

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**DÉVELOPPEMENT REPRODUCTIF ET POTENTIEL DE RÉGÉNÉRATION
CHEZ *BETULA PAPYRIFERA SENSU LATO*
LE LONG D'UN GRADIENT THERMIQUE ALTITUDINAL**

**MÉMOIRE
PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
comme exigence partielle
du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats**

**PAR
MARIANNE GRENIER**

Février 2007

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Luc Sirois pour les supports logistique et intellectuel apportés au cours de cette maîtrise. Un immense merci à Alain Caron pour tous les services rendus pendant l'analyse des données. J'aimerais souligner l'apport essentiel de Julien Lambrey de Souza. Par la même occasion, je voudrais remercier Richard Cloutier d'avoir mis à notre disposition son laboratoire. Un merci spécial à tous ceux qui m'ont aidée sur le terrain, au laboratoire ou en rédaction : Geneviève L'Arrivée, Lucie Meynier, Sophie Texier, Émilie Mendoza, Dave, les deux Yan, Maud, Pat, Kim, Myriam et Johanne Parent. Merci à mes ami(es) et ma famille pour leur amitié, leur support et leur foi en moi durant cette maîtrise. Enfin, je tiens à remercier Daniel Lord et Joël Bêty qui ont bien voulu donner de leur temps à l'évaluation de ce mémoire.

RÉSUMÉ

De nombreuses études ont été élaborées afin de prédire l'impact des changements climatiques futurs sur la composition, la structure et la dynamique des écosystèmes forestiers. Elles utilisent généralement des paramètres basés sur les connaissances paléoécologiques, la répartition actuelle des espèces forestières en lien avec le climat ou des relations croissance-climat. Malgré l'importance de la reproduction par graine sur la régénération et la migration des espèces arborescentes, on connaît mal le rôle du climat sur la production de graines viables notamment pour les angiospermes. L'objectif général de cette étude est d'évaluer la relation entre la somme thermique et le développement reproductif des graines d'une angiosperme en utilisant deux indicateurs soit le stade de développement anatomique femelle et le degré de maturité des graines. Le bouleau blanc (*Betula papyrifera sensu lato*) a été choisi comme modèle puisqu'il est largement distribué dans les forêts boréales de l'Amérique du Nord. Un dispositif de mesure simultanée de la température et du développement reproductif a été installé dans quatre sites le long d'un gradient thermique altitudinal au Mont-Comi près de Rimouski (Bas-Saint-Laurent). Dans chaque site, une sonde thermique a été installée pour évaluer la somme thermique journalière (degrés-jours $>5^{\circ}\text{C}$, DJ). Pour analyser le développement anatomique, un minimum de trois chatons femelles a été récolté du début mai jusqu'à la fin octobre sur un arbre par site. Afin d'évaluer la maturité des graines, un minimum de cinq chatons femelles a été récolté de la fin août jusqu'à la fin octobre sur cinq arbres par site. Le développement anatomique femelle du bouleau blanc suit le schéma type du genre : aucune différenciation des tissus de l'ovaire avant le printemps, formation du mégagamétophyte plusieurs semaines après la pollinisation. Une forte relation a été trouvée entre la somme thermique et le stade de développement anatomique femelle ($r^2 > 0,90$), et la maturité des graines ($r^2 > 0,72$). Lorsque plus de 90% de la somme thermique locale est atteinte, les graines du site 1 ont des pourcentages de germination comparables à celles des sites 3-4. Parallèlement, les bouleaux blancs des sites plus froids produisent moins de graines pleines ($p < 0,001$) mais les taux de développement anatomique femelle et de maturation semblent doubler comparés aux sites plus chauds. Dans la présente étude, ces différences fondamentales ont coïncidé avec la dominance de la variété *cordifolia* dans les sites 1-2 et de la variété *papyrifera* dans les sites 3-4.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ii
RÉSUMÉ.....	iii
TABLE DES MATIÈRES.....	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	v
LISTES DES FIGURES.....	vi
INTRODUCTION.....	7
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	10
Site d'étude.....	10
Acquisition des données.....	13
RÉSULTATS.....	19
DISCUSSION.....	34
CONCLUSION.....	39
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	40
ANNEXES.....	45

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Somme thermique annuelle ($DJ > 5^{\circ}\text{C}$) atteinte en 2004 et 2005 dans quatre sites (1, 2, 3, 4) répartis le long d'un gradient thermique altitudinal et différence entre la somme thermique moyenne à la station météorologique de Mont-Joli.....	19
Tableau 2. Valeur des paramètres l , k , c , M et les indices d'ajustement (r^2_{adj} et SE_{res}) du modèle de Weibull ajusté à la somme thermique ($DJ > 5^{\circ}\text{C}$) de quatre sites distribués le long d'un gradient thermique altitudinal en fonction des jours de l'année 2004 et 2005	21
Tableau 3. Valeur des paramètres l , k , c , M et les indices d'ajustement (r^2_{adj} et SE_{res}) du modèle de Weibull ajusté à la moyenne de la germination cumulative des graines ($n=6$) pour trois sites (1, 3 et 4) distribués le long d'un gradient thermique altitudinal en 2004	33

LISTES DES FIGURES

- Figure 1. Localisation géographique des quatre sites répartis le long d'un gradient thermique altitudinal dans la région de Rimouski (Bas-Saint-Laurent). Encart : distribution géographique du bouleau blanc modifiée de eFloras (2006c, 2006d); les points représentent des stations disjointes de l'aire de répartition. Les zones grises pâles, noires et grises moyennes représentent respectivement la distribution de la variété *papyrifera*, de la variété *cordifolia* et l'aire de répartition où les deux variétés sont présentes. 12
- Figure 2. Stades 1 à 6. 1- B:bractées O:ovaires, 2- TO:tissu ovarien, TPO:tissu pré-ovulaire, 3-TO:tissu ovarien, LO:loge ovulaire, 4- LO:loge ovulaire, TO:tissu ovarien 5- T:téguments, CMM:cellule-mère de la mégaspore, 6- T:téguments, M:mégaspore haploïde, N:nucelle.....24
- Figure 3. Stades 7 à 10. 7- MN:mégaspore à deux nuclei, N:nucelle, T:téguments, 8- Mégagamétophyte mature; 8a : CAP:cellules antipodales, NP:noyaux polaires, OO:oosphère, N:nucelle, T:téguments; 8b : OO:oosphère, N:nucelle, T:téguments 9- Proembryon à deux cellules; CA:cellule apicale, CB:cellule basale, E:endosperme de type acellulaire, 10- Proembryon à 4 cellules; PE:proembryon, CB:cellule basale, 11- Embryon globulaire; EG:embryon globulaire, S:suspenseur, CB:cellule basale.....25
- Figure 4. Stade de développement anatomique femelle du bouleau blanc en fonction de la somme thermique ($DJ > 5^{\circ}C$) dans quatre sites (1, 2, 3, 4) répartis le long d'un gradient thermique altitudinal en 2004 (n=1). Certains stades se répètent pour la même somme thermique, d'où l'apparente variation dans le nombre de points.27
- Figure 5. Pourcentage de graines pleines et vides du bouleau blanc dans quatre sites répartis le long d'un gradient thermique altitudinal. Les graines de morphologies intermédiaires sont exclues, d'où un total $< 100\%$ (n=36).....28
- Figure 6. Pourcentage de germination des graines du bouleau blanc en fonction de la somme thermique atteinte ($DJ > 5^{\circ}C$) aux six récoltes sans (a) et avec (b) un traitement de vernalisation pour les sites 1, 3 et 4 distribués le long d'un gradient thermique altitudinal (n=3).....29
- Figure 7. Profil de germination des graines du bouleau blanc pour les six récoltes dans les sites 1, 3 et 4 distribués le long d'un gradient thermique altitudinal tous les traitements confondus (n=6).....31

INTRODUCTION

Les effets anticipés des changements climatiques en cours depuis la fin du petit âge glaciaire sur les espèces arborescentes et les écosystèmes forestiers boréaux, sont basées sur des connaissances paléoécologiques (Davis et al. 2000) ou la simulation des processus de croissance et de la dynamique forestière (Kellomaki & Kolstrom 1994, Sirois et al. 1994, Kellomaki & Vaisanen 1997, Iverson & Prasad 1998, Dullinger et al. 2004). Ces approches proposent généralement une migration des espèces arborescentes dans leur aire d'équilibre thermique (Solomon 1986, Pastor & Post 1988), mais aucune ne considère les effets directs des changements climatiques sur la production de graines viables. Pourtant, c'est un des phénomènes préalables à la régénération et la migration des espèces arborescentes.

La phénologie reproductive (de la floraison jusqu'à la maturité du fruit) est largement dépendante de la chaleur reçue (somme thermique) au cours de la saison de croissance. Par exemple, le début de la floraison est déclenché par l'atteinte d'un seuil de la somme thermique pour l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa* L.), le bouleau verruqueux (*Betula verrucosa* Ehrh.), le chêne pédonculé (*Quercus robur* L.), l'épinette de Norvège (*Picea abies* L.) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) (Sarvas 1967). Chez le bouleau pleureur (*Betula pendula* Roth), la floraison se produit vers 2000 degrés-heures (DH) et le primordia de l'ovaire devient visible vers 3000 DH (Dahl & Fredrikson 1996). La maturité embryonnaire est également associée à l'atteinte d'une somme thermique minimale chez plusieurs espèces conifériennes dont le pin sylvestre (Henttonen et al. 1986), l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) (Zasada 1988) et l'épinette noire (*Picea mariana*

Mill.) (Sirois et al. 1999). D'autre part, plusieurs espèces arborescentes tempérées et boréales ont des taux de germination réduits dans les régions froides de leur aire de distribution géographique comme l'érable rouge (*Acer rubrum*) (Tremblay et al. 1996), l'épinette de Norvège (Almqvist et al. 1998), le pin sylvestre (Almqvist et al. 1998) et l'épinette noire (Sirois 2000).

Aussi, la température est reconnue comme un facteur sélectif majeur dans la différenciation des populations d'arbres le long des gradients latitudinal et altitudinal (Saxe et al. 2001). Une espèce ayant une plasticité phénotypique élevée survivra mieux aux conditions adverses en favorisant la production de phénotypes adaptés à celles-ci. Ainsi, les populations nordiques de l'érable rouge produisent des graines avec un haut degré de dormance au contraire des populations méridionales (Tremblay et al. 1996). Les épinettes noires semblent aussi dénoter une certaine plasticité phénotypique puisqu'elles peuvent produire des graines pleines à des sommes thermiques très différentes de son optimum thermique (800-940DJ) selon la localisation géographique de la population (Sirois et al. 1999, Sirois 2000).

De toutes ces études primordiales à la compréhension de la régénération forestière, un nombre restreint porte sur les angiospermes des forêts de l'Amérique du Nord (Joseph 1929, Bevington & Hoyle 1981, Bevington 1986, Tremblay et al. 1996). L'objectif de cette étude est d'acquérir des connaissances sur les relations entre la température et le développement reproductif d'une angiosperme en prenant le bouleau blanc (*Betula*

papyrifera sensu lato) comme modèle. Le bouleau blanc est une espèce de succession des forêts boréales et mixtes (Flora of North America Editorial Committee 1997). Il fait partie d'un complexe taxonomique divisé en espèces (Brittain & Grant 1965, Gleason 1968, Hinds 1986, Farrar 1996, Flora of North America Editorial Committee 1997) ou en variétés (Seymour 1969, Fernald 1970, Scoggan 1978). Les connaissances actuelles sur la reproduction des bouleaux blancs sont incomplètes au niveau du développement anatomique femelle (Benson 1894, Dahl & Fredrikson 1996). De plus, les travaux effectués sur la relation entre la température et la germination des graines parviennent à des conclusions divergentes (Joseph 1929, Bevington & Hoyle 1981, Bevington 1986, Ruel & Ayres 1996).

Le premier objectif de cette étude est de documenter la séquence du développement anatomique femelle du bouleau blanc. Le deuxième objectif est d'étudier la relation entre la somme thermique ($DJ > 5^{\circ}\text{C}$) et le développement reproductif. Elle sera évaluée selon deux paramètres soit le développement anatomique femelle et la germination des graines. Pour y arriver, un dispositif de mesure simultanée de la température et du développement reproductif a été installé le long d'un gradient thermique altitudinal. Selon toute vraisemblance, les graines développées sous un régime thermique plus froid auront un retard de développement et une maturité des graines plus faible comparées à celles développées sous un régime thermique plus chaud.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site d'étude

La région d'étude est localisée près de Rimouski au Bas-Saint-Laurent entre les latitudes 48°0'0"N - 48°27'30"N, et les longitudes 68°10'30"W - 68°24'00"W (Fig. 1). Le paysage, faiblement vallonné, est principalement constitué de roches sédimentaires des Appalaches (Robitaille & Saucier 1998). Le climat continental tempéré est caractérisé par une température annuelle moyenne de 3,1°C (1971-2000) avec les mois plus chauds (juillet) et plus froid (janvier) atteignant respectivement 17,5°C et -12,3°C en moyenne. Les précipitations annuelles moyennes sont de 929 mm dont 33% tombe sous forme de neige (1971-2000). La saison de croissance s'étend sur 170 jours du début mai à la mi-octobre et correspond à 1402 DJ(>5°C) (1971-2000) (Environnement Canada 2006).

L'aire d'étude se situe dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune de l'est. Le sapin baumier (*Abies balsamea* L.), l'épinette blanche et le thuya (*Thuja occidentalis* L.) côtoient les bouleaux jaunes (*Betula allenghaniensis* Britt.) sur les sites mésiques (Ressources naturelles et Faune Québec 2003). L'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) et le bouleau jaune dominant dans les sites bien drainés et exposés au soleil (Robitaille & Saucier 1998). Cependant, une grande partie du paysage forestier est dominée par des peuplements feuillus ou mélangés composés de peuplier faux-tremble (*Populus tremuloïdes* Michx.), de bouleau blanc, de sapin et des épinettes noire et blanche provenant de feux survenus au début du siècle (1922-1923) ou de coupes (Grondin et al. 1999).

Quatre sites ont été choisis selon un dénivelé variant entre 100-200m afin d'avoir un maximum de différence entre les sommes thermiques. La variation de la valeur du dénivelé provient de raisons logistiques telles la structure des arbres (hauteur et production de chatons femelles) et la proximité des sites.

