

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

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

**PAR
DENIS WALSH
B. SC.**

**GAUCHISSEMENT DE LA TIGE ET CROISSANCE DE SEMIS
DE CONIFÈRE TRAITÉS À L'ÉTHYLÈNE ET SOUMIS À
L'ANAÉROBIOSE RACINAIRE**

JANVIER 1993



Mise en garde/Advice

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

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

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

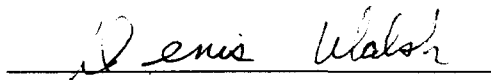
The author retains ownership of the copyright of this dissertation or thesis. Neither the dissertation or thesis, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

RÉSUMÉ

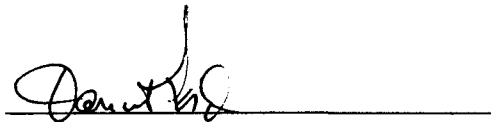
Le gauchissement de la tige est un défaut de croissance des semis d'épinette noire produits en récipients. Il se caractérise par la verse du semis lorsque ceux-ci atteignent 70 à 80 mm de hauteur. Les plants se redressent le plus souvent mais plusieurs d'entre eux sont jugés impropres au reboisement. La réduction de la croissance en hauteur et l'accélération de la croissance secondaire de la tige pourraient réduire la proportion de plants affectés. L'éthylène est reconnu pour stimuler la croissance radiale et inhiber la croissance en hauteur chez les plantes ligneuses. Une solution d'éthéphon de 0, 100, 500 et 1000 ppm a été appliquée par vaporisation foliaire sur des semis âgés de 8, 10 et 12 semaines à raison de deux applications par semaine pendant deux semaines. Le taux de gauchissement a diminué chez les semis traités à la huitième semaine tandis qu'il augmentait pour ceux traités à la dixième et douzième semaine. Les semis traités présentaient moins de défauts à la fin de la période de croissance en hauteur que les semis témoins. Les traitements à l'éthéphon ont inhibé la croissance en hauteur (H) mais n'ont pas stimulé la croissance en diamètre (D), d'où une diminution du rapport H/D. La biomasse aérienne fut réduite significativement tandis que la biomasse racinaire ne fut affectée que pour les plants traités à la huitième semaine. La diminution de l'allongement de la tige en début de la période de croissance exponentielle est donc un moyen efficace de réduire l'impact du gauchissement sauf que la biomasse en est diminuée d'autant. Les traitements à l'éthéphon montrent que ce régulateur de croissance est impliqué dans le redressement géotropique de la tige. L'éthylène dégagé par l'éthéphon aurait perturbé le redressement géotropique immédiat de l'apex de la tige mais il aiderait au redressement plus lent résultant de la formation de bois de compression.

Les effets d'un déficit en oxygène au niveau des racines sur le métabolisme de l'éthylène ont été étudiés dans une deuxième expérience. Un sol à trop forte teneur en eau entraîne à une mauvaise aération des racines et des changements physiologiques dont la régulation est assurée, en théorie, par l'éthylène. L'impact d'un tel déficit en O₂ au niveau racinaire a été étudié chez des semis de 11 semaines d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) et de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) cultivés dans quatre bassins contenant une solution nutritive à différentes concentrations en O₂ dissous. Celles-ci variaient de 2 ppm pour les

conditions les plus anaérobiques à environ 8 ppm pour les conditions les plus aérobiques. Les dommages causés par les conditions anaérobiques furent beaucoup plus importants chez le pin gris que chez l'épinette noire. Dans les deux cas, les croissances en hauteur et en diamètre de la tige, ainsi que les croissances en biomasse des parties racinaires et aériennes furent réduites fortement par les traitements à 5 et à 2 ppm d'O₂. Un gonflement de l'hypocotyle juste au-dessus du niveau d'inondation, de même que l'apparition de lenticelles hypertrophiées et d'aérenchymes dans les racines et l'hypocotyle caractérisaient les semis placés en conditions plus anaérobiques. Celles-ci ont stimulé la production de l'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) dans les racines, mais pas la production d'éthylène dans les tiges. La forme conjuguée de l'ACC, le malonyl-ACC, était présente en forte concentration dans les racines, indiquant ainsi que la malonysation joue un rôle important dans la régulation de la biosynthèse de l'éthylène. Si l'anaérobie a inhibé fortement la croissance de la tige et des racines, ce stress n'a pas influencé le taux de gauchissement de la tige de l'épinette noire. Ainsi, l'éthylène ne serait pas en cause dans le gauchissement, du moins dans des conditions de stress situées au niveau des racines. Sous ces conditions, en effet, l'ACC n'est pas transloqué dans la tige. De plus, la formation de tissus lacuneux qui pourrait venir diminuer la capacité de charge de la tige ne se fait qu'au niveau de l'hypocotyle.



Denis Walsh



Daniel Lord

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mon directeur de recherche, le Dr. Daniel Lord, pour son appui lors de la réalisation de cette recherche. Je veux aussi remercier Messieurs Jacques Allaire et Daniel Gagnon qui ont collaboré de près à la phase expérimentale au niveau de la culture des semis et des échantillonnages. Le Dr. Guy Collin et Madame Hélène Deslaurier ont été d'une aide précieuse pour l'analyse chromatographique de l'éthylène, Monsieur Stéphane Mercier du Ministère des Forêts du Québec pour l'analyse de l'ACC-MACC, Madame Linda Bouchard pour l'étude histologique. L'auteur est redevable aux Dr Christian Cholette (UQAC) et Francine Bigras (CFL) pour la correction du manuscrit original. Enfin, le support financier du Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (C.S.R.N.G.), du Ministère des Forêts, des Coopératives forestières de Ferland-Boileau et de Girardville, ont permis la réalisation de cette recherche.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	ii
REMERCIEMENTS	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES FIGURES	viii
LISTE DES TABLEAUX	xiv
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I: MODIFICATION DU PATRON DE GAUCHISSEMENT ET DE LA CROISSANCE DES SEMIS D'ÉPINETTE NOIRE PAR L'APPLICATION D'ÉTHÉPHON	
1.1 Introduction	9
1.2 Matériel et méthodes	11
1.2.1 Conditions de culture	11
1.2.2 Traitements	12
1.2.3 Dispositif expérimental	14
1.2.4 Mesures du gauchissement	16
1.2.5 Échantillonnage	16
1.2.6 Traitement des données	17
1.3 Résultats	19
1.3.1 Gauchissement	19
1.3.2 Effet de l'inhibiteur de l'action de l'éthylène	31
1.3.3 Action de la concentration en éthéphon et de la date d'application sur la croissance	39
1.3.4 Croissance en hauteur de la tige	39

1.3.5	Croissance en diamètre et relation avec la croissance en hauteur	45
1.3.6	Patron d'allocation de la biomasse	55
1.4	Discussion	62
1.5	Conclusion	75
 CHAPITRE II: EFFETS D'UN DÉFICIT EN OXYGÈNE AU NIVEAU RACINAIRE SUR LA CROISSANCE ET LE MÉTABOLISME DE L'ÉTHYLÈNE CHEZ DES JEUNES SEMIS D'ÉPINETTE NOIRE ET DE PIN GRIS		
2.1	Introduction	78
2.1.1	L'irrigation et le gauchissement	78
2.1.2	L'inondation du sol et le déficit en oxygène	79
2.1.3	Réponses physiologiques des semis au déficit en oxygène	81
2.1.4	Mécanismes de tolérance à l'hypoxie racinaire	83
2.2	Matériel et méthodes	89
2.2.1	Conditions de culture avant traitement	89
2.2.2	Traitements	90
2.2.3	Conditions de culture au cours des traitements d'oxygénation racinaire	95
2.2.4	Mesure de la production d'éthylène	98
2.2.5	Détermination de l'ACC et du MACC	99
2.2.6	Histologie	101
2.2.7	Mesure du gauchissement	101
2.2.8	Traitement des données	102
2.3	Résultats	102
2.3.1	Vigueur et changements morphologiques	102
2.3.2	Croissance des semis et répartition de la biomasse	106
2.3.3	Mesures de l'éthylène, de l'ACC et du MACC	112

2.3.4	Le taux de gauchissement	114
2.3.5	Histologie de l'épinette noire	116
2.3.6	Histologie du pin gris	120
2.4	Discussion	130
2.5	Conclusions	141
CONCLUSIONS GÉNÉRALES		143
RÉFÉRENCES		145

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1	Dispositif expérimental utilisé dans l'expérience sur l'éthéphon et le TSA; six récipients de 67 semis formaient une parcelle expérimentale. Le traitement au TSA ne comprenait qu'un sous-échantillon d'un récipient. Tous les traitements ont été répétés trois fois à l'exception du traitement au Tween 20. Les parcelles ont été disposées aléatoirement dans la serre et les semis ont aussi été échantillonnés aléatoirement à l'intérieur de chaque parcelle sauf dans un récipient qui était réservé pour mesurer du taux de gauchissement. G: récipient utilisé pour les mesures du gauchissement; TSA: récipient utilisé pour le traitement au TSA; 1, 2, 3: répétitions.....	15
Figure 1.2	Taux de gauchissement des parcelles traitées durant les semaines 8 et 9 avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20.....	20
Figure 1.3	Taux de gauchissement des parcelles traitées durant les semaines 10 et 11 avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20.....	23
Figure 1.4	Taux de gauchissement des parcelles traitées durant les semaines 12 et 13 avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20.....	25
Figure 1.5	Classes de gauchissement des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 8 et 9. Le test du Khi-carré a été utilisé pour comparer les fréquences de gauchissement des traitements au témoin pour la même semaines: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$	28
Figure 1.6	Classes de gauchissement des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 10 et 11. Le test du Khi-carré a été utilisé pour comparer les fréquences de gauchissement des traitements au témoin pour la même semaines: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$	29
Figure 1.7	Classes de gauchissement des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 12 et 13. Le test du Khi-carré a été utilisé pour comparer les fréquences de gauchissement des traitements au témoin pour la même semaines: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$	30

- Figure 1.8 Taux de gauchissement total des parcelles traitées au thiosulfate d'argent (TSA) et au TSA combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 10 et 11. Le TSA (1mM Ag) a été appliqué une journée avant la première application d'éthéphon. L'éthéphon a été appliqué deux fois par semaine pendant deux semaines.....32
- Figure 1.9 Classes de gauchissement des parcelles traitées au thiosulfate d'argent (TSA) et au TSA combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 10 et 11. Le thiosulfate d'argent (1mM Ag) a été appliqué une journée avant la première application d'éthéphon. L'éthéphon a été appliqué deux fois par semaine pendant deux semaines. Le test du Khi-carré a été utilisé pour comparer les fréquences de gauchissement des traitements au témoin pour la même semaine: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$34
- Figure 1.10 Taux de gauchissement total des parcelles traitées au thiosulfate d'argent (TSA) et au TSA combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 12 et 13. Le TSA (0,5 mM Ag) a été appliqué la première fois une journée avant la première application d'éthéphon et une deuxième fois après une semaine d'intervalle. L'éthéphon a été appliqué deux fois par semaine pendant deux semaines.....36
- Figure 1.11 Classes de gauchissement des parcelles traitées au thiosulfate d'argent (TSA) et au TSA combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 12 et 13. Le thiosulfate d'argent (0,5 mM Ag) a été appliqué une première fois une journée avant la première application d'éthéphon et une deuxième fois la semaine suivante. L'éthéphon a été appliqué deux fois par semaine pendant deux semaines. Le test du Khi-carré a été utilisé pour comparer les fréquences de gauchissement des traitements au témoin pour la même semaine: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$38
- Figure 1.12 Croissance en hauteur de la tige des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines (A) 8-9, (B) 10-11, (C) 12-13; les flèches indiquent la période des traitements. Les moyennes ont été établies pour une série de 30 semis et les barres verticales représentent l'erreur-standard.....42
- Figure 1.13 Évolution du rapport hauteur de la tige sur le diamètre au collet des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines (A) 8-9, (B) 10-11 et (C) 12-13. Les flèches indiquent la période des traitements.....49

Figure 1.14	Relations allométriques entre le diamètre au collet (D) et la hauteur de la tige (H) des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 8-9, 10-11 et 12-13. La relation allométrique s'écrit: $\text{Log}_e(D) = b_0 + b_1 \text{Log}_e(H)$	52
Figure 1.15	Évolution de la masse sèche aérienne (tige + aiguilles) et racinaire des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines (A) 8-9, (B) 10-11 et (C) 12-13 avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Les flèches indiquent la période des traitements.....	56
Figure 2.1	Voie biosynthétique de l'éthylène d'après Yang et Hoffman (1984).....	86
Figure 2.2	Système d'oxygénation et de désoxygénation de la solution nutritive alimentant les bassins hydroponiques. Le réservoir de gauche est oxygéné par barbotage d'air tandis que celui de droite est désoxygéné par barbotage d'azote gazeux. Un système de valves permet de mélanger les deux effluents pour obtenir les concentrations d'oxygène désirées pour chaque traitement.....	91
Figure 2.3	Schéma simplifié des bassins hydroponiques utilisés dans cette expérience, incluant le système de recirculation de la solution nutritive en circuit fermé.....	93
Figure 2.4	Concentrations en oxygène dissous dans la solution nutritive des quatre traitements d'oxygénation pour l'épinette noire (A) et le pin gris (B) au cours de la période de traitement.....	94
Figure 2.5	Conductivité électrique ($\mu\text{mhos cm}^{-1}$) et pH de la solution nutritive mesurés dans les réservoirs d'alimentation des bassins au cours de la période de traitement	96
Figure 2.6	Température de la solution nutritive mesurée dans les réservoirs d'alimentation des bassins au cours de la période de traitement.....	96
Figure 2.7	Semis d'épinette noire (A) et de pin gris (B) après 44 jours de culture en solution hydroponique sous différentes conditions.....	104
Figure 2.8	Développement de lenticelles hypertrophiées et de racines adventives sur les semis d'épinette noire (A) et de pin gris (B) après 44 jours de traitement anaérobie.....	105

Figure 2.9	Hauteur de la tige, diamètre de l'hypocotyle et diamètre au premier entrenoeud des semis d'épinette noire durant la période de traitement. Moyenne + erreur-type, n = 10. Pour chaque date d'échantillonnage, les moyennes surmontées d'une lettre distincte sont significativement différentes à un niveau de probabilité de 5%.....	107
Figure 2.10	Hauteur de la tige, diamètre de l'hypocotyle et diamètre au premier entrenoeud des semis de pin gris durant la période de traitement. Moyenne + erreur-type, n = 10. Pour chaque date d'échantillonnage, les moyennes surmontées d'une lettre distincte sont significativement différentes à un niveau de probabilité de 5%.....	108
Figure 2.11	Évolution de la masse sèche de la partie aérienne (tige et aiguilles), des racines et du rapport des masses sèches tige et aiguilles/racines des semis d'épinette noire durant la période de traitement. Moyenne + erreur-type, n = 10. Pour chaque date d'échantillonnage, les moyennes surmontées d'une lettre distincte sont significativement différentes à un niveau de probabilité de 5%. Les rapports des masses sèches des traitements n'ont pas été comparés.....	110
Figure 2.12	Évolution de la masse sèche de la partie aérienne (tige et aiguilles), des racines et du rapport des masses sèches tige et aiguilles/racines des semis de pin gris durant la période de traitement. Moyenne + erreur-type, n = 10. Pour chaque date d'échantillonnage, les moyennes surmontées d'une lettre distincte sont significativement différentes à un niveau de probabilité de 5%. Les rapports des masses sèches des traitements n'ont pas été comparés.....	111
Figure 2.13	Production d'éthylène des tiges d'épinette noire et de pin gris durant la période de traitement. Moyenne + erreur-type, n = 5. Pour chaque date d'échantillonnage, les moyennes surmontées d'une lettre distincte sont significativement différentes à un niveau de probabilité de 5%.....	113
Figure 2.14	Taux de gauchissement de la tige des semis d'épinette noire durant la période de traitement. Les classes de gauchissement correspondent à l'angle de la tige par rapport à la verticale.....	115

- Figure 2.15 Section transversale d'une racine terminale d'un semis d'épinette noire. (A) aérobie+: péricycle bien formé de cellules parenchymateuses fortement imbriquées. (B) anaérobie-: cellules du péricycle turgescentes et espaces intercellulaires (flèche) de nature schyzogène entre les cellules compagnes. CO: cortex; P: péricycle; Ph: phloème; X: xylème (x536).....117
- Figure 2.16 Section d'une racine principale d'épinette noire prélevée juste sous la ligne d'immersion. (A) aérobie+: espaces intercellulaire absents dans le péricycle; le périderme est bien développé. (B) anaérobie-: présence d'aérenchymes sous-jacentes aux lenticelles. P: péricycle; Ph: phloème; Pm: périderme; X: xylème (x162).....119
- Figure 2.17 Développement d'une lenticelle hypertrophiée et d'espaces intercellulaires (flèche) sur l'hypocotyle d'un semis d'épinette noire cultivé en anaérobie-. Les parenchymes non-conducteurs du phloème proviennent de la division péricleinale des cellules de rayon. C: cambium; E: épiderme; L: lenticelle; Ph: phloème; Pm: périderme (x370).....121
- Figure 2.18 Section de l'hypocotyle d'un semis d'épinette noire cultivé en aérobie+ (A) et en anaérobie- (B). Les flèches indiquent la présence de nombreux espaces intercellulaires dans le cortex des semis en anaérobie-. C: cambium; Co: cortex; Ph: phloème; Pm: périderme (x305).....122
- Figure 2.19 Section de la tige d'un semis d'épinette noire cultivé en aérobie+ (A) et en anaérobie- (B). Dans les deux cas, le périderme est bien développé et les espaces intercellulaires sont absents. CO: cortex; Ph: phloème; Pm: périderme; X: xylème (x210).....125
- Figure 2.20 Section transversale d'une racine terminale d'un semis de pin gris cultivé en aérobie+ (A) et en anaérobie- (B). En aérobie+, le méristème médullaire n'est pas encore différencié et le péricycle est formé de cellules fortement imbriquées. En anaérobie-, la formation d'aérenchyme dans le péricycle est visible. Ce péricycle est formé de cellules hypertrophiées de forme arrondies laissant apparaître de grand espaces intercellulaires schizogéniques. Co: cortex; EnD: endoderme; P: péricycle; PC: procambium; Ph: phloème; X: xylème (x406).....126
- Figure 2.21 Section de la racine pivotante de semis de pin gris cultivé en aérobie+ (A) et en anaérobie- (B). En (B), les aérenchymes forment une bande continue juste sous le périderme; C: cambium; P: péricycle; Pm: périderme; Ph: phloème (x406).....127

- Figure 2.22 Lenticelle se développant sur l'hypocotyle d'un semis de pin gris cultivé en aérobie-. L: lenticelle (x210).....128
- Figure 2.23 Section de l'hypocotyle de semis de pin gris cultivé en aérobie+ (A) et en anaérobie- (B). Le cortex de l'hypocotyle des semis en anaérobie- est formé de cellules de parenchyme très irrégulières espacées par de nombreux espaces intercellulaires (flèches). En aérobie+, les cellules du cortex sont aplaties et les espaces intercellulaires sont moins nombreux (x406).....129
- Figure 2.24 Section de la tige de semis de pin gris cultivé en aérobie (A) et en anaérobie- (B). Il y a eu formation d'aérenchymes (flèches) dans les deux cas (x586).....131

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1	Calendrier de fertilisation.....	13
Tableau 1.2	Types de traitement et dates d'application.....	14
Tableau 1.3	Analyse de variance des mesures répétées dans le temps de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 8 et 9.....	21
Tableau 1.4	Analyse de variance des mesures répétées dans le temps après transformations polynomiales de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 8 et 9.....	21
Tableau 1.5	Analyse de variance des mesures répétées dans le temps de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 10 et 11.....	24
Tableau 1.6	Analyse de variance des mesures répétées dans le temps après transformations polynomiales de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 10 et 11.....	24
Tableau 1.7	Analyse de variance des mesures répétées dans le temps de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 12 et 13.....	26
Tableau 1.8	Analyse de variance des mesures répétées dans le temps après transformations polynomiales de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 12 et 13.....	26
Tableau 1.9	Analyse de variance des mesures répétées dans le temps de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées au thiosulfate d'argent (TSA) et au thiosulfate d'argent combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 10 et 11.....	33
Tableau 1.10	Analyse de variance des mesures répétées dans le temps après transformations polynomiales de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées au thiosulfate d'argent (TSA) et au thiosulfate d'argent combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 10 et 11.....	33

Tableau 1.11	Analyse de variance des mesures répétées dans le temps de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées au thiosulfate d'argent (TSA) et au thiosulfate d'argent combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 12 et 13.....	37
Tableau 1.12	Analyse de variance des mesures répétées dans le temps après transformations polynomiales de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées au thiosulfate d'argent (TSA) et au thiosulfate d'argent combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 12 et 13.....	37
Tableau 1.13	Analyse factorielle de variance à deux critères de classification (A) concentration en éthéphon et (B) date d'application de l'éthéphon des variables morphologiques des semis après 16 semaines de croissance.....	40
Tableau 1.14	Analyse factorielle de variance à deux critères de classification (A) concentration en éthéphon et (B) date d'application de l'éthéphon des variables morphologiques des semis après 20 semaines de croissance.....	41
Tableau 1.15	Hauteur de la tige des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test <i>L.S.D.</i> de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$	44
Tableau 1.16	Diamètre de l'hypocotyle mesuré au collet des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test <i>L.S.D.</i> de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$	46
Tableau 1.17	Diamètre de la tige mesuré au premier entrenoeud des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test <i>L.S.D.</i> de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$	48

Tableau 1.18	Rapport hauteur/diamètre des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test <i>L.S.D.</i> de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$	51
Tableau 1.19	Relation allométrique entre le diamètre au collet (D) et la hauteur de la tige (H) des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20.....	54
Tableau 1.20	Masse sèche de la tige des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test <i>L.S.D.</i> de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$	57
Tableau 1.21	Masse sèche des racines des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test <i>L.S.D.</i> de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$	58
Tableau 1.22	Répartition de la masse sèche entre la tige, les aiguilles et les racines à la semaine 16 des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test <i>L.S.D.</i> de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$	60
Tableau 1.23	Répartition de la masse sèche entre la tige, les aiguilles et les racines à la semaine 20 des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test <i>L.S.D.</i> de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$	61

Tableau 1.24	Taux relatif de croissance (TRC) de la partie aérienne et racinaire des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test <i>L.S.D.</i> de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$	63
Tableau 2.1	Calendrier de fertilisation des semis avant leur repiquage dans les bassins hydroponiques.....	90
Tableau 2.2	Concentrations ioniques des éléments minéraux de la solution nutritive utilisée au cours de la période des traitement.....	97
Tableau 2.3	Concentration en ACC, MACC et production d'éthylène dans les racines des semis d'épinette noire et de pin gris après 44 jours de culture hydroponique. Moyenne \pm erreur-type, $n = 5$. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$. Les comparaisons sont par colonnes et par espèces.....	113
Tableau 2.4	Différentiation cellulaire de la racine terminale de semis d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.....	118
Tableau 2.5	Différentiation cellulaire d'une racine principale de semis d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.....	118
Tableau 2.6	Différentiation cellulaire de l'hypocotyle et de la tige des semis d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.....	123
Tableau 2.7	Nombre de canaux résinifères et densité moyenne par surface de xylème (mm^{-2}) à différents niveaux des tiges d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.....	124
Tableau 2.8	Différentiation cellulaire de l'hypocotyle et de la tige de semis de pin gris en fonction de l'oxygénation racinaire.....	132

INTRODUCTION

Au Québec, l'exploitation intensive de la forêt boréale a eu pour conséquence de mettre en péril la régénération des espèces résineuses comme l'épinette noire et le pin gris. En plus, l'épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette qui a sévi au milieu des années soixante-dix a réduit les possibilités d'exploitation et les intervenants forestiers ont même envisagé la possibilité d'une rupture de stock de la matière ligneuse. La nouvelle politique forestière adoptée par le gouvernement du Québec vise à assurer la pérennité de la ressource forestière par une politique intégrée d'aménagement: l'adaptation des modes de récolte dans le but de favoriser une meilleure régénération naturelle là où cette dernière peut se réaliser adéquatement; le reboisement conventionnel dans les territoires où une régénération adéquate ne pourra être obtenue par l'adaptation des méthodes de coupe ainsi que dans les superficies déjà perturbées et non régénérées (MER 1984). Le Ministère des Forêts du Québec a entrepris depuis 1984 un ambitieux programme de reboisement pour regarnir les aires de coupe non régénérées. Ainsi le nombre de semis plantés est passé de 13 millions en 1983 à 250 millions en 1988 (Drapeau 1987). L'épinette noire est l'essence qui est la plus plantée puisque son aire de répartition est très étendue et qu'elle est très prisée pour la fabrication de la pâte à papier et le bois de sciage. La culture des semis en récipients s'est rapidement imposée comme méthode de culture. Sur les 242 millions de semis produits en 1989, 172,8 millions l'étaient en récipients, dont 86,2 millions de semis d'épinette noire (MFO 1991).

La mise en marche d'un tel programme ne s'est pas fait sans heurt; non seulement la capacité de production des semis a dû augmenter considérablement mais, en même temps, il a

fallu mettre en place un système de contrôle de la qualité très sévère pour s'assurer que les semis soient aptes à survivre après la plantation et puissent se développer rapidement. Le ministère des Forêts du Québec utilise 15 normes et critères de qualité lors des inventaires de qualification des semis au moment de la livraison (Brouillette *et al.* 1987). Ces normes sont basées sur des critères morphologiques comme la hauteur, le diamètre de la tige, l'enracinement ainsi que la forme générale de la tige. Ainsi, lorsque l'inclinaison de la tige dépasse 15° par rapport à la verticale en passant par le collet, le plant est jugé inacceptable pour le reboisement; 5 à 20% des semis peuvent avoir de tels défauts à la fin de la saison de production et sont déclassés, ce qui occasionne des pertes financières importantes pour les producteurs. Les producteurs privés de semis en récipients éprouvent d'ailleurs des difficultés à rencontrer certaines normes de qualité (Miron *et al.* 1988).

Le gauchissement de la tige de l'épinette noire est un défaut de croissance qui est fréquent chez les jeunes semis cultivés en serres ou en tunnels surtout lors d'une production hivernale. Le gauchissement correspond à la verse de la tige, reliée probablement à la faiblesse de la capacité de support de celle-ci. Les défauts qui apparaissent à la suite du redressement subséquent prennent plusieurs formes: spiralisation, forme en escalier, semis couché.

Les défauts de croissance apparaissent chez l'épinette noire durant la période de croissance exponentielle en hauteur, lorsque la tige atteint 70 à 80 mm. La tige verse, croît à l'horizontale et devient déformée; on parle alors d'étiollement de la tige (Béland et Lapierre 1991), de spiralisation (Margolis *et al.* 1991) ou de gauchissement (Lord *et al.* 1990). Selon Lord *et al.* (1990), le terme étiollement ne correspond pas parfaitement à la réalité, un plant étiolé étant un plant qui en condition de faible luminosité devient très allongé et

chlorosé; le terme gauchissement est plus approprié et plus général que spiralisation puisque gauchir veut dire subir une déviation ou une torsion.

L'incidence du gauchissement de la tige de l'épinette noire correspond à une phase très précise de son développement, soit la croissance exponentielle de la première année de croissance. Les premiers plants gauchis apparaissent vers la huitième semaine après le semis et le taux maximum est atteint vers la treizième semaine; la susceptibilité des plants diminue dès lors jusqu'à la fin de la production; 10 à 70% des plants sont affectés selon les années par ce défaut de croissance, du moins temporairement (Lord *et al.* 1990). Le taux maximal du gauchissement correspond à la période où le rapport hauteur/ diamètre de la tige est le plus élevé et serait donc relié à la faiblesse dans la capacité de support de celle-ci (Margolis et Lord 1990).

Des critères d'élasticité imposent à tous les êtres vivants des limites aux proportions biologiques qu'ils peuvent atteindre (McMahon 1973). La tige de l'épinette noire peut être assimilée à une colonne cylindrique élastique longue et mince de diamètre D et de longueur L où la force P représente le poids total de la colonne agissant sur le centre de masse. Si la colonne est très effilée, comme dans le cas des semis d'épinette, un petit déplacement latéral de la tige résulte en un moment de flexion exercé par la force P qui n'est pas contrebalancé par les forces élastiques internes, ce qui cause un "gauchissement élastique" [elastic buckling]. Une telle colonne peut être instable lorsque le rapport de sa longueur sur son diamètre (L/D) est supérieur à 25, ce qui inclut la majorité des arbres (McMahon 1973). Greenhill (1881 dans McMahon 1973) a démontré que la relation

entre le diamètre minimum requis (D_{\min}) pour qu'une colonne de hauteur H soit stable s'écrit:

$$D_{\min} = a H^{3/2}$$

où a est une constante qui tient compte des propriétés mécaniques du matériel. Cette règle signifie que le diamètre d'un arbre doit s'accroître plus rapidement que la hauteur au risque d'une perte de stabilité résultant des contraintes élastiques du matériel.

Chez les végétaux, la tige a une double fonction; elle sert à la fois à la conduction de l'eau, des sels minéraux et des divers métabolites ainsi qu'au support des organes qui s'y greffent. Au cours de la croissance, l'addition de nouveaux tissus par l'activité cambiale résulte en une augmentation de la charge que doit supporter la tige, ce qui entraîne un accroissement des stress internes. La croissance radiale induite par l'activité du méristème latéral compense l'augmentation des stress internes en augmentant l'aire sur laquelle agissent les forces de compression. Lorsque la croissance latérale est absente, la croissance apicale indéterminée peut ultimement produire des stress internes qui excèdent la capacité des tissus axiaux à supporter leur propre poids (Niklas et O'Rourke 1982).

Bissonnette (1987) a étudié l'hypothèse qu'un stress hydrique entraînerait une diminution de la croissance en hauteur de la tige, ce qui aurait pour effet de diminuer le gauchissement. La croissance en hauteur de même que l'incidence du gauchissement ont diminué significativement avec la diminution des arrosages tandis qu'une irrigation trop abondante augmentait le taux de gauchissement. Ces données indiquent qu'une mauvaise oxygénation au niveau des racines pourrait en être la cause, ce stress induisant probablement une augmentation de la concentration interne en éthylène dans les tissus.

La concentration en éthylène augmente chez les plantes qui poussent dans un substrat saturé en eau. L'augmentation de l'éthylène est causée en partie par le fait que le coefficient de diffusion de l'éthylène dans l'eau est 10 000 fois plus faible que dans l'air (Jackson 1985); l'eau saturant le sol empêche la diffusion de l'éthylène hors des tissus. Lorsque la concentration en O_2 de la solution diminue partiellement, l'éthylène augmente en vertu des effets combinés d'une synthèse plus rapide et du trappage par l'eau. Selon Bradford (1980, dans Jackson 1985), l'anoxie stimule plutôt que ne supprime la formation de l'acide-1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) à partir de la méthionine. L'ACC additionnel ne peut être transformé en éthylène sans O_2 . L'ACC diffuse dans les cellules mieux aérées, à un endroit où les concentrations en O_2 sont suffisantes pour convertir l'ACC en éthylène. Dans les plants de tomates submergés, le précurseur peut être transporté des racines vers la tige par le flux de transpiration via la vascularisation racine-tige (Bradford et Yang 1980). Le sol pourrait aussi être une source additionnelle d'éthylène (Jackson 1985).

L'éthylène se différencie des autres hormones végétales par la simplicité de sa structure atomique et sa nature volatile. L'éthylène affecte la croissance et le développement des végétaux à une concentration aussi faible que $0,01 \mu L/L$ (Read 1987). C'est le physiologiste Neljukov qui reconnut le premier, au début du siècle, l'éthylène comme un régulateur de la croissance des plantes. Dans une expérience classique, il décrivit la "triple réponse" de semis de pois exposés à une atmosphère enrichie en éthylène soit, l'inhibition de l'allongement de la tige, l'augmentation de son diamètre et le port horizontal de la plante.

La mise au point d'instruments de mesure très performants comme le chromatographe en phase gazeuse et le développement de composés de synthèse libérant de l'éthylène ont permis

d'augmenter considérablement les connaissances sur le rôle de l'éthylène dans la croissance et le développement des végétaux. Un de ces produits est l'acide 2-chloroéthyl phosphonique commercialisé sous le nom d'Éthrel ou d'éthéphon. Ce composé est stable en milieu acide mais se décompose rapidement en éthylène, en chlore et en phosphate au dessus d'un pH de 4,5 (Warner et Leopold 1969).

La biosynthèse de l'éthylène a fait l'objet de plusieurs revues de littérature (Abeles 1973; Yang 1980; Yang et Hoffman 1984; Kende 1989). La méthionine, un acide aminé, est le premier intermédiaire de la synthèse de l'éthylène. Elle est convertie en un deuxième intermédiaire, le S-adénosylméthionine (SAM) en présence d'ATP. À son tour le SAM est catalysé en un troisième intermédiaire, l'acide 1-aminocyclopropane carboxylique (ACC). Cette étape joue un rôle clé dans le processus de régulation de l'éthylène. L'ACC synthétase est une enzyme labile dont la demi-vie ne dépasse pas 25 minutes (Yang et Hoffman, 1984). Elle ne se retrouve qu'en très faible quantité dans les plantes; par exemple, elle compte pour moins de 0,0001% de toutes les protéines solubles des tissus du péricarpe de la tomate. La conversion d'ACC en éthylène nécessite des conditions aérobiques. La catalyse est effectuée par un système d'enzymes oxydatives appelé EFE ("ethylene-forming-enzyme"), l'oxygène étant un cofacteur.

La régulation de la production d'éthylène se fait à différentes étapes du cycle biosynthétique. Les hormones de croissance comme l'acide abscissique (ABA), les cytokinines et les auxines, ainsi que différents facteurs de l'environnement comme la température, les concentrations en CO₂ et en O₂ et la lumière modulent la production d'éthylène. La concentration de ce régulateur de croissance est normalement très faible dans

température, les concentrations en CO_2 et en O_2 et la lumière modulent la production d'éthylène. La concentration de ce régulateur de croissance est normalement très faible dans les tissus végétaux. Le taux de production peut augmenter très rapidement cependant à la suite d'une induction de nature endogène ou exogène. L'ACC synthétase joue un rôle clé dans cette régulation.

Les stress sont des facteurs qui induisent la production d'éthylène. Ils peuvent être causés par des blessures mécaniques, les radiations, les insectes, la température (les basses aussi bien que les hautes températures), la sécheresse, l'inondation du système racinaire et l'exposition à des agents chimiques comme les exudats fongiques, herbicides, métaux, ozone, SO_2 et autres polluants. Les stress internes occasionnés par une flexion augmentent la concentration interne en éthylène. Lorsque les branches de pin blanc sont pliées à 90° , la concentration en éthylène dans les tissus augmente de 30% après 3 jours et de 70% après 18 jours (Brown et Leopold 1973). Dans tous les cas, les concentrations en ACC et en éthylène sont très faibles avant le stress. L'augmentation de la synthèse de l'ACC synthétase résulte rapidement en une accumulation de l'ACC et en une production d'éthylène.

Notre hypothèse de travail est que le gauchissement pourrait être causé par des stress de nature interne ou externe, alors que l'éthylène jouerait un rôle de médiation. Dans un premier temps, cette hypothèse sera testée en appliquant sur de jeunes semis d'épinette noire un composé libérant de l'éthylène. Si l'éthylène induit le gauchissement, une application exogène d'éthylène devrait causer une augmentation du nombre de tiges gauchies. Cette première partie de l'expérience a été réalisée en traitant de jeunes semis d'épinette noire avec l'acide 2-chloroéthyl phosphonique ou éthéphon. Si l'application d'éthylène induit vraiment

une augmentation du taux de gauchissement de la tige de l'épinette noire, l'application d'un inhibiteur de son action devrait diminuer le nombre de tiges gauchies. L'Argent est reconnu comme un puissant inhibiteur spécifique de l'action de l'éthylène (Beyer 1979). Le complexe thiosulfate d'argent (TSA) est non-phytotoxique et très mobile; ce composé s'avère un outil incomparable pour étudier l'implication de l'éthylène dans la croissance et le développement des plants (Read 1987). Simultanément aux traitements à l'éthéphon, un certain nombre de semis seront aussi traités avec un complexe de thiosulfate d'argent.

Le but de la deuxième expérience est de vérifier si un déficit en oxygène au niveau des racines induit une augmentation de la teneur en éthylène dans la tige du semis, causant le gauchissement de celle-ci. Des semis d'épinette noire ont été cultivés dans des bassins hydroponiques où le niveau d'oxygénation de la solution était contrôlé. La concentration en éthylène a été mesurée à toutes les semaines sur l'ensemble des traitements. L'ACC et sa forme conjuguée ont été mesurés à la fin de la période de traitement.

CHAPITRE I

MODIFICATION DU PATRON DE GAUCHISSEMENT ET DE LA CROISSANCE DES SEMIS D'ÉPINETTE NOIRE PAR L'APPLICATION D'ÉTHÉPHON

1.1 INTRODUCTION

La croissance radiale des arbres est influencée par des facteurs intrinsèques (les phytohormones) et extrinsèques (lumière, température, oxygène, CO₂, eau, sels minéraux) (Savidge 1988). L'action morphogénique des phytohormones est reconnue comme essentielle dans la réalisation d'un patron de développement ordonné de la croissance des plantes. Les auxines en particulier jouent un rôle prédominant dans le contrôle spatial et temporel de la morphogénèse végétale (Zajackowski *et al.* 1984). Des études sur certaines espèces de conifères montrent que les bourgeons (méristèmes apicaux et primordia foliaires) sont les principales sources d'auxines (Savidge 1988). Selon Sundberg *et al.* (1987, dans Savidge 1988), l'acide β indolylacétique (AIA) régularise l'expansion radiale des dérivés du cambium et la sensibilité du cambium des conifères à l'auxine pourrait être reliée à sa capacité de produire de l'éthylène. D'ailleurs, les tissus du cambium de *Chamaecyparis obtusa* montrent une production d'éthylène de 600 nl g⁻¹ h⁻¹ durant la période de croissance cambiale (Yamanaka 1985, dans Savidge 1988). La conversion de la méthionine en éthylène requiert la présence d'AIA qui stimule la production d'éthylène en induisant la synthèse de l'ACC-synthétase, une enzyme labile dont la demi-vie ne dépasse pas 25 minutes (Yang et Hoffman 1984).

D'autres facteurs influencent le taux de production d'éthylène, notamment l'orientation de la tige. L'inclinaison à 45° de la tige de plants d'*Acer platanoides* a pour effet d'augmenter significativement la production d'éthylène (Yamamoto et Kozlowski 1987); de même, la concentration interne en éthylène augmente dans les rameaux courbés de *Pinus strobus* (Brown et Leopold 1973). Le rôle de régulation de l'éthylène dans les réponses géotropiques a été démontré pour de nombreuses plantes herbacées (Salisbury et Wheeler 1981; Wheeler et Salisbury 1981; Wheeler *et al.* 1986; Pickard 1985; Prasad et Cline 1985, 1987; Balatti et Willemöes 1989; Clifford et Oxlade 1989).

La mise au point de composés de synthèse libérant de l'éthylène a grandement fait avancer nos connaissances sur les effets physiologiques de ce régulateur de croissance (Beaudry et Kays 1990). L'acide 2-chloroéthyl phosphonique commercialisé sous le nom d'Ethrel ou d'Éthéphon est l'un de ces composés. Il est stable en milieu acide mais se décompose rapidement en éthylène, en chlore et en phosphate au dessus d'un pH de 4.5 (Warner et Leopold 1969).

L'éthéphon est couramment utilisé pour diminuer la verse des céréales puisqu'il inhibe l'élongation du coléoptyle (Beaudry et Kays 1990). L'éthéphon a aussi été utilisé pour ralentir l'élongation de la tige de plusieurs espèces de semis de conifères: *Tsuga heterophylla*, *Tsuga canadensis*, *Pinus contorta*, *Picea glauca*, *Pseudotsuga menziessi* et *Cupressus arizonica* (Ross *et al.* 1983). L'application d'éthéphon sur des rameaux de *Pinus strobus* (Brown et Leopold 1973) ou de *Pinus radiata* (Barker 1979) stimule la croissance en diamètre au point d'application. D'une manière similaire, lorsqu'une branche d'arbre est pliée, la concentration en éthylène de celle-ci augmente (Leopold *et al.* 1972). D'après

Telewski *et al.* (1983), l'augmentation du diamètre à la suite d'application d'éthéphon résulte de la stimulation des tissus de l'écorce au dépens du xylème. Par contre, les résultats de Telewski et Jaffe (1986c) démontrent plutôt que la proportion de xylème par rapport à l'écorce dépend de la concentration utilisée; simultanément, la diminution de la hauteur de la tige et l'accroissement du diamètre augmentent la rigidité en flexion des semis traités à l'éthéphon

Nous soumettons l'hypothèse que l'éthylène pourrait jouer un rôle dans le gauchissement de la tige de l'épinette noire notamment au cours du redressement géotropique. Des semis d'épinette noire ont été traités à l'éthylène exogène sous forme d'application foliaire d'éthéphon et d'autres au thiosulfate d'argent, un inhibiteur de l'action de l'éthylène. Le gauchissement de la tige de même que différents paramètres de croissance ont été suivis durant 20 semaines dans des conditions de production commerciale.

1.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.2.1 Conditions de culture

Les graines d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) proviennent d'un peuplement forestier de la région de Dolbeau, Québec (49°17'N, 73°15'O). Les graines ont été semées le 13 mars 1989 à raison de 5 à 7 graines par cavité dans des récipients multipot de type IPL-67, chaque cavité contenant 50cm³ de tourbe et furent recouvertes de silice. Les semis ont été éclaircis après cinq semaines pour ne laisser qu'une plantule par alvéole. Les semis ont été cultivés dans une serre à double paroi de polyéthylène sur le campus de l'Université du Québec à Chicoutimi (48°25'N, 71°04'O) du 13 mars au 11 juillet 1989. Des lampes fluorescentes fournissant 3 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de luminosité assuraient une photopériode de 18

heures. Lors de la germination, la température a été maintenue à 28°C la première semaine, puis réduite à 20-25°C le jour et 15-22°C la nuit. Un système intégré de ventilation-circulation assurait la climatisation de la serre. Les semis étaient arrosés deux fois par semaine en utilisant une rampe mobile munie de gicleurs jusqu'au point de saturation de la tourbe. Les semis ont été fertilisés à toutes les semaines en ajoutant des engrais solubles (Plant-Product) à l'eau d'arrosage selon le calendrier du tableau 1.1. La dormance a été induite de la 16e à la 18e semaine en diminuant la photopériode à 8 heures à l'aide d'une couverture noire opaque de polypropylène déployée chaque jour au dessus des semis. Préalablement, la tourbe a été délavée par arrosage successif à l'eau pour réduire la concentration des ions minéraux qui auraient pu s'accumuler dans la tourbe.

1.2.2 Traitements

Les solutions d'éthéphon ont été préparées en diluant l'acide 2-chloroéthylphosphonique (Sigma, C 0143) dans de l'eau distillée. Un surfactant (Tween 20, 0,1% v/v) a été ajouté à la solution. Celle-ci a été appliquée par vaporisation foliaire jusqu'au point de ruissellement à des concentrations de 0, 100, 500 et 1 000 mg L⁻¹. Pour vérifier l'effet du surfactant et de l'acidité produite par l'éthéphon, le traitement à 0 ppm a été préparé en acidifiant (pH 3) une solution aqueuse de Tween 20 (0,1% v/v). Les traitements ont commencé lorsque les semis étaient âgées de 8, 10 ou 12 semaines et les semis étaient vaporisés deux fois par semaines durant deux semaines consécutives (Tableau 1.2).

L'effet antagoniste des ions d'argent sur l'éthylène a aussi été étudié en utilisant une solution du complexe anionique de thiosulphate d'argent, $\text{Ag}(\text{S}_2\text{O}_3)_2^{-3}$ (TSA) (Veen 1983). Une fraction des semis traités à l'éthéphon les semaines 10 et 11 ont été vaporisés au point de ruissellement avec une solution de TSA (1 mM AgNO_3 ; 4 mM $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$; 0,1% Tween 20)

une journée avant la première vaporisation à l'éthéphon à 500 ppm (traitement TSA + éthéphon). Ils ont été comparés à des semis traités uniquement au thiosulfate d'argent (traitement TSA) et au témoin. Des symptômes de phytotoxicité causés par l'argent sont apparus peu après son application. La concentration de la solution de TSA a été diminuée à 0,5 mM lors de l'application sur les semis dont le traitement à l'éthéphon débutait à la semaine 12. La solution a été appliquée à deux reprises, une journée avant la première application d'éthéphon à 500 ppm et une deuxième fois après un intervalle d'une semaine.

Tableau 1.1 Calendrier de fertilisation.

Âge des semis (semaines)	10-52-10 (mg/semis)	20-20-20 (mg/semis)	15-15-30 (mg/semis)
1	-	-	-
2	-	-	-
3	3,73	3,73	-
4	3,73	3,73	-
5	4,48	2,98	-
6	5,97	5,97	-
7	5,97	5,97	-
8	7,46	7,46	-
9	7,46	-	7,46
10	8,96	-	8,96
11	8,96	-	8,96
12	10,45	-	10,45
13	10,45	-	10,45
14	10,45	-	10,45
15	10,45	-	10,45
16		dé lavage	
17	7,46	-	7,46
18	5,97	-	5,97
19	5,97	-	5,97
20	5,97	-	5,97
21	5,97	-	5,97
22	5,97	-	5,97

Tableau 1.2 Types de traitement et dates d'application.

