

## CHAPITRE IV

### DISCUSSION

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

##### 4.1.1 Initiation

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

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

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

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

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

#### 4.1.2 Durée et terminaison

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

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

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

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

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

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

### 4.2.1 Zone cambiale

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



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

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

#### **4.2.2 Élargissement radial**

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

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

### 4.2.3 Formation des parois secondaires

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

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

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

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

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

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

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

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