



Épinette blanche : Botanique, physiologie/nutrition

Revue historique par Roy F. Sutton, Ph. D.



Service canadien des forêts
Centre de foresterie des Grands Lacs
Rapport d'information
GLC-X-33F

Centre de foresterie des Grands Lacs, Sault Ste. Marie (Ontario)

Le Centre de foresterie des Grands Lacs (CFGL) est l'un des cinq centres de recherche faisant partie du Service canadien des forêts (SCF), la voix nationale et internationale du secteur forestier du Canada. Un des principaux mandats du SCF consiste à effectuer des recherches scientifiques sur les forêts canadiennes. Les recherches peuvent servir à orienter la planification de l'aménagement forestier et les décisions stratégiques, de même qu'à aider l'industrie forestière, le public et d'autres scientifiques. Les projets de recherche couvrent diverses problématiques liées à la foresterie, notamment les changements climatiques, les incendies de forêt, les ravageurs forestiers et la télédétection. Les résultats des travaux de recherche sont diffusés dans des rapports scientifiques et techniques et dans d'autres types de publications.

Des renseignements supplémentaires sur les travaux de recherche et publications de Ressources naturelles Canada, du Service canadien des forêts, et du Centre de foresterie des Grands Lacs, sont accessibles à la page <https://www.rncan.gc.ca/science-et-donnees/centres-de-recherche-et-laboratoires/centre-recherche-forets/centre-foresterie-grands-lacs/13460>.

Pour télécharger cette publication, consultez notre bibliothèque en ligne : <https://scf.rncan.gc.ca/publication>.

REMERCIEMENTS

Cet historique sur l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss), présenté dans une série de trois rapports d'information, représente le travail et la passion du regretté Roy F. Sutton du Service canadien des forêts (SCF), du Centre de foresterie des Grands Lacs (CFGL). Tout a été mis en œuvre pour que l'œuvre originale ait été préservée dans son intégralité.

En 2012, le regretté John Scarratt a remis le manuscrit de M. Sutton à l'éditrice du CFGL, Karen Jamieson (retraîtée) afin qu'elle le révise. Le manuscrit a été révisé par Brian Haddon, du SCF de Petawawa (retraité) avec l'aide de David Jamieson, du SCF du CFGL. Karen et David ont confirmé toutes les références du manuscrit. Malheureusement, certaines références — qui n'ont pas été retrouvées en raison de leur ancienneté ou de la langue dans laquelle elles avaient été publiées — ont donné lieu à la suppression des sections qui en faisaient mention.

Le document n'a pas été publié à l'époque parce qu'il était trop volumineux et trop coûteux à traduire en français. On avait donc décidé de n'en publier que des parties sur Wikipédia (wiki); un stagiaire du CFGL avait même été engagé pour accomplir cette tâche. Karen avait fait correspondre des sections du manuscrit avec des sections sur wiki afin que le contenu puisse être publié.

En 2022, le coordinateur de l'échange de connaissances du CFGL, Stan Phippen, reçoit des demandes d'accès au manuscrit encore non publié de M. Sutton. C'est à ce moment qu'il se demande s'il n'y aurait pas moyen de le publier. S'en sont découlées les décisions suivantes : le manuscrit serait divisé en chapitres présentés dans une série de trois rapports d'information internes; leur publication couvrirait quelques exercices financiers afin d'étaler les coûts liés à la traduction; les rapports contiendraient chacun deux chapitres du manuscrit original et suivraient l'ordre initial des chapitres; chaque rapport ne contiendrait que les références citées dans leur texte respectif; enfin, on ferait mettre à jour les noms scientifiques pour refléter la terminologie actuellement acceptée; elle paraîtrait en annexe dans chaque rapport.

J'adresse mes plus vifs remerciements à toutes les personnes qui ont travaillé sans relâche à la production de ces rapports. Karen Jamieson, David Jamieson et Brian Haddon, qui ont accompli la tâche monumentale d'effectuer les premières révisions du manuscrit. Fiona Ortiz, forestière chargée du transfert de connaissances au CFGL, qui a participé aux dernières révisions en plus d'avoir regroupé les sections et les avoir préparées pour la traduction et la publication. Stan Phippen, qui a également collaboré aux dernières révisions des rapports, géré le processus de traduction et de révision, rendu les rapports accessibles, les a mis en page et les a envoyés pour publication sur le site Web des publications du Service canadien des forêts. Kim Chapman, écologiste forestier au CFGL, qui a aidé à la mise à jour de l'information sur la taxonomie. Shelley Hanninen, gestionnaire de bibliothèque de Ressources naturelles Canada (RNCAN), qui a fourni des conseils et des renseignements inestimables sur la finalisation du rapport. MM. Arthur Groot (retraité) et Rob Fleming, du Centre canadien sur la fibre de bois (CCFB) et du Service canadien des forêts, qui ont résumé l'avant-propos des trois rapports dans lequel ils expliquent le but des travaux de M. Sutton. Art et Rob, qui ont fourni de précieux conseils sur la préparation des rapports et qui ont facilité la compréhension de la terminologie que l'auteur a

utilisée. Guy Smith, coordonnateur régional et chef de la politique de transfert de connaissances pour le CCFB à Sault Ste. Marie, qui a mis ses compétences en leadership et en coordination au service de la réalisation des rapports. Nous tenons à remercier le personnel de l'Engagement de 2 milliards d'arbres qui a financé en partie la traduction des rapports. Nous disons un grand merci au personnel du SCF à Ottawa, qui a révisé et corrigé la traduction française afin d'en assurer l'exactitude, ainsi qu'à l'équipe de conception graphique. Si j'ai oublié quelqu'un dans mes remerciements, je vous présente mes plus sincères excuses.

Merci !

Stan Phippen R.P.F.

Coordinateur, échange de connaissances, transfert de connaissances et des politiques
Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Centre de foresterie des Grands
Lacs, Sault Ste. Marie (Ontario)

AVANT-PROPOS

En 1968, Roy Sutton présente à l'Université Cornell sa thèse de doctorat « Ecology of young white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss). » Cet ouvrage de 500 pages en comprend 50 qui consistent en une revue de littérature intitulée Botanic-Ecologic Review of White Spruce.

L'année suivante, la Direction fédérale¹ des forêts du Canada la publie à son tour à titre de rapport ministériel sous le titre : « Silvics of White Spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss). »²

Même si Roy a déjà effectué des recherches sur le terrain sur la régénération de l'épinette blanche avant d'entreprendre les travaux associés à son doctorat, c'est grâce à ses travaux de thèse qu'il se retrouvera au rang de figure prédominante dans le domaine canadien de la recherche en sylviculture. Durant sa longue et productive carrière, Roy continue de consacrer une bonne partie de son énergie au problème de la régénération de l'épinette blanche et aux sujets connexes liés au développement racinaire, à la préparation des sites et à la gestion de la végétation.

Quand en 1993, Roy devient ce retraité de 67 ans, ce n'est qu'en théorie, car il continue de se rendre au travail. En tant que chercheur émérite désormais libéré de demandes administratives, Roy dispose de plus de temps pour s'adonner à sa passion, l'étude de l'épinette blanche. Après tout, n'avait-il pas mentionné l'année précédente que l'« épinette blanche était son espèce favorite »? ³ Roy reprend l'étude de l'épinette blanche là où il l'avait laissée 25 ans plus tôt, toujours avec la même rigueur et cette fois-ci en explorant ses différentes facettes.

Le travail de mise à jour et d'enrichissement de la revue de littérature de la thèse de doctorat de Roy se trouve aujourd'hui contenu dans cette série de trois rapports d'information. Roy avait constaté à l'époque qu'un corpus de recherche considérable avait été publié depuis la réalisation de sa revue initiale. Il a décidé d'intégrer ces nouvelles connaissances à celles de sa thèse; dans un certain nombre de cas, de courtes sections de son travail original apparaissent dans cette série de rapports d'information, soit textuellement, soit légèrement modifiées.

En plus d'avoir mis à jour sa revue de littérature, Roy en avait également élargi l'éventail. Privilégié par son statut de chercheur à la retraite, Roy a eu le temps nécessaire pour traiter intégralement les connaissances sur l'épinette blanche. De plus, les sujets de recherche qui avaient reçu peu ou pas d'attention jusqu'en 1968 (p. ex. culture des tissus) avaient subséquemment émergé dans la littérature scientifique. Le premier rapport fournit un aperçu de la taxonomie, de la phylogénèse, de la biosystématique et de la géographie botanique de l'épinette blanche. Bien que le contenu de certaines sections soit maintenant dépassé étant donné les innovations technologiques subséquentes (p. ex. la génomique), ce rapport présente

¹ Sutton, R.F. 1968. Ecology of young white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss). Ph. D. thesis, Cornell Univ. 500 p.

² Sutton, R.F., 1969. Silvics of White Spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss), ministère canadien des Pêches et des Forêts, Pub.no. 1250 de la Direction des forêts, Ottawa (Ontario).

³ Macdonald H., 1992. Dr. Roy Sutton – Book Review Editor and Scientist. Forestry Chronicle 68(3): 379.

une discussion rigoureuse sur les connaissances pertinentes de l'époque, telles que celles sur l'écologie, la biogéographie et l'état de succession de l'épinette blanche.

Durant les années 1970 et 1980, alors que Roy est très actif dans le domaine de la recherche sur le reboisement, l'épinette blanche est l'espèce dont la plantation est la plus étendue au Canada, représentant plus du tiers de tous les arbres plantés.⁴ Une grande partie de cet effort de plantation visait à établir des plantations dominées par l'épinette blanche à la suite de coupes à blanc. Comme Roy l'a fait remarquer dans le troisième rapport : « l'épinette blanche qui est plantée dans de vastes espaces où règne un rigoureux climat boréal sans recevoir un tant soit peu de soins protecteurs peut stagner pendant des décennies » et « la régénération de l'épinette blanche sur les terrains de coupe à blanc de la forêt boréale du centre du Canada est freinée par les gelées tardives du printemps, les vérifications des plantations et la concurrence entre les végétaux... ». Il n'en demeure pas moins que durant cette période, y compris celle où Roy est à l'œuvre, les recherches sur l'épinette blanche étaient centrées sur la coupe à blanc, la modélisation de la croissance et de l'entretien des peuplements.

L'accent mis sur ce modèle sylvicole devient évident dans le deuxième rapport d'information, qui comporte des sections sur la multiplication végétative (coupes), l'amélioration des arbres et la culture de tissus, des thèmes de recherche liés à la production de matériel de reproduction. Une bonne partie du contenu de la section sur la physiologie est tirée de la recherche réalisée sur le matériel de reproduction de l'épinette blanche.

Le troisième rapport comprend de longues sections sur les éléments de la coupe à blanc et de la modélisation de la croissance : matériel de reproduction, préparation des sites, entretien des peuplements et activités de dégagement. Les autres approches (p. ex. régimes sylvicoles de coupes progressives par bandes et par groupes et gestion d'espèces mixtes) sont sous-représentées dans la section sur la sylviculture. Des concepts plus nouveaux, tels que l'émulation des perturbations naturelles et la gestion de multiples cohortes en sont notamment absents.

Roy n'a pas pu terminer son projet de revue complète sur l'épinette blanche avant qu'il ne décède en 2008. Peut-être n'avait-il pas l'intention de l'achever, entre autres parce qu'il aimait bien bricoler, mais aussi parce qu'il reconnaissait que l'apparition continue de nouvelles recherches faisait en sorte qu'une revue demeurerait toujours incomplète. Roy était un érudit méticuleux, fermement enraciné dans les approches traditionnelles de recherche et de publication. Pendant de nombreuses années, longtemps après que le logiciel de traitement de texte fût devenu omniprésent, les gens qui passaient près du bureau de Roy pouvaient entendre le chercheur taper sur les touches de sa machine à écrire, en train de pondre ses rapports, ses notes et ses revues. Il est donc un peu surprenant qu'à l'ère de l'informatique, Roy ait cherché une approche novatrice au problème de revues toujours inachevées.

⁴ Kuhnke, D.H. 1989. Silviculture statistics for Canada.: an 11-year summary. For. Can., Centre de foresterie du Nord, Edmonton (Alberta). Inf. Rep. NOR-X-301.

Peu de temps après le lancement de Wikipédia (wiki) en 2001, Roy a commencé à songer à incorporer le contenu de ses revues dans un wiki. Il a très vite saisi les avantages de l'effort collaboratif en ligne : le contenu serait largement accessible, actuel et durable, en plus de permettre de recueillir les connaissances collectives. La vision de Roy s'est concrétisée après sa mort, en 2014, lorsqu'un interne du Centre de foresterie des Grands Lacs a ajouté une quantité considérable de données provenant de la revue de Roy à la page wiki consacrée à *Picea glauca*.

Cette série de comptes rendus d'information rassemble une vaste quantité de données sur l'épinette blanche et elle constitue un monument dédié aux efforts de longue haleine et assidus de Roy Sutton, Ph. D. La valeur de ce travail n'est aucunement diminuée par le fait qu'il est incomplet, ou encore par le fait qu'il reflète une des opinions du monde sylvicole qui prévalaient à l'époque où Roy œuvrait dans sa vie professionnelle.



Ressources naturelles
Canada

Natural Resources
Canada

Épinette blanche : Botanique, physiologie/nutrition revue historique par Roy F. Sutton, Ph. D. Sutton, R.F. (2022); Haddon, B.; Jamieson, K.B.; Jamieson, D.; Ortiz, F.M.; Phippen, S.V. (eds.)

Centre de foresterie des Grands Lacs, Service canadien des forêts, Ressources naturelles Canada, 1219 rue Queen Est., Sault Ste. Marie (Ontario) P6A 2E5

Bibliothèque et Archives Canada offre des renseignements sur le catalogage de cette publication.

Épinette blanche : Taxonomie, phylogénie, biosystématique et géographie botanique, revue historique par Roy F. Sutton, PhD (Rapport d'information, GLC-X-32F).

Publié aussi en anglais sous le titre : « White Spruce: Botany, Physiology/Nutrition A Historical Review by Dr. Roy F. Sutton »

Sutton, R.F. (2023); Haddon, B.; Jamieson, K.B.; Jamieson, D.; Phippen, S.V.; Ortiz, F.M. (eds.)
Monographie électronique en format PDF.

Comprend des références bibliographiques.

ISBN : 978-0-660-69264-7 ISSN 2562-0746

No de catal. : Fo123-2/32-2023F-PDF

Le contenu de cette publication ou de ce produit peut être reproduit en tout ou en partie, et par quelque moyen que ce soit, sous réserve que la reproduction soit effectuée uniquement à des fins personnelles ou publiques, mais non commerciales, sans frais ni autre permission, à moins d'avis contraire.

On demande seulement :

- de faire preuve de diligence raisonnable en assurant l'exactitude du matériel reproduit;
- d'indiquer le titre complet du matériel reproduit et le nom de l'organisation qui en est l'auteur; et
- d'indiquer que la reproduction est une copie d'un document officiel publié par Ressources naturelles Canada (RNCAN) et que la reproduction n'a pas été faite en association avec RNCAN ni avec l'appui de celui-ci.

La reproduction et la distribution à des fins commerciales sont interdites, sauf avec la permission écrite de RNCAN. Pour de plus amples renseignements, veuillez communiquer avec RNCAN à copyright-droitdauteur@nrcan-rncan.gc.ca.

©Sa Majesté le Roi du chef du Canada, représentée par le ministre de Ressources naturelles Canada, 2023.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	III
AVANT-PROPOS	V
LISTE DES TABLEAUX.....	X
LISTE DES FIGURES.....	XIII
3. BOTANIQUE.....	2
Morphologie distinctive, épinette blanche	2
3.0 CARACTÉRISTIQUES BOTANIQUES, ÉPINETTE BLANCHE TYPIQUE	5
3.1 Forme de la cime.....	6
3.1.1 Pousses.....	7
3.1.2 Aiguilles	13
3.1.3 Bourgeons	17
3.1.4 Fleurs.....	23
3.1.5 Fécondation et développement de l’embryon	37
3.2 Phénologie.....	37
Accroissement en hauteur	38
Phénologie des arbres âgés	41
Accroissement en diamètre	42
Floraison et fructification.....	43
3.3 Semences.....	44
Maturation des semences	45
Maturité des semences.....	46
Dissémination des semences.....	47
Dormance des semences	50
Germination	52
3.4 Développement des semis.....	55
Hypocotyle	58
Cotylédons	58
3.5 Forme du système racinaire	58
Racines	62
Mycorhizes.....	66
3.6 Tige.....	68
Diamètre	68
Longévité.....	69
Écorce.....	69
Cambium.....	72
Bois.....	74
Hauteur	79

Bois de branche.....	79
Bois de racine.....	79
3.7 Reproduction asexuée = reproduction végétative	79
Marcottage/clonage	80
Marcottage aérien	81
Boutures.....	82
3.8 Greffage.....	86
3.9 Amélioration des arbres (sélection et héritabilité)	87
Croisement contrôlé	88
Gain génétique.....	92
3.9.1 Génie génétique, sélection transgénique.....	93
3.9.2 Culture de tissus.....	94
4. PHYSIOLOGIE/NUTRITION.....	102
4.1 Introduction.....	102
4.1.1 Dormance.....	102
4.2 Lumière	103
Luminosité dans la pépinière ou dans la serre	104
Luminosité naturelle au champ	104
Quantité de lumière.....	106
4.3 Température.....	106
<i>Température et croissance des racine</i>	<i>109</i>
4.4 Photosynthèse	112
4.4.1 Conductance des aiguilles.....	114
4.5 Respiration	115
4.5.1 La respiration des racines	115
4.5.2 Physiologie des racines	115
4.6 Eau	116
4.7 Nutrition.....	120
Cycle des éléments nutritifs.....	121
4.7.1 Macronutriments.....	122
4.7.2 Micronutriments.....	131
4.8 Teneurs en éléments nutritifs dans les plants d'épinette blanche	131
Teneurs en éléments nutritifs dans le feuillage	133
4.9 Phytohormones	134
RÉFÉRENCES	135
ANNEXE.....	173
À PROPOS DE L'AUTEUR	176

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 3.1. Caractères de différenciation clés de <i>Picea glauca</i> , de <i>P. engelmannii</i> et de <i>P. sitchensis</i> . (d'après Coates et coll. 1994) ^a	4
Tableau 3.2. Données statistiques pour l'établissement de relations dimensionnelles de l'épinette blanche constitutive du type de peuplement épinette-sapin du nord-ouest de l'Ontario (d'après Payandeh 1984).	5
Tableau 3.3. Coefficients de régression exprimant les relations entre variables dimensionnelles de l'épinette blanche de peuplements du type épinette-sapin du nord-ouest de l'Ontario (d'après Payandeh 1984).	5
Tableau 3.4. La ramification adventive des arbres d'avenir en relation avec la surface terrière résiduelle par acre [hectare].	9
Tableau 3.5. Cônes bisexuels trouvés dans l'inventaire de Santamour en 1958 sur des épinettes de la région de Philadelphie (d'après Santamour, 1959)	21
Tableau 3.6. Effets principaux de la GA _{4/7} , de la NAA et de la taille de racines sur la production de strobiles femelles (nombre moyen par arbre) de l'épinette blanche (d'après Marquard et Hanover, 1985).	24
Tableau 3.7. Moyennes des mesures sur cinq écailles et cinq bractées provenant de sections médianes des tiers supérieur (distal), central et inférieur (proximal) du cône (d'après Garman, 1957)	27
Tableau 3.8. Effet du milieu sur le nombre de ♀, ♂ par ramet (clones fleuris, %) d'épinette blanche en 1987. Un nombre égal de ramets a été soit laissé dans la serre pendant toute la durée de l'allongement des pousses et de l'application de GA _{4/7} , soit déplacé dans la serre sous une ombrière pour la dernière moitié de la période d'application de GA (Greenwood et coll. 1988)	29
Tableau 3.9. Nombre total de strobiles sur les clones d'épinette blanche à débourrement précoce et tardif (six ramets chacun) après pulvérisation de GA _{4/7}	31
Tableau 3.10. Production annuelle de cônes de 15 épinettes blanches faisant partie d'un peuplement près de Fairbanks, en Alaska. Comptage des cônes effectué à partir d'un point fixe pour chaque arbre (d'après Zasada, 1980).	34
Tableau 3.11. Influence de la position de la plantation sur le moment de débourrement de l'épinette blanche. Observations sur des arbres de 4 ans près d'Ottawa, en Ontario, le 28 mai 1968 (d'après Sutton, 1969a).	37
Tableau 3.12. Phénologie et périodicité de la croissance (d'après Coates et coll., 1994).	38
Tableau 3.13. Dates de début et de durée (jours) de la croissance en diamètre à hauteur de poitrine de l'épinette blanche à Chalk River, Ontario ^a (d'après Fraser, 1962b).	43
Tableau 3.14. Caractéristiques moyennes de cônes et de graines d'épinette blanche prélevés à Terre-Neuve en 1988 à cinq moments distincts à intervalles de 100 degrés-jours de croissance; moyenne n = 24 arbres/prélèvement de cône (d'après Mosseler et Tricco, 1991, voir publication concernant l'erreur-type des moyennes).	46