Traitements	Age des semis (semaine)	Date des applications*	
		TSA	Éthéphon
Témoin		-	-
Tween 20	8-9	-	5/3, 5/6, 5/10, 5/13
Éthéphon 100 ppm	8-9	-	5/3, 5/6, 5/10, 5/13
Éthéphon 500 ppm	8-9	-	5/3, 5/6, 5/10, 5/13
Éthéphon 1 000 ppm	8-9	-	5/3, 5/6, 5/10, 5/13
Tween 20	10-11	-	5/15, 5/18, 5/22, 5/25
Éthéphon 100 ppm	10-11	-	5/15, 5/18, 5/22, 5/25
Éthéphon 500 ppm	10-11	-	5/15, 5/18, 5/22, 5/25
Éthéphon 1 000 ppm	10-11	-	5/15, 5/18, 5/22, 5/25
TSA	10-11	5/14	5/15, 5/18, 5/22, 5/25
TSA + éthéphon 500 ppm	10-11	5/14	5/15, 5/18, 5/22, 5/25
Tween 20	12-13	-	5/29, 6/1, 6/5, 6/8
Éthéphon 100 ppm	12-13	-	5/29, 6/1, 6/5, 6/8
Éthéphon 500 ppm	12-13	-	5/29, 6/1, 6/5, 6/8
Éthéphon 1 000 ppm	12-13	-	5/29, 6/1, 6/5, 6/8
TSA	12-13	5/28, 6/4	5/29, 6/1, 6/5, 6/8
TSA + éthéphon 500 ppm	12-13	5/28, 6/4	5/29, 6/1, 6/5, 6/8

* mois/jour.

1.2.3 Dispositif expérimental

Une parcelle expérimentale était formée de six récipients. Elles était séparée d'un m environ des parcelles adjacentes (figure 1.1). Les traitements étaient répartis aléatoirement à travers le dispositif expérimental et les traitements répétés trois fois pour les concentrations de 0, 100, 500 et 1 000 ppm. Le traitement de contrôle au Tween 20 fut répété 2 fois durant la période de traitement des semaines 8-9 et 10-11 et une fois les semaines 12-13. Les traitements TSA et TSA + éthéphon 500 ppm consistaient en un sous-échantillon d'un récipient choisi aléatoirement dans les parcelles témoins et dans les parcelles traitées à l'éthéphon 500 ppm.

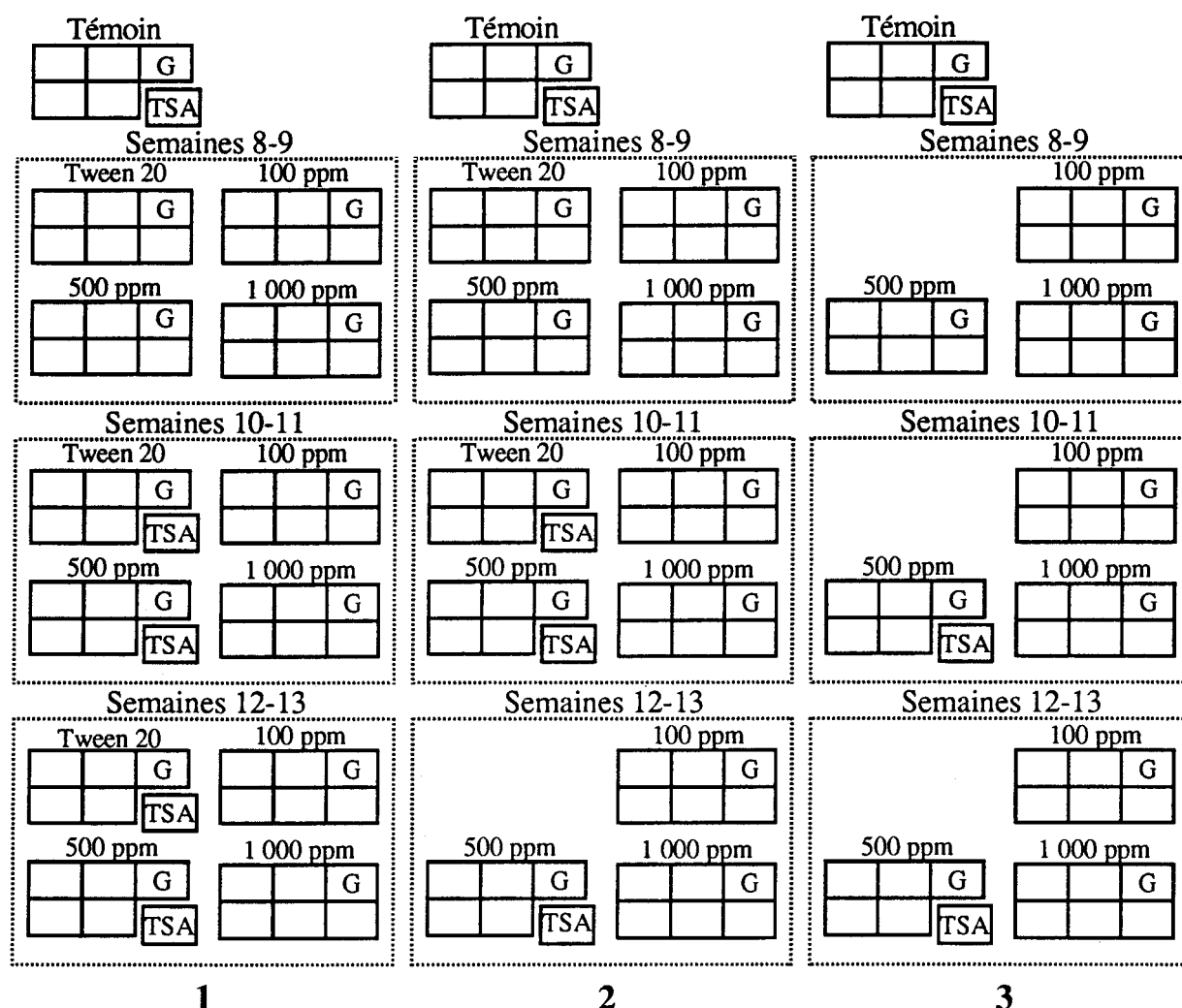


Figure 1.1 Dispositif expérimental utilisé dans l'expérience sur l'éthéphon et le TSA; six récipients de 67 semis formaient une parcelle expérimentale. Le traitement au thiosulfate d'argent (TSA) ne comprenait qu'un sous-échantillon d'un récipient. Tous les traitements ont été répétés trois fois à l'exception du traitement au Tween 20. Les parcelles ont été disposées aléatoirement dans la serre et les semis ont aussi été échantillonnés aléatoirement à l'intérieur de chaque parcelle sauf dans un récipient qui était réservé pour mesurer le taux de gauchissement. G: récipient utilisé pour les mesures du gauchissement; TSA: récipient utilisé pour le traitement au TSA.

1.2.4 Mesures du gauchissement

Dans chaque parcelle expérimentale, la proportion de semis gauchis a été évaluée en prenant toujours la même caissette mais en négligeant les semis de bordure, soit un total de 37 semis par parcelle. Un semis est considéré gauchi lorsque l'angle de la tige par rapport à la verticale dépasse 15°. Le taux de gauchissement total a été évalué quotidiennement pour toutes les parcelles de la 8e semaine après le semis, soit pendant 63 jours. La sévérité du gauchissement était évaluée une fois par semaine en classant les semis en quatre classes selon l'angle de la tige par rapport à la verticale, soit:

classe 1: 0-15°

classe 2: 15-45°

classe 3: 45-90°

classe 4: > 90°

1.2.5 Échantillonnage

Les parcelles ont été échantillonnées lorsque les semis étaient âgés de 8, 10, 12, 14, 16 et 20 semaines. Dix semis ont été choisis aléatoirement dans chaque parcelle des trois répétitions, soit 30 semis par traitement. La hauteur de la tige a été mesurée à l'aide d'une règle à 5 mm près et le diamètre du collet et de la tige au premier entrenœud à l'aide d'un vernier électronique au 1/100 de mm. Les semis ont été séchés à l'étuve à 70°C pendant 2 jours et la biomasse de la tige et des racines a été pesée séparément au mg près. Les masses sèches des aiguilles et de la tige seule ont aussi été mesurées lors des deux derniers échantillonnages (semaines 16 et 20).

1.2.6 Traitement des données

Les proportions de semis gauchis mesurées hebdomadairement entre les semaines 9 et 19 ont été comparées entre les traitements à l'intérieur de chaque date d'application (8-9, 10-11 et 12-13) par l'analyse de variance des mesures répétées (Moser *et al.* 1990). Les données ont été transformées en arcsinus de la racine carrée pour respecter la normalité des résidues et l'homogénéité des variances (Sokal et Rohlf 1981). La structure de la matrice de covariance devant respecter la condition de Huynh-Feld pour que le test univarié soit valide, le test de F a été ajusté par la méthode de Greenhouse-Geisser ainsi que par celle de Huynh et Feld puisque le test de sphéricité ne pouvait être calculé, le nombre de sujets étant plus faible que le nombre de mesure répétées (Littell 1989; SAS 1988; Fernandez 1991). Les composante temporelles du taux de gauchissement ont ensuite été analysées après transformation polynomiales orthogonales des données répétées (Gurevitch et Chester 1986). La procédure GLM de SAS (SAS Institute 1988) a été utilisée pour l'analyse des mesures répétées.

Les fréquences des classes du gauchissement hebdomadaire ont été comparées entre les traitements à l'intérieur de chaque date d'application et pour chaque semaine en utilisant le test du Khi-carré. La règle de Cochran a été utilisée pour ne pas trop dévier de la loi normale (Scherrer 1984). Certaines fréquences de gauchissement ont été regroupées pour satisfaire à cette règle. Lorsque les différences étaient significatives à un niveau de probabilité de 5%, les fréquences de chaque traitement étaient comparées à celles du témoin et une correction de continuité était apportée lorsque le degré de liberté était égal à un (Feldman *et al.* 1986).

L'analyse factorielle de variance à deux critères de classification a été utilisée pour comparer les effets de la date d'application de l'éthéphon et de la concentration utilisée sur la croissance des semis à la semaines 16 et 20. Pour éviter des comparaisons multiples sur un

nombre excessif de moyennes, les traitements ont été analysés subséquentement en regroupant les traitements par date d'application. Les données prises au cours de la période de croissance furent alors comparées, pour chaque date d'échantillonnage en utilisant l'analyse factorielle de variance (ANOVA). Lorsque l'analyse de variance indiquait des différences significatives entre les traitements, le test *LSD* de Fisher était utilisé pour séparer les moyennes à un niveau de probabilité de 5%.

La relation allométrique entre le diamètre et la hauteur de la tige a été étudié en utilisant la fonction

$$\log_e D = b_0 + b_1 \log_e H \quad (1)$$

Les droite de régression ont été calculées par la méthode des moindre carrés et la signification de la régression pour chaque traitement et date d'application a été évaluée par l'analyse de variance (Scherrer 1984). Dans le cas où une seule droite de régression était insuffisante pour représenter les données de l'ensembles des échantillonnages d'un traitement particulier, la relation de D en fonction de H était représentée par deux droites de régression. La segmentation en deux phases linéaires a été effectuée comme le suggère Causton et Venus (1981) uniquement sur une base visuelle en s'assurant que chaque segment linéaire représente adéquatement les données et que l'intersection des segments soit localisée à l'intérieur de la plage occupée par les points.

Le taux relatif de croissance (TRC) a été calculé de la façon suivante:

$$TRC = [\ln (BS_2) - \ln (BS_1)] / t \quad (2)$$

où BS_2 et BS_1 sont les masses sèches mesurées à deux dates d'échantillonnage et t le nombre de semaines entre les deux échantillonnages.

Les calculs statistiques du Khi-carré des classes de gauchissement, les analyses de variance et des comparaisons multiples entre les différentes mesures de croissance des semis de même que la régression linéaire de D en fonction de H ont tous été exécutés à l'aide du logiciel Statview IITM (Abascus Concepts, Inc.).

1.3 RÉSULTATS

1.3.1 Gauchissement

La figure 1.2 montre le taux de gauchissement total pour les traitements des semaines 8 et 9. Les traitements à l'éthéphon diminuent significativement le taux de gauchissement ($P < 0,01$; tableau 1.3). Le contraste entre le témoin et le traitement au Tween 20 n'est pas significatif ($P > 0,05$; tableau 1.3) mais les contrastes entre le témoin et les traitements à 100, 500 et 1 000 ppm sont tous significatifs ($P < 0,05$; tableau 1.3). L'interaction entre le temps et les traitements à l'éthéphon est significatif dans après de G-G et de H-F ($P < 0,0001$; tableau 1.3). Seuls les traitements à 100 ppm et 500 ppm sont significativement différents du témoin d'après le P ajusté de G-G tandis que le traitement au Twen 20 est significatif d'après le P ajusté de H-F (tableau 1.3). Le taux de gauchissement des semis témoins et de ceux traités au Tween 20 décrit une courbe en forme de cloche aplatie, le taux augmentant progressivement jusqu'à la semaine 12 où il atteint 36% dans le cas du témoin, se maintenant autour de cette valeur jusqu'à la 14e semaine et diminuant après cette date suite au traitement de jours courts. L'analyse de variance par contrastes polynomiaux montre que les composantes linéaire, quadratique et cubique sont significatives pour la moyenne générale ($P < 0,01$; tableau 1.4) mais que les traitements ne se différencient significativement que par leur composante linéaire ($P < 0,03$; tableau 1.4). Tous les contrastes entre les témoins et les

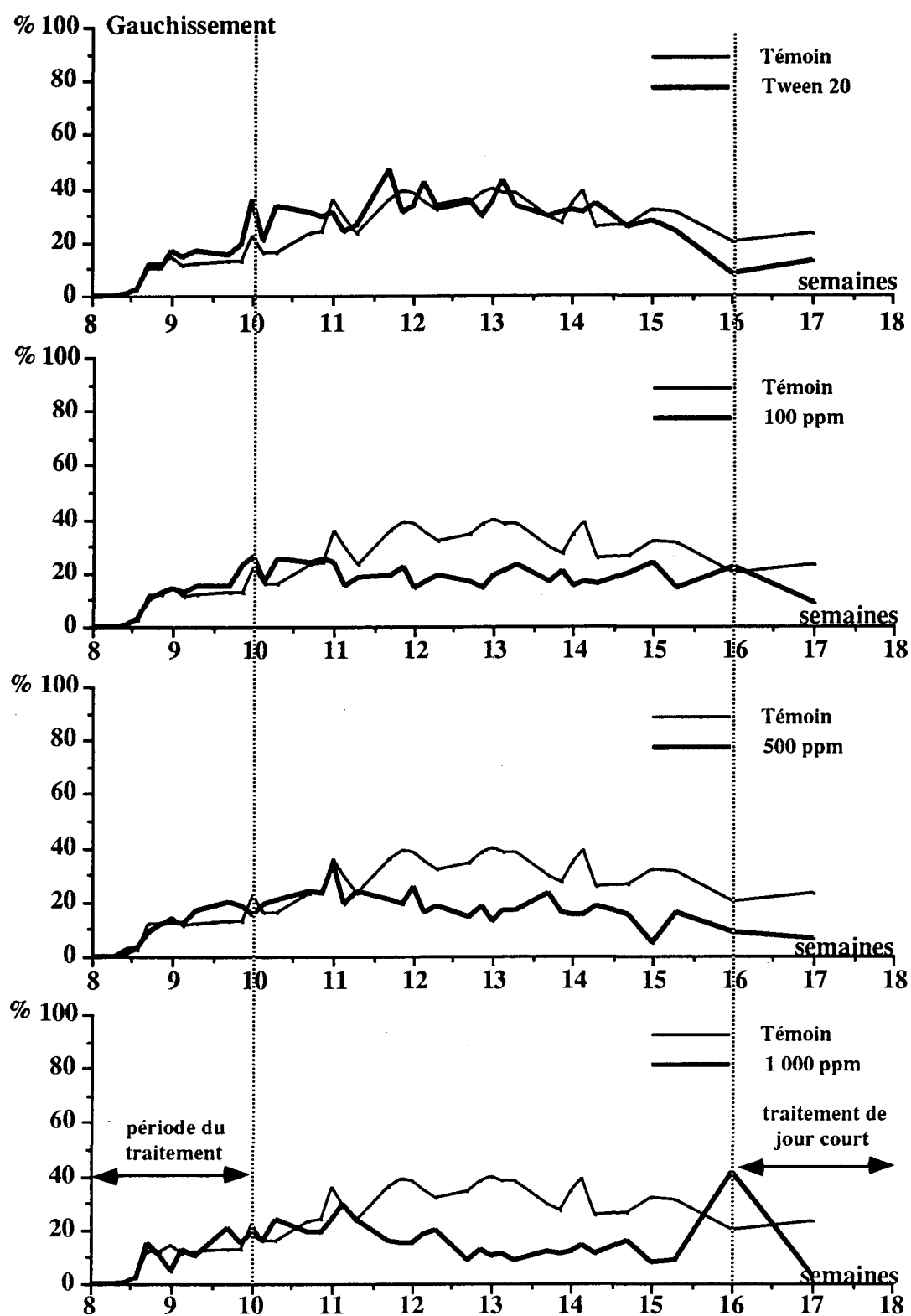


Figure 1.2 Taux de gauchissement des parcelles traitées durant les semaines 8 et 9 avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20.

Tableau 1.3 Analyse de variance des mesures répétées dans le temps de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 8 et 9.

Source de la variation	d l	MS	F	P > F	P ajustée > F*	
					G - G	H - F
Traitement	4	1147,17	6,07	0,01		
Erreur(Traitement)	9	189,02				
Contraste:						
Témoin vs Tween 20	1	174,82	0,92	0,36		
Témoin vs 100 ppm	1	1235,44	6,54	0,03		
Témoin vs 500 ppm	1	2130,68	11,27	0,008		
Témoin vs 1 000 ppm	1	3770,32	19,95	0,002		
Temps	10	421,62	8,84	0,0001	0,0001	0,0001
Temps*Traitement	40	96,23	2,02	0,003	0,03	0,003
Erreur(Temps)	90	47,69				
Contraste:						
Temps*Témoin vs Tween 20	10	101,61	2,13	0,03	0,08	0,03
Temps*Témoin vs 100 ppm	10	154,19	3,23	0,001	0,02	0,001
Temps*Témoin vs 500 ppm	10	165,02	3,46	0,001	0,02	0,001
Temps*Témoin vs 1 000 ppm	10	85,24	1,79	0,07	0,14	0,08

* P ajustée > F est la probabilité associée au test de F ajusté de Greenhouse-Geisser (G-G) et de Huynh-Feldt (H-F); epsilon Greenhouse-Geisser = 0,4697; epsilon Huynh-Feldt = 1,4816. MS, moyenne de la somme des écarts au carré.

Tableau 1.4 Analyse de variance des mesures répétées dans le temps après transformations polynomiales de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 8 et 9.

Source de la variation	d l	Linéaire			Quadratique			Cubique		
		MS	F	P > F	MS	F	P > F	MS	F	P > F
Moyenne	1	1256,13	17,47	0,002	679,80	12,75	0,01	578,96	9,70	0,01
Traitement	4	323,27	4,50	0,03	30,85	0,58	0,69	22,10	0,37	0,82
Erreur	9	71,90			53,32			59,67		
Contraste:										
Témoin vs Tween 20	1	577,12	8,03	0,02	5,26	0,10	0,76	32,96	0,55	0,48
Témoin vs 100 ppm	1	624,96	9,69	0,02	68,77	1,29	0,29	13,62	0,23	0,64
Témoin vs 500 ppm	1	1147,58	15,96	0,003	13,19	0,25	0,63	3,06	0,05	0,83
Témoin vs 1 000 ppm	1	483,90	6,73	0,03	24,89	0,47	0,52	1,09	0,02	0,90

traitement sont significativement différents pour la composante linéaire ($P < 0,03$; tableau 1.4).

La situation diffère si le traitement a lieu plus tard (semaines 10 et 11) puisque les semis traités à des concentrations de 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ont un taux de gauchissement entre les semaines 12 et 16 plus élevé que les semis témoins (Figure 1.3). Si le test univarié de la variation intergroupe n'est pas significatif ($P > 0,05$; tableau 1.5), par contre les test univarié de la variation intragroupe indique une interaction significative entre le temps et les traitements, les traitements à 500 et 1 000 ppm étant significativement différents par rapport au témoin après ajustement de P par l'épsilon de H-F ($P < 0,03$; tableau 1.6). Par contre le P ajusté de G-G n'est pas significatif. Les composantes linéaire et quadratique du taux de gauchissement sont significativement différents entre les traitements ($P < 0,05$; tableau 1.6). Les contrastes entre l'augmentation linéaire du gauchissement du témoin versus les traitements à 100, 500 et 1 000 ppm sont d'ailleurs significativement différents ($P < 0,04$; tableau 1.6) mais significativement différents uniquement pour les traitements à 500 et 1 000 ppm en ce qui à trait à la composante quadratique ($P < 0,01$; tableau 1.6).

Dans le cas des parcelles traitées durant les semaines 12 et 13, l'application d'éthéphon induit aussi une augmentation du taux de gauchissement proportionnelle à la concentration utilisée (Figure 1.4). Le traitement de jours courts diminue considérablement le gauchissement et le taux final des parcelles traitées ne se différencie pas du témoin. Le test univarié de la variation intergroupe ne montre pas de différence significative entre les traitements ($P > 0,05$; tableau 1.7). Si le test de la variation intragroupe est hautement significatif ($P < 0,0001$; tableau 1.7), il n'y a pas d'interaction significative entre le temps et les traitements ($P > 0,05$; tableau 1.7). L'analyse de variance après transformation

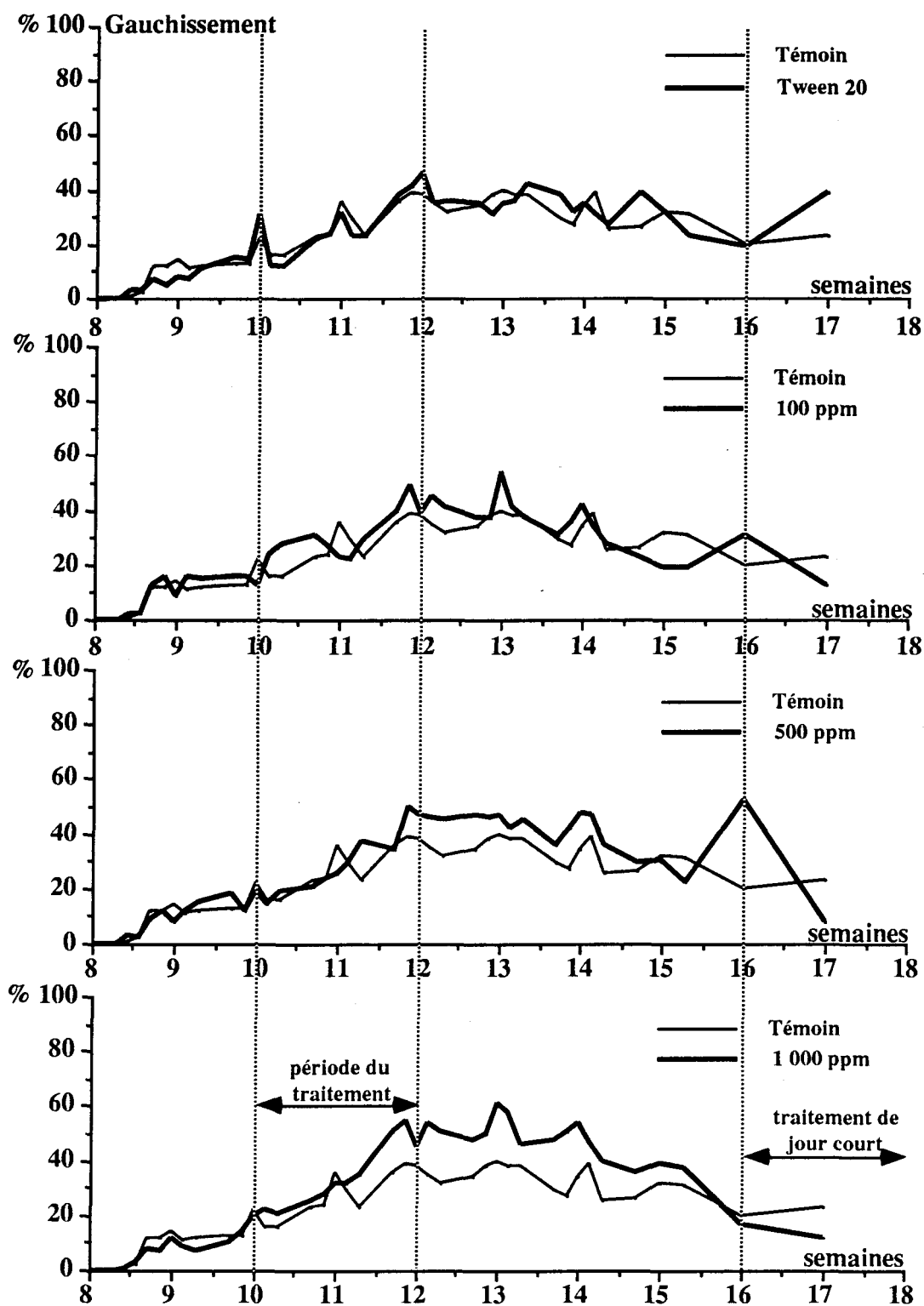


Figure 1.3 Taux de gauchissement des parcelles traitées durant les semaines 10 et 11 avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20.

Tableau 1.5 Analyse de variance des mesures répétées dans le temps de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 10 et 11.

Source de la variation	d l	MS	F	P > F	P ajustée > F*	
					G - G	H - F
Traitement	4	109,05	0,43	0,78		
Erreur(Traitement)	9	253,58				
Contraste:						
Témoin vs Tween 20	1	0,30	0,00	0,97		
Témoin vs 100 ppm	1	178,83	0,71	0,42		
Témoin vs 500 ppm	1	141,12	0,56	0,47		
Témoin vs 1 000 ppm	1	5,80	0,02	0,88		
Temps	10	984,13	15,46	0,0001	0,0001	0,0001
Temps*Traitement	40	92,54	1,45	0,07	0,18	0,08
Erreur(Temps)	90	63,64				
Contraste:						
Temps*Témoin vs Tween 20	10	54,01	0,85	0,58	0,50	0,57
Temps*Témoin vs 100 ppm	10	112,18	1,76	0,08	0,17	0,09
Temps*Témoin vs 500 ppm	10	138,84	2,18	0,03	0,10	0,03
Temps*Témoin vs 1 000 ppm	10	150,96	2,37	0,02	0,08	0,02

* P ajustée > F est la probabilité associée au test de F ajusté de Greenhouse-Geisser (G-G) et de Huynh-Feldt (H-F); epsilon Greenhouse-Geisser = 0,3622; epsilon Huynh-Feldt = 0,9057. MS, moyenne de la somme des écarts au carré.

Tableau 1.6 Analyse de variance des mesures répétées dans le temps après transformations polynomiales de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 10 et 11.

Source de la variation	d l	Linéaire			Quadratique			Cubique		
		MS	F	P > F	MS	F	P > F	MS	F	P > F
Moyenne	1	117,46	1,31	0,28	7048,40	120,17	0,0001	1244,07	11,37	0,01
Traitement	4	357,35	3,99	0,04	209,83	3,58	0,05	88,20	0,81	0,55
Erreur	9	89,56			58,66			109,38		
Contraste:										
Témoin vs Tween 20	1	16,20	0,18	0,68	183,93	3,14	0,11	48,72	0,45	0,52
Témoin vs 100 ppm	1	493,69	5,51	0,04	269,70	4,60	0,06	86,15	0,79	0,40
Témoin vs 500 ppm	1	595,48	6,65	0,03	593,32	10,12	0,01	71,84	0,66	0,44
Témoin vs 1 000 ppm	1	615,48	6,87	0,03	660,11	11,25	0,01	73,45	0,67	0,43

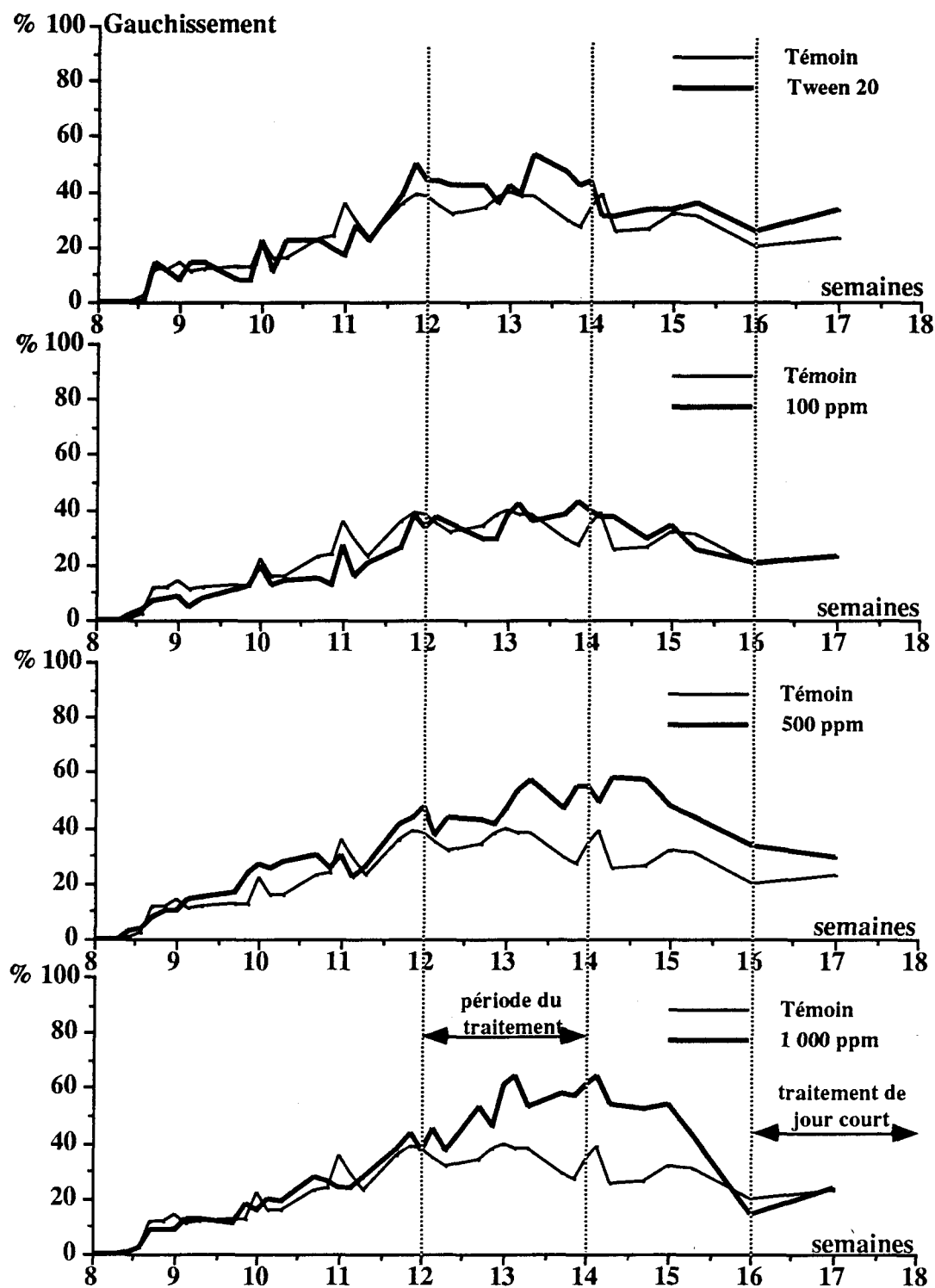


Figure 1.4 Taux de gauchissement des parcelles traitées durant les semaines 12 et 13 avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20.

Tableau 1.7 Analyse de variance des mesures répétées dans le temps de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 12 et 13.

Source de la variation	d l	MS	F	P > F	P ajustée > F*	
					G - G	H - F
Traitement	4	344,45	1,08	0,43		
Erreur(Traitement)	8	318,48				
Contraste:						
Témoin vs Tween 20	1	6,59	0,02	0,89		
Témoin vs 100 ppm	1	89,72	0,28	0,61		
Témoin vs 500 ppm	1	478,07	1,50	0,26		
Témoin vs 1000 ppm	1	362,70	1,14	0,32		
Temps	10	621,15	11,95	0,0001	0,0001	0,0001
Temps*Traitement	40	41,43	0,80	0,78	0,68	0,78
Erreur(Temps)	80	51,99				
Temps*Témoin vs Tween 20	10	17,16	0,33	0,97	0,85	0,97
Temps*Témoin vs 100 ppm	10	48,41	0,93	0,51	0,46	0,51
Temps*Témoin vs 500 ppm	10	35,28	0,68	0,74	0,61	0,74
Temps*Témoin vs 1000 ppm	10	91,37	1,76	0,08	0,16	0,08

* P ajustée > F est la probabilité associée au test de F ajusté de Greenhouse-Geisser (G-G) et de Huynh-Feldt (H-F); epsilon Greenhouse-Geisser = 0,3962; epsilon Huynh-Feldt = 1,2262. MS, moyenne de la somme des écarts au carré.

Tableau 1.8 Analyse de variance des mesures répétées dans le temps après transformations polynomiales de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 12 et 13.

Source de la variation	d l	Linéaire			Quadratique			Cubique		
		MS	F	P > F	MS	F	P > F	MS	F	P > F
Moyenne	1	708,67	6,04	0,04	4385,65	122,35	0,0001	406,26	5,89	0,04
Traitement	4	15,20	0,13	0,97	161,15	4,50	0,03	56,04	0,81	0,55
Erreur	8	117,35			35,84			68,94		
Contraste:										
Témoin vs Tween 20	1	3,86	0,03	0,86	51,46	1,44	0,27	2,85	0,04	0,84
Témoin vs 100 ppm	1	0,91	0,01	0,93	285,94	7,98	0,02	99,08	1,44	0,26
Témoin vs 500 ppm	1	28,08	0,24	0,64	214,12	5,97	0,04	4,77	0,07	0,80
Témoin vs 1000 ppm	1	0,52	0,00	0,95	606,13	16,91	0,003	9,75	0,14	0,72

polynomiale montre que l'effet quadratique des traitement est significatif ($P < 0,03$; tableau 1.8). Tous les traitement à l'exception du Tween 20 sont significativement différents par rapport au témoin ($P < 0,04$; tableau 1.8).

La figure 1.5 montre l'évolution des différentes classes de gauchissement pour les semis traités durant les semaines 8 et 9. Les traitements à l'éthéphon et au Tween 20 diminuent significativement le nombre de semis sévèrement gauchis. L'analyse statistique du Khi-carré des fréquences de gauchissement montre que les traitements sont significativement différents entre eux immédiatement après la période d'application ($P < 0,001$). Ces différences persistent jusqu'à la fin de la période de croissance en hauteur. Ainsi, le taux de gauchissement final était de 33% pour le témoin, de 5% dans le cas du traitement à 100 ppm, 2% à 500 ppm et 3% à 1 000 ppm.

Par contre, les semis traités durant les semaines 10 et 11 montrent un comportement différent (Figure 1.6). En effet, l'application d'éthéphon augmente le taux de gauchissement durant les semaines qui suivent le traitement, tandis que l'application seule de Tween 20 n'a pratiquement pas d'effet. Les semis fortement gauchis, à plus de 90° , augmentent d'une manière marquée dans les traitements à 500 et 1 000 ppm. Par contre, le gauchissement des semis traités à l'éthéphon diminue fortement à partir de la 14e semaine et le taux de gauchissement final est significativement plus faible ($P < 0,001$) dans les traitements 100, 500 et 1 000 ppm par rapport au témoin.

Le taux de gauchissement des semis traités durant les semaines 12 et 13 évolue de la même manière que durant les semaines 10 et 11 (Figure 1.7). Le nombre de semis dont l'angle de la tige dépasse 45° s'accroît dans les traitements à 500 et 1 000 ppm. Le traitement

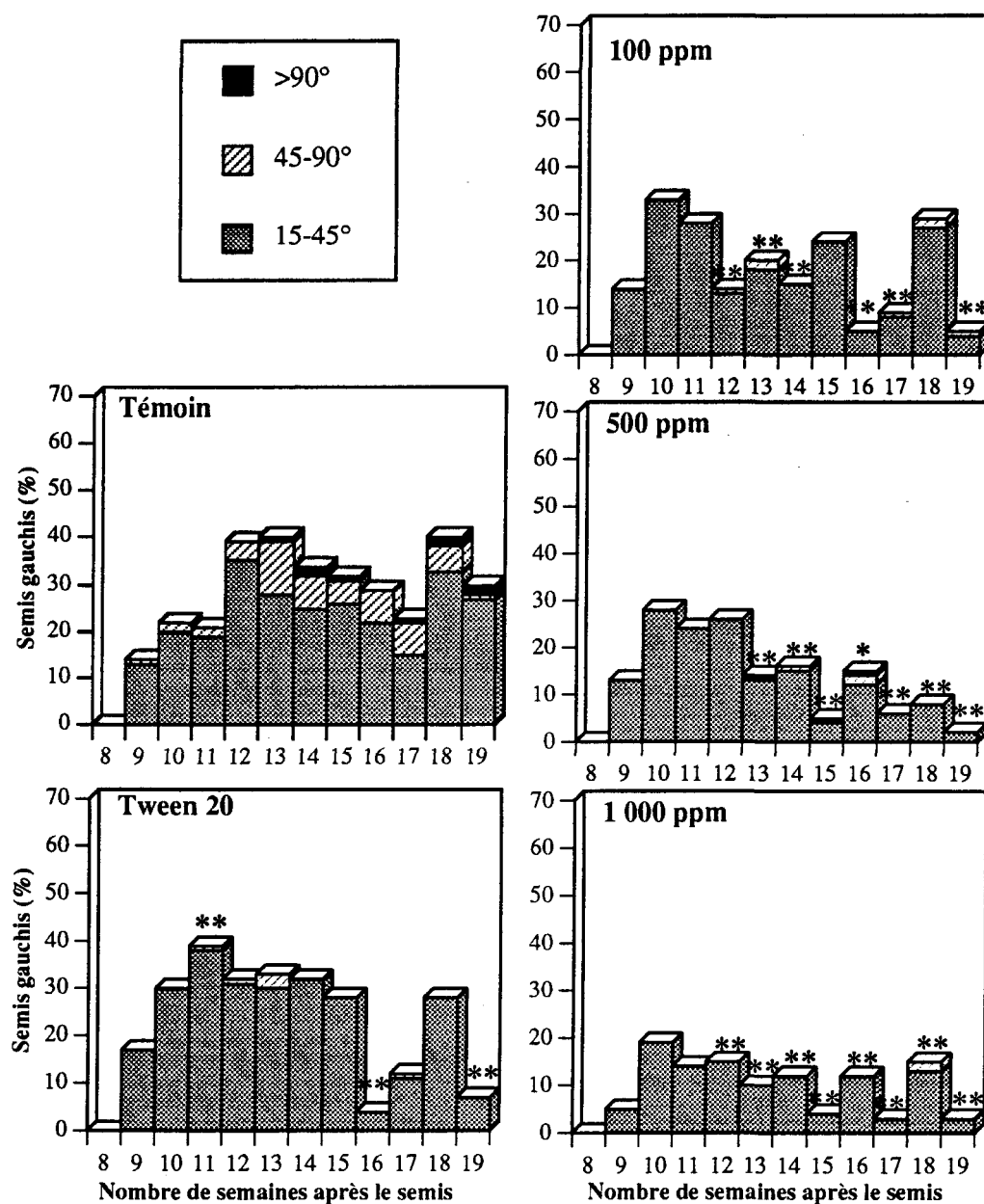


Figure 1.5 Classes de gauchissement des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 8 et 9. Le test du Khi-carré a été utilisé pour comparer les fréquences de gauchissement des traitements au témoin pour la même semaine: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$.

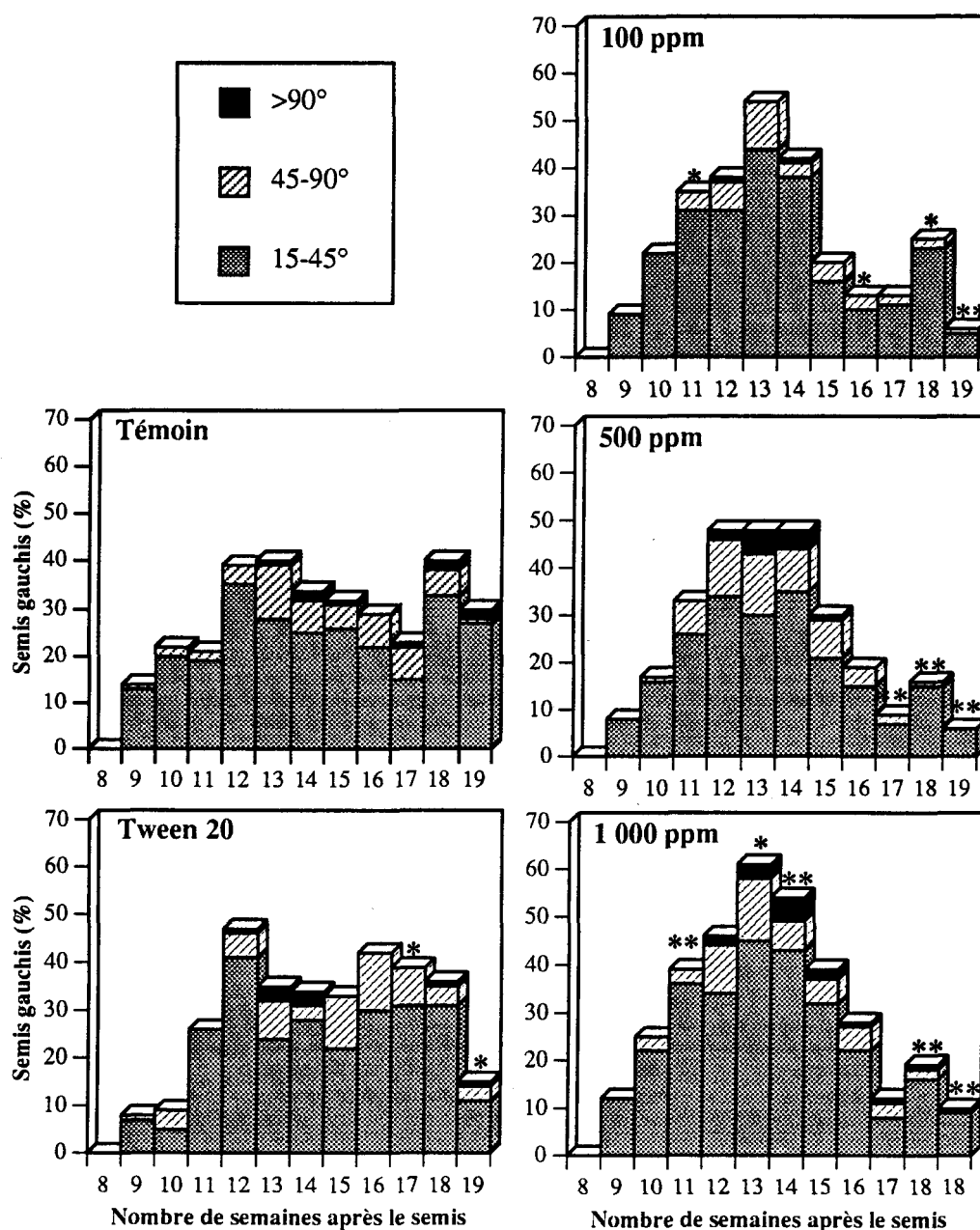


Figure 1.6 Classes de gauchissement des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 10 et 11. Le test du Khi-carré a été utilisé pour comparer les fréquences de gauchissement des traitements au témoin pour la même semaine: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$.