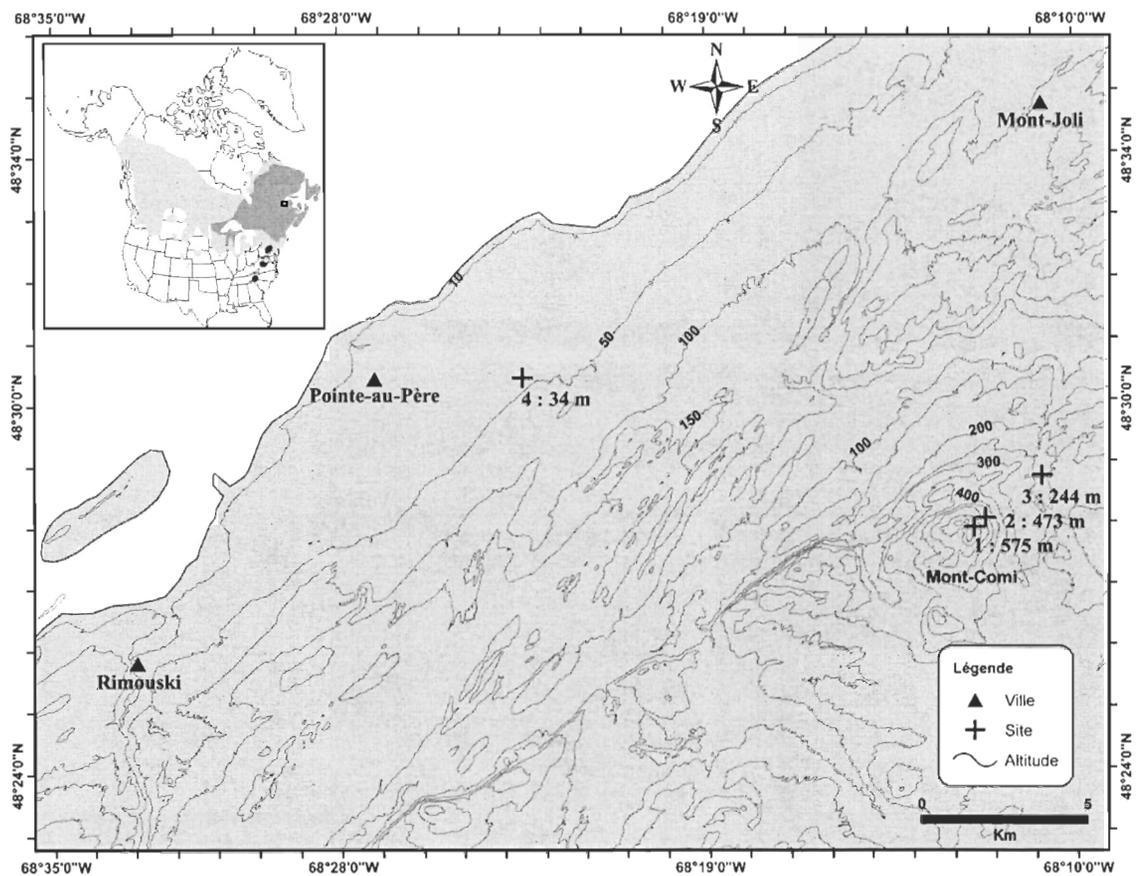


Figure 1. Localisation géographique des quatre sites répartis le long d'un gradient thermique altitudinal dans la région de Rimouski (Bas-Saint-Laurent). Encart : distribution géographique du bouleau blanc modifiée de eFloras (2006c, 2006d); les points représentent des stations disjointes de l'aire de répartition. Les zones grises pâles, noires et grises moyennes représentent respectivement la distribution de la variété *papyrifera*, de la variété *cordifolia* et l'aire de répartition où les deux variétés sont présentes.

Acquisition des données

Régime thermique des sites

De la fin avril jusqu'au début décembre 2004, une sonde thermique Hobo®H8 Pro Series a été installée sur un tronc d'arbre à deux mètres de hauteur dans chaque site. Pendant la même période de temps en 2005, les sondes thermiques ont été réinstallées aux quatre sites sélectionnés afin de mesurer la variation interannuelle de la somme thermique locale.

La moyenne journalière de la température (T_{md} , en °C) a été utilisée dans l'équation suivante pour calculer la somme thermique (DJ) :

$$DJ = \sum_{i=1}^n (T_{md} - 5)$$

où i représente tous les jours où la température moyenne journalière était $>5^{\circ}\text{C}$ et n est le nombre total de jours. La moyenne mensuelle de la somme thermique des trente dernières années (1971-2000) de la station météorologique de Mont-Joli (52m; 48°36'0"N, 68°13'0"W) a été utilisée pour fin de comparaison.

Espèce étudiée

Le bouleau blanc est une espèce monoïque. Les chatons femelles, généralement solitaires, sont de forme ovoïde à cylindrique. Ils sont contenus dans les bourgeons foliaires durant l'hiver, et s'allongent lors de l'éclosion foliaire. Le chaton femelle est composé d'un

axe sur lequel s'insère des bractées trilobées contenant chacune trois fleurs. Les fruits sont des samares à deux ailes latérales membraneuses généralement aussi larges que longues. Les fruits et les bractées tombent à chaque année mais l'axe du chaton femelle est persistant (Flora of North America Editorial Committee 1997).

Dans l'est du Canada, on trouve deux variétés fréquemment confondues soit *papyrifera* (<900m) et *cordifolia* (≥800m) (eFloras 2006a, b). Bien que l'altitude maximale de cette étude soit inférieure à celle reconnue pour contenir la variété *cordifolia*, les conditions thermiques au sommet du Mont-Comi ne permettait pas d'exclure avec certitude la possibilité de sa présence à cet endroit précis. Donc, chaque arbre échantillonné en 2004 a été examiné afin de l'identifier à la variété selon trois critères soient la forme de la feuille, des bractées et des fruits (Brittain & Grant 1965, Farrar 1996, Flora of North America Editorial Committee 1997).

Développement anatomique femelle

Le suivi du développement anatomique femelle a été effectuée sur un arbre par site choisi selon deux critères : un accès relativement facile aux branches des arbres et une bonne quantité de chatons mâles, indicateur possible d'une bonne récolte de graine (Safford et al. 2004). À la fin mai 2004, des récoltes d'au moins trois bourgeons femelles ou chatons femelles ont été effectuées à tous les trois jours sur un arbre par site. Lorsqu'il y a eu tout lieu de croire que les premiers stades des structures reproductives femelles s'étaient effectuées (débourrement complété sur tous les sites), les récoltes ont été espacées aux sept

jours (début du mois de juin). Un mois après la fin de la pollinisation (début juillet), la récolte a été espacée aux 14 jours afin de tenir compte du ralentissement dans le développement de l'embryon. Cette décision était aussi nécessaire afin de garder suffisamment de chatons femelles pour assurer l'approvisionnement jusqu'à la dissémination complète des fruits.

Tous les échantillons, fixés dans du FAA au moins 48h, ont été transférés et conservés dans de l'alcool 70% jusqu'à leur déshydratation et imprégnation à la paraffine selon une méthode modifiée de Johansen (1940). Les bourgeons ont été ouverts sous une loupe binoculaire pour en extraire le chaton femelle en formation. À partir du débourrement, ce sont les fruits en développement dans la partie médiane des chatons qui ont été extraits. Les blocs de paraffine ont ensuite été coupés en section de 7 μm avec un microtome électronique *Shandon Finesse*. Les sections ont été montées sur lame, et séchées au moins une demi-journée. Les lames ont été colorées à l'hématoxyline et éosine (Ruzin 1999), et la paraffine résiduelle a été dissoute avec du CitrisolvTM dans un carrousel automatique de coloration *Varistain 24-4*. Les lamelles ont ensuite été fixées sur les lames à l'aide d'un colleur de lame *Consul*.

L'identification des stades de développement s'inspire des travaux de Reiser et Fisher (1993), Maheshwari (1950a, b) et (Owens & Blake 1986). Pour chaque récolte, au moins trois chatons ou fruits par arbre ont été examinés pour déterminer le stade de développement le plus avancé. Une analyse de covariance à une variable principale (somme

thermique) et une variable concomitante (site) a été effectuée sur les stades de développement anatomique. La somme thermique et les stades de développement anatomique ont été transformés en log népérien pour respecter les conditions de l'analyse statistique.

Afin d'augmenter la portée des résultats de cette étude, un suivi de la phénologie reproductive femelle a été effectué, deux fois par semaine, de la mi-mai jusqu'à la mi-juin 2005 (expansion foliaire maximale) sur trente arbres par site incluant les bouleaux échantillonnés pour le développement anatomique femelle et la germination des graines. Deux variables ont été utilisées; la présence des chatons femelles et le stade de développement foliaire.

Germination et viabilité

La germination des graines a été estimée sur cinq arbres par site, dont celui échantillonné pour le développement anatomique femelle. Les arbres choisis avaient une quantité élevée de chatons femelles et une accès facile à ceux-ci. Un minimum de trois chatons femelles a été récolté sur chaque arbre du début août jusqu'à la dispersion complète des fruits à la mi-octobre à un intervalle de deux semaines. En tout, il y a eu six récoltes par site.

Les chatons ont été séchés à l'air libre jusqu'à ce qu'ils commencent à libérer leur fruit. Pour chaque site, les graines des cinq arbres ont été mêlées ensemble afin d'estimer la germination de la population d'arbre. Puisqu'en nature les graines de bouleau sont

soumises à une période de froid avant la germination au printemps suivant, chaque récolte a été séparée en deux lots : sans (A) et avec (B) un traitement de vernalisation (21 jours à 3-4°C, tissu de coton humidifié VersaPak™). Chaque lot avait trois réplifications de 50 graines faits de manière aléatoirement pour un total de 144 lots (4 sites*6 récoltes*2 traitements*3 réplifications). Afin de tester une seule fois toutes les graines, les lots ont été placés en groupe de huit dans un plateau de germination de manière fixe (deux récoltes et quatre sites) pour un total de 18 plateaux de germination. Le test de germination a été fait dans une chambre environnementale Conviron® CMP 3244 à 30:20°C, 8h:16h pendant 28 jours selon une méthode modifiée de ISTA (1999). Le nombre de graines germées a été noté quotidiennement. Une graine était considérée germée lorsque la radicule était ≥ 1 mm de long (Farmer 1997). À la fin des 28 jours de germination, chaque graine a été examinée sous binoculaire pour savoir le nombre exact de graines vides, mi-pleines ou pleines dans chaque lot, selon la méthode mise au point par Patterson et Bunce (1931). Les pourcentages de germination ont été calculés sur le nombre de graines pleines. Une transformation arcsin a été faite sur les pourcentages de graines pleines, vides et germées. Les pourcentages de graines pleines et vides ont été comparés entre les sites par un test de Kruskal-Wallis suivi d'un test de Tukey. Une analyse de covariance à deux facteurs (somme thermique et traitement) et une variable concomitante (site) a été faite sur les pourcentages finaux de germination pour chaque récolte. Pour ce dernier test, les résultats du site 2 ont été écartés parce que les pourcentages de germination sont excessivement bas (0,22%).

Application du modèle de Weibull

Nous avons utilisé le modèle de Weibull pour décrire et comparer les profils de germination des graines provenant des six récoltes aux sites 1, 3 et 4. Il a été appliqué au pourcentage de germination de chaque récolte avec le logiciel SAS 9.1.3. Le modèle s'exprime de la manière suivante :

$$y = M(1 - \exp(-(k(t-l))^c))$$

où M et l représentent respectivement le pourcentage total de germination et le premier jour où la germination dépasse zéro, le paramètre k est le taux de germination lorsque 63% de la germination totale est atteinte et c exprime la forme de la courbe (Plait 1962, Brown 1987, Brown & Mayer 1988). Le même modèle a été appliqué à la somme thermique puisqu'ils sont aussi des variables cumulatives et que leur distribution est de type sigmoïde. Les paramètres de l'équation restent les mêmes, mais leurs significations changent selon la situation modélisée. Puisqu'il est impossible de tester statistiquement la valeur des paramètres, les intervalles de confiance ont été utilisés pour comparer les courbes entre elles. Donc, les différences trouvées n'ont pas de seuil de signification.

RÉSULTATS

Régime thermique des sites

Les sites 1, 2, 3 et 4 montrent une belle gradation de la somme thermique annuelle en 2004 (1 : 973 DJ; 2 : 1099 DJ; 3 : 1266 DJ; 4 : 1359 DJ) et en 2005 (1 : 1146 DJ; 2 : 1310 DJ; 3 : 1474 DJ; 4 : 1566 DJ). Les différences thermiques entre les deux années varient entre 173-211 DJ pour tous les sites. L'année 2004 est considérée froide pour tous les sites puisque la différence entre la somme thermique moyenne de la station météorologique de Mont-Joli (1402 DJ) et la somme thermique annuelle de chaque site varie entre -43 et -429 DJ. Malgré une année 2005 plus chaude, la somme thermique annuelle des sites 1 et 2 se situe en dessous de la moyenne régionale (1: -256 DJ et 2: -92 DJ). Par contre, les sites 3-4 ont accumulé respectivement 72 et 154 DJ au-dessus de la moyenne régionale de Mont-Joli (Tableau 1).

Tableau 1. Somme thermique annuelle (DJ>5°C) atteinte en 2004 et 2005 dans quatre sites (1, 2, 3, 4) répartis le long d'un gradient thermique altitudinal et différence entre la somme thermique moyenne à la station météorologique de Mont-Joli.

Sites	Somme thermique annuelle (DJ>5°C)		Δ avec la moyenne de la station météorologique de Mont-Joli ¹	
	2004	2005	2004	2005
1	973	1146	-429	-256
2	1099	1310	-303	-92
3	1266	1474	-136	72
4	1359	1566	-43	154

¹ La somme thermique moyenne de la station météorologique de Mont-Joli est 1402 DJ, et a été calculée pour une période de trente ans entre 1971-2000.

En 2004 et 2005, la somme thermique s'ajuste parfaitement au jour de l'année pour tous les sites ($r^2_{\text{adj}} = 1,00$) (Tableau 2). La somme thermique annuelle (paramètre M)

augmente du site 1 au 4. À l'exception du site 3 et 4 en 2005, la somme thermique annuelle semble différente entre les années et les sites puisque les intervalles de confiance ne se chevauchent pas. En 2004, le jour où la somme thermique dépasse zéro (paramètre l) est différent seulement pour le site 4. En 2005, le jour où la somme thermique dépasse zéro (paramètre a) n'est pas différent entre les sites. En 2004, le taux d'accumulation de la somme thermique (paramètre k) des sites 1, 2 et 3 est semblable tandis que le site 4, plus rapide, est semblable au site 2. L'année 2005, plus chaude, s'est traduite par un taux d'accumulation de la somme thermique (paramètre k) plus homogène entre les sites. (Tableau 2).

