

**COMPRÉHENSION ET RECHERCHE DE SOLUTIONS AU PROBLÈME DU
GAUCHISSEMENT DE LA TIGE DE L'ÉPINETTE NOIRE:
RAPPORT FINAL.**

Réalisé dans le cadre du
Projet RDC-661-067/86
Programme Recherche et Développement coopérative (RDC)
Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie.

Soumis par:
Daniel Lord, Ph.D.
Département des Sciences Fondamentales et
Groupe de Recherche en Productivité Végétale
Université du Québec à Chicoutimi
Chicoutimi (Québec) G7H 2B1.

En collaboration avec nos partenaires industriels:
Coopérative forestière de Ferland-Boilleau
Coopérative forestière de Girardville.

Soumis à: Mme Sue Geffken-Graham, agente de programmes
programme de partenariats de recherche
Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie.

Dr. Charles-Gilles Langlois, ing. for.
agent de liaison du projet
Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec.

M. Alain King, directeur général
Coopérative forestière de Ferland-Boilleau.

M. Jacques Verrier, directeur général
Coopérative forestière de Girardville.

M. Fernand Miron, directeur général
Serres coopératives de Guyenne

Équipe UQAC: M. Jacques Allaire
Mme Linda Bouchard
Mme Hélène Brousseau
M. Daniel Gagnon
M. Daniel Lord
M. Manuel Lamontagne
M. Sylvain Morissette
M. Denis Walsh

Équipe COOP: M. Jean-Marc Lavoie
M. Camil Maltais
Mme Line Martin
Mme Nancy Tanguay

Novembre 1991

TABLE DES MATIÈRES

1.	RAPPEL.....	1
1.1	Objectif général du projet.....	1
1.2	Résumé des résultats obtenus pour la période 1987-89.	1
2.	RÉSUMÉ DES RÉSULTATS DE RECHERCHE 1989-91.....	2
2.1	Plan d'action 1989-91.....	2
2.2	Résumé des résultats obtenus.....	2
2.2.1	Caractérisation précise du gauchissement.....	2
2.2.2	Retarder la croissance en hauteur de la tige pour réduire l'importance du gauchissement.	3
2.2.3	Interaction gauchissement-éthylène.....	4
3.	SUIVI À ENTREPRENDRE.....	5
4.	RELATION UNIVERSITÉ-INDUSTRIE DANS LE CADRE DE CE PROJET.....	7
5.	ÉTAT DES DÉPENSES.....	8
6.	RAPPORT DÉTAILLÉ DE CHACUNE DES PARTIES.....	10
6.1	CARACTÉRISATION PRÉCISE DU GAUCHISSEMENT.....	10
6.1.1	Objectif visé.....	10
6.1.2	Résumé de la méthodologie.....	10
6.1.3	Résultats.....	11
6.1.4	Discussion.....	21
6.1.5	Conclusions.....	22
6.2	RÉTARDER LA CROISSANCE EN HAUTEUR DE LA TIGE POUR RÉDUIRE L'IMPORTANCE DU GAUCHISSEMENT.....	24
6.2.1	Objectif visé.....	24
6.2.2	Résumé de la méthodologie.....	24
6.2.3	Résultats et discussion.....	25
6.2.4	Conclusions.....	42
6.3	INTERACTION GAUCHISSEMENT-ÉTHYLÈNE.....	43
6.3.1	Objectif visé.....	43
6.3.2	Matériel et méthodes.....	48
6.3.2.1	Conditions de culture avant traitement.....	48
6.3.2.2	Traitements.....	49
6.3.2.3	Conditions de culture au cours des traitements.....	52
6.3.2.4	Mesure de la production d'éthylène.....	54
6.3.2.5	Détermination de l'ACC et du MACC.....	55
6.3.2.6	Histologie.....	56
6.3.2.7	Mesure du gauchissement.....	56
6.3.2.8	Traitements des donnés.....	56
6.3.3	Résultats.....	57
6.3.3.1	Vigueur et changements morphologiques.....	57
6.3.3.2	Croissance des semis et répartition de la biomasse.....	61
6.3.3.3	Mesures de l'éthylène, de l'ACC et du MACC.....	64
6.3.3.4	Le taux de gauchissement.....	64
6.3.3.5	Histologie de l'épinette noire.....	67
6.3.3.6	Histologie du pin gris.....	75
6.3.4	Discussion.....	82
6.3.5	Conclusions.....	86
7.	BIBLIOGRAPHIE.....	88

1. RAPPEL.

Le projet sur le gauchissement de la tige de l'épinette noire a débuté en janvier 1987 suite à l'octroi d'une subvention de 100 000\$ par année pendant deux ans par le CRSNG, programme Recherche et Développement Coopératives (RDC) et d'une participation directe annuelle de 10 000\$ et 5 000\$ des coopératives forestières de Ferland-Boilleau et de Girardville, respectivement. Il a été renouvelé pour deux autres années en juillet 1989, la participation directe des compagnies impliquées demeurant tout aussi élevée qu'auparavant. Le présent rapport résume l'état d'avancement du projet durant la deuxième phase du projet.

1.1 Objectif général du projet.

L'objectif général du projet est de parfaire nos connaissances sur le problème du gauchissement de la tige de l'épinette noire et d'évaluer certaines solutions qui, dans l'état actuel de nos connaissances, apparaissent envisageables.

Rappelons que le gauchissement est un défaut de croissance qui consiste en une verse de la tige de l'épinette noire lorsque le semis est en phase de croissance exponentielle en hauteur. La résultante est un ensemble de semis de moindre qualité et un pourcentage de semis déclassés plus élevé, donc des pertes monétaires pour le producteur et des pertes de semis pour l'opération reboisement.

L'atteinte de cet objectif signifie pour l'industrie: 1) une meilleure compréhension d'un phénomène biologique qui a des incidences économiques importantes sur la rentabilité de leurs investissements, 2) la définition d'une solution au moins partielle, sinon complète, pour contrôler ce phénomène et ainsi produire un ensemble de semis de meilleure qualité, et 3) une compétitivité accrue par une réduction substantielle des coûts de production.

1.2 Résumé des résultats obtenus pour la période 1987-89.

Les expériences réalisées lors des deux premières années du projet en 1987 et 1988 visaient l'exploration des trois avenues suivantes: le gauchissement de la tige de l'épinette noire est causé par 1) un hypocotyle trop fluet, 2) une allocation du carbone centrée vers la croissance en hauteur de la tige, et 3) un environnement exempt de chocs environnementaux (vent). Les conclusions retenues en 1989 lors de la soumission du rapport final pour cette phase du projet (Lord 1989) disaient que la plus grande partie du problème du gauchissement n'est pas causée par un hypocotyle trop fluet chez les jeunes semis d'épinette noire. De plus, nous disions alors que les expériences reliées à l'avenue des chocs mécaniques ne donnaient pas de résultats suffisamment probants pour croire que la solution au gauchissement y résidait. Même que les résultats obtenus n'allaient pas dans le sens indiqué par la littérature, bien au contraire. Les divers traitements de chocs mécaniques utilisés avaient généralement accentué le problème du gauchissement de la tige de l'épinette noire. Il restait donc la seconde avenue. Les deux premières années ont privilégié l'approche "régie de culture". Sous les conditions retrouvées dans les serres de l'UQAC, l'utilisation simultanée d'intensités lumineuses plus élevées et de températures nocturnes de l'air plus basses que ce qui est généralement utilisé dans les serres commerciales a toujours réduit significativement le taux de gauchissement de la tige de l'épinette noire, tout en augmentant la vitesse de croissance en hauteur et en biomasse sèche des semis et en réduisant le rapport H/D. L'effet est surtout causé par l'ajout d'énergie lumineuse supplémentaire. L'ajout de CO₂ (1 000 ppm) a eu l'effet inverse, même en présence de plus de 4 000 lux d'éclairage artificiel. Ce dernier résultat allait à l'encontre

de notre hypothèse de départ qui spécifiait que tout traitement améliorant la quantité de carbone fixée par les semis devrait réduire le taux de gauchissement suite à une meilleure réponse à la demande en produits carbonés pour la constitution et la lignification des parois cellulaires des cellules vasculaires de la tige. Pourtant, l'ajout de CO₂ avait augmenté la quantité nette de carbone fixé par les semis, tel qu'indiqué dans cette expérience par l'augmentation de la biomasse sèche des semis en récipients soumis à de plus fortes concentrations en CO₂. L'analyse de la littérature et l'analyse globale des diverses expériences effectuées jusqu'ici nous ont donc conduit à raffiner cette hypothèse de départ et à déboucher sur le projet de deux ans présenté en 1989.

2. RÉSUMÉ DES RÉSULTATS DE RECHERCHE 1989-91.

2.1 Plan d'action 1989-91.

Le renouvellement du projet en juillet 1989 s'est fait sur la base de l'accomplissement de trois parties distinctes au cours des années 1989 à 1991:

Partie I: Caractérisation précise du gauchissement.

Partie II: Retarder la croissance en hauteur de la tige pour réduire l'importance du gauchissement.

Partie III: Interaction gauchissement-éthylène.

2.2 Résumé des résultats obtenus.

2.2.1 Caractérisation précise du gauchissement.

L'objectif de cette partie était de poursuivre notre travail de caractérisation du gauchissement de la tige de l'épinette noire entrepris en 1987. Il s'agissait en fait d'analyser plus en profondeur les résultats obtenus précédemment et de les confirmer par d'autres expériences. Différentes banques de données ont donc été créées en suivant individuellement et régulièrement un certain nombre de semis, puis nous avons analysé les différents mouvements caractérisant chacun d'eux. Les résultats présentés ici font suite au déroulement de quatre expériences différentes réalisées entre 1987 et 1990.

Un semis va gauchir suite à une sommation de mouvements majoritairement de faible amplitude. Cependant, les mouvements de détérioration ont une moyenne d'amplitude de 5° plus élevée que les mouvements de correction. Ceci signifie que les plus grands mouvements retrouvés dans une journée contribuent surtout à accentuer l'inclinaison du semis. Plus l'angle de gauchissement du semis est élevé, plus le risque que ce semis présente un défaut important en fin de production augmente. Le point de faiblesse de la tige est réparti sur une certaine longueur de la tige, les défauts de plus grande amplitude se retrouvant beaucoup plus dans la partie supérieure du semis. À long terme, les semis gauchis vont croître moins rapidement que les semis non-gauchis, la différence s'accroissant avec l'importance de la courbure.

Les semis montrent une nette tendance à courber du côté de la source lumineuse dominante. Ceci laisse croire qu'une réaction phototropique pourrait être l'élément déclencheur du mouvement de la tige de l'épinette noire, une sommation de mouvements pouvant conduire

les semis à gauchir et à montrer un défaut permanent à la tige. Cette influence du phototropisme devra être confirmée par d'autres expériences. Précisons cependant que nous avons réussi à faire gauchir volontairement plus de 70% des semis d'une production d'été d'épinette noire, alors que le taux est de 5% et moins en situation normale, en intensifiant l'aspect directionnel de la lumière naturelle et en arrosant abondamment les semis. Ceci vient confirmer le fait que la réponse phototropique des semis a un rôle à jouer, mais aussi que la teneur en eau du substrat et la charge imposée par les gouttelettes d'eau se déposant sur les semis après arrosage interfèrent avec le phototropisme dans la réponse des semis au gauchissement. Le géotropisme et l'autotropisme doivent aussi être considérés pour fournir une image globale du phénomène de gauchissement de la tige des semis d'épinette noire.

Des analyses plus approfondies de nos banques de données nous permettent de proposer un modèle théorique décrivant le processus de gauchissement. Ce modèle est basé sur des cycles de balancement de 10 à 15 jours avec séquences action-réaction-surcompensation, lesquelles sont caractéristiques d'une réaction à un stimulus avec période de latence. Ces cycles se divisent en quatre phases: 1) la partie supérieure du semis penche légèrement, de préférence vers la direction de la lumière dominante (réaction phototropique); 2) la section du semis incomplètement lignifiée verse rapidement, son angle par rapport à la verticale pouvant devenir très prononcé; des facteurs extérieurs comme des vibrations ou le poids de gouttelettes d'eau peuvent venir amplifier le mouvement; 3) l'extrémité du semis se redresse; 4) la partie inférieure de la section qui a versé se redresse lentement, parfois au-delà de la verticale, donc en surcompensation. Celle-ci est souvent le début d'un nouveau cycle de balancement en quatre phases. Le problème du gauchissement vient des semis qui ne complètent pas, à un moment ou à un autre, leur phase 4. Ceci se produit lorsque la tige inclinée se lignifie avant redressement. La résultante est un semis gauchi de façon permanente. Donc, il serait peut-être plus opportun de situer le problème du gauchissement au niveau du redressement qui ne se produit pas plutôt que de parler de semis qui tombent.

2.2.2 Retarder la croissance en hauteur de la tige pour réduire l'importance du gauchissement.

L'objectif premier de la partie II était de trouver le traitement "idéal" d'inhibition partielle de la croissance en hauteur et de stimulation de la croissance radiale durant la phase de croissance exponentielle en hauteur des semis d'épinette noire, la condition essentielle étant que cela se fasse sans affecter la quantité de carbone fixé. Ce dernier point devait être confirmé par des mesures de photosynthèse. Des difficultés techniques d'adaptation n'ont pas permis de lier les mesures de croissance des semis traités aux mesures de photosynthèse. En effet, les résultats obtenus lors de deux essais différents ne nous apparaissaient pas suffisamment fiables pour les analyser.

L'atteinte de l'objectif était de favoriser l'apparition d'un meilleur rapport H/D chez l'épinette noire et chez le pin gris, la conséquence chez l'épinette noire devant être la réduction du taux de gauchissement. Quatre retardants de croissance (Cycocel, B-9, A-Rest, et Éthrel) ont été appliqués à différentes concentrations à des semis de 8 et 12 semaines pour chacune des deux espèces durant la période de culture hiver 1990. Les traitements au A-Rest ont permis de réduire la croissance en hauteur des semis de pin gris sans affecter significativement les autres paramètres de croissance. Chez l'épinette noire, aucun traitement n'a réellement réduit la croissance en hauteur des semis, alors que les variations du taux de gauchissement ne dépendent pas du traitement. L'option retardants de croissance n'est donc pas privilégiée pour l'instant.

2.2.3 Interaction gauchissement-éthylène.

Un sol à trop forte teneur en eau conduit à une mauvaise aération des racines et à des changements physiologiques dont la régulation est assurée, en théorie, par l'éthylène. L'impact d'un tel déficit en O₂ au niveau racinaire a été étudié chez des semis de 11 semaines d'épinette noire (*Picea mariana*) et de pin gris (*Pinus banksiana*) cultivés dans quatre bassins contenant une solution nutritive à différentes concentrations en O₂ dissous. Celles-ci variaient de 2 ppm pour les conditions les plus anaérobiques à environ 8 ppm pour les conditions les plus aérobiques. Les dommages causés par les conditions anaérobiques furent beaucoup plus importants chez le pin gris que chez l'épinette noire. Dans les deux cas, les croissances en hauteur et en diamètre de la tige, ainsi que les croissances en biomasse des parties racinaires et aériennes furent réduites fortement par les traitements à 5 et à 2 ppm d'O₂. Un gonflement de l'hypocotyle juste au-dessus du niveau d'inondation, de même que l'apparition de lenticelles hypertrophiées et d'aérenchymes dans les racines et l'hypocotyle caractérisaient les semis placés en conditions plus anaérobiques. Celles-ci ont stimulé la production de l'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) dans les racines, mais pas la production d'éthylène dans les tige. La forme conjuguée de l'ACC, le malonyl-ACC, était présente en forte concentration dans les racines, indiquant ainsi que la malonylation joue un rôle important dans la régulation de la biosynthèse de l'éthylène. Si l'anaérobie a inhibé fortement la croissance de la tige et des racines, ce stress n'a pas influencé le taux de gauchissement de la tige de l'épinette noire. Ainsi, l'éthylène ne serait pas en cause dans le gauchissement, du moins dans des conditions de stress situées au niveau des racines. Sous ces conditions, en effet, l'ACC n'est pas transloqué dans la tige. De plus, la formation de tissus lacuneux qui pourrait venir diminuer la capacité de charge de la tige ne se fait qu'au niveau de l'hypocotyle.

3. SUIVI À ENTREPRENDRE.

Le suivi à entreprendre pour chacune des trois étapes du projet est décrit dans la partie 6: rapport détaillée. En résumé, l'aspect I mériterait une investigation encore plus poussée. Nous avons caractérisé relativement bien le phénomène du gauchissement de la tige de l'épinette noire. Cependant, les causes physiologiques sont encore imprécises. Il faut tenir compte d'un ensemble de facteurs aussi distincts que le phototropisme et la charge mécanique; que l'humidité dans le substrat et une croissance en hauteur trop rapide. En plus, les facteurs complémentaires associés à un seul facteur peuvent être nombreux. Par exemple, les facteurs complémentaires au facteur phototropisme pourrait être le géotropisme et l'autotropisme. Il y a là de quoi alimenter un projet de recherche pour plusieurs années à venir.

Quant à l'aspect II concernant l'utilisation de retardants de croissance pour réduire la croissance en hauteur de la tige de l'épinette noire et l'importance du gauchissement, la conclusion du rapport détaillée ne laisse pas grand doute: cette option ne semble pas celle à retenir pour réduire le taux de gauchissement, car les effets de ces produits sont relativement limités en ce qui a trait à la réduction de la croissance en hauteur de la tige des semis et du taux de gauchissement. Les producteurs seront probablement heureux d'apprendre que la solution ne réside pas dans l'application de produits chimiques sur leurs semis. Avec une telle conclusion, il n'est pas de notre intention de poursuivre plus loin cette investigation en terme de croissance. Il y aurait lieu, cependant, de s'interroger de façon plus approfondie sur les relations des retardants de croissance avec les tropismes, la lignification et le redressement des tiges.

L'aspect III concerne l'interaction gauchissement-éthylène. Toutes les données des travaux effectués jusqu'ici démontrent que le niveau d'aération des racines n'a pas d'influence sur le gauchissement de la tige de l'épinette noire. En fait, seule la croissance, tant de la tige que des racines, est affectée. Contrairement à notre hypothèse de départ, l'ACC produit dans les racines par un stress d'inondation du sol n'est pas transloqué dans la tige; l'éthylène ne joue donc pas de rôle direct dans le gauchissement lorsque ce stress est le seul considéré. Cependant, les mécanismes de régulation de la biosynthèse de l'éthylène dans la partie aérienne des semis d'épinette noire restent inconnus, puisqu'il nous fut impossible de mesurer l'ACC et le MACC dans la tige due à la présence de substances naturelles qui interféraient avec la méthode analytique utilisée. Des travaux supplémentaires auraient été nécessaires pour élucider ce point. Les données recueillies montrent par contre que l'éthylène induit des changements anatomiques importants. Ceux-ci sont localisés dans les racines et sur la partie basale de l'hypocotyle dans le cas de stress causés par l'inondation.

Les résultats obtenus ne permettent pas de rejeter toute implication de l'éthylène dans le phénomène du gauchissement. L'éthylène régularise de nombreuses fonctions métaboliques, joue un rôle important dans la différenciation cellulaire et dans les réponses au géotropisme. En particulier, l'éthylène est reconnu pour stimuler certains enzymes-clé de la synthèse de la lignine, notamment la phénylalanine ammonia-lyase et la peroxidase. Ces éléments nous incitent à penser que l'éthylène pourrait jouer un rôle important dans la phase 4 de redressement de la tige des semis qui suit le gauchissement en contrôlant la lignification (formation du périderme), la formation de bois de réaction et le redressement géotropique. Jusqu'à ce jour, nos études sur le gauchissement ont porté principalement sur sa caractérisation et l'utilisation de traitements pour en réduire le taux. Par exemple, l'Éthrel, un composé libérant de l'éthylène, a été appliqué avant ou pendant la vague de gauchissement, soit à 8 et 12 semaines après le semis respectivement, sans effets notables à cet égard. La majorité des semis se sont redressés durant la période du traitement de jour

court servant à induire artificiellement la dormance des semis. Il nous semble pertinent de poursuivre nos recherches sur le gauchissement en modifiant notre approche de recherche, c'est-à-dire en focalisant celle-ci sur les mécanismes de redressement en relation avec l'éthylène. Il serait intéressant à cet égard de traiter des semis par application foliaire d'Éthrel durant la période de traitement de jour court. Selon nous, ceci aurait pour effet de favoriser le redressement des semis gauchis. De telles expériences permettrait aussi d'étudier la relation entre l'éthylène et la formation du bourgeon apical, ainsi que celle liant cette hormone avec l'endurcissement au froid. L'intérêt de poursuivre ces études découle du résultat indiquant que les semis traités à l'Éthrel montraient une pousse de deuxième année beaucoup plus longue que les semis non-traités, ce qui pouvait leur donner un avantage sur la végétation compétitive lorsque reboisé dans la seconde saison. En somme, l'étude des mécanisme de redressement de la tige serait une suite logique aux travaux exécutés jusqu'ici, et en particulier la relation de l'éthylène avec la croissance secondaire, la lignification et le géotropisme.

Nos travaux ont permis de mettre en évidence la grande plasticité du système racinaire de l'épinette noire et du pin gris en situation d'hypoxie. Il y a alors formation de racines adventives, de lenticelles hypertrophiées et d'aérenchymes. Si les traitements les plus sévères dans notre expérience sont moins susceptibles de se rencontrer en conditions de production de semis en serre ou en tunnel, ces conditions stressantes se retrouvent fréquemment lors du reboisement, particulièrement sur des sols imperméables en période de pluie abondante. Il est intéressant de noter que le pin gris, une espèce intolérante à l'inondation, possède aussi un potentiel de production de tissu d'aération permettant sa survie sous ces conditions. Des travaux supplémentaires seraient nécessaires pour étudier l'adaptabilité de ces deux espèces à l'inondation en milieu naturel. Il faudrait aussi vérifier la possibilité de préconditionner les semis lors de la période de production afin de les aider à mieux affronter ce type de stress.

Quant aux recommandations pour l'industrie, les résultats recueillis ces dernières années montrent l'importance d'une bonne gestion de l'eau et de la lumière pour réduire le taux de gauchissement. La nature même du phénomène rend illusoire la possibilité de l'éliminer totalement du système de production, particulièrement lors de la production hivernale. **Réduire** le taux de gauchissement sans affecter indûment la croissance en hauteur et en biomasse devient un objectif beaucoup plus réaliste et atteignable. Les travaux à faire pour mieux comprendre le phénomène du gauchissement devront prendre une direction beaucoup plus fondamentale qu'appliquée. L'étude de systèmes comme celui de la régulation de l'éthylène de la tige suite à sa courbure ou ceux liés au photo- géo- et auto-tropisme ne peut se faire qu'à long terme tant les inconnus restent nombreux. Il y a là de quoi alimenter plusieurs carrières en recherche. Les retombées à court terme concerneraient surtout l'avancement des connaissances, ce qui est loin d'être négligeable en soi, et moins la recherche d'une solution à un problème de culture bien concret pour le producteur. Par contre, les retombées complémentaire de telles études sur les entreprises participantes méritent considération.

4. RELATION UNIVERSITÉ-INDUSTRIE DANS LE CADRE DE CE PROJET.

Les commentaires retrouvés dans cette section expriment les opinions de l'équipe de l'UQAC quant à la collaboration université-industrie qui a caractérisé ce projet depuis plus de 4 ans. Ceux impliquant de près ou de loin nos collaborateurs industriels devront être confirmés par ceux-ci.

Aucun problème majeur n'a perturbé la bonne marche des travaux effectués dans le cadre de ce projet depuis janvier 1987. D'autres entrées de fond ont complété le financement provenant du CRSNG, programme RDC. La fondation de l'UQAC subventionne le projet depuis 4 ans à raison de 9 000\$ environ par année. Le Ministère des Forêts du Québec a versé 25 000, 28 000 et 30 000\$ depuis 1989-90 pour des parties complémentaires à ce projet. Le CRSNG, programme dépenses courantes, participe aussi indirectement au financement du projet en subventionnant certaines parties un peu plus fondamentales. Les emplois d'étudiant d'été ont été partiellement financés par des programmes d'emploi étudiant du gouvernement fédéral (programme Défi) ou par des bourses d'étudiants d'été données par le CRSNG. Un étudiant gradué travaille sur le projet depuis septembre 1988 (son mémoire qui sera déposé d'ici peu constitue la partie III du rapport détaillée), alors qu'un second a débuté à l'été 1990.

Du côté des relations avec les entreprises concernées, tout a été positif. La bonne collaboration du responsable des serres de Ferland-Boilleau et de son adjoint, MM. Jean-Marc Lavoie et Camil Maltais, ainsi que des différents directeurs-général de l'entreprise qui se sont succédés depuis 1987, MM. Fernando Lavoie, Magella Lavoie et Alain King, a été et est toujours très stimulante. Certaines expériences ont été réalisées avec succès dans les serres de la coopérative lors des saisons 1987, 1988 et 1990. L'expérience 1990 a été répétée chez l'autre partenaire industriel, la coopérative forestière de Girardville, laquelle continue toujours de collaborer de façon aussi intensive que la coopérative forestière de Ferland-Boilleau. Mmes Line Martin et Nancy Tanguay, ainsi que le directeur-général M. Jacques Verrier, nous réitèrent constamment leur appui à chacune de nos visites trimestrielles. Il a toujours été des plus faciles de trouver un terrain d'entente qui permettait de rencontrer à la fois les objectifs scientifiques de l'équipe de recherche de l'UQAC (et tous les détails du protocole expérimental qui s'en suivent!) et les contraintes d'un environnement commercial dont l'objectif premier est la rentabilité. Tel que prévu, l'ensemble des opérations sur les semis prévus pour ces expériences a été effectué par du personnel recruté par les deux Coopératives, et tous les semis utilisés pour nos expériences ont été empotés à Ferland-Boilleau, aux frais de cette Coopérative.

Les subventions annuelles de 15 000\$ devant être versées par les Coopératives forestières de Ferland-Boilleau (10 000\$) et de Girardville (5 000\$) l'ont été à chaque année, sauf pour l'année 1990-91. La conjoncture difficile que traverse l'industrie forestière depuis le début de la décennie n'a pas permis à ces entreprises de verser les montants prévus au point de départ. Il en allait de leur survie. L'équipe de l'UQAC a pu compenser ce manque à gagner en accentuant les travaux de recherche effectués en entreprise (expérience 1990). La contribution directe a donc été transformée en contribution indirecte, à la satisfaction des deux parties. Les Coopératives forestières ont tout de même versé 45 000\$ de contributions directes à l'UQAC dans le cadre de ce seul projet. Celles-ci ont servi, tel que prévu, à l'achat de deux chambres à environnement contrôlé. Une aide additionnelle du Groupe de Recherche en Productivité Végétale (GRPV) de l'UQAC et de l'institution elle-même ont permis de compléter le financement nécessaire à de tels investissements (la dernière chambre commandée en février 1990 a coûté plus de 27 000\$, installation non-incluse!!!). Nous avons donc à notre disposition quatre chambres de croissance jumelles, si ce n'est que celles

payées à l'aide des subventions obtenues des coopératives possèdent le contrôle de l'humidité et sont plus étanches aux échanges gazeux (la dernière possède même le contrôle interne en CO₂).

Les expériences réalisées jusqu'ici ont permis de trouver une solution partielle au gauchissement de la tige de l'épinette noire. Les compagnies participantes retirent aussi d'autres bénéfices de leur association à ce projet. Par exemple, nous avons trouvé qu'une certaine réduction des températures de nuit n'affecte pas de façon importante la croissance en hauteur et en biomasse des semis d'épinette noire. Dès la production hiver 88, les producteurs ont commencé à transférer ce résultat à l'échelle commerciale. A petite échelle au départ, et à plus grande échelle les années suivantes. Une substantielle économie de la facture de chauffage a suivi l'application de ce résultat. Il s'agit là d'une des retombées complémentaires qui avaient été prévues lors de la soumission du projet en 1987. Un autre exemple vient de l'expérience 1990 réalisée dans les serres des entreprises. En plus de son objectif relié à la diminution du taux de gauchissement de la tige de l'épinette noire, ell avait aussi un objectif complémentaire, soit de faire prendre conscience aux producteurs qu'il est inutile d'exagérer dans l'arrosage, qu'un semis d'épinette noire est relativement résistant à la sécheresse. Étant donné que nous soupçonnions de plus en plus le facteur oxygénation racinaire comme étant un facteur fortement impliqué dans le gauchissement, l'expérience a été planifiée pour que les résultats soient rapidement accessibles aux coopératives participantes. À la lumière de nos dernières discussions, il appert que les gérants de culture des coopératives font tout ce qui est possible pour ne pas "inonder" indûment quelque secteur que ce soit dans leurs serres, car ils ont constaté, chez eux et chez nous, l'effet négatif de ces conditions sur la croissance de leurs semis de conifères. Des efforts sont aussi faits pour évacuer le plus possible l'humidité qui s'accumule dans les serres en période de froid. Le tout a résulté en des réductions de taux de gauchissement. Les effets liés à la direction de la lumière naturelle et les contraintes commerciales font que la solution au gauchissement va rester partielle et incomplète, particulièrement pour la production hiver.

Toutes ces années de partenariat ont conduit au développement de solides liens de collaboration entre l'équipe de recherche de l'UQAC et nos partenaires industriels. Ce projet a aussi permis à l'équipe de l'UQAC de mieux faire valoir son expertise dans le domaine de la production de semis pour le reboisement au Québec. Enfin, cette collaboration université-industrie jumelée à d'autres collaborations UQAC-industrie forestière dans le cadre de projets de recherche de nature semblable ont fourni la crédibilité nécessaire au Groupe de recherche en productivité végétale pour mettre sur pied un Consortium de recherche pré-compétitive portant sur la régénération de la forêt boréale commerciale. Une demande devrait être adressée aux Coopératives forestières pour qu'elles puissent en faire partie, ce qui permettrait de poursuivre à long terme la collaboration déjà entreprise.

5 . ÉTAT DES DÉPENSES.

L'état des dépenses en date de septembre 1991 est présenté à la page suivante.



**SUBVENTIONS DE RECHERCHE
ÉTAT FINANCIER DU BÉNÉFICIAIRE DE SUBVENTION**

BÉNÉFICIAIRE LORD, DANIEL

DATE 10/09/91

INSTITUTION UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

N° DE DEMANDE CRD39073

1er SEPTEMBRE 1991
ÉTAT FINANCIER POUR L'ANNÉE TERMINÉE LE 31 MARS 1991

Solde de la subvention de l'année précédente AU 31 MARS 1991		33 623.31
Ajouter la subvention de l'année en cours		---
Total des fonds disponibles pour l'année en cours		33 623.31
Moins dépenses pour l'année		
1) Montant total payé à des étudiants inscrits aux 2 ^e et 3 ^e cycles (donner les noms et les montants au verso)		
a) Étudiants canadiens et résidents permanents		
b) Étudiants étrangers		
2) Montant total payé à des stagiaires postdoctoraux (donner les noms et les montants au verso)		
3) Autres salaires		22 604.75
4) Avantages sociaux		2 137.71
5) Appareillage		
a) Plus de \$7,000		
b) \$7,000 et moins		
6) Véhicules motorisés (fournir des détails au verso)		
7) Matériaux, fournitures et autres dépenses diverses		2 712.85
8) Frais de déplacement		
a) Voyages sur les lieux d'expérience		364.85
b) Autres (conférences, séminaires, etc.)		
c) Chercheurs invités		
9) Frais d'ordinateur		
Total des dépenses pour l'année		27 820.16
Solde (cocher la case appropriée)		5 803.15

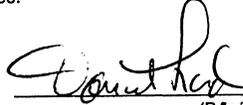
**TOTAL DES ENGAGEMENTS FINANCIERS
À LA FIN DE L'ANNÉE**

- Le montant non dépensé et non engagé de la subvention:
- a) est nécessaire pour continuer les travaux subventionnés;
 - b) n'est pas nécessaire pour continuer les travaux pour lesquels la subvention a été accordée, mais nous avons demandé ou obtenu l'autorisation de le dépenser à d'autres fins;
 - c) n'est pas nécessaire et a été ou sera remboursé au CRSNG.

Salaires 5 803.15

Autres

Je certifie par la présente que l'état ci-dessus est exact et que les dépenses indiquées sont conformes aux conditions et règlements régissant les subventions, tel qu'indiqué dans le Guide des subventions du CRSNG, et que les dépenses ont été faites aux fins auxquelles la subvention a été accordée.



 (Bénéficiaire)

9/1/09/16

 (Date)

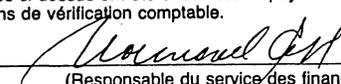


 (Directeur du département)*

9/1/09/16

 (Date)

Je certifie par la présente que les dépenses ci-dessus ont été effectuées et payées entièrement pour le compte du bénéficiaire et que nous avons des reçus à l'appui aux fins de vérification comptable.



 (Responsable du service des finances)

10-9-91

 (Date)

On doit soumettre au plus tard le 31 mai un état financier signé, pour chaque compte de subvention.

*Durant l'absence du bénéficiaire (p. ex. congé sabbatique), le directeur du département peut signer cet état des dépenses comme certification provisoire, mais on doit soumettre au plus tard le 31 août un état signé par le bénéficiaire.

SI ON NE SOUMET PAS L'ÉTAT FINANCIER À LA DATE INDIQUÉE, LE CRSNG POURRA FERMER LE OU LES COMPTES DE SUBVENTION DU BÉNÉFICIAIRE.

6. RAPPORT DÉTAILLÉ DE CHACUNE DES PARTIES

6.1 CARACTÉRISATION PRÉCISE DU GAUCHISSEMENT.

6.1.1 Objectif visé.

La conduite des diverses expériences menées depuis trois ans nous a démontré que plusieurs patrons de gauchissement existaient dans une même population de semis. L'identification des patrons les plus fréquents a débuté en automne 1987 lors d'une expérience au cours de laquelle 320 semis étaient suivis quotidiennement et individuellement. Les résultats confirment que plus un semis gauchit à un moment donné de sa croissance, moins il montrera de capacité à se redresser totalement. De plus, un semis montrant à un moment donné ou l'autre un angle de la tige plus grand que 90° ne se redressera pas assez pour donner un semis relativement droit répondant aux critères de qualité actuellement en vigueur au Québec.

Cependant, cette expérience de caractérisation du gauchissement s'est déroulée dans des conditions difficiles de croissance et de développement pour des semis d'épinette noire cultivés en récipients en serres, ce qui était voulu car nous voulions des forts taux de gauchissement pour cette expérience. Les faibles conditions de lumière naturelle et l'humidité relative élevée qui prévalent lors de la saison automnale québécoise ne sont pas idéales pour la croissance des végétaux. Il était donc plausible de croire que, dans le cas d'une production de printemps ou d'été, la plus grande disponibilité de lumière naturelle et les meilleures conditions d'humidité dans la serre lorsque les semis cherchent à se redresser pourraient aider ces derniers à combattre plus facilement une courbure extrême. Le potentiel accru de fixation de carbone et de lignification laissait croire à ce résultat.

L'objectif de la première partie était donc de poursuivre notre travail de caractérisation du gauchissement de la tige de l'épinette noire. Pour faire suite à l'expérience automne 1987, nous avons réalisé une production en hiver 1989, recueilli et analysé les résultats jusqu'au printemps 1991. Deux autres expériences ont été conduites, une durant l'hiver 1990 dans les serres de la Coopérative Forestière de Girardville (Lord *et al.* 1990b), et l'autre dans les serres de l'UQAC à l'été 1990.

La méthodologie expérimentale des différentes expériences, déjà expliqué en détails dans le rapport d'étape au CRSNG (Lord 1990) peut se résumer de la façon suivante.

6.1.2 Résumé de la méthodologie.

Automne 1987: les serres sont de type individuel en forme de tunnel et sont orientées est-ouest dans le sens de la longueur. Une allée centrale sépare donc les plate-bandes NORD des plate-bandes SUD. Lors de l'expérience d'automne 1987, les sources de lumière artificielle étaient des lampes HPS 400 W suspendues deux à deux au-dessus de l'allée centrale de la serre. Les parcelles à forte intensité lumineuse recevaient 3 500 lux en moyenne ($50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), alors que les parcelles à basse intensité lumineuse recevaient environ 200 lux ($3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Chaque parcelle était divisée en deux sous parcelles, l'une du côté SUD et l'autre du côté NORD de l'allée centrale.

Hiver 1989: lors de la seconde expérience, celle de l'hiver 1989, les parcelles étaient toutes placées au sud de l'allée centrale de la serre et l'éclairage artificiel de basse intensité (200 lux ou $3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) était fourni par des tubes fluorescents 40 W de type cool-white placés directement au dessus des semis. 160 semis ont été suivis à toutes les 48 ou 72 heures lors

de la première expérience, ce nombre étant de 240 lors de la seconde. Le type, l'angle et l'orientation du ou des défauts retrouvés sur la tige de chacun de semis étaient mesurés à chaque fois.

Hiver 1990 Girardville: les récipients des différents traitements sont arrosés lorsqu'ils ne contiennent plus qu'un certain pourcentage de la quantité maximale d'eau (saturation) qu'ils peuvent contenir. Les quatre traitements sont un réarrosage jusqu'à saturation lorsque la teneur en eau moyenne des récipients expérimentaux atteint 90%, 70%, 50%, et 30% de la saturation. Le semis a été fait le 5 janvier 1990. Les traitements de mise en dormance ont été effectués le 18 avril 1990. Les semis sont produits en suivant les techniques normales des producteurs, sauf pour la fréquence des arrosages.

Été 1990: une quatrième expérience a été conduite à l'été 1990, dans le but d'obtenir certaines données qui nous manquaient encore sur les caractéristiques des semis gauchis. Pour avoir des semis fortement gauchis, nous avons effectué une production en ne faisant que deux facteurs que nous pensions fortement impliqués dans le gauchissement. Ces deux facteurs sont la direction de la lumière et la fréquence des arrosages, tous les autres facteurs de production étant normaux. Les semis étaient placés du côté nord de la serre sous une couverture ombrageante à demi déployée. Ceci, en plus de diminuer l'intensité lumineuse, avait un effet majeur sur la direction de la lumière atteignant les semis en les soumettant à une source de lumière exclusivement latérale. Pour ce qui est des arrosages, ils étaient effectués tous les jours, ce qui maintenait un taux d'humidité très élevé au niveau des semis, et favorisait la présence de gouttelettes d'eau sur les semis pour de longues périodes de temps. Chacun des trois échantillonnages a porté sur 80 semis, soit 20 par classes de gauchissement.

