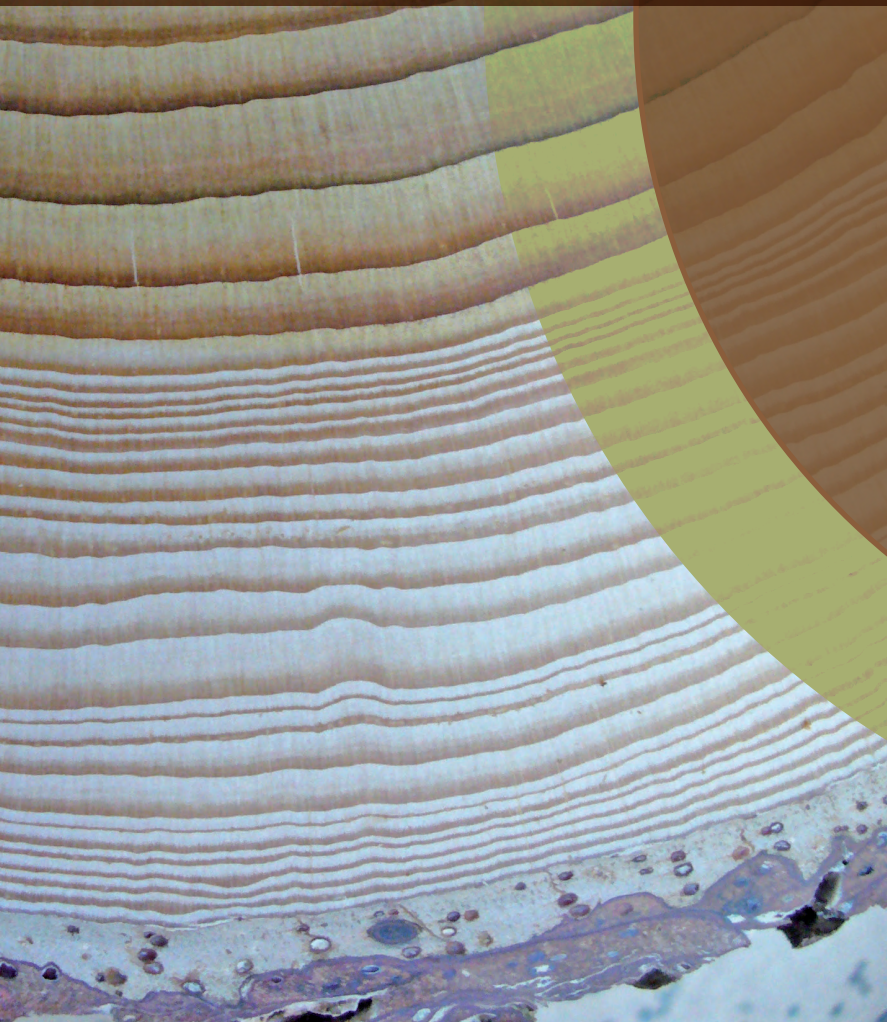


Sous la direction de
Serge PAYETTE et Louise FILION



Principes,
méthodes
et applications

LA DENDROÉCOLOGIE



LA DENDROÉCOLOGIE
Principes, méthodes et applications

LA DENDROÉCOLOGIE

Principes, méthodes et applications

Sous la direction de

Serge PAYETTE

et

Louise FILION



PRESSES DE L'UNIVERSITÉ LAVAL
Québec, Québec

© 2010 Presses de l'Université Laval
Tous droits réservés. Reproduction interdite sans l'autorisation de l'éditeur.

Presses de l'Université Laval
Pavillon Maurice-Pollack
2305, rue de l'Université, bureau 3103
Québec (Québec) G1V 0A6
Canada
<http://www.pulaval.com>

Direction éditoriale : Serge Payette et Louise Filion
Conception graphique - mise en page : Kim Damboise
Infographie des illustrations : Ann Delwaide
Maquette de couverture : Sylvie Saint-Jacques, Laboratoire de cartographie,
Département de géographie

ISBN 978-2-7637-9086-2

Dépôt légal - Bibliothèque nationale du Québec – Bibliothèque et archives Canada - 2010

TABLE DES MATIÈRES

Remerciements	<i>xi</i>
Introduction	
Serge PAYETTE	1
 PREMIÈRE PARTIE : ANATOMIE, MORPHOLOGIE ET GÉNÉTIQUE DES ARBRES	
Chapitre 1 Caractéristiques anatomiques du bois des gymnospermes et des angiospermes	
Alexis ACHIM et Alain CLOUTIER.....	7
Description macroscopique du bois.....	8
Description microscopique du bois des gymnospermes.....	14
Description microscopique du bois des angiospermes.....	22
Chapitre 2 Anatomie des cernes annuels chez les plantes ligneuses en régions tempérées et tropicales	
Holger GÄRTNER et Ingo HEINRICH	33
Dendrochronologie et anatomie du bois	34
Variations anatomiques du bois en régions tempérées	42
Anatomie du bois, phénologie et dendrochronologie en régions tropicales.....	45
Chapitre 3 Analyse du développement intraannuel des cernes de croissance	
Annie DESLAURIERS, Sergio ROSSI, Hubert MORIN et Cornelia KRAUSE	61
Historique des techniques de mesure.....	62
Analyses anatomiques à l'aide de microéchantillons	63
Mesures de la variation radiale du tronc.....	73
Exemples d'application en dendrochronologie.....	82
Chapitre 4 Développement du système racinaire des arbres	
Cornelia KRAUSE.....	93
Anatomie des racines.....	94
Activité cambiale	95
Croissance en diamètre et en longueur.....	97
Allocation de la biomasse.....	101
Racines adventives.....	101
Architecture des racines.....	103
Interactions racines-tige.....	105
Dendrochronologie, dendroclimatologie et dendrogéomorphologie des racines	106

Chapitre 5	Architecture des arbres : notions de base et application aux arbres des régions tempérées	
	Jeanne MILLET.....	115
	Définition de l'architecture des arbres et de quelques concepts de base.....	116
	La méthode d'analyse architecturale.....	119
	Architecture des arbres des régions tempérées.....	126
	Dynamique de croissance et relation avec l'environnement.....	130
	L'architecture des arbres et la dendrochronologie.....	132

Chapitre 6	Facteurs génétiques affectant la variabilité des cernes annuels chez les espèces arborescentes nordiques	
	Jean BEAULIEU et Jean BOUSQUET.....	137
	Concepts de base en génétique des populations.....	138
	Contrôle génétique et corrélation entre caractères.....	140
	Variation génétique.....	143
	Interaction génotype - environnement.....	150
	Adaptation et changements climatiques.....	151

DEUXIÈME PARTIE : MÉTHODES D'ANALYSE DENDROÉCOLOGIQUE

Chapitre 7	Échantillonnage et datation dendrochronologiques	
	Ann DELWAIDE et Louise FILION.....	167
	Échantillonnage.....	167
	Préparation des échantillons.....	173
	Datation des cernes annuels.....	173
	Mesure des cernes annuels.....	181
	Outils de validation de la datation des cernes annuels.....	182
	Datation d'événements ponctuels.....	184
	Datation du bois de réaction découlant de la déstabilisation d'une tige.....	190
	Datation des modifications anatomiques associées à un changement des conditions de croissance.....	191

Chapitre 8	Standardisation des séries dendrochronologiques	
	Antoine NICAULT, Yves BÉGIN et Joël GUIOT.....	199
	Les séries dendrochronologiques :	
	une combinaison de signaux et de bruits.....	200
	Procédures de standardisation.....	203
	Principaux logiciels disponibles en 2010.....	204

Chapitre 9	Méthodes de dendroclimatologie à l'échelle continentale : fonctions de réponse et fonctions de transfert	
	Joël GUIOT et Antoine NICAULT.....	229
	La fonction de réponse.....	231
	La fonction de transfert.....	239

Chapitre 10 Analyse de tige	
Serge PAYETTE et Ann DELWAIDE.....	255
Patron de développement d'un cerne annuel le long d'une tige.....	257
Patrons de croissance de tous les cernes d'un arbre.....	258
Paramètres écologiques utilisés en analyse de tige.....	260
Utilisation de l'analyse de tige en dendroécologie.....	268
Utilisation de l'analyse de tige en foresterie.....	272
Chapitre 11 Imagerie numérique et analyse densitométrique du bois	
Luc COURNOYER.....	283
Principes généraux de l'analyse d'images numériques.....	284
Analyse des cernes annuels.....	287
Analyse des variations intraannuelles des cernes.....	288
Chapitre 12 Dendroanthracologie	
Dominique MARGUERIE, Vincent BERNARD, Yves BÉGIN et Jean-Frédéric TERRAL.....	311
Historique de l'anthracologie.....	311
Production et taphonomie des charbons dans les feux naturels et anthropiques.....	312
Détermination des bois modifiés par la carbonisation.....	317
Échantillonnage dans les sols naturels et archéologiques, extraction et identification.....	319
Critères dendrologiques et écoanatomiques observables sur les charbons : état du bois, évaluation du calibre, appréciation des conditions de croissance.....	324
Traitement et représentation des données analytiques.....	328
Exemples d'application des études anthracologiques en contexte naturel et anthropique.....	330
Histoire de la culture de l'olivier (<i>Olea europaea</i> L.) en Méditerranée : l'apport de l'écoanatomie quantitative.....	335
Utilisation des charbons à des fins chronologiques.....	339

TROISIÈME PARTIE : APPLICATIONS DE LA DENDROÉCOLOGIE

Chapitre 13 Dendroécologie des forêts	
Serge PAYETTE.....	351
Paramètres de mesure de la végétation forestière.....	352
Structure de la forêt et de ses populations d'arbres.....	354
Modèles démographiques.....	366
Démographie des espèces forestières.....	369
Dynamique des forêts et perturbations.....	380
Méthodes de reconstitution de la dynamique des forêts à l'échelle du peuplement.....	382
Méthodes de reconstitution de la dynamique des forêts à l'échelle du paysage.....	392

Chapitre 14	Détection et reconstitution des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (<i>Choristoneura fumiferana</i>) à l'aide de la dendrochronologie	
	Hubert MORIN, Yves JARDON et Sonia SIMARD.....	415
	Outils pour identifier les épidémies à l'aide des cernes de croissance.....	417
	Les épidémies de la TBÉ dans le temps : périodicité et amplitude des variations.....	422
	Analyse de la dynamique spatiale des épidémies de la TBÉ.....	427
Chapitre 15	Dendroécologie des épidémies de la tenthrède du mélèze (<i>Pristiphora erichsonii</i>) dans l'est du Canada	
	Louise FILION, Conrad CLOUTIER et Luc COURNOYER.....	437
	Cycle vital de la tenthrède du mélèze.....	438
	Effets de l'activité de la tenthrède sur le mélèze.....	440
	Les études dendroentomologiques des derniers 20 ans.....	443
	Un réseau de séries dendrochronologiques du mélèze laricin au Québec-Labrador subarctique.....	447
Chapitre 16	Dendrochronologie appliquée à l'aménagement forestier écosystémique : le cas de la forêt du lac Duparquet, Québec	
	Yves BERGERON et Danielle CHARRON.....	467
	Les régimes de perturbation et la dynamique naturelle.....	469
Chapitre 17	Dendroécologie des habitats fauniques	
	Stéphane BOUDREAU.....	485
	Impacts de l'activité animale sur les écosystèmes terrestres.....	485
	Les indicateurs dendroécologiques de l'activité animale.....	488
	Traitement des données dendroécologiques.....	492
	Principaux travaux de recherche en dendroécologie des habitats fauniques.....	493
Chapitre 18	Perspective écologique en dendroarchéologie : l'exemple des habitats palafittiques du sud-ouest de l'Allemagne	
	André BILLAMBOZ.....	509
	Méthodes.....	511
	Application aux séries dendrochronologiques des habitats palafittiques du sud-ouest de l'Allemagne.....	513
	Exemples d'applications dendroarchéologiques à des sites préhistoriques.....	518
Chapitre 19	Dendrogéomorphologie	
	Louise FILION et Holger GÄRTNER.....	537
	Principes de l'analyse dendrogéomorphologique.....	539
	Champs d'application de la dendrogéomorphologie.....	559
Chapitre 20	Dendrohydrologie en milieu boréal	
	Étienne BOUCHER, Yves BÉGIN et Dominique ARSENEAULT.....	573
	Les niveaux d'analyse en dendrohydrologie.....	574

Chapitre 21 Dendronivologie	
Yves BÉGIN.....	593
Répartition inégale du couvert de neige.....	594
Effets de la charge nivale sur les arbres.....	596
Dommages subis par les arbres dans la zone supranivale.....	601
La dendronivologie et les régimes niveaux passés.....	610
Chapitre 22 Dendrogéochimie : étude des changements environnementaux reliés à la pollution	
Christian BÉGIN, Martine M. SAVARD, Joëlle MARION et Michel PARENT.....	619
Principes de l'analyse dendrogéochimique.....	621
Difficultés d'interprétation des profils dendrogéochimiques.....	625
Stratégie de recherche permettant d'optimiser l'approche dendrogéochimique.....	629
Analyse dendrogéochimique appliquée à l'étude des métaux émis par deux fonderies canadiennes.....	633
Chapitre 23 Longues séries dendrochronologiques dans l'hémisphère Sud	
Fidel A. ROIG, Jonathan G. PALMER, Edward R. COOK, Gretel BOSWIJK, David STAHL, Ricardo VILLALBA et Rosanne D. D'ARRIGO.....	647
Début des études dendrochronologiques dans l'hémisphère Sud.....	648
Répartition géographique actuelle des séries dendrochronologiques dans l'hémisphère Sud.....	649
Principales espèces arborescentes à grande longévité de l'hémisphère Sud.....	652
Développement de longues séries dendrochronologiques dans l'hémisphère Sud.....	658
Patrons de regroupement des séries dendrochronologiques dans l'hémisphère Sud.....	661
Les séries dendrochronologiques flottantes antérieures à la période holocène.....	669
Chapitre 24 Longues séries dendrochronologiques à la limite supérieure des forêts dans les Alpes	
Lucien TESSIER et Jean-Louis EDOUARD.....	683
Les espèces arborescentes du domaine subalpin.....	684
Chronologies du dernier millénaire.....	685
Chronologies holocènes.....	695
Chapitre 25 Dendroécologie des bois fossiles dans le nord de la Laponie	
Samuli HELAMA, Matti ERONEN et Mauri TIMONEN.....	709
Biogéographie et climat.....	710
Mégafossiles de pins.....	711
Théorie dendroécologique du pin.....	712
Un modèle intégré du développement historique de l'écotone du pin.....	719
Interprétation dendroécologique et taphonomique.....	722

Chapitre 26 Longues séries dendrochronologiques dans le nord-est de l'Amérique du Nord	
Dominique ARSENEAULT	731
Le nord-est de l'Amérique du Nord	733
Longues séries d'épinette noire	736
Longues séries de thuya occidental	740
Longues séries de pin blanc et de tsuga du Canada.....	743
Conclusion	
Louise FILION	749
Autorisations de reproduction.....	755

REMERCIEMENTS

La publication de cet ouvrage en dendroécologie résulte de plusieurs années de travail, motivé par notre intention inconditionnelle d'offrir au public francophone et francophile, surtout les étudiants en sciences naturelles et en sciences appliquées, aux professionnels de recherche dans les domaines public et privé (forestiers, écologistes, biologistes, géographes, géologues, aménagistes et ingénieurs), un accès direct aux concepts, aux méthodes, au vocabulaire et aux champs d'application de la dendroécologie et de la dendrochronologie. Nous avons rassemblé dans cet ouvrage 26 chapitres qui font appel à l'expertise d'une quarantaine de chercheurs, spécialistes de l'anatomie, de l'arbre, de la forêt et des écosystèmes, autant de niveaux d'organisation biologique et écologique où l'étude des cernes de croissance s'avère pertinente et souvent essentielle pour comprendre les phénomènes naturels dans leur expression spatiotemporelle.

Nous tenons d'abord à remercier sincèrement tous les auteurs pour leur contribution à cet ouvrage. Ils n'ont ménagé ni leur temps ni leur énergie pour produire des textes accessibles autant aux spécialistes et aux étudiants qu'au public averti. Nous profitons également de l'occasion qui nous est fournie de souligner la collaboration appréciée de plusieurs collègues, dont certains auteurs recensés dans cet ouvrage, pour l'évaluation critique des manuscrits.

Plusieurs organisations nous ont appuyés dans cette initiative. Leur contribution, en espèces ou en nature, est fort appréciée et nous leur en sommes très reconnaissants. Par ses deux directeurs, M. Warwick Vincent et M^{me} Monique Bernier, le Centre d'études nordiques (CEN) de l'Université Laval s'est impliqué dans la préparation et la publication de l'ouvrage. Le CEN est le centre de recherche à l'origine du développement systématique de la science dendroécologique au Québec et au Canada, grâce notamment à ses chercheurs universitaires qui ont réalisé un grand nombre de projets théoriques et pratiques. Le Laboratoire de dendrochronologie du CEN en a été le fer de lance et plusieurs institutions universitaires et gouvernementales se sont inspirées, à juste titre, de l'infrastructure et des travaux du CEN pour poursuivre et développer les champs d'application de la discipline. Nous sommes aussi redevables à la Faculté de foresterie, de géographie et de géomatique de l'Université Laval (et à son doyen, M. Robert Beaugard, et à son directeur du département de géographie, M. Guy Mercier), au Centre de foresterie des Laurentides (M^{me} Jacinthe Leclerc), Service canadien des forêts, Ressources naturelles Canada, à la Direction de la recherche forestière (M. Robert Jobidon) du Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, à l'Ordre des ingénieurs forestiers du Québec et au Conseil de l'industrie forestière du Québec. Soulignons également que l'épanouissement de la recherche dans le domaine de la dendroécologie, notamment sous la forme du présent ouvrage, a été rendu possible grâce aux subventions des principaux organismes subventionnaires du Canada (Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada - CRSNG) et du Québec (Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies du gouvernement du Québec - FQRNT).

Enfin, nous tenons à souligner d'une manière toute particulière le travail remarquable de M^{me} Kim Damboise, responsable de l'édition de la revue scientifique *Écoscience* (Université Laval), pour la mise en forme de tout l'ouvrage. M^{me} Ann Delwaide, responsable du Laboratoire de dendrochronologie du CEN, a également fourni une aide inestimable dans la préparation des illustrations du volume. Toutes deux ont été des collaboratrices compétentes, consciencieuses et fidèles, depuis les tout débuts de cette aventure jusqu'à l'impression finale du volume.

Serge Payette et Louise Filion

INTRODUCTION

Serge PAYETTE¹

Rédiger un ouvrage sur la dendroécologie vient de l'intérêt scientifique et académique grandissant que l'on porte à l'arbre et à la forêt, et également de la place qu'ils occupent dans la vie et l'économie de nos sociétés. Dans les deux cas, mais pour des raisons différentes, on ne peut se passer ni des arbres ni de la forêt, fondement de bien des civilisations et des paysages qui nous entourent et source inestimable de ressourcement personnel. La parution de ce livre est un événement remarquable car c'est le premier ouvrage, dans la littérature scientifique, qui exploite de manière systématique les données dendrochronologiques selon une perspective écologique et géographique.

Les arbres et les arbustes sont parmi les organismes végétaux les plus importants de la biosphère, certes les plus grands et les plus imposants comme *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) J. Buchh. chez les gymnospermes et *Eucalyptus regnans* F. Muell. chez les angiospermes, les plus petits de toutes les plantes vasculaires comme *Salix herbacea* L., et les plus âgés comme *Pinus longaeva* D. K. Bailey (Schulman, 1954; 1958) et *Fitzroya cupressoides* (Molina) I .M. Johnst. (Lara et Villalba, 1993) qui peuvent atteindre un âge de 3000 à 5000 ans. Les arbres forgent l'histoire biologique de la Terre depuis le Paléozoïque et occupent la majorité des biotopes disponibles, sauf dans les milieux les plus extrêmes comme les déserts chauds et les toundras alpines et arctiques. C'est dire combien la vie sur notre planète s'est fort bien accommodée des formes de croissance ligneuses qui exploitent une tranche appréciable de l'espace aérien. Bien que les arbres forment un assemblage phylétique très diversifié, ils partagent tous des caractéristiques communes, comme la taille et la lignification de certains tissus ainsi que la longévité, qui leur ont donné un avantage compétitif au cours des temps géologiques (Niklas, 1997; Lanner, 2002; Petit et Hampe, 2006). La longévité des arbres est en partie assurée par la présence d'une écorce épaisse et par la production de composés chimiques répulsifs qui réduisent l'activité des herbivores de toute nature, surtout les insectes et les organismes pathogènes (Loehle, 1988). La longévité chez les conifères serait davantage corrélée à la résistance du bois à la pourriture, alors qu'elle est plutôt redevable à l'exploitation des mécanismes de défense chimique chez les angiospermes.

¹Département de biologie et Centre d'études nordiques, Faculté des sciences et de génie, 1045, avenue de la Médecine, Université Laval, Québec, Québec G1V 0A6, Canada.

Les arbres les plus vieux ne sont pas nécessairement les plus grands, peut-être à l'exception du *Sequoiadendron giganteum*, un arbre géant qui pousse dans la forêt dense, chaude et humide de la côte américaine du Pacifique. Ces arbres les plus vieux sont souvent de dimension modeste et poussent dans des habitats marginaux au sol sec, dénudé et pierreux (LaMarche, 1969; Larson, Doubt et Marthes-Sears, 1999) et à l'abri des insectes et des perturbations comme les feux (Lanner, 2002). La grande majorité des arbres millénaires appartiennent aux genres *Pinus*, *Cupressus* et *Juniperus*. Les plantes capables de produire des clones sont également en mesure d'atteindre un grand âge sans montrer de signes de sénescence (Vasek, 1980; Filion, Payette et Gauthier, 1985; Watkinson, 1992; Laberge, Payette et Bousquet, 2000).

La dendroécologie se rapporte à l'étude des relations spatiotemporelles entre les végétaux ligneux et leur habitat qui déterminent leur répartition et leur abondance. Cette discipline de l'écologie végétale tente, entre autres, par l'étude des arbres et des arbustes de décrire, d'interpréter et de prédire la structure et le fonctionnement des habitats. La dendroécologie fait partie intégrante de l'écologie historique, une des deux grandes subdivisions de l'écologie contemporaine (McIntosh, 1985). En s'appuyant plus particulièrement sur la dimension de temps, la dendroécologie utilise la qualité intrinsèque qu'ont les plantes ligneuses d'enregistrer l'histoire complète ou partielle des événements écologiques qui façonnent les paysages terrestres. Grâce à la datation des cernes annuels et de malformations anatomiques ou morphologiques, de dommages mécaniques ou de tout éco-événement de signature dendrologique, on peut maintenant aborder des avenues de recherche originales et apporter des solutions insoupçonnées à de «vieux» problèmes écologiques que l'approche classique n'avait pu régler. L'âge, la couleur, la largeur, la configuration spatiale et les propriétés physiques (densité, dureté, etc.) et chimiques des cernes de croissance constituent autant de caractéristiques biologiques et écologiques permettant de reconstituer la trame des conditions de croissance et des événements écologiques affectant les superstructures que sont les arbres.

Un peu à la manière de la notion de nombre qui est à la base de la biologie et de l'écologie des populations végétales (Harper, 1977), la notion de temps et de chronologie révélée par les arbres et les arbustes est la source ultime de la dendroécologie. Au cours des quatre dernières décennies, cette discipline a connu un essor considérable, car à l'image des techniques reliées à la radiochronologie qui ont révolutionné les sciences de la terre depuis les années 1950, celles qui sont associées au comptage des cernes annuels et de l'âge des arbres et des arbustes, faisant communément partie de la dendrochronologie (*dendron* qui veut dire arbre, *chronos*, le temps et *logos*, la science), ont permis un foisonnement de travaux en sciences naturelles, notamment en écologie, en géomorphologie et en archéologie, ainsi qu'en sciences appliquées comme en foresterie. On doit souligner ici l'apport exceptionnel de scientifiques de la trempe d'Harold Fritts (1976) en Amérique du Nord et de Fritz Schweingruber (1988) en Europe qui ont contribué au développement de la dendrochronologie au cours de ces années. Fritts (1976) a publié un ouvrage remarquable il y a déjà une trentaine d'années, ouvrage qui est devenu et qui demeure encore une source d'inspiration inestimable en dendrochronologie et en dendroclimatologie. Schweingruber (1988) a apporté une contribution essentielle, non moins importante, dans le domaine de l'anatomie et de la structure des arbres, en plus de participer à l'étude détaillée de la croissance des arbres dans plusieurs régions du monde, à travers l'analyse de la largeur et de

la densité des cernes annuels. Le présent ouvrage doit beaucoup à ces deux piliers de la science dendrochronologique qui remonte à Andrew Douglass, le «père» de la dendrochronologie, au début du siècle dernier. Douglass était astronome et s'intéressait aux taches solaires. Son passage de l'Université Harvard (Boston, Massachusetts, USA) à l'Université de l'Arizona (Tucson, Arizona, USA) a marqué un tournant dans sa carrière. Dès le début, il a observé une grande variabilité dans les cernes de croissance des arbres de l'ouest du pays par rapport à ceux de l'est du pays. C'est là qu'il a tenté de relier la croissance des arbres à des variations solaires cycliques et à des conditions de sécheresse. En 1904, il a établi une correspondance étroite entre le patron de croissance d'arbres vivants et de vieilles souches et ainsi déterminé l'année de coupe au grand étonnement des «ranchers». Il venait de poser les fondements du recoupement dendrochronologique. Sa rencontre avec un archéologue a marqué un autre tournant dans sa carrière, car il a réussi à dater les pièces de bois de plusieurs ruines aztèques (Mexique) et indiennes (Nouveau-Mexique et en Arizona). En 1929, il a confectionné une série dendrochronologique allant de 700 apr. J.-C. à 1929. Aujourd'hui, cette même série fournit un cadre de datation aux recherches archéologiques dans le Sud-ouest américain. Il a fondé en 1937 le *Laboratory of Tree-Ring Research* à Tucson, célèbre pour sa contribution unique à l'essor de la dendrochronologie.

La dendroécologie déborde le cadre traditionnel de l'écologie forestière en considérant, en plus, les habitats non forestiers où l'arbre, d'importance secondaire au point de vue spatial, peut jouer un rôle écologique non moins primordial. Plusieurs ouvrages se rapportent aux écosystèmes forestiers décrits selon une perspective générale, sans considérer toutefois les aspects historiques et dendrologiques du développement des arbres et des écosystèmes naturels ou anthropiques. Le besoin se faisait donc sentir de préparer un ouvrage qui fasse place à l'histoire écologique des habitats par le prisme de la dendroécologie.

L'ouvrage a été conçu de manière à couvrir les principales étapes méthodologiques de l'approche dendroécologique au niveau des cernes de croissance, des individus, des populations, des communautés et des habitats, ainsi que des nombreuses applications en sciences naturelles. L'ouvrage comprend 26 chapitres originaux répartis en trois parties. L'anatomie, la morphologie et la génétique des arbres font l'objet de la première partie. La deuxième partie a trait aux diverses méthodes d'analyse dendroécologique et, enfin, la troisième partie, celle qui comprend le plus grand nombre de chapitres, est consacrée aux principaux champs d'application de la discipline, depuis l'étude des forêts et de l'activité des insectes, aux longues séries dendrochronologiques d'Amérique et d'Europe, en passant par des thèmes appliqués relevant de l'archéologie, de la géomorphologie, de l'hydrologie et de la nivologie, des habitats fauniques et de la pollution. Ces chapitres rassemblent des connaissances, des données souvent inédites et de nombreux exemples qui permettent de découvrir et d'apprécier les plantes pérennes que sont les arbres et les arbustes.

Références

- Filion, L., S. Payette et L. Gauthier, 1985. Analyse dendroclimatique d'un krummholz à la limite des arbres, lac Bush, Québec subarctique. *Géographie physique et Quaternaire*, 39: 221-226.
- Fritts, H. H., 1976. *Tree-Rings and Climate*. Academic Press, New York, New York.
- Harper, J. L., 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Laberge, M.-J., S. Payette et J. Bousquet, 2000. Life span and biomass allocation of stunted black spruce clones in the subarctic environment. *Journal of Ecology*, 88: 584-593.
- LaMarche, V. C., Jr., 1969. Environment in relation to age of bristlecone pines. *Ecology*, 50: 53-59.