Tableau 2. Valeur des paramètres l , k , c , M et les indices d'ajustement (r^2_{adj} et SE_{res}) du modèle de Weibull ajusté à la somme thermique ($DJ > 5^\circ C$) de quatre sites distribués le long d'un gradient thermique altitudinal en fonction des jours de l'année 2004 et 2005

		Moyenne et intervalle de confiance à 95 %						
Année	Sites	l	$k \cdot 10^{-3}$	c	M	r^2_{adj}	SE_{res}	
2004	1	97,0 ^a (89,3; 104,7)	8,05 ^a (7,55; 8,55)	3,62 ^a (3,35; 3,90)	967,1 ^a (961,9; 972,3)	0,99925	11,55	
	2	103,4 ^a (97,5; 109,3)	8,43 ^{a,β} (8,01; 9,84)	3,29 ^{a,β} (3,08; 3,49)	1098,2 ^β (1092,3; 1104,1)	0,99927	11,62	
	3	97,0 ^a (92,3; 101,7)	8,01 ^a (7,72; 8,31)	3,33 ^a (3,17; 3,49)	1269,6 ^γ (1264,3; 1274,9)	0,99958	10,04	
	4	112,5 ^β (111,2; 113,7)	8,70 ^β (8,61; 8,79)	3,11 ^β (3,06; 3,15)	1374,0 ^δ (1372,0; 1376,0)	0,99996	3,26	
2005	1	115,0 ^a (110,1; 119,9)	9,68 ^a (9,25; 10,1)	2,70 ^a (2,53; 2,87)	1167,0 ^a (1159,2; 1174,9)	0,99906	14,42	
	2	110,0 ^a (103,7; 116,3)	9,00 ^a (8,51; 9,49)	2,73 ^a (2,52; 2,93)	1336,4 ^β (1324,0; 1348,9)	0,99903	19,56	
	3	111,2 ^a (107,1; 115,2)	8,97 ^a (8,66; 9,28)	2,64 ^a (2,50; 2,77)	1521,8 ^γ (1511,3; 1532,3)	0,99966	14,66	
	4	121,0 ^a (109,7; 132,3)	9,99 ^a (8,92; 11,1)	2,44 ^a (2,05; 2,83)	1599,4 ^γ (1525,0; 1593,8)	0,99505	50,82	

Note : Le modèle de Weibull s'exprime de la manière suivante : $y = M(1 - \exp(-(k(t-l))^c))$ où M représente la somme thermique annuelle, l est le jour où la somme thermique dépasse zéro, k est le taux d'accumulation de la somme thermique lorsque 63% de la somme thermique totale est atteinte et c représente la forme de la courbe. Les lettres grecques indiquent des différences mais aucun seuil de signification ne peut y être associé.

Espèce étudiée

Dans les sites 1 et 2, les bouleaux échantillonnés pour le développement anatomique femelle et la germination des graines étaient tous de la variété *cordifolia* tandis que les sites 3 et 4 contenaient la variété *papyrifera* (Annexe 1).

Phénologie reproductive femelle

En 2004, les arbres échantillonnés avaient une abondance de chatons femelles moyenne à chargée (Annexe 2), tout comme près du quart ou de la moitié des trente arbres observés dans tous les sites en 2005 (1 : 25; 2 : 23%; 3 : 40; 4 : 45%) (Annexe 3). En 2005, les stades de développement foliaire des bouleaux échantillonnés sont pratiquement toujours les mêmes que pour la majorité des trente arbres observés dans chaque site (Annexe 4). En 2005, l'ouverture des bourgeons foliaires s'effectue sur une plus longue période thermique pour les sites 1-2 (1 : 32-71DJ; 2 : 54-104DJ) comparés aux sites 3-4 (3 : 33-33DJ; 4 : 35-35DJ) (Annexe 5).

Développement anatomique femelle

Formation des ovules

Nous avons établi le premier stade de développement anatomique femelle lorsque les bractées et les ovaires sont formés, mais qu'aucune structure n'est différenciée à l'intérieur de ceux-ci (stade 1). Ensuite, une zone de tissu préovulaire ronde se forme à l'intérieur de l'ovaire (stade 2) pour devenir deux lobes ovulaires (stade 3) qui prendront de l'expansion vers les côtés de l'ovaire (stade 4) (Fig.2).

Mégasporogénèse

Suite à la formation du nucelle, une cellule s'élargit et contient un noyau proéminent; c'est la cellule-mère de la mégaspore. Elle se situe en dessous de l'épiderme constitué de deux couches de cellules. Les deux téguments ont commencé à se former (stade 5), et lorsque les téguments recouvrent plus de la moitié du nucelle, la mégaspore haploïde est formée (stade 6) (Fig. 2).

Mégagamétophyte

La mégaspore haploïde subit une première mitose pour former un mégagamétophyte à deux noyaux. Le cytoplasme est concentré autour des deux noyaux, et le reste forme une mince couche périphérique. À ce stade, les téguments recouvrent complètement le nucelle (stade 7). Le mégagamétophyte mature (stade 8) contient deux noyaux polaires, trois cellules antipodales (cliché 8a) et une oosphère est bien visible (cliché 8b), mais les synergides n'ont jamais été observées (Fig.3).

Embryogenèse

Suite à la double fécondation, l'oosphère subit une première mitose pour créer une cellule basale, et une cellule apicale (stade 9). Les divisions mitotiques successives de la cellule apicale créent une structure à 4 cellules (stade 10), et formeront ensuite une masse globulaire appelée le stade embryonnaire globulaire (stade 11). Les divisions successives de la cellule basale formeront un suspenseur très court (Fig.3).

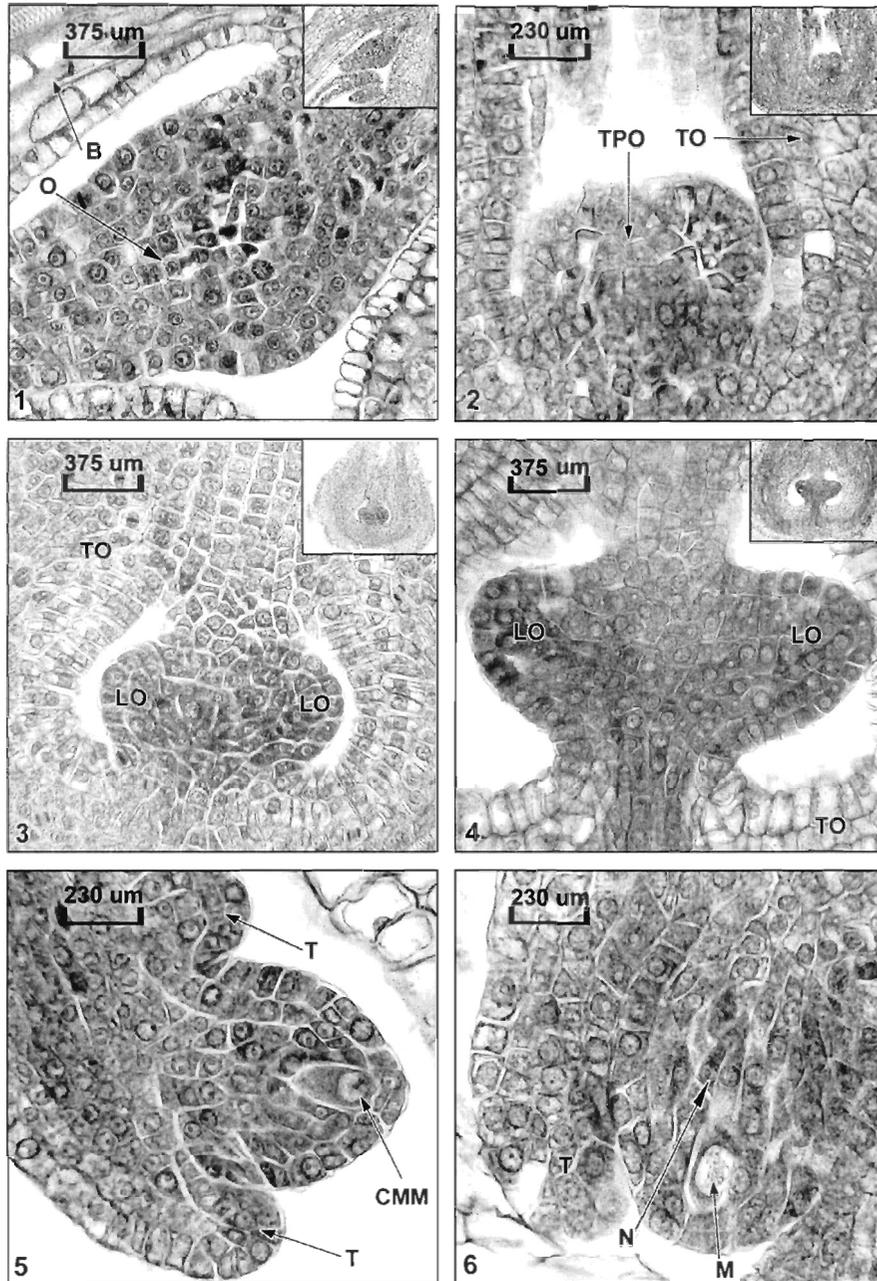


Figure 2. Stades 1 à 6. 1- B:bractées O:ovaires, 2- TO:tissu ovarien, TPO:tissu pré-ovulaire, 3-TO:tissu ovarien, LO:loge ovulaire, 4- LO:loge ovulaire, TO:tissu ovarien 5- T:téguments, CMM:cellule-mère de la mégaspore, 6- T:téguments, M:mégaspore haploïde, N:nucelle.

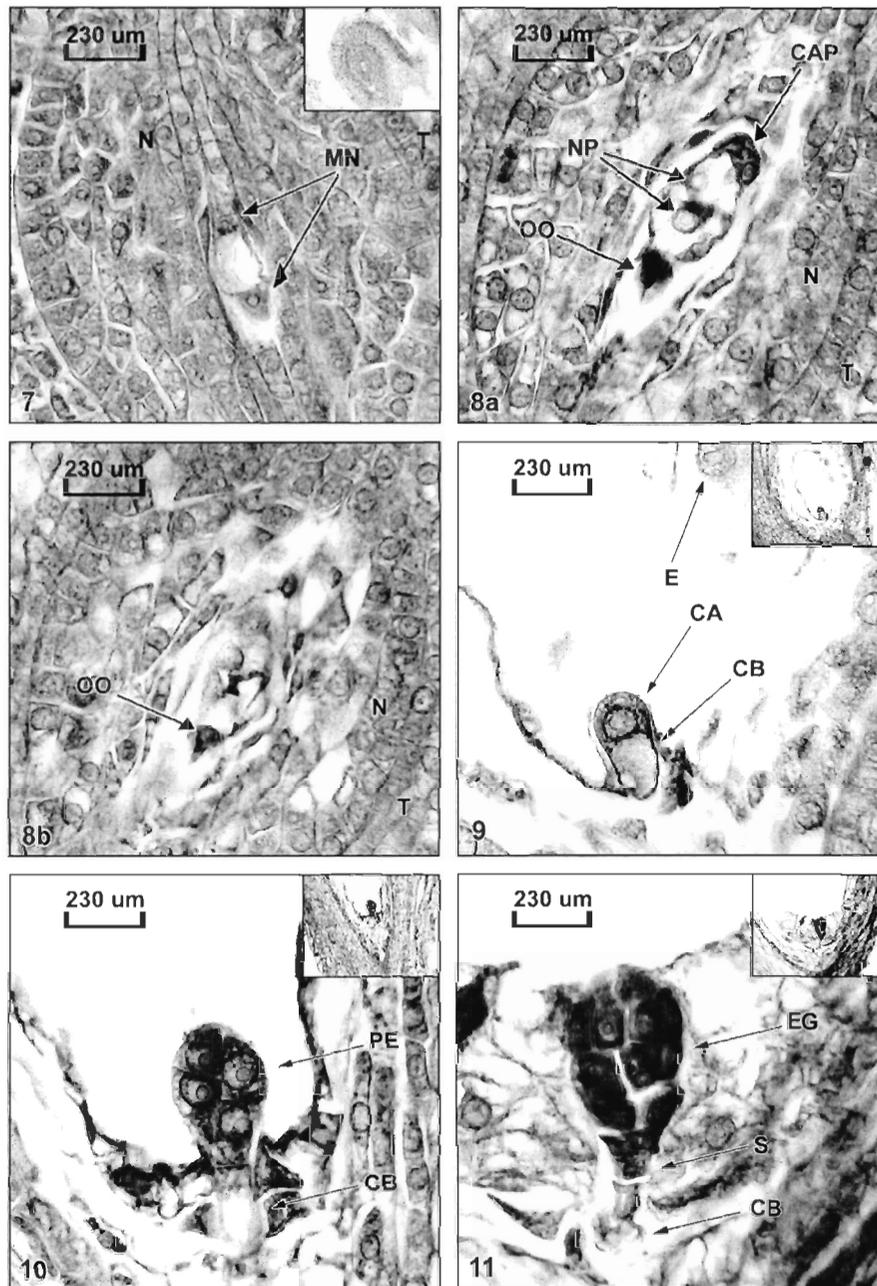


Figure 3. Stades 7 à 10. 7- MN:mégaspore à deux nuclei, N:nucelle, T:téguments, 8- **Mégagamétophyte mature**; 8a: CAP:cellules antipodales, NP:noyaux polaires, OO:oosphère, N:nucelle, T:téguments; 8b: OO:oosphère, N:nucelle, T:téguments 9- **Proembryon à deux cellules**; CA:cellule apicale, CB:cellule basale, E:endosperme de type acellulaire, 10- **Proembryon à 4 cellules**; PE:proembryon, CB:cellule basale, 11- **Embryon globulaire**; EG:embryon globulaire, S:suspenseur, CB:cellule basale

Développement anatomique femelle et somme thermique

La succession des stades de développement est positivement corrélée à la somme thermique pour tous les sites (Pearson $_{\alpha=0,05}$; $r^2 > 0,90$). L'analyse de covariance montre une interaction entre les sites et la somme thermique ($p < 0,001$) (Annexe 5). Un test de comparaison de pente montre que les sites 1-2 sont semblables (Tukey $q = 0,75 < q_{0,05(28,4)}$) et 3-4 sont semblables (Tukey $q = 1,57 < q_{0,05(28,4)}$). La pente du site 1 est différente des pentes 3 (Tukey $q = 5,71 > q_{0,05(28,4)}$) et 4 (Tukey $q = 8,03 > q_{0,05(28,4)}$). La pente du site 2 est aussi différente des pentes 3 (Tukey $q = 4,93 > q_{0,05(28,4)}$) et 4 (Tukey $q = 7,12 > q_{0,05(28,4)}$). Les valeurs des pentes aux sites 1 et 2 sont approximativement le double comparées aux sites 3 et 4 ($m_1:1,14$; $m_2:1,07$; $m_3:0,63$; $m_4:0,50$) (Fig.4). *Annexe 6*