Tableau 3.15. Quantité moyenne annuelle de graines d'épinette blanche pleines et saines (milliers de graines par arbre), zone expérimentale du Mont-Riding, Manitoba (d'après Waldron, 1965).	49
Tableau 3.16. Effet de la stratification sur le % de germination des graines fraîches d'épinette blanche (d'après Santon, 1970).	51
Tableau 3.17. Températures cardinales (°C) inférieure (TCI), optimale (TCO) et supérieure (TCS) de germination en laboratoire 28 jours après ensemencement (d'après J.W. Fraser, 1971).	53
Tableau 3.18. Résultats moyens d'enracinement des marcottages aériens d'épinette blanche 100 jours après l'installation du dispositif (d'après Feucht et coll., 1961).	66
Tableau 3.19. Taille apparemment atteinte par l'épinette blanche.	71
Tableau 3.20. Valeurs comparatives de densité de bois d'épinette blanche (g/cm ³) provenant de diverses études; densité anhydre sauf pour bois vert (d'après Singh 1984).	75
Tableau 3.21. Rapport masse anhydre/masse verte chez l'épinette blanche, n = 77 (d'après Alemdag, 1982).	76
Tableau 3.22. Propriétés mécaniques du bois d'épinette blanche utilisé aux États-Unis et au Canada (d'après Haygreen Bowyer, 1989).	77
Tableau 3.23 Contraction du bois d'épinette blanche et d'épinette d'Engelmann, de l'état vert à l'état anhydre (d'après Mullins et McKnight, 1981).	78
Tableau 3.24. Propriétés mécaniques de l'épinette blanche et de l'épinette d'Engelmann (d'après USDA Forest Service, 1974 et Mullins et McKnight, 1981); les valeurs de la première ligne pour chaque espèce proviennent de tests sur du matériel vert et celles de la deuxième ligne sont ajustées à partir de l'état vert à une teneur en humidité de 12 %.....	78
Tableau 3.25. Enracinement moyen des marcottes aériennes d'épinette blanche 100 jours après l'application (d'après Feucht et coll., 1961).	82
Tableau 3.26. Pourcentage d'enracinement des boutures de tige de <i>Picea</i> et nombre moyen de racines formées par bouture enracinée, selon le type de bouture, l'espèce et la date de plantation, après 11 semaines dans le lit de propagation.....	85
Tableau 3.27. Effet du traitement au froid sur l'augmentation de la hauteur des pousses terminales des greffons d'épinette blanche (d'après Greenwood et coll., 1988).	87
Tableau 3.28. Effets de l'auxine sur des embryons <i>in vitro</i> immatures d'épinette blanche collectés à différentes dates; les valeurs représentent le pourcentage d'explants produisant des cals embryogènes et des embryons somatiques (d'après Lu et Thorpe, 1987).	97
Tableau 4.1. Âge, hauteur et diamètre moyens (à 1,3 m) d'espèces d'arbres échantillonnées dans chaque région climatique.....	106
Tableau 4.2. Influence du creusement de tranchées (= concurrence des racines du peuplement résiduel) sur le nombre de semis d'épinette blanche et sur le taux de survie évaluée à partir de semis de 2 000 graines par quadrat d'un milliacre (8 094/m ²) sur un site humide d'épinette-sapin et un site sec de pin tordu latifolié en Alberta (d'après Ackerman, 1957).	116

Tableau 4.3. Concentration de potassium et de magnésium dans des semis d'épinette blanche cultivés sur sable à différentes concentrations de potassium, mais à des concentrations constantes de magnésium (d'après Swan, 1960a).	129
Tableau 4.4. Concentration de magnésium et de potassium dans des semis d'épinette blanche cultivés sur sable à différentes concentrations de magnésium, mais à des concentrations constantes de potassium (d'après Swan 1960).	129
Tableau 4.5. Réduction de la concentration de phosphore dans le feuillage de l'année en cours de l'épinette blanche, du 26 juin au 9 août de la première saison de croissance après transplantation; moyenne des cinq mêmes traitements à chaque date d'échantillonnage et sur chaque sol, exprimée en pourcentage de la concentration initiale sur l'argile P63 (Sutton 1968).	134

LISTE DES FIGURES

- Figure 3.1 Cime d'une épinette blanche mature..... 6
- Figure 3.2 Schéma des cinq formes de cime d'épinette blanche dans la région de Churchill. Les cimes de forme I, III et V sont respectivement représentatives des arbres de la toundra, de la forêt-toundra et de la forêt. 7
- Figure 3.3 Changements morphogénétiques à l'apex de la pousse végétative de l'épinette blanche au cours de l'ontogenèse. (A) — L'apex était petit, en forme de dôme pendant l'allongement des pousses en juin. (B) — L'apex est passé d'un petit dôme à un cône à la fin juin. (C) — L'apex mamillaire était évident le 10 juillet. (D) — Les primordia des feuilles ont été visibles à la mi-juillet..... 9
- Figure 3.4 Quantités relatives d'ADN, d'histones, d'ARN et de protéines totales dans la zone initiale apicale — ●, la zone centrale des cellules mères — ○ et la zone périphérique — ▲ au cours de l'ontogenèse..... 10
- Figure 3.5 Dessous de rameaux et sections transversales d'épinettes blanche, rouge et noire montrant une section de la crête décurrente, d'après Gordon (1952)..... 16
- Figure 3.6 (a) Branche dominante d'épinette blanche montrant des bourgeons végétatifs (V), des cônes femelles (G) et des cônes mâles (P). (b) Ramilles montrant des bourgeons végétatifs dormants, des cônes femelles, des cônes mâles et des bourgeons latents (L). L'échelle en millimètres est indiquée à gauche. (c) Section longitudinale médiane d'un bourgeon potentiellement végétatif prélevé à la mi-juillet, juste avant la différenciation, montrant les écailles du bourgeon (EB) et l'apex avec une zone apicale (ZA), une zone périphérique (ZP), un méristème nervuré (MN) et des cellules de limbe contenant des composés phénoliques. × 100. (d) Coupe longitudinale médiane de l'apex d'un cône qui se différencie à son extrémité à la fin juillet, montrant le large méristème de la nervure entourée des larges zones périphériques. × 100. (e) Section longitudinale médiane d'un bourgeon latent prélevé en août montrant le petit apex entouré d'une zone indistincte. × 100. 17
- Figure 3.7 Un bourgeon d'épinette de Norvège mature..... 19
- Figure 3.8 Des rangées de primordia d'aiguilles. « Comptez les primordia d'aiguilles dans une courte rangée. En regardant la pousse embryonnaire de côté, on peut voir deux types de rangées verticales de primordia s'étendant en spirale depuis la base à l'extrémité de la pousse embryonnaire. Les rangées courtes s'étendent plus directement sur le côté de l'apex et contiennent moins de primordia. À l'inverse, les longues rangées contiennent plus de primordia et s'enroulent plus progressivement sur le côté de l'apex. La série mathématique, à quelques exceptions près, présente 8 lignes courtes et 5 lignes longues, 13 lignes courtes et 21 lignes longues, ou 21 lignes courtes et 13 lignes longues. Ce bourgeon a 15 primordia par rangée courte. » 20
- Figure 3.9 Estimation des primordia d'aiguilles. « Estimez le nombre total de primordia d'aiguilles. Pour estimer le nombre total de primordia d'aiguilles dans un bourgeon, il faut d'abord calculer le nombre moyen de primordia en comptant les primordia sur 2 ou 3 rangées courtes. Ensuite, observez la pousse embryonnaire d'en haut et comptez le nombre de rangées

courtes de primordia qui se déploient en spirale à partir du dôme apical. Le nombre total de primordia dans les bourgeons est égal au produit du nombre moyen de primordia par rangée multiplié par le nombre de rangées. Le bourgeon présenté ici comporte 13 rangées courtes (E) avec une moyenne de 15 primordia par rangée et contient donc un total de (13 x 15) 195 primordia d'aiguilles. Une longue rangée est indiquée à titre de comparaison (F.). » 22

Figure 3.10 Formes extrêmes et intermédiaires du spectre de variation de la morphologie des cônes dans (a) le complexe épinette blanche-d'Engelmann et (b) le complexe épinette blanche-Sitka en Colombie-Britannique. Notez la longue bractée de la forme intermédiaire (B2) du complexe épinette blanche-d'Engelmann, (A1) près de 10 km au nord de Williams Lake, 52 ° 12' de latitude, altitude de 2 700 pi, (A2) près de 21 km au sud de Merritt, 50 ° 00' de latitude, altitude de 3 300 pi, (A3) près de 21 km au nord-ouest de Kamloops, 50 ° 47' de latitude, altitude de 5 200 pi, (B1) près de 108 km à l'est de Smithers, 54 ° 20' de latitude. Altitude de 2 800 pi, (B2) un peu plus de 69 km à l'est de Terrace, 54 ° 57' de latitude, altitude de 700 pi, (B3) un peu plus de 143 km au nord-ouest de Terrace, 55 ° 02' de latitude, altitude de 500 pi. 25

Figure 3.11 Représentation schématique de l'écaïlle et de la bractée de l'épinette montrant cinq mesures de base..... 27

Figure 3.12 Distribution verticale des strobiles femelles et mâles en relation avec la position de la cime chez des épinettes blanches de 8 et 9 ans. T indique la flèche terminale, W1 indique le verticille nodal le plus élevé et I1 indique l'entre-nœud le plus élevé..... 30

Figure 3.13 Comparaison du développement des pousses à partir du primordium printanier (A) chez les arbres matures (B) d'après Korody 1937 et les jeunes semis (C) Légende : bc — écaïlle du bourgeon, b — contrefort, a — apex, pn — aiguille primordiale, ps — tige primordiale, mc — cavité médullaire, st — partie de la tige formée par croissance libre, n2 — aiguilles formées *de novo*..... 56

Figure 3.14 Influence de la taille des semis (hauteur) d'épinettes blanches de différents groupes d'âge (6 à 16 semaines) sur le débourrement des aiguilles. Voir Pollard 1974b pour les paramètres de l'équation de régression..... 57

Figure 3.15 Influence de la taille des semis (hauteur) d'épinettes blanches de différents groupes d'âge (6 à 16 semaines) sur leur accroissement ultérieur (hauteur). Voir Pollard 1974b pour les paramètres de l'équation de régression..... 57

3. BOTANIQUE

Morphologie distinctive, épinette blanche

Il n'est pas difficile de déterminer si un arbre appartient à une espèce d'épinettes ou non; les aiguilles sempervirentes plus ou moins quadrangulaires, et surtout le pulvinus, le trahissent (voir 1,4 *Picea* [GLC-X-32]). Mais au-delà, l'identification peut devenir plus difficile. Un échantillonnage intensif dans la région de Smithers, d'Hazelton et de Houston en Colombie-Britannique a permis à Douglas (1975) de montrer que, selon Coates et coll. (1994), la morphologie des écailles du cône était la meilleure caractéristique de différenciation des espèces d'épinettes. La longueur, la largeur, le rapport longueur/largeur, la longueur d'écaille libre (la distance entre l'empreinte de l'aile de la graine et l'extrémité de l'écaille) et le pourcentage d'écaille libre (rapport longueur de l'écaille libre/longueur totale de l'écaille — en pourcentage) étaient les plus manifestes à cet égard. Daubenmire (1974), suite à un échantillonnage à l'échelle de l'aire de répartition de l'espèce, avait déjà reconnu l'importance de ces deux derniers caractères. Taylor (1959) avait noté que la différence morphologique la plus évidente entre l'épinette blanche typique (*Picea glauca* [Moench] Voss) et l'épinette d'Engelmann typique (*Picea engelmannii* Engelmann) était l'écaille du cône; Horton (1956a, 1959) avait pour sa part constaté que les meilleures caractéristiques de différenciation diagnostiques des deux épinettes se trouvaient dans le cône; des différences apparaissent dans la fleur, la pousse et l'aiguille, « mais celles portant sur le cône sont les plus faciles à évaluer » (Horton, 1959). Coupé et coll. (1982) ont recommandé que les caractères d'écailles des cônes soient basés sur des échantillons prélevés dans la section médiane de chacun des dix cônes de chacun des cinq arbres de la population étudiée.

Sans cônes, la différenciation morphologique entre les espèces d'épinettes et de leurs hybrides est plus difficile. La classification des espèces par les graines qui ont été collectées dans des pessières — dans lesquelles l'hybridation introgressive entre les épinettes blanches et les épinettes de Sitka (*Picea sitchensis* [Bong.] Carrière) ait pu se produire — est importante pour la détermination des régimes de culture appropriés dans la pépinière. Si, par exemple, des épinettes blanches cultivées en récipient dans les pépinières du sud-ouest de la Colombie-Britannique ne bénéficiaient pas d'une photopériode prolongée, la croissance de leur flèche aurait cessé au début de la première saison de croissance et les semis n'auraient pas atteint la hauteur minimale requise (Arnott, 1974 b, 1979). Mais si l'on prolongeait la photopériode prolongée à l'épinette de Sitka, les semis atteignaient trop de hauteur à la fin de la première saison de croissance (Arnott, données non publiées, cité par Yeh et Arnott, 1986). La classification des espèces de lots de semences collectées dans des zones où l'hybridation des épinettes blanches et de Sitka a été signalée dépendait (i) des caractères facilement mesurables de l'écaille conique des semis, en particulier la longueur de l'écaille libre, (ii) des évaluations oculaires des caractères morphologiques, p. ex., le rythme de croissance, le poids des pousses et des racines ainsi que la dentelure des aiguilles ou (iii) d'une combinaison de (i) et (ii) (Yeh et Arnott, 1986). Utiles jusqu'à un certain point, ces méthodes de classification présentent d'importantes limites; la composition génétique des graines produites par un peuplement est à la fois déterminée par les arbres semenciers et par les parents pollinisateurs. La classification par espèce des lots de semences hybrides de même que les estimations de leur degré

d'introgression déterminée en fonction des caractéristiques des arbres semenciers peuvent être peu fiables lorsque les lots de semences hybrides varient dans leur introgressivité en raison des variations spatiales et temporelles des contributions du parent pollinisateur (Yeh et Arnott, 1986). Autre raison : les caractères morphologiques découlent fortement des influences ontogénétiques et environnementales, de sorte que pour discerner avec précision la composition des lots de semences d'épinettes hybrides, les lots de semences hybrides doivent présenter des différences morphologiques substantielles par rapport aux deux espèces parentes. Yeh et Arnott (1986) ont souligné la difficulté d'estimer avec précision le degré d'introgression entre l'épinette blanche et l'épinette de Sitka; soit qu'elles présentaient déjà entre elles un faible degré d'introgression soit que les lots de semences hybrides présentaient eux-mêmes des variations dans leur degré d'introgression en raison de rétrocroisements répétés avec les espèces parentales.

Après avoir examiné la morphologie de semis dans neuf lots de semences comprenant deux épinettes blanches, trois épinettes de Sitka et quatre épinettes hybrides présumées provenant de la zone côtière et intérieure d'introgression signalée dans le nord-ouest de la Colombie-Britannique, Yeh et Arnott (1986) ont constaté que le degré de dentelure des aiguilles et la forme du bourgeonnement terminal, lorsque la photopériode était réduite, étaient les deux caractères morphologiques les plus fiables pour l'identification des lots de semences.

Coates et coll. (1994) présentent ci-dessous les caractères clés de différenciation des épinettes blanches, d'Engelmann et de Sitka (tableau 3.1). La longueur moyenne des écailles libres de l'épinette blanche est généralement plus petite que celle des épinettes d'Engelmann et de Sitka; le pourcentage des écailles libres est aussi moins élevé que les deux autres. Les écailles de cônes de l'épinette de Sitka sont plus étroites par rapport aux écailles de cônes des deux autres épinettes; le rapport longueur/largeur est aussi plus grand que celui de l'épinette d'Engelmann. Les hybrides présentent des caractéristiques intermédiaires; elles ont le plus souvent des écailles coniques étroites, un rapport longueur/largeur d'écailles élevé (caractéristique de *P. glauca* × *sitchensis*), une écaille libre relativement courte et un faible pourcentage d'écailles libres (caractéristique de *P. glauca* × *engelmannii*).

Tableau 3.1. Caractères de différenciation clés de *Picea glauca*, de *P. engelmannii* et de *P. sitchensis*. (d'après Coates et coll. 1994)^a.

Caractère	<i>P. glauca</i>	<i>P. engelmannii</i>	<i>P. sitchensis</i>
Jeunes brindilles	lisses, brillantes, généralement non poilues	, parfois	lisses, brillantes
Aiguilles	4 angles	4 angles	quelque peu aplatis
Cônes	2,5 à 3,5 cm < 6 cm de long	4 à 5 cm de long	6 à 9 cm de long
Écailles du cône : – morphologie	elliptiques, arrondies à émoussées, marge lisse, plus larges que longues, plus rigides que <i>P. engelmannii</i>	émoussées à pointues, finement irrégulières, bord ondulé (ragged), plus long que large	arrondies, finement irrégulièrement dentées, quelque peu rigides, plus longues que larges, plus étroites que <i>P. engelmannii</i>
– longueur d'écaille libre moyenne	courte (1,0 à 2,0 mm)	plus longue que <i>P. glauca</i> , légèrement plus longue que <i>P. sitchensis</i> (< 6,3 mm)	plus longue que <i>P. glauca</i> , plus étroite que <i>P. engelmannii</i> (4,0 à 5,0 mm)
– pourcentage de l'écaille libre	petite (8 à 16 %)	la plus grande (de 30 à 40 %)	supérieure à celle de <i>P. glauca</i> (24 à 34 %)

^a Les hybrides présentent des caractéristiques intermédiaires. Sources : Douglas (1975), van Barneveld et coll. (1980) et Coupé et coll. (1982).

La différenciation biochimique entre les espèces a également son utilité, notamment en ce qui concerne les espèces hybrides. Les populations d'épinette de Lutz (*Picea × lutzii* Little) dans lesquelles de faibles degrés d'introgression se sont produits sont difficiles à identifier par les traits morphologiques; beaucoup de traits similaires entre les épinettes blanches et les épinettes de Sitka (Copes et Beckwith, 1977) reflètent la séparation récente des deux espèces (Wright, 1955). Bien qu'on analyse les enzymes depuis au moins 1845 (Bergmeyer, 1963), Hanover et Wilkinson (1970) ont été parmi les premiers à appliquer les méthodes d'analyses biochimiques aux problèmes taxonomiques des conifères. La séparation des composés phénoliques d'aiguilles d'épinettes blanches, d'épinettes de Sitka et d'épinettes hybrides présumés de la région de la rivière Skeena par chromatographie sur papier a révélé la présence de trois composés spécifiques à chacune de ces espèces.

L'électrophorèse est ensuite devenue la méthode biochimique standard d'évaluation des enzymes dans les plantes. Les enzymes ayant la même fonction catalytique, mais provenant de différents organes ou même de différents compartiments cellulaires d'un même organe, peuvent être séparées en différentes protéines enzymatiques qui ont la même spécificité (Schmidt et coll., 1963). Ces protéines enzymatiques hétérogènes, appelées *isoenzymes* par Markert et Möller (1959), sont désormais connues sous le nom d'*isozymes* (cf. Tigerstedt, 1973) ou d'*allozymes* (Cheliak et Pitel, 1984).

3.0 CARACTÉRISTIQUES BOTANIQUES, ÉPINETTE BLANCHE TYPIQUE

Payandeh (1984) présente quelques statistiques sur des mesures dimensionnelles de l'épinette blanche basées sur un échantillon de 220 arbres dominants ou codominants prélevés dans des placettes d'échantillonnage semi-permanentes localisées à trois endroits en Ontario : Black Sturgeon Lake au nord-est de Thunder Bay, Beardmore au nord de Nipigon et Searchmont au nord de Sault Ste. Marie en Ontario. Il s'agissait d'arbres constitutifs de peuplements du type épinette-sapin à couvert fermé de 2 ha ou plus (tableau 3.2). Le tableau 3.3 montre les relations entre quelques variables dimensionnelles résultant d'une analyse de régression.

Tableau 3.2. Données statistiques pour l'établissement de relations dimensionnelles de l'épinette blanche constitutive du type de peuplement épinette-sapin du nord-ouest de l'Ontario (d'après Payandeh 1984).

Variable	Minimum	Maximum	Moyenne	Écart-type	VC (%)
DHP (cm)	8,9	54	24,61	7,9	32,1
Âge (année)	24	138	55,43	17,8	32,1
Hauteur (m)	7	26,8	16,17	3,55	22
Diamètre de cime (m)	1,5	8,5	3,55	1,27	35,7
Longueur de cime (m)	3,4	17,1	9,23	2,83	30,7
Volume (m ³)	0,042	2,277	0,423	0,353	83,5
Volume marchand (m ³)	0,029	2,178	0,398	0,340	85,4

Tableau 3.3. Coefficients de régression exprimant les relations entre variables dimensionnelles de l'épinette blanche de peuplements du type épinette-sapin du nord-ouest de l'Ontario (d'après Payandeh 1984).

Relation entre variables	B ₀	B ₁	B ₂	B ₃	B ₄	E ²	SE	biais
DHP-âge		2,984	0,996	-0,020	1,543	0,624	4,647	-0,010
Hauteur-âge		1,868	0,917	-0,028	1,502	0,770	1,689	-0,021
Diamètre-hauteur de cime		0,647	-0,287	0,884	0,410	0,729	0,028	
Longueur-hauteur de cime		0,721	-0,318	1,239	0,580	2,028	0,101	
DHP-hauteur		1,225	-0,259	1,339	0,750	4,040	0,048	
Diamètre cime-DHP	12,644	-14,504	0,084	-0,211		0,524	0,667	-0,851
Longueur cime-DHP	1,372	0,349	0,013	0,962		0,723	1,497	0,045
Hauteur-DHP	1,372	0,701	0,419	0,590		0,857	1,294	-0,015
Volume total-DHP		0,000 094	0,073	2,490		0,986	0,042	-0,402
Volume marchand-DHP		0,000 079	0,118	2,485		0,987	0,039	0,679

Les composants botaniques de l'épinette blanche typique sont maintenant décrits individuellement.

