lors du terrain de 2018 et qui a été d'un grand support.

Je tiens aussi à remercier tout le laboratoire LEAF, Annie Picard, Isabelle Gosselin, Lucas Deschamps, Amélie Morneau, Yoan Awashish Soucy, Audrey Roy et Jennifer Paillassa, qui m'ont énormément aidé au travers des discussions et des pratiques orales.

RÉSUMÉ

Les pluies acides des années 80-90 ont amené une perte d'éléments nutritifs prématurée dans l'habitat des érables à sucre, où le dépôt de surface était initialement acide et pauvre en cations basiques. Face à cette problématique, des amendements cationiques ont été utilisés, améliorant le taux de photosynthèse nette (A_{net}) ainsi que la survie et la croissance des érables. Cependant, les mécanismes photosynthétiques par lesquels les amendements agissent sur les érables demeurent inconnus. Mon objectif a donc été de mieux comprendre comment les amendements cationiques influencent directement et indirectement la vitesse maximale de la carboxylation (Vc_{max}), la conductance stomatique (g_s), le flux hydrique, la fluorescence chlorophyllienne, le ratio de concentration en CO₂ interne de la feuille et ambiant dans l'atmosphère (C_i/C_a) et la composition en isotope 13 du carbone (¹³C). De plus, nous avons observé l'effet des amendements sur le Vc_{max} et le g_s des semis des proches compétiteurs de l'érable à sucre. Plus de quinze ans après le chaulage, les résultats montrent que les amendements influencent toujours positivement la composition des feuilles en calcium (Ca) et en magnésium (Mg) et négativement la composition en potassium (K) et en manganèse (Mn) des feuilles. La variation du Vc_{max} est expliquée en partie par la variation des nutriments d'azote (N), de phosphore (P) et de Mn tandis que la variation de g_s est négativement expliquée par les concentrations foliaires en K et Ca. La variation du rapport C_i/C_a est fortement expliquée à 47 % par Vc_{max} et g_s , alors que le ¹³C est expliqué à 35,5 % par le C_i/C_a et le Vc_{max} . Nos résultats montrent que les amendements ont des effets persistants positifs après plus de 15 ans sur le Vc_{max} et le g_s , ce qui diminue les valeurs de C_i/C_a et augmentent celle du ¹³C dans les feuilles. Dans la seconde partie du mémoire, l'analyse des données de flux hydrique de 2018 donne des résultats légèrement différents que les résultats obtenus avec l'analyse de pistes des trois années cumulées (2016, 2017 et 2018). Il en est ressorti que le Ca n'influencait pas le flux hydrique et que c'était plutôt le N, le P et le K, qui l'influaient positivement, avec des coefficients de corrélation respectivement de 81,7 %, 77,9 % et 52,2 %. Les amendements semblent avoir davantage agi sur le taux de transport en électron (ETR) pour l'année 2018. Le P, le Ca et le Mg ($R^2_P = 64,0\%$, $R^2_{Ca} = 49,1\%$ et $R^2_{Mg} = 29,4\%$) sont les éléments qui expliquent le mieux l'augmentation du ETR à mesure que les concentrations des amendements augmentent. Pour terminer, les résultats de Vc_{max} avec l'ensemble des espèces de semis montrent que les nutriments importants pour expliquer la variation du Vc_{max} sont le P et le N, ce qui corrobore ce qui a été observé avec les érables matures. Pour les semis d'érables à sucre, on observe des relations similaires à celles des arbres matures. Le g_1 (un paramètre empirique du g_s) n'a de relation claire avec aucun nutriment ni aucune espèce, mais il est possible de voir une tendance avec le Ca pour les semis des érables à sucre. L'étude a permis de mieux décrire les voies d'actions par lesquels l'épandage d'amendements cationiques influençait les paramètres fins de la photosynthèse. Sur les arbres matures, le seul effet direct de l'épandage sur la photosynthèse était la relation négative entre le calcium et la conductance stomatique tandis que les effets indirects étaient majoritaires pour expliquer la régulation de la photosynthèse en diminuant les concentrations en potassium et en manganèse des feuilles.

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|--|------------|
| REMERCIEMENTS | ii |
| RÉSUMÉ..... | iii |
| LISTE DES FIGURES | vi |
| LISTE DES TABLEAUX..... | vii |
| CHAPITRE I | |
| INTRODUCTION..... | 1 |
| 1.1 Fertilité des sols | 4 |
| 1.1.1 Propriétés chimiques..... | 5 |
| 1.1.2 Propriétés physiques | 6 |
| 1.1.3 Propriétés biotiques..... | 7 |
| 1.2 Érables à sucre | 8 |
| 1.2.1 Habitat..... | 8 |
| 1.2.2 Nutrition..... | 10 |
| 1.3 Photosynthèse et flux hydrique..... | 11 |
| 1.3.1 Fluorescence chlorophyllienne | 12 |
| 1.3.2 Flux hydrique..... | 14 |
| 1.3.3 Rubisco et son activation | 15 |
| CHAPITRE II | |
| EFFET DES AMENDEMENTS CATIONIQUES SUR LA PHOTOSYNTHÈSE DES ÉRABLES À SUCRE (<i>ACER SACCHARUM</i>)..... | 16 |
| Résumé | 17 |
| Introduction | 17 |
| Matériels et Méthodes | 20 |
| Description du site | 20 |
| Échantillonnage | 21 |
| Variables édaphiques | 22 |
| Traits foliaires morphologiques et chimiques | 22 |
| Mesure de photosynthèse..... | 23 |
| Isotope stable du carbone et rapport Ci/Ca..... | 24 |
| Analyses statistiques..... | 25 |

| | |
|---|-----------|
| Résultats | 25 |
| L'impact des amendements cationiques sur la composition minérale des feuilles | 25 |
| L'impact des amendements cationiques sur les variables physiologiques | 26 |
| L'impact de la nutrition sur les variables physiologiques | 26 |
| L'impact du climat sur les variables physiologiques..... | 27 |
| Discussion | 27 |
| Nutrition des feuilles | 28 |
| Limitation biochimique de la photosynthèse par la carboxylation..... | 28 |
| Limitation biophysique de la photosynthèse par la conductance stomatique..... | 29 |
| Corégulation de la photosynthèse par les limitations biochimiques..... | 30 |
| Variables climatiques | 31 |
| Covariation des nutriments..... | 31 |
| Perspectives sur le taux de croissance et de survie des érables à sucre | 32 |
| Remerciements..... | 32 |
| Références | 33 |
| Tableaux | 38 |
| Légende des figures..... | 40 |
| Figures..... | 41 |
| CHAPITRE III | |
| DISCUSSION | 44 |
| 3.1 L'impact des amendements cationiques sur le flux hydrique..... | 44 |
| 3.2 L'impact des amendements sur la fluorescence chlorophyllienne | 47 |
| 3.3 L'impact des amendements cationiques sur la compétition entre quatre espèces de semis | 49 |
| 3.3.1 Limitation biochimique de la photosynthèse par la carboxylation des semis | 49 |
| 3.3.2 Limitation biophysique de la photosynthèse par la conductance stomatique des semis | 51 |
| CHAPITRE IV | |
| CONCLUSION..... | 53 |
| RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES..... | 55 |

LISTE DES FIGURES

| Figure | | Page |
|---------------|---|-------------|
| 1.1 | L'accumulation de dépôt acide dans les sols forestiers de l'est du Canada, en 2005 | 2 |
| 1.2 | Répartition des érables à sucre en Amérique du Nord, fait à partir de la base de données GBIF le 9 mars 2018..... | 9 |
| 1.3 | Représentation d'un chloroplaste d'une feuille avec à gauche la phase claire de la photosynthèse et à droite, la phase sombre..... | 12 |
| 3.1 | Diagramme à moustache de g_1 selon les espèces de semis d'intérêt dans la forêt Duchesnay sur les sites de traitements avec de la dolomite, en 2018 | 51 |

LISTE DES TABLEAUX

| Tableau | Page |
|--|-------------|
| 1.1 Préférence et le coefficient de variation du pH, de la température (°C) et des précipitations annuelles (mm) chez AS : <i>Acer saccharum</i> , FG : <i>Fagus grandifolia</i> , BA : <i>Betula alleghaniensis</i> , AR : <i>Acer rubrum</i> , AB : <i>Abies balsamea</i> et VL : <i>Viburnum lantanoides</i> , faits avec les bases de données GBIF, Soilgrids et Worldclim le 9 mars 2018..... | 10 |
| 3.1 Effet des nutriments sur le flux hydrique des feuilles d'érable à sucre mature de la forêt Duchesnay sur des traitements de dolomite, au cours de l'été 2018 . | 46 |
| 3.2 Effet des nutriments sur le taux de transport d'électrons (ETR) de la feuille d'érable à sucre mature de la forêt Duchesnay sur les sites de traitements avec de la dolomite, en 2016..... | 48 |
| 3.3 Effet des nutriments sur le Vc_{max} de l'ensemble des espèces d'intérêt dans la forêt Duchesnay sur les sites de traitements avec de la dolomite, en 2018 | 49 |
| 3.4 Effet des nutriments sur le Vc_{max} de la feuille de semi d'érable à sucre de la forêt Duchesnay sur les sites de traitements avec de la dolomite, en 2018 | 50 |
| 3.5 Effet du calcium sur le g_i de l'ensemble des espèces d'intérêt dans la forêt Duchesnay sur les sites de traitements avec de la dolomite, en 2018..... | 52 |

CHAPITRE I

INTRODUCTION

L’acériculture occupe une place importante dans l’industrie agricole québécoise. En 2017, l’acériculture représentait environ 5,2 % des retombées économiques de l’industrie, ce qui équivaut à des retombées d’environ 484,1 millions de dollars (Massicotte *et al.*, 2017). Le Québec a 91 % des parts de la production canadienne de produits d’érable et 67,2 % de la production mondiale avec plus de 118 millions de livres de produits d’érable (PPAQ 2018). Bien que la production acéricole soit prospère aujourd’hui, les érablières ont eu un épisode de déclin à la grandeur de leur répartition au Québec (Côté et Ouimet 1995). La majorité des érablières ont connu un rétablissement, alors que d’autres ont continué à décliner. Ce qui est le cas pour l’érablière du bassin du Lac Clair, où la cause du déclin de l’érable à sucre est dû à de faibles niveaux de calcium (Ca) et de magnésium (Mg) causé par la lixiviation des pluies acides des années 80-90 (Houle *et al.* 1997). La lixiviation du Ca et du Mg a causé une augmentation de la mortalité et une diminution de la croissance et de la régénération des érables à sucre (Moore *et al.* 2012).

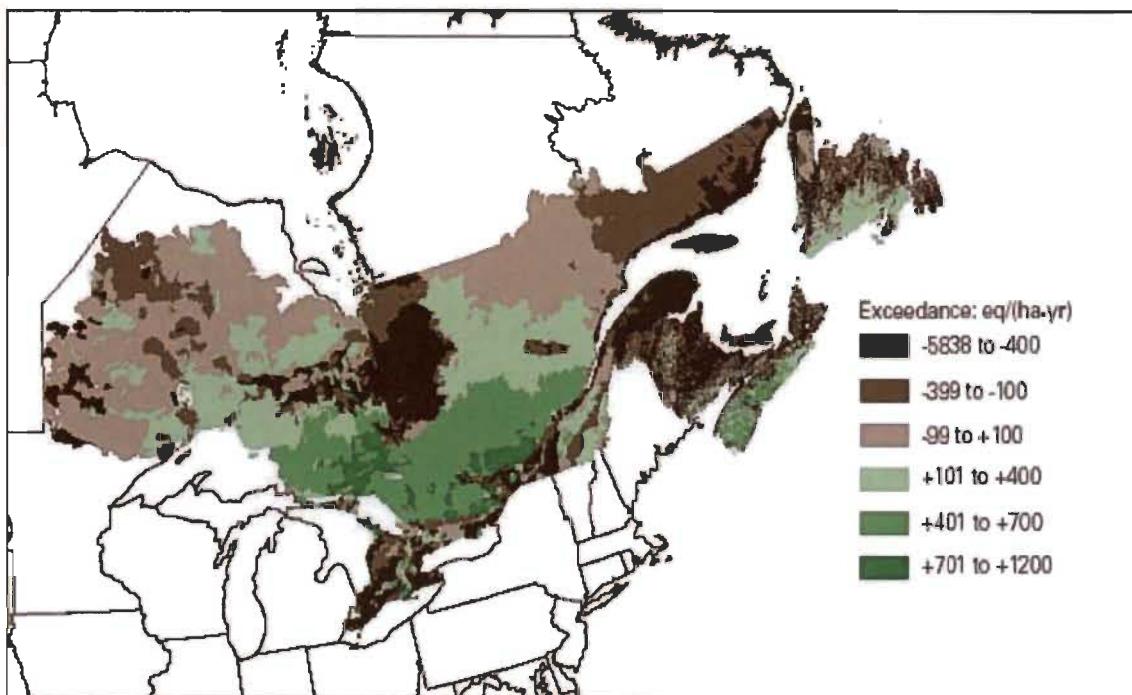


Figure 1.1 L'accumulation de dépôt acide dans les sols forestiers de l'est du Canada, en 2005.

Tirée du groupe de travail sur la cartographie forestière du secrétariat des gouverneurs de la Nouvelle-Angleterre et des premiers ministres de l'est du Canada en collaboration avec l'Université Trent, Ontario, Environnement Canada et Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts.

L'une des méthodes les plus utilisées, pour maintenir ou restaurer les habitats pour les érables à sucre, est l'épandage d'amendements cationiques sur le sol d'une érablière (Moore *et al.* 2015). Trois types de chaulage sont favorisés afin de combler les lacunes en nutriments des érables. La plus répandue est la dolomite, $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$. Elle augmente le pH du sol et apporte des éléments calcium (Ca) et magnésium (Mg) (Moore *et al.* 2000). La seconde est la calcite (CaCO_3), qui agit de la même manière que la dolomite, augmentant le pH du sol, mais sans apport en Mg. Moins présente sur le marché, le sulfate de calcium (CaSO_4) apporte des éléments Ca sans modifier le pH du sol. Plusieurs autres produits ont été testés, tels que la boue de chaux, la cendre de bois, etc., afin de tenter d'ajouter du calcium dans les sols, mais ces produits restent marginalement utilisés (Moore *et al.* 2015).

Plusieurs études ont été menées afin de vérifier l'effet de l'ajout de cations sur la survie, la croissance et la régénération des érables à sucre. Pour la survie des érables à sucre, les études utilisent souvent la vigueur de la couronne des arbres. Dans le New Hampshire, il a été observé une diminution de la moitié de la mortalité lors d'ajout de Ca et/ou de Mg (Schaberg *et al.* 2006; Huggett *et al.* 2007). Dans une autre étude sur des érablières à sucre en Pennsylvanie, à New York, au Vermont et au New Hampshire, il a été démontré que les concentrations en Ca et en Mg expliquaient respectivement 46,1 % et 44,5 % de la variance de la vigueur de la couronne des érables et que plus la concentration en cations était faible plus la vigueur était basse (Long *et al.* 2009). Pour ce qui est de la croissance, il est possible d'observer une augmentation d'un facteur de 1,5 de la surface terrière après 4 années de traitement au Ca (Long *et al.* 2009). Les concentrations seuils en nutriment nécessaires aux érables à sucre ont été évaluées par Moore et Ouimet en 2010. Le seuil médian de Ca, pour des érables à sucre en santé, est de 9,5 mg/g et qu'en dessous de 6 mg/g les érables sont en dessous des normes de santé. Concernant le Mg, le seuil médian est de 1,5 mg/g tandis que le seuil limite est 1,1 mg/g.

Si les effets du Ca et du Mg sur la fitness (croissance et survie) des érables semblent bien connus, les mécanismes d'actions physiologiques sont moins connus. Avec ajout de fertilisant N et CaMg sur des érables matures, Momen *et al.* (2015) ont observé dans la région de New York une augmentation du taux de photosynthèse maximum passant de 1,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ à 3,4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Il est possible d'observer la même tendance pour la photosynthèse des semis qui passe de 2,13 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ à 2,88 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. À Bear Brook, une étude a été menée pour comparer deux érablières situées sur deux bassins versants adjacents. Les feuilles des érables du bassin ouest avaient une concentration de 15 % plus élevée en N et P, de 40 % plus élevée en aluminium (Al), mais une concentration plus faible de 25 % en Ca, comparativement au bassin est (Bethers *et al.* 2009). Cette différence issue d'une acidification du bassin versant ouest a réduit la capacité de carboxylation de la photosynthèse de 30 %. Enfin, des études démontrent que l'ajout de Ca sur les végétaux en stress hydrique permet à celle-ci d'avoir une meilleure conductance stomatique, g_s , et ainsi de mieux survivre aux sécheresses (Li Z. *et al.* 2017; Naeem *et al.* 2018).

Il ressort de ces différentes études que l'amélioration de la fitness de l'éryable à sucre par le chaulage passe au moins en partie par le processus de la photosynthèse et le flux d'eau au sein de ses tissus. Ces processus physiologiques sont probablement influencés par la nutrition en Ca et en Mg. Cependant, il est difficile de conclure sur le rôle respectif de chacun de ces cations sur chacun de ces deux processus et également sur leur rôle direct, compte tenu de leur covariation avec les autres éléments nutritifs au sein de la feuille. La plupart des études ayant travaillé sur ce sujet utilisent une approche comparative. Une approche par gradient serait utile pour mieux comprendre l'effet de ces cations sur la photosynthèse et le flux hydrique. Enfin, la quasi-totalité des études, sur ces processus, s'est déroulée sur des semis d'éryable. Il serait particulièrement important de travailler sur des arbres matures, particulièrement pour étudier le rôle de ces cations sur la vigueur par stress hydrique.

Dans cette étude, nous tenterons de dévoiler les voies d'action des amendements cationiques sur la croissance et la survie des éryables à sucre. Notre première hypothèse est que le chaulage augmente la fertilité du sol, qui facilite la nutrition des éryables à sucre et qui stimule le taux de photosynthèse et *in fine* augmente la croissance des éryables. Notre seconde hypothèse est qu'avec une meilleure nutrition, la photosynthèse se déroule en moyenne avec une meilleure efficience d'utilisation de l'eau, ce qui permettrait à l'arbre de mieux résister aux épisodes de sécheresse et *in fine* d'améliorer sa survie. Dans mon mémoire de MSc, il m'apparaît important de commencer la partie bibliographique en définissant la fertilité du sol et comment le chaulage pourrait la modifier. Je continuerai en présentant les mécanismes de photosynthèse que j'envisage être influencés par une meilleure nutrition en Ca et en Mg.

1.1 Fertilité des sols

Dans la littérature, la fertilité des sols se sépare en trois parties : la fertilité chimique, la fertilité physique et la fertilité biologique.

