

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES

Par

Maxime Thibeault-Martel

L'activité cambiale et la xylogénèse des tiges et des racines d'*Abies balsamea* (L.)

MILL. et de *Picea mariana* (MILL.) B.S.P.

2008



Mise en garde/Advice

Afin de rendre accessible au plus grand nombre le résultat des travaux de recherche menés par ses étudiants gradués et dans l'esprit des règles qui régissent le dépôt et la diffusion des mémoires et thèses produits dans cette Institution, **l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** est fière de rendre accessible une version complète et gratuite de cette œuvre.

Motivated by a desire to make the results of its graduate students' research accessible to all, and in accordance with the rules governing the acceptance and diffusion of dissertations and theses in this Institution, the **Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** is proud to make a complete version of this work available at no cost to the reader.

L'auteur conserve néanmoins la propriété du droit d'auteur qui protège ce mémoire ou cette thèse. Ni le mémoire ou la thèse ni des extraits substantiels de ceux-ci ne peuvent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

The author retains ownership of the copyright of this dissertation or thesis. Neither the dissertation or thesis, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

RÉSUMÉ

Le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) sont deux espèces très fréquentes dans la forêt boréale. En plus d'avoir de l'importance au niveau écologique, ces deux conifères ont un rôle économique considérable pour l'industrie forestière du Québec. Actuellement, très peu d'informations sont disponibles sur la croissance intra annuelle dans les tiges et les racines, ainsi que sur les variables environnementales qui l'influencent. Cette étude a comme objectif de comparer l'activité cambiale et la xylogenèse entre les tiges et les racines chez le sapin baumier et l'épinette noire. Au cours des saisons de végétation 2004, 2005 et 2006, des micro carottes de bois ont été récoltées à chaque semaine, de façon répétitive, dans la forêt d'enseignement et de recherche du lac Simoncouche, pour étudier la chronologie et la dynamique de la xylogenèse des trachéides. Ces micro carottes ont été coupées au microtome pour déterminer et dénombrer les trachéides dans chacune des phases de la formation du xylème, soit le nombre de cellules dans la zone cambiale, en phase d'élargissement radial, en formation des parois secondaires (ou lignification) et les cellules matures. Au cours des premiers jours d'échantillonnage au début du mois de mai, une augmentation du nombre de cellules dans la zone cambiale est observable, ce qui suggère un début d'activité cambiale à cette période de l'année. Chez les deux espèces, le début de l'apparition de trachéides en élargissement radial dans le xylème est survenu simultanément entre les tiges et les racines, i. e. en moyenne du 19 au 31 mai. Chez le sapin baumier et l'épinette noire, la division cellulaire s'est prolongée d'environ 10 jours de plus dans les racines pour se terminer en moyenne du 18 au 29 août, comparativement aux tiges chez qui elle se termine en moyenne du 8 au 21 août. À la mi-juillet, environ 75-80% des trachéides du xylème des tiges sont déjà produites, comparativement aux racines chez qui il y a seulement 50% des trachéides du xylème de produites à la même période. Chez les deux espèces, l'initiation de la lignification s'est amorcée en premier lieu dans les tiges (i. e. en moyenne vers le 7 juin) versus dans les racines (i. e. en moyenne vers le 19 juin), mais la terminaison de la lignification a été similaire entre les deux espèces et les parties aériennes et souterraines. Il semble y avoir des différences physiologiques entre le cambium vasculaire des tiges et des racines. L'obtention de seuils de température a permis de constater que l'initiation de la production de trachéides dans le xylème au début de la saison de croissance peut se faire à des températures différentes d'une année à une autre.

REMERCIEMENTS

En premier lieu, je tiens sincèrement à remercier ma directrice et mon co-directeur de maîtrise, Madame Cornelia Krause et Monsieur Hubert Morin pour leur supervision, leur aide et leurs généreux conseils qui ont permis la réalisation de ce projet au cours des trois dernières années. Je voudrais aussi remercier Messieurs Germain Savard, Andres Castro Estupiñan et Patrick Émond, Mesdames Mireille Boulianne et Audrey Turcotte pour leur aide lors de l'échantillonnage sur le terrain, Mesdames Sonia Pedneault et Geneviève Dumont-Frennette pour leur aide technique au cours des analyses cellulaires, Messieurs Pierre-Yves Plourdes et Denis Walsh pour leur collaboration en ce qui concerne l'analyse des résultats et l'analyse statistique ainsi que Monsieur Sergio Rossi et Madame Annie Deslauriers pour leur supervision et leurs conseils pour l'utilisation du logiciel SAS lors de mon stage au *Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-forestali* à l'université de Padova en Italie. J'aimerais aussi remercier toutes les autres personnes qui ont pu participer d'une quelconque façon que ce soit à la réalisation de ma maîtrise et que j'aurais oublié de mentionner dans les remerciements. Ce projet a été possible grâce à la participation financière du Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada (CRSNG) de même que du Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	ii
REMERCIEMENTS.....	iii
TABLE DES MATIÈRES.....	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES ÉQUATIONS.....	ix
CHAPITRE I : INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE II : MATÉRIEL ET MÉTHODES	9
2.1 Aires d'étude et sélection des arbres.....	9
2.2 Échantillonnage du cerne en formation.....	12
2.3 Analyses en laboratoire du cerne en formation.....	15
2.4 Standardisation.....	20
2.5 Analyse de variance.....	21
2.6 Modélisation de la croissance du xylème.....	22
2.7 Données météorologiques.....	24
2.8 Seuils de température de l'air.....	24
CHAPITRE III : RÉSULTATS.....	26
3.1 Données météorologiques.....	26
3.2 Nombre de trachéides totales du xylème.....	28
3.3 Zone cambiale.....	30

3.4 Xylogénèse.....	32
3.4.1 Trachéides en élargissement radial.....	32
3.4.2 Trachéides en formation des parois secondaires (lignification).....	37
3.4.3 Trachéides matures.....	43
3.4.4 Trachéides totales.....	45
3.5 Modélisation de la croissance du xylème.....	47
3.6 Seuils de température pour le début de la phase d'élargissement radial.....	50
CHAPITRE IV : DISCUSSION.....	53
4.1 Chronologie de l'activité cambiale et de la production de trachéides dans le xylème.....	53
4.1.1 Initiation.....	53
4.1.2 Durée et terminaison.....	58
4.2 Xylogénèse et différenciation cellulaire pour caractériser le rythme et la dynamique de la croissance du xylème.....	60
4.2.1 Zone cambiale.....	60
4.2.2 Élargissement radial.....	62
4.2.3 Formation des parois secondaires.....	64
4.3 La température de l'air lorsqu'il y a production de trachéides dans le xylème.....	66
CHAPITRE V : CONCLUSION.....	69
CHAPITRE VI : RÉFÉRENCES.....	72

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Moyennes et écarts types de la hauteur et du diamètre à la hauteur de la poitrine (DHP) des arbres échantillonnés.....	12
Tableau 2 : Rapport (r) en pourcentage (%) = (nombre d'échantillons utilisé (n) / nombre d'échantillons total (t)) pour chacune des phases de xylogénèse. Zc = Zone cambiale; El = Élargissement radial; Li = Lignification; Ma = Mature; To = Total.....	20
Tableau 3 : Analyse de variance multi facteurs (ANOVA, $P= 0,05$) pour le nombre de trachéides totales dans le xylème des tiges et des racines (parties) chez <i>Abies balsamea</i> et <i>Picea mariana</i> (espèces) en 2003, 2004 et 2005 (années).....	29
Tableau 4 : Analyse de variance multi facteurs (ANOVA, $P= 0,05$) pour le début, la fin et la durée moyens de l'observation de trachéides du xylème classifiées en élargissement radial dans les tiges et les racines (parties) chez <i>Abies balsamea</i> et <i>Picea mariana</i> (espèces) en 2004, 2005 et 2006 (années).....	36
Tableau 5 : Analyse de variance multi facteurs (ANOVA, $P= 0,05$) pour le début, la fin et la durée moyens de l'observation de trachéides du xylème en formation des parois secondaires dans les tiges et les racines (parties) chez <i>Abies balsamea</i> et <i>Picea mariana</i> (espèces) en 2004, 2005 et 2006 (années).....	42
Tableau 6 : Paramètres de l'équation du modèle de Gompertz (A, β et κ), R^2 et valeur de la période du point d'inflexion (t) pour la modélisation des tiges et des racines chez <i>Abies balsamea</i> et <i>Picea mariana</i> au cours des années 2004, 2005 et 2006.....	48
Tableau 7 : Analyse de variance multi facteurs (ANOVA, $P= 0,05$) pour les seuils de température de l'air $T_{min.}$, $T_{moy.}$ et $T_{max.}$ correspondant avec 50% de probabilité de retrouver des trachéides en élargissement radial dans le xylème des tiges et des racines (parties) chez <i>Abies balsamea</i> et <i>Picea mariana</i> (espèces) en 2004, 2005 et 2006 (années).....	52
Tableau 8 : Études portant sur la chronologie (début et fin) de l'activité cambiale et/ou de la production des cellules du xylème des tiges de différentes espèces de conifères. n. d. = non déterminé.....	60

LISTE DES FIGURES

- Figure 1 :** Localisation des sites d'étude pour l'échantillonnage du sapin baumier et de l'épinette noire dans la station d'enseignement et de recherche du lac Simoncouche, Québec (Canada).....10
- Figure 2 :** Sites d'étude du sapin baumier (A) et de l'épinette noire (B)..... 11
- Figure 3 :** Méthodologie utilisée pour prélever les micro carottes dans les tiges (A) et les racines (B). Les flèches blanches (numérotées 1, 2, 3 et x) et les flèches grises représentent respectivement l'ordre et la direction de la progression de l'échantillonnage dans le temps.....14
- Figure 4 :** A. Coupe transversale de la tige de *Picea mariana* (18/07/2005) ; trachéides matures (Ma), trachéides en lignification (Li), trachéides en élargissement radial (El), zone cambiale (Zc) et phloème (Ph) (200x). B. Zone cambiale (Zc) de la tige de *Picea mariana* en période de dormance (9/05/2005) (400x). C. Zone cambiale (Zc) de la tige de *Picea mariana* en période de division cellulaire (31/05/2005) (400x). D. Zone cambiale (Zc) de la tige de *Picea mariana* en fin de période de division cellulaire (18/07/2005) (400x). E. Trachéides de la tige de *Picea mariana* en élargissement radial (El) (400x). F. Trachéides de la tige de *Picea mariana* en lignification (Li) (400x). G. Trachéides de la tige de *Picea mariana* matures (Ma) (400x) — Barres échelles = 20 µm.....18
- Figure 5 :** T_{min}. (courbe grise foncée), T_{moy}. (courbe noire), T_{max}. (courbe grise pâle) et précipitation (barres verticales) enregistrées à la station d'enseignement et de recherche du lac Simoncouche au cours des années 2004 à 2006.....27
- Figure 6 :** Nombre de trachéides totales dans le xylème des tiges et des racines chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* en 2003, 2004 et 2005. Les barres verticales représentent l'écart type.....29
- Figure 7 :** Nombre de cellules observées dans la zone cambiale des tiges (●) et des racines (○) d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006. Les barres verticales représentent l'erreur type, tandis que les lignes horizontales pointillées correspondent au nombre de cellules dans la zone cambiale en période de dormance. La période où il y a production et élargissement radial de trachéides dans le xylème est marquée en gris.....31
- Figure 8 :** Nombre de trachéides observées en élargissement radial (standardisé) dans les tiges (●) et les racines (○) chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006. Les barres verticales représentent l'erreur type.....33

Figure 9 : A - Début (●), fin (○) et B – durée de l'élargissement radial des trachéides d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana*. Les barres horizontales représentent l'erreur type. T = tige et R = racine.....35

Figure 10 : Nombre de trachéides observées en lignification (standardisé) dans les tiges (●) et les racines (○) chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006. Les barres verticales représentent l'erreur type.....38

Figure 11 : A - Début (●), fin (○) et B - durée de la formation des parois secondaires des trachéides d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006. Les barres horizontales représentent l'erreur type. T = tige et R= racine.....41

Figure 12 : Nombre de trachéides matures observées (standardisé) dans les tiges (●) et les racines (○) chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006. Les barres verticales représentent l'erreur type.....44

Figure 13 : Nombre de trachéides totales observées (standardisé) dans les tiges (●) et les racines (○) chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006. Les barres verticales représentent l'erreur type.....46

Figure 14 : Modélisation du nombre de trachéides totales du xylème des tiges (●) et des racines (○) chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006 avec l'aide de l'équation de Gompertz. Les barres verticales représentent le point d'inflexion (t) des tiges (lignes unies) et des racines (lignes pointillées).....49

Figure 15 : Seuils de température de l'air Tmin. (●), Tmoy. (○) et Tmax. (▼) correspondant à 50% de probabilité de retrouver des trachéides en élargissement radial dans le xylème des tiges et des racines d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006. Les barres verticales représentent l'erreur type parmi les arbres. T = Tige, R = Racine, Sab = *Abies balsamea* et Epn = *Picea mariana*.....51

LISTE DES ÉQUATIONS

Équation 1 : Calcul du nombre de cellules standardisées.....21

Équation 2 : Calcul du nombre de trachéides totales cumulées avec l'équation de Gompertz.....23

Équation 3 : Calcul des seuils de température avec l'aide de régressions logistiques.....24

CHAPITRE I

INTRODUCTION

La forêt boréale de l'est du continent nord-américain est largement dominée par le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) (Gagnon et Morin 2001). Ces deux conifères ont un rôle économique considérable pour l'industrie forestière du Québec. Le sapin baumier est surtout utilisé pour les pâtes et papiers, tandis que l'épinette noire est une espèce beaucoup plus prisée en raison des propriétés mécaniques que procurent sa fibre pour le bois de construction et le bois d'œuvre (Alteyrac *et al.* 2006). Dans le contexte actuel où ces deux ressources font l'objet d'une importante récolte commerciale, il est nécessaire de pratiquer un aménagement durable basé sur les processus biologiques spécifiques de chaque espèce (Gagnon et Morin 2001). Une façon de mieux connaître la croissance de ces conifères consiste à étudier leur développement à l'intérieur d'une saison de végétation.

Actuellement, très peu d'informations sont disponibles sur la dynamique de la croissance intra annuelle de ces deux espèces et encore moins en ce qui concerne la mise en place du xylème au niveau des racines (Krause Communication Personnelle). De façon générale, les arbres présentent un système complexe qui peut-être divisé en trois principales parties se distinguant les unes des autres par leurs fonctions : la couronne (i. e. le feuillage), la tige et les racines (Krause et Morin 1998, 1999). Dans le cas du système racinaire, il

permet à un arbre d'assimiler l'eau et les nutriments nécessaires à la photosynthèse tout en servant de point d'ancrage dans le sol (Fitter *et al.* 1991; Ganatsas et Spanos 2005). Tout comme au niveau de la tige, les racines doivent croître d'année en année pour subvenir aux besoins grandissants de l'arbre (Schweingruber 1996; Plomion *et al.* 2001; Vaganov *et al.* 2006). Bien qu'il puisse y avoir des différences anatomiques et physiologiques entre ces deux parties (Panshin et de Zeeuw 1970; Savidge 2000), l'assise de cette croissance secondaire y est similaire et celle-ci est effectuée à partir d'un réseau continu de cellules méristématiques, le cambium vasculaire, qui a la particularité de donner lieu à deux systèmes tissulaires aux fonctions spécialisées : le xylème et le phloème (Bannan 1955; Wilson *et al.* 1966; Catesson 1994; Larson 1994; Savidge 1996, 2000; Frankenstein *et al.* 2005). La formation du xylème (i. e. la xylogénèse), est un processus complexe qui s'amorce avec des divisions périclinales au sein des cellules cambiales et qui implique la formation de nouvelles cellules initiales fusiformes qui seront éventuellement appelées à se différencier pour atteindre leur forme finale de maturité et ainsi former un tissu hétérogène (Larson 1994; Chaffey 2002a; Gricar *et al.* 2006). Chez les conifères, la majeure partie (> 90%) de ces cellules du nouveau xylème formé par le cambium vasculaire sont des trachéides axiales (Wodzicki 1971; Brändström 2001; Rossi *et al.* 2003; Gricar *et al.* 2006). Ces trachéides ont deux fonctions importantes dans l'arbre : le transport de l'eau et des éléments nutritifs et le support mécanique de la plante (Panshin et de Zeeuw 1970; Schweingruber 1996; Gricar *et al.* 2005, 2006).

Chez les arbres, l'activité du cambium vasculaire n'est pas uniforme et il peut y avoir une variation saisonnière de son activité et du rythme annuel de la formation du

xylème et du phloème (Larson 1994; Venugopal et Liangkuwang 2007). Chez les espèces de la zone climatique tempérée, il est possible de retrouver une périodicité distincte dans la formation des cernes de croissance (Bannan 1955; Larson 1994; Vaganov *et al.* 2006), c'est-à-dire une alternance entre une phase active (période de croissance) et une phase inactive (période de dormance hivernale) du cambium vasculaire (Mahmood 1971; Vysotskaya et Vaganov 1989; Sundberg *et al.* 1987; Fahn et Werker 1990; Iqbal 1994; Rossi *et al.* 2006a). Ce phénomène a pour conséquence la formation de cernes annuels distinguables les uns des autres (Bannan 1955; Antonova et Stasova 1997; Rensing et Samuels 2004). En effet, on observe une différence dans le diamètre radial des trachéïdes produites par le cambium vasculaire au début et à la fin de la saison de croissance (Wodzicki 1971; Vysotskaya et Vaganov 1989), ce qui engendre une transition graduelle entre le bois initial, qui sert principalement au transport de la sève brute et le bois final, qui sert surtout à stabiliser la plante (Whitmore et Zahner 1966; Schweingruber 1996). La réactivation cambiale et la xylogénèse sont aussi modulées par la coordination d'une multitude de facteurs génétiques (internes) ou environnementaux (externes) (Bannan 1955; Savidge 1994, 1996, 2000; Schweingruber 1996; Frankenstein *et al.* 2005; Gricar *et al.* 2005, 2006, 2007) agissant sur la synthèse de phytohormones indispensables à la croissance telle que l'auxine (acide indole-3-acétique [AIA]). (Wodzicki et Zajaczkowski 1983; Riding et Little 1984, 1986; Savidge 1994, 1996, 2000; Savidge et Förster 1998; Wodzicki 2001).

L'analyse classique en dendrochronologie a comme unité cette variation dans les cernes qui permet d'établir des relations entre la croissance inter annuelle d'espèces

végétales et les impacts de facteurs écologiques (par exemple feux et épidémies d'insectes) ou climatiques (par exemple température et précipitation) (Briffa *et al.* 1998, 2002; Krause et Morin 1998, 1999; Vaganov *et al.* 2006). Toutefois, les tentatives d'associations dendroclimatiques ont donné des résultats discutables en forêt boréale (Krause Communication Personnelle), d'où l'intérêt d'utiliser de nouvelles méthodes alternatives.

Les études qui utilisent les dendromètres et les études d'analyses cellulaires sont des exemples de ces méthodes qui permettent de préciser la variation de la croissance intra annuelle du cambium vasculaire au niveau de la tige chez *Abies balsamea* (Deslauriers *et al.* 2003; Deslauriers et Morin 2005) et *Picea mariana* (Dufour et Morin 2007). Depuis les observations anatomiques descriptives du cambium vasculaire de *Pinus sylvestris* faites par Sanio en 1873 et le premier suivi de la croissance intra annuelle de *Larix laricina* fait par Knudson en 1913, plusieurs études portant sur la croissance cambiale d'espèces qui poussent dans la zone tempérée (Kutscha *et al.* 1975; Bäucker *et al.* 1998; Wodzicki 2001; Marion *et al.* 2007), dans la zone boréale et en altitude (Rossi *et al.* 2006a, 2006b, 2006c; Schmitt *et al.* 2004) ou en forêt tropicale (Rao et Rajput 2001a, 2001b; León-Gómez et Monroy-Ata 2005; Marcati *et al.* 2006; Venugopal et Liangkuwang 2007) ont été effectuées. Ces études ont comme objectif général de déterminer l'initiation, la terminaison, la durée et le rythme de l'activité cambiale ou de la xylogenèse tout au long de la saison de végétation en observant les cellules de la zone cambiale et celles en différenciation et de déterminer quelles sont les variables environnementales qui les influencent (Deslauriers *et al.* 2003). De telles études nécessitent un échantillonnage répétitif sur une base régulière, ainsi qu'une observation de coupes cellulaires avec l'aide de différentes techniques de

microscopie (Wodzicki 2001; Chaffey 2002b; Rossi *et al.* 2006a). Malgré une amélioration des moyens technologiques pour y parvenir, les études portant sur la croissance secondaire du cambium vasculaire d'espèces végétales ont été négligées pour diverses raisons au cours des dernières années (Chaffey 2002a). Pourtant, l'analyse cellulaire a comme avantage de mesurer une par une, avec plus de précision, les cellules du cerne en formation comparativement aux études inter annuelles qui mesurent la totalité du cerne. En principe, il est possible d'analyser le développement intra annuel du cerne en formation en dénombrant individuellement les cellules dans l'une ou l'autre des phases de la xylogenèse, par files radiales, à partir de la dernière cellule du xylème formée pour remonter au point de départ où ont lieu les premières divisions cellulaires dans la zone cambiale, ou *vice versa* (Chaffey 2002a). Pour chacune de ces files radiales, il y a décompte du nombre de cellules dans la zone cambiale, en élargissement radial, en formation des parois secondaires et des cellules matures (Whitmore et Zahner 1966; Mahmood 1971; Wodzicki 1971; Antonova et Stasova 1993, 1997; Deslauriers *et al.* 2003; Rossi *et al.* 2003, 2006a; Gricar *et al.* 2005).