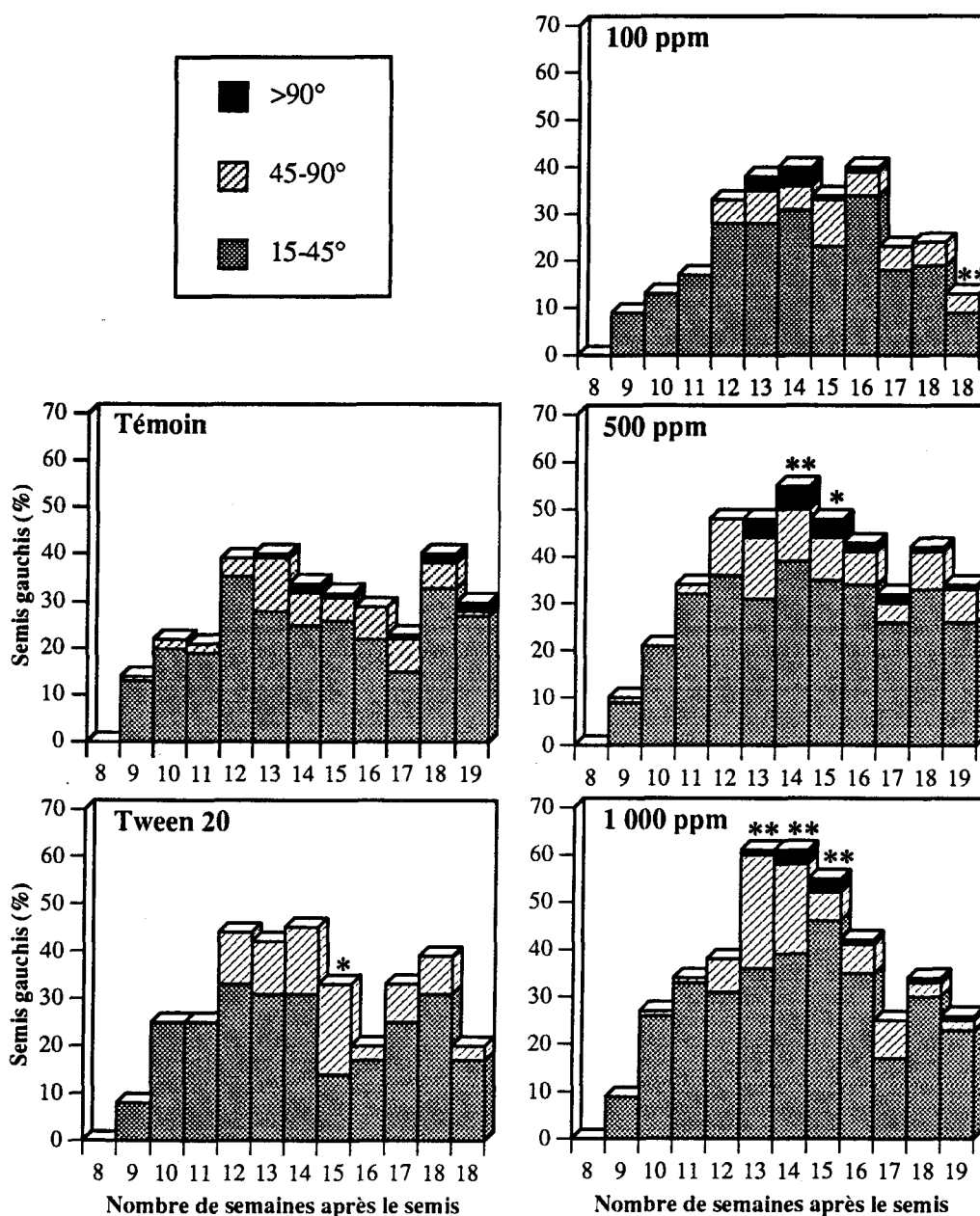


Figure 1.7 Classes de gauchissement des parcelles traitées avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 12 et 13. Le test du Khi-carré a été utilisé pour comparer les fréquences de gauchissement des traitements au témoin par pour la même semaine: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$.

à 500 ppm augmente significativement le taux de gauchissement durant les semaines 14 et 15 tandis que le traitement à 1 000 ppm le fait aux semaines 13 à 15. Par la suite, le gauchissement diminue régulièrement, surtout durant la période de traitement de jours courts. Seul le traitement à 100 ppm présente un taux final de gauchissement significativement réduit ($P < 0,01$) par rapport au témoin.

1.3.2 Effet de l'inhibiteur de l'action de l'éthylène

La figure 1.8 montre l'évolution quotidienne du taux de gauchissement des semis traités au thiosulfate d'argent (TSA) ou au TSA combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 10 et 11. Le test univarié de la variation intragroupe ne montre pas d'effet significatifs des traitements mais l'interaction temps* traitement est significative après ajustement de P par l'épsilon de H-F ($P < 0,008$; tableau 1.9). Le traitement au TSA et le traitement au TSA combiné à l'éthéphon 500 ppm sont tous les deux significativement différents du témoin ($P < 0,05$; tableau 1.10). Les composantes linéaire, quadratique et cubique de taux de gauchissement sont significatives pour la moyenne des traitements ($P < 0,03$; tableau 1.10) mais pas entre les traitements.

La figure 1.9 montre l'évolution hebdomadaire des différentes classes de gauchissement. Les traitements au TSA de même qu'au TSA combiné à l'éthéphon 500 ppm causent une augmentation significative du taux de gauchissement des semis par rapport au témoin à la semaine 11 ($P < 0,01$). Par la suite, les traitements ne se différencient pas significativement du témoin sauf à la toute fin de la période de croissance étudiée où le taux de gauchissement du traitement TSA + éthéphon 500 ppm est significativement plus faible que celui du témoin ($P < 0,01$).

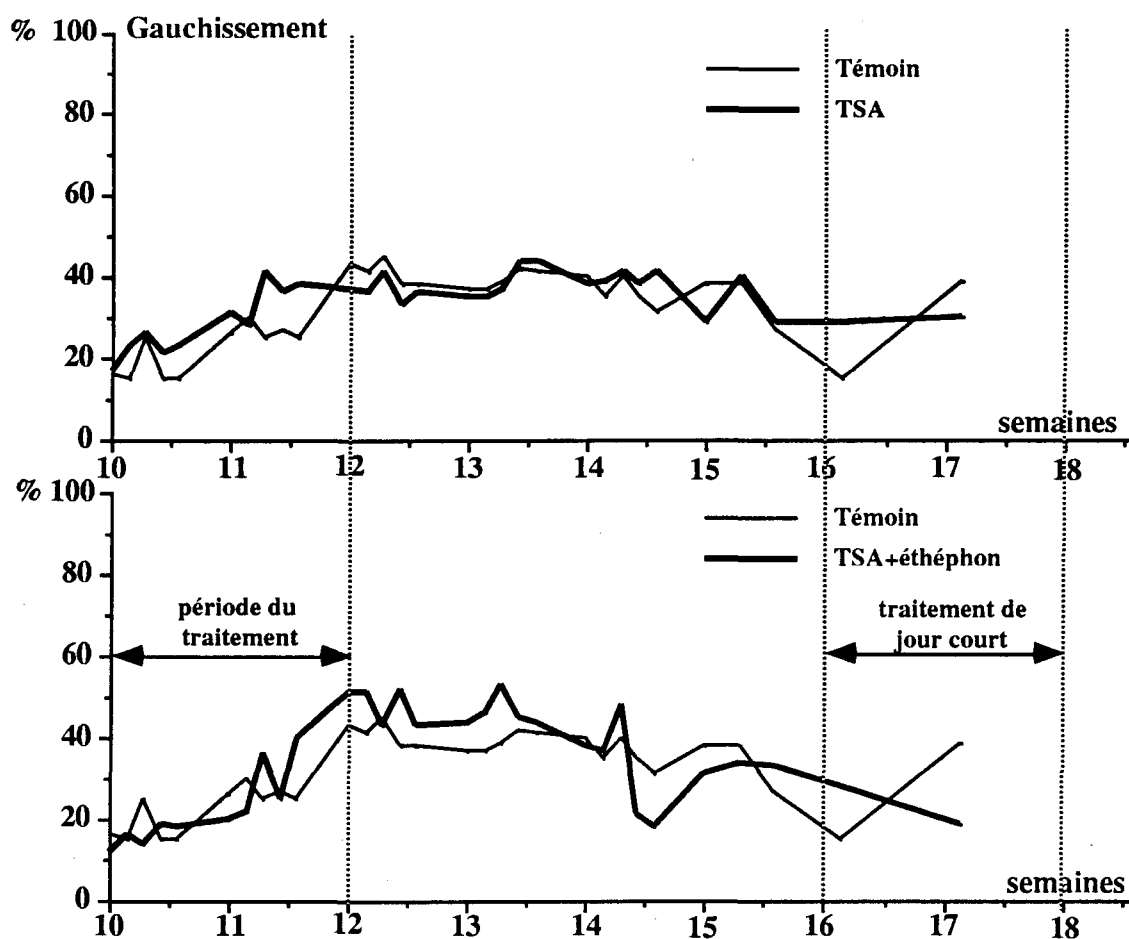


Figure 1.8 Taux de gauchissement total des parcelles traitées au thiosulfate d'argent (TSA) et au TSA combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 10 et 11. Le TSA (1mM Ag) a été appliqué une journée avant la première application d'éthéphon. L'éthéphon a été appliqué deux fois par semaines pendant deux semaines.

Tableau 1.9 Analyse de variance des mesures répétées dans le temps de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées au thiosulfate d'argent (TSA) et au thiosulfate d'argent combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 10 et 11.

Source de la variation	d l	MS	F	P > F	P ajustée > F*	
					G - G	H - F
Traitement	2	256,92	0,88	0,46		
Erreur(Traitement)	6	290,96				
Contraste:						
Témoin vs TSA	1	459,32	1,58	0,26		
Témoin vs TSA-500 ppm	1	18,67	0,06	0,81		
TSA vs TSA-500 ppm	1	292,78	1,01	0,35		
Temps	9	255,25	4,79	0,0001	0,01	0,0001
Temps*Traitement	18	126,64	2,37	0,01	0,06	0,01
Erreur(Temps)	54	53,33				
Contraste						
Temps*Témoin vs TSA	9	122,78	2,30	0,03	0,10	0,03
Temps*Témoin vs TSA-500 ppm	9	174,58	3,27	0,003	0,03	0,003
Temps*TSA vs TSA-500 ppm	9	82,57	1,55	0,16	0,23	0,16

* P ajustée > F est la probabilité associée au test de F ajusté de Greenhouse-Geisser (G-G) et de Huynh-Feldt (H-F); epsilon Greenhouse-Geisser = 0,4076; Epsilon Huynh-Feldt = 1,4777. MS, moyenne de la somme des écarts au carré.

Tableau 1.10 Analyse de variance des mesures répétées dans le temps après transformations polynomiales de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées au thiosulfate d'argent (TSA) et au thiosulfate d'argent combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 10 et 11.

Source de la variation	d l	Linéaire			Quadratique			Cubique		
		MS	F	P > F	MS	F	P > F	MS	F	P > F
Moyenne	1	2,47	0,02	0,89	1289,50	19,51	0,005	321,65	8,03	0,03
Traitement	2	231,62	2,04	0,21	182,82	2,77	0,14	68,52	1,71	0,26
Erreur	6	113,67			66,11			40,07		
Contraste										
Témoin vs TSA	1	117,82	1,04	0,35	5,22	0,08	0,79	76,13	1,90	0,22
Témoin vs TSA-500 ppm	1	463,24	4,08	0,09	309,18	4,68	0,07	5,74	0,14	0,72
TSA vs TSA-500 ppm	1	113,82	1,00	0,36	234,08	3,54	0,11	123,70	3,09	0,13

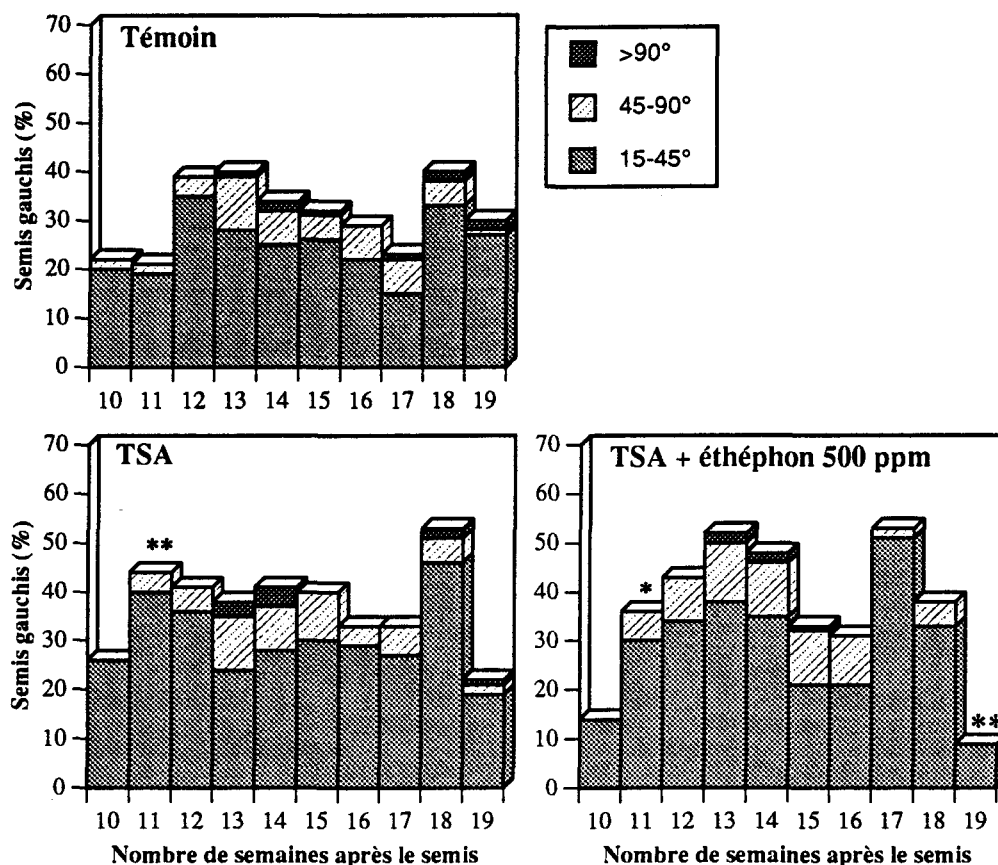


Figure 1.9 Classes de gauchissement des parcelles traitées au thiosulfate d'argent (TSA) et au thiosulfate d'argent combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 10 et 11. Le thiosulfate d'argent (1mM Ag) a été appliqué une journée avant la première application d'éthéphon. L'éthéphon a été appliqué deux fois par semaine pendant deux semaines. Le test du Khi-carré a été utilisé pour comparer les fréquences de gauchissement des traitements au témoin pour la même semaine: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$.

Les taux de gauchissement mesuré quotidiennement des traitements au TSA et au TSA combiné à l'éthéphon 500 ppm sont présentés à la figure 1.10. L'inactivation de l'éthylène endogène par l'argent (traitement TSA) augmente le taux de gauchissement total quelques jours après la première application mais, par la suite, ce taux diminue même s'il reste légèrement supérieur à celui du témoin. L'éthylène exogène généré par l'éthéphon réduit l'augmentation du taux de gauchissement causé par le TSA (traitement TSA + éthéphon) durant la période du traitement. Cependant, le taux de gauchissement est supérieur à celui enregistré sur les parcelles témoins de la semaine 14 jusqu'au début du traitement de jour court, indiquant un effet à court terme de l'application d'argent. L'analyse de variances des mesures répétées montre une interaction significative du temps et des traitements pour les deux ajustement de P ($P_{G-G} < 0,01$, $P_{H-F} < 0,0001$; tableau 1.11). Le taux de gauchissement évolue d'une manière significativement pour le traitement au TSA et au TSA combiné à l'éthéphon 500 ppm lorsqu'il sont comparés au témoin pour les deux ajustements de P ($P_{aj} < 0,02$; tableau 1.11). L'analyse de la variation temporelle du taux de gauchissement montre que les composantes linéaire, quadratique et cubique sont significativement différentes entre les traitements ($P < 0,03$; tableau 1.12).

La figure 1.11 donne plus de détails sur la répartition des semis en différentes classes de gauchissement. L'application du TSA augmente significativement ($P < 0,01$) le taux de gauchissement à la douzième semaine et un nombre important de semis ont une orientation de plus de 45° . Par la suite, le nombre de semis gauchis diminue progressivement jusqu'au début de la période de jours courts. Lorsque l'éthéphon est appliqué après le traitement au TSA, le pourcentage de semis gauchis est significativement plus élevé ($P < 0,05$) que le témoin à la douzième semaine mais moins élevé que celui du traitement au seul TSA.

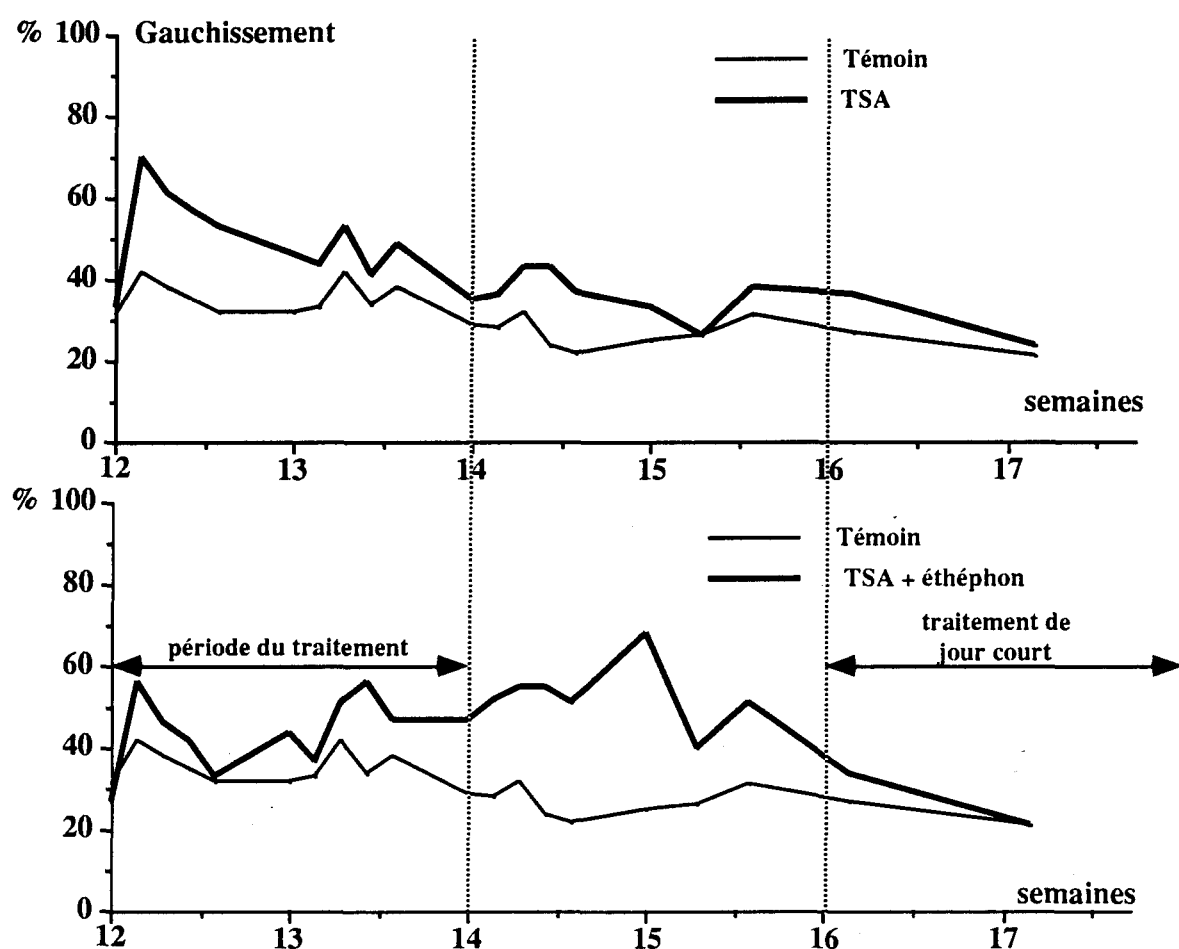


Figure 1.10 Taux de gauchissement total des parcelles traitées au thiosulfate d'argent (TSA) et au TSA combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 12 et 13. Le TSA (0,5 mM Ag) a été appliqué la première fois une journée avant la première application d'éthéphon et une deuxième fois après une semaine d'intervalle. L'éthéphon a été appliqué deux fois semaines pendant deux semaines.

Tableau 1.11 Analyse de variance des mesures répétées dans le temps de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées au thiosulfate d'argent (TSA) et au thiosulfate d'argent combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 12 et 13.

Source de la variation	d l	MS	F	P > F	P ajustée > F*	
					G - G	H - F
Traitement	2	286,17	1,59	0,28		
Erreur(Traitement)	6	180,33				
Contraste:						
Témoin vs TSA	1	450,31	2,50	0,17		
Témoin vs TSA-500 ppm	1	407,11	2,26	0,18		
TSA vs TSA-500 ppm	1	1,09	0,01	0,94		
Temps	7	188,30	5,21	0,0002	0,02	0,0002
Temps*Traitement	14	153,63	4,25	0,0001	0,01	0,0001
Erreur(Temps)	42	36,14				
Contraste:						
Temps*Témoin vs TSA	7	221,41	6,13	0,001	0,01	0,0001
Temps*Témoin vs TSA-500 ppm	7	190,62	5,27	0,0002	0,02	0,0002
Temps*TSA vs TSA-500 ppm	7	48,85	1,35	0,25	0,29	0,25

* P ajustée > F est la probabilité associée au test de F ajusté de Greenhouse-Geisser (G-G) et de Huynh-Feldt (H-F); epsilon Greenhouse-Geisser = 0,3932; epsilon Huynh-Feldt = 1,0019. MS, moyenne de la somme des écarts au carré.

Tableau 1.12 Analyse de variance des mesures répétées dans le temps après transformations polynomiales de la proportion des semis gauchis des parcelles traitées au thiosulfate d'argent (TSA) et au thiosulfate d'argent combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 12 et 13.

Source de la variation	d l	Linéaire			Quadratique			Cubique		
		MS	F	P > F	MS	F	P > F	MS	F	P > F
Moyenne	1	877,81	11,83	0,01	77,38	2,78	0,15	17,87	1,28	0,30
Traitement	2	689,74	9,30	0,01	186,18	6,70	0,03	114,27	8,21	0,02
Erreur	6	74,20			27,79			13,93		
Contraste:										
Témoin vs TSA	1	1018,63	13,73	0,01	372,06	13,39	0,01	2,35	0,17	0,70
Témoin vs TSA-500 ppm	1	1050,34	14,16	0,01	83,91	3,02	0,13	150,29	10,79	0,02
TSA vs TSA-500 ppm	1	0,24	0,00	0,96	102,59	3,69	0,10	190,19	13,66	0,01

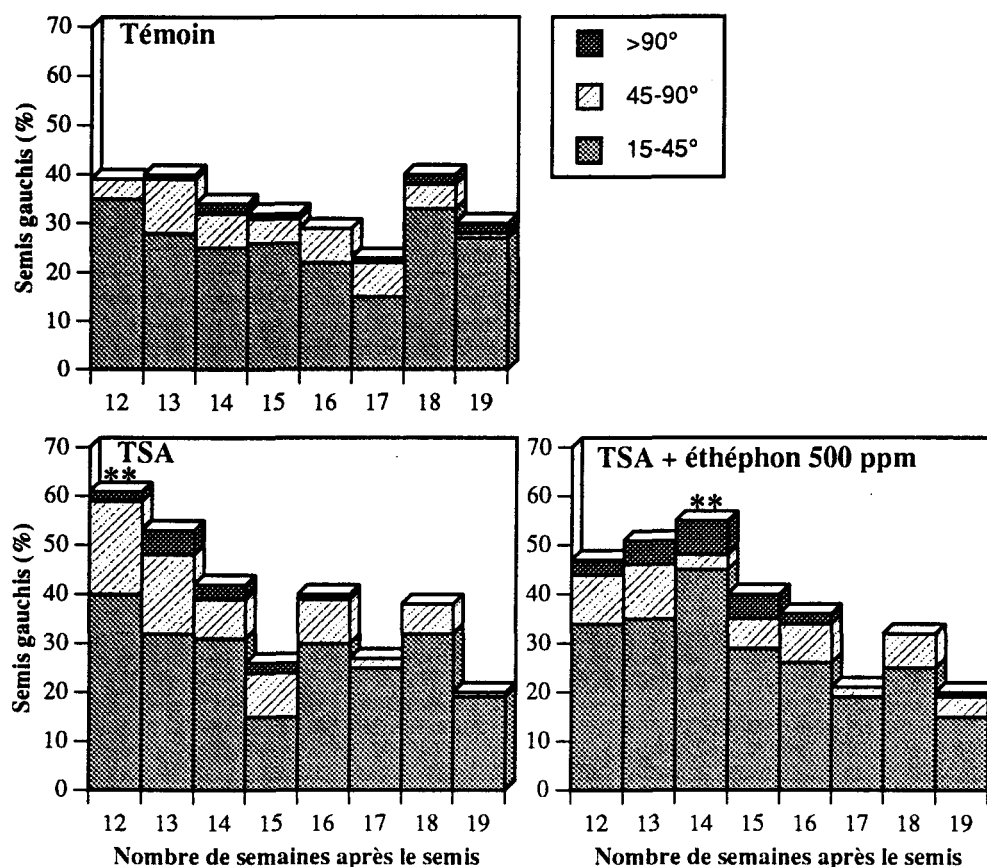


Figure 1.11 Classes de gauchissement des parcelles traitées au thiosulfate d'argent (TSA) et au TSA combiné à l'éthéphon 500 ppm durant les semaines 12 et 13. Le thiosulfate d'argent (0,5 mM Ag) a été appliqué une première fois une journée avant la première application d'éthéphon et une deuxième fois la semaine suivante. L'éthéphon a été appliqué deux fois par semaine pendant deux semaines. Le test du Khi-carré a été utilisé pour comparer les fréquences de gauchissement des traitements au témoin pour la même semaine: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$.

Quelque soit le traitement, le taux de gauchissement final n'est pas différent par rapport au témoin. Aucun effet phytotoxique n'a été causé par le TSA dans cette seconde série de traitements.

1.3.3 Action de la concentration en éthéphon et de la date d'application sur la croissance

L'analyse statistique des données morphologiques, 16 semaines après le semis, montrent que la concentration en éthéphon de même que la date d'application ont toutes les deux un effet hautement significatif ($P \leq 0,0001$) sur tous les critères morphologiques retenus (Tableau 1.13). Une forte interaction entre les deux facteurs, moins marquée cependant dans le cas de la croissance racinaire est aussi présente. L'analyse à la 20e semaine après le semis montre aussi que les deux facteurs et leur interaction ont un effet significatif, sauf que la date d'application n'a aucun effet sur la croissance en diamètre mesurée au collet et qu'il n'y a pas d'interaction des deux facteurs pour le rapport hauteur/diamètre (Tableau 1.14). Puisque la concentration en éthéphon, la date d'application et leur interaction affectent la croissance des semis d'épinette noire, les données des échantillonnages qui s'étendent des semaines 8 à 20 ont été analysées en regroupant les traitements par date d'application.

1.3.4 Croissance en hauteur de la tige

Les courbes de croissance en hauteur de la figure 1.12 ont été construites à partir des moyennes de 30 semis par échantillonnage s'étendant de la 8e à la 20e semaine après le semis. La croissance en hauteur des semis témoins forme une courbe sigmoïde, la croissance exponentielle débutant à la 8e semaine à l'apparition des premières aiguilles pour se terminer à la 16e semaine, lorsque le traitement photopériodique a été initié pour induire la

Tableau 1.13 Analyse factorielle de variance à deux critères de classification, (A) concentration en éthéphon et (B) date d'application de l'éthéphon des variables morphologiques des semis après 16 semaines de croissance.

Source de la variation	d.l.	Somme des carrés d'écart	Variance estimée	F	P > F
Hauteur de la tige					
Concentration (A)	4	87 050	21 763	66,15	0,0001
Date d'application (B)	2	15 414	7 707	23,43	0,0001
A*B	8	7 324	915	2,79	0,0050
Erreur	395	129 948	329		
Diamètre au collet					
Concentration (A)	4	0,7914	0,1979	7,25	0,0001
Date d'application (B)	2	0,5340	0,2670	9,78	0,0001
A*B	8	0,8581	0,1073	3,93	0,0002
Erreur	395	10,7863	0,0273		
Rapport hauteur/diamètre					
Concentration (A)	4	264,23	66,06	44,63	0,0001
Date d'application (B)	2	24,34	12,17	8,22	0,0003
A*B	8	53,90	6,61	4,47	0,0001
Erreur	395	584,72	1,48		
Masse sèche de la tige et des aiguilles					
Concentration (A)	4	0,2444	0,0611	18,09	0,0001
Date d'application (B)	2	0,1448	0,0724	21,44	0,0001
A*B	8	0,0742	0,0093	2,75	0,0058
Erreur	395	1,3336	0,0034		
Masse sèche des racines					
Concentration (A)	4	0,0174	0,0043	18,04	0,0001
Date d'application (B)	2	0,0062	0,0031	12,91	0,0001
A*B	8	0,0039	0,0005	2,04	0,0404
Erreur	395	0,0950	0,0002		

Tableau 1.14 Analyse factorielle de variance à deux critères de classification, (A) concentration en éthéphon et (B) date d'application de l'éthéphon des variables morphologiques des semis après 20 semaines de croissance.

Source de la variation	d.l.	Somme des carrés d'écart	Variance estimée	F	P > F
Hauteur de la tige					
Concentration (A)	4	123 129	30 785	42,92	0,0001
Date d'application (B)	2	17 809	8 904	12,41	0,0001
A*B	8	19 625	2 453	3,42	0,0008
Erreur	395	283 332	717		
Diamètre au collet					
Concentration (A)	4	3,387	0,847	12,09	0,0001
Date d'application (B)	2	0,337	0,169	2,41	0,0913
A*B	8	4,833	0,604	8,63	0,0001
Erreur	395	27,667	0,07		
Rapport hauteur/diamètre					
Concentration (A)	4	123,331	30,83	20,01	0,0001
Date d'application (B)	2	22,10	11,05	7,17	0,0009
A*B	8	23,49	2,94	1,91	0,0578
Erreur	395	608,51	1,54		
Masse sèche de la tige et des aiguilles					
Concentration (A)	4	1,134	0,283	16,41	0,0001
Date d'application (B)	2	0,403	0,202	11,68	0,0001
A*B	8	0,706	0,088	5,11	0,0001
Erreur	395	6,821	0,017		
Masse sèche des racines					
Concentration (A)	4	0,153	0,038	8,83	0,0001
Date d'application (B)	2	0,042	0,021	4,83	0,0850
A*B	8	0,188	0,023	5,43	0,0001
Erreur	395	1,707	0,004		

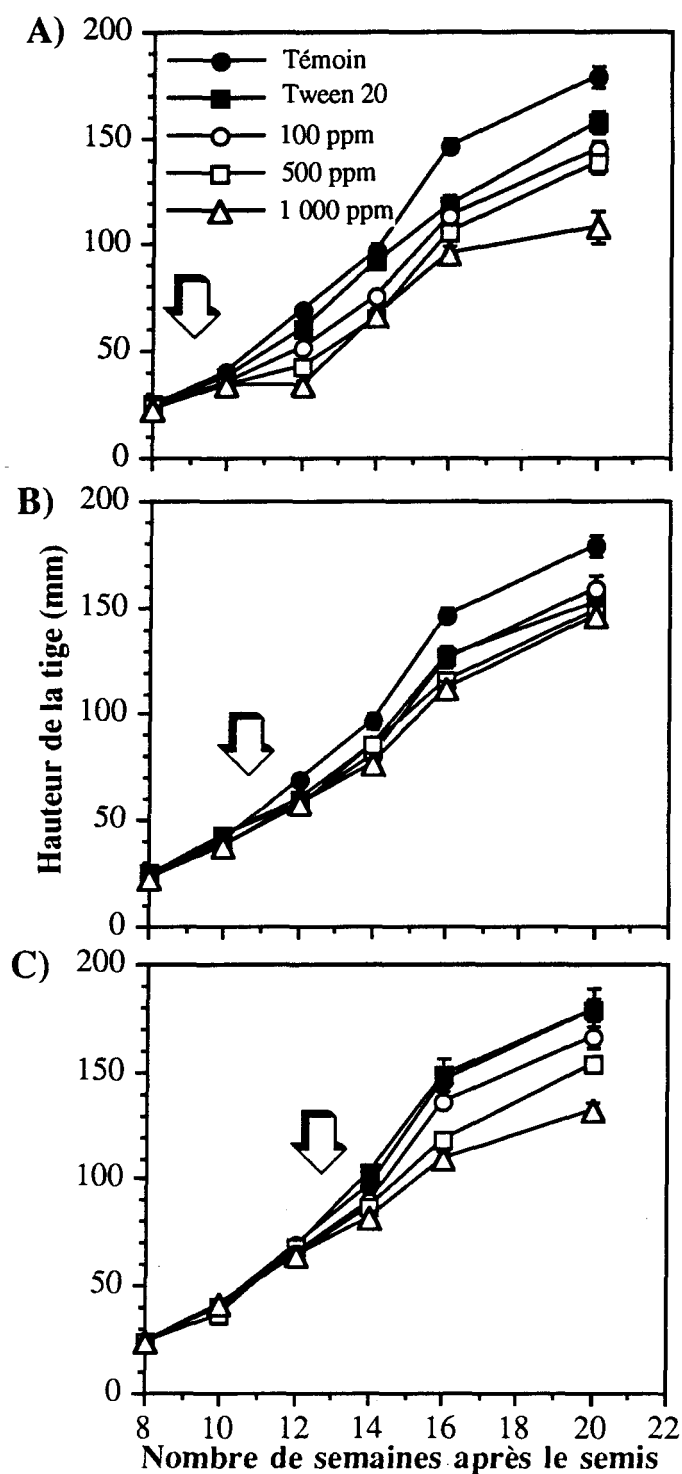


Figure 1.12 Croissance en hauteur de la tige des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines (A) 8-9, (B) 10-11, (C) 12-13; les flèches indiquent la période des traitements. Les moyennes ont été établies pour une série de 30 semis et les barres verticales représentent l'erreur-standard.

dormance des semis. La croissance en hauteur s'est terminée à la 20e semaine avec la formation du bourgeon apical.

Les traitements à l'éthéphon ont eu pour effet d'inhiber l'élongation de la tige. L'inhibition de la croissance en hauteur est particulièrement marquée dans le cas du traitement à 1 000 ppm appliqué durant les semaines 8 et 9, puisqu'il y a arrêt de la croissance entre les semaines 10 et 12. Le tableau 1.15 présente l'analyse statistique de variance (ANOVA) de la croissance en hauteur. Dans le cas des traitements des semaines 8 et 9, l'analyse statistique montre que la hauteur de la tige était significativement affectée par les traitements dès la 10e semaine et que le retard dans l'élongation de la tige demeurerait significativement différent jusqu'à la fin de la période de croissance. Dans le cas du traitement à 1 000 ppm, l'inhibition de la croissance en hauteur atteint 40% par rapport au témoin. Le traitement au Tween 20 a aussi inhibé l'allongement mais à un moindre degré et l'inhibition n'apparaît que tardivement soit à la 16e semaine. La taille finale des semis traités avec 100 ou 500 ppm est significativement plus petite par rapport au témoin.

Lorsque l'éthéphon est appliqué durant les semaines 10 et 11 (Figure 1.12B), les courbes de croissance en hauteur entre les traitements de différentes concentrations d'éthéphon se différencient peu entre elles mais sont toutes inférieures à celle du témoin. La longueur de la tige pour tous les traitements est significativement plus faible que le témoin dès la 12e semaine (Tableau 1.15). À la fin de la période de croissance, l'effet de la concentration en éthéphon n'est plus visible, la hauteur des semis traités à 100, 500 et 1 000 ppm n'étant pas significativement différente entre eux. Cependant, ils sont tous significativement plus petits que les semis témoins. Là encore, le traitement au Tween 20 a inhibé l'allongement de la tige.

Tableau 1.15 Hauteur de la tige des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test *L.S.D.* de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$.

Âge des semis (sem)	Hauteur de la tige (mm)					
	8	10	12	14	16	20
Témoin*	a 24 \pm 4a a	a 41 \pm 7a ab	a 69 \pm 11a a	a 97 \pm 19a a	a 146 \pm 16a a	a 179 \pm 28a a
Semaines 8-9						
Tween 20	25 \pm 4a	38 \pm 6a	60 \pm 11b	92 \pm 16a	118 \pm 20b	157 \pm 22b
100 ppm	24 \pm 3a	35 \pm 6a	52 \pm 8c	75 \pm 13b	114 \pm 20bc	144 \pm 23bc
500 ppm	24 \pm 4a	34 \pm 5a	43 \pm 10d	66 \pm 17c	105 \pm 22cd	138 \pm 22c
1 000 ppm	23 \pm 4a	34 \pm 7a	34 \pm 9e	67 \pm 16c	96 \pm 21d	108 \pm 38d
<i>P</i> (ANOVA)	0,65	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001
Semaines 10-11						
Tween 20	23 \pm 2a	37 \pm 6a	60 \pm 12b	86 \pm 10b	127 \pm 18b	152 \pm 26b
100 ppm	24 \pm 4a	40 \pm 7a	58 \pm 11c	81 \pm 15b	125 \pm 16b	159 \pm 32b
500 ppm	25 \pm 4a	41 \pm 6a	57 \pm 11c	85 \pm 18b	116 \pm 16c	148 \pm 25b
1 000 ppm	22 \pm 4a	41 \pm 8a	57 \pm 9c	77 \pm 13b	113 \pm 17c	146 \pm 23b
<i>P</i> (ANOVA)	0,19	0,26	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001
Semaines 12-13						
Tween 20	24 \pm 5a	43 \pm 9ab	68 \pm 10a	103 \pm 12a	148 \pm 23ab	178 \pm 34ab
100 ppm	23 \pm 3a	42 \pm 5a	65 \pm 9a	90 \pm 14b	136 \pm 17b	166 \pm 27b
500 ppm	24 \pm 4a	38 \pm 7c	65 \pm 11a	86 \pm 18bc	118 \pm 19c	154 \pm 21c
1 000 ppm	24 \pm 3a	38 \pm 7b	64 \pm 12a	82 \pm 10c	110 \pm 17c	131 \pm 22c
<i>P</i> (ANOVA)	0,83	0,02	0,29	0,0003	0,0001	0,0001

* La lettre du haut correspond à la comparaison des moyennes des semaines 8-9, celle du milieu à la comparaison des moyennes des semaines 10-11 et celle du bas à la comparaison des moyennes des semaines 12-13.

Les courbes de croissance en hauteur des semis traités durant les semaines 12-13 (Figure 1.12C) montrent aussi une inhibition de l'allongement. Cette inhibition est proportionnelle à la concentration d'éthéphon utilisée. Le traitement au Tween 20 n'est pas significativement différent du témoin. L'éthéphon cause une diminution de la hauteur finale de la tige quelque soit la concentration mais les traitements à 500 et 1 000 ppm ne sont pas significativement différents entre eux (Tableau 1.15).

1.3.5 Croissance en diamètre et relation avec la croissance en hauteur

Le diamètre a été mesuré à deux endroits: sur l'hypocotyle au niveau du collet et sur la tige au premier entrenœud. Le diamètre de l'hypocotyle des semis témoins augmente d'une manière régulière à partir de la 8e semaine, passant de 0,4 mm à 2,2 mm (Tableau 1.16). Le traitement de jour court durant les 16e et 17e semaines n'affecte pas cette croissance qui se poursuit jusqu'à la fin de la période étudiée. L'éthéphon a un effet marqué sur la croissance en diamètre de la tige surtout pour les semis traités durant les semaines 8 et 9. Les semis traités à 1 000 ppm à cette période ont une croissance en diamètre plus faible. Au contraire, le Tween 20 et l'éthéphon à 100 ppm ont stimulé significativement la croissance en diamètre de l'hypocotyle à partir de la semaine 10. Cependant, il n'y a plus de différence significative par rapport au témoin après 20 semaines de croissance (Tableau 1.16). Par contre, le diamètre des semis traités avec 500 et 1 000 ppm est significativement plus petit que celui des semis témoins dès la 14e semaine et ce, jusqu'à la fin de la période de croissance. L'inhibition de la croissance causée par l'éthéphon est beaucoup moins marquée lorsque celui-ci est appliqué durant les semaines 10 et 11. Le diamètre de l'hypocotyle est significativement différent entre les traitements uniquement à l'échantillonnage de la semaine 20 ($P < 0,04$) où les semis des traitements à 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ont un diamètre

Tableau 1.16 Diamètre de l'hypocotyle mesuré au collet des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test *L.S.D.* de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements, pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$.

Âge des semis (sem)	Diamètre au collet (mm)					
	8	10	12	14	16	20
Témoin*	ab 0,42 \pm ,03a bc	b 0,47 \pm ,05b b	a 0,69 \pm ,11a a	ab 0,99 \pm ,14a a	a 1,39 \pm ,13a a	a 2,23 \pm ,29a a
Semaines 8-9						
Tween 20	0,43 \pm ,04a	0,52 \pm ,05a	0,67 \pm ,11a	1,06 \pm ,12a	1,39 \pm ,12a	2,26 \pm ,19a
100 ppm	0,43 \pm ,03a	0,52 \pm ,06a	0,71 \pm ,09a	0,94 \pm ,16bc	1,26 \pm ,24b	2,19 \pm ,20ab
500 ppm	0,43 \pm ,03a	0,47 \pm ,06b	0,71 \pm ,10a	0,88 \pm ,15c	1,19 \pm ,20bc	2,08 \pm ,28b
1 000 ppm	0,41 \pm ,03b	0,48 \pm ,04b	0,67 \pm ,12a	0,89 \pm ,16c	1,13 \pm ,18c	1,66 \pm ,29c
<i>P</i> (ANOVA)	0,008	0,0002	0,39	0,0002	0,0001	0,0001
Semaines 10-11						
Tween 20	0,43 \pm ,02a	0,47 \pm ,05ab	0,65 \pm ,10a	0,95 \pm ,17a	1,32 \pm ,16a	2,02 \pm ,25b
100 ppm	0,44 \pm ,03a	0,51 \pm ,07a	0,67 \pm ,10a	0,92 \pm ,16a	1,35 \pm ,15a	2,17 \pm ,25ab
500 ppm	0,42 \pm ,03a	0,50 \pm ,06ab	0,65 \pm ,08a	0,95 \pm ,20a	1,28 \pm ,14a	2,07 \pm ,26b
1 000 ppm	0,42 \pm ,03a	0,50 \pm ,05ab	0,71 \pm ,10a	1,03 \pm ,13a	1,36 \pm ,19a	2,18 \pm ,33ab
<i>P</i> (ANOVA)	0,14	0,02	0,14	0,08	0,09	0,04
Semaines 12-13						
Tween 20	0,42 \pm ,03bc	0,47 \pm ,07ab	0,70 \pm ,11a	1,02 \pm ,06a	1,37 \pm ,17a	2,13 \pm ,29a
100 ppm	0,44 \pm ,03a	0,51 \pm ,07a	0,68 \pm ,09a	0,95 \pm ,11a	1,34 \pm ,17a	2,14 \pm ,22a
500 ppm	0,41 \pm ,03c	0,50 \pm ,05a	0,64 \pm ,09a	0,94 \pm ,15a	1,37 \pm ,16a	2,19 \pm ,27a
1 000 ppm	0,43 \pm ,04ab	0,50 \pm ,07a	0,71 \pm ,10a	0,99 \pm ,13a	1,34 \pm ,19a	2,09 \pm ,23a
<i>P</i> (ANOVA)	0,02	0,04	0,11	0,31	0,76	0,21

* La lettre du haut correspond à la comparaison des moyennes des semaines 8-9, celle du milieu à la comparaison des moyennes des semaines 10-11 et celle du bas à la comparaison des moyennes des semaines 12-13.

significativement plus faible que ceux des autres traitements. Les traitements des semaines 12 et 13 n'ont par contre aucun effet sur la croissance en diamètre de l'hypocotyle.

La croissance en diamètre de la tige (1er entrenoeud) évolue d'une manière fort différente de celle de l'hypocotyle (Tableau 1.17). La croissance en diamètre est moins régulière et ne débute réellement qu'à partir de la 14e semaine après le semis. La croissance radiale est moins soutenue puisqu'elle tend à plafonner entre les semaines 16 et 20. L'analyse statistique montre que les traitements à l'éthéphon des semaines 8 et 9 ont stimulé significativement ($P < 0,0001$) la croissance en diamètre entre la 10e et 12e semaine. Cependant, ce gain est de courte durée et les semis traités à 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ont, au contraire, un diamètre final plus faible que les autres semis.

Les semis traités durant les semaines 10 et 11 n'enregistrent pas de gain de croissance radiale comme dans le cas précédent. Le diamètre final des semis traités au Tween 20 et à l'éthéphon (500 et 1 000 ppm) ont un diamètre légèrement inférieur aux autres semis. Enfin, les traitements des semaines 12 et 13 n'ont pas influencé la croissance radiale de la tige, quelque soit la concentration utilisée.

Le rapport hauteur sur le diamètre au collet (rapport H/D en cm/mm) est le principal indice de robustesse utilisé pour qualifier la qualité d'un semis. La figure 1.13 montre l'évolution du rapport H/D au cours de la période de croissance pour les trois dates de traitement. Le rapport H/D des semis non-traités augmente très rapidement au début de la croissance exponentielle, passant de 5,8 à la 8e semaine à 10,0 quatre semaines plus tard. Le rapport H/D se stabilise autour de cette valeur pour diminuer à nouveau à 8,1 après la formation des bourgeons apicaux suite au traitement de dormance.

Tableau 1.17 Diamètre de la tige mesuré au premier entrenoeud des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test *L.S.D.* de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$.