- Lanner, R. M., 2002. Why do trees live so long? *Ageing Research Reviews*, 1: 653-671.
- Lara, A. et R. Villalba, 1993. A 3620-year temperature record from *Fitzroya cupressoides* tree rings in southern South America. *Science*, 260: 1104-1106.
- Larson, D. W., U. Marthes-Sears, J. A. Gerrath, J. M. Gerrath et J. C. Nekola, 1999. Ancient stunted trees on cliffs. *Nature*, 398: 382-383.
- Loehle, C., 1988. Tree life history strategies: The role of defences. *Canadian Journal of Forest Research*, 18: 209-222.
- McIntosh, R. P., 1985. *The Background of Ecology: Concept and Theory*. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press, London.
- Niklas, K. J., 1997. *The Evolutionary Biology of Plants*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Petit, R. J. et A. Hampe, 2006. Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 187-204.
- Schulman, E., 1954. Longevity under adversity in conifers. *Science*, 119: 396-399.
- Schulman, E., 1958. Bristlecone pine, oldest known living thing. *National Geographic Magazine*, 113: 355-372.
- Schweingruber, F. H., 1988. *Tree-Rings: Basics and Applications of Dendrochronology*. Reidel Publications, Dordrecht.
- Vasek, F. C., 1980. Creosote bush: Long-lived clones in the Mohave desert. *American Journal of Botany*, 67: 246-255.
- Watkinson, A., 1992. Plant senescence. *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 417-420.

A large tree trunk covered in moss in a forest setting. The tree trunk is the central focus, showing a rough, textured bark with patches of vibrant green moss. The background is a dense forest with various green leaves and ferns, creating a lush, natural atmosphere. The lighting is soft, highlighting the textures of the moss and the bark.

PREMIÈRE PARTIE

Anatomie, morphologie et génétique des arbres

CHAPITRE 1

Caractéristiques anatomiques du bois des gymnospermes et des angiospermes

CHAPITRE 2

Anatomie des cernes annuels chez les plantes ligneuses en régions tempérées et tropicales

CHAPITRE 3

Analyse du développement intraannuel des cernes de croissance

CHAPITRE 4

Développement du système racinaire des arbres

CHAPITRE 5

Architecture des arbres : notions de base et application aux arbres des régions tempérées

CHAPITRE 6

Facteurs génétiques affectant la variabilité des cernes annuels chez les espèces arborescentes nordiques

CHAPITRE 1

Caractéristiques anatomiques du bois des gymnospermes et des angiospermes

Alexis ACHIM¹ et Alain CLOUTIER¹

Le bois est un tissu végétal exerçant plusieurs fonctions dont celles reliées au support mécanique, à la conduction de la sève brute et à la constitution de réserves chez les plantes vasculaires ligneuses. Il forme le tronc, les racines et les branches de ces plantes dont la tige est pérenne et s'accroît en diamètre d'année en année. Cette croissance, dite secondaire, est attribuable à l'activité d'une couche de cellules en constante division cellulaire appelée cambium. C'est donc l'activité cambiale qui donne naissance au bois (ou xylème secondaire) d'un arbre ou d'un arbuste.

Les arbres, les arbrisseaux, les arbustes et les lianes produisent tous du bois. Les arbres se distinguent cependant des autres plantes ligneuses par leur taille parfois très grande et par la production d'une seule tige pouvant se supporter elle-même. Les deux principaux groupes d'arbres, à savoir les gymnospermes et les angiospermes dicotylédones, forment du bois aux caractéristiques anatomiques distinctes. Les familles, les genres et, jusqu'à un certain point, les espèces peuvent être facilement distinguées à l'aide d'observations microscopiques; certaines distinctions taxinomiques peuvent aussi être faites à l'aide des caractéristiques macroscopiques du bois.

L'objectif de ce chapitre est de décrire certaines caractéristiques du bois des arbres pouvant mener à l'identification des familles, des genres et des espèces par un examen visuel d'un échantillon de bois et par l'utilisation d'une clé d'identification à l'aide de critères macroscopiques et microscopiques. Il convient de noter que les clés ont été conçues dans des contextes très variables et que, dans bien des cas, elles ne sont applicables que localement. À l'inverse, les caractéristiques macroscopiques et microscopiques utilisées pour la détermination des espèces se veulent universelles. Les exemples donnés dans ce chapitre se rapportent surtout à des espèces du nord-est de l'Amérique du Nord. Toutefois, les caractéristiques du bois décrites et illustrées dans ce chapitre devraient faciliter l'utilisation des clés d'identification dans la plupart des régions tempérées du monde.

¹Faculté de foresterie, de géographie et de géomatique, Université Laval, 2405, rue de la Terrasse, Québec, Québec G1V 0A6, Canada, alexis.achim@sbf.ulaval.ca; alain.cloutier@sbf.ulaval.ca

Une description des caractéristiques anatomiques du bois peut être trouvée dans plusieurs ouvrages, notamment ceux de Jane (1970), Panshin et DeZeeuw (1980), Butterfield et Meylan (1980), Fahn (1990) et Hoadley (1990). Notre propre description se veut un condensé de descriptions plus détaillées fournies dans ces ouvrages. Comme il s'agit souvent de concepts et de données de base, le texte ne renvoie pas nécessairement à tous ces ouvrages, sauf dans le cas des figures et des tableaux. L'identification des caractéristiques anatomiques du bois requiert une certaine expérience pratique, notamment pour la préparation de coupes minces de qualité. De plus, comme la reconnaissance des caractéristiques importantes au plan taxinomique est plutôt exigeante, nous avons consenti un effort particulier au regard des illustrations.

Description macroscopique du bois

Un arbre est constitué 1) d'un houppier (ou cime vivante) qui correspond à l'appareil photosynthétique de l'arbre, 2) d'une tige qui assure le support mécanique du houppier, la conduction de la sève brute dans l'aubier et de la sève élaborée dans le phloème ainsi que l'entreposage des substances nutritives et 3) de racines qui servent à la fois au support mécanique de l'ensemble de l'arbre et à son approvisionnement en eau et en éléments minéraux (Figure 1). Le collet d'un arbre marque le contact entre la tige et les racines et se situe généralement près de la surface du sol. Dans ce chapitre, nous avons porté une attention particulière à la tige puisque c'est la partie de l'arbre la plus utilisée en dendrochronologie.

ANATOMIE DE LA TIGE

MORPHOLOGIE ET CROISSANCE

La figure 2 montre la forme typique des gymnospermes (conifères), des angiospermes dicotylédones (arbres feuillus) et des monocotylédones ligneuses (bambous et palmiers). La morphologie des tiges est en grande partie déterminée par des facteurs génétiques (voir Beaulieu et Bousquet ainsi que Millet dans cet ouvrage), mais aussi par les conditions du milieu où les arbres croissent (voir Gärtner dans cet ouvrage).

Les arbres de milieu ouvert et n'ayant pas subi d'élagage artificiel ont généralement des branches sur toute la longueur de la tige et sont donc caractérisés par un fort défilement. À l'opposé, les arbres croissant sous couvert dense ou ayant subi un élagage artificiel portent moins de branches et, par conséquent, présentent un défilement moins prononcé. La concentration en hormones de croissance (auxines) produites dans les méristèmes apicaux serait largement responsable de cet effet. Ces hormones agissent comme un déclencheur de l'activité du cambium qui assure la croissance en diamètre de la tige. Au printemps, la croissance en diamètre débute plus rapidement près du houppier en raison de la concentration en auxines. Cette dernière demeure plus élevée dans le houppier pendant toute la saison de croissance, ce qui stimule l'activité cambiale dans cette partie de la tige (Larson, 1969).

La croissance en hauteur de la tige s'effectue sous l'action des méristèmes apicaux (méristèmes primaires) et la croissance en diamètre sous l'action du cambium (méristème secondaire). Chaque année, une nouvelle couche de bois vient s'ajouter à celle de l'année précédente (Figure 3). À une hauteur donnée dans la tige et en coupe transversale, ces

couches forment des anneaux concentriques appelés cernes annuels ou cernes de croissance. Notons que certains cernes ne font pas le tour de la tige. Ces cernes dits discontinus (ou localement absents) sont plus fréquents chez les arbres âgés ou moribonds ou chez les arbres ayant subi des conditions de stress extrêmes comme une défoliation sévère. L'ajout de couches successives de bois fait en sorte que la partie proximale des branches est graduellement enveloppée par la tige pour ainsi former les nœuds du bois. Dans une branche vivante, le cambium est actif et il est relié au cambium de la tige principale, ce qui rend le nœud adhérent au bois qui l'entoure. Quand la branche est morte, le nœud formé n'adhère pas au bois de la tige.

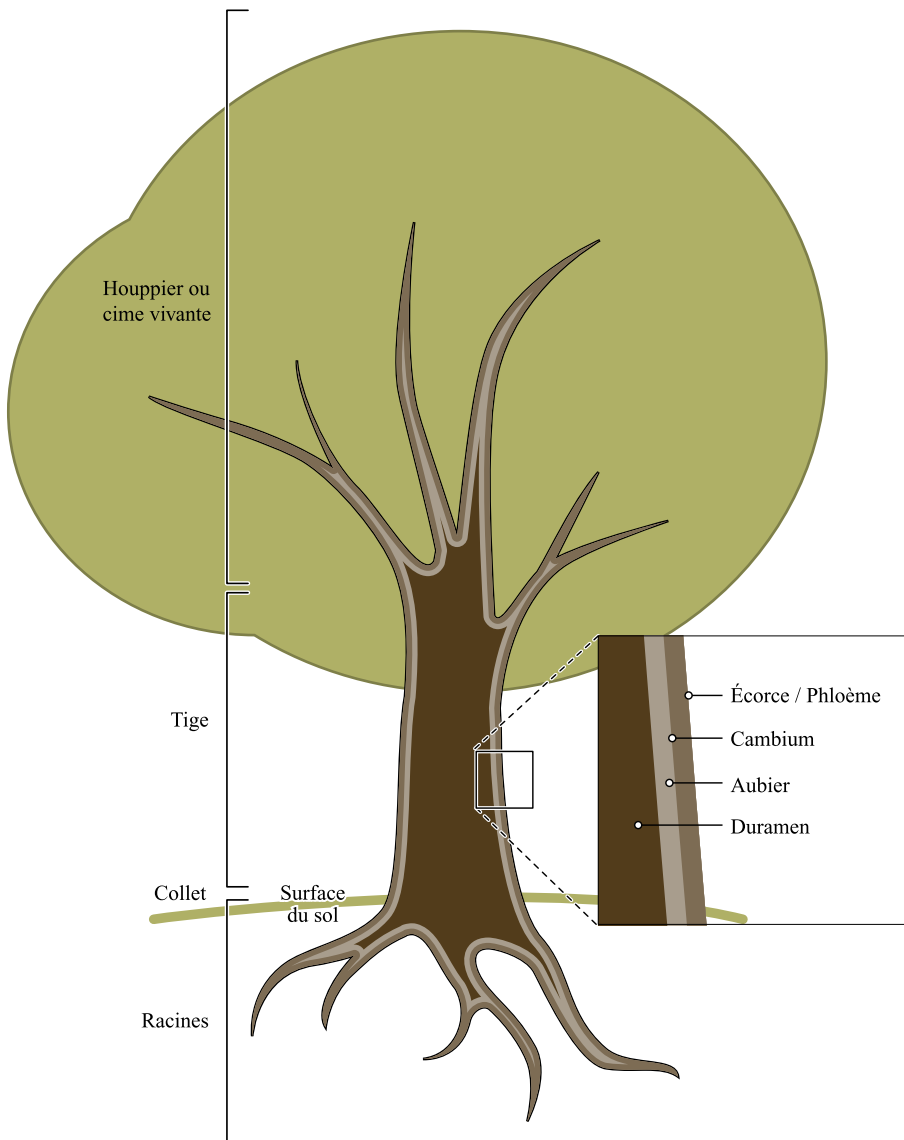


FIGURE 1. Parties principales d'un arbre.

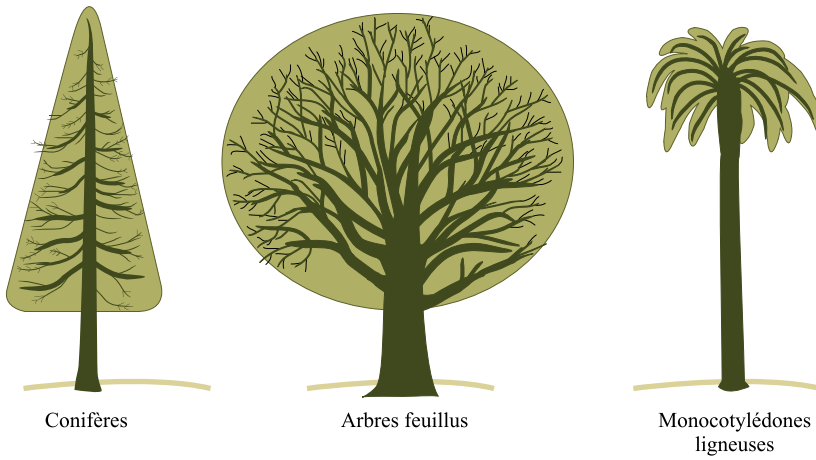


FIGURE 2. Forme typique des conifères, des arbres feuillus et des monocotylédones ligneuses. (Modifié de Hoadley, 1990).

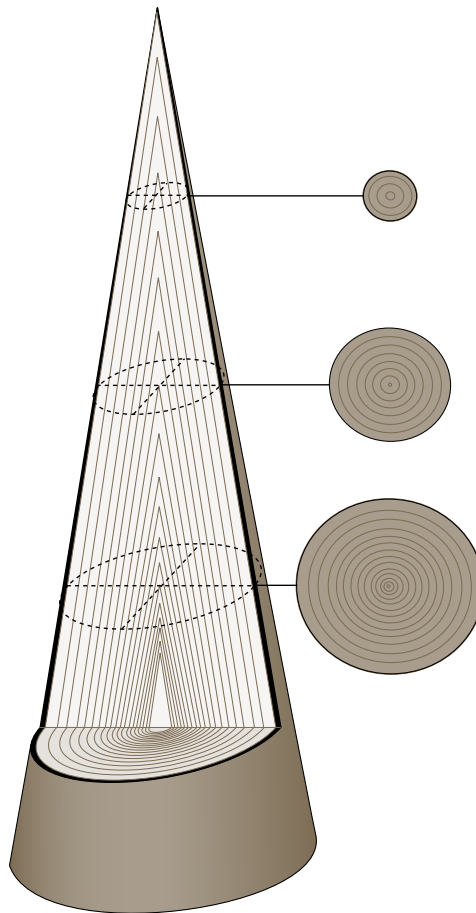


FIGURE 3. Répartition des cernes annuels dans la tige d'un arbre.

Dans les régions tempérées et boréales (et leur équivalent altitudinal), un cerne de croissance se forme chaque année en raison de l'arrêt de la croissance à l'automne, d'où l'appellation de cerne annuel qui leur est donnée. Le nombre de cernes annuels diminue depuis la souche vers le haut de la tige. Leur dénombrement sur une section transversale donne donc l'âge cambial, c'est-à-dire l'âge du cambium à une hauteur donnée de la tige (voir Payette et Delwaide dans cet ouvrage). Dans les régions tropicales humides, on ne distingue pas de cernes annuels chez plusieurs espèces d'arbre car la croissance radiale se poursuit toute l'année, mais dans les régions tropicales à faible pluviosité saisonnière, des zones de croissance peuvent se former en réponse à la sécheresse (voir Gärtner dans cet ouvrage).

La distinction des cernes annuels est possible grâce aux variations de la taille (diamètre) des cellules et de l'épaisseur des parois cellulaires au cours de la saison de croissance. On distingue le bois initial produit en début de saison et le bois final produit en fin de saison, au moment où la croissance en hauteur est ralentie ou complétée. Chez les gymnospermes, la transition entre le bois initial et le bois final peut être abrupte ou graduelle (Figure 4a). Chez les angiospermes, on distingue trois types de bois sur la base de cette transition et selon l'arrangement des vaisseaux (ou pores) dans les cernes (Figure 4b) :

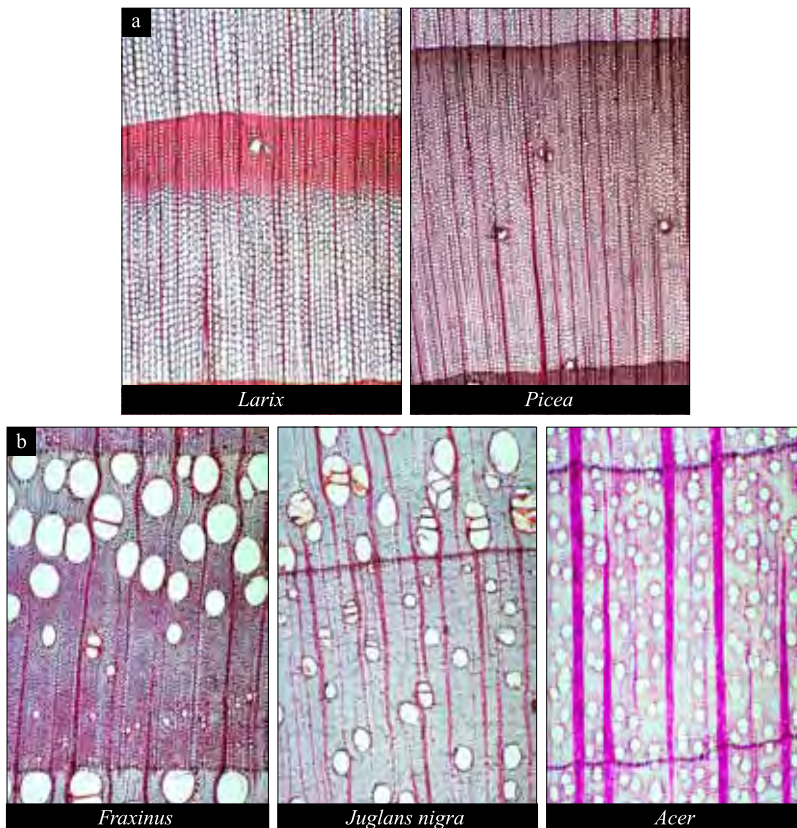


FIGURE 4. a) Transition du bois initial au bois final qui est abrupte chez le mélèze (*Larix*) et graduelle chez l'épinette (*Picea*) (40X). b) Bois à zone poreuse chez le frêne (*Fraxinus*), bois à zone semi-poreuse chez le noyer noir (*Juglans nigra* L.) et bois à pores diffus chez l'érable (*Acer*).

- 1) les bois à zone poreuse qui montrent un changement abrupt de la taille des vaisseaux,
- 2) les bois à zone semi-poreuse qui montrent une diminution graduelle de la taille des vaisseaux et 3) les bois à pores diffus qui ont des vaisseaux de taille relativement constante de sorte que les cernes annuels peuvent être difficiles à distinguer.

Étant formé de cellules de plus grande taille dont les parois sont plus minces, le bois initial est de teinte plus claire que le bois final. La largeur des cernes annuels varie entre les espèces et les individus d'une même espèce et en fonction de leur âge, de la position (hauteur) dans l'arbre, des caractéristiques du houppier (hauteur, nombre de branches), ainsi que des conditions écologiques (sol, drainage, régime nutritif, lumière) et climatiques.

DIRECTIONS ET PLANS PRINCIPAUX DU BOIS

La morphologie des cernes de croissance et des cellules qui les constituent fait en sorte que le bois est un matériau orthotropique. Il présente trois directions, à savoir les directions longitudinale (L), radiale (R) et tangentielle (T) (Figure 5) qui forment les trois plans principaux, soit le plan transversal ou radial-transversal (RT), le plan longitudinal-radial (LR) et le plan longitudinal-tangentiel (LT).

LE BOIS D'AUBIER ET LE BOIS DE DURAMEN

Chez de très jeunes individus, la tige entière est formée de bois d'aubier servant à la conduction de la sève brute. Les ponctuations ouvertes dans les cellules du bois d'aubier permettent la circulation de la sève brute. Les cellules de parenchyme sont vivantes et servent à l'entreposage des substances nutritives. Avec une augmentation de l'âge cambial de la tige, les cellules de la partie centrale cessent de fonctionner et forment le duramen (Figure 1). Les cellules de parenchyme meurent et les cellules axiales (direction longitudinale) perdent leurs propriétés de conduction des liquides. Des substances extractibles se

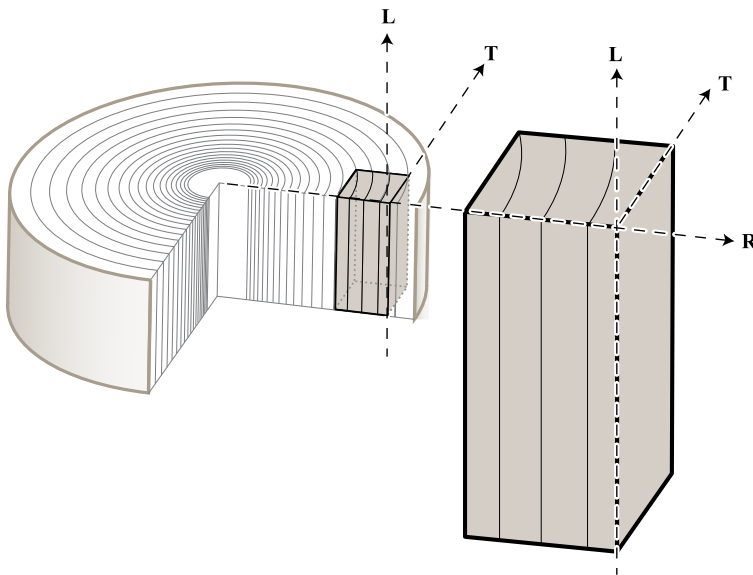


FIGURE 5. Directions principales et plans de coupe dans le bois (L : longitudinal; R : radial et T : tangentiel).

déposent dans les parois cellulaires et donnent au duramen sa couleur, généralement plus foncée que celle de l'aubier. À cause de la présence de ces substances extractibles, le bois de duramen est en règle générale plus résistant aux champignons de carie.

Certaines espèces comme le hêtre européen (*Fagus sylvatica* L.) ou le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.) forment du bois coloré d'origine traumatique dont le développement est lié à des blessures ou à des traumatismes (Wernsdörfer *et al.*, 2005; Giroud, Cloutier et Alteyrac, 2008). Ce bois a l'apparence du duramen, mais sa répartition dans l'arbre n'est pas liée aux facteurs physiologiques qui induisent la formation de l'aubier et du duramen.

AUTRES TRAITS D'ÉCHELLE MACROSCOPIQUE

Chez certaines espèces, les rayons du bois et les canaux résinifères (décrits plus loin dans ce chapitre) sont visibles à l'œil nu ou à l'aide d'une loupe. Ils constituent alors des traits d'échelle macroscopique permettant de distinguer certaines espèces. Lorsque présents, les canaux résinifères de gymnospermes sont visibles à la loupe (10X) en plan RT. Sur une coupe fraîche, ils forment de petites taches blanches à l'intérieur des cerne annuels. Chez les pins (*Pinus*), on peut même arriver à les distinguer à l'œil nu.

Les rayons ligneux ne sont visibles à l'échelle macroscopique que chez certaines espèces d'angiospermes. En plan LT, ils prennent alors la forme de fuseaux et, parfois, ils sont visibles à l'œil nu comme chez les chênes (*Quercus*). En plan RT, les rayons prennent la forme de lignes plus ou moins larges orientées en direction radiale.

ANATOMIE DE L'ÉCORCE

L'écorce a pour fonction principale la protection contre la dessiccation, les blessures mécaniques, les insectes et les maladies. Elle comprend l'ensemble des tissus situés à l'extérieur du cambium vasculaire et renferme le phloème qui forme l'écorce interne ainsi que le rhytidome (ou périderme) qui forme l'écorce externe (Figure 6).

Le phloème a pour fonction d'assurer la conduction de la sève élaborée depuis les méristèmes apicaux vers le bas de l'arbre. Le rhytidome est composé du phelloderme,

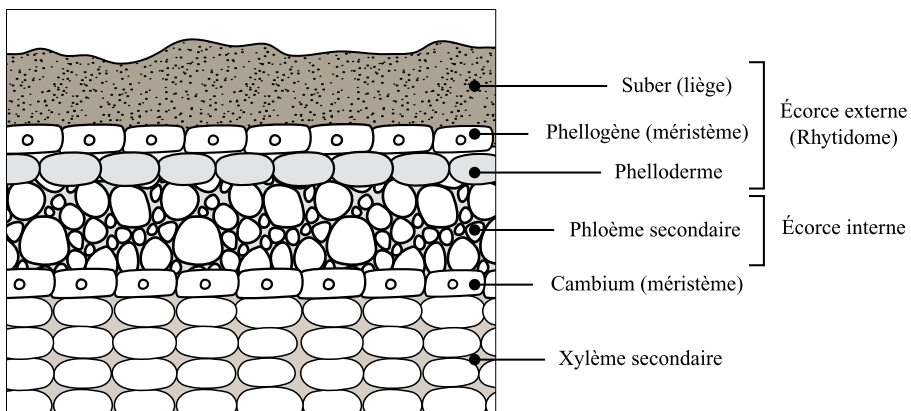


FIGURE 6. Parties de l'écorce d'un arbre.

du phellogène et du suber. Il forme une couche foncée dans la partie externe de l'écorce. L'écorce externe se développe à partir d'une couche de cellules méristématiques appelée phellogène. Ce dernier produit le phelloderme et le suber, respectivement vers l'intérieur et l'extérieur de l'arbre. Les parois des cellules du suber contiennent de la subérine, une substance cireuse qui le rend imperméable à l'eau et aux gaz. Chez plusieurs espèces, on peut distinguer le suber produit chaque année et qui se dépose sous forme d'anneaux concentriques.

Description microscopique du bois des gymnospermes

La caractéristique essentielle du bois des gymnospermes est l'absence de cellules spécialisées dans la conduction de la sève brute comme on en trouve chez les angiospermes. La sève brute circule dans les trachéides longitudinales qui jouent à la fois un rôle de support mécanique et de conduction. Le bois des gymnospermes possède une structure simple, composée essentiellement de trois types de cellules : les trachéides longitudinales, les trachéides transversales, ainsi que divers types de parenchyme. Ces derniers comprennent le parenchyme de rayon, le parenchyme épithélial et le parenchyme longitudinal.

CELLULES ORIENTÉES LONGITUDINALEMENT

TRACHÉIDES LONGITUDINALES

Les trachéides longitudinales sont les cellules les plus longues dans le bois des gymnospermes. Elles représentent plus de 90 % du volume du bois. Elles ont deux fonctions principales, à savoir le support mécanique de la tige et la conduction de la sève brute. Leur longueur varie de 3 à 7 mm selon les espèces (Tableau I).

En coupe transversale, les trachéides longitudinales sont disposées en files radiales (Figure 7). Cette caractéristique est spécifique aux gymnospermes, les angiospermes présentant une disposition plutôt aléatoire. Cette disposition en files radiales s'explique par le fait que le diamètre tangentiel des trachéides longitudinales change très peu du bois initial au bois final. Par contre, le diamètre radial des trachéides diminue du bois initial au bois final et l'épaisseur des parois cellulaires augmente. En coupe transversale, les trachéides

TABLEAU I. Dimension des trachéides de quelques bois de gymnospermes (d'après Panshin et DeZeeuw, 1980)

Espèce	Dimension des trachéides	
	Diamètre tangentiel moyen (μm)	Longueur moyenne (mm)
Séquoia (<i>Sequoia sempervirens</i> (D. Don) Endl.)	50-80	7,0
Pin à encens (<i>Pinus taeda</i> L.)	35-60	4,3
Sapin de Douglas (<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco)	35-55	3,4
Sapin baumier (<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.)	30-50	3,3
Pin blanc (<i>Pinus strobus</i> L.)	25-45	3,5
Mélèze laricin (<i>Larix laricina</i> (DuRoi) K. Koch)	30-45	3,0
Épinette noire (<i>Picea mariana</i> (Mill.) B.S.P.)	25-30	3,5
Épinette blanche (<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss)	25-35	3,3
Genévrier de Virginie (<i>Juniperus virginiana</i> L.)	20-35	2,2
If de l'Ouest (<i>Taxus brevifolia</i> Nutt.)	15-25	2,3

ont une forme plutôt hexagonale dans le bois initial et une forme rectangulaire dans le bois final.