Bien que les racines constituent une grande partie de la biomasse, qu'elles soient un important lieu d'allocation de carbone accaparant au moins 50% du métabolisme (Troeng et Linden 1982) et qu'elles influencent le succès futur de l'établissement d'un arbre (Fayle 1968), peu de recherches ont été effectuées sur le sujet. En effet, les connaissances sur la croissance secondaire du xylème des racines sont presque inexistantes (Patel 1965; Palhares *et al.* 2007). Aucune analyse cellulaire identique à celles effectuées pour la tige de conifères (i. e. un suivi intégral de la croissance intra annuelle au cours d'une saison de végétation complète), n'a été recensée dans la littérature. Seulement quelques auteurs se sont attardés à

décrire des tissus primaires et secondaires de racines de diverses espèces de plantes vasculaires par le biais d'observations anatomiques (Denne 1972; Cutler *et al.* 1987; Soh *et al.* 1988; Krause et Eckstein 1993). Bien que l'on puisse retrouver de la croissance secondaire dans les racines, presque similaire à celle des tiges, la méthodologie utilisée pour échantillonner la tige ne s'applique pas facilement aux racines et la prise d'échantillons n'y est pas aussi accessible. Seuls Stevens (1931) et Kienholz (1934), ont étudié la croissance des racines en milieu naturel chez *Pinus Strobus* L. dans l'État du New-Hampshire (USA) au cours d'une saison de végétation complète, sans toutefois mentionner la méthodologie exacte utilisée à l'époque. La presque totalité de la littérature concernant l'activité cambiale des racines repose donc sur ces travaux qui soutiennent que le cambium vasculaire des racines débute son activité avant celui de la tige et qu'il se termine après celui-ci.

Par ailleurs, les analyses cellulaires offrent l'opportunité d'établir des relations entre les variables climatiques et la production de trachéides par le cambium vasculaire de diverses espèces végétales, notamment chez les essences conifériennes (Deslauriers et Morin 2005). La croissance radiale du xylème est le résultat de la division et de la différenciation des cellules issues du cambium vasculaire. Ces deux processus, indépendants l'un de l'autre, seront influencés par les facteurs environnementaux et détermineront la largeur du cerne formé au cours de la saison végétative, notamment par le biais du nombre et de la largeur radiale des trachéides produites (Antonova et Stasova 1993, 1997; Deslauriers et Morin 2005). Des relations climat-croissance, pour mieux comprendre l'effet de ces facteurs environnementaux sur l'activité cambiale et la

xylogénèse de plusieurs espèces de conifères, ont été entreprises (Wareing et Roberts 1956; Necesany 1969; Denne 1972; Mahmood 1971; Wodzicki 1971; Ford *et al.* 1978; Mellerowicz *et al.* 1992; Antonova *et al.* 1995; Antonova et Stasova 1993, 1997; Deslauriers et Morin 2005; Rossi *et al.* 2007). Dans un milieu comme la forêt boréale, où les conditions optimales de croissance ont une durée relativement courte, les variables climatiques auront un impact majeur sur l'initiation et le rythme de la formation des cellules du xylème (Deslauriers et Morin 2005). Par exemple, Deslauriers et Morin (2005), ont démontré que la production de trachéïdes chez *Abies balsamea* dépend essentiellement de la variation saisonnière de la température minimale. Antonova et Stasova (1993, 1997), quant à eux, ont affirmé avec l'aide de corrélations que la température avait une influence positive sur la croissance de *Pinus sylvestris* L. et *Larix sibirica* Ldb. en début de saison de végétation (mois de mai et de juin). Il a aussi été prouvé que la luminosité et la photopériode sont des facteurs qui peuvent influencer l'activité cambiale et la formation du xylème de *Robinia pseudacacia* L. (Wareing et Roberts 1956; Waisel et Fahn 1965) et de *Populus monilifera* (Necesany 1969). Tout récemment, Rossi *et al.* (2007), ont suggéré la présence d'un seuil limite de température journalière moyenne de l'air de 6-8°C pour qu'il y ait possibilité de xylogénèse et production de trachéïdes par le cambium vasculaire chez *Larix decidua* Mill., *Pinus cembra* L. et *Picea abies* (L.) situés dans la partie Est des Alpes Italiennes. Ces études montrent que le suivi de la croissance intra annuelle, avec l'aide d'analyses cellulaires, peut être associée à des facteurs environnementaux afin de mieux comprendre ce qui peut influencer la réactivation cambiale et la formation du xylème des tiges et des racines chez les conifères. Compte tenu de ce que rapporte la littérature, nous

émettons l'hypothèse que les racines débiteront leur activité cambiale avant celle des tiges, mais que le début de la croissance devrait avoir lieu en même temps chez le sapin baumier et l'épinette noire.

L'objectif principal de cette étude consiste à comparer l'activité cambiale et la xylogénèse entre les tiges et les racines de sapins baumiers et d'épinettes noire matures de la forêt boréale. Plus particulièrement, ce travail cherche l'atteinte de trois objectifs spécifiques:

- 1) Étudier la chronologie (début, fin et durée) et les patrons de croissance des différentes phases de la xylogénèse des trachéides durant la période de végétation.
- 2) Comparer la variabilité dans la xylogénèse des tiges et des racines entre les individus de la même espèce et entre les deux espèces.
- 3) Évaluer l'importance de la température de l'air sur l'activité cambiale et la xylogénèse.

CHAPITRE II

MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 Aires d'étude et sélection des arbres

Les sites d'étude du sapin baumier et de l'épinette noire se trouvent dans la forêt d'enseignement et de recherche du Lac Simoncouche, à environ 25 km au sud de la ville de Chicoutimi, plus précisément dans la réserve faunique des Laurentides près du petit lac du Dépôt (Gagnon 1989). Ces deux sites se localisent dans la partie sud de la zone de répartition de la forêt boréale au niveau du domaine de végétation de la sapinière à bouleau blanc dans la province de Québec (Canada) (Gagnon 1989; Rouleau *et al.* 1990), ce qui correspond au milieu de l'aire de répartition de ces espèces. Les matériaux géologiques de surface sont des tills minces sur les interfluves ou épais dans les creux de terrain avec un sol en pente légère et bien drainé. Étant situé dans la région géologique du Bouclier Canadien, le relief y est vallonné et l'altitude varie entre 350 et 450 mètres (Gagnon 1989).

Deux sites distants l'un de l'autre d'environ 400 mètres ont été sélectionnés (Figure 1). Ceux-ci ont vraisemblablement été établis après le passage d'un feu qui aurait eu lieu au cours de l'année 1922 (Gagnon 1989). Le premier (Figure 2A) (48° 12' 44'' N, 71° 14' 27'' W) est composé d'un peuplement mixte à part égale de sapins baumiers et de peuplier faux-trembles. Ce site a été affecté par la tordeuse de bourgeons de l'épinette au cours des années 1940-1950. C'est après cette épidémie qu'il y a eu augmentation de la croissance de

la plupart des sapins baumiers qui dominent aujourd'hui le paysage. Le deuxième site (Figure 2B) ($48^{\circ} 12' 55''$ N, $71^{\circ} 14' 36''$ W) est en majeure partie composé d'épinettes noires matures. Le peuplement est composé de quelques autres espèces compagnes comme le peuplier faux-tremble, le sapin baumier et le bouleau à papier en faible pourcentage.

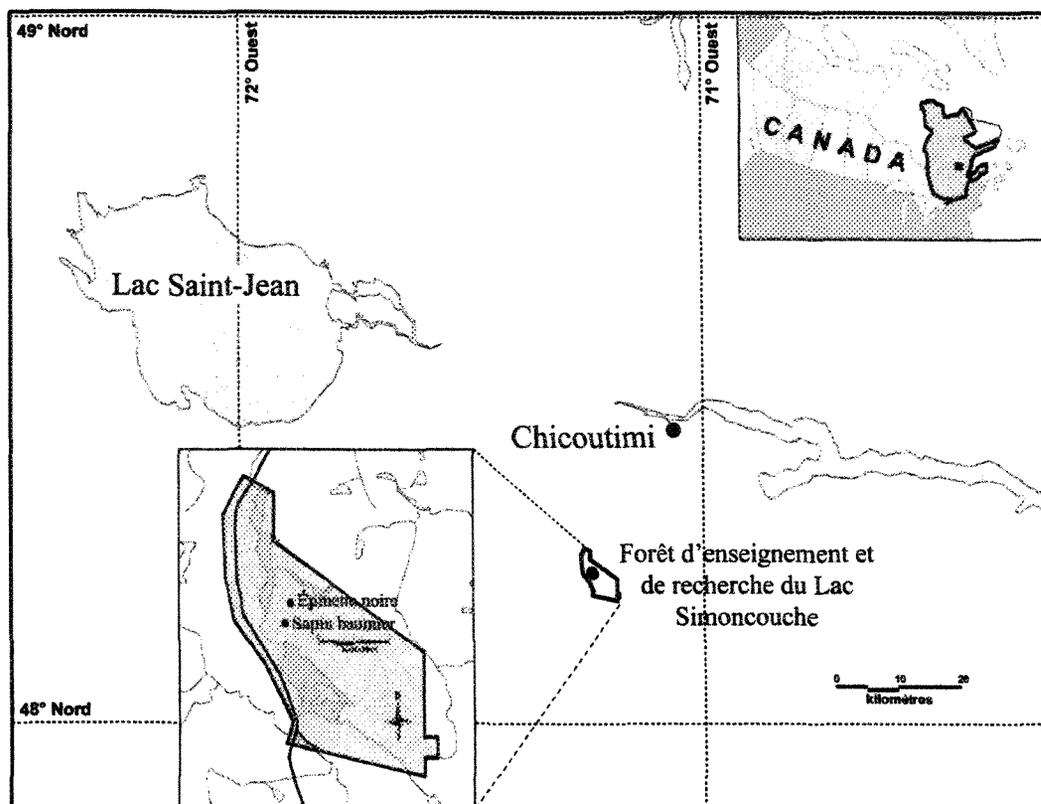


Figure 1 : Localisation des sites d'étude pour l'échantillonnage du sapin baumier et de l'épinette noire dans la forêt d'enseignement et de recherche du lac Simoncouche, Québec (Canada).



Figure 2 : Sites d'étude du sapin baumier (A) et de l'épinette noire (B).

Par espèce et par année, dix sapins baumiers et dix épinettes noires ont été sélectionnés subjectivement en fonction du nombre de cellules dans les cernes de croissance antérieurs des tiges. La sélection des dix individus de chaque espèce a été faite à partir d'une pré-sélection effectuée sur vingt individus de chaque espèce avant le début de la saison de croissance. Les individus matures qui présentaient une croissance homogène et des cernes plus larges, constitués de vingt trachéides et plus dans le xylème, ont été privilégiés.

En général, les deux espèces de conifère à l'étude ne possèdent que trois ou quatre racines principales à l'horizontale, proche de la surface, pouvant potentiellement faire l'objet d'une récolte de micro carottes sur l'ensemble d'une saison de végétation. L'échantillonnage répétitif utilisé semaine après semaine engendre un stress qui entraîne la formation de canaux résinifères, ce qui limite à une seule année la prise d'échantillons sur une racine d'un individu. Un total de vingt sapins baumiers a été récolté au cours des années 2005 et 2006 et un total de trente épinettes noires a été récolté au cours de la période 2004 à 2006. L'épinette noire a été étudiée une année de plus que le sapin baumier, soit en

2004, parce qu'elle avait fait l'objet d'une étude préliminaire visant à déterminer la possibilité de suivre la croissance intra annuelle du système racinaire. La hauteur et le diamètre à la hauteur de la poitrine (DHP) moyens des arbres récoltés (par espèces et années) sont résumés au tableau 1.

Tableau 1 : Moyennes et écarts types de la hauteur et du diamètre à la hauteur de la poitrine (DHP) des arbres échantillonnés.

Espèce	Année	Hauteur (m)	DHP (cm)
<i>Abies balsamea</i>	2005	14.4 ± 1.7	18.4 ± 1.3
	2006	14.0 ± 1.3	18.4 ± 2.3
<i>Picea mariana</i>	2004	17.9 ± 1.6	21.0 ± 2.7
	2005	17.7 ± 1.8	21.2 ± 2.5
	2006	15.3 ± 1.3	18.6 ± 2.5

2.2 Échantillonnage du cerne en formation

L'échantillonnage a été réalisé à chaque semaine en débutant au mois de mai pour se poursuivre jusqu'au début du mois de novembre. L'échantillonnage consistait à extraire des micro carottes de 2 mm de diamètre et d'environ 15-20 mm de longueur grâce à une aiguille d'aspiration DBMNI-1501 inter-V médical (instrument utilisé pour le prélèvement de moelle osseuse). Cette seringue a permis de prélever des micro carottes à répétition au niveau de la tige et de deux racines principales de dix sapins baumiers et dix épinettes noires dominants, tout en ne causant que des lésions mineures. Les micro carottes devaient inclure l'écorce pour s'assurer d'avoir la totalité de la zone cambiale et du cerne en formation. Les méthodes utilisées pour l'échantillonnage ont été différentes entre les deux parties de l'arbre (figure 3). Au niveau de la tige, les micro carottes ont été extraites autour

du tronc, en forme de spirale, à une hauteur d'environ 1,3 mètres, tout en distançant les prélèvements de 2 à 8 cm entre chaque semaine selon la méthode de Deslauriers *et al.* 2003. Cet espacement est nécessaire en raison de la possibilité de formation de tissus traumatiques à la périphérie des zones où a lieu l'échantillonnage (Forster *et al.* 2000). Cependant, cette méthode ne s'est pas appliquée à la racine car le cambium vasculaire de cette partie effectue une croissance excentrique qui produit plus de bois vers le côté extérieur, i. e. vers la surface du sol (Fayle 1968). Contrairement à la tige, le prélèvement au niveau du système racinaire a été effectué sur la partie supérieure de la racine à une distance de 25 cm de la souche en s'éloignant d'environ 2 à 3 cm les semaines suivantes. La plupart des arbres sélectionnés ont des racines horizontales près de la surface et sont recouvertes d'une mince couche de sol et de mousse. Il est donc nécessaire de les déterrer pour l'échantillonnage. Après une année complète d'échantillonnage, la portion des racines sur laquelle il est possible de prélever des micro carottes, soit jusqu'à une distance maximale d'environ 1,5 mètres de la souche, a été récoltée en entier. Au-delà de cette distance, la croissance chute considérablement et le diamètre des racines devient petit (Krause et Eckstein 1993). On doit alors changer d'arbre pour l'année suivante. Ensuite, les micro carottes provenant d'épinettes noires ont été entreposées dans une solution d'éthanol (50%), tandis que celles de sapins baumiers ont été laissées au sec à l'air ambiante, pour éviter la détérioration des tissus de la zone cambiale.

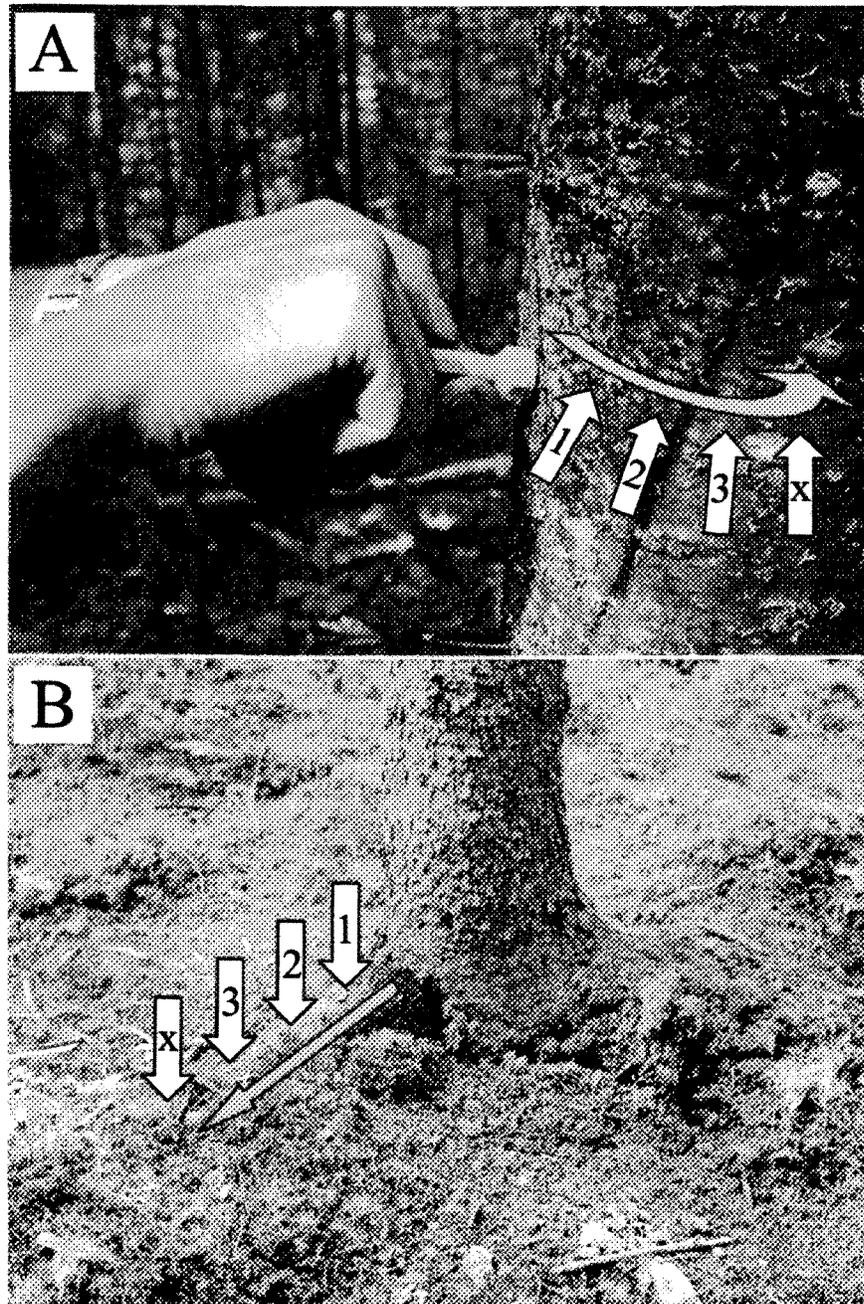


Figure 3 : Méthodologie utilisée pour prélever les micro carottes dans les tiges (A) et les racines (B). Les flèches blanches (numérotées 1, 2, 3 et x) et les flèches grises représentent respectivement l'ordre et la direction de la progression de l'échantillonnage dans le temps.

2.3 Analyses en laboratoire du cerne en formation

En laboratoire, les micro carottes ont été traitées dans un appareil de circulation à bain unique Histomatic Fisher Scientific dans diverses solutions (éthanol et Histo-Clear™) afin qu'elles se déshydratent et deviennent miscibles dans des blocs de paraffine selon la méthode de Deslauriers *et al.* (2003). Avec l'aide d'un microtome rotatif, 3484 échantillons ont été coupés en sections transversales d'une épaisseur de 7 µm, placés sur une lame avec de l'albumen et déparaffinés pour être colorés au crésyl fast-violet (0,05%) selon la méthode d'Antonova et Shebeko (1981). Par la suite, l'écorce a été étirée doucement à l'aide d'une aiguille fine pour que la zone cambiale ainsi que sa périphérie soient distinguables lors de l'observation. À l'aide du microscope à 200, 400 ou 500 × (selon la qualité des coupes) et sous une lumière polarisée, les stades de xylogenèse de chaque trachéide formée durant la période de végétation en cours ont été différenciés. Cette technique est utilisée fréquemment pour observer le processus de formation des parois secondaires des trachéides du xylème (Chaffey 2002b). Les trachéides du cerne en formation et de la zone cambiale sont dénombrées sur trois files radiales en fonction de leur stade respectif de xylogenèse (Abe *et al.* 1997; Rossi *et al.* 2003, 2006a; Dufour et Morin 2007). Pour chaque micro carotte échantillonnée, il y a eu dénombrement des cellules dans la zone cambiale, en élargissement radial, en formation des parois secondaires (lignification) ou à l'état mature (figure 4A).

La différenciation repose essentiellement sur des distinctions histologiques et morphologiques des trachéides, principalement dans la grosseur et la taille des cellules, ainsi que dans la couleur et l'épaisseur des parois cellulaires (Deslauriers *et al.* 2003;

Antonova et Shebeko 1981). Dans la zone cambiale, les cellules ont généralement une forme allongée et aplatie, de même qu'une paroi cellulaire très mince (Skene 1969; Antonova et Stasova 1993, 1997) (figure 4B à D). En début de saison, ces cellules de la zone cambiale seront très faciles à identifier (Riding et Little 1984, 1986 ; Deslauriers *et al.* 2003) (figure 4B), mais il est plus ardue de les différencier de celles en élargissement radial lorsque le cambium vasculaire est plus actif (figure 4C-D). La détermination du nombre de cellules dans la zone cambiale est parfois subjective et peut inclure les cellules initiales fusiformes indifférenciées du xylème et du phloème qui entreront éventuellement en élargissement radial (Bannan 1955; Kitin *et al.* 1999; Savidge 2000; Deslauriers *et al.* 2003; Rossi *et al.* 2006b). Les trachéides du xylème en élargissement radial (i. e. les initiales fusiformes) ont des parois cellulaires très minces et apparaissent violettes à la lumière polarisée (Kutscha *et al.* 1975) (figure 4E). Les trachéides en cours de lignification se caractérisent par une coloration violette avec apparence de rose (figure 4F). Par biréfringence, les trachéides qui possèdent une paroi cellulaire de micro fibrilles de cellulose scintillent en lumière polarisée, alors que celles en élargissement radial demeurent avec un aspect terne (Abe *et al.* 1997). Les trachéides matures auront une paroi cellulaire bleu foncé uniforme tout en conservant cet aspect de brillance (Antonova et Shebeko 1981) (figure 4G). Il est même possible d'y observer la paroi tertiaire.

Par ailleurs, le manque de synchronisme entre les files radiales d'une même micro carotte, de même qu'entre les micro carottes d'un même arbre et entre les arbres justifient l'utilisation de moyennes pour évaluer le début ou la fin de production de trachéides par le cambium vasculaire. Lors du dénombrement, il est fréquent d'observer une variabilité entre les files radiales d'une même coupe. Par exemple, dans certains cas, il n'y a qu'une file radiale sur trois qui possède une cellule classifiée en élargissement radial. Pour chaque partie (tige ou racine), espèce (*Abies balsamea* ou *Picea mariana*), année (2004, 2005 ou 2006) et arbre, les dates correspondant au début et à la fin de la période d'élargissement radial et de la lignification des trachéides ont été déterminées en fonction du nombre moyen de cellules dans l'une ou l'autre de ces phases de xylogénèse. Pour ces deux phases de xylogénèse, le début était déclaré lorsque le nombre moyen des trois files radiales était égale à 0,66 cellule alors que la fin était déclarée lorsque le nombre moyen des trois files cellulaires était pour une seconde fois égale à 0,66 cellule, soit deux files radiales sur trois ayant au moins une cellule dans une de ces phases de xylogénèse.