6.1.3 Résultats.

La compilation de tous les mouvements de chaque segment de semis de 10 mm qui ont été observés sur les 240 semis suivis lors de l'expérience hiver-printemps 1989 est donnée au tableau 1.1. La majorité des mouvements de gauchissement sur un semis et sur une population de semis sont de faible amplitude. C'est une sommation de mouvements de faible amplitude qui amène un semis à gauchir. 66.4% de tous les mouvements n'atteignent même pas 15° d'angle, alors que 91.2% de ces mouvements ont moins de 30°. De plus, les mouvements de détérioration ont une amplitude plus grande que les mouvements de correction. L'angle moyen des mouvements de détérioration est de 16.24°, alors qu'il diminue à 11.8° pour les mouvements de correction.

Il existe une relation directe entre l'angle maximal de gauchissement atteint par un semis à un moment ou l'autre de sa période de croissance et le risque qu'il a de présenter un défaut important en fin de production. Les résultats de l'expérience automne 1987-hiver 1988 présentés dans le tableau 1.2 illustrent cette affirmation. Aucun des 12 semis ayant atteint un angle maximal de 120° ou plus durant la saison de croissance n'a réussi à se redresser suffisamment pour qu'il n'y ait plus de défaut apparent à la 189^e journée de production. Sur les 12 semis qui ont atteint cet angle, seulement un a réussi à se redresser sous les 60°. Des 68 semis sur 160 ne montrant plus aucun défaut lors de cette dernière journée de mesure, deux semis seulement avaient atteint les 90° à un moment donné ou l'autre de la saison de croissance. D'autre part, près de 80% des semis qui n'ont pas dépassé les 30° d'angle maximum ont terminé la saison sous le seuil critique des 15°, cette proportion étant de 44, 48, 26, 6 et 0% respectivement pour les intervalles d'angle maximum de 30-45°, 45-60°, 60-90°, 90-120° et >120°.

Tableau 1.1: Répartition des mouvements des semis par catégories et par classes d'amplitudes.

Amplitude	Mouvements				Total	
	Détériorations		Corrections		Nombre	%
	Nombre	%	Nombre	%		
0-15°	1199	28.8	1561	37.6	2760	66.4
15-30°	680	16.4	350	8.4	1030	24.8
30-45°	222	5.3	66	1.6	288	6.9
45° +	42	1.0	34	0.8	76	1.8
Total	2143	51.6	2011	48.4	4154	100.0

Tableau 1.2: Nombre de semis qui, sur un total de 160, ont terminé avec un angle final donné, tel qu'observé à la 189e journée après le semis, tout en ayant atteint un angle maximum donné à un moment ou l'autre de la saison de croissance.

ANGLE FINAL (°)	ANGLE MAXIMUM (°)							TOTAL
	0-15	15-30	30-45	45-60	60-90	90-120	>120	
0-15	16	19	12	13	6	2	0	68
15-30		5	7	1	3	4	0	20
30-45			8	7	5	3	1	24
45-60				6	5	8	0	19
60-90					4	6	3	13
90-120						8	3	11
>120							5	5
Total	16	24	27	27	23	31	12	160

Une relation entre l'orientation des mouvements et la position des sources lumineuses de forte intensité a aussi été observée durant nos travaux. Ceci est illustré par les figures 1.1 et 1.2 qui représentent l'addition vectorielle de tous les segments de 10 mm de tous les semis suivis dans chacune des deux expériences, le système de coordonnées correspondant aux quatre points cardinaux.

Une population de semis a donc plus tendance à gauchir en direction de la source lumineuse dominante, celle-ci pouvant être naturelle (soleil) (figure 1.2) ou artificielle (figure 1.1). Dans ce dernier cas, l'éclairage d'appoint doit être plus intense que le seul éclairage utilisé pour empêcher l'entrée en dormance des semis. L'analyse par addition vectorielle des quatre combinaisons de traitement de lumière de l'expérience automne 1987-hiver 1988 représentées dans la figure 1.1 démontre clairement que les défauts des semis sont préférentiellement orientés du côté de la source de lumière dominante. La figure 1.2 représente la même addition vectorielle qui a été faite, cette fois-ci, pour les trois répétitions de l'expérience hiver-printemps 1989. Les résultats confirment que, pour des semis soumis à un éclairage artificiel de basse intensité et placés du côté sud d'une serre, les semis gauchissent principalement vers le soleil, c'est-à-dire vers la source de lumière la plus intense. L'hypothèse que le phototropisme aurait donc un rôle important à jouer dans ce mouvement en continu de faible amplitude qui résulte quelquefois en une verse, ce qui force le semis à se redresser et à développer un défaut permanent à la tige au fur et à mesure que celle-ci se lignifie, est donc à considérer en tout premier lieu.

Lors de l'expérience Girardville hiver 1990, les semis du traitement à 30% de teneur en eau sont ceux qui ont le moins gauchis pour la période couverte par les lectures de gauchissement (figure 1.3). Le traitement à 70% de teneur en eau est celui qui a le plus fort taux de gauchissement et cela, jusqu'à la dernière semaine de mesure du gauchissement. La présence d'eau pendant de longues périodes de temps au niveau des semis a provoqué une hausse du taux de gauchissement

Le tableau 1.3a présente les résultats de l'échantillonnage qui a eu lieu au moment de la mise en dormance pour l'expérience été 1990. Pour cette période, il y a une différence significative seulement entre les semis des classes de gauchissement 1 et 4 pour les principaux paramètres. Les semis de la classe 4 sont de 10 à 20% plus petits que les semis de la classe 1. Pour l'échantillonnage du 259^e jour après le semis, les semis de la classe de gauchissement 1 sont différents des 3 autres classes de gauchissement (tableau 1.3b). C'est au niveau de la biomasse des différentes parties du semis que les différences sont les plus importantes. La biomasse des racines des semis de la classe 4 représente seulement 35% de celle des semis de la classe 1. Cette proportion passe à 50% pour la biomasse totale, et à 52% pour la biomasse de la partie aérienne. Il semble donc que les semis qui ne sont pas gauchis au moment de la mise en dormance ont, durant la période de dormance, un taux de croissance supérieure à celui des semis gauchis.

Les résultats préliminaires rapportés en 1990 (Lord 1990) ont donc tous été confirmés par des analyses plus fines:

- 1) La majorité des mouvements de gauchissement sur un semis et sur une population de semis sont de faible amplitude. C'est une sommation de mouvement de faible amplitude qui amène un semis à gauchir.
- 2) Les rayons de courbure de la majorité des défauts varient entre 10 et 30 mm, les rayons plus étroits et aigus étant très rares. La faiblesse de la tige n'est donc pas localisée en un point précis, mais est répartie sur une certaine longueur de la tige.

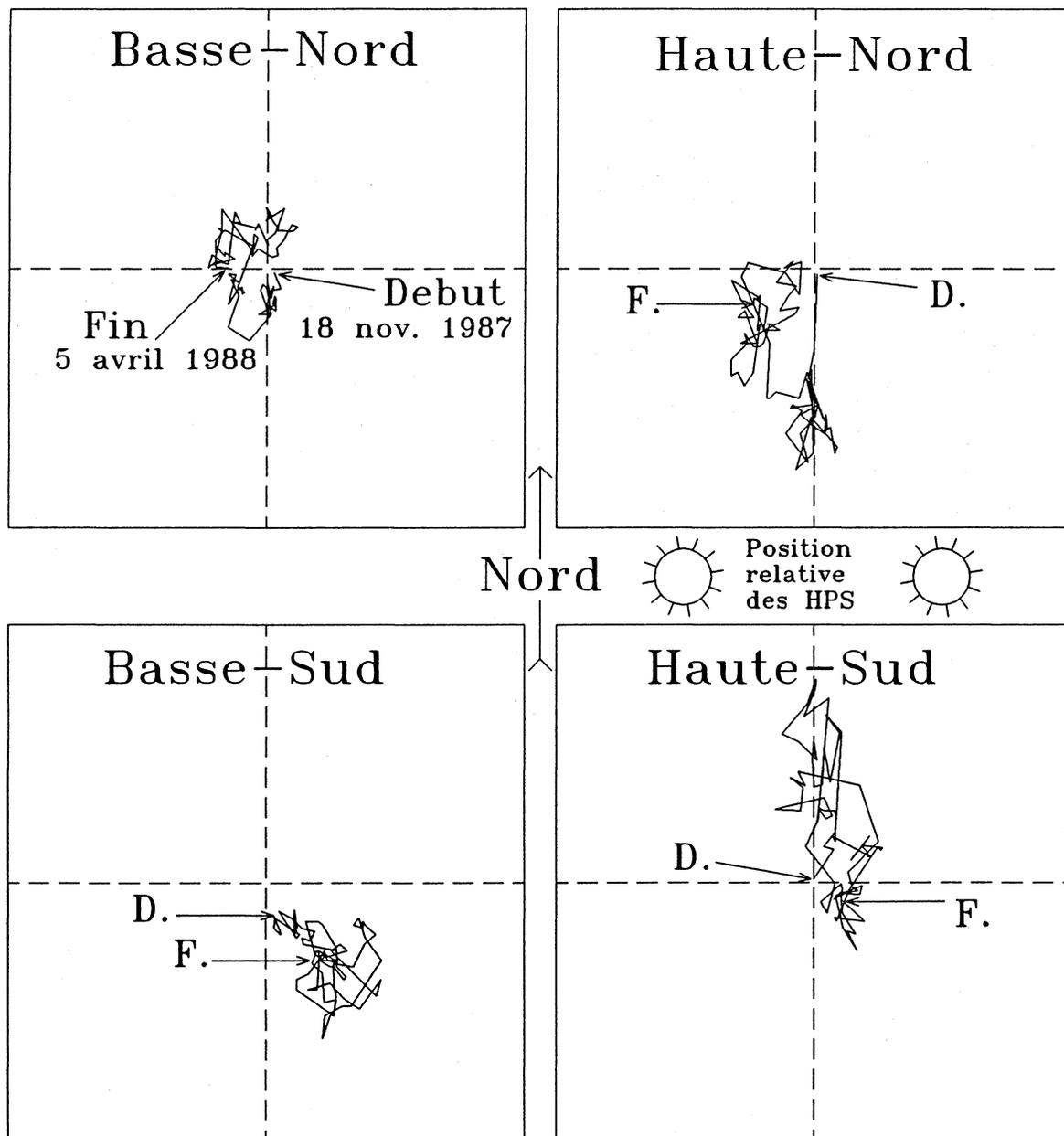


Figure 1.1: Évolution de l'addition vectorielle de tous les segments de 10 mm de tous les semis d'épinette noire échantillonnés dans quatre parcelles se différenciant par les combinaisons de traitements intensité lumineuse-position dans la serre caractérisant chacune d'entre elles. L'addition est établie selon un système de coordonnées correspondant aux quatre points cardinaux. Le point "Début" représente l'addition vectorielle pour le premier jour de lecture; un segment de droite relie ce dernier au deuxième point qui représente l'addition vectorielle pour le deuxième jour de lecture, et ainsi de suite jusqu'au dernier jour de lecture identifié "Fin".

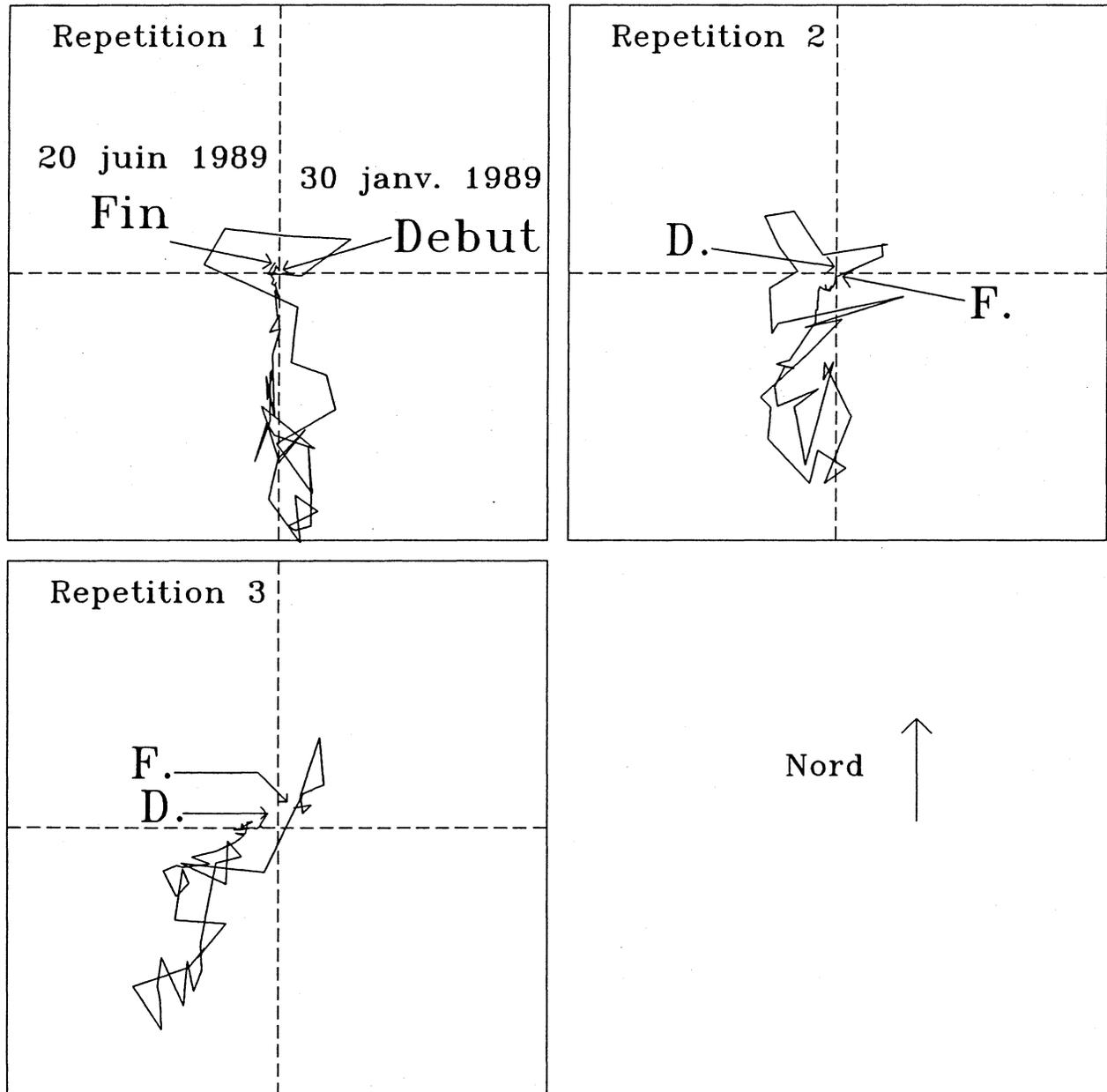


Figure 1.2: Évolution de l'addition vectorielle de tous les segments de 10 mm de tous les semis d'épinette noire échantillonnés dans trois parcelles-répétitions. L'addition est établie selon un système de coordonnées correspondant aux quatre points cardinaux. Le point "Début" représente l'addition vectorielle pour le premier jour de lecture; un segment de droite relie ce dernier au deuxième point qui représente l'addition vectorielle pour le deuxième jour de lecture, et ainsi de suite jusqu'au dernier jour de lecture identifié "Fin".

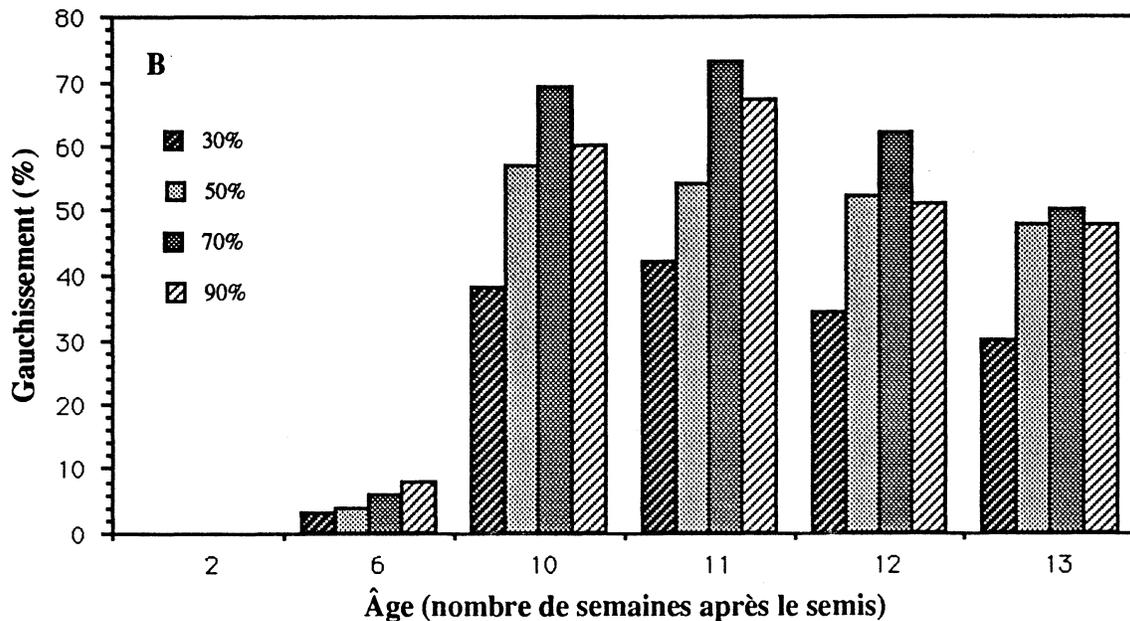


Figure 1.3: Évolution du pourcentage de gauchissement des semis d'épinettes noires soumis à quatre traitements de dessèchement de la tourbe lors de l'expérience réalisée dans les serres de la coopérative forestière de Girardville. Les traitements sont exprimés en pourcentage de la teneur en eau à atteindre avant le réarrosage.

- 3) Les défauts de plus grande amplitude se retrouvent beaucoup plus sur la partie supérieure du semis qu'ailleurs sur la tige.
- 4) Les semis présentant un défaut dépassant un angle de 90° ne se corrigent pratiquement pas, ces semis étant presque assurément déclassés en fin de production.
- 5) De la germination à l'entrée en dormance des semis, les dimensions morphologiques des semis gauchis sont peu différentes de celles des semis non-gauchis. Les semis gauchis vont se différencier par la suite, ayant un taux de croissance nettement plus faible que les semis non gauchis durant la période de dormance; plus le gauchissement est fort, plus ce résultat se confirme.
- 6) La direction et l'intensité des sources lumineuses influencent l'orientation du gauchissement. Une population de semis a plus tendance à gauchir en direction de la source lumineuse dominante, celle-ci pouvant être naturelle (soleil) ou artificielle (éclairage d'appoint plus fort que le seul éclairage utilisé pour empêcher l'entrée en dormance des semis).

Tableau 1.3: Valeurs de différents paramètres mesurés sur les semis de l'expérience été-1990 en fonction des différentes classes de gauchissement. Les * indiquent les paramètres pour lesquelles il y a une différence significative ($p=0.05$) entre les classes de gauchissement

A- au moment de la mise en dormance (jour 110)

Classe de Gauchissement	Moyenne				Différents significativement					
	1	2	3	4	1vs2	1vs3	1vs4	2vs3	2vs4	3vs4
Hauteur totale (mm)	150	150	144	135				*		*
Hauteur de la tige (mm)	133	136	125	122						*
Diamètre (mm)	0.9	0.9	0.9	0.8				*		
Rapport H/D/10	16.4	17.7	16.8	17.1						
Nombre de bourgeons	14.7	11.3	11.4	9.8	*	*	*			
Biomasse sèche racines (mg)	22	19	16	14		*	*			*
Biomasse sèche tige (mg)	51	51	47	42						
Biomasse sèche feuilles (mg)	112	98	96	85				*		
Biomasse sèche totale (mg)	185	168	159	141				*		
Biomasse sèche aérienne (mg)	163	149	143	127				*		
Rapport BSA/BST (%)	88.1	88.4	89.9	90.2						

B- 159 jours après la mise en dormance (jour 259)

Classe de Gauchissement	Moyenne				Différents significativement					
	1	2	3	4	1vs2	1vs3	1vs4	2vs3	2vs4	3vs4
Hauteur totale (mm)	196	153	159	153	*	*	*			
Hauteur de la tige (mm)	175	138	144	138	*	*	*			
Diamètre (mm)	1.3	1.1	1.0	1.0	*	*	*			
Rapport H/D/10	14.9	14.6	15.4	15.6				*	*	
Nombre de bourgeons	20.2	14.7	15.4	13.2	*	*	*			*
Biomasse sèche racines (mg)	98	49	49	34	*	*	*			
Biomasse sèche tige (mg)	159	97	98	78	*	*	*			
Biomasse sèche feuilles (mg)	358	260	247	188	*	*	*		*	*
Biomasse sèche totale (mg)	615	406	394	301	*	*	*		*	*
Biomasse sèche aérienne (mg)	517	357	345	267	*	*	*		*	*
Rapport BSA/BST (%)	84.0	88.2	87.9	89.0	*	*	*			

Les données des deux expériences conduites à l'automne 1987 et à l'hiver 1989 sur le gauchissement de la tige d'épinette noire cultivé en serre nous indiquent donc que les semis d'épinette noire ont tendance à courber en direction de la source lumineuse dominante, qu'elle soit naturelle (le soleil) ou artificielle (Lord *et al.* 1990a; Margolis et Lord, 1990). La majorité des mouvements qui accompagnent le gauchissement sont de faible amplitude. De plus, les mouvements accentuant la courbure sont de plus grande amplitude que les mouvements de correction. La sommation de ces petits mouvements peut, dans les cas extrêmes, résulter en une verse du semis. Par conséquent, il nous apparaît que le phototropisme joue un rôle important dans le gauchissement des semis cultivés en serre. Le géotropisme, un taux élevé d'humidité et la charge imposée par les gouttelettes d'eau se déposant sur les semis sont autant de facteurs qui peuvent venir s'ajouter à l'effet phototropique prédominant.

Durant l'année 1990-91, nous avons investi beaucoup d'efforts dans le traitement des banques de données créées afin de trouver une façon originale de bien visualiser l'évolution du mouvement de la tige d'un semis pris individuellement. L'analyse temporelle individuelle des mouvements de la tige n'est pas quelque chose de facile à illustrer pour diffusion de l'information. Après plusieurs essais, nous avons choisi le modèle présenté à l'annexe 1 pour illustrer les mouvements de la tige d'un semis dans le temps. Il s'agit de représentations tridimensionnelles d'un même semis d'épinette noire à différents moments de sa croissance. Les parallélogrammes dans lesquels sont dessinées des ellipses sont en fait des surfaces carrées et des cercles qui sont observés à partir d'un axe de vision situé à 10° au dessus de l'horizontale et à 20° à droite de l'axe Nord-Sud. Les surfaces carrées de 90 mm de côté et les cercles de 40 et 80 mm de diamètre constituent des repères qui permettent de visualiser la position en trois dimensions de chacun des segments de 10 mm de la tige d'un semis. Quand cela est nécessaire, il y a plusieurs repères espacés verticalement de 50 mm.

Le fichier pour faire de telles représentations graphiques pour plusieurs semis gauchis a été constitué dans le but d'en arriver à déterminer, s'il est présent, un patron préférentiel d'évolution du mouvement de la tige des semis d'épinette noire. Ces représentations graphiques (annexe 1) ont été faites pour les huit semis qui avaient le plus gauchi lors de l'expérience hiver 1989 sur le gauchissement. Nous n'avons pas illustré les premiers jours de croissance, c'est à dire jusqu'au jour 79 après le semis exclusivement, parce que les mouvements durant cette période étaient presque absents et nous semblaient non significatifs. Suite à l'analyse de ces illustrations graphiques et en nous basant sur les résultats d'expériences précédentes, nous proposons un modèle théorique décrivant le processus du gauchissement.

La première chose qui attire l'attention en observant les illustrations est un balancement visible sur la majorité des semis. Ces mouvements sont, la plupart du temps, vers le sud, l'est ou l'ouest, rarement vers le nord. Ceci est en accord avec l'affirmation déduite des figures 1.1 et 1.2 qui stipule que les semis gauchissent principalement vers la source de lumière dominante, le soleil dans ce cas-ci. On observe aussi des cycles de balancement (annexe 1; pl. 1102 jr. 100-114, pl. 2104 jr. 90-109 109-118 118-137, pl. 2114 jr. 95-109, pl. 2163 jr. 93-109, pl. 3014 jr. 86-102 129-146, pl. 3113 jr. 93-102 102-114, pl. 3135 jr. 121-139) qui font penser à des séquences action-réaction-surcompensation (Lundegårdh 1966), lesquelles sont caractéristiques d'une réaction à un stimulus avec période de latence (Firn 1986). Nous pouvons découper ces cycles en quatre phases (figure 1.4).

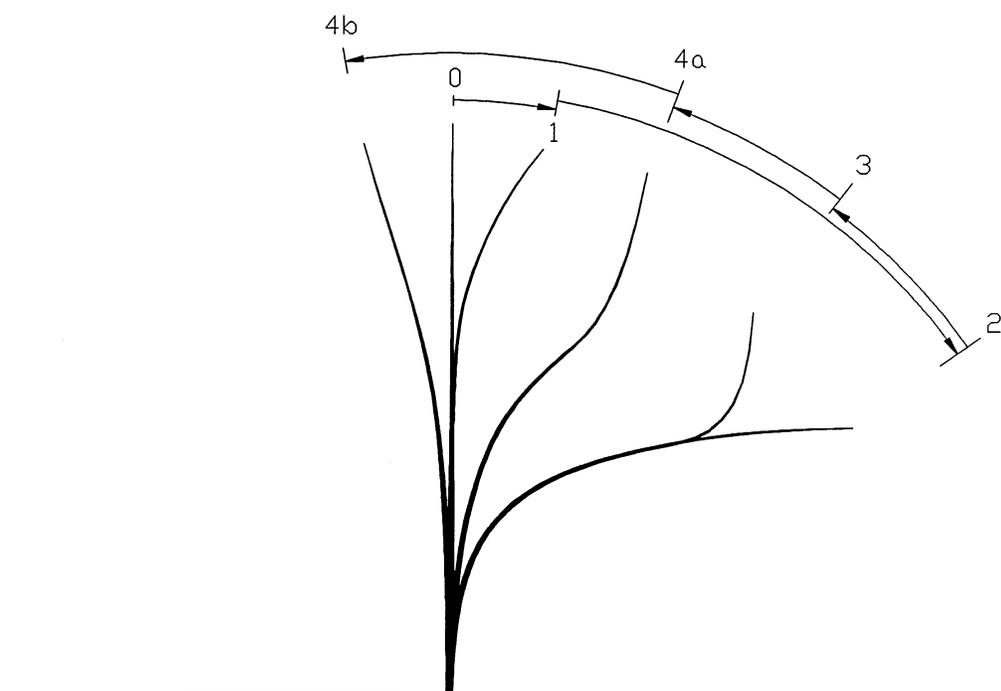


Figure 1.4: Illustration de l'évolution de la position de la tige d'un semis d'EPN durant les différentes phases du processus de gauchissement.

Phase 1: la partie supérieure du semis penche légèrement, préférentiellement du côté de la lumière dominante (figure 1.4, position 1) (annexe 1; pl. 1102 jr. 100, pl. 1161 jr. 83, pl. 2104 jr. 79 81 83, pl. 2114 jr. 79 81, pl. 2163 jr. 81 83, pl. 3113 jr. 83, pl. 3135. jr. 81 83). Cette réaction qui est une réaction de phototropisme pur est rapide. Ce phototropisme peut être induit par une source de lumière naturelle ou artificielle. Le semis peut réagir rapidement à cette faible courbure, et se redresser par autotropisme (Firn 1986), ce qui peut mettre fin au processus (figure 1.4, position 0) (annexe 1; pl. 1102 jr. 121, pl. 1161 jr. 114, pl. 2114 jr. 121, pl. 2163 jr. 121, pl. 3014 jr. 114). Dans le cas contraire, l'évolution du processus de gauchissement va se poursuivre.

Phase 2: la section du semis qui n'est pas lignifiée ou qui est en lignification s'affaisse rapidement (quelques heures), faisant en sorte que la section de tige en question se retrouve avec un angle très prononcé par rapport à la verticale, parfois plus de 90° (figure 1.4, position 2) (annexe 1; pl. 1102 jr. 102, pl. 1161 jr.86, pl. 2104 jr. 86, pl. 2114 jr. 83, pl. 2163 jr. 86 109, pl. 3014 jr. 86, pl. 3113 jr. 86 111, pl. 3135 jr. 86). Cette verse pourrait être causée par les effets cumulatifs ou consécutifs de la charge causés par la présence de gouttelettes d'eau coincées entre les feuilles, de chocs mécaniques (vibrations et mouvements de l'air) et de la charge des tissus en pleine croissance. La tige ne serait pas assez rigide pour contenir la

composante horizontale de la force appliquée par la charge de sa partie supérieure. La tendance à la rotation produite par cette force est appelée "moment" en statique (Meriam 1975). Quand toutes les parties de la tige d'un semis sont verticales, la force appliquée sur chaque section transversale de cette tige n'a qu'une composante verticale. Il n'y a pas de forces latérales ou de moment. Sous ces conditions, la rigidité du semis sera suffisante pour empêcher la flexion de la tige. Par contre, dès qu'une section de la tige penche (sous l'effet du phototropisme), la composante horizontale de la force appliquée et, par conséquent, le moment devient plus grand que la résistance à la flexion de la tige, d'où la verse de celle-ci. Dès que l'équilibre est rompu, l'affaissement est très rapide parce que le moment de la force appliquée augmente proportionnellement à la distance entre le point d'application de la force et l'axe du semis.

Phase 3: l'extrémité du semis (20 ou 30 mm), soit la partie en croissance, se redresse rapidement par autotropisme et géotropisme (figure 1.4, position 3) (annexe 1; pl. 1102 jr. 102, pl. 1161 jr. 86 100, pl. 2104 jr. 86 114, pl. 2114 jr. 83 104 142, pl. 2163 jr. 86 109, pl. 3014 jr. 86 129 142, pl. 3113 jr. 86 109, pl. 3135 jr. 116 125 137) (Firn et Digby, 1980). Ce redressement rapide de la tête peut être observé à toutes les phases.

Phase 4: la partie inférieure de la section qui s'est affaissée se redresse lentement et progressivement, sous l'effet de la production de bois de réaction (Hejnowicz 1967), du géotropisme et de la lignification (figure 1.4, position 4a) (annexe 1; pl. 1102 jr. 104-109, pl. 1161 jr. 90-97, pl. 2104 jr. 90-102 114-129, pl. 2114 jr. 90-102 109-121, pl. 2163 jr. 90-104 111-121, pl. 3014 jr. 90-100 129-135 142-153, pl. 3113 jr. 90-95 114-129 142-153, pl. 3135 jr. 90-109 137-149). Ce redressement semble être distribué sur toute la longueur de la partie affaissée, ce qui est caractéristique d'une réaction de géotropisme (Digby et Firn 1979; Köhler et Daum 1979 dans Firn et Digby 1980). À ce stade, le semis continue souvent son mouvement au-delà de la verticale, ce qui peut être qualifié de surcompensation (figure 1.4, position 4b) (annexe 1; pl. 1102 jr. 111-114, pl. 1161 jr. 107-109, pl. 2104 jr. 102-104 111-114 129-132 137-139, pl. 2114 jr. 102-104, pl. 2163 jr. 107-109, pl. 3014 jr. 95-97 135-139, pl. 3113 jr. 100-102 107-109, pl. 3135 jr. 135-137) (Lundegårdh 1966). Cette surcompensation est souvent le début d'un autre cycle de balancement où l'on peut retrouver les quatre phases décrites ci-haut. Pour l'expérience hiver 1989, plusieurs de ces cycles verse-redressement duraient entre 10 et 15 jours.

Si le redressement observé à la phase 4 ne se produit pas ou s'il se produit trop lentement, la section courbée de la tige du semis se lignifie en gardant sa courbure, ce qui donne un semis gauchi de façon irrémédiable.

Lorsque la tige d'un semis est lignifiée, la rigidité de celle-ci dépend surtout de l'épaisseur et de la nature la paroi cellulaire de ses tissus constitutifs (Niklas 1989). Là, les lois physiques de la statique s'appliquent. La tige d'un semis peut alors être considérée comme une colonne conique verticale ancrée à sa base. En fonction des propriétés mécaniques de la tige, il est possible de calculer les contraintes auxquelles le semis pourra résister (McMahon et Kronaur 1976 dans King 1986). Cette affirmation est valable surtout pour des arbres d'un certain calibre dont la structure du bois est homogène. Les propriétés mécaniques du bois sont très stables dans le temps et dans l'espace. Le comportement de ce matériau correspond très bien aux modèles expliquant la résistance des matériaux aux contraintes, et les déformations élastiques ou plastiques en découlant (Baïlon *et al.* 1980).

Cependant, l'affaissement de la tige des semis d'épinette noire est surtout observé sur les sections de tige qui sont relativement jeunes (pousses annuelles), celles qui ne sont pas encore lignifiées. À ce moment, la section de tige en question se comporte pratiquement

comme la tige d'une plante herbacée plutôt que comme la tige d'une plante ligneuse. La rigidité des organes des plantes herbacées non lignifiées proviendrait surtout de la turgescence des cellules (Niklas et O'Rourke 1987; Niklas 1989). La tige d'un semis d'épinette noire sous contrainte serait plus un matériau présentant un comportement élastique non linéaire (Baïlon *et al.* 1980). Durant cette période, la stabilité du semis serait plus reliée à sa capacité de compenser ses pertes en eau qu'à la résistance mécanique des parois cellulaires. La perte en eau, de même que la capacité de répondre à ce besoin par les racines, est fonction de plusieurs paramètres environnementaux dont la température, le taux d'humidité relative de l'air, la quantité et la qualité de la lumière, la vitesse de déplacement de l'air, la quantité d'eau dans le substrat au niveau des racines, la nature du substrat, etc. Cet équilibre perte/approvisionnement en eau est aussi fonction de l'état physiologique des différentes parties de la plante. L'interrelation entre tous ces facteurs et leur variation très rapide dans le temps font en sorte qu'il est difficile de prévoir les fluctuations de la turgescence des cellules des différents organes d'un semis. Par conséquent, il devient tout aussi difficile de prévoir le comportement statique du semis.

6.1.4 Discussion.

Ce modèle théorique du processus de gauchissement semble expliquer la plupart des résultats obtenus lors de nos différentes expériences sur le gauchissement. L'utilisation de facteurs qui augmentent la vitesse de croissance, tels de fortes intensités lumineuses, des concentrations en CO₂ élevées et l'utilisation d'engrais fortement azotés n'ont pas augmenté le taux de gauchissement. De même, l'utilisation de facteurs qui diminuent la vitesse de croissance, comme des températures de nuit basses ou des faibles intensités lumineuses, n'ont pas diminué de façon significative le gauchissement, mais l'ont seulement retardé. Ces résultats, en accord avec le modèle proposé, montrent que le gauchissement n'est pas en relation directe avec une trop grande vitesse de croissance.

Les résultats du tableau 1.1 montrent que les mouvements de détérioration ont une amplitude plus grande que les mouvements de correction. Ceci est explicable par la verse rapide expliquée en phase 2, puis le redressement lent de la phase 4 du modèle. De même, la conclusion tirée du tableau 1.2 qui stipule qu'un semis qui dépasse un angle de 90° aura peu de chances de se redresser concorde avec le modèle. Dans ce cas, les semis trop gauchis n'auraient pas le temps de se redresser parce que la lignification aura lieu avant que le géotropisme, qui est un mouvement relativement lent, ait eu le temps d'agir.

Le gauchissement de la tige de l'épinette noire est plus prononcé lors des productions commerciales hivernales. Cette période de l'année est caractérisée par un faible ensoleillement, mais aussi par un gradient directionnel accentué de la lumière. Pour induire la réponse phototropique impliquée à la phase 1, un gradient lumineux doit être appliqué sur un organe végétal. La magnitude de ce gradient peut être très faible; si une plante sensible au phototropisme est placée entre deux sources lumineuses, une différence de 20% entre les deux sources lumineuses est suffisante pour induire une courbure chez la plante (Pickard 1969 dans Firn 1986). La grande majorité des études sur le phototropisme utilisent une lumière unilatérale pour provoquer le stimulus phototropique (Firn 1986). Le fait que le gauchissement est plus sévère durant cette période est en accord avec l'hypothèse que le gradient directionnel de l'ensoleillement qui entraîne une réponse phototropique chez les semis d'épinette noire est fortement en cause dans le processus du gauchissement. Les résultats illustrés dans les figures 1.1 et 1.2 montrent très bien la relation entre le gauchissement et la direction de la lumière dominante. Ces conclusions valident aussi le

modèle décrit ici, parce que le facteur déclenchant le processus du gauchissement semble être une réaction de phototropisme.

Il est important de souligner à cet égard que, pour la première fois depuis 4 ans, nous avons volontairement réussi une production d'été avec un taux extrêmement élevé de gauchissement. Le taux de gauchissement sur ces semis était de 72.4% à 110 jours après le semis, soit juste avant le traitement de mise en dormance. Ce taux a atteint 76.2% à 165 jours après le semis et 79.7% à 259 jours après le semis. Ce sont là des taux de gauchissement que nous n'avions jamais pu obtenir en conditions normales de culture estivale. Ils dépassaient même de beaucoup les taux généralement retrouvés en conditions normales de culture hivernale ou automnale.

