

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

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

par
Annie Deslauriers

Mise en place du cerne de croissance chez le sapin baumier
(*Abies balsamea* (L.) Mill.) et relation avec le climat local

Le 9 mars, 1999



Mise en garde/Advice

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

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

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

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

REMERCIEMENTS

Comme toute oeuvre n'est jamais réalisée sans aide, de nombreuses personnes et organismes sont à remercier. La première personne à remercier est mon directeur de thèse, Hubert Morin, qui m'a aidée et conseillée tout au long de la réalisation de ce projet de maîtrise. En matière de « terrain », de nombreuses personnes sont à remercier pour tous les efforts fournis au lac Libéral lors des visites semestrielles et lors de l'installations des stations météorologiques. Je tiens donc à souligner les efforts de Christine Simard, Germain Savard, Guillaume Dallaire, Justin Proulx et Pierre-Yves Plourde. De nombreuses personnes m'ont aussi judicieusement conseillée lors du traitement de mes données. Je voudrais donc remercier Jacques Fillion et Claude Gagné pour l'aide avec la programmation sur SAS. Je voudrais aussi souligner l'aide apportée par le Centre d'étude Nordique de l'Université Laval, plus particulièrement M. Luc Cournoyer et M. Yves Begin pour leur aide en matière d'analyses cellulaires. Finalement, je remercie le Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale et la fondation Gaston Tremblay de l'UQAC pour le support financier apporté durant ces deux années et demie d'étude.

RÉSUMÉ

La formation des cernes de croissance du sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) a été étudiée à l'aide d'analyses anatomiques. Cette approche suppose que les variations anatomiques peuvent être reliées à certaines conditions climatiques. Cette étude consiste à décrire la mise en place du cerne de croissance et à déterminer les facteurs climatiques qui l'influencent.

Pour ce faire, 20 sapins baumiers dominants ont été sélectionnés, dans deux sites d'étude situés en forêt boréale au nord du lac St-Jean (49°58' N ; 72°30' O). Des micro-carottes de bois (1mm de diamètre par 2 cm de long) ont été extraites au dhp (1,3m) des troncs de sapin à toutes les deux semaines durant la saison de croissance de 1997. Les carottes, colorées à la safranine, ont été fixées dans de la paraffine pour en faire des sections de 15 μ m à l'aide d'un microtome. Le logiciel Mac Cell™ a été utilisé pour la saisie des images cellulaires. Un programme d'analyse d'images a été utilisé pour calculer les paramètres cellulaires suivants : surface et diamètre du lumen, largeur des parois cellulaires, densité et largeur totale de la cellule. Les données climatiques, dont la température de l'air et du sol, les précipitations et la quantité d'eau dans le sol ont été mesurées et enregistrées à l'aide de stations météorologiques situées dans les sites d'étude.

La saison de croissance a été analysée en deux parties, soit la formation du bois initial et celle du bois final. Les analyses cellulaires ont permis de démontrer que la formation du bois initial s'étend sur une période d'à peine un mois soit, de la fin juin à la fin juillet. C'est au cours de cette période que la majorité du cerne de croissance est formé, soit environ 70 %. La période de formation du bois final s'étend de la fin juillet à septembre. La date de la transition entre le bois initial et le bois final est difficile à évaluer, car la lignification complète des trachéides de bois final peut-être décalée de deux semaines et plus par rapport à la division et l'élongation cellulaire. La cessation des divisions cellulaires et de l'augmentation de la largeur du cerne a lieu à la fin du mois d'août. Cependant, la comparaison des profils de densité du bois final entre le début septembre et le début octobre a permis de démontrer que la lignification se poursuit durant le mois de septembre.

Les résultats indiquent que les précipitations et la quantité d'eau dans le sol n'influencent pas l'ajout de cellules, le diamètre radial des cellules et la largeur des parois cellulaires. Les relations entre ces différents paramètres n'étaient pas toujours cohérentes entre les deux sites d'étude. Les précipitations n'influencent pas directement la formation du bois, spécialement lorsqu'elles sont abondantes et régulièrement distribuées tout au long de la saison de croissance. Les variations de la température de l'air semblent influencer la formation des cellules et leur diamètre. Au plan de la relation entre la croissance et les températures de l'air,

les résultats sont cohérents dans les deux sites. Plusieurs facteurs, dont l'intervalle d'échantillonnage de 14 jours, le manque de données météorologiques en début de saison de croissance et la difficulté de comparer les données cellulaires et climatiques limitent en parties les différents résultats obtenus.

Les analyses cellulaires sont un bon moyen pour comprendre la formation du cerne de croissance. Cependant, au plan des relations climat-croissance, quelques améliorations seront nécessaires afin d'obtenir de bonnes corrélations. D'autres facteurs climatiques, dont la photopériode et la couverture de neige au sol, devront aussi être pris en compte lors d'études subséquentes.

TABLE DES MATIÈRES

1. INTRODUCTION	2
1.1. Étude des relations climat-croissance	2
1.2. Les analyses anatomiques de la formation du cerne	4
1.2.1. La formation du cerne de croissance	5
1.2.2. Une meilleure approche pour l'analyse des relations climat-croissance ?	6
1.3. Objectifs et hypothèse	7
2. MÉTHODOLOGIE	9
2.1. Description des sites d'étude	9
2.2. Mesure de la croissance du cerne	11
2.2.1. Récolte des échantillons de cerne de croissance	11
2.2.2. Analyse des échantillons de bois	13
2.2.3. Traitement des données anatomiques	16
2.2.3.1. <i>Standardisation des mesures</i>	16
2.2.3.2. <i>Dénombrement des cellules de bois initial et de bois final</i>	18
2.2.3.3. <i>Analyses statistiques</i>	19
2.3. Mesure des paramètres météorologiques	20
2.3.1. Description des appareils	20
2.3.2. Autres données météorologiques	21
2.4. Relation climat croissance	22
2.4.1. Calcul des données cellulaires	22
2.4.2. Calcul des données météorologiques	23
2.4.3. Analyses statistiques	23
3. RÉSULTATS	26
3.1. Description de la croissance	26
3.1.1. Évolution du nombre de cellules et de la largeur du cerne	26
3.1.2. Formation du bois initial et du bois final	30
3.1.3. Conditions climatiques durant la saison de croissance	36
3.1.4. Lignification des parois secondaires des cellules du bois final	37
3.2. Relation climat-croissance	43
3.2.1. Relation entre la croissance, les précipitations et la quantité d'eau dans le sol	43
3.2.2. Relation entre la croissance et la température du sol	46
3.2.3. Relation entre la croissance et la température de l'air	47

4. DISCUSSION	51
4.1. Le déroulement de la saison de croissance	51
4.1.1. Longueur de la saison de croissance	51
4.1.2. Formation du bois initial	54
4.1.3. Formation du bois final	55
4.2. Relation climat-croissance	57
4.2.1. Difficultés rencontrées lors des analyses climat-croissance	57
4.2.2. Hypothèses se rapportant aux relations climat-croissance	59
5. CONCLUSION	63
6. RÉFÉRENCES	66

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Localisation des sites d'étude Libéral-23 et Libéral-24. 10
- Figure 2.** Micro-échantillons de bois (a) qui ont été récoltés à l'aide des seringues de type 22.210 (b) et DBMNI-1601 (c). 12
- Figure 3.** Image d'un plan transversale ligneux représentant les files radiales de cellules et les contrastes de gris entre les parois cellulaires et le lumen. 15
- Figure 4.** Exemple du procédé de standardisation des files radiales selon la méthode de Vaganov (1990). 17
- Figure 5.** Évolution du nombre de cellules au cours de la saison de croissance 1997 pour les sites Libéral-23 et Libéral-24. 28
- Figure 6.** Évolution de la largeur du cerne au cours de la saison de croissance 1997 pour les sites Libéral-23 et Libéral-24. 29
- Figure 7.** Évolution du bois initial et du bois final en fonction du nombre standardisé de cellules et de la largeur standardisée du cerne (mm) pour les sites Libéral-23 et Libéral-24. 31
- Figure 8.** Évolution journalière de la température minimum (A), maximum (B), moyenne (C) (°C) et des précipitations (D) de la mi-juin au début de septembre au site Libéral-23. Évolution de la largeur des cellules (μm) et de le rapport paroi/lumen du cerne en fonction du nombre standardisé de cellules (E). 33
- Figure 9.** Évolution journalière de la température minimum (A), maximum (B), moyenne (C) (°C) et des précipitations (D) de la mi-juin au début de septembre au site Libéral-24. Évolution de la largeur des cellules (μm) et du rapport paroi/lumen du cerne en fonction du nombre de cellules standardisé (E). 34
- Figure 10.** Proportion de bois initial et de bois final en fonction du nombre standardisé de cellules et de la largeur standardisé du cerne (mm) aux sites Libéral-23 (A et C) et Libéral-24 (B et D). 35
- Figure 11.** Évolution du diamètre du lumen (μm), de la simple paroi moyenne (μm) et du rapport paroi /lumen en fonction du nombre standardisé de cellules au site Libéral-23. 38

Figure 12. Évolution du diamètre du lumen (μm), de la simple paroi moyenne (μm) et du rapport paroi/lumen en fonction du nombre standardisé de cellules, site Libéral-24. 42

Figure 13. Corrélation (Pearson, $P=0,05$) entre la croissance moyenne du nombre de cellules Cell (A,D et G), du diamètre des cellules DC (B,E et H), de la largeur de la paroi moyenne PM (C, F et I), et les quantités de pluie totale (mm) aux sites L-23 et L-24 et la température du sol ($^{\circ}\text{C}$) au site L-24. 44

Figure 14. Corrélation (Pearson, $P=0,05$) entre la croissance moyenne par période du nombre de cellules Cell (A,D et G), du diamètre des cellules DC (B,E et H), de largeur de la simple paroi moyenne PM (C,F et I) et les températures de l'air ($^{\circ}\text{C}$) au site Libéral-23. 48

Figure 15. Corrélation (Pearson, $P=0,05$) entre la croissance moyenne par période du nombre de cellules Cell (A,D et G), du diamètre des cellules DC (B,E et H), de largeur de la simple paroi moyenne PM (C,F et I) et les températures de l'air ($^{\circ}\text{C}$) au site Libéral-24. 49

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 1.** Description des sondes météorologiques, de leurs emplacements dans le site, de la fréquence de prise des données et de la fréquence et du type d'enregistrement des données au site Libéral-23 et Libéral-24. 21
- Tableau 2.** Période de calcul des moyennes météorologiques et provenance des données pour chacune des périodes. 24
- Tableau 3.** Résultat des analyses de variance à un facteur (ANOVA, $P=0,05$) entre les différentes dates d'échantillonnage pour les sites Libéral-23 et Libéral-24 au niveau du nombre de cellules et de la largeur du cerne de croissance. 27
- Tableau 4.** Comparaison de la croissance moyenne par période d'échantillonnage et des variables climatiques pour les sites Libéral-23 et Libéral-24. Les paramètres de croissance sont le nombre moyen de cellules (Cell), le diamètre moyen standardisé (DC, μm) et la largeur moyenne de la paroi (PM, μm). Les variables climatiques sont la température moyenne (T_{moy} , $^{\circ}\text{C}$), la température minimale moyenne (T_{min} , $^{\circ}\text{C}$), la température maximale moyenne (T_{max} , $^{\circ}\text{C}$), la quantité de pluie totale, la température du sol ($^{\circ}\text{C}$) et la quantité d'eau (%) à l'interface humus- sol minéral. 45

LISTE DES ÉQUATIONS

Équation 1. Calcul des cellules de bois final.	18
Équation 2. Calcul des proportions de bois initial et de bois final.	18

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

1. Introduction

1.1. Étude des relations climat-croissance

La croissance radiale du sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), comme pour les autres espèces ligneuses en général, est contrôlée par de multiples facteurs physiologiques, édaphiques et climatiques. Afin d'étudier les relations entre le climat et la croissance, l'approche dendroclimatologique est habituellement utilisée. Cette dernière consiste, dans la plupart des cas, à comparer les registres météorologiques mensuels avec la largeur des cernes de croissance ou la densité et à établir les relations statistiques entre les deux (Fritts, 1976).

Quelques études dendroclimatologiques, ont été réalisées jusqu'à ce jour à la latitude de la forêt boréale au Québec (Archambault et Bergeron, 1992 ; Schweingruber et al, 1993). Premièrement, dans une étude réalisée de l'Alaska au Labrador, Schweingruber et al, (1993) a trouvé que la densité maximum des cernes de croissance était corrélée avec la température pour la région du Québec-Labrador. Les autres paramètres du cerne comme la largeur du cerne de croissance, la largeur du bois initial et du bois final, la densité minimum et moyenne étaient faiblement ou pas corrélés avec la température. Par ailleurs, une autre étude dendroclimatologique réalisée avec le cèdre blanc (*Thuja occidentalis* L.), a démontré des relations de cause à effet entre la chronologie de croissance

du cèdre et certaines variables climatiques (Archambault et Bergeron, 1992). En effet, les précipitations et les températures froides au mois de juin montraient une corrélation positive avec la croissance radiale des cèdres en Abitibi.

Suite à ces études dendroclimatologiques, la température et les précipitations auraient un rôle important à jouer au niveau du contrôle de la croissance des conifères en forêt boréale. Malheureusement, aucune de ces études ne concerne l'espèce étudiée soit le sapin baumier. Des essais ont pourtant été effectués sur le sapin baumier, l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.), et le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) provenant du nord du lac St-Jean (Cornélia Krause, communication personnelle). Par contre, ces essais ont été infutueux. En effet, ces différentes espèces, qui ont pourtant des similitudes entre leur chronologie de croissance, ont donné des signaux climatiques contradictoires et quelques fois difficilement explicable (C. Krause, communication personnelle). Dans le cas présent, plusieurs raisons peuvent expliquer l'absence de résultats concluants.

La première difficulté rencontrée provient des registres météorologiques. Ceux-ci étaient trop courts et comportaient des lacunes dans les séries de données (mois, années). Ensuite, la présence d'anciennes épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) a été constatée dans ce secteur (Morin et Laprise, 1990 ; Morin, 1994). Ces dernières ont ralenti ou supprimé la croissance radiale des sapins baumiers et des épinettes noires infestés sur

plusieurs années (Krause et Morin, 1995ab) et ce, indépendamment des conditions climatiques en cours. Les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette peuvent donc introduire un biais important dans les analyses dendroclimatologiques.

Dans le but de contourner les difficultés déjà rencontrées, une autre méthode d'analyse a été choisie afin d'étudier la croissance du sapin baumier en forêt boréale ainsi que les relations climat-croissance. L'étude saisonnière de la formation du cerne de croissance à partir d'analyses anatomiques est la méthode qui a été retenue dans le cadre de cette étude.

1.2. Les analyses anatomiques de la formation du cerne

Cette méthode consiste à échantillonner le cerne de croissance à plusieurs reprises durant son développement. Elle suppose que la structure interne du cerne de croissance, particulièrement le nombre de cellules, le diamètre du lumen, la largeur des cellules et des parois cellulaires, reflètent en partie les conditions environnementales.

1.2.1. La formation du cerne de croissance

Une meilleure compréhension de la relation climat-croissance ne peut se faire sans d'abord connaître la dynamique de la formation du cerne de croissance. La formation du bois (xylème) est caractérisée par trois différentes phases (Creber et Chaloner, 1984) c'est-à-dire la division cellulaire, l'élongation et la maturation des parois cellulaires.

Premièrement, le xylème est le résultat de nombreuses divisions cellulaires à partir du cambium vasculaire. Le nombre de divisions effectuées durant une période de temps donnée fournit un très bon indice du degré d'activité cambiale (Mahmood, 1971 ; Wodzicki, 1971). Ensuite, la largeur des cellules est le résultat de l'expansion radiale des trachéides. L'expansion d'une trachéide se produit par le biais de pressions à l'intérieur de la cellule, étirant la paroi primaire (Fritts, 1976) qui représente seulement 7 à 8 % du volume total des parois (Antonova et Stasova, 1990). Par la suite, la maturation ou lignification des trachéides se définit comme étant le processus de formation des parois secondaires. La croissance radiale du xylème est donc le résultat des divisions et de l'expansion des trachéides. Ce sont ces deux processus qui vont déterminer la largeur du cerne de croissance à la fin de chaque saison. La maturation des parois secondaires détermine par ailleurs l'accumulation de biomasse dans les parois cellulaires et la densité (Antonova et Stasova, 1990).

Les phases de formation du xylème sont des événements cellulaires indépendantes l'une de l'autre et le processus de formation est continu (Creber et Chaloner, 1984 ; Antonova et *al*, 1995). Ces phases sont d'une grande importance car les caractéristiques du bois sont influencées par le temps de passage d'une phase à l'autre (Creber et Chaloner, 1990 ; Whitmore et Zahner, 1966). L'activité cambiale et le développement du xylème sont influencés par plusieurs facteurs à la fois internes et externes. Les régulateurs de croissance, la fixation du dioxyde de carbone et la synthèse d'hydrates de carbone, l'absorption de minéraux ne sont que quelques-uns des processus internes qui contrôlent la croissance (Salisbury et Ross, 1992).