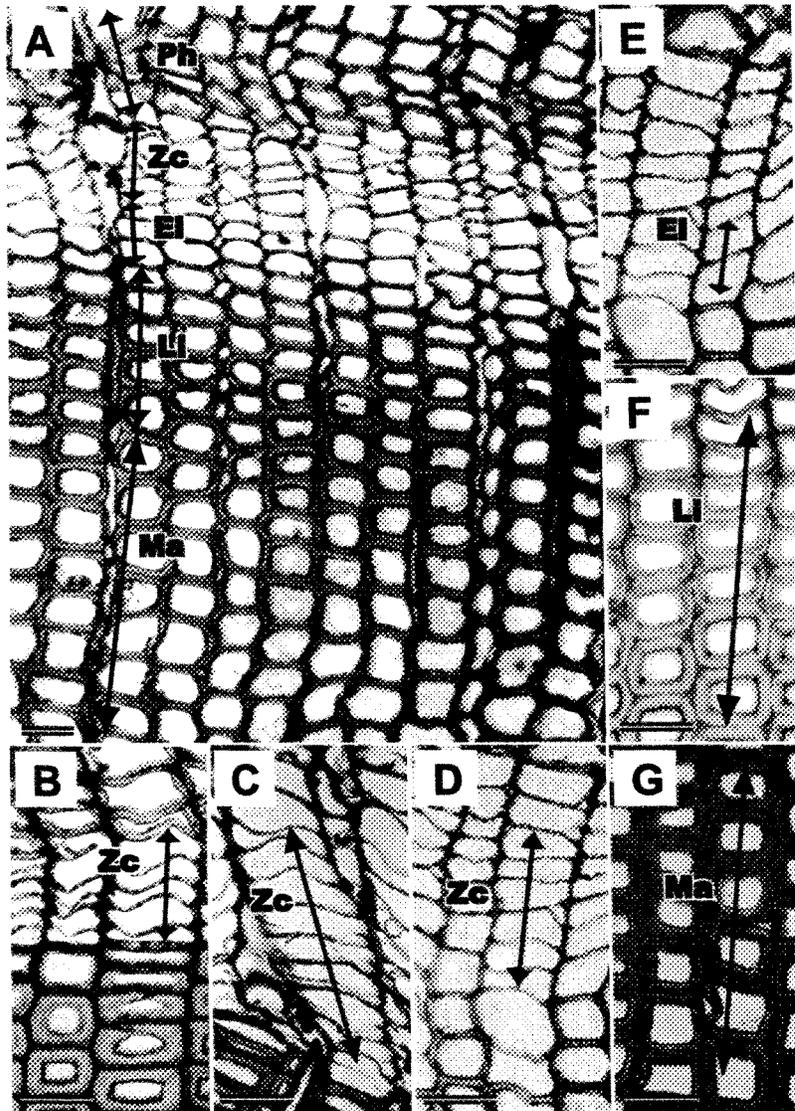


Figure 4 : A. Coupe transversale de la tige de *Picea mariana* (18/07/2005) ; trachéides matures (Ma), trachéides en lignification (Li), trachéides en élargissement radial (El), zone cambiale (Zc) et phloème (Ph) (200x). B. Zone cambiale (Zc) de la tige de *Picea mariana* en période de dormance (9/05/2005) (400x). C. Zone cambiale (Zc) de la tige de *Picea mariana* en période de division cellulaire (31/05/2005) (400x). D. Zone cambiale (Zc) de la tige de *Picea mariana* en fin de période de division cellulaire (18/07/2005) (400x). E. Trachéides de la tige de *Picea mariana* en élargissement radial (El) (400x). F. Trachéides de la tige de *Picea mariana* en lignification (Li) (400x). G. Trachéides de la tige de *Picea mariana* matures (Ma) (400x). — Barres échelles = 20 μ m.

Lors des différentes manipulations (prélèvement, coupe, coloration etc.) il est très facile d'endommager les échantillons et de les rendre inutilisables à des fins d'analyses (Kitin *et al.* 2000). Toutes ces difficultés techniques ont entraîné la perte d'une certaine partie des échantillons récoltés. Le tableau 2 reporte le pourcentage du nombre d'échantillons qui ont pu être utilisés pour l'une ou l'autre des phases de xylogénèse selon l'année, la partie ou l'espèce. Sur une disponibilité totale de 3484 micro carottes, 2889 micro carottes ont pu être utilisées à des fins d'analyses. La zone cambiale peut être très fragile pendant la réactivation cambiale printanière et des déchirures des parois cellulaires lors des manipulations peuvent être fréquentes. Ainsi, le décompte du nombre de trachéides en xylogénèse peut être compromis. Bien que dans plusieurs cas la zone cambiale soit abîmée, il a toutefois été possible d'y dénombrer les trachéides en élargissement radial, les trachéides en lignification ou les trachéides matures car celles-ci n'ont pas été détériorées. Lors de l'analyse, l'endommagement des coupes cellulaires ainsi que la perte du décompte des cellules de la zone cambiale, sont survenus plus fréquemment au niveau des racines, comparativement aux tiges, de même que chez *Abies balsamea* versus *Picea mariana*. Par exemple, le nombre de cellules dans la zone cambiale a pu être compté chez seulement 56% des coupes cellulaires des racines d'*Abies balsamea* et 74% de celles de *Picea mariana*. 65% des coupes cellulaires des tiges de *Abies balsamea* et 81% de celles de *Picea mariana* ont pu faire l'objet d'un décompte de cellules dans la zone cambiale. Pour les trois phases de xylogénèse, le nombre de coupes cellulaires analysables a été supérieur à 82%.

Tableau 2 : Rapport (r) en pourcentage (%) = (nombre d'échantillons utilisé (n) / nombre d'échantillons total (t)) pour chacune des phases de xylogénèse. Zc = Zone cambiale; El = Élargissement radial; Li = Lignification; Ma = Mature; To = Total

Partie	Espèce	Année	t	Phases de xylogénèse									
				Zc		El		Li		Ma		To	
				n	r (%)	n	r (%)	n	r (%)	n	r (%)	n	r (%)
Tige	<i>Abies balsamea</i>	2005	260	174	67	181	70	196	75	196	75	181	70
		2006	270	172	64	256	95	264	98	264	98	256	95
		Total	530	346	65	437	82	460	87	460	87	437	82
	<i>Picea mariana</i>	2004	125	103	82	104	83	112	90	112	90	104	83
		2005	261	207	79	206	79	210	80	209	80	206	79
		2006	270	223	83	259	96	268	99	265	98	258	96
Total		656	533	81	569	87	590	90	586	89	568	87	
Racine	<i>Abies balsamea</i>	2005	530	339	64	363	68	389	73	394	74	352	66
		2006	560	273	49	528	94	538	96	538	96	526	94
		Total	1090	612	56	891	82	927	85	932	86	878	81
	<i>Picea mariana</i>	2004	125	98	78	100	83	107	86	108	86	100	80
		2005	525	393	75	397	76	407	78	401	76	388	74
		2006	558	405	73	522	94	534	96	532	95	518	93
		Total	1208	896	74	1019	84	1048	87	1041	86	1006	83

2.4 Standardisation

La première étape consistait à standardiser le nombre de trachéides pour l'une ou l'autre des phases de la xylogénèse afin d'établir les comparaisons des moyennes entre les tiges et les racines d'*A. balsamea* et de *P. mariana* au cours des années 2004 à 2006. Cette standardisation avait comme objectif d'éliminer la variabilité dans la croissance au niveau de la circonférence de la tige de l'arbre (Rossi *et al.* 2003 ; Schmitt *et al.* 2004) ainsi qu'au niveau de la croissance hétérogène qu'il y a sur toute la longueur de la racine (Krause et Morin 1998, 1999). En effet, le nombre de cellules produites par le cambium vasculaire dépend de sa position sur l'arbre (Larson 1994 ; Vaganov *et al.* 2006). La méthode utilisée consistait à établir un ratio entre le nombre moyen de cellules des trois files radiales pour

chaque échantillon et le nombre moyen de cellules totales de tous les échantillons produits durant toute l'année au sein d'une même partie d'un même arbre (Rossi *et al.* 2003). Le nombre de cellules standardisées dépendra de sa position relative sur l'arbre :

Équation 1 : Calcul du nombre de cellules standardisées.

$$nc_{ij} = n_{ij} \times \frac{am}{a_j}$$

$$am = \frac{\sum_{j=1}^N a_j}{N}$$

nc_{ij} = Nombre de cellules standardisées.

n_{ij} = Nombre de cellules observées.

N = Nombre de jours d'échantillonnage.

a_j = Nombre moyen de cellules dans les cernes antérieurs pour chaque jours d'échantillonnage.

am = Nombre moyen de cellules dans les cernes antérieurs pour tous les jours d'échantillonnage au sein d'une même partie d'un même arbre.

2.5 Analyse de variance

Pour comparer les résultats (début, fin et durée) de chacune des phases de xylogénèse (élargissement radial et formation des parois secondaires des trachéides du xylème) entre les tiges et les racines d'*A. balsamea* et de *P. mariana* au cours des années établies, une

analyse de variance univariée multi facteurs a été effectuée (ANOVA) avec un seuil de signification de $P= 0,05$. Un test statistique similaire a été effectué afin de comparer le nombre moyen de trachéides totales produites par le cambium vasculaire. Lors des analyses, trois facteurs hiérarchisés ont été fixés : l'espèce (*A. balsamea* ou *P. mariana*), la partie (tige ou racine) et les années (2004, 2005 et 2006). L'homogénéité des variances a été vérifiée graphiquement en évaluant les distributions des valeurs résiduelles du modèle linéaire en fonction des valeurs estimées (Montgomery 1991). Aucune transformation des données n'a été nécessaire car le postulat de l'homogénéité des variances a été respecté et il y a eu normalité de la distribution dans tous les cas (Quinn et Keough 2002). Toutefois, ce modèle se retrouve non équilibré en raison du nombre d'échantillons différents entre les combinaisons de facteurs, en particulier dans les racines où les effectifs sont plus élevés que dans les tiges. Il a donc été nécessaire d'utiliser les procédures GLM (General Linear Models Procedure dans SAS Institute Inc. 1999-2000) pour contrer cette problématique (Shaw et Mitchell-Olds 1993).

2.6 Modélisation de la croissance du xylème

La production de trachéides a été modélisée avec l'aide d'une régression non linéaire selon l'équation du modèle de Gompertz (Rossi *et al.* 2003, 2006c) pour établir une courbe de l'augmentation du nombre de trachéides totales avec l'aide des procédures Nonlinear (Gompertz growth model) du logiciel statistique JMP® IN 5.1 (SAS Institute Inc.). De façon générale, les modèles sigmoïdes tel que le modèle de Gompertz, sont très employés en biologie végétale car la tendance générale de la variable expliquée en fonction

du temps en abscisse prends souvent la forme d'un nuage en "S" (Cusset 1991). En plus, plusieurs auteurs ont appliqués le modèle de Gompertz pour étudier la dynamique de croissance intra annuelle d'espèces de conifères (Camarero *et al.* 1998; Mäkinen *et al.* 2003; Rossi *et al.* 2003, 2006c). Pour chaque association de facteurs (espèces, parties et années), les paramètres de la courbe de croissance (A , β et κ) ont été estimés en minimisant la somme du carré des écarts entre le nombre de trachéides totales observées et le nombre de trachéides totales estimées afin d'établir le R^2 du modèle. Ces paramètres A , β et κ ont la particularité de définir la forme générale de la courbe du modèle de Gompertz et permettent de décrire les ressemblances et les différences dans la croissance entre les différents facteurs. L'équation du modèle de Gompertz peut être définie ainsi :

Équation 2 : Calcul du nombre de trachéides totales cumulées avec l'équation de Gompertz.

$$Y = A \exp [-e^{(\beta - \kappa t)}]$$

Y = Nombre de trachéides totales cumulées

t = Temps (en jours juliens)

A = Asymptote ou plateau (Nombre maximal de trachéides)

β = Paramètre de placement de la courbe sur l'abscisse

κ = Paramètre de vitesse de croissance

2.7 Données météorologiques

Une station météorologique équipée d'un module de mesure et de contrôle CR10X (Campbell Scientific Canada Corp.) a été installée en 2000 à une distance de 1.75 km des deux sites à l'étude (48° 13' 46'' N, 71° 15' 09'' W). Ce système a permis d'enregistrer et de regrouper des données météorologiques à toutes les 5 minutes. Le climat de la région est de type continental tempéré, avec des hivers froids et des étés chauds. La température de l'air minimale, moyenne et maximale ($T_{min.}$, $T_{moy.}$, $T_{max.}$; °C) ainsi que la somme des précipitations ont été mesurées avec l'aide d'un senseur installé à une hauteur de 2 mètres.

2.8 Seuils de température de l'air

Des régressions logistiques ont servi à calculer la probabilité de retrouver des trachéides classifiées en élargissement radial dans le xylème (i. e. présence de xylogenèse) à une température de l'air donnée (Rossi *et al.* 2007). Elles ont été calculées avec l'aide du logiciel SAS (LOGISTIC procedure). L'équation servant à établir les régressions se définit ainsi:

Équation 3 : Calcul des seuils de température avec l'aide de régressions logistiques.

$$\text{Logit}(\pi_x) = \ln(\pi_x / 1 - \pi_x) = \beta_0 + \beta_1 x_j$$

π_x = Probabilité que la xylogenèse soit active

x_j = Température donnée à chaque jour

β_0 et β_1 = Ordonnée à l'origine et coefficient de régression (pente)

Lors de cette procédure, des réponses binaires (codages quantitatifs) sont obtenues en fonction de la présence (valeur 0) ou de l'absence (valeur 1) de trachéides classifiées en élargissement radial, en association avec une température (x_j) à une journée donnée (j), quand β_0 et β_1 sont l'ordonnée à l'origine et la pente de la régression logistique (Quinn et Keough 2002). Les valeurs obtenues correspondent à des seuils de température et sont calculées quand la probabilité de retrouver des trachéides en élargissement radial est égale à 0.5 (valeur médiane de 50%), i. e. quand $\text{Logit}(\pi) = 0$ et $x = -\beta_0/\beta_1$. Ces seuils de température correspondent à des valeurs auxquelles on considérera qu'il y a 50% de probabilité que le cambium vasculaire soit actif (i. e. que l'on retrouve des trachéides classifiées en élargissement radial dans le xylème). Le modèle a été calculé pour chaque arbre, partie (tiges ou racines), espèce (*Abies balsamea* ou *Picea mariana*) et année (2004, 2005 ou 2006) avec les températures minimales ($T_{\min.}$), moyennes ($T_{\text{moy.}}$) et maximales ($T_{\max.}$) de l'air ambiant, ce qui a permis d'obtenir un total de 372 modèles. Il aurait été intéressant d'obtenir les seuils avec les températures du sol, mais les données n'étaient pas fiables et il a été préférable de ne pas les utiliser. Aussi, aucune relation n'a pu être établie entre les précipitations et la formation du xylème. Pour comparer les seuils de température entre les parties, les espèces et les années, une analyse de variance univariée multi facteurs a été effectuée (ANOVA) avec un seuil de signification de $P = 0,05$.

CHAPITRE III

RÉSULTATS

3.1 Données météorologiques

Les deux sites à l'étude sont caractérisés par des conditions climatiques plutôt défavorables, typiques de la forêt boréale, avec une température annuelle froide et une courte période de végétation. Au cours des années 2004, 2005 et 2006, les $T_{moy.}$ annuelles ont été respectivement de 1.0 °C, 2.3 °C et 3.3 °C et les précipitations totales annuelles ont été respectivement de 1423 mm, 822 mm et 707 mm (figure 5). Au cours de l'année, la température de l'air augmente à partir des mois d'avril et de mai et commence à diminuer à partir de la fin du mois d'août. Durant les années 2004, 2005 et 2006, les $T_{moy.}$ des mois d'avril et de mai, qui correspondent à la période où il y a l'initiation de l'activité cambiale, ont été respectivement de 3.30 °C, 4.76 °C et 6.20 °C. Au cours des trois années d'étude, la $T_{moy.}$ annuelle a donc été de 2.20 °C et les précipitations totales annuelles ont été de 984 mm. À quelques reprises, il y avait présence de neige au sol lors des premiers jours d'échantillonnages.

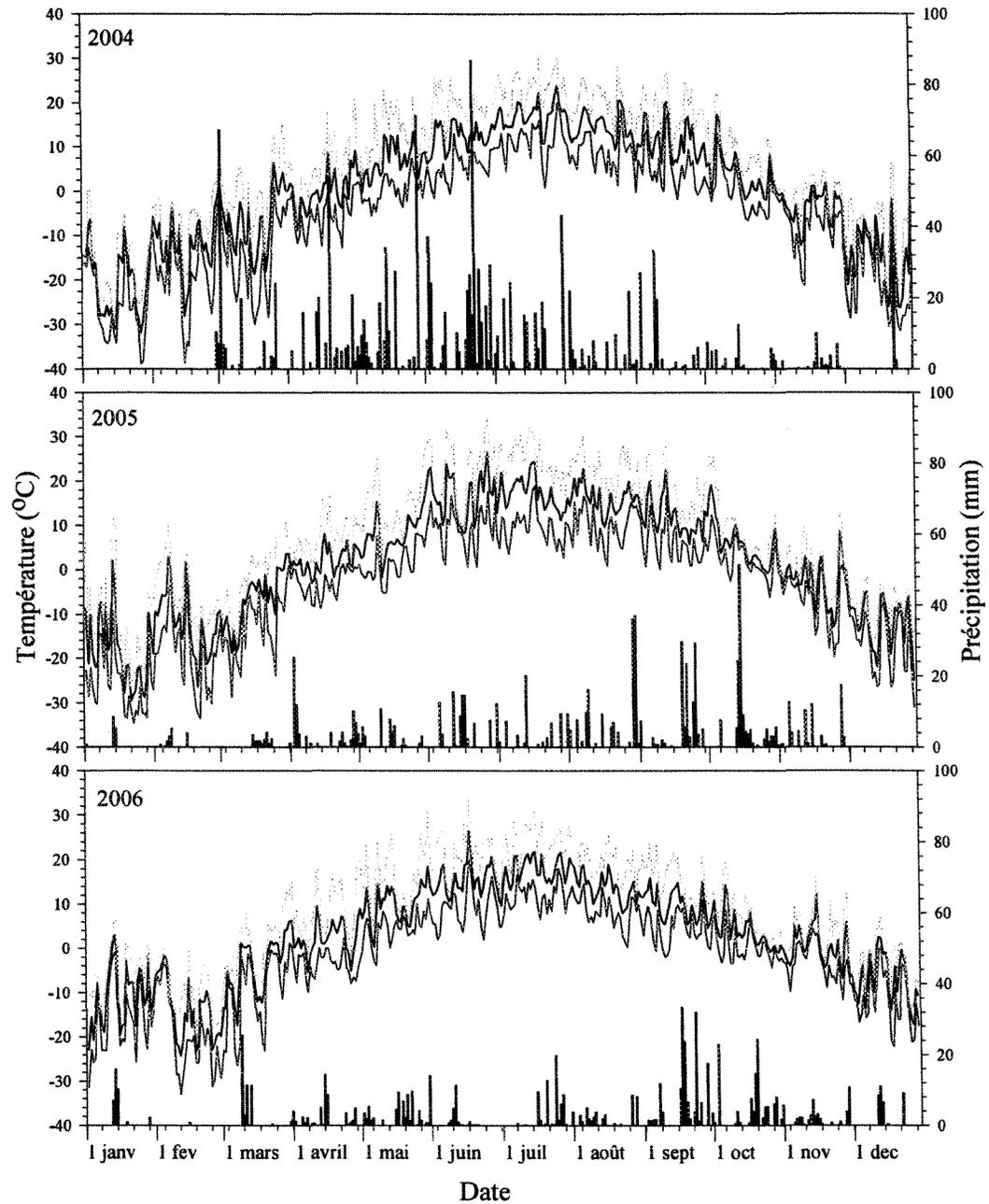


Figure 5 : Tmin. (courbe grise foncée), Tmoy. (courbe noire), Tmax. (courbe grise pâle) et précipitation (barres verticales) enregistrées à la station d'enseignement et de recherche du lac Simoncouche au cours des années 2004 à 2006.

3.2 Nombre de trachéides totales du xylème

Dans le but d'effectuer une comparaison de l'activité cambiale et de la xylogénèse entre les tiges et les racines d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana*, une caractérisation générale a été réalisée afin de décrire en détail le développement de la production du xylème par le cambium vasculaire. Le nombre de trachéides produites par le cambium vasculaire des racines a été significativement plus élevé que celui des tiges ($P= 0.0007$, tableau 3) (figure 6). De même, le nombre moyen de trachéides par cerne est plus élevé chez *Abies balsamea* comparativement à ce qui est retrouvé chez *Picea mariana* ($P= 0.0124$, tableau 3). Chez *Abies balsamea*, le nombre de trachéides par cerne au niveau des racines se situe à environ 50 cellules tandis que, dans les tiges, le nombre se situe à environ 43 cellules. Chez *Picea mariana*, le nombre moyen de trachéides par cerne au niveau des racines se situe à environ 47 cellules tandis que, dans les tiges, le nombre se situe à environ 24 cellules. Aucune différence significative n'a été observée dans le nombre de trachéides produites dans les cernes des deux espèces entre les trois années consécutives d'échantillonnage. Néanmoins, les résultats démontrent que l'écart type est beaucoup plus élevé au niveau du nombre de trachéides dans les cernes du système racinaire versus ceux de la tige.