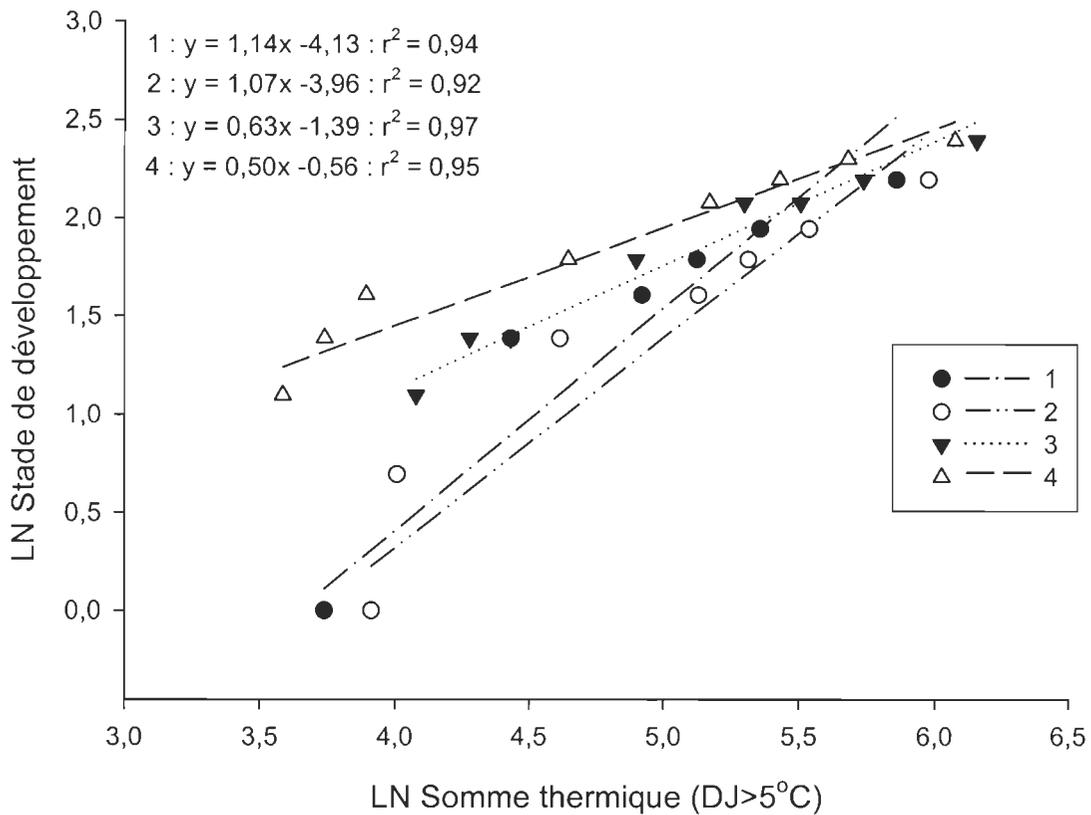


Figure 4. Stade de développement anatomique femelle du bouleau blanc en fonction de la somme thermique ($DJ > 5^{\circ}C$) dans quatre sites (1, 2, 3, 4) répartis le long d'un gradient thermique altitudinal en 2004 ($n=1$). Certains stades se répètent pour la même somme thermique, d'où l'apparente variation dans le nombre de points.

Germination

Le nombre de graines vides est plus élevé dans les sites 1-2 comparé aux sites 3-4 (Kruskwall-Wallis $p < 0,001$). Le plus haut pourcentage de graines vides se trouve au site 2, mais il n'existe pas de différence significative avec le site 1 (Tukey $q = 2,28 < q_{0,05(\alpha,4)8}$). Le nombre de graines pleines est plus bas dans les sites 1-2 comparé aux sites 3-4 (Kruskwall-

Wallis $p < 0,001$). Le plus bas pourcentage de graines pleines est au site 2, mais il n'existe pas de différence significative avec le site 1 (Tukey $q = 3,01 < q_{0,05(\alpha,4)8}$) (Fig.5).

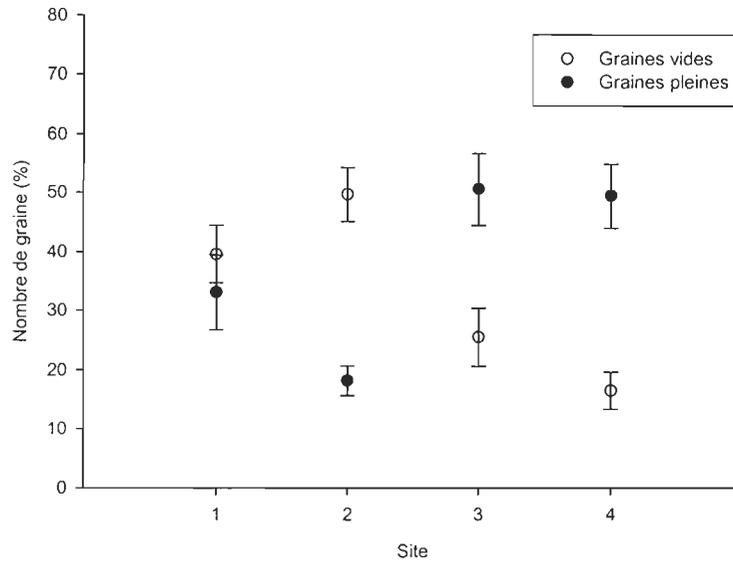


Figure 5. Pourcentage de graines pleines et vides du bouleau blanc dans quatre sites répartis le long d'un gradient thermique altitudinal. Les graines de morphologies intermédiaires sont exclues, d'où un total $< 100\%$ ($n=36$).

Germination et somme thermique

Le pourcentage de germination est positivement corrélé à la somme thermique pour tous les sites sans (1: $r^2=0,79$, 3: $r^2=0,72$, 4: $r^2=0,81$) ou avec (1: $r^2=0,74$, 3: $r^2=0,74$, 4: $r^2=0,82$) un traitement de vernalisation (Fig.6). L'analyse de covariance montre qu'il n'y a pas d'effet du traitement ($p=0,719$), ni d'interaction entre le traitement et le site ($p=0,893$), pas d'effet entre le traitement et la somme thermique ($p=0,717$), ou entre ces trois variables ($p=0,955$). Par contre, il existe une interaction significative entre le site et la somme thermique ($p=0,007$) (Annexe 7). La pente est deux fois plus élevée au site 1 comparée aux sites 3 et 4 (a: $m_1=0,11$, $m_3=0,07$, $m_4=0,05$; b: $m_1=0,11$, $m_3=0,05$, $m_4=0,04$) (Fig.6).

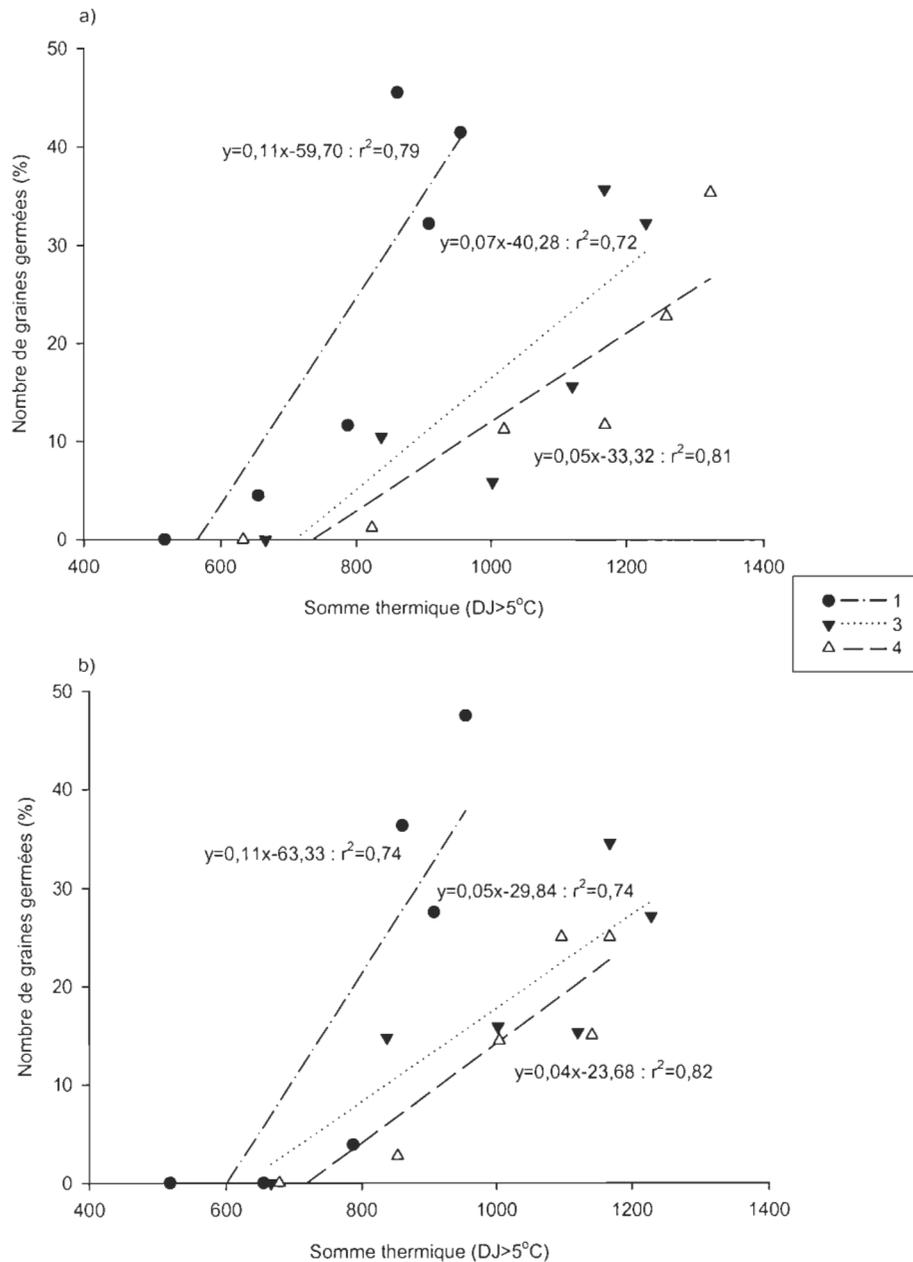


Figure 6. Pourcentage de germination des graines du bouleau blanc en fonction de la somme thermique atteinte (DJ>5°C) aux six récoltes sans (a) et avec (b) un traitement de vernalisation pour les sites 1, 3 et 4 distribués le long d'un gradient thermique altitudinal (n=3).

Pour tous les sites, les pourcentages de graines germées varient entre 0-15% pour les récoltes du 30 juillet et 12 août. La majorité des récoltes du 27 août et du 11 septembre a obtenu un pourcentage de germination entre 11-17% soit environ la moitié du pourcentage maximal de germination. Par contre, la récolte du 11 septembre au site 1 affiche un pourcentage élevé de germination (42%). Dans presque tous les sites, le pourcentage maximum de germination est atteint lors de la récolte du 24 septembre et du 8 octobre soit lorsque l'on a atteint plus de 90% de la somme thermique locale (Fig.7).

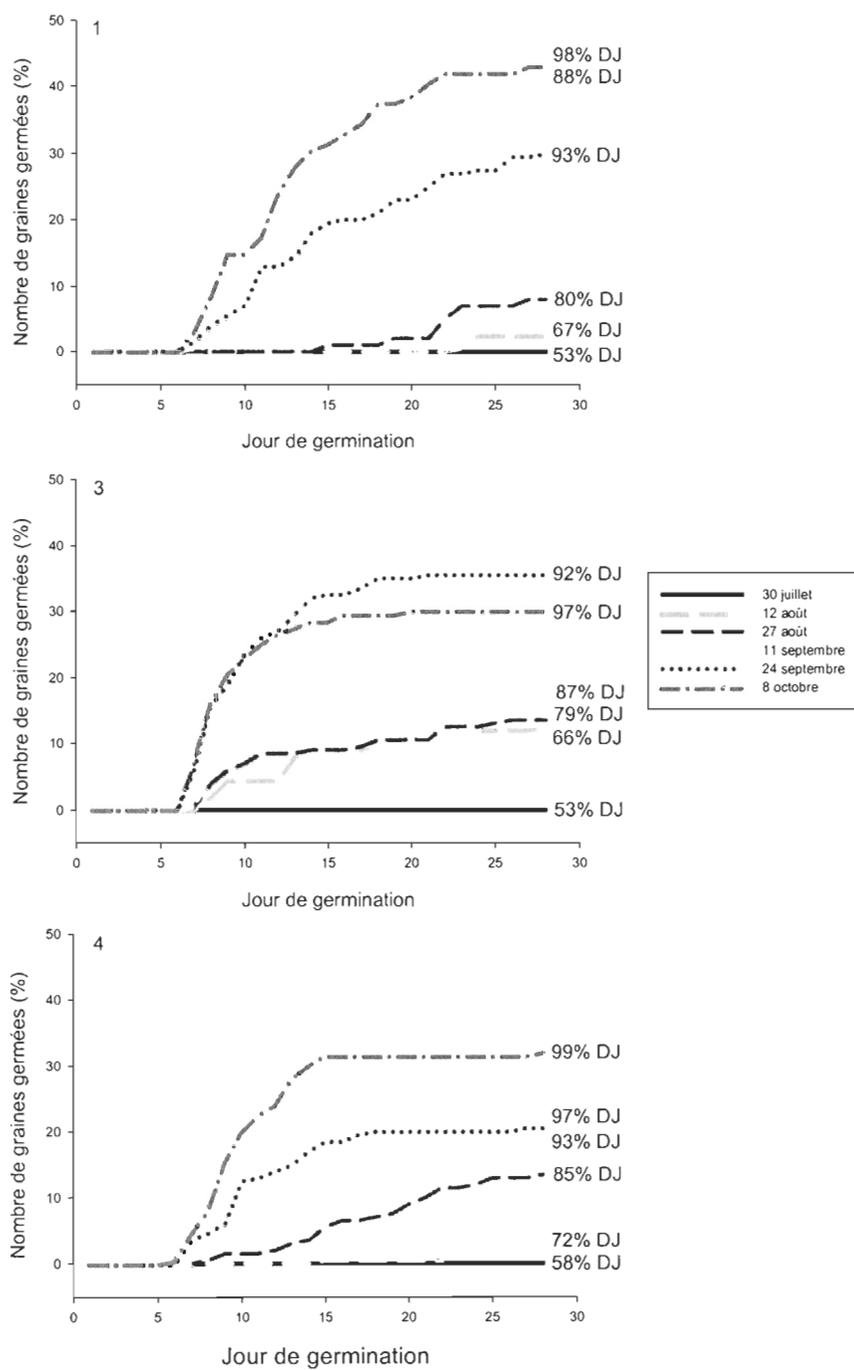


Figure 7. Profil de germination des graines du bouleau blanc pour les six récoltes dans les sites 1, 3 et 4 distribués le long d'un gradient thermique altitudinal tous les traitements confondus (n=6).