1.1.1 Propriétés chimiques

Le potentiel d'hydrogène (pH) du sol est reconnu pour réguler la biodisponibilité des nutriments pour les plantes (Truog 1948). Lorsque l'on observe des pH faibles, la fertilité du sol sera réduite entraînant une diminution de la productivité primaire de l'écosystème (Li Y. *et al.* 2017). Pour plusieurs espèces, l'augmentation du pH, jusqu'à une valeur limite, permet à celle-ci de produire davantage de racines secondaires et donc d'absorber de l'eau et des nutriments en plus grande quantité (Coughlan *et al.* 2000). À l'échelle globale, Maire *et al.* (2015) ont montré une relation linéaire entre le pH des sols, variant de 3,5 à 8,5, et le taux de photosynthèse net de centaines d'espèces végétales. Le pH est une variable indirecte dans les propriétés chimiques de la fertilité, en régulant la disponibilité des éléments nutritifs du sol pour les plantes (Truog 1948).

La quantité totale des éléments nutritifs est un second aspect de la fertilité chimique des sols (Fyllas *et al.* 2009; Bernier *et al.* 1989). Parmi tous les éléments nutritifs des plantes, nous nous attarderons davantage sur le N, le P, le potassium (K), le Mg et le Ca. Chacun de ces éléments est essentiel à au moins une des parties du mécanisme de la photosynthèse ou à la régulation de plusieurs systèmes de la plante. Le N et le Mg sont impliqués dans la composition de la Rubisco (Stec 2012; Wang *et al.* 2017), le P est essentiel dans l'apport en énergie aux différents cycles métaboliques (Veronica *et al.* 2017), tandis que le K et le Ca sont des régulateurs importants de l'ouverture stomatique (Breck St-Clair 2004; Jin *et al.* 2011). Les études reliant fertilité du sol – nutrition des plantes s'intéressent soit au couple N – P ou à la totalité des bases échangeables des sols (Fyllas *et al.* 2009; Han *et al.* 2011). À ma connaissance aucune étude n'intègre l'ensemble de ces éléments en essayant de caractériser le rôle de chacun sur les différents mécanismes de la photosynthèse.

D'autres éléments nutritifs, comme l'Al et le Mn, sont toxiques en trop grande concentration dans les feuilles (Thornton *et al.* 1986, St-Clair 2004). Thornton *et al.* (1986) ont testé l'effet de l'Al à pH faible (4.0) sur la croissance des érables à sucre. Ils ont observé une diminution du contenu en Ca dans les feuilles à mesure que la concentration en Al augmentait. De plus, au-delà de 600 µM Al, la biomasse des semis

diminuait exponentiellement. En Pennsylvanie, la santé des érables et la photosynthèse a été corrélées négativement avec la concentration en Mn des feuilles. L'excès de Mn peut interférer avec l'absorption d'autres nutriments, entre autres le Mg et le K (St-Clair, 2004).

La pratique des amendements cationiques permet à la fois d'augmenter le pH du sol, d'augmenter la totalité des bases échangeables du sol et de limiter ainsi la toxicité en Al et en Mn. Elle serait donc une solution parfaite à la fois au déprérissement des érables et permettrait d'augmenter la croissance de l'éable à sucre. Cette solution a un effet pendant de nombreuses années. Moore *et al.* (2012) ont observé que 18 ans après l'amendement l'effet des traitements à fortes doses (plus de 2 t/ha) était toujours présent sur la concentration en éléments nutritifs (Mg, Ca et Mn) des feuilles, cependant les traitements plus faibles (moins de 2 t/ha) n'influaient plus l'absorption.

1.1.2 Propriétés physiques

La structure, la texture, l'humidité du sol, la pente et la profondeur de sol sont des éléments qui peuvent faire varier la fertilité physique du sol. Une bonne profondeur de sol va permettre aux érables de croître et de bien s'enraciner dans le sol afin de résister aux intempéries, ainsi que d'avoir accès à une meilleure réserve d'eau et de nutriments. À plus de 100 cm, on considère que le sol est favorable à la croissance des érables (Brown *et al.* 2015). Ensuite, la structure du sol joue un rôle essentiel pour conserver l'eau et les minéraux. Un sol qui contient des agrégats, qui sont friables et de faible densité, sera plus propice pour les érables. L'ajout d'amendement vient aider la flocculation des éléments ce qui permet de créer davantage d'agrégats (Zhang *et al.* 2017).

Un autre point important dans les propriétés physiques est l'humidité du sol. Le manque d'eau ne semble pas être un problème pour le moment pour nos érablières. Cependant, dans un futur à moyen terme, il est attendu, qu'à cause des changements climatiques, les précipitations, sur les territoires présentement favorables à l'éable à sucre, deviendront de plus en plus erratiques ce qui pourrait rendre son territoire de répartition, en grande partie, défavorable, advenant une diminution de l'humidité du sol.

Ce pronostic a été fait pour les forêts au nord du Minnesota qui sont sur une latitude près de nos forêts (Dymond *et al.* 2017). Bien qu'une structure « fertile » permette au sol d'avoir une bonne rétention en eau, il ne faut pas que le sol soit saturé en permanence. Sinon les racines vont être prises dans un milieu anoxique, ce qui limitera le métabolisme racinaire.

Pour terminer, la topographie joue un grand rôle dans l'apport et le maintien des nutriments dans le sol. Si la pente est forte, les arbres auront de la difficulté de s'y planter, le drainage y sera fort, ce qui gardera un faible apport en eau dans le sol et une lixiviation des nutriments. Pour les érables, la pente optimale varie entre 1 et 20 % de dénivelé pour être favorable (Brown *et al.* 2015). Plusieurs études ont été menées observant toutes que les érables à sucre s'établissent mieux sur des terrains avec de faibles pentes (St-Clair *et al.* 2005; Arii *et al.* 2005 et Frey *et al.* 2007).

1.1.3 Propriétés biotiques

Les propriétés biotiques englobent plusieurs acteurs, incluant les invertébrés, la biomasse microbienne et les mycorhizes. Les invertébrés sont essentiels pour arriver à fragmenter la matière organique afin qu'elle puisse être assimilable par la flore microbienne. L'effet des amendements de Ca, sur le groupe d'invertébrés décomposeurs, est toujours en débat. De plus, les amendements, ayant pour effet de diminuer l'acidité des sols, favorisent l'établissement des vers de terre européens. Bien que ces vers puissent être favorables pour aérer le terrain, leur présence dans des érablières diminue la diversité végétale et aussi diminue la quantité et la diversité d'autres invertébrés (Moore *et al.* 2015).

La diversité et la biomasse des communautés microbiennes contribuent fortement à la fertilité du sol en rendant disponibles les nutriments pour les plantes. La littérature rapporte également une forte relation positive entre le pH des sols et la diversité et la biomasse des communautés microbiennes (Fierer *et al.*, 2006). Il existe peu d'étude à long terme sur l'effet du chaulage sur la flore microbienne, mais il est fortement probable que

celle-ci sera stimulée par l'effet des amendements cationiques, via notamment l'augmentation du pH du sol.

Pour terminer, les mycorhizes sont considérées comme ayant un effet positif sur la fertilité, permettant aux plantes d'avoir un meilleur accès aux éléments nutritifs (Smith et Read 2008). Il a été reconnu que les pH faibles diminuent la diversité et entraînent une perte de biomasse des mycorhizes (St-Clair et Lynch 2005; Coughlan *et al.* 2000 et Ouimet *et al.* 1995). De plus, les mycorhizes ont aussi été associées à une meilleure teneur foliaire en nutriments et à une meilleure capacité de photosynthèse (St-Clair et Lynch 2005).

1.2 Érables à sucre

Un examen de la littérature permet de mieux cerner les besoins de l'érable à sucre pour son habitat et sa nutrition.

1.2.1 Habitat

L'érable à sucre a son aire de répartition à l'est de l'Amérique du Nord (Figure 1.2). Selon la Flore laurentienne de 2002, on retrouve les érables sur des terrains élevés et plats, qui sont frais et riches. Les terrains sont habituellement bien drainés et les jeunes pousses sont très tolérantes à l'ombre (Brown *et al.* 2015 et Flore laurentienne, 2002). Bien que le sol doive avoir un bon drainage, l'érable à sucre est sensible aux sécheresses et il ne se retrouve pas dans les environnements xériques (Casperson et Kobe 2001). La profondeur du sol, quant à elle, devient favorable à l'érable à partir de 100 centimètres de profondeur et le pH optimal de l'habitat de l'érable à sucre comme un sol avec des valeurs basiques à légèrement acide (Brown *et al.* 2015).

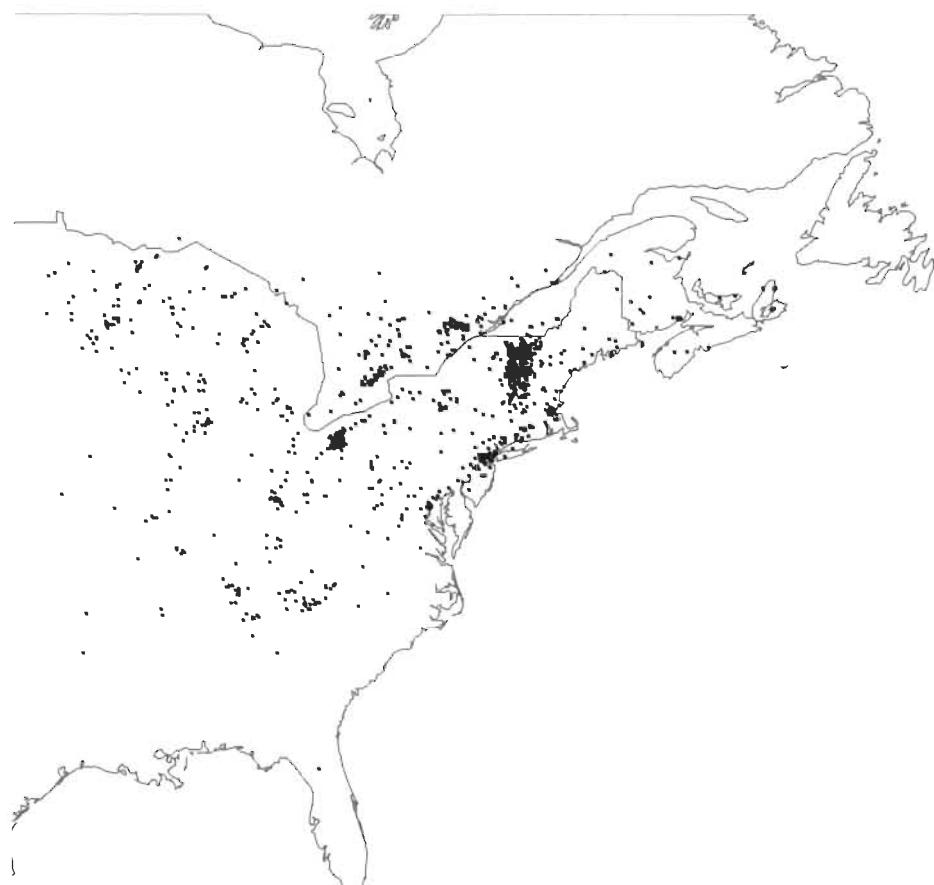


Figure 1.2 Répartition des érables à sucre en Amérique du Nord, fait à partir de la base de données GBIF le 9 mars 2018.

En couplant la base géolocalisée de données GBIF (Global Biodiversity Information Facility, www.gbif.org) avec la base de données de sols *soilgrids* (Hengl *et al.* 2017, résolution 250 m) et la base de données de climats *worldclim* (Fick et Hijmans 2017), il est possible d'obtenir quelques caractéristiques intéressantes de l'habitat de l'éable à sucre (Tableau 1.1) et de cinq autres espèces que l'on retrouve souvent avec l'éable. Ainsi, le pH des 2311 habitats des érables varie de 4,7 à 6,7 avec un pH moyen de 5,6. Les érablières sont souvent nommées comme étant des érablières à bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*) ou des érablières à hêtre à grande feuille (*Fagus grandifolia*), ces deux espèces se retrouvent dans des pH, des températures et précipitations annuelles comparables aux érables à sucre (Tableau 1.1). Cependant, le sapin baumier (*Abies balsamea*) et la viorne à bois (*Viburnum lantanoides*) ont un pH moyen, respectivement, inférieur de 0,3 et 0,6 par rapport aux érables à sucre. Il est important de noter que ce tableau présente des valeurs de pH qui sont actuelles (2017), mais il n'a pas

été possible d’acquérir les valeurs des années 60. Donc les valeurs observées ici sont celles des érablières après la lixiviation du Ca et du Mg.

Tableau 1.1

Préférence et le coefficient de variation du pH, de la température ($^{\circ}\text{C}$) et des précipitations annuelles (mm) chez AS : *Acer saccharum*, FG : *Fagus grandifolia*, BA : *Betula alleghaniensis*, AR : *Acer rubrum*, AB : *Abies balsamea* et VL : *Viburnum lantanoides*, faits avec les bases de données GBIF, Soilgrids et Worldclim le 9 mars 2018

| Espèces | pH du sol à 30 cm | | | Température annuelle | | | Précipitation annuelle | | |
|----------------|--------------------------|-------------------|-----------|-----------------------------|-------------------|-----------|-------------------------------|-------------------|-----------|
| | Moyen | Intervalle | CV | Moyen | Intervalle | CV | Moyen | Intervalle | CV |
| AS | 5,6 | 4.7-6.7 | 0,083 | 7,2 | 3.0-14.2 | 0,090 | 1048 | 733-1489 | 0,162 |
| FG | 5,5 | 4.6-6.8 | 0,077 | 8,8 | 3.3-20.1 | 0,090 | 1102 | 758-1622 | 0,162 |
| BA | 5,4 | 4.3-6.7 | 0,088 | 6,0 | 2.8-10.3 | 0,090 | 1084 | 690-1574 | 0,162 |
| AR | 5,5 | 4.3-6.5 | 0,077 | 9,4 | 2.9-21.6 | 0,090 | 1114 | 353-1632 | 0,162 |
| AB | 5,3 | 4.1-6.5 | 0,094 | 5,0 | 1.5-7,5 | 0,090 | 1090 | 629-1707 | 0,162 |
| VL | 5,0 | 4.1-6.3 | 0,078 | 5,5 | 2.4-9.1 | 0,090 | 1203 | 804-1704 | 0,162 |

1.2.2 Nutrition

Dans notre présente étude, le problème de l’érablière du bassin versant du lac Clair est un débordement des éléments cationiques et plus précisément le Ca et le Mg (Houle *et al.* 1997). En carence de Ca, il y a habituellement une augmentation d’Al, alors qu’en carence de Mg, c’est le Mn qui augmente. Les concentrations d’Al et Mn élevées sont associées à une diminution de la photosynthèse et de l’état de santé des érables, en Pennsylvanie (St-Clair 2004). Chez les semis d’érables, la concentration élevée de Mn et Al diminue sa capacité d’utiliser la triose-phosphate, de transporter des électrons et de carboxylation (Bethers *et al.* 2009 et St-Clair 2004). Des études ont observé que l’ajout de Ca et de Mg permettait d’augmenter la capacité photosynthétique des érables (St-Clair et Lynch 2005 et Momen *et al.* 2015). L’ajout de N augmente aussi la capacité photosynthétique des arbres matures. Les trois éléments nutritifs (Ca, Mg et N) étaient nécessaires afin d’augmenter le taux de photosynthèse maximum (Momen *et al.* 2015).

Moore et Ouimet (2010) ont observé que l'ajout de Ca (CaCO_3 et CaSO_4) permettait d'augmenter la croissance radiale des érables, dans l'érablière de la forêt Duchesnay, et que l'ajout combiné de Ca et de Mg ($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$) avait des résultats significativement plus élevés pour la même période de temps.

1.3 Photosynthèse et flux hydrique

La photosynthèse est un système essentiel aux plantes, qui permet la transformation de l'énergie solaire en énergie chimique stable sous forme de photoassimilats carbonés par la suite. Ces photoassimilats seront ensuite utilisés pour la croissance et le métabolisme des végétaux. La photosynthèse peut être séparée en deux phases, la première photochimique appelée phase claire, la seconde biochimique appelée phase sombre. La phase claire concerne l'absorption de l'énergie lumineuse par les chloroplastes. À l'intérieur du chloroplaste, cette énergie va être utilisée par trois voies. L'une des voies est la fluorescence chlorophyllienne (FC). Ensuite, nous nous intéresserons à la phase sombre à travers la vitesse maximale de carboxylation (V_{Cmax}). La capacité d'atteindre rapidement des taux de photosynthèse maximaux permet à la plante d'être plus compétitive dans un milieu où la compétition pour la lumière est un enjeu primordial. Pour terminer, le dernier point de la photosynthèse qui sera étudiée est la limitation biophysique de la photosynthèse, régulant, en échange de l'eau, l'entrée du CO_2 atmosphérique au sein des stomates. Nous utiliserons la conductance stomatique (g_s) comme variable pour estimer cette limitation. Nous discutons ci-dessous de chacune de ces parties au regard de l'effet potentiel des cations sur chacun de ces aspects de la photosynthèse.

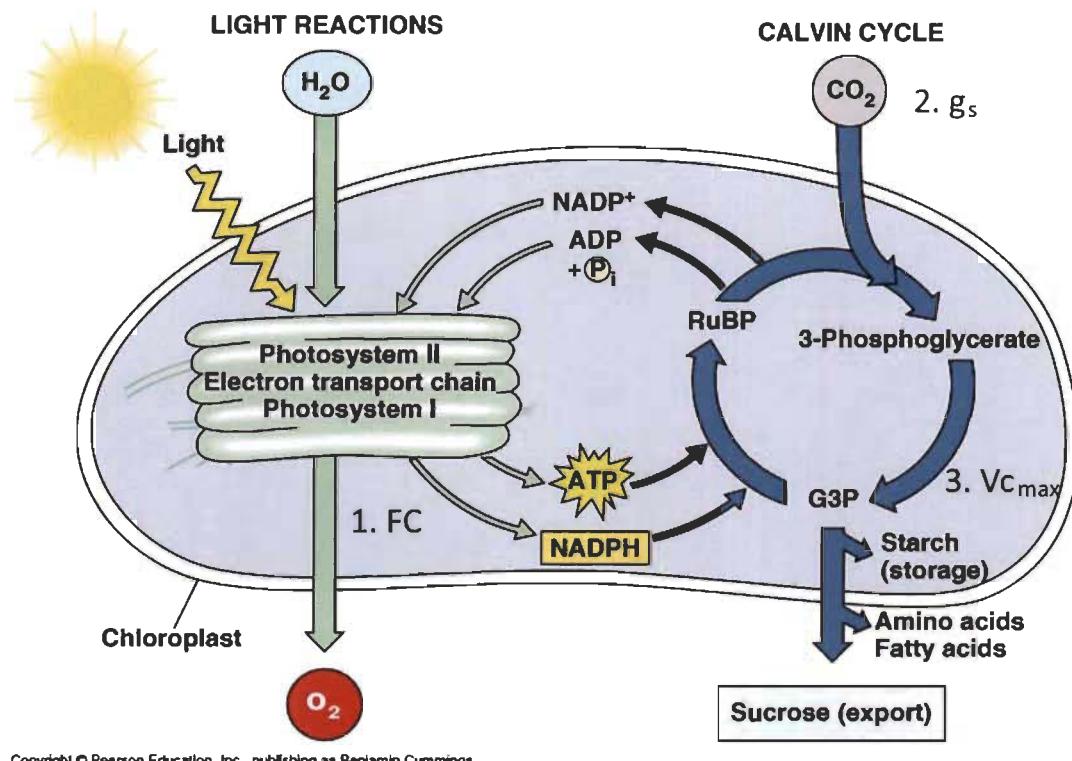


Figure 1.3 Représentation d'un chloroplaste d'une feuille avec à gauche la phase claire de la photosynthèse et à droite, la phase sombre.
Tirée de Pearson Education, inc. Publiée par Benjamin Cummings.