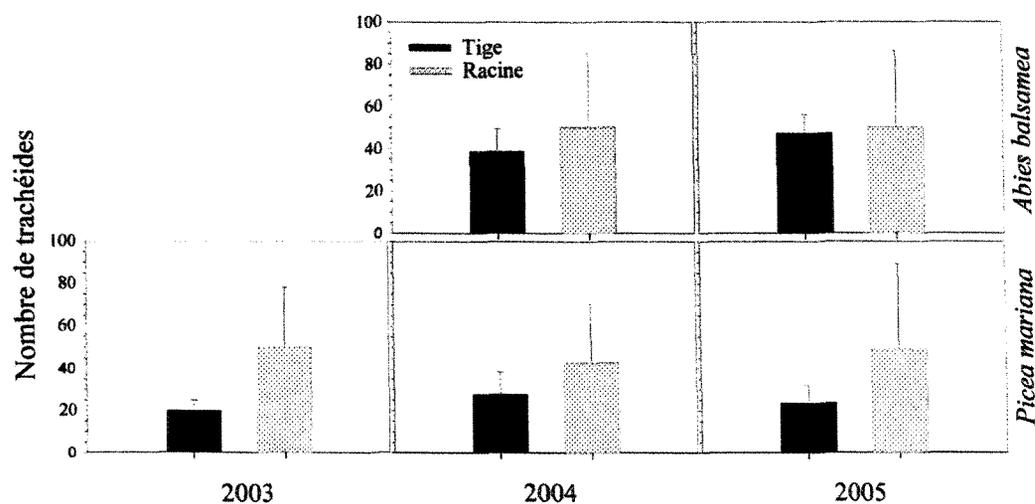


Figure 6 : Nombre de trachéides totales dans le xylème des tiges et des racines chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* en 2003, 2004 et 2005. Les barres verticales représentent l'écart type.

Tableau 3 : Analyse de variance multi facteurs (ANOVA, $P= 0,05$) pour le nombre de trachéides totales dans le xylème des tiges et des racines (parties) chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* (espèces) en 2003, 2004 et 2005 (années).

Source	dl	Variance	F	P
Modèle	9	1367,54	2,79	0,0053
Erreur	120	490,56		
Source	dl	Variance	F	P
Espèce	1	3158,54	6,44	0,0124
Partie	1	5946,96	12,12	0,0007
Espèce*Partie	1	1136,19	2,32	0,1307
Année	2	85,51	0,17	0,8402
Espèce*Année	1	67,64	0,14	0,7110
Partie*Année	2	103,24	0,21	0,8105
Espèce*Partie*Année	1	610,97	1,25	0,2667

3.3 Zone cambiale

Un patron similaire du nombre de cellules dans la zone cambiale est observable de 2004 à 2006 au niveau des tiges et des racines chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* (figure 7). Dans les périodes de dormance, caractérisées par l'absence de division cellulaire (durant l'automne jusqu'au début du printemps), le cambium vasculaire des deux espèces et des deux parties se limite à 4 ou 5 cellules inactives (voir la ligne horizontale pointillée de la figure 7). De façon générale, l'activité cambiale est relativement faible au début de la saison de végétation (vers la fin mai) mais s'accélère rapidement. À ce moment, il commence à y avoir plus de divisions cellulaires péricleinales et de production de nouvelles cellules dans le xylème et le phloème par le cambium vasculaire. En forte période de production de cellules (optimum du mois de juin jusqu'à la mi-juillet), il est possible d'observer en moyenne 7 à 9 cellules au niveau de la zone cambiale. Avant même le début de l'apparition de trachéides en élargissement radial dans le xylème (zone grise de la figure 7), il y a déjà une augmentation du nombre de cellules dans la zone cambiale. Dans la plupart des cas, le nombre de cellules dans la zone cambiale lors des premiers jours d'échantillonnage est déjà plus élevé que le seuil minimum retrouvé en période de dormance. Par exemple, chez les racines d'*Abies balsamea* en 2005 et en 2006, on retrouve environ 6 ou 7 cellules dans la zone cambiale durant les premiers jours du mois de mai. Après la mi-juillet, le nombre de cellules dans la zone cambiale diminue jusqu'à l'obtention d'un seuil correspondant à environ 5 cellules chez le sapin baumier et entre 4 et 5 cellules chez l'épinette noire. À partir de ce moment, le cambium vasculaire est en dormance et le

nombre de cellules présentes demeurera constant jusqu'à l'éveil cambial du printemps suivant. Dans les racines, le patron semble beaucoup plus variable que dans les tiges.

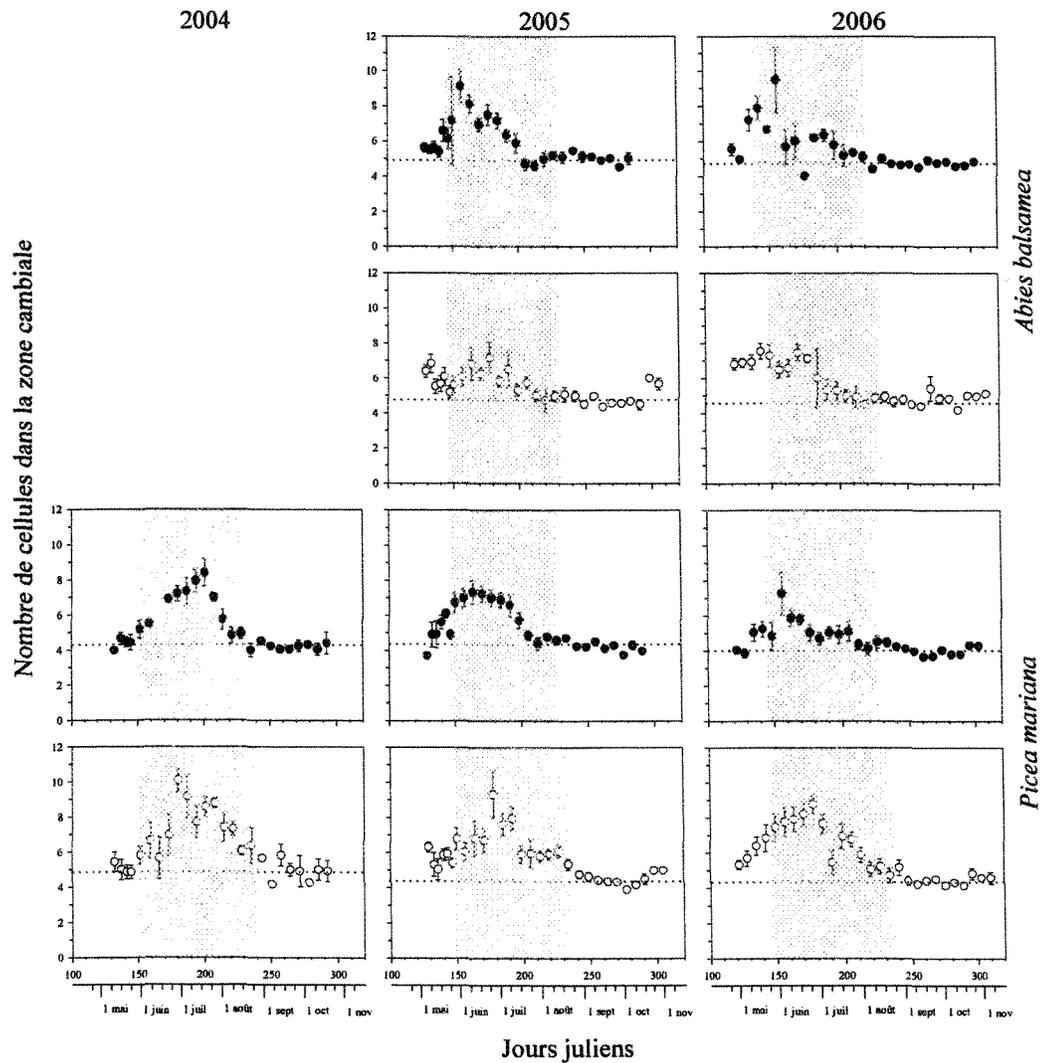


Figure 7 : Nombre de cellules observées dans la zone cambiale des tiges (●) et des racines (○) d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006. Les barres verticales représentent l'erreur type, tandis que les lignes horizontales pointillées correspondent au nombre de cellules dans la zone cambiale en période de dormance. La période où il y a production et élargissement radial de trachéides dans le xylème est marquée en gris.

3.4 Xylogenèse

3.4.1 Trachéides en élargissement radial

Le nombre de trachéides classifiées en phase d'élargissement radial dans le xylème au niveau des tiges et des racines d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana* au cours des années 2004 à 2006 présente des patrons en forme de "cloche" (figure 8). La production de trachéides du xylème débute simultanément entre les tiges et les racines à la fin du mois de mai. Dans les deux parties, cette phase de la xylogenèse se poursuit jusqu'à la fin du mois d'août mais se prolonge d'environ 10 jours chez les racines. La période optimale de production de trachéides, au niveau des tiges, survient au cours du mois de juin et se poursuit jusqu'à la mi-juillet. Durant cette période, il est possible d'observer en moyenne 3 ou 4 cellules en cours d'élargissement radial dans le cerne des tiges en formation avec un nombre maximal de 5 cellules à la fin juin chez *Picea mariana* en 2004 et 2005. Après cette période, la division cellulaire au sein du cambium vasculaire commence à ralentir et le nombre de trachéides produites diminue de façon graduelle. Pour les racines, la période de l'année où l'on retrouve le nombre le plus élevé de trachéides en phase d'élargissement radial survient durant tout le mois de juillet. Tout comme au niveau des tiges, il est possible d'observer un nombre maximal de 3 ou 4 cellules dans cette phase de la xylogenèse. Dans les racines, il y a toutefois présence de trachéides en élargissement radial plus tardivement dans la saison de végétation comparativement aux tiges : la production de cellules s'y prolonge jusqu'au mois de septembre.

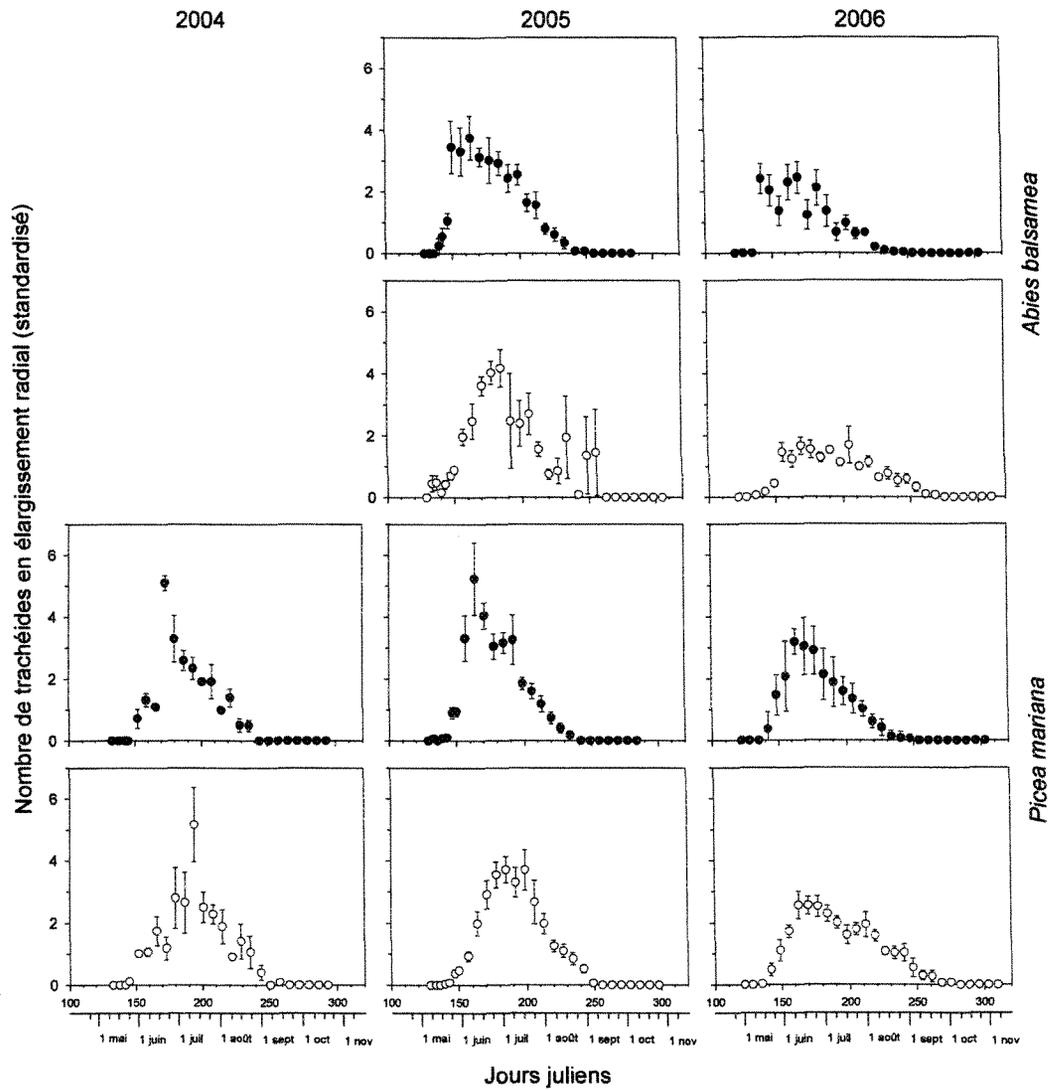


Figure 8 : Nombre de trachéides observées en élargissement radial (standardisé) dans les tiges (●) et les racines (○) chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006. Les barres verticales représentent l'erreur type.

Le début, la fin (figure 9A) et la durée (figure 9B) moyens de la production de trachéides du xylème des tiges et des racines d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana* ont été analysés au cours des saisons de végétation 2004, 2005 et 2006. Le début de la production de trachéides du xylème, qui correspond à la terminaison de la période de dormance, a débuté en même temps entre les tiges et les racines ($P= 0.1117$, tableau 4), entre *Abies balsamea* et *Picea mariana* ($P= 0.0721$, tableau 4) et au cours des saisons de végétation 2004, 2005 et 2006 ($P= 0.1436$, tableau 4). Cependant, il est possible de détecter un effet en ce qui concerne l'interaction espèce-partie-année dans le modèle lors de l'analyse de variance multi facteurs ($P= 0.0260$, tableau 4). Dans tous les cas, l'élargissement radial des cellules a débuté à la fin du mois de mai (du 19 au 31 mai) au cours des trois saisons de végétation. L'erreur type et l'écart type (valeurs non présentées) sont généralement plus variables au niveau des racines comparativement aux tiges. La fin de la production de trachéides au niveau du xylème s'est produit plus tardivement dans les racines comparativement aux tiges ($P= 0.0031$, tableau 4). Cependant, on observe aucune différence significative entre *Abies balsamea* et *Picea mariana*, de même qu'entre les années 2004 à 2006. Le cambium vasculaire des tiges débute sa dormance entre le 8 et le 21 août tandis que le cambium vasculaire des racines débute sa dormance entre le 18 et le 29 août chez les deux espèces. Ces résultats mettent en évidence une différence moyenne d'environ 10 jours entre les deux parties pour ce qui concerne l'arrêt de la production de cellules trachéides dans le xylème. La durée moyenne de la production de trachéides par le cambium vasculaire au niveau des tiges a été d'environ 82 jours et celle des racines a été d'environ 88 jours ($P= 0.0888$, tableau 4) (figure 9B).

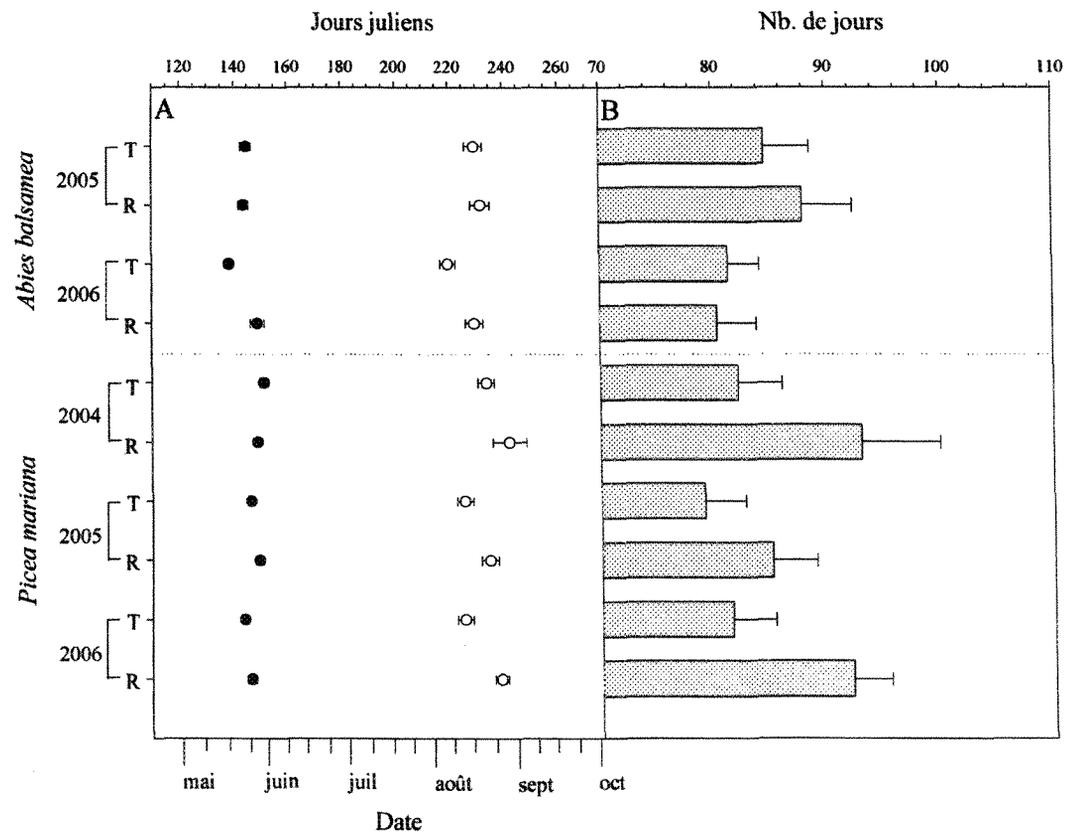


Figure 9 : A - Début (●), fin (○) et B – durée de l'élargissement radial des trachéides d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana*. Les barres horizontales représentent l'erreur type. T = tige et R = racine.

Tableau 4 : Analyse de variance multi facteurs (ANOVA, $P= 0,05$) pour le début, la fin et la durée moyens de l'observation de trachéides du xylème classifiées en élargissement radial dans les tiges et les racines (parties) chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* (espèces) en 2004, 2005 et 2006 (années).

Source	dl	Variance	F	P
Début				
Modèle	9	143,69	3,07	0,0025
Erreur	114	46,81		
Fin				
Modèle	9	430,85	2,94	0,0036
Erreur	114	146,48		
Durée				
Modèle	9	262,67	1,19	0,3107
Erreur	114	221,50		
Source	dl	Variance	F	P
Début				
Espèce	1	154,25	3,29	0,0721
Partie	1	120,32	2,57	0,1117
Espèce*Partie	1	23,81	0,51	0,4772
Année	2	92,42	1,97	0,1436
Espèce*Année	1	22,58	0,48	0,4887
Partie*Année	2	130,87	2,80	0,0653
Espèce*Partie*Année	1	238,30	5,09	0,0260
Fin				
Espèce	1	283,52	1,94	0,1669
Partie	1	1333,48	9,10	0,0031
Espèce*Partie	1	169,57	1,16	0,2842
Année	2	244,43	1,67	0,1931
Espèce*Année	1	442,50	3,02	0,0849
Partie*Année	2	115,65	0,79	0,4565
Espèce*Partie*Année	1	17,22	0,12	0,7323
Durée				
Espèce	1	19,52	0,09	0,7671
Partie	1	652,68	2,95	0,0888
Espèce*Partie	1	320,47	1,45	0,2315
Année	2	41,89	0,19	0,8279
Espèce*Année	1	665,02	3,00	0,0858
Partie*Année	2	7,17	0,03	0,9681
Espèce*Partie*Année	1	127,40	0,58	0,4498

3.4.2 Trachéides en formation des parois secondaires (lignification)

Les patrons du nombre de trachéides classifiées en formation des parois secondaires (ou lignification) au niveau des tiges et des racines d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana*, au cours des années 2004, 2005 et 2006, suivent une courbe en forme de "cloche" (figure 10). L'initiation de la lignification des trachéides du xylème débute en premier lieu dans les tiges. Au cours de la saison, le nombre de trachéides en lignification dans les tiges atteint un plateau à partir du mois de juillet. Ce plateau demeure constant durant près de deux mois. Pendant cette période, il est possible d'observer en moyenne 10 à 12 cellules en cours de lignification chez *Abies balsamea* et 6 à 8 cellules chez *Picea mariana* (figure 10). Par la suite, le nombre de cellules dans cette phase de xylogenèse commence à diminuer progressivement pour se terminer vers la fin du mois de septembre. Au niveau des racines, le patron du nombre de cellules en lignification est différent de celui des tiges. Après l'apparition des premières cellules lignifiées, la courbe du nombre de cellules augmente graduellement et progressivement au cours de la saison de végétation pour atteindre un maximum entre la fin du mois d'août et le début du mois de septembre. Chez *Abies balsamea*, le nombre maximal a été d'environ 8 à 10 cellules en 2005 et 10 à 12 cellules en 2006. Chez *Picea mariana*, le nombre maximal a été d'environ 5 à 6 cellules en 2004 et 2005 et d'environ 12 cellules en 2006. La fin de la lignification, correspondant à la dernière phase de la xylogenèse, a eu lieu entre la fin du mois de septembre et le début du mois d'octobre chez les racines. D'autre part, il y a une plus grande variabilité concernant le nombre de cellules en lignification au niveau du système racinaire en comparaison avec les tiges.