Âge des semis (sem)	Diamètre de la tige (mm)				
	10	12	14	16	20
Témoin*	b 0,97 \pm ,24a bc	d 0,93 \pm ,18a ab	a 1,15 \pm ,12a a	ab 1,65 \pm ,19a a	ab 2,13 \pm ,30a a
Semaines 8-9					
Tween 20	0,85 \pm ,18bc	0,93 \pm ,18cd	1,18 \pm ,13a	1,71 \pm ,16a	2,13 \pm ,25ab
100 ppm	0,82 \pm ,23c	1,03 \pm ,19bc	1,11 \pm ,18a	1,57 \pm ,25bc	2,18 \pm ,18a
500 ppm	0,99 \pm ,25b	1,10 \pm ,17ab	1,17 \pm ,20a	1,56 \pm ,19bc	1,99 \pm ,32b
1 000 ppm	1,19 \pm ,22a	1,16 \pm ,17a	1,23 \pm ,22a	1,46 \pm ,24c	1,61 \pm ,34c
<i>P</i> (ANOVA)	0,0001	0,0001	0,16	0,0009	0,0001
Semaines 10-11					
Tween 20	0,97 \pm ,30a	0,91 \pm ,17a	1,02 \pm ,12b	1,65 \pm ,15a	1,83 \pm ,22c
100 ppm	0,96 \pm ,28a	0,94 \pm ,20a	1,07 \pm ,17b	1,62 \pm ,20a	2,09 \pm ,28ab
500 ppm	1,06 \pm ,30a	0,93 \pm ,13a	1,09 \pm ,16ab	1,55 \pm ,18a	1,88 \pm ,29c
1 000 ppm	0,97 \pm ,28a	0,96 \pm ,17a	1,15 \pm ,17a	1,63 \pm ,20a	1,98 \pm ,26bc
<i>P</i> (ANOVA)	0,59	0,89	0,01	0,25	0,0003
Semaines 12-13					
Tween 20	1,17 \pm ,24a	0,97 \pm ,14ab	1,10 \pm ,11a	1,48 \pm ,11b	2,10 \pm ,31a
100 ppm	1,05 \pm ,29ab	0,98 \pm ,15a	1,10 \pm ,15a	1,69 \pm ,18a	2,03 \pm ,25a
500 ppm	0,90 \pm ,30c	0,89 \pm ,14b	1,05 \pm ,14a	1,72 \pm ,20a	2,02 \pm ,24a
1 000 ppm	0,89 \pm ,23c	0,96 \pm ,14ab	1,11 \pm ,13a	1,71 \pm ,24a	2,00 \pm ,30a
<i>P</i> (ANOVA)	0,01	0,21	0,07	0,02	0,37

* La lettre du haut correspond à la comparaison des moyennes des semaines 8-9, celle du milieu à la comparaison des moyennes des semaines 10-11 et celle du bas à la comparaison des moyennes des semaines 12-13.

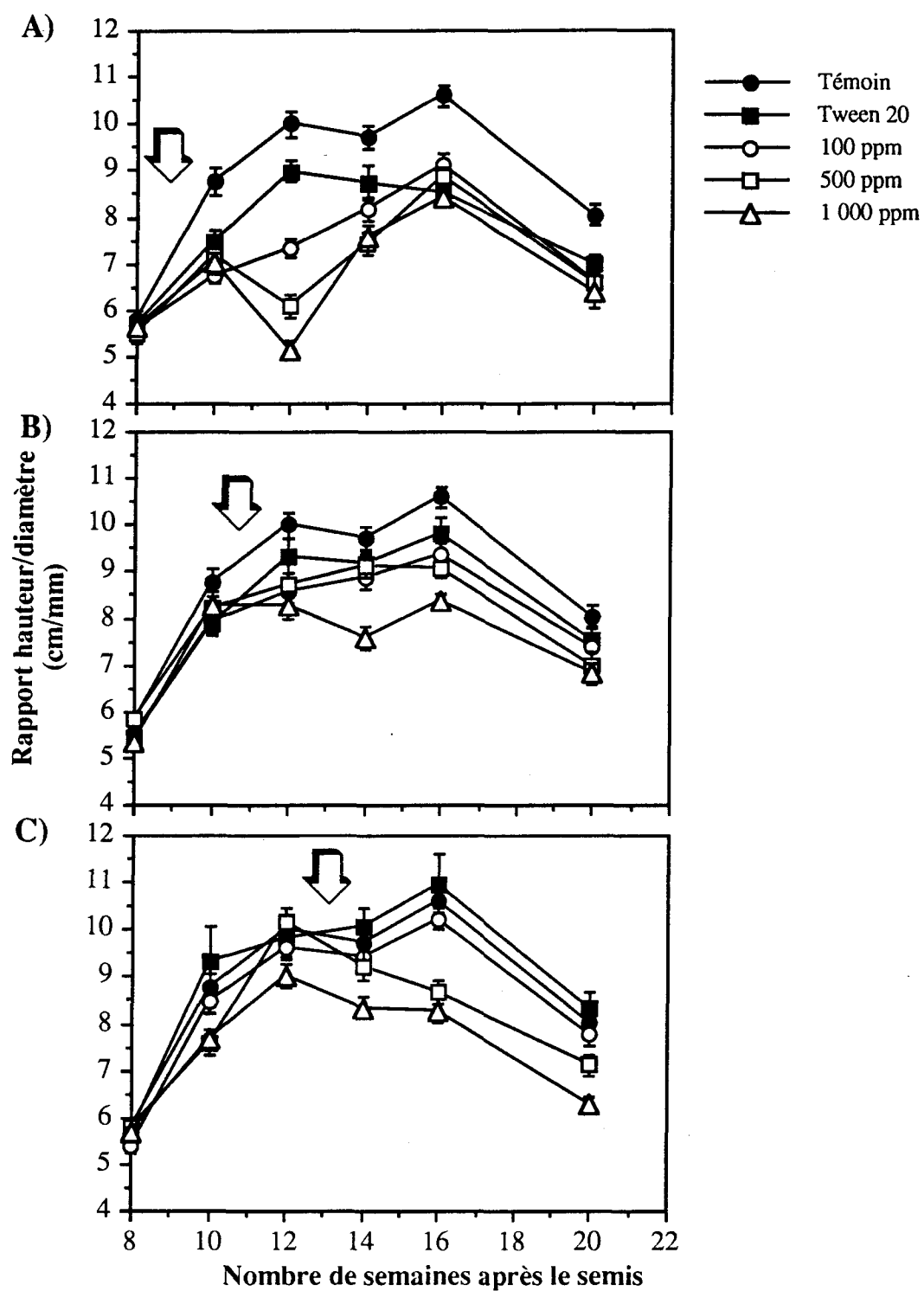


Figure 1.13 Évolution du rapport hauteur de la tige sur le diamètre au collet des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines (A) 8-9, (B) 10-11 et (C) 12-13. Les flèches indiquent la période des traitements.

Les traitements à l'éthéphon ont pour effet de diminuer le rapport H/D et cette diminution est d'autant plus prononcée que la concentration utilisée est élevée et la date d'application hâtive. Ainsi, l'application de 1 000 ppm d'éthéphon durant les semaines 8 et 9 a causé une diminution du rapport H/D entre la 10e et la 12e semaine, tandis que ce même rapport augmentait chez les semis non-traités. Lorsque les traitements étaient effectués plus tardivement, le rapport H/D diminuait aussi mais d'une manière moins marquée. L'analyse statistique montre qu'il y a diminution significative du rapport H/D durant les semaines qui suivent l'application de l'éthéphon (Tableau 1.18). Le rapport H/D des semis traités reste significativement moins élevé jusqu'à la fin de la période de croissance et cette diminution est proportionnelle à la concentration utilisée. Lorsque le traitement est effectué durant les semaines 12 et 13, le traitement à 100 ppm n'a pas eu d'effet significatif.

Les droites de régression du diamètre au collet en fonction de la hauteur du semis sont représentées à la figure 1.14 pour chaque concentration et date d'application de l'éthéphon en regroupant les données morphologiques de tous les échantillonnages. Dans le cas du témoin, deux droites de régressions sont nécessaires pour représenter les données, une regroupant les données des échantillonnages des semaines 8 et 10 et la deuxième pour les semaines 12, 14, 16 et 20. La corrélation entre la croissance en diamètre et la croissance en hauteur est faible entre la 8e et 12e semaine ($r^2 = 0,21$) mais s'accroît considérablement pour le reste de la période de croissance étudiée ($r^2 = 0,85$; tableau 1.19). Les traitements des semaines 8 et 9 ont pour effet d'augmenter la croissance relative du diamètre par rapport à la hauteur de telle façon qu'une seule droite de régression est nécessaire pour expliquer la variation du diamètre en fonction de la hauteur pour les traitements à 500 et 1 000 ppm d'éthéphon. L'analyse de variance de la relation allométrique entre le diamètre et la hauteur est très significatif pour toutes les droites de régression ($P < 0,01$; tableau 1.19). Dans le cas

Tableau 1.18 Rapport hauteur/diamètre des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test *L.S.D.* de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$.

Âge des semis (sem)	Rapport hauteur/diamètre (cm/mm)					
	8	10	12	14	16	20
Témoin	5,8 \pm 1,0a	8,8 \pm 1,6a	10,0 \pm 1,5a	9,7 \pm 1,3a	10,6 \pm 1,2a	8,1 \pm 1,2a
Semaines 8-9						
Tween 20	5,7 \pm 0,7a	7,5 \pm 1,2b	9,0 \pm 1,1b	8,7 \pm 1,7b	8,5 \pm 1,0bc	7,0 \pm 0,9b
100 ppm	5,6 \pm 0,7a	6,8 \pm 1,0c	7,3 \pm 1,1c	8,2 \pm 1,4bc	9,1 \pm 1,3b	6,6 \pm 1,0b
500 ppm	5,5 \pm 1,0a	7,2 \pm 1,0b	6,1 \pm 1,3d	7,4 \pm 1,4c	8,9 \pm 1,1bc	6,7 \pm 0,8b
1 000 ppm	5,6 \pm 0,8a	7,0 \pm 1,2b	5,2 \pm 1,0e	7,6 \pm 1,6c	8,4 \pm 1,1c	6,4 \pm 1,9b
<i>P</i> (ANOVA)	0,72	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001
Semaines 10-11						
Tween 20	5,4 \pm 0,4a	7,9 \pm 1,0a	9,4 \pm 1,7ab	9,2 \pm 1,2ab	9,8 \pm 1,6b	7,6 \pm 1,1ab
100 ppm	5,5 \pm 0,9a	7,9 \pm 1,5a	8,6 \pm 1,5bc	8,9 \pm 1,4ab	9,4 \pm 1,2bc	7,4 \pm 1,4b
500 ppm	5,9 \pm 0,8a	8,2 \pm 1,1a	8,7 \pm 1,3bc	9,1 \pm 1,3b	9,1 \pm 1,0c	7,0 \pm 1,6b
1 000 ppm	5,4 \pm 0,9a	9,3 \pm 1,6a	8,3 \pm 1,6c	7,6 \pm 1,4c	8,4 \pm 1,0d	6,8 \pm 1,2b
<i>P</i> (ANOVA)	0,09	0,13	0,0002	0,0001	0,0001	0,004
Semaines 12-13						
Tween 20	5,7 \pm 0,9a	9,3 \pm 2,3a	9,7 \pm 1,1a	10,1 \pm 1,2a	11,0 \pm 2,0a	8,3 \pm 1,0a
100 ppm	5,4 \pm 0,8a	8,5 \pm 1,3a	9,6 \pm 1,4a	9,4 \pm 1,1a	10,2 \pm 1,2a	7,8 \pm 1,2a
500 ppm	5,8 \pm 1,0a	7,6 \pm 1,2b	10,2 \pm 1,8a	9,2 \pm 1,7a	8,7 \pm 1,3b	7,1 \pm 1,2b
1 000 ppm	5,7 \pm 0,5a	7,7 \pm 1,1b	9,0 \pm 1,3a	8,3 \pm 1,2b	8,3 \pm 1,3b	6,3 \pm 0,9c
<i>P</i> (ANOVA)	0,35	0,0004	0,05	0,0004	0,0001	0,0001

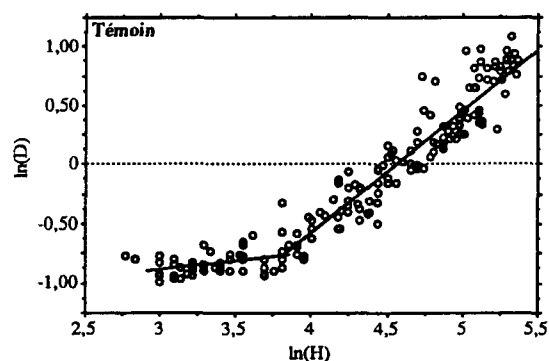
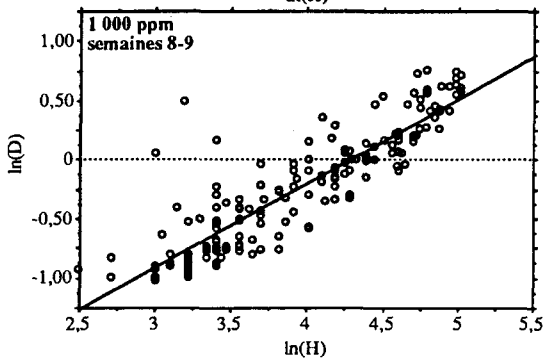
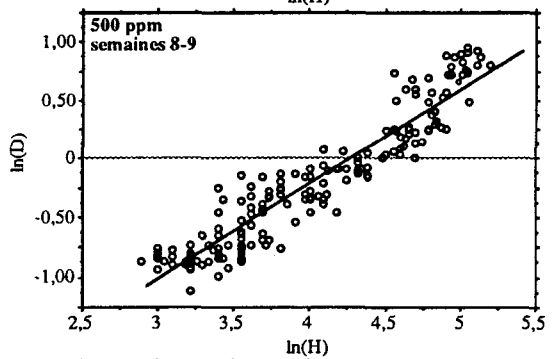
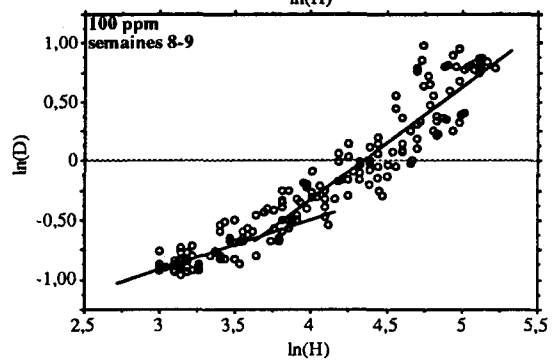
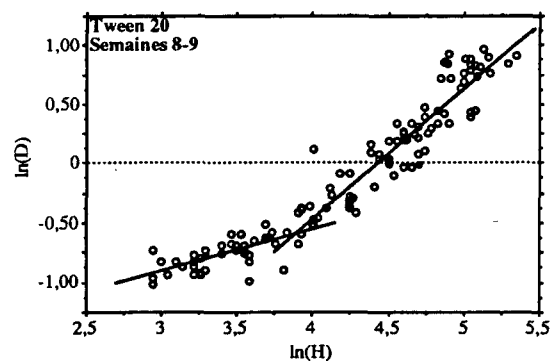


Figure 1.14 Relations allométriques entre le diamètre au collet (D) et la hauteur de la tige (H) des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines 8-9, 10-11 et 12-13. La relation allométrique s'écrit: $\text{Loge}(D) = b_0 + b_1 \text{Loge}(H)$.



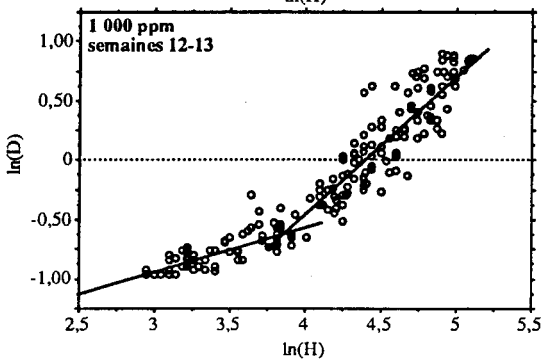
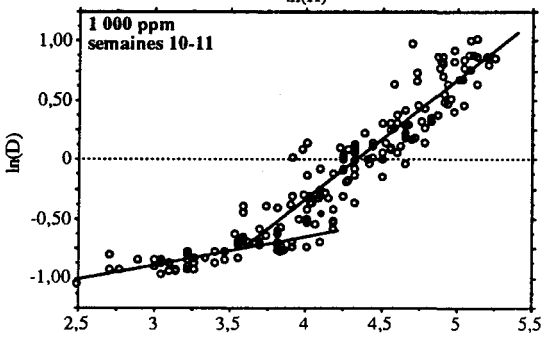
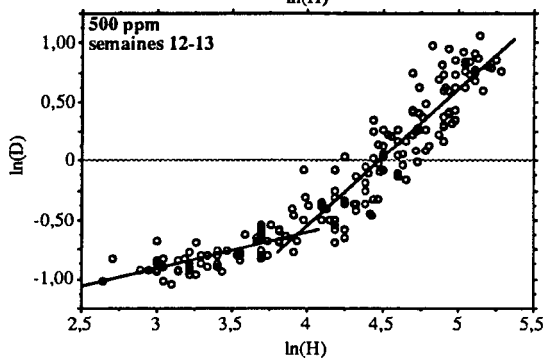
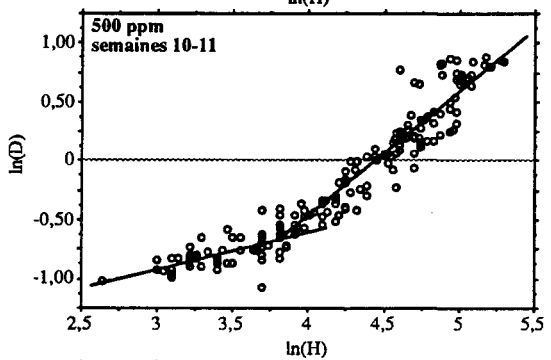
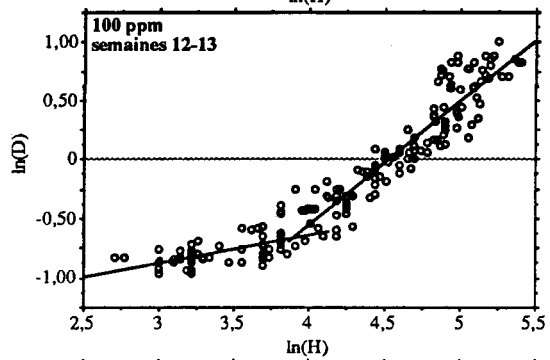
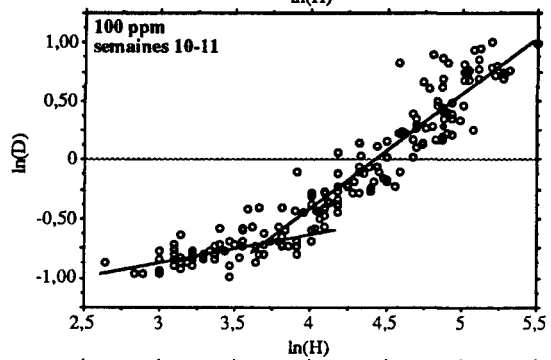
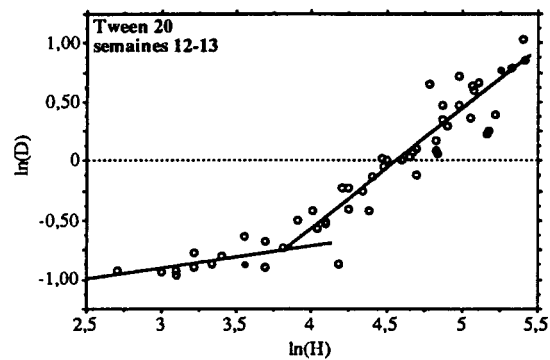
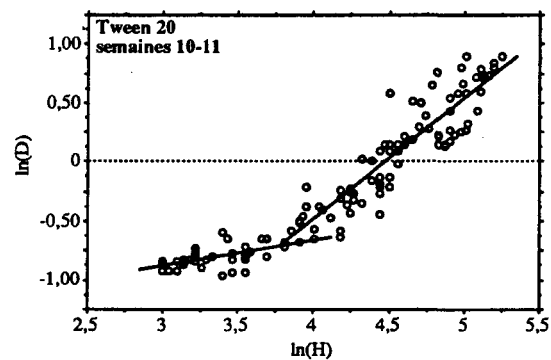


Tableau 1.19 Relations allométriques entre le diamètre au collet (D) et la hauteur de la tige (H) des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20.

Traitement	Echantillonnage*	Relation allométrique	N	r^2	P Anova
Témoin	S8-10	$D = 0,27H^{0,15}$	60	0,21	0,0001
"	S12-20	$D = 0,01H^{1,02}$	120	0,85	0,0001
Semaines 8-9					
Tween 20	S8-10	$D = 0,14H^{0,35}$	40	0,53	0,0001
"	S12-20	$D = 0,01H^{1,08}$	80	0,86	0,0001
100 ppm	S8-10	$D = 0,12H^{0,41}$	60	0,56	0,0001
"	S12-20	$D = 0,02H^{0,94}$	120	0,81	0,0001
500 ppm	S8-20	$D = 0,03H^{0,80}$	179	0,88	0,0001
1 000 ppm	S8-20	$D = 0,05H^{0,71}$	179	0,79	0,0001
Semaines 10-11					
Tween 20	S8-10	$D = 0,21H^{0,23}$	40	0,36	0,0001
"	S12-20	$D = 0,01H^{1,01}$	80	0,82	0,0001
100 ppm	S8-10	$D = 0,20H^{0,25}$	60	0,36	0,0001
"	S12-20	$D = 0,01H^{0,96}$	120	0,82	0,0001
500 ppm	S8-10	$D = 0,16H^{0,31}$	60	0,52	0,0001
"	S12-20	$D = 0,01H^{1,05}$	120	0,86	0,0001
1 000 ppm	S8-10	$D = 0,20H^{0,25}$	60	0,58	0,0001
"	S12-20	$D = 0,01H^{1,00}$	120	0,80	0,0001
Semaines 12-13					
Tween 20	S8-10	$D = 0,23H^{0,18}$	20	0,28	0,0103
"	S12-20	$D = 0,01H^{0,99}$	40	0,85	0,0001
100 ppm	S8-10	$D = 0,21H^{0,23}$	60	0,35	0,0001
"	S12-20	$D = 0,01H^{1,04}$	120	0,85	0,0001
500 ppm	S8-10	$D = 0,16H^{0,31}$	60	0,52	0,0001
"	S12-20	$D = 0,01H^{1,15}$	120	0,81	0,0001
1 000 ppm	S8-10	$D = 0,13H^{0,38}$	60	0,56	0,0001
"	S12-20	$D = 0,01H^{1,16}$	120	0,79	0,0001

* S8-10: échantillonnages effectués les semaines 8 et 10; S12-20: échantillonnages effectués les semaines 12, 14, 16 et 20.

des traitements effectués durant les semaines 8-9 et 12-13, la croissance relative du diamètre par rapport à la hauteur est faible pour tous les traitements entre la 8e et 12e semaine puis augmente brusquement par la suite. La pente de la droite de régression varie très peu entre les traitement soit d'une valeur comprise entre 0,99 et 1,16.

1.3.6 Patron d'allocation de la biomasse

La figure 1.15 montre l'évolution de la biomasse de la partie aérienne et du système racinaire durant la période de croissance. Les biomasses évoluent suivant une courbe exponentielle, les gains de biomasse étant très faibles en début de la période de croissance exponentielle en hauteur puis augmentent régulièrement jusqu'à la mise en dormance des semis. Les gains de biomasse racinaire ne sont appréciables qu'à partir des traitements photopériodiques de jour court des semaines 16 et 17. Les traitements à l'éthéphon ont diminué la croissance en biomasse, particulièrement pour les semis traités aux semaines 8 et 9. La diminution de la biomasse aérienne de ces derniers est proportionnelle à la concentration utilisée (Tableau 1.20). La perte de biomasse aérienne du traitement à 100 ppm est de 11%, de 23% pour 500 ppm et de 46% pour 1 000 ppm. L'éthéphon appliqué durant les semaines 10 et 11 n'a pas eu d'effet significatif sur la biomasse des semis, alors que ceux traités à 1 000 ppm aux 12e et 13e semaines ont perdu 9% de leur biomasse.

Les racines sont moins sensibles aux traitements à l'éthéphon que la partie aérienne (Tableau 1.21). Ainsi, seuls les traitements à 500 et 1 000 ppm appliqués aux semaines 8 et 9 ont réduit significativement la biomasse racinaire des semis. Les traitements aux semaines 10 et 11 n'ont pas d'effet sur la biomasse racinaire, alors que le traitement à 1 000 ppm appliqué durant les semaines 12 et 13 réduit significativement la valeur de cette variable.

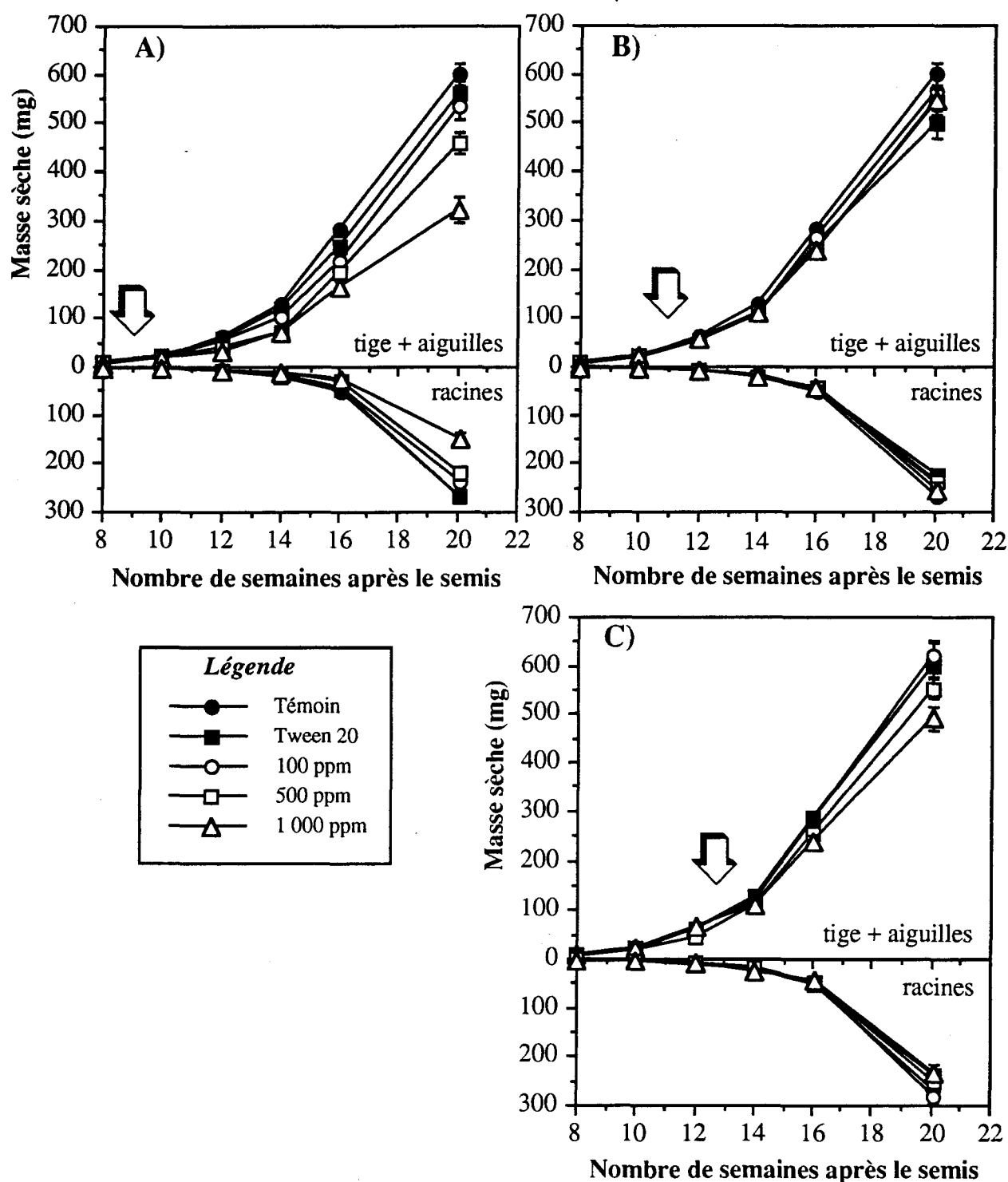


Figure 1.15 Évolution de la masse sèche aérienne (tige + aiguilles) et racinaire des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20 durant les semaines (A) 8-9, (B) 10-11 et (C) 12-13. Les flèches indiquent la période des traitements.

Tableau 1.20 Masse sèche de la tige des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test *L.S.D.* de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements, pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$.

Âge des semis (sem)	Masse sèche de la tige et des aiguilles (mg)					
	8	10	12	14	16	20
Témoin*	a 7 \pm 1a a	ab 19 \pm 2ab a	a 64 \pm 04a a	a 127 \pm 37a a	a 280 \pm 55a a	a 599 \pm 126a a
Semaines 8-9						
Tween 20	7 \pm 2a	22 \pm 2a	59 \pm 06a	120 \pm 28ab	246 \pm 58ab	560 \pm 103ab
100 ppm	7 \pm 1a	18 \pm 1b	55 \pm 09a	103 \pm 32b	221 \pm 59bc	532 \pm 132b
500 ppm	7 \pm ,4a	17 \pm 2b	40 \pm 07b	70 \pm 30c	194 \pm 68cd	459 \pm 126c
1 000 ppm	6 \pm 1a	16 \pm 2b	33 \pm 06b	70 \pm 28c	165 \pm 64d	321 \pm 135d
P (ANOVA)	0,49	0,04	0,002	0,0001	0,001	0,0001
Semaines 10-11						
Tween 20	7 \pm ,2a	22 \pm ,2a	54 \pm 03a	107 \pm 26a	250 \pm 41ab	497 \pm 142a
100 ppm	7 \pm 1a	18 \pm 1b	54 \pm 03a	105 \pm 34a	266 \pm 51ac	565 \pm 132a
500 ppm	7 \pm ,3a	17 \pm 2b	55 \pm 12a	111 \pm 36a	238 \pm 61c	542 \pm 145a
1 000 ppm	7 \pm 1a	16 \pm 2b	58 \pm 08a	108 \pm 26a	238 \pm 58bc	548 \pm 141a
P (ANOVA)	0,84	0,04	0,52	0,09	0,01	0,14
Semaines 12-13						
Tween 20	9 \pm 0a	22 \pm 0a	54 \pm 04a	129 \pm 23a	285 \pm 47a	600 \pm 162a
100 ppm	7 \pm ,6a	21 \pm 3a	54 \pm 03a	118 \pm 31a	282 \pm 68a	619 \pm 149a
500 ppm	7 \pm ,4a	18 \pm 2a	55 \pm 12a	110 \pm 31a	255 \pm 48ab	551 \pm 108ab
1 000 ppm	7 \pm ,4a	20 \pm 3a	58 \pm 08a	112 \pm 31a	238 \pm 67b	491 \pm 125b
P (ANOVA)	0,07	0,49	0,52	0,20	0,02	0,002

* La lettre du haut correspond à la comparaison des moyennes des semaines 8-9, celle du milieu à la comparaison des moyennes des semaines 10-11 et celle du bas à la comparaison des moyennes des semaines 12-13.

Tableau 1.21 Masse sèche des racines des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test *L.S.D.* de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements, pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$.

Âge des semis (sem)	Masse sèche des racines (mg)					
	8	10	12	14	16	20
Témoin*	a 3±,4a a	a 4±,8a a	a 11±3a a	a 22±7a ab	a 55±21a a	a 267±74a a
Semaines 8-9						
Tween 20	3±,9a	5± 1a	10± 2a	22±5ab	47±15ab	271±48a
100 ppm	4±,7a	4±,9a	9± 1a	19±6bc	39±16bc	240±59ab
500 ppm	3± 1a	4±,3a	9±,7a	15±12cd	31±13cd	219±56b
1 000 ppm	3±,5a	4±,5a	7± 2a	15±6d	27±12d	149±69c
<i>P</i> (ANOVA)	0,18	0,37	0,26	0,0004	0,0001	0,0001
Semaines 10-11						
Tween 20	2±,4a	5± 1a	10± 0a	20±8a	48±12ab	224±55a
100 ppm	3±,9a	4±,9a	9± 2a	19±9a	49±13ab	243±59a
500 ppm	3±,9a	4±,3a	8± 1a	22±9a	42±13b	238±68a
1 000 ppm	2±,2a	4±,5a	8± 1a	21±6a	43±14b	254±85a
<i>P</i> (ANOVA)	0,23	0,37	0,25	0,49	0,01	0,25
Semaines 12-13						
Tween 20	3± 0a	4± 0a	10± 0a	23±6ab	55±12ab	240±78ab
100 ppm	3± 1a	4± 1a	9± 2a	21±7b	47±16bc	281±66a
500 ppm	2±,4a	4± 1a	9± 1a	17±6b	47±14bc	252±65ab
1 000 ppm	3±,1a	4±,9a	8± 1a	26±18a	42±12c	234±44b
<i>P</i> (ANOVA)	0,55	0,95	0,25	0,02	0,02	0,05

* La lettre du haut correspond à la comparaison des moyennes des semaines 8-9, celle du milieu à la comparaison des moyennes des semaines 10-11 et celle du bas à la comparaison des moyennes des semaines 12-13.

La répartition de la biomasse entre les aiguilles, la tige et les racines a aussi été étudiée à deux moments de la croissance des semis, soit juste avant le traitement de jour court (16e semaine) et à la fin de la période de croissance (20e semaine). À la 16e semaine, tant la biomasse de la tige que celle des aiguilles et des racines a été réduite par les traitements des semaines 8-9 (Tableau 1.22). Les traitements à 500 et 1 000 ppm des semaines 10 et 11 ont réduit la valeur de ces mêmes variables. Le traitement à 500 ppm appliqué durant les semaines 12-13 n'a pas réduit significativement la biomasse de la tige ou du feuillage, tandis que celui à 1 000 ppm a réduit la biomasse des aiguilles sans diminuer la biomasse de la tige. Ainsi, plus la date d'application est tardive, plus les écarts de biomasse entre les concentrations s'amenuisent. Le traitement photopériodique a permis de combler cette disproportion entre les semis des divers traitements puisque la proportion de biomasse racinaire n'est plus significativement différente à la 20e semaine (Tableau 1.23). Par contre, la valeur absolue de la biomasse racinaire demeure significativement plus faible dans le cas des traitements à 500 et 1 000 ppm des semaines 8 et 9 et du traitement à 1 000 ppm des semaines 12 et 13. La tige et les racines ont surtout bénéficié du traitement photopériodique. Si la biomasse des aiguilles des semis témoins n'augmente que de 11%, celle de la tige augmente de 277% et celle des racines de 385%. Les semis des différents traitements n'ont pas bénéficié des mêmes gains de biomasse. Les semis du traitement à 100 ppm des semaines 8 et 9 et 500 ppm des semaines 10 et 11 ont comblé leur retard par rapport au témoin au niveau du feuillage et des racines mais non au niveau de la tige. Les semis du traitement à 1 000 ppm des semaines 10 et 11 ont aussi comblé leur retard de croissance en biomasse tant au niveau des aiguilles que de la tige et des racines. La croissance de la biomasse des semis traités durant les semaines 12 et 13 évolue d'une manière légèrement différente. La biomasse racinaire des semis traités avec 100 et 500 ppm d'éthéphon s'accroît fortement entre les semaines 16 et 20, de telle sorte que l'écart significatif par rapport aux

Tableau 1.22 Répartition de la masse sèche entre la tige, les aiguilles et les racines à la semaine 16 des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test *L.S.D.* de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements, pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$.

	Masse sèche (mg)			Rapport racine/total (%)
	Aiguilles	Tige	Racines	
Témoin	220 \pm 47a	60 \pm 13a	55 \pm 21a	39 \pm 9a
Semaines 8-9				
Tween 20	198 \pm 45ab	48 \pm 15b	47 \pm 15ab	34 \pm 9ab
100 ppm	173 \pm 47bc	48 \pm 15b	39 \pm 16bc	30 \pm 9bc
500 ppm	152 \pm 53cd	42 \pm 17bc	31 \pm 13cd	26 \pm 9cd
1 000 ppm	129 \pm 50d	36 \pm 15c	27 \pm 12d	22 \pm 9d
<i>P</i> (ANOVA)	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001
Semaines 10-11				
Tween 20	198 \pm 30ab	53 \pm 13ab	48 \pm 12ab	35 \pm 6ab
100 ppm	212 \pm 39ab	54 \pm 14ab	49 \pm 13ab	36 \pm 7a
500 ppm	191 \pm 51bc	47 \pm 13b	42 \pm 13b	32 \pm 8b
1 000 ppm	187 \pm 43c	51 \pm 17b	43 \pm 14b	32 \pm 8b
<i>P</i> (ANOVA)	0,01	0,02	0,01	0,004
Semaines 12-13				
Tween 20	226 \pm 36a	59 \pm 16a	55 \pm 12ab	40 \pm 6a
100 ppm	220 \pm 53a	62 \pm 18a	47 \pm 16bc	38 \pm 9a
500 ppm	198 \pm 41ab	57 \pm 13a	47 \pm 14bc	35 \pm 7ab
1 000 ppm	181 \pm 50b	57 \pm 20a	42 \pm 12c	32 \pm 9b
<i>P</i> (ANOVA)	0,004	0,65	0,02	0,01

Tableau 1.23 Répartition de la masse sèche entre la tige, les aiguilles et les racines à la semaine 20 des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test *L.S.D.* de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements, pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$.

	Masse sèche (mg)			Rapport racines/total %
	Aiguilles	Tige	Racines	
Témoin	373 \pm 74a	226 \pm 58a	267 \pm 74a	31 \pm 4a
Semaines 8-9				
Tween 20	345 \pm 70a	216 \pm 42ab	271 \pm 48a	33 \pm 3a
100 ppm	339 \pm 95a	194 \pm 47bc	240 \pm 59ab	31 \pm 3a
500 ppm	289 \pm 81b	167 \pm 48c	219 \pm 56b	32 \pm 3a
1 000 ppm	211 \pm 88c	110 \pm 49d	149 \pm 69c	31 \pm 5a
<i>P</i> (ANOVA)	0,0001	0,0001	0,0001	0,16
Semaines 10-11				
Tween 20	321 \pm 97a	176 \pm 52b	224 \pm 55a	32 \pm 4a
100 ppm	362 \pm 84a	203 \pm 55ab	243 \pm 59a	30 \pm 4a
500 ppm	351 \pm 92a	192 \pm 59b	238 \pm 68a	30 \pm 3a
1 000 ppm	347 \pm 87a	201 \pm 59ab	254 \pm 85a	31 \pm 4a
<i>P</i> (ANOVA)	0,32	0,03	0,25	0,71
Semaines 12-13				
Tween 20	383 \pm 86a	217 \pm 78ab	240 \pm 78ab	28 \pm 6a
100 ppm	390 \pm 95a	229 \pm 59a	281 \pm 66a	31 \pm 4a
500 ppm	334 \pm 66ab	218 \pm 53a	252 \pm 65ab	31 \pm 4a
1 000 ppm	312 \pm 80b	179 \pm 49b	234 \pm 44b	33 \pm 5a
<i>P</i> (ANOVA)	0,001	0,007	0,05	0,11

semis témoins est comblé. Par contre, les semis traités avec 1 000 ppm d'éthéphon accusent un retard significatif de la croissance de la biomasse des aiguilles, de la tige et des racines.

Le taux relatif de croissance (TRC) de la partie aérienne est maximal en début de la période de croissance exponentielle en hauteur et diminue par la suite pour enregistrer les plus faibles valeurs entre les semaines 14 et 16 (Tableau 1.24). Les traitements à l'éthéphon des semaines 8 et 9 diminuent significativement le TRC durant les semaines 10 et 12, particulièrement pour le traitement à 1 000 ppm. Par contre, le TRC augmente significativement durant l'intervalle des semaines 14-16 pour les traitements à 500 et 1 000 ppm. Les traitements effectués durant les semaines 10-11 et 12-13 n'influencent pas d'une manière significative le TRC de la partie aérienne. Par contre, le TRC des racines diminue significativement pour les traitements des semaines 10-11 durant l'intervalle des semaines 10 et 12 et pour le traitement à 1 000 ppm des semaines 12-13 entre les semaines 14 et 16.

1.4 DISCUSSION

Warner et Leopold (1969) ont montré que l'éthéphon est hydrolysé rapidement en éthylène lorsqu'il est appliqué sur le feuillage de *Bryophyllum* et qu'une quantité appréciable d'éthylène continue à se dégager après 48 heures. Le surfactant favorise la pénétration de l'éthéphon à l'intérieur des aiguilles des semis puisque ce composé est hydrophyle (Beaudry et Kays 1990).

L'éthylène est reconnu pour inhiber l'allongement cellulaire (voir Abeles 1973). On peut donc déduire que l'éthéphon fut absorbé par les tissus foliaires où il s'est effectivement

Tableau 1.24 Taux relatif de croissance (TRC) de la partie aérienne et racinaire des semis traités avec 0, 100, 500 et 1 000 ppm d'éthéphon ou au Tween 20. Le test *L.S.D.* de Fisher a été utilisé, lorsque l'analyse de variance (ANOVA) était significative, pour comparer les traitements pour chaque date d'application et chaque semaine en incluant le témoin. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$; moyenne \pm écart-type, $n = 30$.

Traitements	Intervalles (sem)				
	8-10	10-12	12-14	14-16	16-20
TRC(tige et aiguilles)					
Témoin*	0,50 \pm 0,08 ^a	0,60 \pm 0,02 ^a	0,34 \pm 0,09 ^a	0,40 \pm 0,05 ^b	0,19 \pm 0,01 ^a
Semaines 8-9					
Tween 20	0,61 \pm 0,05 ^a	0,49 \pm 0,05 ^{bc}	0,36 \pm 0,03 ^a	0,35 \pm 0,04 ^b	0,21 \pm 0,02 ^a
100 ppm	0,49 \pm 0,08 ^a	0,56 \pm 0,05 ^{ab}	0,32 \pm 0,05 ^a	0,37 \pm 0,06 ^b	0,23 \pm 0,02 ^a
500 ppm	0,48 \pm 0,06 ^a	0,44 \pm 0,07 ^{cd}	0,27 \pm 0,02 ^a	0,52 \pm 0,03 ^a	0,21 \pm 0,01 ^a
1 000 ppm	0,46 \pm 0,03 ^a	0,38 \pm 0,01 ^d	0,34 \pm 0,11 ^a	0,43 \pm 0,08 ^{ab}	0,17 \pm 0,05 ^a
<i>P</i> (ANOVA)	0,21	0,001	0,70	0,05	0,23
Semaines 10-11					
Tween 20	0,51 \pm 0,05 ^a	0,54 \pm 0,03 ^a	0,35 \pm 0,03 ^a	0,42 \pm 0,03 ^a	0,17 \pm 0,01 ^a
100 ppm	0,53 \pm 0,09 ^a	0,49 \pm 0,03 ^a	0,33 \pm 0,04 ^a	0,46 \pm 0,05 ^a	0,19 \pm 0,02 ^a
500 ppm	0,54 \pm 0,03 ^a	0,51 \pm 0,08 ^a	0,35 \pm 0,05 ^a	0,38 \pm 0,06 ^a	0,21 \pm 0,02 ^a
1 000 ppm	0,61 \pm 0,10 ^a	0,50 \pm 0,06 ^a	0,31 \pm 0,09 ^a	0,38 \pm 0,09 ^a	0,21 \pm 0,09 ^a
<i>P</i> (ANOVA)	0,49	0,13	0,95	0,48	0,82
Semaines 12-13					
Tween 20	0,45 ^a	0,53 ^a	0,36 ^a	0,39 ^a	0,19 ^a
100 ppm	0,55 \pm 0,12 ^a	0,55 \pm 0,14 ^a	0,31 \pm 0,06 ^a	0,44 \pm 0,03 ^a	0,20 \pm 0,03 ^a
500 ppm	0,49 \pm 0,07 ^a	0,58 \pm 0,07 ^a	0,34 \pm 0,07 ^a	0,42 \pm 0,09 ^a	0,19 \pm 0,02 ^a
1 000 ppm	0,55 \pm 0,05 ^a	0,59 \pm 0,12 ^a	0,27 \pm 0,11 ^a	0,38 \pm 0,11 ^a	0,18 \pm 0,02 ^a
<i>P</i> (ANOVA)	0,75	0,83	0,78	0,88	0,96
TRC(racines)					
Témoin	0,10 \pm 0,08 ^a	0,55 \pm 0,08 ^a	0,36 \pm 0,10 ^a	0,45 \pm 0,05 ^a	0,40 \pm 0,03 ^a
Semaines 8-9					
Tween 20	0,17 \pm 0,04 ^a	0,35 ^a	0,39 \pm 0,09 ^a	0,39 \pm 0,03 ^a	0,44 \pm 0,04 ^a
100 ppm	0,00 \pm 0,14 ^a	0,39 \pm 0,19 ^a	0,38 \pm 0,18 ^a	0,44 \pm 0,05 ^a	0,42 \pm 0,07 ^a
500 ppm	0,23 \pm 0,20 ^a	0,40 \pm 0,06 ^a	0,27 \pm 0,08 ^a	0,35 \pm 0,13 ^a	0,49 \pm 0,03 ^a
1 000 ppm	0,05 \pm 0,08 ^a	0,37 \pm 0,07 ^a	0,31 \pm 0,06 ^a	0,30 \pm 0,09 ^a	0,43 \pm 0,05 ^a
<i>P</i> (ANOVA)	0,28	0,29	0,71	0,22	0,25
Semaines 10-11					
Tween 20	0,25 \pm 0,14 ^a	0,46 ^{ab}	0,37 \pm 0,03 ^a	0,41 \pm 0,04 ^a	0,38 \pm 0,02 ^a
100 ppm	0,24 \pm 0,19 ^a	0,33 \pm 0,08 ^{bc}	0,37 \pm 0,14 ^a	0,49 \pm 0,08 ^a	0,40 \pm 0,03 ^a
500 ppm	0,22 \pm 0,12 ^a	0,35 \pm 0,07 ^{bc}	0,50 \pm 0,12 ^a	0,33 \pm 0,12 ^a	0,43 \pm 0,02 ^a
1 000 ppm	0,45 \pm 0,10 ^a	0,24 \pm 0,14 ^c	0,48 \pm 0,08 ^a	0,36 \pm 0,12 ^a	0,45 \pm 0,10 ^a
<i>P</i> (ANOVA)	0,09	0,03	0,40	0,32	0,67
Semaines 12-13					
Tween 20	0,14 ^a	0,55 ^a	0,33 ^a	0,44 ^{ab}	0,37 ^a
100 ppm	0,20 \pm 0,13 ^a	0,36 \pm 0,09 ^a	0,42 \pm 0,06 ^a	0,40 \pm 0,11 ^{ab}	0,45 \pm 0,05 ^a
500 ppm	0,29 \pm 0,15 ^a	0,44 \pm 0,21 ^a	0,35 \pm 0,05 ^a	0,50 \pm 0,06 ^a	0,42 \pm 0,03 ^a
1 000 ppm	0,20 \pm 0,18 ^a	0,48 \pm 0,15 ^a	0,45 \pm 0,13 ^a	0,25 \pm 0,05 ^b	0,43 \pm 0,05 ^a
<i>P</i> (ANOVA)	0,58	0,58	0,60	0,03	0,40

* La lettre du haut correspond à la comparaison des moyennes des semaines 8-9, celle du milieu à la comparaison des moyennes des semaines 10-11 et celle du bas à la comparaison des moyennes des semaines 12-13.

dégradé en éthylène. Les périodes où l'éthéphon a été appliqué devraient donc coïncider avec une période de temps où les semis d'épinette noire ont été en présence d'un taux élevé d'éthylène.