3.1 Forme de la cime

Dans la majeure partie de l'aire de répartition de l'épinette blanche, la forme de la cime (houppier) des arbres matures est généralement dense, arrondie de manière obtuse et plus ou moins symétrique (figure 3.1); on peut trouver plus d'une forme distincte dans un même peuplement (Rudolf, 1956a) et des variations régionales marquées.

À Terre-Neuve, l'épinette blanche est courte et ses branches sont très étendues, tandis que dans le sud du Yukon et à Watson Lake, un arbre de 100 pieds (30 m) de hauteur peut avoir une cime de seulement 8 pieds (2,4 m) d'envergure. À l'embouchure du fleuve Mackenzie, où le climat est à nouveau nuageux, l'épinette blanche a une cime étalée très semblable à celle des épinettes blanches de l'Ontario (Robinson, 1969⁵, communication personnelle). Robinson, en fin observateur qu'il est, a conclu que cela reflétait l'hybridation de l'épinette blanche avec l'épinette d'Engelmann dans le nord de l'Alberta et dans le sud du Yukon ou que les arbres pouvaient prendre différentes formes de cime en fonction de différentes conditions climatiques pendant la saison de croissance, c.-à-d. de longues journées ensoleillées par opposition à un temps nuageux et humide.



Figure 3.1 Cime d'une épinette blanche mature.

Une forme de cime particulièrement étroite et à ramification courte, décrite par Sayn-Wittgenstein (1960) comme « en forme d'aiguille », est typique de l'extrême nord, peut-être en raison des rigueurs climatiques. Dans la zone de la limite forestière près de Churchill, au Manitoba, Scott et coll. ont reconnu cinq formes de cime d'épinette blanche (figure 3.2) (1987a). Une cime en forme d'arbuste I résulte de l'arrêt de la « croissance de la tige annuelle exposée » sous l'effet abrasif des particules de neige poussées par le vent. Les tiges sont déformées par les branches latérales qui prennent successivement la relève des bourgeons terminaux des tiges mortellement endommagées. Une rosette basale de branches se développe, principalement du côté sous le vent, sous la couverture neigeuse hivernale. Les arbres de la forme I, « matures à partir de 100 ans », se trouvaient dans la toundra. Les cimes des formes II, III et IV, reconnues par Scott et coll. (1987a), présentent également une rosette basale, mais la tige tente de croître dans la zone d'abrasion (figure 3.2). Un houppier de forme II possède une tige dépourvue de branches sur toute la zone d'abrasion avec, passée cette zone, un peu de feuillage vivant, mais seulement sur le côté sous le vent. Une cime de forme III a plus de feuillage, et ce, sur tous les côtés, bien qu'il soit « en drapeau » du côté sous le vent. Une cime de forme IV présente une zone d'abrasion sur le côté du vent, mais a un feuillage vivant sur toute la tige. Les cimes de forme II à IV, présentes dans la toundra forestière, ont été

⁵ Service canadien des forêts, Ottawa (Ontario)

considérées par Scott et coll. (1987 a) matures chez des arbres de 4 m ou plus de hauteur. La morphologie de l'épinette blanche est très variable en Alaska (Alden et Loopstra, 1987).

La forme d'une cime peut également être influencée par la fertilité du sol. Stone et Will (1965) ont trouvé en Nouvelle-Zélande une association entre des cimes étroites et des ramifications fines de pins de Monterey (*Pinus radiata* D. Don) et de faibles concentrations d'azote foliaire.

Les branches inférieures ne s'élaguent que dans les peuplements denses et non sans difficulté.

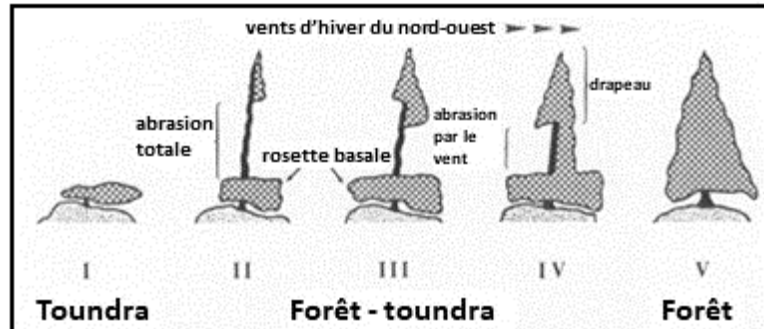


Figure 3.2 Schéma des cinq formes de cime d'épinette blanche dans la région de Churchill. Les cimes de forme I, III et V sont respectivement représentatives des arbres de la toundra, de la forêt-toundra et de la forêt.

3.1.1 Pousses

Les pousses se développent à partir des bourgeons, qui débourent normalement au printemps suivant la hausse des températures. Après germination, les semis produisent et étendent de nouvelles aiguilles en continu, un processus appelé par Pollard et Ying (1979 b) *croissance indéterminée* ou libre. La croissance libre se poursuit jusqu'à ce qu'un facteur la limite, le plus souvent la diminution de la durée du jour. Les bourgeons produits à la fin de la saison de croissance vont débourent au printemps suivant, reprenant souvent une croissance libre. Le pourcentage de semis présentant une croissance libre diminue rapidement après la deuxième saison de croissance, jusqu'à atteindre pratiquement zéro en cinq ans (Nienstaedt et Zasada, 1990). Ensuite, la croissance devient *déterminée* ou *fixe*, en fonction du nombre de primordia d'aiguilles produit au cours de la saison de croissance précédente (Pollard, 1974b; Pollard et Logan, 1977). Les conditions météorologiques et environnementales de même que la période d'allongement des pousses de l'année précédente viennent donc affecter le potentiel de croissance en hauteur des plants d'épinettes.

Après leur période de croissance initiale, les pousses peuvent passer par une période de croissance au ralenti de 2 à 4 semaines puis connaître une ou plusieurs périodes d'allongement avant la formation des bourgeons qui débourent au printemps suivant. (Armson, 1964). Toutefois, il arrive que ces bourgeons se mettent à débourent la même année. Un tel phénomène, appelé croissance d'été ou croissance d'août, se produit souvent après que le sol a regagné son humidité perdue à la suite d'une sécheresse qui, dans une certaine mesure, aurait eu pour effet de réduire la croissance initiale (Sutton, 1969b). La croissance d'été devient moins fréquente chez les semis plus âgés, car leur système racinaire en expansion exploite un volume de sol plus grand (Sutton, 1969b).

La pousse terminale de l'épinette blanche est glabre; les ramilles sont également généralement dépourvues de poils, « généralement glabres, tandis que celles de l'épinette d'Engelmann ont une pubescence courte et nette » (Taylor, 1959), parfois légèrement pubescentes, d'un gris

blanchâtre à jaunâtre (Hosie, 1969) ou d'un blanc-jaune à jaune brun, devenant brillantes (Krüssmann, 1985). Dans le matériel examiné par Garman (1957) en Colombie-Britannique intérieure, l'épinette blanche « véritable » était entièrement glabre, mais l'entre-nœud de l'épinette d'Engelmann était « uniformément couvert de poils droits, raides et courts, qui semblent parfois avoir une pointe glanduleuse ». Cependant, dans les aires de répartition de recouvrement de l'épinette blanche et de l'épinette d'Engelmann du sud-est de la Colombie-Britannique et de la région adjacente de l'Alberta, Taylor (1959) a constaté que sur 21 arbres portant des cônes d'épinette blanche typiques, 11 avaient des brindilles pubescentes et 10 des brindilles glabres.

Le port, c.-à-d. l'apparence générale et la disposition des pousses, varie quelque peu, mais Owens et coll. (1977), dans leur étude en Colombie-Britannique, ont décrit l'épinette blanche sexuellement mature en des termes qui s'appliqueraient à une grande partie à l'aire de répartition de l'espèce : « Les branches primaires des régions supérieures du houppier étaient horizontales ou légèrement ascendantes, tandis que les branches secondaires plus petites étaient généralement tombantes. Les branches des régions inférieures de la cime s'affaissaient généralement davantage, en particulier sur les arbres qui ne poussaient pas en pleine forêt. Les bourgeons latéraux s'étaient formés sur toute la longueur de la pousse, mais étaient généralement plus abondants dans la partie distale. »

Les branches sont fréquemment mâles ou femelles suivant la nature même des strobiles. (Marquard et Hanover, 1984a).

Ramification adventive

Les rameaux adventifs (gourmands) se développent directement sur le tronc d'un arbre à partir de bourgeons préexistants (bourgeons adventifs). Le développement de ces bourgeons résulterait d'une modification physiologique à la suite d'une exposition soudaine du tronc à la lumière, par exemple, après une éclaircie ou un élagage. Ce phénomène est commun sur relativement peu de conifères, dont les espèces d'*Abies* font partie. Les gourmands ne posent problème que si l'objectif est de produire du bois sans nœuds. Tant que la production des catégories courantes de bois d'œuvre d'épinette blanche a été considérée comme adéquate, la sylviculture d'arbres relativement exempts de nœuds ne présentait que peu d'intérêt. Cependant, après que Berry (1964) eut montré que l'élagage de l'épinette blanche pouvait être rentable dans des conditions de marché favorables, Berry et Innes (1967) ont entrepris de déterminer si le développement de rameaux adventifs pouvait être associé à l'élagage ou à l'éclaircie. Ils ont observé que des rameaux adventifs s'étaient développés sur des arbres à la suite d'une éclaircie et d'un élagage dans une plantation de 25 ans en 1962. L'éclaircie avait réduit la surface terrière dans trois zones, dans chacune desquelles 150 arbres d'avenir par acre, plus un témoin, avaient été élagués à une hauteur de 17 pieds (5,2 m). La plupart des branches élaguées étaient déjà mortes, mais une moyenne d'environ 13 % de la longueur de la cime vivante avait été enlevée. Tous les autres arbres avaient été élagués à hauteur de cime. L'élagage a eu lieu à la fin de l'été et l'éclaircie a eu lieu l'hiver suivant. En 1965, des bourgeons adventifs ont été trouvés sur des arbres d'avenir dans l'ensemble des huit parcelles permanentes, dont deux dans chacune des quatre zones. Leur fréquence d'apparition était

nettement corrélée à l'intensité du traitement. L'éclaircie a eu pour effet d'augmenter non seulement le nombre d'arbres d'avenir développant des gourmands, mais aussi le nombre de bourgeons adventifs par arbre (tableau 3.4).

Tableau 3.4. La ramification adventive des arbres d'avenir en relation avec la surface terrière résiduelle par acre [hectare].

Surface terrière résiduelle (pi ² /ac) [m ² /ha]	Arbres avec gourmands (%)	Arbre d'avenir avec gourmands (nombre)	Gourmands par acre [ha] (nombre)
162 (contrôle) [37]	8	3,2	40 [16,2]
140 [32]	25	4,2	157 [63,5]
110 [25]	50	5,4	405 [164]
80 [18]	55	7,1	587 [237,6]

Allongement des pousses

Chez l'épinette blanche, l'apex de la pousse de forme allongée est petit et bombé (Cecich et Miksche, 1970; Cecich et coll., 1972). Les bourgeons végétatifs terminaux de l'épinette blanche deviennent mitotiquement actifs au printemps, en grande partie à la suite de la hausse des températures; Owens et coll. (1977) ont de plus constaté que l'activité mitotique des épinettes blanches à maturité reproductive en Colombie-Britannique intérieure commençait six semaines plus tôt dans le cas des arbres situés à une altitude de 500 m que dans le cas de ceux situés à 1 000 m. À Rhinelander, au Wisconsin, Cecich et coll. (1972) ont examiné les extrémités des pousses végétatives terminales d'épinettes blanches de quatre ans prélevées un jour sur deux du 9 juin au 8 août. Les primordia de cataphylle (écailles de bourgeons) ont été produits tout au long du mois de juin (figure 3.3A). La zone cytohistologique est devenue évidente à la fin juin, lorsque des vacuoles se sont développées dans les initiales apicales et dans les cellules mères centrales. L'apex est devenu conique le 28 juin (figure 3,3 B), soit deux semaines avant que le sommet mamillaire (figure 3.3C) ne devienne évident. Les primordia des aiguilles n'ont pas été détectés avant le début juillet (figure 3.3D).

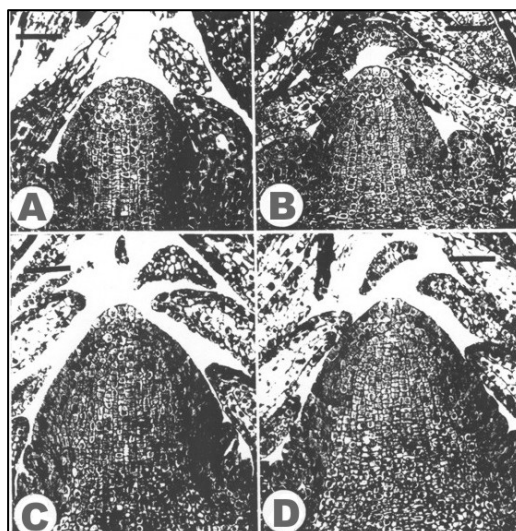


Figure 3.3 Changements morphogénétiques à l'apex de la pousse végétative de l'épinette blanche au cours de l'ontogenèse. (A) — L'apex était petit, en forme de dôme pendant l'allongement des pousses en juin. (B) — L'apex est passé d'un petit dôme à un cône à la fin juin. (C) — L'apex mamillaire était évident le 10 juillet. (D) — Les primordia des feuilles ont été visibles à la mi-juillet. Ligne = 100 µm.

Les primordia de l'aiguille et de la cataphylle « semblaient être identiques au microscope » et « la seule façon de détecter le changement de primordia de la cataphylle à la feuille était par leur nombre ». Il n'y avait qu'une seule paire de primordia sur le flanc ou la zone périphérique de l'apex pendant la formation de la cataphylle en mai et juin et le début de l'apparition de la feuille pouvait être délimité lorsque plus d'une paire de primordia était présente (Cecich et coll., 1972). La chronologie de ces événements morphogénétiques correspondait étroitement à celle rapportée dans les travaux antérieurs de Vanden Born (1963) et de Cecich et Miksche (1970).

Cecich et coll. (1972) ont également étudié d'autres constituants cellulaires : l'acide désoxyribonucléique (ADN), l'acide ribonucléique (ARN) nucléaire et cytoplasmique, les protéines nucléaires et cytoplasmiques, ainsi que les fractions histones des protéines nucléaires. Ils ont observé que la quantité relative d'ADN par cellule variait à la fois dans le temps et entre les zones cytohistologiques de l'apex de la pousse (Cecich et coll., 1972). Au cours de l'ontogénèse, la quantité relative d'ADN avait atteint un pic dans la zone centrale des cellules mères et dans la zone périphérique, mais pas dans la zone initiale apicale. Cependant, comme les graphiques de Cecich et coll. (1972) (figure 3.4) n'indiquait pas la variabilité des observations, ils ne se sont pas révélés utiles par la suite pour l'établissement de modèles de quantités relatives de constituants dans diverses zones de l'apex de la pousse.

L'allongement des pousses au cours de chacune des deux années d'observation a été caractérisé par des courbes sigmoïdes lisses plus ou moins similaires, allongement qui s'est effectué lentement au premier mois, puis rapidement au deuxième mois puis lentement de nouveau au troisième mois (Owens et coll., 1977). Le débourrement a eu lieu pendant la même semaine les deux années sur les pousses de tous les côtés et aux deux hauteurs échantillonnées dans les cimes. L'optimum de corrélation entre la somme des températures et

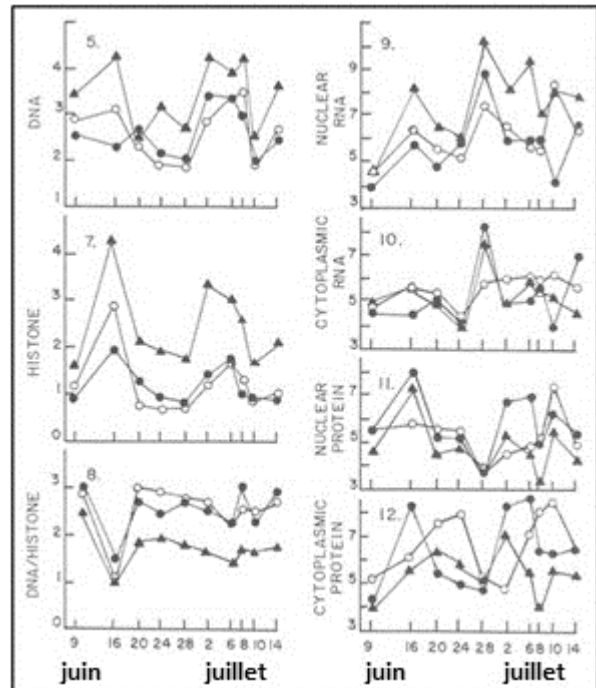


Figure 3.4 Quantités relatives d'ADN, d'histones, d'ARN et de protéines totales dans la zone initiale apicale — ●, la zone centrale des cellules mères — ○ et la zone périphérique — ▲ au cours de l'ontogénèse.

Données tabulaires et statistiques conservées à l'Institut de génétique forestière. Graphique 5. Les initiales apicales n'ont pas montré de pic le 16 juin. Graphique 7. Les histones ont suivi la même évolution que l'ADN, à l'exception de l'augmentation des initiales apicales le 16 juin. Graphique 8. Le rapport ADN/histone était généralement constant, sauf le 16 juin. Graphique 9. L'ARN nucléaire augmente généralement au cours de l'ontogénèse. Graphique 10. L'ARN cytoplasmique est demeuré relativement stable au cours de l'ontogénèse, à l'exception d'un pic considérablement plus élevé le 28 juin. Graphique 11. Les protéines nucléaires n'ont pas montré de modèle discernable. Graphique 12. Les protéines cytoplasmiques des initiales apicales et des cellules mères centrales étaient cycliques, mais déphasées les unes par rapport aux autres (d'après Cecich et coll., 1972).

le pourcentage d'allongement des pousses s'est produit au moment où la date du départ de l'allongement a correspondu à la fin de la dormance des bourgeons végétatifs et que la température seuil a correspondu à 5 °C. Cependant, si l'on avait connu la date de la fin de la dormance des bourgeons végétatifs, on aurait obtenu une information tout aussi précise sur la prévision du nombre de jours qui aurait permis d'estimer le pourcentage d'allongement des pousses ou le stade de développement des bourgeons végétatifs qu'en recourant à l'évaluation plus complexe de la somme des températures. La section 3.2 contient plus d'informations sur la phénologie. Peu avant la fin de l'allongement des pousses, le méristème apical s'est différencié pour produire soit des feuilles, soit des bractées, soit des sporophylles au lieu des cataphylles qu'il produit pendant l'allongement des pousses (Owens et coll., 1977).

Les primordia de feuilles dans le bourgeon dormant n'ont pas montré de différenciation tissulaire, mais le devenir des tissus a été révélé par des différences dans la taille des cellules et les caractéristiques de coloration (Owens et coll., 1977). Des brins anastomosés de procambium ont formé un eustèle dans l'axe du bourgeon et se sont étendus dans les primordia foliaires. Les primordia de feuilles les plus distaux étaient plus petits que les primordia de feuilles proximaux.

L'apparition du bourgeon s'est produite pendant l'allongement des pousses. Owens et coll. (1977) ont constaté que lorsque la dormance achevait, les cellules commençaient à se diviser dans les primordia des feuilles, puis, dans l'ordre, dans la zone périphérique, le méristème des nervures et la zone apicale de l'apex. La division cellulaire dans la zone périphérique a marqué le début de la formation des bourgeons. La fin de la formation des bourgeons a coïncidé avec la fin de l'allongement des pousses.

L'apparition des premières écailles du bourgeon a eu pour effet de réduire la largeur de l'apex en le transformant en un dôme étroit, à la suite de quoi il s'est mis à progresser en hauteur et en largeur. L'activité mitotique s'est montrée différente entre les principaux tissus apicaux, mais à l'intérieur d'eux, l'activité mitotique est demeurée plutôt stable tout au long du stade précoce de formation du bourgeon. La zone périphérique (où apparaissent les écailles des bourgeons) s'est révélée la plus active, la zone apicale la moins active, tandis que le méristème des nervures est demeuré moyennement actif. L'apex s'est élargi rapidement au cours des deux dernières semaines de formation du bourgeon avec accroissement d'activité mitotique dans la zone périphérique et, dans une moindre mesure, dans le méristème des nervures également. L'apex est devenu largement conique et la zone apicale s'est davantage distinguée au cours de la formation tardive du bourgeon. L'augmentation de l'ARN et de la protéine cytoplasmique au mois de juillet précédant l'apparition des primordia foliaires à l'apex des pousses de l'épinette blanche a conduit Cecich et coll. (1972) à se demander si ces augmentations auraient pu avoir pour effet de déclencher la transition des apex végétatifs aux apex reproductifs.

Chez des épinettes blanches plus jeunes que celles étudiées par Owens et coll. (1977), Pollard (1973 b), à Chalk River en Ontario, a trouvé que le développement des écailles des bourgeons avait bien progressé au début de l'allongement des pousses; on pouvait distinguer environ 20 écailles ou primordia d'écailles à la fin de la première semaine de juin. La transition des écailles de bourgeons à l'apparition des feuilles s'est produite entre le 11 et le 24 juillet. Jusqu'à la fin du mois de septembre, l'apparition des feuilles a atteint en moyenne six primordia par

jour dans chacune des 10 provenances. Les différences entre les provenances se sont développées par la suite, puis les chercheurs les ont corrélées aux différences de hauteur des arbres. Il semblerait que le développement d'un grand nombre de primordia d'aiguilles dépendrait de la capacité de prolongation d'apparition des feuilles. La latitude de la provenance n'a pas expliqué les différences observées.