Étant un caractère héréditaire, le diamètre tangentiel des trachéides varie peu entre individus d'une même espèce. Ce caractère définit les bois de gymnospermes à texture grossière, moyenne ou fine (Figure 7). Par exemple, le bois de séquoia (*Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl.) présente une texture grossière (Figure 7a) et des trachéides longitudinales d'un diamètre tangentiel moyen d'environ 80 μm . À l'opposé, le bois des épinettes (*Picea*) a une texture fine (Figure 7c) et des trachéides longitudinales d'un diamètre tangentiel moyen d'environ 35 μm . Plusieurs bois de gymnospermes ont une texture moyenne, comme le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) (Figure 7b), et des trachéides longitudinales d'un diamètre tangentiel compris entre 45 et 60 μm (Tableau I). La longueur des trachéides longitudinales est généralement corrélée à leur diamètre tangentiel, c'est-à-dire que les bois à texture grossière possèdent les trachéides longitudinales les plus longues.

ÉPAISSISSEMENTS SPIRALÉS

Les épaisissements spiralés sont des épaisissements de la face interne de la paroi des trachéides (Figure 8). On distingue les épaisissements en forme de S et les épaisissements en forme de Z selon l'orientation de la spirale observée en plan LR ou LT. Par exemple, ils sont toujours présents chez les trachéides longitudinales et transversales du bois de sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) et constituent un critère d'identification de cette espèce.

FILES DE TRACHÉIDES

Les files de trachéides sont constituées de courtes trachéides longitudinales dotées de parois terminales. Elles possèdent des ponctuations aréolées, ce qui permet de les différencier des parenchymes longitudinaux. Ces trachéides courtes peuvent être considérées comme des cellules transitoires entre les trachéides longitudinales, d'une part, et les parenchymes

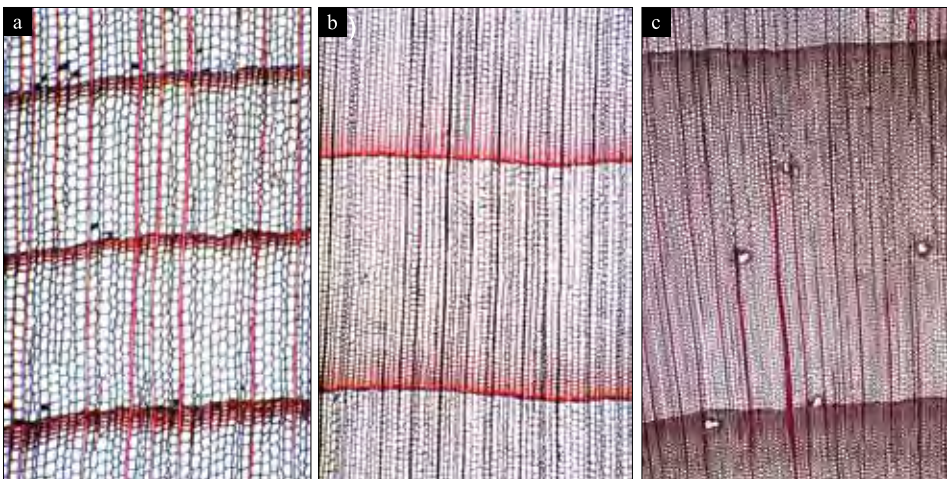


FIGURE 7. a) Bois à texture grossière chez le séquoia (*Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl.). b) Bois à texture moyenne chez le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.). c) Bois à texture fine chez l'épinette (*Picea*). (40X)

longitudinaux et les cellules épithéliales, d'autre part. Lorsqu'elles sont présentes, les files de trachéides sont souvent situées au voisinage des canaux résinifères ou des canaux résinifères traumatiques, à la marge des cernes annuels. On en trouve parfois chez le mélèze, le sapin de Douglas et le séquoia.

PARENCHYMES ORIENTÉS LONGITUDINALEMENT

Les parenchymes orientés longitudinalement sont des cellules dont les fonctions sont la sécrétion de résine ou la constitution de réserves de substances nutritives. Contrairement aux trachéides qui ont une paroi cellulaire formée d'une couche primaire mince et d'une couche secondaire plus épaisse, la paroi cellulaire des parenchymes est uniquement constituée d'une couche primaire. Celle-ci peut être mince ou, au contraire, épaisse auquel cas elle ressemble à une paroi secondaire. On rencontre deux types de parenchymes orientés longitudinalement chez les gymnospermes, le parenchyme longitudinal et le parenchyme épithélial (ou cellules épithéliales).

PARENCHYME LONGITUDINAL

Contrairement aux angiospermes, les gymnospermes ont un parenchyme longitudinal qui est ni fréquent ni abondant. Lorsque présent, il forme chez certaines espèces des files orientées longitudinalement. Il sert alors de tissu de réserve. Comme c'est toujours le cas chez les parenchymes, les ponctuations des parois terminales sont simples à l'interface entre deux cellules de parenchyme. Les parois terminales sont dites noduleuses ou lisses selon que les ponctuations simples portent des nodules ou non, ces nodules étant formés par la paroi primaire épaissie. Le parenchyme longitudinal est abondant chez les genres de la famille des *Taxodiaceae* (*Sequoia* et *Taxodium*) (Panshin et DeZeeuw, 1980) (Figure 9). Il

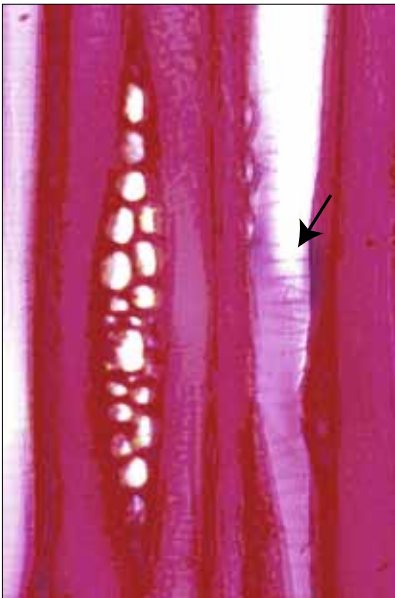


FIGURE 8. Épaississements spiralés chez le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) (400X).

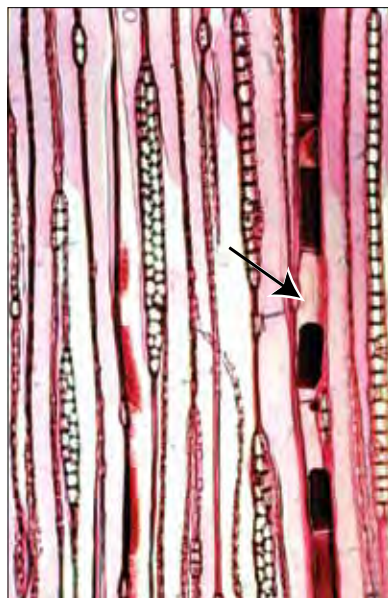


FIGURE 9. Parenchyme longitudinal à parois terminales lisses en coupe longitudinale-tangentielle chez le séquoia (*Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl.) (100X).

est relativement abondant chez les genres de la famille des *Cupressaceae* (*Thuja*, *Chamaecyparis*, *Cupressus*, *Calocedrus* et *Juniperus*). Il est parfois présent chez les genres *Larix*, *Pseudotsuga*, *Tsuga* et *Abies*, mais absent chez le genre *Pinus*.

CELLULES ÉPITHÉLIALES

Chez les gymnospermes, les cellules de parenchyme épithélial sécrètent la résine. Elles ceinturent les canaux résinifères longitudinaux et transversaux chez les espèces qui en possèdent. Un canal résinifère est en réalité un espace intercellulaire, c'est-à-dire une cavité ceinturée de cellules épithéliales formant l'épithélium. Ce dernier peut comprendre plusieurs assises de cellules dont le nombre varie d'une espèce à l'autre. On distingue les cellules épithéliales à paroi mince (Figure 10a) ou à paroi épaisse (Figure 10b). Les cellules épithéliales à paroi mince n'ont pas de ponctuations et elles ne sont pas lignifiées, alors que les cellules épithéliales à paroi épaisse ont des ponctuations et elles sont lignifiées. Le tableau II présente les principales caractéristiques des canaux résinifères chez quelques espèces de gymnospermes d'Amérique du Nord.

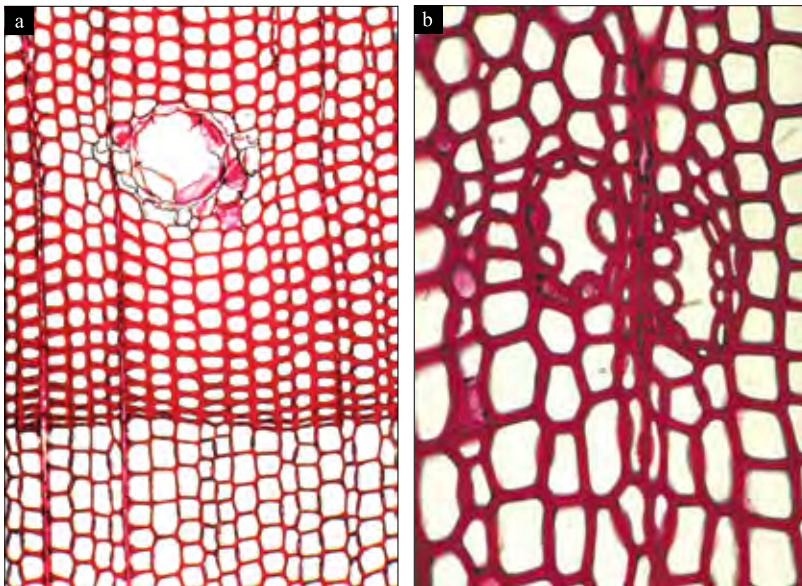


FIGURE 10. Canal résinifère et cellules épithéliales a) à paroi mince comme chez le pin blanc (*Pinus strobus* L.) (100X) et b) à paroi épaisse comme chez l'épinette (*Picea*) (400X).

TABEAU II. Présence ou absence de canaux résinifères normaux chez quelques gymnospermes d'Amérique du Nord.

Sans canaux résinifères normaux	Avec canaux résinifères normaux	
	Cellules épithéliales	
	Parois mince	Parois épaisses
Sapins (<i>Abies</i>)	Pins (<i>Pinus</i>)	Épinettes (<i>Picea</i>)
Genévrier de Virginie (<i>Juniperus virginiana</i> L.)		Mélèzes (<i>Larix</i>)
Séquoia (<i>Sequoia sempervirens</i> (D. Don) Endl.)		Sapin de Douglas
Thuyas (<i>Thuja</i>)		(<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco)
Tsugas (<i>Tsuga</i>)		

Les canaux résinifères sont normaux ou traumatiques. Ils sont dits normaux chez les espèces qui ont la caractéristique génétique d'en avoir. Ils sont alors présents dans le système longitudinal et dans les rayons fusiformes du système radial. Les canaux résinifères traumatiques se forment chez les arbres ayant subi une blessure mécanique du cambium, une attaque d'insectes ou toute autre forme de stress. Ces canaux peuvent être transversaux ou longitudinaux, mais rarement les deux, chez un arbre donné. Ils peuvent être présents chez les espèces qui n'ont pas de canaux résinifères normaux, comme celles des genres *Tsuga* et *Abies*. Les cellules épithéliales des canaux résinifères traumatiques ont toujours une paroi épaisse et elles sont lignifiées.

CELLULES ORIENTÉES TRANSVERSALEMENT

Il existe trois types de cellules orientées transversalement dans le xylème des gymnospermes et pouvant être présentes dans les rayons ligneux, à savoir les cellules de parenchyme de rayon, les trachéides transversales et les cellules épithéliales.

PARENCHYME DE RAYON

Les cellules de parenchyme de rayon ont une paroi cellulaire mince. Il s'agit en réalité d'une paroi primaire plus ou moins épaissie. Les ponctuations entre ces cellules sont simples (voir plus loin les ponctuations parenchyme – parenchyme). En plan LR, les ponctuations des cellules de parenchyme de rayon qui sont en contact avec les trachéides longitudinales sont appelées ponctuations des champs de croisement (Figure 11). La forme des ponctuations dites semi-aréolées que l'on trouve dans les champs de croisement est un critère important d'identification des bois de gymnospermes (voir plus loin les ponctuations trachéide – parenchyme).

Les cellules de parenchyme de rayon forment les rayons ligneux qui sont disposés radialement. Les cellules de parenchyme de rayon du bois d'aubier sont vivantes et celles

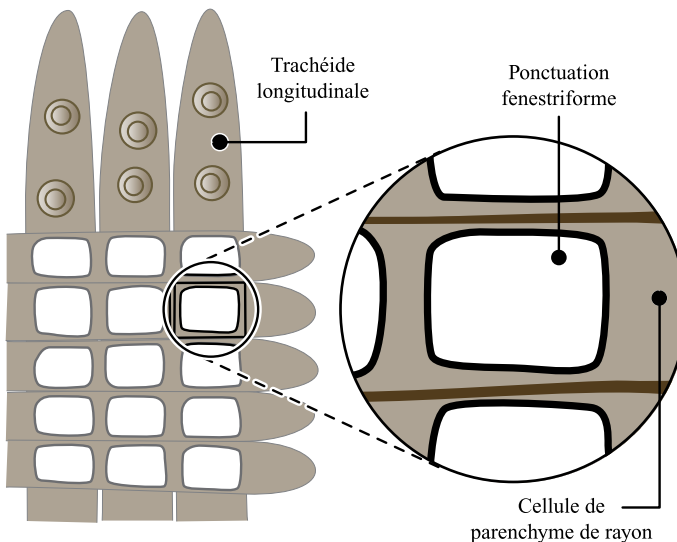


FIGURE 11. Exemple d'un champ de croisement formé par le contact entre des cellules de parenchyme de rayon et des trachéides longitudinales.

du bois de duramen sont mortes. Les rayons ligneux traversent le xylème et le phloème et ils servent au transport de la sève élaborée du phloème vers les cellules de parenchyme de rayon vivantes de l'aubier. Les rayons ligneux sont unisériés s'ils sont formés d'une seule colonne de cellules en plan LT; ils sont bisériés s'ils sont formés de deux colonnes adjacentes de cellules. Les rayons sont unisériés chez la plupart des gymnospermes. La hauteur des rayons varie beaucoup entre les espèces. Elle est de 40 à 60 cellules (0,5 à 1 mm) chez le séquoia et de 10 à 15 cellules, parfois moins de 6 (0,3 mm), comme chez le genévrier de Virginie (*Juniperus virginiana* L.) (Panshin et DeZeeuw, 1980). Le volume moyen des rayons représente environ 7 % du volume total du bois chez les gymnospermes.

TRACHÉIDES TRANSVERSALES

Les trachéides transversales sont présentes chez plusieurs gymnospermes. Ce sont des cellules mortes orientées radialement et associées aux rayons ligneux. Elles possèdent des ponctuations aréolées comme les trachéides longitudinales, mais de plus petit diamètre. C'est d'ailleurs grâce à leurs paires de ponctuations aréolées (voir plus loin les ponctuations trachéide – trachéide) qu'on peut facilement les distinguer des cellules de parenchyme de rayon (Figure 12).

Les trachéides transversales sont présentes chez les genres *Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Tsuga* et *Pseudotsuga*. On les trouve sporadiquement chez le genre *Abies* et rarement chez les genres *Sequoia*, *Thuja* et *Juniperus*. Elles peuvent être lisses (Figure 12a) ou dentées (Figure 12b), ce qui est une caractéristique du groupe des pins durs, à savoir le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), le pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.), le pin ponderosa (*Pinus ponderosa* Dougl. ex

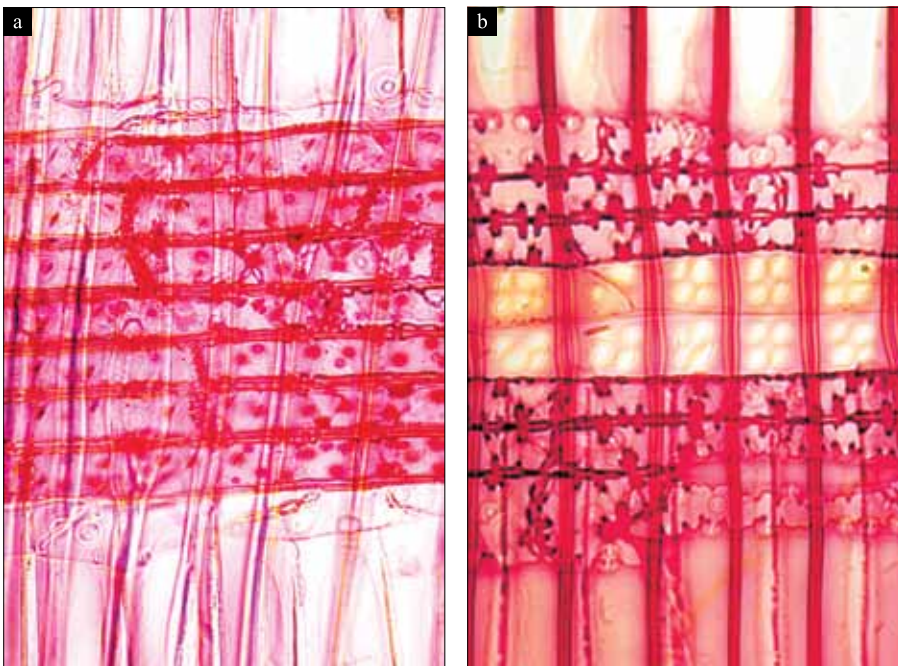


FIGURE 12. Trachéides transversales a) lisses comme chez le mélèze (*Larix laricina* (DuRoi) K. Koch) et b) dentées comme chez le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) (400X).

Laws.) et de certains pins des régions tempérées, comme le pin des marais (*Pinus palustris* Mill.), le pin à courtes feuilles (*Pinus echinata* Mill.), le pin à encens (*Pinus taeda* L.), le pin d'Elliott (*Pinus elliotii* Engelm.) et le pin rigide (*Pinus rigida* Mill.) (Panshin et DeZeeuw, 1980). Les rayons sont homocellulaires s'ils sont seulement constitués de cellules de parenchyme de rayon ou de trachéides transversales. Ils sont dits hétérocellulaires s'ils sont constitués des deux types de cellules.

CELLULES ÉPITHÉLIALES

Les cellules de parenchyme de rayon et, le cas échéant, les trachéides transversales sont parfois associées à des canaux résinifères transversaux et elles forment alors des rayons fusiformes. Observés en plan LT, les rayons fusiformes (Figure 13) permettent de s'assurer qu'il s'agit bien d'un bois possédant des canaux résinifères car, contrairement aux canaux longitudinaux, les canaux résinifères transversaux sont toujours présents chez une espèce possédant des canaux résinifères normaux. Les rayons fusiformes contiennent donc des cellules de parenchyme de rayon, des cellules épithéliales du ou des canaux résinifères transversaux et, le cas échéant, des trachéides transversales. Le nombre de rayons fusiformes est toujours inférieur au nombre de rayons normaux. Par exemple, le ratio est de 1:25 chez le genre *Pseudotsuga*, 1:40 chez le genre *Picea* et 1:60 chez le genre *Larix* (Panshin et DeZeeuw, 1980).

PONCTUATIONS

Les ponctuations peuvent être définies comme une discontinuité dans la paroi cellulaire donnant naissance à une ouverture. Elles se présentent généralement deux à deux et forment une paire de ponctuations entre deux cellules servant à la circulation des substances liquides au sein d'un arbre vivant.

PONCTUATIONS PARENCHYME - PARENCHYME

Les ponctuations entre les cellules de parenchyme et, en particulier, entre les cellules de parenchyme de rayon forment des paires de ponctuations simples (Figure 14a).

PONCTUATIONS TRACHÉIDE - TRACHÉIDE

Les ponctuations entre les trachéides forment des paires de ponctuations aréolées (Figure 14b) qui sont plus nombreuses et plus grosses sur les parois radiales des trachéides du bois initial. En largeur, il peut y avoir plus d'une ponctuation sur la face radiale des trachéides longitudinales. Chez les bois à texture fine (*Picea*), les ponctuations sont généralement unisériées. Elles sont bisériées chez les bois à texture moyenne (*Pinus*) et elles sont tri-sériées ou quadri-sériées chez les bois à texture grossière (*Sequoia*). Les ponctuations sont plus petites sur les parois tangentielles que sur les parois radiales et elles ne sont présentes que dans les dernières rangées de cellules du bois final.

PONCTUATIONS TRACHÉIDE - PARENCHYME

Les ponctuations entre les trachéides et les cellules de parenchyme sont des paires de ponctuations semi-aréolées (Figure 14c). Les ponctuations des champs de croisement entre les trachéides longitudinales et les cellules de parenchyme de rayon sont de ce type. Elles ont une importance particulière dans l'identification des bois de gymnospermes. On distingue cinq types de ponctuations des champs de croisement, soit les types fenestriques, pinoïdes, picéïdes, cupressoïdes et taxodioïdes. (Figure 15).

Les ponctuations fenestriques sont de grandes ponctuations de forme quadrangulaire et elles sont de ce fait les plus faciles à distinguer (Figure 15a). On les trouve chez certaines espèces de pins comme le pin blanc (*Pinus strobus* L.) et le pin rouge. Les ponctuations pinoïdes sont caractéristiques d'autres espèces appartenant surtout au groupe des pins durs,



FIGURE 13. Rayon fusiforme en coupe longitudinale-tangentielle chez l'épinette (*Picea*) (400X).

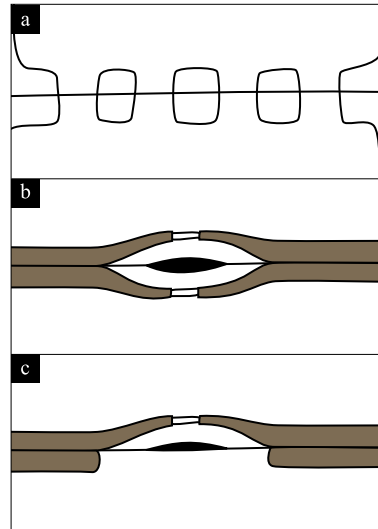


FIGURE 14. Ponctuation a) simple entre deux cellules de parenchyme, b) aréolée entre deux trachéides et c) semi-aréolée entre une trachéide et une cellule de parenchyme.

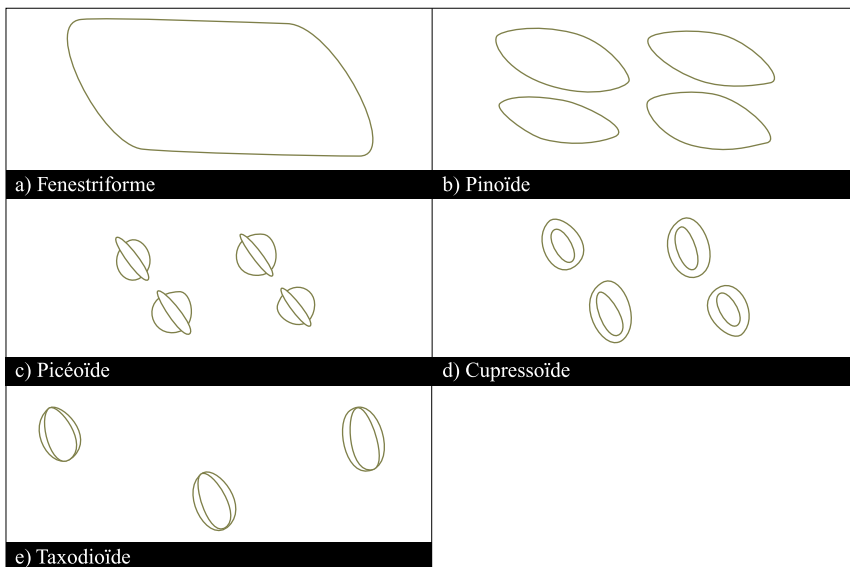


FIGURE 15. Types de ponctuations des champs de croisement dans le bois initial des gymnospermes. Leur forme peut varier dans le bois final, surtout celle des ponctuations pinoïdes chez lesquelles une aréole peut être présente.

comme le pin gris. Elles sont plus petites que les ponctuations fenestriques et plus nombreuses par champ de croisement (Figure 15b). L'aréole peut ne pas être visible dans le bois initial. Les ponctuations picéoides sont de petites ponctuations à ouverture étroite, linéaire et semblant déborder l'aréole (Figure 15c). Elles sont caractéristiques des genres *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga* et *Tsuga*. Les ponctuations cupressoides sont semblables aux ponctuations picéoides, mais l'ouverture est de forme elliptique et entièrement incluse dans l'aréole (Figure 15d). Elles sont caractéristiques des genres *Juniperus* et *Chamaecyparis* et elles sont présentes à l'occasion chez les genres *Picea* et *Tsuga*. Enfin, les ponctuations taxodioides ont une ouverture de forme ovale à circulaire, tangente en deux points au contour de l'aréole (Figure 15e). L'aréole est étroite mais bien visible. Les ponctuations taxodioides sont caractéristiques des genres *Sequoia*, *Abies* et *Thuja*.

Description microscopique du bois des angiospermes

Il existe des différences importantes entre la microstructure du bois des gymnospermes et celle du bois des angiospermes. Le bois des angiospermes possède des cellules spécialisées servant soit à transporter la sève brute (les éléments de vaisseaux) ou à assurer le support mécanique de la tige et du houppier (les fibres). Les éléments de vaisseaux forment de véritables conduits nommés vaisseaux. On peut les voir aisément à l'aide d'une loupe (10X) chez la plupart des espèces d'angiospermes.

On n'observe pas d'alignement radial net des cellules longitudinales chez les angiospermes comme c'est le cas chez les gymnospermes. Ceci s'explique par la croissance en diamètre très importante des éléments de vaisseaux après leur formation à partir des cellules initiales du cambium, contrairement aux autres cellules longitudinales qui vont ensuite s'allonger. On note également que la croissance du cambium est ralentie près des éléments de vaisseaux, ce qui favorise plutôt la croissance en diamètre de ces derniers. L'absence d'alignement des cellules est mise en évidence par la sinuosité des rayons ligneux que l'on peut observer en plan RT.

Les angiospermes ont donc une structure plus complexe que celle des gymnospermes en ce qui a trait aux types de cellules, ainsi qu'à leur dimension, leur forme et leur disposition à l'intérieur du cerne annuel. Les rayons des angiospermes sont plus variables en largeur (bisériés et jusqu'à 30-sériés et plus) que ceux des gymnospermes, de sorte qu'on utilise leur largeur comme critère d'identification. De plus, les rayons des angiospermes peuvent contenir plus d'un type de cellules de parenchyme.

CELLULES ORIENTÉES LONGITUDINALEMENT

On distingue deux grands groupes de cellules orientées longitudinalement. Le premier groupe comprend les éléments de vaisseaux, les trachéides et les fibres qui sont tous des cellules allongées présentant plusieurs types de ponctuations. Ces cellules servent à la conduction de la sève brute et au support mécanique de la tige. Elles perdent leur protoplasme aussitôt qu'elles ont atteint la maturité à partir des cellules initiales fusiformes du cambium. Ce sont donc des cellules mortes. Le deuxième groupe comprend les cellules de parenchyme longitudinal qui, dans l'aubier, sont des cellules vivantes conservant leur protoplasme. Ce sont des cellules courtes possédant des ponctuations simples et servant à l'entreposage des substances nutritives.

ÉLÉMENTS DE VAISSEAUX

Les éléments de vaisseaux sont des cellules à grand diamètre et à paroi cellulaire mince. Ce sont les unités de base formant les structures composites en forme de tubes que l'on appelle vaisseaux. Ces derniers sont disposés les uns au-dessus des autres en séries verticales et leurs parois terminales sont perforées de façon à former un tube continu (vaisseau) permettant le passage des substances fluides. Les parois terminales des éléments de vaisseaux sont perforées par action enzymatique avant que le protoplasme de la cellule ne soit éliminé, ce qui produit des cloisons perforées qui sont de forme caractéristique en fonction des espèces (voir plus loin les cloisons perforées). Les vaisseaux ne sont pas des tubes verticaux rectilignes indépendants les uns des autres. Au contraire, ils dévient par rapport à la verticale et ils sont interconnectés par des punctuations et des cloisons perforées. Ils forment donc un réseau qui permet d'éviter tout cul-de-sac.

La longueur des éléments de vaisseaux varie beaucoup entre les espèces (Tableau III) et ce, même si la croissance en longueur de ces cellules reste faible après la division des cellules initiales du cambium. C'est donc la longueur des cellules initiales fusiformes du cambium qui varie d'une espèce à l'autre (0,18 à 1,3 mm). La longueur des éléments de vaisseaux est comprise entre 0,22 et 1,00 mm, alors que celle des fibres est comprise entre 0,90 et 1,55 mm chez les principales espèces d'angiospermes de l'est de l'Amérique du Nord. Quant au diamètre des vaisseaux, il est mesuré selon la direction tangentielle et il varie de 20 µm à 300 µm selon les espèces.