1.3.1 Fluorescence chlorophyllienne

La FC (Figure 1.3 – Partie 1) est une sonde interne qui permet d'estimer, de façon fiable, le rendement quantique des réactions photochimiques du photosystème II (Samson, 2013). La mesure de FC est une méthode, largement utilisée en physiologie végétale, forestière ou encore en océanographie, pour estimer l'efficacité photosynthétique et pour étudier les mécanismes de régulation de l'énergie absorbée (Maxwell et Johnson 2000). La plante a trois voies possibles pour utiliser l'énergie absorbée. La première est l'utilisation de l'énergie par les réactions photochimiques, la seconde est par perte de chaleur et la dernière par la FC. Ces trois voies permettent d'expliquer l'utilisation de l'énergie par la plante sous forme de formule :

Équation 1.1 : Formule de l'utilisation de l'énergie absorbée par la feuille

$$1 = P + C + FC$$

où P représente le ratio de l'énergie utilisée pour les réactions photochimiques, C le ratio pour la chaleur et I représente l'énergie complète disponible pour les réactions. En envoyant un flash lumineux saturant, la valeur de P restera à zéro et la partie d'énergie que prenait habituellement sera transférée à C et FC. Ce qui permettra de calculer le rendement du photosystème II. Lorsqu'une feuille reçoit un flash lumineux saturant, la FC produit un graphique comme dans la figure 1.4.

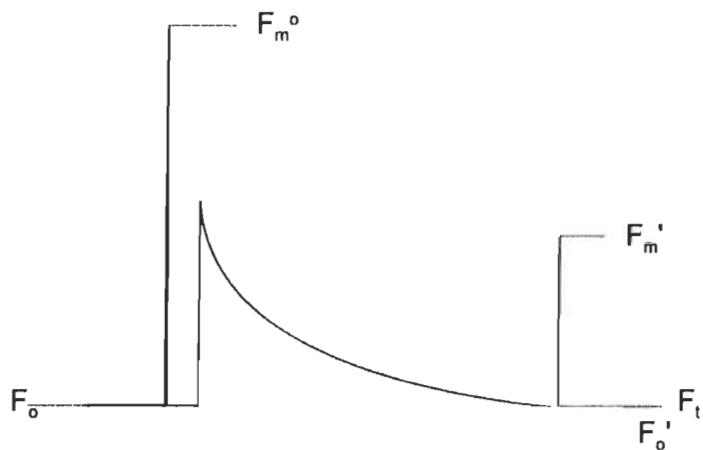


Figure 1.4 Représentation d'une courbe de la fluorescence typique (Maxwell *et al.* 2000). Où F_0 est la fluorescence à l'obscurité avant le premier flash lumineux; F_m^0 est la valeur maximale de fluorescence de la feuille, pendant le premier flash lumineux; F_t est la valeur de fluorescence après que la feuille se soit stabilisée suite au flash; F'_m est la valeur de fluorescence maximale lors d'un second flash lumineux.

Ces données de FC permettent de calculer le rendement photochimique opérationnel du photosystème II (ϕ_{II}), avec la formule qui suit :

Équation 1.2 : Formule de l'utilisation de l'énergie absorbée par la feuille

$$\phi_{II} = \frac{F'_m - F_t}{F'_m} = \frac{\Delta F}{F'_m}$$

Genty *et al.* (1989) ont utilisé ϕ_{II} afin de calculer le transport d'électron (ETR). ETR est alors donné par le produit du ϕ_{II} par la quantité de photon absorbé et par un facteur de répartition entre les deux photosystèmes (0.5). De plus, Genty *et al.* ont observé une relation linéaire entre le ϕ_{II} et l'efficacité de l'assimilation du CO₂, ce qui permettra dans ce mémoire de tester si les amendements cationiques ont modifié l'ETR.

1.3.2 Flux hydrique

Le flux hydrique permet aux végétaux de faire parvenir l'eau et les nutriments aux parties aériennes (Figure 1.3 – Partie 3). Le bon fonctionnement de ce flux est essentiel à la survie de n'importe quelle espèce végétale. Le stress hydrique influence grandement les plantes, en diminuant la croissance, la teneur en nutriments et la photosynthèse (Naeem *et al.* 2018). L'un des problèmes rencontrés chez les plantes est le juste équilibre entre la grosseur des vaisseaux et le risque de cavitation. Plus le vaisseau est long et gros, plus il risque d'y avoir la formation d'une bulle d'air qui causerait la rupture du flux hydrique et diminuerait l'apport en eau et en nutriment aux parties aériennes de l'arbre. L'une des méthodes afin d'éviter la cavitation est de diminuer la transpiration et donc de diminuer la g_s (Sobrado 2009). Il a été suggéré que la g_s peut être influencée par quelques variables environnementales. Dans un environnement plus aride, la g_s va être plus faible (Farquhar *et al.* 2002). De plus, il a été démontré en laboratoire et en nature que les plantes limitaient leur conductance stomatique et perdaient moins d'eau avec une plus grande fertilité du sol en azote et en phosphore (Niinemets *et al.* 2009). Des études ont réussi à démontrer que l'ajout de Ca sur les végétaux en stress hydrique permet à celle-ci de mieux survivre aux sécheresses (Li Z. *et al.* 2017 et Naeem *et al.* 2018). Cependant, Green *et al.* (2013) ont testé l'ajout de Ca sur une érablière à bouleau jaune et ont vu une augmentation de l'évapotranspiration de 25 % à 18 % pour les 3 années qui ont suivi l'épandage, démontrant ainsi que l'ajout de Ca pouvait favoriser la transpiration des arbres. Ces résultats semblent donc contradictoires, mais il ressort de là que le calcium aurait une influence importante sur la conductance stomatique. Je pense que le chaulage amène le Ca nécessaire aux érables pour arriver à gérer le manque d'eau dans les mauvaises saisons, ce qui permettrait d'expliquer, en partie, la difficulté de survie des érables à sucre.

1.3.3 Rubisco et son activation

La Ribulose 1,5 – bisphosphate carboxylase/oxygenase, alias la Rubisco, est l'enzyme la plus importante dans le cycle de Calvin (Figure 1.3 – Partie 4). Elle permet de fixer le carbone pour former le sucre que l'arbre utilisera pour ses dépenses énergétiques. Les végétaux ont besoin des cations de Mg pour fabriquer la Rubisco dont le cœur catalytique est supporté par un atome de Mg. De plus, la Rubisco est constituée de 70 % de N. Sans ces deux nutriments, la Rubisco ne pourra pas se fabriquer ou s'activer et ainsi l'arbre ne pourra pas fabriquer de sucre (Stec 2012). Selon les espèces, il est possible d'observer différentes réponses face au traitement de fertilisation. Par exemple, le soja, grâce à des bactéries, augmente son $V_{C_{max}}$ avec l'augmentation de la fixation du N dans le sol. Le phénomène est expliqué par une boucle positive entre l'utilisation de la triose-phosphate et l'activation de la Rubisco (Kaschuk *et al.* 2012). Alors que pour le saule la fertilisation ne semble pas avoir changé le $V_{C_{max}}$. Dans son cas, la fertilisation a eu un effet sur la surface foliaire qui a fortement augmenté. Pour cette espèce, la stratégie qui a été choisie est d'augmenter ses capacités photosynthétiques par la surface. Elle a opté pour augmenter la surface en maintenant les mêmes concentrations en Rubisco par centimètre carré (Merilo *et al.* 2006). Lorsque l'on observe l'effet de la fertilisation sur les érables à sucre, il semble que l'apport en amendements cationiques lui permet d'avoir accès et d'absorber davantage de cations de Mg et de Ca. Nous pensons que l'augmentation de Mg dans les feuilles (Moore et Ouimet 2006), permet à l'arbre de fabriquer davantage de Rubisco et ainsi lui permettrait de produire plus de sucre et ainsi optimiser sa croissance. Dès 1982, Farquhar & Von Cammerer proposent un formalisme mathématique de type Michaelis-Menten pour décrire la relation entre le taux de photosynthèse et la concentration foliaire en Mg. En se basant sur des constantes éparses de la littérature, ces auteurs estimaient que cette relation n'avait qu'une existence physiologique et ont invalidé ce formalisme pour des conditions réelles. *In natura*, la concentration foliaire en Mg serait toujours suffisante pour activer la Rubisco. Pourtant, cela n'a jamais été testé et semble être une piste suffisamment universelle pour expliquer l'effet résiduel du pH du sol sur la photosynthèse observée à des échelles biogéographiques. À ma connaissance cela n'a jamais été démontré chez l'érable à sucre.

CHAPITRE II

EFFET DES AMENDEMENTS CATIONIQUES SUR LA PHOTOSYNTHÈSE DES ÉRABLES À SUCRE (*ACER SACCHARUM*)

Manuscrit en attente de soumission à la revue scientifique *Forests*.

Alexandre Proulx^{1,*}, Jean-David Moore², Guy Samson¹, Catherine Simard-Dun¹ et
Vincent Maire¹

¹ Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières, Canada G8Z 4M3

² Direction de la recherche forestière, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs,
Canada G1P 3W8

* Correspondant : alexandreproulx4@hotmail.com

Résumé

Dans certaines érablières d'Amérique du Nord, des débordements nutritifs, issus des pluies acides des années 80-90, ont persisté menant à un dépérissement des érables à sucre (*Acer saccharum*). Face à cette problématique, les amendements cationiques ont été utilisés, améliorant la survie et la croissance des érables. Cependant, les mécanismes photosynthétiques par lesquels les amendements agissent sur les érables demeurent inconnus. Nous avons donc observé l'influence directe et indirecte des amendements cationiques sur les limitations biochimiques et biophysiques de la photosynthèse. Plus de 15 ans après le chaulage, les résultats montrent que les amendements influencent toujours positivement la composition des feuilles en calcium (Ca) et en magnésium (Mg) et négativement la composition en potassium (K) et en manganèse (Mn). La variation du Vc_{max} est expliquée en partie par la variation des nutriments d'azote (N), de phosphore (P) et de Mn tandis que la variation de g_s est négativement expliquée par les concentrations foliaires en K et Ca. La variation du rapport C_i/C_a est fortement expliquée à 47 % par Vc_{max} et g_s , alors que le ^{13}C est expliqué à 35,5 % par le C_i/C_a et le Vc_{max} . Nos résultats démontrent que les amendements ont des effets principalement indirects en covariant avec les éléments influençant directement le Vc_{max} et le g_s , puis la régulation du rapport C_i/C_a et du ^{13}C établi durant la durée de vie des feuilles.

Mots clés : Amendements cationiques, vitesse de carboxylation, conductance stomatique, photosynthèse, carbone 13 et *Acer saccharum*.

Introduction

En 2017, le Canada était le principal producteur de produits d'érable au monde. Le Québec a 91 % des parts de la production canadienne de produits d'érable et 67,2 % de la production mondiale avec plus de 118 millions de livres de produits d'érable (PPAQ 2018). Ce secteur d'activité repose essentiellement sur l'espèce *Acer saccharum*, bien que d'autres espèces d'érable puissent y participer. Une forte productivité en sirop d'érable

nécessite un environnement favorisant une concentration élevée de sucres dans la sève, produits par la photosynthèse (Taylor 1956). Cependant, les pluies acides des années 1980-90 ont entraîné une lixiviation de plusieurs nutriments (Ca, Mg, K et Na) (Houle *et al.* 1997) dans le sol et le dépérissement des érables par une réduction de leur recrutement, de leur survie et de leur croissance (Duchesne *et al.* 2002; Moore et Ouimet 2006 et Moore *et al.* 2015). Bien que certains sols affectés soient en train de retrouver leurs spécificités d'origine (Lawrence *et al.* 2012), d'autres études affirment que les sols n'arriveront pas à rétablir leur fertilité sans apports extérieurs (Sverdrup *et al.* 2005 et Phelan *et al.* 2016). Les amendements cationiques, qui consistent à épandre du calcium (Ca) sous différentes formes, ont été proposés comme solution. Les amendements les plus utilisés sont la dolomite ($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$) et la calcite (CaCO_3) (Moore *et al.* 2015). Si ces amendements ont amélioré la disponibilité du calcium du sol et la nutrition en calcium des érables (Moore et Ouimet 2010), des effets indirects sur la fertilité du sol et la nutrition des érables (e.g. meilleure disponibilité en azote du sol Cheng *et al.* 2013; plus faible assimilation du manganèse et de l'aluminium, Bethers *et al.* 2009) sont également observés limitant la compréhension sur les causes proximales à l'effet positif des amendements sur la performance des érables. Mieux comprendre comment la fertilité du sol favorise la capacité des érables à sucre à capturer le carbone atmosphérique et à le transformer en sucre apparaît ainsi comme un enjeu écologique et économique.

À la suite d'un amendement carbonaté, le potentiel d'hydrogène (pH) du sol augmente, ce qui serait suffisant pour directement accroître le taux de photosynthèse net foliaire selon les relations empiriques observées sur des gradients régionaux et mondiaux (Viet 2013 et Maire *et al.* 2015). Un pH neutre à alcalin est également associé à une plus grande biodisponibilité des nutriments du sol pour les plantes, tels que l'azote (N), le phosphore (P), le potassium (K), le magnésium (Mg) et le calcium (Ca) (Truog 1948). Ces éléments ont des effets directs reconnus sur les différents mécanismes agissant sur la régulation de la photosynthèse. En effet, le N et le Mg sont impliqués dans la composition de l'enzyme Rubisco essentielle à la photosynthèse (Stec 2012 et Wang *et al.* 2018), le P permet le transport d'énergie dans les métabolismes foliaires tels que le cycle de Calvin (Veronica *et al.* 2017 et Simonsson *et al.* 2018), tandis que le K et le Ca sont des

régulateurs importants de l'ouverture stomatique (St-Clair 2004 et Jin *et al.* 2011). À notre connaissance aucune étude n'intègre l'ensemble de ces éléments tout en tentant de caractériser le rôle de chacun sur les différents mécanismes de la photosynthèse.

En Chine, une étude a testé l'effet de l'ajout de Ca sur des semis, de *Vernicia fordii*, lors de stress hydriques. Il en est ressorti que l'ajout de Ca permet aux semis de mieux résister aux stress et de maintenir des taux de photosynthèse net plus élevés (Li *et al.* 2017). Pour l'érable à sucre, le taux de photosynthèse net par unité de surface foliaire est augmenté par la fertilisation en Ca et Mg (Ellsworth & Liu 1994 et Elvir *et al.* 2006), d'autant plus si elle est couplée à une fertilisation en N (Momen *et al.* 2015 et Wang *et al.* 2018). Cependant, la seule fertilisation azotée ne permettait pas d'augmenter le taux de photosynthèse des érables (Elvir *et al.* 2006). Ces dernières études semblent s'accorder sur une combinaison d'effets direct et indirect d'amendement sur la phase sombre de la photosynthèse, consistant en la régulation de la vitesse maximale de carboxylation de l'enzyme RuBisCo ($V_{C\max}$). D'autres études se concentrent davantage sur un effet direct de la concentration en Ca foliaire sur la transpiration, la conductance stomatique (g_s) régulant la sortie d'eau en échange de l'entrée du carbone atmosphérique au sein de la feuille. Chez plusieurs espèces, l'ajout de Ca augmente la transpiration en milieu contrôlé à l'échelle de la feuille (Naeem *et al.* 2018 et Li *et al.* 2017) et également sur l'entièreté d'un bassin versant (Green *et al.* 2013). Pour l'érable à sucre, la littérature étudiant leur photosynthèse s'est concentrée sur des semis et de jeunes arbres, dont les stratégies de croissance sont généralement différentes de celles des arbres matures (Gibert *et al.* 2016). Cependant, dans notre étude, les amendements calciques se déroulent en forêt mature. À notre connaissance, il n'y a pas d'études qui se sont intéressées à la réponse de la photosynthèse des arbres adultes.

La présente étude se concentre sur la réponse de la photosynthèse des érables à sucre matures à l'aide d'un gradient de fertilité en Ca, en Mg et en pH du sol grâce à trois types d'amendement calcique, soit la dolomite, la calcite et le sulfate de calcium, qui ont été épandus il y a plus de 15 ans. Le premier objectif est de vérifier si les amendements ont toujours un effet sur les mécanismes de la photosynthèse en observant la réponse du

taux de photosynthèse nette, du Vc_{max} , du g_s ainsi que de la composition isotopique en carbone 13 de la feuille (^{13}C). Un deuxième objectif est de connaître l'influence combinée de l'ensemble de la nutrition en éléments majeurs sur la variation des mécanismes de la photosynthèse et de détecter les effets directs et indirects des amendements. La méthode des analyses de pistes (« Path analysis ») a été utilisée afin d'identifier la suite de relations causales entre toutes nos variables étudiées. Nous nous attendons que l'augmentation des amendements cationiques permette aux érables à sucre d'augmenter le gain en carbone et de diminuer les pertes d'eau pour un gain en C donné.

Matériels et Méthodes

Description du site

Le peuplement expérimental se trouve dans la forêt de Duchesnay, à 50 kilomètres du nord-ouest de la ville de Québec (46°57'N et 71°40'W). La moyenne des précipitations annuelles est de 1300 mm et la température moyenne annuelle de 3,4 °C (Moore *et al.* 2012). Il s'agit d'une érablière à bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*) et à hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia*). Le sol est un podzol humo-ferrique orthique provenant d'une roche-mère de gneiss granitique du Bouclier canadien (élévation de 270 à 390 m et avec une pente moyenne de 10 %) (Moore *et al.* 2012).