L'apparition des bourgeons axillaires s'est produite à l'intérieur des bourgeons végétatifs au cours de la formation précoce du bourgeon, soit une à deux semaines après la fin de la dormance (Owens et coll., 1977). De fréquentes divisions cellulaires ont eu lieu à l'aisselle de certains des primordia de feuilles en cours d'allongement, formant un petit contrefort. Les cellules se sont divisées de part et d'autre de chaque primordium axillaire — comme l'a montré une coupe transversale — donnant naissance à deux prophylls disposées de façon opposée en voie de s'allonger et de s'arquer sur l'apex tout en restant petites par rapport aux écailles de bourgeons ultérieures, disposées en spirale. L'apex axillaire s'est agrandi et, en quatre semaines, a développé une zonation similaire à l'apex terminal. Tous les primordia axillaires le long de l'axe de la pousse se sont mis à pousser en même temps, mais certains devenus latents ont cessé de croître après qu'environ la moitié du nombre final d'écailles de bourgeons ait commencé à pousser. Les bourgeons latents sont le plus souvent apparus à l'aisselle des feuilles les plus proximales et la fréquence de la croissance acropète s'est essouffée le long de la pousse.

L'apparition des feuilles, qui suit celle des bourgeons, commence une fois l'allongement des pousses terminé (Owens et coll., 1977). Ce changement a été précédé d'une augmentation marquée de la largeur apicale, mais qui s'est seulement accompagnée d'une légère et graduelle augmentation de la hauteur apicale et de l'activité mitotique. Certains des plus grands apex ont développé un apex mamillaire. Les premiers primordia foliaires ont rapidement entamé leur croissance acropète à partir de la zone périphérique élargie, produisant une série de petits contreforts plutôt uniformes sur les flancs inférieurs de l'apex. Environ 75 % du nombre final de feuilles ont poussé rapidement pendant une période de six semaines au début de l'automne. La plus importante croissance de la zone apicale s'est produite à la fois immédiatement avant et pendant la formation des premières feuilles. Pendant les trois dernières semaines de la formation précoce des feuilles, l'activité mitotique de l'apex a diminué et le taux de formation des feuilles a été supérieur au taux de l'élargissement apical. Les primordia de feuilles ont empiété sur l'apex, le réduisant, à la mi-septembre, à une forme conique élargie. En raison des divisions cellulaires dans le méristème actif des nervures et de l'élargissement des cellules dans la future moelle, l'ensemble de l'axe des pousses embryonnaires s'est allongé pendant l'apparition précoce des feuilles.

Les primordia des feuilles ont poursuivi leur évolution jusqu'à ce que les apex entrent en dormance à la fin de l'automne (Owens et coll., 1977). Pendant ce temps, l'activité mitotique des apex a continué à diminuer, tandis que les divisions cellulaires et l'élargissement des cellules se sont poursuivis dans les primordia foliaires et l'axe des pousses embryonnaires sous-jacent au méristème des nervures. Même après que les apex sont devenus dormants, la division cellulaire a continué à se produire dans les primordia des feuilles pendant deux semaines

supplémentaires. La zone apicale est devenue indistincte à la fin de l'apparition des feuilles et l'est restée tout au long de l'hiver.

Owens et coll. (1977) ont constaté qu'au cours des deux années de leur étude et sur les deux sites (de la Colombie-Britannique intérieure), les feuilles commençaient à apparaître vers le 1er août, ce qui coïncidait ainsi avec l'arrêt de l'allongement des pousses. Dans une étude ultérieure à Smithers, en Colombie-Britannique, de même que dans une étude antérieure en Ontario (Fraser, 1962b), l'allongement des pousses latérales s'était terminé au moment où les feuilles commençaient à apparaître, soit vers le 1er août.

La cohérence de ces résultats a conduit Owens et coll. (1977) à émettre l'idée que la fin de l'allongement latéral des pousses pourrait servir d'indicateur facilement visible de changements morphogénétiques importants au sein des bourgeons, lorsque les écailles des bourgeons cessent d'allonger et que les feuilles commencent à apparaître. En outre, Owens et coll. (1977) ont noté que la coïncidence de ces événements sur la large distribution de l'épinette blanche laissait croire également que l'arrêt de l'allongement des pousses dépendrait plus de la photopériode que de la température, comme chez l'épinette de Norvège (Heide, 1974a, 1974b).

L'atténuation d'une ou de plusieurs des écailles basales des bourgeons, au moins dans le cas des bourgeons de feuilles terminales, se produit de manière variable chez les épinettes, les écailles à longue pointe coiffant le sommet du bourgeon par incurvation (Garman, 1957). Une *fimbria* (frange) de longues écailles en forme d'alène est caractéristique de l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.). Les bourgeons de l'épinette noire examinés par Garman en Colombie-Britannique intérieure étaient entourés d'écailles frangées et poilues à longue pointe et disposées sur deux rangées basales : « Sur neuf sites de suivi de l'épinette blanche, sept stations présentaient des arbres dotés d'une écaille de bourgeon à longue pointe dans l'anneau basal des écailles; sur les deux autres stations, le nombre variait soit entre différents arbres, soit au sein d'un même arbre. Chez l'épinette d'Engelmann, les écailles de bourgeons à longue pointe variaient de zéro à trois à cinq endroits, et à quatre autres endroits, toutes les écailles de bourgeons basales étaient largement aiguës et carénées, mais aucune à longue pointe. » Il importe de considérer la variabilité des bourgeons de l'épinette blanche et de l'épinette d'Engelmann pour l'identification des espèces, bien que Garman (1957) ait constaté que « l'écaille à longue pointe est beaucoup plus fréquente chez l'épinette blanche que chez l'épinette d'Engelmann et qu'elle est présente dans 19 des 27 variantes intermédiaires. »

La dormance des bourgeons végétatifs, indiquée par l'absence de mitose dans les bourgeons, a duré entre six et sept mois chez les arbres étudiés par Owens et coll. (1977) au regard de l'allongement des pousses et du développement des bourgeons.

3.1.2 Aiguilles

Les aiguilles de l'épinette blanche sont généralement droites (Hosie, 1969), mais elles ont également été décrites comme étant « incurvées » (Dallimore et Jackson, 1961) et « souvent courbées » (Taylor, 1959). Les aiguilles de l'épinette d'Engelmann sont courbées (Hosie, 1969). Les aiguilles se terminent par une pointe cornée aiguë ou arrondie, modérément pointue. Les aiguilles de l'épinette blanche sont plutôt rigides, plus fermes que celles de l'épinette

d'Engelmann (Taylor, 1959) et se roulent facilement entre les doigts. Les aiguilles ont une longueur de 15 à 22 mm, avec une grande variabilité de longueur sur le même arbre et, au moins dans une étude, ne présentent pas de différence significative de longueur entre les côtés nord et sud de la cime (Taylor, 1959). Sur les arbres peu vigoureux, les aiguilles peuvent ne pas dépasser 10 mm de long et ne durer que deux ans (cf. Armson, 1958). Sur les arbres bien développés, les aiguilles persistent généralement pendant quatre ou cinq ans, exceptionnellement jusqu'à dix ans. Les aiguilles sont normalement vertes ou d'un bleu vert glauque, notamment sur les arbres particulièrement vigoureux (Munsell, 7,5 GY 6-7-7/1-4). La couleur des aiguilles est affectée par le stress nutritif. Dans le cas de culture de semis d'épinette blanche en solution très carencés en un élément nutritif particulier, la couleur des aiguilles était 1) jaune vert à jaune en cas de carence en N, 2) verte ou jaune-verte lorsqu'elles étaient jeunes, 3), mais nettement bordées de pourpre et devenant de plus en plus violettes avec l'âge en cas de carence en P et 4) chlorotiques avec un peu de vert près de la base en cas de carence en K (Swan, 1960 a; Morrison, 1974). Sur le terrain, un feuillage chlorosé ou jaune-verdâtre (Munsell, 10Y5-6/6) est typique d'une carence en azote (Sutton, 1968) et la solarisation, surtout lorsque la lumière solaire directe est augmentée par la réflexion de la couverture neigeuse, entraîne souvent une perte temporaire de la coloration verte du feuillage exposé au-dessus de la neige. Ronco (1970a) a décrit le développement de la chlorose chez des semis d'épinettes Engelmann tolérants à l'ombre qui ont été exposés à la lumière directe du soleil après la plantation, et il a attribué la cause à l'effet soluble du soleil plutôt qu'à une carence en azote. Toumey (1924) mentionne l'opinion de certains selon laquelle « les individus d'une espèce poussant dans la partie la plus froide de son aire de répartition ont une couleur plus profonde et le feuillage est plus souvent teinté de brun ». Toumey (1924) a observé « que les feuilles de l'épinette blanche du Québec sont plus serrées contre l'axe que ce qui est caractéristique de cette espèce plus au sud ». Les aiguilles sont le plus souvent quadrangulaires en section (Brayshaw, 1960), bien que Taylor (1959) ait décrit les aiguilles de l'épinette blanche comme « ayant tendance à être aplaties dorsalement ou triangulaires selon la section ».

Stomates

Les stomates se trouvent sur les quatre côtés des aiguilles et sont disposés en quatre à six ou six à huit rangées sur chacune des faces supérieure et inférieure (Sargent, 1898) ou sur deux à trois lignes stomatiques au-dessus et trois à quatre au-dessous (Krüssmann, 1985). Les cellules de garde, « à la différence de toutes celles qui ont été décrites précédemment », ont des parois supérieures et inférieures épaisses qui, dans la région du stomate, sont séparées par deux membranes extrêmement fines et flexibles qui s'effondrent lorsque le stomate s'ouvre (Marco, 1939). Dans du matériel provenant de la Colombie-Britannique intérieure, Garman (1957) a trouvé peu de différences entre les espèces dans le nombre total de rangées de stomates dans chaque aiguille, mais a signalé une différence « plus ou moins constante » dans le nombre de lignes sur la face supérieure des aiguilles, le nombre variant de faible chez l'épinette blanche et de l'épinette d'Engelmann à élevé chez l'épinette de Sitka. Comme la face supérieure des aiguilles n'est pas toujours longitudinalement concave et que la section transversale à mi-partie de l'aiguille peut être aussi nettement carénée ou anguleuse sur la face supérieure que sur la face inférieure, la face supérieure ne peut pas être reconnue par ces critères. Cependant,

l'identification des faces est toujours possible, car chez toutes les épinettes indigènes, la face supérieure au point d'attache de la tige est presque toujours complètement aplatie, même si à l'extrémité de l'aiguille, la face supérieure peut être plus carénée que la face inférieure.

Le dénombrement du nombre de lignes stomatiques sur la face supérieure des aiguilles de toutes les espèces examinées par Garman (1957) en Colombie-Britannique intérieure a été effectué sur des échantillons prélevés à la base de la cime. Les observations ont été limitées aux aiguilles des branches inférieures, car chez chaque espèce, quelques comptages sur les aiguilles de la partie supérieure et inférieure de la cime ont montré un nombre total de stomates par aiguille plus important dans la partie supérieure que dans sa partie inférieure. Le nombre de lignes sur la face supérieure des aiguilles de la cime de l'arbre n'était pas beaucoup plus élevé par rapport aux aiguilles de la base de la cime, mais le nombre de lignes sur les faces inférieures des aiguilles de la cime de l'arbre était beaucoup plus important que sur les faces inférieures des aiguilles de la partie inférieure de la cime. Une analyse ultérieure d'échantillons prélevés en Colombie-Britannique a donné le nombre moyen de lignes de la face supérieure, soit de 7,1 chez l'épinette blanche et de 8,0 chez l'épinette d'Engelmann, mais les valeurs se chevauchaient beaucoup (Garman, 1957).

Wright (1955) a décrit le canal résinifère comme étant médian et double, alors que Dorner (1899) l'avait qualifié d'unique. Marco (1939) a su résoudre cette divergence en partie en démontrant que dans les angles latéraux des aiguilles adjacents au tissu dermique des épinettes, on pouvait observer dans une même section transversale zéro, un ou deux canaux ou kystes résinifères, même si effectivement toutes les épinettes possèdent deux séries longitudinales et parallèles de canaux ou de kystes résinifères — à l'exception toutefois de l'épinette du Japon (*Picea torano* (Koch) Köhne) et de l'épinette de Sitka. Marco (1939) a mentionné que le nombre de canaux par section ne s'était pas révélé utile à l'identification entre espèces, mais les diamètres étaient suffisamment constants au sein d'une même espèce pour en faciliter l'identification. Autre possibilité d'explication relativement à cette divergence : la présence de variabilité dans la position du canal résinifère en fonction de l'âge de l'arbre. Par exemple, Roller (1966) a montré que chez les espèces *Abies* (un autre membre des *Pinaceae*), la position des canaux résinifères passait de la périphérie à la médiane avec l'âge de l'arbre. L'odeur du feuillage écrasé a été décrite de diverses manières : piquante (Harlow et Harrar, 1950), semblable à celle du putois (Sargent, 1898), « fétide du putois » (Lacassagne, 1934), fétide (Jackson, 1948; Forestry Branch, 1961), fétide (Brayshaw, 1960; den Ouden et Boom, 1965) et agréablement aromatique (Sutton, 1968). On a rapporté des fluctuations saisonnières dans les concentrations d'acides aminés libres (Kim et Glerum, 1995). L'alanine, la sérine, l'acide aspartique, l'acide glutamique, l'asparagine, la thréonine, la valine, la glutamine et la proline avaient augmenté en été et la tyrosine et l'histidine avaient augmenté en hiver dans les aiguilles des épinettes blanches à racines nues de trois ans, tandis que le tryptophane était passé d'une faible concentration en été à un pic en automne avant de retomber à une faible concentration au printemps, tandis que 15 acides aminés avaient montré des coefficients de détermination (principalement $P = 0,01$) avec la photopériode et la température quotidienne de l'air. Lewis et Tuttle (1923) avaient observé qu'il y avait eu des changements saisonniers dans l'organisation des cellules des aiguilles. Les observations de Facey (1956) ont révélé que les

cellules ligno-subérisées avaient formé une couche protectrice vers la base de l'aiguille, immédiatement distale de laquelle se trouvait la couche de cellules d'abscission. À l'exception des parois secondaires des cellules de la couche d'abscission, toutes les parois primaires et secondaires des cellules de la zone d'abscission contenaient de la lignine. Il a défini le processus d'abscission comme étant un processus mécanique entraînant la séparation d'organes végétaux (pétioles, bourgeons, fleurs et fruits) sans dégradation chimique préalable de leurs parois cellulaires.

De petites excroissances ressemblant à des poils (trichomes) se développent à partir de l'épiderme des aiguilles d'épinette blanche, mais pas des aiguilles d'épinette noire, ce qui permet de distinguer ces espèces, même lorsqu'il s'agit de très jeunes semis (Templeton, n.d.).

Yeh et Arnott (1986) ont constaté que la dentelure des aiguilles était plus importante à l'extrémité distale des aiguilles situées au milieu de la tige du semis.

Une épinette blanche de 36 ans d'une hauteur de 11 m à Chalk River, dans l'est de l'Ontario, portait 5,25 millions d'aiguilles de tous les âges (Fraser et coll., 1964).

Pulvinus

La base de la feuille en forme de coussinet, caractéristique des épinettes, a été peu étudiée dans la littérature; Garman (1957) a décrit leur disposition sur du matériel de la Colombie-Britannique intérieure. Lorsqu'on les observe sur la face supérieure des ramilles, où elles sont droites, les pulvinus « ont des angles supérieurs à 90 degrés avec l'axe du rameau. L'écartement jusqu'au point extérieur d'attache de la feuille est d'environ un millimètre, mais il peut être supérieur, voire souvent inférieur chez différents spécimens. La longueur varie chez le même spécimen en fonction du taux de croissance de l'entre-nœud, mais l'étalement, qui combine longueur et angle, est plus ou moins caractéristique chez ces espèces. Chez l'épinette blanche, pratiquement tous les spécimens mesurés avaient un écartement inférieur à un millimètre associé à un angle le plus souvent de 45 degrés, mais certains présentaient un angle inférieur à 45 degrés. Soixante-cinq pour cent des épinettes d'Engelmann avaient un écartement d'un millimètre ou plus, ainsi que des angles de plus de 45 degrés et la plupart du temps de plus de 60 degrés. »

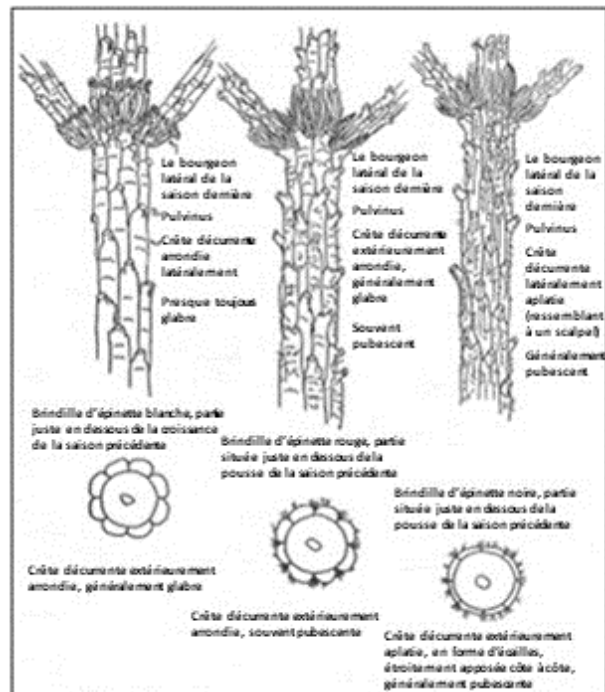


Figure 3.5 Dessous de rameaux et sections transversales d'épinettes blanche, rouge et noire montrant une section de la crête décurrente, d'après Gordon (1952).

Crêtes décurrentes

La surface de la ramille est composée d'une série de crêtes décurrentes qui s'étendent longitudinalement le long de la ramille (Gordon, 1952). L'allongement des pulvinus, c.-à-d. des bases décurrentes des aiguilles, crée un motif en coupe transversale qui varie selon les espèces (Garman, 1957). L'épinette blanche et l'épinette rouge (*Picea rubens* Sarg.) ont toutes deux des crêtes latéralement arrondies. Les crêtes de l'épinette blanche sont relativement plus grandes que celles de l'épinette rouge et sont assez glabres. L'épinette noire présente des crêtes aplaties qui donnent à la ramille l'apparence trompeuse d'un cylindre presque lisse d'où sortent les pulvinus et les aiguilles (figure 3.5). Les ramilles de l'année en cours ne présentent pas ces caractéristiques tout comme celles d'un à deux ans.

3.1.3 Bourgeons

Écailles de bourgeon

Les bourgeons des pousses bien développées d'épinette blanche sont ovoïdes, d'environ 6 mm de long, émoussés et entourés d'écailles extérieures non résineuses qui sont plus courtes que le bourgeon. Les marges des écailles des bourgeons sont déchiquetées et enroulées vers l'extérieur (Farrar, 1995). Les bourgeons de l'épinette d'Engelmann sont similaires, mais avec des écailles extérieures à longue pointe légèrement réfléchies.

Bourgeons dormants

Le bourgeon dormant a été décrit par Owens et coll. (1977) comme étant constitué d'une couche épaisse d'écailles de bourgeons serrées qui enferment la pousse embryonnaire portant tous les primordia de feuilles de la saison suivante. La forme de l'apex de la tige dormante a été caractérisée de bombée à conique; les dimensions moyennes, de 147 μm de hauteur et de 298 μm de largeur. Les apex de la partie supérieure de la cime ont souvent été plus grands que ceux du milieu. La zone apicale était constituée de cellules vacuolées disposées de façon irrégulière et qui étaient légèrement plus grandes que les cellules sous-jacentes. Les cellules de la moelle s'étendaient jusqu'en dessous de la zone apicale, laissant un

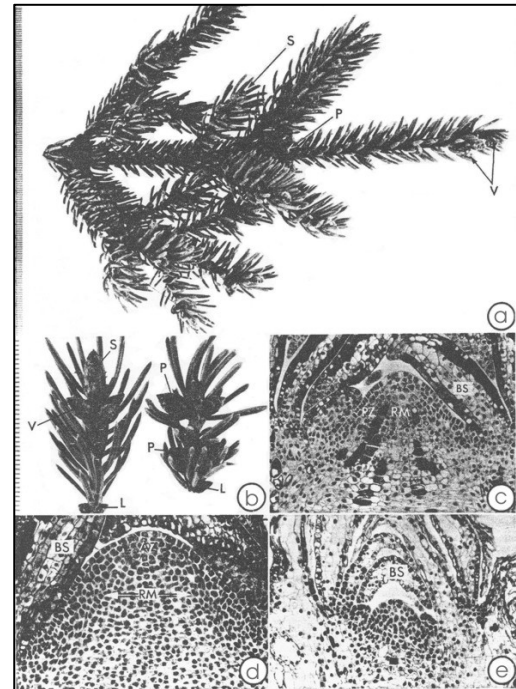


Figure 3.6 (a) Branche dominante d'épinette blanche montrant des bourgeons végétatifs (V), des cônes femelles (G) et des cônes mâles (P). (b) Ramilles montrant des bourgeons végétatifs dormants, des cônes femelles, des cônes mâles et des bourgeons latents (L). L'échelle en millimètres est indiquée à gauche. (c) Section longitudinale médiane d'un bourgeon potentiellement végétatif prélevé à la mi-juillet, juste avant la différenciation, montrant les écailles du bourgeon (EB) et l'apex avec une zone apicale (ZA), une zone périphérique (ZP), un méristème nervuré (MN) et des cellules de limbe contenant des composés phénoliques. $\times 100$. (d) Coupe longitudinale médiane de l'apex d'un cône qui se différencie à son extrémité à la fin juillet, montrant le large méristème de la nervure entourée des larges zones périphériques. $\times 100$. (e) Section longitudinale médiane d'un bourgeon latent prélevé en août montrant le petit apex entouré d'une zone indistincte. $\times 100$. (d'après Owens et Molder, 1977)

méristème de nervures de quelques cellules seulement. La partie basale de la zone apicale et le méristème des nervures étaient entourés d'une zone périphérique étroite.