L'éthylène exogène modifie significativement le patron du gauchissement chez les semis d'épinette noire. L'effet de l'éthéphon est diamétralement opposé suivant l'âge du semis au moment du traitement. Ainsi, l'application foliaire au début de la croissance exponentielle de la tige diminue d'une manière importante le gauchissement tandis qu'une application plus tardive a l'effet inverse, tant au plan du nombre de semis gauchis que de la sévérité. Par contre, dans ce dernier cas, le taux final de gauchissement après 20 semaines de croissance est significativement plus faible comparativement aux semis des parcelles non traitées. Lord (1992) a aussi observé que l'application d'éthéphon diminue l'ampleur du gauchissement de la tige des semis d'épinette noire lorsqu'il est appliqué au tout début de la croissance exponentielle en hauteur mais, au contraire, l'augmente lors d'une application plus tardive.

Les premiers plants gauchis apparaissent lorsque que la tige atteint 30 à 40 mm de hauteur, soit entre la 8e et la 9e semaine après le semis. Au début, une faible proportion de semis est affectée, l'angle de la tige par rapport à la verticale restant peu prononcé. Le gauchissement s'accroît sensiblement à partir de la 12e semaine lorsque les semis mesurent en moyenne près de 70 mm de hauteur et qu'un certain nombre de ceux-ci présentent un angle prononcé par rapport à la verticale. L'augmentation de la concentration en éthylène qui résulte de l'application de l'éthéphon entre les 8e et 9e semaine maintient le taux de gauchissement initial au même niveau que celui des semis des parcelles non traitées. Par la suite, elle prévient la recrudescence du gauchissement.

L'analyse de variance des mesures répétées du gauchissement pour les traitements des semaines 8-9 montre un effet significatif du traitement ($P < 0,01$), du temps ($P < 0,0001$) et de l'interaction entre les deux ($P < 0,003$). Cependant, le niveau de signification du test de F pour le facteur temps et l'interaction temps*traitement doit être corrigé puisque la condition de Huynh-Feld relative à la matrice de covariance n'a pu être vérifiée par le test de sphéricité (Moser *et al.* 1990). Si cette condition est violée, le test univarié est trop libéral et le niveau de signification doit être corrigé par l'épsilon de Greenhouse-Geisser ou de Huynh-Feld (Moser *et al.* 1990; Fernandez 1991). Lorsque l'épsilon H-F est supérieur à un, le niveau de signification du test n'est pas modifié; pour cette raison, la correction de Greenhouse-Geisser semble plus appropriée même si elle est plus conservatrice (SAS 1988). Le facteur temps et l'interaction traitement*temps demeurent significatifs ($P_{\text{ajustée}} < 0,003$; $P_{\text{ajustée}} < 0,03$). D'après Gurevitch et Chester (1986), la correction apportée à P par l'épsilon de Greenhouse-Geisser est limitée au test du F global et est insuffisante en ce qui a trait aux contrastes. L'analyse des courbes de réponse dans le temps après transformations polynomiales apporte plus d'informations sur les effets des traitements et ne requiert pas d'hypothèse particulières (Meredith et Stehman 1991). Les taux de gauchissement des traitements à l'éthéphon des semaines 8-9 ont une réponse linéaire dans le temps significativement différente ($P < 0,03$) quelque soit la concentration en éthéphon utilisée. La diminution du taux de gauchissement peut s'expliquer partiellement du moins par l'acidité de l'éthéphon et l'ajout d'un surfactant puisque le traitement de contrôle au Tween 20 (pH 3) est significativement différents du témoin ($P < 0,02$).

Des semis de deux ans de *Picea rubens* soumis à un brouillard acide ont montré un taux d'émission d'éthylène plus élevé (Chen and Wellburn 1989). Cependant, ces semis ont été exposés durant une période prolongée (10 semaines) et il n'est pas certain qu'une exposition

de plus courte durée, comme dans notre expérimentation, aurait aussi induit la formation d'éthylène. Si certains surfactants induisent la formation d'éthylène, Lownds et Bukovac (1989) ont démontré que le Tween 20 n'induit pas la production d'éthylène jusqu'à une concentration de 1%. Jacobson *et al.* (1990) ont démontré qu'une exposition prolongée à un brouillard acide peut endommager le feuillage, ce qui n'était pas le cas dans notre expérience puisqu'aucune lésion n'était visible durant toute la période de croissance étudiée. Les brouillards acides ont surtout pour effet d'éroder les cires de la cuticule des aiguilles des conifères (Turunen et Huttunen 1991), d'augmenter leur mouillabilité (Percy et Baker 1991) et la transpiration (Mengel *et al.* 1989). De fait, les semis d'épinette noire traités à l'éthéphon retenaient les gouttelettes d'eau après l'arrosage tout comme ceux traités avec seulement du Tween 20.

La diminution du gauchissement à la suite aux traitements des semaines 8 et 9 s'explique par la modification du patron de croissance des semis. L'allongement de la tige fut fortement inhibé durant la période d'application de l'éthéphon. L'inhibition fut d'autant plus marquée que la concentration était élevée, particulièrement dans le traitement à 1 000 ppm où l'inhibition s'est faite sentir même deux semaines après la fin du traitement. Si le taux d'allongement reprend ultérieurement à peu près au même rythme que chez les semis non traités, la taille des semis traités à l'éthéphon demeure inférieure à celle des témoins. Ces résultats vont dans le même sens que ceux obtenus par Weston *et al.* (1980) pour de jeunes semis de *Pinus contorta* et *Picea glauca*, de même que les résultats de Telewski *et al.* (1983) pour des semis de *Pinus taeda* traités à l'éthéphon. Nos résultats montrent que le méristème apical est plus sensible à l'éthylène que les méristèmes secondaires puisque la croissance secondaire fut peu affectée par l'application d'éthéphon. Tout au plus, une légère augmentation du diamètre de la tige et de l'hypocotyle durant une courte période a été notée.

À long terme cependant, les fortes doses d'éthéphon réduisent la croissance radiale. L'éthylène induit le gonflement de la tige à la suite de l'inhibition de l'allongement chez la plupart des végétaux; le gonflement de la tige se caractérise par l'accroissement radial des cellules corticales sans augmentation de l'activité cambiale (voir Abeles 1973). L'augmentation radiale de la tige des semis traités résulte probablement du gonflement des cellules corticales de la tige, l'activité du cambium secondaire étant très faible entre les 8e et 14e semaines. Le rôle de l'éthylène est bien établi dans la régulation de la croissance en diamètre chez les conifères (Savidge 1988). Une augmentation de la concentration en éthylène dans le tronc de *Picea abies* (Eklund 1991) et de *Pinus sylvestris* (Ingemarsson *et al.* 1991) a été mesurée au niveau de la région cambiale au cours de la période d'activité estivale. Le rôle joué par ce régulateur de croissance dans la différenciation cellulaire est cependant moins connu et les résultats expérimentaux sont contradictoires. Chez *Pinus radiata* par exemple, l'application d'éthéphon induit une augmentation radiale de la tige en stimulant la production de trachéides au niveau du xylème (Barker 1979). Chez *Pinus taeda*, la formation des cellules du phloème explique l'accroissement radial à la suite de l'application de l'éthéphon (Telewski *et al.* 1983). Dans le cas de l'épinette noire, il semble évident que le cambium secondaire est insensible à l'éthylène exogène, du moins chez les très jeunes semis. Il est possible que la différenciation du cambium vasculaire ne soit pas assez avancée; une étude histologique serait nécessaire pour élucider ce point.

Comme la croissance en hauteur se fait plus rapidement que la croissance en diamètre, la valeur moyenne du rapport H/D passe de 6 à 10 entre la 8e et la 12e semaine, demeurant stable jusqu'à la 16e semaine pour ne diminuer qu'à la suite du traitement photopériodique. L'augmentation du taux de gauchissement correspond généralement à l'augmentation du rapport H/D. Le taux de gauchissement est moins important chez les semis traités à

l'éthéphon, lesquels ont en moyenne un rapport H/D plus bas. Tandis que le rapport H/D des témoins augmente entre les semaines 10 et 12, il diminue au contraire chez les semis traités avec 1 000 ppm d'éthéphon.

Il existe donc une forte relation entre la susceptibilité du semis à verser et un rapport H/D élevé, du moins au début du développement des semis. D'ailleurs, les taux de gauchissement les plus élevés se retrouvent durant les semaines 12 et 16, lesquelles correspondent à une période où le rapport H/D moyen est aussi le plus élevé. La capacité de résistance de la tige de l'épinette noire à la flexion dépend de ses propriétés élastiques intrinsèques mais aussi d'un facteur allométrique. La tige d'un semis peut être assimilée à une colonne élastique de longueur L et de rayon r . Une colonne élastique effilée est susceptible de verser sous son propre poids à la suite d'une petite poussée latérale lorsque le ratio L/r dépasse 60; ce phénomène est appelé le gauchissement élastique (Wainwright *et al.* 1976). La relation entre le diamètre minimum requis (D_{\min}) pour qu'une colonne de hauteur H soit stable a été établie par Greenhill (1881; cité dans McMahon 1973): $D_{\min} = a H^{3/2}$ où a est une constante qui tient compte des propriétés mécaniques du matériel.

Le modèle allométrique assure un bon ajustement de l'ensemble des mesures prises lors de la période de croissance étudiée pour tous les traitements à l'éthéphon. Deux droite de régression sont nécessaires dans la majorité des cas pour expliquer la variation du diamètre en fonction de la hauteur ce qui implique un changement brusque du taux relatif de croissance du diamètre par rapport à la hauteur. L'examen des différentes courbes de régression montre bien que la croissance radiale n'est pas ou faiblement corrélée à la croissance en hauteur ($0,21 \leq r^2 \leq 0,58$) entre la 8e et 10e semaine de croissance. Le diamètre ne croît pratiquement pas jusqu'à ce que la tige atteigne 35 à 40 cm de hauteur, puis

augmente brusquement. Lorsque l'éthéphon est appliqué en début de période de croissance exponentielle en hauteur, soit entre les 8e et 9e semaines après le semis, la croissance radiale devient proportionnelle à la croissance en hauteur tandis que les traitements plus tardifs ne changent pratiquement pas la relation entre la croissance en diamètre et la hauteur. Un meilleur rapport H/D ne résulte pas d'un taux relatif de croissance plus élevé du diamètre par rapport à la hauteur mais bien de l'inhibition initiale de l'allongement de la tige durant la période d'application de l'éthéphon. Puisque le coefficient calculé du diamètre en fonction de la hauteur est inférieur pour tous les traitements au coefficient théorique de 1,5 de l'équation 2, les semis sont donc susceptibles au gauchissement élastique.

Le gauchissement est le résultat en grande partie d'un rapport H/D défavorable qui rend le semis plus instable et plus susceptible à la verse à la suite à un déplacement latéral causé par le vent, les vibrations ou le choc de gouttelettes d'eau provenant d'un système d'arrosage par aspersion. Le ralentissement de la croissance en hauteur tel que suggéré par Langlois et Carrier (1984) pour réduire le taux de gauchissement est donc efficace lorsqu'il survient au début de la période de croissance exponentielle en hauteur. Lorsque la vague de gauchissement est déjà amorcée, ce ralentissement est insuffisant pour corriger le rapport H/D.

Les plantes ligneuses n'atteignent ordinairement pas la taille critique du gauchissement élastique. King (1986) a mesuré chez des gaulis d'*Acer saccharum* un facteur de sécurité au gauchissement (D/D_{cr}) de 2 environ. Par contre, sous une faible luminosité ou l'absence de vent en sous-bois, une espèce comme *Liquidambar styraciflua* approche ou excède la hauteur critique calculée et verse sous son propre poids (Holbrook et Putz 1989). Telewski et Jaffe (1986a, 1986b) ont montré que le vent ou des perturbations mécaniques diminuent

l'élongation de la tige et augmentent le diamètre de semis d'*Abies fraseri* et de *Pinus taeda* qui sont alors plus résistants au vent. L'éthylène est responsable de ces changements allométriques puisque les semis soumis à des perturbations mécaniques produisent plus d'éthylène et que l'application d'éthéphon mime ces changements morphologiques et mécaniques (Telewski et Jaffe 1986c). La plus grande rigidité des semis résulte uniquement de changements morphologiques, puisque le contenu en lignine ou en cellulose n'est pas affecté par les perturbations mécaniques (Telewski et Jaffe 1981; Ingemarsson *et al.* 1991). En absence de perturbation mécanique, les semis d'épinette noire cultivés sous abris peuvent atteindre une hauteur critique qui approche la capacité de support de la tige, surtout lorsque celle-ci n'est pas encore lignifiée.

La période d'application de l'éthéphon sur les semis d'épinette noire a une grande influence sur le taux de gauchissement. Lorsque cette période se situe entre la 10^e et la 13^e semaine après le semis, une plus grande proportion de semis est affectée. De plus, la sévérité du gauchissement est accentuée puisque le pourcentage de semis qui ont versé complètement qui montrent une cime descendante est plus grand. L'éthéphon a pourtant modifié la croissance d'une manière similaire aux traitements exécutés durant les 8^e et 9^e semaines. L'élongation de la tige a aussi été inhibée et le rapport H/D diminué, mais dans des proportions moindres que lors des premières applications. En fait, l'éthéphon n'a fait qu'amplifier le phénomène puisqu'une certaine proportion de semis avait déjà commencé à verser. La composante quadratique dans le temps du taux de gauchissement est significativement différente entre les semis témoins et ceux traités à l'éthéphon les semaines 10-11 et 12-13 ($P < 0,05$). Il est plus que probable que l'éthylène exogène a interféré avec le redressement ultérieur des semis plutôt qu'il n'a initié la verse du plant. Après la verse des semis d'épinette noire dans une position horizontale ou sub-horizontale, l'extrémité de la tête

se redresse, du moins partiellement, par phototropisme et géotropisme puisque la partie sub-apicale de la tige courbe vers le haut (orthogéotropisme). D'après la théorie de Cholodny-Went, la réponse géotropique est causée par des taux de croissance différents entre la partie adaxiale et abaxiale de la tige résultant d'une distribution asymétrique des auxines (Pickard 1985). Depuis les dernières années, de nombreuses études ont montré l'implication de l'éthylène dans le redressement géotropique. Chez plusieurs espèces végétales, l'orientation de la tige à l'horizontale résulte en une augmentation très marquée de la teneur interne en éthylène (Clifford et Oxlade 1989; Prasad et Cline 1985, 1987; Wheeler et Salisbury 1981). L'éthylène additionnel provient de la partie abaxiale de la tige, ce qui crée un gradient de concentration d'éthylène dans celle-ci (Clifford *et al.* 1983; Wheeler *et al.* 1986). L'application de composés inhibant la synthèse ou l'action de l'éthylène (Ag^+ , Co_2 , Co_2^+ , AVG) réduit le taux de courbure de la tige gravistimulée de *Lycopersicum esculentum*, *Xanthium strumarium* et *Ricinus communis* (Wheeler et Salisbury 1981). De même, le gazage à l'éthylène ou l'application d'éthéphon retardent le redressement géotropique de plants placés à l'horizontale (Wheeler *et al.* 1986). Ces traitements retardent le redressement géotropique de la tige en éliminant le gradient de la concentration interne d'éthylène qui résulte de la gravistimulation du plant. Dans le cas de notre expérience sur l'épinette noire, l'application d'un complexe d'argent les 12^e et 13^e semaines résulte en une augmentation significative du taux de gauchissement ($P < 0,01$). Le complexe d'argent aurait un effet inhibiteur sur le redressement géotropique de la tige en bloquant les sites d'action de l'éthylène. D'après Clifford *et al.* (1983), l'éthylène ne serait pas directement responsable de l'initiation mais modifierait la réponse géotropique durant la phase ultérieure d'autotropisme lorsque la courbe de la tige se rigidifie et devient droite.

Le redressement géotropique n'est pas suffisant pour restaurer la position initiale de la tige puisqu'il n'agit que sur la portion sub-apicale en voie d'élongation. Le bas de la tige reste alors courbé. D'après Margolis et Lord (1990), un semis ayant atteint un angle supérieur à 90° pendant sa croissance ne se redresse que partiellement et l'angle de la tige mesuré à la fin de la période de production reste supérieur à 15°. Les résultats du traitement à l'éthéphon des semaines 10 et 11 montrent qu'un grand nombre de semis se sont redressés complètement puisque la fraction de semis présentant des défauts de la tige diminue dramatiquement à la suite du traitement photopériodique.

Les conifères sont capables de mouvement d'orientation en formant du bois de réaction et en montrant une croissance radiale préférentielle à la partie inférieure de la tige. Lorsqu'un arbre croît à la verticale, la périphérie du tronc est en tension tandis que le centre est en compression. Lorsque le tronc est penché, sa périphérie subit au contraire un stress de compression tandis que l'intérieur de l'arbre est en tension. La compression de la partie inférieure du tronc est due en partie au poids de l'arbre, mais surtout à la pression active exercée par l'expansion longitudinale du bois de compression. Cette dernière est aussi responsable de la compression sur la partie du haut, stress qui est en partie diminué par la tension en sens inverse du poids de l'arbre (Timell 1986). Le bois de compression des gymnospermes est formé de courtes trachéides de forme arrondie dont la paroi épaissie est fortement lignifiée et ces cellules sont séparées les unes des autres par des espaces intercellulaires (Esau 1965).

Plusieurs indices laissent croire que l'éthylène serait impliqué dans la formation du bois de compression. À la suite de l'inondation du sol, la concentration interne en éthylène chez les semis de *Pinus halepensis* augmente et les trachéides formées durant cette période sont

plus courtes que la normale et ont une forme arrondie similaire aux trachéides du bois de compression (Yamamoto *et al.* 1987). En plus, il est prouvé que l'éthéphon augmente l'épaisseur des parois cellulaires des trachéides (Telewski *et al.* 1983).

Il est fort probable que l'éthylène exogène produit par l'éthéphon ait stimulé la formation de bois de compression, ou du moins l'épaississement et le renforcement des parois cellulaires des semis d'épinette noire, le tout favorisant le redressement de la tige chez les semis gauchis. Le pourcentage de lignine dans la tige de cette espèce augmente au cours de la croissance exponentielle en hauteur, passant de 12,6 à 17,2% entre la 6e et la 14e semaine après la germination (Margolis *et al.* 1988). Margolis *et al.* (1991) ont montré que les semis d'épinette noire gauchis ont une capacité moindre que les semis non-gauchis à incorporer la phénylanaline au niveau racinaire et qu'ils incorporent une plus forte proportion de cet acide aminé dans les protéines plutôt que dans la lignine. Les hautes intensités lumineuses de même qu'une bonne oxygénation racinaire favoriseraient donc la formation de lignine chez les semis d'épinette noire (Margolis et Lord 1990). Borger et Kozlowski (1972) ont montré que la lumière est essentielle à la formation de la lignine et que le nombre de cellules par file radiale de xylème chez les semis de *Pinus resinosa* augmente significativement avec l'augmentation de l'intensité lumineuse. L'activité des enzymes clés dans la synthèse de la lignine est stimulée par la lumière et l'éthylène (Hahlbrock et Grisebach 1979). Chez l'espèce *Chamaecyparis pisifera*, la pousse apicale annuelle croît très rapidement et celle-ci s'affaisse formant alors une courbure prononcée vers le bas. Même si la pousse annuelle a une forte proportion de tissus mous par rapport au bois, l'action du bois de compression est suffisante pour redresser complètement celle-ci (Hejnowicz 1967). Il est donc probable que le bois de compression soit responsable du redressement de la tige des semis d'épinette noire qui ont gauchi, l'éthylène pouvant jouer un rôle important dans sa formation.

L'éthéphon a réduit la biomasse totale des semis d'épinette noire mais n'a pas modifié l'allocation du carbone entre la partie aérienne et souterraine. Par contre, chez des semis de *Pinus contorta*, la masse anhydre de la partie aérienne augmente à la suite des traitements à l'éthéphon (100 -200 ppm); l'application d'éthéphon entre 100 et 1500 ppm stimule la croissance de la biomasse racinaire chez *Pinus contorta* et *Picea glauca* mais est inhibiteur à partir de 1 000 ppm (Weston *et al.* 1980). En plus de la biomasse, la longueur des aiguilles des semis de *Pinus taeda* est réduite à la suite de l'application d'éthéphon (Telewski *et al.* 1983). Les traitements à l'éthylène exogène réduisent la surface foliaire et la capacité de fixer le carbone en inhibant l'élongation des aiguilles. Les semis témoins traités au Tween 20 montrent aussi une légère diminution de la biomasse ; l'acidification du feuillage lors des applications pourrait donc être responsable en partie de la diminution de la biomasse observée lorsque les semis sont traités à l'éthéphon. L'inhibition de l'allongement de la tige est la cause principale de la diminution de la biomasse puisque la production de nouvelles aiguilles est ralentie, diminuant ainsi la surface foliaire et conséquemment la capacité photosynthétique. Cet effet est d'autant plus élevé que le traitement survient tôt dans la période de croissance exponentielle. Nos données montrent que le taux relatif de croissance (TRC) est plus élevé en début de la période de croissance exponentielle en hauteur et diminue régulièrement durant la période de croissance, ce patron étant similaire à celui observé par d'autres chercheurs (Lord *et al.* 1992; Campagna et Margolis 1989). Les traitements à l'éthéphon des semaines 8 et 9 ont eu pour effet de diminuer significativement le TRC de la partie aérienne au cours de cette période. L'enrichissement en CO₂ dans les serres induit chez les semis d'épinette noire des gains de biomasse significatifs même si l'enrichissement en début de la période de croissance exponentielle en hauteur est de courte durée (Campagna et Margolis 1989). Dans le cas des traitements à l'éthéphon de notre expérience, la

diminution de la croissance de la biomasse, même si elle est faible en valeur absolue, se répercute tout au long de la croissance du semis et devient importante à la fin. Durant la croissance exponentielle en hauteur, le carbone fixé est alloué surtout à la croissance apicale aux dépens de la croissance secondaire. L'inhibition de l'allongement de la tige ne peut que résulter en une perte sèche en biomasse en l'absence d'autres tissus pouvant servir de puit.

1.5 CONCLUSION

Les données expérimentales montrent que le gauchissement de la tige de l'épinette noire est relié à un rapport H/D trop élevé. La période critique de gauchissement se situe autour de la 12^e semaine après le semis et correspond à la période où le rapport H/D est à son maximum. Une tige très effilée peut dépasser les limites élastiques de stabilité et verser sous son propre poids suite à une légère poussée latérale provoquée par le vent ou des chocs mécaniques. L'augmentation du rapport H/D résulte du décalage dans le temps entre les croissances apicale et radiale, cette dernière s'amorçant deux semaines après le début de la période de croissance exponentielle en hauteur de la tige.

Les traitements à l'éthéphon sont par contre très efficaces pour ralentir l'élongation de la tige, l'inhibition étant proportionnelle à la concentration utilisée. Cependant, la période d'application de l'éthéphon est un paramètre capital dont dépend la réponse des semis vis-à-vis du gauchissement. Le ralentissement de la croissance en hauteur au début de la croissance exponentielle résulte en un rapport H/D et un taux de gauchissement réduits. Par contre, si l'éthéphon est appliqué durant la période de la vague de gauchissement, à partir de la 10^e semaine après le semis, le pourcentage de semis gauchis, de même que la sévérité des défauts augmentent significativement, du moins à court terme. L'éthylène interfère à ce

moment là avec le redressement géotropique de la tige qui se caractérise par une courbure de la région apicale qui réoriente la tige dans l'axe vertical. L'éthéphon agirait à ce niveau en annulant le gradient de la concentration interne en éthylène résultant de la gravistimulation du semis ou, tout simplement, le ralentissement de l'allongement empêche la formation d'une courbure accentuée qui redresserait la tige. Par contre, un plus grand nombre de semis gauchis se redresse ultérieurement durant la période d'aoûtement. L'effet positif de l'éthylène dans le redressement tardif des semis s'expliquerait par la stimulation du bois de compression qui est le mécanisme clé dans la réponse géotropique chez les plantes ligneuses. Il semble que la formation d'une courbure prononcée de la tige a pour conséquence de désorienter l'axe de croissance du semis, celui-ci ne parvenant pas à se redresser totalement et prenant une forme spiralée. En fait, l'éthylène ne joue pas de rôle direct dans le phénomène du gauchissement mais joue plutôt un rôle dans les mécanismes du redressement géotropique.

L'utilisation de substances libérant de l'éthylène peut, à concentration élevée, diminuer le taux de gauchissement d'une manière importante; mais cela se fait toujours au détriment de l'acquisition de la biomasse. La tige de l'épinette noire est peu ramifiée durant les premières semaines de croissance, ce qui signifie que la surface foliaire, donc le potentiel de fixation du carbone, ne s'accroît que par la formation de nouvelles aiguilles à l'apex du plant. Un ralentissement de l'élongation résulte inévitablement en une diminution des gains de biomasse. Les tissus secondaires et racinaires ne jouent pas le rôle de puits pouvant assimiler les composés photosynthétiques rendus disponibles. Les pertes de biomasse sont d'autant plus importantes que l'application d'éthéphon est faite en début de la croissance exponentielle puisque le taux relatif de croissance est maximum durant cette période et décroît constamment par la suite.

Si l'éthylène est reconnu pour jouer un rôle primordial dans la régulation de la croissance secondaire des plantes ligneuses, les semis d'épinette noire sont insensibles à cet égard à l'apport exogène d'éthylène provenant de l'éthéphon. Les résultats de nos recherches ne nous permettent pas de préciser les raisons de l'insensibilité du cambium vasculaire à l'éthylène. Nous formulons l'hypothèse que les tissus vasculaires ne sont pas suffisamment différenciés à cette période de la croissance du semis. L'accroissement radial n'est appréciable que lors de la phase d'aoûtement, lorsque l'apex cesse d'allonger et forme un bourgeon apical. Au cours de la croissance exponentielle, les ressources en carbone sont presque toutes mobilisées dans la croissance en hauteur au détriment de la croissance radiale ou racinaire. Les résultats de nos recherches montrent sans équivoque qu'on ne peut espérer de gain dans la croissance radiale chez les semis d'épinette noire durant la première année de croissance en utilisant des composés de synthèse libérant de l'éthylène appliqués au début ou durant la phase de croissance exponentielle en hauteur de la tige.

CHAPITRE II

EFFETS D'UN DÉFICIT EN OXYGÈNE AU NIVEAU RACINAIRE SUR LA CROISSANCE ET LE MÉTABOLISME DE L'ÉTHYLÈNE CHEZ DES JEUNES SEMIS D'ÉPINETTE NOIRE ET DE PIN GRIS

2.1 INTRODUCTION

2.1.1 L'irrigation et le gauchissement

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

Un bon contrôle de l'irrigation est essentiel pour produire des semis d'excellente qualité. Langlois et Carrier (1984) suggèrent que le poids total de l'eau dans le substrat devrait représenter entre 40 et 50% du poids total de l'eau contenu dans celui-ci lorsqu'il est saturé. Cependant, le contrôle de l'irrigation dépend de facteurs si nombreux qu'il échappe souvent aux producteurs. En théorie, on devrait adapter l'arrosage aux besoins de la culture mais en pratique, ce sont les semis qui doivent s'adapter aux disponibilités hydriques du milieu, compte tenu des variations que subit la teneur en eau au cours d'une saison de croissance (Gonzalez et D'Aoust 1990).

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

2.1.2 L'inondation du sol et le déficit en oxygène

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

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

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

2.1.3 Réponses physiologiques des semis au déficit en oxygène

L'inondation du sol et l'anaérobiose du système racinaire ont des effets secondaires multiples sur différents aspects de la physiologie des végétaux. L'assimilation et la translocation des sucres, le statut hydrique, l'assimilation des éléments minéraux et la biosynthèse de nombreux métabolites dont les régulateurs de croissance sont tous affectés par ces conditions. Celles-ci induisent aussi la synthèse de nombreux produits phytotoxiques pour la plante (Kozlowski 1984). Tous ces éléments entraînent une réduction de la croissance, la sénescence et éventuellement la mort du plant si l'inondation se prolonge.

Les plantes inondées montrent une diminution rapide de leur taux de photosynthèse. Cette diminution est causée par la fermeture des stomates puisque celle-ci est suivie de près par une réduction de la transpiration; si l'inondation du sol se poursuit, la capacité photosynthétique est elle aussi affectée par la modification des enzymes de carboxylation, la diminution du contenu en chlorophylle du feuillage, la sénescence des feuilles, l'abscission et la diminution de la surface foliaire et de la translocation des produits photosynthétiques (Kozlowski et Pallardy 1984). Lors d'une inondation de courte durée, les semis de sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) et d'épinette de Norvège (*Picea abies* (L.) Karst.) ont montré une diminution de moitié du taux net d'assimilation photosynthétique, tandis que les semis de pin d'Écosse (*Pinus sylvestris* L.), une espèce poussant aussi dans les dépressions humides inondées, conservaient le même taux de photosynthèse (Zaerr 1983). Le maintien d'un taux de photosynthèse positif tout au long de l'inondation et la récupération partielle de l'activité stomatale et photosynthétique après le drainage peuvent expliquer la tolérance de certaines espèces vis à vis une inondation de courte durée. Ainsi, des semis de copalme (*Liquidambar styraciflua* L.) montrent une diminution significative de la transpiration et de la photosynthèse lorsque le sol est inondé; cependant, les stomates s'ouvrent

partiellement trois jours après le début de l'inondation et le taux de photosynthèse net se maintient à 46% du taux mesuré avant l'inondation (Pezeshki et Chambers 1985). Par contre, chez une espèce peu tolérante comme le poivron (*Capsicum annuum* L.), les stomates se ferment très rapidement peu après le début de l'inondation. La photosynthèse chute simultanément et la récupération est faible même après le drainage du sol (Pezeshki et Sundstrom 1988).

Les lésions dues à l'inondation sont souvent attribuées à une perte nette en eau de la tige induite par l'augmentation de la résistance au passage de l'eau dans les racines (Levitt 1980). Lorsque la concentration en CO₂ augmente ou celle en O₂ diminue, il y a diminution de l'absorption de l'eau. Cette réduction résulte largement de la diminution de l'absorption passive de l'eau causée par des changements au niveau du protoplasme et de la membrane cytoplasmique; la résistance au passage de l'eau à travers le cortex racinaire augmente ce qui entraîne ultérieurement la dessiccation de la tige et la fermeture des stomates (Kozlowski et Pallardy 1984).

Le premier effet secondaire possible de l'inondation est le lessivage des éléments minéraux ou des métabolites intermédiaires dans les racines. Ceci est causé par le grand volume d'eau dans lequel elles sont immergées, de même que par la diminution de l'assimilation active des ions et la moindre disponibilité des éléments minéraux. Ce dernier effet est une conséquence de la réduction des ions solubles résultant de la diminution du potentiel d'oxydo-réduction du sol (Levitt 1980). La concentration en azote dans les tissus est généralement réduite par l'inondation et le contenu total en azote dans les tissus décline. Les pertes sont dues à la dénitrification résultant de l'utilisation de l'azote par les micro-organismes comme accepteur terminal d'électrons et par la diminution de l'assimilation résultant des effets de la faible

tension en oxygène dans les racines. Les feuilles montrent des signes de chlorose et la sénescence est accélérée chez les plus vieilles feuilles à la suite de la remobilisation de l'azote des vieilles feuilles vers les plus jeunes. L'assimilation du potassium et du phosphore est aussi réduite à la suite de la diminution de l'assimilation. L'inondation a un effet moins prononcé sur le calcium et le magnésium. Par contre, le sodium augmente puisque son exclusion par les racines devient moins efficace. La quantité de fer et de manganèse disponible augmente dans le sol, mais le contenu tissulaire diminue (Kozlowski et Pallardy 1984). Selon Levitt (1980), la diminution de la croissance résulterait de la diminution de l'apport minéral. La culture en hydroponie de semis de *Pinus serotina*, *Pinus clausa* et *Pinus taeda* montre par ailleurs que les carences en azote, potassium, phosphore, fer et manganèse ne résultent pas de la faible disponibilité de ces ions mais bien de la diminution de l'assimilation par les racines (Topa et McLeod 1986b). Cependant, il est impossible de déterminer si la diminution de l'assimilation décroît en raison de la réduction de la surface racinaire disponible pour l'absorption ou bien de la réduction de l'efficacité de l'assimilation elle-même.

Tous ces facteurs affectent la croissance des végétaux. À la suite d'inondation du sol, l'allongement de la tige de même que l'initiation et l'expansion des feuilles sont inhibés. La diminution du rapport de la biomasse des racines sur la tige est le résultat de la diminution de croissance plus marquée des racines par rapport à la partie aérienne, ce qui prédispose le plant à l'assèchement lorsque le sol se draine ultérieurement.

2.1.4 Mécanismes de tolérance à l'hypoxie racinaire

La réponse à l'inondation varie énormément entre les espèces et dépend de leur constitution génétique, de l'âge, des propriétés de l'eau et de la durée de l'inondation. En

règle générale, les angiospermes sont plus tolérants à l'inondation que les gymnospermes. La résistance aux stress induite par le déficit en oxygène peut prendre soit la forme de traits de tolérance ou bien d'évitement. D'après Levitt (1980), certaines plantes s'adaptent au déficit en oxygène puisqu'elles possèdent une tolérance intrinsèque à l'accumulation de toxines. Elles peuvent éviter aussi l'accumulation de ces toxines par la diminution générale du métabolisme (dormance), l'élimination des voies métaboliques produisant les toxines (maintien de l'appareil aérobique, remplacement de la glycolyse par la voie des pentoses phosphates) ou le contrôle des réactions spécifiques produisant ces toxines (inhibition des enzymes produisant les toxines, induction d'enzymes métabolisant les toxines, inhibition de la synthèse des précurseurs des toxines).

Les plantes évitent aussi le stress d'un déficit en oxygène dans le milieu racinaire en transportant l'oxygène de l'atmosphère aux racines via des espaces intercellulaires. Les espaces intercellulaires remplis de gaz et connectés longitudinalement sont formés par la séparation des cellules (origine schizogénique) ou le bris des cellules (origine lysogénique) du cortex de la tige ou du péricycle des racines qui forment des régions lacunaires appelées aérénchymes. Ces structures permettent la survie et la croissance des racines en permettant la diffusion de l'O₂. Chez les plantes mésophytes, la formation des aérénchymes est stimulée lorsque la pression partielle en O₂ est réduite au niveau racinaire. Le stimulus semble être l'éthylène puisque sa production augmente en hypoxie tandis qu'un milieu anoxique inhibe la formation d'éthylène et des aérénchymes (Jackson 1985).

L'excès d'eau dans l'environnement influence indirectement la quantité d'éthylène dans les tissus de la plante en changeant le taux de biosynthèse de l'éthylène en réponse à la déoxygenation partielle ou totale amenée par l'eau stagnante. L'eau qui isole la plante de

l'oxygène atmosphérique a aussi pour effet de trapper l'éthylène puisque le coefficient de diffusion de ce gaz est 10 000 fois plus faible dans l'eau que dans l'air. De plus, l'éthylène produit par les racines peut aussi être enrichie par la production des microorganismes anaérobiques présents dans le sol (Jackson 1985).

Le cycle de la biosynthèse de l'éthylène est maintenant bien connu (Figure 2.1). La méthionine est le précurseur de l'éthylène. Cet acide aminé est converti en présence de l'ATP en un intermédiaire de l'éthylène, le S-adénosylméthionine (SAM) et en 5-méthylthioribose (MTR) qui recycle le groupement CH_3S . Le SAM est lui-même converti en un deuxième intermédiaire, l'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC). L'ACC est à son tour transformé en éthylène par un complexe enzymatique (EFE) où l'oxygène joue le rôle de cofacteur (Yang et Hoffman 1984). La voie biosynthétique de l'éthylène est donc totalement dépendante de la présence de l'oxygène. Dans les racines de plantes inondées, la conversion de l'ACC en éthylène est bloquée par l'anoxie, cette situation stimule plutôt que ne supprime la formation de l'ACC à partir de la méthionine (Bradford et Yang 1980) et ce, même si la conversion de la méthionine en SAM requiert de l'ATP qui doit être fourni par la respiration (Jackson 1985). L'anaérobiose résultant de l'inondation du sol stimule la production d'ACC en augmentant l'activité de l'ACC-synthase. Par contre, elle inhibe la formation d'éthylène, l'oxygène étant un cofacteur essentiel au complexe enzymatique qui convertit l'ACC en éthylène.

Dans les plants de tomates (*Lycopersicum esculentum* Mill.), l'ACC s'accumule dans les racines lorsque le sol est inondé puis est transporté de celles-ci vers la tige par le flux de transpiration via la vascularisation racine-tige où, en présence d'oxygène, il est converti en éthylène. Ceci explique les quantités anormalement élevées d'éthylène observées après 24-72

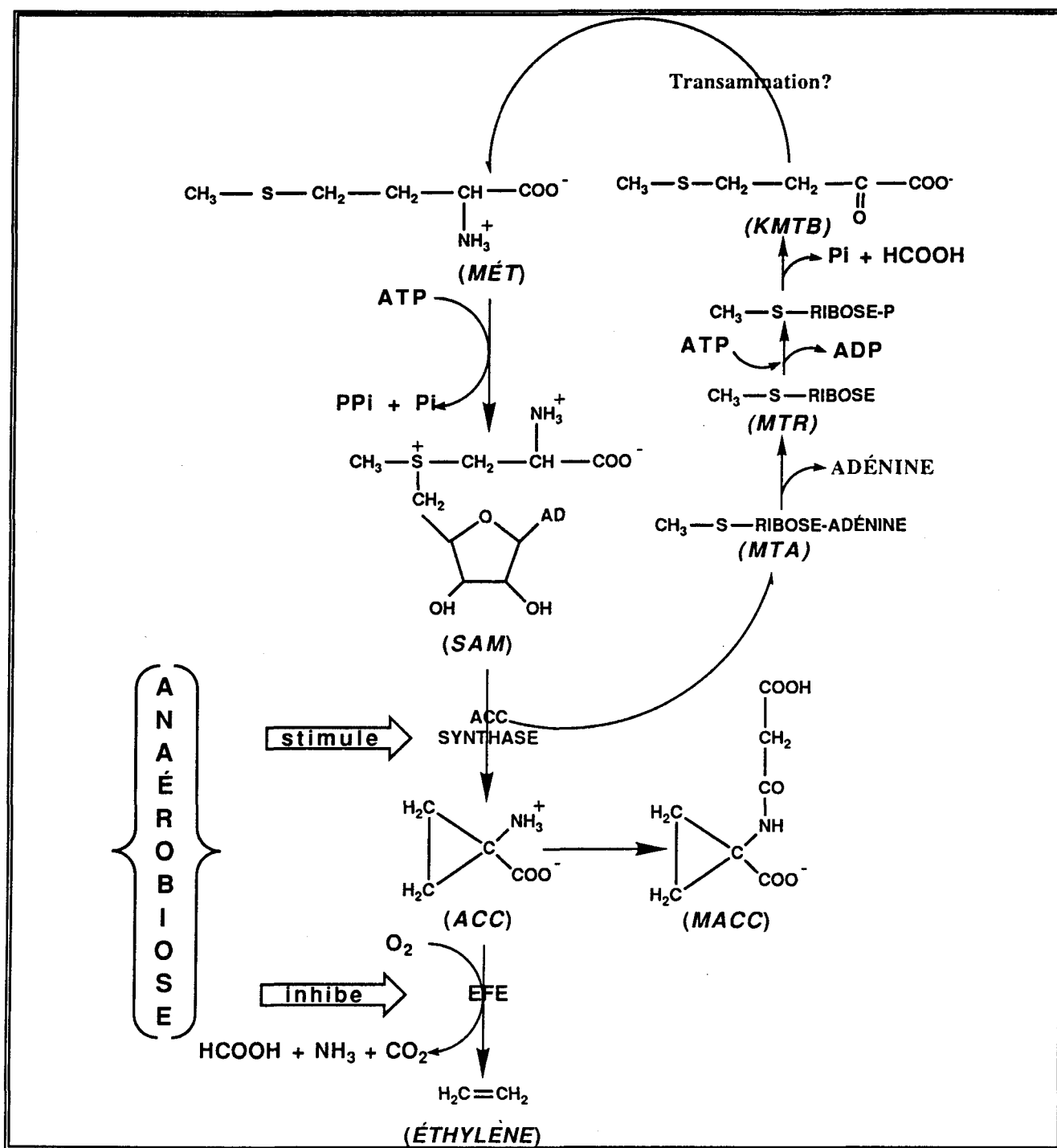


Figure 2.1 Voie biosynthétique de l'éthylène d'après Yang et Hoffman (1984).

heures d'inondation chez la tomate (Bradford et Yang 1980). L'épinastie des feuilles chez différentes espèces de *Rumex* (*Rumex crispus* L., *R. palustris* Sm. et *R. acetosa* L.) à la suite de l'inondation est aussi fortement corrélée à l'élévation de la concentration interne en ACC et à l'augmentation de l'activité de l'EFE de la tige (Voesenek *et al.* 1990).

L'activité de la cellulase est stimulée lorsque le bas de la tige de plants de tournesol (*Helianthus annuus* L.) est submergé dans l'eau, ce qui favorise le développement d'aérenchymes (Kawase 1979). Chez des plants de tournesol, de tomate et de saule fragile (*Salix fragilis* L.), les aérenchymes lysogéniques se développent dans le cortex des racines et la section immergée de la tige après seulement cinq jours d'inondation (Kawase et Whitmoyer 1980). L'application locale d'éthylène exogène sur la tige de tournesol, de tomate et de haricot (*Phaseolus vulgaris* L.) induit pareillement une augmentation de l'activité de la cellulase et l'apparition d'aérenchymes (Kawase 1981). L'apparition d'espaces intercellulaires permettant la diffusion de l'air dans les racines a aussi été observée chez différentes espèces de pin comme chez *Pinus serotina* Michx. et *Pinus taeda* L. après inondation du sol (Topa et McLeod 1986c, 1988; McKevlin *et al.* 1987).

En plus des aérenchymes, une hypertrophie du tronc, juste au-dessus de la zone immergée, le développement de lenticelles hypertrophiées et l'apparition de racines adventives ont aussi été observés chez le chêne à gros fruitss (*Quercus macrocarpa* Michx.) (Tang et Kozlowski 1982a), le platane d'occident (*Platanus occidentalis* L.) (Tang et Kozlowski 1982b) et l'orme d'Amérique (*Ulmus americana* L.) (Angeles *et al.* 1986). Ces structures permettraient une meilleure diffusion de l'oxygène de l'atmosphère aux racines *via* les lenticelles et les aérenchymes. Chez des plantules inondées d'orme d'Amérique, de *Melaleuca quinquenervia*, de frêne de Pennsylvanie (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.),

d'eucalyptus (*Eucalyptus camaldulensis* et *globulus*), l'inondation stimule la production d'éthylène dans la partie immergée du tronc (Tang et Kozlowski 1984); le même phénomène a aussi été observé chez le platane d'occident (Tang et Kozlowski 1982b). Chez le pin d'Alep (*Pinus halepensis*), Yamamoto *et al.* (1987) ont observé un gradient décroissant de la concentration interne de l'éthylène de la base au sommet de la tige.

Si l'épinette noire s'accommode d'une grande variété de sol et de condition de drainage qui vont de la tourbière à sphaigne aux pentes et terrains bien drainés, le pin gris par contre est limité aux terrasses sablonneuses bien drainées. Ahlgren et Hansen (1957) ont étudié les effets de l'inondation sur la survie et la reprise de croissance après drainage de peuplements naturels. L'épinette noire montrait une bonne tolérance à une inondation de 48 jours tandis que le pin gris était intolérant à une inondation prolongée mais pouvait tolérer une inondation de courte durée. Peu de travaux ont été entrepris sur les mécanismes d'adaptation à l'inondation de l'épinette noire et du pin gris. Les travaux antérieurs ont porté surtout sur la croissance et la nutrition minérale (Zincan *et al.* 1974), le développement racinaire (Levan et Riha 1986) ou les changements hydriques à la suite de l'inondation du sol (Grossnickle 1987). Tang et Kozlowski (1983) mentionnent par ailleurs que l'hypoxie racinaire chez de jeunes semis de pin gris stimule l'émission d'éthylène dans la partie submergée de la tige mais ne provoque pas l'apparition de lenticelles hypertrophiées ni de racines adventives.