À la suite des pluies acides des années 80-90, le site a subi une perte de Ca et de Mg (respectivement $17.1 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ et $3.7 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) et une augmentation forte des dépôts atmosphériques en N ($9.2 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) (Houle *et al.* 1997). Afin de rétablir la capacité cationique du sol, le ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (MFFP) a testé trois amendements cationiques. Un amendement dolomitique ($\text{CaMg}[\text{CO}_3]_2$) a été réalisé en 1994, qui a eu pour effet de modifier la fertilité du sol en Ca et en Mg tout en augmentant le pH du sol. Quatre-vingt-dix-huit arbres matures ont été sélectionnés et répartis entre huit concentrations de chaux (de 0 à 50 tonnes par hectare [t/ha]). Les deux autres amendements, soit la calcite (CaCO_3) et le sulfate de calcium (CaSO_4), ont été réalisés en 2002. Le CaCO_3 modifie la fertilité du sol en Ca et augmente le pH du sol

tandis que le CaSO₄ modifie seulement la fertilité du sol en apportant du Ca. Un total de 63 érables a été sélectionné aléatoirement et réparti entre quatre concentrations (de 0 à 4 tonnes par hectare) et selon les deux amendements (Moore et Ouimet 2010). Seul l'amendement de dolomite a subi une coupe du sous-bois dans un rayon de cinq mètres. Pour les trois traitements, les amendements cationiques ont été épandus manuellement.

En combinant ces trois traitements d'amendements cationiques avec des arbres témoins, notre but était de créer de forts gradients en pH du sol et en fertilité en Ca et Mg et de limiter leur covariation naturelle, pour ainsi mieux cibler le rôle respectif de chacune de ces trois variables sur les propriétés photosynthétiques des érables.

Échantillonnage

Les échantillonnages ont eu lieu lors des étés 2016 à 2018. Pour chacune des années, quatre individus étaient testés par concentration. En 2016 et 2018, seul le traitement de dolomite a été échantillonné sur les concentrations de 0, 2, 10 et 50 t/ha et 0, 5, 20 et 50 t/ha, respectivement. En 2017, tous les trois amendements ont été échantillonnés, des concentrations de 0, 5, 20 et 50 t/ha pour le traitement de dolomite et de 0, 1 et 4 t/ha pour la calcite et le sulfate de calcium. Les séances d'échantillonnage se sont déroulées le lendemain d'une bonne pluie ou de l'absence de canicule en juin ou juillet entre 7 et 11 heures le matin afin d'éviter les stress hydriques. La branche d'un arbre exposée au soleil de diamètre d'au moins 1,5 cm a été coupée à la base de sa ramifications à environ 15 m de hauteur à l'aide d'une perche en fibre de carbone. La branche était immédiatement placée dans un seau d'eau et recoupée à 5 cm sous l'eau afin de réduire le risque d'embolie. Ensuite, le seau était placé à l'ombre jusqu'au moment du départ pour le laboratoire. En laboratoire, les branches étaient recoupées et placées dans une pièce avec une luminosité de 10 µmol/m²/sec et une température de 27 °C pendant 24 à 48 heures.

Variables édaphiques

Le sol a été échantillonné en 2017 avec un carottier de 10 cm de diamètre jusqu'à 20 cm de profondeur. Les échantillons de sol ont ensuite été séchés à l'air libre puis tamisés à 2 cm. Le carbone organique du sol a été obtenu par combustion sèche et tous les autres nutriments (P, K, Ca, Mg et Mn) ont été extraits par la méthode de Mehlich-3. Les analyses de sol ont été effectuées par le Laboratoire de Chimie Organique et Inorganique (Direction de la recherche forestière) du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP). Ces données ont complété celles de 2004 et 2009, acquises par la même méthode d'échantillonnage et par le même laboratoire d'analyse (Moore *et al.* 2012).

Les données climatiques proviennent d'une station météo du Lac Clair. La température, les précipitations et la radiation moyennes annuelles ainsi que la température moyenne et le nombre de jours de croissance où la température moyenne de jour est au-dessus de 5 °C (NGDD) ont été calculés.

Traits foliaires morphologiques et chimiques

La surface foliaire spécifique (SLA) a été estimée à partir de photos. La feuille sélectionnée pour mesurer les traits photosynthétiques était prise et placée sur un carton blanc avec un carré rouge d'une superficie connue. Un plexiglas était installé par-dessus, en s'assurant que la feuille n'avait pas de plis. Ensuite, grâce au contraste de couleur et la superficie connue du carré rouge, la superficie de la feuille a été calculée avec le logiciel R. La feuille était pesée fraîche, puis sèche après avoir passé 48 heures dans une étuve à 65 °C. La concentration en azote des feuilles a été quantifiée par la technique Kjeltec Tecator 1030 (laboratoire de chimie organique et inorganique du MFFP, Québec). La concentration foliaire en P, Ca, Mg, K et Mn a été analysée en utilisant la même technique que pour le sol sans combustion.

Mesure de photosynthèse

Les branches ont été placées dans une salle où les variables environnementales étaient maintenues stables (22 °C, 60 % d'humidité, une luminosité de 10 µmol/m²s et à CO₂ ambiant soit environ 400 ppm). Après un minimum de 24 h d'acclimatation, la mesure des traits photosynthétiques se déroulait sur chaque branche récoltée en sélectionnant une feuille sans dommage apparent. L'ordre de passage des branches était aléatoire. Sur chaque feuille, une courbe de taux de photosynthèse (A) en fonction du carbone interne (C_i) a été réalisée en choisissant six points de concentration en CO₂ ambiant (400, 300, 200, 100, 50 et 1500 µmol de CO₂). La feuille était placée initialement dans la chambre d'un LI-6800 dont les conditions environnementales étaient les suivantes : CO₂ ambiant = 400 ppm, humidité relative = 65 %, débit d'air = 500 µmol/s, température ambiante (variant entre 25 °C et 29 °C), PPF = 1500 µmol/m²s. À chaque concentration en CO₂, la mesure du taux de photosynthèse était enregistrée après stabilisation des flux. Le g_s et le rapport C_i/C_a ont été mesurés lorsque la concentration de CO₂ dans l'appareil était de 400 ppm. La vitesse maximale de carboxylation Vc_{max} a été calculée en utilisant les équations suivantes et le package « plantecophys » :

Équation 1 : Équations pour calculer vitesse maximale de carboxylation Vc_{max} à partir du taux de photosynthèse minimum issu de l'hyperbole formée par les taux de photosynthèse lorsque l'activité de la Rubisco est limitante et lorsque la régénération de RuBP est limitante (Duursma 2015).

$$Vc_{max} = (A_m - R_d) \cdot \frac{C_i + K_m}{C_i + \Gamma^*}$$

où

$$A_m = \frac{A_c + A_j - \sqrt{(A_c + A_j)^2 - 4 \Theta A_c A_j}}{2\Theta} - R_d$$

Paramètres pour le taux de photosynthèse

| | |
|------------|---|
| A_m | La valeur minimum de l'hyperbole entre A_c et A_j |
| A_c | Taux de photosynthèse brute lorsque l'activité de la Rubisco est limitante |
| A_j | Taux de photosynthèse brute lorsque la régénération RuBP est limitante |
| Θ | Paramètre de forme, mis à 0.9999 |
| R_d | Taux de respiration à la noirceur |
| Γ^* | Point de compensation respiratoire de la Rubisco |
| K_m | Coefficient de l'affinité Michaelis–Menten pour le CO ₂ de la Rubisco, |

Pour terminer, afin d'avoir une valeur plus constante pour la g_s , la variable g_1 a été calculée avec le même package que le Vc_{max} . Le g_1 permet de prendre une valeur fixe du g_s sur l'ensemble des données prises, au lieu d'être à un moment arbitraire. Les variables utilisées afin de normaliser g_1 sont le g_s , le A_n , l'humidité relative dans la chambre de l'appareil, la pression de vapeur autour de la feuille et le carbone ambiant (C_a). L'équation utilisée pour estimer le g_1 a été tirée de Duursma (2015) :

Équation 2 : Équation pour conductance stomatique selon le modèle de Ball-Berry.

$$g_s = g_0 + g_1 \frac{A_n}{C_a} f(D)$$

Isotope stable du carbone et rapport Ci/Ca

Le ratio C_i/C_a et le ¹³C foliaire sont deux variables photosynthétiques dont la variation est beaucoup plus restreinte que le taux de photosynthèse. Ainsi, à l'échelle globale, le coefficient de variation du taux de photosynthèse net est de 50 % tandis que ceux du rapport C_i/C_a et du ¹³C sont respectivement de 16 % et 12 % (Maire *et al.* 2015 et Cornwell *et al.* 2018). Notre étude adopte donc une approche conservatrice en étudiant les prédicteurs du rapport C_i/C_a et sur le ¹³C des feuilles (Wong *et al.* 1979 et Ehleringer et Cerling 1995), auxquels sont directement reliés le taux de photosynthèse (Falge *et al.* 1997).

Le rapport C_i/C_a permet d'avoir le comportement de la feuille à un temps donné. Afin de pouvoir s'assurer que ce comportement est bel et bien le même comportement pour toute la vie de la feuille, le ratio isotopique ¹³C/¹²C a été pris est habituellement utilisé (Cornwell *et al.* 2018 et Wang *et al.* 2018). Pour analyser le rapport, les feuilles séchées étaient broyées, ensuite un poids de 1,4 mg était placé dans une capsule d'étain afin de pouvoir analyser par spectrométrie de masse le rapport isotopique ¹³C/¹²C du carbone de la feuille.

Analyses statistiques

Des analyses de pistes ont été faites afin de prédire les valeurs de C_i/C_a et ¹³C, à partir des variables physiologiques (soit Vc_{max} et g₁). Ce premier modèle permet de bien voir les voies d'action de toutes les variables. Par la suite, seule l'analyse avec la plus grande probabilité était retenue. Après la sélection du modèle, les variables physiologiques ont été analysées afin de tenter de les prédire à partir de variables chimiques (la concentration en minéraux par surface foliaire), ce qui a formé deux nouveaux modèles pour chaque variable. Par la suite, tous les modèles ont été rassemblés afin de ne faire qu'une figure. Le test de post-hoc de Tukey a été utilisé pour différencier statistiquement les années à partir du ¹³C. Pour terminer, une couche supplémentaire a été ajoutée afin d'observer les effets des variables climatiques sur notre modèle. Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R, version 3.5.1. Les packages utilisés ont été « lavaan » (version 0.6-3), « plantecophys » (version 1.3-2) et « lme4 » (version 1.1-19).

Résultats

L'impact des amendements cationiques sur la composition minérale des feuilles

Bien que les amendements de dolomite (CaMg(CO₃)₂) avaient eu lieu il y a près de 25 ans, ils influençaient toujours positivement les concentrations foliaires en Ca et en Mg, et négativement celle de K et de Mn. L'azote (N) et le phosphore (P) n'étaient pas

influencés par les amendements (Tableau 1). La calcite (CaCO_3) et le sulfate de calcium (CaSO_4), amendés il y a environ 15 ans, ont mené à une augmentation du Ca dans les arbres. Cependant, tous les autres nutriments (N, P, K, Mg et Mn) n'ont pas été influencés par les traitements (Tableaux 2 et 3).

L'impact des amendements cationiques sur les variables physiologiques

Les amendements de dolomite n'ont pas eu d'effet sur le taux de photosynthèse à CO_2 ambiant (A_{sat}), le g_1 , le C_i/C_a , le ^{13}C et le SLA. Le seul effet encore présent sur le site de dolomite est celui sur le V_{Cmax} . Cependant, l'effet n'est pas très clair, étant donné que pour les traitements de 5 et 50 tonnes par hectare, on observe une forte augmentation positive, alors que tous les autres traitements sont confondus (Tableau 4). Presqu'aucune variable physiologique n'est influencée par la calcite et le sulfate de calcium. Les deux amendements ont eu un effet négatif sur le C_i/C_a (Tableaux 5 et 6).

L'impact de la nutrition sur les variables physiologiques

Les amendements expliquaient 15.6 % de la variance du Mn foliaire, alors que celui-ci a influencé négativement le V_{Cmax} . Les concentrations foliaires en N et en P ont influencé positivement le V_{Cmax} . Le N, le P et le Mn expliquaient ensemble 18.8 % de la variation de V_{Cmax} . Les relations de Mn avec V_{Cmax} et de N avec V_{Cmax} sont presque équivalentes dans l'explication de la variance du V_{Cmax} (coefficients respectifs de -0.23 et 0.15). La relation la plus importante est celle du P avec le V_{Cmax} (coefficient de 0.34) qui est plus de deux fois plus forte que celle avec le N. Il est aussi possible de voir que le Ca, le K, le Mn, le N et le P covariant tous positivement dans notre analyse (Figure 1.1 – Chapitre I).

Il est aussi ressorti que le Ca et le K ont modifié g_1 avec la même importance négative dans le modèle. Ensemble, ils expliquent 13.2 % de la variabilité de g_1 . Les amendements cationiques influencent positivement le Ca et négativement le K.

foliaire. Par contre, l'explication de la variance des deux nutriments est plutôt faible avec 2.7 % pour le Ca et 7.1 % pour le K (Figure 1).

Ensuite, Vc_{max} et g_1 ont joué tous deux un rôle aussi important afin d'expliquer les variations du rapport C_i/C_a (avec respectivement un coefficient de -0.48 et 0.45). La variation du C_i/C_a a été expliquée à 47.0 % avec un effet négatif du Vc_{max} et positif de g_1 . Finalement, la variation du ^{13}C était expliquée à 35.5 % par un effet positif du Vc_{max} et négatif du rapport C_i/C_a . Le modèle complet a eu une *P-value* de 0.267, et a donc été considéré non rejeté (Figure 1).

L'impact du climat sur les variables physiologiques

La figure 2 montre qu'une bonne partie de la variation du ^{13}C foliaire était reliée aux modifications interannuelles du climat ($R^2=23.4$). En 2018, le ^{13}C était de -29.4 alors qu'en 2016, il était à -30.0 et en 2017 à -30.4. Par conséquent, le climat a été incorporé au premier modèle d'analyse de piste.

Le nouveau modèle a révélé une covariation positive entre la pluie et le NGDD, de plus il y a des covariations négatives entre la pluie et les nutriments de N, de K et de Mn. La pluie a influencé négativement à la fois le g_1 et ^{13}C , alors que le NGDD a diminué le Vc_{max} . Avec la pluie, le modèle réussit à expliquer 19.4 % de la variance de g_1 et 58.9 % de celle du ^{13}C . La variation du Vc_{max} est expliquée à 42.2 % en ajoutant la NGDD. Aussi l'importance de la relation entre Vc_{max} et ^{13}C a été réduite (Figure 3).

Discussion

Notre étude se concentre sur l'effet combiné des éléments nutritifs sur des traits importants pour la régulation de la photosynthèse, c.-à-d. la capacité maximale de la régulation de la carboxylation de la Rubisco, la conductance stomatique et la concentration interne en CO₂. Aucune étude à notre connaissance n'a intégré autant d'éléments chimiques pour comprendre les variations de la photosynthèse. Ce constat est

d'autant plus vrai pour l'érable à sucre, une espèce importante sur le plan économique et culturel de l'Amérique du Nord-Est.

Nutrition des feuilles

Sur notre terrain d'étude, la variation de pH (de 4.3 à 6.4) résulte en partie de l'apport d'amendements cationiques il y a plus de 23 années. Notre étude montre que les hauts traitements de dolomite ont toujours un effet sur les mêmes éléments nutritifs qu'avaient observé Moore *et al.* (2012). L'ajout de dolomite a eu des effets positifs sur l'absorption de Ca et Mg et des effets négatifs sur l'absorption du K et du Mn, corroborant plusieurs études sur le sujet (Ouimet *et al.* 1995; Maier *et al.* 2002 et Long *et al.* 2011). Les traitements de calcite et de sulfate de calcium n'ont eu que des effets directs en augmentant la concentration foliaire en Ca.

Limitation biochimique de la photosynthèse par la carboxylation

Notre première hypothèse était que le Vc_{max} serait influencé positivement par les amendements cationiques via une meilleure nutrition des arbres et plus précisément par le Mg, le P et le N, ces trois éléments participant à la régulation du Vc_{max} . Les résultats montrent que le P et le N sont des nutriments prédicteurs du Vc_{max} , cependant nous ne retrouvons pas d'influence du Mg. Nous observons une influence négative du Mn sur le Vc_{max} . Bien que le Mn soit un microélément essentiel pour la plante, en excès il peut causer des stress oxydatifs, ce qui mène à une diminution de la capacité de la feuille à produire davantage de sucre (Ohki 1985 et St Clair *et al.* 2005). Cependant, les résultats observés par Moore *et al.* (2012) montraient que les concentrations de Mn étaient moins élevées que dans des érablières en déclin. Étant donné qu'il n'y avait pas de relation entre la mortalité de la couronne des érables et le Mn, il avait conclu que ce n'était pas la toxicité du Mn qui était la cause de la mortalité (Moore *et al.* 2012). Nos résultats amènent une nouvelle perspective à ces conclusions. Bien qu'il n'y ait pas de données sur la survie des érables ou leur croissance dans notre étude, le Mn joue néanmoins un rôle dans la diminution de la capacité photosynthétique de l'érable (Figure 1.1 – Chapitre I).

Ce qui nous permet aussi de comprendre que bien qu'il ne soit peut-être pas la cause directe ou immédiate de la mortalité, il a un effet sur la production d'assimilas carbonés qui à terme pourrait éventuellement diminuer la croissance et la survie de l'érable. Dans une autre étude, Wang *et al.* (2018) ont montré que le Mg jouait un rôle important sur le Vc_{max} , alors que dans la présente étude, le Mg n'est pas une variable explicatrice du Vc_{max} . Wang *et al.* (2018) n'ont pas quantifié le Mn foliaire. Il serait possible qu'il y ait ici un effet confondant entre le Mn et le Mg, qui covarient fortement dans notre étude.

Bien que les amendements n'aient pas eu d'effet direct sur le N et le P des feuilles, ces deux nutriments sont une partie importante dans l'explication de la variation du Vc_{max} . L'importance du N est équivalente à celle du Mn. Comme attendu, une plus grande quantité d'azote foliaire augmentera le Vc_{max} (Wang *et al.* 2018 et Zhang *et al.* 2018). Entrant de manière importante dans la constitution élémentaire de la Rubisco (Stec 2012), nous supposons qu'une plus grande disponibilité de l'azote foliaire permettra d'augmenter la quantité de Rubisco, ce qui augmentera sa vitesse maximale pour une surface de feuille donnée et finalement la production de sucre. L'élément P est également impliqué dans la carboxylation. Plutôt que d'augmenter la concentration en Rubisco au sein de la feuille, nous supposons que l'effet positif du P sur la photosynthèse passe surtout par une régénération plus rapide du ribulose-5-phosphate, qui pourra alors rapidement fixer une nouvelle molécule de CO₂, et ainsi à une activité plus rapide de la carboxylation pour une même quantité de Rubisco (Fredeen *et al.* 1990). De plus, le P est l'élément le plus important pour expliquer la variation du Vc_{max} . Cela signifierait qu'il est l'élément le plus limitant pour la Vc_{max} . Nos résultats semblent appuyer ceux de Gonzales et Yanai (2019) montrant que de manière générale, les sols des érablières ont changé vers une limitation principale par le phosphore à la suite des pluies acides des années 80-90 issues des activités anthropiques de la région.