1.2.2. Une meilleure approche pour l'analyse des relations climat-croissance ?

Les analyses anatomiques permettent une étude à l'échelle de la cellule, comparativement à la dendroclimatologie qui utilise le cerne de croissance en entier. Une analyse cellulaire du cerne permet alors de visualiser les variations anatomiques qui sont reliées à certaines conditions climatiques. La plupart des autres recherches de types dendroclimatologiques qui décrivent les effets de l'environnement sur la croissance ne considèrent que la largeur totale ou la densité du cerne de croissance. Cette méthode a pour effet de combiner deux processus (division et expansion radiale) en les examinant comme un seul. Dans

de tels cas, l'influence du climat sur la dynamique de formation du cerne peut être moins apparente et moins précise que dans le cas des analyses anatomiques.

Les analyses anatomiques ont été utile dernièrement pour décrire en détail la durée de formation du cerne de croissance dans les Pyrénées espagnoles (Camarero et al, 1998 ;). Aussi, des corrélations climat-croissance très précises ont été établies avec le mélèze de Sibérie dans la région boréale du lac Baïkal en Russie (Antonova et al, 1995 ; Antonova et Stasova, 1993,1997). En ce qui concerne le sapin baumier, les travaux de Sundberg et al (1987) sur le contrôle de l'activité cambiale a permis de déterminer la durée de la saison de croissance dans une région du Nouveau-Brunswick (Canada). Par contre, la durée et la dynamique annuelle de croissance reste encore à déterminer chez le sapin baumier pour la forêt boréale du nord de la province du Québec.

1.3. Objectifs et hypothèse

Cette étude consiste (1) à caractériser précisément la dynamique et la durée de la formation du cerne durant une saison de croissance et (2) de la comparer aux données climatiques afin de déterminer les effets du climat sur la croissance. L'hypothèse posée est donc qu'une analyse détaillée de la formation radiale du cerne de croissance permettra de déterminer les variables climatiques qui l'influence.

CHAPITRE 2

MATÉRIEL ET MÉTHODES

2. Méthodologie

2.1. Description des sites d'étude

La présente étude a été réalisée dans la région du lac Libéral située au nord du lac Saint-Jean, dans le secteur de la rivière Mistassini (figure 1). Cette région de la forêt boréale est principalement occupée par des pessières noires. Des sapinières, qui n'ont pas encore été modifiées par l'exploitation forestière, sont aussi présentes. Ces sapinières sont particulièrement intéressante car elles sont situées à leur limite nord de distribution. Elles sont donc plus particulièrement sensibles aux variations environnementales. Deux de ces sapinières, différemment affectées par la dernière épidémie de tordeuse, donc présentant des caractéristiques écologiques et édaphiques différentes ont été retenues dans le cadre de l'étude.

Le premier peuplement (site de 400 m² nommé Libéral-24, 49° 58' 56"N , 72° 30' 28"O) est composé d'une sapinière qui a été fortement affectée par la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette à la fin des années 1970 (Morin et Laprise, 1990 ; Morin, 1994). Elle est caractérisée par de nombreuses ouvertures et une forte régénération en sapin. Les arbres étudiés dans ce peuplement sont ceux qui ont survécu à cette épidémie. Ces derniers se sont installés entre 1875 et 1900 et ils ont subi une reprise de croissance vers les années 1900 après une première épidémie (Morin, 1994). Un total de 10 sapins

ont été sélectionnés, selon leur hauteur dominante, dans le site Libéral-24 pour fin d'analyse de la formation du cerne de croissance. Les arbres sélectionnés ont une hauteur moyenne de $20,82 \pm 2,81$ m et un dhp moyen de $26,4 \pm 6,23$ cm.

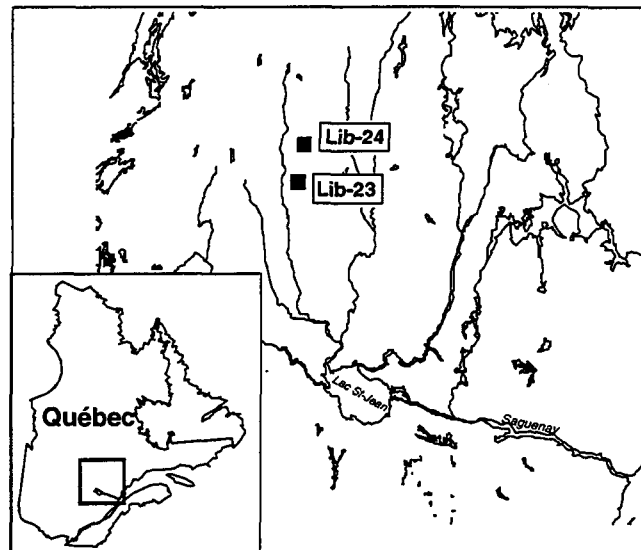


Figure 1. Localisation des sites d'étude Libéral-23 et Libéral-24.

La seconde sapinière (site de 400 m² nommé Libéral-23 ; 49° 46' 03"N , 72° 34' 19"O) est de forte densité et elle est constituée presque exclusivement d'arbres matures. Les arbres du site Libéral-23 se sont installés entre les années 1815 et 1875 (Morin 1994). Tout comme les arbres du site précédent, ils ont enregistré une reprise de croissance vers les années 1900. Cette sapinière a été beaucoup moins affectée par la dernière épidémie de tordeuse que la précédente. Un total de 10 sapins dominants ont été sélectionnés pour fin d'analyse de la formation du

cerne de croissance. Les arbres sélectionnés ont une hauteur moyenne de 20,41 \pm 2,8 m et un dhp moyen de 26,8 \pm 6,2 cm.

Dans les deux sites, les arbres sélectionnés sont équipés de dendromètres à pointes, des appareils qui mesurent la croissance radiale sur un rayon spécifique du tronc de l'arbre. Un dendromètre est qualifié « à pointe » lorsque qu'il mesure la croissance en un endroit précis grâce à une tige appuyée sur le tronc de l'arbre.

2.2. *Mesure de la croissance du cerne*

2.2.1. Récolte des échantillons de cerne de croissance

Afin d'analyser la formation du cerne de croissance, des micro-échantillons de bois ont été récoltés (figure 2a). Ces micro-échantillons ont été extraits à l'aide de deux types de seringues chirurgicales. La seringue de type 22.210 (figure 2b) renferme une aiguille de 30 mm de longueur et de 1,80 mm de diamètre. La seringue de type DBMNI-1601 (figure 2c) renferme une aiguille de 30 mm de longueur et de 2,0 mm de diamètre. C'est la seringue DBMNI-1601 qui a été le plus fréquemment utilisée pour la prise d'échantillons. L'utilisation des seringues a permis de récolter plusieurs échantillons de cerne sur un même arbre, à différents moments durant la saison de croissance, ne causant que des blessures mineures à l'arbre.

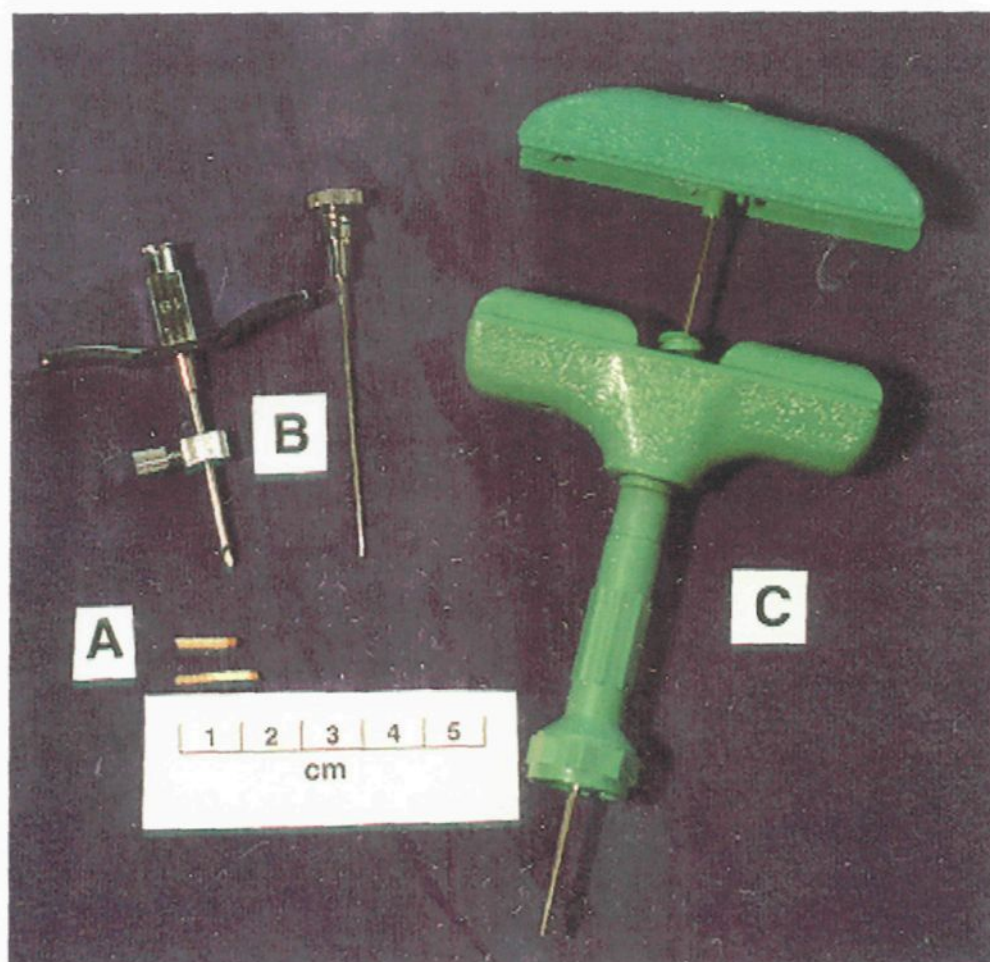


Figure 2. Micro-échantillons de bois (a) qui ont été récoltés à l'aide des seringues de type 22.210 (b) et DBMNI-1601 (c).

Un micro-échantillon a été extrait de chaque arbre étudié à toutes les deux semaines à partir du 26 juin 1997 jusqu'au 2 octobre 1997. Avant le 26 juin, un micro-échantillon avait été prélevé sur tous les arbres le 19 juin 1997. Les extractions ont été réalisées au-dessus du dhp (1,3 m), en raison de la présence

d'un dendromètre, sur la face sud du tronc de l'arbre et perpendiculairement à la pente. Les extractions sur un même arbre ont été réalisées de manière à minimiser les différences cellulaires dues à l'irrégularité des cernes de croissance. Les échantillons ont donc été récoltés à environ 2-3 cm de distance sur le tronc. Seuls les micro-échantillons datant du 2 octobre ont été récoltés sous le dendromètre. Ces extractions, environ 50 cm plus bas sur le tronc de l'arbre, sont dues à l'apparition de canaux résinifères dans la région située au-dessus du dendromètre. Les micro-échantillons étaient ensuite préservés au congélateur pour les analyses cellulaires ultérieures.

2.2.2. Analyse des échantillons de bois

Les échantillons ont d'abord été trempés 5 minutes dans de la safranine (1% W/V) pour la coloration du bois. La safranine donne une couleur rouge aux parois cellulaires lignifiées. Par la suite, les échantillons ont été fixés dans de la paraffine sur un bloc de bois pour en faire des sections sur le plan transversale d'une épaisseur d'environ 15 μm à l'aide d'un microtome à rotation. Les coupes ont ensuite été fixées de manière non permanente sur des lames à l'aide d'albumine. Les coupes reposant sur les lames ont été plongées pendant 5 minutes dans deux bains successifs d'HISTO-CLEAR pour enlever la paraffine et déshydrater les cellules. Les coupes anatomiques ayant une faible coloration ont été colorées à nouveau. Ces dernières ont donc été hydratées dans six bains d'éthanol de

différentes concentrations (100%, 95%, 85%, 70%, 50% et 30%) et dans un bain d'eau distillée. Par la suite, la coloration a été effectuée dans un bain de safranine suivi de trois bains d'eau pour enlever l'excédent de colorant. Après un séchage à l'air de quelques minutes, les coupes ont été plongées dans un bain d'HISTO-CLEAR pour une déshydratation complète des tissus. Tous les échantillons ont été fixés de façon permanente à l'aide de toluène pour fin d'analyses cellulaires (Berlyn et Miksche, 1976).

Une caméra vidéo en noir et blanc, montée sur un microscope optique, a été utilisée pour la saisie des images numériques servant à l'analyse des cellules (figure 3). Le microscope ainsi que la caméra étaient reliés à un ordinateur Macintosh. Le logiciel Mac Cell™ a été utilisé pour la saisie des images. Un programme d'analyse des images cellulaires a été utilisé pour calculer les différents paramètres cellulaires suivants : surface du lumen (μm), épaisseur de la simple paroi moyenne (μm), rapport paroi moyenne/diamètre du lumen (densité), largeur totale de la cellule (μm), épaisseur de la double paroi (μm) et diamètre du lumen (μm) (Filion et Courmoyer, 1995). Le programme a été conçu pour fonctionner à l'aide du logiciel NIH Image 1.57™. Le calcul des paramètres cellulaires s'effectue en se basant sur les contrastes de gris entre les parois et les lumens cellulaires. Les parois étant colorées d'un gris foncé et le lumen étant coloré d'un gris pâle (figure 3).

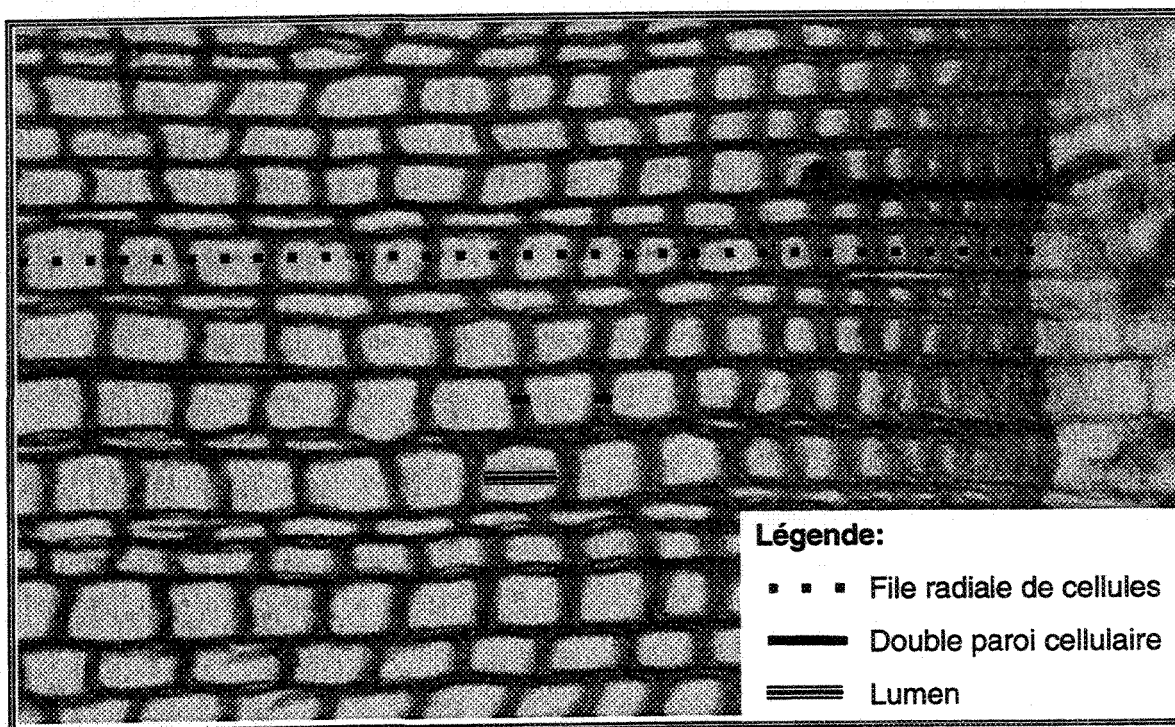


Figure 3. Image d'un plan transversale ligneux représentant les files radiales de cellules et les contrastes de gris entre les parois cellulaires et le lumen.

Les cernes de croissance des années 1995, 1996 et 1997 ont ainsi été analysés. Trois files radiales de cellules ont été mesurées sur chaque cerne (figure 3). Les files étaient choisies subjectivement selon trois critères : la qualité de la coupe, l'absence de canaux résinifères et la grosseur des cellules. Le troisième critère est basé sur le fait que les plus grosses cellules sont celles où la coupe transversale est passée au milieu de la longueur des trachéides sur le plan radiale. En présence de canaux résinifères, les quatre cellules situées avant et après ces canaux, ainsi que les cellules épithéliales n'étaient pas mesurées. Ces cellules étaient tout de même comptées dans le nombre total de cellules constituant la file radiale.

2.2.3. Traitement des données anatomiques

2.2.3.1. *Standardisation des mesures*

La standardisation des mesures a été réalisée à l'aide de la méthode du trachéidogramme (Vaganov, 1990). Il s'agit de replacer les mesures sur un même dénominateur pour ainsi permettre leur comparaison selon les arbres et alors calculer des moyenne entre les mesures issus d'arbres différents. Chez un même cerne de croissance, il est possible d'effectuer des moyennes entre les files radiales mesurées car, elles ont pratiquement le même nombre de cellules. Cependant, entre les arbres, il est impossible de calculer une moyenne entre les mesures d'un cerne possédant 15 cellules et un autre 10 cellules (figure 4).