On connaît peu de chose des mécanismes d'adaptation au point de vue physiologique de ces deux espèces. Le but de cette étude est donc d'étudier les effets d'un déficit en oxygène sur la croissance et la physiologie de l'éthylène de jeunes semis d'épinette noire et de pin gris. Notre hypothèse est que le déficit en oxygène au niveau racinaire induit une augmentation de l'ACC au niveau des racines, lequel est transloqué au niveau de la tige où il est transformé en

éthylène. L'action de l'éthylène permettrait d'induire la formation de structures anatomiques permettant l'aération des racines. La production d'éthylène a donc été étudiée en relation avec les modifications morphologiques et anatomiques des semis. L'influence de ces conditions de stress sur le gauchissement de la tige de l'épinette noire a aussi été étudiée.

2.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.2.1 Conditions de culture avant traitement

L'expérience a été réalisée à l'Université du Québec à Chicoutimi (48°76'N, 71°04'O) au printemps 1990, après mise au point et essais préliminaires. Deux espèces ont été étudiées: l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill] B.S.P.) et le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.). Les graines proviennent de la Pépinière forestière de Berthierville, Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec; les graines de pin gris ont été récoltées dans le canton Falardeau au Saguenay (Lat 48°40'N, Long 71°10'O) et celles d'épinette noire dans la région de Roberval au Lac-Saint-Jean (49°14'N, Long 72°30'O).

Les graines ont été semées le 26 janvier dans des récipients IPL-67 sur un substrat de tourbe à raison de 5 à 7 graines par cavité pour l'épinette noire et de 10 graines pour le pin gris puis recouvert de silice. Les semis ont été cultivés dans une serre à double paroi de polyéthylène sous des lampes fluorescentes fournissant $3 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de luminosité pour une photopériode de 18 heures. Lors de la germination, la température a été maintenue à 27°C la première semaine, puis réduite à 20°C le jour et 15°C la nuit. Les semis ont été éclaircis à la cinquième semaine pour ne laisser qu'un semis par alvéole. Ceux-ci étaient arrosés au besoin en utilisant une rampe mobile munie de gicleurs. Les semis ont été

fertilisés à toutes les semaines en ajoutant des engrais solubles (Plant-Product) à l'eau d'arrosage selon le calendrier du tableau 2.1.

Tableau 2.1 Calendrier de fertilisation des semis avant leur repiquage dans les bassins hydroponiques.

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

* Engrais soluble Plant-Products

2.2.2 Traitements

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

Le dispositif expérimental comprenait 8 bassins de 65,1 L (4 bassins pour chaque espèce). Ces bassins étaient alimentés par gravité par une solution contenue dans deux réservoirs de 200 L (Figure 2.2). La solution de l'un de ces réservoirs était continuellement oxygénée à saturation en faisant barboter de l'air; la concentration en O₂ était maintenue à 8 ppm. La

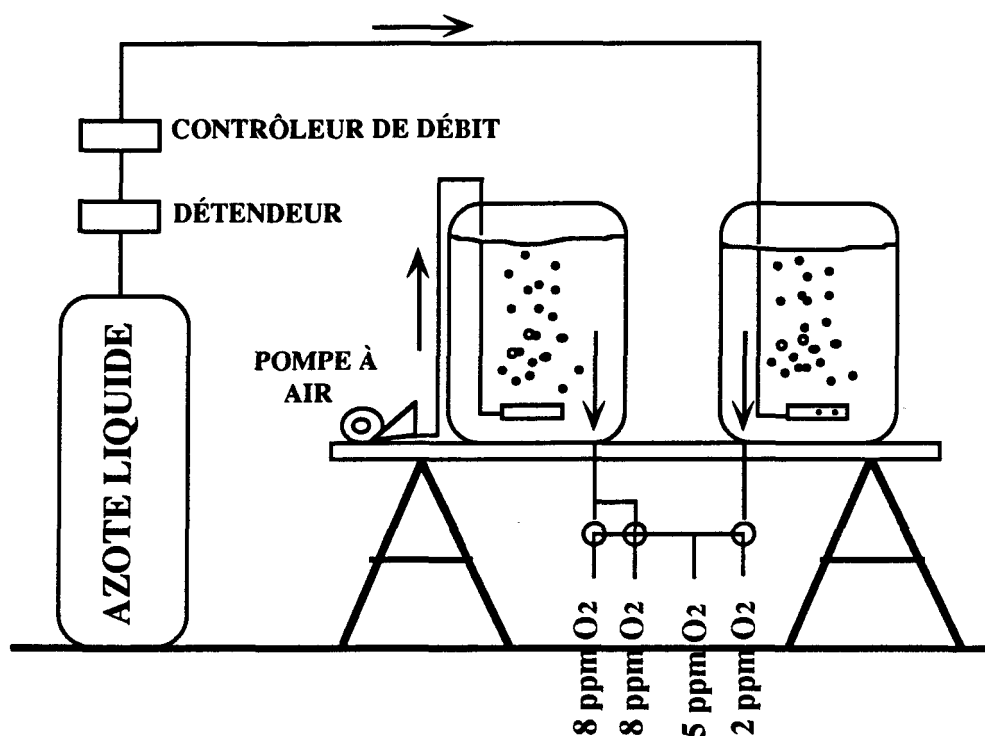


Figure 2.2 Système d'oxygénation et de désoxygénation de la solution nutritive alimentant les bassins hydroponiques. Le réservoir de gauche est oxygéné par barbotage d'air tandis que celui de droite est désoxygéné par barbotage d'azote gazeux. Un système de valves permet de mélanger les deux effluents pour obtenir les concentrations d'oxygène désirées pour chaque traitement.

solution du second réservoir était constamment désoxygénée par barbotage d'azote gazeux, réduisant ainsi la concentration en oxygène de la solution à 2 ppm. L'alimentation se faisait à un débit de 19 L hre^{-1} et était contrôlée par un système de valves permettant d'obtenir les concentrations désirées en oxygène pour les 4 traitements, soit: 1) Aérobie: ce bassin hydroponique était alimenté uniquement par la solution provenant du réservoir oxygéné afin d'obtenir une concentration en oxygène d'environ 8 ppm au niveau des racines (Figure 2.3); 2) Aérobie +: même chose que précédemment mais avec oxygénation additionnelle par barbotage d'air dans la solution de ce bassin; deux diffuseurs reliés à une pompe à air créaient l'oxygénation additionnelle; 3) Anaérobie: le bassin était alimenté également par la solution provenant de chacun des deux réservoirs, le résultat étant une concentration en oxygène de 5 ppm dans la solution disponible aux racines; 4) Anaérobie -: ce bassin était alimenté uniquement par la solution provenant du réservoir désoxygéné afin d'obtenir une concentration en oxygène de 2 ppm environ au niveau des racines. La solution nutritive était continuellement recyclée; un système de débordement permettait de récupérer le trop-plein, lequel était pompé dans les réservoirs d'alimentation, puis réutilisé après barbotage d'air ou d'azote selon le cas.

Le système hydroponique en circuit fermé s'est révélé très fiable pour contrôler le niveau d'oxygénation de la solution baignant les racines des semis. L'alimentation des bassins par deux réservoirs, l'un oxygéné et l'autre désoxygéné a permis de contrôler la quantité d'oxygène fournit aux racines en passant de condition aérobie à pratiquement anaérobie. La figure 2.4 montre le relevé quotidien des concentrations en oxygène (Oxymètre YSI-54) de la solution nutritive pour chaque traitement, tant pour l'épinette noire (A) que pour le pin gris (B). La concentration en oxygène des traitements anaérobie et anaérobie- a fluctué passablement lors de certaines journées; ces fluctuations se produisaient lors du remplacement

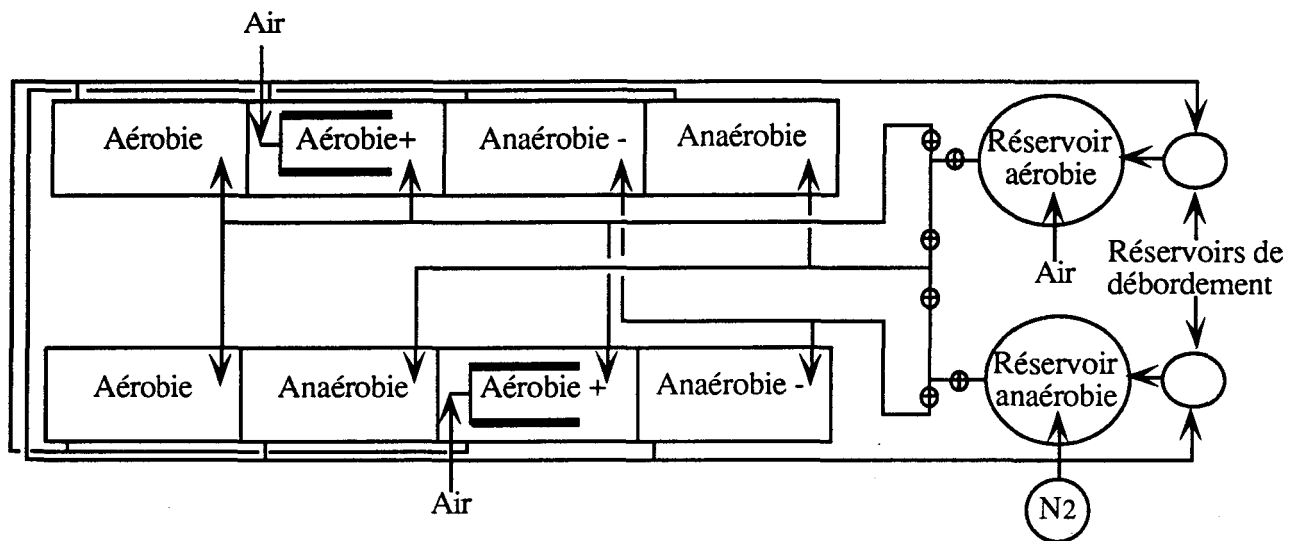


Figure 2.3 Schéma simplifié des bassins hydroponiques utilisés dans cette expérience, incluant le système de recirculation de la solution nutritive en circuit fermé.

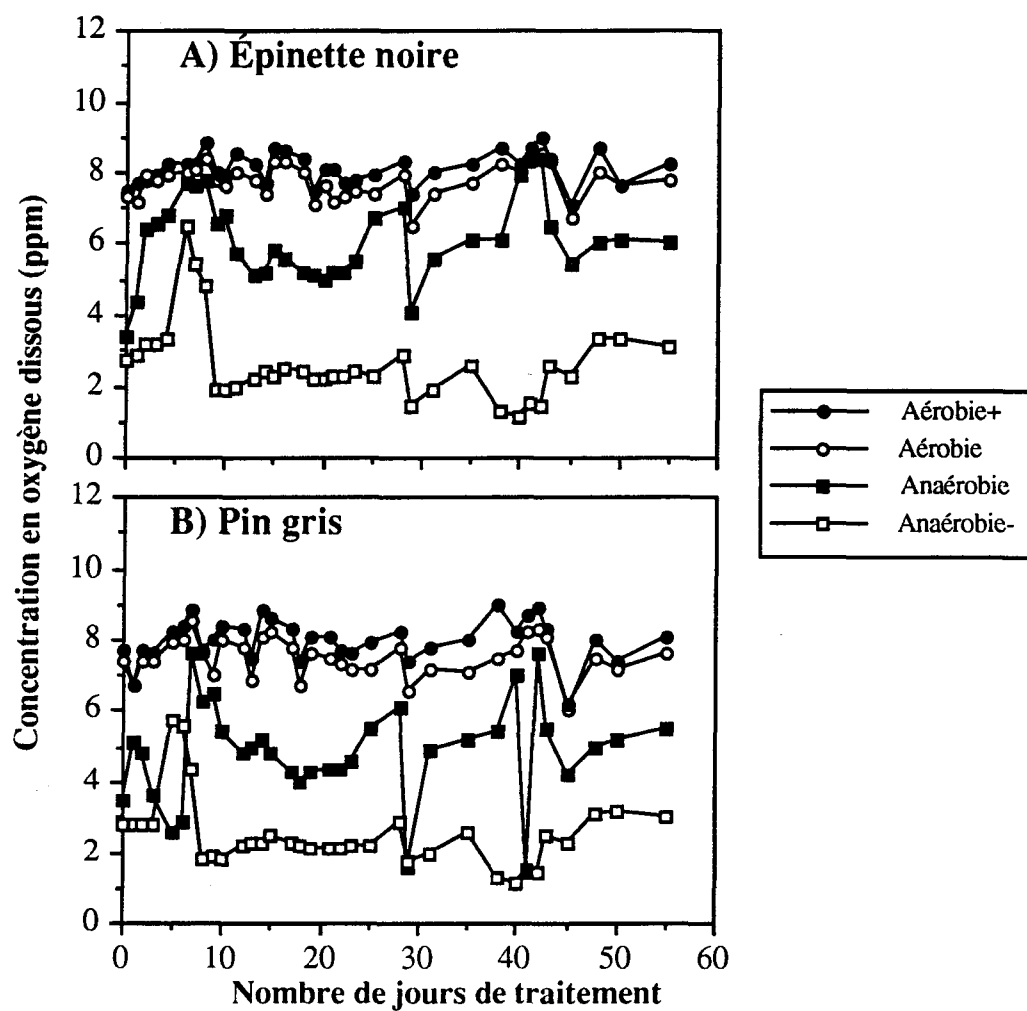


Figure 2.4 Concentrations en oxygène dissous dans la solution nutritive des quatre traitements d'oxygénation pour l'épinette noire (A) et le pin gris (B) au cours de la période de traitement.

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

Le pH était mesuré régulièrement avec un pHmètre (Fisher Acumet 800). La solution nutritive est passée d'une valeur initiale de 6,5 à une valeur de 4,3 pour se redresser à 5,7 vers la fin (Figure 2.5). Les pertes de solution par évapotranspiration ont été comblées en ajoutant régulièrement de la solution nutritive ou de l'eau. Le relevé de la conductivité électrique (conductivimètre YSI-33) montre que la concentration totale en ions dissous n'a pas beaucoup varié au cours de la période des traitements (Figure 2.5). Par contre, la température (conductivimètre YSI-33) de la solution des réservoirs d'alimentation et distribuée dans les bassins hydroponiques variait en fonction de l'ensoleillement et de la température ambiante de la serre (Figure 2.6)

2.2.3 Conditions de culture au cours des traitements d'oxygénation racinaire

Les semis ont été cultivés dans une solution Johnson modifiée diluée de moitié (Epstein 1972). Celle-ci a été préparée en utilisant des fertilisants solubles (Plant-Products), puis complétée en éléments mineurs avec des sels de grade analytique: 268 mg L⁻¹ de nitrate de potassium 12-0-44 + oligo, 455 mg L⁻¹ de nitrate de calcium, 115 mg L⁻¹ de mono-ammonium de phosphate, 122 mg L⁻¹ de sulfate de magnésium (9,85% Mg, 13% S), 1,85

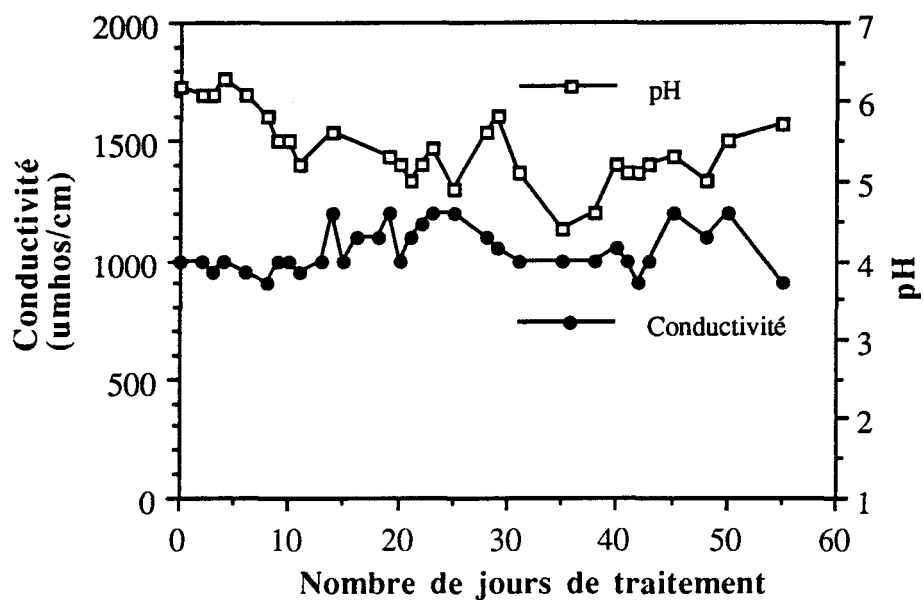


Figure 2.5 Conductivité électrique ($\mu\text{mhos cm}^{-1}$) et pH de la solution nutritive mesurés dans les réservoirs d'alimentation des bassins au cours de la période de traitement.

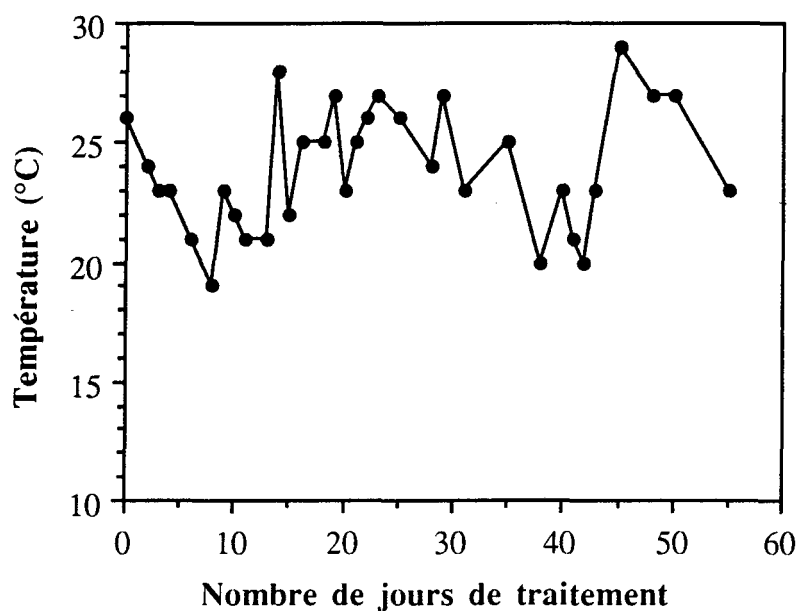


Figure 2.6 Température de la solution nutritive mesurée dans les réservoirs d'alimentation des bassins au cours de la période de traitement.

mg L⁻¹ de KCl, 0,48 mg L⁻¹ de H₃BO₃, 0,06 mg L⁻¹ de Na₂MoO₄.2H₂O et 1,95 mg L⁻¹ de NaFeEDTA. Le tableau 2.2 montre les concentrations ioniques des éléments minéraux. Une certaine quantité de solution nutritive fraîchement préparée était régulièrement ajoutée aux réservoirs d'alimentation pour compenser les pertes par évapotranspiration. Le rapport N-P-K était de 38-10-38 et 87% de l'azote était sous forme de nitrate contre 13% sous forme ammoniacale.

Tableau 2.2 Concentrations ioniques des éléments minéraux de la solution nutritive utilisée au cours de la période de traitement.

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

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

2.2.4 Mesure de la production d'éthylène

L'éthylène produit par les tiges complètes a été mesuré par la méthode de Tang et Kozlowski (1982b). La tige des semis a été excisée au collet et insérée dans un vial de 85 mm x 11 mm ou dans une éprouvette de 125 mm x 16 mm selon la taille des semis; 0,5 mL d'eau fut ajouté pour éviter la dessiccation. Le tube ou le vial était fermé par un septum de caoutchouc et incubé 24 heures à 25° C sous un flux lumineux de 350 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Cinq tiges par vial étaient nécessaires pour produire une quantité détectable d'éthylène la première semaine, tandis qu'une à deux tiges étaient suffisantes les semaines suivantes. Un échantillon gazeux de 2 mL était prélevé à l'aide d'une seringue Hamilton de 2,5 mL étanche aux gaz et injecté sans délai sur un chromatographe en phase gazeuse Hewlett-Packard 5750B muni d'un détecteur à ionisation de flamme et d'une colonne en acier inoxydable de 1,8 m de long et de 6,4 mm de diamètre (28% Squalane dans du Chromosorb P). La température de la colonne était maintenue à 27°C et celle du détecteur à 100°C. Le débit du gaz porteur (N_2) était de 30 mL min^{-1} , de 40 mL min^{-1} pour l'hydrogène et de 500 mL min^{-1} pour l'air. Les concentrations d'éthylène étaient calculées en faisant correspondre la hauteur du pic de l'enregistreur à une courbe de calibration obtenue à partir de quatre mélanges éthylène-azote (0,62, 1,25, 3,12, 6,23 ppm C_2H_4) préparés à partir d'éthylène pur (Matheson). La production d'éthylène (nl g^{-1} masse sèche h^{-1}) était calculée selon la formule suivante:

$$\text{Taux de production} = (V_t + V_g - V_s - V_e) \times C_e / \text{MST}$$

où

V_t : volume du tube (mL);

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

V_s : volume de la tige (mL);

V_e : volume de l'eau (mL);

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

MST.: masse sèche de la tige (g).

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

Après la mesure de l'éthylène, le diamètre au collet juste au niveau de la zone de submergence, le diamètre de la tige, la hauteur de la tige et le nombre de rameaux ont été mesurés sur chacun des semis. Après séchage à l'étuve à 70°C pendant 48 heures, les masses anhydres des racines et de la tige ont été déterminées séparément. Cinq autres semis par traitement et par espèce ont été échantillonnés pour compléter les mesures de croissance (n =10).

2.2.5 Détermination de l'ACC et du MACC

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

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

L'ACC a été mesuré par la méthode de Lizada et Yang (1979) qui est basée sur la conversion de l'ACC en éthylène par le NaOCl en milieu alcalin et en présence d'ions Hg^{++} . Dans un vial de 15 mL, 0,5 mL de $HgCl_2$ (0,5 mM) a été ajouté à 1 mL de l'extrait avant que le vial ne soit fermé avec un septum de caoutchouc. À l'aide d'une seringue de type tuberculin, 0,5 mL d'une solution 2:1 de NaOCl commercial (5-6%) et de NaOH saturée a été injectée dans le vial, lequel fut immédiatement agité au Vortex pendant 15 s et mis sur la glace pendant 5 min. Le vial fut agité de nouveau et 2 mL de gaz prélevés à l'aide d'une seringue Hamilton étanche au gaz et injectés dans le chromatographe. Les conditions de l'analyse chromatographique étaient les mêmes que celles décrites plus haut pour la mesure de l'éthylène. L'efficacité de la conversion de l'ACC en éthylène fut estimée dans chaque cas par un second échantillon où une quantité connue d'ACC a été ajoutée comme standard interne. La quantité d'ACC a été calculée comme le quotient de l'éthylène libéré et du taux de conversion en considérant le taux de dilution de l'extrait et le rapport entre le volume de gaz analysé et la quantité d'air dans le vial. Les concentrations en ACC et en MACC dans les tiges d'épinette noire et de pin gris ne sont pas présentées puisque le rendement de la conversion du standard d'ACC en éthylène par le NaOCl dans les échantillons de tiges ne dépassaient pas 10-20%, ce qui signifie qu'une ou des substances présentes dans la tige mais absentes des racines interféreraient avec la réaction.

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

2.2.6 Histologie

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

2.2.7 Mesure du gauchissement

Le taux de gauchissement a été mesuré à toutes les semaines durant la période des traitements, l'échantillon comprenant quarante semis par parcelle expérimentale. La sévérité du gauchissement était évaluée selon 4 classes dont le paramètre était l'angle de la tige par

rapport à la verticale, soit la classe 1: 0-15°; la classe 2: 15-45°; la classe 3: 45-90°; la classe 4: > 90°.

2.2.8 Traitement des données

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

2.3 RÉSULTATS

2.3.1 Vigueur et changements morphologiques

Les semis d'épinette noire se sont très bien adaptés à leur milieu de culture puisque les feuilles ne montraient aucun symptôme de sénescence. Par contre, les semis de pin gris s'adaptaient beaucoup moins bien aux deux traitements anaérobiques. À la fin des traitements, plusieurs semis de pin gris montraient des signes avancés de sénescence: l'extrémité des aiguilles commençait par se nécroser, puis l'ensemble du feuillage devenait chlorosé; ultimement, le semis séchait complètement.

Chez les deux espèces, un nouveau système racinaire formé de très longues racines latérales blanchâtres et succulentes, peu ou pas ramifiées, s'est formé durant les premières semaines de traitements en remplacement du système racinaire original. Les conditions

d'hypoxie racinaire prolongées ont fortement inhibé le développement des racines. Chez les semis d'épinette noire, le nombre de racines latérales et leur longueur furent réduits (Figure 2.7a). Ainsi, dans le cas du traitement anaérobie -, la longueur des racines ne dépassait pas le tiers de la longueur des semis cultivés en aérobie +. Dans les deux traitements anaérobiques, il y a eu apparition de courtes racines adventives de gros diamètre et orientées à l'horizontale, juste en dessous de la partie immergée de l'hypocotyle. Ces racines adventives montrent parfois de courtes racines latérales de deuxième ordre de 1 à 2 mm de long.

Les semis de pin gris ont développé de longues racines latérales blanchâtres et épaisses émergeant d'une courte racine pivotante. L'anaérobiose a eu un effet inhibiteur encore plus marqué que chez l'épinette noire. Chez les semis de pin gris cultivés en anaérobie -, il ne subsistait qu'un noeud de courtes racines latérales de premier ordre émergeant de la base de l'hypocotyle à la fin des traitements (Figure 2.7b).

Chez les semis d'épinette noire, la base de l'hypocotyle était hypertrophiée dans tous les traitements, sauf dans le traitement aérobie +. Des lenticelles blanchâtres de 1 à 3 mm de diamètre formées de cellules squameuses et lâches se sont développées à la base de l'hypocotyle sur 10 mm environ (Figure 2.8a). Les lenticelles étaient disposées en file et semblaient émergées de fissures verticales. Leur nombre augmentait avec la sévérité du traitement. Chez les semis de pin gris, l'hypertrophie de l'hypocotyle était encore plus accentuée et se retrouvait même chez les semis du traitement aérobie+. Les lenticelles étaient aussi plus nombreuses et couvraient toute la base de l'hypocotyle chez les semis du traitement anaérobie- (Figure 2.8b). Les racines adventives étaient par contre beaucoup moins nombreuses que chez l'épinette noire.

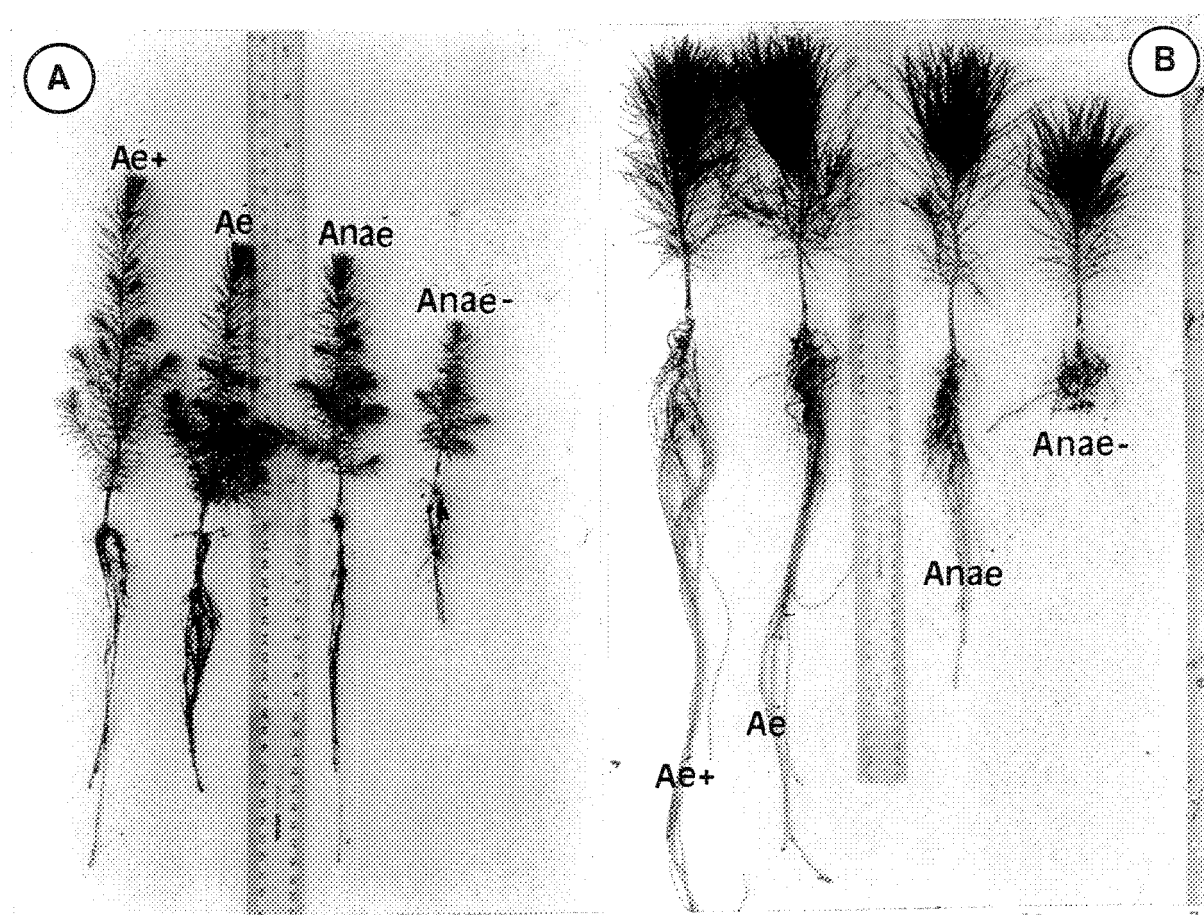


Figure 2.7 Semis d'épinette noire (A) et de pin gris (B) après 44 jours de culture en solution hydroponique sous différentes conditions d'oxygénation.

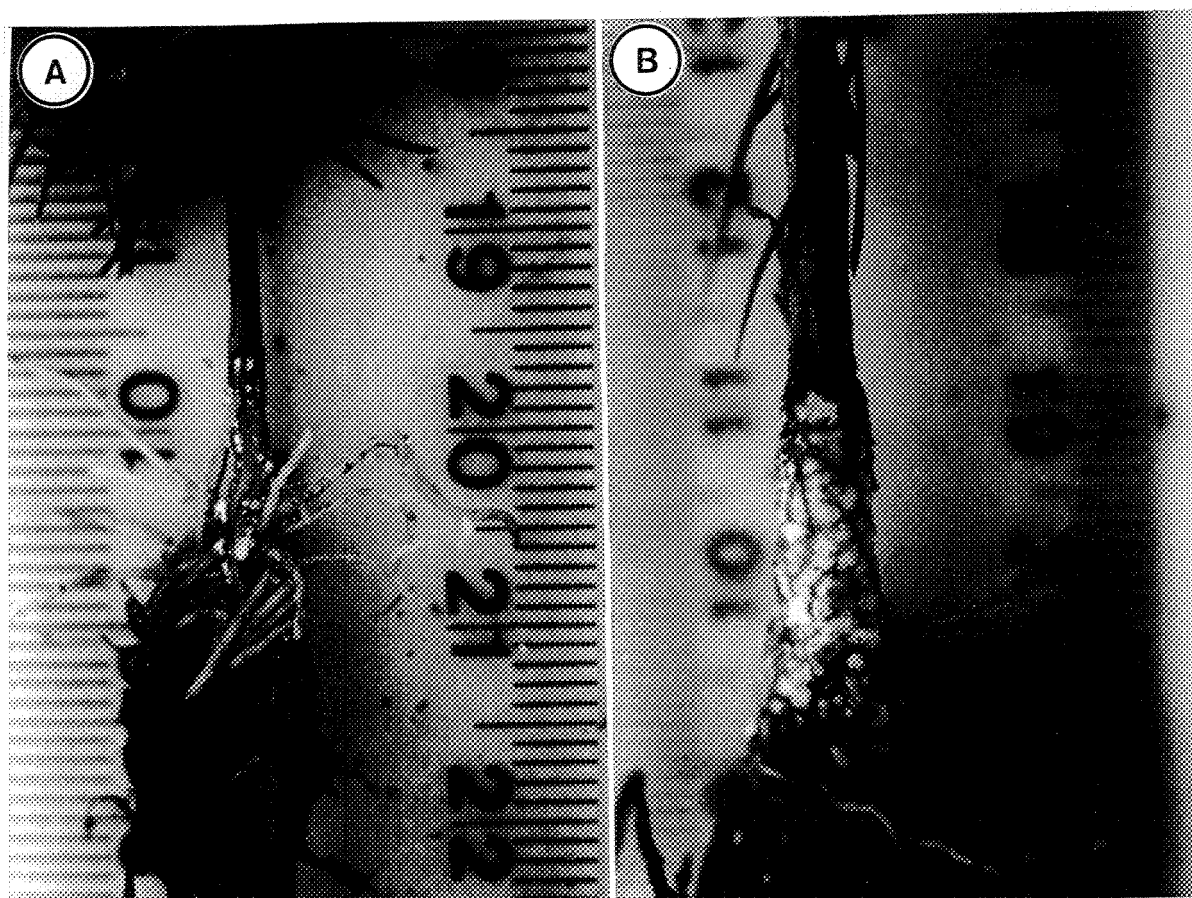


Figure 2.8 Développement de lenticelles hypertrophiées et de racines adventives sur les semis d'épinette noire (A) et de pin gris (B) après 44 jours de traitement anaérobie-.

2.3.2 Croissance des semis et répartition de la biomasse

Le déficit en oxygène au niveau des racines a inhibé la croissance en hauteur de la tige chez l'épinette noire et l'inhibition était proportionnelle à la sévérité du traitement (Figure 2.9). La croissance en hauteur est très faible ou stagnante les deux premières semaines, quelque soit le traitement. Par la suite, elle s'accélère chez les semis cultivés en aérobie +, lesquels atteignent une taille moyenne de 148 mm après 44 jours de traitement. Pour les autres conditions, l'inhibition causée par l'hypoxie est visible dès la troisième semaine. Après 44 jours, les semis du traitement aérobie étaient significativement plus petits que ceux du traitement aérobie+, et ceux des deux traitements anaérobiques étaient significativement plus petits que les semis des deux traitements aérobiques. Ainsi, la diminution de la concentration en oxygène cause une diminution moyenne de 22% pour le traitement aérobie, de 43% pour le traitement anaérobic et de 49% pour le traitement anaérobic-.

La croissance radiale des tiges d'épinette noire a aussi été inhibée par les traitements anaérobiques (Figure 2.9). Par contre, le diamètre au collet n'est pas significativement différent entre les quatre traitements, puisque l'hypertrophie du collet occasionnée par les conditions anaérobiques a compensé pour la plus faible croissance radiale.

Chez le pin gris, il n'y a pas eu de différence significative dans la croissance en hauteur durant les trois premières semaines puisque les semis sont entrés spontanément en dormance (Figure 2.10). Par la suite, de trois à quatre bourgeons latéraux de l'apex ont débourré et allongé pour former des tiges proleptiques, le bourgeon principal restant dormant. L'échantillonnage au jour 44, soit après la reprise de croissance des rameaux proleptiques, montre que les semis des deux traitements aérobiques ne sont pas significativement différents en terme de hauteur, tandis que les deux traitements anaérobiques sont significativement plus

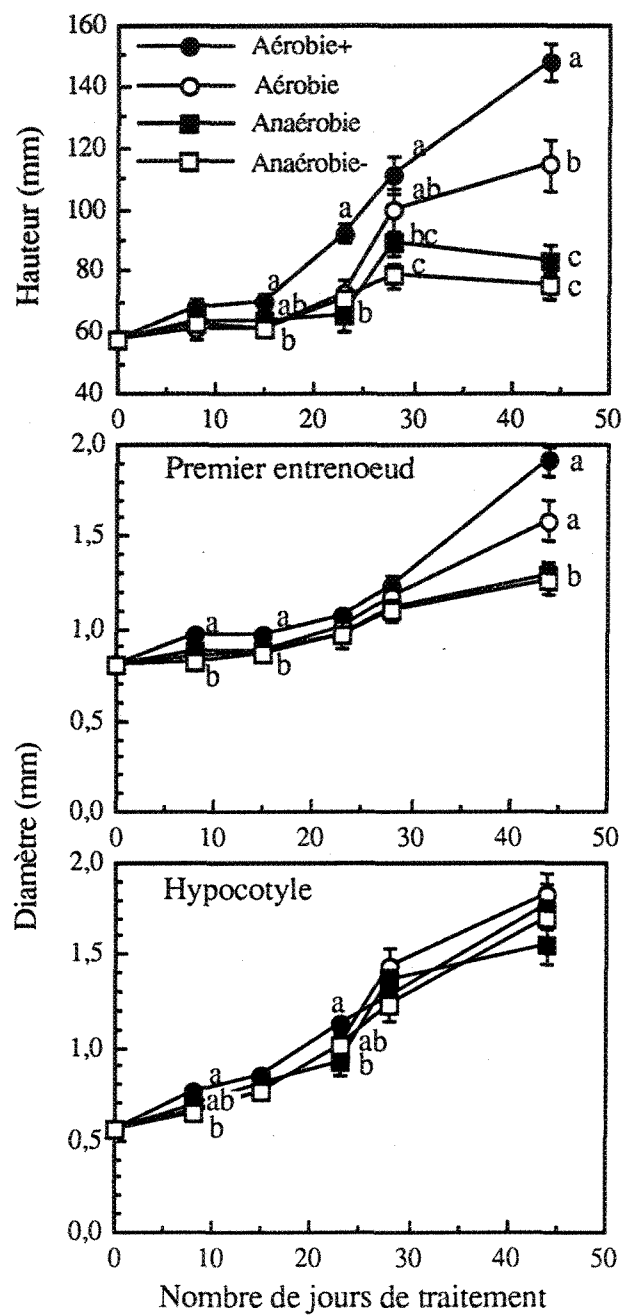


Figure 2.9 Hauteur de la tige, diamètre de l'hypocotyle et diamètre au premier entrenœud des semis d'épinette noire durant la période de traitement. Moyenne + erreur-type, $n = 10$. Pour chaque date d'échantillonnage, les moyennes surmontées d'une lettre distincte sont significativement différentes à un niveau de probabilité de 5%.

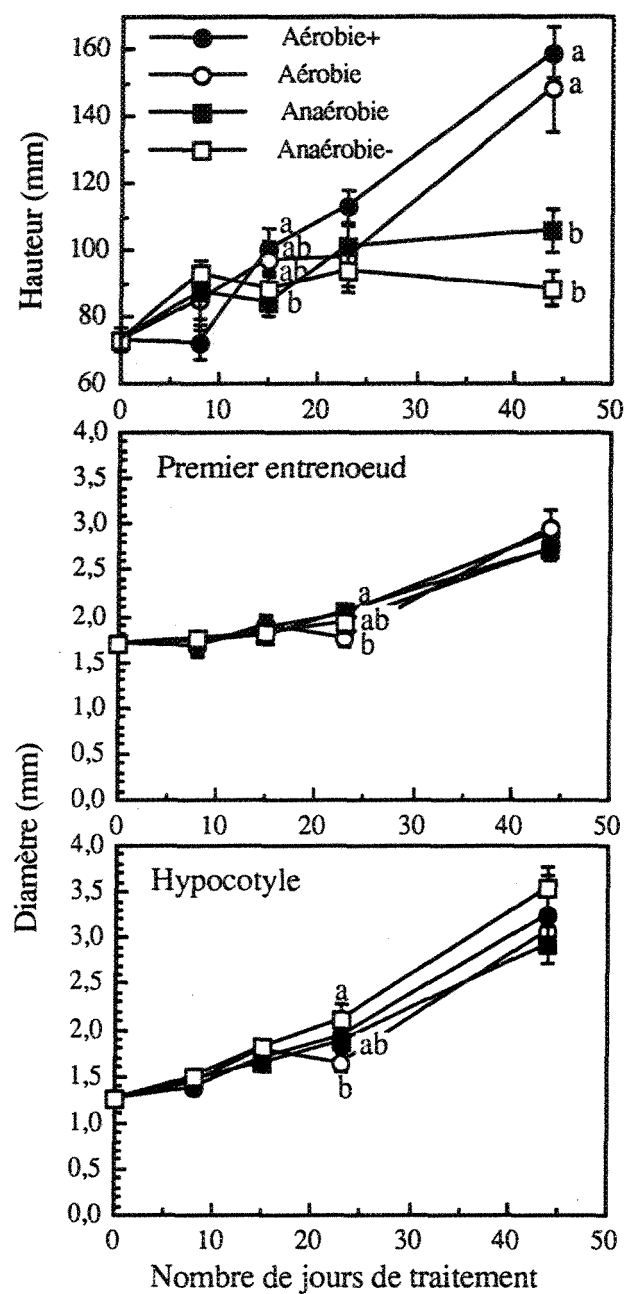


Figure 2.10 Hauteur de la tige, diamètre de l'hypocotyle et diamètre au premier entrenoeud des semis de pin gris durant la période de traitement. Moyenne + écart-type, $n = 10$. Pour chaque date d'échantillonnage, les moyennes surmontées d'une lettre distincte sont significativement différentes à un niveau de probabilité de 5%.

courts ($P \leq 0.05$). La diminution de la croissance par rapport aux semis du traitement aérobie+ est de 33% pour le traitement anaérobie et de 44% pour le traitement anaérobie-. Par contre, les traitements n'ont pas affecté la croissance radiale de la tige et de l'hypocotyle.

Les semis d'épinette noire sont caractérisés par une stagnation de la biomasse anhydre de la partie épigée durant les quinze premiers jours de traitement, suivi d'une forte croissance pour les semis des deux traitements les plus oxygénés (Figure 2.11). Les semis des deux traitements anaérobiques ont une biomasse aérienne significativement réduite comparée aux semis des deux traitements les mieux oxygénés; ainsi, la biomasse des semis du traitement anaérobie ou anaérobie- n'atteint que 43% de celle des semis cultivés en aérobie+ après 44 jours de traitement. La biomasse racinaire des semis du traitement aérobie+ reste stable durant les 15 premiers jours tandis qu'elle diminue pour les trois autres traitements. Par la suite, elle s'accroît dans tous les traitements. Après 44 jours de traitement, la biomasse des semis d'épinette noire des deux traitements les moins oxygénés est significativement réduite par rapport à ceux des traitements les mieux oxygénés.

La biomasse du pin gris suit à peu près le même patron, soit une croissance réduite avec la diminution de la concentration en oxygène dans la solution (Figure 2.12). Après 44 jours, la biomasse aérienne moyenne des semis en aérobie n'est que de 92% de celle en aérobie+, de 70% dans le cas des semis en anaérobie et de 66% en anaérobie-. Là encore, la biomasse racinaire des deux traitements anaérobiques est significativement plus faible que celle des traitements aérobiques. La croissance racinaire est aussi réduite par la désoxygénation. Des écarts significatifs apparaissent plus tôt, soit après 15 jours de traitement. Après 44 jours, la biomasse racinaire des semis des deux traitements anaérobiques est significativement plus faible que celles des semis des traitements aérobiques.

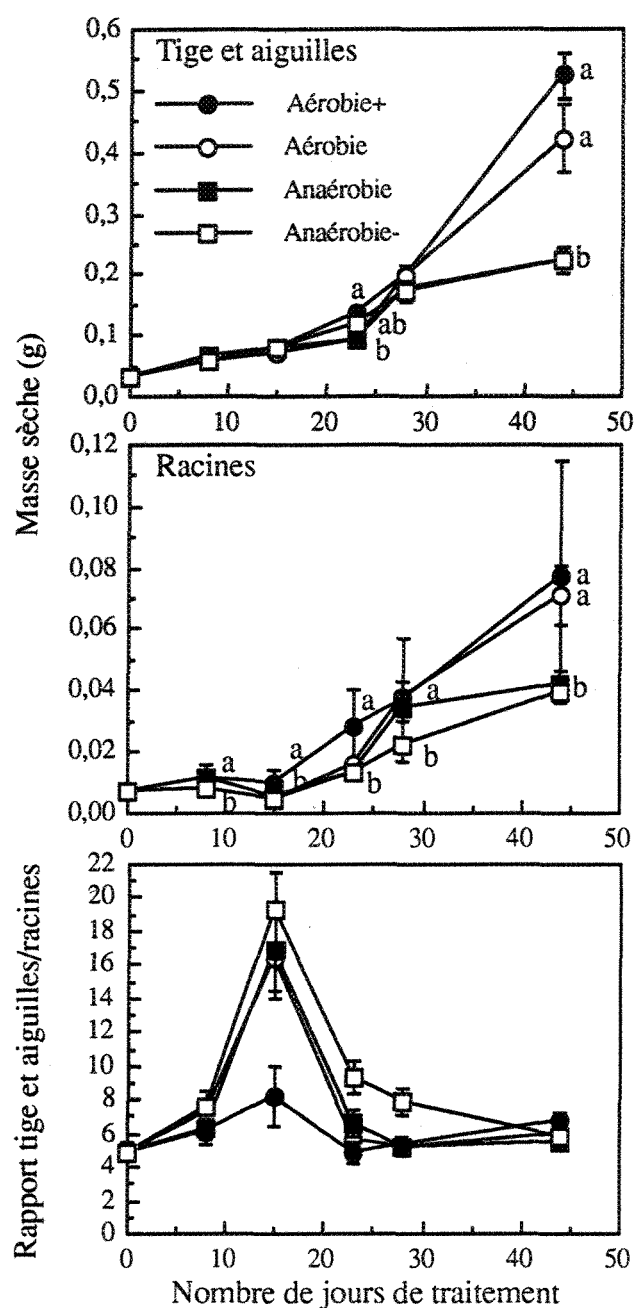


Figure 2.11 Évolution de la masse sèche de la partie aérienne (tige et aiguilles), des racines et du rapport des masses sèches tige et aiguilles/racines des semis d'épinette noire durant la période de traitement. Moyenne + erreur-type, $n = 10$. Pour chaque date d'échantillonnage, les moyennes surmontées d'une lettre distincte sont significativement différentes à un niveau de probabilité de 5%. Les rapports des masses sèches des traitements n'ont pas été comparés.