Le modèle de Weibull ne converge pas pour les récoltes du 30 juillet, du 12 août et du 28 août. Aussi, à l'exception du site 3, les récoltes du 11 septembre ne convergent pas. Le modèle de Weibull converge seulement pour les récoltes du 24 septembre et du 8 octobre. À ces dernières dates, le taux moyen de germination (paramètre k), indicateur de la vigueur des graines, varie entre 0,03 et 0,49. Il y a des différences pour la germination totale entre les trois sites (paramètre M) et le début de la germination (paramètre l) seulement pour la récolte du 8 octobre. Le site 1 possède les taux moyens de germination (paramètre k) les plus bas (Tableau 3 et annexe 8).

Tableau 3. Valeur des paramètres l , k , c , M et les indices d'ajustement (r^2_{adj} et SE_{res}) du modèle de Weibull ajusté à la moyenne de la germination cumulative des graines ($n=6$) pour trois sites (1, 3 et 4) distribués le long d'un gradient thermique altitudinal en 2004

		l	k	c	M	r^2_{adj}	SE_{res}
11/09							
	1	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.
Sites	3	6,98 (6,94; 702)	0,25 (0,21; 0,29)	0,66 (0,57; 0,75)	17,28 (16,38 ;18,18)	0,995	0,322
	4	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.	n.c.
24/09							
	1	8,36 ^α (7,20; 9,49)	0,03 ^α (-0,10; 0,17)	0,61 ^α (0,19; 1,03)	56,70 ^α (-33,61; 147,00)	0,986	0,956
Sites	3	6,53 ^β (6,26; 6,80)	0,30 ^β (0,27; 0,33)	0,84 ^α (0,71; 0,97)	36,25 ^α (35,45; 37,05)	0,995	0,603
	4	8,42 ^α (7,67; 9,18)	0,40 ^β (0,26; 0,54)	0,68 ^α (0,34; 1,03)	20,91 ^α (19,44; 22,38)	0,970	0,717
8/10							
	1	10,02 ^α (8,96; 11,09)	0,22 ^α (0,08; 0,35)	0,53 ^α (0,22; 0,84)	50,05 ^α (37,78; 62,33)	0,990	0,822
Sites	3	6,64 ^β (6,55; 6,72)	0,49 ^β (0,46; 0,52)	0,77 ^α (0,72; 0,83)	30,21 ^β (30,02; 30,40)	0,999	0,206
	4	5,59 ^γ (4,85; 6,33)	0,22 ^α (0,18; 0,25)	1,64 ^β (1,27; 2,01)	31,69 ^γ (31,23; 32,14)	0,995	0,714

Note : Le modèle de Weibull s'exprime de la manière suivante : $y=M(1-\exp(-(k(t-l))^c))$ où M représente la germination totale, l est le jour où la germination dépasse zéro, c représente la forme de la courbe et k est le taux de germination lorsque 63% de la germination est atteinte. Les lettres grecques indiquent des différences mais aucun seuil de signification ne peut y être associé. Les récoltes du 30 juillet, 12 août et 27 août ne convergent pas.

DISCUSSION

Développement anatomique

Selon Owens & Blake (1986), le développement des bractées et du gynécée du bouleau blanc s'amorce à l'automne aux aisselles de l'axe du chaton femelle, et reprend après la dormance hivernale. Notre analyse anatomique confirme qu'aucune structure n'est visible à l'intérieur du gynécée lorsque les chatons femelles sont encore inclus dans les bourgeons foliaires. À la suite de leur éclosion, les chatons femelles et leur pédoncule s'allongent rapidement et la formation des structures reproductives reprend. La cellule-mère de la mégaspore se forme en dessous de l'épiderme comme rapporté par Benson (1894) pour *Betula*. La formation du mégagamétophyte est de type monosporique *Polygonum* puisqu'une seule cellule participe à la formation du mégagamétophyte, et que les deux noyaux de la première mitose sont situés aux deux pôles (Maheshwari 1950a). Dahl & Fredrikson (1996) ont rapporté le même type de développement pour *Betula pendula*. Lors de la pollinisation, simultanée à l'éclosion des bourgeons foliaires, le mégagamétophyte n'est pas formé comme chez un grand nombre de Fagales (Benson 1894, Dahl & Fredrikson 1996, Sogo & Tobe 2005, 2006). Pendant les premiers stades du développement embryonnaire, l'endosperme est de type acellulaire, et forme une bande de cytoplasme caractéristique du type hélobial (Maheshwari 1950b).

Relation thermique

On peut considérer les sites 1-2 comme plus froid comparés aux sites 3-4 puisque leurs sommes thermiques annuelles respectives sont systématiquement en dessous de la moyenne régionale. D'autre part, l'interaction entre les sites et la somme thermique masque

l'effet réel de la température sur le développement reproductif puisque la différence entre les sites, outre la variété de bouleau, est l'altitude à laquelle la somme thermique peut être directement reliée. Malgré cela, les stades de développement anatomique femelle semblent être influencés différemment par la somme thermique pour les sites 1-2 et 3-4 ; c'est-à-dire que l'atteinte d'un stade se produirait à des sommes thermiques plus élevées dans les sites 1-2 comparés aux sites 3-4. Cette différence peut être provoquée par le débourrement tardif de la variété *cordifolia*, une caractéristique répertoriée comme une valeur adaptative contre les gels tardifs (Cannell & Smith 1986, Heide 1993, Gansert et al. 1999, Saxe et al. 2001, Prozherina et al. 2003). En effet, aux sites 1-2, l'ouverture des bourgeons foliaires semble s'effectuer sur une plus longue période de temps (53-104 DJ) tandis qu'elle s'effectuerait sur une période de temps plus courte (11-38 DJ) aux sites 3-4. Des variations géographiques de la somme thermique requise pour déclencher l'ouverture des bourgeons foliaires ont également été montrées chez le bouleau verruqueux (Sarvas 1967), le bouleau pubescent (Billington & Pelham 1991) et le bouleau pleureur (Billington & Pelham 1991). Le retard du développement reproductif entraîné par cette différence entre les sites semble disparaître à la fin de la période de croissance (i.e. lorsque la température moyenne journalière $<5^{\circ}\text{C}$). En effet, lorsque plus de 90% de la somme thermique locale est atteinte, le pourcentage de graines germées est comparable entre le site 1 et les sites 3-4. Ces résultats de germination diffèrent de ceux trouvés par Ruel et Ayres (1996) où les populations provenant de hautes altitudes (variété *cordifolia*) avaient des pourcentages de germination bas comparés aux populations provenant de basses altitudes (variété *papyrifera*). Dans cette expérience, les graines vides n'étaient pas enlevées dans le pourcentage de graines germées, ce qui pourrait

expliquer les différences trouvées puisque la production de graines vides semble plus élevée en altitude.

Quoiqu'il en soit, il est étonnant de parvenir à un pourcentage semblable de germination entre le site 1 et les sites 3-4. Deux observations semblent être associées à cet ajustement. Premièrement, les bouleaux blancs des sites 1-2 produisent moins de graines pleines que dans les sites 3-4. La diminution du nombre de graines pleines a aussi été notée sur l'épinette noire le long d'un gradient latitudinal (Sirois 2000). Deuxièmement, les arbres soumis à des conditions thermiques plus froides semblent optimiser l'apport de chaleur reçu. En effet, la valeur des pentes des droites de régression des stades anatomiques femelles semble le double dans les sites 1-2 comparés aux sites 3-4. Aussi, la valeur des pentes des droites de régression du pourcentage de graines germées semble le double dans le site 1 comparée aux sites 3-4. Pour la même quantité de chaleur, les taux du développement reproductif seraient plus rapides dans les sites plus froids permettant aux graines d'atteindre un degré de maturité comparable à celles des sites plus chauds. Cependant, le pourcentage de germination anormalement bas au site 2, suggère que la chaleur ne soit pas le seul facteur à considérer pour le succès de la reproduction du bouleau blanc. L'efficacité de la pollinisation (Pasonen et al. 1999, Pasonen et al. 2001, Pasonen et al. 2002) influencent aussi la reproduction.

L'impossibilité de tester statistiquement les paramètres de la fonction de Weibull rend difficile l'interprétation de ces résultats. Cependant, si on utilise le profil de

germination sigmoïde (convergence de la fonction de Weibull) comme un indicateur de la maturité d'un lot de graine (Farmer 1997), on remarque que les graines des sites 1, 3 et 4 affichent ce profil de germination, en plus d'un pourcentage élevé de germination, lorsque 90% de la somme thermique locale est atteinte. Bien que les graines du site 1 au 11 septembre affichent un pourcentage élevé de germination, le modèle de Weibull ne converge pas ce qui pourrait signifier que les graines de ce lot ne se comportent pas globalement comme des graines matures. Les chatons femelles récoltés ultérieurement étaient encore bien verts ce qui signifie que les fruits n'étaient pas mûrs donnant crédit à cette explication. Le bouleau blanc semble diminuer sa production de graines pleines, lorsqu'il est soumis à un régime thermique plus froid, afin de favoriser la maturité complète de celles-ci.

Pour parvenir à des résultats plus significatifs entre la relation de la somme thermique et le développement reproductif, il aurait fallu avoir une véritable répétition de tous les sites. Cependant, les résultats trouvés à l'intérieur des sites sont relativement solides puisque les arbres échantillonnés suivent le même développement foliaire et contiennent une quantité de chatons femelles semblable à celle retrouvée dans une bonne partie de la population.

Quoiqu'il en soit l'apparente capacité du bouleau blanc à moduler sa production de graines et sa présence sur le territoire depuis 9200 BP (Richard & Larouche 1994) semblent indiquer que cette espèce s'est ajustée aux conditions environnementales. Aussi, il

semblerait que la variété polyploïde (*papyrifera*) serait mieux adaptée au stress hydrique que la variété diploïde (*cordifolia*) d'où la présence de *cordifolia* dans les environnements humides et froids (Li et al. 1996). Si les auteurs de cet article mise beaucoup sur le stress hydrique pour expliquer la répartition spatiale de ces deux variétés, le présent mémoire semble ajouter la dimension thermique à leur conclusion. En effet, dans la partie inférieure et supérieure du gradient d'altitude, on trouve respectivement la variété *papyrifera* et *cordifolia*. De plus, Scoggan (1950) avait aussi répertorié la présence de la variété *cordifolia* au Bic, à Rimouski et à Matane. Toutes les trois des villes côtières susceptibles de subir un régime thermique plus froid que l'intérieur des terres à la même altitude. Donc, il semble aussi y avoir une sélection thermique qui favorise l'installation et la survie de la variété *cordifolia* dans les sites où il y a un régime thermique plus froid.

CONCLUSION

Le développement anatomique des structures reproductives femelles du bouleau blanc suit le schéma type pour ce genre; aucune différenciation des tissus de l'ovaire avant le printemps et mégagamétophyte de type *Polygonum* se formant après la pollinisation.

Malgré que le développement anatomique du gamétophyte femelle soit amorcé plus tard et sous une somme thermique plus élevée dans les sites plus froids (1-2), les taux du développement et de maturation des graines sont plus rapides comparés aux sites plus chauds (3-4). Ces caractéristiques du développement reproductif pourraient conférer à la variété *cordifolia* un risque moindre de subir un gel tardif et un potentiel accru de produire des graines matures. De plus, les bouleaux blancs semblent moduler leur production de graines selon les caractéristiques thermiques des sites. Ainsi, les bouleaux blancs des sites plus froids produisent moins de graines pleines mais ont des pourcentages de germination comparables aux sites plus chauds. D'autre part, le bouleau blanc est représenté par deux variétés taxonomiques distinctes le long du gradient d'altitude ; la variété *cordifolia* se trouve dans les sites plus froids et la variété *papyrifera* se trouve dans les sites plus chauds.

Tout en respectant les limites inhérentes à cette étude, les résultats suggèrent une grande thermodépendance du développement anatomique femelle et de la maturité des graines du bouleau blanc pouvant potentiellement être liée à la présence deux écotypes différents.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALMQVIST, C., BERGSTEN, U., BONDESSON, L. & ERIKSSON, U. 1998. Predicting germination capacity of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seeds using temperature data from weather stations. *Canadian Journal of Forest Research* **28**: 1530-1535.
- BENSON, M. 1894. Contributions to the Embryology of the Amentiferae - Part I. *Trans. Linn. Soc. Bot.* **II**: 409-424.
- BEVINGTON, J. 1986. Geographic differences in the seed germination of paper birch (*Betula papyrifera*). *American Journal of Botany* **73**: 564-573.
- BEVINGTON, J. M. & HOYLE, M. C. 1981. Phytochrome action during prechilling induced germination of *Betula papyrifera* Marsh. *Plant physiology* **67**: 705-710.
- BILLINGTON, H. J. & PELHAM, J. 1991. Genetic Variation in the Date of Budburst in Scottish Birch Populations: Implications for Climate Change. *Functional Ecology* **5**: 403-409.
- BRITAIN, W. H. & GRANT, W. F. 1965. Observations on canadian birch (*Betula*) collections at the Morgan arboretum. II. *B. Papyrifera* var. *cordifolia*. *The Canadian Field-Naturalist* **79**: 253-257.
- BROWN, R. F. 1987. Germination of *Aristida armata* Under Constant and Alternating Temperatures and Its Analysis With the Cumulative Weibull Distribution as a Model *Australian Journal of Botany* **35**: 581-591.
- BROWN, R. F. & MAYER, D. G. 1988. Representing cumulative germination. 2. The use of the Weibull function and other empirically derived curves. *Annals of Botany* **61**: 127-138.
- CANNELL, M. G. R. & SMITH, R. I. 1986. Climatic warming, spring budburst and frost damage on trees. *Journal of Applied Ecology* **23**: 177-191.
- DAHL, A. E. & FREDRIKSON, M. 1996. The timetable for development of maternal tissues sets the stage for male genomic selection in *Betula pendula* (Betulaceae). *American Journal of Botany* **83**: 895-902.
- DAVIS, M., DOUGLAS, C., CALCOTE, R., COLE, K. L., WINKLER, M. G. & FLAKNE, R. 2000. Holocene climate in the western Great Lakes national parks and lakeshores: Implications for future climate change. *Conservation Biology* **14**: 968-983.
- DULLINGER, S., DIRNBOCK, T. & GRABHERR, G. 2004. Modelling climate change-driven treeline shifts: Relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. *Journal of Ecology* **92**: 241-252.