Ces résultats s'expliquent en fonction des différentes étapes expliquant le processus du gauchissement. En utilisant une source de lumière directionnelle, nous avons fortement favorisé l'obtention d'une réaction de phototropisme conduisant à la phase 1 du processus de gauchissement. D'autre part, toutes les productions avec une source de lumière intense et non directionnelle (productions d'été et productions d'hiver avec lumières artificielles à forte intensité) ont très peu gauchies (Lord *et al.* 1990c). Les arrosages quotidiens permettant de garder le taux d'humidité élevé au niveau des semis ont aussi provoqué la persistance de gouttelettes d'eau sur ces derniers. Ce fut un facteur déterminant qui a conduit à la verse décrite dans la phase 2 du processus. Ceci est confirmé par les résultats de l'expérience tenue à Girardville durant l'hiver 1990 (figure 1.3). Le maintien du taux d'humidité élevé dans le substrat est reconnu pour nuire au développement des racines et rend le semis plus sensible au stress hydrique. Ce déséquilibre racines/tige, compte tenu de l'importance de la turgescence des tissus pour maintenir la rigidité de la partie non lignifiée de la tige, est de nature à favoriser la verse de la tige en diminuant sa capacité de support.

6.1.5 Conclusions.

Les mouvements de balancement ou d'oscillations sont fréquents chez les plantes (circumnutation, mouvement des vrilles). Ces mouvements sont plus souvent présents sur des plantules en croissance, ou sur les jeunes pousses; ceci s'explique bien par la nature plus instable et moins rigide des tissus non lignifiés, ce qui les rend plus sensibles aux différents stimuli et tropismes.

Dans la perspective des réactions parfois contradictoire des plantes aux différents tropismes, il serait peut-être plus opportun de situer le problème du gauchissement au niveau du redressement qui ne se produit pas, plutôt que de parler de semis qui tombent. En effet, dans de bonnes conditions, dès qu'un semis penche légèrement, il se redresse. La verse prononcée décrite en phase 2 du modèle n'a pas le temps de se produire. Si les conditions sont défavorables, les semis ne se redresseront pas, resteront sous les autres semis, et perdront leur dominance apicale. Sur les semis très gauchis, on observe souvent la présence de plusieurs branches qui semble compétitionner pour la dominance apicale, ce qui est le signe de perturbations d'ordre physiologique. Le semis qui ne se redressent pas se retrouvent sous les autres semis, en position très défavorable du point de vue exposition à la lumière. Puisque la quantité de lumière disponible est un des facteurs qui a le plus d'impact sur le taux de photosynthèse, cette position défavorable pourrait expliquer à elle seule le retard de croissance des semis gauchis (tableau 1.3b).

Nous avons déjà observé que la nouvelle pousse de semis d'épinette noire remis en serres après une période de dormance gauchit et se redresse de la même façon que sur des semis de

première année. Les caractéristiques physiologiques et physiques de ces plants plus âgés sont très différentes de celles des semis de première année. Pourtant la nouvelle pousse semble se comporter comme la pousse de jeunes semis. Ceci met en évidence la difficulté de relier le gauchissement de la tige de l'épinette noire à de seuls facteurs environnementaux.

D'où l'intérêt de poursuivre plus à fond cette investigation de la relation " tropisme-gauchissement", ou "tropisme-redressement". Pour ce faire, nous voulons vérifier l'effet des différents tropismes sur la courbure de la tige de l'épinette noire . Toute investigation expérimentale d'un phénomène aussi complexe que le phototropisme, le géotropisme et l'autotropisme requière un contrôle rigoureux des conditions expérimentales. De plus, comme la croissance des semis d'épinette noire est très lente, les réponses devraient l'être aussi. Les expériences devront avoir lieu dans de chambres de croissance à environnement contrôlé et les mesures de courbures requièreront l'emploi d'images photographiques ou de mesures de mouvement prises à intervalles rapprochés.

6.2 RETARDER LA CROISSANCE EN HAUTEUR DE LA TIGE POUR RÉDUIRE L'IMPORTANCE DU GAUCHISSEMENT.

6.2.1 Objectif visé.

L'utilisation de retardant de croissance chez les conifères a principalement eu pour objectif de limiter le taux d'élongation de la tige, d'induire une dormance plus hâtive des bourgeons et de favoriser un rapport biomasse racinaire/aérienne plus favorable (Ross *et al.*, 1983). Weston *et al.* (1980) ont utilisé différents types de retardant de croissance pour traiter de jeunes semis de *Pinus contorta* et *Picea glauca* afin de favoriser une meilleure répartition de biomasse entre la tige et les racines et augmenter la survie après plantation. Certains de ces produits réduisent d'une manière significative la taille des semis sans diminuer pour autant la biomasse.

L'analyse de la croissance des semis d'épinette noire des expériences des années antérieures nous montre que, durant la période de croissance exponentielle en hauteur de la tige, le rapport H/D atteint sa valeur la plus élevée autour de la douzième semaine, ce qui correspond à la période où le taux et la sévérité du gauchissement sont les plus élevés. La verse du semis pourrait donc être associée à un manque de capacité de support de la tige. Il semble alors avantageux d'inhiber la croissance de la tige durant cette période critique pour favoriser un rapport H/D plus faible. Le traitement "idéal" devrait inhiber la croissance en hauteur, favoriser la croissance radiale tout en n'affectant pas la quantité de carbone fixé.

Nos recherches en 1989 et en 1990 ont porté sur l'emploi de quatre retardants de croissance (Cycocel, B-9, A-Rest et Éthrel) utilisés à différentes concentrations et appliqués à deux stades de développement de jeunes semis d'épinette noire et de pin gris cultivés en serre dans des conditions de culture similaires à une production commerciale. L'objectif était de réduire l'impact du gauchissement sur l'épinette noire et favoriser un rapport H/D plus bas chez le pin gris. L'hypothèse sous-jacente pour l'épinette noire était que les retardants diminueraient la croissance en hauteur sans affecter significativement la croissance en biomasse sèche, tout en diminuant l'incidence du gauchissement de la tige chez l'épinette noire. La matière sèche devrait alors se redistribuer dans la tige, avec diminution du rapport H/D. La méthodologie décrite dans le rapport de l'an dernier est reprise ici avec les quelques modifications mineures qui ont été apportées en cours de route.

6.2.2 Résumé de la méthodologie.

L'expérience commencée en janvier 1990 se résume de la façon suivante:

Variables:

- a) 2 espèces: épinette noire et pin gris;
- b) témoins et 4 produits: Cycocel, B-9, A-rest et Éthrel;
- c) 2 concentrations: Témoin: inclus dans le dispositif et hors-dispositif;
Cycocel: application foliaire de 2 500 et 5 000 ppm;
B-9: application foliaire de 2 500 et 5 000 ppm;
Éthrel: application foliaire de 100 et 500 ppm;
A-Rest: donné par "soil drenching" à 0, 250 et 0,5 mg/semis;
- d) 2 stades d'application: 8 et 12 semaines après le semis;

e) 4 répétitions.

Facteurs fixes:

- a) Lumière: 18 hres de jour à ≈ 300 lux;
- b) T° jour/nuit: 22/15°C;
- c) CO₂: concentration de l'air ambiant;
- d) Fertilisation: scénario hiver habituel;
- e) Irrigation: au besoin;
- f) Date des traitements de mise en dormance: 17 mai 1990 (16 semaines après le semis).

Dates d'échantillonnage:

6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 24, 30, 64 et 75 semaines après le semis.
16 plants échantillonnés par traitement.

Paramètres mesurés:

- hauteurs et diamètres de l'hypocotyle et de la tige;
- biomasses sèches de la tige, aiguilles et racines;
- nombre de bourgeons et de branches;
- taux de gauchissement et sévérité.

Traitement statistique:

L'analyse de variance (ANOVA) a été utilisée pour vérifier l'effet des traitements sur chaque espèce à chaque date d'échantillonnage. Les moyennes de chaque paramètre mesuré pour chaque espèce et date d'échantillonnage ont été comparées entre elles par le test de Fisher protégé (Fisher PLSD) à un niveau de signification de 5%. Tous les calculs ont été exécutés à l'aide du logiciel Statview IITM.

6.2.3 Résultats et discussion.

Les résultats présentés au tableau 2.1 nous montrent que les différents traitements de retardants de croissance n'ont eu aucune influence significative sur le taux de gauchissement à la fin de la période de lecture. La lecture du gauchissement effectuée le 9 juillet 1990, sept semaines après le traitement de mise en dormance, ne montre aucune différence significative entre les traitements. Pourtant, les mesures faites sur ces semis lors de l'échantillonnage du 17 juillet, soit à peu près à la même période, montre que les semis de certains traitements ont un rapport H/D significativement plus petit que les semis témoin (tableau 2.2d). Ceci est particulièrement vrai pour les 4 traitements au A-Rest où la baisse du rapport H/D provient principalement d'une diminution de la hauteur des tiges. La diminution du rapport H/D est aussi observé lors des échantillonnages 4, 5 et 6, lesquels ont eu lieu durant la période où les semis sont susceptibles au gauchissement (13, 15 et 17 semaines après le semis; tableaux 2.2a, 2.2b, 2.2c). Ceci montre qu'un rapport H/D plus bas ne diminue pas nécessairement le taux de gauchissement.

Tableau 2.1: Evolution du taux (%) de gauchissement des semis d'épinettes noires traités avec différents retardants de croissances, du 5 avril au 9 juillet 1990. Les " * " indiquent les valeurs pour lesquelles il y a une différence significative avec le traitement témoin (p=0.05).

Traitements			Taux de gauchissement (%)											
Produit utilisé	Concentration du produit	Age des semis (sem.)	5 avril 69	12 avril 76	19 avril 83	26 avril 90	3 mai 97	10 mai 104	17 mai 111	24 mai 118	31 mai 125	9 juillet 164	< Date	< Age en jours
Témoins			15.4	16.9	25.6	25.8	32.9	18.7	23.7	17.5	16.8	3.1		
Cycocel	2500 ppm	8	15.0	13.1	18.2 *	18.2	17.4 *	15.4	16.9	14.3	13.5	1.0		
Cycocel	2500 ppm	12	22.0	18.3	22.1	23.1	23.7	15.3	17.5	11.7	14.9	2.5		
Cycocel	5000 ppm	8	10.0	10.7	11.5 *	12.6 *	16.4	11.0 *	14.5 *	13.0	13.7	1.4		
Cycocel	5000 ppm	12	16.0	13.3	21.7	22.4	22.1	17.0	17.5	12.4	16.6	2.5		
B-Nine	2500 ppm	8	18.9	19.3	22.1	20.5	25.1	16.4	13.5 *	9.4 *	16.0	1.9		
B-Nine	2500 ppm	12	13.3	18.3	28.1	26.1	28.6	17.0	14.1 *	8.7 *	11.6	3.6		
B-Nine	5000 ppm	8	14.3	9.3 *	8.9 *	10.3 *	11.9 *	8.5 *	11.3 *	6.6 *	11.4	0.4		
B-Nine	5000 ppm	12	17.1	18.9	25.6	25.5	22.4	12.8	12.5 *	7.7 *	8.3 *	2.1		
Ethrel	100 ppm	8	19.3	21.1	17.0 *	16.4 *	20.0	13.7	15.2	10.9 *	13.7	1.5		
Ethrel	100 ppm	12	16.8	20.0	26.0	39.4 *	35.2	21.8	19.6	13.2	16.8	5.1		
Ethrel	500 ppm	8	13.3	15.0	13.4 *	11.6 *	21.0	15.4	17.0	9.4 *	10.8	2.5		
Ethrel	500 ppm	12	22.5	23.7	24.0	45.5 *	38.3	28.8 *	24.7	14.3	17.3	3.6		
A-Rest	0.25 mg/plant	8	14.1	21.7	24.8	15.3 *	20.2	10.2 *	10.5 *	5.7 *	8.5 *	1.9		
A-Rest	0.25 mg/plant	12	17.1	15.8	24.2	21.2	21.7	14.8	11.7 *	4.9 *	10.6	2.7		
A-Rest	0.5 mg/plant	8	17.0	18.7	20.1	12.8 *	15.5 *	7.9 *	10.3 *	6.2 *	11.3	2.8		
A-Rest	0.5 mg/plant	12	18.2	19.3	26.7	24.8	26.4	17.8	17.6	10.0 *	10.2 *	3.0		
			16.4	17.2	21.4	22.1	24.0	15.6	16.2	10.7	13.3	2.5	<- Moyenne	

Tableau 2.2a: Mesures de croissance des semis d'épinettes noires traités avec différents retardants de croissances lors de l'échantillonnage du 30 avril 1990 (94 jr. après le semis). Les " * " indiquent les valeurs pour lesquelles il y a une différence significative (p = 0.05) avec le traitement témoin.

Produit utilisé	Traitements		Hauteur Totale (mm)	Diamètre (mm)	H/D	Nombre de Bourgeons	Biomasse sèche				Rapport	
	Concentration du produit	Age des semis (sem.)					Racines (mg)	Feuilles (mg)	Tiges (mg)	Total (mg)	B. S. Racines/B. S. Total (%)	
Témoins			101	0.87	11.86	8.0	55	218	70	342		16.1
Cycocel	2500 ppm	8	100	0.90	11.60	9.0	51	220	66	337		15.3
Cycocel	2500 ppm	12	99	0.82	12.45	8.1	50	188	63	300		16.6
Cycocel	5000 ppm	8	96	0.82	12.36	8.1	47	197	58	302		16.3
Cycocel	5000 ppm	12	90 *	0.77	12.03	6.9	38 *	159 *	48 *	244 *		15.0
B-Nine	2500 ppm	8	94	0.94	10.49	8.3	56	219	68	343		16.3
B-Nine	2500 ppm	12	103	0.93	11.30	8.5	61	228	68	357		16.9
B-Nine	5000 ppm	8	93	0.92	10.35 *	7.9	58	240	62	359		16.2
B-Nine	5000 ppm	12	98	0.84	12.17	8.1	52	212	61	325		15.7
Ethrel	100 ppm	8	100	0.84	12.11	9.1	50	210	68	328		15.2
Ethrel	100 ppm	12	102	0.86	12.35	7.3	43 *	188	64	295		14.4
Ethrel	500 ppm	8	97	0.90	11.20	8.6	57	214	58	328		17.4
Ethrel	500 ppm	12	109	0.98	11.386	8.6875	53.3	244	80	377		14.5
A-Rest	0.25 mg/plant	8	83 *	0.86	9.8438 *	8.1875	49.4	210	46 *	305		16.3
A-Rest	0.25 mg/plant	12	96	0.88	11.13	8.5	48	225	67	340		13.8
A-Rest	0.5 mg/plant	8	75 *	0.79	9.87 *	7.0	41 *	189	44 *	274 *		14.9
A-Rest	0.5 mg/plant	12	98	0.85	12.09	8.2	47	226	63	335		13.9

Tableau 2.2b: Mesures de croissance des semis d'épinettes noires traités avec différents retardants de croissances lors de l'échantillonnage du 14 mai 1990 (108 jr. après le semis). Les " * " indiquent valeurs pour lesquelles il y a une différence significative ($p = 0.05$) avec le traitement témoin.

Produit utilisé	Traitements		Hauteur Totale (mm)	Diamètre (mm)	H/D	Nombre de Bourgeons	Biomasse sèche				Rapport	
	Concentration du produit	Age des semis (sem.)					Racines (mg)	Feuilles (mg)	Tiges (mg)	Total (mg)	B. S. Racines/B. S. Total (%)	
Témoins			138	1.30	10.70	13.4	113	397	129	639		17.8
Cycocel	2500 ppm	8	126 *	1.18	10.86	11.1 *	113	333	149	595		18.5
Cycocel	2500 ppm	12	143	1.26	11.52	12.3	89	312 *	129	530		18.5
Cycocel	5000 ppm	8	133	1.25	10.92	12.3	99	371	125	595		16.7
Cycocel	5000 ppm	12	116 *	1.01 *	12.08 *	9.8 *	69 *	269 *	84 *	422 *		15.9
B-Nine	2500 ppm	8	141	1.26	11.37	12.6	108	406	135	649		16.4
B-Nine	2500 ppm	12	124 *	1.35	9.34 *	12.6	112	406	128	646		17.2
B-Nine	5000 ppm	8	129	1.27	10.20	12.8	108	385	120	612		17.6
B-Nine	5000 ppm	12	121 *	1.31	9.62	12.7	104	400	97	600		17.2
Ethrel	100 ppm	8	138	1.33	10.39	12.8	123	427	133	683		17.3
Ethrel	100 ppm	12	130	1.20	10.92	12.6	105	381	107	594		17.6
Ethrel	500 ppm	8	132	1.32	10.13	13.6	109	394	137	640		16.9
Ethrel	500 ppm	12	143	1.39	10.38	12.8	121	409	160	689		17.6
A-Rest	0.25 mg/plant	8	102 *	1.16 *	8.95 *	11.6 *	108	393	98	598		18.3
A-Rest	0.25 mg/plant	12	122 *	1.24	10.08	11.9	96	395	128	619		15.4
A-Rest	0.5 mg/plant	8	100 *	1.09 *	9.41 *	12.2	101	354	96	551		17.9
A-Rest	0.5 mg/plant	12	119 *	1.17	11.23	11.2 *	89	381	118	587		15.1

Tableau 2.2c: Mesures de croissance des semis d'épinettes noires traités avec différents retardants de croissances lors de l'échantillonnage du 28 mai 1990. Les " * " indiquent les valeurs pour lesquelles il y a une différence significative ($p = 0.05$) avec le traitement témoin.

-----Traitements-----			Hauteur Totale (mm)	Diamètre (mm)	H/D	Nombre de Bourgeons	-----Biomasse sèche-----				Rapport	
Produit utilisé	Concentration du produit	Age des semis (sem.)					Racines (mg)	Feuilles (mg)	Tiges (mg)	Total (mg)	B. S. Racines/B. S. Total (%)	
Témoins			165	1.50	11.15	16.6	159	521	234	913	17.4	
Cycocel	2500 ppm	8	170	1.43	12.31	16.0	123	460	221	804	15.4	
Cycocel	2500 ppm	12	179	1.50	12.35 *	17.6	167	508	241	916	17.4	
Cycocel	5000 ppm	8	173	1.57	11.07	18.2	189	568	251	1008	18.4	
Cycocel	5000 ppm	12	154	1.27 *	12.32 *	15.3	117	385 *	173 *	675 *	16.7	
B-Nine	2500 ppm	8	182 *	1.40	13.36 *	18.4	144	502	246	892	16.1	
B-Nine	2500 ppm	12	170	1.60	10.79	18.9 *	199	612 *	247	1058	18.6	
B-Nine	5000 ppm	8	154	1.38	11.36	15.6	139	500	205	843	16.2	
B-Nine	5000 ppm	12	151	1.47	10.46	16.3	150	483	197	830	17.6	
Ethrel	100 ppm	8	172	1.36	12.71 *	16.1	143	494	223	860	16.4	
Ethrel	100 ppm	12	170	1.49	11.47	18.0	150	499	229	878	16.8	
Ethrel	500 ppm	8	168	1.39	12.13	16.6	147	465	217	829	17.6	
Ethrel	500 ppm	12	179	1.56	11.68	17.6	160	494	268	922	17.1	
A-Rest	0.25 mg/plant	8	125 *	1.36	9.36 *	16.3	142	523	149 *	813	17.1	
A-Rest	0.25 mg/plant	12	153	1.57	9.87 *	18.1	161	608	225	994	16.1	
A-Rest	0.5 mg/plant	8	118 *	1.24 *	9.93 *	15.2	134	458	138 *	730 *	17.6	
A-Rest	0.5 mg/plant	12	136 *	1.31 *	10.97	15.5	138	465	167 *	770	17.7	

Tableau 2.2d: Mesures de croissance des semis d'épinettes noires traités avec différents retardants de croissances lors de l'échantillonnage du 10 juillet 1990 (165 jr. après le semis). Les " * " indiquent les valeurs pour lesquelles il y a une différence significative ($p = 0.05$) avec le traitement témoin.

Produit utilisé	Traitements		Hauteur Totale (mm)	Diamètre (mm)	H/D	Nombre de Bourgeons	Biomasse sèche				Rapport	
	Concentration du produit	Age des semis (sem.)					Racines (mg)	Feuilles (mg)	Tiges (mg)	Total (mg)	B. S. Racines/B. S. Total (%)	B. S. Total (%)
Témoins			178	2.16	8.33	22.3	884	987	614	2484	35.6	
Cycocel	2500 ppm	8	179	2.14	8.45	24.8 *	795	1016	616	2428	32.6 *	
Cycocel	2500 ppm	12	185	2.04	9.10 *	21.7	679 *	833	555	2065 *	32.6 *	
Cycocel	5000 ppm	8	176	2.07	8.47	22.6	723 *	865	544	2129 *	34.6	
Cycocel	5000 ppm	12	156 *	1.98 *	7.93	20.6	689 *	704 *	440 *	1833 *	37.8	
B-Nine	2500 ppm	8	183	2.10	8.72	24.1	709	961	618	2286	30.6 *	
B-Nine	2500 ppm	12	162 *	1.98 *	8.21	23.3	763	936	525 *	2226	34.0	
B-Nine	5000 ppm	8	155 *	1.93 *	8.14	22.0	635 *	850	471 *	1955 *	32.3 *	
B-Nine	5000 ppm	12	158 *	2.00 *	8.09	22.3	735 *	1059	529 *	2319	31.3 *	
Ethrel	100 ppm	8	184	2.06	9.01 *	24.8 *	793	939	610	2341	33.8	
Ethrel	100 ppm	12	175	1.98 *	8.99 *	22.6	659 *	900	586	2148 *	30.8 *	
Ethrel	500 ppm	8	168	2.12	7.99	24.4	749 *	830 *	533	2110 *	35.8	
Ethrel	500 ppm	12	180	2.10	8.62	24.6 *	723 *	920	656	2299	31.5 *	
A-Rest	0.25 mg/plant	8	137 *	2.01	6.83 *	20.8	758	936	456 *	2151 *	35.3	
A-Rest	0.25 mg/plant	12	148 *	1.97 *	7.57 *	20.9	766	999	435 *	2201	34.8	
A-Rest	0.5 mg/plant	8	126 *	1.94 *	6.55 *	21.1	741 *	920 *	409 *	2069 *	35.8	
A-Rest	0.5 mg/plant	12	136 *	1.82 *	7.50 *	19.4 *	680 *	828	378 *	1885 *	36.0	

Tableau 2.2e: Mesures de croissance des semis d'épinettes noires traités avec différents retardants de croissances lors de l'échantillonnage du 20 août 1990 (206 jr. après le semis). Les " * " indiquent les valeurs pour lesquelles il y a une différence significative ($p = 0.05$) avec le traitement témoin.

Produit utilisé	Traitements		Hauteur Totale (mm)	Diamètre (mm)	H/D	Nombre de Bourgeons	Plants Débourés (%)	Biomasse sèche				Rapport	
	Concentration du produit	Age des semis (sem.)						Racines (mg)	Feuilles (mg)	Tiges (mg)	Total (mg)	B. S. Racines/B. S. Total (%)	
Témoins			172	2.42	7.22	22.0	15.6	1638	857	722	3217	50.6	
Cycocel	2500 ppm	8	179	2.51	7.27	23.1	25.0	1761	856	725	3341	52.9	
Cycocel	2500 ppm	12	178	2.45	7.34	23.8	25.0	1590	765	779	3134	50.2	
Cycocel	5000 ppm	8	178	2.37	7.58	22.2	37.5	1742	851	718	3311	52.2	
Cycocel	5000 ppm	12	159	2.39	6.75	20.4	25.0	1349	663 *	652	2663 *	50.3	
B-Nine	2500 ppm	8	177	2.48	7.29	23.1	25.0	1563	894	798	3255	48.1	
B-Nine	2500 ppm	12	180	2.64	6.89	24.0	0.0	1811	960	805	3576	50.6	
B-Nine	5000 ppm	8	164	2.41	6.87	23.2	37.5	1536	874	720	3130	48.7	
B-Nine	5000 ppm	12	155	2.49	6.31 *	22.7	31.3	1666	902	659	3227	51.3	
Ethrel	100 ppm	8	180	2.56	7.14	23.9	18.8	1852	929	815	3595	51.1	
Ethrel	100 ppm	12	173	2.27	7.70	21.7	18.8	1414	789	697	2900	48.8	
Ethrel	500 ppm	8	172	2.52	6.92	22.8	25.0	1906	830	785	3521	53.7	
Ethrel	500 ppm	12	179	2.49	7.26	22.2	50.0	1748	851	799	3398	51.4	
A-Rest	0.25 mg/plant	8	135	2.32	5.90 *	21.7	43.8	1535	894	590 *	3019	50.9	
A-Rest	0.25 mg/plant	12	153	2.49	6.20 *	24.8	25.0	1730	982	660	3372	51.3	
A-Rest	0.5 mg/plant	8	126	2.44	5.31 *	21.1	56.3	1598	884	528 *	3009	52.8	
A-Rest	0.5 mg/plant	12	148	2.45	6.08 *	21.1	37.5	1624	904	599 *	3126	51.6	

Tableau 2.2f: Mesures de croissance des semis d'épinettes noires traités avec différents retardants de croissances lors de l'échantillonnage du 16 avril 1991 (jr. après le semis). Les " * " indiquent les valeurs pour lesquelles il y a une différence significative (p = 0.05) avec le traitement témoin.

-----Traitements-----			Hauteur Totale (mm)	Diamètre (mm)	H/D	Nombre de Bourgeons	-----Biomasse sèche-----				Rapport	
Produit utilisé	Concentration du produit	Age des semis (sem.)					Racines (mg)	Feuilles (mg)	Tiges (mg)	Total (mg)	B. S. Racines/B. S. Total (%)	
Témoins			168	2.61	6.49	22.8	2042	1021	1006	4069	50.4	
Cycocel	2500 ppm	8	174	2.59	6.76	23.0	2016	1066	941	4165	52.0	
Cycocel	2500 ppm	12	177	2.80	6.39	24.4	1974	1086	1072	4131	47.8	
Cycocel	5000 ppm	8	173	2.66	6.61	21.4	1962	1045	1046	4053	48.8	
Cycocel	5000 ppm	12	153	2.45	6.34	22.5	1746	860	775 *	3380 *	51.4	
B-Nine	2500 ppm	8	179	2.56	7.03	22.9	1961	1192 *	990	4142	47.1	
B-Nine	2500 ppm	12	160	2.70	6.04	22.1	1941	1054	910	3905	49.6	
B-Nine	5000 ppm	8	170	2.49	6.89	22.6	1791	1134	979	3906	46.0 *	
B-Nine	5000 ppm	12	141	2.30 *	6.16	20.6	1655 *	996	728 *	3378 *	48.6	
Ethrel	100 ppm	8	180	2.64	6.86	23.5	1845	1032	1049	4025	45.9 *	
Ethrel	100 ppm	12	177	2.49	7.14 *	24.6	1996	1123	1039	4236	48.0	
Ethrel	500 ppm	8	163	2.52	6.44	22.9	2025	951	944	3919	51.6	
Ethrel	500 ppm	12	175	2.52	6.98	23.2	1929	1092	1026	4045	48.0	
A-Rest	0.25 mg/plant	8	134	2.58	5.24 *	22.3	1736 *	1059	764 *	3560	48.4	
A-Rest	0.25 mg/plant	12	143	2.50	5.82 *	23.9	1845	1216 *	771 *	3835	48.0	
A-Rest	0.5 mg/plant	8	123	2.51	4.94 *	22.3	1775	1209 *	759 *	3742	47.3	
A-Rest	0.5 mg/plant	12	150	2.55	5.94	22.6	2108	1184	876	4169	50.7	

Tableau 2.2g: Mesures de croissance des semis d'épinettes noires traités avec différents retardants de croissances lors de l'échantillonnage du 8 juillet 1991 (528 jr. après le semis). Les " * " indiquent les valeurs pour lesquelles il y a une différence significative (p = 0.05) avec le traitement témoin.

Produit utilisé	Traitements		Hauteur Totale (mm)	Pousse Annuelle (mm)	Diamètre (mm)	H/D	Nombre de Bourgeons	Biomasse sèche			Rapport	
	Concentration du produit	Age des semis (sem.)						Racines (mg)	aérien (mg)	Total (mg)	B. S. Racines/B. S. Total (%)	
Témoins			339	165.31	3.65	9.37	31.9	2214	4883	7096	45.8	
Cycocel	2500 ppm	8	363	182	3.58	10.22	33.4	2178	5329	7507	41.4	
Cycocel	2500 ppm	12	381 *	199.38 *	3.48	11.18 *	33.4	1917	4836	6754	39.1	
Cycocel	5000 ppm	8	363	200 *	3.43	10.75 *	32.5	1741 *	4672	6414	38.6	
Cycocel	5000 ppm	12	362	202.63 *	3.42	10.73 *	32.3	1752 *	4632	6384	38.1	
B-Nine	2500 ppm	8	344	158	3.66	9.42	33.4	1950	5009	6959	40.0	
B-Nine	2500 ppm	12	349	187.81	3.48	10.32	31.8	1855	4911	6766	38.4	
B-Nine	5000 ppm	8	360	192.31	3.54	10.24	32.5	1889	5236	7125	36.2 *	
B-Nine	5000 ppm	12	326	175.06	3.33	10.00	28.7 *	1767 *	4514	6280	39.7	
Ethrel	100 ppm	8	355	173.75	3.47	10.52 *	31.6	1922	4773	6695	40.6	
Ethrel	100 ppm	12	369	193.88 *	3.56	10.64 *	32.7	1841	4792	6633	38.4	
Ethrel	500 ppm	8	375 *	204.94 *	3.46	10.95 *	36.1 *	2120	5734 *	7854	37.1 *	
Ethrel	500 ppm	12	383 *	213.06 *	3.32 *	11.71 *	32.1	1618 *	4705	6324	34.6 *	
A-Rest	0.25 mg/plant	8	328	187.94	3.46	9.59	31.6	1910	4530	6440	42.9	
A-Rest	0.25 mg/plant	12	322	170.38	3.53	9.17	31.7	2101	4408	6510	49.2	
A-Rest	0.5 mg/plant	8	310	176.63	3.31 *	9.51	29.1	1906	4360	6266	45.0	
A-Rest	0.5 mg/plant	12	318	172.31	3.48	9.31	31.1	1849	4413	6261	41.7	

Le traitement B-Nine 5 000 ppm à la 8e semaine est le traitement qui réduit le plus le taux de gauchissement. Le nombre de semis gauchis est significativement réduit par ce traitement à partir du 12 avril jusqu'à la fin de la période de mesure. En fait, le taux de gauchissement final pour les traitements B-nine 5 000 ppm à la 8ième semaine n'est plus que de 0.4% par rapport à 3.1 pour les témoins.(tableau 2.1). Ce traitement a diminué le rapport H/D le 30 avril de façon significative (tableau 2.2a), mais pas le 14 mai (tableau 2.2b). Par la suite, il a augmenté le rapport H/D à l'échantillonnage du 28 mai (tableau 2.2c), puis l'a diminué à l'échantillonnage du 10 juillet (tableau 2.2d). Les semis qui ont le moins gauchi à cette date ne sont pas ceux qui ont le plus petit rapport H/D. De-même, le traitement qui a le plus fait gauchir les semis, l'Ethrel 500 ppm à la 12ième semaine, n'est pas le traitement qui donne les semis au rapport H/D les plus grands. L'ensemble de ces résultats nous démontre que le gauchissement ne semble pas relié au rapport H/D. En somme, l'hypothèse voulant que la réduction de la croissance en hauteur de la tige et du rapport H/D suffit à réduire le taux de gauchissement est infirmée par ces résultats. Des semis ont déboué spontanément durant l'été 1990, plus de 50% pour certain traitement (tableau 2.2e). Puisqu'un tel débouement pouvait diminuer la capacité d'un semis à survivre à l'hiver, il était important de vérifier l'état des semis après l'hivernement.

Au printemps 1991, soit au moment présumé de la livraison pour des semis produits selon un tel calendrier de production, les semis de tous les traitements semblaient être de bonne qualité (tableau 2.2f). Sur les 4 traitements au A-Rest et le traitement B-nine 5000 ppm à la 12ième semaine, qui avaient produit des semis significativement moins hauts que les témoins, un seul avait une biomasse sèche totale significativement plus basse, soit le traitement B-nine 5000 ppm à la 12e semaine. Le traitement Cycocel 5000 ppm à la 12e semaine avait aussi une biomasse sèche totale significativement plus basse. La répartition de la biomasse entre les différentes parties des semis a été affectée par certains traitements. Les diminutions de hauteur semblent être reliées à une baisse de la biomasse sèche des tiges pour les traitements au A-Rest. L'analyse des résultats de cet échantillonnage tardif permet de constater que, dans l'ensemble, les traitements de retardants de croissance ont eu des effets importants mais très variables sur les paramètres de croissance des semis. Les résultats présentés au tableau 2.2g indiquent que, après le débouement, les tendances observées à l'échantillonnage du mois d'avril ne sont plus présentes. Il n'y a plus de traitements avec des semis moins hauts, au contraire, trois traitements ont donné des semis significativement plus hauts que les témoins. Plus aucun traitement n'influence de façon significative la biomasse sèche totale. Tous les traitements sauf un ont provoqué une pousse annuelle plus longue que les témoins.

En plus de l'épinette noire, des populations de semis de pin gris ont aussi été traitées avec les mêmes retardants de croissance, aux mêmes concentrations et aux mêmes dates après le semis. Les informations relatives à ces populations sont données à titre informatif, puisqu'elles ne font pas l'objet du présent travail. Pour nous, cependant, ces informations sont importantes en ce sens qu'elles permettent de comparer deux espèces entre elles en ce qui a trait à leur réponse à une application de retardants de croissance. L'intérêt d'utiliser de tels produits avec une espèce comme le pin gris tient au fait qu'il pourrait favoriser l'obtention d'un rapport H/D plus petit à la livraison, donc des semis plus robustes. Trois des traitements au A-Rest ont diminué significativement la hauteur des tiges avant le débouement au printemps 1991 (tableau 2.3f). Ces traitements ont réduit la biomasse sèche de la tige de près de 50%, d'où une diminution importante de la biomasse sèche totale. Cependant, il est intéressant de noter à cet égard que les biomasses sèches des racines et des feuilles ont été très peu affectées par ce traitement. Après le débouement des pins gris, cinq traitements ont réduit significativement la hauteur de la pousse annuelle, donc la hauteur totale, en même temps que les biomasses sèches des tiges et la biomasse totale (tableau 2.3g).

Tableau 2.3a: Mesures de croissance des semis de pins gris traités avec différents retardants de croissances lors de l'échantillonnage du 30 avril 1990 (94 jours après le semis). Les " * " indiquent les valeurs pour lesquelles il y a une différence significative (p = 0.05) avec le traitement témoin.

Produit utilisé	Traitements		Hauteur Totale (mm)	Diamètre (mm)	H/D	Nombre de Bourgeons	Biomasse sèche				Rapport	
	Concentration du produit	Age des semis (sem.)					Racines (mg)	Feuilles (mg)	Tiges (mg)	Total (mg)	B. S. Racines/B. S. Total (%)	
Témoins			161	1.40	11.51	10.4	204	432	212	848		23.8
Cycocel	2500 ppm	8	160	1.41	11.61	10.1	225	453	223	897		25.0
Cycocel	2500 ppm	12	156	1.39	11.33	10.5	211	459	197	863		23.8
Cycocel	5000 ppm	8	149	1.36	11.02	9.9	207	410	193	809		25.5
Cycocel	5000 ppm	12	141	1.32	10.67	8.4	188	416	197	801		23.3
B-Nine	2500 ppm	8	147 *	1.34	10.18 *	10.3	223	448	203	870		25.1
B-Nine	2500 ppm	12	164	1.42	11.62	10.1	211	436	220	866		24.1
B-Nine	5000 ppm	8	157	1.32	12.09	8.6	227	441	205	875		25.5
B-Nine	5000 ppm	12	156	1.30 *	12.23	8.4	171	400	188	757		22.8
Ethrel	100 ppm	8	160	1.36	11.94	10.6	211	421	208	841		24.5
Ethrel	100 ppm	12	173	1.50	11.73	11.8	218	496	285 *	999 *		21.3
Ethrel	500 ppm	8	160	1.41	11.48	9.7	196	416	213	826		23.5
Ethrel	500 ppm	12	164	1.37	12.13	11.5	198	444	250	890		22.0
A-Rest	0.25 mg/plant	8	143 *	1.28 *	11.14	9.0	205	436	188	830		24.8
A-Rest	0.25 mg/plant	12	179 *	1.45	12.49	14.0 *	229	463	260 *	951		23.9
A-Rest	0.5 mg/plant	8	142 *	1.36	10.48	8.9	221	448	197	864		25.4
A-Rest	0.5 mg/plant	12	169	1.37	12.44	11.1	198	409	226	832		23.5

Tableau 2.3b: Mesures de croissance des semis de pins gris traités avec différents retardants de croissances lors de l'échantillonnage du 14 mai 1990 (108 jours après le semis). Les " * " indiquent les valeurs pour lesquelles il y a une différence significative (p = 0.05) avec le traitement témoin.