Limitation biophysique de la photosynthèse par la conductance stomatique

Notre hypothèse concernant la régulation nutritive de la limitation biophysique de la photosynthèse était que le g_i serait influencé positivement par le K et le Ca (Terry et

Ulrich 1973 et Green *et al.* 2013). Ces éléments sont impliqués dans le fonctionnement des cellules de garde qui régulent par leur ouverture la conductance stomatique. Le Ca et le K rentrent ainsi dans la communication entre les cellules de garde. Une plus grande concentration dans ces éléments permettrait aux cellules de communiquer et d'ajuster plus rapidement l'ouverture stomatique, l'entrée de CO₂ atmosphérique et la sortie d'eau par transpiration. Notre étude montre bien une forte importance du Ca et du K pour expliquer les variations de la conductance stomatique. Cependant, la relation entre les variables est négative. Il existe quelques études qui ont observé une relation similaire entre K et la conduction stomatique. Arquero *et al.* (2006) avait observé que sous déficience en K, les oliviers (*Olea europaea*) maintenaient une conductance stomatique importante en condition de sécheresse et Jákli *et al.* (2016) ont montré que le blé avec une concentration foliaire faible de K avait de plus forts taux de transpiration par unité de surface. Cependant, il ne semble avoir aucune étude sur des effets négatifs du Ca sur la conductance stomatique.

Corégulation de la photosynthèse par les limitations biochimiques

Notre troisième hypothèse était que le Vc_{max} et le g₁ influencerait également le rapport C_i/C_a. Il a été possible d'établir que le Vc_{max} et le g₁ jouaient des rôles équivalents dans l'explication de la variation du ratio C_i/C_a. Comme il était attendu, le Vc_{max}, qui est une force de puits pour assimiler le carbone interne de la feuille, influence négativement le C_i/C_a, alors que le g₁, qui permet l'entrée de carbone inorganique à l'intérieur de la feuille, l'influence positivement. Le rapport C_i/C_a influence négativement le ¹³C. Cela est dû à la discrimination du ¹³C en faveur du ¹²C, dû à la masse volumique moins grande du ¹²C. Le ¹²C est utilisé en priorité dans les activités photosynthétiques de la plante afin de diminuer les coûts d'énergie dans le transport du carbone. Lorsque le ¹²C vient à diminuer fortement, la plante aura plus difficilement le choix et commencera à utiliser le ¹³C de manière plus importante. Bien que le ratio C_i/C_a explique une petite partie de la variance du ¹³C, c'est le Vc_{max} qui est le plus important dans son explication. Il est normal d'observer ces relations, puisque le C_i/C_a est une mesure instantanée causant une plus

grande variabilité, au contraire du Vc_{max} , qui est calculé en utilisant une courbe à plusieurs points. Donc, le Vc_{max} est la variable la plus susceptible de prédire le ^{13}C .

Variables climatiques

L'effet négatif entre le NGDD et le Vc_{max} est dû au cycle de photosynthèse de l'érable à sucre. Königer *et al.* (2000) ont montré que le taux de photosynthèse des érables à sucre avait une relation de cloche positive avec le temps. Le taux de photosynthèse, à des constantes environnementales stables, des érables à sucre augmentent dans le temps jusqu'au mois de juin. Ensuite, le taux diminuera jusqu'à la sénescence au mois de novembre. Les données de l'étude ont été prises au cours du mois de juin et juillet, donc le taux de photosynthèse était probablement déjà en train de diminuer. L'effet négatif de la pluie sur g_s a été relié à la diminution de l'utilisation du C_i de la feuille, ce qui menait à la diminution de la g_s . Pour ce qui est de l'effet de la pluie directement sur le ^{13}C , Ferrio et Voltas (2005) ont démontré que le statut hydrique de la plante influençait négativement le ^{13}C du pin d'Alep, ce qui corrobore très bien les résultats que nous avons observés sur l'érable à sucre.

Covariation des nutriments

L'utilisation de la technique d'analyse des pistes a permis d'identifier que la prise en compte des covariations entre les concentrations en nutriments au sein de la feuille était cruciale pour obtenir une causalité non rejetée. Ainsi, Ca covariait avec K, P covariait avec Mn et ainsi de suite.

Cette covariation explique aussi la diminution d'absorption de certains nutriments (Mn ou K) au profit du Mg et du Ca. Ces résultats font écho à ceux de Parent *et al.* (2013) qui proposent une nouvelle méthode pour les analyses de nutriments à l'intérieur des plantes. Ils considèrent qu'il est essentiel de prendre en considération les interactions entre les minéraux dans les plantes afin de ne pas laisser de biais. Donc le concept de bilan

nutritionnel avec les interactions serait préférable à la méthode de log-ratio additif, étant donné qu'il projette les interactions les plus importantes de l'espace euclidien.

Perspectives sur le taux de croissance et de survie des érables à sucre

Moore *et al.* (2015) montraient que les amendements cationiques permettaient d'augmenter la croissance et d'augmenter la survie des érables. Nos résultats tentent de comprendre les mécanismes associés aux effets positifs des amendements. La carboxylation est le processus qui permet la transformation du carbone inorganique en carbone organique et *in fine* en sucre pour la plante. Avec un Vc_{max} plus élevé, on suppose que l'augmentation de sucre sera investie dans la croissance, la survie et éventuellement la reproduction. Une meilleure régulation stomatique est associée à un meilleur contrôle des flux d'eau en temps de sécheresse et diminue les risques d'embolies des vaisseaux conducteurs d'eau, responsable d'une partie de la mortalité des arbres. Dans une autre étude, il serait important d'analyser si les traits de photosynthèse sont associés à la croissance et à la survie des érables à sucre.

Remerciements

Nous remercions le Ministère des forêts, de la Faune et des Parcs du Québec pour nous avoir permis d'avoir accès à leur site d'expérimentation sur les amendements cationiques et aussi tous ceux qui ont participé de près ou de loin sortie terrain, aux analyses des données et aux discussions sur ceux-ci, notamment Lucas Deschamps, Roxanne Giguère-Tremblay, Jean-Sébastien Laplante, Catherine Simard Dunn, Isabelle Gosselin et Jennifer Paillassa. La recherche a été financée par le CRNSG et FRQNT et grâce au financement de l'Université du Québec à Trois-Rivières.

Références

- Arquero, O., Barranco, D., & Benlloch, M. (2006). Potassium starvation increases stomatal conductance in olive trees. *HortScience*, 41(2), 433-436.
- Cornwell, W. K., Wright, I. J., Turner, J., Maire, V., Barbour, M. M., Cernusak, L. A., ... Santiago, L. S. (2018). Climate and soils together regulate photosynthetic carbon isotope discrimination within C₃ plants worldwide. *Global Ecology and Biogeography*, 27(9), 1056–1067. <https://doi.org/10.1111/geb.12764>
- Duchesne, L., Ouimet, R., & Houle, D. (2002). Basal Area Growth of Sugar Maple in Relation to Acid Deposition, Stand Health, and Soil Nutrients. *Journal Environmental Quality*, 31, 1676-1683.
- Duursma, R. A. (2015). Plantcophys – An R package for analysing and modelling leaf gas exchange data. *PLoS ONE*, 10(11), 1-13.
- Ehleringer, J. R., & Cerling, T. E. (1995). Atmospheric CO₂ and the ratio of intercellular to ambient CO₂ concentrations in plants. *Tree Physiology*, 15(1991), 105-111.
- Ellsworth, D. S., & Liu, X. (1994). Photosynthesis and canopy nutrition of four sugar maple forests on acid soils in northern Vermont. *Can. J. For. Res.*, 24, 2118-2127.
- Elvir, J. A., Wiersma, G. B., Day, M. E., Greenwood, M. S., & Fernandez, I. J. (2006). Effects of enhanced nitrogen deposition on foliar chemistry and physiological processes of forest trees at the Bear Brook Watershed in Maine. *Forest Ecology and Management*, 221(1-3), 207-214.
- Falge, E., Ryel, R. J., Alsheimer, M., & Tenhunen, J. D. (1997). Effects of stand structure and physiology on forest gas exchange: a simulation study for Norway spruce Received: 15 May 1996 / Accepted: 7 January 1997. *Trees*, 11, 436-448.
- Ferrio, J. P., & Voltas, J. (2005). Carbon and oxygen isotope ratios in wood constituents of *Pinus halepensis* as indicators of precipitation, temperature and vapour pressure deficit. *Tellus, Series B: Chemical and Physical Meteorology*, 57(2), 164-173.
- Fredeen, A. L., Raab, T. K., Rao, I. M., & Terry, N. (1990). Effects of phosphorus nutrition on photosynthesis in *Glycine max* (L.) Merr. *Planta*, 17, 399-405.
- Gibert, A., Gray, E. F., Westoby, M., Wright, I. J., & Falster, D. S. (2016). On the link between functional traits and growth rate: meta-analysis shows effects change with plant size, as predicted. *Journal of Ecology*, 104(5), 1488-1503.

- Gonzales, K., & Yanai, R. (2019). Nitrogen–phosphorous interactions in young northern hardwoods indicate P limitation: foliar concentrations and resorption in a factorial N by P addition experiment. *Oecologia*, 189(3), 829-840.
- Green, M. B., Bailey, A. S., Bailey, S. W., Battles, J. J., Campbell, J. L., Driscoll, C. T., ... Schaberg, P. G. (2013). Decreased water flowing from a forest amended with calcium silicate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(15), 5999-6003.
- Han, W. X., Fang, J. Y., Reich, P. B., Ian Woodward, F., & Wang, Z. H. (2011). Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. *Ecology Letters*, 14(8), 788-796.
- Houle, D., Paquin, R., Camiré, C., & Ouimet, R. (1997). Response of the Lake Clair Watershed (Duchesnay , Quebec) to changes in precipitation chemistry (1988-1994). *Canadian Journal of Forest Research*, 27.
- Jákli, B., Tränkner, M., Senbayram, M., & Dittert, K. (2016). Adequate supply of potassium improves plant water-use efficiency but not leaf water-use efficiency of spring wheat. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 179(6), 733-745.
- Jin, S. H., Huang, J. Q., Li, X. Q., Zheng, B. S., Wu, J. Sen, Wang, Z. J., ... Chen, M. (2011). Effects of potassium supply on limitations of photosynthesis by mesophyll diffusion conductance in *Carya cathayensis*. *Tree Physiology*, 31(10), 1142-1151.
- Königer, M., Harris, G. C., & Kibler, E. (2000). Seasonal changes in the physiology of shade leaves of *Acer saccharum*. *Journal of Plant Physiology*, 157(6), 627-636.
- Lawrence, G. B., Shortle, W. C., David, M. B., Smith, K. T., Warby, R. A. F., & Lapen, A. G. (2012). Early Indications of Soil Recovery from Acidic Deposition in U.S. Red Spruce Forests. *Soil Science Society of America Journal*, 76(4), 1407.
- Li, Z., Tan, X. F., Lu, K., Liu, Z. M., & Wu, L. L. (2017). The effect of CaCl₂ on calcium content, photosynthesis, and chlorophyll fluorescence of tung tree seedlings under drought conditions. *Photosynthetica*, 55(3), 553-560.
- Long, R. P., Horsley, S. B., & Hall, T. J. (2011). Long-term impact of liming on growth and vigor of northern hardwoods. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(6), 1295-1307.

- Maier, N. A., McLaughlin, M. J., Heap, M., Butt, M., & Smart, M. K. (2002). Effect of nitrogen source and calcitic lime on soil pH and potato yield, leaf chemical composition, and tuber cadmium concentrations. *Journal of Plant Nutrition*, 25(3), 523-544.
- Maire, V., Wright, I. J., Prentice, I. C., Batjes, N. H., Bhaskar, R., van Bodegom, P. M., ... Santiago, L. S. (2015). Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 706-717.
- Momen, B., Behling, S. J., Lawrence, G. B., & Sullivan, J. H. (2015). Photosynthetic and growth response of sugar maple (*Acer saccharum* marsh.) Mature trees and seedlings to calcium, magnesium, and nitrogen additions in the Catskill Mountains, NY, USA. *PLoS ONE*, 10(8), 1-14.
- Moore, J. D., & Ouimet, R. (2006). Ten-year effect of dolomitic lime on the nutrition, crown vigor and growth of sugar maple. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 1834–1841. <https://doi.org/10.1139/X06-081>
- Moore, J. D., & Ouimet, R. (2010). Effects of two types of Ca fertilizer on sugar maple nutrition, vigor and growth after 7years. *Forest Ecology and Management*, 320, 1-5.
- Moore, J. D., Ouimet, R., & Duchesne, L. (2012). Soil and sugar maple response 15 years after dolomitic lime application. *Forest Ecology and Management*, 281, 130-139.
- Moore, J. D., Ouimet, R., Long, R. P., & Bukaveckas, P. A. (2015). Ecological benefits and risks arising from liming sugar maple dominated forests in northeastern North America. *Environmental Reviews*, 23(November 2014), 66-77.
- Naeem, M., Naeem, M. S., Ahmad, R., Ihsan, M. Z., Ashraf, M. Y., Hussain, Y., & Fahad, S. (2018). Foliar calcium spray confers drought stress tolerance in maize via modulation of plant growth, water relations, proline content and hydrogen peroxide activity. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 64(1), 116-131.
- Ohki, K. (2010). Manganese Deficiency and Toxicity Effects on Photosynthesis, Chlorophyll, and Transpiration in Wheat1. *Crop Science*, 25(1), 187.
- Ouimet, R., Camiré, C., & Furlan, V. (1995). Endomycorrhizal status of sugar maple in relation to tree decline and foliar, fine-roots, and soil chemistry in the Beauce region, Quebec. *Canadian Journal of Botany*, 73(8), 1168-1175.
- Parent, S.-É., Parent, L. E., Eggozcue, J. J., Rozane, D.-E., Hernandes, A., Lapointe, L., ... Natale, W. (2013). The Plant Ionome Revisited by the Nutrient Balance Concept. *Frontiers in Plant Science*, 4(March), 1-10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00039>

- Phelan, J., Belyazid, S., Jones, P., Cajka, J., Buckley, J., & Clark, C. (2016). Assessing the Effects of Climate Change and Air Pollution on Soil Properties and Plant Diversity in Sugar Maple-Beech-Yellow Birch Hardwood Forests in the Northeastern United States: Model Simulations from 1900 to 2100. *Water, Air, and Soil Pollution*, 227(3).
- PPAQ. (2018). Statistiques Acéricoles 2018.
- Simonsson, M., Östlund, A., Renfjäll, L., Sigtryggsson, C., Börjesson, G., & Kätterer, T. (2018). Pools and solubility of soil phosphorus as affected by liming in long-term agricultural field experiments. *Geoderma*, 315(December 2017), 208-219.
- St. Clair, S. (2004). Factors and mechanisms underlying sugar maple sensitivity to edaphic stresses on Pennsylvania's allegheny plateau, (August).
- St. Clair, S. B., Carlson, J. E., & Lynch, J. P. (2005). Evidence for oxidative stress in sugar maple stands growing on acidic, nutrient imbalanced forest soils. *Oecologia*, 145(2), 258-269.
- Stec, B. (2012). Structural mechanism of RuBisCO activation by carbamylation of the active site lysine. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(46), 18785-18790.
- Sverdrup, H., Martinson, L., Alvetege, M., Moldan, F., & Kronnäs, V. (2005). Modeling Recovery of Swedish Ecosystems from Acidification, 34(1), 25-31.
- Taylor, F. H. (1956). Variation in sugar content of maple sap, 1-39.
- Terry, N., & Ulrich, A. (2008). Effects of Magnesium Deficiency on the Photosynthesis and Respiration of Leaves of Sugar Beet. *Plant Physiology*, 54(3), 379-381.
- Truog, E. (1948). Lime in relation to availability of plant nutrients. *Soil Science*, 65(1), 1-8.
- Veronica, N., Subrahmanyam, D., Vishnu Kiran, T., Yugandhar, P., Bhadana, V. P., Padma, V., Voleti, S. R. (2017). Influence of low phosphorus concentration on leaf photosynthetic characteristics and antioxidant response of rice genotypes. *Photosynthetica*, 55(2), 285-293.
- Viet, H. D., Kwak, J. H., Lee, K. S., Lim, S. S., Matsushima, M., Chang, S. X., ... Choi, W. J. (2013). Foliar chemistry and tree ring $\delta^{13}\text{C}$ of *Pinus densiflora* in relation to tree growth along a soil pH gradient. *Plant and Soil*, 363(1-2), 101-112. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1301-9>

- Wang, J., Wen, X., Zhang, X., Li, S., & Zhang, D. (2018). Co-regulation of photosynthetic capacity by nitrogen, phosphorus and magnesium in a subtropical Karst forest in China. *Scientific Reports*, (December 2017), 1-9.
- Wong, S. C., Cowan, I. R., & Farquhar, G. D. (1979). Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*, 282(22), 424-426.
- Zhang, F., Pei, X., & Yan, X. (2017). Physicochemical and Mechanical Properties of Lime-Treated Loess. *Geotechnical and Geological Engineering*, 36(1), 1-12.