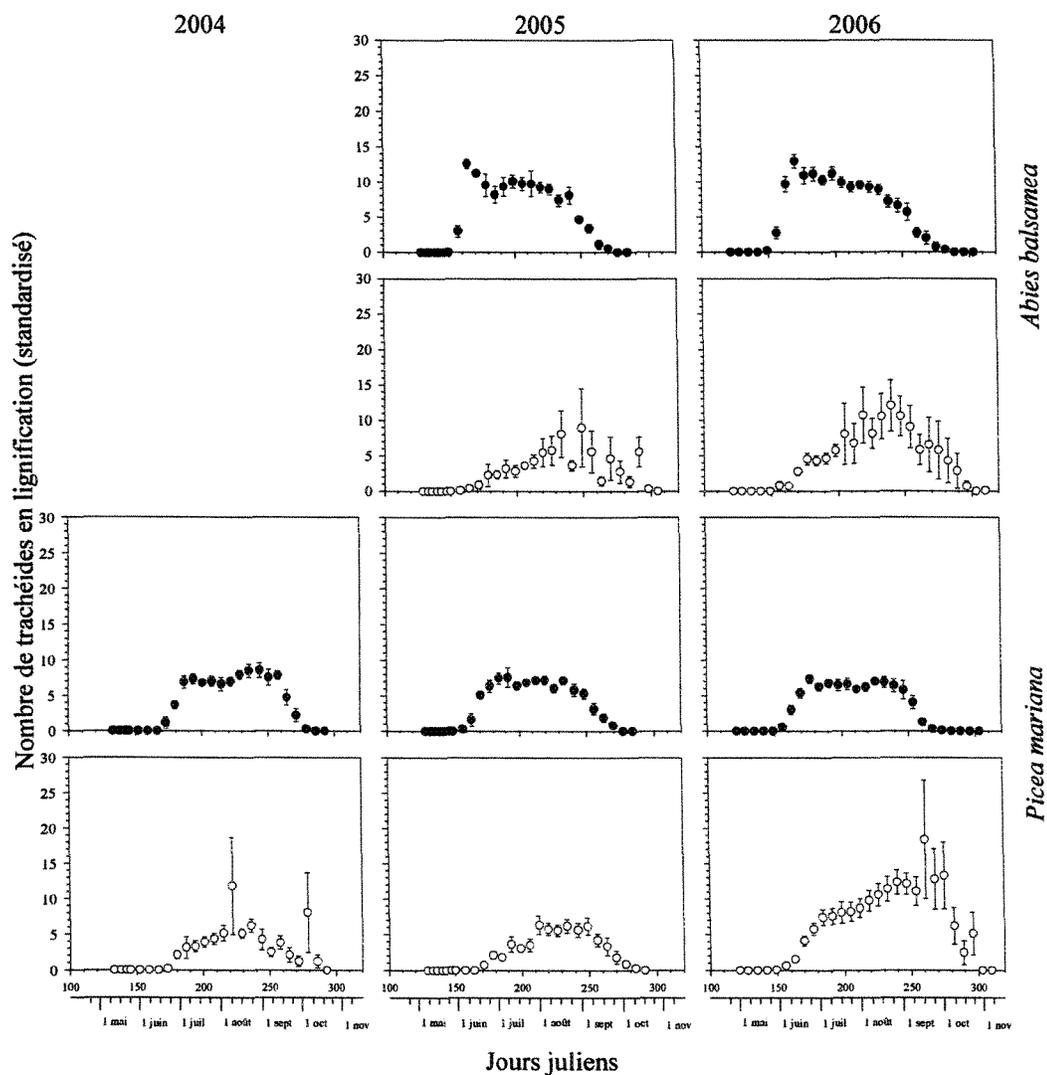


Figure 10 : Nombre de trachéides observées en lignification (standardisé) dans les tiges (●) et les racines (○) chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006. Les barres verticales représentent l'erreur type.

Le début, la fin (figure 11A) et la durée (figure 11B) moyens de l'observation de trachéides du xylème classifiées en phase de formation des parois secondaires des tiges et des racines d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana* ont été analysés au cours des saisons de végétations 2004, 2005 et 2006. Bien qu'il n'y a pas eu de différences significatives dans le début de la formation des parois secondaires des premières trachéides entre *Abies balsamea* et *Picea mariana* ($P= 0.8119$, tableau 5), on observe des différences significatives entre les tiges et les racines ($P < 0.0001$, tableau 5) de même qu'entre les saisons de végétation 2004, 2005 et 2006 ($P= 0.0006$, tableau 5). Les racines débutent leur lignification plus tard que les tiges. Des différences significatives ont aussi été notées dans l'interaction espèce-partie ($P= 0.0290$, tableau 5) ainsi que dans l'interaction partie-année ($P= 0.0302$, tableau 5). Au niveau des tiges, le début moyen de cette phase de xylogénèse se situe vers le 7 juin, tandis que celui du système racinaire se situe plus tard, soit vers le 19 juin (figure 11A). Cependant, les premières cellules qui entrent en lignification apparaissent le 1^{er} juin dans les tiges et le 9 juin dans les racines. La variabilité entre les racines d'un individu et entre les individus est plus grande que chez la tige (non visible dans la figure 11A). La fin de la lignification des trachéides, a été similaire entre les tiges et les racines ($P= 0.1365$, tableau 5), entre *Abies balsamea* et *Picea mariana* ($P= 0.2377$, tableau 5) mais différente d'année en année ($P= 0.0023$, tableau 5). Des différences significatives ont aussi été notées dans l'interaction espèce-partie ($P= 0.0317$, tableau 5), ainsi que dans l'interaction parties et années ($P= 0.0339$, tableau 5). Au niveau des tiges, la période moyenne d'arrêt de cette phase de xylogénèse se situe vers le 26 septembre, tandis que celle du système racinaire se situe vers le 2 octobre. Aucune différence significative n'a été notée dans la durée de la

lignification des trachéides entre *Abies balsamea* et *Picea mariana* ($P= 0.4780$, tableau 5) ainsi qu'entre les tiges et les racines ($P= 0.0558$, tableau 5). Bien que la durée de la lignification semble avoir été similaire dans les tiges de *Picea mariana* au cours des trois années consécutives, celle-ci s'est avérée plus variable dans les racines (figure 11B). Chez le sapin baumier, la lignification a duré sensiblement le même temps dans les tiges au cours des deux années mais a été plus variable dans les racines. C'est durant la saison de végétation 2005, que la lignification a été la plus courte chez *Abies balsamea* et *Picea mariana*. La durée moyenne de la lignification des parois secondaires au niveau des tiges a été d'environ 111 jours, tandis que celle des racines a été d'environ 106 jours. Cependant, la durée de cette phase de xylogénèse n'a pas été similaire durant les années 2004, 2005 et 2006 ($P= 0.0009$, tableau 5) avec, respectivement, des valeurs d'environ 108 jours, 102 jours et 116 jours.

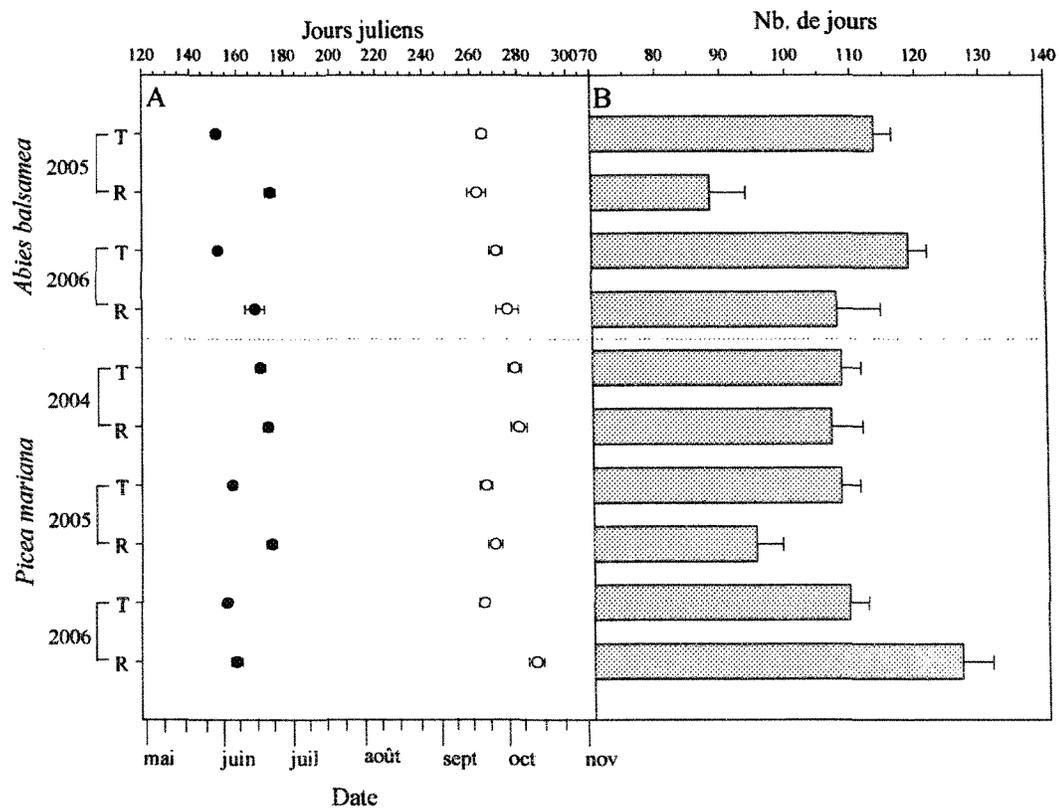


Figure 11 : A - Début (●), fin (○) et B – durée de la formation des parois secondaires des trachéides d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006. Les barres horizontales représentent l'erreur type. T = tige et R= racine.

Tableau 5 : Analyse de variance multi facteurs (ANOVA, $P= 0,05$) pour le début, la fin et la durée moyens de l'observation de trachéides du xylème en formation des parois secondaires dans les tiges et les racines (parties) chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* (espèces) en 2004, 2005 et 2006 (années).

Source	dl	Variance	F	P
Début				
Modèle	9	1032,16	9,94	<0,0001
Erreur	114	103,80		
Fin				
Modèle	9	803,46	4,47	<0,0001
Erreur	114	179,75		
Durée				
Modèle	9	1981,37	5,52	<0,0001
Erreur	114	358,67		
Source	dl	Variance	F	P
Début				
Espèce	1	5,91	0,06	0,8119
Partie	1	3214,76	30,97	<0,0001
Espèce*Partie	1	507,52	4,89	0,0290
Année	2	823,98	7,94	0,0006
Espèce*Année	1	189,39	1,82	0,1794
Partie*Année	2	374,72	3,61	0,0302
Espèce*Partie*Année	1	50,98	0,49	0,4848
Fin				
Espèce	1	253,22	1,41	0,2377
Partie	1	404,15	2,25	0,1365
Espèce*Partie	1	850,07	4,73	0,0317
Année	2	1154,46	6,42	0,0023
Espèce*Année	1	9,16	0,05	0,8218
Partie*Année	2	626,66	3,49	0,0339
Espèce*Partie*Année	1	189,93	1,06	0,3062
Durée				
Espèce	1	181,79	0,51	0,4780
Partie	1	1339,21	3,73	0,0558
Espèce*Partie	1	2671,24	7,45	0,0074
Année	2	2676,63	7,46	0,0009
Espèce*Année	1	115,24	0,32	0,5719
Partie*Année	2	1644,81	4,59	0,0121
Espèce*Partie*Année	1	437,73	1,22	0,2716

3.4.3 Trachéides matures

Le nombre de trachéides matures dans le xylème au niveau des tiges et des racines d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana* au cours des années 2004 à 2006 suit le patron d'une courbe sigmoïde (figure 12). Au niveau des tiges, il est possible d'observer les premières trachéides matures à la fin du mois de juin, tandis qu'au niveau des racines, la majeure partie des premières cellules matures apparaît au début du mois de juillet. Par la suite, le nombre de trachéides matures augmente jusqu'à l'atteinte d'un plateau au mois de septembre dans les tiges et au début du mois d'octobre dans les racines. Cependant, cette augmentation est plus lente et progressive dans les racines. Le nombre final de trachéides matures varie aussi entre les différents facteurs (espèces, parties et années). Dans les tiges, on observe un nombre maximal d'environ 40 cellules matures chez *Abies balsamea* (en 2005 et 2006) et d'environ 20 cellules matures chez *Picea mariana* (en 2004, 2005 et 2006). Dans les racines le nombre de cellules par cerne est beaucoup plus variable que dans les tiges. Chez *Abies balsamea*, le nombre maximal a été d'environ 40 à 50 cellules matures en 2005 et 2006 et chez *Picea mariana*, d'environ 40 cellules en 2004 et 2005 et d'environ 60 cellules en 2006. À partir de ce moment, toutes les trachéides du cerne ont complétées leur xylogenèse et possèdent leur paroi cellulaire finale.

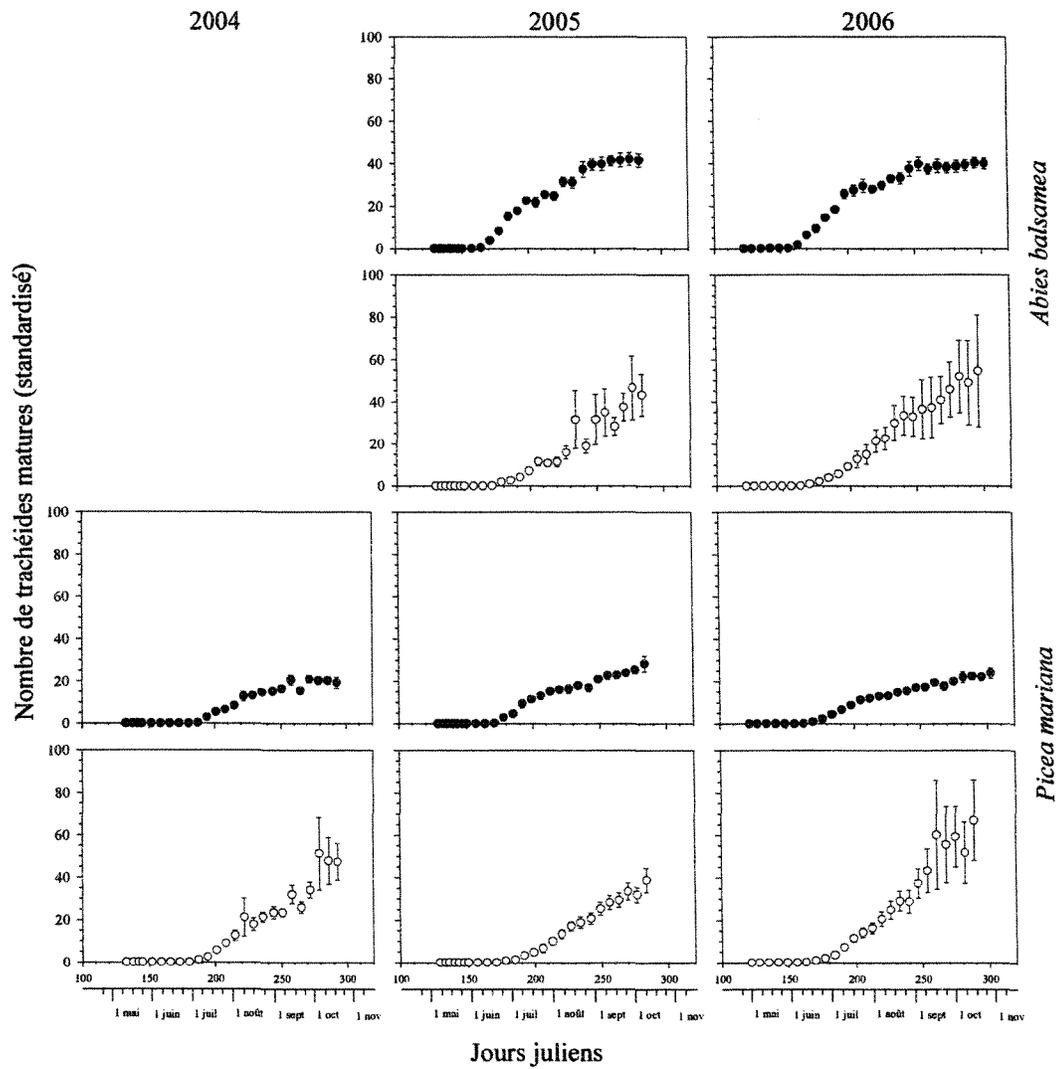


Figure 12 : Nombre de trachéides matures observées (standardisé) dans les tiges (●) et les racines (○) chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006. Les barres verticales représentent l'erreur type.

3.4.4 Trachéides totales

Les patrons du nombre de trachéides totales du xylème au niveau des tiges et des racines d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana* au cours des années 2004 à 2006 prennent la forme d'une courbe sigmoïde (figure 13). En général, l'activité cambiale est relativement faible au début (à la fin du mois de mai); s'accroît quelques semaines plus tard (croissance exponentielle au milieu de la saison de végétation) et diminue de façon graduelle à la fin de la période de croissance. Cependant, il y a une différence entre les tiges et les racines pendant la phase exponentielle qui survient à la mi-saison. Durant le mois de juin et ce, jusqu'à la mi-juillet, le nombre de trachéides augmente considérablement dans le xylème des tiges comparativement aux racines où le nombre de cellules augmente jusqu'à la fin du mois d'août. Par la suite, le nombre de trachéides produit diminue jusqu'à l'atteinte d'un plateau au début du mois d'août dans les tiges et à la fin du mois d'août dans les racines. Ce phénomène signifie que l'activité cambiale commence à ralentir et qu'il y a cessation dans la production de trachéides au sein du xylème. À la mi-juillet, près de 75 à 80% des trachéides du xylème des tiges sont déjà formées, comparativement à environ 50% des trachéides du xylème des racines. Après l'atteinte de ce plateau, le nombre de trachéides totales demeure relativement stable avec quelques variations (diminution ou augmentation) qui s'expliquent par la croissance hétérogène du cambium vasculaire au sein de la circonférence du tronc et des racines.

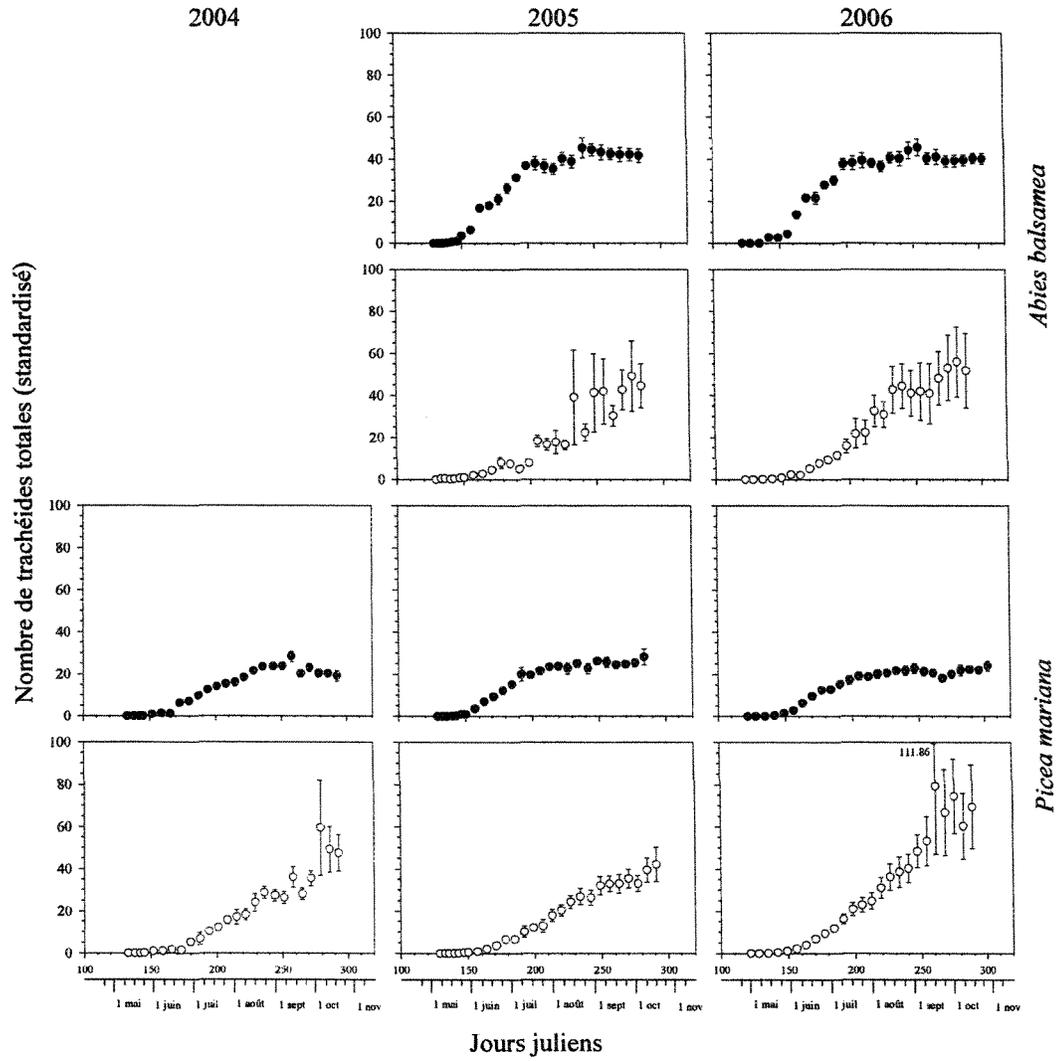


Figure 13 : Nombre de trachéides totales observées (standardisé) dans les tiges (●) et les racines (○) chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006. Les barres verticales représentent l'erreur type.