Par exemple, à la figure 4, la 10^e cellule du cerne 2 est une cellule de bois final qui s'est formée à la toute fin de la saison de croissance, ce qui n'est pas le cas de la 10^e cellule du cerne 1. La standardisation consiste alors à ramener le nombre de cellules à un nombre moyen, par exemple 13 (figure 4). La technique de standardisation de Vaganov (1990) permettra de retrancher 2 cellules moyennes au cerne 1 et d'ajouter 3 cellules moyennes au cerne 2. La transformation modifie le nombre de cellules, soit l'abscisse, tout en préservant l'ordonnée, c'est-à-dire la valeur des différentes mesures cellulaires.

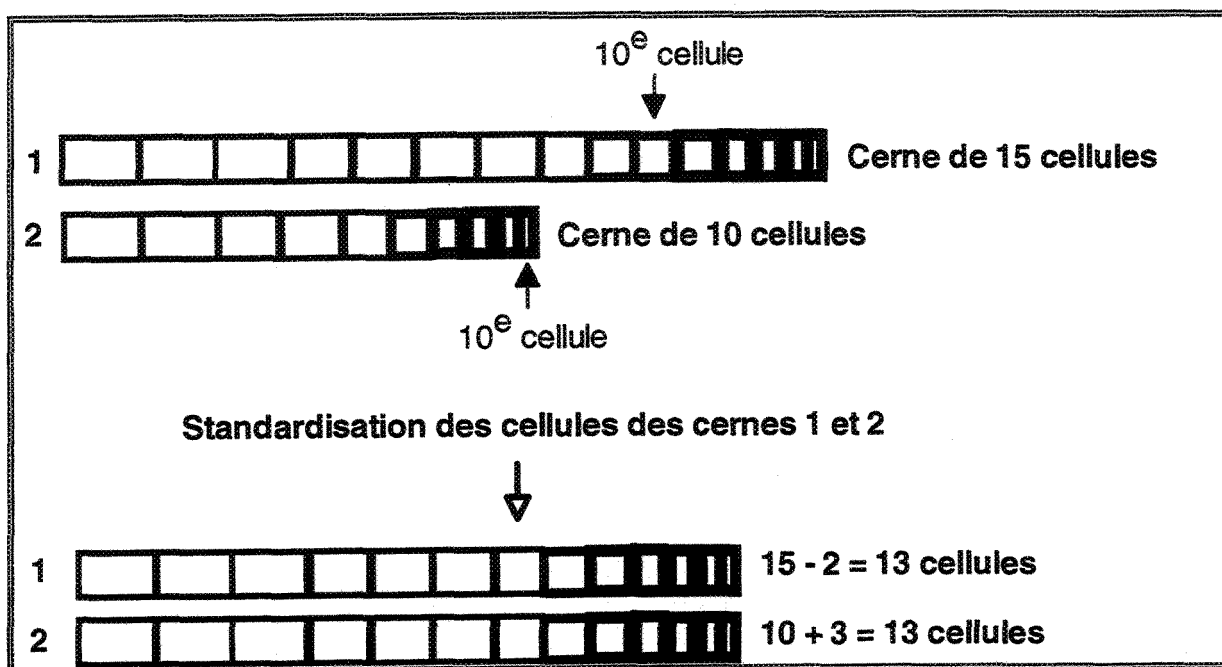


Figure 4. Exemple du procédé de standardisation des files radiales selon la méthode de Vaganov (1990).

Une moyenne du nombre de cellules a été calculée pour chaque date d'échantillonnage par site. Les données extrêmes, soit un nombre très élevé ou très faible de cellules, n'étaient pas calculées dans la moyenne. Ces dernières ne peuvent pas être standardisées car une transformation effectuée sur un trop grand nombre de cellules, soit plus de 10 cellules, modifie trop la mesure des données sur l'ordonnée. Les cernes de croissance ont ensuite été standardisés à ce nombre moyen. Le nombre de cernes standardisés par date ne correspond pas nécessairement au nombre utilisé pour calculer la moyenne, car certaines coupes cellulaires ont été endommagées lors de leur préparation. Des moyennes par date d'échantillonnage ont ensuite été calculées à partir des arbres standardisés.

2.2.3.2. *Dénombrement des cellules de bois initial et de bois final*

La formule de Mork (Denne, 1988 ; Mork, 1928 ; équation 1) a été utilisée pour classer les trachéides mesurées en cellules de bois initial (BI) et final (BF).

Equation 1. Calcul des cellules de bois final.

$$4 \times \text{simple paroi moyenne} \geq \text{diamètre du lumen}$$

Le calcul des cellules de bois initial et de bois final s'est effectué sur la moyenne des files radiales standardisées pour chacune des dates d'échantillonnage. Les proportions de bois initial et de bois final ont été calculées suivant l'équation 2 (Filion et Cournoyer, 1995):

Équation 2. Calcul des proportions de bois initial et de bois final.

$$\% \text{ BF ou BI} = \frac{\text{Largeur BF ou BI}}{\text{Largeur totale du cerne}} \times 100$$

ou

$$\% \text{ BF ou BI} = \frac{\text{Nombre de cellules de BF ou BI}}{\text{Nombre de cellules totales}} \times 100$$

Les largeurs du cerne de croissance ou de bois initial ou final ont été calculées en utilisant la somme de la largeur totale des cellules constituant le cerne ou la partie du cerne.

2.2.3.3. *Analyses statistiques*

Afin de décrire l'évolution du nombre de cellules au cours de la saison de croissance, un test d'analyse de variance à un facteur (ANOVA, $P=0,05$), ayant comme critère de classification les différentes dates d'échantillonnage, a été réalisé pour chacun des sites. Le nombre de cellules de chacun des arbres, par date, a été utilisé pour effectuer le test. Les différences significatives entre les dates ont ensuite été identifiées à l'aide du test de Student-Newman-Keuls ($P=0,05$). Un test ANOVA a été réalisé de la même manière afin de décrire l'accroissement de la largeur du cerne. La largeur des cernes de chaque arbre, par date, a été utilisée pour effectuer le test.

Des analyses de variance à un facteur ont été réalisées sur trois paramètres cellulaires, soit le rapport paroi/lumen, le diamètre du lumen (μm) et la simple paroi moyenne (μm). Ces ANOVA ($P=0,05$) ont été utilisées afin de décrire la lignification des parois secondaires au niveau du bois final. Les ANOVA ont été réalisées entre trois dates différentes soit le 21 août, le 4 septembre et le 2 octobre 1997 pour chacune des cellules de la file radiale et pour chacun des deux

sites. Les différences significatives ont été identifiées à l'aide du test de Student-Newman-Keuls ($P=0,05$). Toutes les analyses statistiques précédentes ont été réalisées à l'aide du logiciel SAS™.

2.3. *Mesure des paramètres météorologiques*

2.3.1. Description des appareils

Afin de mesurer les paramètres climatiques, des stations ont été installées. Les stations météorologiques, d'une hauteur de dix mètres, ont été placées dans chacun des sites au centre d'une éclaircie de 400 m² située environ de 20 à 30 mètres des sites d'étude. Ces stations sont équipées d'un enregistreur de données de type CR10X (Campbell Scientific Corporation) qui enregistre automatiquement les données. Les appareils météorologiques décrits au tableau 1 ont été installés dans chacun des sites et utilisés dans le cadre des analyses.

Tableau 1. Description des sondes météorologiques, de leurs emplacements dans le site, de la fréquence de prise des données et de la fréquence et du type d'enregistrement des données au site Libéral-23 et Libéral-24.

Type de sonde	Modèle	Endroit d'installation	Fréquence des données	Traitement des données
Température de l'air (°C)	107F	Dans le site, à 2 m de hauteur	5 minutes	Moyenne, maximum et minimum horaire
Température du sol (°C)	107B	Dans le site, 1 au niveau de l'humus et 1 au niveau du sol minéral	5 minutes	Moyenne, maximum et minimum horaire
Réflexomètre (eau du sol)	CS615	Dans le site, à l'interface de l'humus et du sol minéral	5 minutes	Moyenne, maximum et minimum horaire
Pluviomètre (mm)	TE525	Centre de l'éclaircie	5 minutes	Total horaire

2.3.2. Autres données météorologiques

Étant donné que les équipements météorologiques n'ont été installés qu'au 10 juillet 1997, d'autres données météorologiques ont été nécessaires pour compléter le début de la saison de croissance. Une station météorologique appartenant à la Société de Protection des Forêts contre le feu du Québec (SOPFEU) est située à moins de 10 km à l'ouest du site Libéral-23. Les données des précipitations horaires et de la température horaire moyenne, maximum et minimum du mois de juin et début juillet ont été utilisées pour compléter celles de la station du site Libéral-23. Ces données n'ont pu être utilisées pour le site Libéral-24, la station de la SOPFEU étant située à plus de 30 Km du site. Pour le site Libéral-24, ce

échantillons du 2 octobre ont été utilisées pour calculer les moyennes, la formation du cerne étant complète à cette date.

2.4.2. Calcul des données météorologiques

Les données de croissance étant distribuées aux deux semaines, du 19 juin au 2 octobre, des moyennes météorologiques ont été calculées entre chacune des dates d'échantillonnage. Les données météorologiques suivantes ont été calculées pour les différentes périodes du tableau 2 : la température moyenne, la température maximale moyenne, la température minimale moyenne, les précipitations moyennes, la température moyenne de l'humus, la température moyenne du sol minéral et la quantité d'eau dans le sol. La fin de la période correspond à la date d'échantillonnage des cernes de croissance. Les températures maximales et minimales moyennes représentent la moyenne des maximums ou minimums journaliers pour chaque période.

2.4.3. Analyses statistiques

Des analyses de corrélations (Pearson, $P=0,05$) ont été réalisées entre les données cellulaires et météorologiques décrites précédemment. Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel statistique SAS™.

Tableau 2. Période de calcul des moyennes météorologiques et provenance des données pour chacune des périodes.

Période	Jours	Provenance données L-23	Provenance données L-24
7-19 juin	14	SOPFEU : température de l'air précipitations	Aucune donnée
18-26 juin	7		POD ¹ : température air,
27août-10 juillet	14		température humus
11-24 juillet	14	Station météorologique Libéral-23 Toutes les données	Station météorologique Libéral-24 Toutes les données
25 juillet-7 août	14		
8-21 août	14		
21 août-4 septembre	14		
4-17 septembre	13		
17 septembre-2octobre	15		

¹Correspond au système d'enregistrement désigné pour le réseau des dendromètres.

CHAPITRE 3

RÉSULTATS

3. Résultats

3.1. *Description de la croissance*

3.1.1. Évolution du nombre de cellules et de la largeur du cerne

La croissance radiale au niveau du dhp a débuté entre le 19 et le 26 juin au Libéral-23 (figure 5). La croissance au site Libéral-24 a débuté plus tôt, soit quelque temps avant la première date d'échantillonnage, le 19 juin (figure 5). Dans les deux sites, il y a eu une augmentation rapide et significative ($P < 0,0001$) du nombre de cellules jusqu'au 7 août (tableau 3). Au site Libéral-23, l'absence de différence quant au nombre de cellules entre le 4 et le 17 septembre indique que le cerne était formé au début du mois. Dans le cas du site Libéral-24, le nombre maximum de cellules a été atteint un peu plus tôt, soit vers la fin du mois d'août et le début du mois de septembre (figure 5). Le nombre de cellules moins élevé en date du 17 septembre (site L-23) est dû à des variations de la structure du cerne de croissance. Aussi, le nombre de cellules moins élevé en date du 2 octobre (site L-23 et L-24) est dû à l'échantillonnage du cerne sous le dhp.

La majeure parité du cerne de croissance était formée en date du 7 août chez les arbres des deux sites (figure 6). Dans le cas du site Libéral-23, un ralentissement de l'activité cambiale entre le 7 et le 21 août a diminué la division cellulaire et par

le fait même l'accroissement radial. Une augmentation significative de la largeur du cerne a tout de même été mesurée entre le 21 août et le 4 septembre. Cependant, l'écart de la largeur du cerne par rapport à la moyenne en date du 4 septembre et du 2 octobre au site Libéral-23 indique que ce n'est probablement pas chez tous les arbres échantillonnés qu'il y a eu un accroissement de la largeur du cerne. Dans le cas du site Libéral-24, il n'y a plus aucune augmentation significative de la largeur du cerne à partir du 7 août jusqu'à la fin de la saison de croissance cellulaire, le 4 septembre.

Tableau 3. Résultat des analyses de variance à un facteur (ANOVA, $P=0,05$) entre les différentes dates d'échantillonnage pour les sites Libéral-23 et Libéral-24 au niveau du nombre de cellules et de la largeur du cerne de croissance. Les différences significatives entre les dates d'échantillonnage ont été identifiées à l'aide du test de Student-Newman-Keuls ($P=0,05$). Les résultats du test de Student-Newman-Keuls sont illustrés par des lettres sur les figures 5 et 6.

Source	Degré de liberté	Moyenne des carrés	Valeur de F	Prob > F
SITE LIBÉRAL-23				
Nombre de cellules				
Date	8	747,39	46,57	0,0001
Erreur	46	15,05		
Largeur du cerne				
Date	8	0,6814	32,84	0,0001
Erreur	41	0,0208		
SITE LIBÉRAL-24				
Nombre de cellules				
Date	8	1173,50	61,22	0,0001
Erreur	45	19,17		
Largeur du cerne				
Date	8	0,8719	41,59	0,0001
Erreur	45	0,0209		

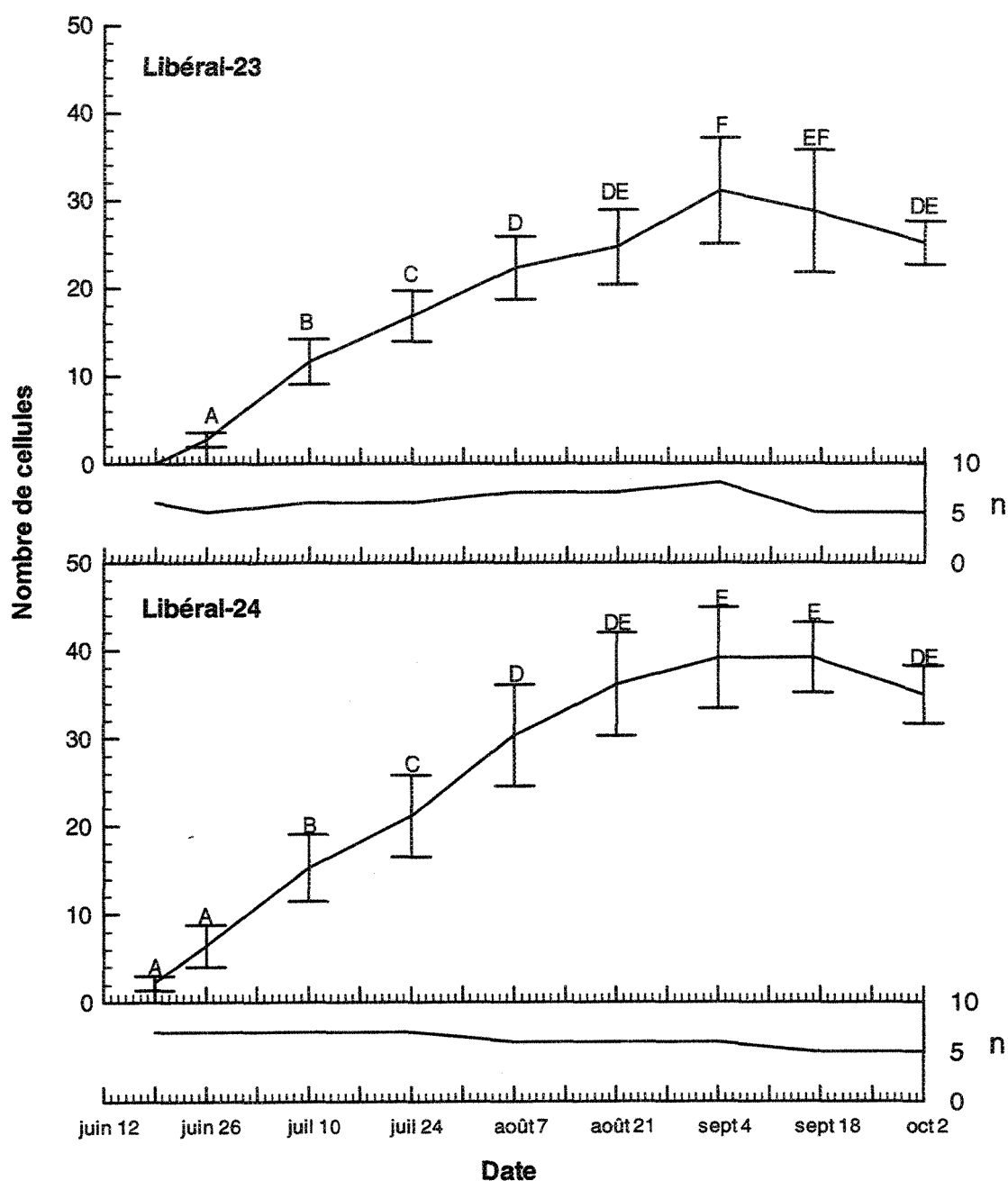


Figure 5. Évolution du nombre de cellules au cours de la saison de croissance 1997 et du nombre d'échantillon (n) pour les sites Libéral-23 et Libéral-24. Les lettres (A à F) représentent des différences significatives exprimées selon les résultats du test Student-Newman-Keuls ($P=0,05$) effectué après une analyse de variance à un facteur (ANOVA) pour chacune des dates d'échantillonnage.