Tableaux

Tableau 1 : Effet de la dolomite sur la composition minérale par surface des feuilles d'érables à sucre de la forêt Duchesnay, 23 ans après les épandages

| Traitement | Concentration (t/ha) | N _{leaf} (g/cm ²) | P _{leaf} (g/cm ²) | K _{leaf} (g/cm ²) | Ca _{leaf} (g/cm ²) | Mg _{leaf} (g/cm ²) | Mn _{leaf} (g/cm ²) |
|---|----------------------|--|--|--|---|---|---|
| CaMg(CO₃)₂ | 0 | 62,2 ^a | 4,8 ^a | 22,5 ^{ab} | 18,5 ^a | 4,5 ^a | 3,34 ^a |
| | 2 | 75,8 ^a | 5,6 ^a | 25,2 ^a | 21,5 ^{ab} | 5,3 ^a | 4,46 ^a |
| | 5 | 56,3 ^a | 5,0 ^a | 15,9 ^b | 16,5 ^{ab} | 7,6 ^{ab} | 2,63 ^{ab} |
| | 10 | 67,3 ^a | 4,8 ^a | 20,8 ^{abc} | 34,2 ^b | 12,2 ^b | 1,64 ^{ab} |
| | 20 | 53,2 ^a | 4,6 ^a | 14,4 ^{bc} | 21,3 ^{ab} | 8,9 ^{ab} | 1,87 ^{ab} |
| | 50 | 60,7 ^a | 5,7 ^a | 16,4 ^{bc} | 31,0 ^b | 10,0 ^b | 1,46 ^b |
| <i>P-Values</i> | | 0.156 | 0.073 | 0.001 | < 0.001 | < 0.001 | < 0.001 |

Tableau 2 : Effet de la calcite sur la composition minérale par surface des feuilles d'érables à sucre de la forêt Duchesnay, 15 ans après les épandages

| Traitement | Concentration (t/ha) | N _{leaf} (g/cm ²) | P _{leaf} (g/cm ²) | K _{leaf} (g/cm ²) | Ca _{leaf} (g/cm ²) | Mg _{leaf} (g/cm ²) | Mn _{leaf} (g/cm ²) |
|-------------------------|----------------------|--|--|--|---|---|---|
| CaCO₃ | 0 | 62,2 ^a | 4,8 ^a | 22,5 ^a | 18,5 ^a | 4,5 ^a | 3,34 ^a |
| | 1 | 58,1 ^a | 4,5 ^a | 22,4 ^a | 23,7 ^a | 3,4 ^a | 2,63 ^a |
| | 3 | 55,6 ^a | 4,2 ^a | 19,5 ^a | 35,3 ^b | 3,0 ^a | 1,42 ^a |
| <i>P-Values</i> | | 0.733 | 0.973 | 0.510 | < 0.001 | 0.886 | 0.127 |

Tableau 3 : Effet du sulfate de calcium sur la composition minérale par surface des feuilles d'érables à sucre de la forêt Duchesnay, 15 ans après les épandages

| Traitement | Concentration (t/ha) | N _{leaf} (g/cm ²) | P _{leaf} (g/cm ²) | K _{leaf} (g/cm ²) | Ca _{leaf} (g/cm ²) | Mg _{leaf} (g/cm ²) | Mn _{leaf} (g/cm ²) |
|-------------------------|----------------------|--|--|--|---|---|---|
| CaSO₄ | 0 | 62,2 ^a | 4,8 ^a | 22,5 ^a | 18,5 ^a | 4,5 ^a | 3,34 ^a |
| | 1 | 72,7 ^a | 6,8 ^a | 25,7 ^a | 20,6 ^a | 3,4 ^a | 2,84 ^a |
| | 3 | 74,4 ^a | 6,2 ^a | 24,5 ^a | 33,8 ^b | 3,3 ^a | 2,49 ^a |
| <i>P-Values</i> | | 0.719 | 0.869 | 0.945 | 0.038 | 0.255 | 0.288 |

Tableau 4 : Effet de la dolomite sur les variables physiologiques des feuilles d’érables à sucre de la forêt Duchesnay, 23 ans après les épandages

| Traitement | Concentration (t/ha) | Asat ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) | $V_{C_{\max}}$ ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) | g_1 ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) | C_i/C_a | ^{13}C (%) | SLA ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) |
|---|----------------------|---|---|--|-------------------|---------------------|-------------------------------------|
| CaMg(CO₃)₂ | 0 | 4.54 ^a | 42.68 ^{ab} | 1.35 ^a | 0.60 ^a | -29.92 ^a | 39.52 ^a |
| | 2 | 4.07 ^a | 51.1 ^{ab} | 0.84 ^a | 0.56 ^a | -29.86 ^a | 28.41 ^a |
| | 5 | 3.70 ^a | 28.84 ^a | 1.29 ^a | 0.62 ^a | -30.37 ^a | 38.56 ^a |
| | 10 | 4.27 ^a | 46.90 ^{ab} | 0.97 ^a | 0.59 ^a | -30.20 ^a | 32.19 ^a |
| | 20 | 4.27 ^a | 41.64 ^{ab} | 1.46 ^a | 0.62 ^a | -29.95 ^a | 42.09 ^a |
| | 50 | 4.50 ^a | 52.88 ^b | 1.13 ^a | 0.59 ^a | -29.61 ^a | 38.14 ^a |
| <i>P-Values</i> | | 0.983 | 0.038 | 0.821 | 0.983 | 0.163 | 0.897 |

Tableau 5 : Effet de la calcite sur les variables physiologiques des feuilles d’érables à sucre de la forêt Duchesnay, 15 ans après les épandages

| Traitement | Concentration (t/ha) | Asat ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) | $V_{C_{\max}}$ ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) | g_1 ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) | C_i/C_a | ^{13}C (%) | SLA ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) |
|-------------------------|----------------------|---|---|--|-------------------|---------------------|-------------------------------------|
| CaCO₃ | 0 | 4.54 ^a | 42.68 ^a | 1.35 ^a | 0.60 ^a | -29.92 ^a | 39.52 ^a |
| | 1 | 2.44 ^a | 25.54 ^a | 0.86 ^a | 0.58 ^a | -30.05 ^a | 38.02 ^a |
| | 3 | 4.06 ^a | 53.21 ^a | 0.93 ^a | 0.49 ^b | -30.26 ^a | 41.36 ^a |
| <i>P-Values</i> | | 0.485 | 0.187 | 0.514 | 0.001 | 0.831 | 0.094 |

Tableau 6 : Effet du sulfate de calcium sur les variables physiologiques des feuilles d’érables à sucre de la forêt Duchesnay, 15 ans après les épandages

| Traitement | Concentration (t/ha) | Asat ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) | $V_{C_{\max}}$ ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) | g_1 ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) | C_i/C_a | ^{13}C (%) | SLA ($\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) |
|-------------------------|----------------------|---|---|--|-------------------|---------------------|-------------------------------------|
| CaSO₄ | 0 | 4.54 ^a | 42.68 ^a | 1.35 ^a | 0.60 ^a | -29.92 ^a | 39.52 ^a |
| | 1 | 3.78 ^a | 40.94 ^a | 1.06 ^a | 0.57 ^a | -30.63 ^a | 31.61 ^a |
| | 3 | 4.94 ^a | 57.06 ^a | 0.84 ^a | 0.49 ^b | -29.71 ^a | 31.88 ^a |
| <i>P-Values</i> | | 0.423 | 0.262 | 0.264 | 0.006 | 0.245 | 0.154 |

Légende des figures

Figure 1 : Schéma de la causalité directe et indirecte des amendements cationiques (A. C.), du phosphore (P_{area}), de l'azote (N_{area}), du manganèse (Mn_{area}), du potassium (K_{area}), du calcium (Ca_{area}), de la vitesse maximale de la carboxylation (Vc_{\max}), du proxy de la conductance stomatique (g_1), du rapport carbone interne et externe (C_i/C_a) et de la composition en carbone 13 (^{13}C). Les flèches unidirectionnelles indiquent la relation de causalité entre deux variables et les flèches à double sens représentent une relation corrélée entre deux variables. ** $P < 0,05$, * $P < 0,1$. Résultat de l'ajustement du modèle : $\chi^2 = 28\,933$, d.f. = 25, $P = 0,267$.

Figure 2 : Diagramme à moustache de la variation en composition en isotope de carbone 13 de la feuille en fonction des années, sur des feuilles d'érables à sucre de la forêt Duchesnay.

Figure 3 : Schéma de la causalité directe et indirecte des amendements cationiques (A. C.), du phosphore (P_{area}), de l'azote (N_{area}), du manganèse (Mn_{area}), du potassium (K_{area}), du calcium (Ca_{area}), de la vitesse maximale de la carboxylation (Vc_{\max}), du proxy de la conductance stomatique (g_1), du rapport carbone interne et externe (C_i/C_a), de la composition en carbone 13 (^{13}C), des précipitations (Pluie) et du nombre de jours de croissance (NGDD). Les flèches unidirectionnelles indiquent la relation de causalité entre deux variables et les flèches à double sens représentent une relation corrélée entre deux variables. ** $P < 0,05$, * $P < 0,1$. Résultat de l'ajustement du modèle : $\chi^2 = 47\,615$, d.f. = 39, $P = 0,162$.

Figures

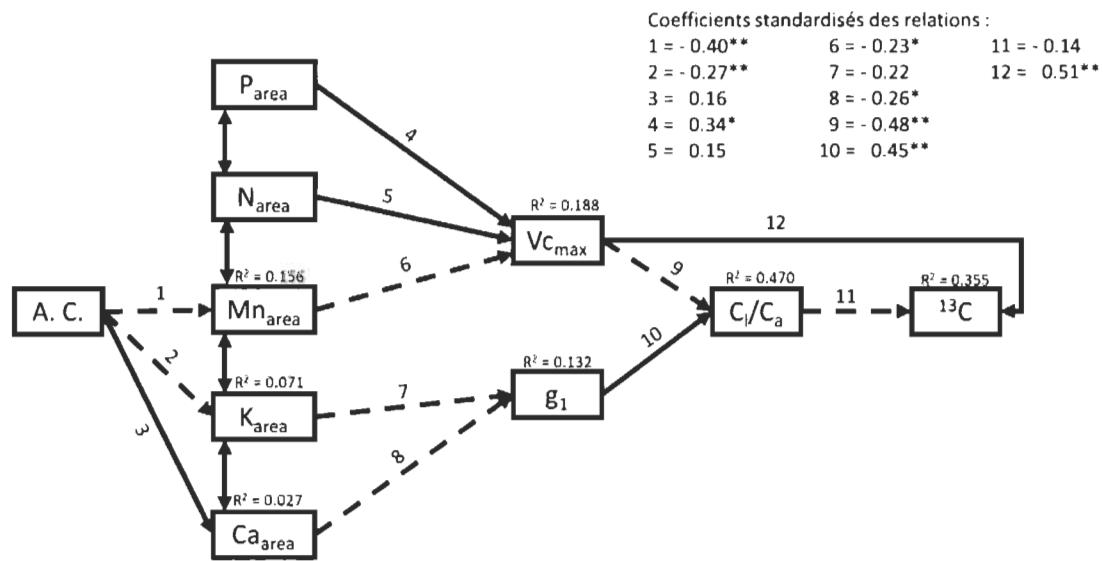


Figure 1.

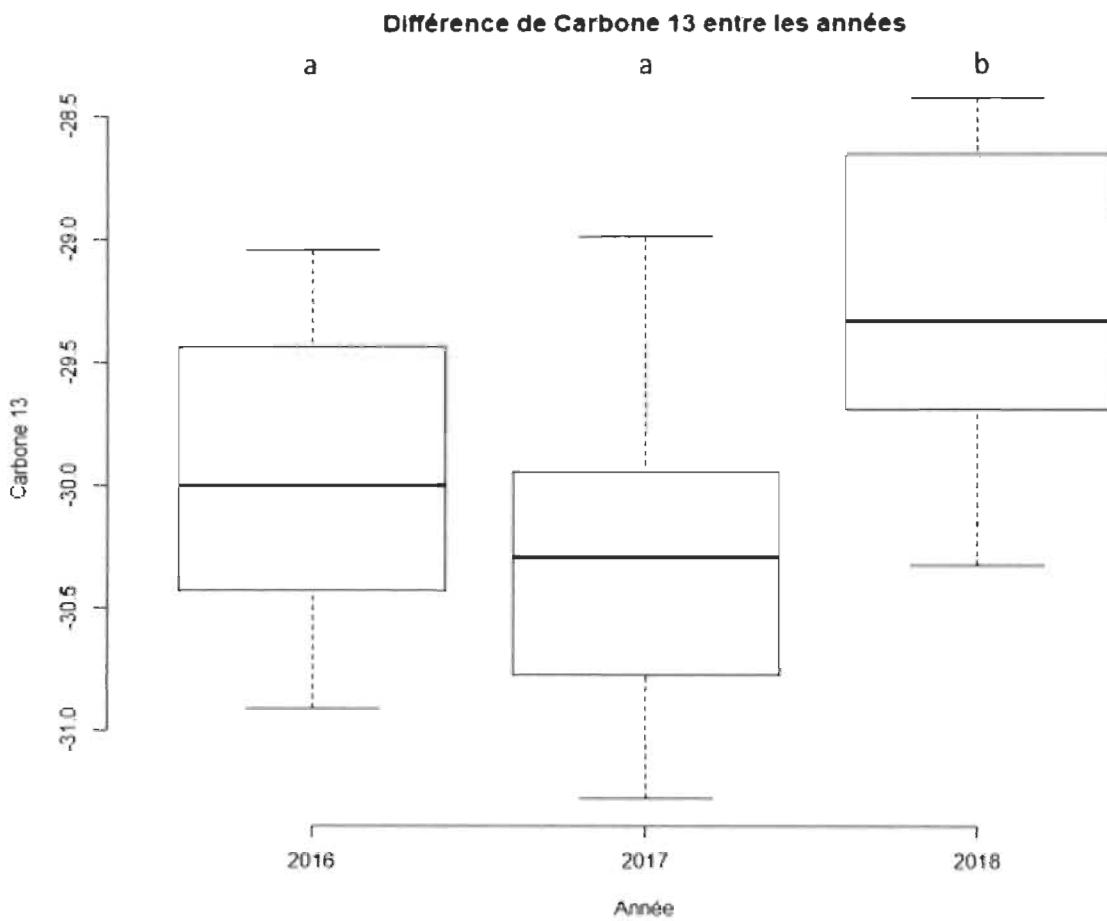


Figure 2.

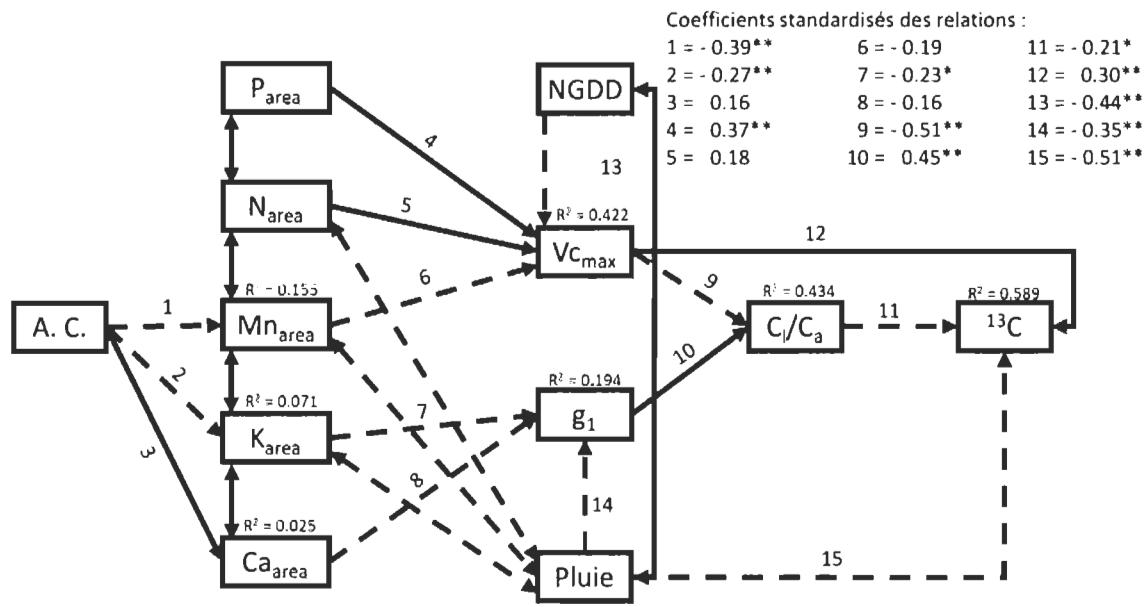


Figure 3.

CHAPITRE III

DISCUSSION

Dans ce mémoire, nous avons observé que les amendements cationiques influencent la disponibilité dans le sol et la nutrition des feuilles du Ca, le Mg, le Mn et le K ont été directement influencés par les amendements. Ceux-ci vont par la suite influencer des mécanismes fins de la photosynthèse soit le Vc_{max} et la g_s . En modifiant ces variables, le ratio C_i/C_a a été diminué, par un Vc_{max} plus élevé et g_s plus faible, menant sur le long terme à une augmentation de ^{13}C au sein des feuilles. Nous avons réussi à incorporer les variables climatiques dans le modèle, soit la pluie et le NGDD, améliorant la prédition du ^{13}C . À notre connaissance, aucune étude n'a encore réussi à traiter toutes ces variables au sein d'une même étude. Dans cette section, nous avons fait quelques expériences exploratoires afin de tenter de mieux définir des aspects qui sont moins bien définis dans l'article ci-haut. Nous avons observé de plus près le flux hydrique, l'impact des amendements cationiques sur la phase lumineuse de la photosynthèse et la différence entre les limitations biochimiques et biophysiques chez les semis d'érythrina à sucre et trois semi-compétiteurs de l'érythrina, soit l'érythrina de Pennsylvanie (*Acer Pensylvanicum*), la viorne à bois d'original (*Viburnum lantanoides*) et le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia*).

3.1 L'impact des amendements cationiques sur le flux hydrique

Les résultats du chapitre II montrent que le K et le Ca influencent négativement la conductance stomatique des feuilles d'érythrina à sucre. Bien que nous ayons observé l'effet des amendements sur la g_s , nous avons voulu compléter nos observations en étudiant directement la transpiration dans notre dispositif. Afin d'y parvenir, nous avons sélectionné quatre érythrina à sucre dans chaque traitement (0, 20 et 50 t/ha) et les branches ont été échantillonnées avec le même protocole que pour le Vc_{max} . Les branches récoltées

étaient placées dans une pièce avec un environnement stable (24°C , 60 % d'humidité et 400 ppm de CO₂) sans lumière, pendant une journée. Une section du rameau avec trois feuilles était prélevée et placée sur un ventilateur entre zéro et vingt minutes afin d'induire un niveau de stress hydrique différent. Ensuite, toutes les feuilles étaient placées dans un sac individuel, qui est saturé en CO₂ et en humidité, et ceux-ci étaient placés dans un autre sac avec des linges humides afin d'assurer un taux d'humidité maximal. Les feuilles s'équilibraient pendant 30 minutes. Ensuite, le potentiel hydrique était mesuré à l'aide d'une chambre à pression sur deux feuilles. Advenant que l'écart entre les deux potentiels hydriques soit supérieur à 0.1 MPa, la section était jetée et l'expérience recommencée du début. Dans le cas contraire, la dernière feuille était placée sur une tubulure reliée à un contenant d'eau, dont le poids était pris en continu, à l'identique que pour l'expérience de Sack et Scoffoni (2012). Le dispositif stimulait la feuille avec 2000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ de lumière et un ventilateur à pleine puissance en dessous. Cette méthode permet de maximiser la transpiration de la feuille. Après 30 minutes d'exposition et la stabilisation du taux de transpiration, la transpiration était prise en continu aux 30 secondes. La prise de donnée cessait, après qu'au moins cinq mesures aient été prises avec moins de 5 % d'écart entre elles. La température de la feuille était prise pour standardiser le potentiel hydrique à 25°C avec la formule proposée par Sack et Scoffoni (2012). La feuille était ensuite replacée dans un sac saturé en CO₂ et en humidité et placée dans un second sac, lui aussi saturé en humidité avec des lingettes humides. La feuille s'équilibrailt pendant 20 minutes et ensuite elle était placée dans une chambre à pression afin de prendre le potentiel hydrique final de la feuille. Ensuite, elle était photographiée, afin de déterminer sa superficie, et pesée fraîche et sèche. Le protocole était fait pour au minimum sept sections par arbre, et plus advenant que nous n'ayons pas obtenu un bon gradient de potentiels hydriques.