3.5 Modélisation de la croissance du xylème.

Afin de caractériser l'activité cambiale et la xylogenèse, une modélisation de la production du xylème des tiges et des racines d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006 a été effectuée à partir de l'équation du modèle de Gompertz. Cette modélisation a comme objectif d'ajuster une régression non linéaire, à partir du nombre de trachéïdes totales du xylème (figure 14). Dans tous les cas, il a été possible d'obtenir des R^2 qui varient entre 0.90 et 0.99 (tableau 6), avec des valeurs généralement plus basses au niveau des racines. Les valeurs des paramètres A , β et κ moyens, qui caractérisent l'équation du modèle de Gompertz, ont été respectivement de 31, 9 et 5 pour les tiges, tandis que pour les racines, elles ont été de 50, 6 et 3. De plus, le point d'inflexion (t), qui correspond au point où la tangente croise la courbe et où le taux de production cellulaire est à son maximum, survient en moyenne plus tôt dans les tiges (jour julien 172 ou 21 juin) que dans les racines (jour julien 207 ou 26 juillet). La phase exponentielle survient plus hâtivement au niveau des tiges que des racines. Aussi, le taux de division et de production de trachéïdes dans le xylème a été beaucoup plus rapide dans les tiges (principalement au mois de juin jusqu'à la mi-juillet) que dans les racines où l'on retrouve une croissance constante tout au long de la saison végétative du mois de juin jusqu'au mois d'août. Le taux de division cellulaire et la dynamique de croissance intra annuelle par le cambium vasculaire ont donc été différents entre les deux parties de l'arbre. Dans les tiges des deux espèces, la majeure partie des trachéïdes est formée au cours des mois de juin et de juillet, tandis que dans les racines, la formation du xylème est plus marquée aux mois de juillet et d'août avec une production de cellules relativement

importante aux mois de juin et de septembre. De plus, il y a plus d'activité au sein du cambium vasculaire des racines que dans celui des tiges à la fin de la saison de croissance. La production des trachéides au mois d'août par le cambium vasculaire des racines est encore très élevée comparativement à celle des tiges qui est en pleine diminution.

Tableau 6 : Paramètres de l'équation du modèle de Gompertz (A , β et κ), R^2 et valeur de la période du point d'inflexion (t) pour la modélisation des tiges et des racines chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006.

Partie	Espèce	Année	Paramètre			R^2	t
			A	β	$\kappa (10^{-2})$		
Tige	<i>Abies balsamea</i>	2005	42,68	8,21	4,88	0,99	168,24
		2006	40,75	9,78	5,89	0,98	166,04
	<i>Picea mariana</i>	2004	22,76	8,78	4,78	0,96	183,68
		2005	25,59	8,74	5,12	0,99	170,70
		2006	21,65	8,46	5,03	0,98	168,19
		2006	69,64	6,22	3,00	0,94	207,33
Racine	<i>Abies balsamea</i>	2005	44,49	6,86	3,28	0,91	209,14
		2006	50,20	7,47	3,74	0,97	199,73
	<i>Picea mariana</i>	2004	46,50	5,77	2,71	0,90	212,92
		2005	39,01	6,13	3,01	0,98	203,65
		2006	69,64	6,22	3,00	0,94	207,33
		2006	69,64	6,22	3,00	0,94	207,33

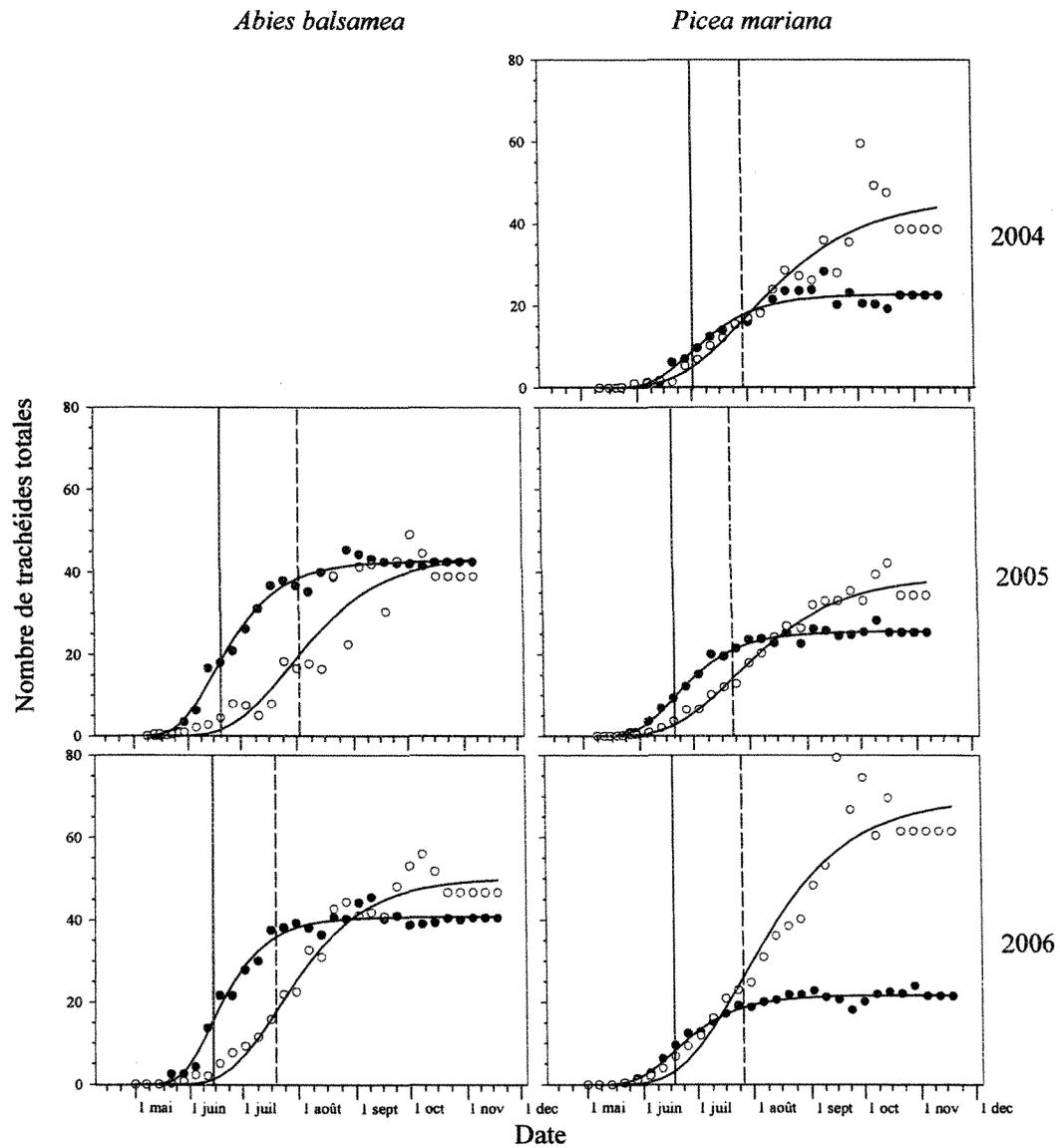


Figure 14 : Modélisation du nombre de trachéides totales du xylème des tiges (●) et des racines (○) chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006 avec l'aide de l'équation de Gompertz. Les barres verticales représentent le point d'inflexion (t) des tiges (lignes unies) et des racines (lignes pointillées).

3.6 Seuils de température pour le début de la phase d'élargissement radial

Les seuils de température de l'air ($T_{min.}$, $T_{moy.}$ et $T_{max.}$) correspondant à 50% de probabilité de retrouver de la production de trachéides en élargissement radial dans le xylème ont été déterminés pour chaque partie (tiges ou racine), espèce (*Abies balsamea* ou *Picea mariana*) et année (2004, 2005 ou 2006) (figure 15). Les seuils de température moyens de l'air ont respectivement varié entre 2.2-5.6 °C ($T_{min.}$), 8.9-11.9 °C ($T_{moy.}$) et 15.3-17.8 °C ($T_{max.}$). Aucune différence significative n'a été notée dans les seuils de température ($T_{min.}$, $T_{moy.}$ et $T_{max.}$) de l'air entre les deux parties (tiges et racines) de même qu'entre les deux espèces (sapin baumier et épinette noire). Par contre, des différences ont été obtenues dans les seuils de température $T_{min.}$ ($P < 0.0001$, tableau 7), $T_{moy.}$ ($P < 0.0001$, tableau 7) et $T_{max.}$ ($P = 0.0065$, tableau 7) entre les années 2004, 2005 et 2006. Les seuils de température augmentent graduellement au cours des trois années d'échantillonnages (figure 15).

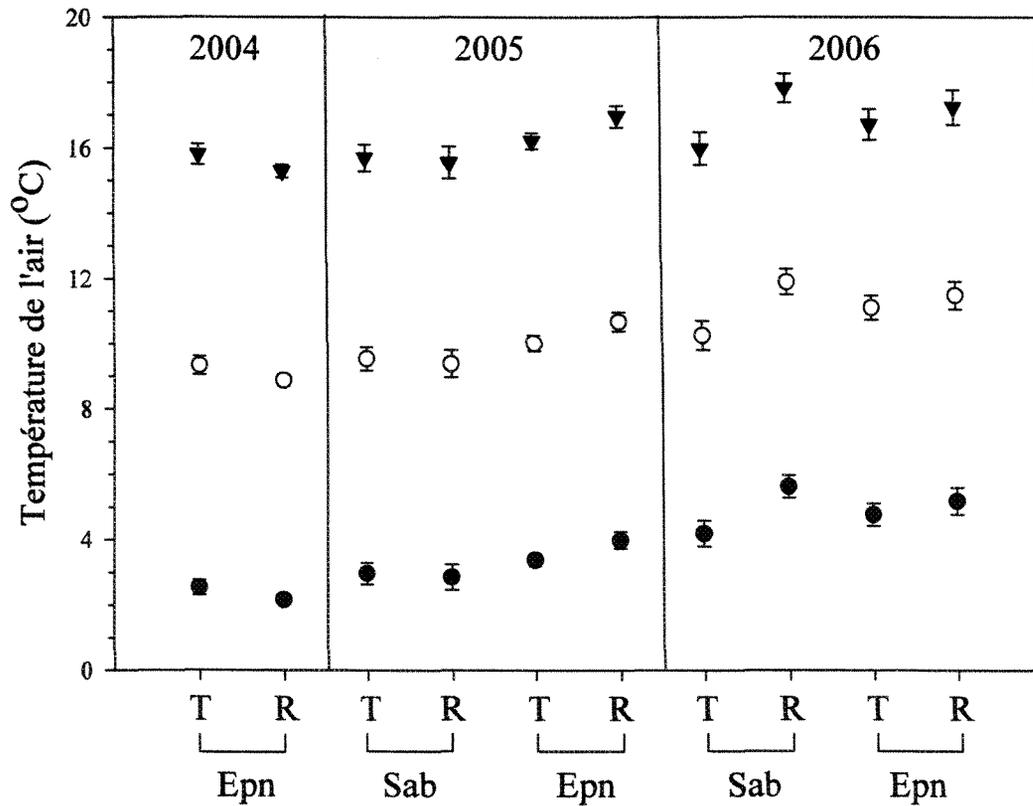


Figure 15 : Seuils de température de l'air Tmin. (●), Tmoy. (○) et Tmax. (▼) correspondant à 50% de probabilité de retrouver des trachéides en élargissement radial dans le xylème des tiges et des racines d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana* au cours des années 2004, 2005 et 2006. Les barres verticales représentent l'erreur type parmi les arbres. T = Tige, R = Racine, Sab = *Abies balsamea* et Epn = *Picea mariana*.

Tableau 7 : Analyse de variance multi facteurs (ANOVA, $P= 0,05$) pour les seuils de température de l'air T_{min} , T_{moy} , et T_{max} . correspondant avec 50% de probabilité de retrouver des trachéides en élargissement radial dans le xylème des tiges et des racines (parties) chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* (espèces) en 2004, 2005 et 2006 (années).

Source	dl	Variance	F	P
Minimum				
Modèle	9	15,72	8,77	<0,0001
Erreur	114	1,79		
Moyen				
Modèle	9	12,18	5,66	<0,0001
Erreur	114	2,15		
Maximum				
Modèle	9	8,88	3,07	0,0025
Erreur	114	2,89		
Source	dl	Moyenne au carré	F	P
Minimum				
Espèce	1	4,49	2,50	0,1163
Partie	1	2,51	1,40	0,2388
Espèce*Partie	1	0,16	0,09	0,7660
Année	2	50,91	28,39	<0,0001
Espèce*Année	1	3,21	1,79	0,1834
Partie*Année	2	2,33	1,30	0,2761
Espèce*Partie*Année	1	4,89	2,73	0,1013
Moyen				
Espèce	1	7,76	3,61	0,0601
Partie	1	2,83	1,31	0,2541
Espèce*Partie	1	0,34	0,16	0,6917
Année	2	33,39	15,52	<0,0001
Espèce*Année	1	2,83	1,32	0,2535
Partie*Année	2	2,85	1,33	0,2696
Espèce*Partie*Année	1	6,91	3,21	0,0758
Maximum				
Espèce	1	6,96	2,40	0,1238
Partie	1	3,90	1,35	0,2480
Espèce*Partie	1	0,29	0,10	0,7539
Année	2	15,22	5,26	0,0065
Espèce*Année	1	5,05	1,74	0,1894
Partie*Année	2	3,88	1,34	0,2660
Espèce*Partie*Année	1	7,97	2,75	0,0999

CHAPITRE IV

DISCUSSION

4.1 Chronologie de l'activité cambiale et de la production de trachéides dans le xylème

4.1.1 Initiation

Pour la toute première fois, une comparaison de l'activité cambiale entre les tiges et les racines d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana* a été effectuée afin de déterminer quand a lieu l'initiation de la production de trachéides par le cambium vasculaire au cours de la saison chez des individus situés dans la forêt boréale. Antérieurement, plusieurs études portant seulement sur le début et la fin de l'activité cambiale et/ou de la production des cellules du xylème des tiges d'espèces de conifères d'Europe et d'Amérique du nord ont été réalisées (tableau 8). Toutefois, ces recherches n'avaient pas investigué la formation du xylème des racines et elles utilisaient des méthodes d'analyses cellulaires différentes. La plupart de ces recherches ont trouvé que l'initiation de l'activité cambiale et la production des trachéides du xylème étaient deux processus distincts qu'il fallait interpréter indépendamment l'un de l'autre. Chez la majorité des espèces de conifères rapportées dans la littérature, la reprise de l'activité cambiale survient à la fin avril, tandis que la production de trachéides dans le xylème arrive plus tardivement au mois de mai. Toutefois, il est important de mentionner que des études réalisées antérieurement chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* ont démontré que la production de cellules débutait en premier lieu du côté

du phloème (i. e. vers la fin avril) versus la production de cellules du côté du xylème qui s'amorce 3 à 4 semaines plus tard (i. e. vers la mi-mai) (Alfieri et Evert 1973; Kustcha *et al.* 1975). La production et la présence de cellules en élargissement radial du côté xylème ne correspondraient pas nécessairement au début de l'activité cambiale chez le sapin baumier et l'épinette noire. Par exemple, Rossi *et al.* (2006a, 2007) ont observé que les premières cellules en élargissement radial du xylème de *Larix decidua* situé dans la partie Est des Alpes Italiennes sont apparues vers le 12 mai au cours de l'année 2003, mais qu'il y avait déjà une augmentation du nombre de cellules dans la zone cambiale à partir du 29 avril 2003. Dans leur étude, le cambium vasculaire est considéré comme actif lorsque le nombre de cellules cambiales excède le nombre minimum présent observable, valeur qui correspond aussi au nombre de cellules lorsque le cambium vasculaire est en dormance. Actuellement, les critères utilisés pour déterminer le moment de la réactivation cambiale et de la production de nouvelles cellules des méristèmes secondaires au printemps ne font pas l'unanimité (Frankenstein *et al.* 2005). De plus, la définition et l'utilisation du terme "activité cambiale" peut porter à confusion car il peut être différemment utilisé par les auteurs, ce qui contribue à complexifier l'interprétation de certains résultats (Wilson *et al.* 1966). Bien qu'un nombre important de critères puissent être utilisé pour déterminer le début de la croissance, l'apparition de cellules en élargissement radial dans le xylème a été privilégiée dans la présente étude. Avec ce critère, les cellules dans la zone cambiale peuvent être difficiles à différencier de celles en élargissement radial, et incluent les cellules initiales fusiformes indifférenciées du xylème qui entreront éventuellement en différenciation (Bannan 1955; Kitin *et al.* 1999; Savidge 2000; Deslauriers *et al.* 2003;

Rossi *et al.* 2006a). Tout comme l'ont mentionné Rossi *et al.* (2006a, 2007), le nombre de cellules dans la zone cambiale, lors du premier jour d'échantillonnages des trois années à l'étude (i. e. le 12 mai en 2004, le 9 mai en 2005 et le 2 mai en 2006), dépassait déjà le nombre moyen de cellules observées en période de dormance. Des processus physiologiques avaient vraisemblablement déjà eu lieu à cette période au sein de la zone cambiale des tiges et des racines d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana*. L'échantillonnage commencerait trop tardivement pour observer le début de l'activité cambiale. Par exemple, les travaux de maîtrise de Turcotte (2007) ont démontré que, chez *Picea mariana*, il peut y avoir des flux hydriques dans les tiges et les racines jusqu'à trois semaines avant la reprise de la croissance dans le xylème et ce, même lorsque les températures du sol sont très basses et avoisinent 0°C. Aussi, des observations histologiques non présentées dans les résultats permettent d'affirmer que dans certains cas, la production de cellules dans le phloème précède celle du xylème chez les deux espèces investiguées. Il est important de mentionner que plusieurs auteurs utilisant la microscopie électronique en transmission, prennent en compte d'autres critères, comme par exemple des changements ou des modifications structurales dans le cytoplasme des cellules méristématiques pour évaluer quand survient le début de l'activité cambiale (Farrar et Evert 1997; Rensing et Samuels 2004; Frankenstein *et al.* 2005). Toutefois, la méthodologie utilisée dans cette étude ne permet pas de quantifier de telles observations, et c'est pour cette raison que l'apparition de trachéides en élargissement radial constitue le critère principal pour déterminer le début de la croissance du xylème et la formation du cerne.

La réactivation de la croissance du xylème et l'apparition des premières trachéides en élargissement radial ont été synchrones, à partir de la mi-mai, entre les tiges et les racines chez *Abies balsamea* et *Picea mariana* dans la forêt boréale. Les seuls résultats disponibles pour comparer la croissance intra annuelle des racines du sapin baumier et de l'épinette noire avec une autre espèce coniférienne, sont ceux de Stevens (1931) et Kienholz (1934) concernant *Pinus strobus* L. au New-Hampshire (USA). Ces auteurs indiquent que la croissance des tiges débute plus tardivement que celle des racines, sans toutefois mentionner où avait lieux la prise des échantillons. Ce phénomène n'a pas été observé chez les deux espèces à l'étude. La proximité entre les tiges et les racines, où a lieu la prise des premières micro carottes, pourrait expliquer la synchronisation de la production de trachéides du xylème dans ces deux parties. De façon générale, l'auxine, phytohormone qui régule l'activité cambiale des conifères, est synthétisée dans les méristèmes des bourgeons terminaux et les feuilles, pour ensuite être distribuée par transport polaire au cambium vasculaire en poursuivant leur progression descendante dans la tige jusqu'aux racines (Bannan 1955; Bourbouloux et Bonnemain 1974; Palme et Gälweiler 1999; Savidge 2000; Wodzicki 2001). La chronologie et la dynamique de croissance varient tout au long de la saison entre les méristèmes des différents tissus et organes de l'arbre, de même qu'entre les différentes espèces en fonction des facteurs internes ou externes qui régulent la synthèse de ces phytohormones (Uggla *et al.* 2001; Vaganov *et al.* 2006). Cependant, les recherches concernant le patron de l'initiation du cambium vasculaire à travers les parties de l'arbre au printemps sont contradictoires. Selon Zimmermann et Brown (1971), Kramer et Kozlowski (1983), Kozlowski et Pallardy (1997), Funada *et al.* (2002) et Vaganov *et al.*

(2006), l'activité cambiale débute en premier lieu dans les bourgeons pour se propager de façon basipétale jusqu'à la base de l'arbre. Ces résultats sont en contradiction avec ceux de Savidge et Wareing 1984, Riding et Little 1986 et Savidge 2000 chez *Abies balsamea* et de Rossi (Communication Personnelle) chez *Picea abies* qui affirment qu'aucun patron dans la direction de la progression de l'activité cambiale au printemps n'a été observé chez les conifères: la réactivation n'étant ni basipétale, ni acropétale. Bien que plusieurs résultats ont démontré que la croissance secondaire débutait en premier à la base des bourgeons situés dans la cime (i. e. à des endroits feuillus), d'autres recherches soutiennent que la croissance peut débiter en premier à des endroits très éloignés des bourgeons (Savidge et Wareing 1981, 1984; Riding et Little 1986). Des études ont aussi démontré qu'il y avait une stimulation mutuelle entre la tige et les racines, qui forment un réseau de cambium vasculaire interconnecté, et que ce phénomène avait une influence réciproque sur la régulation cambiale dans ces deux parties (Lyr et Hoffmann 1967; Brown et Wodzicki 1969; Savidge 2000). Il semble que les endroits où sont échantillonnés les premières micro carottes dans les tiges et les racine étaient suffisamment près les uns des autres sur l'arbre pour que la vague d'auxine puisse arriver à peu près en même temps au cambium vasculaire, ce qui expliquerait cette synchronisation de la production de trachéide dans le xylème des deux parties.

4.1.2 Durée et terminaison

La fin de l'activité cambiale et de la production de trachéides dans le xylème de diverses espèces de conifères ont été étudiées et rapportées par plusieurs auteurs (tableau 8). Nos résultats concordent avec ceux de cette littérature qui constatent que l'arrêt de la production de trachéides en forêt boréale survient en moyenne vers la fin du mois d'août et jusqu'en septembre. Ces résultats correspondent aussi à ceux de Bannan (1955), qui soutient que la production de cellules chez les arbres de la zone tempérée nordique cesse généralement à partir de la fin du mois d'août jusqu'à la fin du mois de septembre. De plus, nos résultats montrent que la fin de la croissance du xylème et la fin de la présence de trachéides en élargissement radial ont été différentes entre les tiges et les racines chez *Abies balsamea* et *Picea mariana*. Tout comme l'ont constaté Stevens (1931) et Kienholz (1934), la production de trachéides par le cambium vasculaire des racines s'est prolongée de plusieurs jours durant le mois d'août en comparaison avec celle des tiges et ce, chez les deux espèces. Chez *Abies balsamea* et *Picea mariana*, la production de trachéides par le cambium vasculaire a duré en moyenne près de 82 jours dans les tiges et 88 jours dans les racines. La formation du cerne en forêt boréale, milieu où les conditions optimales de croissance sont relativement courtes, s'effectue donc dans un court délai (Deslauriers *et al.* 2003). Il a aussi été démontré que les espèces nordiques avaient une dynamique de croissance de type "explosive", différente de celle des espèces situées plus au sud chez qui il est possible de retrouver une croissance plus uniforme et régulière (Vaganov *et al.* 2006). Par exemple, Henhappel (1965) a établi que la longueur de la saison de croissance près de Freiburg en Allemagne pouvait varier entre les espèces et était plus longue que celle

obtenue en forêt boréale, soit de 104 jours chez *Larix decidua* Mill. et de 137 jours chez *Abies alba* Mill..