Comme l'ont illustré Owens et Molder (1977), la phénologie du développement des pousses végétatives, des cônes mâles et femelles de l'épinette blanche commence par les bourgeons végétatifs et les pousses en dormance hivernale (figure 3.6). L'état de dormance hivernale marque un point de départ pratique pour l'examen du cycle de vie de l'épinette blanche d'un arbre sexuellement mature. La formation de la dormance des bourgeons chez les plantes ligneuses et le développement associé de la résistance au froid sont stimulés par une photopériode de jours courts (Reid et coll., 1991). Les bourgeons de cônes mâles et les bourgeons de cônes femelles se développent après la fin de l'extension des pousses (Nienstaedt et Zasada, 1990), pendant l'été et au début de l'automne de l'année avant la floraison, la pollinisation et la dispersion des graines (Owens et Molder, 1977). Les cônes terminaux se forment à l'extrémité des pousses qui naissent des bourgeons axillaires qui eux se sont formés l'année précédente. Ces bourgeons ont d'abord donné naissance à des écailles de bourgeons, puis à des aiguilles avant d'entrer en dormance à l'automne. Après la période de températures froides qui permet de mettre fin à l'état de dormance (Reid et coll., 1991) et pendant l'allongement des pousses au printemps suivant, l'apex des pousses fait apparaître les bourgeons et lorsque les pousses cessent de s'allonger, l'apex se différencie soit en apex végétatif, soit en cône femelle, soit en cône mâle (Owens et Molder, 1977). Jablanczy (1971) a également noté que chez les arbres « matures », la formation des écailles de bourgeons se produisait en même temps que l'allongement des primordia. La nouvelle division cellulaire dans les bourgeons floraux au printemps commence avant que l'allongement des bourgeons ne devienne évident (Owens et Molder, 1979).

Au printemps, l'expansion des bourgeons végétatifs laisse présager le début du développement des cônes axillaires à partir des primordia axillaires (Owens et coll., 1977). Les primordia axillaires forment des écailles de bourgeon pendant l'allongement des pousses mères. Lorsque l'allongement touche à sa fin, certains bourgeons axillaires donnent naissance à des bractées ou à des microsporophylles plutôt qu'à des aiguilles. Les bourgeons coniques axillaires et terminaux se différencient simultanément et suivent la même séquence de développement.

Les primordia floraux, mâles et femelles présents séparément sur le même arbre (Nienstaedt, 1958), se différencient l'année précédant la floraison et la dispersion des graines, et ce, lorsque cesse l'allongement des pousses (Nienstaedt et Zasada, 1990). Les bourgeons floraux peuvent généralement se distinguer des bourgeons végétatifs à la fin de l'été (Nienstaedt, 1958; Eis, 1967b; Fraser, 1962b). Très rarement, un primordium bisexuel est produit (Santamour, 1959). En Colombie britannique, la différenciation des bourgeons reproducteurs a lieu au cours de la seconde moitié de juillet sur un éventail de sites si large qu'elle laisse croire que le processus pourrait se produire à peu près au même moment sur une partie beaucoup plus large de l'éventail.

En général, les strobiles femelles se confinent aux pousses vigoureuses des verticilles et des entre-nœuds les plus élevés de la cime de l'arbre et les strobiles mâles aux pousses moins vigoureuses de la partie centrale de la cime (Eis et Inkster, 1972). Les deux sexes sont portés

dans la zone de transition, mais la séparation générale des strobiles mâles et femelles dans la cime sert à limiter l'autofécondation. La distribution des cônes mâles et femelles semble être régie par un gradient hormonal.

Bourgeons végétatifs

Les deux phases de la formation d'un bourgeon sont le « débouillage » du bourgeon, c.-à-d. la production des écailles de bourgeon puis son développement, c.-à-d. la formation et l'accumulation des primordia d'aiguilles en association avec la maturation des écailles de bourgeon (Templeton et coll., 1991). Selon Templeton et coll., la formation des bourgeons conclut une période d'allongement des pousses, bien que Owens et coll. (1977) aient observé, en Colombie-Britannique, que des bourgeons végétatifs munis d'écailles vert clair s'étaient développés pendant l'allongement des pousses. À la fin de l'été, les bourgeons étaient devenus, selon sa description équivoque, « larges et pointus » ainsi qu'« ovoïdes et obtus ». Le bourgeon d'hiver mature est entouré de fines écailles glabres et scarieuses (membraneuses) qui ne dépassent pas l'extrémité du bourgeon. Les écailles inférieures sont carénées, caractérisées par une pointe très fine. Les écailles supérieures sont lâchement apposées et obtuses (Krüssmann, 1985). Bien qu'elles soient généralement lâches, les écailles de couleur brune ou châtain sont parfois recourbées, parfois serrées. Elles servent à protéger la pousse embryonnaire sous-jacente (figure 3.7), qui possède un noyau central pithylique recouvert de primordia d'aiguilles (Templeton et coll., 1991) (figures 3.8 et 3.9). Bien que O'Neill et coll. (1977) les aient décrits comme étant « légèrement résineux », les bourgeons végétatifs en Colombie britannique ont plutôt été décrits comme « non résineux » (cf. Lewis et Dowding, 1924; Templeton et coll., 1991).

Il existe de nombreuses similitudes avec l'épinette de Norvège (*Picea abies* [L.] Karst.), telles que l'a décrit Romberger (1966).

Les aiguilles distales de la pousse entourent et obscurcissent presque entièrement le bourgeon végétatif (Owens et coll., 1977), mais l'investiture des bourgeons terminaux par les aiguilles est très variable en matière de modèle et de degré. Une disposition conique d'écailles « s'élève sur la face interne, à environ 3 mm au-delà de la grappe apicale de jeunes feuilles » (Lewis et Dowding, 1924).

Un groupe de bourgeons disposés en spirale à l'aisselle des feuilles les plus proximales d'une pousse reste normalement sous forme de petits bourgeons latents sur les branches de la partie

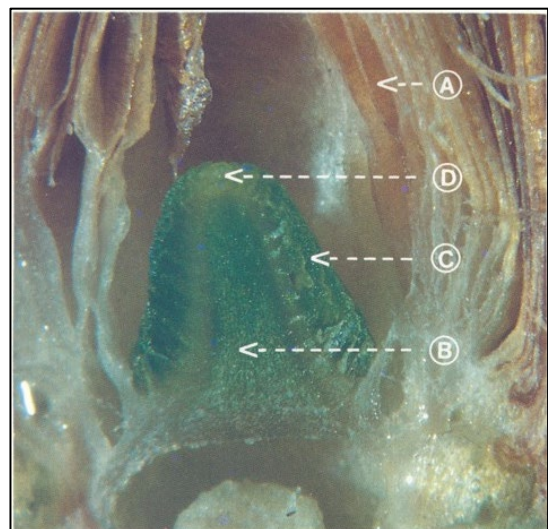


Figure 3.7 Un bourgeon d'épinette de Norvège mature.
« Les écailles du bourgeon (A) servent à protéger les délicats tissus sous-jacents de la pousse embryonnaire. La pousse embryonnaire possède un noyau central appelé moelle (B) qui est recouvert de primordia d'aiguilles (C). De nouveaux primordia d'aiguilles engagent leur processus de croissance sur les bords du méristème apical (D). Les primordia des aiguilles s'agrandissent l'année suivante pour former de nouvelles aiguilles sur la pousse. » (Templeton et coll., 1991)

supérieure de la cime, ou se développe sous forme de cônes mâles sur les branches de la partie inférieure de la cime (Owens et coll., 1977).

Les bourgeons végétatifs et les pousses de *Picea* passent par trois phases de développement : une phase de dormance et de repos, une période d'allongement des pousses et de formation d'écailles de bourgeons, enfin la phase de formation primordiale des aiguilles. La durée de chaque phase peut varier au sein d'une même espèce. La morphogénèse du bourgeon végétatif terminal et le développement des pousses de semis d'épinettes blanches ont été décrits par Pollard (1973b, 1974a, 1974b).

Bourgeons floraux

L'épinette blanche est monoïque; habituellement les strobiles (cônes) mâles et femelles se développent séparément sur le même arbre. Les cônes mâles ou les cônes femelles peuvent se différencier des apex axillaires ou terminaux une fois les écailles des bourgeons déployées, moment qui coïncide avec la fin de l'allongement latéral des pousses (Owens et Molder, 1979b). La différenciation désigne le moment où les écailles de bourgeons se transforment en bractées de microsporophylle après lequel on assiste au développement reconnaissable des apex de cônes femelles, mâles ou végétatifs (Owens et Molder, 1979b).

L'application de divers traitements culturaux et hormonaux visait à stimuler la floraison des conifères des *Pinaceae*; un mélange des gibbérellines moins polaires A_4 et A_7 ($GA_{4/7}$) s'est avéré le traitement le plus favorable à la production de strobiles. L'espèce, l'âge de l'arbre et la position sur la cime peuvent influencer les résultats de façon remarquable (Marquard et Hanover, 1984 a, b). Deux expériences sur l'effet de la $GA_{4/7}$ sur la production de strobiles chez l'épinette blanche ont été menées par Marquard et Hanover (1984b), la première avec une concentration de $GA_{4/7}$ de 500 mg/L, la seconde avec une concentration de $GA_{4/7}$ à 250 mg/L. Le protocole expérimental consistait à appliquer trois traitements à quatre moments et à cinq positions sur la cime. La floraison mâle n'a été influencée par aucun traitement, mais la production de strobiles femelles l'a été significativement par l'un d'eux, ainsi que par l'interaction entre la position sur la cime et le moment de l'un des traitements. Marquard et Hanover ont recommandé que les traitements

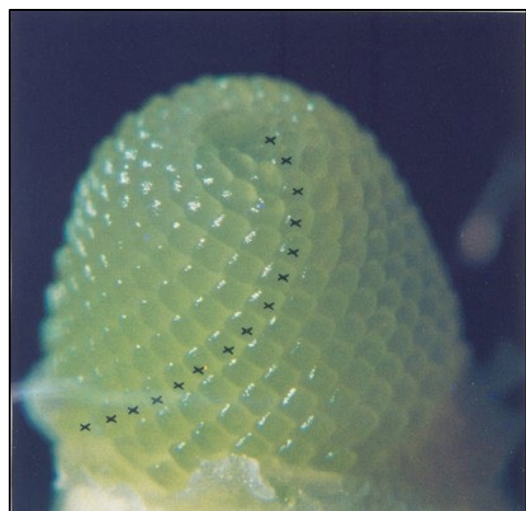


Figure 3.8 Des rangées de primordia d'aiguilles. « Comptez les primordia d'aiguilles dans une courte rangée. En regardant la pousse embryonnaire de côté, on peut voir deux types de rangées verticales de primordia s'étendant en spirale depuis la base à l'extrémité de la pousse embryonnaire. Les rangées courtes s'étendent plus directement sur le côté de l'apex et contiennent moins de primordia. À l'inverse, les longues rangées contiennent plus de primordia et s'enroulent plus progressivement sur le côté de l'apex. La série mathématique, à quelques exceptions près, présente 8 lignes courtes et 5 lignes longues, 13 lignes courtes et 21 lignes longues, ou 21 lignes courtes et 13 lignes longues. Ce bourgeon a 15 primordia par rangée courte. » (Templeton et coll., 1991).

d'amélioration à la GA_{4/7} de la floraison femelle soient effectués après que les pousses se soient allongées de 15 à 75 % de leur longueur finale. Selon les résultats d'Owens et coll. (1977), cette période d'efficacité du traitement à la GA_{4/7} durerait environ cinq semaines, ce qui serait suffisant pour traiter une grande superficie, comme un verger à graines.

Le traitement à la GA_{4/7} n'a pas été efficace à l'égard de l'augmentation de la production de strobiles femelles sur les branches de la partie supérieure de la cime (verticille 1 et entre-nœud 1). Marquard et Hanover (1984b) ont avancé l'idée que cette absence d'augmentation pouvait résulter d'un gradient chimique endogène ou d'une translocation du produit chimique au sein de la cime, le verticille supérieur et l'entre-nœud des épinettes blanches de 8 et 9 ans étant les positions sur la cime d'une production supérieure de strobiles femelles (Marquard et Hanover, 1984a).

Marquard et Hanover (1984b) ont trouvé une relation négative entre la production de strobiles femelles et la concentration de GA_{4/7}, mais Marquard (1983) a rapporté une relation positive chez l'épinette blanche juvénile.

Cependant, il y a eu de rares cas où des strobiles mâles et femelles sur des cônes d'épinette blanche ont été observés, cas qui ont été attribués à un effet de la grave sécheresse de 1957 (Santamour, 1959). Des fleurs bisexuelles, le plus souvent une seule ou parfois quelques-unes sur un arbre, avaient été signalées dans la plupart des genres des *Pinaceae*, avant toutefois que la découverte de nombreuses fleurs bisexuées sur *Picea likiangensis* var. *montigena* (Masters) par Chen au printemps 1958 n'incite Frank Santamour Jr. à mener à cette fin une étude sur 25 espèces d'épinettes dans la région de Philadelphie. Frank Santamour fils, généticien du Service des forêts de l'USDA à l'Arboretum de Morris, a observé des cônes bisexuels sur 11 arbres répartis entre sept des 17 espèces produisant des fleurs cette année-là, sur ces 25 espèces d'épinettes qu'il a répertoriées dans la région de Philadelphie (tableau 3.5).

Tableau 3.5. Cônes bisexuels trouvés dans l'inventaire de Santamour en 1958 sur des épinettes de la région de Philadelphie (d'après Santamour, 1959)

Espèces <i>Picea</i>	Nombre d'arbres	Cônes bisexuels par arbre	Avortement du pollen	
			Cônes normaux %	Cônes bisexuels %
<i>asperata</i>	2	c.50, 500+	1	10
<i>balfouriana</i>	1	25	–	–
<i>glauca</i>	3	c.10	1	–
<i>montigena</i>	2	500+	2	40
<i>retroflexa</i>	1	13	6	16
<i>smithiana</i>	1	24	4	35
<i>wilsonii</i>	1	33	–	52

À l'exception des cônes de l'épinette de l'Himalaya (*Picea smithiana* [Wallich] Boissier), les cônes bisexuels étaient structurés de façon similaire, les tissus mâles se trouvant sur la partie inférieure du cône et les tissus femelles occupaient la pointe dans des proportions diverses. Les cônes bisexuels ont été trouvés dans toutes les parties de la cime sauf dans ses plus hautes

parties. Santamour a avancé l'idée que la production des cônes bisexuels trouvés en 1958 pouvait résulter de la grave sécheresse de 1957 plutôt que d'un phénomène passé inaperçu dans l'année. Dans leur étude de la zone sexuelle de la cime d'épinettes blanches de 8 et 9 ans, Marquard et Hanover (1984a) ont observé cinq strobiles hermaphrodites dans les branches d'un arbre des verticilles 2 et 3 de la zone de transition. Les bourgeons reproducteurs prennent environ une semaine pour se différencier, et ce, après l'arrêt de la croissance des pousses l'année précédant la floraison et la dispersion des graines (Eis, 1967b; Owens et Molder, 1977). En Colombie-Britannique, on a observé de la différenciation de bourgeons reproducteurs sur un large éventail de sites au cours de la dernière moitié de juillet, ce qui a laissé croire que le processus se produisait à peu près au même moment dans la majeure partie de l'aire de répartition de l'espèce (Nienstaedt et Zasada, 1990). Le développement des bourgeons reproducteurs s'est poursuivi pendant 8 à 10 semaines, parallèlement à la maturation des pousses. À la fin août, il a été possible de distinguer en Colombie-Britannique intérieure les bourgeons reproducteurs de l'épinette blanche par leur taille et leur forme à l'œil nu, mais il a fallu procéder à de la dissection pour déterminer d'une manière définitive le sexe d'un bourgeon (Eis, 1967b). Dans la même région, les bourgeons mâles sont entrés en dormance vers le 1er octobre, soit environ deux semaines avant les bourgeons femelles et les bourgeons végétatifs (Owens et Molder, 1977).

Les gibbérellines ont pour effet d'accélérer et d'augmenter la floraison chez les conifères, mais alors que toutes les gibbérellines bioactives testées ont favorisé la floraison chez la famille des *Cupressaceae* et des *Taxodiaceae*, seul le mélange de GA_{4/7} ou le mélange de GA₉+GA_{4/7} s'est avéré très florifère chez la famille des *Pinaceae* (Reid et coll., 1991). Des greffons provenant de la

partie supérieure de la cime de vieilles épinettes de Norvège ont produit au bout de trois ans beaucoup de fleurs femelles après avoir été greffés sur de jeunes plants ce qui est (Müller-Stoll, 1947) bien plus tôt que ne l'auraient fait les plants dans le cours naturel des choses. Aucune fleur mâle n'a été produite, ce qui reflète la rareté de la production de fleurs mâles dans la partie supérieure de la cime, section d'où les greffons ont été prélevés.

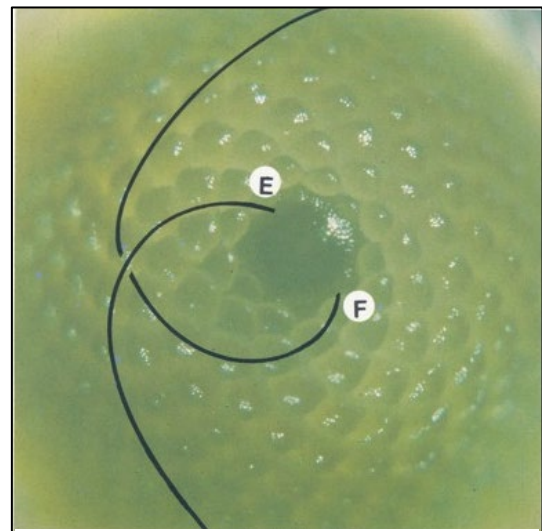


Figure 3.9 Estimation des primordia d'aiguilles. « Estimez le nombre total de primordia d'aiguilles. Pour estimer le nombre total de primordia d'aiguilles dans un bourgeon, il faut d'abord calculer le nombre moyen de primordia en comptant les primordia sur 2 ou 3 rangées courtes. Ensuite, observez la pousse embryonnaire d'en haut et comptez le nombre de rangées courtes de primordia qui se déploient en spirale à partir du dôme apical. Le nombre total de primordia dans les bourgeons est égal au produit du nombre moyen de primordia par rangée multiplié par le nombre de rangées. Le bourgeon présenté ici comporte 13 rangées courtes (E) avec une moyenne de 15 primordia par rangée et contient donc un total de (13 x 15) 195 primordia d'aiguilles. Une longue rangée est indiquée à titre de comparaison (F.). » (Templeton et coll., 1991)

3.1.4 Fleurs

Âge de floraison

Une floraison précoce produisant des cônes et des graines viables a été observée sur le terrain sur des épinettes blanches de 4 ans (Sutton, 1968), des graines viables ont été obtenues d'un arbre de 13 ans (Zasada et Gregory, 1969) et de bonnes récoltes de cônes ont été produites par des épinettes blanches de plantation de 20 ans (Nienstaedt, 1957). Cependant, dans la majeure partie de l'aire de répartition, la floraison et la production de graines ne commenceraient pas avant l'âge de 30 ans. Une production satisfaisante de graines commence chez les épinettes blanches à bois mixte de 45 à 60 ans au Manitoba et en Saskatchewan (Rowe, 1955). En général, la production de cônes et de graines atteint un maximum chez les arbres dominants âgés de 60 ans ou plus. La production de graines de l'épinette blanche sur les sites inhospitaliers se produit plus tard et plus difficilement, à l'exception d'une éventuelle floraison « de détresse ». La production de cônes par l'épinette blanche dominante se poursuit jusqu'au deuxième siècle de vie et probablement au-delà (Zasada et Gregory, 1969). La production de graines d'épinette d'Engelmann atteint un maximum chez les arbres dominants de 45 à 50 cm de diamètre de 200 à 250 ans (Oosting et Reed, 1952; Garman, 1957).