DISPOSITION DES VAISSEAUX

On peut classer le bois des angiospermes en trois grands groupes en fonction de la disposition et de la taille des vaisseaux. Ces critères constituent en fait la première étape dans l'identification des bois d'angiospermes.

Chez les bois à zone poreuse, les vaisseaux formés au début de la saison de croissance ont un diamètre beaucoup plus grand que ceux formés plus tard en saison (Figure 4b). On peut rencontrer une ou plusieurs rangées de gros vaisseaux formant le bois initial comme les bois à zone poreuse (*Quercus*, *Ulmus* et *Fraxinus*). Chez les bois à zone semi-poreuse, le diamètre des vaisseaux diminue graduellement du bois initial au bois final. Les espèces du genre *Juglans* ont un bois à zone semi-poreuse (Figure 4b). Chez les bois à pores

TABLEAU III. Longueur (mm) des éléments de vaisseaux et des fibres des principales espèces d'angiospermes de l'est de l'Amérique du Nord (d'après Panshin et DeZeeuw, 1980)

Espèce	Éléments de vaisseaux		Fibres	
	Longueur moyenne	Écart-type	Longueur moyenne	Écart-type
<i>Acer saccharum</i> Marsh.	0,41	0,09	0,92	0,13
<i>Betula alleghaniensis</i> Brit.	0,84	0,16	1,38	0,17
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	1,00	0,26	1,35	0,15
<i>Fraxinus americana</i> L.	0,29	0,03	1,26	0,17
<i>Fraxinus nigra</i> Marsh.	0,27	0,04	1,27	0,17
<i>Juglans cinerea</i> L.	0,36	0,14	1,13	0,17
<i>Juglans nigra</i> L.	0,51	0,08	1,21	0,14
<i>Populus tremuloides</i> Michx.	0,67	0,18	1,32	0,22
<i>Quercus rubra</i> L.	0,42	0,09	1,32	0,29
<i>Ulmus americana</i> L.	0,22	0,04	1,55	0,20

diffus, les vaisseaux ont un diamètre plutôt constant et ils sont répartis uniformément dans le cerne annuel. Les espèces des genres *Acer* (Figure 4b), *Betula*, *Fagus* et *Tilia* produisent un bois à pores diffus.

CARACTÉRISTIQUES DES ÉLÉMENTS DE VAISSEAUX

Certaines caractéristiques des éléments de vaisseaux sont utilisées pour l'identification des bois d'angiospermes : la forme des cloisons perforées, la disposition des ponctuations intervasculaires, la présence d'épaississements spiralés ou d'incrustations et le volume des vaisseaux.

LES CLOISONS PERFORÉES

Les cloisons perforées sont des ouvertures dans la paroi commune à deux éléments de vaisseaux. Il y a habituellement deux cloisons perforées par élément de vaisseau, mais il peut y en avoir davantage.

Une perforation unique est formée d'une seule ouverture occupant habituellement toute la surface de la cloison perforée (Figure 16a). Ce type de perforation caractérise environ 80 % des angiospermes d'Amérique du Nord. On appelle bourrelet de la perforation le résidu de la paroi cellulaire perforée qui forme un anneau autour d'une perforation unique.

Une perforation en grille est formée d'une série d'ouvertures parallèles, orientées transversalement (Figure 16b). Les résidus de la paroi cellulaire au sein de la cloison perforée ont l'apparence des barreaux d'une échelle, dont le nombre varie d'une espèce à l'autre. Elles sont typiques des espèces du genre *Betula*. Chez certaines espèces comme le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.), on peut trouver des perforations uniques et en grille.

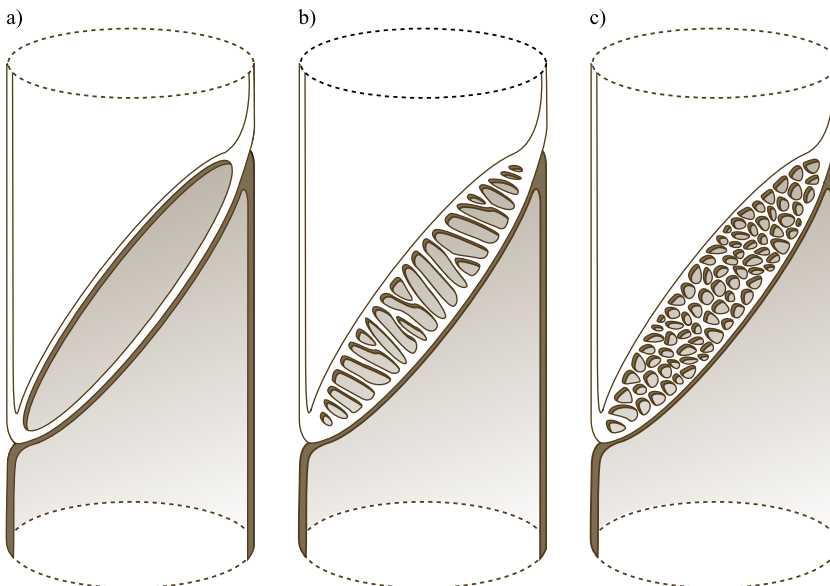


FIGURE 16. Types de cloisons perforées chez les angiospermes : a) unique, b) en grille et c) en réseau.

Une perforation en réseau est semblable à la perforation en grille, mais les résidus de la paroi cellulaire au sein de la cloison perforée ont l'apparence d'un filet irrégulier (Figure 16c).

LES PONCTUATIONS INTERVASCULAIRES

La disposition des ponctuations intervasculaires peut aussi aider à distinguer les espèces ou les genres entre eux. Le type de ponctuations entre les cellules du bois des angiospermes dépend du type de cellules qui entrent en contact. Il convient de noter que les parois des cellules de parenchyme des angiospermes sont plus épaisses que celles des gymnospermes. Il s'agit en fait de parois primaires épaissies pouvant présenter des couples de ponctuations semi-aréolées ou aréolées.

On trouve les ponctuations intervasculaires entre des éléments de vaisseaux (particulièrement en plan LT), où elles forment des couples de ponctuations aréolées. Elles servent au passage de la sève brute d'un vaisseau à l'autre. Elles peuvent présenter une disposition en files obliques (Figure 17a), en rangées horizontales (Figure 17b) ou en grille (Figure 17c).

ÉPAISSISSEMENTS SPIRALÉS

Chez certaines espèces, on peut observer, dans la paroi secondaire des éléments de vaisseaux, des fibres et des trachéides, des épaississements spiralés qui constituent un critère d'identification des espèces. Chez les bois à pores diffus, s'ils sont présents, les épaississements spiralés caractérisent tous les vaisseaux d'un cerne annuel. Chez les bois à zone poreuse, s'ils sont présents, ils le sont dans les plus petits vaisseaux du bois final. Les épaississements spiralés dans les vaisseaux sont caractéristiques des érables (*Acer*), du cerisier tardif (*Prunus serotina* Ehrh.) et du tilleul d'Amérique (*Tilia americana* L.) (Figure 18). On trouve aussi des épaississements spiralés dans les trachéides vasculaires de l'orme rouge (*Ulmus rubra* Muhl.).

INCRUSTATIONS DANS LES ÉLÉMENTS DE VAISSEAUX

Un thylle est une excroissance d'une cellule de parenchyme adjacent qui entre dans un vaisseau à travers une ponctuation. S'ils sont suffisamment nombreux, les thyilles peuvent obstruer un vaisseau ou le bloquer complètement. En règle générale, ils se forment dans la partie interne de l'aubier, juste avant que la duraminisation ne se produise. Ils peuvent parfois se former dans la partie externe de l'aubier lorsque l'arbre subit une sécheresse, une blessure ou une infection. On parle alors de thyilles traumatiques. Le chêne blanc (*Quercus alba* L.) est une espèce formant de nombreux thyilles (Figure 19). Des gommés et des résines peuvent aussi être sécrétées dans les vaisseaux. Ces substances proviennent souvent des cellules de parenchyme de rayon et elles s'écoulent dans les vaisseaux à travers les ponctuations. Elles sont caractéristiques de quelques espèces d'Amérique du Nord, par exemple le cerisier tardif.

VOLUME DU BOIS OCCUPÉ PAR LES VAISSEAUX

Les vaisseaux représentent en moyenne 30 % du volume du bois chez les angiospermes, mais la variabilité est grande entre les espèces (7 à 55 %). Chez les angiospermes d'Amérique du Nord, les vaisseaux représentent en moyenne 20 % du volume du bois. La proportion du volume du bois occupée par les diverses composantes est présentée dans le tableau IV.

FIBRES

Les fibres sont de longues cellules de petit diamètre, dont les parois cellulaires sont épaisses, mais qui ne possèdent pas de cloison perforée aux extrémités. On distingue deux types de fibres, souvent difficiles à identifier avec certitude. Les fibres-trachéides possèdent des couples de ponctuations aréolées, lesquelles sont nombreuses et habituellement faciles à observer au microscope optique. Les fibres ligneuses simpliciponctuées possèdent pour leur part des ponctuations simples habituellement peu nombreuses et ayant l'apparence de petites ouvertures circulaires, souvent difficiles à observer au microscope optique. Chez une espèce donnée, on peut trouver un type de fibre ou l'autre ou les deux. Les fibres

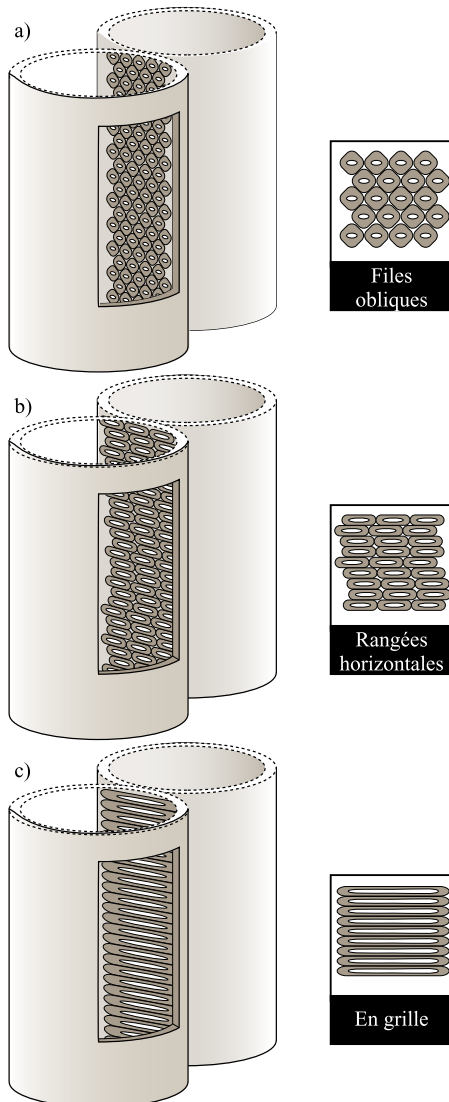


FIGURE 17. Types de ponctuations intervasculaires chez les angiospermes : a) en files obliques, b) en rangées horizontales et c) en grille.

représentent 25 % à 75 % du volume total du bois selon les espèces (Tableau IV). Leur abondance détermine largement la résistance mécanique des bois.

TRACHÉIDES

Les trachéides vasculaires ressemblent aux vaisseaux du bois final, mais elles ne possèdent pas de cloison perforée aux extrémités. Elles sont considérées comme des éléments de vaisseaux imparfaits. Elles sont organisées en séries verticales (longitudinales) associées à des vaisseaux et elles possèdent des couples de ponctuations aréolées. Elles peuvent avoir des épaissements spiralés et elles ont l'apparence de petits vaisseaux en plan RT. Les trachéides vasculaires sont présentes chez les ormes (*Ulmus*) au voisinage des vaisseaux du bois final (Figure 20a).

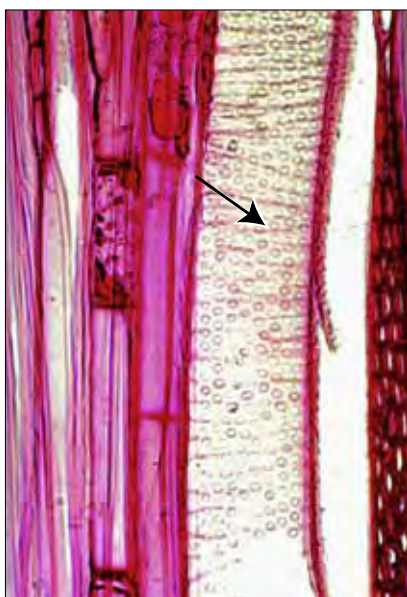


FIGURE 18. Épaissements spiralés dans un vaisseau de tilleul d'Amérique (*Tilia americana* L.) (400X).

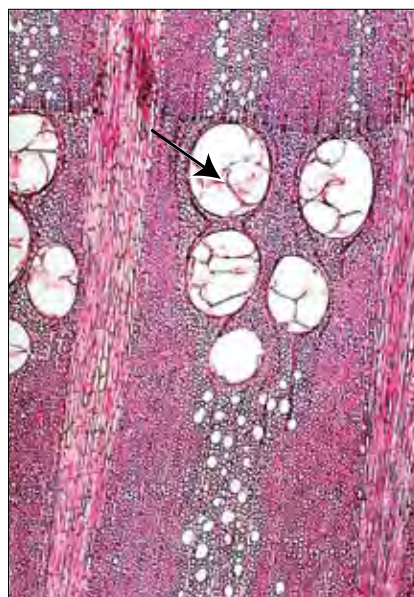


FIGURE 19. Thylles dans les vaisseaux du chêne blanc (*Quercus alba* L.) (20X).

TABLEAU IV. Proportion du volume du bois occupé par ses diverses composantes (d'après de Panshin et DeZeeuw, 1980).

Espèce	Proportion du volume total (%)			
	Vaisseaux	Fibres	Rayons	Parenchyme longitudinal
<i>Acer saccharum</i> Marsh.	21,0	61,0	17,9	0,1
<i>Betula alleghaniensis</i> Brit.	21,4	63,8	10,8	2,0
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	10,6	75,7	11,7	2,0
<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	41,4	41,4	17,2	-
<i>Fraxinus americana</i> L.	20,4	61,7	11,9	4,2
<i>Fraxinus nigra</i> Marsh.	11,6	69,4	12,0	7,0
<i>Juglans cinerea</i> L.	22,6	58,0	10,4	9,0
<i>Juglans nigra</i> L.	21,0	48,7	16,8	13,5
<i>Quercus rubra</i> L.	21,6	43,5	21,4	13,5
<i>Ulmus americana</i> L.	48,0	34,7	11,3	6,0

Les trachéides juxtavasculaires sont de courtes trachéides de forme irrégulière, se trouvant à proximité des vaisseaux et ne faisant pas partie d'une série axiale définie. Elles ne possèdent pas de cloison perforée aux extrémités, mais elles ont une paroi mince et renferment un grand nombre de couples de ponctuations aréolées. On trouve des trachéides juxtavasculaires surtout autour des vaisseaux du bois initial où elles forment des zones irrégulières en forme de flammes en plan LR. On en trouve, entre autres, chez les chênes (*Quercus*) (Figure 20b) et les frênes (*Fraxinus*).

PARENCHYME LONGITUDINAL

Le parenchyme longitudinal est constitué de cellules courtes en forme de briques disposées en files longitudinales. Ces cellules gardent longtemps leur protoplasme et demeurent physiologiquement actives. Leur rôle essentiel est la mise en réserve et la distribution de substances nutritives. Leur paroi est peu lignifiée et leurs ponctuations simples sont abondantes. Leur activité cesse dans le bois de duramen.

La disposition du parenchyme longitudinal est un critère d'identification des espèces. Le parenchyme longitudinal représente entre 1 % et 25 % du volume du bois chez les espèces des régions tempérées (Tableau IV) et jusqu'à 50 % chez certaines angiospermes tropicales.

On reconnaît trois types de cellules de parenchyme longitudinal, à savoir les cellules de parenchyme longitudinal, les cellules de parenchyme fusiforme et les cellules de parenchyme épithélial.

CELLULES DE PARENCHYME LONGITUDINAL

Les cellules de parenchyme longitudinal sont isolées ou forment des groupements de cellules habituellement observés en coupe transversale (plan RT). On distingue deux grands types de parenchyme longitudinal, à savoir le parenchyme apotrachéal et le parenchyme paratrachéal, les deux types pouvant être présents chez la même espèce. Le premier est isolé des vaisseaux alors que le second est associé aux vaisseaux ou aux trachéides vasculaires. Leur arrangement est un critère d'identification des espèces (Figure 21).

Le parenchyme apotrachéal dispersé est caractérisé par des cellules de parenchyme isolées (Figure 21a). Il est caractéristique des érables (*Acer*). Il peut aussi être distribué en chaînettes ou en courtes lignes tangentielles entre les rayons (Figure 21b). Il est caractéristique des noyers (*Juglans*) et des tilleuls (*Tilia*).

Le parenchyme apotrachéal terminal (ou marginal) est caractérisé par des cellules de parenchyme regroupées en couches plus ou moins larges à la fin d'un cerne annuel (Figure 21c). Il est caractéristique des peupliers (*Populus*). Le parenchyme apotrachéal peut aussi se présenter en couches plus ou moins larges qui ne sont pas nécessairement à la fin d'un cerne annuel (Figure 21d). Il est caractéristique des caryers (*Carya*).

Le parenchyme paratrachéal juxtavasculaire est caractérisé par la présence de quelques cellules de parenchyme autour des vaisseaux (Figure 21e). On le trouve chez les érables (*Acer*). Il se distingue du parenchyme paratrachéal circumvasculaire constitué d'une ou de plusieurs couches de cellules de parenchyme disposées autour des vaisseaux et les entourant complètement (Figure 21f). Le parenchyme circumvasculaire est caractéristique des frênes (*Fraxinus*). Le parenchyme paratrachéal aliforme est semblable

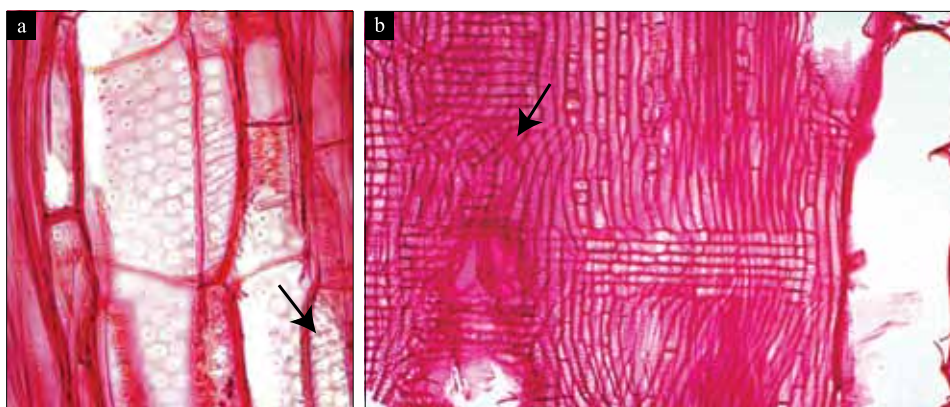


FIGURE 20. a) Trachéides vasculaires avec épaissements spiralés chez l'orme d'Amérique (*Ulmus americana* L.) (400X). b) Trachéides juxtavasculaires chez le chêne blanc (*Quercus alba* L.) (100X).

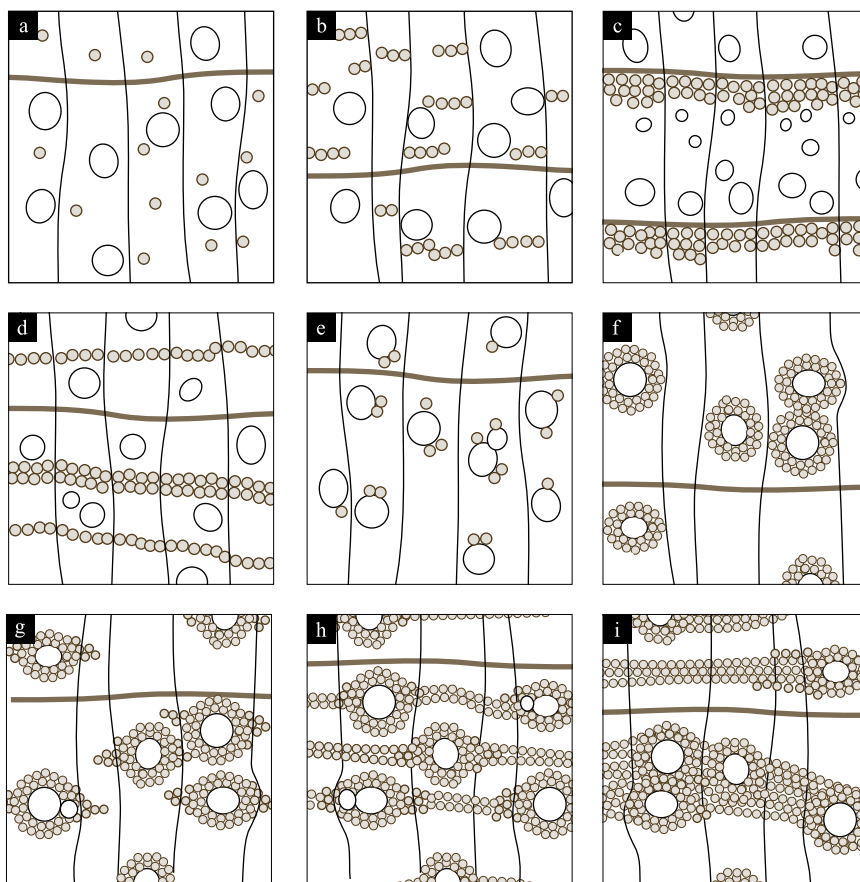


FIGURE 21. Types de parenchyme longitudinal observés en coupe transversale. Parenchyme apotrachéal dispersé (a), en chaînettes (b), terminal ou marginal (c) et en couches (d). Parenchyme paratrachéal juxtavasculaire (e), circumvasculaire (f), aliforme (g), anastomosé (h) et en couches (i).

au parenchyme paratrachéal circumvasculaire, mais le parenchyme entourant le vaisseau s'étend de chaque côté en forme d'aile (Figure 21g). Il est aussi caractéristique des frênes (*Fraxinus*).

Le parenchyme paratrachéal anastomosé est caractérisé par une ou plusieurs couches de cellules de parenchyme disposées autour de plusieurs vaisseaux, les entourant complètement et formant des bandes irrégulières en direction tangentielle (Figure 21h). On le trouve, par exemple, chez le robinier faux-acacia (*Robinia pseudoacacia* L.). Enfin, le parenchyme paratrachéal en couches est semblable au parenchyme anastomosé, mais il forme des bandes irrégulières plus larges (Figure 21i). Il est caractéristique des caryers (*Carya*) et des hêtres (*Fagus*).

CELLULES DE PARENCHYME FUSIFORMES

Les cellules de parenchyme fusiformes sont allongées et forment un parenchyme longitudinal dérivé d'une cellule initiale fusiforme du cambium sans subdivision. Ce type de parenchyme est rare chez les angiospermes des régions tempérées.

CELLULES DE PARENCHYME ÉPITHÉLIAL

Les cellules de parenchyme épithélial tapissent les cavités des canaux longitudinaux (gomme ou résine) présents chez certaines angiospermes des régions tropicales, mais qui sont absents chez les angiospermes des régions tempérées.

CELLULES ORIENTÉES TRANSVERSALEMENT

Les cellules transversales forment essentiellement les rayons qui présentent une plus grande variabilité chez les angiospermes que chez les gymnospermes en ce qui a trait à leur forme, leur arrangement, leur largeur et leur hauteur.

CELLULES DE PARENCHYME DE RAYON

Les rayons sont composés uniquement de cellules de parenchyme qui sont de deux types, à savoir les cellules dressées, allongées verticalement, et les cellules couchées, allongées horizontalement. On distingue les rayons homogènes formés uniquement de cellules couchées (Figure 22a) ou de cellules dressées et les rayons hétérogènes formés de cellules couchées et de cellules dressées (Figure 22b).

Les punctuations des cellules de parenchyme de rayon vont de simples et petites à aréolées et grandes selon le type de cellules qui entrent en contact. On reconnaît trois principaux types de punctuations rayon-vaisseau : les punctuations rayon-vaisseau simples et allongées, les punctuations rayon-vaisseau simples à aréolées et variables en forme et en dimension et, enfin, les punctuations rayon-vaisseau semblables aux punctuations intervasculaires.

TAILLE ET ESPACEMENT DES RAYONS

Chez les angiospermes, les rayons sont visibles ou non à l'œil nu. Bien que les peupliers (*Populus*) possèdent des rayons unisériés, les rayons des angiospermes sont généralement plurisériés. Ils peuvent être très larges, comme chez les chênes (*Quercus*) qui renferment parfois plus de 30 cellules en largeur. Certaines espèces ont à la fois des rayons

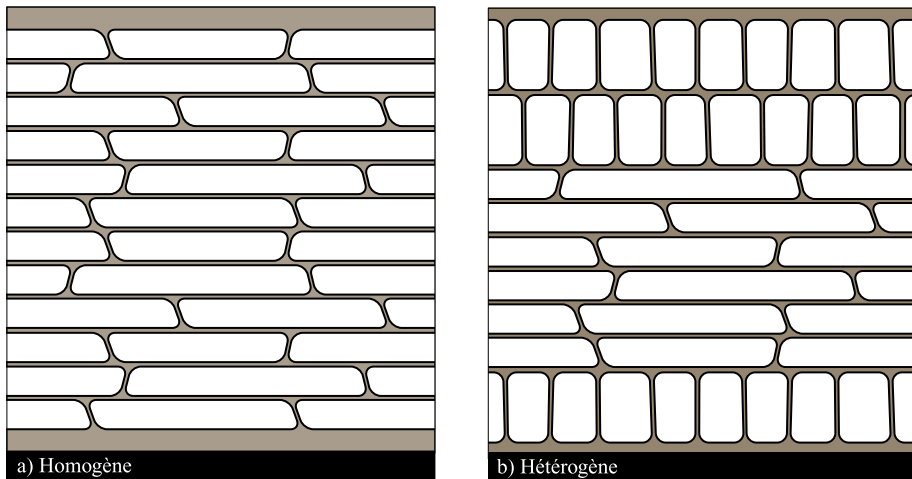


FIGURE 22. a) Rayon homogène formé uniquement de cellules de parenchyme couchées et b) rayon hétérogène formé de cellules de parenchyme couchées et de cellules dressées.

unisériés et des rayons plurisériés. C'est le cas de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) et du hêtre à grandes feuilles. La hauteur des rayons varie d'environ 20 μm (une cellule) à quelques centimètres.

CONTENUS CELLULAIRES

Les cellules de rayons contiennent parfois des cristaux de silice, des substances amorphes (gommes, résines, tannins, huiles, latex) ou de l'amidon.

CANAUX À GOMME

Des canaux à gommages normaux ou traumatiques peuvent être présents. Ces canaux contiennent des cellules épithéliales sécrétant des gommages ou des résines. Les canaux à gommages normaux ne sont pas présents chez les espèces des régions tempérées.

Conclusion

Ce chapitre a permis de décrire les principales caractéristiques anatomiques du bois des gymnospermes et des angiospermes qui sont utiles à l'identification taxinomique effectuée à partir de fragments de bois. En dendroécologie comme en paléoécologie, on fait souvent appel aux spécialistes de l'anatomie du bois, notamment à des fins d'identification de bois morts de surface, de bois fossiles plus ou moins anciens (voir Helama, Eronen et Timonen dans cet ouvrage) et de fragments de charbon (voir Marguerie *et al.* dans cet ouvrage).

À l'image du contenu de ce chapitre qui décrit les bases de l'anatomie du bois, l'identification taxinomique peut constituer la première étape d'un travail plus complexe. En effet, plusieurs caractéristiques anatomiques peuvent être influencées par les conditions de croissance d'un arbre. À ce jour, la dendroécologie s'est surtout attardée aux liens entre la croissance radiale des arbres et les conditions écologiques et climatiques. Or, l'acquisition de meilleures connaissances sur les relations entre les caractéristiques anatomiques du bois

et les facteurs environnementaux laisse entrevoir des développements intéressants. L'étude de l'anatomie du bois peut permettre une meilleure reconstitution de divers événements climatiques (froid, sécheresse, vent), géomorphologiques (enfouissement ou déchaussement d'une tige ou des racines), hydrologiques (submersion lors de crues, inondations) ou écologiques (ombrage, compétition, etc.) ayant affecté les arbres. Certaines caractéristiques anatomiques varient non seulement entre les espèces, les genres ou les familles, mais aussi en fonction de facteurs environnementaux. Ces caractéristiques sont cependant plus nombreuses que celles décrites dans ce chapitre et elles pourraient, par exemple, être étendues à celles de la paroi cellulaire, un champ de l'anatomie du bois qui pourrait être utile à la dendroécologie. À l'heure où les défis écologiques planétaires requièrent une meilleure compréhension des écosystèmes et des processus qui les gouvernent, un tel renforcement des liens entre la dendroécologie et l'anatomie du bois semble s'imposer.