Produit utilisé	Traitements		Hauteur Totale (mm)	Diamètre (mm)	H/D	Nombre de Bourgeons	Biomasse sèche				Rapport	
	Concentration du produit	Age des semis (sem.)					Racines (mg)	Feuilles (mg)	Tiges (mg)	Total (mg)	B. S. Racines/B. S. Total (%)	Total
Témoins			178	1.80	9.99	13.9	357	720	370	1447		24.7
Cycocel	2500 ppm	8	160 *	1.64 *	9.95	12.4	345	628	289 *	1263 *		26.8
Cycocel	2500 ppm	12	164 *	1.51 *	11.12 *	12.4	291	553 *	263 *	1107 *		26.1
Cycocel	5000 ppm	8	160 *	1.59 *	10.17	13.0	297	609	269 *	1174 *		25.3
Cycocel	5000 ppm	12	165	1.58 *	10.64	12.7	256 *	629	283 *	1168 *		22.1
B-Nine	2500 ppm	8	154 *	1.66 *	9.32	12.4	326	681	276 *	1283		25.593
B-Nine	2500 ppm	12	174	1.62 *	10.85	13.4	296	646	302 *	1245		23.3
B-Nine	5000 ppm	8	160 *	1.64 *	9.87	13.8	309	628	275 *	1212 *		25.0
B-Nine	5000 ppm	12	168	1.58 *	10.77	12.8	302	624	289 *	1215 *		24.8
Ethrel	100 ppm	8	178	1.66 *	10.80	14.6	325	617	306 *	1248		25.8
Ethrel	100 ppm	12	191 *	1.82	10.73	16.6 *	344	724	412	1480		23.058
Ethrel	500 ppm	8	163 *	1.66 *	10.02	11.8	298	604 *	277 *	1180 *		24.89
Ethrel	500 ppm	12	189	1.91	10.05	15.2	335	696	430 *	1461 *		22.485
A-Rest	0.25 mg/plant	8	144 *	1.49 *	9.91	9.8 *	368	649	245 *	1262		28.9 *
A-Rest	0.25 mg/plant	12	187	1.68	11.20 *	13.3	351	645	337	1333		26.4
A-Rest	0.5 mg/plant	8	148 *	1.64 *	9.17	10.3 *	363	668	265 *	1296		27.4
A-Rest	0.5 mg/plant	12	183	1.69	10.94	15.6	329	671	343	1344		24.2

Tableau 2.3c: Mesures de croissance des semis de pins gris traités avec différents retardants de croissances lors de l'échantillonnage du 28 mai 1990 (122 jours après le semis). Les " * " indiquent les valeurs pour lesquelles il y a une différence significative (p = 0.05) avec le traitement témoin.

Produit utilisé	Traitements		Hauteur Totale (mm)	Diamètre (mm)	H/D	Nombre de Bourgeons	Biomasse sèche				Rapport	
	Concentration du produit	Age des semis (sem.)					Racines (mg)	Feuilles (mg)	Tiges (mg)	Total (mg)	B. S.	Racines/B. S. Total (%)
Témoins			173	1.95	9.15	13.2	507	924	444	1875		26.9
Cycocel	2500 ppm	8	160	1.89	8.48	10.7 *	539	875	386	1800		30.2
Cycocel	2500 ppm	12	155 *	1.67 *	9.59	11.3	404	707 *	329 *	1440 *		27.3
Cycocel	5000 ppm	8	156 *	1.71 *	9.27	9.9 *	398	762 *	328 *	1488 *		26.0
Cycocel	5000 ppm	12	167	1.68 *	10.17	11.7	343 *	810	325 *	1478 *		23.3
B-Nine	2500 ppm	8	162	1.80	9.17	10.6 *	459	838	381	1677		26.7
B-Nine	2500 ppm	12	169	1.82	9.47	11.6	440	824	344 *	1608		27.3
B-Nine	5000 ppm	8	157 *	1.63 *	9.69	9.7 *	394	793	317 *	1504 *		26.0
B-Nine	5000 ppm	12	177	1.81	9.90	12.0	410	857	386	1653		24.1
Ethrel	100 ppm	8	163	1.75 *	9.49	12.9	414	755 *	363 *	1531 *		26.7
Ethrel	100 ppm	12	188	1.99	9.53	11.5	505	890	468	1863		26.7
Ethrel	500 ppm	8	166	1.81	9.44	11.3	401	733 *	379	1512 *		25.1
Ethrel	500 ppm	12	178	1.89	9.50	13.6	401	874	428	1702		23.0
A-Rest	0.25 mg/plant	8	132 *	1.68 *	7.96 *	8.6 *	458	784	288 *	1530 *		29.8 *
A-Rest	0.25 mg/plant	12	183	1.79 *	10.32 *	11.7	451	792	392	1635		27.4
A-Rest	0.5 mg/plant	8	142 *	1.70 *	8.41	8.4 *	445	748 *	302 *	1496 *		29.4
A-Rest	0.5 mg/plant	12	171	1.76 *	9.78	11.4	436	759 *	352 *	1548 *		27.3

Tableau 2.3d: Mesures de croissance des semis de pins gris traités avec différents retardants de croissances lors de l'échantillonnage du 10 juillet 1990 (165 jours après le semis). Les " * " indiquent les valeurs pour lesquelles il y a une différence significative (p = 0.05) avec le traitement témoin.

Produit utilisé	Traitements		Hauteur Totale (mm)	Diamètre (mm)	H/D	Nombre de Bourgeons	Biomasse sèche				Rapport	
	Concentration du produit	Age des semis (sem.)					Racines (mg)	Feuilles (mg)	Tiges (mg)	Total (mg)	B. S. Racines/B. S. Total (%)	
Témoins			171	2.42	7.15	1.4	1293	1454	733	3479		37.3
Cycocel	2500 ppm	8	149 *	2.28	6.55	1.5	1122	1328	602 *	3052		36.9
Cycocel	2500 ppm	12	158	2.30	6.88	1.6	1054 *	1326	649	3028		34.9
Cycocel	5000 ppm	8	154 *	2.20 *	7.11	1.6	1053 *	1171 *	602 *	2826 *		37.0
Cycocel	5000 ppm	12	163	2.37	6.94	1.2	1109	1291	637	3037		36.1
B-Nine	2500 ppm	8	152 *	2.23 *	6.85	1.3	1024 *	1291	574 *	2890 *		35.4
B-Nine	2500 ppm	12	162	2.22 *	7.53	1.4	1126	1210 *	628	2965 *		36.7
B-Nine	5000 ppm	8	149 *	2.22 *	6.74	1.6	1045 *	1314	598 *	2957 *		35.5
B-Nine	5000 ppm	12	167	2.18 *	7.80	1.3	988 *	1282	601 *	2871 *		34.1
Ethrel	100 ppm	8	172	2.44	7.05	1.4	1180	1375	753	3308		35.7
Ethrel	100 ppm	12	183	2.47	7.42	1.3	1172	1465	826	3463		33.8 *
Ethrel	500 ppm	8	147 *	2.33	6.35 *	1.4	1020 *	1265	608	2893 *		35.4
Ethrel	500 ppm	12	169	2.51	6.74	1.3	1039 *	1295	741	3076		33.7 *
A-Rest	0.25 mg/plant	8	124 *	1.89 *	6.57	1.3	1208	1386	430 *	3024		39.9
A-Rest	0.25 mg/plant	12	168	2.14 *	7.91 *	1.4	1167	1421	599 *	3187		36.8
A-Rest	0.5 mg/plant	8	130 *	1.94 *	6.70	1.4	1199	1325	450 *	2975 *		40.1
A-Rest	0.5 mg/plant	12	154 *	1.97 *	7.88 *	1.5	1048 *	1234	525 *	2807 *		37.1

Tableau 2.3e: Mesures de croissance des semis de pins gris traités avec différents retardants de croissances lors de l'échantillonnage du 20 août 1990 (206 jours après le semis). Les " * " indiquent les valeurs pour lesquelles il y a une différence significative (p = 0.05) avec le traitement témoin.

Produit utilisé	Traitements		Hauteur Totale (mm)	Diamètre (mm)	H/D	Nombre de Bourgeons		Biomasse sèche				Rapport	
	Concentration du produit	Age des semis (sem.)				Débourement (%)	Racines (mg)	Feuilles (mg)	Tiges (mg)	Total (mg)	B. S. Racines/B. S. Total (%)		
Témoins			219	2.96	7.50	1.6	69	1686	1483	1047	4215		40.1
Cycocel	2500 ppm	8	206	2.78	7.44	1.5	69	1803	1464	902	4169		42.7
Cycocel	2500 ppm	12	233	2.77	8.49 *	1.3	88	1680	1458	950	4088		41.2
Cycocel	5000 ppm	8	211	2.50 *	8.46	1.2	81	1320 *	1276	782 *	3378 *		39.3
Cycocel	5000 ppm	12	227	2.77	8.19	1.2	88	1439	1346	876	3661		39.3
B-Nine	2500 ppm	8	214	2.65 *	8.14	1.4	63	1358	1305	909	3572 *		38.1
B-Nine	2500 ppm	12	203	2.62 *	7.79	1.9	88	1674	1442	852 *	3968		41.5
B-Nine	5000 ppm	8	215	2.61 *	8.33	1.6	81	1306 *	1354	861	3521 *		36.7
B-Nine	5000 ppm	12	214	2.65 *	8.14	1.5	75	1538	1435	890	3863		39.6
Ethrel	100 ppm	8	238	2.84	8.37	1.3	75	1481	1344	1011	3835		38.6
Ethrel	100 ppm	12	214	2.97	7.23	1.9	81	1549	1374	1015	3937		39.3
Ethrel	500 ppm	8	237	2.72	8.86 *	1.2	81	1516	1344	965	3825		38.9
Ethrel	500 ppm	12	209	2.87	7.32	1.3	56	1563	1414	992	3969		39.8
A-Rest	0.25 mg/plant	8	162	2.43 *	6.61	1.4	63	1616	1424	643 *	3682		44.1
A-Rest	0.25 mg/plant	12	178	2.51 *	7.08	1.3	44	1482	1338	708 *	3527 *		42.2
A-Rest	0.5 mg/plant	8	145	2.37 *	6.15 *	1.5	56	1847	1354	533 *	3733		48.3 *
A-Rest	0.5 mg/plant	12	183	2.51 *	7.36	1.4	44	1507	1333	712 *	3551 *		42.5

Tableau 2.3f: Mesures de croissance des semis de pins gris traités avec différents retardants de croissances lors de l'échantillonnage du 16 avril 1991 (445 jours après le semis). Les " * " indiquent les valeurs pour lesquelles il y a une différence significative (p = 0.05) avec le traitement témoin.

-----Traitements-----			Hauteur Totale (mm)	Diamètre (mm)	H/D	Nombre de Bourgeons	-----Biomasse sèche -----				Rapport	
Produit utilisé	Concentration du produit	Age des semis (sem.)					Racines (mg)	Feuilles (mg)	Tiges (mg)	Total (mg)	B. S. Racines/B. S. Total (%)	
Témoins			222	3.17	7.0	3.8	2194	1834	1420	5448	40.8	
Cycocel	2500 ppm	8	190 *	2.90	6.6	2.9	2239	1584	1093 *	4915	45.7	
Cycocel	2500 ppm	12	255 *	3.25	7.9 *	4.5	2263	2054	1558	5875	38.6	
Cycocel	5000 ppm	8	227	3.02	7.7	4.6	1911	1874	1231	5015	38.3	
Cycocel	5000 ppm	12	226	2.88 *	8.0 *	3.9	1955	1658	1163	4777	41.0	
B-Nine	2500 ppm	8	213	2.87 *	7.4	3.4	1996	1646	1143	4785	41.9	
B-Nine	2500 ppm	12	229	3.05	7.6	3.2	2364	2029	1341	5734	41.5	
B-Nine	5000 ppm	8	228	2.82 *	8.0 *	4.2	1876	1679	1159	4713	40.1	
B-Nine	5000 ppm	12	219	2.92	7.5	3.6	2162	1869	1200	5230	41.3	
Ethrel	100 ppm	8	234	2.99	7.8 *	3.7	1997	1876	1406	5279	38.1	
Ethrel	100 ppm	12	245	3.02	8.2 *	4.1	2257	1745	1507	5509	41.0	
Ethrel	500 ppm	8	225	3.11	7.2	4.6	2053	1949	1385	5386	38.3	
Ethrel	500 ppm	12	223	3.18	7.0	4.3	2222	1873	1430	5525	40.0	
A-Rest	0.25 mg/plant	8	153 *	2.45 *	6.3	3.1	2057	1697	672 *	4426	46.5 *	
A-Rest	0.25 mg/plant	12	206	2.74 *	7.5	3.8	2149	1811	987 *	5072	42.4	
A-Rest	0.5 mg/plant	8	152 *	2.38 *	6.4	3.2	1967	1659	649 *	4275	46.1 *	
A-Rest	0.5 mg/plant	12	184 *	2.49 *	7.5	2.0 *	2234	1629	811 *	4674	47.7	

Tableau 2.3g: Mesures de croissance des semis de pins gris traités avec différents retardants de
 croissances lors de l'échantillonnage du 8 juillet 1991 (528 jours après le semis) Les " * " indiquent les
 valeurs pour lesquelles il y a une différence significative ($p = 0.05$) avec le traitement témoin.

Produit utilisé	Traitements		Hauteur Totale (mm)	Pousse annuelle (mm)	Diamètre (mm)	H/D	Nombre de Bourgeons	Biomasse sèche			Rapport B. S. Racines/B. S. Total (%)
	Concentration du produit	Age des semis (sem.)						Racines (mg)	Aérien (mg)	Total (mg)	
Témoins			427	203	4.22	10.2	4.5	2411	6956	9368	35.5
Cycocel	2500 ppm	8	416	206	4.03	10.4	3.9	2098	6258	8355	34.6
Cycocel	2500 ppm	12	437	201	4.44	9.9	4.6	2155	6930	9088	30.9
Cycocel	5000 ppm	8	425	221	3.85 *	11.3 *	4.3	1762 *	5432 *	7196 *	33.0
Cycocel	5000 ppm	12	402	190	3.85 *	10.6	4.0	1937 *	5284 *	7221 *	36.8
B-Nine	2500 ppm	8	444	211	4.35	10.4	4.7	2141	6989	9130	31.2
B-Nine	2500 ppm	12	384 *	169 *	3.87	10.0	3.6	2039 *	5579 *	7615 *	37.0
B-Nine	5000 ppm	8	409	207	4.05	10.3	4.3	2033 *	6145	8178	34.1
B-Nine	5000 ppm	12	410	184	4.05	10.3	4.4	2143	6058	8200	35.9
Ethrel	100 ppm	8	448	199	4.19	10.7	5.1	2116	6958	9075	31.2
Ethrel	100 ppm	12	441	207	4.03	11.1 *	4.1	1992 *	6168	8163	32.7
Ethrel	500 ppm	8	451	219	4.08	11.2 *	3.9	1784 *	6329	8115 *	28.5 *
Ethrel	500 ppm	12	442	215	4.38	10.2	3.8	2233	7529	9764	30.1
A-Rest	0.25 mg/plant	8	300 *	151 *	3.54 *	8.5 *	3.6	2221	4330 *	6551 *	52.1 *
A-Rest	0.25 mg/plant	12	363 *	170 *	3.76 *	9.8	3.6	2175	5164 *	7339 *	42.5 *
A-Rest	0.5 mg/plant	8	292 *	149 *	3.53 *	8.2 *	2.9 *	2144	4242 *	6389 *	50.9 *
A-Rest	0.5 mg/plant	12	315 *	134 *	3.58 *	8.8 *	3.2 *	2135	4456 *	6590 *	48.7 *

6.2.4 Conclusions.

En fonction des objectifs de départ pour le pin gris, c'est-à-dire l'obtention de semis ayant un H/D plus bas au moment de la livraison, certains produits ont donné des résultats positifs. Les traitements au A-Rest nous ont permis de produire des semis qui avaient moins de 75% de la hauteur des semis témoins (avant débouement et après débouement), sans effets vraiment défavorables sur les autres paramètres des semis. Ces résultats sont très intéressants pour les producteurs qui ont souvent des semis de pin gris déclassés par un H/D trop grand au moment de la livraison.

Pour l'épinette noire, l'option retardant de croissance ne semble pas être celle à retenir pour réduire le taux de gauchissement. Leurs effets sont relativement limités en ce qui a trait à la réduction de la croissance en hauteur de la tige des semis, rejoignant en ce sens les conclusions de deux autres études québécoises récentes à ce sujet (Lord et Morissette 1990; Parent 1991). Quant à leurs effets sur le taux de gauchissement, qu'il y ait ou non réduction de la croissance en hauteur et amélioration ou non du rapport H/D, ils semblent plus aléatoires qu'autre chose. Tel qu'indiqué par certains de nos travaux antérieurs, ce fait vient confirmer une fois de plus que la seule réduction de la hauteur de la tige des semis d'épinette noire n'est pas garante d'une réduction significative du taux de gauchissement de ces mêmes semis.

Dans un autre ordre d'idée, le fait que les semis de quelques traitements ont eu une pousse annuelle beaucoup plus longue que les semis témoins peut être intéressant. Ces semis auraient pu être caractérisés par une croissance en hauteur plus rapide immédiatement après plantation, ce qui pourrait leur donner un avantage du point de vue de la compétition avec la végétation naturelle.

6.3 INTERACTION GAUCHISSEMENT-ÉTHYLÈNE.

6.3.1 Objectif visé.

Certains travaux montrent que l'incidence du gauchissement de la tige de l'épinette noire est plus forte lorsque l'irrigation du substrat est excessive. Ainsi, Bissonnette (1987) a étudié plusieurs régimes d'irrigation en tenant compte de la fréquence d'arrosage et de la quantité d'eau apportée au milieu de culture. Les parcelles où la quantité d'eau par rapport aux besoins des semis étaient excessives avaient les taux de gauchissement les plus élevés et les défauts les plus sévères.

Un bon contrôle de l'irrigation est essentiel pour produire des semis d'excellente qualité. Langlois et Carrier (1985) suggèrent que le poids total de l'eau dans le substrat devrait représenter entre 40 et 50% du poids total de l'eau contenu dans celui-ci lorsqu'il est saturé. Cependant, le contrôle de l'irrigation dépend de facteurs si nombreux qu'il échappe souvent aux producteurs. En théorie, on devrait adapter l'arrosage aux besoins de la culture mais en pratique, ce sont les semis qui doivent s'adapter aux disponibilités hydriques du milieu, compte tenu des variations que subit la teneur en eau au cours d'une saison de croissance (Gonzalez et Daoust 1990).

La problématique étudiée dans cette troisième partie concerne les stress occasionnés par l'hypoxie du système racinaire. La question qui est posée est de savoir si les stress occasionnés par l'hypoxie des racines résultant de l'inondation du sol influence le patron de gauchissement des semis d'épinette noire. Ce sujet déborde le seul champ de la production de semis puisque les plantations en forêt sont susceptibles elles aussi d'être inondées durant des périodes plus ou moins longues. Il est donc important de connaître la tolérance de nos principales espèces forestières à l'inondation du sol et les mécanismes d'adaptation qui permettent leur survie face aux stress engendrés par l'anaérobiose du système racinaire.

La conséquence la plus directe de l'inondation du sol ou du substrat de culture est le déficit en oxygène qu'elle entraîne au niveau des racines. Un sol ou un substrat de culture bien constitué contient une plus ou moins grande quantité de pores par où diffuse l'atmosphère; les pores plus grands que 10-60 μm ne retiennent pas l'eau et sont donc remplis de gaz. Ainsi, dans les sols bien structurés ou bien drainés, les racines des plantes sont en contact avec une atmosphère qui a une pression partielle en oxygène virtuellement semblable à celle de l'air (20,9 kPa). Dans un sol peu structuré ou se drainant difficilement, après une forte pluie ou une irrigation excessive, la majorité des pores se remplissent d'eau et l'oxygène dissout est rapidement consommé par les racines et les microorganismes. La présence même de l'eau empêche la diffusion ultérieure de l'oxygène de l'air au sol; celui-ci est alors décrit comme étant détrempe (Drew 1990). S'il n'y a pas d'oxygène moléculaire disponible, le déficit en oxygène est appelé anoxie et la respiration passe de l'aérobie à l'anaérobie. Si l'oxygène moléculaire est présent mais à un niveau sous la normale, les conditions sont dites hypoxiques (Levitt 1980).

Souvent, l'anaérobiose est sous-estimé dans les sols pourtant bien drainés où les produits de la respiration anaérobie s'accumulent dans un environnement en apparence bien aéré. Dans les milieux de texture fine irrigués à la capacité de champ, il existe des microsites anaérobiques; si l'oxygène diffuse rapidement à travers les macropores, sa diffusion au centre des agrégats fins saturés en eau sera par contre beaucoup plus lente. Le contenu en oxygène dans les sites où il y a une demande respiratoire chutera donc rapidement (Fitter et Hay 1987).

Lorsque le sol devient saturé en eau, le fonctionnement et la croissance des racines sont le plus souvent inhibés bien avant que l'oxygène de l'eau soit épuisé. Quand la pression en oxygène diminue d'une manière appréciable sous une certaine valeur critique, certaines cellules, présumément celles loin de l'épiderme, deviennent déficientes en oxygène et le tissu est alors décrit comme étant hypoxique. La pression en oxygène de la solution n'a de ce fait que peu de rapport avec la pression en oxygène à l'intérieur de la racine (Drew 1990). Vartapetian (1970) a utilisé une technique polarographique pour mesurer simultanément la concentration en oxygène dans les racines de courge et de la solution nutritive où elles baignaient; quelques minutes seulement après l'arrêt de l'aération du milieu, tout l'oxygène de la masse racinaire avait été consommé tandis que 80% de l'oxygène présent initialement dans l'eau était encore en solution. La viabilité des racines de plants de maïs (*Zea mays*) ne dépasse pas 24 heures à 25°C en anaérobiose; cependant, un préconditionnement préalable en hypoxie (4% d'oxygène) pendant 18 heures permet d'allonger la viabilité à 96 heures (Johnson *et al.* 1989).

L'inondation du sol et l'anaérobiose du système racinaire qu'elle entraîne à des effets secondaires multiples sur différents aspects de la physiologie des végétaux comme l'assimilation et la translocation des sucres, le statut hydrique, l'assimilation des éléments minéraux, la biosynthèse de nombreux métabolites dont les régulateurs de croissance et, enfin, induit la synthèse de nombreux produits phytotoxiques pour la plante (Kozlowski 1984). Tous ces éléments entraînent une réduction de la croissance. La sénescence et éventuellement la mort du plant peuvent survenir si l'inondation se prolonge.

Les plantes inondées montrent une diminution rapide du taux photosynthétique. La fermeture des stomates en est la raison principale puisque cette diminution est suivie de près par une réduction de la transpiration; si l'inondation du sol se poursuit, la capacité photosynthétique est aussi affectée par la modifications des enzymes de carboxylation, la diminution du contenu de la chlorophylle dans le feuillage, la sénescence des feuilles, l'abscission et la diminution de la surface foliaire et de la translocation des produits photosynthétiques (Kozlowski et Pallardy 1984). Pour une inondation de courte durée, les semis de sapin Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) et d'épinette de Norvège (*Picea abies*) montrent une diminution de moitié du taux net d'assimilation photosynthétique tandis que le pin d'Écosse (*Pinus silvestris*), une espèce qui pousse aussi dans les dépressions humides inondées, conserve le même taux de photosynthèse (Zaerr 1983). Le maintien d'un taux de photosynthèse positif tout au long de l'inondation et la récupération partielle de l'activité stomatale et de la photosynthèse après le drainage peuvent expliquer la tolérance de certaines espèces vis à vis de l'inondation du sol sur de courtes durées. Ainsi, des semis de copalme (*Liquidambar styraciflua*) montrent une diminution significative de la transpiration et de la photosynthèse lorsque le sol est inondé, mais les stomates s'ouvrent partiellement 3 jours après le début de l'inondation et le taux de photosynthèse nette se maintient à 46% du taux mesuré avant l'inondation (Pezeshki et Chambers 1985). Par contre, chez une espèce peu tolérante comme *Capsicum annuum* L., les stomates se ferment très rapidement peu après le début de l'inondation. La photosynthèse chute alors simultanément et la récupération est faible même après le drainage (Pezeshki et Sundstrom 1988).

Les lésions dues à l'inondation sont souvent attribuées à une perte nette en eau de la tige induite par l'augmentation de la résistance au passage de l'eau dans les racines (Levitt 1980). Lorsque la concentration en CO₂ augmente ou celle en O₂ diminue, il y a diminution de l'absorption de l'eau. Cette réduction résulte largement de la diminution de l'absorption passive de l'eau causée par des changements au niveau du protoplasme et de de la membrane cytoplasmique; la résistance au passage de l'eau à travers le cortex racinaire augmente ce qui

entraîne ultérieurement la dessiccation de la tige et la fermeture des stomates (Kozlowski et Pallardy 1984).

Le premier effet secondaire possible de l'inondation est le lessivage des éléments minéraux ou des métabolites intermédiaires dans les racines. Ceci est causé par le grand volume d'eau dans lequel elles sont immergées, de même que par la diminution de l'assimilation active des ions et la moindre disponibilité des éléments minéraux, conséquence de la réduction des ions soluble résultant de la diminution du potentiel d'oxydo-réduction du sol (Levitt 1980). La concentration en azote dans les tissus est généralement réduite par l'inondation et le contenu total en azote dans les tissus décline. Les pertes sont dues à la dénitrification résultant de l'utilisation de l'azote par les micro-organismes comme accepteur terminal d'électrons et par la diminution de l'assimilation résultant des effets de la faible tension en oxygène dans les racines. Les feuilles montrent des signes de chlorose et la sénescence est accélérée chez les plus vieilles feuilles suite à la remobilisation de l'azote des vieilles feuilles vers les plus jeunes. L'assimilation du potassium et du phosphore est aussi réduite suite à la diminution de l'assimilation. L'inondation a un effet moins prononcé sur le calcium et le magnésium. Par contre, le sodium augmente puisque son exclusion par les racines devient moins efficace. Le fer et le manganèse disponible augmente dans le sol, mais le contenu tissulaire diminue (Kozlowski et Pallardy 1980). Selon Levitt (1980), la diminution de la croissance résulterait de la diminution de l'apport minéral. La culture en hydroponie de semis de *Pinus serotina*, *Pinus clausa* et *Pinus taeda* montre que les carences en azote, potassium, phosphore, fer et manganèse ne résultent pas de la faible disponibilité des ions mais bien de réduction de l'assimilation (Topa et McLeod 1986b). Cependant, il est impossible de déterminer si la diminution de l'assimilation décroît en raison de la réduction de la surface racinaire disponible pour l'absorption ou bien de la réduction de l'efficacité de l'assimilation elle-même.

Tous ces facteurs affectent la croissance des végétaux. L'inondation favorise d'une manière adverse la croissance de la tige en inhibant l'élongation des entrenoeuds, l'initiation et l'expansion des feuilles. De plus, elle induit la sénescence de celles-ci, augmente le nombre de lésions et favorise leur abscission éventuelle. La diminution du rapport de biomasse racine-tige reflète une plus grande réduction de la croissance des racines par rapport à celle de la partie aérienne, ce qui prédispose ces arbres à l'assèchement lorsque le sol est ultérieurement drainé. Les espèces tolérantes régénèrent le plus souvent de nouvelles racines sur le système racinaire existant, sur la partie immergée de la tige ou les deux. La réponse à l'inondation varie énormément avec les espèces, leur constitution génétique, l'âge, la propriétés de l'eau et la durée de l'inondation. En règle générale, les angiospermes sont plus tolérants à l'inondation que les gymnospermes. Cependant, quelques gymnospermes sont particulièrement tolérants.

La résistance aux stress induits par le déficit en oxygène peut prendre la forme de traits de tolérance ou bien d'évitement. Selon Levitt (1980), les plantes s'adaptent au déficit en oxygène par leur tolérance intrinsèque à l'accumulation de toxines ou bien elles évitent l'accumulation des toxines par une diminution générale du taux métabolique (dormance), par l'élimination des voies métaboliques produisant les toxines (maintien de l'appareil aérobique, remplacement de la glycolyse par PPP) ou par le contrôle des réactions spécifiques aux toxines (inhibition des enzymes produisant des toxines, induction d'enzymes métabolisant les toxines, inhibition de la synthèse des précurseurs des toxines). Les plantes évitent le stress d'un déficit en oxygène dans le milieu racinaire en transportant l'oxygène de l'atmosphère aux racines via les espaces intercellulaires. Les espaces intercellulaires remplis de gaz et connectés longitudinalement résultent de la séparation cellulaire (origine schizogénique) ou du bris des cellules (origine lysogénique) dans le cortex ou le péricycle (aérenchymes) et permettent la croissance des racines et leur survie dans un milieu déficient en

O₂. Chez les plantes mésophytes, la formation d'aérenchymes corticaux par le bris des cellules est minimale dans les conditions de bonne aération mais est stimulée par une faible aération. Le stimulus semble être l'éthylène. En hypoxie, l'éthylène est stimulé, alors qu'en anoxie la formation d'aérenchyme est stoppée de même que la production d'éthylène (Jackson 1985).

L'excès d'eau dans l'environnement influence indirectement la quantité d'éthylène dans les tissus de la plante en changeant le taux de biosynthèse de l'éthylène en réponse à la déoxygenation partielle ou totale amenée par l'eau stagnante. Les propriétés physiques de l'eau qui isolent la plante de l'oxygène atmosphérique ont aussi pour effets de trapper les gaz générés métaboliquement par les tissus vivants, comme c'est le cas pour l'éthylène. Le coefficient de diffusion de l'éthylène est 10 000 fois plus faible dans l'eau que dans l'air. De plus, la production endogène peut être enrichie par l'éthylène environnemental produit par le sol noyé; des microorganismes anaérobiques présent dans le sol sont responsables de cette production (Jackson 1985).

Le cycle de la biosynthèse de l'éthylène est maintenant bien connu (figure 3.1). La méthionine est le précurseur de l'éthylène et est convertie en présence d'ATP en un intermédiaire de la synthèse de l'éthylène, le S-adénosylméthionine (SAM) et en 5-méthylthioribose (MTR) qui recycle le groupement CH₃S. Le SAM est lui-même converti en un deuxième intermédiaire, l'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique ou ACC. L'ACC est à son tour converti en éthylène par un complexe enzymatique (EFE) où l'oxygène joue le rôle de cofacteur (Yang et Hoffman 1984). La voie biosynthétique de l'éthylène est totalement dépendante de l'oxygène. Dans les racines de plantes inondées, l'absence d'oxygène arrête complètement la formation d'éthylène, tandis qu'une pression partielle en oxygène intermédiaire entre l'air et zéro (hypoxie) stimule cette production. La conversion de l'ACC en éthylène est bloquée par l'anoxie, tandis que l'anoxie stimule plutôt que ne supprime la formation de l'ACC à partir de la méthionine et ce, même si la conversion de la méthionine en SAM requière de l'ATP qui doit être fourni par la respiration (Jackson 1985).

Dans les tomates détrempées (*Lycopersicum esculentum* Mill.), le précurseur de l'éthylène est transporté des racines anoxiques par le flux de transpiration via la vascularisation racine-tige; lorsque le précurseur atteint la tige oxygénée, il est converti en éthylène ce qui explique les quantités anormalement élevées d'éthylène observées après 24-72 heures d'inondation. Le précurseur est l'ACC et l'anoxie stimule la formation d'ACC et non seulement son accumulation (Bradford et Yang 1980). L'épinastie des feuilles de *Rumex crispus* et *Rumex palustris* suite à l'inondation et l'élévation de la concentration interne sont fortement corrélées à l'augmentation de la concentration d'ACC dans les racines et à l'augmentation de l'activité de l'EFE (Voeselek *et al.* 1990).

Lorsque la tige basale de plants de tournesol (*Helianthus annuus*) est submergée dans l'eau, l'activité de la cellulase est stimulée, ce qui amène au développement d'aérenchymes (Kawase 1979). Chez des plants de tournesol (*Helianthus annuus*), de tomate (*Lycopersicum esculentum*) et de saule (*Salix fragilis*), des aérenchymes lysogéniques se développent dans le cortex des racines et des tiges immergées après seulement 5 jours d'inondation (Kawase et Whitmoyer 1980). L'application locale d'éthylène exogène sur la tige de tournesol (*Helianthus annuus*), de tomate (*Lycopersicon esculentum*) et de fève (*Phaseolus vulgaris*) induit pareillement une augmentation de l'activité de la cellulase et l'apparition d'aérenchymes (Kawase 1981). L'apparition d'espaces intercellulaires permettant la diffusion de l'air dans les racines a aussi été observés chez des espèces ligneuses comme *Pinus serotina* et *Pinus taeda*. (Topa et McLeod 1986c; 1988; McKevlin *et al.* 1987) après inondation du sol.

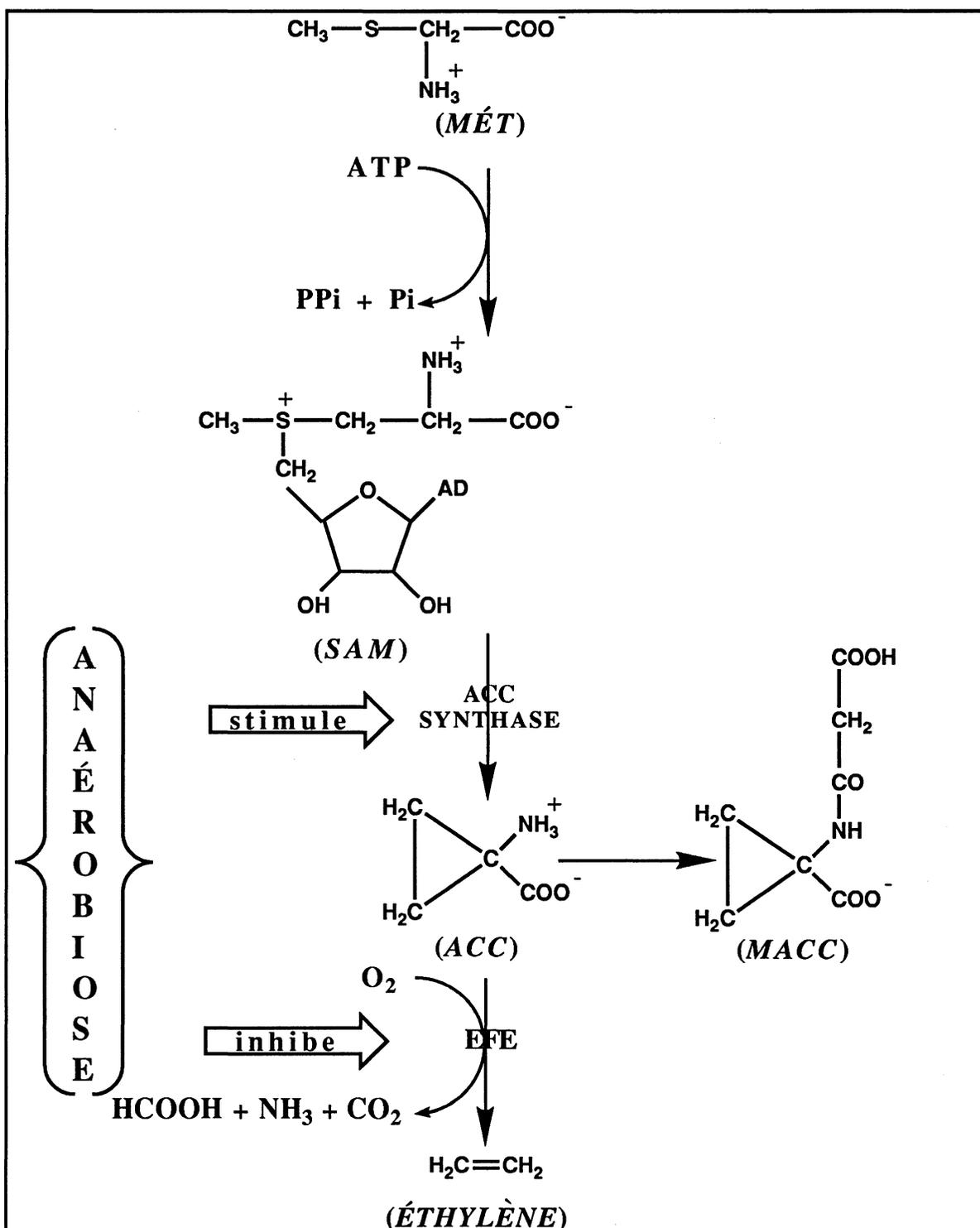


Figure 3.1: Voie biosynthétique de l'éthylène. L'anaérobiose résultant de l'inondation du sol stimule la production d'ACC en augmentant l'activité de l'ACC-synthase. Par contre, elle inhibe la formation de l'éthylène l'oxygène étant un cofacteur essentiel au complexe enzymatique EFE qui convertit l'ACC en éthylène.

En plus de l'apparition d'aérenchymes, une hypertrophie à la base du tronc, juste au-dessus de la zone immergée, un développement de lenticelles hypertrophiées et de racines adventives ont aussi été observés chez *Quercus macrocarpa* (Tang et Kozlowski 1982a), *Platanus occidentalis* (Tang et Kozlowski 1982b) et *Ulmus americana* (Angeles *et al.* 1986). Ces structures permettraient une meilleure diffusion de l'oxygène de l'atmosphère dans les racines via la base de la tige. Chez des plantules inondées d'*Ulmus americana*, de *Melaleuca quinquenervia*, de *Fraxinus pennsylvanica*, d'*Eucalyptus camaldulensis* et d'*E. globulus*, l'inondation stimule la production d'éthylène dans la partie immergée du tronc (Tang et Kozlowski 1984); le même phénomène a été observé chez *Platanus occidentalis* (Tang et Kozlowski 1982b). Chez *Pinus halepensis*, Yamamoto *et al.* (1987) ont observé un gradient de concentration d'éthylène qui diminue progressivement de la base du tronc au sommet.

Peu de travaux ont été effectués sur la tolérance et l'adaptation à l'inondation de l'épinette noire et du pin gris. Si l'épinette noire s'accommode d'une grande variété de sol et de condition de drainage qui vont de la tourbière à sphaigne aux pentes et terrains bien drainés, le pin gris par contre est limité aux terrasses sablonneuses bien drainées. Ahlgren et Hansen (1957) ont étudiées les effets de l'inondation sur la survie et la reprise après drainage de peuplements naturels. L'épinette noire s'est montrée très tolérante à une inondation ne dépassant pas 48 jours, alors que le pin gris était intolérant à une inondation prolongée, mais pouvait tolérer une inondation de courte durée. Chez les jeunes semis, la relation hydrique et le développement morphologique de l'épinette noire ont été étudiés par rapport à la température et à l'inondation du sol (Grossnickle 1987), le développement racinaire des semis d'épinette noire en fonction de l'inondation du sol (Levan et Riha 1986), la croissance et la production d'éthylène des semis de pin gris inondés (Tang et Kozlowski 1983; Walsh et Lord 1990). Par ailleurs, Zincan *et al.* (1974) ont étudié les effets de la déoxygenation au niveau racinaire sur la croissance et le contenu en minéraux des semis d'épinette noire et de pin gris en utilisant la culture en hydroponie.