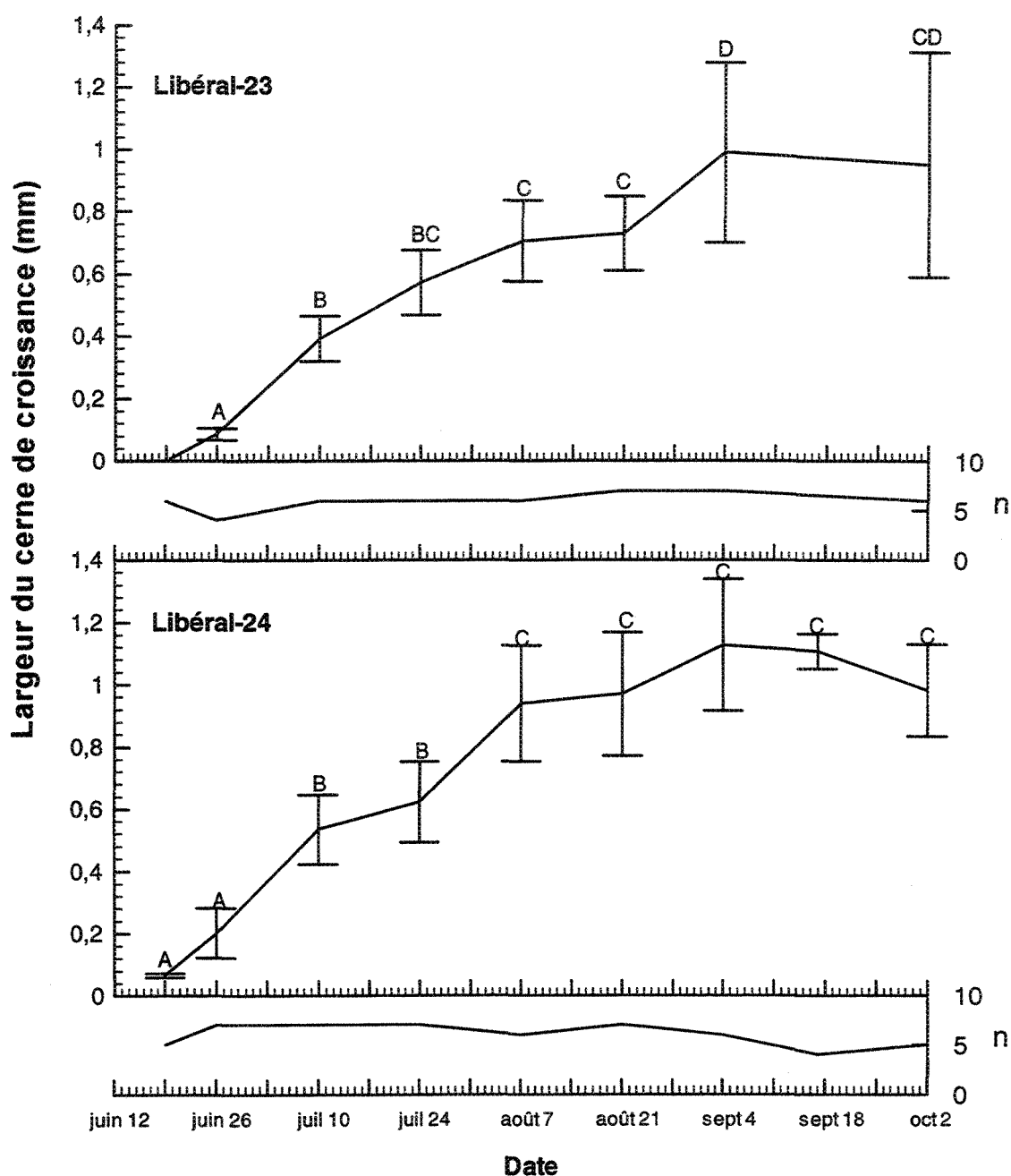


Figure 6. Évolution de la largeur du cerne au cours de la saison de croissance 1997 et du nombre d'échantillon (n) pour les sites Libéral-23 et Libéral-24. Les lettres (A à D) représentent des différences significatives exprimées selon les résultats du test Student-Newman-Keuls ($P=0,05$) effectué après une analyse de variance à un facteur (ANOVA) pour chacune des dates d'échantillonnage.

3.1.2. Formation du bois initial et du bois final

La figure 7 présente l'évolution du bois initial et du bois final durant la saison de croissance. Pour fin de comparaison adéquate, les données cellulaires du 2 octobre ont été standardisées au nombre de cellules moyen du 4 septembre, c'est à dire le nombre maximum atteint (31 cellules pour le Libéral-23 ; 39 cellules pour le Libéral-24). La valeur des mesures suivant l'ordonnée a été conservée car la standardisation n'a pas impliqué un ajout de plus de 10 cellules par cerne dans les deux sites.

La période de formation du bois initial s'étend de la fin de juin au début d'août dans les deux sites et cette période correspond à la formation presque entière du cerne de croissance. Chez les arbres des deux sites, les cellules formées entre le 24 juillet et le 7 août n'ont pas encore terminé la lignification de leurs parois en comparaison à celles formées en date du 4 septembre. Ce phénomène est illustré à la figure 7 ; en date du 7 août, les nouvelles cellules avaient les propriétés du bois initial. Deux semaines plus tard, soit en date du 21 août, en raison de leur épaissement secondaire ces mêmes cellules répondent aux critères de classification du bois final. Après le 7 août, toutes les nouvelles divisions cellulaires sont immédiatement classées dans la catégorie du bois final (figure 7). Dans le cas du site Libéral-24, une plus grande partie des cellules formées entre le 24 juillet et le 7 août ne répondent pas encore à la définition du bois final.

3.1.2. Formation du bois initial et du bois final

La figure 7 présente l'évolution du bois initial et du bois final durant la saison de croissance. Pour fin de comparaison adéquate, les données cellulaires du 2 octobre ont été standardisées au nombre de cellules moyen du 4 septembre, c'est à dire le nombre maximum atteint (31 cellules pour le Libéral-23 ; 39 cellules pour le Libéral-24). La valeur des mesures suivant l'ordonnée a été conservée car la standardisation n'a pas impliqué un ajout de plus de 10 cellules par cerne dans les deux sites.

La période de formation du bois initial s'étend de la fin de juin au début d'août dans les deux sites et cette période correspond à la formation presque entière du cerne de croissance. Chez les arbres des deux sites, les cellules formées entre le 24 juillet et le 7 août n'ont pas encore terminé la lignification de leurs parois en comparaison à celles formées en date du 4 septembre. Ce phénomène est illustré à la figure 7 ; en date du 7 août, les nouvelles cellules avaient les propriétés du bois initial. Deux semaines plus tard, soit en date du 21 août, en raison de leur épaissement secondaire ces mêmes cellules répondent aux critères de classification du bois final. Après le 7 août, toutes les nouvelles divisions cellulaires sont immédiatement classées dans la catégorie du bois final (figure 7). Dans le cas du site Libéral-24, une plus grande partie des cellules formées entre le 24 juillet et le 7 août ne répondent pas encore à la définition du bois final.

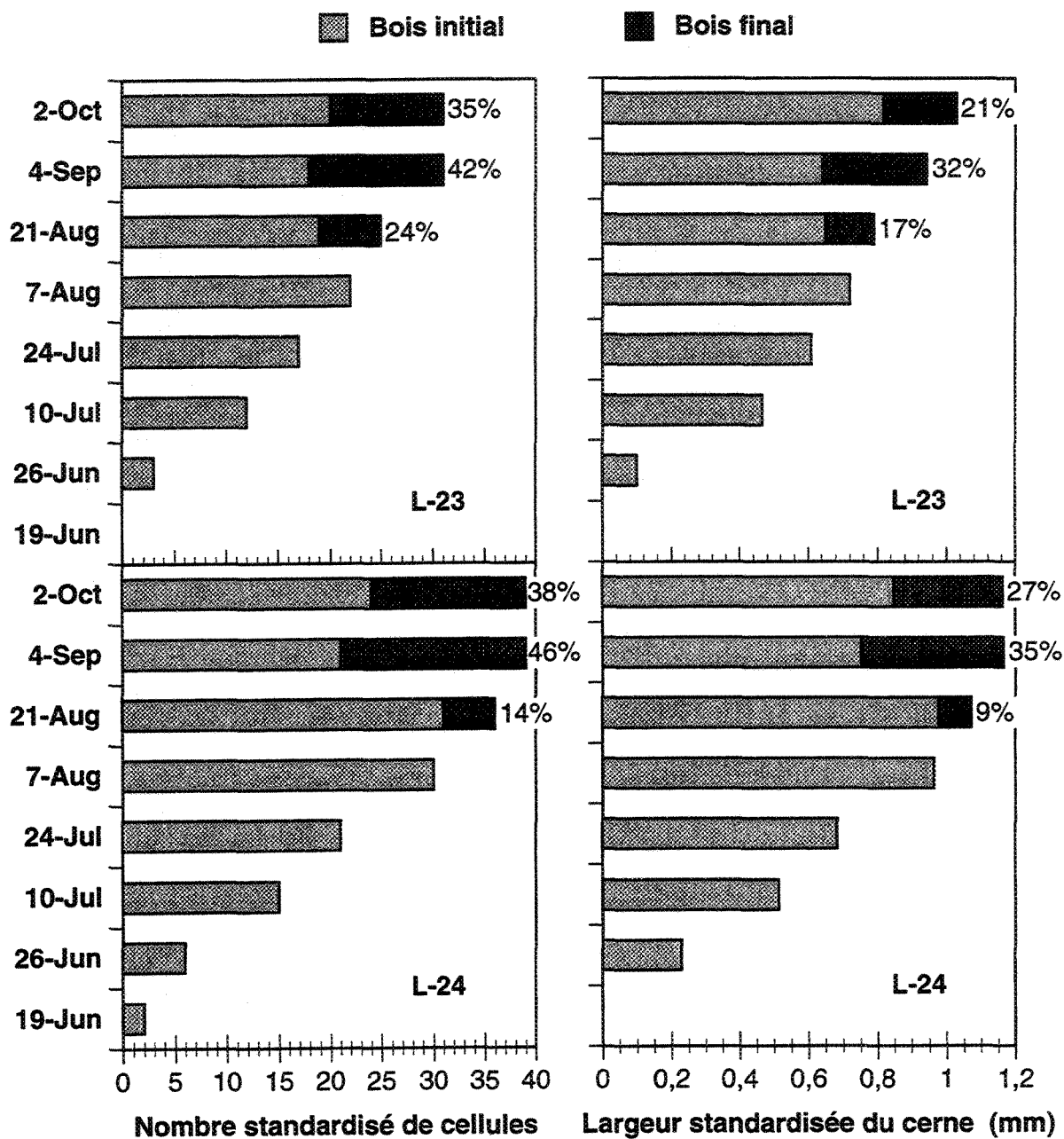


Figure 7. Évolution du bois initial et du bois final en fonction du nombre standardisé de cellules et de la largeur standardisée du cerne (mm) pour les sites Libéral-23 et Libéral-24.

Les figures 8 et 9 présentent l'évolution de la largeur des cellules et du rapport paroi/lumen mesurées à la fin de la saison de croissance (2 octobre). Sur ces figures, l'axe des x est irrégulier afin de faire correspondre la formation des cellules avec le temps. Dans le bois initial, la largeur des cellules ainsi que la le rapport paroi/lumen varient peu (figures 8e et 9e). Chez les arbres des deux sites, la largeur des cellules de bois initial varie entre 30 et 50 microns. Les cellules sont classées bois final, lorsqu'elles ont une largeur à peu près inférieure à 30 microns et une densité supérieure à 0,2. Dans le bois final, il y a une diminution rapide et continue de la largeur des cellules et une augmentation importante de le rapport paroi/lumen. Cette transition se produit entre le 24 juillet et le 7 août dans les deux sites (période IV, figure 8e et période V, figure 9e). Dans les deux sites, la diminution la plus rapide de la largeur des cellules est observé entre le 7 et la 21 août (figure 8e, période V et période VI, figure 9e).

La proportion des cellules de bois final est de 42% en date du 4 septembre au site Libéral-23. Par contre, le bois final ne représente en fait que 32% de la largeur totale du cerne de croissance. Dans le cas du site Libéral-24, la proportion de cellules de bois final est de 46%, représentant 35% de la largeur du cerne de croissance. Cette proportion diminue dans les échantillons du 2 octobre (récoltés au-dessous du dhp) comparativement aux échantillons en date du 4 septembre.

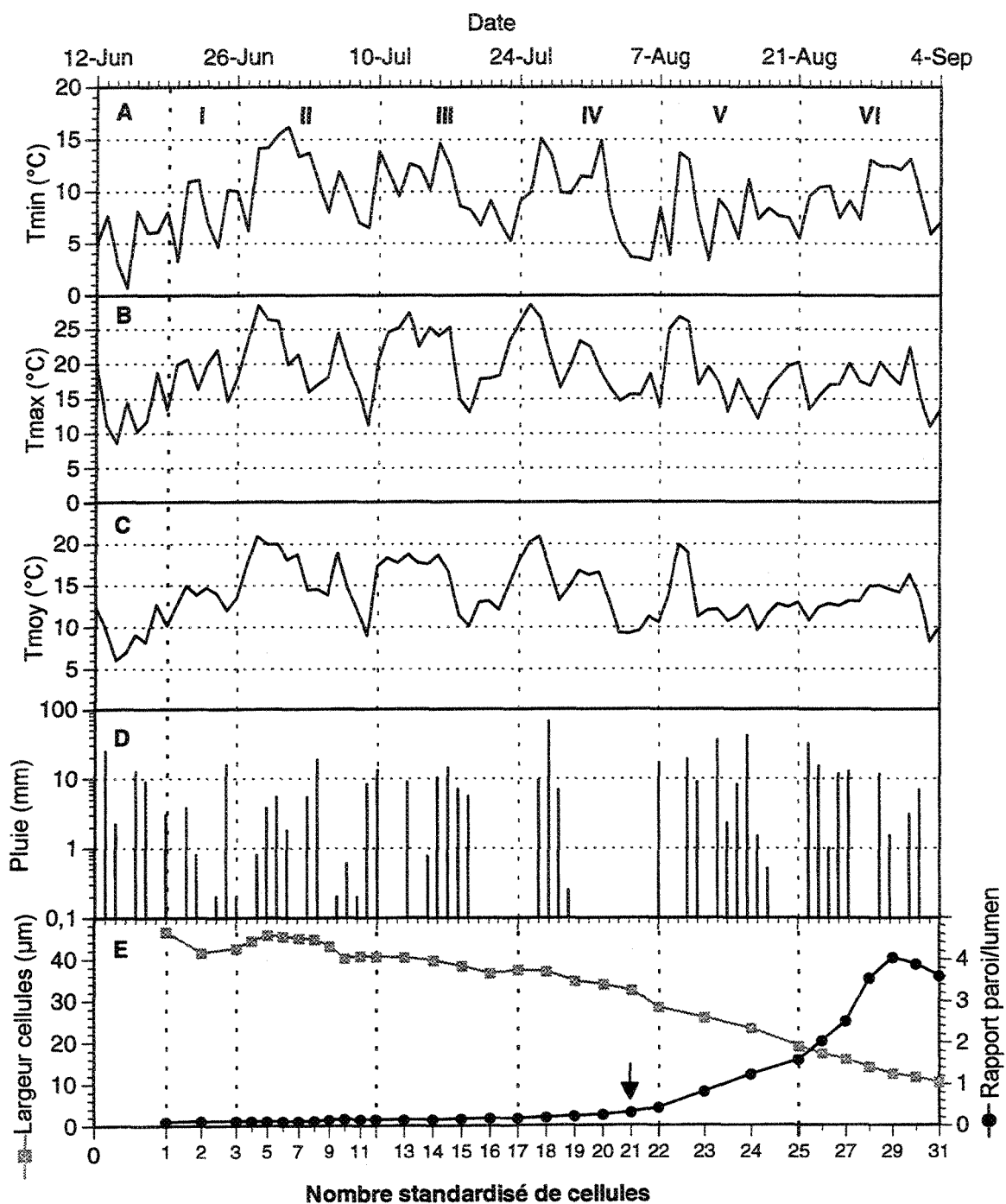


Figure 8. Évolution journalière de la température minimum (A), maximum (B), moyenne (C) (°C) et des précipitations (D) de la mi-juin au début de septembre au site Libéral-23. Évolution de la largeur des cellules (μm) et de le rapport paroi/lumen du cerne en fonction du nombre standardisé de cellules (E). La flèche représente la limite entre le bois initial et final. Les chiffres romains représentent les périodes correspondantes.