Références

- Butterfield, B. G. et B. A. Meylan, 1980. Three-dimensional Structure of Wood. An Ultrastructural Approach. 2nd Edition. Chapman and Hall, London and New York, New York.
- Fahn, A., 1990. Plant Anatomy. 4th Edition. Pergamon Press, Oxford.
- Giroud, G., A. Cloutier et J. Alteyrac, 2008. Occurrence, proportion and vertical distribution of red heartwood in paper birch. Canadian Journal of Forest Research, 38: 1996-2002.
- Hoadley, R. B., 1990. Identifying Wood. Accurate Results with Simple Tools. The Taunton Press Inc. Newtown, Connecticut.
- Jane, F. W., 1970. The Structure of Wood. 2nd Edition. Adam and Charles Black, London.
- Larson, P. R., 1969. Wood formation and the concept of wood quality. Bulletin 74. Yale University School of Forestry, New Haven, Connecticut.
- Panshin, A. J. et C. DeZeeuw, 1980. Textbook of Wood Technology. 4th Edition. McGraw-Hill Book Co., New York, New York.
- Wernsdörfer, H., T. Constant, F. Mothe, M. A. Badia, G. Nepveu et U. Seeling, 2005. Detailed analysis of the geometric relationship between external traits and the shape of red heartwood in beech trees (*Fagus sylvatica* L.). Trees: Structure and Function, 19: 482-491.

Remerciements

Les auteurs souhaitent remercier Julie Ferland pour la conception et la réalisation des illustrations. Ils désirent également exprimer leur gratitude envers les techniciens et auxiliaires de recherche ayant participé à la préparation des coupes microscopiques, notamment feu André Béliveau, Marie-Noël Gagnon et David Lagueux. Enfin, ils tiennent à remercier Célia Ventura-Giroux et les rédacteurs du livre qui ont effectué la révision du texte.

CHAPITRE 2

Anatomie des cernes annuels chez les plantes ligneuses en régions tempérées et tropicales

Holger GÄRTNER¹ et Ingo HEINRICH²

Dans l'ensemble des sciences naturelles, l'anatomie du bois est une discipline jouissant d'une longue tradition. Ce survol historique de l'anatomie des cernes annuels n'aborde que les étapes les plus importantes de son développement puisque plusieurs auteurs ont déjà fait une revue détaillée de l'histoire de ce champ de recherche (Arber, 1942; Schmucker et Linnemann, 1951; Metcalfe, 1979; Baas, 1982a; 1982b; Wagenführ, 1999).

Les premiers essais en anatomie du bois remontent à plus de 2000 ans lorsque le grec Théophraste (371-286 av. J.-C.) décrit dans *Historia plantarum* les fibres, les vaisseaux et la moelle comme composantes des tissus ligneux. Pline l'Ancien (23-79 apr. J.-C.) a produit une synthèse des connaissances en anatomie du bois dans *Historia naturalis*, un ouvrage célèbre dans lequel il distingue la densité variable du bois de la « peau » (écorce), du « gras » (aubier), de la « chair » (duramen) et de la moelle, et rapporte même les anomalies dans la structure du bois. Il convient de mentionner qu'à cette époque la description des êtres vivants était faite en lien avec le corps animal (Wagenführ, 1999).

C'est avec l'invention du microscope au 17^e siècle que l'anatomie du bois est devenue une discipline importante des sciences naturelles. Le grossissement de structures minuscules a permis à Robert Hooke (1635-1703) de découvrir l'existence des cellules grâce à l'analyse du charbon et du liège (Chapman, 1996). Marcello Malpighi (1628-1694) identifia par la suite les vaisseaux, les fibres, les punctuations et les thylls. Il a aussi reconnu l'existence (et non le processus) de la croissance secondaire et il a décrit les fondements du transport des éléments nutritifs dans le bois et l'écorce dans son ouvrage *Anatomes plantarum* (1675/79). Les termes « tissu » et « cambium » ont été proposés par Nehemiah Grew (1641-1712) dans l'ouvrage *The Anatomy of Plants* (1682), mais la structure et le fonctionnement du cambium étaient encore méconnus. Antonius van Leeuwenhoek (1632-1723) décrivit en détail les punctuations et les espaces intercellulaires et il fut le premier

¹Swiss Federal Research Institute WSL, Dendro Sciences Unit, Zürcherstrasse 111, 8903 Birmensdorf, Switzerland, holger.gaertner@wsl.ch

²Helmholtz Centre Potsdam, GFZ German Research Centre for Geosciences, Climate Dynamics and Landscape Evolution, Telegrafenberg, 14473 Potsdam, Germany, heinrich@gfz-potsdam.de

à considérer les espèces tropicales dans ses recherches (Baas, 1982a; 1982b). Duhamel du Monceau (1700-1782) contredit ensuite l'hypothèse voulant que le cambium constitue la partie interne de l'écorce dans son ouvrage *La physique des arbres* (1758). Plus tard, Charles François Brisseau de Mirbel (1776-1854) démontra que le cambium formait un tissu distinct entre l'écorce et le bois et qu'il produisait le bois vers l'intérieur et l'écorce vers l'extérieur de l'arbre (Schmucker et Linnemann, 1951). À compter des années 1820, Hugo von Mohl (1805-1872) effectua des études qui permirent de décrire la structure des faisceaux vasculaires, le développement des ponctuations aréolées et l'existence du protoplasme dans les cellules. Il montra en outre que toute la structure des plantes était constituée de cellules (von Mohl, 1827; 1828).

Il fallut attendre le milieu du 19^e siècle, une fois l'existence du noyau cellulaire attestée dans toutes les cellules (découverte de R. Brown en 1833), avant que l'on puisse comprendre la nature et le fonctionnement du cambium (Nägeli, 1858) et, de fait, la croissance secondaire. John Hill (1716-1775) décrivit la structure interne de la tige dans son ouvrage *The Construction of Timber* (1770) ainsi que les « cercles saisonniers » au sein des cernes annuels, qui furent ensuite appelés bois initial et bois final par Hermann Schacht (1814-1864) (Schacht, 1860). Hill inventa la technique de macération qui permit d'isoler les cellules les unes des autres. Cette technique fut ensuite améliorée par Paul Moldenhauer (1766-1827). Ce dernier a montré que les cellules de parenchyme pouvaient aussi être isolées, ce qui indique que la paroi des cellules est constituée d'une paroi primaire et d'une paroi secondaire, une observation ensuite corroborée par von Mohl. Théodore Hartig (1805-1880) a plus tard découvert l'existence d'une paroi tertiaire et des cloisons perforées (1859). Il a aussi étudié la structure de l'écorce et analysé en détail la structure des ponctuations aréolées (Hartig, 1878).

À la fin du 19^e siècle, la structure interne des plantes ligneuses et même leurs stades de développement étaient connus. Depuis lors, s'appuyant sur le développement de nouvelles techniques en microscopie et en informatique, l'anatomie du bois est devenue un champ de recherche important et reliée à de nombreux autres champs des sciences naturelles et des sciences appliquées (Wagenführ, 1999). On distingue deux grands domaines : l'anatomie systématique qui constitue la base de l'identification des bois, par exemple en archéologie (Tennessen, Blanchette et Windes, 2002), et l'anatomie appliquée reliée à la technologie du bois, à la physiologie, à la pathologie et à l'écologie (Wagenführ, 1999; Rowell, 2005). L'effet des changements environnementaux sur la structure anatomique du bois des arbres et des arbustes présente un intérêt particulier en dendrochronologie.

Dendrochronologie et anatomie du bois

L'analyse dendrochronologique a pris une importance croissante dans la reconstitution des processus environnementaux comme les climats passés à l'aide des variations de la largeur des cernes annuels (Esper, Frank et Luterbacher, 2007; Esper *et al.*, 2007), de la densité du bois (Bouriaud *et al.*, 2005) ou des isotopes (Treydte *et al.*, 2006), ou dans l'étude de certains phénomènes géomorphologiques (Gärtner, 2007; voir Filion et Gärtner dans cet ouvrage). Cependant, les études précises des propriétés anatomiques du bois en lien avec les changements environnementaux sont relativement rares. Bien que les nombreuses propriétés microscopiques susceptibles d'être influencées par les conditions environnementales soient connues (Fengel et Wegener, 2003; Wiedenhoef et Miller, 2005), elles ont

rarement été utilisées dans des études dendroécologiques. La détermination du moment précis où un arbre réagit à un événement ou à un stress, pourtant essentielle aux fins de datation, n'a été que rarement effectuée à ce jour (Heinrich, Gärtner et Monbaron, 2007).

En ce qui a trait à l'effet du réchauffement planétaire, le développement des méthodes existantes et de nouvelles méthodes d'enregistrement et de quantification des processus environnementaux passés et récents sera nécessaire, surtout dans les recherches portant sur l'impact des changements climatiques (Gärtner, 2007). En étendant ainsi la recherche traditionnelle en anatomie du bois aux études écologiques, les spécialistes de la dendrochronologie sont maintenant en mesure d'analyser de nouveaux paramètres et de développer de nouvelles méthodologies afin de mieux comprendre les effets à court et à long termes de facteurs environnementaux spécifiques sur l'anatomie des plantes ligneuses. Une connaissance approfondie des variations des propriétés des cellules au sein des cernes de croissance en lien avec des facteurs précis (force mécanique, fluctuation climatique) est fondamentale afin de comprendre la variabilité du développement des cernes annuels.

TECHNIQUES DE PRÉPARATION DES ÉCHANTILLONS

En comparaison aux techniques de mesure de la largeur des cernes annuels, l'identification des variations anatomiques du bois fait appel à des techniques de préparation plus complexes. Les procédés pour réaliser les coupes, teindre les échantillons à l'aide de divers types de colorant ou pratiquer une inclusion (cire, paraffine) sont nombreux et dépendent des objectifs de la recherche (Schweingruber, 2007). Afin d'analyser les structures du bois au plan macroscopique et, par exemple, de déterminer le nombre, la taille et la distribution des vaisseaux dans les bois durs, la surface de l'échantillon peut être polie à l'aide d'un papier abrasif fin ou d'une sableuse (Hoadley, 1990). Toutefois, on obtient de meilleurs résultats à l'aide d'une lame de rasoir ou d'un microtome permettant de niveler la surface des échantillons de bois (Figure 1). On peut pratiquer de telles coupes dans des échantillons de charbon à l'aide d'une lame de rasoir mais les résultats sont souvent meilleurs en cassant les échantillons (Hoadley, 1990). Si la lame de rasoir est l'instrument indispensable pour traiter les petits échantillons, un microtome spécialement conçu pour les carottes permet d'obtenir une surface lisse sur l'ensemble d'une carotte (Gärtner et Nievergelt, 2010). Après une telle opération, contrairement à ce qui survient après un sablage, les cavités cellulaires sont exemptes de la poussière de sablage, ce qui permet de procéder à l'analyse d'images numérique. En plus de ce vide qui caractérise le lumen des cellules, une coupe fine des parois cellulaires et la surface lisse des échantillons sont autant d'éléments qui permettent l'application de la densitométrie de haute fréquence (Schinker, Hansen et Spiecker, 2003; von Schnakenburg, Bräuning et Helle, 2008) à l'ensemble d'une carotte.

Aux fins de l'analyse d'images numérique, on peut colorer la surface des échantillons (parois cellulaires) à l'encre noire et combler les cavités cellulaires de craie blanche de manière à accroître le contraste entre la paroi et le lumen des cellules (Schweingruber, 1983; Garcia Gonzalez et Fonti, 2008).

La microscopie par transmission lumineuse ou à balayage est surtout utilisée dans l'analyse de propriétés bien spécifiques comme la structure des parois cellulaires, les cloisons perforées ou les ponctuations, à fort grossissement, c'est-à-dire < 1000X (Carlquist, 2001). La microscopie par transmission lumineuse est la méthode la plus couramment

utilisée dans les analyses anatomiques telles qu'appliquées en dendrochronologie, ce qui demande toutefois la préparation de coupes minces au microtome (Bracegirdle, 1986; Schweingruber, 1990; Schweingruber, Börner et Schultze, 2006). Elle peut aussi être utilisée pour le charbon mais les fragments doivent avoir subi une inclusion avant que la coupe ne soit effectuée (Igersheim et Cichocki, 1996). Le choix de la direction est crucial à l'étape de la préparation des coupes minces qui sont obtenues en coupe transversale ou en coupe longitudinale à l'axe des cellules, selon l'objectif poursuivi.

Les études dendrochronologiques focalisent sur la croissance des arbres et des arbustes. Par conséquent, les coupes les plus utiles à l'analyse de la croissance annuelle de la tige, des branches ou des racines sont effectuées perpendiculairement à l'axe longitudinal, c'est-à-dire dans un plan transversal. Avant la coupe, les échantillons doivent donc être orientés correctement par rapport à la lame du microtome (Hoadley, 1990), d'où la nécessité de bien voir la direction des cellules du bois. En fendant un échantillon de dimension appropriée dans le sens longitudinal, la direction des trachéides et des fibres du bois est visible le long du plan de clivage et l'échantillon peut être orienté sans difficulté (Schweingruber, 1990).

L'utilisation d'un microtome manuel à glissoir (Figure 2a,b) est recommandée car cette technique permet d'obtenir des coupes minces d'une grande qualité (Schweingruber, Börner et Schultze, 2006). Bien orientés, les échantillons sont fixés dans un support (Figure 2c) et



FIGURE 1. a) Exemple d'un microtome permettant d'obtenir une coupe mince de carotte. Carotte et coupe mince b) de chêne (*Quercus*) et c) d'épinette (*Picea*). (Modifié de Gärtner et Nievergelt, 2010).

taillés jusqu'à l'obtention d'une première coupe complète. Puis, une coupe d'une épaisseur de 10-15 μm est obtenue (Figure 2d) et déposée sur une lame de verre (Figure 2e,f,g) en vue d'une préparation ultérieure.

En règle générale, les bois tendres et les bois durs des régions tempérées peuvent faire l'objet d'une coupe mince sans subir de traitement mais, en raison de la densité du bois, certains échantillons peuvent demander un traitement particulier avant de réaliser une coupe anatomique. Le bois des arbres et des arbustes dont la densité avoisine 1,0 g/cm³ comme chez le buis commun (*Buxus sempervirens* L.) devra être attendri, par exemple en faisant bouillir l'échantillon avant que la coupe ne soit pratiquée (Schweingruber, 1990). Certaines perturbations peuvent influencer la croissance des arbres et des arbustes de sorte que la densité des bois tendres peut être très élevée en raison de la formation de bois de compression (Timell, 1986). Le bois doit alors être attendri avant de réaliser la coupe. Un bois très mou ou carié devra, au contraire, être imprégné avant la coupe, ce qui peut être réalisé par une inclusion de cire ou de paraffine. On peut aussi utiliser un microtome de type cryostat, les échantillons devant être congelés au moment de réaliser la coupe. On trouvera une description détaillée des techniques de microscopie et de préparation des échantillons dans divers ouvrages de référence (Berlyn et Mischke, 1976; Chaffey, 2002; voir aussi Deslauriers *et al.* dans cet ouvrage).

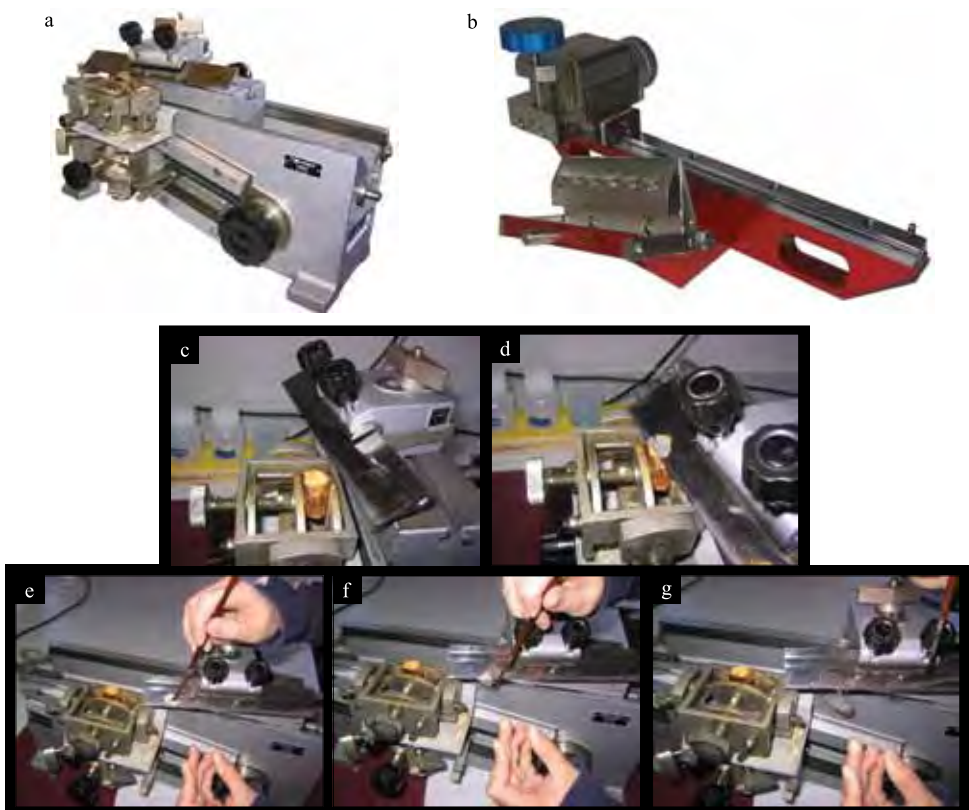


FIGURE 2. Microtomes manuels à glissement a) de type Reichert et b) de type GSL. Étapes de la réalisation de coupes minces (c à g).

VISIBILITÉ DES CERNES ANNUELS

Afin de décrire les variations anatomiques au sein des cernes de croissance des arbres et des arbustes reliées à des changements environnementaux, il est primordial de distinguer la limite des cernes dans les bois tendres et dans les bois durs. Chez les conifères des régions tempérées et boréales comme le mélèze, l'épinette et le pin, cette limite peut être aisément déterminée en vue macroscopique, au contact entre les cellules à paroi épaisse du bois final et les cellules à paroi mince du bois initial dans le cerne suivant. La limite des cernes annuels est aussi apparente dans les bois à zone poreuse comme chez le chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) ou le châtaigner commun (*Castanea sativa* Gaertn.) (Figure 3a) et dans les bois à zone semi-poreuse comme chez le frêne commun (*Fraxinus excelsior* L.) (Figure 3b). Toutefois, elle n'est pas toujours apparente dans les bois à pores diffus comme chez le bouleau verruqueux (*Betula pendula* Roth) (Figure 3c) et surtout chez les arbustes.

La limite des cernes annuels dans la tige ou la racine des conifères (Figure 4) et même dans les bois à zone poreuse ou à zone semi-poreuse est moins claire lorsque les conditions de croissance sont particulièrement difficiles en raison, par exemple, de basses températures ou de précipitations très faibles. Ces conditions causent des fluctuations intraannuelles de la densité du bois et la limite des cernes est souvent difficile à distinguer (Rigling *et al.*, 2001; 2002). C'est aussi le cas des arbres et des arbustes des régions méditerranéennes et subtropicales où la dormance hivernale est moins marquée que celle des régions tempérées (Zahner, 1963; Kuo et McGinnes, 1973). Dans ces situations, les changements dans les structures anatomiques sont plutôt causés par une sécheresse prolongée entraînant la formation de faux cernes (Nicault *et al.*, 2008) qui ne peuvent être distingués des vrais cernes qu'à l'aide d'une analyse microscopique. On devra, par conséquent, avoir recours à des coupes minces afin d'identifier les cernes annuels chez ces espèces et obtenir une description détaillée de la structure anatomique des faux cernes et des vrais cernes. Par exemple, la présence d'une rangée terminale de cellules de bois final aplaties permettra de déterminer la limite des cernes (Figure 4c). Les coupes minces sont aussi très utiles à l'analyse des bois tendres ou des bois durs chez des individus qui ont crû dans des situations extrêmes comme à la limite des arbres. De tels échantillons témoignent généralement d'une croissance très lente, certains cernes ne comprenant parfois que deux rangées de cellules. Les coupes minces laissent habituellement voir des cernes très nombreux et elles augmentent beaucoup la précision des mesures de largeur (Figures 3 et 4).

CROISSANCE SECONDAIRE INTRAANNUELLE

L'identification des limites de cernes est fondamentale à leur datation précise et à l'analyse de la croissance des arbres et des arbustes. Pour arriver à une reconstitution plus poussée des changements environnementaux, on doit en plus développer une bonne compréhension de la croissance intraannuelle des plantes (voir Deslauriers *et al.* dans cet ouvrage). La connaissance des étapes du développement des cellules du bois pendant la saison de croissance revêt une importance particulière dans l'étude de l'impact à court terme de certains phénomènes comme les processus géomorphologiques (Gärtner, 2007; voir Fillion et Gärtner dans cet ouvrage). Les changements anatomiques peuvent ainsi aider à situer plus précisément dans le calendrier annuel le moment où s'est produit un événement donné.

Afin d'identifier clairement les étapes du développement des plantes ligneuses et analyser le patron de variation de la croissance intraannuelle, diverses techniques reposant sur le prélèvement périodique de microéchantillons ont été développées à cet effet. Ces techniques sont décrites en détail par Deslauriers *et al.* dans cet ouvrage, de même que les dommages qui peuvent en découler ainsi que les avantages et inconvénients de chacune. Il convient de

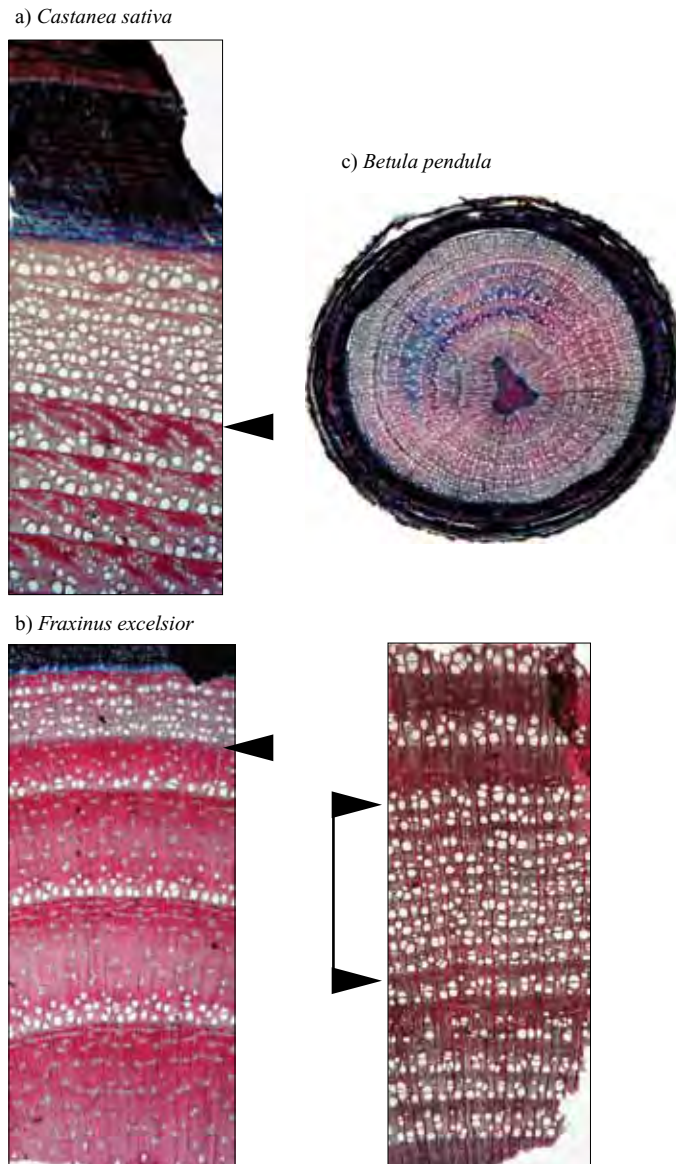
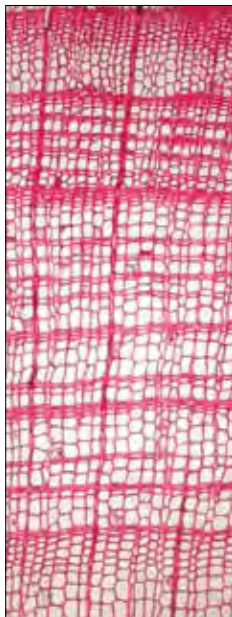


FIGURE 3. a) Coupes minces du châtaignier commun (*Castanea sativa* Gaertn.) et b) du frêne commun (*Fraxinus excelsior* L.) montrant un changement abrupt depuis des cernes faciles à distinguer à des cernes très étroits (flèche noire) et difficiles à distinguer en vue macroscopique. En c), la section transversale d'une tige de bouleau verruqueux (*Betula pendula* Roth) montre que les cernes sont plus visibles après l'application d'une teinture.

a) *Larix gmelinii*



b) *Cedrus atlantica*



c) *Pinus sylvestris*

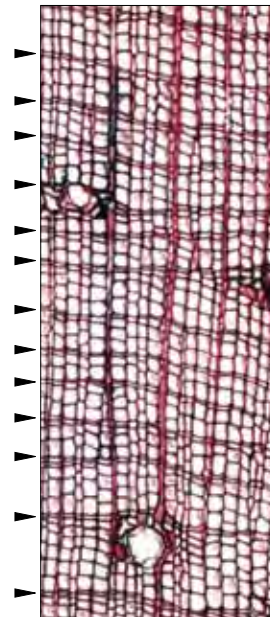


FIGURE 4. a) Coupe transversale d'une tige du mélèze de Dahurie (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) échantillonnée en Sibérie, sur le plateau d'Anabarska, en Russie (diamètre de l'échantillon: 1 cm; nombre de cernes annuels : 75). Dans la partie interne, les cernes annuels ne sont pas visibles en vue macroscopique. La limite des cernes est difficile à distinguer sans la réalisation de coupes minces. b) Coupe mince dans une racine du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* (Manetti ex Endl.) Carrière. c) Coupe mince dans une tige du pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.).

mentionner que l'étendue du tissu lésé sera proportionnelle à la taille de la blessure initiale infligée à la tige. L'utilisation d'une aiguille minimise les dommages à la tige, à la branche ou à la racine (Figure 5). Le *pinning* est une technique parfaitement adaptée à l'analyse de la croissance des arbres tropicaux (Heinrich et Banks, 2006a; 2006b; Schmitz *et al.*, 2007).

On recommande un échantillonnage répété à la microcarotteuse (*puncher*) afin de pouvoir immédiatement réaliser les coupes minces et procéder à l'analyse de la croissance

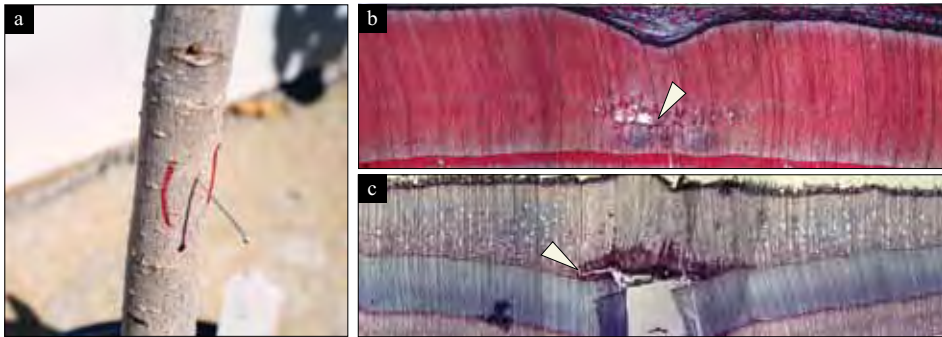


FIGURE 5. a) Aiguille enfoncée dans une tige à des fins de microcarottage. Coupes minces d'un cerne formé après l'échantillonnage par *pinning* (flèches blanches) montrant son effet sur la structure du bois b) d'un mélèze d'Europe (*Larix decidua* Mill.) et c) d'un aulne glutineux (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.). À noter chez l'aulne, le bleu dans le bois de tension formé en raison du *pinning*.