On connaît peu de chose sur les mécanismes d'adaptation au point de vue physiologique de ces espèces. Le but de cette étude est donc d'étudier les effets d'un déficit en oxygène sur la croissance et la physiologie de l'éthylène de jeunes semis d'épinette noire et de pin gris. Notre hypothèse est que le déficit en oxygène au niveau racinaire induit une augmentation de l'ACC au niveau des racines qui est transloqué au niveau de la tige où il est transformé en éthylène. L'action de l'éthylène permettrait d'induire la formation de structures anatomiques permettant l'aération des racines. Des semis d'épinette noire et de pin gris ont été cultivés en hydroponie pendant 48 jours et la production d'éthylène a été étudiée en relation avec les modifications morphologiques et anatomiques des semis. Nous avons voulu en même temps déterminer si ces conditions de stress influencent le gauchissement de la tige de l'épinette noire.

6.3.2 Matériel et méthodes.

6.3.2.1 Conditions de culture avant traitement.

L'expérience finale a été réalisée à l'Université du Québec à Chicoutimi au printemps 1990, après mise au point et essais préliminaires. Deux espèces ont été étudiées: l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill] B.S.P.) et le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.). Les graines proviennent de la Pépinière forestière de Berthierville, Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec; les graines de pin gris ont été récoltées dans le canton Falardeau au Saguenay (Lat 48°40'N, Long 71°10'O) et celles d'épinette noire dans la région de Roberval au Lac-Saint-Jean (49°14'N, Long 72°30'O).

Les graines ont été semées le 26 janvier à raison de 5 à 7 graines par cavité pour l'épinette et de 10 graines pour le pin gris dans des récipients IPL-67 sur un substrat de tourbe recouvert de silice. Les semis ont été cultivés dans une serre à double paroi de polyéthylène sous des lampes fluorescentes fournissant 300 lux de luminosité pour une photopériode de 18 heures. Lors de la germination, la température a été maintenue à 27°C la première semaine, puis réduite à 20°C le jour et 15°C la nuit. Les semis ont été éclaircis à la cinquième semaine pour ne laisser qu'une plantule par alvéole. Ils étaient arrosés au besoin en utilisant une rampe mobile munie de gicleurs. Les semis ont été fertilisés à toutes les semaines en ajoutant des engrais solubles (Plant-Product) à l'eau d'arrosage selon le calendrier du tableau 3.1.

Tableau 3.1: Calendrier de fertilisation des semis avant leur repiquage dans les bassins hydroponiques.

Semaines	10-52-10*	15-15-30*	20-20-20*
	mg L ⁻¹	mg L ⁻¹	mg L ⁻¹
1	-	-	-
2	-	-	-
3	1,12	-	1,12
4	1,49	-	1,49
5	2,24	-	2,24
6	2,99	-	2,99
7	2,99	2,99	-
8	3,73	3,73	-
9	3,73	3,73	-
10	4,48	4,48	-
11	4,48	4,48	-

* Engrais soluble Plant-Products

6.3.2.2 Traitements.

Les semis ont été transférés dans les bassins hydroponiques le 10 avril lorsqu'ils étaient âgés de 11 semaines. Les racines ont été délavées délicatement dans l'eau tiède et insérées dans des alvéoles de 20 mm de diamètre distantes de 40 mm, découpées dans des feuilles de styrofoam de 370 mm par 880 mm. Les semis étaient retenus en place par de petits blocs de laine de roche (Pargo® Rockwool Products) enroulés à la base de la tige, de telle manière que les racines flottaient librement dans la solution nutritive.

Le dispositif expérimental comprenait 8 bassins de 65,1 L (4 bassins pour chaque espèce). Ces bassins étaient alimentés par gravité par une solution contenue dans deux réservoirs de 200 L (figure 3.2). La solution de l'un de ces réservoirs était continuellement oxygénée à saturation en faisant barboter de l'air; la concentration en O₂ était maintenue à 8 ppm. La solution du second réservoir était constamment déoxygénée par barbotage d'azote gazeux, réduisant ainsi la concentration en oxygène de la solution à 2 ppm. L'alimentation se faisait à un débit de 19 L h⁻¹ et était contrôlée par un système de valves permettant d'obtenir les concentrations désirées en oxygène pour les 4 traitements, soit: 1) Aérobie: ce bassin hydroponique était alimenté uniquement par la solution provenant du réservoir oxygéné afin d'obtenir une concentration en oxygène d'environ 8 ppm au niveau des racines (figure 3.3); 2) Aérobie +: même chose que précédemment mais avec oxygénation additionnelle par barbotage d'air dans la solution de ce bassin; deux diffuseurs reliés à une pompe à air créait

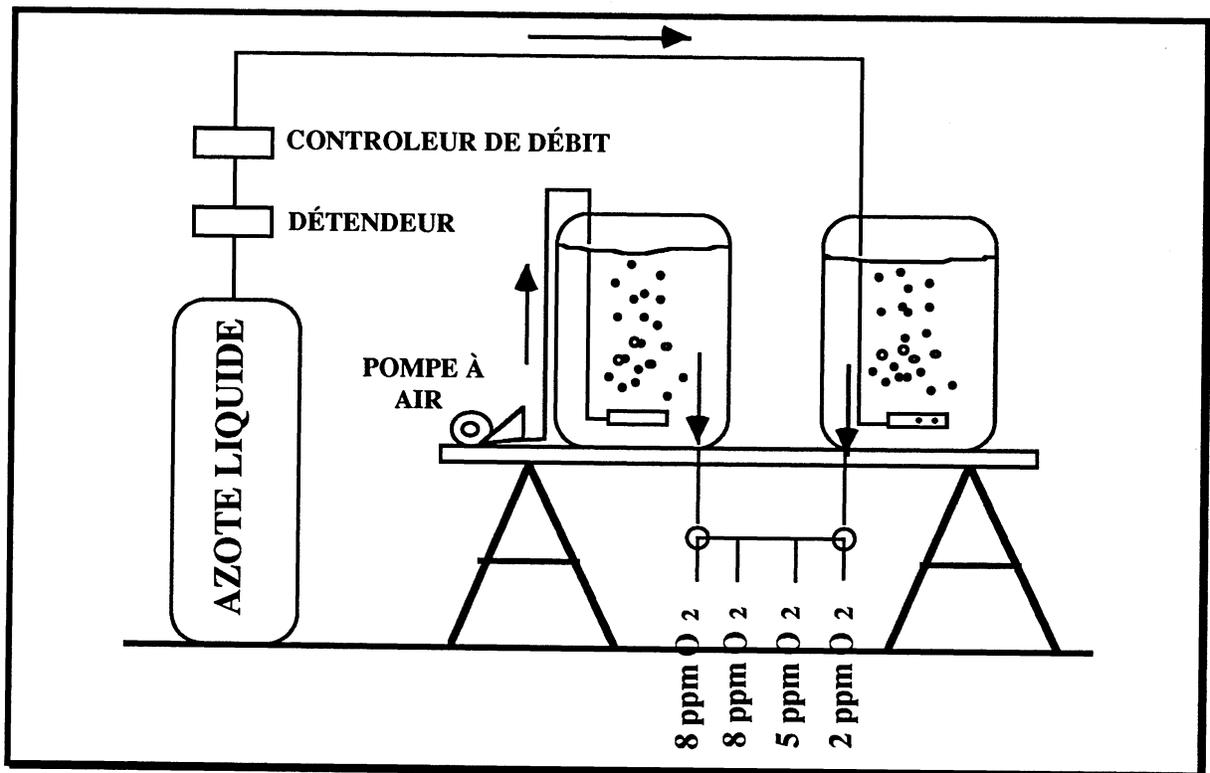


Figure 3.2: Système d'oxygénation et de déoxygénation de la solution nutritive alimentant les bassins hydroponiques. Le réservoir de gauche est oxygéné par barbotage d'air tandis que celui de droite est déoxygéné par de l'azote. Un système de valves permet de mélanger les deux affluents pour obtenir les concentrations d'oxygène désirées pour chaque traitement.

l'oxygénation additionnelle; 3) Anaérobie: le bassin était alimenté également par la solution provenant de chacun des deux réservoirs, le résultat étant une concentration en oxygène de 5 ppm dans la solution disponible aux racines; 4) Anaérobie -: ce bassin était alimenté uniquement par la solution provenant du réservoir déoxygéné afin d'obtenir une concentration en oxygène de 2 ppm environ au niveau des racines. La solution nutritive était continuellement recyclée, un système de débordement permettait de récupérer le trop-plein qui était pompé dans les réservoirs d'alimentation, puis réutiliser après barbotage d'air ou d'azote selon le cas.

Le système hydroponique en circuit fermé s'est révélé très fiable pour contrôler le niveau d'oxygénation de la solution baignant les racines des semis. L'alimentation des bassins par deux réservoirs, l'un oxygéné et l'autre déoxygéné a permis de contrôler la quantité d'oxygène fournie aux racines en passant de condition aérobie à pratiquement anaérobie. La figure 3.4 montre le relevé quotidien des concentrations en oxygène (Oxymètre YSI-54) pour chaque traitement, tant pour l'épinette noire (A) que pour le pin gris (B). La concentration en oxygène des traitements anaérobie et anaérobie- a fluctué passablement lors de certaines journées; ces fluctuations se produisaient lors du remplacement du réservoir d'azote ou lorsqu'un tuyau de vidange se bloquait après accumulation de débris organiques.

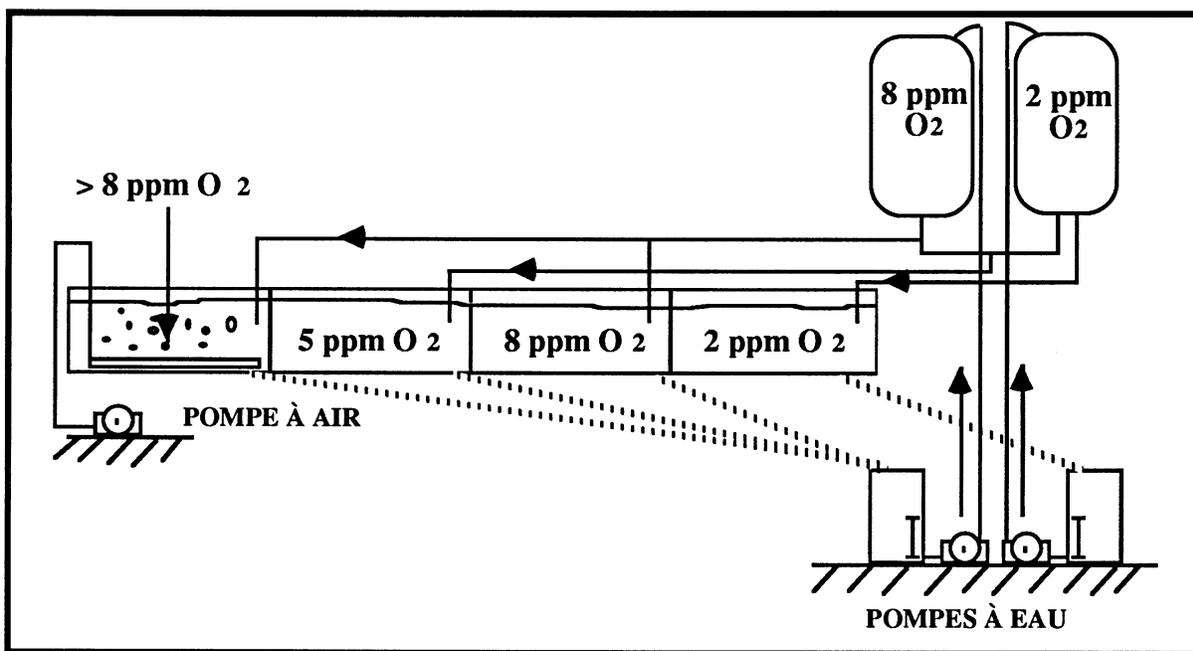


Figure 3.3: Schéma simplifié vue de côté des bassins hydroponiques utilisés dans cette expérience incluant le système de recirculation de la solution nutritive en circuit fermé. Seulement quatre des huit bassins sont représentés ici.

Cependant, ces fluctuations étaient de courte durée (24 heures environ) et étaient de peu d'importance par rapport à la durée totale de l'expérience. Les relevés de la concentration en oxygène des deux traitements aérobie et aérobie+ ne se différencient pas entre eux puisque l'oxymètre affichait une valeur maximale pour une solution saturée en oxygène. La quantité d'oxygène disponible dans le traitement aérobie+ est donc sous-estimée par cet appareil.

Le pH était mesuré régulièrement avec un pHmètre Fisher Acumet 800. La solution nutritive est passée d'une valeur initiale de 6,5 à une valeur de 4,3 pour se redresser vers à la fin à 5,7 (figure 3.5). Les pertes de solution par évapotranspiration ont été comblées en ajoutant régulièrement de la solution nutritive ou de l'eau. Le relevé de la conductivité électrique (conductivimètre YSI-33) montre que la concentration totale en ions dissous n'a pas beaucoup varié au cours de la période des traitements (figure 3.5). Par contre, la température (conductivimètre YSI-33) de la solution des réservoirs d'alimentation et distribuée dans les bassins hydroponiques variait en fonction de l'ensoleillement et de la température ambiante de la serre (figure 3.6)

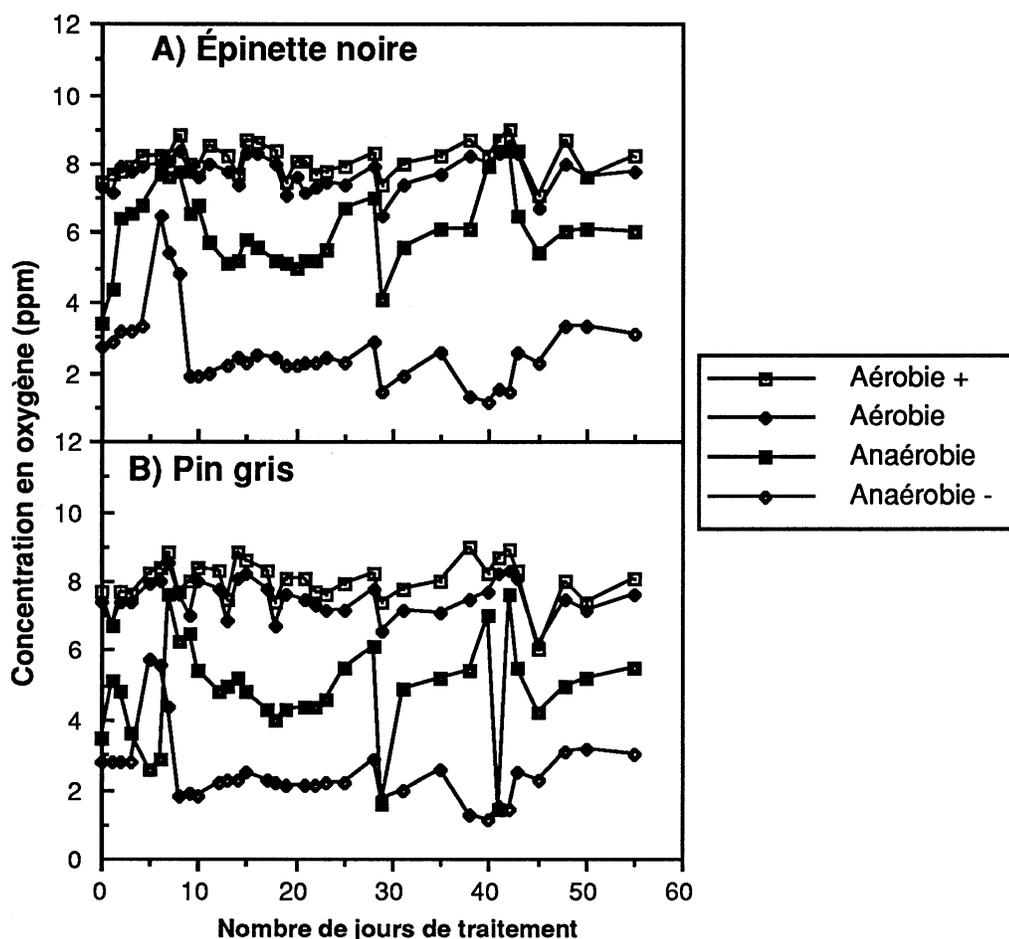


Figure 3.4: Concentrations en oxygène dissous dans la solution nutritive des quatre traitements pour l'épinette noire (A) et le pin gris (B) au cours de la période de traitement.

6.3.2.3 Conditions de culture au cours des traitements.

Les semis ont été cultivés dans une solution Johnson modifiée diluée de moitié (Epstein, 1972). Celle-ci a été préparée en utilisant des fertilisants solubles (Plant-Products), puis complétée en éléments mineurs avec des sel de grade analytique: 268 mg L⁻¹ de nitrate de potassium 12-0-44 + oligo, 455 mg L⁻¹ de nitrate de calcium 15,5-0-0, 115 mg L⁻¹ de mono-ammonium de phosphate, 122 mg L⁻¹ de sulphate de magnésium (9,85% Mg, 13% S), 1,85 mg L⁻¹ de KCl, 0,48 mg L⁻¹ de H₃BO₃, 0,06 mg L⁻¹ de Na₂MoO₄.2H₂O et 1,95 mg L⁻¹ de NaFeEDTA. Le tableau 3.2 montre les concentrations ioniques des éléments minéraux. Une certaine quantité de solution nutritive fraîchement préparée était régulièrement ajoutée aux réservoirs d'alimentation pour compenser les pertes par évapotranspiration. Le rapport N-P-K était de 38-10-38 et 87% de l'azote était sous forme de nitrate contre 13% sous forme ammoniacale.

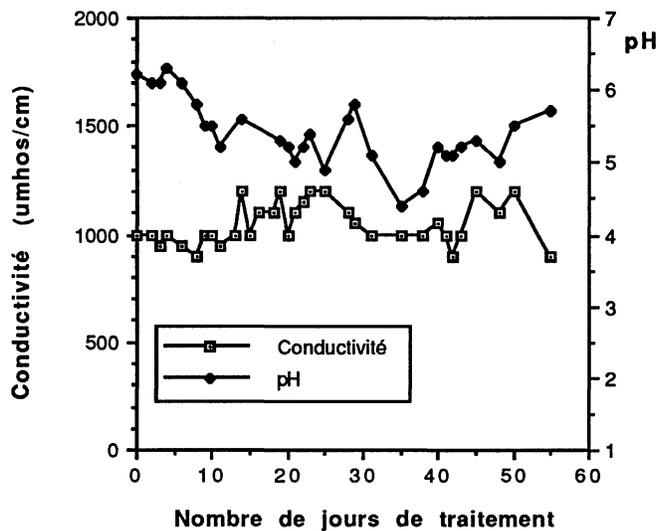


Figure 3.5: Conductivité électrique ($\mu\text{mhos cm}^{-1}$) et le pH de la solution nutritive mesurés dans les réservoirs d'alimentation des bassins au cours de la période des traitements.

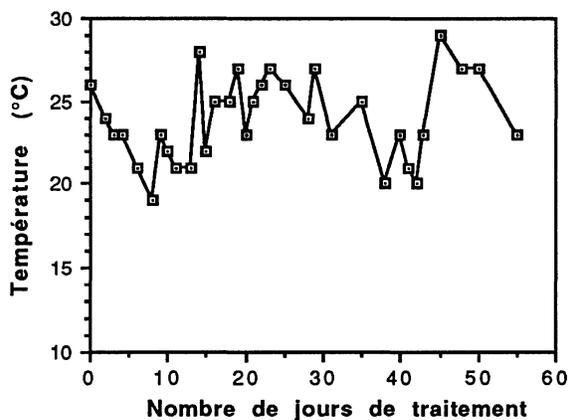


Figure 3.6: Température de la solution nutritive mesurée dans les réservoirs d'alimentation des bassins au cours de la période des traitements.

Tableau 3.2: Concentrations ioniques des éléments minéraux de la solution nutritive utilisée au cours de la période des traitements.

Eléments minéraux	Concentrations (mg L ⁻¹)
N (NO ₃)	98
N (NH ₄)	19
P	31
K	118
S	16
Ca	87
Mg	12
Fe	0,56
Cl	0,89
B	0,14
Mn	0,13
Zn	0,13
Cu	0,13
Mo	0,03
Conc. ionique totale par litre	383

Des lampes à vapeur de sodium haute pression (Lumiponic 400W) assuraient une irradiance minimale de 115 $\mu\text{Moles.m}^{-2}.\text{sec}^{-1}$ durant 18 heures par jour. La température de l'air de la serre variait entre 20 et 30°C le jour et entre 15 et 20°C la nuit. L'humidité relative s'est maintenue entre 55 et 85%.

6.3.2.4 Mesure de la production d'éthylène.

L'éthylène produit par les tiges complètes a été mesuré par la méthode de Tang et Kozlowski (1982b). La tige des semis a été excisée au collet et insérée dans un vial de 85 mm x 11 mm ou dans une éprouvette de 125 mm x 16 mm selon la taille des semis; 0,5 mL d'eau fut ajouté pour éviter la dessiccation. Le tube ou le vial était fermé par un septum de caoutchouc. et incubé 24 heures à 25° C sous un flux lumineux de 350 $\mu\text{mole.m}^{-2}.\text{sec}^{-1}$. Cinq tiges par vial étaient nécessaires pour produire une quantité détectable d'éthylène la première semaine tandis qu'une à deux tige étaient suffisantes les semaines suivantes. Un échantillon gazeux de 2 mL était prélevé à l'aide d'une seringue Hamilton de 2,5 mL étanche aux gaz et injecté sans délai sur un chromatographe en phase gazeuse Hewlett-Packard 5750B muni d'un détecteur à ionisation de flamme et d'une colonne en acier inoxydable de 1,8 m de long et de 6,4 mm. de diamètre (28% Squalane dans du Chromosorb P). La température de la colonne était maintenue à 27°C et celle du détecteur à 100°C. Le débit du gaz porteur (N₂) était de 30 mL min⁻¹, de 40 mL min⁻¹ pour l'hydrogène et de 500 mL min⁻¹ pour l'air. Les concentrations d'éthylène étaient calculées en faisant correspondre la hauteur du pic de l'enregistreur à une courbe de calibration obtenue à partir de 4 mélanges éthylène-azote (0,62, 1,25, 3,12, 6,23 ppm C₂H₄) préparés à partir d'éthylène pur (Matheson). La production d'éthylène (nl g⁻¹ biomasse sèche hre⁻¹) était calculé selon la formule suivante:

Taux de production = $(V_t + V_g - V_s - V_e) \times C_e / PST$

où

V_t : volume du tube (mL);

V_g : volume de l'échantillon gazeux (mL);

V_s : volume de la tige (mL);

V_e : volume de l'eau (mL);

C_e : concentration en éthylène dans le tube (nl mL^{-1});

PST.: biomasse sèche de la tige (g).

La production d'éthylène a été mesurée après 0, 1, 7, 14, 28 et 43 jours de traitement. La moyenne de la production d'éthylène produit a été calculée à partir de cinq répétitions par traitement et par espèce. La quantité d'éthylène produit par les racines a été mesurée une seule fois à la 34^e journée des traitements en utilisant la même méthode d'incubation.

Après la mesure de l'éthylène, le diamètre au collet juste au niveau de la zone de submergence, le diamètre de la tige, la longueur et le nombre de rameaux ont été mesurés sur chacun des semis. Après séchage à l'étuve à 70°C pendant 48 heures, les masses anhydres des racines et de la tige ont été déterminées séparément. Cinq autres semis par traitement et par espèce ont été mesurés pour compléter l'échantillonnage.

6.3.2.5 Détermination de l'ACC et du MACC.

Quante-cinq jours après le début des traitements, cinq échantillons comprenant six semis par traitement et par espèce ont été prélevés aléatoirement. Les tiges ont été séparées des racines et les échantillons ont été immédiatement cryogénéisés dans l'azote liquide puis gardés au congélateur à -20°C. Les échantillons ont ensuite été lyophilisés et broyés finement pour être conservés sous vide à la température de la pièce et à l'abri de la lumière jusqu'au moment de l'analyse.

Les échantillons ont été extraits dans l'éthanol 70% (10 mL g^{-1}) à ébullition pendant 15 min (Mansour *et al.* 1986), puis l'extrait a été centrifugé à 15 000 g. Le surnageant a été filtré sur papier Whatman No 2 et le filtrat a été évaporé *in vacuo* à 40°C jusqu'à un volume final de 4 à 6 mL. Les pigments ont été extraits par l'ajout 0,5 mL de chloroforme qui fut rejeté après une centrifugation à 3 000 g de 15 min.

L'ACC a été mesuré par la méthode de Lizada et Yang (1979) qui est basée sur la conversion de l'ACC en éthylène par le NaOCl en milieu alcalin et en présence d'ions Hg^{++} . Dans un vial de 15 mL., 0,5 mL de HgCl_2 (0,5 mM) a été ajouté à 1 mL de l'extrait et le vial fermé avec un septum de caoutchouc. À l'aide d'une seringue de type tuberculin, 0,5 mL d'une solution 2:1 de NaOCl commercial (5-6%) et de NaOH saturée a été injectée et le vial fut immédiatement agité au Vortex pendant 15 sec et mis sur la glace pendant 5 min. Le vial fut agité de nouveau et 2 mL de gaz prélevés à l'aide d'une seringue Hamilton étanche au gaz et injectés dans le chromatographe. Les conditions de l'analyse chromatographique étaient les mêmes que celles décrites plus haut pour la mesure de l'éthylène. L'efficacité de la conversion de l'ACC en éthylène fut estimée dans chaque cas par un second échantillon où une quantité connue d'ACC a été ajoutée comme standard interne. La quantité d'ACC a été calculée comme le quotient de l'éthylène libéré et du taux de conversion en considérant le taux de dilution de l'extrait et le rapport entre le volume de gaz analysé et la quantité d'air dans le vial. Les concentrations en ACC et en MACC dans les tiges d'épinette noire et de pin gris ne sont pas présentées puisque le rendement de la conversion du standard d'ACC en éthylène

par le NaOCl dans les échantillons de tiges ne dépassent pas 10-20%, ce qui signifie qu'une ou des substance(s) présente(s) dans la tige mais absente(s) des racines interférerai(en)t avec la réaction.

Le MACC a été hydrolysé par l'addition de 1 mL de HCl 6 N à 1 mL de l'extrait qui fut chauffé à 100°C pendant 2 heures (Spikman 1987). La solution a été neutralisée avec 1 mL de NaOH 6 N et centrifugée à 3 000 g pendant 15 min. pour enlever les résidus. L'ACC libéré a été mesuré comme décrit plus haut. Le MACC a été calculé par soustraction de l'ACC libre de l'ACC total après hydrolyse.

6.3.2.6 Histologie.

À la fin de cette expérience, trois semis par traitement et par espèce ont été choisis aléatoirement. et cinq sections de 5 mm ont été prélevés; 1) racine terminale juste au dessus de la zone d'élongation; 2) sur la racine principale à environ 20 mm sous le collet; 3) à la base de l'hypocotyle; 4) à la base de la tige (premier entrenoeud); 5) au milieu de la tige. Les spécimens furent immédiatement fixés dans une solution de glutaraldéhyde 3% dans un tampon phosphate 0,025 M à pH 6,8 pendant 16 heures. Les spécimens ont été préalablement mis sous vide pendant 15 à 20 minutes pour chasser les bulles d'air. Les sections ont été rincées dans la solution tampon 30 min puis déhydratées dans une série de solutions éthanolique de concentration croissante (20, 40, 60, 95 et 100%) pendant 30 minutes dans chaque cas, puis déhydratés à nouveau dans l'éthanol absolu pendant 30 minutes. Les pièces ont été transférées successivement dans trois bains d'oxyde de propylène pour une période de 30 minutes chacun dans le cas des deux première bains, puis de 60 minutes dans le cas du troisième. Les pièces ont ensuite été enrobés dans un mélange 1:1 d'oxyde de propylène et de résine Spurr pendant 60 minutes, 1:2 pendant 60 minutes et 1:3 pendant 16 heures. L'enrobage fut complété sous vide dans la résine Spurr 100% pendant 48 heures et les pièces ont été polymérisés à 70°C sous vide pendant 16 heures. Les blocs ont été taillés à une épaisseur de 1 μ m l'aide d'un ultra-microtome muni d'une couteau de verre et les sections furent montées sur une lame de verre et colorées au Bleu de Toluidine (Feder et O'Brien 1968).

6.3.2.7 Mesure du gauchissement.

Le taux de gauchissement a été mesuré à toutes les semaine durant la période des traitements, l'échantillonnage comprenant les semis qui n'avaient pas encore été prélevés pour les mesures d'éthylène ou de croissance. La sévérité du gauchissement était évaluée selon 4 classes dont le paramètre était l'angle de la tige par rapport à la verticale, soit: classe 1: 0-15°, classe 2: 15-45°, classe 3: 45-90° et classe 4: > 90°

6.3.2.8 Traitements des donnés.

Les quatre traitements des deux espèces ont été disposés aléatoirement dans chacun des bassins hydroponique et tous les échantillons ont été choisis aléatoirement. L'analyse de variance (ANOVA) a été utilisée pour vérifier l'effet des traitements sur chaque espèce à chaque échantillonnage. Les moyennes de chaque paramètre mesuré pour chaque espèce et date d'échantillonnage ont été comparées entre elles par le test de Fisher protégé (Fisher PLSD) à un niveau de signification de 5%. Tous les calculs ont été exécutés à l'aide du logiciel Statview IITM.

6.3.3 Résultats.

6.3.3.1 Vigueur et changements morphologiques

Deux semaines après le repiquage dans les bassins hydroponiques, la mortalité variait de 2 à 10% du total des semis transplantés. Cependant, le taux de mortalité n'était pas proportionnel à la sévérité du traitement puisque le pourcentage le plus élevé se retrouvait dans le traitement aérobie, ce qui indique que la mortalité était plutôt causée par le choc de transplantation et non par la réduction de l'oxygène au niveau des racines. Après cette date, les semis d'épinette se sont très bien adaptés à leur milieu de culture puisque les feuilles ne montraient aucun symptôme de sénescence. Par contre, les semis de pin s'adaptaient beaucoup moins bien aux deux traitements anaérobiques. À la fin des traitements, plusieurs semis de pin gris montraient des signes avancés de sénescence: l'extrémité des aiguilles commençait par se nécroser, puis l'ensemble du feuillage devenait chlorosé; ultimement, le plant séchait complètement (figure 3.7).

Chez les deux espèces, un nouveau système racinaire formé de très longues racines latérales blanchâtres et succulentes, peu ou pas ramifiées, s'est formé durant les premières semaines de traitements en remplacement du système racinaire original. Les conditions d'hypoxie racinaire prolongées ont fortement inhibé le développement des racines. Chez les semis d'épinette noire, le nombre de racines latérales et leur longueur furent réduits (figure 3.8a). Ainsi, dans le cas du traitement anaérobie -, la longueur des racines ne dépassait pas le tiers de la longueur des semis cultivés en aérobie +. Dans les deux traitements anaérobiques, il y a eu apparition de courtes racines adventives de gros diamètre et orientées à l'horizontale juste en dessous de la partie immergée de l'hypocotyle. Ces racines adventives montrent parfois de courtes latérales de deuxième ordre de 1 à 2 mm de long.

Les semis de pin gris ont développé de longues racines latérales blanchâtres et épaisses émergeant d'une courte racines pivotante. L'anaérobiose a eu un effet inhibiteur encore plus marqué que chez l'épinette noire. Chez les semis de pin gris cultivés en anaérobie -, il ne subsistait qu'un noeud de courtes racines latérales de premier ordre émergeant de la base de l'hypocotyle à la fin des traitements (figure 3.8b).

Chez les semis d'épinette noire, la base de l'hypocotyle était hypertrophiée dans tous les traitements, sauf dans le traitement aérobie +. De lenticelles blanchâtres de 1 à 3 mm de diamètres formées de cellules squameuses et lâches se sont développées à la base de l'hypocotyle sur dix mm environ (figure 3.9a). Les lenticelles étaient disposées en file et semblaient émergées de fissures verticales. Leur nombre augmentait avec la sévérité du traitement. Chez les semis de pin gris, l'hypertrophie de l'hypocotyle était encore plus accentuée et se retrouvait même chez les semis du traitement aérobie+. Les lenticelles étaient aussi plus nombreuses et couvraient toute la base de l'hypocotyle chez les semis du traitement anaérobie- (figure 3.9b). Les racines adventives étaient par contre beaucoup moins nombreuses que chez l'épinette noire.

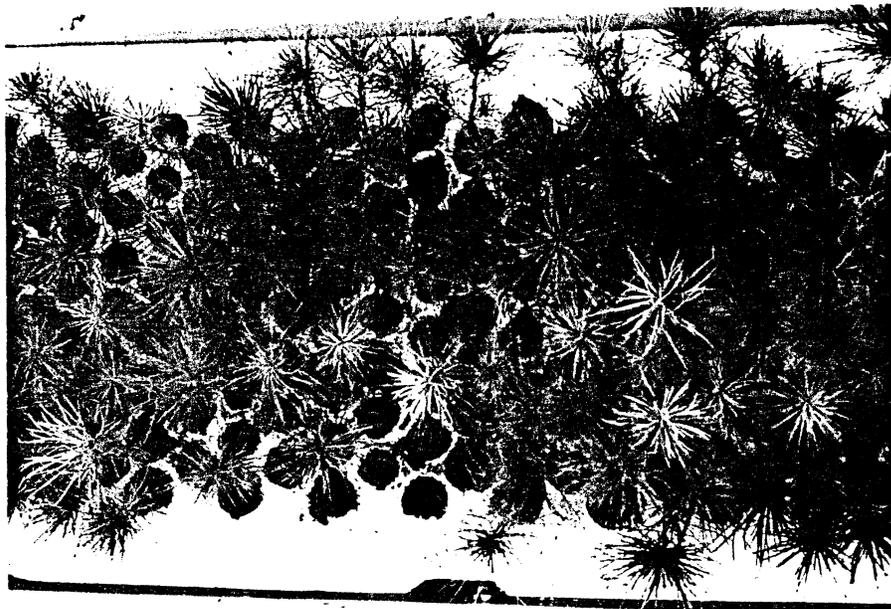


Figure 3.7. Semis de pin gris cultivées en solution anaérobie après la fin du traitement. Un grand nombre de plants montrent des signes avancés de sénescence.

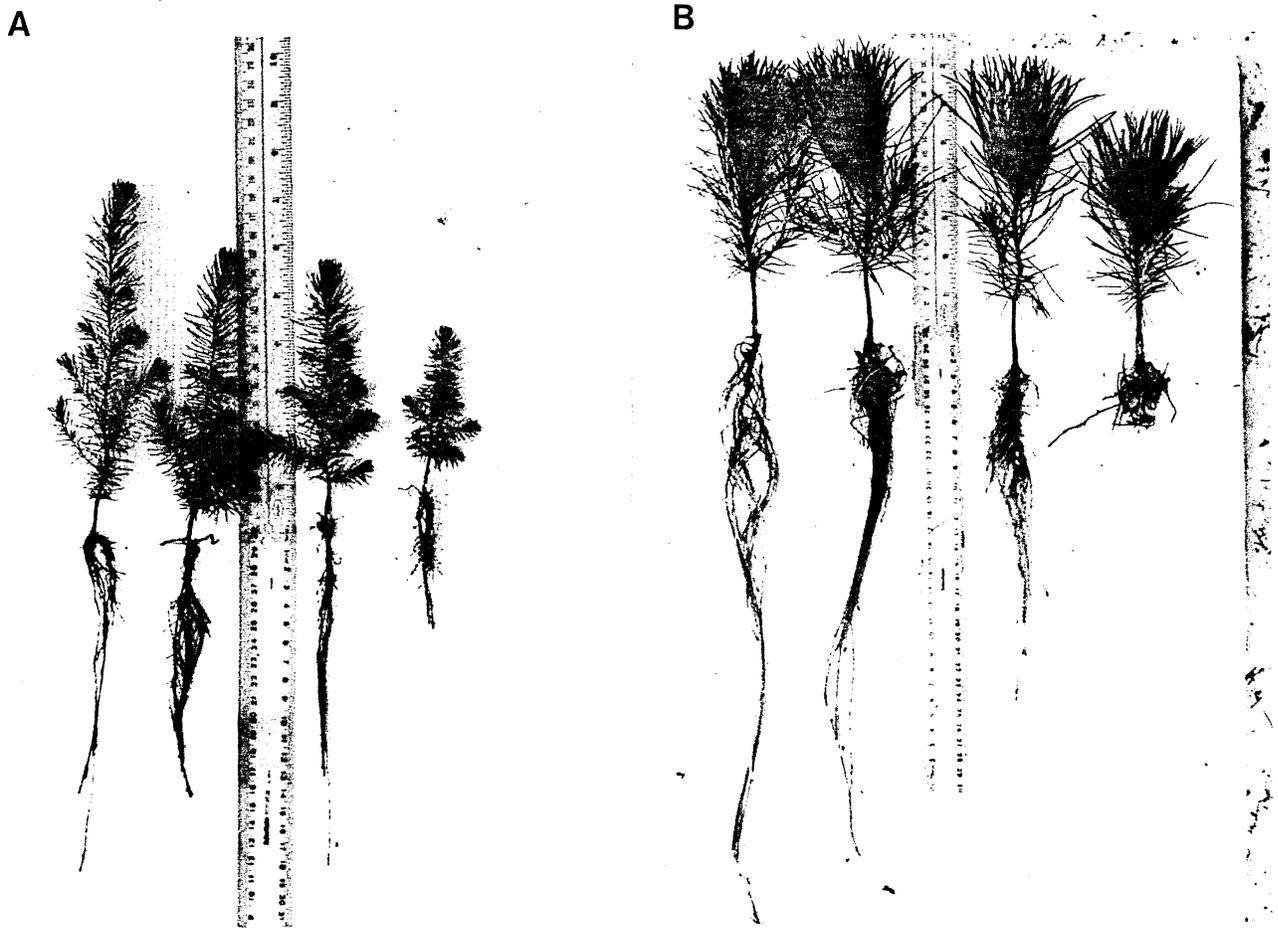


Figure 3.8. Semis d'épinette noire (A) et de pin gris (B) après 44 jours de culture en solution hydroponique sous différentes conditions d'oxygénation. L'hypoxie a inhibé la croissance des racines, particulièrement dans le traitement Anaérobie-.