Tableau 3.1

Effet des nutriments sur le flux hydrique des feuilles d'érable à sucre mature de la forêt Duchesnay sur des traitements de dolomite, au cours de l'été 2018

| | Pente | Intercepte | P-value | R ² |
|---|--------------|--------------|---------|----------------|
| N _{leaf} (log g m ⁻²) | 1.32 ± 0.21 | -7.54 ± 1.29 | < 0.001 | 0.817 |
| P _{leaf} (log g m ⁻²) | 1.33 ± 0.24 | -4.33 ± 0.88 | < 0.001 | 0.779 |
| K _{leaf} (log g m ⁻²) | 1.00 ± 0.32 | -4.46 ± 1.62 | 0.012 | 0.522 |
| Mg _{leaf} (log g m ⁻²) | 0.32 ± 0.25 | -0.67 ± 1.02 | 0.234 | 0.153 |
| Ca _{leaf} (log g m ⁻²) | -0.09 ± 0.36 | 1.10 ± 1.83 | 0.801 | 0.007 |
| Mn _{leaf} (log g m ⁻²) | 0.19 ± 0.32 | 0.12 ± 0.84 | 0.557 | 0.040 |

Dans nos résultats ciblés sur le flux hydrique, le Ca n'a pas d'effet sur la transpiration des feuilles, alors que le K a toujours une relation avec la transpiration, mais positive. Aussi, le N et le P ont une forte relation positive avec la transpiration. Ces trois éléments minéraux ont été utilisés par Longstreth *et al.* (1980) dans un gradient de concentration afin d'observer leur effet sur la photosynthèse, chez le *Gossypium hirsutum* en serre. Ils en ont ressorti que chaque nutriment, s'il se trouve en déficit, diminuera la conductance stomatique, ce qui corrobore nos résultats sur les érables à sucre. Une étude en Norvège a souligné une relation similaire, entre le N et le g_s chez l'épinette de Norvège. Il est suggéré que cette relation entre le N et le g_s est due à une relocalisation des nutriments lorsqu'il y a une modification au niveau de la photosynthèse (Roberntz et Stockfors 1998). D'autres études ont associé le P au g_s par son influence sur les stomates. L'augmentation de P dans les plantes permet d'augmenter la densité des stomates, ce qui amène un meilleur contrôle du g_s (Nobuhito et Katsuya 2008 et Sun *et al.* 2014). Pour le K, il existe un débat sur l'effet de celui-ci sur la transpiration. Dans certains cas l'on voit une diminution de la capacité de g_s ou de la transpiration (Brag 1972 et Bradbury et Malcolm 1977) et dans d'autres cas c'est une augmentation que l'on observe (Nagarajah et Ratnasuriya 1978). Chez l'érable à sucre en Pennsylvanie, St-Clair *et al.* (2005) ont observé des relations positives pour le g_s avec le P, le Mg, le Ca et le Zn et le N et K n'ont qu'une légère tendance positive. Aussi, le Mn a un effet négatif sur g_s . Les relations et tendances, de cette étude, sont similaires à nos résultats. Bien que nous

n’ayons pas les mêmes nutriments qui ressorte les effets des éléments nutritifs sont les mêmes pour la plupart des éléments, sauf pour le Mn et le Ca que l’on retrouve des tendances opposées aux résultats de St-Clair *et al.* (2005).

Les résultats du Chapitre II montrent que la variabilité de notre flux hydrique devrait être expliquée en grande partie par le Ca et le K. Cependant, ces résultats ont été obtenus avec des données prises de 2016 à 2018, alors que les résultats de cette section ne comprennent que l’année 2018. Selon les données pluviométriques, l’année 2018 a été une année beaucoup plus sèche que les deux autres années. Nobuhito et Katsuva (2008) ont observé une différence de relation entre le P et la densité stomatique lorsque les *Vigna sinensis* étaient en stress hydrique. Cela pourrait expliquer les différences retrouvées dans les relations entre les nutriments et la transpiration, cependant aucune étude n’a été trouvée spécifiquement sur l’érable à sucre.

3.2 L’impact des amendements sur la fluorescence chlorophyllienne

La fluorescence chlorophyllienne fait partie de la phase lumineuse de la photosynthèse. Nous avons donc voulu explorer une limitation biochimique que nous n’avions pas observée dans l’article. Le délaissage volontaire de cette limitation dans l’article est dû à la forte relation que l’on retrouve entre l’ETR maximal et le Vc_{max} (Wang *et al.* 2018). L’échantillonnage s’est fait avec la même méthode que dans le chapitre II. Les traitements d’amendements cationiques utilisés sont les concentrations de 0, 2, 10 et 50 t/ha et quatre individus ont été sélectionnés par traitement. Les valeurs de ETR ont été prises sur les courbes de CO₂, au moment où le taux de photosynthèse était au maximum soit avec 1500 µmol/m²s de lumière et à une concentration de 2000 ppm de CO₂.

Plusieurs études ont démontré que le déficit en P causait, entre autres, une diminution de la capacité de transport des électrons (Brooks 1986) ou qu’une fertilisation de P permettait l’augmentation de celle-ci (Loustau *et al.* 1999 et Xu *et al.* 2006). Brooks (1986) a observé l’effet du P sur l’ETR *in vivo*. Cependant, il n’a pas pu reproduire l’observation *in situ*, vu que le P n’avait pas d’effet clair sur l’ETR. Mendes et

Marenco (2015) ont observé des relations entre le N, le P, le K, le Ca et le Mg et le taux maximal de transport d'électrons (J_{\max}), chez cinq espèces d'arbres dans l'Amazonie. Ces résultats se rapprochent grandement de nos observations à l'exception du K. Bethers *et al.* (2009) ont mené une étude, dans le Maine, sur un sol semblable à celui de notre étude, un effet du P et du Mn sur l'ETR des érables à sucre et une influence de N sur J_{\max} , mais pas sur ETR.

Dans notre étude, les amendements cationiques ont permis des apports en Ca et en Mg, ce qui a mené à un effet positif sur l'ETR. Les nutriments qui influencent l'ETR sont le P, le N, le Ca et le Mg, qui ont un coefficient de détermination respectif de 0.640, 0.528, 0.491 et 0.294 (Tableau 3.2). Le n trop faible de cette expérience, n'a pas permis d'analyser les données, comme dans notre article, ce qui pourrait mettre des biais dans les relations entre les nutriments et l'ETR. Nous pensons que la relation du Ca dans ces résultats résulte de la forte relation entre le Ca et le Mg. Il a été démontré que le Mg peut favoriser la synthèse d'adénosine triphosphate (ATP). Afin de former l'ATP, des pompes vont transporter des protons (H^+) vers la lumière du thylakoïde. Pour contrer le débordement en ions négatifs dans le stroma (provenance du H^+), des ions Mg seront transportés. Une plus grande concentration en Mg pourrait être la cause de l'amélioration d'ETR. Nous supposons que l'amélioration d'ETR par N et P est possible via le rôle clé du Mg. Afin vérifier cette hypothèse, une analyse plus approfondie serait nécessaire.

Tableau 3.2

Effet des nutriments sur le taux de transport d'électrons (ETR) de la feuille d'érable à sucre mature de la forêt Duchesnay sur les sites de traitements avec de la dolomite, en 2016

| | Pente | Intercepte | P-value | R ² |
|---|---------------|---------------|---------|----------------|
| N _{leaf} (g m ⁻²) | 6.36 ± 1.74 | 1.67 ± 13.18 | 0.003 | 0.528 |
| P _{leaf} (g m ⁻²) | 60.78 ± 13.16 | 12.71 ± 8.18 | < 0.001 | 0.640 |
| K _{leaf} (g m ⁻²) | 7.99 ± 6.19 | 29.53 ± 15.50 | 0.221 | 0.122 |
| Mg _{leaf} (g m ⁻²) | 17.04 ± 7.63 | 33.32 ± 7.70 | 0.045 | 0.294 |
| Ca _{leaf} (g m ⁻²) | 6.71 ± 1.97 | 26.79 ± 7.06 | 0.005 | 0.491 |
| Mn _{leaf} (g m ⁻²) | -0.34 ± 6.48 | 44.45 ± 9.57 | 0.615 | 0.022 |

3.3 L'impact des amendements cationiques sur la compétition entre quatre espèces de semis

Dans cette section, le mémoire va s'attarder un peu plus de l'effet des amendements sur des semis d'espèces qui sont en grande compétition sur le site d'étude. Les espèces sont l'érable de Pennsylvanie (*Acer Pensylvanicum*), la viorne à bois d'orignal (*Viburnum lantanoides*) et bien sûr le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia*).

3.3.1 Limitation biochimique de la photosynthèse par la carboxylation des semis

Tableau 3.3

Effet des nutriments sur le Vc_{max} de l'ensemble des espèces d'intérêt dans la forêt Duchesnay sur les sites de traitements avec de la dolomite, en 2018

| | Pente | Intercepte | P-value | R ² |
|---|---------------|----------------|---------|----------------|
| N _{leaf} (log g m ⁻²) | 11.79 ± 2.03 | -14.16 ± -1.70 | < 0.001 | 0.429 |
| P _{leaf} (log g m ⁻²) | 84.81 ± 21.39 | 1.27 ± 8.27 | < 0.001 | 0.259 |
| K _{leaf} (log g m ⁻²) | 0.44 ± 2.59 | 32.53 ± 5.00 | 0.867 | 0.001 |
| Mg _{leaf} (log g m ⁻²) | -2.79 ± 5.83 | 34.85 ± 3.86 | 0.635 | 0.005 |
| Ca _{leaf} (log g m ⁻²) | -6.55 ± 4.77 | 39.82 ± 5.18 | 0.177 | 0.040 |
| Mn _{leaf} (log g m ⁻²) | 20.07 ± 24.09 | 31.19 ± 3.27 | 0.409 | 0.015 |

Dans un premier temps, il a été observé que lorsque l'on confondait toutes les espèces, c'est le N et le P qui influencent positivement le Vc_{max} de façon générale (Tableau 3.3). Ces résultats corroborent les relations observées pour le N et le P chez les érables matures, en revanche le Mn n'est pas une tendance qui se retrouve chez toutes les espèces testées. Wang *et al.* (2018) avaient pris une base de données globale et les conclusions étaient que le N, le P et le Mg étaient des nutriments qui agissaient de façon positive sur l'ensemble des espèces. Bien qu'il eût été posé comme hypothèse que l'effet du Mg fût confondu avec le Mn, dû à la forte relation entre Mn et Mg, un manque de données nous empêche de faire une analyse de pistes afin de la tester.

Tableau 3.4

Effet des nutriments sur le Vc_{max} de la feuille de semi d'érable à sucre de la forêt Duchesnay sur les sites de traitements avec de la dolomite, en 2018

| | Pente | Intercepte | <i>P-value</i> | R^2 |
|-----------------------------|--------------------|-------------------|----------------|-------|
| $N_{leaf} (\log g m^{-2})$ | 7.77 ± 2.40 | -3.06 ± 9.60 | 0.008 | 0.513 |
| $P_{leaf} (\log g m^{-2})$ | 88.56 ± 31.66 | -2.24 ± 10.82 | 0.019 | 0.439 |
| $K_{leaf} (\log g m^{-2})$ | 15.84 ± 5.11 | 7.56 ± 6.67 | 0.011 | 0.490 |
| $Mg_{leaf} (\log g m^{-2})$ | -22.80 ± 11.25 | 37.62 ± 5.25 | 0.070 | 0.291 |
| $Ca_{leaf} (\log g m^{-2})$ | -11.66 ± 9.26 | 38.90 ± 9.15 | 0.236 | 0.137 |
| $Mn_{leaf} (\log g m^{-2})$ | 43.85 ± 28.14 | 24.07 ± 3.03 | 0.150 | 0.195 |

Le Vc_{max} des semis des érables à sucre sont influencés positivement par le N, le P et le K. Bien que Mg n'influence pas significativement le Vc_{max} , on observe une tendance négative sur celui-ci (Tableau 3.1). Il était attendu que le N et le P influencent positivement le Vc_{max} , étant donné que le N est une composante importante de la Rubisco et que celle-ci est l'une des enzymes importantes qui fait la carboxylation de la photosynthèse (Stec 2012). Le P influence la régénération du ribulose-5-phosphate, qui permet la fixation des molécules de CO₂ par la Rubisco (Fredeen *et al.* 1990). Pour le K, il ne semble pas y avoir de relation dans la littérature, cependant il y a une très forte relation entre le N et le K de la feuille. Nous pensons que la relation que l'on retrouve entre le K et le Vc_{max} est due à celle avec N.

Les résultats des semis d'érable sont très près de ceux qui ont été obtenus sur les érables à sucre matures. Les relations observées entre le N et le Vc_{max} et entre le P et le Vc_{max} sont les mêmes, cependant il n'y a pas de relation entre le Mn et le Vc_{max} . La tendance négative du Mg sur le Vc_{max} , que les semis ont, n'est pas observée chez les arbres matures. Ces écarts entre les résultats des semis et des arbres matures pourraient être dû au fait que chez les arbres matures les analyses ont été faites sur des résultats de 2016 à 2018, alors que les résultats des semis sont de 2018.

3.3.2 Limitation biophysique de la photosynthèse par la conductance stomatique des semis

En comparant les différentes espèces compétitrices avec les semis d'érables à sucre, peu importe le traitement reçu, on observe une différence entre les capacités de g_s . Bien que l'érable de Pennsylvanie et la viorne à bois d'original ait des superficies similaires de feuille, la viorne a une g_s beaucoup plus importante que l'érable de Pennsylvanie. Le hêtre à grande feuille a une g_s similaire à la viorne, alors que l'érable à sucre se situe entre le g_s moyen de l'érable de Pennsylvanie et la viorne à bois d'original (Figure 3.1).

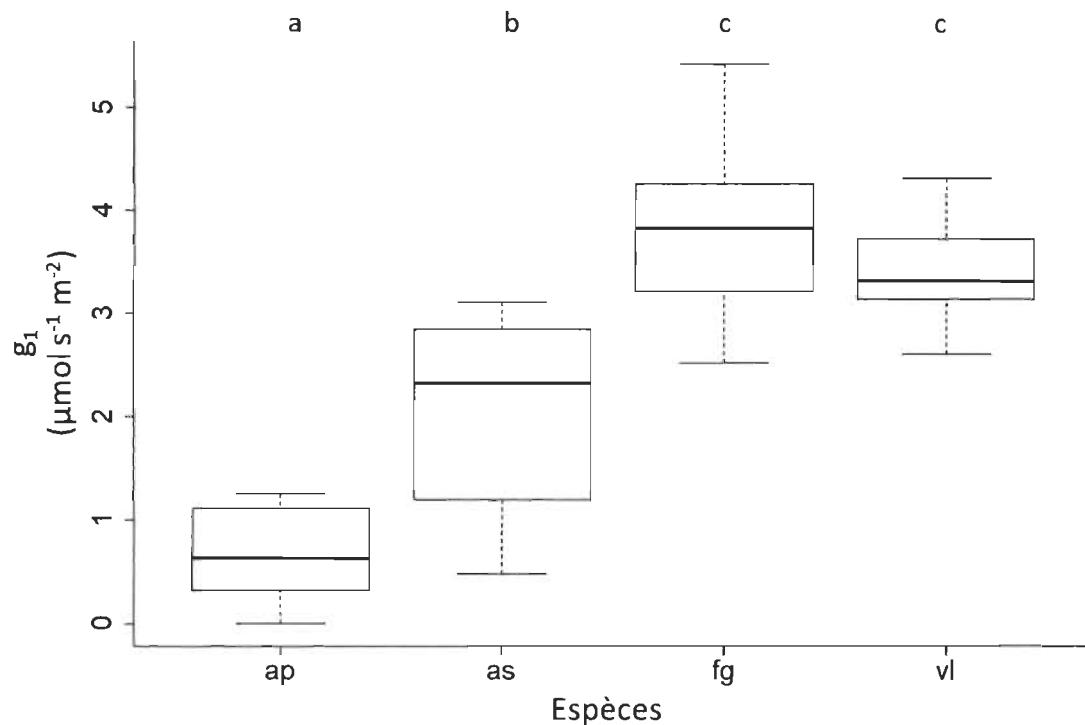


Figure 3.1 Diagramme à moustache de g_1 selon les espèces de semis d'intérêt dans la forêt Duchesnay sur les sites de traitements avec de la dolomite, en 2018.

Nos résultats des arbres matures ont mené à l'hypothèse que le K et le Ca aurait un effet négatif sur le g_1 . Les résultats sur les semis diffèrent légèrement. Seul le Ca des feuilles de semis de l'érable à sucre a une tendance négative avec le g_s (Tableau 3.5). À notre connaissance, il n'y a pas d'études qui révèle un effet négatif du Ca sur le g_s ,

mais plutôt plusieurs études qui observent des effets positifs du Ca (Terry et Ulrich 1973; Atkinson *et al.* 1990 et Green *et al.* 2013). De plus, plusieurs études ont démontré qu'il y avait un fort lien positif entre le K et le g_s . Cependant quelques études, en serre sur respectivement des oliviers et du blé, ont observé un effet négatif du K sur le g_s (Arquero *et al.* 2006 et Jákli *et al.* 2016). Aucune étude, à notre connaissance, n'a observé de relation entre K et le g_l .

Tableau 3.5

Effet du calcium sur le g_l de l'ensemble des espèces d'intérêt dans la forêt Duchesnay sur les sites de traitements avec de la dolomite, en 2018

| | Pente | Intercepte | P-value | R ² |
|-------------------------|--------------|-------------|---------|----------------|
| <i>A. Pensylvanicum</i> | -0.58 ± 0.56 | 1.29 ± 0.60 | 0.324 | 0.108 |
| <i>A. saccharum</i> | -2.24 ± 1.02 | 4.25 ± 1.00 | 0.052 | 0.328 |
| <i>F. grandifolia</i> | -2.66 ± 1.45 | 5.17 ± 0.76 | 0.098 | 0.250 |
| <i>V. lantanoides</i> | -0.12 ± 0.45 | 3.58 ± 0.68 | 0.790 | 0.007 |

CHAPITRE IV

CONCLUSION

Cette maîtrise avait pour but de parfaire les connaissances sur l'effet que les amendements cationiques ont sur les mécanismes fins de la photosynthèse. La première de nos hypothèses fut que les amendements cationiques avaient un effet à la fois sur la vitesse de carboxylation et la transpiration. Nos résultats ont montré que les amendements influençaient ces deux processus.

Nous nous attendions que le Mg, le P et le N auraient des effets positifs sur le Vc_{max} . Lors de nos recherches sur les arbres matures, nous avons observé que le P et le N avaient bel et bien un effet positif sur le Vc_{max} . Cependant, c'est plus le Mn que le Mg qui expliquait mieux la variation du Vc_{max} de façon négative. Lors de l'échantillonnage de 2018, nous avons voulu savoir si les effets observés sur les arbres matures étaient les mêmes sur les semis. Il s'est avéré que le P et le N restaient des nutriments importants pour expliquer le Vc_{max} . Cependant, ni le Mg ni le Mn n'ont d'effets clairs sur le Vc_{max} , comme l'on pouvait le voir chez les érables à sucre mature. Nous nous attendions que le Ca et le K aient des effets positifs sur la transpiration et il en est ressorti que l'effet de ceux-ci était négatif sur les arbres matures.