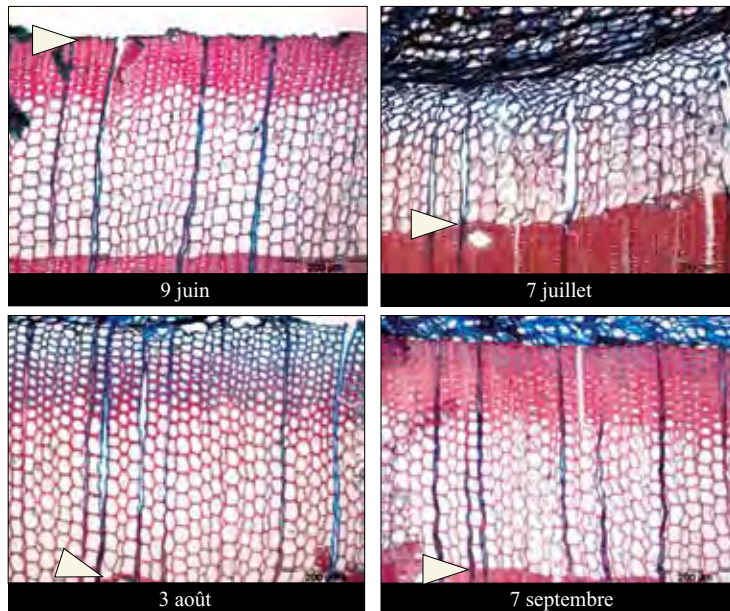


FIGURE 6. Développement du cerne de 2004 chez un mélèze d'Europe (*Larix decidua* Mill.) échantillonné à la microcarotteuse (*puncher*) (Saastal, Wallis, Suisse, altitude : 1550 m). La flèche blanche indique la limite entre les cernes de 2003 et de 2004 à la date indiquée.

radiale d'un arbre ou d'un arbuste (Figure 6) (Forster, Schweingruber et Denneler, 2000; Rossi, Anfodillo et Menardi, 2006). Plusieurs études anatomiques ont d'ailleurs montré l'utilité de cet instrument (Deslauriers et Morin, 2005; Gricar *et al.*, 2005; Heinrich, Gärtner et Monbaron, 2007; Rossi *et al.*, 2008).

Variations anatomiques du bois en régions tempérées

Les structures anatomiques du bois des arbres et des arbustes des régions tempérées et subtropicales sont connues et décrites dans diverses publications (Fahn, Werker et Bass, 1986; Wheeler, Baas et Gasson 1989; Neumann *et al.*, 2001; Benkova et Schweingruber, 2004; Richter *et al.*, 2004; Schweingruber et Poschlod, 2005). Elles comprennent divers types de cellules qui se caractérisent par leur nombre et leur répartition dans le bois, la taille du lumen, l'épaisseur et la composition de la paroi cellulaire, mais aussi par la présence de cellules spécialisées comme celles des canaux résinifères ou d'autres canaux produisant des huiles. Ces structures présentent un grand intérêt en sciences de l'environnement, plus particulièrement en dendroécologie (Jansen *et al.*, 2004; Schweingruber, Börner et Schultze, 2006; Gärtner, 2007; Schweingruber, 2007). Bien que correspondant à une réponse à des changements de l'environnement, essentiellement de nature climatique, leurs caractéristiques peuvent aussi résulter de perturbations comme le feu ou de dommages causés par les insectes. Alors que les données en continu, par exemple la taille du lumen des vaisseaux mesurés dans plusieurs cernes consécutifs, font habituellement l'objet d'une quantification, les réponses ponctuelles comme la formation de bois de réaction sont souvent évaluées uniquement de façon qualitative.

Au cours de la dernière décennie, les systèmes d'imagerie numériques ont beaucoup accéléré la mesure des caractéristiques anatomiques du bois comme le nombre de trachéïdes et de vaisseaux; ils ont permis d'élaborer plusieurs chronologies sur la base de ces mesures (voir Cournoyer dans cet ouvrage). Les études sur le bois des conifères ont surtout porté sur les variations intraannuelles de la densité du bois (Schweingruber 1992a) et la taille des trachéïdes (Munro *et al.*, 1996; Vaganov, Hughes et Shashkin, 2006). Contrairement aux gymnospermes, l'application de la radiodensitométrie aux angiospermes n'a pas été très fructueuse. Toutefois, chez les arbres feuillus, les techniques d'étude de l'anatomie du bois sont plus faciles à utiliser en raison de la structure plus diversifiée du bois.

TEMPÉRATURE

Les caractéristiques anatomiques du bois comme celles des vaisseaux peuvent renfermer des informations de nature écologique. Leurs variations à long terme ont toutefois été peu utilisées à ce jour dans la reconstitution de la température. Fonti et Garcia Gonzalez (2004) ainsi que Fonti, Solomonoff et Garcia Gonzalez (2006) ont utilisé les caractéristiques des vaisseaux du bois initial chez le châtaignier commun afin de reconstituer les températures pendant la période précédant leur formation (février à avril). Ces auteurs ont formulé l'hypothèse que la température de février et de mars exerce une influence sur la sensibilité du cambium aux auxines et que la température d'avril influence plutôt le démarrage de l'activité cambiale. Chez les conifères, au contraire, l'étude des variations à long terme des trachéïdes a été limitée par leur dimension qui est petite par rapport à celle des vaisseaux des angiospermes. Bien que les méthodes radiodensitométriques aient été

appliquées avec succès dans la reconstitution des températures (Schweingruber, 1992a), ce n'est que récemment qu'est parue une étude d'ensemble des caractéristiques anatomiques des trachéides (Vaganov, Hughes et Shashkin, 2006). Ces auteurs ont développé des trachéidogrammes de plusieurs espèces qui ont permis de reconstituer le patron de variation des températures, notamment chez des arbres de Sibérie. Il reste cependant beaucoup de travail à faire avant de pouvoir élaborer, sur la base des propriétés anatomiques du bois des conifères et à l'aide de coupes minces, de longues séries qui soient jugées équivalentes aux séries reposant sur la largeur des cernes et sur les méthodes classiques de reconstitution de la température (Fritts, 1976).

Bien que les reconstitutions de la température à l'aide de la largeur des cernes de croissance reposent essentiellement sur l'utilisation des arbres, de nouvelles approches mettant à profit les arbustes comme indicateurs des variations de la température ont donné de bons résultats. Les variations de la largeur des cernes annuels chez la camarine hermaphrodite (*Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hag.), déterminées à l'aide d'une analyse anatomique du bois, ont permis une reconstitution des changements de la température dans les Scandes, en Norvège centrale (Bär, Bräuning et Löffler, 2006). Les données indiquent que la largeur des cernes chez cette espèce est déterminée par la température moyenne en été, à l'échelle de la région, plutôt que par des différences topoclimatiques (Bär *et al.*, 2008). L'étude des arbustes pourrait aider à comprendre les changements qui surviennent à la limite des arbres en réponse au réchauffement planétaire, tant en altitude qu'en latitude (Körner, 1998; Wilmking et Juday, 2005), dans la zone arbustive qui est d'ailleurs peu étudiée à ce jour.

PRÉCIPITATION

Chez les angiospermes, la taille des vaisseaux a été fréquemment utilisée afin de reconstituer la précipitation. Sass et Eckstein (1995) ont montré que la surface des vaisseaux chez le hêtre européen (*Fagus sylvatica* L.) pouvait être utilisée afin de reconstituer la disponibilité en eau. Verheyden *et al.* (2005) rapportent des variations interannuelles de certaines caractéristiques des vaisseaux chez le palétuvier rouge (*Rhizophora mucronata* Lam.), une espèce de la mangrove. Ils ont interprété ces changements comme une réaction de compromis favorisant une efficacité de circulation de la sève pendant la saison pluvieuse (vaisseaux de grande taille) et une sécurité accrue pendant la saison sèche (vaisseaux petits et nombreux). Les caractéristiques des vaisseaux du bois initial ont été étudiées par Fonti et Garcia-Gonzalez (2004) chez le châtaignier commun et par Pumijumng et Park (1999) chez le teck (*Tectona grandis* L.). Chez ces deux espèces, la disponibilité en eau et la température exercent un rôle prépondérant pendant la période de formation des vaisseaux.

Corcuera, Camarero et Gil-Pelegrin (2004) ont étudié l'effet d'une sécheresse estivale sévère sur la croissance radiale et l'anatomie du bois du chêne vert (*Quercus ilex* L.). Ils ont fait ressortir l'impact positif des précipitations de janvier et de celles de juin à août sur la densité des vaisseaux. Ils ont aussi montré que la sous-espèce *Quercus ilex subsp. ballota* (Desf.) affiche une plasticité de croissance et une variabilité des caractéristiques anatomiques du bois en réponse à la sécheresse. Eilmann *et al.* (2006) ont aussi analysé la croissance du pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) et du chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd.) dans un site xérique d'une vallée des Alpes. Ils ont montré une diminution de la surface moyenne du lumen des vaisseaux dans le bois initial du chêne et du nombre de

trachéides du pin en réponse à la sécheresse. Ces espèces ont cependant affiché des réactions différentes de celles habituellement obtenues en milieu mésique. Pendant les années de sécheresse, la surface moyenne du lumen des vaisseaux du bois final a augmenté chez le chêne; le diamètre radial moyen des trachéides du pin a augmenté également dans le bois final mais il a légèrement diminué dans le bois initial. Les auteurs en ont conclu que les processus de formation du bois et de fonctionnement des cellules dans les sites xériques ne sont pas encore bien compris.

Garcia Gonzalez et Eckstein (2003) ont élaboré une série temporelle reposant sur la surface du lumen des vaisseaux dans le bois initial du chêne pédonculé, à l'aide de carottes d'arbres croissant sous des conditions climatiques maritimes. Cette série a été corrélée aux données climatiques de la même période. Les auteurs ont montré que la surface du lumen des vaisseaux dans le bois initial était reliée à la précipitation de février à avril, c'est-à-dire à la disponibilité en eau pendant la formation de ces vaisseaux. Ils en sont venus à la conclusion que cette caractéristique pouvait être utilisée pour reconstituer la précipitation printanière au cours des années antérieures à celles des registres météorologiques.

LUMIÈRE

La disponibilité de la lumière est le facteur de croissance le plus important chez les plantes (Schweingruber, 2001). Lorsque le pourcentage de lumière incidente passe sous un seuil critique, la croissance est généralement ralentie et provoque la formation de plantes rabougries. En plus de cette diminution de la taille des plantes, la structure du bois peut aussi être modifiée chez certaines espèces. Löhr (1969) a montré que les espèces à zone poreuse forment des cernes incomplets et que la structure anatomique des cernes annuels diffère de celle des arbres croissant sous des conditions de luminosité normales. Schöne et Schweingruber (1999) ont aussi montré l'effet d'un changement de luminosité; le bois formé en conditions ombragées contient des vaisseaux plus petits et moins nombreux, une plus grande proportion de cellules de parenchyme et de rayon, des fibres à paroi cellulaire plus mince, ainsi qu'une limite de cerne moins distincte que le bois normal. Ce changement des structures du bois serait relié à un stress mécanique et à un flux de circulation de la sève moins grand, ainsi qu'à une plus forte quantité d'hydrates de carbone emmagasinés dans les arbres croissant en conditions de faible luminosité.

Hoffmann et Schweingruber (2002) ont étudié l'anatomie du bois de jeunes arbres feuillus et l'effet d'une faible luminosité sur les structures du bois. Toutes les espèces étudiées ont montré qu'il y avait une relation positive entre la disponibilité de la lumière et la proportion de vaisseaux. Chez les individus de certaines espèces soumis à des conditions de faible luminosité, on a observé un moins grand nombre de vaisseaux dans le bois initial, un changement de la répartition des vaisseaux, une limite indistincte des cernes annuels ainsi que des cernes incomplets. Hoffmann et Schweingruber (2002) ont étudié un seul bois à zone poreuse, celui du frêne commun qui a une stratégie de survie différente de celles des arbres dont le bois est à pores diffus. L'eau n'étant transportée que dans les grands vaisseaux du bois initial, ces derniers ont une importance capitale au début de la saison de croissance chez les bois à zone poreuse. Le frêne commun a donc connu une augmentation importante de la taille des vaisseaux en réponse à une amélioration des conditions de luminosité (Hoffmann et Schweingruber, 2002).

Anatomie du bois, phénologie et dendrochronologie en régions tropicales

Sous les tropiques, la recherche en dendrochronologie fait face à plusieurs difficultés, comme celles d'identifier la limite des cernes de croissance, de distinguer les faux cernes des vrais cernes et de montrer leur caractère annuel. Plusieurs techniques ont été développées à cet effet, en dendrochronologie et dans des disciplines connexes comme l'anatomie du bois. Quand vient le moment d'utiliser une nouvelle espèce en dendrochronologie, il serait souhaitable de pouvoir disposer de données complémentaires en anatomie du bois et en phénologie ainsi que sur l'activité cambiale. Ces données permettent de comprendre le développement d'un arbre pendant toute la saison de croissance et, à l'aide de données météorologiques à haute résolution, de faire des inférences de nature écophysologique. Sous les tropiques, les recherches en anatomie du bois, en phénologie et sur l'activité cambiale ont été effectuées en parallèle et, malheureusement, la plupart des études n'abordent qu'un seul de ces aspects. Une analyse combinée de données phénologiques et anatomiques permet pourtant de déterminer à l'avance si une espèce donnée conviendra à l'analyse dendrochronologique. Ce chapitre permet de décrire la nature des informations qui peuvent émaner d'efforts conjugués de recherche, en particulier la contribution de l'anatomie du bois à la dendrochronologie et à d'autres disciplines.

Dans les régions tropicales, les études en dendrochronologie n'auront de succès que si les règles en ce qui a trait au choix des stations et à l'échantillonnage sont respectées (Worbes, 1990). Les espèces arborescentes à grande aire de répartition, par exemple les espèces à la fois subtropicales et tropicales, offrent les meilleures possibilités d'élaborer des séries dendrochronologiques solides, notamment dans les régions à saisonnalité climatique. En s'appuyant sur une meilleure connaissance des conditions de croissance des arbres dans ces régions, on pourrait ensuite transposer ces études dans les régions tropicales à climat plus constant (Stahle, 1999). Une stratégie efficace verrait d'abord à concentrer les efforts d'échantillonnage dans des sites à la limite latitudinale ou altitudinale de l'aire de répartition d'une espèce, là où les patrons de croissance sont variables.

L'utilisation des relevés de cernes diagnostiques (*skeleton plot sensu* Stokes et Smiley, 1968; Schweingruber, Kairiukstis et Shiyatov, 1990) et d'un logiciel de datation comme COFECHA (Holmes, 1994; Speer, 2010) constitue la première étape en vue de la datation des cernes de croissance chez les arbres tropicaux. En effectuant un relevé des cernes diagnostiques, les années des cernes très larges ou très étroits correspondent à des années caractéristiques permettant d'identifier les événements extrêmes enregistrés par la plupart des arbres; par voie de conséquence, les cernes de ces années caractéristiques sont visibles chez la majorité des échantillons. De plus, d'autres caractéristiques des cernes comme les faux cernes (variations intraannuelles de la densité) et la décoloration du bois peuvent faciliter le processus de datation (Heinrich et Banks, 2006a). Le logiciel COFECHA permet de vérifier la datation des cernes et d'évaluer la qualité d'une série dendrochronologique. Il permet, entre autres, d'obtenir une matrice de corrélation et donc une évaluation de la relation entre une partie d'une série donnée et une série de référence. Cette matrice facilite l'identification des erreurs de datation en concentrant la recherche sur un petit nombre d'années et permet de corriger la datation (Holmes, 1983). Une technique automatisée (*chronology stripping*) a été proposée par Fowler et Boswijk (2003) dans une étude du kauri (*Agathis australis* (D. Don) Lindley) afin d'améliorer le signal commun (EPS: *expressed population signal*) d'une chronologie.

Plusieurs échantillons sont retenus au départ, mais les séries individuelles qui contribuent à baisser la qualité statistique de la chronologie sont ensuite retirées une à une par itération.

En plus de la dendrochronologie, plusieurs disciplines peuvent contribuer à l'élaboration de séries dendrochronologiques fiables dans les régions tropicales. Les relations entre les conditions écologiques, la croissance des arbres, la phénologie et l'activité cambiale sont connues chez de nombreuses espèces des régions tempérées et subtropicales de l'hémisphère Nord. Chez les arbres tropicaux, au contraire, de telles données sont rares, ce qui, dans bien des cas, complique notre compréhension de leur patron de croissance radiale. En règle générale, sous les tropiques, une bonne connaissance de l'écologie d'une espèce aide à mieux comprendre les données dendroécologiques. Des techniques biochimiques et radiochronologiques (Hua *et al.*, 2004) ont été utilisées afin d'identifier les erreurs de datation causées par les nombreux faux cernes dans les séries dendrochronologiques de *Callitris glaucophylla* J. Thompson et L. A. S. Johnson (Pearson et Searson, 2001). Des analyses à haute résolution des isotopes stables de l'oxygène, du carbone et de l'azote ont fait ressortir des fluctuations saisonnières qui constituent une réponse physiologique au climat et à la saisonnalité à l'aide d'échantillons qui ne laissent voir aucun cerne (Helle et Schleser, 2004; Poussart, Myneni et Lanzirrotti, 2006). Les propriétés densitométriques du bois, en particulier la densité maximale du bois final, montrent une sensibilité climatique plus grande là où la croissance est limitée par la température (Eckstein, Liese et Schmidt, 1979; Schweingruber, 1982). Les variations intraannuelles de la densité chez les arbres tropicaux ont aidé à distinguer des limites de cernes qui, en vue macroscopique, étaient à peine visibles (Worbes, Klosa et Lewark, 1995).

Dans les régions tropicales, les conditions responsables de la dormance des arbres sont méconnues. Les études se rapportant à la phénologie des arbres permettent d'identifier les facteurs qui influencent le comportement phénologique, la réactivation cambiale, la dormance et la formation des cernes (Roig, 2000; Heinrich et Banks, 2006b). Chaque espèce possède son propre comportement phénologique comme celui qui est associé à la coloration (rougissement) et à la chute des feuilles, ainsi que le déclenchement de réactions biochimiques internes entraînant l'activation ou la désactivation du cambium (Savidge, 2000). En plus des études phénologiques, les expériences portant sur la croissance présentent l'avantage d'assurer le suivi des réactions sous diverses conditions environnementales, selon des plans contrôlés et standardisés. Certaines conditions de croissance en milieu naturel comme l'incidence d'une sécheresse au milieu de la saison de croissance peuvent être simulées. Ces réponses anatomiques peuvent aider à comprendre les structures du bois à l'aide d'échantillons d'arbres croissant en milieu naturel (Danzer *et al.*, 2001; Leavitt, 2001).

En plus des techniques analytiques mentionnées ci-dessus, le patron de croissance des arbres tropicaux peut être aussi étudié à l'aide de dendromètres (Herzog, Häsler et Thum, 1995; Downes, Beadle et Worledge, 1999; Heinrich et Banks, 2005), par *pinning* ou microcarottage.

Dans les régions tropicales, la connaissance de l'écophysiologie des arbres à la suite de recherches en anatomie du bois a contribué à l'avancement de la dendrochronologie. Par exemple, l'étude anatomique de nombreux spécimens de bois a permis de dresser

une liste d'espèces, plutôt courte, convenant aux études dendrochronologiques (Worbes, 2002; voir Roig *et al.* dans cet ouvrage). L'anatomie comparée a aussi permis d'accroître notre compréhension des différences de croissance locales, selon l'origine géographique des échantillons (Carlquist, 1966). Dans la section suivante, nous aborderons plusieurs aspects de la recherche en anatomie du bois en relation avec la dendrochronologie des arbres tropicaux.

PÉRIODICITÉ DE LA CROISSANCE ET ANATOMIE DU BOIS

Jusqu'au début du 19^e siècle, la périodicité de la croissance des arbres tropicaux était vue comme un phénomène génétiquement hérité plutôt que sous contrôle environnemental (Schimper, 1898). Holtermann (1907), le premier scientifique à faire cette remise en question, considérait l'environnement, en particulier le climat, comme le facteur principal influençant la périodicité. Il fut d'ailleurs appuyé par les chercheurs du Jardin botanique de Bogor (anciennement Buitenzorg) à Java, en Indonésie (Volkens, 1903; Simon, 1914), qui avaient étudié la phénologie et la physiologie de plusieurs espèces indigènes et exotiques. Ces chercheurs ont réconcilié les deux points de vue et en sont venus à la conclusion que la périodicité de la croissance des arbres tropicaux est génétiquement héritée mais aussi modulée par les conditions du milieu et d'autres facteurs comme les interrelations qui s'établissent entre les organes d'une plante.

Coster (1923; 1927; 1928) a aussi étudié la périodicité de l'activité cambiale et son influence sur la structure du bois des arbres tropicaux au Jardin botanique de Bogor. Il a décrit de façon exhaustive la phénologie et le patron de croissance de 61 espèces arborescentes. Les arbres de certaines espèces ont montré des épisodes distincts de caducité et ont produit des cernes annuels. Chez le teck, la périodicité peut changer de façon draconienne à la suite d'un changement des conditions de croissance causé, par exemple, par une sécheresse prolongée, alors qu'elle a peu changé chez *Toona serrata* Roem. et *Toona surreni* Roem. Coster (1928) en est venu à la conclusion que la croissance rythmique était d'origine génétique alors que la périodicité ne l'était pas, cette dernière pouvant être modifiée à la suite d'un changement des conditions de croissance.

Les données de Coster (1928) ont été appuyées par Fahn et Werker (1990) qui ont observé l'activité cambiale chez des gommiers rouges (*Eucalyptus camaldulensis* Dehnh.) déplacés en Israël depuis l'Australie; l'activité cambiale serait déterminée par les propriétés génétiques acquises dans leur habitat d'origine, ainsi que le degré d'adaptabilité aux conditions prévalant dans leur nouvel habitat. La théorie de Coster (1928) voulant que la croissance rythmique soit génétiquement héritée et que la périodicité ne le soit pas a trouvé plus tard son prolongement dans les travaux de Borchert (1978) qui a utilisé l'appellation « périodicité de croissance endogène » afin de désigner la croissance rythmique héritée. D'après Borchert (1978), même les arbres tropicaux montrent une croissance périodique distincte résultant autant de l'endodormance que de l'écodormance, selon la nature des facteurs qui interviennent dans la cessation de croissance des arbres. La durée de la croissance rythmique dépend de facteurs génétiques (endodormance) et de conditions écologiques (écodormance) et elle pourra donc changer en déplaçant un arbre d'une région à une autre. Dans un milieu changeant, une périodicité secondaire exogène se surimpose en effet à la périodicité endogène fondamentale. Borchert (1991) soutiendra plus tard que l'inhibition corrélative peut aussi constituer une force causant un changement de la périodicité de

croissance d'un arbre. L'inhibition survient, par exemple, lorsqu'un faible rapport racines/tige résulte en un déficit en eau interne. La tige doit alors entrer en repos jusqu'à ce que les racines aient la capacité de lui assurer un apport suffisant en eau. Chez les jeunes arbres qui ont un rapport racines/tige élevé (en faveur des racines), la situation inverse peut se produire, de sorte que la jeune tige pourra croître sans période de dormance pendant quelques années jusqu'à ce que l'équilibre soit atteint entre le système racinaire et le système caulinaire. Sous les tropiques, les gaules de plusieurs espèces ont un feuillage persistant et une croissance continue pendant plusieurs années (Koriba, 1958). Avec un accroissement de leur taille, les arbres commencent à perdre leur feuillage pendant la saison sèche et à entrer en dormance au cours de périodes de plus en plus longues.

On observe souvent une transition entre la croissance périodique et la croissance continue de la tige chez les arbres matures en comparaison aux jeunes arbres. Chez les arbres tropicaux qui ont une croissance rythmique, la période de dormance a tendance à s'allonger avec la maturité, ce qui a été observé chez le teck en Inde (Priya et Bhat, 1999) et en Indonésie (Coster, 1928). Les jeunes individus ont montré un patron indistinct de croissance périodique par rapport à celui des arbres matures et donc une absence de cernes et un patron de croissance radiale indistinct. Ce phénomène a aussi été rapporté chez plusieurs espèces par Chowdhury (1961), Tomlinson et Longman (1981) et Fahh *et al.* (1981). On peut donc conclure que les arbres ont un rythme de croissance génétiquement hérité, mais que les périodes de croissance rythmique peuvent changer fortement en fonction des conditions écologiques.

PHÉNOLOGIE ET ANATOMIE DU BOIS

La phénologie décrit les phases du cycle vital des plantes, c'est-à-dire leur activité à chaque moment de l'année et les modalités selon lesquelles s'exercent les variations climatiques saisonnières et interannuelles. On peut ainsi obtenir un calendrier phénologique annuel ponctué d'événements distincts (Sparks et Carey, 1995). Les observations phénologiques constituent une source d'information précieuse dans l'étude des relations entre les cycles de végétation et l'environnement (Lieth, 1970). En règle générale, la formation du bois est fortement influencée, voire contrôlée, par la phénologie de l'arbre (Kozlowski, 1962). Par conséquent, les données phénologiques sont précieuses dans les études dendrochronologiques en régions tropicales. Les arbres croissant dans les régions tropicales humides où la saisonnalité est peu marquée ne forment pas de cernes distincts. Cependant, dans les régions tropicales où prévalent une saison pluvieuse et une saison sèche bien marquées, la dormance temporaire des arbres à feuillage décidu ou semi-décidu entraîne un arrêt de la croissance apicale, la chute des feuilles et la formation de zones de croissance distinctes (Sass, Eckstein et Killman, 1995; Sass, Killman et Eckstein, 1995). Chaque espèce a son propre calendrier phénologique en regard de la feuillaison et la chute des feuilles, ainsi que le déclenchement de processus biochimiques internes causant une activation ou une désactivation du cambium (Savidge, 2000).

En règle générale, le changement de la durée du jour est un facteur qui influence grandement la phénologie des arbres dans les régions tropicales. Un changement mineur de la photopériode peut parfois affecter la phénologie des arbres. Au Nigeria, après avoir étudié la phénologie de plusieurs espèces d'arbre, Njoku (1963; 1964) a montré que, chez au moins une espèce, l'entrée en dormance pouvait être influencée par des changements

mineurs de la durée du jour allant jusqu'à une heure. Breitsprecher et Bethel (1990) ont montré l'existence d'une relation inverse entre l'activité cambiale et la durée du jour. De leur côté, Rivera et Borchert (2001) ont montré qu'une réduction de la photopériode de seulement 30 minutes pouvait entraîner le début de la floraison chez plusieurs arbres tropicaux. Lorsque des études anatomiques sont effectuées sur des arbres croissant dans de telles conditions, l'utilisation conjointe de données phénologiques et anatomiques est d'une aide inestimable dans la compréhension de la croissance des arbres.

De plus, il semblerait exister une différence fondamentale entre les espèces à feuillage décadu et à feuillage semi-décadu en ce qui a trait à leur calendrier phénologique et les signaux menant à différentes phases comme le débournement des bourgeons, la feuillaison et la chute des feuilles. Rivera *et al.* (2002) ont montré que chez les espèces à feuillage décadu, le développement des bourgeons et la chute des feuilles sont induits respectivement par les premières pluies et le stress hydrique. Chez les espèces à feuillage semi-décadu, ces deux phénomènes sont induits respectivement par une augmentation et une diminution de la durée du jour, comme l'ont montré Frankie, Baker et Opler (1974) au Costa Rica. Daubenmire (1972) a aussi montré au Costa Rica que la durée du jour est le facteur contrôlant la coloration des feuilles chez plusieurs espèces arborescentes à feuillage décadu. Cependant, la sénescence des feuilles et l'abscission semblent davantage reliées au stress hydrique qu'à la durée du jour. On peut donc conclure de ces travaux, qu'en raison des différences entre les espèces à feuillage décadu et à feuillage semi-décadu, il importe de savoir si une espèce se rattache à l'un ou l'autre de ces groupes avant d'entreprendre des études en dendroclimatologie. De plus, une bonne connaissance des différences de signaux de nature phénologique entre ces deux groupes ainsi que des données anatomiques permettent d'améliorer le processus de sélection des sites et des espèces au début de toute étude dendroclimatologique dans les régions tropicales.