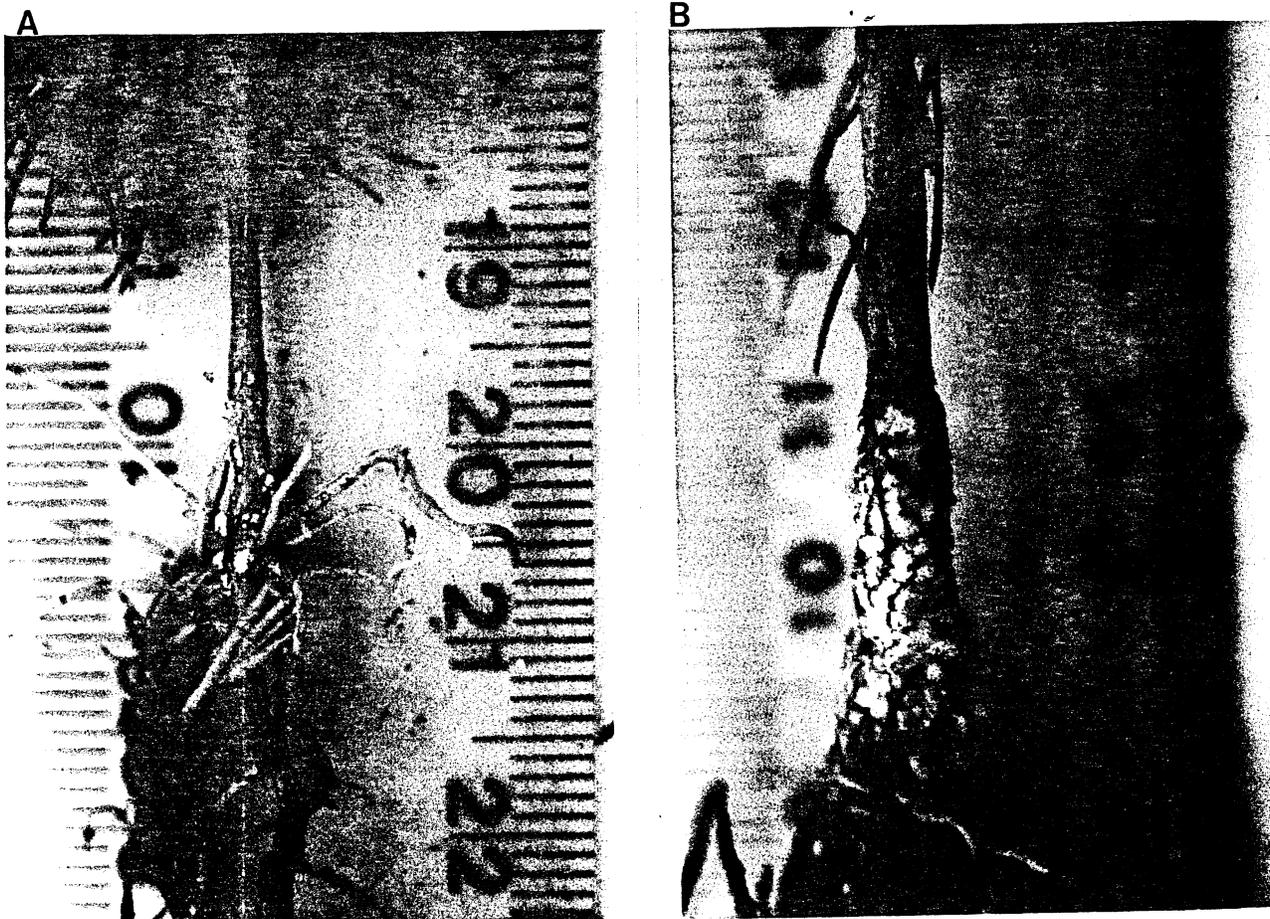


Figure 3.9. Développement de lenticelles hypertrophiées et de racines adventives sur les semis d'épinette noire (A) et de pin gris (B) après 44 jours de traitement anaérobie-.

6.3.3.2 Croissance des semis et répartition de la biomasse.

La hauteur de la tige a été mesurée périodiquement au cours des traitements (figure 3.10). Le déficit en oxygène au niveau des racines a inhibé la croissance en hauteur de la tige chez les deux espèces. L'inhibition était proportionnelle à la sévérité du traitement. Chez l'épinette noire, la croissance est très faible ou stagnante les deux premières semaines, quelque soit le traitement. Par la suite, la croissance s'accélère chez les semis cultivés en aérobie + qui atteignent une taille moyenne de 148 mm après 44 jours de traitement. Pour les autres traitements, l'inhibition causée par l'hypoxie est visible dès la troisième semaine et après 44 jours, les plants du traitement aérobie étaient significativement plus petits que ceux du traitement aérobie+, et ceux des deux traitements anaérobiques étaient significativement plus petits que les semis des deux traitements aérobiques. Ainsi, la diminution de la concentration en oxygène cause une diminution moyenne de 22% pour le traitement aérobie, de 43% pour le traitement anaérobie et de 49% pour le traitement Anaérobie-. Chez le pin gris, il n'y a pas eu de différence significative dans la croissance en hauteur durant les trois premières semaines puisque les semis sont entrés spontanément en dormance. Par la suite, de trois à quatre bourgeons latéraux de l'apex ont débouffé et allongé pour former des tiges proleptiques, le bourgeon principal restant dormant. L'échantillonnage au jour 44, soit après la reprise de croissance des rameaux proleptiques, montre que les semis des deux traitements aérobiques ne sont pas significativement différents en terme de hauteur, tandis que les deux traitements anaérobiques sont significativement plus courts ($P \leq 0.05$). La diminution de la croissance par rapport aux semis du traitement aérobie+ est de 7% dans le cas du traitement aérobie, de 33% pour le traitement anaérobie et de 44% pour le traitement anaérobie-.

La croissance radiale des tiges d'épinette noire a aussi été inhibée par les traitements anaérobiques (figure 3.11). Par contre, le diamètre au collet n'est pas significativement différent entre les quatre traitements, puisque l'hypertrophie du collet occasionnée par les conditions anaérobiques a compensé pour la plus faible croissance radiale. Chez les semis de pin gris, les traitements n'ont pas affecté la croissance radiale de la tige et de l'hypocotyle.

Les semis d'épinette noire sont caractérisés par une stagnation de la biomasse anhydre de la partie épigée durant les quinze premiers jours de traitement, suivi d'une forte croissance pour les semis des deux traitements les plus oxygénés (figure 3.12). Les semis des deux traitements anaérobiques ont une biomasse aérienne significativement réduite comparé aux semis des deux traitements les mieux oxygénés; ainsi, cette biomasse n'atteint que 43% de celle des semis cultivés en aérobie+ après 44 jours de traitement. La croissance de la biomasse racinaire évolue différemment. La biomasse racinaire des semis du traitement aérobie+ reste stable durant les 15 premiers jours tandis qu'elle diminue pour les trois autres traitements. Par la suite, la biomasse racinaire s'accroît dans tous les traitements. Après 44 jours de traitement, la biomasse des semis d'épinette noire des deux traitements les moins oxygénés est significativement réduite par rapport à ceux des traitements les mieux oxygénés.

La biomasse du pin gris suit à peu près le même patron, soit une croissance réduite avec la diminution de la concentration en oxygène dans la solution. Après 44 jours, la biomasse aérienne moyenne des semis en aérobie n'est que de 92% de celle en Aérobie+, de 70% dans le cas des semis en anaérobie et de 66% en anaérobie-. Là encore, la biomasse racinaire des deux traitements anaérobiques est significativement plus faible que celle des traitements aérobiques. La croissance racinaire est réduite aussi par la déoxygénation. Des écarts significatifs apparaissent plus tôt, soit après 15 jours de traitement. Après 44 jours, la biomasse racinaire des semis des deux traitements anaérobiques est significativement plus faible que celles des semis des traitements aérobiques.

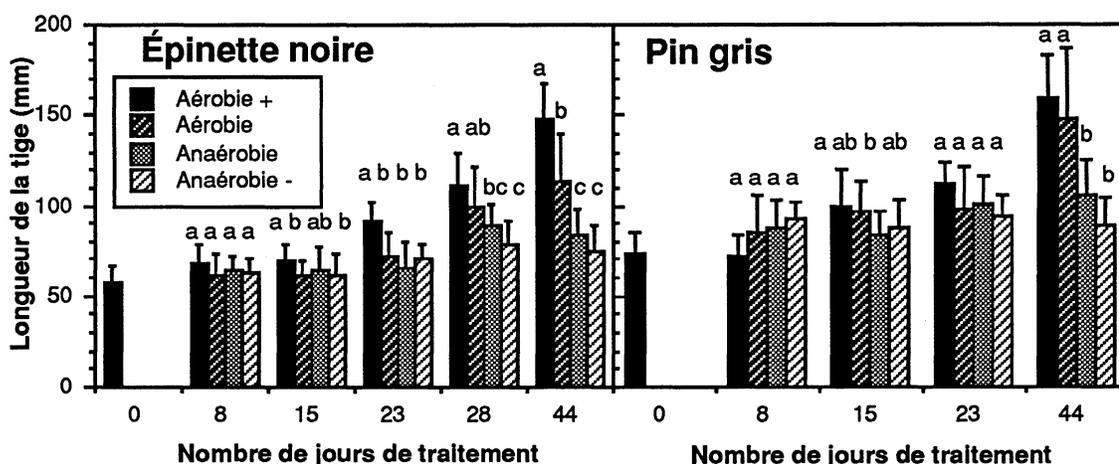


Figure 3.10: Allongement de la tige des semis d'épinette noire et de pin gris au cours des traitements. Moyenne + écart-type, n=10. Pour chaque date d'échantillonnage, les moyennes surmontées d'une lettre distincte indiquent que les longueurs sont significativement différentes à un niveau de probabilité de 5%.

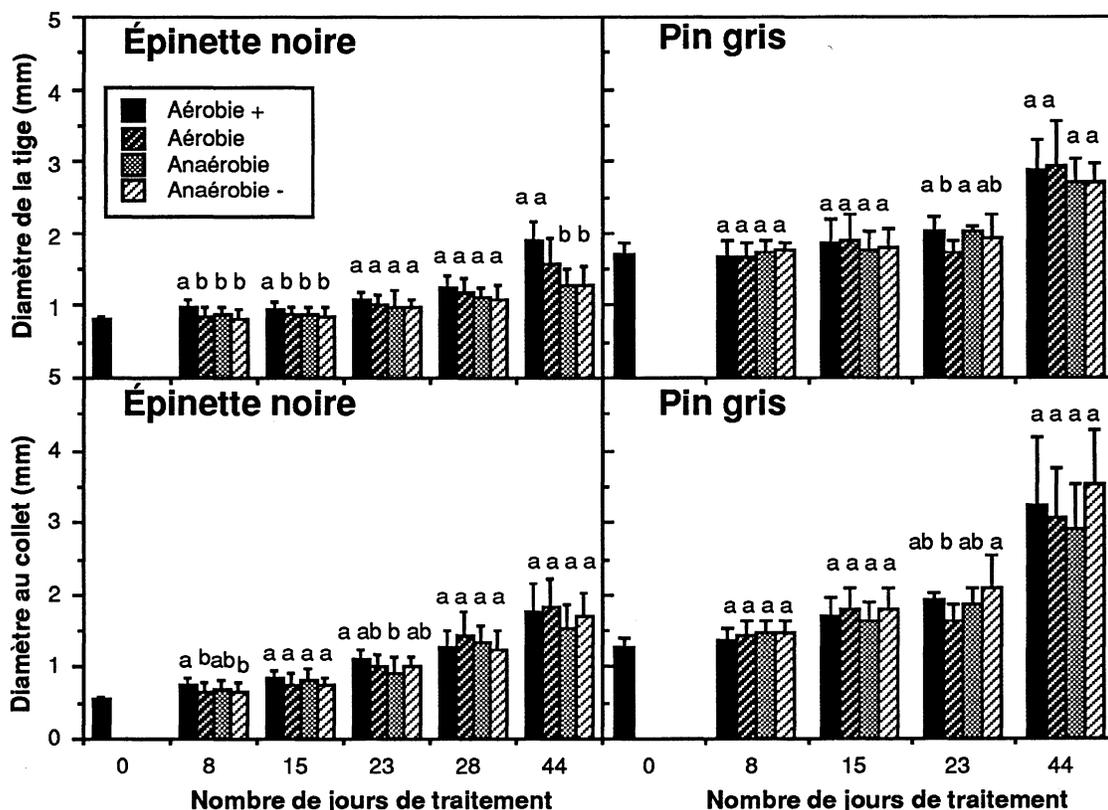


Figure 3.11: Diamètre au collet, diamètre de la tige (au dessus du premier noeud) des semis d'épinette noire et de pin gris mesurés au cours des traitements. Moyenne + écart-type, n=10.

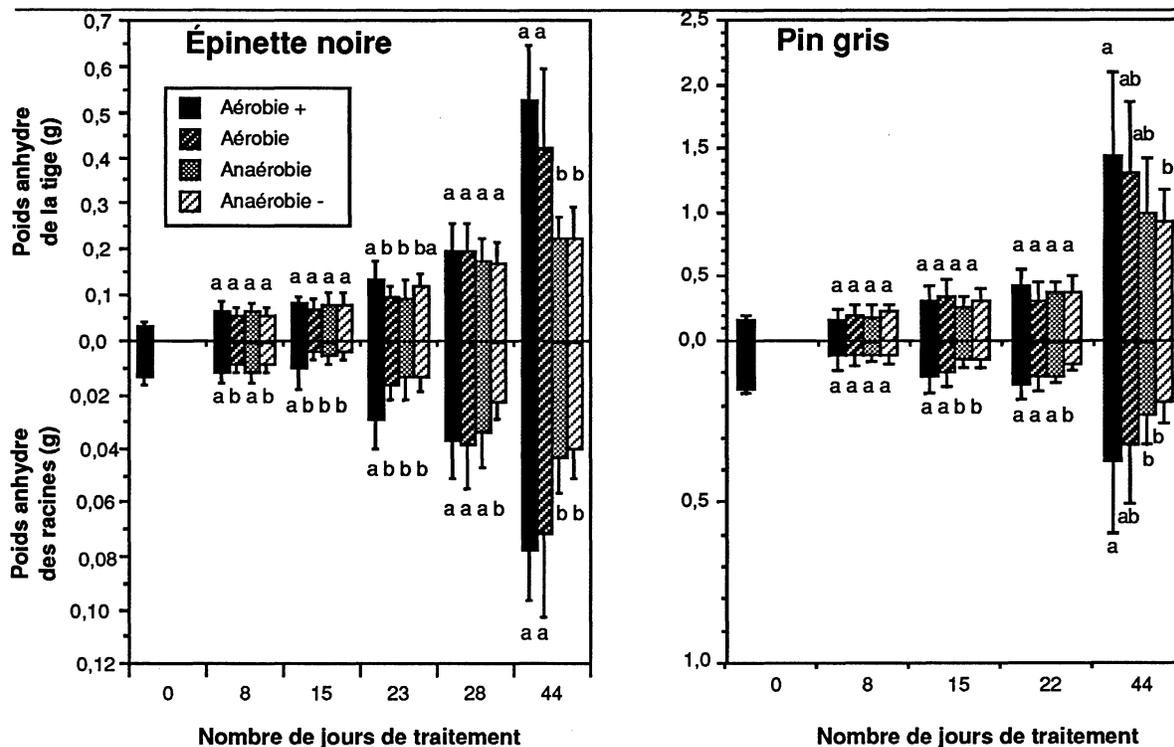


Figure 3.12: Évolution de la biomasse de la tige et des racines des semis d'épinette noire et de pin gris au cours des traitements. Moyenne + écart-type, n=10.

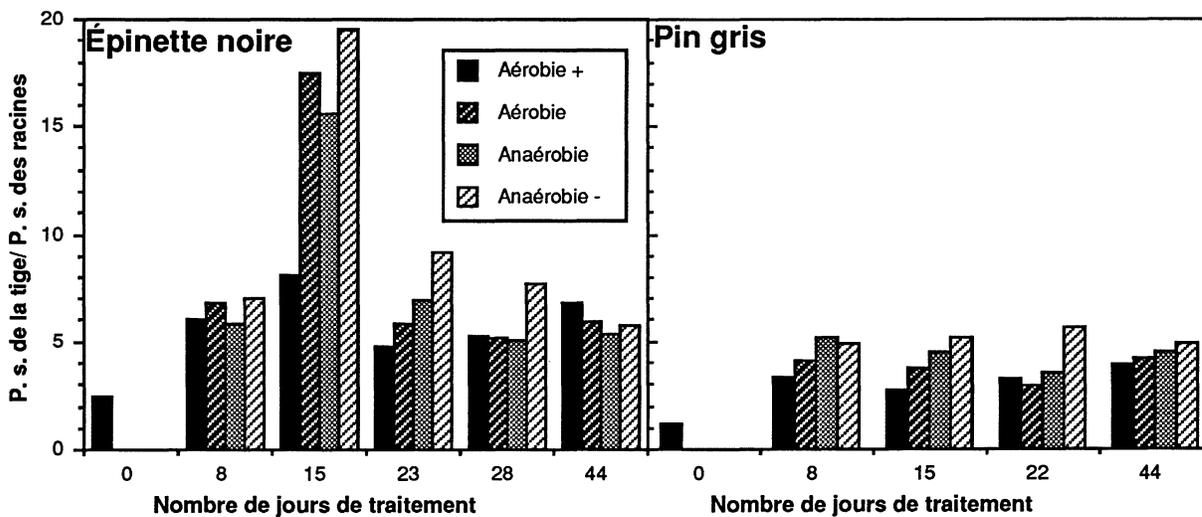


Figure 3.13: Évolution du rapport de la masse anhydre de la tige sur celle des racines des semis d'épinette noire et de pin gris au cours des traitements. Chaque valeur correspond à la moyenne de 10 plants.

Le rapport de la biomasse de la tige sur la biomasse des racines évolue différemment chez les deux espèces (figure 3.13). Chez l'épinette noire, le déficit en oxygène au niveau racinaire entraîne un déséquilibre très marqué entre la tige et les racines, surtout après 15 jours de traitement. Le rapport atteint alors 19,5 en anaérobie-, 15,6 en anaérobie, 17,5 en aérobie et seulement 8,1 en aérobie+. Par la suite, il se produit un rééquilibrage et les semis ont tous un rapport de biomasse tige/racine légèrement supérieur à 5 à la fin des traitements. Par contre, chez le pin gris, le rapport de la biomasse aérienne sur la biomasse des racines reste très stable tout au long la période des traitements et les semis du traitement aérobie+ ont un rapport systématiquement plus bas.

6.3.3.3 Mesures de l'éthylène, de l'ACC et du MACC.

L'anaérobiose racinaire n'a pas stimulé la production d'éthylène dans la tige des semis, tant chez l'épinette noire que chez le pin gris (figure 3.14). Au contraire, on remarque dans le premier cas une production significativement plus élevée chez les semis en aérobie+ comparativement aux autres traitements entre les jours 14 et 28. Par contre, à la fin des traitements, la production n'est pas significativement différente entre les traitements. Chez le pin gris, la production d'éthylène suit à peu près le même patron. Celle-ci est plus élevée chez les semis en aérobie+ à partir de la deuxième semaine de traitement et jusqu'à la fin.

La production d'éthylène des racines a aussi été mesurée à la fin de la période de traitement. Les racines ayant été incubées en présence d'oxygène, il est plus juste de dire que cette mesure correspond à la capacité de production d'éthylène des racines, soit le taux de conversion de l'ACC en éthylène par le système EFE. Quelque soit le traitement, la production d'éthylène des racines est très largement supérieure à celle de la tige chez l'épinette noire (tableau 3.3a). De très grands écarts dans la mesure de l'éthylène des racines sont observés. Une différence significative entre les tiges et les racines est évidente dans les deux traitements intermédiaires (aérobie et anaérobie), mais pas chez les deux autres. Chez le pin gris, on observe une différence significative dans les deux traitements anaérobiques, les traitements aérobiques ayant des valeurs relativement faibles (tableau 3.3b). Si on compare les traitements entre eux, l'augmentation observée de la production d'éthylènes par les racines ne s'avère pas significative (figure 3.15). Par contre, chez le pin gris, la production d'éthylène dans le traitement anaérobie- est nettement plus élevée par rapport aux trois autres traitements.

La concentration d'ACC dans les racines à la fin des traitements est significativement plus élevée dans le traitement anaérobie- chez les deux espèces. Chez l'épinette noire, la concentration en MACC est très largement supérieure à l'ACC libre, quelque soit le traitement, et elle augmente proportionnellement à la diminution de l'oxygène au niveau des racines (figure 3.16). Chez le pin gris, on remarque la même tendance, sauf que les concentrations d'ACC et de MACC sont plus faible que chez l'épinette noire.

6.3.3.4 Le taux de gauchissement

Le gauchissement de la tige a été mesuré périodiquement à intervalle d'une semaine chez l'épinette noire (figure 3.17). La proportion de plants gauchis est nettement plus importante au début des traitements et varie à ce moment là entre 80 et 90% des semis. Cette très forte proportion de plants gauchis s'explique par la difficulté d'orienter correctement la tige à la verticale lors du repiquage. La proportion de plants gauchis diminue constamment jusqu'à la fin des traitements, particulièrement dans cas du traitement anaérobie-.

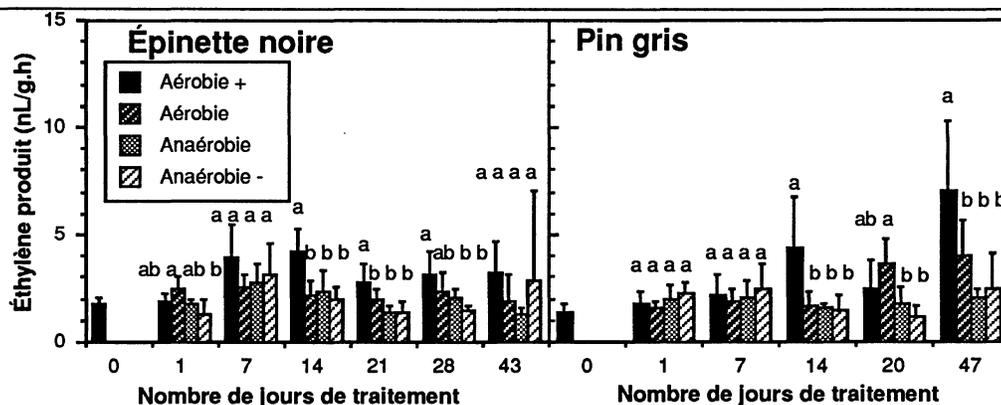


Figure 3.14: Production d'éthylène des tiges d'épinette noire et de pin gris au cours des traitements. Moyenne + écart-type, n=5.

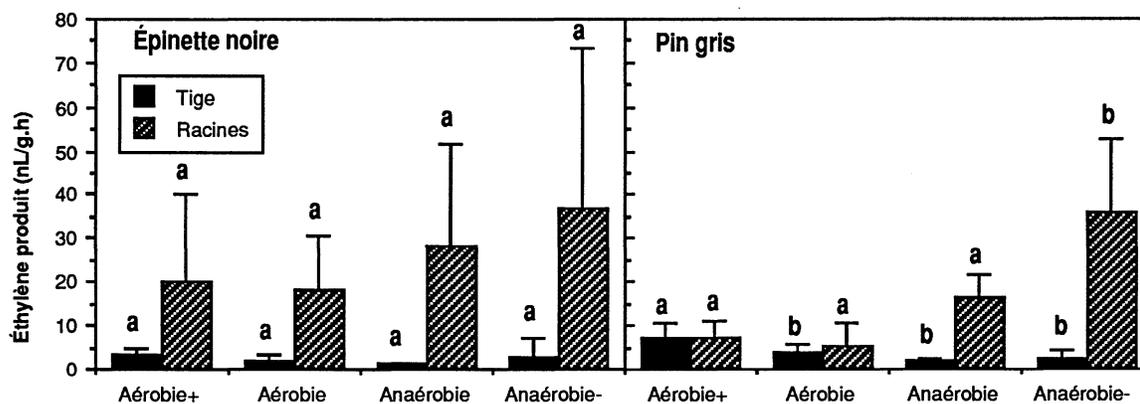


Figure 3.15: Comparaison entre le taux de production d'éthylène de la tige et le potentiel de production d'éthylène des racines des semis d'épinette noire et de pin gris après 43 jours de traitement. Moyenne + écart-type, n=5.

Tableau 3.3: Éthylène produit par la tige et potentiel de production d'éthylène des racines chez l'épinette noire (A) et le pin gris (B) à la fin des traitements.

A	Éthylène produit (nL/g.h)			P (Anova)
	Tige	Racines		
Aérobie+	3,2±1,5	20,3±20,1		0,14
Aérobie	1,9±1,3	18,2±12,4 *		0,04
Anaérobie	1,3±0,3	28,1±23,8 *		0,04
Anaérobie-	2,9±4,2	36,8±36,4		0,07

B	Éthylène produit (nL/g.h)			P (Anova)
	Tige	Racines		
Aérobie+	7,1±3,2	7,0±4,3		0,97
Aérobie	4,1±1,6	5,3±5,1		0,63
Anaérobie	2,0±0,4	16,3±5,5 *		< 0,01
Anaérobie-	2,4±1,7	35,9±17,0 *		< 0,01

* : significativement différents.

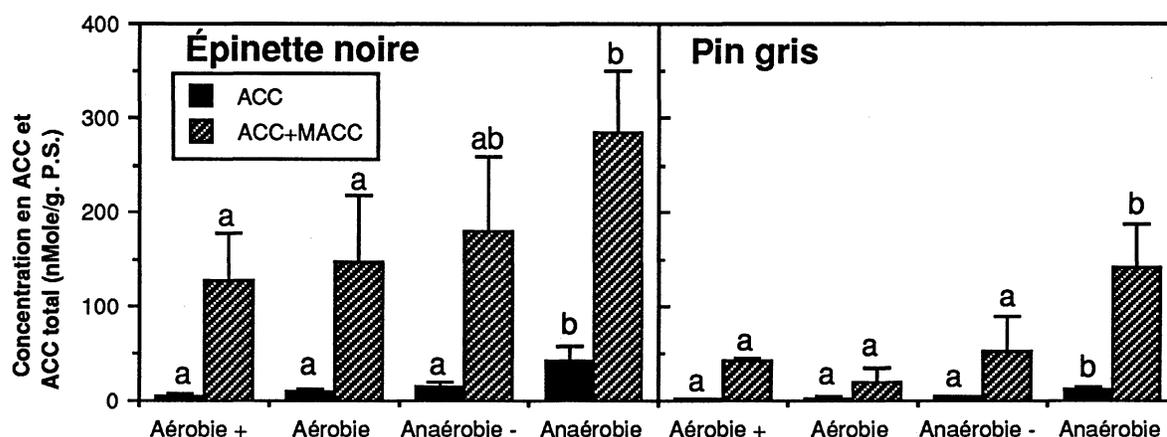


Figure 3.16: Concentration en ACC et en ACC total (ACC + MACC) dans les racines de semis d'épinette noire et de pin gris après 45 jours de traitement. Moyenne + écart-type, n=3-5. Les moyennes de l'ACC et de l'ACC total ont été comparées séparément par le test de Fisher (PLSD, $P \leq 0,05$).

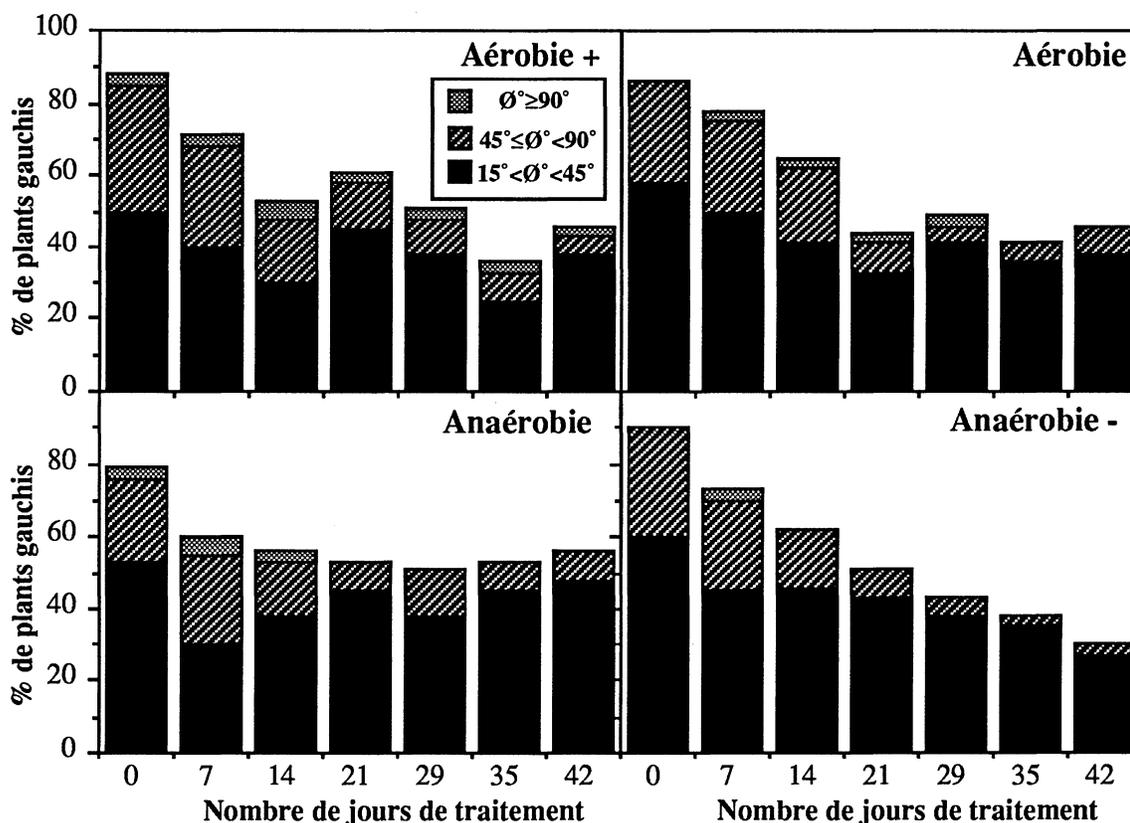


Figure 3.17: Taux de gauchissement de la tige des semis d'épinette noire au cours des traitements. Les classes de gauchissement correspondent à l'angle de la tige par rapport à la verticale.

Les plant fortement gauchis ($\varnothing \geq 90^\circ$) persistent dans le traitement aérobie+, tandis que ces plants se redressent partiellement pour les autres traitements. La comparaison statistique des fréquences de gauchissement entre les traitements par le test du Khi carré ne montre pas de différences significatives au seuil de 0,05.

6.3.3.5 Histologie de l'épinette noire.

Une section d'une racine terminale viable a été prélevée à 20 mm au dessus de l'apex. En coupe transversale, la section se caractérise par une stèle centrale bien différenciée de forme ovale où l'arrangement des tissus vasculaires primaires est en diarche (figure 3.18). La stèle est entourée d'un péricycle secondaire formé de cellules parenchymateuses isodiamétriques très vacuolisées et fortement imbriquées. Dans le cas des semis en anaérobie-, la section est de forme ovale et son diamètre est significativement plus petit comparativement aux autres traitements (tableau 3.4).

Tableau 3.4: Différentiation cellulaire de la racine terminale de semis d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.

Traitements	Diamètre total (mm)	Diamètre de la stèle (mm)	Épaisseur du péricycle (mm)
Aérobie +	0,59±0,06 ^a	0,23±0,02 ^a	0,18±0,02 ^a
Aérobie	0,59±0,01 ^a	0,13±0,03 ^b	0,23±0,02 ^b
Anaérobie	0,59±0,02 ^a	0,15±0,03 ^b	0,22±0,02 ^b
Anaérobie -	0,42±0,10 ^b	0,12±0,05 ^b	0,15±0,03 ^a
P (ANOVA)	0,02	0,02	0,01

Les mesures qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à un niveau de 5% pour le test des moyennes de Fisher. Moyenne ± écart-type, n=3.

Le péricycle est moins développé et les cellules de parenchyme sont hypertrophiées et arrondies, ce qui permet le développement d'espaces intercellulaires schyzogènes peu étendus à la jonction des cellules compagnes (figure 3.18). L'endoderme est peu développé et est formé d'une seule couche de cellules aplaties à paroi mince. Pour tous les traitements, le cortex est en voie de désagrégation et n'est plus constitué que de 2 à 3 couches de cellules rectangulaires fortement aplaties radialement. L'épiderme est absent et, dans certain cas, l'endoderme est en contact direct avec l'extérieur.

En section, les racines principales prélevées à 20 mm sous l'hypocotyle ont un diamètre moyen semblables dans tous les traitements. Les traitements n'ont pas eu d'effet sur la différenciation cellulaire puisque le diamètre de la stèle, le nombre de trachéides par file de cellules et l'épaisseur du péricycle ne varient pas d'une manière significative d'un traitement à l'autre (tableau 3.5). Le péricycle des section de racine principale en anaérobie- est formé de cellules de parenchyme très arrondies, formant ainsi un tissu très lâche où les espaces intercellulaires très étendus forment de grands aérenchymes (figure 3.19). Par contre, les semis du traitement aérobie+ ont un péricycle formé de cellules de parenchyme aplaties fortement imbriquées où les espaces intercellulaires sont absents. Le péricycle est bien développé, quelque soit le traitement. Il est formé de files de cellules péricleinales cutinisées.

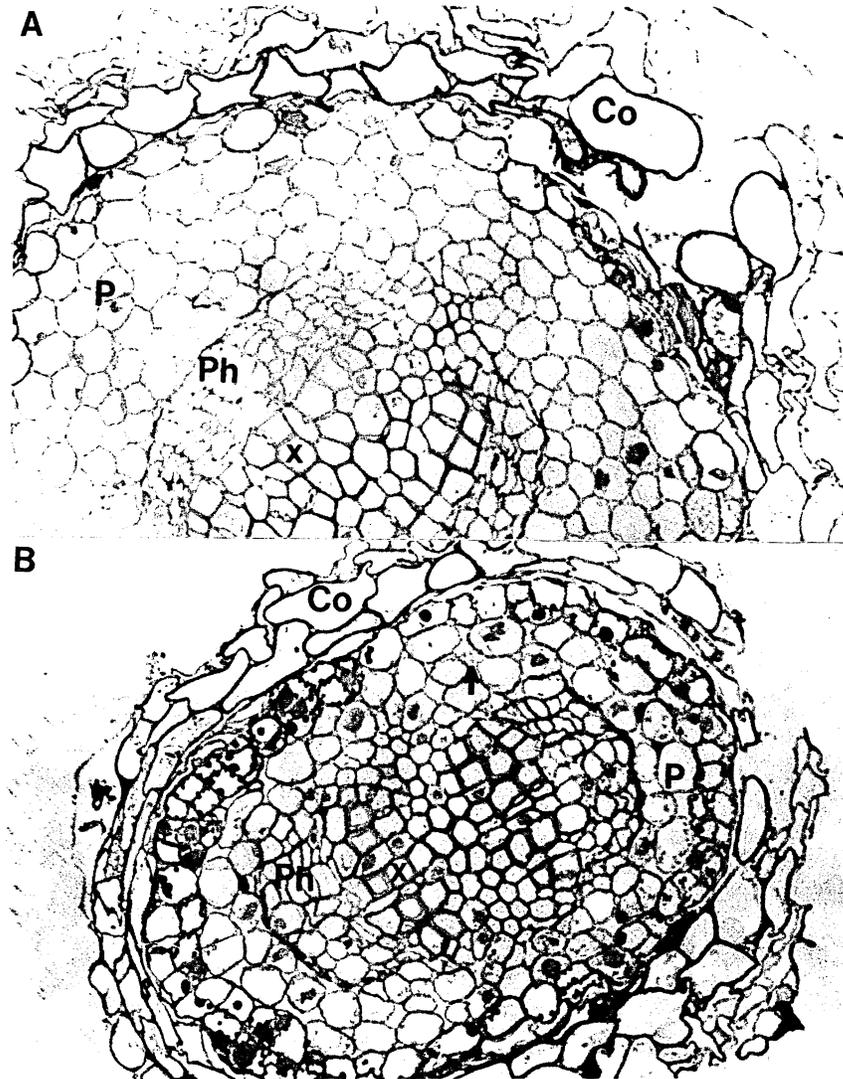


Figure 3.18. Section transversale d'une racine terminale d'un semis d'épinette noire. (A) aérobie+: péricycle bien formé de cellules parenchymateuses fortement imbriquées. (B) anaérobie-: cellules du péricycle turgescentes et espaces intercellulaires (flèche) de nature schyzogène entre les cellules compagnes. CO: cortex; P: péricycle; Ph: phloème; X: xylème. (x536)

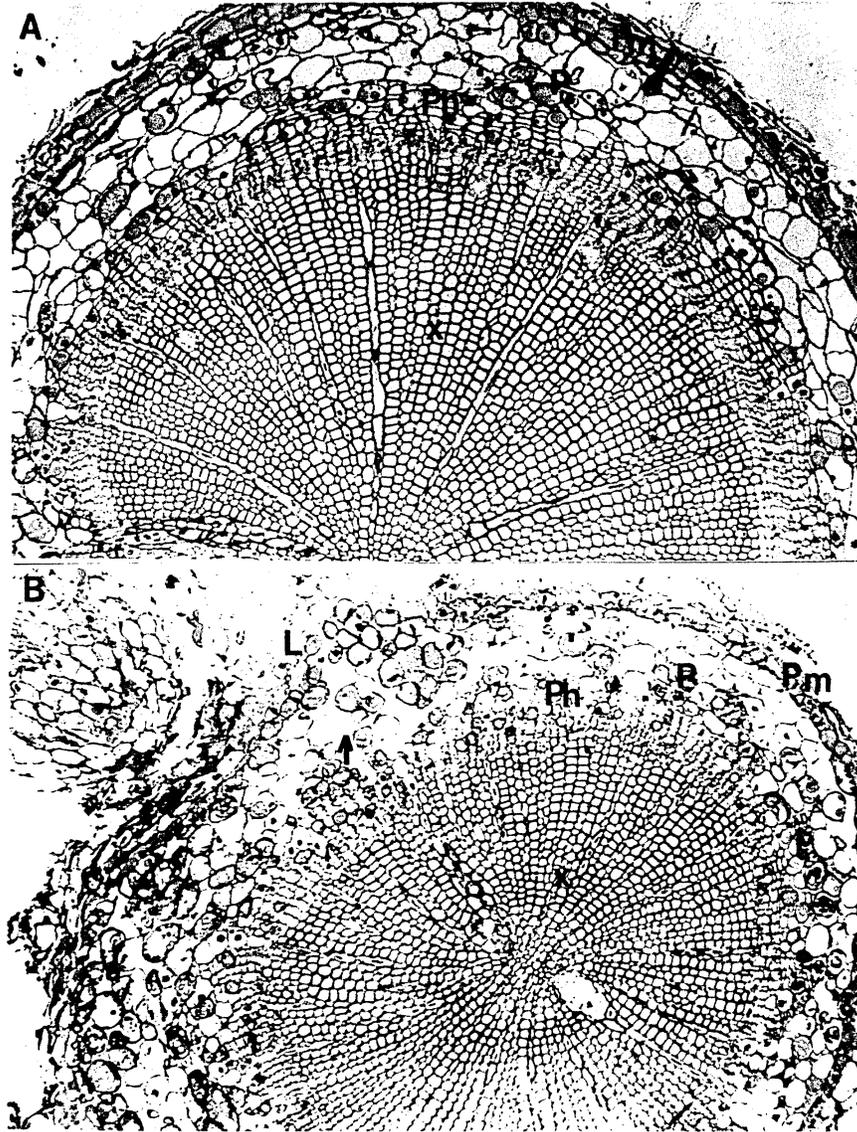


Figure 3.19. Section d'une racine principale d'épinette noire prélevée juste sous la ligne d'immersion. (A) aérobie+: espaces intercellulaire absents dans le péricycle; le péricycle est bien développé. (B) anaérobie-: présence d'aérenchymes sous-jacentes aux lenticelles.
P: péricycle; Ph: phloème; Pm: péricycle; X: xylème. (x162)

Tableau 3.5: Différentiation cellulaire d'une racine principale d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.