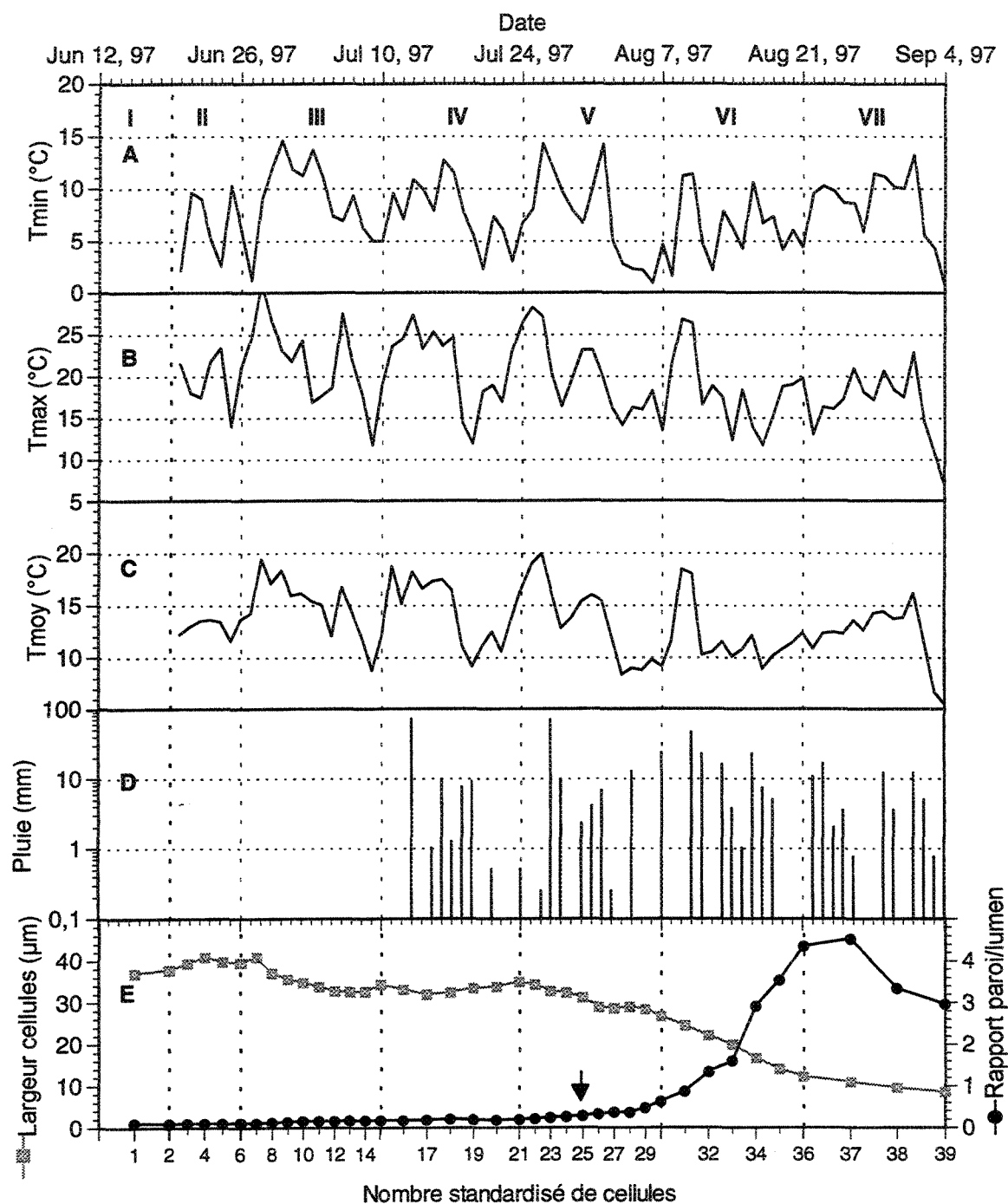


Figure 9. Évolution journalière de la température minimum (A), maximum (B), moyenne (C) ($^{\circ}C$) et des précipitations (D) de la mi-juin au début de septembre au site Libéral-24. Évolution de la largeur des cellules (μm) et du rapport paroi/lumen du cerne en fonction du nombre de cellules standardisé (E). La flèche représente la limite entre le bois initial et final. Les chiffres romains représentent les périodes correspondantes. L'enregistrement des données de températures a débuté le 27 juin et celles des précipitations le 12 juillet.

Les proportions de bois initial et de bois final peuvent varier d'année en année (figure 10). Cependant, dans les deux sites, les variations ne dépassent pas 5% en trois ans. Au site Libéral-23, les pourcentages de bois final ont été plus élevés en 1997 qu'en 1995 et 1996. Une légère diminution du nombre de cellules et de la largeur du cerne a été mesurée en 1996 et en 1997 par rapport à l'année 1995. Au site Libéral-24, le nombre de cellules et la largeur du cerne ont eu tendance à diminuer au cours des trois dernières années mais les différences ne sont pas significatives. Les pourcentages de bois final ont été plus élevés en 1996-1997 qu'en 1995. Les pourcentages de bois final au site Libéral-24 sont en général un peu plus élevés qu'au site Libéral-23.

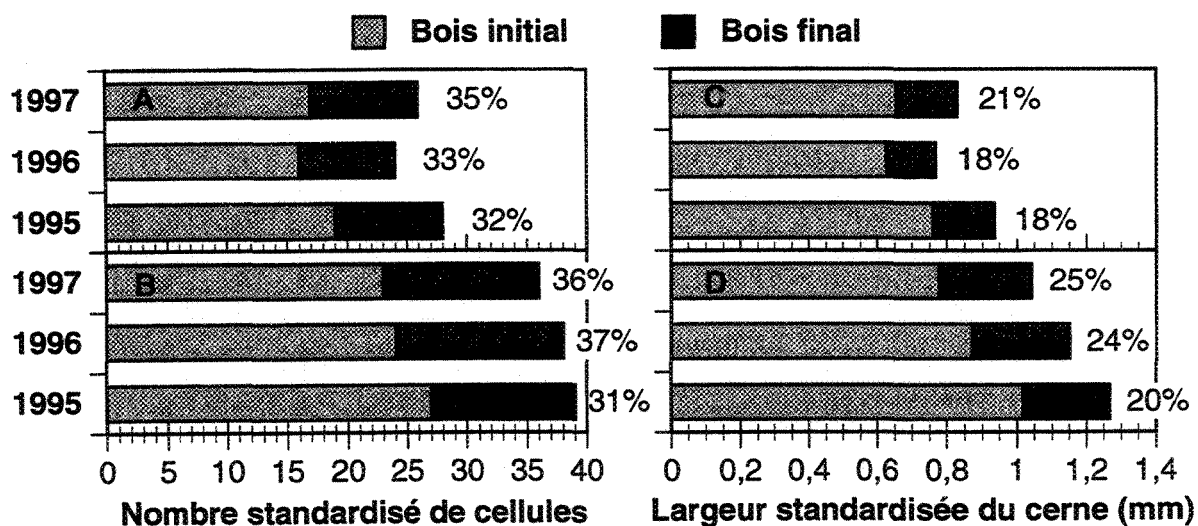


Figure 10. Proportion de bois initial et de bois final en fonction du nombre standardisé de cellules et de la largeur standardisée du cerne (mm) aux sites Libéral-23 (A et C) et Libéral-24 (B et D).

3.1.3. Conditions climatiques durant la saison de croissance

Les températures moyennes, minimales et maximales journalières, peuvent varier considérablement (figure 8 et 9 a, b, c, d). Au site Libéral-23, les températures moyennes se sont maintenues principalement au-dessous de 15°C jusqu'au 26 juin, date où les premières cellules formées ont été observées (figure 8). Les températures minimales sont descendues quotidiennement au-dessous de 5°C jusqu'au 24 juin. Au site Libéral-23, durant la formation du bois initial, les températures minimales ont varié entre 5°C et 16°C et les températures maximales entre 10 et 27 °C (figure 8, période I à III). Par contre, au site Libéral-24, les écarts de températures ont été un peu plus grands. Les températures minimales ont varié entre 1°C et 15°C et les températures maximales entre 7°C et 30°C. Les températures moyennes ont par ailleurs varié entre 10°C et 20°C dans les des deux sites. Toujours durant la formation du bois initial, les précipitations ont été régulières et abondantes dans les deux sites.

Durant la formation du bois final, les écarts de température diminuent. En effet, au dans les deux sites, du début d'août au début de septembre, les températures moyennes ont varié principalement entre 10 et 15°C, avec seulement deux journées consécutives au-dessus de 15 °C. Au site Libéral-23, deux événements climatiques coïncident avec les dates de transition entre le bois initial et le bois final. Premièrement, entre le 24 juillet et le 7 août, les températures minimales

sont descendues pour la première fois depuis la mi-juin au-dessous de 5 °C. Ensuite, la plus longue période sans précipitations a été enregistrée du 30 juillet au 6 août, soit une période de 8 jours. Au site Libéral-24, entre le 24 juillet et le 7 août, aucune période de sécheresse n'a eu lieu, la plus longue période sans précipitations étant de deux jours seulement. Le seul événement climatique enregistré, coïncidant avec la transition entre le bois initial et le bois final, est une température minimale de près de 0°C.

3.1.4. Lignification des parois secondaires des cellules du bois final

Durant la phase de maturation cellulaire, la largeur des parois de même que le diamètre du lumen se modifient à mesure que le processus de lignification se poursuit. L'évolution du diamètre du lumen (μm), de la largeur moyenne de la paroi (μm) et du rapport paroi/lumen (figures 11, 12) indiquent un décalage entre la formation des cellules (division, élongation) et la maturation des parois. Les figures 11 et 12 présentent l'évolution de ces trois paramètres entre le 21 août, le 4 septembre et le 2 octobre ; les courbes précédant le 21 août ne permettant pas de déceler une différenciation quant à la lignification des tissus. Une analyse de la variance à un facteur (ANOVA) a été réalisée entre les différentes dates pour chacune des cellules. Les différences significatives ($P < 0,05$) ont été identifiées à l'aide du test de Student-Newman-Keuls et sont représentées sur des histogrammes horizontaux (figure 11).

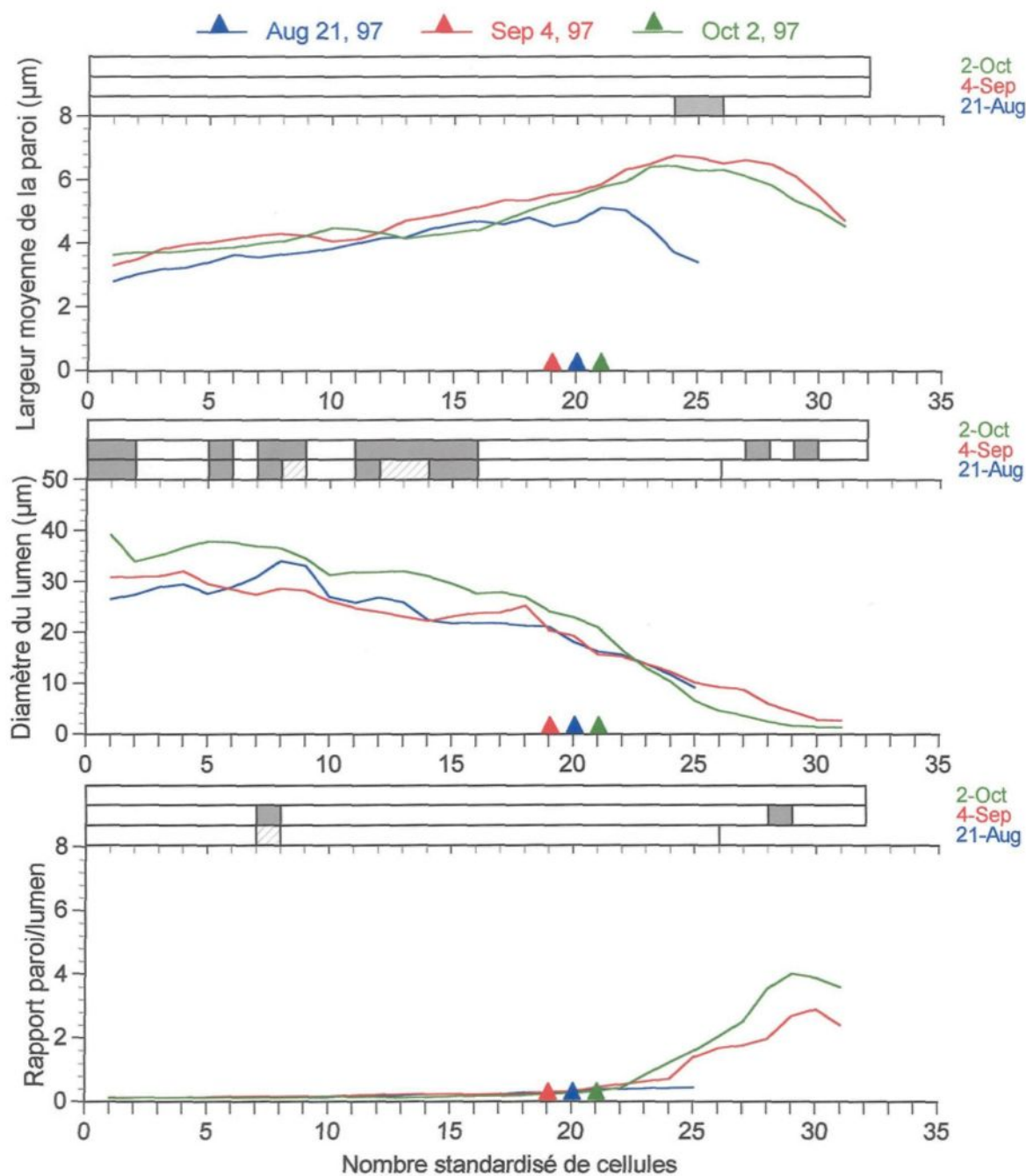


Figure 11. Évolution du diamètre du lumen (μm), de la simple paroi moyenne (μm) et du rapport paroi /lumen en fonction du nombre standardisé de cellules au site Libéral-23. Les triangles indiquent la limite entre le bois initial et final. Les histogrammes horizontaux représentent les résultats des ANOVA entre les différentes dates pour chacune des cellules. Pour une cellule en particulier, des couleurs différentes au niveau des histogrammes indiquent des différences significatives ($P < 0,05$).

Le rapport paroi/lumen donne un bon indice du niveau de lignification des parois secondaires. À mesure que la saison de croissance progresse, le diamètre du lumen diminue et la lignification des parois secondaires augmente, faisant ainsi varier le rapport paroi/lumen à l'intérieur d'un cerne de croissance.

Au site Libéral-23, le rapport paroi/lumen a été inférieure à 1 jusqu'au 4 septembre (figure 11). Selon les résultats de l'analyse de variance à un facteur (ANOVA), il n'y a pratiquement pas de différence significative quant aux cellules de bois final ($P > 0,05$) entre le début de septembre et le début d'octobre. Cependant, au début septembre, les différents cernes de croissance ne semblent pas être tous au même niveau de maturation des parois. En effet, la courbe de densité du début de septembre comporte de très grands écarts par rapport à la moyenne comparativement à la courbe du début d'octobre (non présentés sur la figure 11). La limite entre le bois initial et le bois final ne varie presque plus à partir du 21 août. De plus, elle est située à des valeurs de densité inférieure à 1.

Parallèlement à l'évolution du rapport paroi/lumen, la largeur moyenne de la paroi cellulaire comporte également de grands écarts par rapport à la moyenne dans le cas des dernières cellules de la fin d'août et début de septembre (non présentés sur la figure 11). Dans le cas de la largeur de la paroi cellulaire, il n'y a pas de différence significative entre le début de septembre et d'octobre. Seule une différence au niveau des 2 dernières cellules de la courbe du 21 août a été

trouvée. Cette différence est probablement due à des cellules nouvellement formées, au stade de maturation, qui sont encore peu lignifiées. La majorité des courbes d'évolution de la paroi cellulaire moyenne précédant le 21 août présentaient le même phénomène (résultats non présentés).

Les cellules mesurées au début d'octobre ont un diamètre du lumen plus large que les courbes précédentes (figure 11). Les différences observées au sein des 15 premières cellules ($P < 0,05$) sont dues à l'échantillonnage à un endroit différent et non au phénomène de lignification. La largeur des parois du bois initial ne varie pas beaucoup entre les différents cernes mesurés à différents moments de la saison de croissance. C'est plutôt la largeur des cellules de bois initial qui varie, affectant par le fait même le diamètre du lumen. Parmi les cellules de bois final, il n'y a que quelques différences significatives ($P < 0,05$) entre les mois de septembre et d'octobre. Cependant, la courbe du 4 septembre présente aussi de grands écarts par rapport à la moyenne et les dernières cellules de bois final ne tendent pas toutes vers une valeur nulle, comme c'est le cas pour la courbe du début d'octobre (non présentés sur la figure 11).

Dans le cas du site Libéral-24, le rapport paroi/lumen est encore très faible jusqu'au début de septembre comparativement au début d'octobre (figure 12). C'est donc la majorité des cernes analysés qui n'ont pas encore atteint leur densité maximale au début de septembre alors la lignification est tout de même

assez avancée pour permettre de bien définir la limite entre le bois initial et le bois final. La formation du bois final est beaucoup moins avancée en date du 21 août, car la limite entre le bois initial et le bois final se démarque nettement de celle aux dates ultérieures.