D'un point de vue physiologique, la progression de l'arrêt de l'activité cambiale à travers l'arbre est aussi controversée que celle du début de l'activité cambiale. Certaines investigations constatent que la dormance débute plus tard dans le bas que dans le haut de l'arbre (Riding et Little 1986), tandis que d'autres parlent du contraire et soutiennent que le processus de dormance débute en premier dans le bas et se propage de façon acropétale vers le haut de l'arbre (Zimmermann et Brown 1971; Kramer et Kozlowski 1983; Kozlowski et Pallardy 1997; Vaganov *et al.* 2006). De plus, cette cessation de la division cellulaire dans la zone cambiale ne résulterait pas d'une diminution de la concentration d'auxine dans les tissus méristématiques, comme c'est le cas pour la réactivation cambiale (Savidge et Wareing 1984; Sundberg *et al.* 1987; Ugglå *et al.* 2001), mais serait plutôt induite par une augmentation d'acide abscissique (Lachaud 1989). Nos résultats suggèrent que l'arrêt de la production de trachéides dans le xylème débute en premier lieu dans les tiges pour se poursuivre subséquemment dans les racines. Nous émettons l'hypothèse que les plantes ont besoin de plus de temps pour que la maturation des trachéides du xylème des racines soit complétée en raison du nombre de trachéides plus élevé dans cette partie. Dans les tiges, il y a moins de trachéides qui sont produites dans le xylème et donc moins de temps est nécessaire pour compléter leur maturation. Ce phénomène survient chez les vieux arbres (200-350 ans) où la durée de la différenciation du xylème est moins longue que chez les arbres adultes (50-80 ans) car le nombre de cellules produites chez les vieux arbres est moins élevé (Rossi *et al.* 2008).

Tableau 8 : Études portant sur la chronologie (début et fin) de l'activité cambiale et/ou de la production des cellules du xylème des tiges de différentes espèces de conifères. n. d. = non déterminé.

Référence	Espèce	Localisation	Activité cambiale	Production de cellules du xylème	
			Début	Début	Fin
Alfieri et Evert 1973	<i>Abies balsamea</i>	Wisconsin (USA)	Fin avril	Mi mai	Fin septembre
"	<i>Picea mariana</i>	"	Fin avril	Fin mai	Fin septembre
Deslauriers <i>et al.</i> 2003	<i>Abies balsamea</i>	Forêt boréale (Québec)	n. d.	7 mai au 7 juin	20 août au 20 septembre
Ko Heinrichs <i>et al.</i> 2007	<i>Picea mariana</i>	Forêt boréale (Québec)	n. d.	22-mai	Mi août-Mi septembre
"	<i>Picea glauca</i>	Forêt boréale (Québec)	n. d.	22-mai	Mi juillet-Début août
Kutscha <i>et al.</i> 1975	<i>Abies balsamea</i>	Maine (USA)	Fin avril	Mi mai	Mi septembre
Mellerowicz <i>et al.</i> 1992	<i>Abies balsamea</i>	Nouveaux-Brunswick (Canada)	avril-mai	n. d.	Septembre
Rossi <i>et al.</i> 2006a	<i>Larix decidua</i>	Partie est des Alpes Italiennes	<29 avril	≈20-mai	≈2-septembre
"	<i>Picea abies</i>	"	n. d.	≈27-mai	≈19-août
"	<i>Pinus cembra</i>	"	n. d.	≈14-mai	≈20-août
Sundberg <i>et al.</i> 1987	<i>Abies balsamea</i>	Nouveaux-Brunswick (Canada)	avril-mai	n. d.	Septembre

4.2 Xylogénèse et différenciation cellulaire pour caractériser le rythme et la dynamique de la croissance du xylème

4.2.1 Zone cambiale

L'étude de la xylogénèse et de la différenciation cellulaire des trachéides des tiges et des racines d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana* a démontré qu'il y avait des ressemblances et des différences dans la chronologie et le rythme de croissance entre les deux parties de la plante et les deux espèces. Ce phénomène a été rapporté par plusieurs auteurs chez d'autres espèces de plantes vasculaires (Ladefoged 1952; Lyr et Hoffmann 1967; Vaganov *et al.* 2006). Il a été démontré que le décompte du nombre de cellules dans la zone cambiale peut être un critère pour évaluer le début de l'activité cambiale et la formation du xylème. Chez les conifères, l'initiation de la production de trachéides dans le xylème au cours de la saison de végétation est accompagnée d'un changement du nombre de cellules dans la zone cambiale dont la dynamique est spécifique à chaque espèce

(Bannan 1955; Wilson *et al.* 1966; Imagawa et Ishida 1970; Gregory 1971; Kutscha *et al.* 1975; Larson 1994). D'après Kutscha *et al.* (1975), la zone cambiale de la tige d'*Abies balsamea* en période de dormance contient environ 7 à 8 cellules, tandis que cette même zone cambiale active peut contenir de 15 à 16 cellules. Riding et Little (1986), ont constaté que la zone cambiale de la tige d'*Abies balsamea* juvénile peut contenir de 2 à 7 cellules en période de dormance, mais ils n'ont cependant pas évalué le nombre de cellules lorsque le cambium vasculaire était actif. Selon la littérature, les caractéristiques de la zone cambiale en période active ou en dormance sont influencées par plusieurs facteurs dont l'espèce, l'âge des individus, la situation géographique (Daubenmire 1950; Gregory 1971; Larson 1994) ou encore par les conditions climatiques du milieu (Vaganov *et al.* 2006). D'après Bannan (1955), Gregory (1971) et Vaganov *et al.* (2006), le nombre de trachéides totales produites dans le xylème dépend aussi du nombre de cellules présentes dans la zone cambiale. De tels résultats permettent de comprendre pourquoi le nombre de trachéides totales dans le xylème des cernes d'individus qui vivent en forêt boréale (i. e. environ 43 trachéides dans les tiges d'*Abies balsamea*) serait moins élevé que celui d'individus qui vivent dans des endroits situés plus au sud (i. e. environ 120 trachéides dans les tiges d'*Abies balsamea* du Maine (USA) selon Kutscha *et al.* 1975). Le cambium vasculaire des tiges a produit plus de trachéides dans le xylème du sapin baumier que dans celui de l'épinette noire. Il est important de rappeler que la méthode utilisée pour compter le nombre de cellules dans la zone cambiale sous-estime le nombre réel de cellules. Lors de l'étirement, il est fréquent que les parois cellulaires de deux cellules dans la zone cambiale restent collées l'une à l'autre, ce qui comprime l'une des cellules et biaise le décompte

cellulaire, puisqu'il est impossible de la discerner. Cette situation survient généralement lorsque le cambium vasculaire est très actif et qu'il y a beaucoup de divisions cellulaires. Il faut toutefois mentionner que les méthodes d'analyses cellulaires utilisées pour évaluer le nombre de cellules dans la zone cambiale ne sont pas identiques entre les différentes études.

4.2.2 Élargissement radial

Bien que l'initiation de la production de trachéides en élargissement radial soit survenue en même temps entre les tiges et les racines chez le sapin baumier et l'épinette noire, le rythme et la dynamique de croissance se sont avérés différents entre les parties aériennes et souterraines. Le rythme de croissance des tiges et des racines au cours de la période de végétation peut être divergent car les conditions environnementales ne sont pas toujours similaires au sein des différentes parties (Lyr et Hoffmann 1967). Dans les deux parties, la courbe du nombre de trachéides en élargissement radiale a pris la forme d'une distribution normale, i. e. une courbe en forme de cloche, avec cependant un retard dans le temps en ce qui concerne les racines. La production de la majorité des trachéides du xylème des tiges survient plus tôt au cours de la saison de végétation (principalement au mois de juin et de juillet), tandis que celle des racines arrive plus tardivement (principalement au mois de juillet et d'août). À la mi-juillet, la largeur du cerne des tiges est donc pratiquement complétée après seulement 1 mois 1/2 à 2 mois de croissance. Cette forte production de trachéides dans le xylème des tiges au cours des premiers mois de la saison de croissance en forêt boréale, de la fin mai jusqu'à la mi-juillet avec une production optimale de cellules

en juin, a déjà été rapportée par plusieurs auteurs (Vaganov *et al.* 1994; Gindl *et al.* 2001; Deslauriers *et al.* 2003; Ko Heinrichs *et al.* 2007). Il est donc primordial que les conditions climatiques soient propices à la croissance au cours de cette courte période de temps, sans quoi, il risque d'y avoir peu de trachéides produites par le cambium vasculaire. Quant aux racines, la période où la division cellulaire est à son maximum est plutôt survenue au milieu de la saison de végétation. Ainsi, il semble que la formation des cernes des racines ne dépend pas essentiellement des conditions climatiques aériennes qui prévalent au début de la saison, mais dépend aussi de celles qui surviennent 2 à 3 mois suivant le début de la production de trachéides du xylème, quand les conditions du sol sont plus favorables à la croissance. Tout comme ce que rapporte la littérature, les systèmes racinaires du sapin baumier et de l'épinette noire ont effectué une croissance continue durant plusieurs mois, sans interruption, suivi d'un arrêt de croissance hivernal (Stevens 1931; Kienholz 1934; Lyr et Hoffman 1967). Toutefois, ces auteurs mentionnent qu'il peut y avoir quelques variations dans la croissance au cours de la saison de croissance. La croissance racinaire de certaines espèces végétales en forêt boréale serait différente de celle de régions plus au sud, avec des hivers plus doux, où l'on retrouve une croissance hivernale des racines ou encore un croissance ininterrompue tout au long de la saison végétative (Stevens 1931; Kienholz 1934; Lyr et Hoffmann 1967).

4.2.3 Formation des parois secondaires

La formation des parois secondaires (ou lignification) est la dernière phase de la xylogenèse qui permettra aux trachéides d'atteindre leur état final de maturité. Ce processus joue un rôle de structure important car il permet une plus grande rigidité et un meilleur support mécanique dans les tissus de la plante (Savidge 1996; Gindl et Grabner 2000; Gindl *et al.* 2000; Raven *et al.* 2003). La comparaison entre les tiges et les racines d'*Abies balsamea* et de *Picea mariana* a permis de noter des différences entre les parties aériennes et souterraines dans le début de la lignification, mais d'observer une similarité au sein des deux espèces. Dans les tiges, l'observation des premières trachéides du xylème en lignification est survenue au mois de juin quelques temps après l'apparition des premières trachéides en élargissement radial, tandis que celle des racines est survenue plus tardivement. Aucune différence n'a été notée entre les deux parties et entre les deux espèces en ce qui concerne la fin de la lignification. Cet arrêt de la lignification, correspondant à la dernière phase de la xylogenèse, s'est terminé en moyenne entre la fin du mois de septembre et le début du mois d'octobre. Toutefois, le début et la fin de l'apparition de trachéides en lignification ont été très variables dans les racines comparativement aux tiges lorsque chaque racine ou chaque arbre est pris individuellement. Dans les Alpes Italiennes, la fin de la xylogenèse de conifères survient à la fin septembre (Rossi *et al.* 2006a), tandis qu'en Slovénie, la fin de la xylogenèse d'*Abies alba* Mill., survient à la mi-novembre (Gricar *et al.* 2005).

Il est possible que l'observation de coupes cellulaires avec l'aide du microscope à lumière polarisée ne permet pas de déceler la fin de la lignification avec autant de précision

que le microscope à transmission électronique associée à la microspectrophotométrie U.V., qui permettent de mesurer l'absorption des rayons U.V. à l'intérieur des parois cellulaires, afin de quantifier leur teneur en lignine. Ces deux techniques, utilisées par Gindl *et al.* (2001) et Gricar *et al.* (2005), ont permis de conclure que le dépôt de lignine dans les dernières trachéides du bois final peut se poursuivre beaucoup plus longtemps, au cours de l'automne, que celui des polysaccharides qui composent la paroi secondaire des cellules. Selon les travaux de Nix et Villiers (1985), la formation des parois secondaires de *Pinus taeda* et *Pinus elliotti* de la Caroline du sud, peut même se poursuivre durant la période de la dormance hivernale.

La comparaison entre l'activité cambiale et la xylogénèse des tiges et des racines des deux espèces a pu mettre en évidence l'importance de l'interrelation et de l'interdépendance dans la croissance des différentes parties d'un arbre car il y a vraisemblablement une compétition pour l'utilisation des ressources essentielles au développement de ces divers tissus. Une balance dans la distribution de l'eau, des éléments minéraux et des carbohydrates entre les divers tissus permettrait un bon fonctionnement de leur activité et assurerait une croissance efficace chez l'arbre. Un retard dans le début de l'activité cambiale pourrait causer une diminution de l'apport en carbohydrates et engendrer des répercussions dans la différenciation cellulaire et la formation des parois secondaires.

4.3 La température de l'air lorsqu'il y a production de trachéides dans le xylème

Plusieurs publications se sont attardées à l'influence des facteurs environnementaux sur la formation des cernes de croissance (Fritts 1976; Schweingruber 1996; Vaganov *et al.* 2006). La plupart de ces ouvrages tentent d'investiguer quels sont les facteurs qui peuvent avoir un impact sur la chronologie (i. e. l'initiation, la durée et la cessation) ou encore sur la dynamique de l'activité cambiale et de la xylogenèse. Jusqu'à présent, il semble que la température soit le facteur le plus important pour initier la croissance en forêt boréale (Creber et Chaloner 1984; Iqbal 1990; Zabuga et Zabuga 1990; Vaganov *et al.* 1999, 2006). Un réchauffement localisé de certaines portions de tiges de conifères (Oribe et Kubo 1997; Oribe *et al.* 2001, 2003; Gricar *et al.* 2006, 2007) ou de feuillus (Begum *et al.* 2007) ont permis d'obtenir une réactivation plus hâtive du cambium vasculaire. Des études ont aussi démontré qu'une simple diminution de 0.5°C dans la température moyenne au cours des mois d'avril-mai peut causer un changement et retarder l'initiation de l'activité cambiale au printemps (Mikola 1962). D'après Körner (2003), la croissance en altitude serait essentiellement limitée par l'existence d'un seuil minimum de température entre 0 et 10°C, sous lequel le cambium vasculaire des différentes parties de l'arbre n'aurait pas la possibilité d'être actif et de produire des cellules. Plus récemment, Rossi *et al.* (2007a) ont déterminé qu'un seuil de température journalier moyen de l'air situé entre 5.6 et 8.5°C était nécessaire pour redémarrer la production des trachéides dans le xylème de conifères en haute altitude. Malgré le fait que le début de la production de trachéides dans le xylème ait été initié simultanément d'années en années dans les tiges et les racines des deux espèces, les seuils de température se sont avérés différents au cours des trois années

d'échantillonnages. Bien que la température moyenne de l'air au cours du printemps 2006 a été plus chaude que les deux années précédentes, l'initiation de la production de trachéides n'a pas été amorcée plus tôt. Une hausse de la température n'a donc pas engendré un début de croissance plus précoce chez les deux espèces de conifères. Aussi, la croissance a débuté en même temps dans les tiges et les racines, ce qui porte à croire que les mécanismes physiologiques qui régulent la croissance de ces deux parties sont interreliés et qu'il y a une influence réciproque. Toutefois, Rossi *et al.* (2007) suggèrent aussi que la température n'est probablement pas le seul facteur limitant pour la xylogénèse. Le changement de la durée du jour au cours de l'année (i. e. la photopériode), est un stimulus qui influe sur plusieurs paramètres biologiques du développement des plantes, entre autre sur la réactivation du cambium vasculaire (Wareing et Roberts 1956; Uggla *et al.* 2001; Rossi *et al.* 2006c; Vaganov *et al.* 2006; Ko Heinrichs *et al.* 2007). Des changements dans la photopériode, plus spécifiquement l'accroissement de la longueur des jours jusqu'au solstice d'été, entraîne une augmentation de l'intensité lumineuse perçue par les phytochromes régulant la synthèse des hormones qui iront stimuler le cambium vasculaire (Smith 2000) et aussi indirectement, une augmentation de la température cumulée. Aussi, les travaux de Rossi *et al.* (2006c), ont permis de constater que chez les principales espèces de conifères de l'Europe et de l'Amérique du nord, la période où le taux de divisions cellulaires est à son maximum ne correspond pas aux jours où les températures sont les plus chaudes, mais plutôt au solstice d'été. Notre étude suggère que la photopériode et la quantité de lumière perçue, associées à la température, jouent un rôle de premier ordre dans la production de trachéides du xylème en forêt boréale, et possiblement aussi dans sa terminaison. Toutefois,

il serait nécessaire de réaliser des expériences en environnement contrôlé pour tester un modèle d'activité cambiale. Dans un contexte de changement climatique, il devient nécessaire de prédire la réaction du cambium vasculaire face à une éventuelle augmentation des températures.

CHAPITRE V

CONCLUSION

Cette étude avait comme objectif principal de comparer l'activité cambiale et la xylogénèse des tiges et des racines du sapin baumier et de l'épinette noire en forêt boréale. Les résultats obtenus démontrent que la prise répétitive de micro carottes à des fins d'analyses cellulaires constitue une méthode efficace pour étudier la croissance intra annuelle et la formation du xylème des conifères. Pour la toute première fois, le début de la production de trachéides du xylème a pu être évalué dans les tiges et les racines de deux espèces de conifère qui poussent en forêt boréale, les études précédentes se limitant exclusivement au suivi des tiges. Contrairement à la littérature qui suggère un début de croissance plus précoce au niveau des racines comparativement aux tiges, les résultats obtenus mettent en évidence que la production de trachéides dans le xylème débute en même temps, à la fin du mois de mai, dans les parties aériennes et souterraines. Tout comme d'autres travaux antérieurs ont pu le constater, l'apparition de trachéides en élargissement radial ne correspond pas nécessairement au début de l'activité cambiale proprement dit car le nombre de cellules dans la zone cambiale est déjà en augmentation lors des premiers jours d'échantillonnages. Des processus physiologiques ont été amorcés avant même le début du mois de mai au sein du cambium vasculaire, ce qui suggère que notre prise de micro carottes commence trop tardivement. Dans les tiges des deux espèces,

la formation du cerne a principalement eu lieu au cours des 2 premier mois suivant le début de la croissance, soit jusqu'à la fin juillet, tandis que dans les racines, la formation d'une bonne partie du cerne s'est poursuivie jusqu'à la fin du mois d'août. La production de trachéides par le cambium vasculaire des racines s'est prolongée de plusieurs jours au cours du mois d'août comparativement à celle des tiges, chez qui l'entrée en dormance débute plus tôt. Par ailleurs, l'obtention de seuils de température, méthode établie par Rossi *et al.* (2007), constitue une première tentative afin d'évaluer l'importance de la température sur la reprise de la production de trachéides par le cambium vasculaire. Bien que les T_{moy} printannières ont été différentes au cours des trois années d'échantillonnages, le début de la production de trachéides dans le xylème a été similaire durant les trois années consécutives. Ce résultat suggère que la quantité de lumière et la photopériode auraient possiblement une influence sur la reprise de la croissance des méristèmes secondaires des différents tissus chez le sapin baumier et l'épinette noire.

Actuellement, de plus en plus d'études portant sur la croissance intra annuelle et la formation du xylème sont effectuées à l'échelle planétaire, et en particulier sur les espèces d'Europe et d'Amérique du nord (Rossi et Deslauriers 2007). Ce phénomène entraînera éventuellement un perfectionnement des moyens techniques en analyses cellulaires et par le fait même, des résultats plus justes et précis. De tels projets bénéficieront de sites de recherches permanents, pour effectuer un suivi à long terme. Ainsi, les banques de données ne se limiteront plus à deux ou trois années de suivis, mais à plusieurs années voire à des décennies de recherches. Ainsi, il y aura une meilleure compréhension des mécanismes de

croissance des arbres, plus particulièrement en ce qui attrait à l'influence des facteurs environnementaux sur l'activité cambiale et la xylogénèse.

CHAPITRE VI

RÉFÉRENCES

- Abe, H., Funada, R., Ohtani, J., et Kukazawa, K. 1997. Changes in the arrangement of cellulose microfibrils associated with the cessation of cell expansion in tracheids. *Trees-Struct Funct.* **11**: 328-332.
- Alfieri, F. J., et Evert, R. F. 1973. Structure and seasonal development of the secondary phloem in the pinaceae. *Bot Gaz.* **134(1)**: 17-25.
- Alteyrac, J., Cloutier, A., et Zhang, S. Y. 2006. Characterization of juvenile wood to mature wood transition age in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) at different stand densities and sampling heights. *Wood Sci Technol.* **40(2)**: 124-138.
- Antonova, G.F., et Shebeko, V.V. 1981. Applying cresyl violet in studying wood formation. *Khim. Dev.* **4**: 102-105. [In Russian].
- Antonova, G. F., et Stasova, V. V. 1993. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems. *Trees-Struct Funct.* **7**: 214-219.
- Antonova, G. F., et Stasova, V. V. 1997. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems. *Trees-Struct Funct.* **11**: 462-468.
- Antonova, G. F., Cherkashin, V. P., Stasova, V. V., et Varaksina, T. N. 1995. Daily dynamics in xylem cell radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Trees-Struct Funct.* **10**: 24-30.
- Bannan, M. W. 1955. The vascular cambium and radial growth in *Thuja occidentalis* L. *Can J Bot.* **33**: 113-138.
- Bäucker, E., Bues, C. T., et Vogel, M. 1998. Radial growth dynamics of spruce (*Picea abies*) measured by micro-cores. *IAWA J.* **19(3)**: 301-309.