3.1.4.1 Fleurs femelles

La floraison femelle est influencée par la nutrition, les phytohormones ou l'équilibre phytohormonal, ainsi que par divers traitements cultureux qui induisent des changements dans la nutrition ou dans les phytohormones. La météo exerce elle aussi une influence qui peut être décisive : la floraison de l'épinette a été pratiquement inexistante dans le centre du Nouveau-Brunswick en 1985 (Fowler et coll., 1988). La fertilisation avec du nitrate d'ammonium (Holst, 1959) et du nitrate de calcium (Pharis et coll., 1986) a favorisé la production de fleurs femelles, tout comme l'application de gibbérellines sur les pousses en cours d'allongement (Pharis et Kuo, 1977; Pharis, 1979; Cecich, 1985; Pharis et coll., 1986). La taille des racines a favorisé la floraison de l'épinette blanche (Holst, 1959; Ho, 1982; Marquard et Hanover, 1985). La production de fleurs d'épinettes blanches de 6 ans a été évaluée après traitement aux gibbérellines $GA_{4/7}$, à l'acide naphthalène acétique et à la taille de racines (Marquard et Hanover, 1985). La $GA_{4/7}$ a été généralement, mais pas significativement ($P = 0,05$) plus efficace en tant que traitement seul que la taille de racines pour la stimulation de la production de fleurs femelles et bien que la taille de racines ait influencé positivement la production de fleurs, aucun effet synergique cohérent n'a été noté. Toutefois, les effets de la $GA_{4/7}$ et de la taille des racines ont été considérables dans chacune des deux expériences (tableau 3.6); Marquard et Hanover ont conclu que combiner deux traitements aurait eu pour effet de maximiser l'augmentation de la floraison des strobiles femelles chez l'épinette blanche. L'effet des traitements ne s'est limité qu'à l'année de leur application.

Tableau 3.6. Effets principaux de la GA_{4/7}, de la NAA et de la taille de racines sur la production de strobiles femelles (nombre moyen par arbre) de l'épinette blanche (d'après Marquard et Hanover, 1985).

Traitement	Expérience 1	Expérience 2
GA _{4/7} (mg/L)		
0	2a ^a	68a
50	11ab	124 b
500	16 b	113 b
NAA (mg/L)		
0	8a	109 ns
25	14 b	94
Taille des racines		
Contrôle	5a	81a
Racines taillées	14a	123 b

^a Dans les colonnes, les moyennes qui ne sont pas suivies de la même lettre diffèrent significativement (P = 0,05) selon le test de comparaisons multiples de Duncan; ns = non significatif (P = 0,05)

La production de strobiles femelles chez des épinettes blanches de 10 ans dans des conditions de terrain s'est trouvée significativement (P = 0,05) réduite à la suite de l'exposition des pousses principales sur de courtes durées à la lumière rouge, interrompues la nuit. Ceci a été interprété comme l'indice d'une préférence pour des jours courts en ce qui concerne la floraison de l'épinette blanche (Durzan et Campbell, 1979).

Les bourgeons coniques peuvent se développer à partir d'apex terminaux qui ont été végétatifs pendant au moins un an ou à partir de sommets axillaires nouvellement apparus sur des pousses nouvellement allongées (Owens, 1986). Au maximum de leur réceptivité, les fleurs femelles dressées montrent des écailles réfléchies, d'une longueur variant entre 20 et 25 mm, de couleur soit rouge foncé, soit jaune-vert, soit vert, mais de couleur uniforme sur chaque arbre (Nienstaedt et Zasada, 1990). Les bractées sont denticulées (délicatement dentées). Les fleurs mesurent de 3 à 4 cm de long et sont plus abondantes dans la partie supérieure de la cime que dans ses autres parties et abondent souvent dans les quelques verticilles supérieurs. Sur des greffons de 17 ans, le verticille le plus productif a été le quatrième en partant du haut; la zone produisant des bourgeons femelles comptait en moyenne 6,4 verticilles (Nienstaedt, 1981). Lors des années de production faible, les cônes se trouvaient concentrés de façon plus importante dans les verticilles supérieurs que dans le cas des années de production intermédiaire ou de forte production. Les écailles se sont trouvées largement séparées pendant la réceptivité. Elles se sont fermées peu après la pollinisation et les cônes sont progressivement devenus bruns et ternes.

Les « grandes productions de cônes » d'épinettes blanches d'une hauteur de seulement quelques pieds plantées sur du sable infertile dans le nord de l'État de New York ont probablement été l'expression d'un phénomène de « détresse ». En effet, les épinettes qui

n'étaient pas déjà mortes présentait toutes des symptômes manifestes de stagnation (Heiberg et White, 1951).

Cônes

La période de formation des cônes a lieu après la pollinisation; le gros de leur croissance dure de 2 à 4 semaines. Les jeunes cônes sont soit vert jaunâtre (« diagnostique », selon Wright, 1955), soit vert pâle, parfois teintés de rouge (Forestry Branch, 1961) ou, dans le cas de la var. *albertiana*, sont soit d'un vert cireux vif, d'un brun rougeâtre foncé sur la face du cône exposée au soleil et vert sur la face ombragée (Crossley, 1953). À maturité, les cônes sont bruns ou havane clair, pendants, cylindriques, d'un diamètre de 1,2 à 2,0 cm (figure 3.10) et, selon la longueur de la branche, varie en longueur de 3,5 à 5,0 cm (Krüssmann, 1985). La variété d'épinette blanche d'intérieur (*Picea glauca* var. *albertiana* S. Brown) a des cônes plus courts et plus larges que ceux de l'épinette blanche. Bien qu'une épinette blanche de champ de 75 ans dans le nord du Minnesota ait produit en une année 271 000 graines viables à partir de 11 900 cônes (Roe, 1952) et que 25 épinettes blanches aient produit en moyenne 8 000 cônes par arbre en une année de semences dans le sud de l'Ontario (Tripp et Hedlin, 1956), une épinette blanche intérieure dominante, avec sa cime plus étroite, ne produira généralement pas plus de 3 000 cônes, même lors d'une excellente année semencière (Alden, 1985). Les cônes sont formés d'écaillés serrées (lâches chez l'épinette d'Engelmann [Hosie, 1969]) dirigées apicalement et disposées en spirale autour du rachis central. Chaque écaille est sous-tendue par une bractée (figure 3.11) apposée sur sa surface convexe externe; la surface concave interne, à sa base, porte deux graines, chacune logée dans une dépression peu profonde (Tripp et Hedlin, 1956). Les écaillés sont minces, souples et flexibles, non cassantes au toucher comme chez les épinettes noires et rouges et sont droites ou légèrement arrondies et entières (lisses) sur le bord. Les écaillés fermes et arrondies de l'épinette blanche sont très rapprochées lorsque le cône est humide, alors que chez l'épinette d'Engelmann, les écaillés sont fines et flexibles aux marges nettes ou irrégulières ou rarement arrondies et pas très rapprochées lorsque le cône est humide.

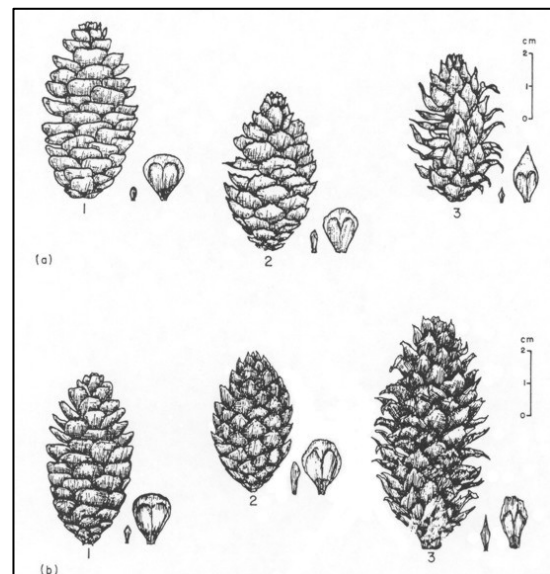


Figure 3.10 Formes extrêmes et intermédiaires du spectre de variation de la morphologie des cônes dans (a) le complexe épinette blanche-d'Engelmann et (b) le complexe épinette blanche-Sitka en Colombie-Britannique. Notez la longue bractée de la forme intermédiaire (B2) du complexe épinette blanche-d'Engelmann, (A1) près de 10 km au nord de Williams Lake, 52 ° 12' de latitude, altitude de 2 700 pi, (A2) près de 21 km au sud de Merritt, 50 ° 00' de latitude, altitude de 3 300 pi, (A3) près de 21 km au nord-ouest de Kamloops, 50 ° 47' de latitude, altitude de 5 200 pi, (B1) près de 108 km à l'est de Smithers, 54 ° 20' de latitude. Altitude de 2 800 pi, (B2) un peu plus de 69 km à l'est de Terrace, 54 ° 57' de latitude, altitude de 700 pi, (B3) un peu plus de 143 km au nord-ouest de Terrace, 55 ° 02' de latitude, altitude de 500 pi. (d'après Roche, 1969)

Les études que Garman (1957) a menées sur des cônes provenant d'un échantillonnage d'épinettes d'Engelmann et d'épinettes blanches en Colombie-Britannique intérieure ont révélé la variabilité de longueur suivante dans 80 % des échantillons : de 43 à 58 mm dans le cas de l'épinette d'Engelmann et de 38 à 53 mm dans le cas de l'épinette blanche, ce qui a donné une différence non significative. Les cônes d'épinettes blanches étaient souvent quelque peu coniques en raison de la contraction des petites écailles à l'extrémité du cône, tandis que les cônes d'épinettes d'Engelmann avaient tendance à être oblongs et généralement émoussés sur le dessus. Garman a noté que le cône de l'épinette d'Engelmann, lorsqu'il est sec, est souple et élastique, les écailles situées près de l'axe étant minces et plates. Lorsqu'il est vert, les écailles ont tendance à sécher et à se rétrécir aux marges, ce qui les fait se rider et se séparer partiellement les unes des autres. Le cône de l'épinette blanche est rigide même lorsqu'il est ouvert, car les écailles, épaisses et incurvées, se détachent de l'axe du cône en formant un angle important.

Un cône d'épinette blanche d'une longueur de 46 mm provenant d'un jeune arbre de la Colombie-Britannique intérieure a fourni les données présentées au tableau 3.7. On a évalué la possibilité de différencier les espèces d'épinettes en recourant au rapport entre la longueur de la bractée et de la longueur de l'écaille, mais les échantillons témoins de l'épinette d'Engelmann ont révélé des rapports de 0,34, 0,39 et de 0,43 et dans les échantillons témoins de l'épinette blanche, de 0,37, 0,38 et de 0,39.

Le rapport largeur/longueur de l'écaille du cône s'est révélé fort utile (« d'une importance capitale ») à l'identification des espèces (Garman, 1957). La longueur des écailles d'un cône n'est pas particulièrement utile en soi, car la taille d'un cône, donc la longueur de ses écailles, est régie non seulement par des facteurs génétiques, mais aussi par des facteurs écologiques. L'évaluation du rapport largeur/longueur de l'écaille de cônes de 66 spécimens d'épinette blanche a donné une moyenne de 0,81, 80 % des mesures se situant entre 0,89 et 0,73. Dans moins de spécimens (24) d'épinettes d'Engelmann, le rapport largeur/longueur a donné une moyenne de 0,62, 80 % des mesures se situant entre 0,69 et 0,54. Les écailles du cône de l'épinette blanche étaient plus larges que longues, tandis que celles de l'épinette d'Engelmann avaient sa partie d'écaille la plus large en dessous du milieu. Garman a prouvé à l'aide de photographies que l'écaille du cône était toujours plus longue que large dans le cas de toutes les espèces canadiennes d'épinettes. Si la largeur de l'écaille avait été presque équivalente à la longueur, le spécimen aurait présenté d'autres caractères qui auraient révélé qu'il s'agissait d'une épinette blanche ou d'une épinette noire.

Les écailles du cône de l'épinette blanche ont une forme obovale triangulaire à presque orbiculaire. Les écailles sont rigides et le bord est entier (lisse). L'apex va de plat à rond et, étant rigide, il s'érode lentement après maturité. Les bractées sont généralement spatulées. Les écailles de l'épinette d'Engelmann sont elliptiques, souvent rétrécies à la base. Elles sont flexibles et leur marge va d'érodée à ondulée. L'apex est également ondulé et apparaît souvent tronqué. Il est fin, papyracé et s'érode facilement lorsqu'il est vieux. Les bractées sont lancéolées et généralement longues et aiguës à l'apex.

Une semaine avant la libération principale des graines, les cônes deviennent mous au toucher. La douceur du cône au toucher, la couleur du tégument (enveloppe de la graine) et la fragilité de la graine sont des indices plus fiables que la couleur pour la détermination de la maturité du cône (Crosser, 1953). Les cônes, qui s'ouvrent à maturité, sont généralement très inclinés (Dobbs et coll., 1976). Les écailles des cônes ouverts sont étalées presque à angle droit et s'écrasent facilement (Hosie, 1969). Dans le guide de Dobbs et coll. (1976) sur la collecte de cônes en Colombie-Britannique et dans la révision d'Eremko et coll. (1989), l'épinette blanche et l'épinette d'Engelmann sont traitées ensemble comme des épinettes intérieures. Les graines collectées dans la zone d'hybridation entre l'épinette blanche et l'épinette d'Engelmann à moyenne altitude dans les Rocheuses et entre l'épinette blanche et l'épinette de Sitka dans le nord de la côte de la Colombie-Britannique ne sont plus étiquetées séparément par espèce, mais simplement désignées comme étant d'origine d'un « complexe d'épinettes » (Morgenstern, 1990).

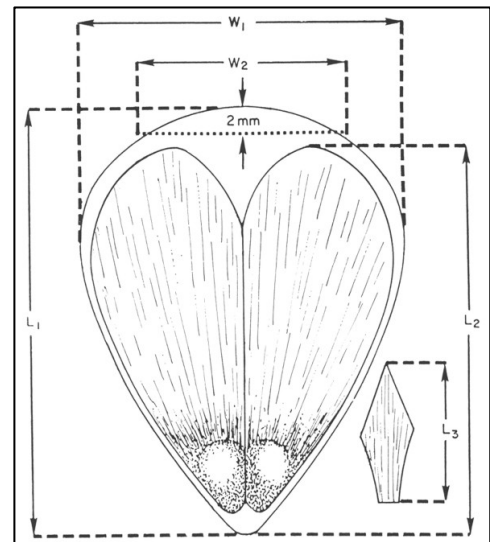


Figure 3.11 Représentation schématique de l'écaille et de la bractée de l'épinette montrant cinq mesures de base (d'après Roche, 1969).

Tableau 3.7. Moyennes des mesures sur cinq écailles et cinq bractées provenant de sections médianes des tiers supérieur (distal), central et inférieur (proximal) du cône (d'après Garman, 1957)

	haut	centre	bas
Écailles			
longueur (mm) ^a	13	14	12
largeur (mm)	9	11	11
largeur : longueur	0,69	0,79	0,92
Bractées			
longueur (mm)	5	5	5
longueur des bractées : longueur de l'écaille	0,38	0,36	0,42

^a La conversion des mesures en mm à partir des pouces originaux donne des ratios qui diffèrent légèrement de ceux rapportés par Garman.

Induction de cônes

Cela fait déjà longtemps que l'on observe chez les conifères en milieu naturel, y compris chez les *Picea*, une corrélation entre une année de grande production de cônes et des températures supérieures à la moyenne au moment de la différenciation des bourgeons de cône l'été précédent (Chalupka, 1975; Olsen, 1978). Le traitement thermique de propagules en pot a permis de favoriser la floraison de l'épinette de Sitka (Tompsett et Fletcher, 1977), l'épinette de Norvège (Olsen, 1978) et l'épinette d'Engelmann (Ross, 1985). L'induction de cônes a été favorisée par d'autres traitements induisant du stress, notamment la sécheresse, la taille des racines, ainsi qu'un excès d'azote et une carence.

Le fait que la croissance des racines semble être retardée par de tels traitements a mené des chercheurs à émettre l'hypothèse selon laquelle les traitements pourraient freiner l'exportation d'un inhibiteur chimique de la floraison depuis le système racinaire, peut-être des cytokinines, synthétisées par les racines (Dunberg, 1979; Philipson, 1983). Cette hypothèse n'a toutefois pas été vérifiée (Ross 1991a, 1991b). Les résultats des expériences de Ross n'ont pas non plus confirmé l'hypothèse selon laquelle la chaleur aurait pu favoriser la floraison de l'épinette blanche en retardant le nombre de racines en croissance active, mais a montré que l'effet de la chaleur s'était plutôt fait sentir sur la pousse. Seule la chaleur appliquée aux pousses avait favorisé la floraison et l'effet s'était produit indépendamment de la température du sol et de l'activité des racines. Ross avait constaté qu'une température diurne d'environ 30°C avait optimisé la floraison mâle dans des greffons d'épinette blanche en pot, mais qu'il y avait eu peu de différences dans la production de cônes femelles à des températures en serre de 20, 25 et 30 °C. La floraison exige des températures qui peuvent différer entre les cônes mâles et les cônes femelles. La chaleur appliquée aux pousses avait uniquement favorisé la floraison mâle (à peine à $P = 0,057$) dans l'expérience de 1985 et uniquement la floraison femelle dans l'expérience de 1987. Cinq heures à 20 °C par jour avaient alors suffi pour que les bourgeons de cônes femelles se différencient, ce qui avait été réalisé en 1985, mais pas en 1987, en raison des températures ambiantes plus basses. Dix heures à 30 °C par jour avaient eu pour effet de maximiser la production de pollen (cônes mâles).

Le recours à la gibbérelline A3 (GA₃) dans les recherches de Pharis, Ebell, Rediske, Cade et Ross n'ont réussi ni à devancer ni à accroître la floraison chez diverses espèces de *Pinaceae*, alors que ce fût facilement le cas chez des membres des *Cupressaceae* et des *Taxodiaceae*. Les recherches ont montré chez plusieurs espèces de *Pinaceae* une corrélation entre leur floraison et l'augmentation des concentrations endogènes de gibbérellines « moins polaires » (c.-à-d. des gibbérellines avec peu ou pas de groupes hydroxyle qui présentent une mobilité chromatographique non polaire [Pharis, 1978]). Les expérimentations sur le terrain portant sur certaines des gibbérellines les moins polaires du début des années 1970 ont eu pour résultats (avec le mélange de GA_{4/7}) de stimuler la floraison chez plusieurs membres des *Pinaceae*, notamment l'épinette blanche et l'épinette de Norvège. Cependant, bien que la stimulation de la floraison chez les *Pinaceae* ait pu devenir possible, la technique n'était pas simple. Le recours à des traitements culturaux supplémentaires en vue de garantir la réaction hormonale, tels que l'annélation, la fertilisation, le stress hydrique ou la taille des racines se sont révélés

nécessaires sur certains sites. Le moment du traitement à la GA₃ pouvait également varier selon le lieu (Pharis, 1978).

Stimuler la production de strobiles femelles et mâles à l'aide de la GA_{4/7} combinée à des traitements culturaux prometteurs était l'un des deux aspects d'un programme visant à réduire la période de reproduction de l'épinette blanche. Greenwood et coll. (1988) ont utilisé des greffons d'épinette blanche de 3 et 4 ans dont la hauteur moyenne initiale était de 57 cm. Le meilleur résultat (30 femelles par greffon) a été obtenu avec 500 mg/L de GA_{4/7} dans une solution d'éthanol à 5 % avec Aromox C/12 (0,01 % à 0,02 % de matière active) pulvérisée jusqu'au point d'égouttement. En utilisant la même technique, Adams (1990) a augmenté la production de strobiles femelles d'épinette blanche de deux à dix fois celle des témoins non traités. La production de strobiles mâles a généralement augmenté, mais pas à des degrés de confiance statistiquement significatifs. Greenwood et coll. (1988) n'ont trouvé aucun effet significatif sur la floraison de greffons d'épinette blanche en pot pendant l'allongement des pousses entre deux milieux, mais la GA_{4/7} a favorisé significativement ($P < 0,05$) la floraison femelle dans les deux milieux après transformation des données $\sqrt{n+1}$ (tableau 3.8; Greenwood et coll., 1988). Chez des épinettes blanches de 8 et 9 ans, Marquard et Hanover (1984a), par pulvérisation foliaire de GA_{4/7}, ont multiplié par 6,2 la production de strobiles femelles et par 2,4 la production de strobiles mâles sur les branches de la zone de transition. Sur les branches de la zone mâle, on a induit les strobiles femelles, ce qui a eu pour effet de multiplier la production de strobiles mâles par 6 (figure 3.12).

Tableau 3.8. Effet du milieu sur le nombre de ♀, ♂ par ramet (clones fleuris, %) d'épinette blanche en 1987. Un nombre égal de ramets a été soit laissé dans la serre pendant toute la durée de l'allongement des pousses et de l'application de GA_{4/7}, soit déplacé dans la serre sous une ombrière pour la dernière moitié de la période d'application de GA (Greenwood et coll. 1988)

♀, ♂		GA _{4/7}	Témoin
À l'extérieur de mi-mai à mi-juin,	♀	23 (70 %)	1 (10 %)
Après la serre	♂	28 (60 %)	1 (10 %)
Serre en continu	♀	23 (70 %)	8 (30 %)
	♂	16 (50 %)	3 (10 %)

À la Sussex Tree Nursery de J.D. Irving, au Nouveau-Brunswick, on induit la floraison avec de la gibbérelline « pour stimuler la floraison à la fois dans la serre et dans le verger à graines ».

La floraison des greffons en pot d'épinettes blanches et d'épinettes d'Engelmann a été maximisée par des températures fraîches (ambiantes) et un stress hydrique modéré pendant l'allongement active des pousses, suivis de trois semaines de traitement thermique en serre (>20 °C <30 °C) et d'une quantité d'eau adéquate (Ross 1985, 1988a; Ross et coll., 1988). Grâce aux températures ambiantes du printemps suivant, les cônes induits se sont développés normalement et ont produit du pollen et des graines de grande qualité. Forcer la libération précoce du pollen en recourant à la chaleur a eu pour effet de réduire anormalement la taille des cônes en plus de réduire le rendement de pollen et de graines (Ross 1988b).