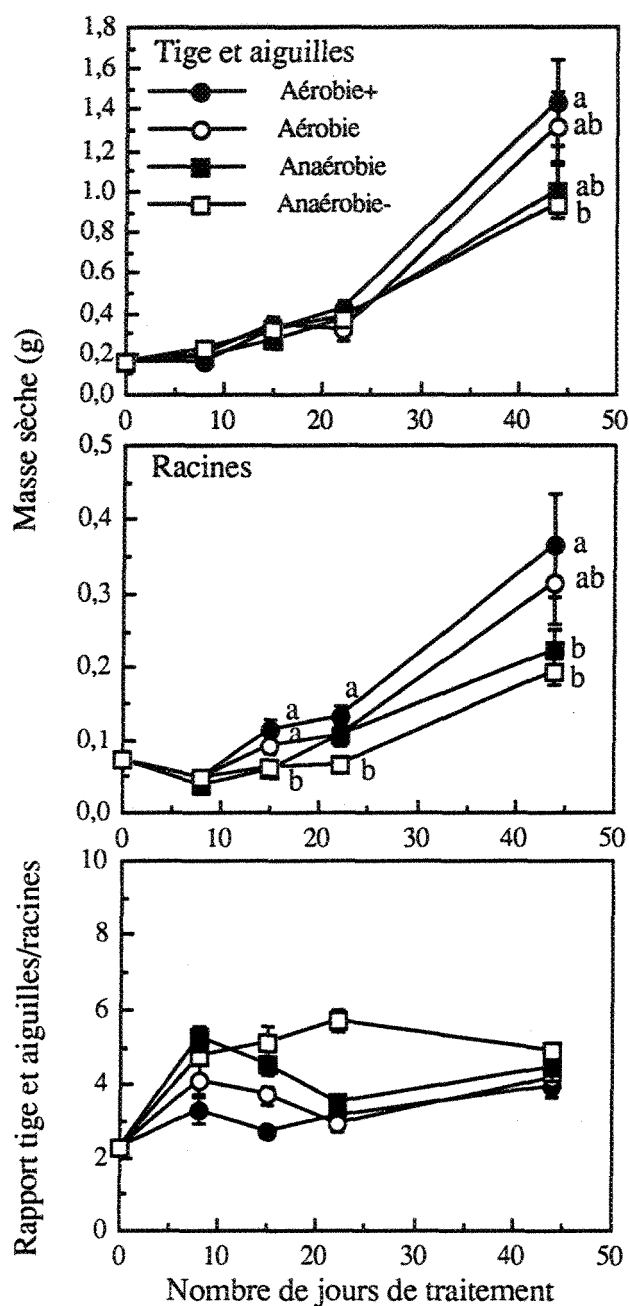


Figure 2.12 Évolution de la masse sèche de la partie aérienne (tige et aiguilles), des racines et du rapport des masses sèches tige et aiguilles/racines des semis de pin gris durant la période de traitement. Moyenne + erreur-type, $n = 10$. Pour chaque date d'échantillonnage, les moyennes surmontées d'une lettre distincte sont significativement différentes à un niveau de probabilité de 5%. Les rapports des masses sèches des traitements n'ont pas été comparés.

Le rapport de la biomasse de la tige sur la biomasse des racines évolue différemment chez les deux espèces. Chez l'épinette noire, le déficit en oxygène au niveau racinaire entraîne un déséquilibre très marqué entre la tige et les racines, surtout après 15 jours de traitement (Figure 2.11). Le rapport atteint alors 19,5 en anaérobie-, 15,6 en anaérobie, 17,5 en aérobie et seulement 8,1 en aérobie+. Par la suite, il se produit un rééquilibrage et les semis ont tous un rapport de biomasse tige/racine légèrement supérieur à 5 à la fin des traitements. Par contre, chez le pin gris, le rapport de la biomasse aérienne sur la biomasse des racines reste relativement stable tout au long la période des traitements, même si les semis du traitement aérobie+ ont un rapport systématiquement plus bas tout au long de la période de traitement (Figure 2.12).

2.3.3 Mesures de l'éthylène, de l'ACC et du MACC

L'anaérobiose racinaire n'a pas stimulé la production d'éthylène dans la tige des semis, tant chez l'épinette noire que chez le pin gris (Figure 2.13). Au contraire, on remarque dans le premier cas une production significativement plus élevée chez les semis en aérobie+ comparativement aux autres traitements entre les jours 14 et 28. Par contre, à la fin des traitements, la production n'est pas significativement différente entre les traitements. Chez le pin gris, la production d'éthylène suit à peu près le même patron. Celle-ci est plus élevée chez les semis en aérobie+ à partir de la deuxième semaine de traitement et jusqu'à la fin.

La production d'éthylène des racines a aussi été mesurée à la fin de la période de traitement (Tableau 2.3). Les racines ayant été incubées en présence d'oxygène, il est plus juste de dire que cette mesure correspond à la capacité de production d'éthylène des racines, soit le taux de conversion de l'ACC en éthylène par le système EFE. Quelque soit le traitement, la production d'éthylène des racines est très largement supérieure à celle de la tige chez l'épinette

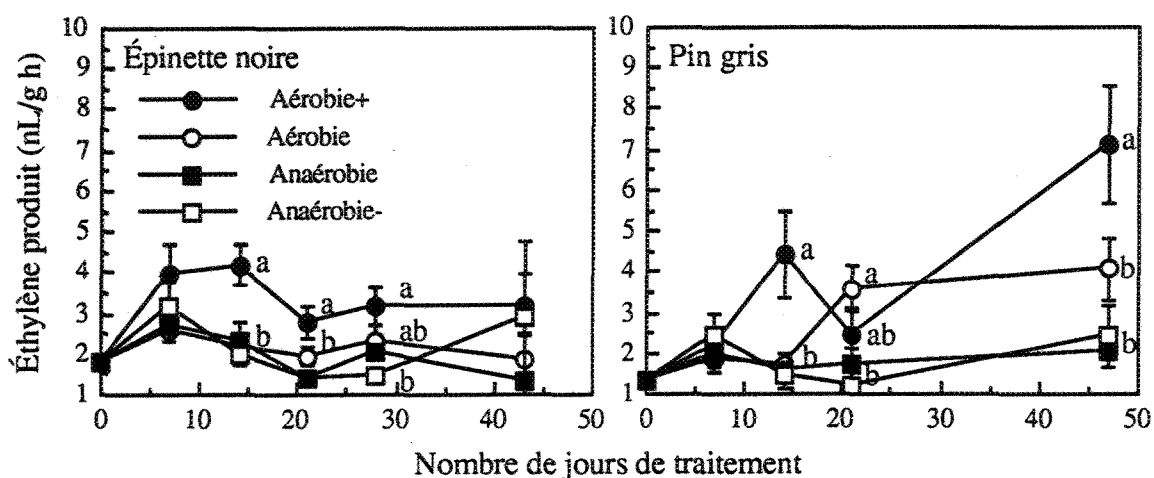


Figure 2.13 Production d'éthylène des tiges d'épinette noire et de pin gris durant la période de traitement. Moyenne \pm erreur-type, $n=5$. Pour chaque date d'échantillonnage, les moyennes surmontées d'une lettre distincte sont significativement différentes à un niveau de probabilité de 5%.

Tableau 2.3 Concentrations en ACC, MACC et production d'éthylène dans les racines des semis d'épinette noire et de pin gris après 44 jours de culture hydroponique. Moyenne \pm erreur-type, $n = 5$. Les moyennes qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à $P \leq 0,05$. Les comparaisons sont par colonne et par espèce.

Espèces X traitements	ACC (nM/g)	MACC (nM/g)	Éthylène (nL/g h)
Épinette noire			
Aérobie+	5 \pm 1a	123 \pm 26a	23 \pm 8a
Aérobie	10 \pm 1a	137 \pm 35a	17 \pm 5a
Anaérobie	15 \pm 2a	171 \pm 42ab	28 \pm 11a
Anaérobie-	43 \pm 7b	239 \pm 25b	37 \pm 16a
P (ANOVA)	0,0001	0,08	0,64
Pin gris			
Aérobie+	2 \pm 1a	42 \pm 2a	7 \pm 2a
Aérobie	3 \pm 1a	22 \pm 14a	5 \pm 2a
Anaérobie	4 \pm 1a	52 \pm 24a	16 \pm 2a
Anaérobie-	12 \pm 2b	134 \pm 27b	36 \pm 8b
P (ANOVA)	0,0002	0,06	0,0004

noire. De très grands écarts dans la mesure de l'éthylène des racines sont observés. Une différence significative entre les tiges et les racines se retrouve sous les deux traitements intermédiaires (aérobie et anaérobie), mais pas chez les deux autres. Chez le pin gris, on observe une différence significative dans les deux traitements anaérobiques, les traitements aérobiques ayant des valeurs relativement faibles. Si on compare les traitements entre eux, l'augmentation observée de la production d'éthylènes par les racines ne s'avère pas significative. Par contre, chez le pin gris, la production d'éthylène dans le traitement anaérobie- est nettement plus élevée par rapport aux trois autres traitements.

La concentration d'ACC dans les racines à la fin des traitements est significativement plus élevée dans le traitement anaérobie- chez les deux espèces (Tableau 2.3). Chez l'épinette noire, la concentration en MACC est très largement supérieure à l'ACC libre, quelque soit le traitement, et elle augmente proportionnellement à la diminution de l'oxygène au niveau des racines. Chez le pin gris, on remarque la même tendance, sauf que les concentrations d'ACC et de MACC sont plus faibles que chez l'épinette noire.

2.3.4 Le taux de gauchissement

La proportion de semis gauchis est nettement plus importante au début des traitements et varie à ce moment là entre 80 et 90% des semis (Figure 2.14). Cette très forte proportion de semis gauchis s'explique par la difficulté d'orienter correctement la tige à la verticale lors du repiquage. La proportion de semis gauchis diminue constamment jusqu'à la fin de la période de traitement, particulièrement dans cas du traitement anaérobie-.

Les semis fortement gauchis ($\varnothing \geq 90^\circ$) persistent dans le traitement aérobie+, tandis que ces semis se redressent partiellement pour les autres traitements. La comparaison statistique des

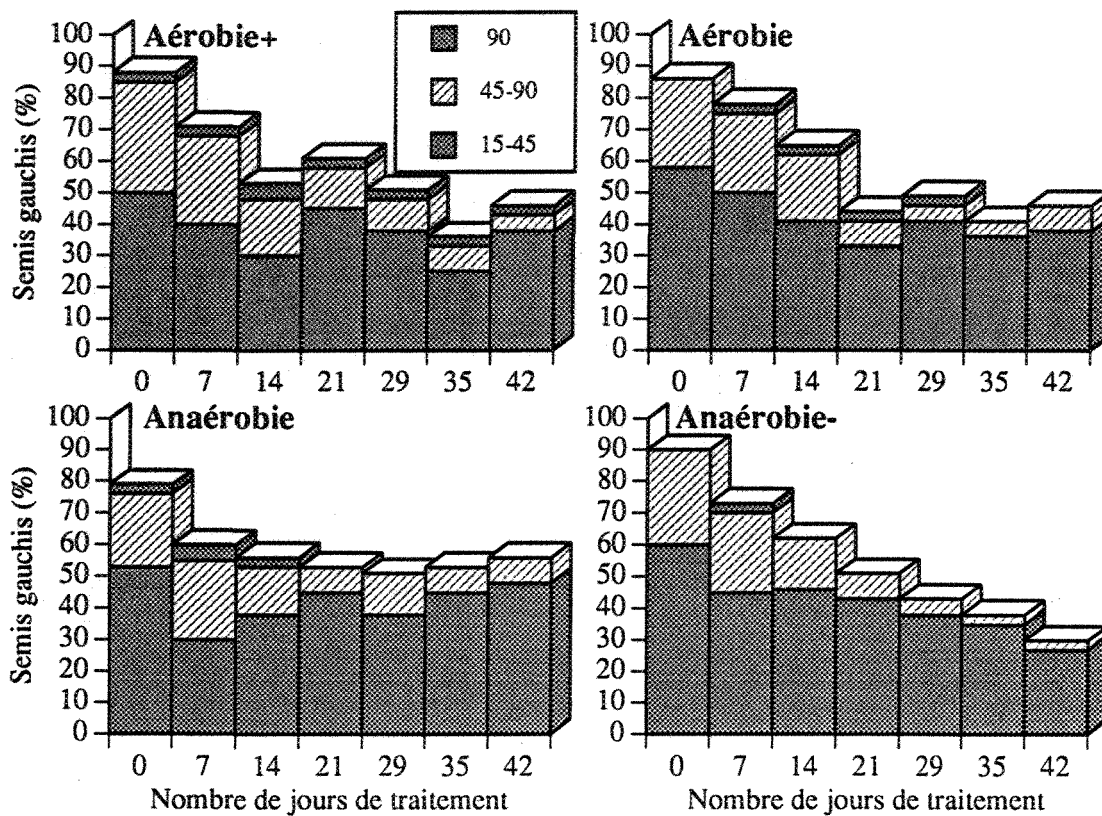


Figure 2.14 Taux de gauchissement de la tige des semis d'épinette noire durant la période de traitement. Les classes de gauchissement correspondent à l'angle de la tige par rapport à la verticale.

fréquences de gauchissement entre les traitements par le test du Khi carré ne montre pas de différences significatives au seuil de 0,05.

2.3.5 Histologie de l'épinette noire

Une section d'une racine terminale viable a été prélevée à 20 mm au dessus de l'apex. En coupe transversale, la section se caractérise par une stèle centrale bien différenciée de forme ovale où l'arrangement des tissus vasculaires primaires est en diarche (Figure 2.15). La stèle est entourée d'un péricycle secondaire formé de cellules parenchymateuses isodiamétriques très vacuolisées et fortement imbriquées. Dans le cas des semis en anaérobie-, la section est de forme ovale et son diamètre est significativement plus petit comparativement aux autres traitements (Tableau 2.4). Son péricycle est moins développé, alors que les cellules de parenchyme sont hypertrophiées et arrondies, ce qui permet le développement d'espaces intercellulaires schyzogènes peu étendus à la jonction des cellules compagnes. L'endoderme est peu développé et est formé d'une seule couche de cellules aplaties à paroi mince. Pour tous les traitements, le cortex est en voie de désagrégation et n'est plus constitué que de 2 à 3 couches de cellules rectangulaires fortement aplaties radialement. L'épiderme est absent et, dans certain cas, l'endoderme est en contact direct avec l'extérieur.

Les racines principales prélevées juste sous la ligne d'immersion, soit à 20 mm sous l'hypocotyle ont un diamètre moyen semblable dans tous les traitements. Ceux-ci n'ont pas eu d'effet sur la différenciation cellulaire puisque le diamètre de la stèle, le nombre de trachéides par file de cellules et l'épaisseur du péricycle ne varient pas d'une manière significative d'un traitement à l'autre (Tableau 2.5). Le péricycle des sections de racine principale prélevées en anaérobie- est formé de cellules de parenchyme très arrondies, formant ainsi un tissu très lâche où les espaces intercellulaires très étendus forment de

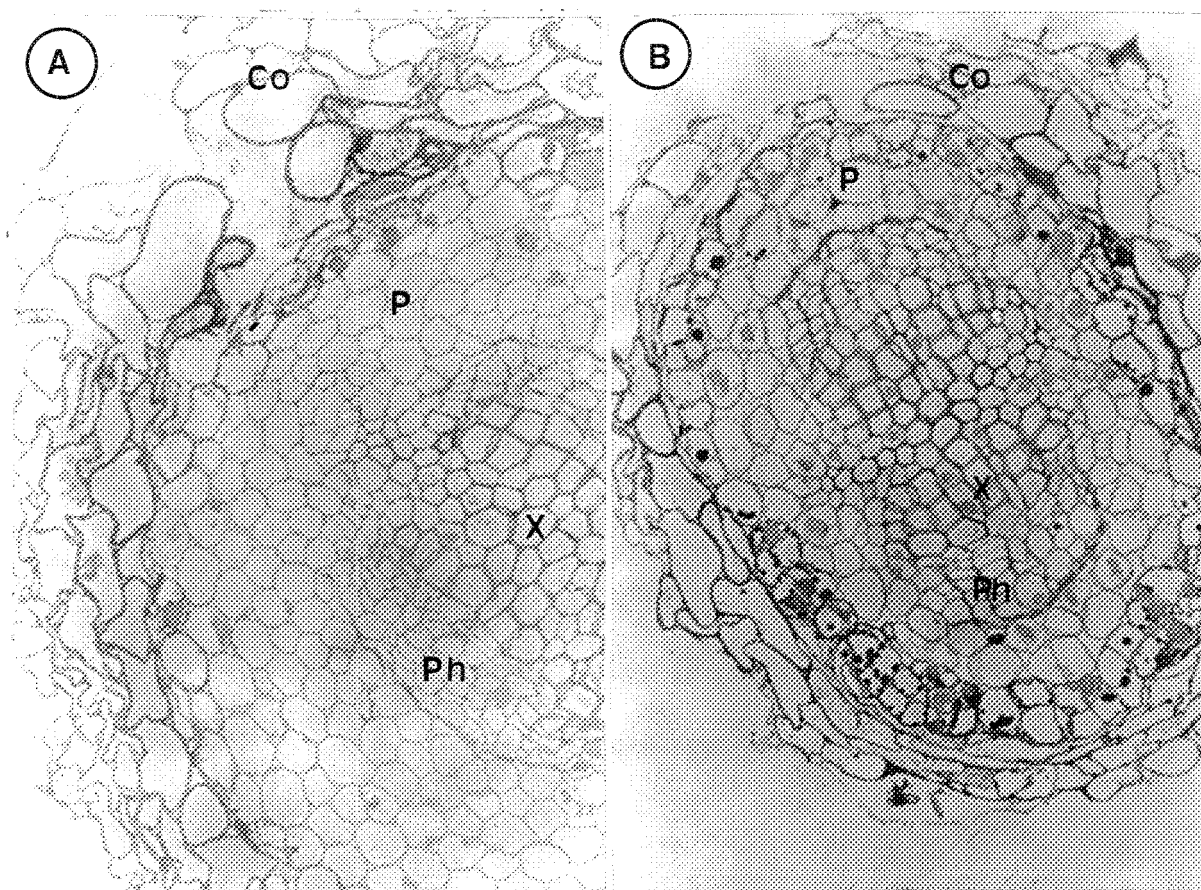


Figure 2.15 Section transversale d'une racine terminale d'un semis d'épinette noire. (A) aérobic+: péricycle bien formé de cellules parenchymateuses fortement imbriquées. (B) anaérobic-: cellules du péricycle turgescentes et espaces intercellulaires (flèche) de nature schyzogène entre les cellules compagnes. CO: cortex; P: péricycle; Ph: phloème; X: xylème (x536).

Tableau 2.4 Différentiation cellulaire de la racine terminale de semis d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.

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

Dans les colonnes où l'analyse de variance (ANOVA) est significative ($P \leq 0,05$), les mesures qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à un niveau de 5% pour le test des moyennes de Fisher. Moyenne \pm écart-type, $n = 3$.

Tableau 2.5 Différentiation cellulaire d'une racine principale de semis d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.

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

grands aérénchymes (Figure 2.16). Par contre, les semis du traitement aérobic+ ont un péricycle formé de cellules de parenchyme aplaties fortement imbriquées où les espaces intercellulaires sont absents. Le péricycle est bien développé, quelque soit le traitement. Il est formé de files de cellules péricleinales cutinisées.

Les lenticelles hypertrophiées au niveau de l'hypocotyle sont très abondantes dans tous les traitements, sauf celui en aérobic+. Elles sont aussi présentes en moins grand nombre sur les racines principales, juste sous la ligne d'immersion. À ce niveau, la rupture du péricycle et des cellules très arrondies forment des protubérances d'environ 1 mm à l'extérieur (Figure

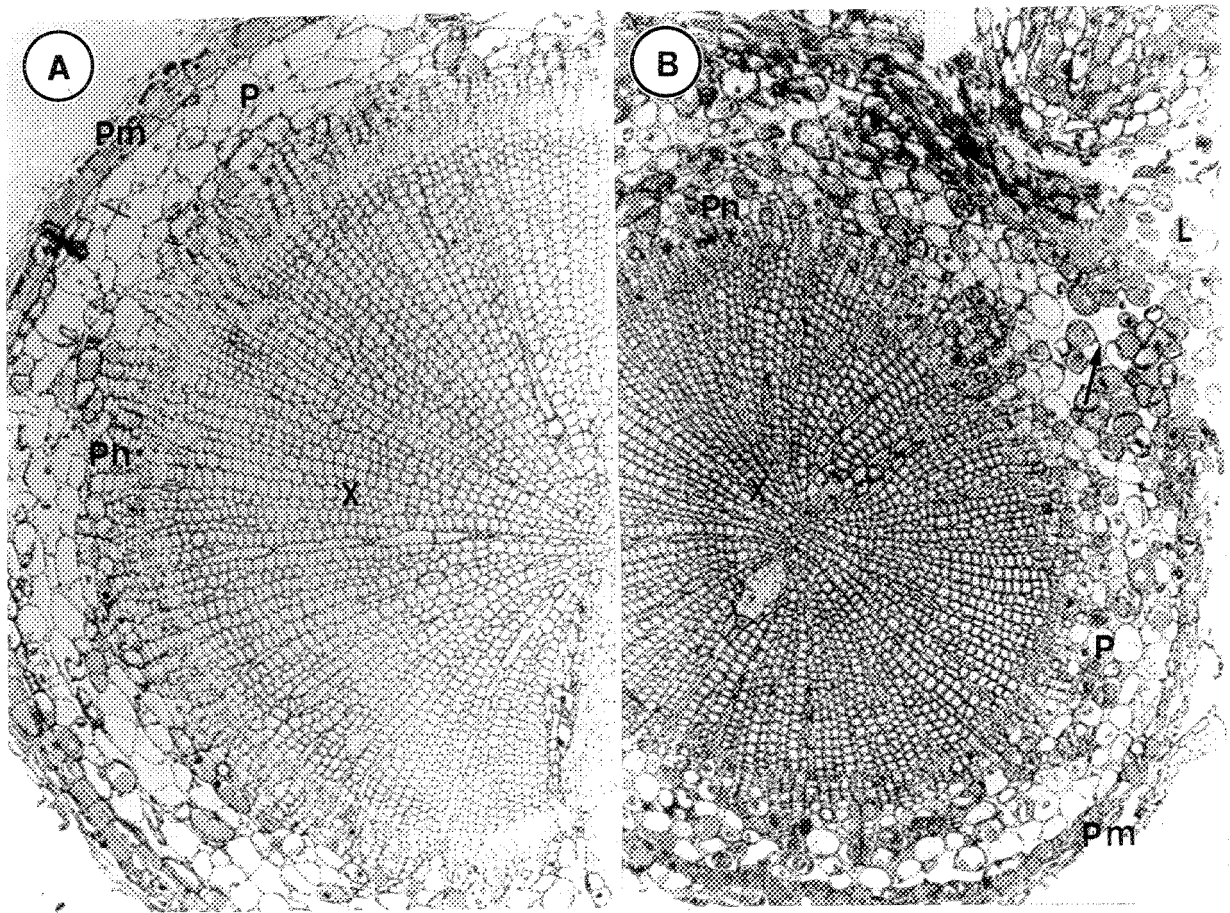


Figure 2.16 Section d'une racine principale d'épinette noire prélevée juste sous la ligne d'immersion. (A) aérobie+: espaces intercellulaire absents dans le péricycle; le péricycle est bien développé. (B) anaérobie-: présence d'aérenchymes sous-jacentes aux lenticelles.
P: péricycle; Ph: phloème; Pm: péricycle; X: xylème (x162).

2.17). Le cortex de l'hypocotyle des semis en aérobie+ est fortement imbriqué et les espaces intercellulaires sont peu nombreux tandis que de nombreux espaces intercellulaires sont visibles au voisinage des lenticelles au niveau du cortex (Figure 2.18).

À l'exception de l'hypocotyle, le traitement anaérobie- a inhibé significativement la croissance radiale de la tige (Tableau 2.6). Le xylème a un diamètre plus faible à la suite d'une production moindre de trachéides par file de cellule. Ces trachéides ont une paroi cellulaire plus épaisse et sont de forme arrondie, comme c'est le cas pour le bois de réaction. Il n'y a pas de différence significative dans l'épaisseur de l'écorce. Le traitement anaérobie- a aussi diminué la production de canaux résinifères au niveau de l'hypocotyle (Tableau 2.7). Au niveau de la tige, les espaces intercellulaires sont absents. En anaérobie-, le cortex est formé de cellules de parenchyme turgescents dont le cytoplasme est plus dense que celui des semis en aérobie+. Les traitements n'ont pas influencé la lignification puisque le périoderme est bien développé, tant chez les semis en aérobie+ qu'en anaérobie- (Figure 2.19).

2.3.6 Histologie du pin gris

Dans les racines terminales des semis en aérobie+, la croissance secondaire n'a pas débuté et la partie centrale de la section est occupée par le méristème médullaire formé de cellules prismatiques non-différenciées (Figure 2.20). Au centre, des lacunes sont observées. Elles sont possiblement d'origine lysogénique puisque des fragments de paroi cellulaire sont visibles. Le péricycle est formé de cellules parenchymateuses isodiamétriques imbriquées. Contrairement à l'épinette noire, le cortex est encore présent et est formé de grosses cellules globulaires avec espaces intercellulaires abondants. L'endoderme est peu développé et se discerne à peine des cellules de parenchyme du péricycle. En anaérobie-, les cellules du péricycle sont hypertrophiées et les espaces intercellulaires occupent une plus grande surface.

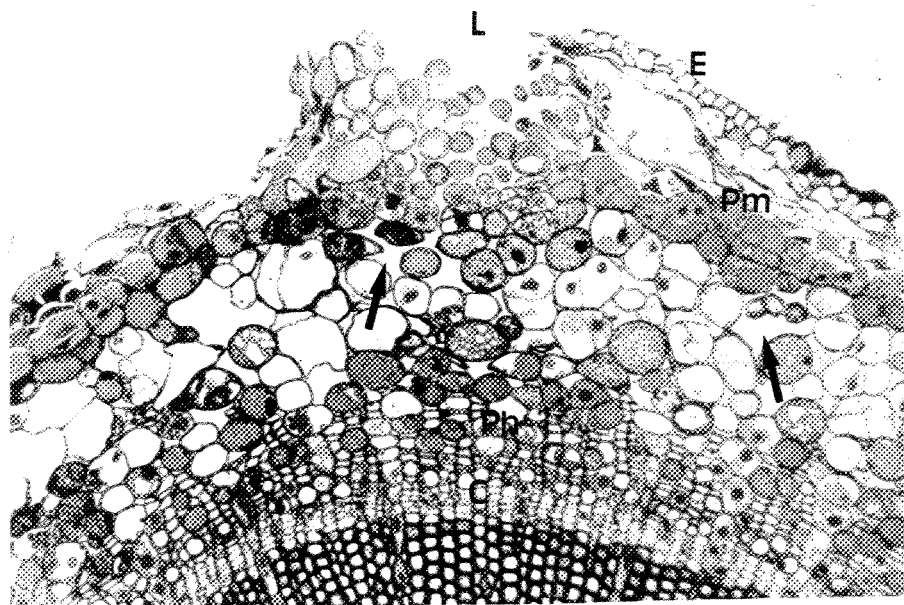


Figure 2.17 Développement d'une lenticelle hypertrophiée et d'espaces intercellulaires (flèche) sur l'hypocotyle d'un semis d'épinette noire cultivé en anaérobie-. Les parenchymes non-conducteurs du phloème proviennent de la division péricleinale des cellules de rayon.
C: cambium; E: épiderme; L: lenticelle; Ph: phloème; Pm: périderme (x370).

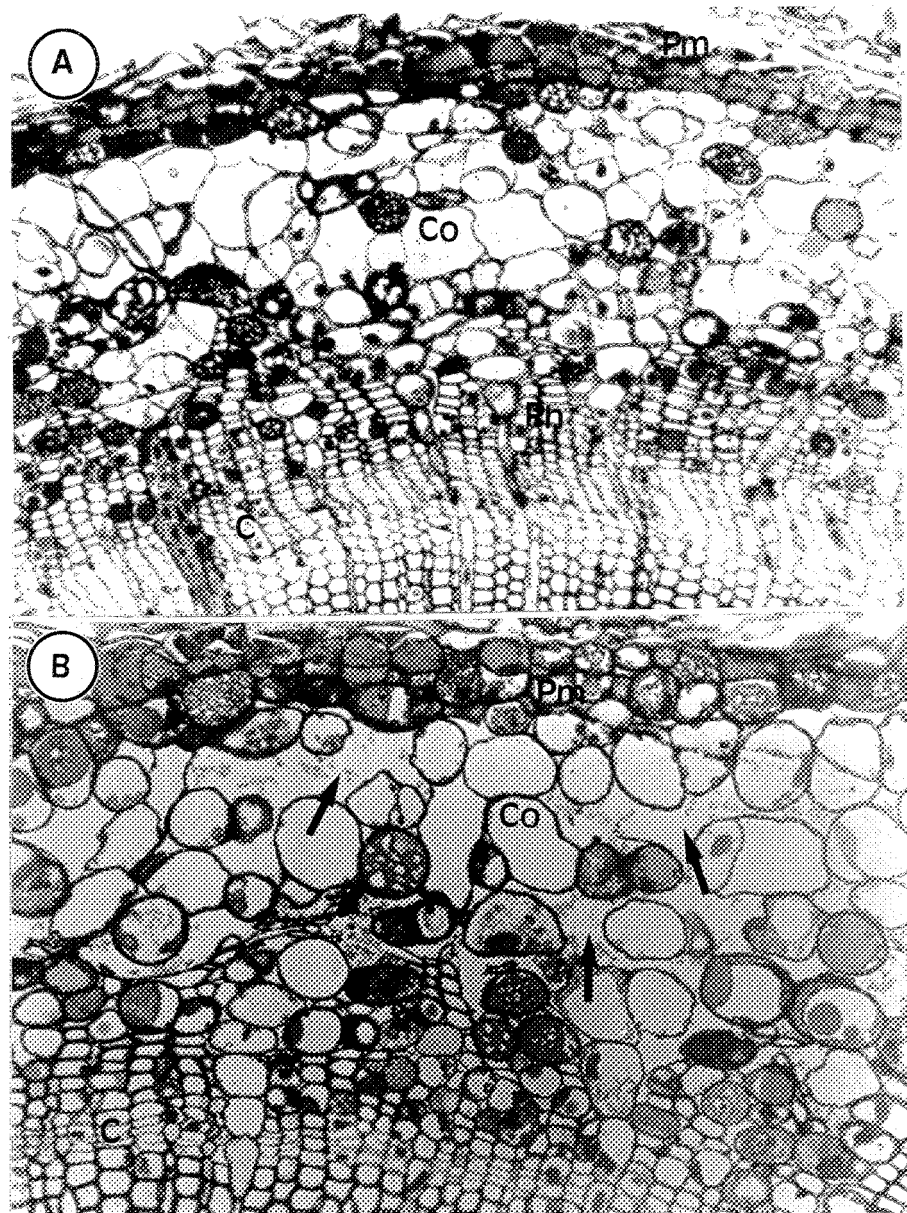


Figure 2.18 Section de l'hypocotyle d'un semis d'épinette noire cultivé en aérobie+ (A) et en anaérobie- (B). La flèche indique la présence de nombreux espaces intercellulaires dans le cortex des semis en anaérobie-.
C: cambium; Co: cortex; Ph: phloème; Pm: périderme (x305).

Tableau 2.6 Différentiation cellulaire de l'hypocotyle et de la tige des semis d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.

Hypocotyle

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

Bas de la tige (premier entrenoeud)

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

Milieu de la tige

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

Dans les colonnes où l'analyse de variance (ANOVA) est significative ($P \leq 0,05$), les mesures qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à un niveau de 5% pour le test des moyennes de Fisher. Moyenne ± écart-type, $n = 3$.

Des aérénchymes de nature lysogénique sont aussi présents. De plus, l'endoderme est formé de cellules très allongées à paroi épaisse.

Tableau 2.7 Nombre de canaux résinifères et densité moyenne par surface de xylème (mm^{-2}) à différents niveaux des tiges d'épinette noire en fonction de l'oxygénation racinaire.

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

Dans les colonnes où l'analyse de variance (ANOVA) est significative ($P \leq 0,05$), les mesures qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à un niveau de 5% pour le test des moyennes de Fisher. Moyenne \pm écart-type, $n=3$.

Dans les sections de la racine pivotante des semis en aérobic+, le péricycle est formé de deux type de cellules; certaines sont de forme globulaire et les autres sont prismatiques et aplaties radialement (Figure 2.21). On remarque là aussi la présence d'aérenchymes discontinus parsemés de fragments de parois cellulaires. Dans le cas des semis en anaérobic-, les aérenchymes sont plus continus et sont très abondants, surtout en périphérie, à proximité du péricycle.

Les lenticelles sont très abondantes au niveau du cortex et à un degré moindre, sur la racine pivotante juste au-dessous de la ligne d'immersion. Les lenticelles sont formées par un épaissement du phellogène qui résulte de la division péricleinale de ses cellules (Figure 2.22). Des espaces intercellulaires sont présents à proximité. En aérobic+, les cellules parenchymateuses du cortex de l'hypocotyle sont aplaties radialement à la suite de la croissance radiale du xylème et du phloème (Figure 2.23). Ces cellules sont aplaties contre le péricycle, lequel est bien développé à la fin des traitements. En anaérobic-, le phloème est

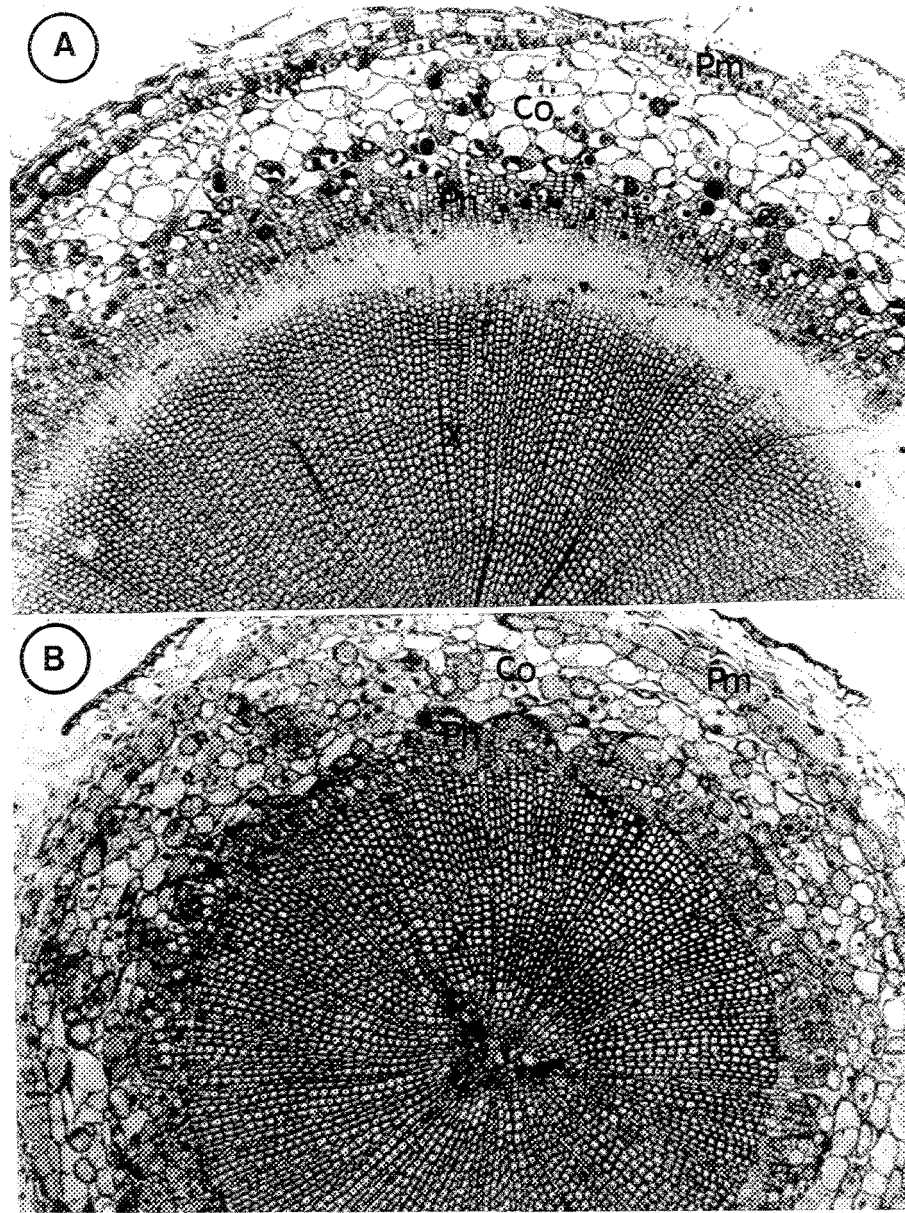


Figure 2.19 Section de la tige d'un semis d'épinette noire cultivé en aérobic+ (A) et en anaérobic- (B). Dans les deux cas, le périderme est bien développé et les espaces intercellulaires sont absents.
CO: cortex; Ph: phloème; Pm: périderme; X: xylèm (x210).

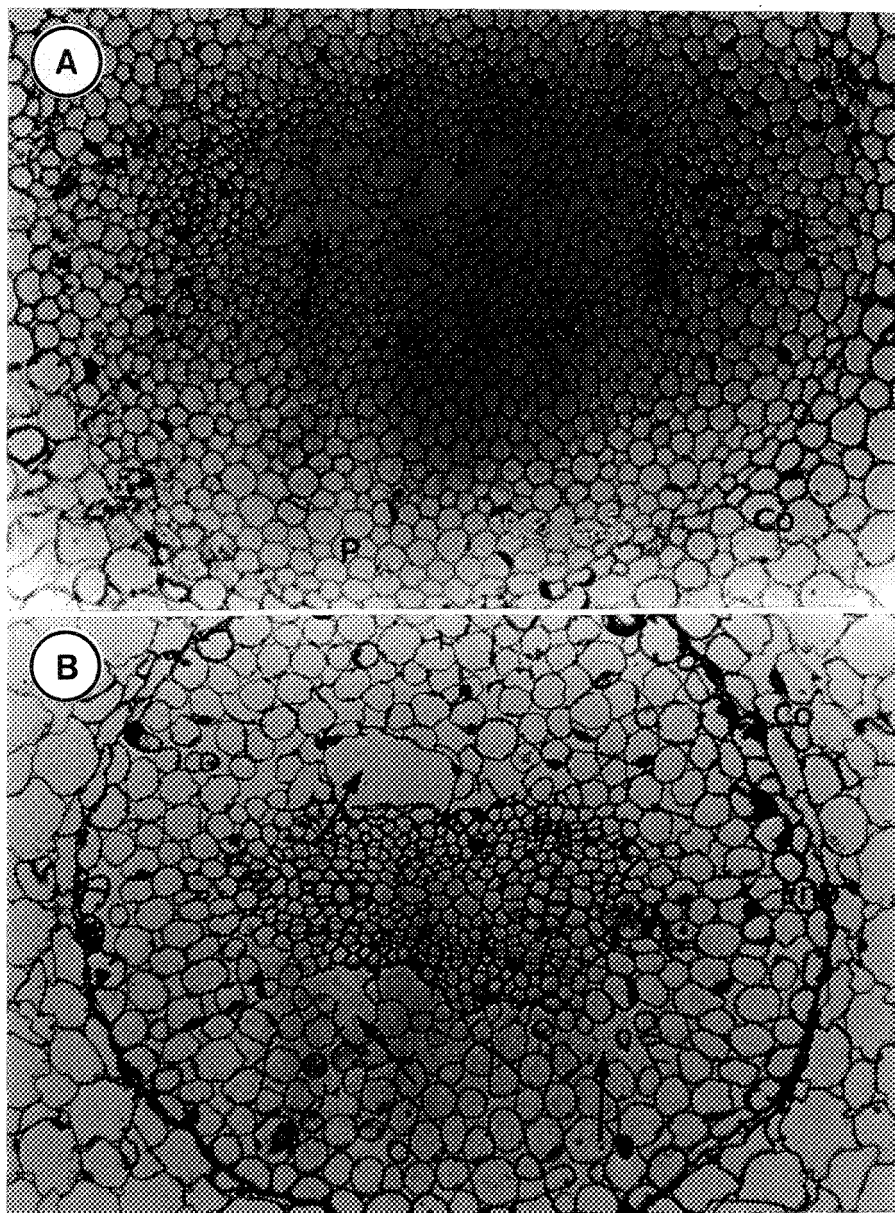


Figure 2.20 Section transversale d'une racine terminale d'un semis de pin gris cultivé en aérobic+ (A) et en anaérobic- (B). En aérobic+, le méristème médullaire n'est pas encore différencié et le péricycle est formé de cellules fortement imbriquées. En anaérobic-, la formation d'aérenchyme dans le péricycle est visible. Ce péricycle est formé de cellules hypertrophiées de forme arrondies laissant apparaître de grand espaces intercellulaires schizogéniques.
Co: cortex; EnD: endoderme; P: péricycle; PC: procambium; Ph: phloème; X: xylème (x406).

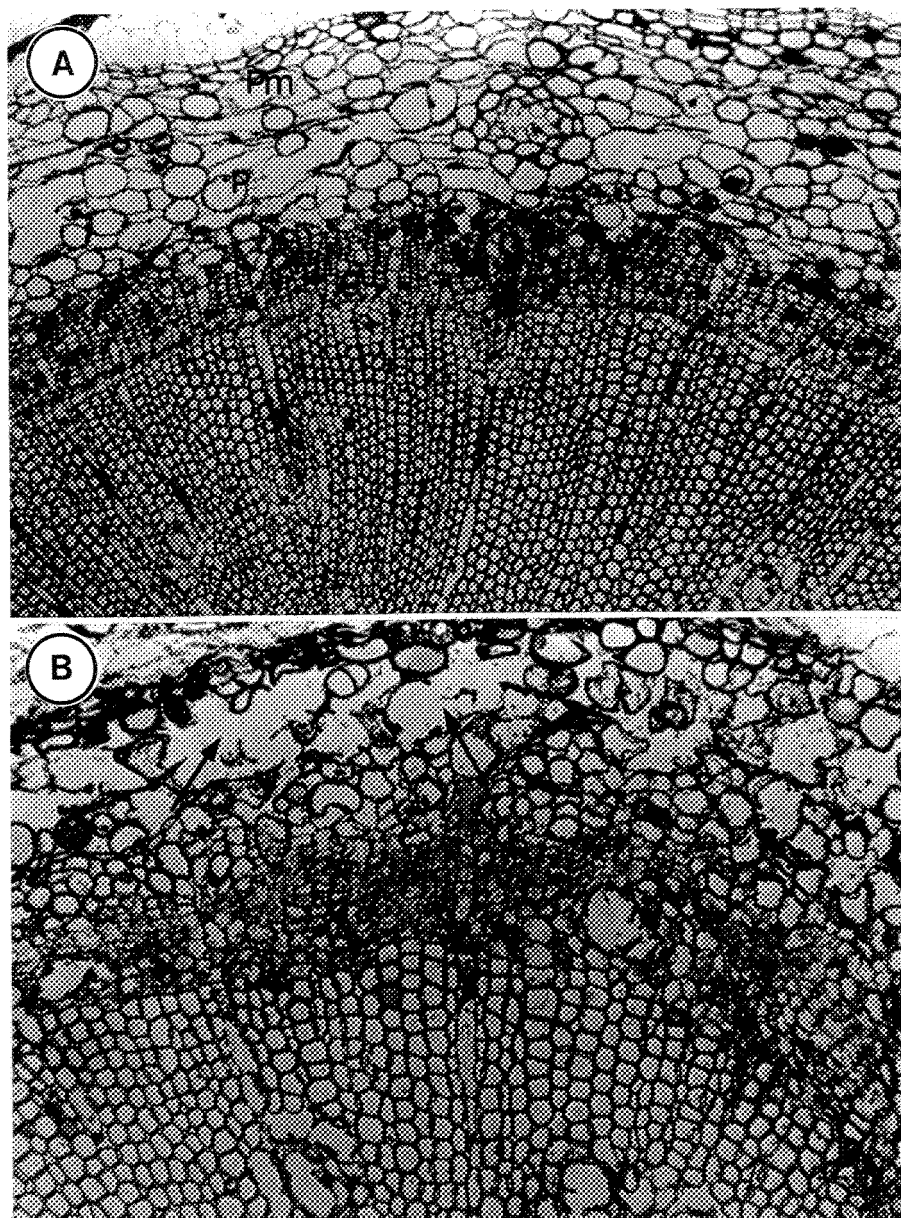


Figure 2.21 Section de la racine pivotante de semis de pin gris cultivé en aérobie+ (A) et en anaérobie- (B). En (B), les aérénchymes forment une bande continue juste sous le périderme.
C: cambium; P: péricycle; Pm: périderme; Ph: phloème (x406).