- Begum, S., Nakaba, S., Oribe, Y., Kubo, T., et Funada, R. 2007. Induction of cambial reactivation by localized heating in a deciduous hardwood hybrid poplar (*Populus sieboldii* × *P grandidentata*). *Ann Bot.* **100**: 439-447.
- Bourbouloux, A., et Bonnemain J.-L. 1974. Transport, distribution et métabolisme de l'auxine dans la racine de *Vicia faba* L. après application de [¹⁴C]AIA ou de [³H]AIA sur le bourgeon. *Planta.* **119(3)**: 169-182.
- Brändström, J. 2001. Micro-and ultrastructural aspects of Norway spruce tracheids : A review. *IAWA J.* **22(4)**: 333-353.
- Briffa, K. R., Osborn, T. J., Schweingruber, F. H., Jones, P. D., Shiyatov, S. G., et Vaganov, E. A. 1998. Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes. *Nature.* **391**: 678-682.
- Briffa, K. R., Osborn, T. J., Schweingruber, F. H., Jones, P. D., Shiyatov, S. G., et Vaganov, E. A. 2002. Tree-ring width and density data around the northern hemisphere: Part 1, local and regional climate signals. *The Holocene.* **12(6)**: 737-757.
- Brown, C. L., et Wodzicki, T. J. 1969. A simple technique for investigating cambial activity and the differentiation of cambial derivatives. *Forest Sci.* **15(1)**: 27-29.
- Camarero, J. J., Guerrero-Campo, J., et Gutierrez, E. 1998. Tree-ring growth and structure of *Pinus uncinata* and *Pinus sylvestris* in the Central Spanish Pyrenees. *Arct Alp Res.* **30(1)**: 1-10.
- Catesson, A. M. 1994. Cambial ultrastructure and biochemistry - changes in relation to vascular tissue differentiation and the seasonal cycle. *Int J Plant Sci.* **155(3)**: 251-261.
- Chaffey, N. 2002a. Why is there so little research into the cell biology of the secondary vascular system of trees? *New phytol.* **153(2)**: 213-223.
- Chaffey, N. 2002b. Wood microscopical techniques. In: *Wood Formation in tree* ed. N. Chaffey: 17-37. Taylor & Francis Group, Singapore. 364 pp.
- Creber, G. T., et Chaloner, W. G. 1984. Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *Bot Rev.* **50(4)**: 357-448.

- Cusset, G. 1991. Les modèles sigmoïdes en biologie végétale. *Acta Biotheor.* **39**: 197-205.
- Cutler, D. F., Rudall, P. J., Gasson, P. E., et Gale, R. M. 1987. Root identification manual of trees and shrubs. Chapman and Hall. London. 245 pp.
- Daubenmire, R. F. 1950. A comparison or season of cambial growth in different geographic races of *Pinus ponderosa*. *Bot Gaz.* **112(2)**: 182-188.
- Denne, M. P. 1972. A comparaison of root-wood and shoot-wood development in conifer seedlings. *Ann Bot.* **36**: 579-587.
- Deslauriers, A., et Morin, H. 2005. Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables. *Trees-Struct Func.* **19(4)**: 402-408.
- Deslauriers, A., Morin, H., et Bégin, Y. 2003. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada). *Can J Forest Res.* **33(2)**: 190-200.
- Dufour, B., et Morin H. 2007. Focusing modelling on the tracheid development period – An alternative method for treatment of xylogenesis intra-annual data. *Dendrochronologia.* **25(2)**: 125-133.
- Fahn, A., et Werker, E. 1990. Seasonal cambial activity. In *The vascular cambium*. Edited by M. Iqbal. John Wiley and Sons Ltd., New-York, 139-154 pp.
- Farrar, J. J., et Evert, R. F. 1997. Seasonal changes in the ultrastructure of the vascular cambium of *Robinia pseudoacacia*. *Trees-Struct Func.* **11(4)**: 191-202.
- Fayle, D. C. F. 1968. Radial growth in tree roots-Distribution, timing, anatomy. University of Toronto (Canada). Technical Report. **9**: 183 p.
- Fitter, A. H., Strickland, T. R., Harvey, M. L., et Wilson, G. W. 1991. Architectural analysis of plant-root systems. 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytol.* **118(3)**: 375-382.

- Ford, E. D., Robards, A. W., et Piney, M. D. 1978. Influence of environmental-factors on cell production and differentiation in the early wood of *Picea sitchensis* Ann Bot. **42**: 683-692.
- Forster, T., Schweingruber, F. H., et Denneler, B. 2000. Increment puncher: A tool for extracting small cores of wood and bark from living trees. IAWA J. **21(2)**: 169-180.
- Frankenstein, C., Eckstein, D., et Schmitt, U. 2005. The onset of cambium activity-A matter of agreement ? Dendrochronologia. **23**: 57-62.
- Fritts, H. C. 1976. Tree-rings and climate. Academic. London. 576 ppp.
- Funada, R., Kubo, T., Sugiyama, T., et Fushitani, M. 2002. Changes in levels of endogenous plant hormones in cambial regions of stems of *Larix kaempferi* at the onset of cambial activity in springtime. J Wood Sci. **48(1)**: 75-80.
- Gagnon, R. 1989. Maintien après feu de limites abruptes entre des peuplements d'épinettes noires (*Picea mariana*) et des formations de feuillus intolérants (*Populus tremuloides* et *Betula papyrifera*) dans la région du Saguenay-Lac Saint-Jean (Québec). Le Naturaliste Canadien (Rev. Écol. Syst.). **116**: 117-124.
- Gagnon, R. et Morin, H. 2001. Les forêts d'épinette noire du Québec : dynamique, perturbations et biodiversité. Le Naturaliste Canadien. **125**: 26-35.
- Ganatsas, P., et Spanos I. 2005. Root system asymmetry of Mediterranean Pines. Plant Soil. **278(1-2)**: 75-83.
- Gindl, W., et Grabner, M. 2000. Characteristics of spruce (*Picea abie* (L.) Karsts) latewood formed under abnormally low temperatures. Holzforschung. **54(1)**: 9-11.
- Gindl, W., Grabner, M., et Wimmer, R. 2000. The influence of temperature on latewood lignin content in treeline Norway spruce compared with maximum density and ring width. Trees-Struct Func. **14(7)**: 409-414.
- Gindl, W., Grabner, M., et Wimmer, R. 2001. Effects of altitude on tracheid differentiation and lignification of Norway spruce. Can J Bot. **79**: 815-821.
- Gregory, R. A. 1971. Cambial activity in Alaskan white spruce. Am J Bot. **58(2)**: 160-171.

- Gricar, J., Cufar, K., Oven, P., et Schmitt, U. 2005. Differentiation of terminal latewood tracheids in silver fir during autumn. *Ann Bot.* **95(6)**: 959-965.
- Gricar, J., Zupancic, M., Cufar, K., Koch, G., Schmitt, U., et Oven, P. 2006. Effect of local heating and cooling on cambial activity and cell differentiation in the stem of Norway spruce (*Picea abies*). *Ann Bot.* **97(6)**: 943-951.
- Gricar, J., Zupancic, M., Cufar, K., et Oven, P. 2007. Regular cambial activity and xylem and phloem formation in locally heated and cooled stem portions of Norway spruce. *Wood Sci Technol.* **41(6)**: 463-475.
- Henhapel, G. 1965. Über die Stärkenänderungen der peripheren Stammzone von Waldbäumen im Jahresablauf. PhD thesis. University of Freiburg. Freiburg. 132 pp.
- Imagawa, H., et Ishida, S. 1970. (Study on the wood formation in trees Report 1. Seasonal development of the xylem ring on Japanese larch stem, *Larix leptolepis* Gordon). *Res Bull Coll Exp For Hokkaido Univ.* **27**: 373-394.
- Iqbal, M. (ed). 1990. The vascular cambium. Wiley, New York. 246 pp.
- Iqbal, M. 1994. Structural and operational specializations of the vascular cambium of seed plants. In: M. Iqbal (ed.), *Growth patterns in vascular plants*: 211-271. Discorides Press, Portland, Oregon (USA).
- Kienholz, R. 1934. Leader, needle, cambial, and root growth of certain conifers and their interrelations. *Bot Gaz.* **96**: 73-92.
- Kitin, P., Funada, R., Sano, Y., Beeckman, H., et Ohtani, J. 1999. Variations in the lengths of fusiform cambial cells and vessel elements in *Kalopanax pictus*. *Ann Bot.* **84(5)**: 621-632.
- Kitin, P., Funada, R., Sano, Y., et Ohtani, J. 2000. Analysis by confocal microscopy of the structure of cambium in the hardwood *Kalopanax pictus*. *Ann Bot.* **86(6)**: 1109-1117.
- Knudson, L. 1913. Observations on the inception, season, and duration of cambium development in the American larch [*Larix laricina* (Du Roi) Koch.]. *Bulletin of the Torrey Botanical Club.* **40(6)**: 271-293.
- Ko Heinrichs, D., Tardif, J., et Bergeron, Y. 2007. Xylem production in six tree species growing on an island in the boreal forest region of western Quebec, Canada. *Can J Bot.* **85**: 518-525.

- Körner, C. 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*, 2nd edn. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Kozłowski, T. T., et Pallardy S. G. 1997. *Growth control in woody plants*. Academic, San Diego. 641 pp.
- Kramer, P. D., et Kozłowski, T. T. 1983. *The physiology of trees* (in Russian, translation from English). Lesnaya Promishlennost. Moscou. 464 pp.
- Krause, C. et Eckstein, D. 1993. Dendrochronology of roots. *Dendrochronologia*. **11**: 9-23.
- Krause, C., et Morin, H. 1998-1999. Root growth and absent rings in mature black spruce and balsam fir, Quebec, Canada. *Dendrochronologia*. **16-17**: 21-35.
- Kutscha, N. P., Hyland, F., et Schwarzmann, J. M. 1975. Certain seasonal changes in Balsam fir cambium and its derivatives. *Wood Sci Technol*. **9(3)**: 175-188.
- Lachaud, S. 1989. Participation of auxin and abscisic acid in the regulation of seasonal variations in cambial activity and xylogenesis. *Trees-Struct Funct*. **3(3)**: 125-137.
- Ladefoged, K. 1952. The periodicity of wood formation. *Det Kongel Danske Vidensk Selsk Skrift Dan Biol*. **7**: 1-98.
- Larson, P. R. 1994. *The vascular cambium development and structure*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg Germany Springer Series Wood Science. Germany. 725 pp.
- León-Gómez, C., et Monroy-Ata, A. 2005. Seasonality in cambial activity of four lianas from a Mexican lowland tropical rainforest. *IAWA J*. **26(1)**: 111-120.
- Lyr, H., et Hoffmann, G. 1967. Growth rates and growth periodicity of tree roots (International Review). *Forestry Research*. **2**: 181-236.
- Mahmood, A. 1971. Number of initial-cell divisions as a measure of activity in the yearly cambial growth pattern in Pinus. *Pak J For*. **21**: 27-42.
- Mäkinen, H., Nöjd, P., et Saranpää, P. 2003. Seasonal changes in stem radius and production of new tracheids in Norway spruce. *Tree Physiol*. **23(14)**: 959-968.

- Marcati, C. R., Angyalossy, V., et Evert, R. F. 2006. Seasonal variation in wood formation of *Cedrela fissilis* (Meliaceae). *IAWA J.* **27(2)**: 199-211.
- Marion, L., Gricar, J., et Oven, P. 2007. Wood formation in urban Norway maple trees studied by the micro-coring method. *Dendrochronologia.* **25(1)**: 97-102.
- Mellerowicz, E. J., Coleman, W. K., Riding, R. T., et Little, C. H. A. 1992. Periodicity of cambial activity in *Abies balsamea*. I. Effects of temperature and photoperiod on cambial dormancy and frost hardiness. *Physiol Plantarum.* **85(3)**: 515-525.
- Mikola, P. U. 1962. Temperature and tree growth near the northern timberline. In: Kozlowski T. T. (ed) *Tree growth*. Ronald, New York. 265-287 pp.
- Montgomery, D. C. 1991. *Design and analysis of experiments*. Third Edition. John Wiley & Sons Inc. New York. 668pp.
- Necesy, V. 1969. The effect of light deficiency on the formation of secondary xylem. *Wood Sci Technol.* **3(2)**: 100-108.
- Nix, L. E., et Villiers, K. 1985. Tracheid differentiation in southern pines during the dormant season. *Wood Fibre Sci.* **17(3)**: 397-403.
- Oribe, Y., et Kubo, T. 1997. Effect of heat on cambial reactivation during winter dormancy in evergreen and deciduous conifers. *Tree Physiol.* **17(2)**: 81-87.
- Oribe, Y., Funada, R., Shibagaki, M., et Kubo, T. 2001. Cambial reactivation in locally heated stems of the evergreen conifer *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters. *Planta.* **212(5-6)**: 684-691.
- Oribe, Y., Funada, R., et Kubo, T. 2003. Relationships between cambial activity, cell differentiation and localization of starch in storage tissues around the cambium in locally heated stems of *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters. *Trees-Struct Funct.* **17(3)** : 185-192.
- Palhares, D., De Paula, J. E., Rodrigues Pereira, L. A., et dos Santos Silveira, C. E. 2007. Comparative wood anatomy of stem, root and xylopodium of *Brosimum gaudichaudii* (Moraceae). *IAWA J.* **28(1)**: 83-94.

- Palme, K., et Gälweiler L. 1999. PIN – pointing the molecular basis of auxin transport. *Curr Opin Plant Biol.* **2(5)**: 375-381.
- Panshin, A. J., et de Zeeuw, C. 1970. Textbook of wood technology. Library of Congress, Volume 1, McGraw-Hill, New York, 705 pp.
- Patel, R. N. 1965. A comparison of anatomy of secondary xylem in roots and stems. *Holzforschung.* **19(3)**: 72-79.
- Plomion, C., Leprovost, G., et Strokes, A. 2001. Update on wood formation in trees. *Plant Physiol.* **127(4)**: 1513-1523.
- Quinn, G. P., et Keough, M. J. 2002. Experimental design and data analysis for biologist. Syndicate of the university of Cambridge. Cambridge. United Kingdom. 537 pp.
- Rao, K. S., et Rajput, K. S. 2001a. Xylem structure and annual rhythm of development in the twigs of *Acacia nilotica* (L.) Del. growing in different forest of Gujarat State (India). *Phyton* **41(1)**: 1-12.
- Rao, K. S., et Rajput, K. S. 2001b. Relationship between seasonal cambial activity, development of xylem and phenology in *Azadirachta indica* growing in different forest of Gujarat State. *Ann For Sci.* **58(6)**: 691-698.
- Raven, P. H., Evert, R. F., et Eichhorn, S. E. 2003. Biology of plants. W. H. Freeman and company Worth publishers. 6th edition. New-York. USA. 944 pp.
- Rensing, K. H., et Samuels, A. L. 2004. Cellular changes associated with rest and quiescence in winter-dormant vascular cambium of *Pinus contorta*. *Trees-Struct Funct.* **18(4)**: 373-380.
- Riding, R. T., et Little, C. H. A. 1984. Anatomy and histochemistry of *Abies balsamea* cambial zone cells during the onset and breaking of dormancy. *Can J Bot.* **62(12)**: 2570-2579.
- Riding, R. T., et Little, C. H. A. 1986. Histochemistry of the dormant vascular cambium of *Abies balsamea* - changes associated with tree age and crown position. *Can J Bot.* **64(9)**: 2082-2087.

- Rossi, S., et Deslauriers, A. 2007. Intra-annual time scales in tree rings (editorial). *Dendrochronologia*. **25(1)**: 75-77.
- Rossi, S., Deslauriers, A., et Morin, H. 2003. Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development. *Dendrochronologia*. **21(1)**: 33-39.
- Rossi, S., Deslauriers, A., et Anfodillo, T. 2006a. Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: An example at the alpine timberline. *IAWA J.* **27(4)**: 383-394.
- Rossi, S., Anfodillo, T., et Menardi, R. 2006b. Trephor: A new tool for sampling microcores from tree stems. *IAWA J.* **27(1)**: 89-97.
- Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., Morin, H., Saracino, A., Motta, R., et Borghetti, M. 2006c. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New phytol.* **170(2)**: 301-310.
- Rossi, S., Deslauriers, A., et Anfodillo, T. 2007. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia*. **152(1)**: 1-12.
- Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., et Carrer, M. 2008. Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. *New Phytol.* **177(1)**: 199-208.
- Rouleau, R. et al. 1990. Petite flore forestière du Québec. 2^e éd. Rev. et augm. Les Publications du Québec. Québec. 249 pp.
- Sanio, K. 1873. Anatomie der gemeinen kiefer (*Pinus sylvestris* L.). *Jahrb Wiss Bot.* **9**: 50-126.
- SAS Institute Inc. 1999-2000. SAS OnlineDoc®, Version 8, Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Savidge, R. A. 1994. The tracheid-differentiation factor of conifer needles. *Int J Plant Sci.* **155(3)**: 272-290.
- Savidge, R. A. 1996. Xylogenesis, genetic and environmental regulation, a review. *IAWA J.* **17(3)**: 269-310.

- Savidge, R. A. 2000. Intrinsic regulation of cambial growth. *J Plant Growth Regul.* **20(1)**: 52-77.
- Savidge, R. A., et Förster, H. 1998. Seasonal activity of uridine 5'-diphosphoglucose: coniferyl alcohol glucosyltransferase in relation to cambial growth and dormancy in conifers. *Can J Bot.* **76(3)**: 486-493.
- Savidge, R. A., et Wareing, P. F. 1981. A tracheid-differentiation factor from pine needles. *Planta.* **153(3)**: 395-404.
- Savidge, R. A., et Wareing, P. F. 1984. Seasonal cambial activity and xylem development in *Pinus contorta* in relation to endogenous indol-3-yl-acetic and (S)-abscisic acid levels. *Can J Forest Res.* **14**: 676-682.
- Schmitt, U., Jalkanen, R., et Eckstein, D. 2004. Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. in the northern boreal forest in Finland. *Silva Fenn.* **38(2)**: 167-178.
- Schweingruber, F. H. 1996. Tree rings and environment dendroecology. Birmensdorf, Swiss Federal Institute for forest, Snow and Landscape Research. Berne, Stuttgart, Vienne. Haupt. 609 pp.
- Shaw, R. G., et Mitchell-Olds, T. 1993. ANOVA for unbalanced data - an overview. *Ecology.* **74(6)**: 1638-1645.
- Skene, D. S. 1969. The period of time taken by cambial derivatives to grow and differentiate into tracheids in *Pinus radiata* D. Don. *Ann Bot.* **33**: 253-262.
- Smith, H. 2000. Phytochromes and lightsignal perception by plants – an emerging synthesis. *Nature.* **407**: 585-591.
- Soh, W. Y., Hong, S. S., et Cho, D. Y. 1988. The ontogeny of the vascular cambium in *Ginkgo biloba* roots. *Bot Mag Tokyo.* **101**: 39-53.
- Stevens, C. L. 1931. Root growth of white pine (*Pinus strobus* L.). Yale Univ. School For. Bull. 32 pp.
- Sundberg, B., Little, C. H. A., Riding, R. T., et Sandberg, G. 1987. Levels of endogenous indole-3-acetic acid in the vascular cambium region of *Abies balsamea* trees during the activity - rest - quiescence transition. *Physiol Plantarum.* **71(2)**: 163-170.

- Troeng, E., et Linden, S. 1982. Gas exchange in a 20 years old stand of Scots pine. *Physiol Plantarum*. **54**: 7-23.
- Turcotte, A. 2007. Analyse intra-annuelle des fluctuations radiales des tiges et des racines adventives de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP). Chicoutimi, UQAC, Mémoire de maîtrise.
- Uggla, C., Magel, E., Moritz, T., et Sundberg, B. 2001. Function and dynamics of auxin and carbohydrate during earlywood/latewood transition in Scots pine. *Plant Physiol*. **125(4)**: 2029-2039.
- Vaganov, E. A., Vysotskaya, L.G., et Shashkin, A.V. 1994. Seasonal growth and structure of annual rings of larch at the northern forest limit. *Lesovedenie*. **5**: 3-12.
- Vaganov, E. A., Hugues, M. K., Kirdyanov, A. V., Schweingruber, F. H., et Silkin, P. P. 1999. Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia. *Nature*. **400**: 149-151.
- Vaganov, E. A., Hughes, M. K., et Shashkin, A. V. 2006. Growth dynamics of conifer tree rings: image of past and future environments. Springer-Verlag Berlin Heidelberg Germany Springer Series Ecological Studies. Germany. 354 pp.
- Venugopal, N., et Liangkuwang, M. G. 2007. Cambial activity and annual rhythm of xylem production of elephant apple tree (*Dillenia indica* Linn.) in relation to phenology and climatic factor growing in sub-tropical wet forest of northeast India. *Trees-Struct Funct*. **21(1)**: 101-110.
- Vysotskaya, L. G., et Vaganov, E. A. 1989. Components of the variability of radial size in tree ring conifers. *IAWA J*. **10**: 417-428.
- Waisel, Y., et Fahn, A. 1965. The effects of environment on wood formation and cambial activity in *Robinia pseudacacia* L. *New Phytol*. **64(3)**: 436-442.
- Wareing, P. F., et Roberts, D. L. 1956. Photoperiodic control of cambial activity in *Robinia pseudacacia* L. *New Phytol*. **55**: 356-366.
- Whitmore, F. W., et Zahner, R. 1966. Development of the xylem rings in stems of young red pine trees. *Forest Sci*. **12(2)**: 198-210.

- Wilson, B. F., Wodzicki, T. J., et Zahner, R. 1966. Differentiation of cambial derivatives - Proposed terminology. *Forest Sci.* **12(4)**: 438-440.
- Wodzicki, T. J. 1971. Mechanism of xylem differentiation in *Pinus sylvestris* L. *J Exp Bot.* **22(72)**: 670-687.
- Wodzicki, T. J. 2001. Natural factors affecting wood structure. *Wood Sci Technol.* **35(1-2)**: 5-26.
- Wodzicki, T. J., et Zajaczkowski, S. 1983. Variation of seasonal cambial activity and xylem differentiation in a selected population of *Pinus sylvestris* L. *Folia Forestalia Polonica, Series A.* **25**: 5-23.
- Zabuga, V. F., et Zabuga, G. A. 1990. Dynamics of morphometric indices of the annual ring of Scotch pine in the forest-steppe of the Western Lake Baikal region. *Lesovedenie.* **2**: 46-53.
- Zimmermann, M. H., et Brown, C. L. 1971. *Trees: structure and function.* Springer, Berlin Heidelberg New-York. 336 pp.