Ensuite, l'évolution de la simple paroi moyenne en date du 21 août, la majorité des cellules de la dernière dizaine n'ont pas atteint leur largeur maximale par rapport au début d'octobre (figure 12). Cependant, la différence n'est pas significative ($P > 0,05$) en comparaison avec le début de septembre. Des différences significatives ($P < 0,05$) sont observées seulement chez les cellules 31 à 35 chez la largeur moyenne de la paroi. Cette situation est due au fait que la largeur maximale des parois, chez un cerne de croissance complètement formé, est atteinte un peu avant les dernières cellules, tout comme le rapport paroi/lumen maximale.

Les mêmes résultats sont observés pour l'évolution du diamètre du lumen (figure 12). Il n'y a pas de différence significative entre la fin d'août et le début de septembre. Les seules différences concernent les dernières cellules entre la fin d'août, le début de septembre et le début d'octobre. Le lumen cellulaire ne tend pas encore complètement vers une valeur presque nulle (c'est-à-dire obstruction complète) comme c'est le cas lorsque la formation du bois final est complétée.

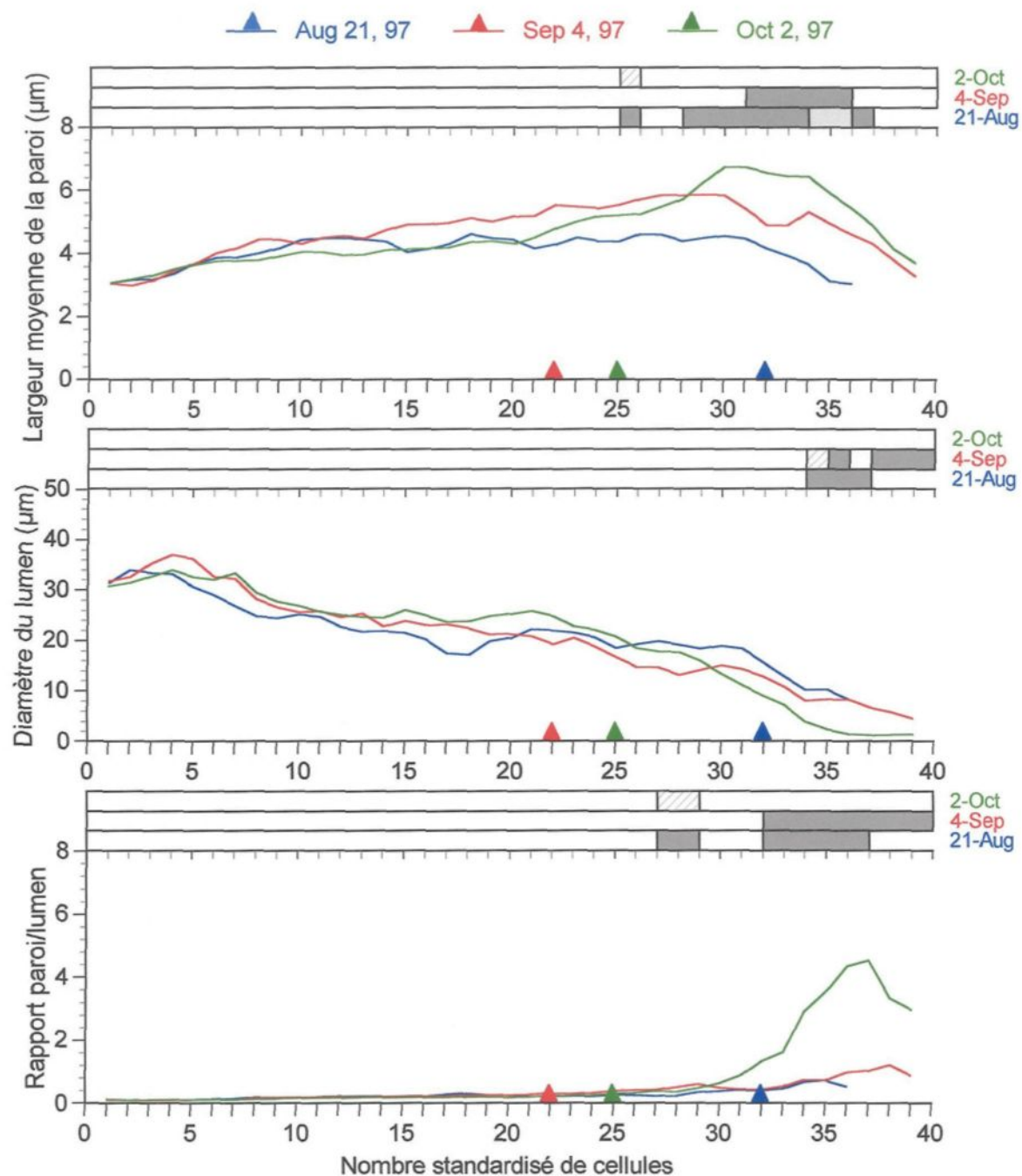


Figure 12. Évolution du diamètre du lumen (µm), de la simple paroi moyenne (µm) et du rapport paroi/lumen en fonction du nombre standardisé de cellules, site Libéral-24. Les triangles indiquent la limite entre le bois initial et final. Les histogrammes horizontaux représentent les résultats des ANOVA entre les différentes dates pour chacune des cellules. Pour une cellule en particulier, des couleurs différentes au niveau des histogrammes indiquent des différences significatives ($P < 0,05$).

3.2. Relation climat-croissance

3.2.1. Relation entre la croissance, les précipitations et la quantité d'eau dans le sol

Les quantités de précipitations reçues aux sites Libéral-23 et Libéral-24 sont très abondantes (tableau 4). Les quantités reçues sont plus abondantes au site Libéral-24 comparativement au site Libéral-23. La quantité de pluie tombée durant la saison de croissance ne semble pas avoir influencé directement l'accroissement du nombre de cellules dans les deux sites (tableau 4 ; figure 13a et 13d). Ensuite, l'influence des précipitations sur le diamètre radiale des cellules et les parois cellulaires est contradictoire entre les deux sites, démontrant probablement une faible influence (figures 13 b 13c, 13e et 13f).

Aucun stress hydrique n'a été constaté durant la formation du cerne, car la quantité d'eau enregistrée à l'interface de l'humus et du sol minéral est plus que suffisante à la croissance (tableau 4). Les quantités demeurent stables tout au long de la saison de croissance, de 40% à 46% au site Libéral-23 et de 66 à 69% au site Libéral-24, ne semblant pas influencer la croissance. La quantité d'eau dans le sol, plus importante au site Libéral-24, est attribuable à une couche d'humus plus épaisse (30 cm comparativement à 15 cm au site Libéral-23) et à des précipitations plus abondantes (tableau 4).

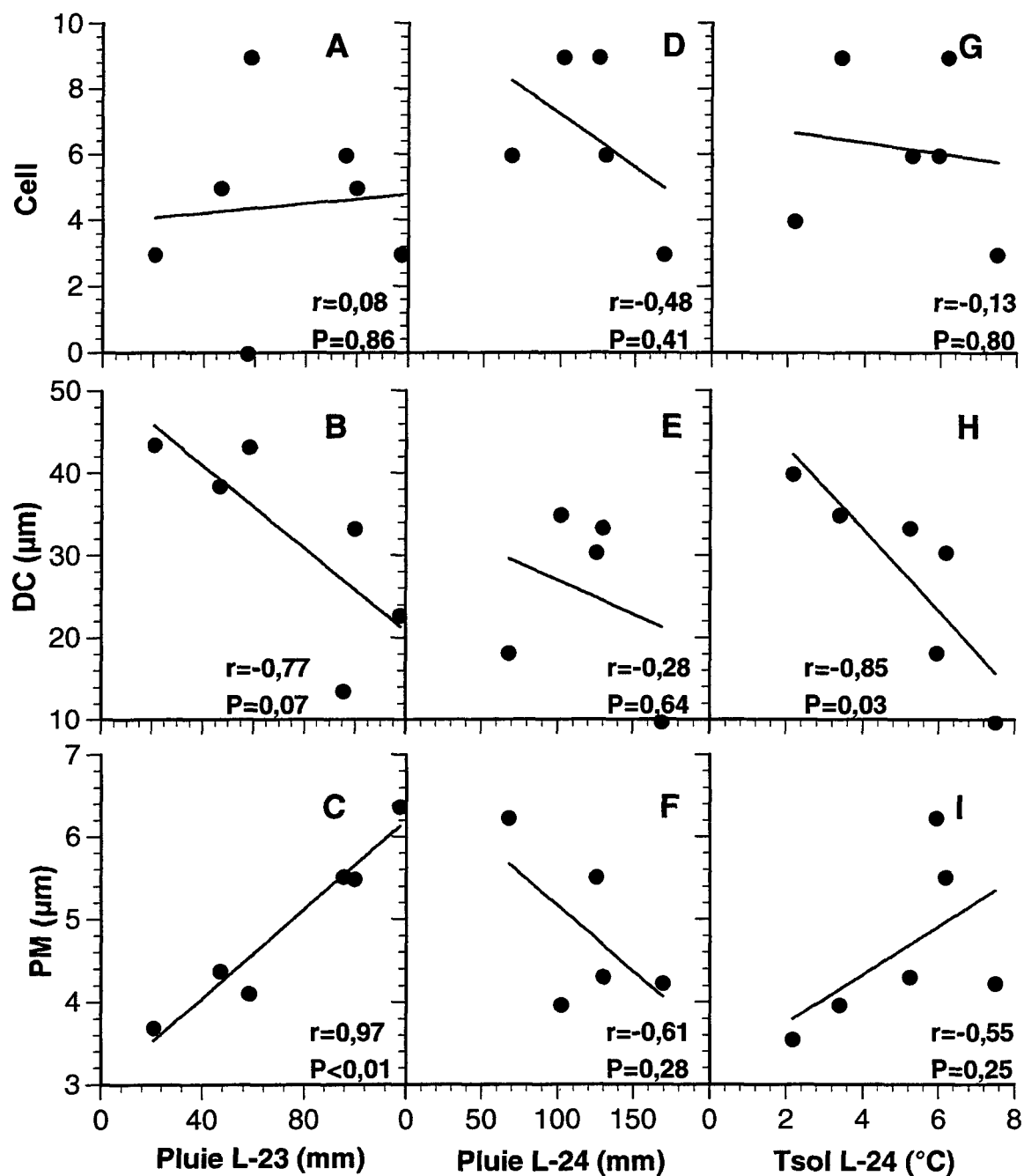


Figure 13. Corrélation (Pearson, $P=0,05$) entre la croissance moyenne du nombre de cellules Cell (A,D et G), du diamètre des cellules DC (B,E et H), de la largeur de la paroi moyenne PM (C, F et I), et les quantités de pluie totale (mm) aux sites L-23 et L-24 et la température du sol ($^{\circ}\text{C}$) au site L-24.

Tableau 4. Comparaison de la croissance moyenne par période d'échantillonnage et des variables climatiques pour les sites Libéral-23 et Libéral-24. Les paramètres de croissance sont le nombre moyen de cellules (Cell), le diamètre moyen standardisé (DC, μm) et la largeur moyenne de la paroi (PM, μm). Les variables climatiques sont la température moyenne (Tmoy, $^{\circ}\text{C}$), la température minimale moyenne (Tmin, $^{\circ}\text{C}$), la température maximale moyenne (Tmax, $^{\circ}\text{C}$), la quantité de pluie totale, la température du sol ($^{\circ}\text{C}$) et la quantité d'eau (%) à l'interface humus- sol minéral.

Période	Cell (tot)	DC (μm)	PM (μm)	Tmoy ($^{\circ}\text{C}$)	Tmin ($^{\circ}\text{C}$)	Tmax ($^{\circ}\text{C}$)	Pluie (mm)	Tsol ($^{\circ}\text{C}$)	Eau sol (%)
Libéral-23									
6/6-19/6	0 (0)	----	----	$11,2 \pm 4,2$	$6,8 \pm 3,1$	$15,4 \pm 5,8$	57,4	----	----
20/6-26/6	3 (3)	$43,6 \pm 2,6$	$3,7 \pm 0,03$	$13,6 \pm 1,1$	$8,1 \pm 3,2$	$18,8 \pm 2,6$	20,8	----	----
27/6-10/7	9 (12)	$43,3 \pm 2,2$	$4,12 \pm 0,26$	$16,4 \pm 3,4$	$11,5 \pm 3,5$	$20,6 \pm 4,8$	58,41	----	----
11/7-24/7	5 (17)	$38,5 \pm 1,5$	$4,39 \pm 0,21$	$15,5 \pm 3,0$	$9,8 \pm 2,7$	$21,8 \pm 4,5$	46,92	$10,3 \pm 1,0$	$0,46 \pm 0,02$
25/7-7/8	5 (22)	$33,4 \pm 3,2$	$5,5 \pm 0,37$	$14,2 \pm 3,9$	$9,1 \pm 4,0$	$19,4 \pm 4,5$	100	$11,2 \pm 1,3$	0,42
8/8-21/8	3(25)	$22,8 \pm 3,4$	$6,38 \pm 0,09$	$13,0 \pm 2,9$	$7,9 \pm 3,1$	$18,8 \pm 4,5$	117,66	$10,8 \pm 0,9$	0,41
22/8-4/9	6 (31)	$13,6 \pm 2,6$	$5,53 \pm 0,68$	$13,0 \pm 2,1$	$10,0 \pm 2,4$	$16,8 \pm 3,0$	95,54	$11,3 \pm 0,8$	0,41
Libéral-24									
6/6-19/6	2 (2)	$37,4 \pm 0,7$	$3,14 \pm 0,09$	----	----	----	----	----	----
20/6-26/6	4 (6)	$40,0 \pm 0,7$	$3,56 \pm 0,19$	$13,0 \pm 0,8$	$6,4 \pm 3,3$	$19,6 \pm 3,3$	----	$2,19 \pm 0,42$	----
27/6-10/7	9 (15)	$35,0 \pm 2,7$	$3,98 \pm 0,13$	$14,8 \pm 2,9$	$8,8 \pm 3,8$	$21,6 \pm 5,1$	102,12	$3,40 \pm 0,69$	69 ± 2
11/7-24/7	6 (21)	$33,4 \pm 1,0$	$4,32 \pm 0,14$	$14,6 \pm 3,2$	$7,7 \pm 3,0$	$21,6 \pm 4,7$	130,04	$5,24 \pm 1,27$	68 ± 2
25/7-7/8	9 (30)	$30,4 \pm 2,5$	$5,52 \pm 0,63$	$13,3 \pm 3,9$	$7,2 \pm 4,4$	$19,5 \pm 4,6$	125,48	$6,19 \pm 1,20$	69 ± 2
8/8-21/8	6 (36)	$18,3 \pm 4,8$	$6,24 \pm 0,49$	$12,0 \pm 2,8$	$6,3 \pm 3,1$	$18,3 \pm 4,5$	67,81	$5,94 \pm 0,90$	66 ± 2
22/8-4/9	3 (39)	$9,8 \pm 1,1$	$4,24 \pm 0,61$	$12,1 \pm 2,9$	$8,5 \pm 3,3$	$16,5 \pm 4,2$	169,16	$7,50 \pm 0,59$	68

3.2.2. Relation entre la croissance et la température du sol

La température du sol ne semble pas non plus constituer un facteur déterminant dans l'accroissement du nombre de cellules (figure 13g). Au site Libéral-24, la croissance débute alors, que la température du sol est de seulement 2°C (tableau 4). Par ailleurs, à une profondeur de 30-35 cm, le sol minéral reste gelé jusqu'au début du mois de juillet et se réchauffe graduellement par la suite. La figure 13 h montre une diminution de la largeur des cellules avec une augmentation de la température du sol. La figure 13 I montre pour sa part, une tendance positive entre la température du sol et la largeur des parois.

Le manque de données météorologiques au début de la saison de croissance, au site Libéral-23, n'a pas permis de déterminer à quelle température du sol débute la croissance, ni de vérifier la relation entre la température du sol et les paramètres de croissance. Cependant, la température du sol est plus chaude qu'au Libéral-24, dû à une couche d'humus moins épaisse et à une quantité d'eau moins élevée. Au site Libéral-23, la température du sol reste relativement constante à 10-11°C durant les mois de juillet et d'août, tandis qu'elle varie entre 5°C et 7°C au site Libéral-24.

3.2.3. Relation entre la croissance et la température de l'air

La température semble influencer l'accroissement du nombre de trachéides (Cell) et la largeur des cellules (DC). Premièrement, une corrélation positive entre l'augmentation du nombre de trachéides et la température moyenne et minimale a été observée, mais seulement au site Libéral-23 (figure 14a et 14d). Au site Libéral-24, les températures moyennes varient de seulement 2,8 °C entre la fin juin et le début septembre (tableau 4), ne permettant probablement pas d'établir de relation (figure 15a et 15d). Il en est de même des températures minimales moyennes qui varient de seulement 2,4°C (tableau 4). Dans les deux sites, la température maximale moyenne ne semble pas influencer l'accroissement du nombre de trachéides (figure 14g, 15g). Cependant, cette relation est cohérente et montre la même tendance entre les deux sites. Ensuite, des relations assez fortes sont observées entre la largeur des cellules et la température maximale moyenne (figures 14h et 15h). La relation semble moins forte avec la température moyenne, mais elle est cohérente entre les deux sites (figure 14 et 15 b). Quant à la température moyenne minimum, la relation semble inexistante et incohérente entre les deux sites (figure 14 et 15, e). Les données n'indiquent pas de relation claire entre la largeur des parois cellulaires (PM) et les températures moyennes, maximales et minimales (figure 14 et 15 c, f, i). Ces parois s'épaississent graduellement tout au long de la saison de croissance (tableau 4).