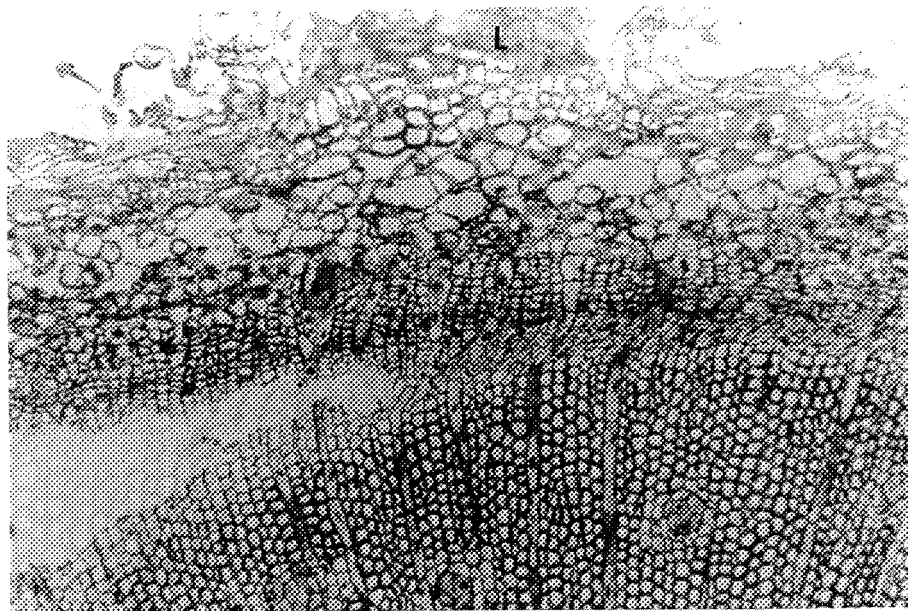


Figure 2.22 Lenticelle se développant sur l'hypocotyle d'un semis de pin gris cultivé en aérobie-
L: lenticelle (x210).

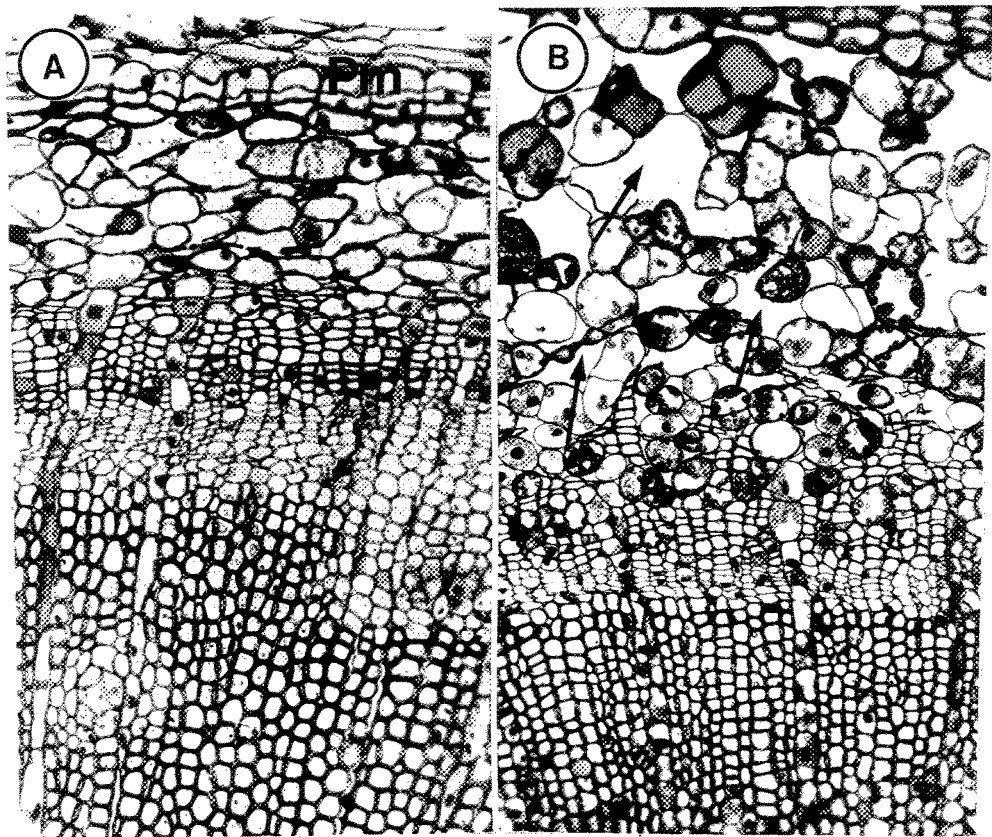


Figure 2.23 Section de l'hypocotyle de semis de pin gris cultivé en aérobie+ (A) et en anaérobic- (B). Le cortex de l'hypocotyle des semis en anaérobic- est formé de cellules de parenchyme très irrégulières espacées par de nombreux espaces intercellulaires (flèches). En aérobie+, les cellules du cortex sont aplaties et les espaces intercellulaires sont moins nombreux (x406).

plus large qu'auparavant et son épaissement est surtout causé par la prolifération de cellules parenchymateuses de forme irrégulière et de grands espaces intercellulaires. Par contre, les éléments conducteurs sont moins nombreux qu'en aérobie+.

Dans la tige, des cellules parenchymateuses hypertrophiées très lâches et très vacuolisées sont observées au niveau du phloème (Figure 2.24). Si les espaces intercellulaires sont présents tant en aérobie+ qu'en anaérobie-, ils sont moins importants que dans les sections de l'hypocotyle. Le diamètre du xylème de la tige est significativement plus faible en anaérobie- par rapport aux trois autres traitements (Tableau 2.8). Cette diminution du diamètre du xylème résulte d'une production plus faible de trachéides notamment à la mi-hauteur du semis. L'écorce n'est cependant pas affectée par le degré d'hypoxie du milieu de culture

2.4 DISCUSSION

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

Cette différences se reflète dans l'habitat qu'occupent ces deux essences typiques de la région forestière boréale. En peuplement naturel, le pin gris se retrouve surtout sur des sols

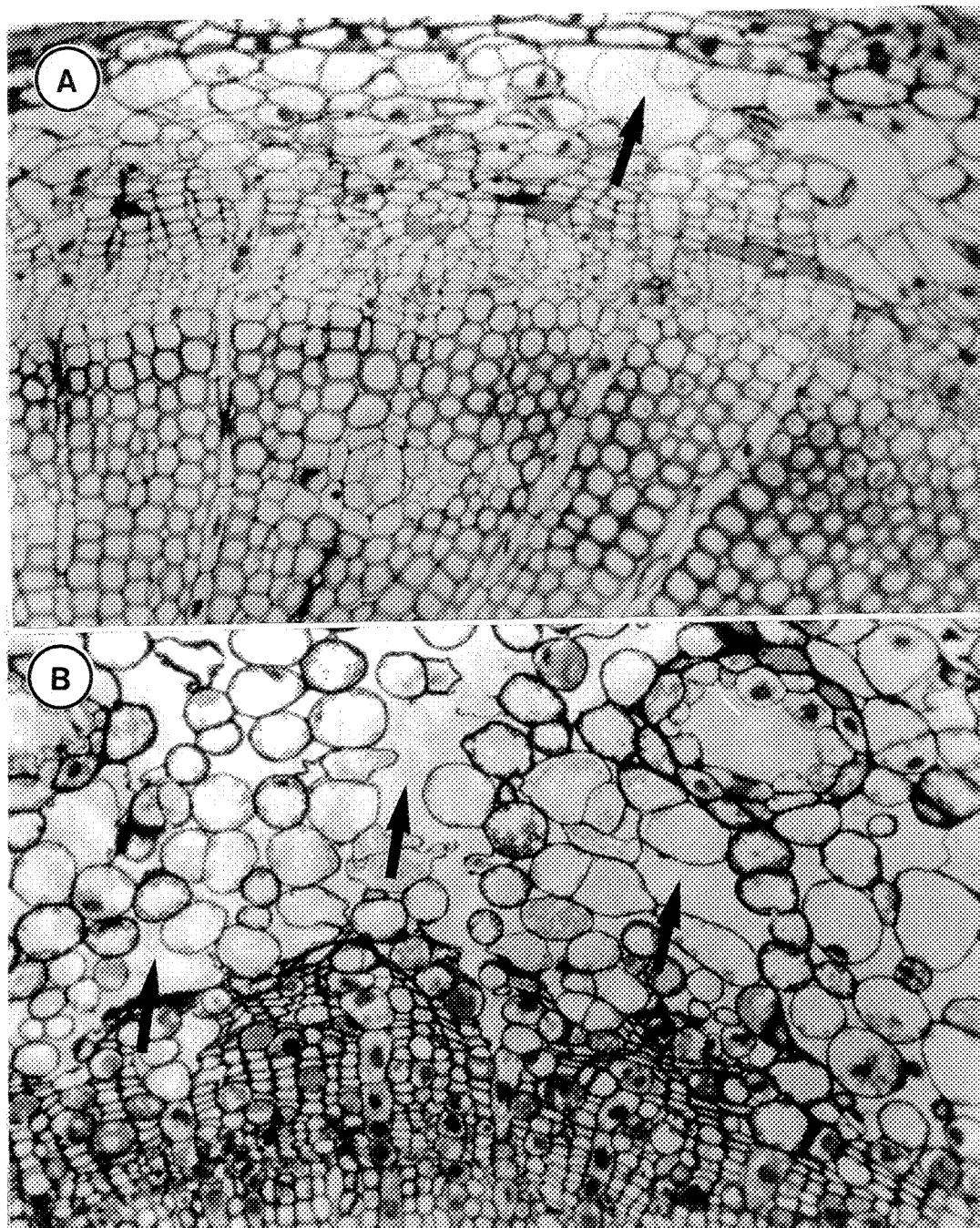


Figure 2.24 Section de la tige de semis de pin gris cultivé en aérobie+ (A) et en anaérobie- (B). Il y a eu formation d'aérenchymes (flèches) dans les deux cas (x586).

Tableau 2.8 Différentiation cellulaire de l'hypocotyle et de la tige de semis de pin gris en fonction de l'oxygénation racinaire.

Hypocotyle

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

Bas de la tige

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

Milieu de la tige

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

Dans les colonnes où l'analyse de variance (ANOVA) est significative ($P \leq 0,05$), les mesures qui n'ont pas la même lettre sont significativement différentes à un niveau de 5% pour le test des moyennes de Fisher. Moyenne ± écart-type, $n = 3$.

sablonneux bien drainés, tandis que l'épinette noire s'accommode d'une grande diversité de sites, allant des pentes et terrains plats bien égouttés aux tourbières (Hosie 1987). Tang et Kozlowski (1983) ont aussi observé que les semis de pin gris s'adaptent mal à l'inondation du sol; après seulement 15 jours d'inondation, les aiguilles étaient endommagées et la croissance sévèrement inhibée.

L'inondation du sol a pour effet de diminuer considérablement l'approvisionnement en oxygène au système racinaire. En plus, elle induit des carences minérales et l'accumulation de composés phytotoxiques provenant de la respiration anaérobie. D'ailleurs, Topa et McLeod (1986a) ont observé que les symptômes de sénescence sont plus sévères lorsque des semis de pin sont cultivés sur sol inondé comparativement à une culture hydroponique non-oxygénée. Les mêmes auteurs (1986b) ont observé chez différentes espèces de pin que l'anaérobiose interfère avec l'acquisition nette de certains éléments minéraux; cependant leurs données sont insuffisantes pour préciser si la diminution de l'absorption minérale résulte de la diminution de l'efficacité d'absorption ou de la réduction de la surface d'absorption des racines. Zincan *et al.* (1974) ne remarque qu'une déficience marginale en N, K, Mg et Ca chez les semis d'épinette et de pin gris lorsque la concentration en O_2 est inférieure à 3 ppm; ces déficiences sont insuffisantes pour induire des carences dans les tissus. Le système de culture utilisé dans notre expérience minimise les effets des carences minérales et l'accumulation des produits phytotoxiques à cause du grand volume des bassins et de la circulation constante de la solution nutritive. Les modifications dans le patron de croissance et la morphologie des semis observées dans cette expérience résultent donc principalement des conditions d'aération du milieu de culture.

La croissance des semis est inhibée par une diminution de la concentration en oxygène dissoute dans la solution nutritive. Chez le pin gris en particulier, le barbotage d'air du traitement aérobie+ n'est pas suffisant pour fournir une quantité suffisante d'oxygène aux racines. En effet, une diminution de la biomasse racinaire les premières semaines des traitements, la formation d'un bourgeon apical suivie de la dormance des semis, l'hypertrophie du collet et le développement de lenticelles hypertrophiées apparaissent même dans ce traitement, ce qui indiquent un état de stress chez les semis. Nos résultats sont en

contradiction avec certains travaux antérieurs sur la concentration minimale en O_2 nécessaire à la croissance. Ainsi Zincan *et al.* (1974) affirment que la croissance et la vitalité des semis d'épinette noire et de pin gris ne sont réduites qu'à partir d'une concentration en O_2 de 2% (27% de saturation). Topa et McLeod (1986a) n'observent pas de diminution de la hauteur et de la biomasse de la tige chez les semis de *Pinus taeda* et *serotina* cultivés en solution désoxygénée, mais uniquement chez *Pinus clausa*, une espèce réputée intolérante à l'inondation. Pour *Pinus halepensis*, l'accroissement en hauteur n'est pas affecté après 43 jours d'inondation du sol; par contre, la biomasse aérienne est réduite, car il y a inhibition de la croissance des aiguilles (Yamamoto *et al.* 1987). Nos résultats indiquent plutôt qu'il n'y a pas de seuil de tolérance à un déficit en oxygène au niveau racinaire et qu'un déficit prolongé en O_2 inhibe la croissance en hauteur et en diamètre de la tige, ainsi que la biomasse des racines des jeunes semis d'épinette noire et de pin gris. La réponse à l'inondation du sol dépend en premier lieu de l'espèce, suivant qu'elle est tolérante ou intolérante à l'hypoxie. D'autres facteurs peuvent intervenir comme l'âge du semis et les conditions de l'environnement (température, luminosité, humidité de l'air).

Les racines sont particulièrement sensibles à une déficience en oxygène. Ainsi, la biomasse racinaire diminue durant les premières semaines des traitements, car il y a arrêt de l'allongement des racines et carie des racines déjà en place, notamment celles qui ne sont pas lignifiées. La réaction du système racinaire des semis d'épinette noire âgés de 2 à 4 ans à des sols saturés en eau a été étudiée par Levan et Riha (1986); les racines les plus profondes n'atteignaient que 100 mm sous la surface du plan d'eau, même après une période maximale de croissance de 30 jours. L'arrêt de la croissance racinaire en longueur indique que la respiration anaérobie est insuffisante pour permettre le maintien de l'activité cellulaire. Johnson *et al.* (1989) ont montré que, chez des plants de maïs placés en condition de culture

anaérobique, la concentration en ATP atteint des valeurs très basses après seulement 24 heures d'anaérobie; elle le demeure tant que ces conditions sont maintenues. Par ailleurs, l'étude de l'ultrastucture des racines terminales de la courge (*Cucurbita pepo*) exposées pendant 24 heures à un milieu anoxique montre que les mitochondries sont irréversiblement endommagées (Vartapatian 1970).

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

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

Il est probable que la dormance des semis de pin gris soit directement reliée aux stress occasionnés par l'hypoxie. Cette dormance serait un mécanisme d'adaptation permettant la

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

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

Le développement de lenticelles et de racines adventives au niveau du collet permet aux semis d'épinette noire et de pin gris de s'adapter aux conditions d'hypoxie en permettant le passage de l'air de l'atmosphère aux racines via les lenticelles qui se développent sur l'hypocotyle. Si ces deux espèces produisent ces structures, l'épinette noire s'adapte beaucoup mieux que le pin gris aux conditions stressantes de par sa capacité plus élevée de

produire des racines adventives tout en maintenant une croissance active de la partie érigée. Chez le pin gris, l'arrêt de la croissance de la tige permet de maintenir un équilibre entre les besoins physiologiques de la partie érigée et du système racinaire. Cependant, le développement de racines adventives est souvent trop lent. Le déséquilibre ainsi créé entre l'absorption de l'eau et la transpiration cause l'assèchement des aiguilles et éventuellement la mort du semis.

L'examen des sections microscopiques des racines et de l'hypocotyle chez l'épinette noire et le pin gris montre l'existence d'un continuum entre l'atmosphère externe et les racines lorsque la tension en O_2 au niveau des racines est réduite. Ce continuum se fait via les lenticelles et les espaces intercellulaires. Ceux-ci se développent dans la région péricyclique des racines et dans le cortex ou le phloème non conducteur de l'hypocotyle. Ces changements morphologiques ont aussi été observés chez d'autres plantes ligneuses (Yamamoto *et al.* 1987; Topa et McLeod 1986c, 1988; Tang et Kozlowski 1982a, 1982b; Angeles *et al.* 1986; McKevlin *et al.* 1987). Topa et McLeod (1988) ont montré que ces espaces intercellulaires permettent effectivement la diffusion de l'oxygène dans les racines en utilisant la technique de la teinture à l'indigo-carmin. L'accumulation de fer oxydé dans les racines de semis de pin à encens est aussi un indice que l'oxygène diffuse librement dans les racines par les espaces intercellulaires (McKevlin *et al.* 1987).

Ces espaces intercellulaires sont formés à la suite de la diminution de la tension de O_2 dans les racines. Ils sont créés par la division de cellules parenchymateuses hypertrophiées et turgescentes de forme arrondies. La formation d'aérenchymes de nature schizogène prédomine chez l'épinette noire. Chez le pin gris, la présence de fragments de paroi cellulaire indique que la formation des aérenchymes peut être aussi de nature lysogénique. Kawase

(1981) a démontré que l'anaérobiose stimule la production de l'éthylène qui à son tour augmente l'activité de la cellulase qui cause la formation d'aérenchymes chez les plants de *Lycopersicum esculentum* et de *Phaseolus vulgaris*. Chez les plantes ligneuses, la formation d'aérenchymes est surtout de nature schizogène (Topa et McLeod 1986c; McKevlin *et al.* 1987). La formation d'espaces intercellulaires et d'aérenchymes est limitée au tissu immergé ou juste au dessus de la zone de submergence. En effet, ils sont absents de la tige.

L'éthylène serait l'agent causal de l'hypertrophie du collet et de la formation d'aérenchyme et de lenticelles hypertrophiées. L'éthylène est reconnu pour causer l'hypertrophie des tissus. Ainsi l'application d'Éthrel, un composé qui se dégrade en éthylène, cause l'hypertrophie localisé du tronc de *Pinus radiata* (Barker 1979) et de *Picea abies* (Ingemarsson *et al.* 1991). L'augmentation du diamètre de la tige chez des semis de *Pinus taeda* à la suite de l'application d'Éthrel est surtout causée par la stimulation de la croissance du phloème, même si l'accroissement radial du xylème est inhibé (Telewski *et al.* 1983). Les travaux de Topa et McLeod (1988) montrent qu'un traitement exogène à l'éthylène de semis de *Pinus resinosa* induit la formation d'aérenchymes dans les racines, de façon similaire aux conditions hypoxiques. Nos travaux montrent qu'effectivement l'hypoxie sévère stimule la production d'éthylène dans les racines des semis d'épinette noire et de pin gris et que le potentiel de production d'éthylène est plus élevé chez l'épinette. Chez les deux espèces, ce potentiel est plus élevé dans les racines que dans la tige. Simultanément, la concentration d'ACC est plus élevée dans les racines en condition d'hypoxie. Cependant, les fortes concentrations en MACC retrouvées dans cette expérience impliquent que la voie de la malonylation de l'ACC agit comme un mécanisme de régulation très important de la voie biosynthétique de l'éthylène chez les deux espèces. Ce composé est inactif et s'accumule dans les tissus. De plus, la conjugaison de l'ACC en MACC est essentiellement irréversible (Hoffman *et al.* 1983). La

conversion de l'ACC en MACC régularise donc la biosynthèse de l'éthylène en soustrayant l'excès d'ACC des semis.

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

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

Le degré d'oxygénation racinaire n'a pas influencé le taux de gauchissement de la tige de l'épinette noire, la fréquence et le degré des défauts étant à peu près égaux dans tous les traitements. Le gauchissement est un défaut de croissance qui se retrouve fréquemment en production de semis en serre lors de la période de croissance exponentielle en hauteur de la tige; les semis du traitement anaérobiose- ayant une faible croissance épigée, il est logique que

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

2.5 CONCLUSIONS

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

L'anaérobiose racinaire a stimulé la production d'ACC dans les racines chez les deux espèces. L'augmentation de la production d'éthylène qui en résulte a induit la formation de

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

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

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les deux expériences qui sont présentées dans ce mémoire montrent comment la croissance de jeunes semis d'épinette noire peut être modifiée à la suite d'une application d'un stress. Dans le premier chapitre, l'agent médiateur pour de nombreux stress, l'éthylène, est étudié en fonction du gauchissement. L'utilisation de l'éthéphon, un produit libérant de l'éthylène et d'un complexe de thiosulfate d'argent, un inhibiteur de l'action de l'éthylène, montre que cette hormone n'est pas directement impliquée dans l'initiation du gauchissement de la tige, mais qu'elle joue un rôle dans le redressement géotropique subséquent. Une teneur élevée en éthylène viendrait perturber ce redressement. Si un stress survient au moment de la phase de redressement de la tige, l'éthylène pourrait interférer avec le redressement naturel de la tige et le pourcentage final du gauchissement pourrait donc être plus important.

Dans la deuxième expérience, nous voulions savoir si l'inondation du sol stimulait la biosynthèse de l'éthylène dans les racines. Les données histologiques recueillies montrent que la désoxygénation provoque la formation de lenticelles hypertrophiées et d'aérenchymes au niveau du collet. Si l'hypoxie racinaire induit effectivement la formation d'ACC, le précurseur de l'éthylène, ce dernier est transformé au niveau de l'hypocotyle et s'échappe de là par les lenticelles. En fait, l'éthylène dégagé par les tissus de la tige des semis en condition hypoxique est plus faible que dans le cas des semis bien oxygénés.

L'inondation du substrat de croissance des semis cultivés en récipients ne serait pas la cause primaire du gauchissement. Par contre, un mauvais drainage du substrat est

particulièrement néfaste à la croissance des semis même si l'épinette noire s'avère une espèce particulièrement tolérante à l'anaérobiose racinaire.

Le gauchissement de la tige de l'épinette noire serait le résultat de stress internes résultant des contraintes trop élevées dues au poids de la tige qui dépasseraient la capacité de support de celle-ci. Le ralentissement de l'allongement de la tige par des inhibiteurs de croissance ne s'avèrent pas la méthode la plus appropriée pour limiter les pertes dues au gauchissement, puisque ces traitements entraînent une diminution des gains de biomasse. Une régie de culture bien suivie s'avère, à la lumière des connaissances scientifiques actuelles le meilleur moyen pour limiter les dégâts. Un bon contrôle de la régie en eau est particulièrement essentiel pour obtenir des semis de bonne qualité. En limitant l'arrosage à la disponibilité hydrique du milieu de culture et en pratiquant une bonne ventilation, la charge des gouttelettes d'eau sur la tige serait minimisée et le gauchissement serait probablement diminué d'autant.

RÉFÉRENCES

- Abeles F.B. 1973. Ethylene in plant biology. Academic Press, New York.
- Ahlgren, C.E., and Hansen, H.L. 1957. Some effects of temporary flooding on coniferous trees. *J. For.* 55: 647-650.
- Angeles, G., Evert, R.F., and Kozlowski, T.T. 1986. Development of lenticels and adventitious roots in flooded *Ulmus americana* seedlings. *Can. J. For. Res.* 16: 585-590.
- Balatti, P.A., and Willemöes, J.G. 1989. Role of ethylene in the geotropic response of bermudagrass (*Cynodon dactylon* L. Pers.) stolon. *Plant Physiol.* 91: 1251-1254.
- Barker, J.E. 1979. Growth and wood properties of *Pinus radiata* in relation to applied ethylene. *N. Z. J. For. Sci.* 9: 15-19.
- Beaudry, R.M., and Kays, S.J. 1988. Application of ethylene releasing compounds in agriculture. In *Plant growth and leaf-applied chemicals*, P.M. Neumann Ed. CRC Press Inc., Boca Raton Flor.: 127-155.
- Béland, M., et Lapierre, J. 1991. Développement des plants étiolés en serre et dans des plantations comparatives. Unité de Recherche et de Développement forestier de l'Abitibi-Témiscamingue, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue.
- Beyer, E.M. 1979. Effect of silver ion, carbon dioxide, and oxygen on ethylene action and metabolism. *Plant Physiol.* 63: 169-173.
- Bissonnette, J. 1987. Influence des combinaisons d'arrosage sur le gauchissement de la tige de l'épinette noire *Picea mariana*. Rapport d'initiation à la recherche, Module de Biologie, UQAC.
- Borger, G.A., and Kozlowski, T.T. 1972. Effects of light intensity on early periderm and xylem development in *Pinus resinosa*, *Fraxinus pennsylvanica*, and *Robinia pseudoacacia*. *Can. J. For. Res.* 2: 190-197.
- Bradford, K.J., and Yang, S.F. 1980. Xylem transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor, in waterlogged tomato plants. *Plant Physiol.* 65: 322-326.
- Brouillette, J.-G., Tétreault, J.P., et Lortie, J. 1987. Guide d'évaluation de la qualité des plants de reboisement produits en récipients. Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec, Service de la régénération forestière.
- Brown, K.M., and Leopold, A.C. 1973. Ethylene and the regulation of growth in pine. *Can. J. For. Res.* 3: 143-145.

- Campagna, M.A., and Margolis, H.A. 1989. Influence of short-term atmospheric CO₂ enrichment on growth, allocation patterns, and biochemistry of black spruce seedlings at different stages of development. *Can. J. For. Res.* 19: 773-782.
- Causton, D.R., and Venus, J.C. The biometry of plant growth. Edward Arnold (Publishers) Ltd, London.
- Chen, Y.-M., and Wellburn, A.R. 1989. Enhanced ethylene emissions from red and norway spruce exposed to acidic mists. *Plant Physiol.* 91: 357-361.
- Clifford, P.E., and Oxlade, E.L. 1989. Ethylene production, georesponse, and extension growth in dandelion pedoncles. *Can. J. Bot.* 67: 1927-1929.
- Clifford, P.E., Reid, D.M., and Pharis, R.P. 1983. Endogenous ethylene does not initiate but may modify geobending- A role for ethylene in autotropism. *Plant, Cell and Env.* 6: 433-436.
- Coutts, M.P. 1981. Effects of waterlogging on water relations of actively-growing and dormant sitka spruce seedlings. *Ann. Bot.* 47: 747-753.
- Drapeau, J.P. 1987. Priorité: reboisement. *Forêt et Conservation*, avril 1987: 25-33.
- Drew, M.C. 1990. Sensing soil oxygen. *Plant, Cell and Env.* 13: 681-693.
- Eklund, L. 1991. Hormone levels in the cambial region of intact *Picea abies* during the onset of cambial activity. *Physiol. Plant.* 82: 385-388.
- Epstein, E. 1972. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. John Wiley and Sons Inc., New York.
- Esau, K. 1965. Plant anatomy. 2nd ed. John Wiley and Sons, New-York.
- Feder, F., and O'Brien, T. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. *Am. J. Bot.* 55: 123-142.
- Feldman, D S., Gagnon, J., Hofman, R., and Simpson, J. 1986. StatView II. The solution for data analysis and presentation graphics. Abascus Concepts Inc., Berkeley, U.S.A.
- Fernandez, G.C.J. 1991. Repeated measure analysis of line-source sprinkler experiments. *HortScience* 26: 339-342.
- Fitter, A.H., and Hay, R.K.M. 1987. Environmental physiology of plants. 2nd ed. Academic Press, New-York.

- Gonzalez, A., et D'Aoust, A.L. 1990. Le régime hydrique et la nature des substrats dans la culture des semis en conteneurs. *Dans* Compte rendu du troisième atelier québécois sur la culture des plants forestiers en récipients, Chicoutimi, novembre 1988. Éditeur Gouvernement du Québec, Ministère de l'Énergie et des Ressources, Direction de la Recherche et du Développement: 133-152.
- Grossnickle, S.C. 1987. Influence of flooding and soil temperature on the water relations and morphological development of cold-stored black spruce and white spruce seedlings. *Can. J. For. Res.* 17: 821-828.
- Gurevitch, J., and Chester, S.T. 1986. Analysis of repeated measures experiments. *Ecology* 67: 251-255.
- Halbrock, K., and Grisebach, H. 1979. Enzymic controls in the biosynthesis of lignin and flavonoids. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30: 105-130.
- Hejnowicz, Z. 1967. Some observations on the mechanism of orientation movement of woody stems. *Amer. J. Bot.* 54: 684-689.
- Hoffman, N.E., Liu, Y., and Yang, S.F. 1983. Change in 1-(malonylamino)cyclopropane-1-carboxylic acid content in wilted wheat leaves in relation to their ethylene production rates and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid content. *Planta* 157: 518-523.
- Holbrook, N.M., and Putz, F. 1989. Influence of neighbors on tree form: effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidamdae styraciflua* (sweet gum). *Amer. J. Bot.* 76: 1740-1749.
- Hosie, R.C. 1987. Arbres indigènes du Canada. Fides, Montréal.
- Ingemarsson, B.S.M., Eklund, L., and Eliansson L. 1991. Ethylene effects on cambial activity and cell wall formation in hypocotyls of *Picea abies* seedlings. *Physiol. Plant.* 82: 219-224.
- Ingemarsson, B.S.M., Lundqvist, E., and Eliasson, L. 1991. Seasonal variation in ethylene concentration in the wood of *Pinus sylvestris* L. *Tree Physiol.* 8: 273-279.
- Jackson, M.B. 1985. Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36: 145-174.
- Jacobson, J.S., Bethard, T., Heller, L., and Lassoie, J.P. 1990. Response of *Picea rubens* seedlings to intermittent mist varying in acidity, and in concentrations of sulfur-, and nitrogen-containing pollutants. *Physiol. Plant.* 78: 595-601.
- Johnson, J., Cobb, B.G., and Drew, M.C. 1989. Hypoxic induction of anoxia tolerance in root tips of *Zea mays*. *Plant Physiol.* 91: 837-841.
- Kawase, M. 1979. Role of cellulase in aerenchyma development in sunflower. *Amer. J. Bot.* 66: 183-190.

- Kawase, M. 1981. Effect of ethylene on aerenchyma development. *Amer. J. Bot.* 68: 651-658.
- Kawase, M., and Whitmoyer, R.E. 1980. Aerenchyma development in waterlogged plants. *Amer. J. Bot.* 67: 18-22.
- Kende, H. 1989. Enzymes of ethylene biosynthesis. *Plant Physiol.* 91: 1-4.
- King, D.A. 1986. Tree form, height growth, and susceptibility to wind damage in *Acer saccharum*. *Ecology* 67: 980-990.
- Kozlowski, T.T. 1984. Responses of woody plants to flooding. *In* Flooding and plant growth. T.T. Kozlowski Ed. Academic Press, New York: 129-163.
- Kozlowski, T.T., and Pallardy, S.G. 1984. Effect of flooding on water, carbohydrate and mineral relations. *In* Flooding and plant growth. T.T. Kozlowski Ed. Academic Press, New York: 165-193.
- Kramer, P.J., and Kozlowski, T.T. 1979. Physiology of woody plants. Academic Press, New York.
- Langlois, C.G., et Carrier, C. 1984. La culture en récipient - croissance, conditions culturales et fertilisation. *Dans* Compte rendu du deuxième atelier de travail sur la culture en récipients, Sainte-Foy, Québec, 29 et 30 novembre 1984. Éditeur Service canadien des Forêts, Centre de recherche forestière des Laurentides, Sainte-Foy, Québec: 36-64.
- Leopold, A.C., Brown, K.M., and Emerson, F.H. 1972. Ethylene in the wood of stress trees. *HortScience* 7: 175.
- Levan, M.A., and Riha, S.J. 1986. Response of root systems of northern conifer transplants to flooding. *Can. J. For. Res.* 16: 42-46.
- Levitt, J. 1980. Exces water or flooding stress. *In* Responses of plants to environmental stresses, 2nd ed. Volume II: water, radiation, salt, and other stresses. J. Levitt Ed. Academic Press, New-York: 213-280.
- Littell, R.C. 1989. Statistical analysis of experiments with repeated measurements. *HortSciences* 24: 37-40.
- Lizada, M.C.C., and Yang, S.F. 1979. A simple method for 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Anal. Biochem.* 100: 140-145.
- Lord, D., Allaire, J., Brousseau, H., Gagnon, D., Morissette, S., et Walsh, D. 1990. Le point sur le gauchissement. *Dans* Compte rendu du quatrième atelier québécois de travail sur la culture de semis en récipients, Chicoutimi, novembre 1988: 93-113.
- Lord, D., et Allaire, J. 1992. Utilisation de retardants de croissance dans la culture en récipients de semis d'épinette noire et de pin gris. Congrès de l'ACFAS, Montréal, mai 1992.

- Lord, D., Morrisette, S., et Allaire, J. 1992. Influence de l'intensité lumineuse, de la température nocturne de l'air et de la concentration en CO₂ sur la croissance de semis d'épinette noire (*Picea mariana*) produit en récipients en serre. Accepté pour publication dans Can. J. For. Res.
- Lownds, N.K., and Bukovac, M.J. 1989. Surfactant-induced ethylene production by leaf tissue. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 114: 449-454.
- Mansour, R., Latché, A., Vaillant, V., Pech, J.-C., and Reid, M.S. 1986. Metabolism of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid in ripening apple fruits. Physiol. Plant. 66: 495-502.
- Margolis, H.A., and Lord, D. 1990. Spiralisation of the stem of containerized black spruce seedlings. Dans Proc. of the Northeastern State, Federal and Provincial Nurserymen's Conference, Montréal, 23 au 25 juillet 1990. Éditeur Gouvernement du Québec, Ministère de l'Énergie et des Ressources (Forêt): 107-118.
- Margolis, H.A., Bégin, J., Beeson, R., and Bellefleur, P. 1988. The influence of metal halide and high-pressure sodium lamps during photoperiod extension on the allocation of carbon between lignin and cellulose in black spruce seedlings. Can. J. For. Res. 18: 962-964.
- Margolis, H.A., Delaney, S., Vézina, L.-P., and Bellefleur, P. 1991. The partition of ¹⁴carbon between growth and differentiation within spiralized and healthy black spruce seedlings. Can. J. For. Res. 69: 1225-1231.
- McKevlin, M.R., Hook, D.D., McKee Jr., W.H., Wallace, S.U., and Woodruff, J.R. 1987. Loblolly pine seedlings root anatomy and iron accumulation as affected by soil waterlogging. Can. J. For. Res. 17: 1257-1264.
- McMahon, T. 1973. Size and shape in biology. Science 179: 1201-1204.
- Mengel, K., Hobbie, M.R., and Esch, A. 1989. Effect of acidic fog on needle surface and water relations of *Picea abies*. Physiol. Plant. 75: 201-207.
- MER 1984. La politique forestière du Québec. Ministère de l'Énergie et des Ressources. Gouvernement du Québec.
- Meredith, M.P., and Stehman, S.V. 1991. Repeated measures experiments in forestry: focus on analysis of response curves. Can. J. For. Res. 21: 957-965.
- MFO 1991. Ressources et industrie forestières- portrait statistique. Ministère de la Forêt. Gouvernement du Québec. Publ. 91-3009.
- Miron, F., Painchaud, D., et Gauthier, J. 1988. Les difficultés à satisfaire aux normes de qualité. Dans Compte rendu du Colloque sur le troisième atelier québécois sur la culture des plants forestiers en récipients, Chicoutimi, novembre 1988: 25-42.
- Morgan, P.W., He, C.-J., De Greef, J.A., and De Proft, M.P. 1990. Does water deficit stress promote ethylene synthesis by intact plants? Plant Physiol. 94: 1616-1624.

- Moser, E.B., Saxton, A.M., and Pezeshki, S.R. 1990. Repeated measures analysis of variance: application to tree research. *Can. J. For. Res.* 20: 524-535.
- Niklas, K.J., et O'Rourke, T.D. 1982. Growth patterns of plants that maximize vertical growth and minimize internal stress. *Amer. J. Bot.* 69: 1367-1374.
- Percy, K.E., and Baker, E.A. 1991. Effects of simulated acid rain on needle wettability and rain retention by two Sitka spruce (*Picea sitchensis*) clones. *Can. J. For. Res.* 21: 694-697.
- Pezeshki, S.R., and Chambers, J.L. 1985. Stomatal and photosynthetic response of sweet gum (*Liquidambar styraciflua*) to flooding. *Can. J. For. Res.* 15: 371-375.
- Pezeshki, S.R., and Sundstrom, F.J. 1988. Effect of soil anaerobiosis on photosynthesis of *Capsicum annuum* L. *Scientia Hort.* 35: 27-35.
- Pickard, B.G. 1985. Early events in geotropism of seedling shoots. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36: 55-75.
- Prasad, T.K., and Cline, M.G. 1985. Gravistimulus direction, ethylene production and shoot elongation in the release of apical dominance in *Pharbilis* nil. *J. Exp. Bot.* 36: 1969-1975.
- Prasad, T.K., and Cline, M.G. 1987. Shoot inversion inhibition of stem elongation in *Pharbilis* nil. A possible role for ethylene-induced glycoprotein and lignin. *Plant Physiol.* 85: 104-108.
- Read, M.S. 1987. Ethylene in plant growth, development, and senescence. *In* Plant hormones and their role in plant growth and development. P.J. Davies Ed. Martinus Nijhoff Publ., Dordrecht Netherlands: 257-279
- Reid, D.M., and Bradford, K.J. 1984. Effects of flooding on hormone relations. *In* Flooding and plant growth. T.T. Kozlowski Ed. Academic. Press, New York: 195-219.
- Ross, S.D., Pharis, R.P., and Binder, W.D. 1983. Growth regulators and conifers: their physiology and potential uses in forestry. *In* Plant growth regulating chemicals Vol. II. L.G. Nickell Ed. CRC Press Inc., Boca Raton, Florida: 35-78.
- Salisbury, F.B., and Wheeler, R.M. 1981. Interpreting plant responses to clinostating. *Plant Physiol.* 67: 677-685.
- SAS Institute Inc. 1988. SAS/STAT user's guide, release 6.03. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Savidge, R.A. 1988. Auxine and ethylene regulation of diameter growth in trees. *Tree Physiol.* 4: 401-414.
- Scherrer, B. 1984. Biostatistique. Gaetan Morin Éd. Chicoutimi, Québec.

- Sokal, R.R., and Rohlf, F.J. Biometry. 2nd ed. W.H. Freeman and Co., New York.
- Spikman, G. 1987. Ethylene production, ACC and MACC content of freesia buds and florets. *Scientia Hortic.* 33: 291-297.
- Stumpff, N.J., and Johnson, J.D. 1987. Ethylene production by loblolly pine seedlings associated with water stress. *Physiol. Plant* 69: 167-172.
- Tang, Z.C., and Kozlowski, T.T. 1982a. Some physiological and morphological responses of *Quercus macrocarpa* seedlings to flooding. *Can. J. For. Res.* 12: 196-202.
- Tang, Z.C., and Kozlowski, T.T. 1982b. Physiological, morphological, and growth responses of *Platanus occidentalis* seedlings to flooding. *Plant and Soil* 66: 243-255.
- Tang, Z.C., and Kozlowski, T.T. 1983. Responses of *Pinus banksiana* and *Pinus resinosa* seedlings to flooding. *Can. J. For. Res.* 13: 633-639.
- Tang, Z.C., and Kozlowski, T.T. 1984. Ethylene production and morphological adaptation of woody plants to flooding. *Can. J. Bot.* 62: 1659-1664.
- Telewski, F.W., and Jaffe, M.J. 1981. Thigmomorphogenesis: changes in the morphology and chemical composition induced by mechanical perturbation in 6-month-old *Pinus taeda* seedlings. *Can. J. Forest Res.* 11: 380-387.
- Telewski, F.W., and Jaffe, M.J. 1986a. Thigmomorphogenesis: field and laboratory of *Abies fraseri* in response to wind or mechanical perturbation. *Physiol. Plant.* 66: 211-218.
- Telewski, F.W., and Jaffe, M.J. 1986b. Thigmomorphogenesis: morphological and mechanical analysis of genetically sibs of *Pinus taeda* in response to mechanical perturbation. *Physiol. Plant.* 66: 219-226.
- Telewski, F.W., and Jaffe, M.J. 1986c. Thigmomorphogenesis: the role of ethylene in the response of *Pinus taeda* and *Abies fraseri* to mechanical perturbation. *Physiol. Plant.* 66: 227-233.
- Telewski, F.W., Wakefield, A.H., and Jaffe, M.J. 1983. Computer-assisted image analysis of tissues of Ethrel-treated *Pinus taeda* seedlings. *Plant Physiol.* 72: 177-181.
- Timell, T.E. 1986. Compression wood in gymnosperms. Springer-Verlag.
- Topa, M.A., and McLeod, K.W. 1986a. Responses of *Pinus clausa*, *Pinus serotina* and *Pinus taeda* seedlings to anaerobic solution culture. I. Changes in growth and root morphology. *Physiol. Plant.* 68: 523-531.
- Topa, M.A., and McLeod, K.W. 1986b. Responses of *Pinus clausa*, *Pinus serotina* and *Pinus taeda* seedlings to anaerobic solution culture. II. Changes in tissue nutrient concentration and net acquisition. *Physiol. Plant.* 68: 532-539.

- Topa, M.A., and McLeod, K.W. 1986c. Aerenchyma and lenticel formation in pine seedlings: a possible avoidance mechanism to anaerobic growth conditions. *Physiol. Plant.* 68: 540-550.
- Topa, M.A., and McLeod, K.W. 1988. Promotion of aerenchyma formation in *Pinus serotina* seedlings by ethylene. *Can. J. For. Res.* 18: 276-280.
- Turunen, M., and Huttunen, S. 1991. Effect of simulated acid rain on the epicuticular wax of Scots pine needles under northerly conditions. *Can. J. Bot.* 69: 412-419.
- Vartapatian, B.B. 1970. Aeration of roots in relation to molecular oxygen transport in plants. *Proc. Uppsala Symp. (Ecology and conservation 5)*: 259-265.
- Veen, H. 1983. Silver thiosulphate: an experimental tool in plant science. *Scientia Hort.* 20: 221-224.
- Voesenek, L.A. C.J., Harren, F.J.M., Bogemann, G.M., Blom, C.W.P.M., and Reuss, J. 1990. Ethylene production and petiole growth in *Rumex* plants induced by soil waterlogging. *Plant Physiol.* 94: 1071-1077.
- Vu, J.C., and Yelenoski, G. 1991. Photosynthetic responses of citrus trees to soil flooding. *Physiol. Plant.* 81: 7-14.
- Wainwright, S.A., Biggs, W.D., Currey, J.D., and Gosline, J.M. 1976. Mechanical design in organisms. John Wiley and Son, New York.
- Walton, D.C. 1980. Biochemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31: 453-489.
- Warner, H.L., and Leopold, A.C. 1969. Ethylene evolution from 2-chloroethylphosphonic acid. *Plant Physiol.* 44: 156-158.
- Weston, G.D., Carlson, L.W., and Wambold, E.C. 1980. The effect of growth retardants and inhibitors on container-growth *Pinus contorta* and *Picea glauca*. *Can. J. For. Res.* 10: 510-516.
- Wheeler, R.M., and Salisbury, F.B. 1981. Gravitropism in higher plant shoots. *Plant Physiol.* 67: 686-690.
- Wheeler, R.M., White, R.G., and Salisbury, F.B. 1986. Gravitropism in higher plant shoots. *Plant Physiol.* 82: 534-542.
- Woodrow, L., Jiao, J., Tsujita, M.J., and Grodzinski, B. 1989. Whole plant and leaf steady state gas exchange during ethylene exposure in *Xanthium strumarium* L. *Plant Physiol.* 90: 85-90.
- Yamamoto, F., and Kozlowski, T.T. 1987. Effects of flooding, tilting of stems, and Ethrel application on growth, stem anatomy, and ethylene production of *Acer platanoides* seedling. *Scand. J. For. Res.* 2: 141-156.

- Yamamoto, F., Kozlowski, T.T., and Wolter, K.E. 1987. Effect of flooding on growth, stem anatomy, and ethylene production of *Pinus halepensis* seedlings. *Can. J. For. Res.* 17: 69-79.
- Yang, S.F. 1980. Regulation of ethylene biosynthesis. *HortScience* 15: 238-243.
- Yang, S.F., and Hoffman, K.E. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: 155-189.
- Zaerr, J.B. 1983. Short-term flooding and net photosynthesis in seedlings of three conifers. *Forest Sci.* 29: 71-78.
- Zajackowski, S., Wodzicki, T.J., and Romberger, J.A. 1984. Auxin waves and plant morphogenesis. *In* Hormonal regulation of developpement II. T.K. Scott Ed. Springer-Verlag, New-York.
- Zincan, C.G., Jeglum, J.K., and Harvey, D.E. 1974. Oxygen in water culture influences growth and nutrient uptake of jack pine, black spruce and white spruce seedlings. *Can. J. Plant Sci.* 54: 553-558.