ANATOMIE COMPARÉE DU BOIS ET CROISSANCE DES ARBRES SOUS LES TROPIQUES

Plusieurs travaux indiquent que les caractéristiques anatomiques du bois des régions tropicales et subtropicales constituent de bons indicateurs du climat. Par exemple, Carlquist (1966) a découvert chez 328 espèces de la famille des *Compositae* (*Asteraceae*) une augmentation du nombre de vaisseaux, mais une diminution de leur diamètre le long d'une toposéquence, depuis des milieux mésiques jusqu'à des milieux arides. Carlquist (1975) a aussi associé certaines propriétés anatomiques du bois à divers facteurs écologiques, en particulier à la disponibilité en eau. Il a analysé le bois de plusieurs espèces du sud-ouest de l'Australie afin d'évaluer dans quelle mesure les caractéristiques anatomiques sont reliées aux facteurs écologiques. Il a mis au point un indice de vulnérabilité en divisant le diamètre des vaisseaux par leur nombre au mm² dans divers types de forêt, indice d'ailleurs bien corrélé à la température et à la précipitation (Carlquist, 1977).

February (1996) a étudié le diamètre et la fréquence des vaisseaux chez des espèces arborescentes d'Afrique du Sud. Il a montré que les arbres croissant sous des conditions humides avaient des vaisseaux plus larges mais moins nombreux que ceux des milieux secs. Den Outer et van Veenendaal (1976) ont étudié, en Côte d'Ivoire, le bois d'arbres en provenance d'une savane (avec sécheresse saisonnière) et d'une forêt ombrophile. Le bois en provenance de la savane avait un peu plus de tissu vasculaire et les vaisseaux étaient

plus nombreux et plus larges. Baas (1973; 1986), Barajas-Morales (1985), Wheeler et Baas (1993) ainsi que Woodcock et Ignas (1994) rapportent que les bois des régions tempérées ont des vaisseaux plus petits mais plus nombreux que les bois tropicaux. Lindorf (1994) a étudié le bois de 19 espèces en provenance d'une forêt sèche au Venezuela où les arbres avaient un nombre relativement élevé de vaisseaux de petit diamètre. Chez certaines espèces, les caractéristiques xéromorphiques du bois coexistent avec des adaptations comme la caducité. Chez d'autres espèces, par contre, le caractère xéromorphique de la structure du bois est mitigé, mais des adaptations xérophytiques subsistent comme la présence d'une tige assimilatrice, la succulence et un système racinaire profond.

Butterfield *et al.* (1993) ont montré que la densité des vaisseaux chez des arbres croissant en milieu naturel diminue le long d'un gradient radial, depuis le bois jeune vers le bois mature, chez deux espèces, *Hyeronima alchorneoides* Allemão et *Vochysia guatemalensis* Donn. Sm., alors que leur diamètre tangentiel augmente. D'après Rury et Dickison (1984), chez certaines espèces anatomiquement bien adaptées aux milieux humides et qui peuvent aussi croître en milieu sec, la caducité viendrait atténuer les effets d'un xylème plus ou moins adapté à la sécheresse. Elle permettrait aussi le développement temporaire ou permanent de caractéristiques anatomiques de nature mésomorphique dans des sols secs.

Woodcock (1994) a étudié la répartition mondiale d'espèces produisant un bois à zone poreuse et un bois à zone semi-poreuse, leur abondance étant influencée tant par la température que par la précipitation. Dans une étude sur le peuplier de l'Euphrate (*Populus euphratica* Oliv.), Liphshitz et Waisel (1970) rapportent qu'une croissance vigoureuse sous des conditions humides favorisent la formation de cernes de croissance larges et de bois à pores diffus, alors qu'une croissance sous des conditions sèches contribue plutôt à la formation de cernes étroits et de bois à zone poreuse. *Adesmia horrida* Hook et Arn. a ainsi formé du bois à zone poreuse dans des stations sèches et du bois à zone semi-poreuse dans des stations humides (Roig, 1986). Priya et Bhat (1999) ont étudié de jeunes plants de teck en Inde et ont découvert que les jeunes arbres poussant sous régime d'irrigation avaient tendance à former du bois à pores diffus pendant les premières années de croissance, mais que ceux qui en avaient été exemptés avaient formé du bois à zone poreuse.

Wiemann *et al.* (1998) soutiennent que les peuplements forestiers de même physiologie mais de composition différente devraient être soumis à des conditions climatiques comparables. Ils ont analysé 50 caractéristiques anatomiques d'espèces végétales, dont le diamètre des vaisseaux et le parenchyme marginal, provenant de 37 régions d'Amérique, d'Afrique et de Malaisie. Ils ont conclu que ces paramètres sont hautement corrélés à la température et moyennement corrélés aux précipitations. Dadswell et Ingle (1954) ont étudié l'anatomie du bois de *Nothofagus*. Ils ont identifié deux populations, l'une comprenant les espèces de la Nouvelle-Guinée et l'autre comprenant les espèces tempérées de l'Afrique du Sud, de la Nouvelle-Zélande et de l'Australie. La première population se distingue de la seconde par la présence de vaisseaux larges mais moins nombreux et de bandes de parenchyme distinctes. Wilkins et Papassotiriou (1989) ont étudié les changements anatomiques dans le bois du mimosa à bois noir (*Acacia melanoxylon* R. Br.) en relation avec la latitude. Ils ont trouvé une relation négative entre le nombre et le diamètre des vaisseaux et la latitude et en sont venus à la conclusion que la part de la plasticité phénotypique et de la génétique dans les changements latitudinaux demeure obscure.

VRAIS CERNES ET FAUX CERNES

D'après le *Multilingual Glossary of Dendrochronology* (Kaennel et Schweingruber, 1995), les vrais cernes et les faux cernes ne peuvent être distingués sur une base morphologique. Les faux cernes sont des zones de croissance au sein des cernes annuels dont les limites sont assez bien marquées et qui ne peuvent être identifiés que par interdatation, contrairement aux fluctuations mineures de la densité qui sont identifiables à leur limite diffuse. Les causes à l'origine de la formation de faux cernes peuvent être étudiées expérimentalement, en appliquant divers traitements. Toutefois, peu d'études ont abordé la relation entre les changements des conditions environnementales et la réponse anatomique des arbres.

Coster (1923; 1926; 1927; 1928) a étudié la phénologie et la périodicité de la croissance chez plus de 50 espèces en Indonésie. Il a aussi tenté de produire artificiellement des cernes de croissance par la défoliation, la simulation de conditions d'ombrage et l'application d'un traitement prévoyant une quantité minimale d'eau chez quelques espèces (*Tectona grandis*, *Toona serrata* et *Melia azedarach* L.). Dans l'expérience de défoliation, les arbres ont été complètement ou partiellement défoliés. Les arbres ayant subi une défoliation complète ont formé un cerne supplémentaire comprenant une zone de vaisseaux de même taille que les vaisseaux formés avant la défoliation. Ces vaisseaux n'étaient pas bordés de cellules de parenchyme initial comme c'est généralement le cas chez les espèces du genre *Toona*. Aucun changement de la taille des fibres n'a été observé. Les mêmes effets furent notés chez les arbres partiellement défoliés qui ont aussi formé une zone de vaisseaux, bien que moins distincte que chez les arbres complètement défoliés. L'impact de la défoliation décroît vers le bas de la tige. La croissance radiale des arbres complètement défoliés a été inférieure à celle des arbres partiellement défoliés, les conditions de croissance ayant été moins sévèrement altérées chez ces derniers.

Coster (1928) a aussi effectué une expérience chez *Tectona grandis* et *Melia azedarach* en simulant des conditions d'ombrage. Les arbres ont été maintenus dans des chambres noires jusqu'à ce qu'ils perdent la totalité ou une partie de leurs feuilles. Les deux espèces ont alors formé une zone de croissance supplémentaire comprenant d'abord des assises de vaisseaux à paroi mince et comblées d'amidon, puis des assises de vaisseaux de petite taille mais nombreux. Au cours de la saison humide et en particulier pendant un cyclone (Webb, 1958; Unwin *et al.*, 1988), la faible luminosité en forêt peut limiter le métabolisme d'une plante pendant une longue période. Gopikumur et Bindu (1999) ont étudié les effets de l'ombrage sur la croissance de semis de *Toona ciliata* M. Roem. en Inde en les soumettant à des conditions d'ombrage de 50 %. Les plants soumis à ces conditions ont eu une meilleure croissance en hauteur, mais une moins bonne croissance radiale que les plants de milieu ouvert. Des résultats semblables ont été obtenus chez *Toona ciliata* en Australie (Heinrich et Banks, 2006a). Doley (1979) a étudié l'effet des conditions d'ombrage sur la formation du xylème chez *Eucalyptus grandis* Hill *ex. Maiden*. Dans des conditions de faible luminosité, les taux de division des cellules cambiales et d'épaississement des parois cellulaires seraient plus faibles que dans des conditions de bonne luminosité. En coupe transversale, la surface des vaisseaux n'a montré aucune différence significative entre les deux traitements.

Coster (1928) a privé d'eau, pendant deux semaines, des arbres de l'espèce *Melia azedarach*, ce qui a causé une défoliation totale et la destruction de l'apex des tiges. Après

un arrosage, les arbres ont formé de nouvelles feuilles ainsi qu'un faux cerne reconnaissable à l'absence de cellules de parenchyme et à la taille constante des vaisseaux. Il en a conclu qu'il était impossible de produire artificiellement un cerne intrasaisonnier (faux cerne) qui ne puisse se distinguer d'un cerne annuel. Il était d'avis qu'en raison de la relation étroite entre l'état du feuillage et l'activité cambiale, la croissance radiale devait immédiatement cesser après la défoliation. Le cambium n'entrant pas graduellement en dormance, les dernières cellules formées n'étaient pas différentes de celles qui constituent le bois final à paroi cellulaire épaisse et de petite dimension, tel qu'observé normalement en fin de saison. Les vaisseaux formés après la nouvelle feuillaison n'étaient pas non plus de taille différente. Enfin, comme le mentionne Coster (1928), la caractéristique la plus importante d'un faux cerne est l'absence de cellule de parenchyme.

Les résultats de Coster ont été confirmés par Heinrich et Banks (2006a; 2006b) lors d'expériences de croissance similaires effectuées chez *Toona ciliata* et *Toona sinensis*. Ces derniers ont pu identifier deux types d'anomalies de croissance, à savoir des zones de cernes étroits et de cernes indistincts ainsi que trois types de faux cernes. Toutefois, les expériences de croissance n'ont permis de produire qu'un seul type de faux cerne par une défoliation manuelle des arbres. En définitive, les résultats indiquent que les deux espèces peuvent convenir aux études dendroclimatologiques dans les régions tropicales.

DENDROCHRONOLOGIE DES ARBRES TROPICAUX

Dans les régions tropicales, les séries dendrochronologiques sont peu nombreuses car la résolution des cernes est insuffisante. Ces régions renferment néanmoins un bassin d'espèces qui offrent un potentiel pour des travaux en dendrochronologie. Bien que l'identification des espèces convenant à ces travaux constitue encore un défi, l'étude des structures anatomiques du bois des arbres tropicaux serait d'une grande utilité. On pourrait à cette fin mettre sur pied un « xylarium » réunissant des échantillons d'arbres tropicaux et donnant une description de la structure des cernes. Cette approche serait une alternative valable aux travaux de terrain ardu et dispendieux, dans des régions éloignées où l'on n'a pas toujours l'assurance d'une réussite. Heinrich (données non publiées) a fait porter ses efforts de recherche sur les *Meliaceae*, une famille parmi les plus prometteuses à des fins d'études dendrochronologiques dans les régions tropicales. Bien que plusieurs arbres (*Cedrela*, *Swietenia* et *Toona*) aient déjà été utilisés avec succès, on connaît peu de choses des autres espèces, au nombre de 550 environ. Plus de 1000 lames minces représentant 44 genres et 257 espèces et provenant des collections de la Belgique et des Pays-Bas ont été examinées. Les données indiquent que 247 espèces appartenant à 40 genres différents affichent une périodicité de croissance, mais que 45 espèces représentant 18 genres n'en montrent pas du tout. Seules quelques espèces possèdent une zone poreuse et montrent un changement de la densité des fibres et des bandes de cellules de parenchyme. Elles ne forment aucun faux cerne. Cette analyse démontre que quelques espèces de *Meliaceae* seraient faciles à utiliser à des fins dendrochronologiques. Plusieurs espèces ont des structures anatomiques particulières comme des bandes de parenchyme, mais des études écophysiological portant notamment sur l'activité cambiale, la croissance ou la phénologie seraient requises avant de pouvoir effectuer une analyse dendrochronologique.

Worbes (2002) a aussi élaboré une liste de 139 espèces d'Amérique du Sud comprenant une description, d'ailleurs très utile, des propriétés anatomiques comme le caractère

distinct des zones de croissance, la densité du bois, l'arrangement des bandes ou des cellules de parenchyme et des fibres, ainsi que la présence d'une zone poreuse. Il appert que les variations au sein d'un même cerne sont plus fortes chez les petits arbres des strates inférieures que chez les arbres des strates supérieures ou des arbres émergents. Certaines espèces ont une propension à former des cernes incomplets (*Terminalia ssp.*, *Swartzia ssp.*, *Annonaceae*, *Bignoniaceae*, *Tiliaceae*) et devraient par conséquent être échantillonnées et analysées avec beaucoup de soin.

Schweingruber (1992b) a échantillonné des arbres sur un vaste territoire en Australie afin de décrire les structures fondamentales des cernes chez les espèces qui pourraient être utilisées en dendrochronologie. Il a utilisé cinq classes pour évaluer le caractère distinct des cernes, la classe 1 correspondant à des limites de cerne très distinctes, fort probablement de vrais cernes, visibles sur toute la circonférence même quand ils sont étroits. À l'opposé, les arbres de la classe 5 ne montraient aucun changement de croissance et l'âge des tiges ne pouvait être déterminé. L'étude dendrochronologique des arbres tropicaux a suscité beaucoup d'intérêt ces dernières années. Les méthodes de recherche actuelles en anatomie du bois devront progresser et être utilisées avec d'autres techniques comme les méthodes biochimiques, afin de mieux saisir le mode de croissance des arbres en régions tropicales. Ces connaissances permettront de développer un plus grand nombre de chronologies dans ces régions et d'améliorer leur qualité. On trouvera dans Roig *et al.* (dans cet ouvrage) une revue des travaux effectués à ce jour dans l'hémisphère Sud.

Conclusion

L'application des méthodes dendroécologiques (étalonnage et vérification) à l'étude de l'anatomie du bois et des réactions à divers types de changements environnementaux et de perturbations est déficiente. Les recherches en anatomie du bois devraient avoir pour objectif principal de combler les lacunes dans notre connaissance des propriétés anatomiques du bois en réponse aux changements environnementaux. Ces connaissances permettraient notamment de comparer la réaction des arbres aux divers types de perturbation. La production d'un catalogue donnant les caractéristiques anatomiques associées à certaines conditions environnementales serait très utile à des fins de datation et de sélection dendrochronologiques, ainsi que d'identification des processus dans des régions où aucune donnée historique n'est disponible. Dans ce contexte, l'intégration de données expérimentales de croissance, de registres phénologiques à haute résolution et de mesures des propriétés anatomiques du bois permettrait de réunir des informations de nature écologique encore plus précises. Ces avancées sont rendues possibles grâce au développement rapide de la puissance des ordinateurs et de la performance des logiciels, ce qui entraîne une abondance de données quantitatives plus considérable qu'il y a 10 ans à peine.

Références

- Arber, A., 1942. Nehemiah Grew (1641-1712) and Marcello Malpighi (1628-1694): An Essay in Comparison. *Isis*, 34: 7-16.
- Baas, P., 1973. The wood anatomical range in *Ilex* and its phylogenetic and systematic significance. *Blumea*, 21: 193-258.
- Baas, P., 1982a. Systematic, phylogenetic, and ecological wood anatomy: History and perspectives. Pages 23-58 in P. Baas (ed.). *New Perspectives in Wood Anatomy*. Nijhoff / Junk Publishers, The Hague, Boston, Massachusetts.

- Baas, P. (ed.), 1982b. *New Perspectives in Wood Anatomy*. Nijhoff / Junk Publishers, The Hague, Boston, Massachusetts.
- Baas, P., 1986. Ecological patterns in xylem anatomy. Pages 327-352 in T. J. Givnish, (ed.). *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, New York, New York.
- Bär, A., A. Bräuning et J. Löffler, 2006. Dendroecology of dwarf shrubs in the high mountains of Norway: A methodological approach. *Dendrochronologia*, 24: 17-27.
- Bär, A., R. Pape, A. Bräuning et J. Löffler, 2008. Growth-ring variations of dwarf shrubs reflect regional climate signals in alpine environments rather than topoclimatic differences. *Journal of Biogeography*, 35: 625-636.
- Barajas-Morales, J., 1985. Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. *International Association of Wood Anatomists Bulletin*, 6: 355-364.
- Benkova, V. et F. H. Schweingruber, 2004. *Anatomy of Russian Woods*. Paul Haupt, Berne.
- Berlyn, G. P. et J. P. Mischke, 1976. *Botanical Microtechnique and Cytochemistry*. The Iowa State University Press, Ames, Iowa.
- Borchert, R., 1978. Feedback control and age-related changes of shoot growth in seasonal and non-seasonal climates. Pages 497-515 in P. B. Tomlinson et M. H. Zimmermann (eds). *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge University Press, New York, New York.
- Borchert, R., 1991. Growth periodicity and dormancy. Pages 221-245 in A. S. Raghvendra (ed.). *Physiology of Trees*. John Wiley & Sons, New York, New York.
- Bouriaud, O., J.-M. Leban, D. Bert et C. Deleuze, 2005. Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree Physiology*, 25: 651-660.
- Bracegirdle, B., 1986. *A History of Microtechnique: The Evolution of the Microtome and the Development of Tissue Preparation*. History of Microscopy Series. Science Heritage Ltd. Lincolnwood, Illinois.
- Breitsprecher, A. et J. S. Bethel, 1990. Stem-growth periodicity of trees in a tropical wet forest of Costa Rica. *Ecology*, 71: 1156-1164.
- Butterfield, R. P., R. P. Crook, R. Adams et R. Morris, 1993. Radial variation in wood specific gravity, fibre length and vessel area for two Central American hardwoods, *Hyeronima alchorneoides* and *Vochysia guatemalensis*: Natural and plantation grown trees. *International Association of Wood Anatomists Journal*, 14: 153-161.
- Carlquist, S., 1966. Wood anatomy of *Compositae*: A summary, with comments on factors controlling wood evolution. *Aliso*, 6: 25-44.
- Carlquist, S., 1975. *Ecological Strategies of Xylem Evolution*. University of California Press, Berkeley, California.
- Carlquist S., 1977. Ecological factors in wood evolution: A floristic approach. *American Journal of Botany*, 64: 887-896.
- Carlquist, S. J., 2001. *Comparative Wood Anatomy: Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*. Springer Series in Wood Science. Springer, Berlin.
- Chaffey, N. J. (ed.), 2002. *Wood Formation in Trees: Cell and Molecular Biology Techniques*. Taylor and Francis, New York, New York.
- Chapman, A., 1996. England's Leonardo: Robert Hooke and the art of experiment in Restoration England. *Proceedings of the Royal Institution*, 67: 239-275.
- Chowdhury, K. A., 1961. Growth rings in tropical trees and taxonomy. Abstract 280. 10th Pacific Science Congress, Pacific Science Association, Honolulu, Hawaii.
- Corcuera, L., J. J. Camarero, et E. Gil-Pelegrin, 2004. Effects of a severe drought on *Quercus ilex*: radial growth and xylem anatomy. *Trees: Structure and Function*, 18: 83-92.
- Coster, C., 1923. Lauberneuerung und andere periodische Lebensprozesse in dem trockenen Monsun Gebiete Ost-Javas. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg*, 33: 117-189.
- Coster, C., 1926. Die Buche auf dem Gipfel des Pangerango. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg*, 35: 105-119.
- Coster, C., 1927. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen- und Jahresringbildung in den Tropen. I. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg*, 37: 49-161.

- Coster, C., 1928. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen- und Jahresringbildung in den Tropen. II. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg*, 38: 1-114.
- Dadswell, H. E. et H. D. Ingle, 1954. The wood anatomy of the New Guinea *Nothofagus* Bl. *Australian Journal of Botany*, 2: 141-153.
- Danzer, S. R., S. W. Leavitt, I. Panyushkina, A. Mergner, E. Garcia et V. Best-Svob, 2001. Xylem tracheid development in *Pinus resinosa* seedlings in controlled environments. *Tree-Ring Research*, 57: 45-53.
- Daubenmire, R., 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in northwestern Costa Rica. *Journal of Ecology*, 60: 147-170.
- Den Outer, R. W. et W. L. H. van Veenendaal, 1976. Variation in wood anatomy of species with a distribution covering both rain forest and savanna areas of the Ivory Coast, West-Africa. Pages 182-195 in P. Baas, A. J. Bolton et D. M. Catling (eds). *Wood Structure in Biological and Technological Research*. Leiden Botanical Series No.3, Leiden University Press, Leiden.
- Deslauriers, A. et H. Morin, 2005. Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables. *Trees: Structure and Function*, 19: 402-408.
- Doley, D., 1979. Effects of shade on xylem development in seedlings of *Eucalyptus grandis* Hill ex. Maiden. *New Phytologist*, 82: 545-555.
- Downes, G. M., C. Beadle et D. Worledge, 1999. Daily stem growth patterns in irrigated *Eucalyptus globulus* and *E. nitens* in relation to climate. *Trees: Structure and Function*, 14: 102-111.
- Duhamel du Monceau, H. L., 1758. *La physique des arbres*. Guérin et Delatour, Paris.
- Eckstein, D., W. Liese et B. Schmidt, 1979. Dendroklimatologie und Dendroökologie. *Allgemeine Forstzeitschrift*, 34: 1364-1368.
- Eilmann, B., P. Weber, A. Rigling et D. Eckstein, 2006. Growth reactions of *Pinus sylvestris* L. and *Quercus pubescens* Willd. to drought years at a xeric site in Valais, Switzerland. *Dendrochronologia*, 23: 121-132.
- Esper, J., D. C. Frank et J. Luterbacher, 2007. On selected issues and challenges in dendroclimatology. Pages 113-132 in F. Kienast (ed.). *A Changing World: Challenges for Landscape Research*, Springer, Dordrecht.
- Esper, J., D. C. Frank, R. J. S. Wilson, U. Büntgen et K. Treydte, 2007. Uniform growth trends among central Asian low and high elevation juniper tree sites. *Trees: Structure and Function*, 21: 141-150.
- Fahn, A. et E. Werker 1990. Seasonal cambial activity. Pages 139-157 in M. Iqbal (ed.). *The Vascular Cambium*. Research Studies Press, Taunton.
- Fahn, A., J. Burley, K. A. Longman, A. Mariaux et P. B. Tomlinson, 1981. Possible contributions of wood anatomy to the determination of the age of tropical trees. Pages 31-54 in F. H. Bormann et G. Berlyn (eds). *Age and Growth Rate of Tropical Trees: New Directions for Research*. Proceedings of the Workshop on Age and Growth Rate Determination for Tropical Trees, Yale University, New Haven, Connecticut.
- Fahn, A., E. Werker et P. Baas, 1986. *Wood Anatomy and Identification of Trees and Shrubs from Israel and Adjacent Regions*. Israel Academy of Sciences, Jerusalem.
- February, E. C., 1996. Plant xylem anatomy, dendrochronology and stable carbon isotopes as tools in rainfall reconstruction in southern Africa. Ph.D. thesis, University of Cape Town, Cape Town.
- Fengel, D. et G. Wegener, 2003. *Wood. Chemistry, Ultrastructure, Reactions*. Kessel Verlag, Remagen.
- Fonti, P. et I. Garcia Gonzalez, 2004. Suitability of chestnut earlywood vessel chronologies for ecological studies. *New Phytologist*, 163: 77-86.
- Fonti, P., N. Solomonoff et I. Garcia Gonzalez, 2006. Earlywood vessels of *Castanea sativa* record temperature before their formation. *New Phytologist*, 173: 562-570.
- Forster, T., F. H. Schweingruber et B. Denneler, 2000. Increment puncher: A tool for extracting small cores of wood and bark from living trees. *International Association of Wood Anatomists Journal*, 21: 169-180.
- Fowler, A. et G. Boswijk, 2003. Chronology stripping as a tool for enhancing the statistical quality of tree-ring chronologies. *Tree-Ring Research*, 59: 53-62.
- Frankie, G. W., H. G. Baker et P. A. Opler, 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 62: 881-919.

- Fritts, H. C., 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London.
- García Gonzalez, I. et D. Eckstein, 2003. Climatic signal of earlywood vessels of oak on a maritime site. *Tree Physiology*, 23: 497-504.
- García Gonzalez, I. et P. Fonti, 2008. Ensuring a representative sample of earlywood vessels for dendroecological studies: An example from two ring-porous species. *Trees: Structure and Function*, 22: 237-244.
- Gärtner, H., 2007. Glacial Landforms, *Tree Rings: Dendrogeomorphology*. Pages 979-988 in S. A. Elias (ed.). *Encyclopedia of Quaternary Science*. Volume 2. Elsevier, Amsterdam.
- Gärtner, H. et D. Nievergelt, 2010. The core-microtome. A new tool for surface preparation on cores and time series analysis of varying cell parameters. *Dendrochronologia*, 28: 85-92.
- Gopikumur, K. et S. Bindu, 1999. Effect of shade on the growth of selected tropical forest tree species under nursery condition. *Journal of Tropical Forest Science*, 11: 651-653.
- Grew, N., 1682. *The Anatomy of Plants*. W. Rawlins, London.
- Gricar, J., K. Cufar, P. Oven et U. Schmitt, 2005. Differentiation of terminal latewood tracheids in silver fir trees during autumn. *Annals of Botany*, 95: 959-965.
- Hartig, T., 1878. *Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen*. Julius Springer, Berlin.
- Heinrich, I. et J. C. G. Banks, 2005. Dendroclimatological potential of the Australian red cedar. *Australian Journal of Botany*, 53: 21-32.
- Heinrich, I. et J. C. G. Banks, 2006a. Tree-ring anomalies in *Toona ciliata*. *International Association of Wood Anatomists Journal*, 27: 213-231.
- Heinrich, I. et J. C. G. Banks, 2006b. Variation of phenology, tree growth and wood anatomy of *Toona sinensis* and *Toona ciliata* in relation to different environmental conditions. *International Journal of Plant Science*, 167: 831-841.
- Heinrich, I., H. Gärtner et M. Monbaron, 2007. Tension wood formed in *Fagus sylvatica* and *Alnus glutinosa* after simulated mass movement events. *International Association of Wood Anatomists Journal*, 28: 39-48.
- Helle, G. et G. H. Schleser, 2004. Beyond CO₂-fixation by Rubisco: An interpretation of ¹³C/¹²C variations in tree rings from novel intra-seasonal studies on broad-leaf trees. *Plant, Cell and Environment*, 27: 367-380.
- Herzog, K. M., R. Häsler et R. Thum, 1995. Diurnal changes in the radius of a subalpine Norway spruce stem: Their relation to the sap flow and their use to estimate transpiration. *Trees: Structure and Function*, 10: 94-101.
- Hill, J., 1770. *The Construction of Timber*. Arnold Arboretum Library of Harvard University, Boston, Massachusetts.
- Hoadley, R. B., 1990. *Identifying Wood: Accurate Results with Simple Tools*. The Taunton Press. Taunton.
- Hoffmann, S. et F. H. Schweingruber, 2002. Light shortage as a modifying factor for growth dynamics and wood anatomy in young deciduous trees. *International Association of Wood Anatomists Journal*, 23: 121-141.
- Holmes, R. L., 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 43: 69-78.
- Holmes, R. L., 1994. *Dendrochronology Program Manual*. Laboratory of Tree-ring Research. Tucson, Arizona.
- Holtermann, C., 1907. *Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe*. Leipzig.
- Hua, Q., U. Zoppi, A. A. Williams et A. M. Smith, 2004. Small-mass radiocarbon analysis at ANTARES. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research*, B: 284-292.
- Igersheim, A. et O. Cichocki, 1996. A simple method for microtome sectioning of prehistoric charcoal specimens, embedded in 2-hydroxyethyl methacrylate (HEMA). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 92: 389-393.
- Jansen, S., P. Baas, P. Gasson, F. Lens et E. Smets, 2004. Variation in xylem structure from tropics to tundra: Evidence from vested pits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101: 8833-8837.