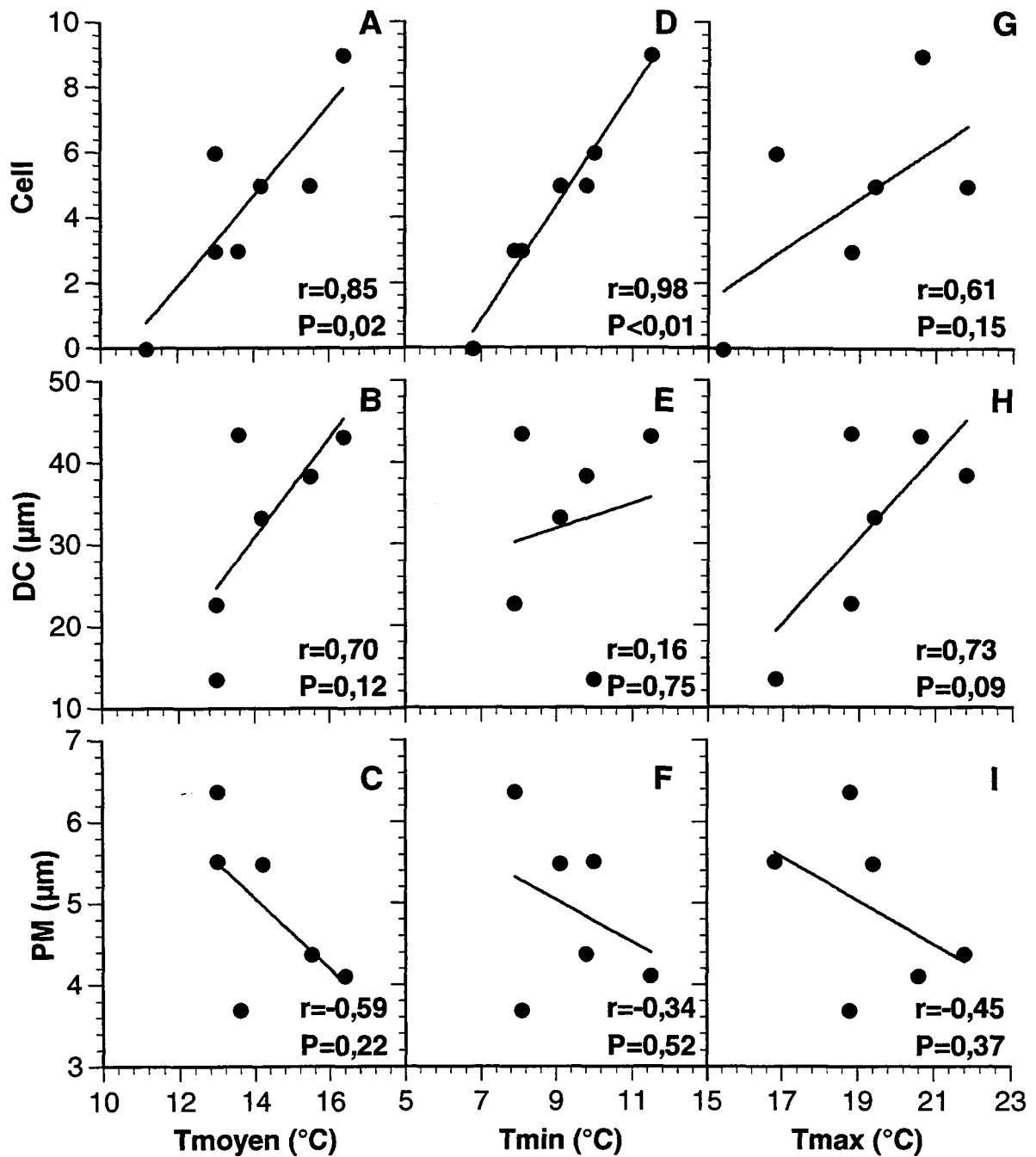


Figure 14. Corrélation (Pearson, $P=0,05$) entre la croissance moyenne par période du nombre de cellules Cell (A,D et G), du diamètre des cellules DC (B,E et H), de largeur de la simple paroi moyenne PM (C,F et I) et les températures de l'air ($^{\circ}\text{C}$) au site Libéral-23.

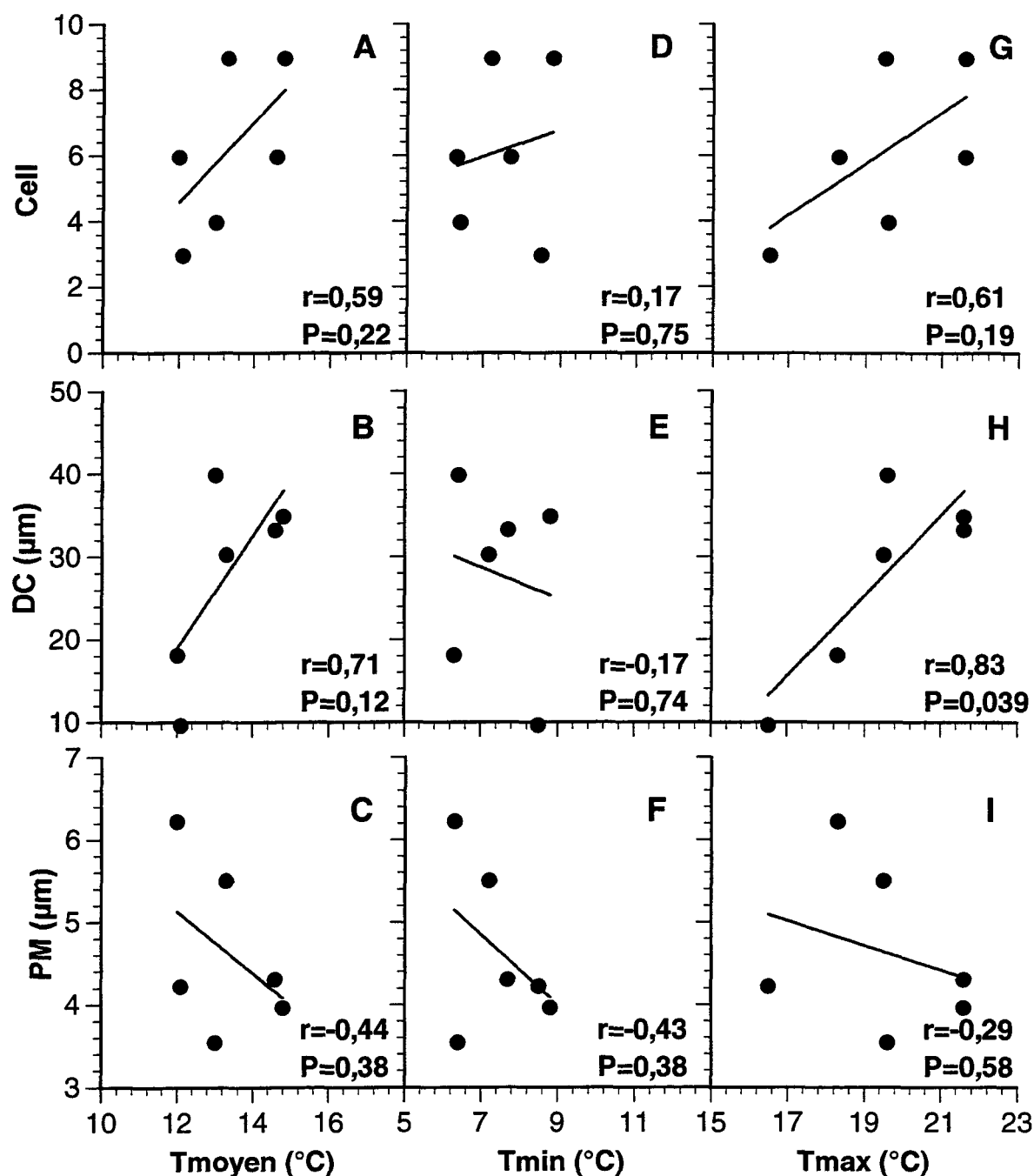


Figure 15. Corrélation (Pearson, $P=0,05$) entre la croissance moyenne par période du nombre de cellules Cell (A,D et G), du diamètre des cellules DC (B,E et H), de largeur de la simple paroi moyenne PM (C,F et I) et les températures de l'air ($^{\circ}\text{C}$) au site Libéral-24.

CHAPITRE 4

DISCUSSION

4. Discussion

4.1. *Le déroulement de la saison de croissance*

4.1.1. Longueur de la saison de croissance

L'étude saisonnière de la formation du cerne de croissance a permis d'établir avec précision la durée de la saison de croissance du sapin baumier en forêt boréale, ce qui n'avait jamais été évalué auparavant. La durée de la croissance (1997), en considérant l'augmentation du nombre de cellules et la largeur du cerne, a été de $70,9 \pm 9,7$ jours pour le site Libéral-23. Dans le cas du site Libéral-24, la durée de la croissance a été de $79,6 \pm 11,5$ jours. Cependant, cette évaluation est minimale car la croissance avait déjà débuté chez la majorité des arbres du site Libéral-24 lors du premier échantillonnage le 19 juin 1997. En général, au niveau du 49^e et près du 50^e parallèle, la formation des trachéides du sapin baumier s'étend de la mi-juin au début de septembre. En comparaison, des études réalisées sur le sapin baumier au Nouveau-Brunswick, Mellerowicz et *al*, 1992 et Sundberg et *al*, 1987, ont déterminé que l'activité cambiale débute en avril-mai et se termine en septembre.

Ce sont les processus physiologiques associés à la croissance des méristèmes et des jeunes feuilles des bourgeons terminaux qui réactivent l'activité cambiale grâce à la production d'auxine (Denne, 1974 ; Fahn et Werker, 1990 ; Larson,

1969b ; Mellerowicz et *al*, 1992 ; Savidge et Wareing, 1984 ; Sundberg et *al*, 1987). Le début de la saison de croissance, calculé au diamètre à hauteur de poitrine, est exprimé en retard car la croissance du bois initial débute un peu plus tôt à la cime de l'arbre (Savidge et Wareing, 1984 ; Sundberg et *al*, 1987). Par contre, ce biais est compensé à la fin de la saison de croissance car, la production de trachéides cesse plus tard à la base de l'arbre (Sundberg et *al*, 1987). L'exposition à l'est de la pente du site Libéral-24 pourrait expliquer la saison de croissance légèrement plus longue contrairement au site Libéral-23 dont l'exposition de la pente est orientée vers le nord-ouest.

Le nombre de jours que comporte une saison de croissance varie en fonction des conditions environnementales (Creber et Chaloner, 1984, 1990 ; Peterson et Peterson, 1994 ; Vaganov et *al*, 1994 ; Zabuga et Zabuga, 1990). Une étude réalisée sur des pins sylvestres dans la région du lac Baïkal (forêt boréale sibérienne) a démontré que le début de la formation des trachéides dépend des variations de la température, qui déterminent alors la longueur de la saison de croissance (Zabuga et Zabuga, 1990). Le cambium reste en dormance jusqu'à ce que la longueur du jour atteigne une valeur critique et que la température ambiante soit au-dessus d'un niveau souhaitable pour la croissance (Creber et Chaloner, 1990 ; Mahmood, 1971). Selon les mêmes auteurs, la température semble avoir un rôle plus important comparativement à la durée du jour car, elle doit être suffisante pour un métabolisme cellulaire ininterrompu.

Le printemps de l'année 1997 a été très tardif dans la région d'étude, les températures moyennes journalières sont demeurées sous les 5°C et la couverture de neige a persisté jusqu'à la fin du mois de mai dans chacun des deux sites. Une étude réalisée sur le sapin de l'Ouest en région montagneuse (*Abies lasiocarpa* (Hook) Nutt.; Peterson et Peterson, 1994), a démontré que le déclenchement de la saison de croissance, déterminant sa durée, est dépendant de la température, mais aussi de la fonte de la neige au printemps. L'ouverture des bourgeons au printemps coïncide avec une augmentation de la température du sol et avec une accumulation des degrés-jour après la fonte des neiges (Peterson et Peterson, 1994). Dans la région du lac Libéral, entre le premier et le 15 juin, les températures moyennes journalières ont oscillé entre 5°C et 18°C. Ces températures plus chaudes au début du mois de juin ont probablement permis le déclenchement de la formation des trachéides. Par contre, seule une étude à plus long terme pourra déterminer plus précisément le rôle de la température, de la couverture de neige et l'évaluation du nombre de degrés nécessaires au déclenchement de l'activité de croissance. Quant au rôle joué par la photopériode, il a été impossible à évaluer dû au manque de données climatiques.

4.1.2. Formation du bois initial

Les analyses anatomiques ont permis de séparer la saison de croissance en deux parties, soit la période de formation du bois initial et celle du bois final. La séparation entre les deux périodes n'est pas précise. Néanmoins, la transition entre le bois initial et le bois final s'est effectuée entre la fin juillet et le début août. Au site Libéral-23, la période de formation du bois initial a été estimée à 29,88 jours \pm 4,48 jours en considérant que les cellules formées après le 24 juillet sont des cellules de bois final. La formation du bois initial s'étend donc sur une période d'à peine un mois soit de la fin de juin à la fin de juillet. C'est au cours de cette période que la majeure partie du cerne de croissance est formée soit entre 68 % (30 cm en haut du dhp) et 79 % (30 cm en bas du dhp). En terme de nombre de cellules, le bois initial représente entre 58 % et 65 % (selon l'endroit) du cerne de croissance. Les pourcentages de bois initial au site Libéral-23, calculés 30 cm en bas du dhp, sont légèrement inférieurs à ceux des années précédentes (1995 et 1996).

Au site Libéral-24, la période de formation du bois initial n'a pu être évaluée correctement, étant donné que le début de la croissance est inconnu. Néanmoins, il est possible d'estimer qu'elle s'étend de la mi-juin (croissance débutée en date du 19 juin) au 24 juillet, donnant une période d'environ 40 jours. Le bois initial représente entre 65% et 73% de la largeur du cerne de croissance selon l'endroit

échantillonné (environ 30 cm en haut ou en bas du dhp). En terme de nombre de cellules, le bois initial représente entre 54% et 62% (selon l'endroit) du cerne de croissance. Les pourcentages de bois initial de 1997 (en bas du dhp) sont inférieurs à ceux des années 1995 et 1996.

4.1.3. Formation du bois final

Contrairement au début de la saison de croissance, la transition entre le bois initial et le bois final s'effectue dans la même période chez les deux sites soit, entre le 24 juillet et le 7 août. Les mêmes dates de transition (fin juillet) ont été observées chez le sapin baumier dans une région beaucoup plus au sud, soit près de Frédéricton au Nouveau-Brunswick (Sundberg et *al*, 1987). Une diminution de la quantité d'auxine au niveau du cambium serait associée à la transition du bois initial et du bois final (Savidge et Wareing, 1984 ; Sundberg et *al*, 1987). En effet, ce régulateur de croissance aurait un rôle important dans le contrôle de la phase d'élargissement radial (Savidge et Wareing, 1984 ; Sundberg et *al*, 1987). Une diminution de la température et de la photopériode serait à l'origine du phénomène (Lloyd et *al*, 1996 ; Mellerowicz et *al*, 1992). D'autres auteurs ont noté qu'une sécheresse peut être à l'origine de la transition du bois initial-final (Conkey, 1986 ; Creber et Chaloner, 1984 ; Little et Wareing, 1981).

Dans la présente étude, le facteur climatique déterminant est difficilement identifiable. La sécheresse est un facteur à éliminer au site Libéral-24 et aussi au site Libéral-23, même si une période de huit journées consécutives sans pluie a été enregistrée. Cette période sans précipitations ne fut probablement pas assez longue pour diminuer considérablement la quantité d'eau dans le sol et constituer un facteur limitant l'expansion cellulaire (tableau 4). Par contre, la diminution des températures moyennes, minimales et maximales entre le 24 juillet et le 7 août a probablement constitué un facteur limitant l'expansion cellulaire, diminuant ainsi la largeur même des cellules (figures 13 et 14)

La durée de formation du bois final est plus difficile à évaluer que celle du bois initial, car la date de la transition ne peut pas être précisément établie. En effet, les résultats ont montré que la lignification complète des trachéides de bois final peut être décalée de deux semaines et plus par rapport à la division et l'expansion cellulaire. La lignification peut par ailleurs se poursuivre plus tardivement au mois de septembre, comme c'est le cas au site Libéral-24. Une étude réalisée sur différentes espèces de pins dans les Pyrénées en Espagne (Camarero et *al*, 1998) a aussi démontré que la lignification peut se poursuivre encore quelques semaines après la fin de la croissance radiale.