EFLORAS. Page consultée le 2006. *Betula cordifolia* in Flora of North America @ efloras.org. [En ligne].
http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=233500247.

EFLORAS. Page consultée le 2006. *Betula papyrifera* in Flora of North America @ efloras.org. [En ligne].
http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=233500260.

EFLORAS. Page consultée le 2006. Map: *Betula cordifolia*. [En ligne].
http://www.efloras.org/object_page.aspx?object_id=5738&flora_id=1.

EFLORAS. Page consultée le 2006. Map: *Betula papyrifera*. [En ligne].
http://www.efloras.org/object_page.aspx?object_id=5753&flora_id=1.

ENVIRONNEMENT CANADA. Page consultée le 2006. Normales climatiques au Canada 1971-2000. [En ligne].
http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climate_normals/results_f.html?StnID=5814&autofwd=1&pageid=2&lang=FRE.

FARMER, R. E. J. 1997. How to Evaluate Germination. *dans* Seed Ecophysiology of Temperate and Boreal Zone Forest Trees. St. Lucie Press. Delray Beach p.81-87.

FARRAR, J. L. 1996. Les arbres du Canada. Fides. Canada. 502 p.

FERNALD, M. L. 1970. Gray's manual of Botany. Van Nostrand Company. New York. 1632 p.

FLORA OF NORTH AMERICA EDITORIAL COMMITTEE. 1997. Flora of North America. North of Mexico. Volume 3: Magnoliophyta: Magnoliidae and Hamamelidae. Oxford University Press. New York.

GANSERT, D., BACKES, K. & KAKUBARI, Y. 1999. Altitudinal and seasonal variation of frost resistance of *Fagus crenata* and *Betula ermanii* along the Pacific slope of Mt. Fuji, Japan. *Journal of Ecology* **87**: 382-390.

GLEASON, H. A. 1968. The new Britton and Brown illustrated flora of the Northeastern United States and adjacent Canada. Vol.2. The choripetalous dicotyledoneae Hafner. New York. 655 p.

GRONDIN, P., BLOUIN, J. & RACINE, P. 1999. Rapport de classification écologique du sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune de l'est. Ministère des Ressources Naturelles du Québec. Direction des inventaires forestiers. Québec. 217 p.

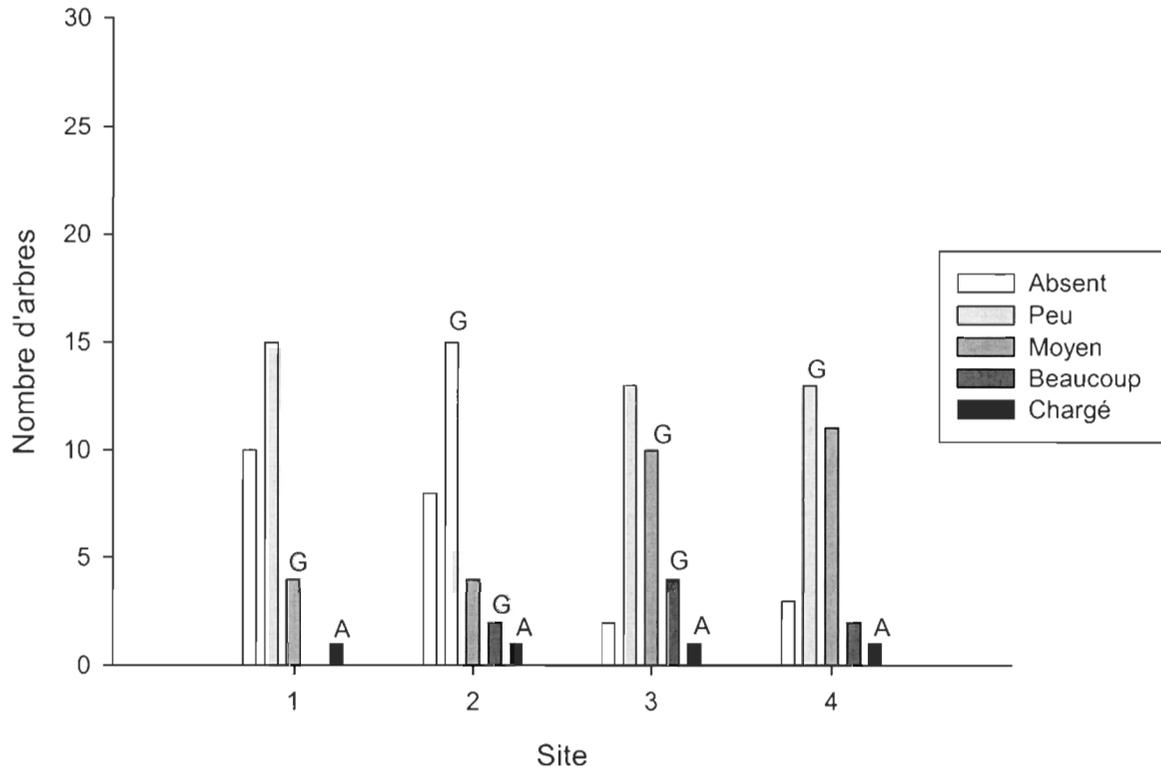
HEIDE, O. M. 1993. Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees. *Physiologia Plantarum* **88**: 531-540.

- HENTONNEN, H., KANNINEN, M., NYGREN, M. & OJANSUU, R. 1986. The maturation of *Pinus sylvestris* seeds in relation to temperature in northern Finland. *Scand. J. For. Res.* **1**: 243-249.
- HINDS, H. R. 1986. *Flora of New Brunswick*. University of New Brunswick. Fredericton. 583 p.
- ISTA. 1999. International rules for seed testing: rules 1999. *Seed science and Technology* **27**: 1-333.
- IVERSON, L. R. & PRASAD, A. M. 1998. Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States. *Ecological Monographs* **68**: 465-485.
- JOSEPH, H. C. 1929. Germination and vitality of birch seeds. *Botanical Gazette* **87**: 127-151.
- KELLOMAKI, S. & KOLSTROM, M. 1994. The Influence of Climate-Change on the Productivity of Scots Pine, Norway Spruce, Pendula Birch and Pubescent Birch in Southern and Northern Finland. *Forest Ecology and Management* **65**: 201-217.
- KELLOMAKI, S. & VAISANEN, H. 1997. Modelling the dynamics of the forest ecosystem for climate change studies in the boreal conditions. *Ecological Modelling* **97**: 121-140.
- LI, W.-L., BERLYN, G. P. & ASHTON, P. M. S. 1996. Polyploids and their Structural and Physiological Characteristics Relative to Water Deficit in *Betula papyrifera* (Betulaceae). *American Journal of Botany* **83**: 15-20.
- MAHESHWARI, P. 1950a. Chapter 4. The female gametophyte. *dans* An introduction to the Embryology of Angiosperms. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York p.84-180.
- MAHESHWARI, P. 1950b. Chapter 7. The Endosperm. *dans* An introduction to the Embryology of Angiosperms. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York p.221-267.
- OWENS, J. N. & BLAKE, M. D. 1986. Chapitre 2: Initiation florale. *dans* Production de semences forestières. Institut forestier national de Petawawa. Service canadien des forêts. Petawawa p.9-24.
- PASONEN, H. L., PULKKINEN, P. & KAPYLA, M. 2001. Do pollen donors with fastest-growing pollen tubes sire the best offspring in an anemophilous tree, *Betula pendula* (Betulaceae)? *American Journal of Botany* **88**: 854-860.
- PASONEN, H. L., PULKKINEN, P., KAPYLA, M. & BLOM, A. 1999. Pollen-tube growth rate and seed-siring success among *Betula pendula* clones. *New Phytologist* **143**: 243-251.

- PASONEN, H. L., PULKKINEN, P. & KARKKAINEN, K. 2002. Genotype-environment interactions in pollen competitive ability in an anemophilous tree, *Betula pendula* Roth. *Theoretical and Applied Genetics* **105**: 465-473.
- PASTOR, J. & POST, W. M. 1988. Response of northern forests to CO₂-induced climate change. *Nature* **334**: 55-58.
- PATTERSON, C. F. & BUNCE, A. C. 1931. Rapid methods of determining the percentages of fertility and sterility in seeds of the genus *Betula*. *Scientific agriculture* **11**: 704-708.
- PLAIT, A. 1962. The Weibull distribution - with tables. *Industrial Quality Control* **19**: 17-26.
- PROZHERINA, N., FREIWALD, V., ROUSI, M. & OKSANEN, E. 2003. Interactive effect of springtime frost and elevated ozone on early growth, foliar injuries and leaf structure of birch (*Betula pendula*). *New Phytologist* **159**: 623-636.
- REISER, L. & FISCHER, R. L. 1993. The Ovule and the Embryo Sac. *Plant Cell* **5**: 1291-1301.
- RESSOURCES NATURELLES ET FAUNE QUÉBEC. Page consultée le 10 mars 2006. MRNF - Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec. [En ligne]. <http://www.mrnf.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissances-inventaire-zones-carte.jsp#sapBouleauJaune>.
- RICHARD, P. J. H. & LAROUCHE, A. C. 1994. Histoire postglaciaire de la végétation et du climat dans la région de Rimouski, Québec. *dans* Chapdelaine, C. éditeur. Il y a 8000 ans à Rimouski, Québec... Paléoécologie et archéologie d'un site de la culture Plano. p.314.
- ROBITAILLE, A. & SAUCIER, J. P. 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Publications du Québec. Québec. 213 p.
- RUEL, J. J. & AYRES, M. P. 1996. Variation in Temperature Responses among Populations of *Betula papyrifera*. *Silva Fennica* **30**: 145-158.
- RUZIN, S. E. 1999. Plant microtechnique and microscopy. Oxford University Press. New York. 322 p.
- SAFFORD, L. O., BJORKBOM, J. C. & ZASADA, J. C. Page consultée le 2004. *Betula papyrifera* Marsh. [En ligne]. http://www.na.fs.fed.us/spfo/pubs/silvics_manual/volume_2/betula/papyrifera.htm.
- SARVAS, R. 1967. Climatological control of flowering in trees. XIV IUFRO-kongress: verhandlungen = proceedings VOL Pap.III Sect 22-AG22/24:15-30.

- SAXE, H., CANNELL, M. G. R., JOHNSEN, O., RYAN, M. G. & VOURLITIS, G. 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist* **149**: 369-400.
- SCOGGAN, H. J. 1950. The flora of Bic and the Gaspé peninsula, Québec. National Museums of Canada. Ottawa. 399 p.
- SCOGGAN, H. J. 1978. Flora of Canada. Part 3-Dicotyledoneae Saururaceae to Violaceae. National Museums of Canada. Ottawa. 1115 p.
- SEYMOUR, F. C. 1969. Flora of New England. Charles E. Tuttle Company. Rutland. 596 p.
- SIROIS, L. 2000. Spatiotemporal variation in black spruce cone and seed crops along a boreal forest - Tree line transect. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 900-909.
- SIROIS, L., BEGIN, Y. & PARENT, J. 1999. Female gametophyte and embryo development of black spruce along a shore-hinterland climatic gradient of a recently created reservoir, northern Quebec. *Canadian Journal of Botany* **77**: 61-69.
- SIROIS, L., BONAN, G. B. & SHUGART, H. H. 1994. Development of a simulation model of the forest-tundra transition zone of northeastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* **24**: 697-706.
- SOGO, A. & TOBE, H. 2005. Intermittent pollen-tube growth in pistils of alders (*Alnus*). *PNAS* **102**: 8770-8775.
- SOGO, A. & TOBE, H. 2006. Mode of Pollen-Tube Growth in Pistils of *Myrica rubra* (Myricaceae): A Comparison with Related Families. *Ann Bot* **97**: 71-77.
- SOLOMON, A. M. 1986. Transient response of forest to CO₂-induced climate change: Simulation modeling experiments in eastern North America. *Oecologia* **8**: 567-579.
- TREMBLAY, M. F., MAUFFETTE, Y. & BERGERON, Y. 1996. Germination Responses of Northern Red Maple (*Acer rubrum*) Populations. *Forest Science* **42**: 154-159.
- ZASADA, J. C. 1988. Embryo growth in Alaska white spruce seeds. *Canadian Journal of Forest Research* **18**: 64-67.