Traitements	Diamètre total (mm)	Diamètre du xylème (mm)	Épaisseur pericycle (mm)	Nombre de trachéides	Ratio xylème/pericycle	Ratio Diam(xylème) /diam (tot)
Aérobic +	1,64±0,27	1,15±0,23	0,25±0,04	36±6	2,4±0,6	0,70±0,05
Aérobic	1,51±0,26	1,01±0,27	0,25±0,04	35±9	2,2±0,8	0,67±0,09
Anaérobic	1,51±0,39	1,05±0,36	0,23±0,03	33±6	2,2±0,7	0,68±0,07
Anaérobic -	1,25±0,06	0,81±0,10	0,22±0,02	25±2	1,8±0,4	0,64±0,05
P (ANOVA)	0,41	0,48	0,81	0,20	0,75	0,76

Les lenticelles hypertrophiées sont très abondantes dans tous les traitements, sauf celui en Aérobic+ au niveau de l'hypocotyle. Elles sont aussi présentes en moins grand nombre sur les racines principales, juste sous la ligne d'immersion. À ce niveau, la rupture du péricycle et des cellules très arrondies forment des protubérances d'environ 1 mm à l'extérieur (figure 3.20). De nombreux espaces intercellulaires sont visibles au voisinage des lenticelles au niveau du cortex. Par contre, le cortex de l'hypocotyle des semis en aérobic+ est fortement imbriquée et les espaces intercellulaires sont peu nombreux (figure 3.21).

À l'exception de l'hypocotyle, le traitement anaérobic- a inhibé significativement la croissance radiale de la tige (tableau 3.6). Le xylème a un diamètre plus faible suite à une production moindre de trachéides par file de cellule. Ces trachéides ont une paroi cellulaire plus épaisse et sont de forme arrondie, comme c'est le cas pour le bois de réaction. Il n'y a pas de différence significative dans l'épaisseur de l'écorce. Le traitement Anaérobic- a aussi diminué la production de canaux résinifères au niveau de l'hypocotyle (tableau 3.7). Au niveau de la tige, les espaces intercellulaires sont absents. En anaérobic-, le cortex est formé de cellules de parenchyme turgescents dont le cytoplasme est plus dense que celui des semis en aérobic+. Les traitements n'ont pas influencé la lignification puisque le péricycle est bien développé, tant chez les semis en aérobic+ qu'en anaérobic- (Figure 3.22).

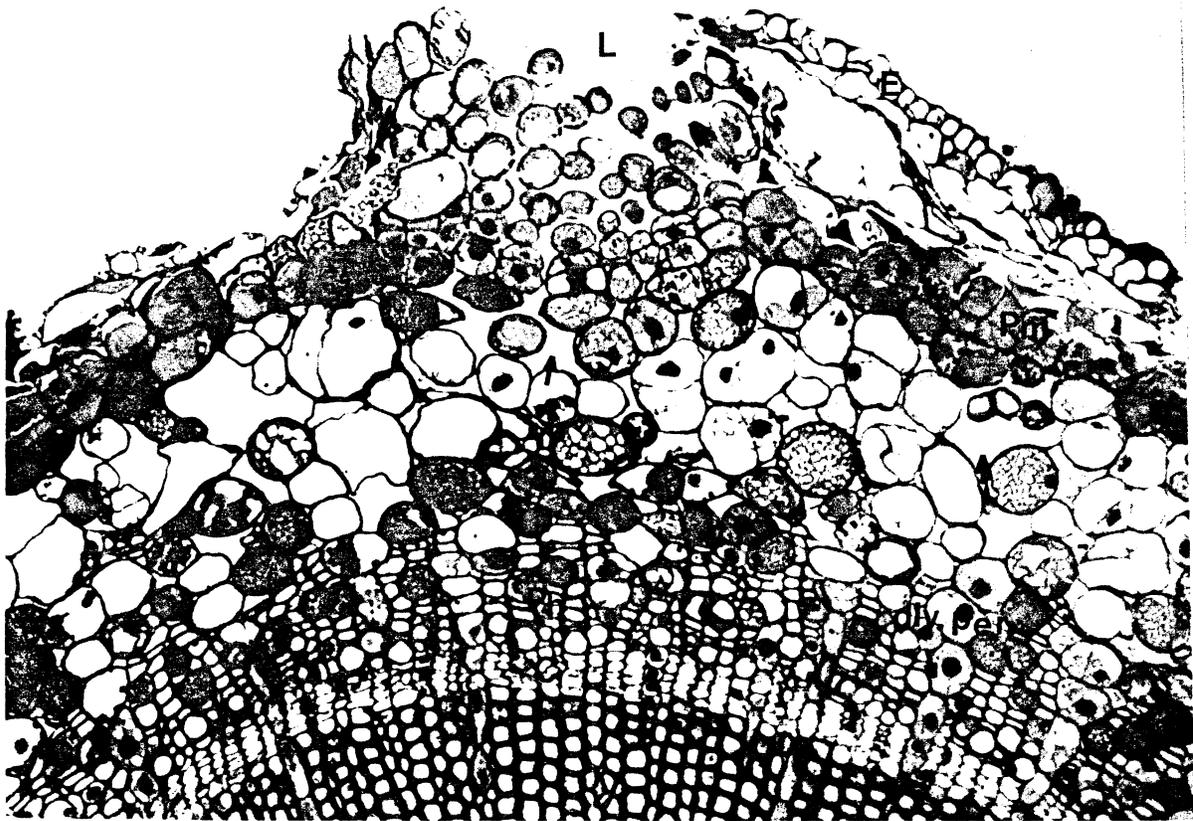


Figure 3.20. Développement d'une lenticelle hypertrophiée et d'espaces intercellulaires (flèche) sur l'hypocotyle d'un semis d'épinette noire cultivé en anaérobie. les parenchymes non-conducteurs du phloème proviennent de la division périclinale des cellules de rayon.
C: cambium; E: épiderme; L: lenticelle; Ph: phloème; Pm: périderme. (x370).

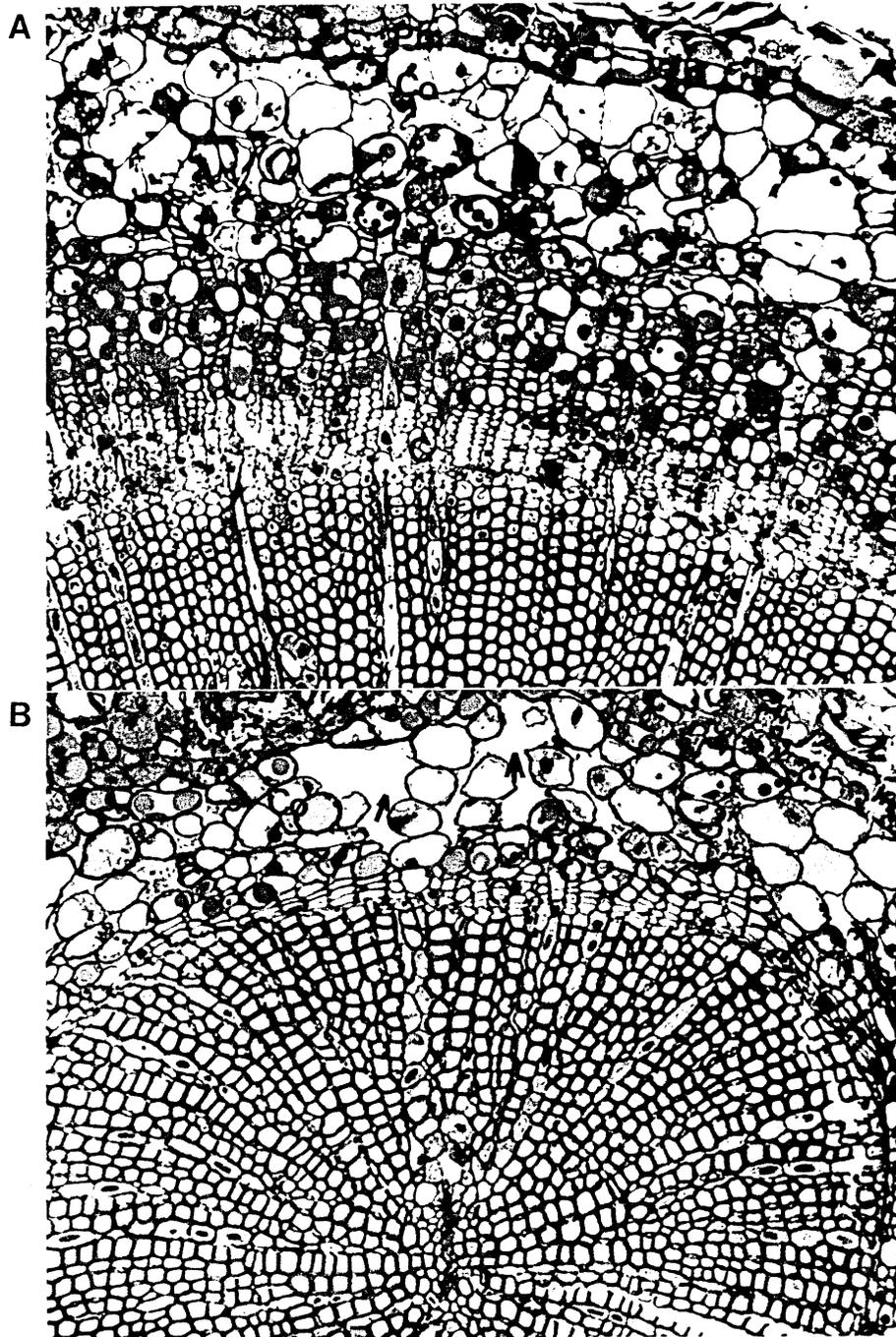


Figure 3.21. Section de l'hypocotyle d'un semis cultivé en aérobie+ (A) et en anaérobie- (B). La flèche indique la présence de nombreux espaces intercellulaires dans le cortex des semis en anaérobie-.
C: cambium; Co: cortex; Ph: phloème; Pm: périderme. (x305)

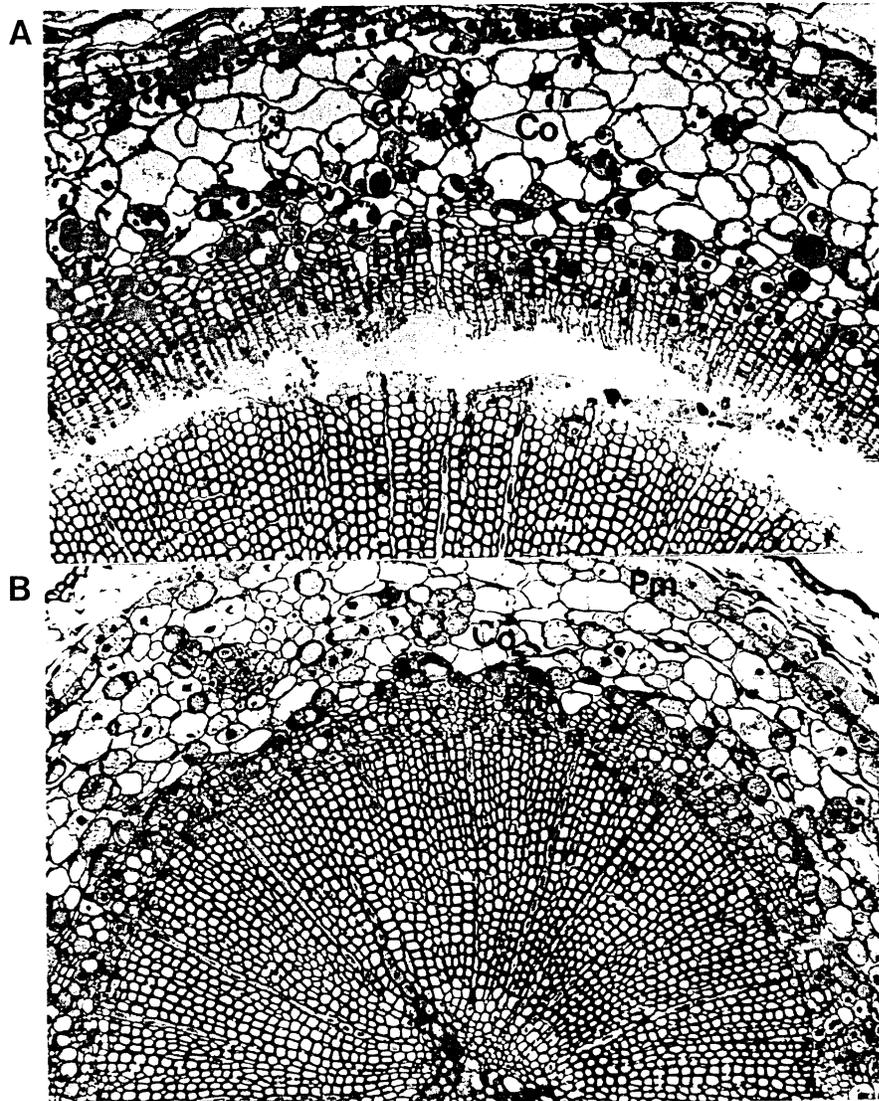


Figure 3.22. Section de la tige d'un semis cultivé en aérobie+ (A) et en anaérobie- (B). Dans les deux cas, le péricorème est bien développé et il y a absence des espaces intercellulaires.
CO: cortex; Ph: phloème; Pm: péricorème; X: xylème. (x210)

Tableau 3.6: Différentiation cellulaire de l'hypocotyle et de la tige des semis d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.

Hypocotyle

Traitements	Diamètre total (mm)	Diam du xylème (mm)	Épaisseur de l'écorce (mm)	Nombre de trachéides	Ratio xylème/écorce	Ratio Diam(xylème)/diam (tot)
Aérobic +	2,94±0,77	2,04±0,62	0,45±0,08	69±16 ^a	2,24±0,31 ^a	0,85±0,02 ^a
Aérobic	3,00±0,38	1,99±0,30	0,51±0,04	71±10 ^a	1,93±0,17 ^a	0,83±0,01 ^a
Anaérobic	2,73±0,29	1,86±0,26	0,43±0,06	61± 5 ^a	2,17±0,40 ^a	0,84±0,02 ^a
Anaérobic -	2,13±0,38	1,21±0,20	0,46±0,10	45± 6 ^b	1,31±0,12 ^b	0,78±0,01 ^b
P (ANOVA)	0,20	0,10	0,58	0,05	0,01	0,0032

Les mesures qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à un niveau de 5% pour le test des moyennes de Fisher. Moyenne ± écart-type, n=3.

Bas de la tige (premier entrenoeud)

Traitements	Diamètre (mm)	Diamètre du xylème (mm)	Épaisseur de l'écorce (mm)	Nombre de trachéides	Ratio xylème/écorce	Ratio Diam(xylème)/diam (tot)
Aérobic +	2,35±0,38 ^a	1,57±0,30 ^a	0,39±0,05 ^a	49±7 ^a	2,00±0,20 ^a	0,83±0,01 ^a
Aérobic	2,58±0,47 ^a	1,69±0,40 ^a	0,44±0,04 ^a	51±4 ^a	1,90±0,33 ^{ab}	0,83±0,02 ^{ab}
Anaérobic	2,03±0,16 ^{ab}	1,25±0,03 ^{ab}	0,39±0,08 ^a	45±4 ^a	1,68±0,43 ^{ab}	0,81±0,03 ^{ab}
Anaérobic -	1,51±0,26 ^b	1,25±0,03 ^b	0,33±0,09 ^a	33±6 ^b	1,33±0,35 ^b	0,78±0,03 ^b
P (ANOVA)	0,02	0,02	0,32	0,01	0,15	0,12

Les mesures qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à un niveau de 5% pour le test des moyennes de Fisher. Moyenne ± écart-type, n=3.

Milieu de la tige

Traitements	Diamètre (mm)	Diamètre du xylème (mm)	Épaisseur de l'écorce (mm)	Nombre de trachéides	Ratio xylème/écorce	Ratio Diam(xylème)/diam (tot)
Aérobic +	1,67±0,19 ^a	1,67±0,19 ^a	0,31±0,03	26±4	1,67±0,13	0,81±0,01
Aérobic	1,77±0,23 ^a	1,77±0,23 ^a	0,37±0,06	26±4	1,45±0,45	0,79±0,04
Anaérobic	1,71±0,11 ^a	1,71±0,11 ^a	0,35±0,05	25±3	1,48±0,26	0,80±0,02
Anaérobic -	1,15±0,08 ^b	1,15±0,08 ^b	0,29±0,03	18±5	1,03±0,31	0,75±0,04
P (ANOVA)	0,01	0,01	0,18	0,09	0,16	0,11

Les mesures qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à un niveau de 5% pour le test des moyennes de Fisher. Moyenne ± écart-type, n=3.

Tableau 3.7: Nombre de canaux résinifères et densité moyenne par surface de xylème (mm^{-2}) à différents niveaux des tiges d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.

Traitements	Sections					
	Hypocotyle		Base de la tige		Milieu de la tige	
	Nombre	Densité mm^{-2}	Nombre	Densité mm^{-2}	Nombre	Densité mm^{-2}
Aérobic +	11±4 ^a	3,7±1,5	1±2	0,4±0,7	0±1	0
Aérobic	4±5 ^b	1,8±2,1	0±1	0,2±0,3	0	0
Anaérobic	6±4 ^{ab}	2,1±1,6	1±2	1,1±1,2	0	0
Anaérobic -	0±1 ^b	0,2±0,4	0	0	0	0
P (ANOVA)	0,04	0,13	0,54	0,32	0,44	0,44

Les mesures qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à un niveau de 5% pour le test des moyennes de Fisher. Moyenne ± écart-type, n=3.

6.3.3.6 Histologie du pin gris

Dans les racines terminales des semis en aérobic+, la croissance secondaire n'a pas débuté et la partie centrale de la section est occupée par le méristème médullaire formé de cellules prismatiques non-différenciées (figure 3.23). Au centre, des lacunes sont observées. Elles sont possiblement d'origine lysogénique puisque des fragments de paroi cellulaire sont visibles. Le péricycle est formé de cellules parenchymateuses isodiamétriques imbriquées. Contrairement à l'épinette noire, le cortex est encore présent et est formé de grosses cellules globulaires avec espaces intercellulaires abondants. L'endoderme est peu développé et se discerne à peine des cellules de parenchyme du péricycle. En anaérobic-, les cellules du péricycle sont hypertrophiées et les espaces intercellulaires occupent une plus grande surface. Des aérénchymes de nature lysogénique sont aussi présents. De plus, l'endoderme est formé de cellules très allongées à paroi épaisse.

Dans les sections de la racine pivotante des semis en aérobic+, le péricycle est formé de deux types de cellules; certaines sont de forme globulaire et les autres sont prismatiques et aplaties radialement (figure 3.24). On remarque là aussi la présence d'aérénchymes discontinus parsemés de fragments de parois cellulaires. Dans le cas des semis en anaérobic-, les aérénchymes sont plus continus et sont très abondants, surtout en périphérie, à proximité du périoderme.

Les lenticelles sont très abondantes au niveau du cortex et, à un degré moindre, sur les racines pivotantes juste au-dessous de la ligne d'immersion. Les lenticelles sont formées par un épaississement du phellogène qui résulte de la division péricleinale de ses cellules (figure 3.25). Des espaces intercellulaires sont présents à proximité. En aérobic+, les cellules parenchymateuses du cortex de l'hypocotyle sont aplaties radialement suite à la croissance radiale du xylème et du phloème (figure 3.26). Ces cellules sont aplaties contre le périoderme, lequel est bien développé à la fin des traitements. En anaérobic-, le phloème est plus large qu'auparavant et son épaississement est surtout causé par la prolifération de cellules parenchymateuses de forme irrégulière et de grands espaces intercellulaires. Par contre, les éléments conducteurs sont moins nombreux qu'en aérobic+.

Dans la tige, des cellules parenchymateuses hypertrophiées très lâches et très vacuolisées sont observées au niveau du phloème (figure 3.27). Si les espaces intercellulaires sont présents tant en aérobie+ qu'en anaérobie-, ils sont moins importants que dans les sections de l'hypocotyle. Le diamètre du xylème de la tige est significativement plus faible en anaérobie- par rapport aux trois autres traitements. Cette diminution du xylème résulte de la production d'un nombre plus faible de trachéides. L'écorce n'est cependant pas affectée par le degré d'hypoxie du milieu de culture

Tableau 3.8: Différentiation cellulaire de l'hypocotyle et de la tige des semis de pin gris en fonction de l'oxygénation racinaire.

Hypocotyle

Traitements	Diamètre (mm)	Diamètre du xylème (mm)	Épaisseur de l'écorce (mm)	Nombre de trachéides	Ratio xylème/ écorce	Ratio Diam(xylème) /diam (tot)
Aérobie +	4,12±0,70	2,95±0,55	0,59±0,09	87±20	2,51±0,26	0,71±0,02
Aérobie	4,00±0,93	2,78±0,83	0,61±0,14	76±13	2,34±0,71	0,69±0,07
Anaérobie	3,78±0,13	2,70±0,14	0,54±0,05	73±6	2,52±0,31	0,71±0,02
Anaérobie -	3,49±0,24	2,31±0,01	0,59±0,12	68±10	2,00±0,39	0,66±0,05
P (ANOVA)	0,61	0,50	0,87	0,37	0,50	0,51

Bas de la tige

Traitements	Diamètre (mm)	Diamètre du xylème (mm)	Épaisseur de l'écorce (mm)	Nombre de trachéides	Ratio xylème/ écorce	Ratio Diam(xylème) /diam (tot)
Aérobie +	3,57±0,51 ^a	2,60±0,40 ^a	0,48±0,08	59±17	2,72±0,41 ^a	0,73±0,03 ^a
Aérobie	3,47±0,55 ^a	2,27±0,42 ^a	0,60±0,09	65±15	1,88±0,24 ^b	0,65±0,03 ^b
Anaérobie	3,42±0,18 ^a	2,31±0,09 ^a	0,56±0,06	62±5	2,09±0,22 ^b	0,68±0,02 ^b
Anaérobie -	2,45±0,34 ^b	1,57±0,17 ^b	0,44±0,09	51±4	1,79±0,21 ^b	0,64±0,03 ^b
P (ANOVA)	0,04	0,02	0,16	0,51	0,02	0,02

Les mesures qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à un niveau de 5% pour le test des moyennes de Fisher. Moyenne ± écart-type, n=3.

Milieu de la tige

Traitements	Diamètre (mm)	Diamètre du xylème (mm)	Épaisseur de l'écorce (mm)	Nombre de trachéides	Ratio xylème/ écorce	Ratio Diam(xylème) /diam (tot)
Aérobie +	2,97±1,08	2,21±0,62 ^a	0,38±0,25	51±10 ^a	3,41±1,16 ^a	0,76±0,07 ^a
Aérobie	3,53±0,49	2,19±0,24 ^a	0,67±0,17	52±7 ^a	1,70±0,40 ^b	0,62±0,06 ^b
Anaérobie	3,31±0,11	2,17±0,15 ^a	0,57±0,03	49±1 ^a	1,90±0,22 ^b	0,65±0,03 ^b
Anaérobie -	2,40±0,45	1,37±0,13 ^b	0,52±0,17	37±2 ^b	1,39±0,34 ^b	0,58±0,06 ^b
P (ANOVA)	0,23	0,05	0,28	0,04	0,02	0,02

Les mesures qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à un niveau de 5% pour le test des moyennes de Fisher. Moyenne ± écart-type, n=3.

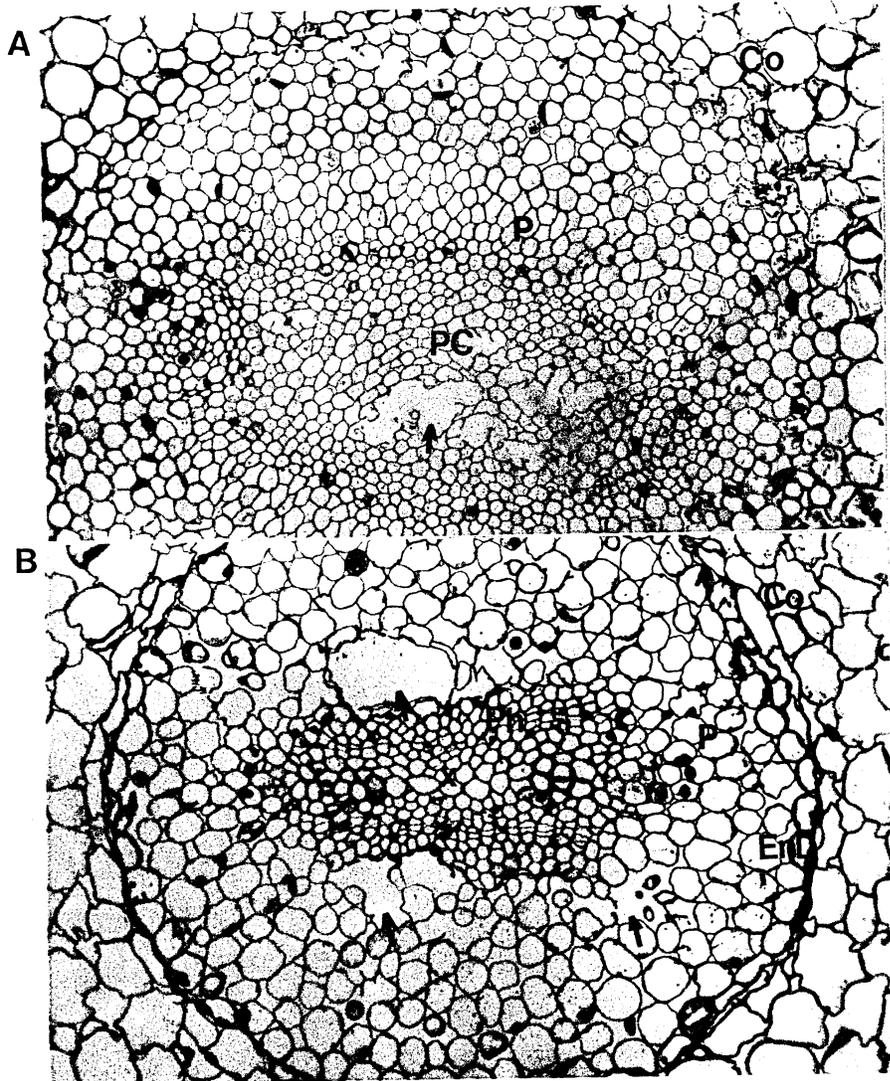


Figure 3.23. Section transversale d'une racine terminale d'un semis de pin gris en aérobie+ (A) et en anaérobie- (B). En aérobie+, le méristème médullaire n'est pas encore différencié et le péricycle est formé de cellules fortement imbriquées. En anaérobie-, la formation d'aérenchyme dans le péricycle est visible. Ce péricycle est formé de cellules hypertrophiées de forme arrondies laissant apparaître de grands espaces intercellulaires schizogéniques.
Co: cortex; EnD: endoderme; P: péricycle; PC: procambium; Ph: phloème; X: xylème. (x406).

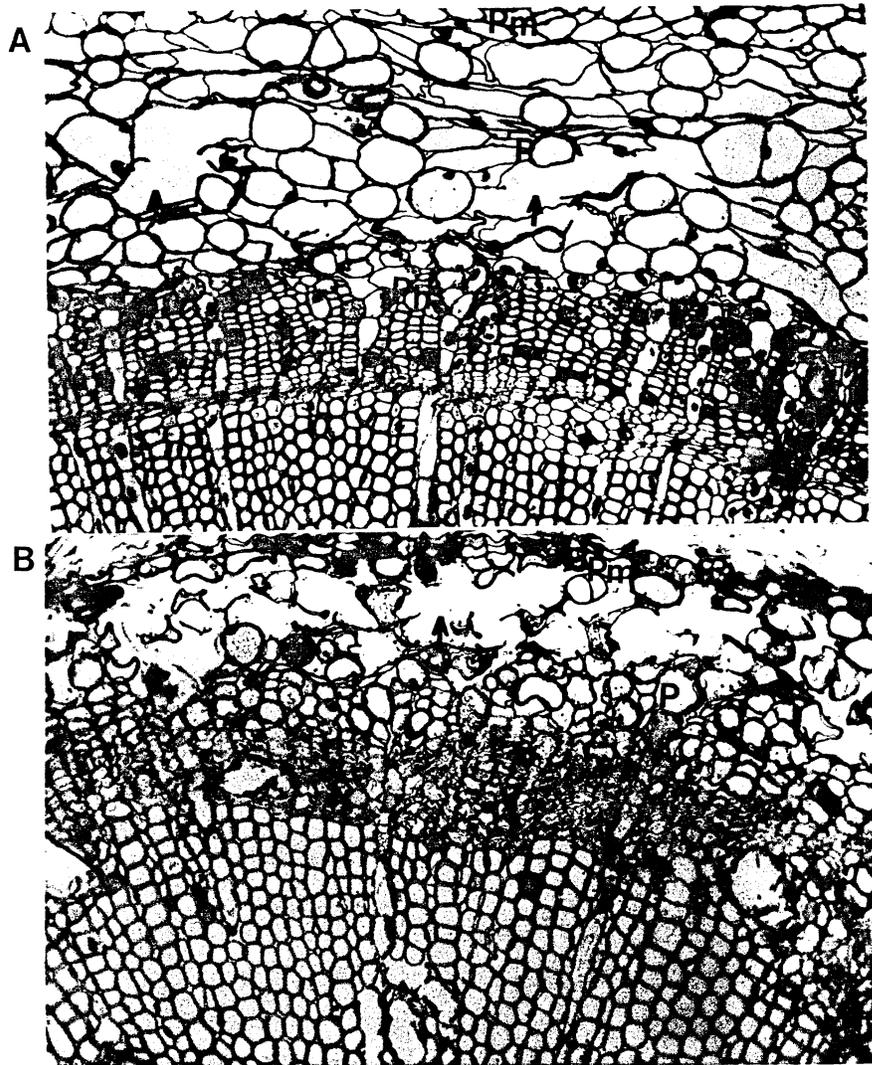


Figure 3.24. Section de la racine pivotante des semis de pin gris en aérobie+ (A) et en anaérobie- (B). En (B), on remarque la présence d'aérenchymes formant une bande continue juste sous le périderme; C: cambium; P: péricycle; Pm: périderme; Ph: phloème. (x406)

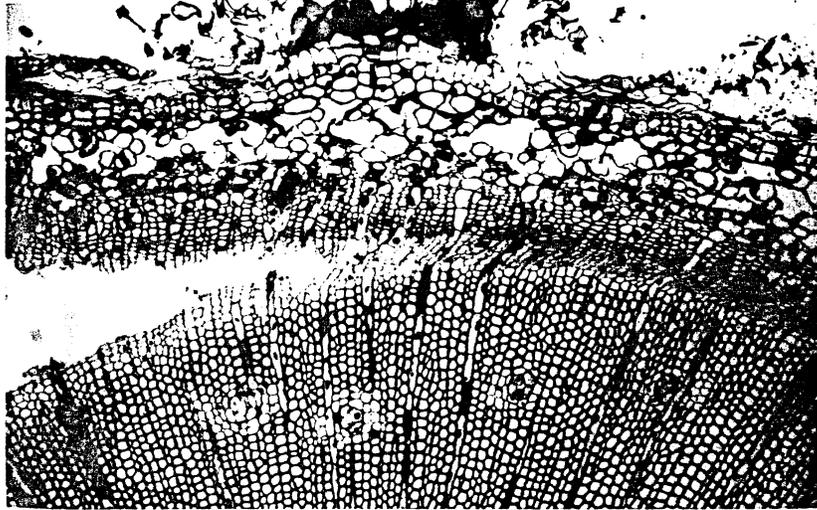


Figure 3.25. Lenticelle se développant sur l'hypocotyle d'un semis de pin gris cultivé en aérobie+. L: lenticelle. (x210)

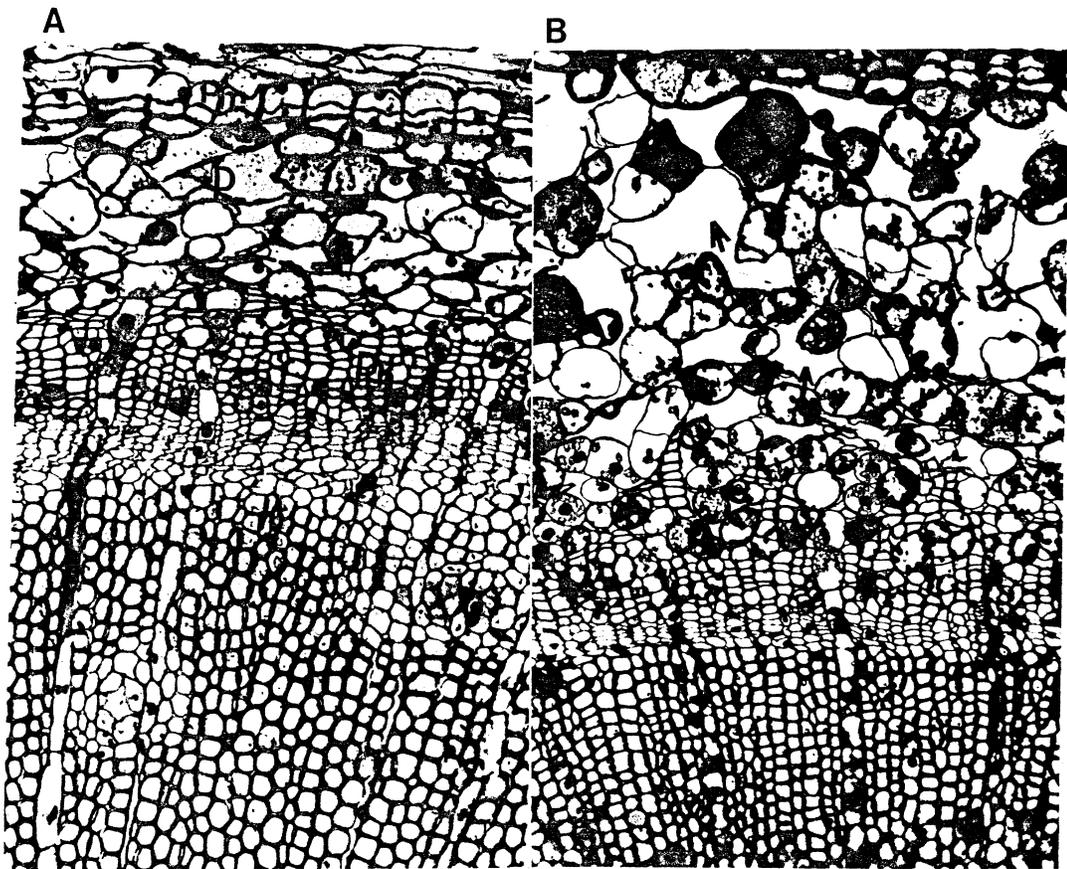


Figure 3.26. Section de l'hypocotyle de semis de pin gris en aérobie+ (A) et en anaérobie- (B). Le cortex de l'hypocotyle des semis en anaérobie- est formé de cellules de parenchyme de formes très irrégulières espacées par de nombreux espaces intercellulaires (flèches). En aérobie+, les cellules du cortex sont aplaties et les espaces intercellulaires sont moins nombreux. (x406)

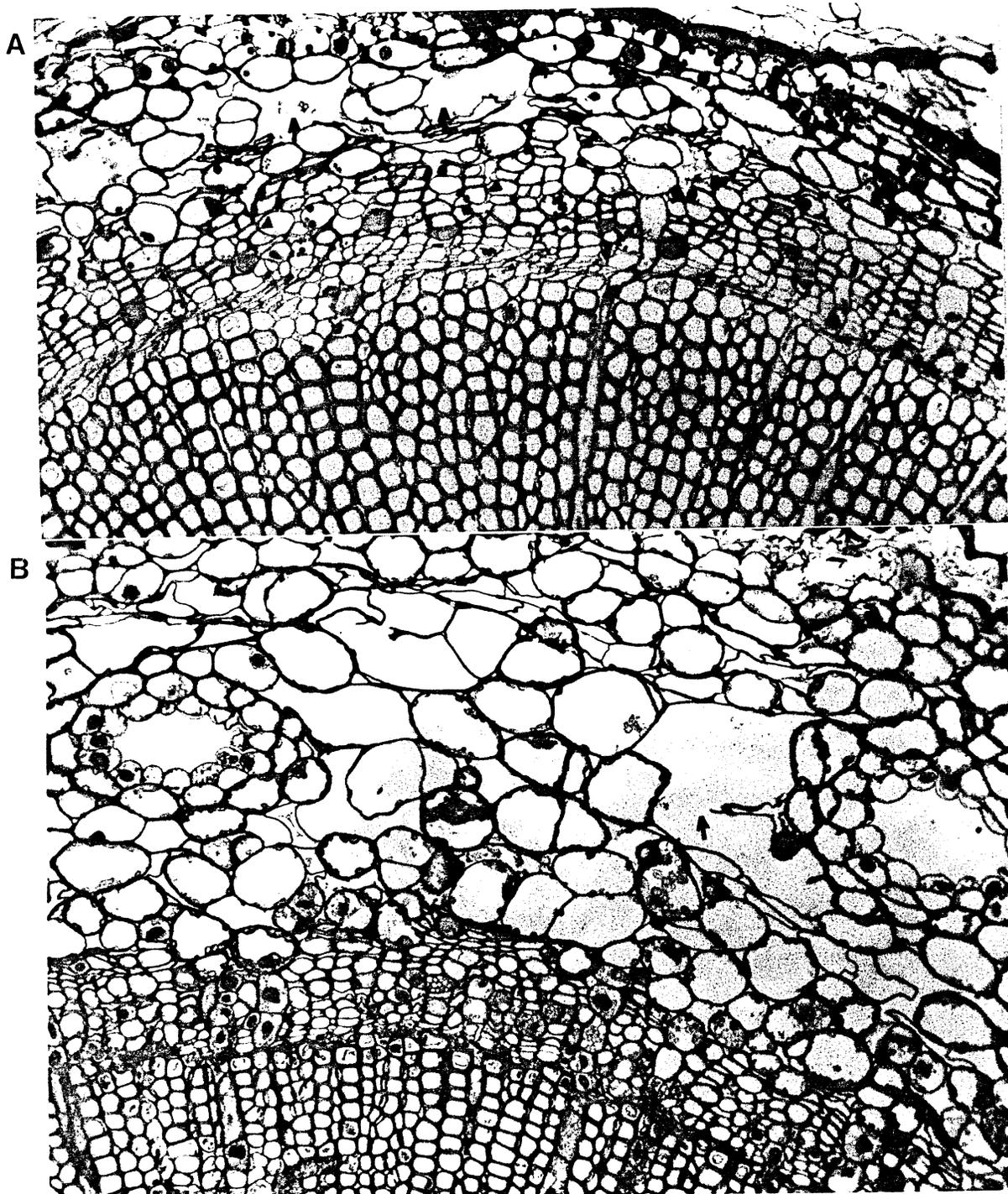


Figure 3.27. Section de la tige de semis de pin gris en aérobie (A) et en anaérobie- (B). Il y a eu formation d'aérenchymes (flèches) dans les deux cas. (x586)

6.3.4 Discussion.

La diminution de l'oxygène au niveau des racines a affecté négativement la croissance et la vigueur des plants. Les semis de pin gris se sont montrés moins tolérants que ceux d'épinette noire, particulièrement en condition de traitement anaérobie. Chez la première espèce, une sénescence prématurée caractérisée par une chlorose généralisée du feuillage et une piètre croissance tant de la partie épigée que racinaire affecte les semis. Ces symptômes sont absents chez l'épinette noire, même si la croissance est fortement inhibée.