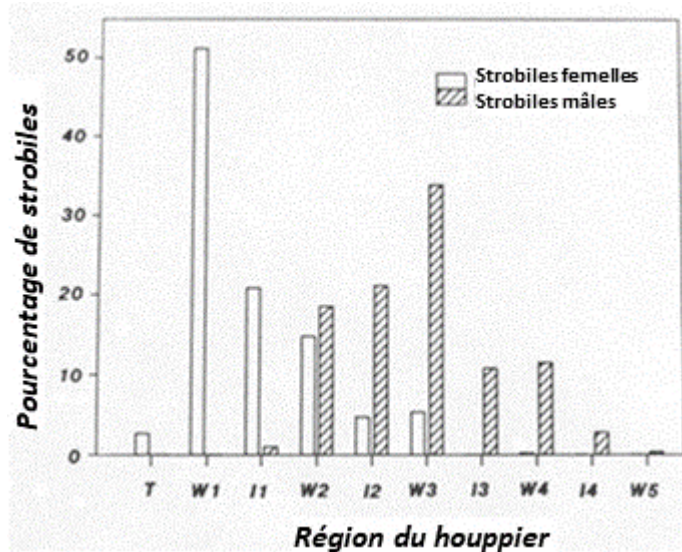


Figure 3.12 Distribution verticale des strobiles femelles et mâles en relation avec la position de la cime chez des épinettes blanches de 8 et 9 ans. T indique la flèche terminale, W1 indique le verticille nodal le plus élevé et I1 indique l'entre-nœud le plus élevé.

Favoriser la floraison par pulvérisation foliaire de GA_{4/7} risque d'endommager l'épinette d'intérieur, surtout dans des conditions de sécheresse ou de chaleur forte. Si on laisse le nuage de GA_{4/7} sécher et rester sur le feuillage, le surfactant résiduel (Aromox C-12/W) semble décomposer lentement la cuticule. Cependant, le rinçage du feuillage avec de l'eau quatre jours après chaque traitement de GA_{4/7} a minimisé les dommages sans réduire la floraison (Eastham, Hollefreund, et Ross non publié, cité par Ross et coll., 1988).

Stimuler la floraison avec les gibbérellines

L'application exogène de GA_{4/7} est connue pour stimuler la floraison chez les espèces de *Pinaceae* (Pharis et Kuo, 1977; Ross et coll., 1983). L'injection directe dans la tige de l'épinette de Sitka a produit un grand nombre de cônes de pollen et de graines (Philipson, 1984). La technique d'injection est facile à utiliser en plus d'être plus économique que l'application par pulvérisation au regard de la quantité de gibbérellines nécessaire.

Des expériences menées sur trois populations d'épinettes blanches dans les États des Grands Lacs visaient à déterminer la réaction des arbres à l'application exogène de GA_{4/7} suivant différentes dates d'application (Cecich, 1985). Dans une expérience, les arbres pulvérisés avec de la GA_{4/7} entre le 7 mai et le 1^{er} juillet ont produit beaucoup plus de strobiles ovulés (24) et staminés (17) que les témoins (un ovulé, pas de staminés). Les arbres pulvérisés entre le 8 juillet et le 9 septembre n'ont pas produit de strobiles. Une autre expérience a déterminé que l'application en mai par pulvérisation de GA_{4/7} sur les ramets avait produit significativement ($P \leq 0,02$) plus de strobiles, tant ovulés que staminés, que la pulvérisation en juin. Il n'y a pas eu de réaction significative ($P \leq 0,05$) à la floraison, ovulée ou staminée, parmi les 10 clones qui ont montré une variabilité considérable. Par exemple, alors que deux ramets d'un clone

pulvérisé en mai ont produit 61 strobiles staminés, quatre clones n'en ont produit aucun. Dans la troisième expérience, des ramets de clones à débourrement précoce et tardif ont été pulvérisés avec cinq applications hebdomadaires de GA_{4/7} en juin, au moment où les méristèmes d'épinettes blanches dans les États des Grands Lacs se différencient en méristèmes végétatifs ou reproductifs (Cecich et coll., 1972; Marquard et Hanover, 1984a). Le traitement foliaire n'a peut-être pas été entièrement utilisé au moment de la différenciation des méristèmes vers la fin de l'allongement des pousses (Cecich, 1985), même si le traitement de juin a augmenté de manière significative la production de strobiles ovulés et staminés (tableau 3.9).

Tableau 3.9. Nombre total de strobiles sur les clones d'épinette blanche à débourrement précoce et tardif (six ramets chacun) après pulvérisation de GA_{4/7}.

Clone	Débourrement précoce					Débourrement tardif				
	ovulation		staminé			ovulation		staminé		
	Témoin	GA _{4/7}	Témoin	GA _{4/7}	GA _{4/7}	Clone	Témoin	GA _{4/7}	Témoin	GA _{4/7}
1	0	1	0	0	0	6	0	0	0	0
2	0	19	5	58	7	0	71	0	6	6
3	0	0	0	0	8	0	83	0	118	118
4	0	30	0	16	9	0	138	0	0	0
5	0	10	19	158	10	0	151	3	52	52
Total	0	60**	24	232**	Total	0	443***	3	176**	176**

* et ** diffèrent significativement des témoins, $P \leq 0,05$ et $0,01$

" significativement différent les uns des autres ($P \leq 0,05$).

Stimulation de la floraison par annélation

L'annélation a été utilisée conjointement avec un traitement par régulateur de croissance pour stimuler la floraison chez les *Pinaceae*. Bien que souvent inefficace en soi, l'annélation peut accroître la floraison des arbres peu florifères et renforcer la stimulation effectuée par la GA_{4/7} (Ross et Pharis, 1976).

Stimulation de la floraison par taille de racines

Lorsqu'elle est favorisée par la taille des racines, la floraison des conifères s'accompagne généralement, à l'année même du traitement, d'une inhibition de l'allongement des pousses. Cependant, la réaction des greffons d'épinette blanche à la taille des racines et à la sécheresse, ainsi qu'à la taille des racines appliquées à différents stades de développement des racines et des pousses dans des expériences séparées, laissent croire que la taille des racines ne simule pas la sécheresse (Ross, 1991b). Les différences de potentiel hydrique des aiguilles en milieu de journée entre les greffons taillés en racines et les greffons non taillés en racines se sont révélées faibles et de courte durée. De plus, la taille des racines n'a favorisé que la floraison femelle, tandis que la sécheresse n'a inhibé que la floraison mâle. Ross a conclu que la floraison qui survient après la taille des racines ne dépendait pas d'une réduction de l'allongement des pousses.

Effet de la fertilisation sur la floraison

La fertilisation au NPK d'un écosystème forestier boréal à faible teneur en éléments nutritifs dans le territoire du Yukon pendant neuf ans n'a eu aucun effet sur la production de cônes de l'épinette blanche (Turkington et coll. 1998).

Développement du cône

La maturation se poursuit après que les embryons ont atteint leur maturité anatomique (Winston et Haddon, 1981; Zasada, 1973b). L'embryon remplira sa cavité bien avant que la graine ne soit mature (Eremko et coll., 1989); le poids sec des cônes croît. La qualité des semences dépend des conditions météorologiques pendant la maturation : les saisons de croissance froides ou courtes produisent des semences immatures contenant des embryons peu développés (Zasada, 1973b; Zasada et coll., 1978). En général, plus la production de semences est importante, plus la qualité des semences est élevée. Cependant, dans les peuplements de plaine inondable en Alaska intérieur, la production n'est pas nécessairement liée à la surface terrière totale, à la surface terrière de l'épinette blanche seule, au nombre de tiges d'épinette blanche vivantes par hectare, au dhp moyen de tous les arbres ou à la hauteur moyenne des arbres dominants (Youngblood et Max, 1992).

Les cônes mûrissent en août ou en septembre de la première saison, deux à trois mois après la pollinisation (USDA Forest Service, 1948; Cram et Worden, 1957); jusqu'à 90 % des graines sont libérées à la fin octobre (Roe, 1946). Des arbres âgés de 10 à 15 ans seulement ont produit des cônes en grande quantité (Wright, 1964); on a compté 2 973 cônes femelles sur 994 épinettes blanches de 10 ans mesurant de 140 à 260 cm de hauteur, près de Kemptville, en Ontario, à 45 ° de latitude nord (Durzan et Campbell, 1979). Cependant, en général, les arbres de moins de 30 ans ne produisent pas beaucoup de graines (USDA Forest Service, 1948; Stiell 1955). L'optimum de production ne se produit que chez des arbres deux fois plus âgés (Fowells, 1965), bien que Roe (1948), dans le nord-est du Minnesota, ait trouvé des graines germables dans les cônes d'une épinette blanche 13 ans après plantation et que Sutton (1968) ait signalé une fructification précoce sur une épinette blanche au cours de la première saison de croissance après plantation d'un stock 2 +1. Dans les peuplements mixtes du Manitoba et de la Saskatchewan, les épinettes blanches sont généralement âgées de 45 à 60 ans avant qu'elles ne commencent à produire une quantité substantielle de cônes (Rowe, 1955). À des latitudes plus élevées, la production de cônes ne se produit généralement pas avant que les arbres soient assez âgés. L'âge auquel les conifères commencent à fleurir et à fructifier peut être fortement influencé par la teneur en minéraux nutritifs (Sweet et Will, 1965).

Années semencières, périodicité des cultures de cônes

Sur une grande partie de son aire de répartition, l'épinette blanche produit une certaine quantité de cônes; par ailleurs les années de production prolifique — dite année semencière — ne surviennent qu'à tous les deux à six ans ou plus (Sutton, 1968). Le phénomène de production généralisée et synchrone de grandes récoltes de graines à intervalles variables est appelé *fructification massive* (Peters et coll., 2005). La production de cônes d'épinette blanche varie chaque année et dépend de facteurs tels que l'âge de l'arbre, les conditions météorologiques de l'année précédente, les productions de cônes et de graines précédentes, ainsi que d'autres facteurs (Matthews, 1963). Dans des conditions favorables en Alaska, Zasada (1986) a noté que

l'épinette blanche pouvait avoir de bonnes, voire d'excellentes productions de cônes et de semences une année sur deux. Cependant, de bonnes années semencières ne se produisent jamais plusieurs années de suite, en partie parce que les strobiles sont formés dans les bourgeons latéraux qui formeraient autrement les pousses végétatives qui portent les cônes (Nienstaedt et Teich, 1972).

Bien que la périodicité de production de graines puisse varier d'un site à l'autre (Zasada, 1986), le phénomène de l'« année semencière » chez l'épinette blanche a tendance à se produire régionalement sur de très grandes superficies. Les cimes chargées de cônes des épinettes blanches émergentes deviennent vulnérables à la rupture par un stress éolien assez modéré. Il ne fait guère de doute que les années semencières résultent d'une réaction des arbres aux conditions météorologiques précédentes. Plus précisément, elles semblent être liées à un temps chaud, ensoleillé et sec au moment de la différenciation des bourgeons de l'année précédente (Nienstaedt, 1981). Lakari (1921), cité par Büsgen et Münch (1929), a déclaré qu'en Finlande, une année semencière d'épicéa et de pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) suit deux ans après un été chaud et sec, bien que cela n'ait pas été constaté en Saxe par Zimmerman (cité par Büsgen et Münch comme « non encore publié »), qui a suivi les années semencières de l'épicéa et la météo des deux années précédentes, ne trouvant aucune relation entre la météo et la production de graines. Les caprices de la météo semblent expliquer l'irrégularité et l'imprévisibilité de l'apparition des semences. En Alaska, par exemple, bien que l'épinette blanche « puisse avoir des productions de cônes et de graines de bonnes à excellentes en alternance » (Zasada, 1986), « les bonnes années semencières peuvent être espacées de 10 ou 12 ans » (Zasada, 1976). Gill (1973, 1974a) a observé que les bonnes années semencières semblaient être peu nombreuses en Alaska intérieur et dans le delta du Mackenzie.

Dans les monts Duck et Porcupine du Manitoba, il y a eu 12 années d'ensemencement entre 1911 et 1951 (Rowe, 1955). Dans le centre nord de la Colombie-Britannique intérieure, la période de 1954 à 1961 a comporté deux années semencières et une année de récolte modérée (Arlidge, 1967). Les 10 années suivantes n'ont produit qu'une seule année semencière et une production modérée de cônes (Dobbs, 1972, citant une communication personnelle avec S. Eis⁶). L'épinette d'Engelmann dans le Montana, à l'ouest de la ligne de partage des eaux, a produit cinq années de graines et huit bonnes productions de cônes sur une période de 21 ans (Boe, 1954). À l'est de la ligne de partage des eaux, il y a eu deux années semencières et quatre récoltes normales de cônes au cours de la même période. Les récoltes annuelles de cônes de 15 épinettes blanches individuelles dans un peuplement près de Fairbanks, en Alaska, ont été rapportées par Zasada (1980) (tableau 3.10).

Day (1970) a observé que dans la forêt subalpine de l'Alberta, la chute des semences d'épinette avait été « très satisfaisante et constante » après la coupe progressive de l'automne 1964, même si l'année semencière a été jugée « mauvaise » par les forestiers locaux : « L'abondance de la chute de semences au cours d'une année pauvre est causée par la coupe progressive qui semble toujours fournir une quantité suffisante de semences. » Lors de l'« année pauvre en

⁶ Service canadien des forêts, Victoria (Colombie-Britannique).

semences » de 1964, la chute des semences a été estimée en nombre de semences saines à 998 000/ha dans un bloc et à 613 000/ha dans l'autre.

Lors de l'année semencière de 1950 dans le sud de l'Ontario, Tripp et Hedlin (1956) ont trouvé une moyenne de plus de 8 000 cônes par arbre. Les deux tiers des arbres échantillonnés n'ont pas produit de cônes l'année suivante et aucun des autres n'a eu plus de quelques centaines de cônes. Roe (1952), au Minnesota, a rapporté qu'une épinette blanche de champ de 75 ans avait produit 11 900 cônes renfermant 271 000 graines viables.

Tableau 3.10. Production annuelle de cônes de 15 épinettes blanches faisant partie d'un peuplement près de Fairbanks, en Alaska. Comptage des cônes effectué à partir d'un point fixe pour chaque arbre (d'après Zasada, 1980).

Arbre	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978
1	1	500	0	750	82	0	500	0	450	220
2	3	1 100	0	1 600	0	0	600	0	700	5
3	0	1 300	0	500	125	0	375	0	500	10
4	0	700	0	650	46	2	275	0	250	0
5	0	550	0	300	26	0	225	0	260	0
6	12	585	0	500	43	0	225	0	300	30
7	20	415	0	350	15	0	200	0	100	0
8	8	775	0	525	45	0	175	0	150	25
9	0	420	0	650	22	5	425	0	250	50
10	18	360	0	575	10	0	85	0	100	75
11	90	271	0	575	0	0	50	0	300	1
12	1	400	0	525	0	0	175	0	200	0
13	6	850	0	125	0	0	0	0	10	0
14	0	900	0	300	147	1	275	0	450	0
15	29	470	0	325	17	0	65	0	73	12

3.1.4.2 Fleurs mâles

À la fin de l'été, il est possible de reconnaître la forme des bourgeons floraux mâles (Winton, 1964f). Les bourgeons mâles sont les premiers à entrer en dormance (vers le 1^{er} octobre à Prince George, en Colombie-Britannique) et les bourgeons femelles et végétatifs deviennent dormants environ deux semaines plus tard (Owens et Molder, 1977). Les primordia des strobiles reproducteurs continuent à se développer tard en automne, longtemps après que les méristèmes végétatifs ont cessé de croître (Eis, 1967b). Les strobiles mâles (pollinifères) et femelles (ovulifères) passent l'hiver au stade de cellule-mère (Nienstaedt, 1957). La division cellulaire et la croissance reprennent au printemps avant que l'allongement des bourgeons ne soit détectable. La floraison a lieu en mai (USDA Forest Service, 1948), en juin (Forestry Branch, 1961) ou en juillet (Hustich, 1950) selon la situation géographique et le climat. Les fleurs apparaissent sur des strobiles coniques dont l'axe central porte des microsporophylles en forme de feuilles disposées en spirale portant des spores. Les cônes mâles se développent généralement à partir de petits apex axillaires ou de petits apex terminaux sur les pousses

proximales moins vigoureuses (Owens et Molder, 1977). Ils sont généralement abondants à l'aisselle des aiguilles les plus proximales et sont plus abondants dans les parties inférieures que dans les autres parties de la cime.

Avant la dispersion du pollen, les fleurs mâles sont rouges ou rouge pâle et succulentes au point qu'une goutte substantielle de liquide peut être extraite du cônelet, qui mesure 10 à 12 mm (Nienstaedt et Zasada, 1990) et occasionnellement jusqu'à 15 à 20 mm avant la libération du pollen (Sutton, 1968). Juste avant que le pollen ne soit prêt à être libéré, le cônelet devient jaune et presque sec lorsqu'on le presse. C'est le meilleur moment pour collecter le pollen (Nienstaedt et Zasada, 1990). Une teneur en humidité cinq à six fois supérieure au poids sec chute précipitamment avant la dispersion du pollen. Après la dispersion du pollen, le cône devient rapidement brun puis tombe.

Les fleurs staminées des épinettes blanche et noire, ainsi que du sapin baumier, offrent nourriture et abri aux larves des tordeuses. Lorsque les fleurs staminées abondent, comme ce fut le cas au printemps 1960 au lac Kedgwick dans la région de la Gaspésie et du Bas-Saint-Laurent au Québec, cela favorise le développement et la survie des larves des tordeuses (Blais, 1961b). Des conditions météorologiques favorables peuvent alors faciliter la propagation des infestations importantes.

Pollen

La taille moyenne des grains du pollen de l'épinette blanche est plus grande que celle des autres épinettes nord-américaines, mais la différenciation entre le pollen de l'épinette blanche et celui de l'épinette noire est compliquée par la variabilité de la taille et de la morphologie du pollen. La séparation a été tentée sur la base de la granulométrie (Wilson et Webster, 1942), de la morphologie (Richard, 1970) et de l'analyse discriminante linéaire des mesures de taille (Birks et Peglar, 1980). Des problèmes sur l'analyse discriminante ont été soulignés par Hansen et Engstrom (1985), qui ont constaté que la séparation basée sur quatre caractères morphologiques, incluant notamment la forme et la réticulation interne du saccus, donnait des résultats similaires à ceux obtenus par la méthode numérique.

Les longueurs totales minimales, moyennes et maximales trouvées par Griffin (1950) et Guennel (1949-50) étaient respectivement : 88 μm , 101 μm , 108 μm ; 92,4 μm , 98,3 μm et 104,4 μm . Les mesures que Guennel a effectuées parallèlement aux lignes d'attache ont montré que la profondeur des ailes était en moyenne de 78,5 μm ; Griffin a signalé que les profondeurs minimale, moyenne et maximale des ailes étaient de 25 μm , 29 μm et 33 μm . À l'évidence, les différences peuvent être importantes.

La taille des grains du pollen d'épinette blanche chevauche celle du pollen d'*Abies*, mais est généralement plus grande (Pötzger, 1943-1944); alors que l'*Abies* et le *Pinus* ont des angles rentrants distincts entre les ailes et la cellule tubulaire, le pollen de *Picea* n'en a pas (Guennel, 1949-50).

Pollinisation

En Colombie-Britannique, la pollinisation a lieu de six à huit semaines après l'allongement des bourgeons selon l'altitude (Owens et Molder, 1979b); la méiose a lieu pendant cette période,

soit environ trois semaines avant le pic de libération du pollen. La durée de la floraison est inférieure à une semaine, mais la dispersion du pollen chevauche la réceptivité de la fleur femelle (Wright, 1953; Nienstaedt, 1957, 1958). À St. Paul, au Minnesota, la méiose a été observée dans une épinette blanche le 22 avril 1961 et dans une autre le 21 avril 1962 et, dans chaque cas, cela s'est produit cinq jours après que la température moyenne quotidienne a atteint environ 10 °C. Au cours des deux mêmes années, deux jours après le début de la méiose à St. Paul, la méiose a commencé dans une épinette blanche près de Cromwell, au Minnesota, après une période de dix jours au cours de laquelle la température moyenne quotidienne a atteint 4,4 °C (Winton, 1964c). Winton a interprété ces résultats comme étant une indication que la méiose avait à peu près le même besoin en chaleur dans les deux régions. Le moment de la libération du pollen et de la réceptivité des femelles dépend sans aucun doute de la température et, bien que la variation d'une année à l'autre puisse atteindre quatre semaines (Nienstaedt et Zasada, 1990), la libération du pollen dans les zones méridionales est généralement plus précoce que dans les zones septentrionales, même si le pic de libération peut se produire à la même date sur une étendue nord-sud de 15 degrés de latitude ou plus (Nienstaedt, 1958; Zasada et coll., 1978). Le pollen a un modèle de libération diurne marqué qui dépend de la température, de l'humidité et du vent (Zasada et coll., 1978). La période du pic de pollinisation coïncide avec la réceptivité des femelles et peut être grandement affectée par la pluie ou le gel (Nienstaedt, 1958; Maini, 1966; Zasada, 1971a). Le pic dure généralement de trois à cinq jours en mai, juin ou juillet, selon la situation géographique et le climat.

Au pic de leur réceptivité, les fleurs femelles sont dressées, ont des écailles largement séparées; leur longueur varie de 20 à 25 mm. Leur couleur, uniforme chez un arbre donné, varie du vert au rouge foncé. Les écailles se ferment peu après la pollinisation. Les cônes deviennent pendants au cours des deux à quatre semaines suivantes, au plus rapide de la croissance du cône.