- Kaennel, M. et F. H. Schweingruber, 1995. Multilingual Glossary of Dendrochronology. Paul Haupt, Berne.
- Koriba, K., 1958. On the periodicity of tree-growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf fall, and formation of resting bud. *Gardens Bulletin*, Singapore, 17: 11-81.
- Körner, C., 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115: 445-459.
- Kozlowski, T. T., 1962. Photosynthesis, climate, and growth of trees. Pages 149-164 in T. T. Kozlowski (ed.). *Tree Growth*. Ronald Press, New York, New York.
- Kuo, M. L. et E. A. McGinnes, 1973. Variation of anatomical structure of false rings in eastern red-cedar. *Wood Science*, 5: 205-210.
- Leavitt, S. W., 2001. Seasonal response of $\delta^{13}\text{C}$ in *Pinus resinosa* Ait. seedling growth rings to changing environment in controlled growth experiments. *Dendrochronologia*, 19: 9-22.
- Lieth, H., 1970. Phenology in productivity studies. Pages 29-46 in D. E. Reichle (ed.). *Ecological Studies*. Volume 1. Springer-Verlag, Berlin.
- Lindorf, H., 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *International Association of Wood Anatomists Journal*, 15: 361-376.
- Lipshitz, N. et Y. Waisel, 1970. Effects of environment on relations between extension and cambial growth of *Populus euphratica* Oliv. *New Phytologist*, 69: 1064.
- Löhr, E., 1969. Jahresringverlust bei Laubbäumen mit ringporigem Holz. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, 140: 18-20.
- Metcalf, C. R., 1979. History of systematic anatomy. Pages 1-4 in C. R. Metcalf et L. Chalk (eds). *Anatomy of the Dicotyledons 1*. Oxford University Press, Oxford.
- Munro, M. A. R., P. M. Brown, M. K. Hughes et E. M. R. Garcia, 1996. Image analysis of tracheid dimensions for dendrochronological use. Pages 843-851 in J. S. Dean, D. M. Meko et T. W. Swetnam (eds). *Tree rings, Environment, and Humanity*. Proceedings of the International Conference, Tucson, Arizona. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- Neumann, K., W. Schoch, P. Détienne et F. H. Schweingruber, 2001. *Woods of the Sahara and the Sahel*. Paul Haupt, Berne.
- Nicault, A., S. Alleaume, S. Brewer, M. Carrer, P. Nola, et J. Guiot, 2008. Mediterranean drought fluctuation during the last 500 years based on tree-ring data. *Climate Dynamics*, 31: 227-245.
- Njoku, E., 1963. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria: I. Observations on mature trees. *Journal of Ecology*, 51: 617-624.
- Njoku, E., 1964. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria: II. Observations on seedlings. *Journal of Ecology*, 52: 19-26.
- Pearson, S. G. et M. J. Searson, 2001. A new technique in dendroecology using *Callitris*. Pages 39-47 in J. Dargavel, D. Hart et B. Libbis (eds). *Perfumed Pineries: Environmental History of Australia's Callitris Forests*. Centre for Research et Environmental Studies, Canberra.
- Poussart, P. M., S. C. B. Myneni et A. Lanzirrotti, 2006. Tropical dendrochemistry: A novel approach to estimate age and growth from ringless trees. *Geophysical Research Letters*, 33: L17711, 5 pages.
- Priya, P. B. et K. M. Bhat, 1999. Influence of rainfall, irrigation and age on the growth periodicity and wood structure in teak (*Tectona grandis*). *International Association of Wood Anatomists Journal*, 20: 181-192.
- Pumijumngong, N. et W. K. Park, 1999. Vessel chronologies from teak in northern Thailand and their climatic signal. *International Association of Wood Anatomists Journal*, 20: 285-294.
- Richter, H. G., D. Grosser, I. Heinz et P. E. Gasson, 2004. International association of wood anatomists list of microscopic features for softwood identification. *International Association of Wood Anatomists Journal*, 25: 1-70.
- Rigling, A., P. O. Waldner, T. Forster, O. U. Bräker et A. Pouttu, 2001. Ecological interpretation of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus sylvestris* on dry sites in the central Alps and Siberia. *Canadian Journal of Forest Research*, 31: 18-31.

- Rigling, A., O. Bräker, G. Schreiner et F. H. Schweingruber, 2002. Intra-annual tree-ring parameters indicating differences in drought stress of *Pinus sylvestris* forests within the *Erico-Pinion* in the Valais (Switzerland). *Plant Ecology*, 163: 105-121.
- Rivera, G. et R. Borchert, 2001. Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: Evidence from field observations and herbarium specimens. *Tree Physiology*, 21: 201-212.
- Rivera, G., S. Elliott, L. S. Caldas, K. Nicolossi, V. T. R. Coradin et R. Borchert, 2002. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees: Structure and Function*, 16: 445-456.
- Roig, F. A., 1986. The wood of *Adesmia horrida* and its modifications by climatic conditions. *International Association of Wood Anatomists Bulletin*, 7: 129-135.
- Roig, F. A. (ed.), 2000. *Dendrocronología en América Latina*. EDIUNC. Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza.
- Rossi, S., T. Anfodillo et R. Menardi, 2006. Trephor: A new tool for sampling microcores from tree stems. *International Association of Wood Anatomists Journal*, 27: 89-97.
- Rossi, S., A. Deslauriers, T. Anfodillo et M. Carrer, 2008. Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. *New Phytologist*, 177: 199-208.
- Rowell, R. M. (ed.), 2005. *Handbook of Wood Chemistry and Wood Composites*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Rury, P. M. et W. C. Dickison, 1984. Structural correlations among wood, leaves and plant habitat. Pages 495-540 in R. A. White et W. C. Dickison (eds). *Contemporary Problems in Plant Anatomy*. Academic Press, New York, New York.
- Sass, U. et D. Eckstein, 1995. The variability of vessel size in beech (*Fagus sylvatica* L.) and its ecophysiological interpretation. *Trees: Structure and Function*, 9: 247-252.
- Sass, U., D. Eckstein, D. et W. Killman, 1995. Periodicity of growth in a Malaysian dipterocarp. Pages 42-49 in S. Ohta, T. Fujii, N. Okada, M. K. Hughes et D. Eckstein (eds.). *Tree Rings: From the Past to the Future*. Proceedings of the International Workshop on Asian and Pacific Dendrochronology, Scientific Meeting Report 1. Forestry and Forest Products Research Institute, Tsukuba.
- Sass, U., W. Killman et D. Eckstein, 1995. Wood formation in two species of *Dipterocarpaceae* in peninsular Malaysia. *International Association of Wood Anatomists Journal*, 16: 371-384.
- Savidge, R. A., 2000. Intrinsic regulation of cambial growth. *Journal of Plant Growth Regulation*, 20: 52-77.
- Schacht, H., 1860. *Der Baum*. 2nd Edition. Berlin.
- Schimper, A. F. W., 1898. *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. Gustav Fischer, Jena.
- Schinker, M. G., N. Hansen et H. Spiecker, 2003. High-frequency densitometry: A new method for the rapid evaluation of wood density variations. *International Association of Wood Anatomists Journal*, 24: 231-239.
- Schmitz, N., E. M. R. Robert, A. Verheyden, J. G. Kairo, H. Beeckman et N. Koedam, 2007. A patchy growth via successive and simultaneous cambia: Key to success of the most widespread mangrove species *Avicennia marina*? *Annals of Botany*, 101: 49-58.
- Schmucker, T. et G. Linnemann, 1951. Geschichte der Anatomie des Holzes. Pages 3-78 in H. Freund (ed.). *Handbuch der Mikroskopie in der Technik V/1, Umschau, Frankfurt*.
- Schöne, B. R. et F. H. Schweingruber, 1999. Verzweigte Laubhölzer: Anatomische und morphologische Besonderheiten sowie ökologische Bedeutung. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 150: 132-141.
- Schweingruber, F. H., 1982. Measurement of densitometric properties of wood. Pages 107-114 in M. K. Hughes, P. M. Kelly, J. R. Pilcher et J. V. C. LaMarche (eds). *Climate from Tree Rings*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schweingruber, F. H., 1983. *Der Jahrring*. Standort, Methodik, Zeit und Klima in der Dendrochronologie. Paul Haupt, Berne.

- Schweingruber, F. H., 1990. Mikroskopische Holzanatomie / Anatomie microscopique du bois / Microscopic Wood Anatomy. Swiss Federal Institute of Forestry Research, Birmensdorf.
- Schweingruber, F. H., 1992a. Radiodensitometry. Pages 55-63 in E. R. Cook et L. A. Kairiukstis (eds). *Methods of Dendrochronology*. International Institute for Applied Systems Analysis, Kluwer Academic Publishers, Boston, Massachusetts.
- Schweingruber, F. H., 1992b. Annual growth rings and growth zones in woody plants in southern Australia, *International Association of Wood Anatomists Bulletin*, 13: 359-379.
- Schweingruber, F. H., 2001. Dendroökologische Holzanatomie. Anatomische Grundlagen der Dendrochronologie. Swiss Federal Institute for Forests, Snow and Landscape Research, Birmensdorf and Paul Haupt, Berne.
- Schweingruber, F. H., 2007. *Wood Structure and Environment*. Springer Series in Wood Science, Heidelberg.
- Schweingruber, F. H., A. Börner et E. D. Schultze, 2006. *Atlas of Woody Plant Stems. Evolution, Structure, and Environmental Modifications*. Springer, Heidelberg.
- Schweingruber, F. H., L. Kairiukstis et S. Shiyatov, 1990. Sample selection. Pages 23-35 in E. R. Cook et L. A. Kairiukstis (eds). *Methods in Dendrochronology*. International Institute for Applied System Analysis, Dordrecht.
- Schweingruber, F. H. et P. Poschlod, 2005. Growth rings in herbs and shrubs: Life span, age determination and stem anatomy. *Forest, Snow and Landscape Research*, 79: 195- 415.
- Simon, S. V., 1914. Studien über die Periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengebieten heimischen Bäume. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, 54: 71-187.
- Sparks, T. H. et P. D. Carey, 1995. The responses of species to climate over two centuries: An analysis of the Marsham phenological record, 1736-1947. *Journal of Ecology*, 83: 321-329.
- Speer, J. H., 2010. *Fundamentals of Tree-Ring Research*. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- Stahle, D. W., 1999. Useful strategies for the development of tropical tree-ring chronologies. *International Association of Wood Anatomists Bulletin*, 20: 249-253.
- Stokes, M. A. et T. L. Smiley, 1968. *An Introduction to Tree Ring Dating*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Tennessen, D., R. A. Blanchette et T. C. Windes, 2002. Differentiating aspen and cottonwood in prehistoric wood from charcoal great house ruins. *Journal of Archaeological Science*, 29: 521-527.
- Timell, T. E., 1986. *Compression Wood in Gymnosperms*. Springer, Berlin.
- Tomlinson, P. B. et K. A. Longman, 1981. Growth phenology of tropical trees in relation to cambial activity. Pages 7-19 in F. H. Bormann et G. Berlyn (eds). *Age and Growth Rate of Tropical Trees: New Directions for Research*. Proceedings of the Workshop on Age and Growth Rate Determination for Tropical Trees. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Treydte, K., G. H. Schleser, G. Helle, D. C. Frank, M. Winiger, G. H. Haug et J. Esper, 2006. Millennium-long precipitation record from tree-ring oxygen isotopes in northern Pakistan. *Nature*, 440: 1179-1182.
- Unwin, G. L., G. B. Applegate, G. C. Stocker et D. I. Nicholson, 1988. Initial effects of tropical cyclone "Winifried" on forests in north Queensland. Pages 282-296 in R. L. Kitching (ed.). *The Ecology of Australia's Wet Tropics*. Proceedings of the Ecological Society of Australia, Volume 15, Surrey Beatty, Sydney.
- Vaganov, E. A., M. K. Hughes et A. V. Shashkin, 2006. *Growth Dynamics of Conifer Tree Rings. Images of Past and Future Environments*. Springer, New York, New York.
- Verheyden, A., F. De Ridder, N. Schmitz, H. Beeckman et N. Koedam, 2005. High-resolution time series of vessel density in Kenyan mangrove trees reveal a link with climate. *New Phytologist*, 167: 425-435.
- Volkens, G., 1903. *Laubwechsel tropischer Bäume*. Gartenflora. A.W. Hayn's Erben, Berlin.
- von Mohl, H., 1827. *Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen*. Heinrich Laupp Verlag, Tübingen.

- von Mohl, H., 1828. Über die Poren des Pflanzen-Zellgewebes. Heinrich Laupp Verlag, Tübingen.
- von Schnakenburg, P., A. Bräuning et G. Helle, 2008. Detecting annual growth rhythms from high-frequency densitometry and carbon isotopes in tropical mountain rain forest trees in southern Ecuador. Pages 96-99 in D. Elferts, G. Brumelis, H. Gärtner, G. Helle et G. H. Schleser (eds). TRACE - Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology, Volume 6. GFZ Potsdam, Scientific Technical Report STR 08/05, Potsdam.
- Wagenführ, R., 1999. Anatomie des Holzes. Strukturanalytik - Identifizierung - Nomenklatur - Mikrotechnologie. DRW-Verlag Weinbrenner.
- Webb, L. J., 1958. Cyclones as an ecological factor in tropical lowland rainforest, North Queensland. Australian Journal of Botany, 6: 220-228.
- Wheeler, E. A. et P. Baas, 1993. The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstruction. Paleobiology, 19: 487-498.
- Wheeler, E. A., P. Baas et P. Gasson (eds), 1989. International association of wood anatomists list of microscopic features for hardwood identification. International Association of Wood Anatomists Bulletin, 10: 219-332.
- Wiedenhoft, A. C. et R. B. Miller, 2005. Structure and Function of Wood. Pages 9-33 in R. M. Rowell (ed.). Handbook of Wood Chemistry and Wood Composites. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Wiemann, M. C., E. Wheeler, S. R. Manchester et K. M. Portier, 1998. Dicotyledonous wood anatomical characters as predictor of climates. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 139: 83-100.
- Wilkins, A. P. et S. Papassotiriou, 1989. Wood anatomical variation of *Acacia melanoxylon* in relation to latitude. International Association of Wood Anatomists Bulletin New Series, 10: 201-207.
- Wilmking, M. et G. P. Juday, 2005. Longitudinal variation of radial growth at Alaska's northern treeline: Recent changes and possible scenarios for the 21st century. Global and Planetary Change, 47: 282-300.
- Woodcock, D. W., 1994. Occurrence of woods with gradation in vessel diameter across a ring. International Association of Wood Anatomists Journal, 15: 377-385.
- Woodcock, D. W. et C. M. Ignas, 1994. Prevalence of wood characters in eastern North America: What characters are most promising for interpreting climates from fossil wood? American Journal of Botany, 81:1243-1251.
- Worbes, M., 1990. Site and sample collection in tropical forests. Pages 35-40 in E. R. Cook et L. A. Kairiukstis (eds). Methods in Dendrochronology. International Institute for Applied System Analysis, Dordrecht.
- Worbes, M., 2002. One hundred years of tree ring research in the tropics. A brief history and an outlook to future challenges. Dendrochronologia, 20: 217-231.
- Worbes, M., D. Klosa et S. Lewark, 1995. Rohdichtestruktur von Jahresringen tropischer Hölzer aus zentralamazonischen Überschwemmungswäldern. Holz als Roh und Werkstoff, 53: 63-67.
- Zahner, R., 1963. Internal moisture stress and wood formation in conifers. Forest Products Journal, 13: 240-247.

Gärtner, H. et I. Heinrich, 2010. Anatomie des cernes annuels chez les plantes ligneuses en régions tempérées et tropicales. Pages 33-60 in S. Payette et L. Filion. La Dendroécologie : Principes, méthodes et applications. Presses de l'Université Laval, Québec, Québec.

CHAPITRE 3

Analyse du développement intraannuel des cernes de croissance

Annie DESLAURIERS¹, Sergio ROSSI¹,
Hubert MORIN¹ et Cornelia KRAUSE¹

La formation du bois est le résultat de l'accumulation de cellules de xylème produites par les plantes ligneuses dans le but de renouveler le système de transport de la sève, d'entreposer des substances et d'assurer un support mécanique à la tige. Chez les plantes ligneuses, le cambium est le méristème à la base de la croissance et de la formation du bois. À travers des cycles alternés de périodes de dormance et d'activité (influencés par le froid ou la sécheresse par exemple), le cambium produit les éléments du xylème durant les périodes d'activité favorables à la division cellulaire. Un cerne de croissance est le produit d'une période d'activité du cambium qui, dans les régions boréales et tempérées, s'étend du printemps à l'automne. Les études dendrochronologiques classiques considèrent la largeur ou la densité du cerne de croissance comme un tout, ce qui permet de produire des séries dendrochronologiques selon une échelle de temps annuelle (Fritts, 1976). Dans plusieurs études récentes, les caractéristiques anatomiques des cernes de croissance ont été utilisées comme séries temporelles pour extraire des signaux climatiques ou des informations écophysologiques, tant chez les conifères (Wang, Payette et Bégin, 2002; Kirilyanov *et al.*, 2003; Panyushkina *et al.*, 2003) que chez les arbres caducifoliés (Fonti et García-González, 2004; Fonti, Solomonoff et García-González, 2007). Ce genre d'étude permet de sélectionner une partie du cerne de croissance, par exemple les premiers vaisseaux formés au printemps (Fonti et García-González, 2008), augmentant ainsi la résolution temporelle. Une échelle plus fine que l'échelle annuelle est nécessaire pour comprendre la dynamique et les mécanismes de formation du cerne de croissance, le moment de la production et de la différenciation des cellules du xylème, ainsi que les effets du climat ou des facteurs physiologiques influençant la croissance radiale (Eckstein, 2004; Rossi et Deslauriers, 2007).

Pour les analyses du développement intraannuel des cernes de croissance, on subdivise la saison de croissance en de courtes périodes et les mesures sont prises selon des intervalles pouvant varier en fonction de la méthode retenue. Les méthodes d'étude de la

¹Département des Sciences Fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Québec G7H 2B1, Canada, annie_deslauriers@uqac.ca, sergio.rossi@uqac.ca, hubert_morin@uqac.ca, cornelia_krause@uqac.ca

formation du cerne de croissance se divisent en deux groupes en fonction du type de mesures effectuées (Tableau I) : (i) des mesures anatomiques portant sur des microéchantillons extraits périodiquement ou sur l'analyse de cicatrices laissées par des blessures périodiques au cambium (procédé appelé *pinning*) et (ii) des mesures externes directes de l'accroissement du tronc à l'aide de dendromètres. Dans le cas des mesures anatomiques, des coupes minces obtenues à l'aide de microéchantillons de bois sont colorées pour analyser les cellules du xylème. Quant aux mesures directes obtenues à l'aide de dendromètres, un instrument est placé à l'extérieur de l'écorce afin de mesurer les variations du diamètre ou de la circonférence du tronc au fil de la saison de croissance. Comme les informations obtenues diffèrent selon les techniques utilisées, le choix de la technique dépend largement des objectifs de l'étude (Tableau I).

Les données sur la dynamique de croissance durant la formation du bois permettent d'aborder des questions fondamentales d'écologie et de physiologie végétale. Ces questions ont trait à la phénologie de l'activité cambiale ou encore aux variations de la xylogénèse en fonction des facteurs internes (génétique, âge, taille, etc.) ou externes (facteurs environnementaux : climat, inondation, prédation, etc.).

Historique des techniques de mesure

Les méristèmes cambiaux et leurs dérivés ont été des sujets de recherche de la part des anatomistes, des physiologistes et des écologistes depuis plus d'un siècle. On peut consulter à cet égard l'historique de Knudson (1913). Les premières observations histologiques sur la durée de la croissance secondaire et sur la formation du bois ont été effectuées au microscope optique. Au début du 20^e siècle, on effectuait aussi des mesures périodiques du diamètre du tronc des arbres durant la saison de croissance, à l'aide d'un vernier (Buckhout, 1907), une technique remplacée par les dendromètres manuels et, plus récemment, par les dendromètres automatiques. Les premières analyses intraannuelles étaient aussi basées sur une division du cerne de croissance en bois initial et en bois final (Mork, 1928). Au cours des années 1950 et 1960, de nouvelles méthodes ont été développées. Des dendrographes ont été construits dans le but de mesurer en continu la croissance radiale (Fritts et Fritts, 1955), ce qui a permis d'obtenir une description des variations diurnes du tronc des arbres (Kozlowski et Winget, 1964). À la même époque, Wolter (1968) mettait au point le procédé du *pinning* (voir la revue de Seo, Eckstein et Schmitt, 2007) qui consiste à « blesser » le cambium avec une aiguille fine dans le but de le marquer à répétition durant la croissance,

TABLEAU I. Informations obtenues à l'aide des diverses méthodes d'analyse de la croissance intraannuelle.

	Dendromètres		Observations anatomiques	
	Manuel	Automatique	Microéchantillonnage	Pinning
Croissance intraannuelle	✓	✓	✓	✓
Mesures en continu		✓		
Production de cellules			✓	✓
Phénologie du cambium et du xylème			✓	
Durée de la xylogénèse			✓	✓

une technique ensuite utilisée dans plusieurs travaux (Nobuchi, Ogata et Siripatanadilok, 1995; Dünisch et Morais, 2002; Schmitt, Jalkanen et Eckstein, 2004). Au cours des années 1970, les études ont davantage porté sur la formation du bois en relation avec des facteurs environnementaux (Wodzicki, 1971; Denne, 1971; 1974; 1976; Denne et Smith, 1971). Une attention particulière a aussi été portée aux structures anatomiques des cernes de croissance (Eckstein, Frisse et Quiehl, 1977) et au développement des trachéidogrammes (Vaganov, 1990). Ces derniers montrent la variation de la dimension des cellules au sein d'un cerne de croissance, ce qui a permis d'aborder l'étude des cernes à l'échelle cellulaire. Certaines études récentes sur les caractéristiques anatomiques du bois, en particulier chez les arbres caducifoliés (Fonti et García-González, 2004; Fonti, Solomonoff et García-González, 2007; Fonti et García-González, 2008), ciblent une section précise du cerne. Elles relèvent de l'anatomie quantitative du bois.

Au cours des dernières décennies, l'importance écologique et économique des écosystèmes forestiers a donné un nouvel élan aux études sur le cambium et la xylogénèse à des résolutions temporelles plus fines que la durée d'une saison de croissance (Wimmer, Downes et Evans, 2002; Downes, Wimmer et Evans, 2004). Les analyses intraannuelles de la formation du cerne de croissance couvrent maintenant la phénologie de la formation du xylème (Deslauriers, Morin et Bégin, 2003; Mäkinen, Nöjd et Saranpää, 2003; Rossi, Deslauriers et Morin, 2003; Schmitt, Jalkanen et Eckstein, 2004; Deslauriers *et al.*, 2008; Seo *et al.*, 2008; Rossi *et al.*, 2009b), certains travaux se concentrant sur des événements précis comme le début (Oribe *et al.*, 2001; Gričar *et al.*, 2006) ou la fin de la formation des trachéides (Gindl, Grabner et Wimmer, 2000; Gričar *et al.*, 2005). Les relations entre la xylogénèse (Antonova et Stasova, 1996; Deslauriers et Morin, 2005; Rossi *et al.*, 2006; Rossi *et al.*, 2007; Rossi *et al.*, 2008b) ou les variations radiales du tronc (Downes, Beadle et Worledge, 1999; Deslauriers *et al.*, 2003; Bouriaud *et al.*, 2005; Zweifel *et al.*, 2006; Deslauriers *et al.*, 2007; Turcotte *et al.*, 2009) et les facteurs environnementaux ont aussi été le sujet de plusieurs études.

Dans ce chapitre, nous présentons les principales méthodes d'analyse intraannuelle de la formation du cerne de croissance et de traitement des données ainsi que quelques exemples d'application. Deux méthodes seront décrites en détail, à savoir les mesures anatomiques portant sur des microéchantillons et les mesures de la variation radiale du tronc à l'aide de dendromètres automatiques. Ces méthodes d'analyse ainsi que les instruments permettant d'obtenir des patrons de la croissance intraannuelle seront décrits chez les conifères et les feuillus. Nous montrerons ensuite, à l'aide d'un exemple, les liens entre les analyses intraannuelles de la croissance et la dendrochronologie. Enfin, les avantages et les inconvénients de chacune des méthodes seront présentés. En conclusion, nous élaborerons sur les perspectives que nous entrevoyons pour ce type d'analyse.

Analyses anatomiques à l'aide de microéchantillons

L'analyse de la croissance intraannuelle effectuée à l'aide de microéchantillons consiste en la récolte et l'analyse au microscope de petits échantillons de bois recueillis périodiquement, idéalement à une fréquence de 1 à 2 semaines. Les analyses anatomiques peuvent être effectuées en comptant le nombre de cellules formées (Wodzicki, 1971; Antonova et Stasova, 1996; Deslauriers, Morin et Bégin, 2003; Rossi *et al.*, 2009a) ou en mesurant la largeur du xylème en développement (Marion, Gričar et Oven, 2007; Seo, Eckstein et

Schmitt, 2007; Seo *et al.*, 2008; Deslauriers *et al.*, 2009). La cellule étant l'élément de base permettant d'effectuer des mesures quantitatives sur la croissance, le dénombrement des cellules le long de plusieurs files radiales fournit d'importantes informations sur l'activité cambiale (Savidge, 2000). Le dénombrement des cellules cambiales, des cellules en développement et des cellules matures, à différents moments durant la saison de croissance, reflète la formation du cerne de croissance, car l'activité cambiale est variable. Le dénombrement des cellules a souvent été utilisé chez les conifères, mais moins chez les arbres caducifoliés en raison de la présence de fibres et de vaisseaux (Marion, Gričar et Oven, 2007; van der Werf, Sass-Klassen et Mohren, 2007). Chez ces derniers, le dénombrement des cellules peut être remplacé efficacement par une mesure radiale des différentes zones de développement du xylème (Deslauriers *et al.*, 2009).

INSTRUMENTS ET MESURES

PRÉLÈVEMENTS PÉRIODIQUES

Le prélèvement périodique de petits échantillons de bois permet l'étude du développement du cerne de croissance (Bäucker, Bues et Voegl, 1998; Camarero, Guerrero-Campo et Gutiérrez, 1998; Horacek, Slezingerova et Gandelova, 1999; Deslauriers, Morin et Bégin, 2003; Jones, Tardif et Westwood, 2004; Rossi *et al.*, 2009b). Afin d'éviter de blesser davantage le tronc des arbres lors de l'échantillonnage, de petits échantillons de bois sous forme de blocs (Gričar *et al.*, 2005), de carottes ou microcarottes (Forster, Schweingruber et Denneler, 2000) sont extraits de façon répétitive. Ces microéchantillons contiennent la partie morte de l'écorce en plus du phloème, du cambium, du xylème en développement et du xylème mature. L'échantillonnage des microcarottes se fait en utilisant un outil muni d'un petit cylindre affûté que l'on enfonce de quelques millimètres dans le tronc de l'arbre à l'aide d'un marteau, pour ensuite extraire l'échantillon. À cause de la petite taille des échantillons (1,5 mm × 20 mm, par exemple), la qualité des sections anatomiques sera directement liée à la forme et aux qualités tranchantes du cylindre (Rossi, Anfodillo et Menardi, 2006). Des instruments spécifiques servant à prélever des microcarottes ont été développés. Ils sont connus sous les appellations de microcarotteuse *increment puncher* (WSL, Birmensdorf, Suisse, Figure 1a) (Forster, Schweingruber et Denneler, 2000) et de microcarotteuse *Trephor* (Vitzani, Perarolo di Cadiro, Italie, Figure 1b) (Rossi, Anfodillo et Menardi, 2006). D'autres instruments non conçus pour l'échantillonnage de microcarottes, comme des aiguilles d'aspiration à usage médical, sont aussi fréquemment utilisés (Figure 1c,d) (Deslauriers, Morin et Bégin, 2003; Mäkinen, Nöjd et Saranpää, 2003; Deslauriers *et al.*, 2008). Une fois récoltées, les microcarottes (Figure 1e) sont placées dans de petits contenants cylindriques (semblables à des tubes de microcentrifugation) remplis d'une solution d'eau et d'éthanol 1:1 (Figure 1f).

BLESSURES CAUSÉES LORS DE L'ÉCHANTILLONNAGE

L'extraction répétée des échantillons de bois, bien que de petite taille, cause des blessures aux tissus ligneux se traduisant par la formation de nécroses de quelques millimètres à plusieurs centimètres de largeur. Ces nécroses sont dues à la réaction de défense et de protection de la plante en réponse aux dommages infligés, qui isole la zone affectée à la suite de l'activation de processus métaboliques (Blanchette, 1992). Les effets d'un échantillonnage répété sur le tronc des arbres ont été étudiés en détail par Wodzicki et Zajackowski (1970), ainsi que par Forster, Schweingruber et Denneler (2000). Ces derniers ont montré