Cette différences se reflète dans l'habitat qu'occupent ces deux essences typiques de la région forestière boréale. En peuplement naturel, le pin gris se retrouve surtout sur des sols sablonneux bien drainés, tandis que l'épinette noire s'accommode d'une grande diversité de sites, allant des pentes et terrains plats bien égouttés aux tourbières (Hosie 1987). Tang et Kozlowski (1983) ont aussi observé que les semis de pin gris s'adaptent mal à l'inondation du sol; après seulement 15 jours d'inondation, les aiguilles étaient endommagées et la croissance sévèrement inhibée.

L'inondation du sol a pour effet de diminuer considérablement l'approvisionnement en oxygène au système racinaire. En plus, elle induit des carences minérales et l'accumulation de composés phytotoxiques provenant de la respiration anaérobie. D'ailleurs, Topa et McLeod (1986a) ont observé que les symptômes de sénescence sont plus sévères lorsque des semis de pin sont cultivés sur sol inondé comparativement à une culture hydroponique non-oxygénée. Les même auteurs (1986b) ont observé chez différentes espèces de pin que l'anaérobiose interfère avec l'acquisition nette de certains éléments minéraux; cependant leurs données sont insuffisantes pour préciser si la diminution de l'absorption minérale résulte de la diminution de l'efficacité d'absorption ou de la réduction de la surface d'absorption des racines. Zincan *et al* (1974) ne remarque qu'une déficience marginale en N, K, Mg et Ca chez les semis d'épinette et de pin gris lorsque la concentration en O₂ est inférieure à 3 ppm; ces déficiences sont insuffisantes pour induire des carences dans les tissus. Le système de culture utilisé dans notre expérience minimise les effets des carences minérales et l'accumulation des produits phytotoxiques à cause du grand volume des bassins et de la circulation constante de la solution nutritive. Les modifications dans le patron de croissance et la morphologie des semis observées dans cette expérience résultent donc principalement des conditions d'aération du milieu de culture.

La croissance des semis est inhibée par une diminution de la concentration en oxygène dissoute dans la solution nutritive. Chez le pin gris en particulier, le barbotage d'air du traitement aérobie+ n'est pas suffisant pour fournir une quantité suffisante d'oxygène aux racines. En effet, une diminution de la biomasse racinaire les premières semaines des traitements, la formation d'un bourgeon apical suivie de la dormances des semis, l'hypertrophie du collet et le développement de lenticelles hypertrophiées apparaissent même dans ce traitement ce qui indiquent un état de stress chez les semis. Nos résultats sont en contradiction avec certains travaux antérieurs sur la concentration minimale en O₂ nécessaire à la croissance. Ainsi Zincan *et al* (1974) affirment que la croissance et la vitalité des semis d'épinette noire et de pin gris ne sont réduites qu'à partir d'une concentration en O₂ de 2% (27% de saturation). Topa et McLeod (1986a) n'observe pas de diminution de la hauteur et de la biomasse de la tige chez les semis de *Pinus taeda* et *serotina* cultivés en solution déoxygénée, mais uniquement chez *Pinus clausa*, une espèce réputée intolérante à l'inondation. Pour *Pinus halepensis*, l'accroissement en hauteur n'est pas affecté après 43 jours d'inondation du sol; par contre, la biomasse aérienne est réduite, car il y a inhibition de la croissance des aiguilles (Yamamoto *et al* 1987). Nos résultats indiquent plutôt qu'il n'y a pas de seuil de tolérance à un déficit en oxygène au niveau racinaire et qu'un déficit prolongé

en O₂ inhibe la croissance en hauteur et en diamètre de la tige ainsi que la biomasse des racines des jeunes semis d'épinette noire et de pin gris. La réponse à l'inondation du sol dépend en premier lieu de l'espèce, suivant qu'elle est tolérante ou intolérante à l'hypoxie. D'autres facteurs peuvent intervenir comme l'âge du plant et les conditions de l'environnement (température, luminosité, humidité de l'air).

Les racines sont particulièrement sensibles à une déficience en oxygène. Ainsi, la biomasse racinaire diminue durant les premières semaines des traitements, car il y a arrêt de l'allongement des racines et carie des racines déjà en place, notamment celles qui ne sont pas lignifiées. La réaction du système racinaire des semis d'épinette noire âgés de 2-4 ans à des sols saturés en eau a été étudiée par Levan et Riha (1986); les racines les plus profondes n'atteignaient que 100 mm sous la surface du plan d'eau, même après une période maximale de croissance de 30 jours. L'arrêt de la croissance racinaire indique que la respiration anaérobie est insuffisante pour permettre le maintien de l'activité cellulaire. Johnson *et al* (1989) ont montré que, chez des plants de maïs placés en condition de culture anaérobie, la concentration en ATP atteint des valeurs très basse après seulement 24 heures d'anaérobie, et le demeure tant que ces conditions sont maintenues. Parallèlement à cela, l'activité de l'alcool déshydrogénase (ADH) augmente. Par ailleurs, l'étude de l'ultrastructure des racines terminales de la courge exposé pendant 24 heures à un milieu anoxique montre que les mitochondries sont irréversiblement endommagées (Vartapatian 1973).

Après 2 à 3 semaines de traitements, les semis d'épinette noire et de pin gris se sont adaptés aux conditions hypoxyques du milieu de culture en formant des racines adventives sur la portion immergée de l'hypocotyle ou sur les racines déjà en place, en plus de former des lenticelles hypertrophiées au niveau du collet. La formation de lenticelles et de racines adventives est caractéristiques des plantes ligneuses adaptées à l'inondation. Cette adaptation morphologique se rencontre tant chez les feuillus (Tang et Kozlowski 1982a, 1982b; Angeles *et al* 1986) que chez les résineux (Topa et McLeod 1986a, 1986c, 1988; McKevlin *et al* 1987).

L'inhibition de la croissance racinaire lors des premières semaines des traitements entraîne une augmentation spectaculaire du rapport biomasse tige/racine chez l'épinette noire. Par la suite, la reprise de la croissance racinaire diminue grandement ce rapport. Chez le pin gris, au contraire, ce rapport reste pratiquement constant. L'arrêt de la croissance en hauteur occasionné par la dormance a permis de canaliser les ressources en carbone vers la formation d'un nouveau système racinaire formé de racines adventives et d'équilibrer les pertes d'eau par transpiration et les gains par l'absorption de l'eau au niveau des racines.

Il est probable que la dormance des semis de pin gris est directement relié aux stress occasionnés par l'hypoxie. Cette dormance serait un mécanisme d'adaptation permettant la survie du plant. Coutts (1981) a remarqué que des semis d'épinette de sitka en dormance sont plus résistants à l'inondation du sol que ceux en croissance active. L'arrêt de la croissance de la partie épigée permet de conserver un équilibre entre la surface d'évaporation (les aiguilles) et la surfaces d'absorption de l'eau (les racines). Les semis de pin gris ont une importante surface foliaire comparativement à l'épinette noire. Cette espèce est donc défavorisée lorsque l'inondation du sol provoque l'arrêt de la croissance des racines ou la réduit. Il est fort probable que la piètre adaptation des semis de pin gris résulte du stress hydrique causé par une trop forte évaporation par rapport à une trop faible absorption de l'eau, la surface des racines étant trop faible par rapport à la surface du feuillage nécessaire pour combler les besoins hydriques du semis.

Il est démontré que l'inondation du sol stimule la production de l'acide abscissique (ABA) dans les racines (Reid et Bradford 1984) et l'application exogène d'ABA induit la dormance (Kramer et Kozlowski 1979; Walton 1980). Il est donc plausible que le stress produit par l'hypoxie ait stimulé la production d'ABA dans les racines et que son transport vers la tige via le xylème a induit la dormance des semis de pin gris. Il semble donc que les semis d'épinette noire sont plus résistants aux stress, même en période de croissance, et qu'ils peuvent supporter beaucoup mieux un déséquilibre entre les tissus responsables de la transpiration (les aiguilles) et les racines qui combleraient les besoins hydriques des semis.

Le développement de lenticelles et de racines adventives au niveau du collet permet aux semis d'épinette noire et de pin gris de s'adapter aux conditions d'hypoxie en permettant le passage de l'air de l'atmosphère aux racines via les lenticelles qui se développent sur l'hypocotyle. Si ces deux espèces produisent ces structures, l'épinette noire s'adapte beaucoup mieux que le pin gris aux conditions stressantes de par sa capacité plus élevée de produire des racines adventives tout en maintenant une croissance active de la partie épigée. Chez le pin gris, l'arrêt de la croissance de la tige permet de maintenir un équilibre entre les besoins physiologiques de la partie épigée et du système racinaire. Cependant, le développement de racines adventives est souvent trop lent. Le déséquilibre ainsi créé entre l'absorption de l'eau et la transpiration cause l'assèchement des aiguilles et éventuellement la mort du semis.

L'examen des sections microscopiques des racines et de l'hypocotyle chez l'épinette noire et le pin gris montre l'existence d'un continuum entre l'atmosphère externe et les racines lorsque la tension en O₂ au niveau des racines est réduite. Ce continuum se fait via les lenticelles et les espaces intercellulaires. Ceux-ci se développent dans la région péricyclique des racines et dans le cortex ou le phloème non conducteur de l'hypocotyle. Ces changements morphologiques ont aussi été observés chez d'autres plantes ligneuses (Yamamoto *et al* 1987; Topa et McLeod 1986c, 1988; Tang et Kozlowski 1982a, 1982b; Angeles *et al* 1986; McKevlin *et al* 1987). Topa et McLeod (1988) ont montré que ces espaces intercellulaires permettent effectivement la diffusion de l'oxygène dans les racines en utilisant la technique de la teinture à l'indigo-carmin. L'accumulation de fer oxydé dans les racines de semis de pin à encens est aussi un indice que l'oxygène diffuse librement dans les racines par les espaces intercellulaire (McKevlin *et al* 1987).

Ces espaces intercellulaire sont formés suite à la diminution de la tension de O₂ dans les racines. Ils sont créés par la division de cellules parenchymateuses hypertrophiées et turgescentes de forme arrondies. La formation d'aérenchymes de nature schizogène prédomine chez l'épinette noire. Chez le pin gris, la présence de fragments de parois cellulaire indique que la formation des aérenchymes peut être aussi de nature lysogénique. Kawase (1981) a démontré que l'anaérobiose stimule la production de l'éthylène qui à son tour augmente l'activité de la cellulase qui cause la formation d'aérenchymes chez les plants de *Lycopersicum esculentum* et de *Phaseolus vulgaris*. Chez les plantes ligneuses, la formation d'aérenchymes est surtout de nature schizogène (Topa et McLeod 1986c; McKevlin *et al* 1987). La formation d'espaces intercellulaires et d'aérenchymes est limitée au tissu immergé ou juste au dessus de la zone de submergence. En effet, ils sont absents de la tige.

L'éthylène serait l'agent causal de l'hypertrophie du collet et de la formation d'aérenchyme et de lenticelles hypertrophiées. L'éthylène est reconnu pour causer l'hypertrophie des tissus. Ainsi l'application d'Éthrel, un composé qui se dégrade en éthylène, cause l'hypertrophie localisé du tronc de *Pinus radiata* (Barker 1979) et de *Picea abies* (Ingemarsson *et al.* 1991). L'augmentation du diamètre de la tige chez des semis de *Pinus taeda* suite à l'application d'Éthrel est surtout causée par la stimulation de la croissance du phloème, même si

l'accroissement radial du xylème est inhibé (Telewski *et al* 1983). Les travaux de Topa et McLeod (1988) montrent qu'un traitement exogène à l'éthylène de semis de *Pinus resinosa* induit la formation d'aérenchymes dans les racines, de façon similaire aux conditions hypoxique. Nos travaux montrent qu'effectivement l'hypoxie sévère stimule la production d'éthylène dans les racines des semis d'épinette noire et de pin gris et que le potentiel de production d'éthylène est plus élevé chez l'épinette. Chez les deux espèces, ce potentiel est plus élevé dans les racines que dans la tige. Simultanément, la concentration d'ACC est plus élevée dans les racines en condition d'hypoxie. Cependant, les fortes concentrations en MACC retrouvées dans cette expérience impliquent que la voie de la malonylation de l'ACC agit comme un mécanisme de régulation très important de la voie biosynthétique de l'éthylène chez les deux espèces. Ce composé est inactif et s'accumule dans les tissus. De plus, la conjugaison de l'ACC en MACC est essentiellement irréversible (Hoffman *et al* 1983). La conversion de l'ACC en MACC régularise donc la biosynthèse de l'éthylène en soustrayant l'excès d'ACC des semis

Malgré le fait que l'anaérobiose stimule la production d'ACC dans les racines, il n'y a pas d'augmentation simultanée de l'éthylène dans la tige. Chez les plants de tomate, l'inondation du sol induit la production d'ACC dans les racines, lequel est transloqué via le xylème dans la tige où, en présence d'oxygène, il est transformé en éthylène (Bradford et Yang 1980). Yamamoto *et al* (1987) ont démontré qu'il existe une relation entre l'accumulation de l'ACC dans les racines de semis inondés de *Pinus halepensis* et l'augmentation simultanée de la production d'éthylène au niveau de la tige. Cependant, la production d'éthylène diminue graduellement de la base du plant vers le haut, la région immergée ayant le plus haut taux de production. Il existe donc un gradient décroissant vers le haut qui fait que lorsque l'éthylène est mesuré en incubant le semis au complet, la production de cette hormone par les plants inondés est à peine plus élevée que celle produite par les plants témoins (Yamamoto *et al* 1987). D'ailleurs, Tang et Kozlowski (1982a) ont montré que l'augmentation de la production d'éthylène est associée à la présence de lenticelles hypertrophiées au-dessus de la portion immergée de la tige chez *Quercus macrocarpa*. Les données de cette expérience indiquent que l'anaérobiose a stimulé la production d'ACC dans les racines et que la conversion de l'ACC en éthylène en présence d'oxygène se fait juste au-dessus de la zone d'immersion. La présence de lenticelles hypertrophiées et d'aérenchymes est d'ailleurs caractéristique d'une production accrue d'éthylène. L'absence d'augmentation d'éthylène dans la tige est justement causée par la présence même de ces lenticelles puisque l'éthylène peut diffuser hors des tissus via celles-ci.

La concentration plus élevée d'éthylène dans les tiges d'épinette noire et de pin gris en aérobie+ peut aussi s'expliquer en fonction du statut hydrique des semis. L'anaérobiose du sol suite à l'inondation conduit à une réduction rapide de la transpiration, de la conductance des stomates et de la photosynthèse chez de nombreuses espèces de plantes ligneuses (Pezeshki et Chambers 1985; Vu et Yelenoski 1991; Zaerr 1983; Grossnickel 1987). Topa et McLeod (1986a) note une diminution du contenu hydrique des semis de différentes espèces de pin cultivées en anaérobiose. En fait, l'anaérobiose des racines induit un stress hydrique chez les plants. Morgan *et al* (1990) a montré qu'un stress hydrique diminue le taux de production de l'éthylène dans la tige. De plus, Stumpff et Johnson (1987) ont montré que le taux de production chez les semis de *Pinus taeda* augmente légèrement avec le stress initial, mais diminue par la suite simultanément avec la diminution du potentiel hydrique des aiguilles. Ainsi la modulation de la synthèse de l'éthylène par l'ACCase et de l'EFE est influencée par le degré de stress hydrique du plan dans la partie aérienne. Il est donc logique de croire que, dans notre expérience, l'anaérobiose racinaire a provoqué un stress hydrique suite à la diminution de la surface racinaire et à un changement dans la perméabilité des racines. La diminution du potentiel hydrique de la tige a ainsi influencé négativement la synthèse de

l'éthylène, soit au niveau de l'ACCase et de l'EFE. Les semis cultivés en anaérobie auraient donc un potentiel hydrique moins élevé et, conséquemment, une production d'éthylène plus faible.

Le degré d'oxygénation racinaire n'a pas influencé le taux de gauchissement de la tige de l'épinette noire, la fréquence et le degré des défauts étant à peu près égaux dans tous les traitements. Le gauchissement est un défaut de croissance qui se retrouve fréquemment en production de plants en serre lors de la période de croissance exponentielle; les semis du traitement anaérobie- ayant une faible croissance épigée, il est logique que ce traitement montre le plus bas taux de gauchissement. L'anaérobiose racinaire de longue durée provoquée par les traitements anaérobie et anaérobie- correspond à une situation extrême qui est peu probable dans une production serricole. Cependant, les semis d'épinette noire sont beaucoup moins tolérants à l'hypoxie que ce qui était rapporté dans la littérature (Zincan *et al.* 1974). En fait l'hypoxie a surtout une influence négative sur la croissance des racines, la partie épigée étant beaucoup moins affectée. Un mauvais drainage du substrat de culture est plus susceptible d'influencer négativement la croissance des semis d'épinette noire, particulièrement leur système racinaire, que le taux de gauchissement. De plus, l'éthylène ne semble pas jouer un rôle dans le gauchissement puisque ce composé n'est pas transloqué très haut dans la tige lorsque les conditions hypoxiques stimulent la formation d'ACC dans les racines. De plus, les aérénchymes qui pourraient affaiblir la capacité de charge de la tige sont uniquement localisés dans les racines et dans la région du collet.

6.3.5 Conclusions.

La diminution de la concentration en oxygène dans la solution nutritive a inhibé la croissance des parties aérienne et racinaire des semis d'épinette noire et de pin gris cultivés en bassins hypopiques. Contrairement à des travaux publiés antérieurement, la tolérance de l'épinette noire au déficit en oxygène est moins grande que citée puisque la croissance de la biomasse décroît proportionnellement à la diminution de l'oxygène fournit aux racines. Les semis cultivés dans une solution nutritive saturée en oxygène ont aussi montré une réduction de leur biomasse dans le cas du pin gris.

L'anaérobiose racinaire a stimulé la production d'ACC dans les racines chez les deux espèces. L'augmentation de la production d'éthylène qui en résulte a induit la formation de racines adventives, de lenticelles hypertrophiées et d'aérénchymes dans la région pérycclique des racines et dans le cortex de l'hypocotyle au niveau du collet. Les espaces intercellulaires sont de natures schizogène, même si une origine lysogénique n'est pas à écarter dans le cas particulier du pin gris. Les grandes concentrations en MACC retrouvées dans les racines des deux espèces indiquent que la voie de la malonylation de l'ACC joue un rôle important dans la régulation de l'éthylène dans le cas d'un stress occasionné par un déficit en oxygène au niveau racinaire. La formation de lenticelles hypertrophiées et d'espaces intercellulaires qui permettent le libre passage de l'air de l'atmosphère vers et dans les racines est caractéristique d'espèces bien adaptées à l'inondation du sol. Si le pin gris, une espèce décrite comme intolérante à l'inondation, montre une certaine plasticité morphologique au niveau des racines, plasticité qui est visible par la mise en place de tissus ou de structures d'aération racinaire, ces modifications morphologiques sont insuffisantes pour permettre aux semis de s'adapter à long terme aux conditions stressantes d'inondation. Le pin gris ayant une très grande surface foliaire par rapport à la masse racinaire en condition d'hypoxie, une transpiration excessive induit un stress hydrique qui peut aller jusqu'à l'assèchement et la mort du semis.

Le degré d'oxygénation racinaire n'a pas influencé le taux de gauchissement de la tige de l'épinette noire. L'éthylène ne paraît pas jouer de rôle direct dans le gauchissement, du moins dans le contexte d'une diminution de l'oxygénation racinaire. En effet, l'ACC produit dans les racines n'est pas transloqué dans la tige mais est plutôt transformé en éthylène dans la zone du collet, endroit où il diffuse à l'extérieur du plant *via* les lenticelles hypertrophiées. Si une irrigation excessive associée à un mauvais drainage du substrat n'influence pas le gauchissement, du moins directement, ces conditions influenceront négativement la croissance des semis d'épinette noire.

7. BIBLIOGRAPHIE.

- Ahlgren, C. E., and Hansen, H. L.. 1957. Some effects of temporary flooding on coniferous trees. *J. For.* 55: 647-650.
- Angeles, G., Evert, R. F., and Kozlowski, T. T. 1986. Development of lenticels and adventitious roots in flooded *Ulmus americana* seedlings. *Can. J. For. Res.* 16: 585-590.
- Baïlon, J.P., Dorlot, J.M., Haenny, L., Masounave, J. et Rigaud, M. 1980. Les propriétés mécaniques. *Dans Des matériaux. Éditeur Palissy. École polytechnique de Montréal, Montréal.* p. 207-255.
- Barker, J.E. 1979. Growth and wood properties of *Pinus radiata* in relation to applied ethylene. *N. Z. J. For. Sci.* 9: 15-19.
- Bissonnette, J. 1987. Influence des combinaisons d'arrosage sur le gauchissement de la tige de l'épinette noire *Picea mariana*. Rapport d'initiation à la recherche, Module de Biologie, UQAC. 21 p.
- Bradford, K. J., and Yang, S. F. 1980. Xylem transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor, in waterlogged tomato plants. *Plant Physiol.* 65: 322-326.
- Coutts, M.P. 1981. Effects of waterlogging on water relations of actively-growing and dormant sitka spruce seedlings. *Ann. Bot.* 47: 747-753.
- Drew, M.C. 1990. Sensing soil oxygen. *Plant, Cell and Env.* 13: 681-693.
- Epstein, E. 1972. *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives.* John Wiley and Sons Inc., New York. 412 p.
- Feder, F., and O'Brien, T. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. *Am. J. Bot.* 55: 123-142.
- Firm, R.D. 1986. Phototropism. *In Photomorphogenesis in plants. Editors R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg. Martinus Nijhoff Publ., Boston.* p. 369-389.
- Firm, R.D., and Digby, J. 1980. The establishment of tropic curvatures in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31: 131-148.
- Fitter, A.H., and Hay, R.K.M. 1987. *Environmental Physiology of Plants.* 2nd Edition. Academic Press, New-York. 423 p.
- Gonzalez, A., et D'Aoust, A.L. 1990. Le régime hydrique et la nature des substrat dans la culture des semis en conteneurs. *Dans Compte rendu du 3e atelier québécois sur la culture des plants forestiers en récipients, Chicoutimi, 9 et 10 novembre 1988. Éditeur Gouvernement du Québec, Ministère de l'Énergie et des Ressources, Direction de la Recherche et du Développement.* p. 133-152.
- Grossnickle, S.C. 1987. Influence of flooding and soil temperature on the water relations and morphological development of cold-stored black spruce and white spruce seedlings. *Can. J. For. Res.* 17: 821-828.

- Hejnowicz, Z. 1967. Some observations on the mechanism of orientation movement on the woody stems. *Amer. J. Bot.* 54: 684-689.
- Hoffman, N.E., Liu, Y., and Yang, S.F. 1983. Change in 1-(malonylamino)cyclopropane-1-carboxylic acid content in wilted wheat leaves in relation to their ethylene production rates and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid content. *Planta* 157: 518-523.
- Hosie, R.C. 1987. *Arbres Indigènes du Canada*. Fides, Montréal. 389 p.
- Ingemarsson, B.S.M., Eklund, L., and Eliansson, L. 1991. Ethylene effects on cambial activity and cell wall formation in hypocotyls of *Picea abies* seedlings. *Physiol. Plant.* 82: 219-224.
- Jackson, M.B. 1985. Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36: 145-174.
- Johnson, J., Cobb, B. G., and Drew, M. C. 1989. Hypoxic induction of anoxia tolerance in root tips of *Zea mays*. *Plant Physiol.* 91: 837-841.
- Kawase, M. 1979. Role of cellulase in aerenchyma development in sunflower. *Amer. J. Bot.* 66: 183-190.
- Kawase, M. 1981. Effect of ethylene on aerenchyma development. *Amer. J. Bot.* 68: 651-658.
- Kawase, M., and Whitmoyer, R.E. 1980. Aerenchyma development in waterlogged plants. *Amer. J. Bot.* 67: 18-22.
- King, D. A. 1986. Tree form, height growth, and susceptibility to wind damage in *Acer saccharum*. *Ecology* 67: 980-990.
- Kozlowski, T. T. 1984. Responses of woody plants to flooding. *In Flooding and plant growth*. Editor T.T. Kozlowski. Academic Press, New York. p. 129-163.
- Kozlowski, T. T., and Pallardy, S. G. 1984. Effect of flooding on water, carbohydrate and mineral relations. *In Flooding and plant growth*. Editor T. T. Kozlowski. Academic Press, New York. p. 165-193.
- Kramer, P.J., and Kozlowski, T.T. 1979. *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, New York. 811 p.
- Langlois, C.G., et Carrier, C. 1985. La culture en récipient - croissance, conditions culturales et fertilisation. *Dans Compte rendu du 2e Atelier de travail sur la Culture en Récipients*, Sainte-Foy, Québec, 29 et 30 novembre 1984. Éditeur Service canadien des Forêts, Centre de recherche forestière des Laurentides, Sainte-Foy, Québec. p. 36-64.
- Levan, M. A., and Riha, S. J. 1986. Response of root systems of northern conifer transplants to flooding. *Can. J. For. Res.* 16: 42-46.

- Levitt, J. 1980. Exces Water or Flooding Stress. *In Responses of Plants to Environmental Stresses*, 2nd Edition. Volume II: Water, Radiation, salt, and other stresses. *Editor J. Levitt*. Academic Press, New-York. p. 213-280.
- Lizada, M.C.C., and Yang, S.F. 1979. A simple method for 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Anal. Biochem.* 100: 140-145.
- Lord, D. 1989. Compréhension et recherche de solutions au problème de gauchissement de la tige de l'épinette noire: premier rapport d'étape. Rapport final soumis au programme Recherche et Développement coopératif du Conseil de Recherches en Sciences naturelles et en Génie, Projet CRD-8631, mars 1989. 48 p.
- Lord, D. 1990. Compréhension et recherche de solutions au problème de gauchissement de la tige de l'épinette noire: premier rapport d'étape. Rapport d'étape soumis au programme Recherche et Développement coopératif du Conseil de Recherches en Sciences naturelles et en Génie, Projet RDC-661-067/86, avril 1990. 12 p.
- Lord, D., Allaire, J., et Gagnon, D. 1990a. Caractérisation physique du gauchissement de la tige de l'épinette noire en fonction de l'intensité lumineuse et de la fertilisation azotée. *Ann. ACFAS*, 58: 313.
- Lord, D., Allaire, J., et Gagnon, D. 1990b. Effets du niveau de dessèchement du substrat avant le réarrosage sur le gauchissement et la croissance des semis d'épinettes noires produits en récipients. Rapport préliminaire d'un projet conjoint UQAC-Coopérative forestière de Girardville-Coopérative forestière de Ferland-Boilleau, Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi. 9 p.
- Lord, D., Allaire, J., Brousseau, H., Gagnon, D., Morissette, S., et Walsh, D.. 1990c. Le point sur le gauchissement. *Dans* Compte rendu du 3e atelier québécois sur la culture des plants forestiers en récipients, Chicoutimi, 9 et 10 novembre 1988. *Éditeur* Gouvernement du Québec, Ministère de l'Énergie et des Ressources, Direction de la Recherche et du Développement. p. 93-113.
- Lord, D., et Morissette, S. 1990. Utilisation de régulateurs de croissance pour obtenir des plants forestiers mieux équilibrés. Rapport d'étape soumis au CNRC, programme PARI-L, au fonds FAITA du BITA, et à la Coopérative forestière de Laterrière-St-Honoré. Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi. 19 p.
- Lundegårdh, H.G. 1966. The movement of plants: Geotropism. *Dans* Plant physiology. *Éditeur* F. M. Irvine. W.O. James, New York. p. 431-444.
- Mansour, R., Latché, A., Vaillant, V., Pech, J.-C., and Reid, M.S. 1986. Metabolism of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid in ripening apple fruits. *Physiol. Plant.* 66: 495-502.
- Margolis, H.A., and Lord, D. 1990. Spiralisation of the stem of containerized black spruce seedlings. *In* Proc. of the Northeastern State, Federal and Provincial Nurserymen's Conference, Montréal, 23 au 25 juillet 1990. *Éditeur* Gouvernement du Québec, Ministère de l'Énergie et des Ressources (Forêt). p. 107-118.

- McKevlin, M.R., Hook, D.D., McKee, W.H. Jr., Wallace, S.U., and Woodruff, J.R. 1987. Loblolly pine seedlings root anatomy and iron accumulation as affected by soil waterlogging. *Can. J. For. Res.* 17: 1257-1264.
- Meriam, J.L. 1975. Force systems. *In* Statics, 2nd edition SI-version. John Wiley & Sons Inc., New York. p. 15-56.
- Morgan, P.W., He, C.-J., De Greef, J. A., and De Proft, M.P. 1990. Does water deficit stress promote ethylene synthesis by intact plants? *Plant Physiol.* 94: 1616-1624.
- Niklas, K.J. 1989. Mechanical behavior of plant tissues as inferred from the theory of pressurized cellular solids. *Amer. J. Bot.* 76: 929-937.
- Niklas, K.J., and O'Rourke, T.D. 1987. Flexural rigidity of chive and its response to water potential. *Amer. J. Bot.* 74: 1033-1044.
- Parent, J.F. 1991. Contrôle, par l'ajout de régulateurs, de la croissance en hauteur et en diamètre et de la mise en dormance de plants forestiers (*Picea mariana*) cultivés en récipients sous tunnels. Rapport final du Projet R-83217, Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec. Université du Québec à Rimouski.
- Pezeshki, S. R. , and Chambers, J.L. 1985. Stomatal and photosynthetic response of sweet gum (*Liquidambar styraciflua*) to flooding. *Can. J. For. Res.* 15: 371-375.
- Pezeshki, S. R. , and Sundstrom, F. J. 1988. Effect of soil anaerobiosis on photosynthesis of *Capsicum annuum* L. *Scientia Hort.* 35: 27-35.
- Reid, D.M., and Bradford, K.J. 1984. Effects of flooding on hormone relations. *In* Flooding and Plant Growth. *Editor* T.T. Kozlowski. Academic. Press, New York.. p. 195-219.
- Ross, S.D., Pharis, R.P., and Binder, W.D. 1983. Growth regulators and conifers: their physiology and potential uses in forestry. *In* Plant Growth Regulating Chemicals Vol. II. *Editor* L.G. Nickell. CRC Press, Boca Raton, Florida. p. 35-78.
- Spikman, G. 1987. Ethylene production, ACC and MACC content of freesia buds and florets. *Scientia Hort.* 33: 291-297.
- Stumpff, N.J., and Johnson, J.D. 1987. Ethylene production by loblolly pine seedlings associated with water stress. *Physiol. Plant* 69: 167-172.
- Tang, Z.C., and Kozlowski, T.T. 1982a. Some physiological and morphological responses of *Quercus macrocarpa* seedlings to flooding. *Can. J. For. Res.* 12: 196-202.
- Tang, Z.C., and Kozlowski, T.T. 1982b. Physiological, morphological, and growth responses of *Platanus occidentalis* seedlings to flooding. *Plant and Soil* 66: 243-255.
- Tang, Z.C., and Kozlowski, T.T. 1983. Responses of *Pinus banksiana* and *Pinus resinosa* seedlings to flooding. *Can. J. For. Res.* 13: 633-639.
- Tang, Z.C., and Kozlowski, T.T. 1984. Ethylene production and morphological adaptation of woody plants to flooding. *Can. J. Bot.* 62: 1659-1664.

- Telewski, F.W., Wakefield, A.H., and Jaffe, M.J. 1983. Computer-assisted image analysis of tissues of Ethrel-treated *Pinus taeda* seedlings. *Plant Physiol.* 72: 177-181.
- Topa, M. A., and McLeod, K. W. 1986a. Responses of *Pinus clausa*, *Pinus serotina* and *Pinus taeda* seedlings to anaerobic solution culture. I. Changes in growth and root morphology. *Physiol. Plant.* 68: 523-531.
- Topa, M. A., and McLeod, K. W. 1986b. Responses of *Pinus clausa*, *Pinus serotina* and *Pinus taeda* seedlings to anaerobic solution culture. II. Changes in tissue nutrient concentration and net acquisition. *Physiol. Plant.* 68: 532-539.
- Topa, M. A., and McLeod, K. W. 1986c. Aerenchyma and lenticel formation in pine seedlings: a possible avoidance mechanism to anaerobic growth conditions. *Physiol. Plant.* 68: 540-550.
- Topa, M. A., and McLeod, K. W. 1988. Promotion of aerenchyma formation in *Pinus serotina* seedlings by ethylene. *Can. J. For. Res.* 18: 276-280.
- Vartapatian, B. B. 1970. Aeration of roots in relation to molecular oxygen transport in plants. *Proc. Uppsala Symp. (Ecology and conservation 5)*. 259-265.
- Voesenek, L. A. C. J., Harren, F. J. M., Bogemann, G. M., Blom, C. W. P. M., and Reuss, J. 1990. Ethylene production and petiole growth in *Rumex* plants induced by soil waterlogging. *Plant Physiol.* 94: 1071-1077.
- Vu, J.C., and Yelenoski, G. 1991. Photosynthetic responses of citrus trees to soil flooding. *Physiol. Plant.* 81: 7-14.
- Walsh, D., et Lord, D. 1990. Influence de l'éthylène sur le gauchissement de la tige et la croissance de semis d'épinette noire cultivés en récipients. *Ann. ACFAS*, 58: 316.
- Walton, D.C. 1980. Biochemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31: 453-489.
- Weston, G.D., Carlson, L.W., and Wambold, E.C. 1980. The effect of growth retardants and inhibitors on container-growth *Pinus contorta* and *Picea glauca*. *Can. J. For. Res.* 10: 510-516.
- Yamamoto, F., Kozlowski, T.T., and Wolter, K.E. 1987. Effect of flooding on growth, stem anatomy, and ethylene production of *Pinus halepensis* seedlings. *Can. J. For. Res.* 17: 69-79.
- Yang, S.F., and Hoffman, N.E. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: 155-189.
- Zaerr, J.B. 1983. Short-term flooding and net photosynthesis in seedlings of three conifers. *Forest Sci.* 29: 71-78.
- Zincan, C.G., Jeglum, J.K., and Harvey, D.E. 1974. Oxygen in water culture influences growth and nutrient uptake of jack pine, black spruce and white spruce seedlings. *Can. J. Plant Sci.* 54: 553-558.