Annexe 2



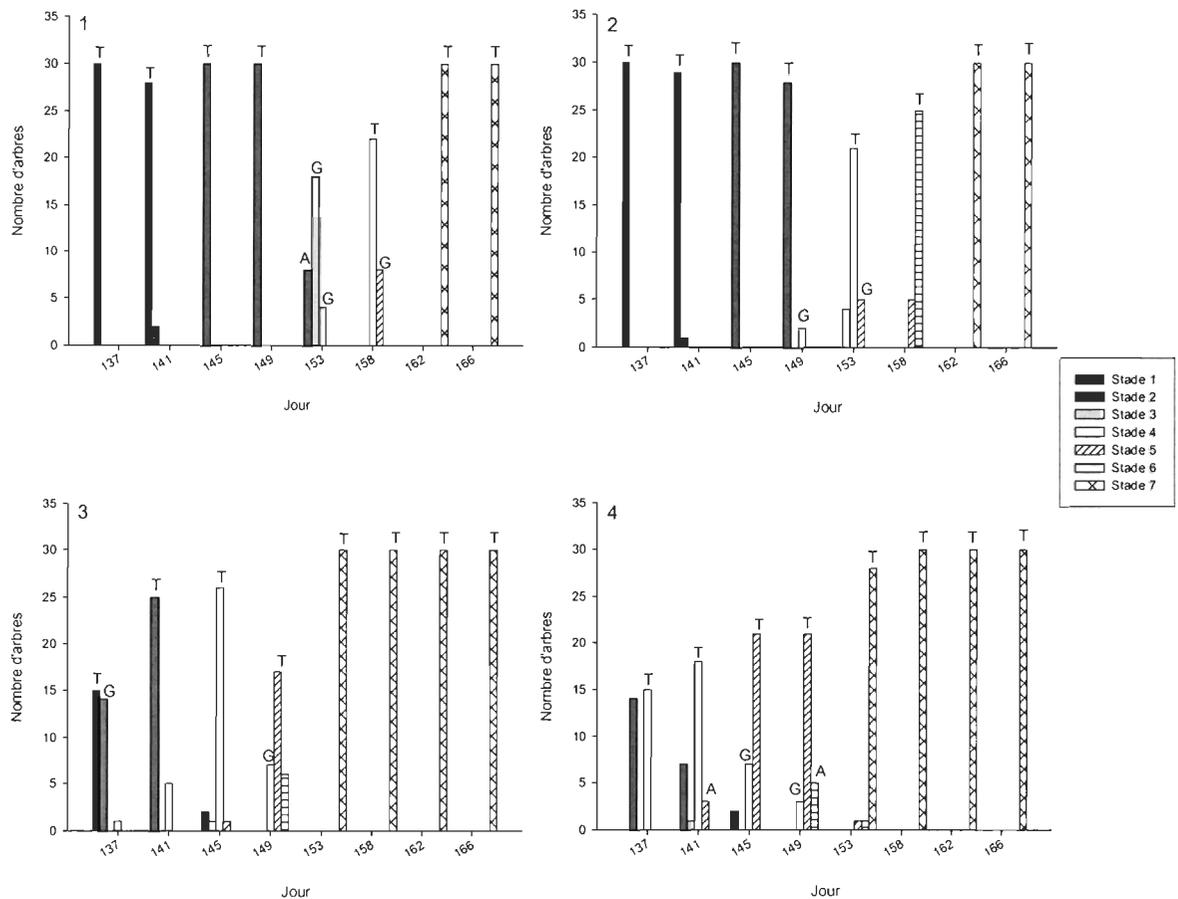
Abondance relative de chatons femelles ($n=30$) produits dans les années subséquentes dans quatre sites répartis le long d'un gradient thermique altitudinal. Les lettres A et G représentent respectivement la présence de l'arbre échantillonné pour l'analyse anatomique et la présence d'arbres échantillonnés pour les tests de germination. Classes d'abondance estimées à l'aide de jumelle Bushnell Nature View® Birding Series 8x30 : Absent, Peu : 1 à 10 chatons difficilement observables, souvent dans une seule partie de l'arbre, Moyen : chatons peu regroupés facilement observables dans plusieurs parties de l'arbre, Beaucoup : chatons regroupés facilement observables dans toutes les parties de l'arbre, Chargé : chatons présents en masses denses dans toutes les parties de l'arbre.

Annexe 3

Pourcentage des classes d'abondance relative de chatons femelles produits dans les années subséquentes (n=30) pour chaque site. Classes d'abondance estimées à l'aide de jumelle Bushnell Nature View® Birding Series 8x30 : Absent, Peu : 1 à 10 chatons difficilement observables, souvent dans une seule partie de l'arbre, Moyen : chatons peu regroupés facilement observables dans plusieurs parties de l'arbre, Beaucoup : chatons regroupés facilement observables dans toutes les parties de l'arbre, Chargé : chatons présents en masses denses dans toutes les parties de l'arbre

	Sites			
	1	2	3	4
Absent	50	36	7	11
Peu	75	68	46	48
Moyen	20	18	36	41
Beaucoup	0	9	14	7
Chargé	5	5	4	4
Total	100	100	100	100

Annexe 4



Distribution des stades foliaires atteints par le bouleau blanc (n=30) selon le jour de l'année en 2005 dans quatre sites répartis le long d'un gradient thermique altitudinal. Les lettres A et G représentent respectivement la présence de l'arbre échantillonné pour l'analyse anatomique et la présence d'arbres échantillonnés pour les tests de germination. La lettre T est la présence combinée des arbres A et G. Stades de développement des feuilles estimés à l'aide de jumelle Bushnell Nature View® Birding Series 8x30. : 1:fermé, 2:expansion du bourgeon foliaire, 3:sortie des feuilles, 4:expansion foliaire à 25 %, 5:50%, 6:75% et 7:100%.

Annexe 5

Somme thermique atteinte lors de l'ouverture des bourgeons foliaires en 2004 et 2005.

Sites	2004 ¹	2005 ²
1	53	54-104 DJ
2	63	32-71 DJ
3	11	33-33 DJ
4	38	35-35 DJ

¹ Données recueillies sur l'arbre échantillonné pour le suivi des structures reproductives femelles.

² Données recueillies sur les trente arbres échantillonnés pour le suivi de la phénologie reproductrice femelle.

Annexe 6

Résultat de l'analyse de covariance entre les stades de développement anatomique du bouleau blanc en fonction de la somme thermique ($DJ > 5^{\circ}C$) dans quatre sites (1, 2, 3, 4) répartis le long d'un gradient thermique altitudinal (n=1)

Source	Somme des carrés	Degré de liberté	Moyenne des carrés	F-ratio	p
Site	2,7002	3	0,9001	22,8014	0,0000
Lsomme thermique	15,5926	1	15,5926	395,0115	0,0000
Site * Lsomme thermique	1,8125	3	0,6042	15,3056	0,0000
Erreur	1,1053	28	0,0395		

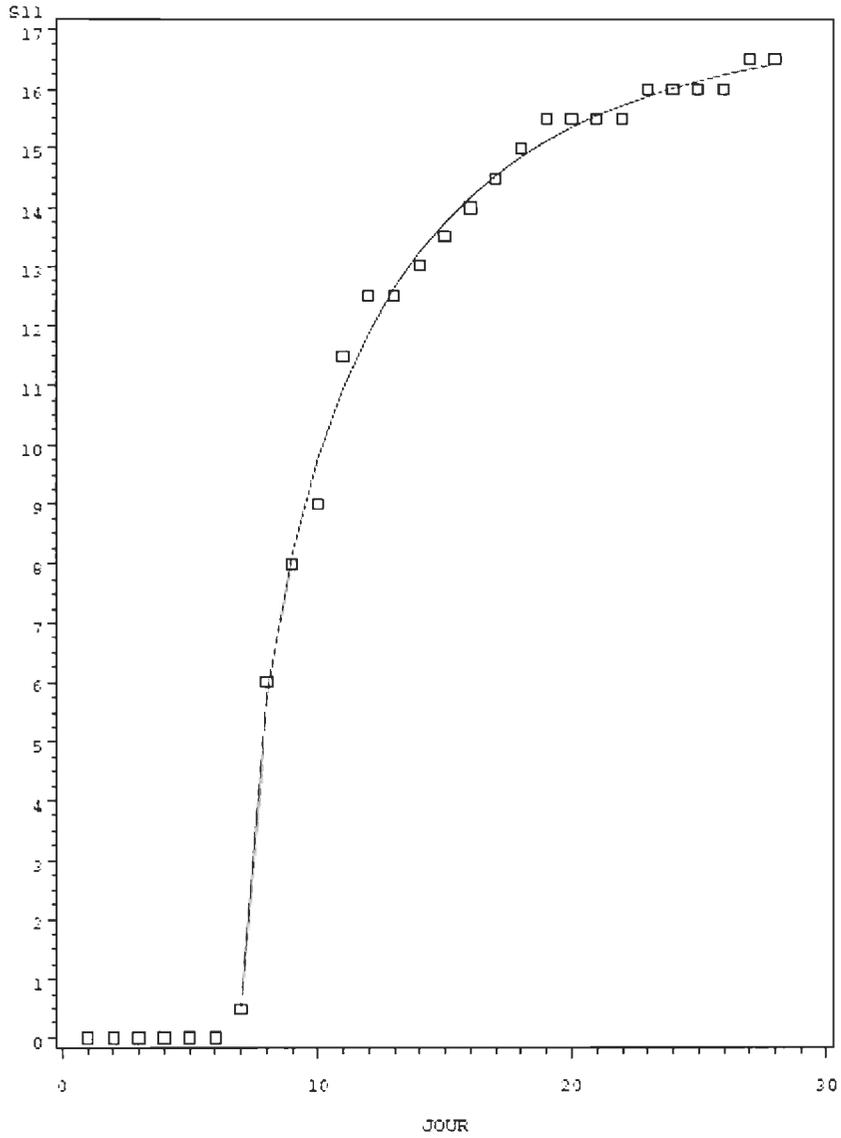
Annexe 7

Résultat de l'analyse de covariance effectué sur le pourcentage de germination des graines du bouleau blanc en fonction de la somme thermique atteinte ($DJ > 5^{\circ}\text{C}$) aux six récoltes sans (a) et avec (b) un traitement de vernalisation pour les sites 1, 3 et 4 distribués le long d'un gradient thermique altitudinal (n=3)

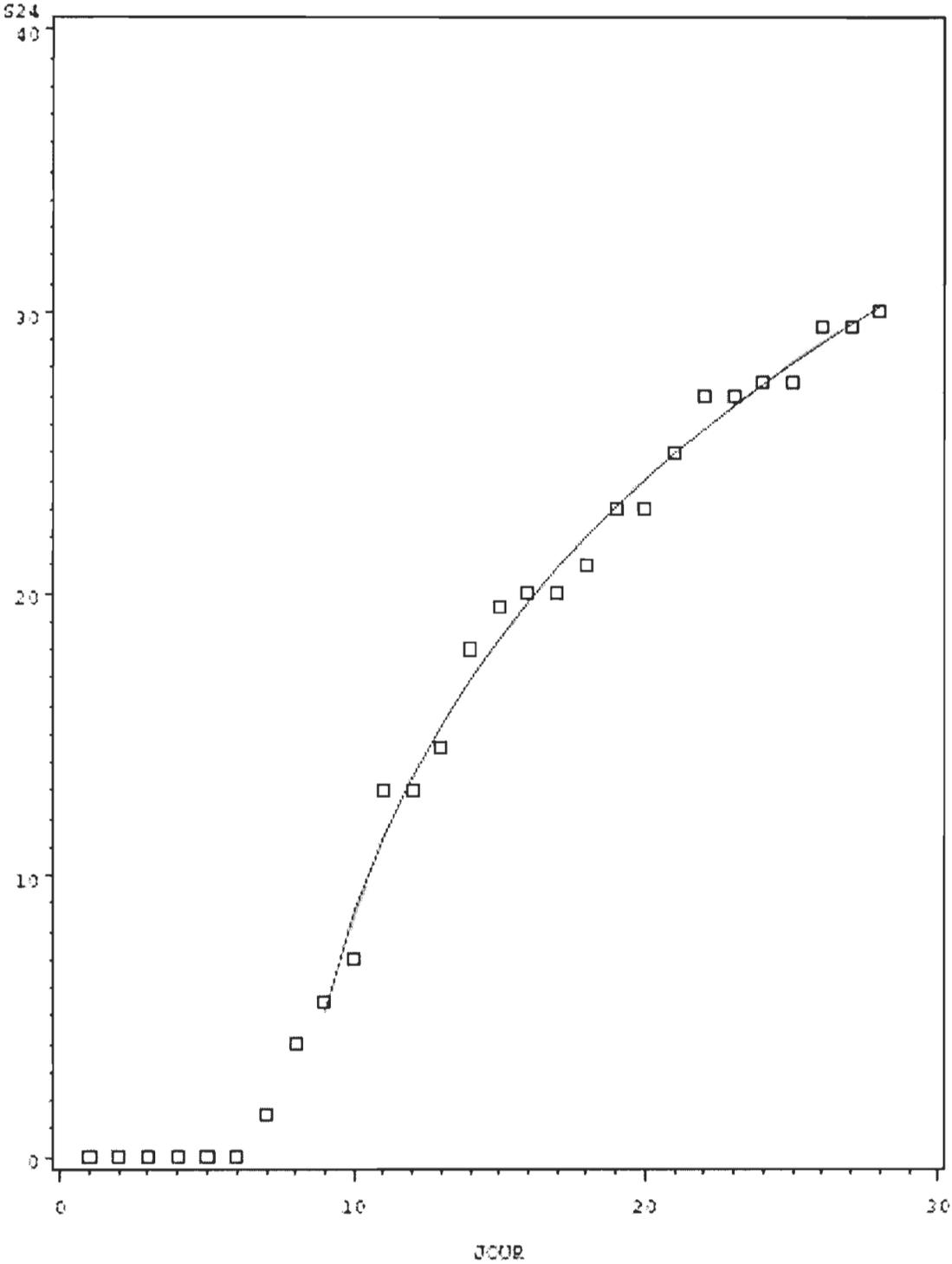
Source	Somme des carrés	Degré de liberté	Moyenne des carrés	F-ratio	p
Site	0,333	2	0,017	2,142	0,139
Traitement	0,001	1	0,001	0,132	0,719
Somme thermique	0,578	1	0,578	74,369	0,000
Site * Traitement	0,002	2	0,001	0,114	0,893
Site * Somme thermique	0,094	2	0,047	6,044	0,007
Traitement * Somme thermique	0,001	1	0,001	0,135	0,717
Site * Traitement * Somme thermique	0,001	2	0,000	0,046	0,955
Erreur	0,187	24	0,008		