Dans le site Libéral-23, la période de formation des cellules du bois final s'étend de la fin de juillet au début de septembre soit quelque 40 jours. Les paramètres cellulaires (densité, épaisseur de la simple paroi moyenne et diamètre du lumen) ont pratiquement terminé leur évolution au 4 septembre comparativement au 2 octobre. Seuls de grands écarts par rapport à la moyenne permettent de conclure que certains arbres n'auraient pas tout à fait complété la lignification des parois cellulaires. Par contre, au site Libéral-24, la lignification se poursuit plus tardivement au cours du mois de septembre, rallongeant ainsi la période de formation du bois final et augmentant le rapport paroi/lumen du cerne comparativement au site Libéral-23 (figure 9).

4.2. *Relation climat-croissance*

4.2.1. Difficultés rencontrées lors des analyses climat-croissance

La récolte d'échantillons de bois à un intervalle de deux semaines n'a pas permis de déterminer précisément les relations entre la croissance cellulaire et le climat, pour plusieurs raisons. Premièrement, l'échantillonnage à un intervalle de 14 jours est trop long car les conditions climatiques et les taux de croissance peuvent varier énormément durant ce laps de temps. Les moyennes climatiques calculées sur une période de 14 jours ne font pas ressortir suffisamment les variations pouvant affecter la croissance. De plus, les paramètres de croissance (nombre de cellules, diamètre des cellules et largeur de la largeur moyenne de la paroi), calculés sur un

intervalle de 14 jours, ne reflètent pas bien les variations de croissance. Ensuite, les variations climatiques et les variations de croissance ne sont pas périodiques, elles sont plutôt épisodiques et aléatoires. Il faut donc les traiter par épisode, étant donné que les variations climatiques influencent plusieurs cellules à la fois (Ford et Robards, 1976 ; Vysotskaya et Vaganov, 1989). Finalement, il peut s'écouler un certain laps de temps avant que les variations environnementales ne se répercutent au niveau cellulaire (Denne, 1976). Une saison de croissance d'à peine plus de deux mois nécessite donc un échantillonnage à un intervalle plus court que 14 jours.

Deuxièmement, la méthode d'analyse des échantillons est très appropriée pour décrire la dynamique de la formation du cerne de croissance, mais non pour vérifier les relations précises avec le climat. En effet, les paramètres cellulaires sont mesurés en fonction de la position de la cellule à l'intérieur du cerne, alors que les paramètres climatiques sont mesurés en fonction du temps. Une question d'échelle (nombre de cellules, temps réel) est donc à l'origine du problème. Les taux de croissance calculés sur une période de deux semaines n'ont pas permis de déterminer exactement à quel moment de la saison de croissance la x^e cellule a été formée, rendant alors hasardeuse toute comparaison avec le climat. Cependant, quelques hypothèses peuvent être émises quant aux effets du climat sur la croissance. Elles pourront être vérifiées lors de recherches ultérieures.

4.2.2. Hypothèses se rapportant aux relations climat-croissance

De tous les paramètres climatiques mesurés, c'est la température qui semble le plus influencer la formation du cerne de croissance (figures 14 et 15). Plusieurs auteurs ont d'ailleurs constaté une corrélation positive entre la production des trachéides et la température de l'air (Antonova et *al.*, 1995 ; Antonova et Statova, 1993, 1997 ; Denne, 1971 ; Larson, 1967 ; Vaganov et *al.*, 1994 ; Wodzicki, 1971). Cependant, le nombre restreint de données sur la croissance et le manque de données climatologiques en début de saison de croissance ne permettent pas d'établir des relations statistiques très fiables entre la température et l'augmentation du nombre de cellules. Au site Libéral-23, les résultats ont tout de même montré une forte tendance positive entre l'augmentation du nombre de trachéides et la température de l'air (figure 14 a, d). Les résultats au site Libéral-24, montrent tout de même une tendance positive entre les deux paramètres et ils sont cohérents avec les résultats du site Libéral-23.

Par ailleurs, les résultats, autant au site Libéral-23 que Libéral-24, indiquent que les variations de la température moyenne maximale semblent influencer la dimension radiale des cellules. Plusieurs travaux antérieurs, tous réalisés à l'aide de semis, ont montré un accroissement de la largeur des trachéides avec la température (Denne, 1971 ; Richardson et Dinwoodie, 1960 ; Richardson, 1964). En plus de la température, d'autres facteurs internes à l'arbre, plus particulièrement l'âge (Vysotskaya et Vaganov, 1989) et les quantités d'auxine

(Savidge et Wareing, 1984 ; Sundberg et al, 1987), sont susceptibles d'influencer et de contrôler le diamètre des cellules. Par exemple, l'influence des variations environnementales sur le diamètre radial des cellules diminue après 30 ans (Vysotskaya et Vaganov, 1989). D'autres recherches dont celles de Antonova et Statova (1993, 1997) ont tout de même indiqué l'influence de la température sur le diamètre des cellules à l'aide d'arbres plus âgés. Cette relation a été démontrée par des travaux réalisés sur des pins sylvestres (Antonova et Statova, 1993) et sur des mélèzes de Sibérie (Antonova et Statova, 1997) âgées de 50 à 60 ans. Cependant, l'influence de la température n'était pas continue tout au long de la saison de croissance mais se produisait seulement au cours des mois de mai et de juin.

Outre la température, peu de facteurs climatiques ont été susceptibles d'influencer la formation du xylème. Les relations entre le diamètre des cellules, la largeur des parois cellulaires et les précipitations au site Libéral-23 sont tout à fait fortuites (figure 13 b, c). En effet, la relation entre le diamètre des cellules et la quantité de pluie est habituellement positive, c'est à dire qu'une augmentation de la largeur des cellules suit les épisodes de précipitations. Aussi, les relations entre la largeur des parois et les précipitations ne sont pas du tout cohérentes entre les deux sites. Au site Libéral-23, cette relation fortuite semble être due au fait que ces paramètres évoluent graduellement tout au long de la saison de croissance.

L'influence des précipitations n'est pas toujours observable dans la formation du xylème (Antonova et Statova, 1997) spécialement lorsqu'elles sont régulièrement distribuées tout au long de la saison de croissance (Wodzicki, 1971). Comme la température, l'influence des précipitations ne peut être visible que pour une certaine période de la saison de croissance. Par exemple, selon Antonova et Statova (1993), l'influence des précipitations se fait sentir au mois d'août alors qu'elle était absente durant les mois précédents.

Pour ce qui est de la relation avec la température du sol, ce paramètre ne semble pas très déterminant dans le déroulement de la saison de croissance. Seules les faibles températures en début de saison pourraient limiter la croissance. Le réchauffement graduel de la température à l'interface de l'humus et du sol minéral donne l'impression d'une relation avec le diamètre des cellules et la largeur des parois (figure 13 h, i). En fait, cette relation fortuite est due au fait que ces paramètres cellulaires évoluent aussi graduellement (c'est à dire une diminution du diamètre des cellules et une augmentation de la température du sol). Quant à l'effet de la température du sol minéral, les variations tout au long de la saison de croissance ne semblent pas déterminantes au niveau de l'accroissement du nombre de cellules et de leur formation anatomiques.

CHAPITRE 5

CONCLUSION

5. Conclusion

Même si les résultats n'ont pas réussi à déterminer des relations précises entre les variables climatiques et la croissance, les analyses cellulaires demeurent tout de même un bon moyen d'analyse. Elles ont d'ailleurs permis de décrire la dynamique de formation du cerne de croissance. Les analyses cellulaires effectuées ont tout de même suggéré les facteurs climatiques qui pourraient être importants lors d'études cellulaires subséquentes. Pour être en mesure d'obtenir des résultats plus convaincants, quelques améliorations sont nécessaires quant à l'utilisation des analyses anatomiques.

Premièrement, les arbres matures sélectionnés, présentant des hauteurs et des dhp similaires, n'avaient pas tous les mêmes taux de croissance. Par exemple, au libéral-23, certains arbres ont formé un cerne de croissance avec une quinzaine de cellules alors que d'autres en ont formé un d'une quarantaine de cellules. Ces différences rendent difficiles et parfois impossibles les compilations de statistiques entre les arbres, réduisant ainsi le nombre d'échantillons traités. Un soin particulier devra donc être porté lors du choix des arbres. Les arbres matures et dominants devront être sélectionnés selon le nombre de cellules formées au cours des 3 à 5 dernières années par exemple.

Deuxièmement, afin de comparer plus adéquatement les analyses cellulaires avec les données climatiques, la formation du cerne de croissance devra être suivie plus en détail. Par exemple, la technique élaborée par Wodzicki (1971) permet de calculer les taux et les durées des différents stades à l'origine de la formation du cerne de croissance soit la division, l'expansion et la maturation cellulaire. La durée et le moment précis de la formation d'une cellule étant connus sur l'échelle du temps, la comparaison avec les données météorologiques en sera facilitée. Étant donné la courte période de croissance, les échantillons de cerne devront être récoltés sur un plus petit intervalle de temps.

D'autres facteurs climatiques, dont la photopériode et la couverture de neige au sol au printemps, devront être pris en considération dans les analyses subséquentes. Plusieurs auteurs ont démontré le rôle de la photopériode dans le contrôle de la longueur de la saison de croissance (Mellerowicz et *al*, 1992), au plan de la formation du cerne de croissance (Denne, 1974, 1976 ; Denne et Smith, 1971 ; Dinwoodie et Richardson, 1961 ; Mellerowicz et *al*, 1992). Le rôle de la couverture de neige, plus particulièrement dans la régulation du début de la saison de croissance, devra être évalué. Finalement, l'effet du climat de l'année précédente sur la croissance radiale devra être déterminé. En effet, le bilan physiologique (réserves) d'une année quelconque détermine un certain pourcentage de la croissance de l'année suivante (Fritts, 1976).

CHAPITRE 6

RÉFÉRENCES

6. Références

- Antonova, G.F., V.P. Cherkashin, V.V. Stasova, and T.N. Varaksina. Daily dynamics in xylem cell radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Trees* 10: 24-30, 1995.
- Antonova, G.F. and V.V. Stasova. Biomass accumulation in tracheid walls of the annual ring. *Lesovedenie* 3: 49-57, 1990.
- Antonova, G.F. and V.V. Stasova. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems. *Trees* 7: 214-219, 1993.
- Antonova, G.F. and V.V. Stasova. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems. *Trees* 11: 462-468, 1997.
- Archambault, S. and Y. Bergeron. An 802-year tree-ring chronology from the Quebec boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 674-682, 1992.
- Berlyn, G.P. and J.P. Miksche. *Botanical Microtechnique and Cytochemistry*. The Iowa State University Press, 1976, p. 1-321.
- Camarero, J.J., J. Guerrero-Campo, and E. Gutiérrez. Tree-ring growth and structure of *Pinus uncinata* and *Pinus sylvestris* in the Central Spanish Pyrenees. *Arctic and Alpine Research* 30: 1-10, 1998.

- Conkey, L.E. Red spruce tree-ring widths and densities in Eastern North America as indicators of past climate. *Quaternary research* 26: 232-243, 1986.
- Creber, G.T. and W.O. Chaloner. Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *The Botanical Review* 50: 357-448, 1984.
- Creber, G.T. and W.O. Chaloner. Environmental influences on cambial activity. In: *The vascular cambium*, Research Studies Press Ltd., 1990, p. 159-189.
- Denne, M.P. Temperature and tracheid development in *Pinus sylvestris* seedlings. *Journal of Experimental Botany* 22: 362-370, 1971.
- Denne, M.P. Effects of light intensity on tracheid dimensions in *Picea sitchensis*. *Annals of Botany* 38: 337-345, 1974.
- Denne, M.P. Effects of environmental change on wood production and wood structure in *Picea sitchensis* seedlings. *Annals of Botany* 40: 1017-1028, 1976.
- Denne, M.P. Definition of latewood according to Mork (1928). *IAWA Bulletin* 10: 59-62, 1988.
- Denne, M.P. and C.J. Smith. Daylength effects on growth, tracheid development, and photosynthesis in seedlings of *Picea sitchensis* and *Pinus sylvestris*. *Journal of Experimental Botany* 22: 347-361, 1971.

- Dinwoodie, J.M. and S.D. Richardson. Studies on the physiology of xylem development. II. Some effects of light intensity, daylength and provenance of wood density and tracheid length in *Picea sitchensis*. *Journal of the Institute of Wood Science* 7: 34-47, 1961.
- Fahn, A. and E. Werker. Seasonal cambial activity. In: *The vascular cambium*, Research Studies Press Ltd., 1990, p. 139-153.
- Filion, L. and L. Courmoyer. Variation in wood structure of eastern larch defoliated by the larch sawfly in subarctic Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 1263-1268, 1995.
- Ford, E.D. and A.W. Robards. Short term variation in tracheid development in the early wood of *Picea sitchensis*. *Leiden Botanical Series* 212-221, 1976.
- Fritts, H.C. *Tree ring and climate*. New York: Academic Press INC., 1976, 553 p.
- Krause, C. and H. Morin (a). Impact of spruce budworm defoliation on the number of latewood tracheids in balsam fir and black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 2029-2034, 1995.
- Krause, C. and H. Morin (b). Changes in radial increment in stems and roots of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) after defoliation by spruce budworm. *The Forestry Chronicle* 71: 747-754, 1995.
- Larson, P.R. Effects of temperature on the growth and wood formation of ten *Pinus resinosa* sources. *Silvae Genetica* 16: 58-65, 1967.

- Larson, P. R. (b). Wood formation and the concept of wood quality. New Haven, Yale University, School of Forestry, 1969, 54 p.
- Little, C.H.A., P.F Wareing. Control of cambial activity and dormancy in *Picea sitchensis* by indol-3-ylacetic and abscisic acids. *Canadian Journal of Botany* 59: 1480-1493, 1981.
- Lloyd, A.D., E.J. Mellerowicz, R.T. Riding, and R.C. Littell. Changes in nuclear genome size and relative ribosomal RNA gene content in cambial region cells of *Abies balsamea* shoots during the development of dormancy. *Canadian Journal of Botany* 74: 290-298, 1996.
- Mahmood, A. Number of initial-cell divisions as a measure of activity in the yearly cambial growth pattern in *Pinus*. *The Pakistan Journal of Forestry* 21: 27-42, 1971.
- Mellerowicz, E.J., W.K. Coleman, R.T. Riding, and C.H.A. Little. Periodicity of cambial activity in *Abies balsamea*. I. Effects of temperature and photoperiod on cambial dormancy and frost hardiness. *Physiologia Plantarum* 85: 515-525, 1992.
- Morin, H. and D. Laprise. Histoire récente des épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du lac Saint-Jean (Québec): une analyse dendrochronologique. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 1-8, 1990.
- Morin, H. Dynamics of balsam fir forest in relation to spruce budworm outbreaks in the Boreal Zone of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 730-741, 1994.

Mork, E. Die Qualität des Fichtenholzes unter besonderer Rücksichtnahme auf Schleif- und Papierholz. *Der Papier-Fabrikant* 26: 741-747, 1928.

Peterson, D.W. and D.L. Peterson. Effects of climate on radial growth of subalpine conifers in the North Cascade Mountains. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1921-1932, 1994.

Richardson, S.D. and J.M. Dinwoodie. Studies on the physiology of xylem development. I. The effects of night temperature on tracheid size and wood density in conifers. *Journal of the Institute of Wood Science* 6: 3-13, 1960.

Richardson, S.D. Studies on the physiology of xylem development. III. Effects of temperature, defoliation and stem girdling on tracheid size in conifer seedlings. *Journal of the Institute of Wood Science* 12: 3-11, 1964.

Salisbury, F.B. and C.W. Ross. *Plant physiology*. Belmont: Wadsworth Inc., 1992, 682 p.

Savidge, R.A. and P.F. Wareing. Seasonal cambial activity and xylem development in *Pinus contorta* in relation to endogenous indol-3-yl-acetic and (S)-abscisic acid levels. *Canadian Journal of Forest Research* 14: 676-682, 1984.

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

- Sundberg, B., C.H.A. Little, R.T. Riding, and G. Sandberg. Levels of endogenous indole-3-acetic acid in the vascular cambium region of *Abies balsamea* trees during the activity-rest-quiescence transition. *Physiologia Plantarum* 71: 163-170, 1987.
- Vaganov, E.A. The tracheidogram method in tree-ring analysis and its application. In: *Methods of dendrochronology*, edited by R. Cook and L. Kairiukstis. Dordrecht: Kluwer Academy, 1990, p. 63-76.
- Vaganov, E.A., L.G. Vysotskaya, and A.V. Shashkin. Seasonal growth and structure of annual rings of larch at the northern forest limit. *Lesovedenie* 5: 3-15, 1994.
- Vysotskaya, L.G. and E.A. Vaganov. Components of the variability of radial cell size in tree rings of conifers. *IAWA Bulletin* 10: 417-428, 1989.
- Whitmore, F.W. and R. Zahner. Development of the xylem ring in stems of young red pine trees. *Forest Science* 12: 198-210, 1966.
- Wodzicki, T.J. Mechanism of xylem differentiation in *Pinus silvestris* L. *Journal of Experimental Botany* 22: 670-687, 1971.
- Zabuga, V.F. and G.A. Zabuga. Dynamics of morphometric indices of the annual ring of Scotch pine in the forest-steppe of the Western Lake Baikal region. *Lesovedenie* 2: 46-53, 1990.