Les analyses de pistes ont montré qu'ils existaient des covariations entre les nutriments présents dans la feuille. Les résultats obtenus montrent que lorsqu'il y a une augmentation du Ca ou du Mg, il y a une diminution du Mn, les mêmes covariations sont observées entre tous les nutriments analysés au cours de notre étude. Ces résultats corroborent ceux qu'avait obtenus Parent *et al.* en 2013.

Malheureusement, n'ayant pas pris de données sur la croissance et la survie des érables à sucre, nous ne pouvons pas corréler les résultats du mémoire avec la littérature sur la croissance et la survie des érables à sucre. Bien que nous n'ayons pas les résultats, nous pouvons faire les hypothèses suivantes. Nous pensons que l'augmentation du Vc_{max} observé avec l'augmentation des amendements est en lien avec l'augmentation de la croissance des érables. Pour la survie, nous associons davantage la diminution de g_s , qui permettrait d'augmenter la capacité de l'érable pour les échanges gazeux et cela lui permettrait de diminuer les risques d'embolies dans l'arbre. Une étude supplémentaire sera nécessaire afin de corroborer ces extrapolations.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Arquero, O., Barranco, D., & Benlloch, M. (2006). Potassium starvation increases stomatal conductance in olive trees. *HortScience*, 41(2), 433-436.
- Atkinson, C. J., Mansfield, T. A., McAinsh, M. R., Brownlee, C., & Hetherington, A. M. (1990). Interactions of Calcium with Abscisic Acid in the Control of Stomatal Aperture. *Jounal of Plant Physiology Biochem Physiol Pflanzen*, 186, 333-339.
- Bernier, B., Pare, D., & Brazeauu, M. (1989). Natural stresses, nutrient imbalances and forest decline in southeastern Quebec. *Water, Air, and Soil Pollution*, 48(1-2), 239-250. <https://doi.org/10.1007/BF00282381>
- Bethers, S., Day, M. E., Bruce Wiersma, G., Fernandez, I. J., & Alexander Elvir, J. (2009). Effects of chronically elevated nitrogen and sulfur deposition on sugar maple saplings: Nutrition, growth and physiology. *Forest Ecology and Management*, 258(5), 895-902. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.024>
- Bradbury, I. K., & Malcolm, D. C. (1977). The Effect of Phosphorus and Potassium on Transpiration, Leaf Diffusive Resistance and Water-Use Efficiency in Sitka Spruce (*Picea sitchensis*) Seedlings. *The Journal of Applied Ecology*, 14(2), 631-641. <https://doi.org/10.2307/2402573>
- Brag, H. (1972). The Influence of Potassium on the Transpiration Rate and Stomatal Opening in *Triticum aestivum* and *Pisum sativum*. *Physiologia Plantarum*, 26(2), 250-257. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1972.tb03577.x>
- Brooks, A. (1986). Effects of Phosphorus Nutrition on Photosynthetic Quantum Yield and Amounts of some Calvin-cycle Metabolites in Spinach Leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13(1981), 221-237. <https://doi.org/10.1071/PP9860221>
- Brown, L. J., Lamhonwah, D., & Murphy, B. L. (2015). Projecting a spatial shift of Ontario's sugar maple habitat in response to climate change: A GIS approach. *Canadian Geographer*, 59(3), 369-381. <https://doi.org/10.1111/cag.12197>
- Caspersen, J. P. ., & Kobe, R. K. . (2001). Interspecific Variation in Sapling Mortality in Relation to Growth and Soil Moisture, 92(1), 160-168.
- Cote, B., & Ouimet, R. (1996). Decline of the maple-dominated forest in southern Quebec: impact of natural stresses and forest management, 148, 133-148.

- Coughlan, A. P., Dalpé, Y., Lapointe, L., & Piché, Y. (2000). Soil pH-induced changes in root colonization, diversity, and reproduction of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi from healthy and declining maple forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(10), 1543-1554. <https://doi.org/10.1139/x00-090>
- Duchesne, L., Ouimet, R., & Houle, D. (2002). Basal Area Growth of Sugar Maple in Relation to Acid Deposition, Stand Health, and Soil Nutrients. *J. Environ. Qual.*, 31, 1676-1683.
- Dymond, S. F., Bradford, J. B., Bolstad, P. V., Kolka, R. K., Sebestyen, S. D., & DeSutter, T. M. (2017). Topographic, edaphic, and vegetative controls on plant-available water. *Ecohydrology*, (June), e1897. <https://doi.org/10.1002/eco.1897>
- Farquhar, G. D., & von Caemmerer, S. (1982). Modelling of Photosynthetic Response to Environmental Conditions. *Physiological Plant Ecology II*, 549-587. https://doi.org/10.1007/978-3-642-68150-9_17
- Farquhar, G. D., Buckley, T. N., & Miller, J. M. (2002). Optimal stomatal control in relation to leaf area and nitrogen content. *Silva Fennica*, 36(3), 625-637. <https://doi.org/10.14214/sf.530>
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302-4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Fierer, N., Colman, B. P., Schimel, J. P., & Jackson, R. B. (2006). Predicting the temperature dependence of microbial respiration in soil: A continental-scale analysis. *Global Biogeochemical Cycles*, 20(3). <https://doi.org/10.1029/2005GB002644>
- Fredeen, A. L., Raab, T. K., Rao, I. M., & Terry, N. (1990). Effects of phosphorus nutrition on photosynthesis in Glycine max (L.) Merr. *Planta*, 17, 399-405.
- Frey, B. R., Ashton, M. S., Mckenna, J. J., Ellum, D., & Finkral, A. (2007). Topographic and temporal patterns in tree seedling establishment, growth, and survival among mast species of southern New England mixed-deciduous forests, 245, 54-63. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.069>
- Fyllas, N. M., Patiño, S., Baker, T. R., Bielefeld Nardoto, G., Martinelli, L. A., Quesada, C. A., ... Lloyd, J. (2009). Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences Discussions*, 6(2), 3707-3769. <https://doi.org/10.5194/bgd-6-3707-2009>

- Genty, B., Briantais, J. M., & Baker, N. R. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta – General Subjects*, 990(1), 87-92. [https://doi.org/10.1016/S0304-4165\(89\)80016-9](https://doi.org/10.1016/S0304-4165(89)80016-9)
- Green, M. B., Bailey, A. S., Bailey, S. W., Battles, J. J., Campbell, J. L., Driscoll, C. T., ... Schaberg, P. G. (2013). Decreased water flowing from a forest amended with calcium silicate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(15), 5999-6003. <https://doi.org/10.1073/pnas.1302445110>
- Han, W. X., Fang, J. Y., Reich, P. B., Ian Woodward, F., & Wang, Z. H. (2011). Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. *Ecology Letters*, 14(8), 788-796. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01641.x>
- Hengl, T., Mendes de Jesus, J., Heuvelink, G. B. M., Ruiperez Gonzalez, M., Kilibarda, M., Blagotić, A., ... Kempen, B. (2017). SoilGrids250m: Global gridded soil information based on machine learning. *Plos One*, 12(2), e0169748. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169748>
- Houle, D., Paquin, R., Camiré, C., & Ouimet, R. (1997). Response of the Lake Clair Watershed (Duchesnay, Quebec) to changes in precipitation chemistry (1988-1994). *Canadian Journal of Forest Research*, 27.
- Huggett, B. A., Schaberg, P. G., Hawley, G. J., & Eagar, C. (2007). Long-term calcium addition increases growth release, wound closure, and health of sugar maple (*Acer saccharum*) trees at the Hubbard Brook Experimental Forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(9), 1692-1700. <https://doi.org/10.1139/X07-042>
- Jákli, B., Tränkner, M., Senbayram, M., & Ditttert, K. (2016). Adequate supply of potassium improves plant water-use efficiency but not leaf water-use efficiency of spring wheat. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 179(6), 733-745. <https://doi.org/10.1002/jpln.201600340>
- Jin, S. H., Huang, J. Q., Li, X. Q., Zheng, B. S., Wu, J. Sen, Wang, Z. J., ... Chen, M. (2011). Effects of potassium supply on limitations of photosynthesis by mesophyll diffusion conductance in *Carya cathayensis*. *Tree Physiology*, 31(10), 1142-1151. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr095>
- Kaschuk, G., Yin, X., Hungria, M., Leffelaar, P. A., Giller, K. E., & Kuyper, T. W. (2012). Photosynthetic adaptation of soybean due to varying effectiveness of N₂fixation by two distinct *Bradyrhizobium japonicum* strains. *Environmental and Experimental Botany*, 76, 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.10.002>

- Lawrence, G. B., Shortle, W. C., David, M. B., Smith, K. T., Warby, R. A. F., & Lapen, A. G. (2012). Early Indications of Soil Recovery from Acidic Deposition in U.S. Red Spruce Forests. *Soil Science Society of America Journal*, 76(4), 1407. <https://doi.org/10.2136/sssaj2011.0415>
- Li, Y., Hu, S., Chen, J., Müller, K., Li, Y., Fu, W., ... 2017, undefined. (2017). Effects of biochar application in forest ecosystems on soil properties and greenhouse gas emissions: a review. *Springer*, 546-563. Retrieved from <https://link.springer.com/article/10.1007/s11368-017-1906-y>
- Li, Z., Tan, X. F., Lu, K., Liu, Z. M., & Wu, L. L. (2017). The effect of CaCl₂ on calcium content, photosynthesis, and chlorophyll fluorescence of tung tree seedlings under drought conditions. *Photosynthetica*, 55(3), 553-560. <https://doi.org/10.1007/s11099-016-0676-x>
- Long, R., Horsley, S., Hallett, R. A., & Bailey, S. (2009). Sugar Maple Growth in Relation to Nutrition and Tress in the Northeastern United States. *Ecological Applications*, 19(6), 1454.
- Longstreth, D. J., Nobel, P. S., & Deb, G. (1980). Nutrient Influences on Leaf Photosynthesis. *Plant Physiology*, 65(3), 541-543. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1104/pp.65.3.41>
- Loustau, D., Brahim, M. Ben, Gaudillère, J.-P., & Dreyer, E. (1999). Photosynthetic responses to phosphorus nutrition in two-year-old maritime pine seedlings. *Tree Physiology*, 19(11), 707-715. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12651309>
- Maire, V., Wright, I. J., Prentice, I. C., Batjes, N. H., Bhaskar, R., van Bodegom, P. M., ... Santiago, L. S. (2015). Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 706-717. <https://doi.org/10.1111/geb.12296>
- Massicotte, É., Senechal, A., Sanfaçon, D., Béalnger, S., Roy, A.-M., Grand, J.-J., ... Hitayezu, F. (2018). Profil sectoriel de l'industrie bioalimentaire au Québec.
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659-668. <https://doi.org/10.1093/jxb/51.345.659>
- Mendes, K. R., & Marencio, R. A. (2015). Photosynthetic traits of tree species in response to leaf nutrient content in the central Amazon. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 27(1), 51-59. <https://doi.org/10.1007/s40626-015-0031-9>

- Merilo, E., Heinsoo, K., Kull, O., Söderbergh, I., Lundmark, T., & Koppel, A. (2006). Leaf photosynthetic properties in a willow (*Salix viminalis* and *salix dasyclados*) plantation in response to fertilization. *European Journal of Forest Research*, 125(2), 93-100. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0073-7>
- Momen, B., Behling, S. J., Lawrence, G. B., & Sullivan, J. H. (2015). Photosynthetic and growth response of sugar maple (*Acer saccharum* marsh.) Mature trees and seedlings to calcium, magnesium, and nitrogen additions in the Catskill Mountains, NY, USA. *PLoS ONE*, 10(8), 1-14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136148>
- Moore, J.-D., Camiré, C., & Ouimet, R. (2000). Effects of liming on the nutrition, vigor, and growth of sugar maple at the Lake Clair Watershed, Québec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(5), 725–732. <https://doi.org/10.1139/x00-009>
- Moore, J., & Ouimet, R. (2006). Ten-year effect of dolomitic lime on the nutrition, crown vigor, and growth of sugar maple. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 1834-1841. <https://doi.org/10.1139/X06-081>
- Moore, J. D., & Ouimet, R. (2010). Effects of two types of Ca fertilizer on sugar maple nutrition, vigor and growth after 7years. *Forest Ecology and Management*, 320, 1-5. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.017>
- Moore, J. D., Ouimet, R., & Duchesne, L. (2012). Soil and sugar maple response 15years after dolomitic lime application. *Forest Ecology and Management*, 281, 130-139. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.026>
- Moore, J., Ouimet, R., Long, R. P., & Bukaveckas, P. A. (2015). Ecological benefits and risks arising from liming sugar maple dominated forests in northeastern North America. *Environ. Rev.*, 23 (November 2014), 66-77. <https://doi.org/dx.doi.org/10.1139/er-2014-0048>
- Naeem, M., Naeem, M. S., Ahmad, R., Ihsan, M. Z., Ashraf, M. Y., Hussain, Y., & Fahad, S. (2018). Foliar calcium spray confers drought stress tolerance in maize via modulation of plant growth, water relations, proline content and hydrogen peroxide activity. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 64(1), 116-131. <https://doi.org/10.1080/03650340.2017.1327713>
- Nagarajah, S., Ratnasuriya, G. B., & Lanka, S. (1978). The Effect of Phosphorus and Potassium Deficiencies on Transpiration in Tea.pdf, 103-109.
- Niinemets, Ü., Wright, I. J., & Evans, J. R. (2009). Leaf mesophyll diffusion conductance in 35 Australian sclerophylls covering a broad range of foliage structural and physiological variation. *Journal of Experimental Botany*, 60(8), 2433-2449. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp045>

- Nobuhito, S., & Katsuya, Y. (2008). Stomatal density of cowpea correlates with carbon isotope discrimination in different phosphorus, water and CO₂ environments. *New Phytologist*, 179(3), 799-807. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02518.x>
- Ouimet, R., Camiré, C., & Furlan, V. (1995). Endomycorrhizal status of sugar maple in relation to tree decline and foliar, fine-roots, and soil chemistry in the Beauce region, Quebec. *Canadian Journal of Botany*, 73(8), 1168-1175. <https://doi.org/10.1139/b95-126>
- Parent, S.-É., Parent, L. E., Egoscue, J. J., Rozane, D.-E., Hernandes, A., Lapointe, L., ... Natale, W. (2013). The Plant Ionom Revisited by the Nutrient Balance Concept. *Frontiers in Plant Science*, 4(March), 1-10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00039>
- PPAQ. (2018). Statistiques Acéricoles 2018.
- Raven, P.H., Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. (2005). Biologie végétale (7e éd.). Belgique, De Boeck, 2007, 733p.
- Roberntz, P., & Stockfors, J. (1998). Effects of elevated CO₂ concentration and nutrition on net photosynthesis, stomatal conductance and needle respiration of field-grown Norway spruce trees. *Tree Physiology*, 18(4), 233-241. <https://doi.org/10.1093/treephys/18.4.233>
- Sack, L., & Scoffoni, C. (2012). Measurement of Leaf Hydraulic Conductance and Stomatal Conductance and Their Responses to Irradiance and Dehydration Using the Evaporative Flux Method (EFM). *Journal of Visualized Experiments*, (70), 1-7. <https://doi.org/10.3791/4179>
- Schaberg, P. G., Tilley, J. W., Hawley, G. J., DeHayes, D. H., & Bailey, S. W. (2006). Associations of calcium and aluminum with the growth and health of sugar maple trees in Vermont. *Forest Ecology and Management*, 223(1-3), 159-169. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.067>
- Sobrado, M. A. (2009). Leaf tissue water relations and hydraulic properties of sclerophyllous vegetation on white sands of the upper Rio Negro in the Amazon region. *Journal of Tropical Ecology*, 25(3), 271-280. <https://doi.org/10.1017/S026646740900604X>
- Smith, S.E. & Read, D.J. (2008). Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London, UK.
- St Clair, S. (2004). Factors and mechanisms underlying sugar maple sensitivity to edaphic stresses on Pennsylvania's allegheny plateau, (August).

- St Clair, S., & Lynch, J. P. (2005). Base cation stimulation of mycorrhization and photosynthesis of sugar maple on acid soils are coupled by foliar nutrient dynamics. *New Phytologist*, 165(2), 581-590. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01249.x>
- St. Clair, S., Carlson, J. E., & Lynch, J. P. (2005). Evidence for oxidative stress in sugar maple stands growing on acidic, nutrient imbalanced forest soils. *Oecologia*, 145(2), 258-269. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0121-5>
- Stec, B. (2012). Structural mechanism of RuBisCO activation by carbamylation of the active site lysine. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(46), 18785-18790. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210754109>
- Sun, Y., Yan, F., Cui, X., & Liu, F. (2014). Plasticity in stomatal size and density of potato leaves under different irrigation and phosphorus regimes. *Journal of Plant Physiology*, 171(14), 1248–1255. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.06.002>
- Taylor, M. R., Simon, E. J. Dickey, J. L., Hogan, K. A. & Reece, J.B. (2017). Campbell Biology: Concepts & Connections (9e éd.). Pearson, 2017.
- Terry, N., & Ulrich, A. (1973). Effects of Magnesium Deficiency on the Photosynthesis and Respiration of Leaves of Sugar Beet. *Plant Physiology*, 51, 783-786. <https://doi.org/10.1104/pp.54.3.379>
- Thornton, F.C., Schaedle, M., Raynal, D. J. (1986). Effect of aluminum on growth of sugar maple in solution culture. *Canadian Journal of Forest Research*, 16, 892-896. <https://doi.org/10.1139/x86-159>
- Truog, E. (1948). Lime in relation to availability of plant nutrients. *Soil Science*, 65(1), 1-8. <https://doi.org/10.1097/00010694-194801000-00002>
- Veronica, N., Subrahmanyam, D., Vishnu Kiran, T., Yugandhar, P., Bhadana, V. P., Padma, V., ... Voleti, S. R. (2017). Influence of low phosphorus concentration on leaf photosynthetic characteristics and antioxidant response of rice genotypes. *Photosynthetica*, 55(2), 285-293. <https://doi.org/10.1007/s11099-016-0640-4>
- Wang, J., Wen, X., Zhang, X., Li, S., & Zhang, D. (2018). Co-regulation of photosynthetic capacity by nitrogen, phosphorus and magnesium in a subtropical Karst forest in China. *Scientific Reports*, (December 2017), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25839-1>
- Wang, M., Zhang, W., Li, N., Liu, Y., Zheng, X., & Hao, G. (2017). Photosynthesis and growth responses of *Fraxinus mandshurica* Rupr. seedlings to a gradient of simulated nitrogen deposition. *Annals of Forest Science*, 2.

Xu, H. X., Weng, X. Y., & Yang, Y. (2007). Effect of phosphorus deficiency on the photosynthetic characteristics of rice plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 54(6), 741-748. <https://doi.org/10.1134/s1021443707060040>

Zhang, F., Pei, X., & Yan, X. (2017). Physicochemical and Mechanical Properties of Lime-Treated Loess. *Geotechnical and Geological Engineering*, 36(1), 1-12. <https://doi.org/10.1007/s10706-017-0341-6>