Annexe 8 – Graphique des fonctions de Weibull

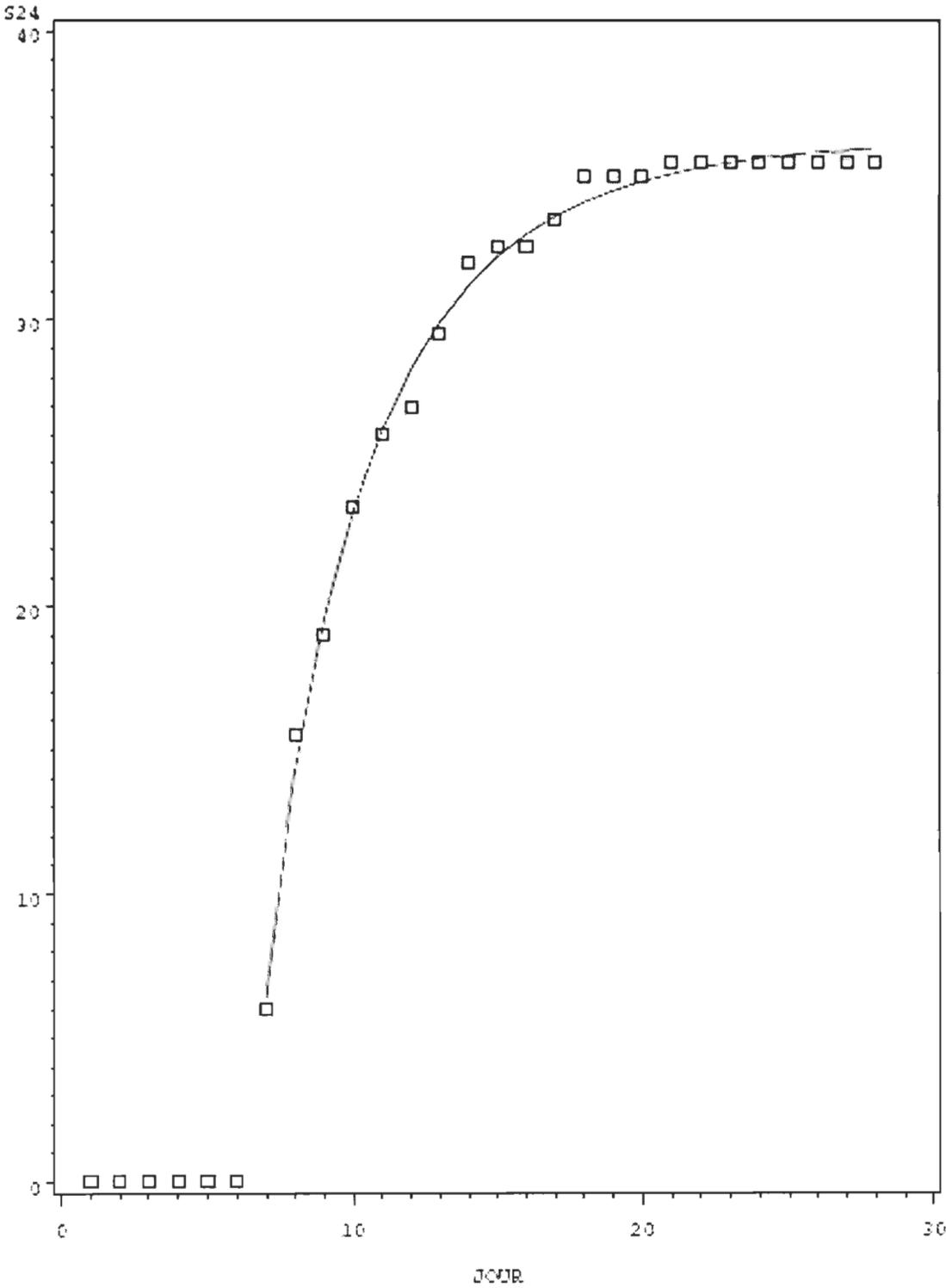
Fonction de Weibull : 11 septembre – Site 3



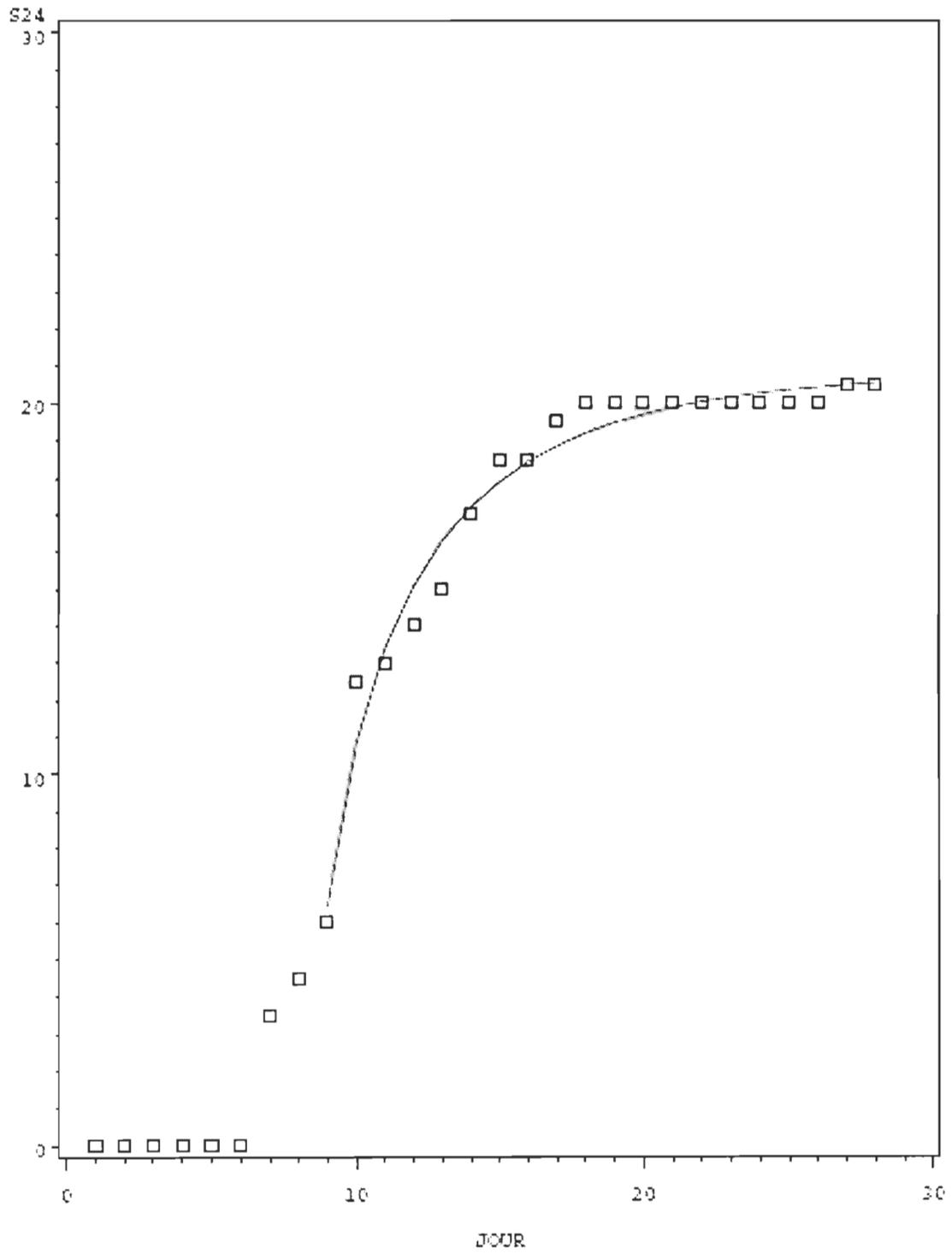
Fonction de Weibull : 24 septembre – Site 1



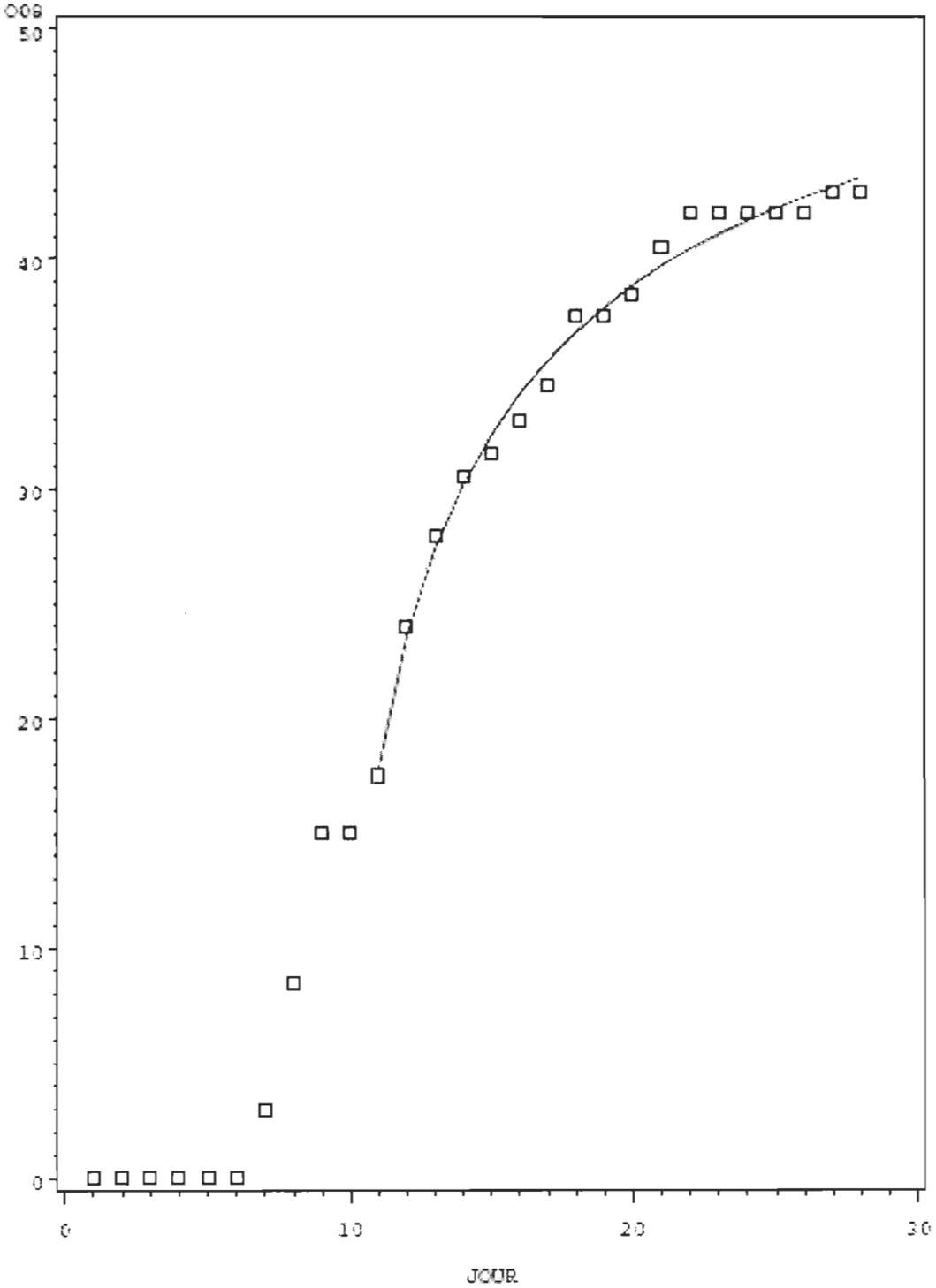
Fonction de Weibull : 24 septembre – Site 3



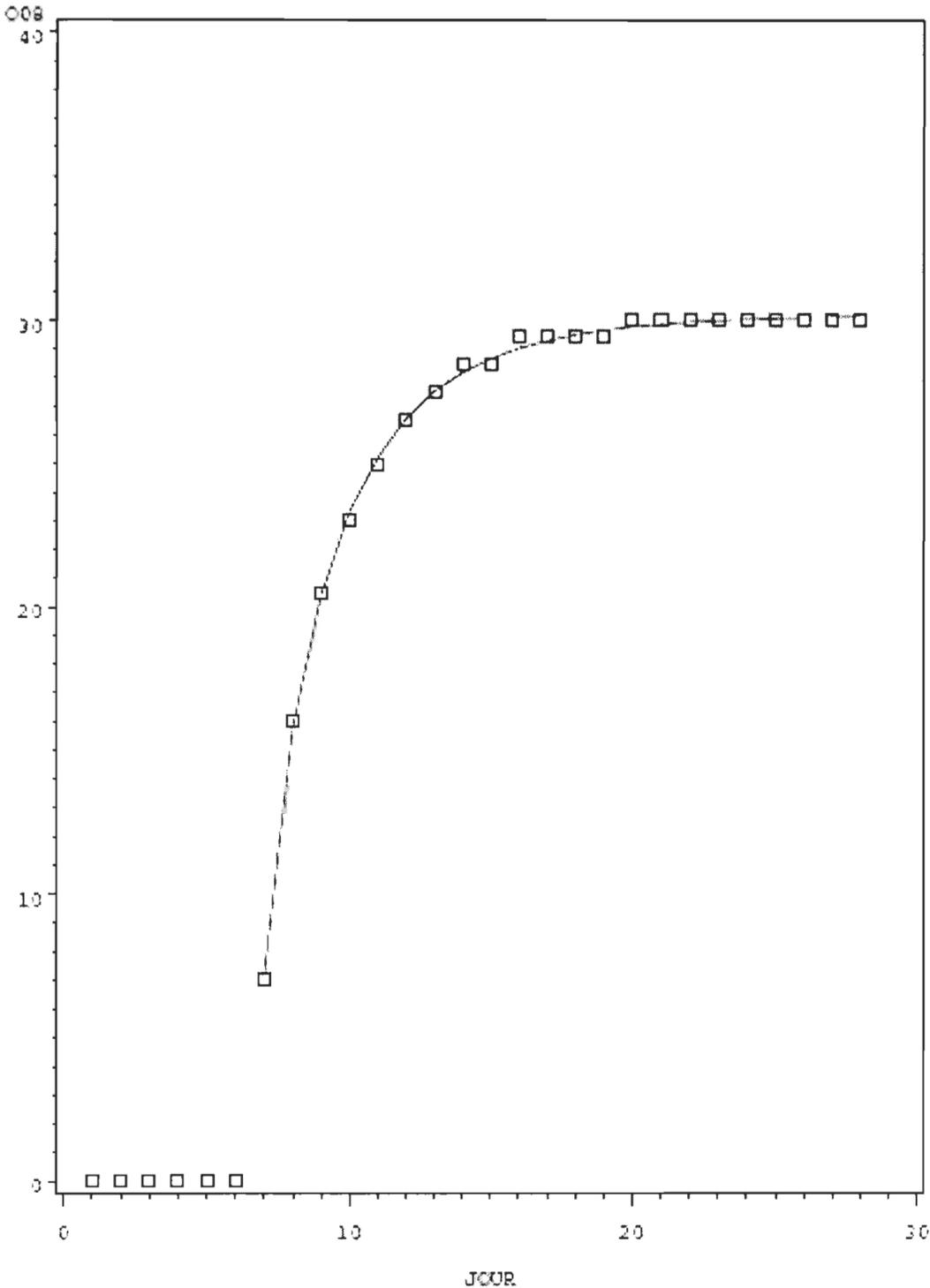
Fonction de Weibull : 24 septembre – Site 4



Fonction de Weibull : 8 octobre – Site 1



Fonction de Weibull : 8 octobre – Site 3



Fonction de Weibull : 8 octobre – Site 4