L'interférence des pluies acides dans les processus de reproduction des plantes diminue la viabilité du pollen, perturbe la fertilisation, diminue la production de fruits ou de graines et réduit la germination des graines, un phénomène qui a été présenté comme un problème potentiellement grave, en particulier chez les conifères déjà soumis au stress de la tordeuse dans l'est de l'Amérique du Nord (Sidhu, 1983). Cependant, une expérience menée à Terre-Neuve a révélé que la simulation d'une pluie acide d'un pH de 3,6 ou plus (moins acide) n'avait aucun effet négatif sur la germination de l'épinette blanche et la croissance du tube pollinique. Dans le cas du pollen lavé par des pluies acides et germé sur un milieu gélosé normal, les pluies de plus grande acidité (pH de 3,0 et de 2,6) ont réduit la germination de moins de 30 %. Lorsque la gélose était préparée par des pluies acides de pH 3,6 ou plus, la germination était encore réduite et la croissance du tube pollinique était fortement inhibée. Sidhu a conclu que le lavage du pollen par des pluies acides de pH > 3,6 pendant la phase de libération et de transport avait très peu d'effet sur la germination du pollen ou sur la croissance du tube pollinique. Les données sur les précipitations à certains endroits de Terre-Neuve de mai à juillet de 1980 et de 1981 montrent que le pH était inférieur à 4,0 moins de 1 % du temps. La probabilité d'un effet quelconque est encore réduite par la libération de la plupart du pollen de l'épinette blanche lorsque l'humidité relative atmosphérique est inférieure à 70 % (Owens et Molder 1979b).

3.1.5 Fécondation et développement de l'embryon

La fécondation a lieu de trois à quatre semaines après la pollinisation (Mergen et coll., 1965; Owens et Molder, 1979a) et la taille maximale d'un embryon, sa teneur en eau maximale et son poids frais maximal sont atteints au milieu de l'été. La taille finale d'un embryon peut varier considérablement d'une année à l'autre en fonction des conditions météorologiques de l'année précédente et au cours du développement des cônes (Zasada et coll., 1978).

La période primaire de croissance de l'embryon se produit après que les cônes ont atteint leur taille maximale. Les cotylédons apparaissent vers le milieu ou à la fin de juillet et le développement des embryons se termine en août (Mergen et coll., 1965; Rauter et Farrar, 1969; Owens et Molder, 1979b; Zasada, 1988). Le développement des graines peut varier jusqu'à trois semaines d'une année à l'autre, vraisemblablement en fonction des variations météorologiques (Caron et coll., 1989, 1993). La part d'influence exercée par l'altitude résulte vraisemblablement des différences de conditions météorologiques.

3.2 Phénologie

Les phénomènes naturels périodiques qui affectent l'épinette blanche résultent de plusieurs facteurs et varient fortement. La situation géographique et les variations climatiques qui en découlent ont évidemment une grande influence. À cet égard, ces effets sur la phénologie de l'épinette blanche sont susceptibles de dépasser la variation qui existe chez le sapin baumier (*Abies balsamea* [L.] Mill.) chez lequel Lamb (1915) a montré des différences d'au moins un mois dans le début des activités phénologiques entre les parties nord et sud de son aire de répartition. La physiographie et le microclimat ont également de fortes conséquences phénologiques. Même sur des sites apparemment homogènes, le moment du débourrement parmi de jeunes épinettes blanches d'une population locale peut différer de deux semaines ou plus (Nienstaedt, 1964; Stoeckeler, 1965). La position de la plantation peut également influencer le moment de débourrement. Sutton (1969b), par exemple, a constaté qu'alors que la plupart des épinettes blanches de 4 ans plantées près d'Ottawa, en Ontario, sur deux positions de plantation avaient débourré le 28 mai, 30 % des épinettes de la troisième position de plantation n'avaient toujours pas débourré (tableau 3.11; Sutton, 1969a).

Tableau 3.11. Influence de la position de la plantation sur le moment de débourrement de l'épinette blanche. Observations sur des arbres de 4 ans près d'Ottawa, en Ontario, le 28 mai 1968 (d'après Sutton, 1969a).

Position de la plantation	Arbres aux bourgeons non débourrés %
Gazon en plaques	2 a ^a
Terreau renversé	3 a
Fond du sillon	30 b

^a Au sein d'une même colonne, les valeurs non suivies d'une lettre en commun diffèrent significativement (P = 0,001) par test t

Alors que les arbres des latitudes nord sur des sites de haute altitude peuvent commencer à se développer plus tard au printemps et s'arrêter plus tôt que les arbres des latitudes sud ou de basse altitude, le développement au milieu du cycle de croissance se produit plus ou moins au

même moment dans la plupart des régions (Owens et Molder, 1984). Coates et coll. (1994) ont montré la phénologie de la croissance et le moment de débourrement des épinettes d'Engelmann et de la même espèce en Colombie-Britannique, ainsi que des données comparatives de l'est de l'Amérique du Nord et de l'Alaska (tableau 3.12).

L'allongement des pousses terminales et latérales se produit sur une courte période et la croissance est généralement terminée à la fin de juillet ou au début d'août (Owens et coll., 1977; Harrison et Owens, 1983). L'arrêt de la croissance en hauteur est lié à la diminution de la longueur du jour (Owens et coll., 1977) et peut être une réaction à l'arrivée des froids d'automne (Pollard et Ying, 1979b). Il serait possible d'éviter le bourgeonnement prématuré des populations d'épinettes d'intérieur cultivées dans des pépinières côtières à la latitude nord ou à haute altitude en prolongeant artificiellement la durée du jour (Arnott, 1979).

Tableau 3.12. Phénologie et périodicité de la croissance (d'après Coates et coll., 1994).

Espèces	Localisation et élévation	Fin de la dormance	Début de l'allongement des pousses	Débourrement	Fin de l'allongement des pousses	Dormance des bourgeons végétatifs	Source
blanche	Prince George 500 m	2 ^e semaine d'avril	début mai	fin mai à début juin	début août	de la mi-octobre à la fin octobre	Owens et coll. 1977
blanche	Prince George 1000 m	fin mai	mi-mai		début août	mi à fin octobre	Owens et coll. 1977
d'Engelmann	Prince George 1 400 à 1 670 m	mi-avril	fin mai	fin juin	fin juillet	mi-octobre	Harrison et Owens 1983
blanche	provenances de l'est du Canada et des États-Unis	de la fin avril à la fin mai					Blum 1988
blanche	Alaska			Juin 28			Nienstaedt et Zasada, 1990

Accroissement en hauteur

Outre les macro et microclimats, l'âge de l'arbre, la fertilité, les exigences en matière de dormance, les variations intraspécifiques et intraprogéniques, l'expérience antérieure sur la photopériode et les sources de graines influent sur la croissance (ampleur et rythme). Les modèles de croissance en hauteur peuvent différer sensiblement entre les jeunes semis et les arbres matures (Wareing, 1956), voire même entre des semis d'un an et des semis de quatre ans (Nienstaedt, 1966). Kozłowski et Ward (1957) ont constaté, dans le Massachusetts, que des semis d'épinette blanche de 3 ans, dans une pépinière forestière fertile, ont débourré le 20 avril 1954, soit cinq jours plus tard que des semis d'épinette de Norvège. Les deux espèces ont montré des modèles de croissance en hauteur différents, mais la croissance s'est arrêtée le 18 août dans les deux cas. Par exemple, bien que l'épinette blanche ait débourré plus tard que l'épinette de Norvège, la croissance initiale en hauteur a été beaucoup plus rapide chez l'épinette blanche, complétant 5 % de son accroissement saisonnier le 23 avril, soit 18 jours avant que l'épinette de Norvège n'atteigne le même stade. Cependant, l'épinette blanche a mis jusqu'au 1er août pour compléter 95 % de son accroissement en hauteur, alors que l'épinette

de Norvège avait déjà atteint ce stade 25 jours plus tôt. Holst (1956) a noté que l'épinette de Norvège pouvait être considérée comme une espèce de climat maritime adaptée à des hivers relativement doux et à un printemps instable. Certaines provenances d'épinette blanche pourraient être aussi qualifiées ainsi, mais les provenances plus continentales ont moins besoin du froid pour rompre leur dormance physiologique, les basses températures maintenant ensuite la dormance jusqu'au printemps (Winton, 1964a). Nienstaedt (1966) a recommandé, dans le cas de l'épinette blanche, de créer des besoins en froid entre 2,2 et 4,4 °C (36 à 40 °F) pendant quatre à huit semaines, selon le stade de développement et l'âge qu'ont les semis au début du refroidissement. La rapidité avec laquelle la croissance en hauteur peut se poursuivre une fois commencée a été considérée par Kozlowski et Ward (1957) comme étant la preuve de la grande dépendance de l'espèce à ses réserves d'hydrates de carbone qu'elle s'est constituées l'année précédente.

Aux États des Grands Lacs, l'épinette blanche commence à débourrer au début ou à la mi-mai et les pousses cessent de s'allonger au début de juillet (Cecich et Miksche, 1970; Nienstaedt et King, 1970; Nienstaedt, 1974a). Les pousses de clones à débourrement tardif ont terminé 95 % de leur allongement le 1^{er} juillet, soit 10 jours plus tard que les clones à débourrement précoce (Nienstaedt et King, 1970). Il n'y a pas eu de changement significatif d'une année à l'autre sur une période de 4 ans, en ce sens que tous les clones de cette étude avaient terminé 95 % de leur croissance entre le 18 juin et le 7 juillet et que la période de croissance était demeurée similaire dans le cas des clones à débourrement précoce et tardif (Nienstaedt, 1974a).

Dans une pépinière forestière à Grand Rapids, au Minnesota, Winton (1964d) a observé deux poussées de croissance sur des plants repiqués d'épinette blanche de 3 ans et trois poussées de croissance sur des plants repiqués d'épinette noire de 2 ans. Les arbres matures de la plantation d'épinettes blanches située à proximité n'ont eu qu'une seule poussée de croissance et c'était en mai, mais dans la pépinière, des semis d'un an ont eu de nouvelles poussées de croissance jusqu'au 24 août. À la pépinière d'Orono, en Ontario, Armson (1964) a observé trois modèles distincts de croissance en hauteur sur des semis d'épinette blanche de première et de deuxième année : (a) une croissance en hauteur qui a pris fin au cours de la première semaine de juin (b) une période initiale de croissance en hauteur similaire à (a) suivie d'une seconde période de croissance en hauteur deux à quatre semaines plus tard et (c) une croissance en hauteur indéterminée se poursuivant jusqu'en juillet. Les données d'Armson (1960, 1965b, 1966) en Ontario sur des épinettes blanches cultivées en pépinière 2 +0 montrent que des différences dans l'accroissement et la durée de croissance en hauteur peuvent résulter d'une différence de fertilité. Les semis d'épinette blanche non fertilisés ont cessé de croître en hauteur au début du mois de juillet, mais les semis fertilisés avec du nitrate d'ammonium et du superphosphate ont continué à croître en hauteur jusqu'à la mi-juillet. De plus, les arbres fertilisés ont montré une deuxième période de croissance en hauteur, non pas à cause du débourrement de pousses d'été précédemment déterminé, mais à cause de l'extension des pousses sur lesquelles les bourgeons terminaux n'avaient pas été déterminés. Les modèles de croissance en hauteur de l'épinette blanche fertilisée d'Armson étaient similaires à ceux de l'épinette blanche 3 +0 sur un sol de pépinière fertile rapportés par Kozlowski et Ward (1957).

Winton (1964d) a observé que des plants repiqués d'épinettes blanches et noires de 2 et 3 ans de la pépinière Blandin à Grand Rapids, au Minnesota, ont eu respectivement trois et deux poussées de croissance en 1960. L'épinette blanche proche de la maturité n'a fait qu'une seule poussée de croissance, mais parmi les plants d'un an en pépinière, de nouvelles poussées ont eu lieu jusqu'au 24 août. De plus, alors qu'en serre les épinettes blanches et noires de 4 et 5 ans ont eu des poussées en 1962 respectivement deux et trois fois, aucune croissance terminale n'a eu lieu en 1963. L'effet de l'activité de pousses d'été chez l'épinette blanche cultivée en pépinière ou en champ sur l'accroissement en hauteur de l'année suivante ne semble pas avoir été évalué, mais chez le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) cultivé en pépinière, les pousses d'été n'ont pas réduit de façon significative leur accroissement en hauteur l'année suivante en champ (Rudolf, 1964).

Un déficit pluviométrique marqué qui se produit au cours de la période de croissance en hauteur de l'épinette retardera ou freinera son accroissement en hauteur (Cook, 1941a). Si l'accroissement en hauteur a été ainsi freiné, la reconstitution des réserves d'humidité du sol plus tard dans l'été sera souvent suivie, comme dans l'est de l'Ontario et le nord de l'État de New York en 1964, d'une abondante poussée d'été chez les jeunes épinettes blanches. Concernant l'épinette de Norvège, Farrar (1961) a constaté que les poussées d'été diminuaient avec l'âge; une observation ponctuelle a montré un comportement semblable chez l'épinette blanche. Farrar a également constaté que ce n'était pas tous les arbres ou tous les lots de semences qui avaient eu des poussées d'été, ce qui indique que cette activité biologique n'est pas déterminée génétiquement. Moins de poussées d'été suivant l'âge refléteraient plutôt la capacité croissante d'un arbre à réaliser tout son potentiel de croissance à mesure qu'il s'établit, car son système racinaire exploite un volume de sol de plus en plus important. Nienstaedt (1966) a noté que les épinettes blanches de 4 ans, contrairement aux plants plus jeunes, avaient été incapables de croître de manière indéterminée en réaction à de longues photopériodes.

Deux traitements de photopériode ont provoqué de grandes différences dans la forme et le développement de deux provenances d'épinette blanche peu après germination (Vaartaja, 1957). Les deux provenances ont toutes deux démontré qu'elles dépendaient des photopériodes courtes pour entrer en dormance complète ou presque complète. Aux latitudes septentrionales, où il y a de grands extrêmes saisonniers de photoclimat, les photopériodes peuvent efficacement gouverner l'entrée en dormance. Sans ces photopériodes, une période chaude accidentelle favoriserait les écotypes à croissance rapide, mais non rustique. La réaction des provenances aux photopériodes caractéristiques des parties les plus méridionales de l'aire de répartition ne pourrait pas être considérée comme identique à la réaction des provenances septentrionales (Vaartaja, 1954).

Lorsque des semis d'épinette blanche ont été cultivés en lumière continue, « les plants ont formé des bourgeons de repos à plusieurs reprises, puis ont immédiatement débouillé à nouveau. Lorsque l'épinette blanche ne passe pas par une dormance normale après la formation des bourgeons de repos, les bourgeons latéraux ont tendance à débouiller en premier, ce qui diminue la dominance apicale » (Campbell et Durzan, 1976).

Phénologie des arbres âgés

La période de croissance en hauteur des épinettes blanches âgées dans le Maine a commencé entre le 17 mai et le 3 juin sur une période de 3 ans et a duré environ 12 semaines où 90 % de la croissance a eu lieu dans les 6 premières semaines (Baldwin, 1931). En 1933 à Keene, au New Hampshire, l'épinette blanche avait commencé sa croissance en hauteur à la mi-mai et l'avait terminée le 23 juillet (Kienholz, 1934).

À la station d'expérimentation forestière de Petawawa, à Chalk River en Ontario, en 1960 et en 1961, Fraser (1962 a) a étudié la croissance de la flèche et de quatre branches latérales dans chacun des 18 verticilles d'une épinette blanche d'environ 9 m de hauteur. Le bourgeon terminal de la flèche avait commencé à gonfler à la mi-mai en 1960. Peu après, la croissance a commencé au niveau basipète dans les bourgeons apicaux des branches latérales. La grande période de croissance de la flèche s'est déroulée de la fin mai à la mi-juillet. Les latéraux inférieurs ont cessé de s'étendre à la mi-juin et les latéraux supérieurs au début de juillet. Les résultats de 1961 étaient similaires.

En 1940, près de Stephentown, dans l'État de New York, à une altitude de 430 m, l'épinette blanche a commencé à débourrer le 19 mai, soit cinq jours avant l'épinette de Norvège (Cook, 1941a). La croissance en hauteur s'est poursuivie jusqu'au 24 juillet, soit deux jours de plus que celle de l'épinette de Norvège. Pendant cinq ans, les périodes de croissance en hauteur saisonnière des épinettes blanches individuelles ont varié de 46 à 76 jours et la date la plus précoce de début de croissance a été le 4 mai; la date la plus précoce de fin de croissance a été le 2 juillet (Cook, 1941a). Les taux de croissance en hauteur de l'épinette blanche ont atteint un maximum dans les Hudson Highlands de New York en même temps que les taux du pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.) et du mélèze européen (*Larix decidua* Mill.) (Tryon et Finn 1937).

Dans une étude phénologique de 19 espèces d'arbres indigènes dans le nord-est du Minnesota, l'activité initiale des bourgeons de l'épinette blanche s'est produite entre le 4 avril et le 15 mai et l'activité initiale des feuilles entre le 17 mai et le 9 juin (Ahlgren, 1957). Dans le cas de l'épinette noire, la date de l'activité initiale des bourgeons a été le 12 avril et celle de l'activité initiale des feuilles a été le 19 juin. Le gonflement des bourgeons végétatifs de l'épinette blanche coïncide souvent avec la floraison et suit généralement une augmentation de la température maximale à 21 °C ou plus après que les températures minimales sont restées au-dessus du point de congélation pendant plus d'une semaine.

La date moyenne du débourrement de l'épinette blanche dans la péninsule supérieure du Michigan est le 25 mai. L'allongement commence 2 jours plus tôt et se poursuit pendant 65 jours jusqu'à la fin juillet (Nienstaedt, 1957).

Dans les provinces des Prairies, où les faibles précipitations et les températures estivales élevées induisent de graves stress hydriques aux plantes (Nienstaedt, 1957), la période de croissance en hauteur est plus courte que dans les parties orientales du continent. La croissance de la flèche commence généralement à la mi-mai dans la région d'Edmonton, en Alberta, et se termine à la mi-juin (Lewis et Dowding, 1924). Au Manitoba et en Saskatchewan, les pousses d'épinette blanche ont lieu « vers le 1^{er} juin » (Rowe, 1955). La période d'accroissement en hauteur des jeunes épinettes blanches a été d'environ 48 jours au cours

d'une période de 5 ans dans la zone expérimentale de la forêt du Mont-Riding, au Manitoba. Chaque année, la température moyenne de l'air au cours des 2 semaines précédant le débourrement a été en moyenne de 10,6 °C (51 °F) (Jarvis et coll., 1966) et l'augmentation de la hauteur était plus importante par temps chaud et humide que par temps chaud et sec. Cependant, Jarvis et coll. (1966) soulignent que « le gros de la croissance terminale a lieu la nuit et le rythme d'accroissement est influencé directement par la température nocturne ».

Le débourrement des pousses d'épinette blanche a eu lieu de 5 à 10 jours avant le débourrement des pousses d'épinette noire au Manitoba et en Saskatchewan (Rowe, 1955). Une différence similaire a été observée au Minnesota (LeBarron, 1948) de même qu'en Ontario. Cela concorde avec l'observation de Winton (1964c) selon laquelle l'épinette noire aurait besoin de beaucoup plus de chaleur que l'épinette blanche pour le déclenchement de la méiose microsporogénétique.

À Kananaskis, en Alberta, une épinette blanche a débourré le 140^e jour de l'année 1940, le 124^e jour de 1941 et le 144^e jour de 1942 (Sayn-Wittgenstein, 1961).

Des épinettes blanches cultivées en Floride à partir de semences provenant des États des Grands Lacs soumises à des photopériodes naturelles et à des jours longs ont poussé simultanément au printemps, mais les plants qui avaient reçu le traitement de jours longs ont eu des périodes de croissance en hauteur beaucoup plus longues (Watt et McGregor, 1963). Cela a indiqué à Watt et à McGregor qu'une fois les besoins en froid ont eu été satisfaits, ce fut plutôt la température que la photopériode qui a déterminé le moment où la croissance a commencé. Winton (1964c) a produit des preuves à l'appui de ce point de vue; seulement 6 % des épinettes blanches exposées à une photopériode naturelle ont produit une deuxième poussée, mais 15 % des arbres qui ont subi un traitement de jour long l'ont fait aussi.

En plus de la variation dans les périodes de débourrement déterminées par le temps et le climat, différents spécimens d'épinette blanche d'une population locale, plantée ou naturelle (Nienstaedt, 1964; Stoeckeler, 1965) peuvent présenter des variations de période de débourrement de plus de deux semaines, sur des sites apparemment homogènes. Cette variation dans le temps de débourrement révèle toute l'importance de déterminer la susceptibilité des arbres aux gels printaniers sur un site donné. Cette variation, habituellement attribuée à la modulation génique peut souvent refléter certaines différences observées notamment dans l'exploitation du volume du sol par les racines, des différences dans la fertilité et l'humidité du sol, ou les deux.

Accroissement en diamètre

« Le début de l'activité du cambium est porté à l'attention de l'homme de terrain comme étant la période de la vie de l'arbre pendant laquelle l'écorce peut être facilement détachée du bois » (Büsgen et Münch, 1929).

En 1950, l'accroissement radial a commencé chez des épinettes blanches à Chalk River (45° 58' de latitude nord, 77° 31' de longitude ouest) le 11 mai, mais pas avant le 29 mai à Cedar Creek (50° 15' de latitude nord, 93° 15' de longitude ouest), en Ontario (Belyea et coll., 1951). La croissance radiale saisonnière était à moitié terminée le 13 juin à Chalk River et le 10 juillet à

Cedar Creek. Cependant, les données de Fraser (1956, 1962b) ont montré que même sur une période de 5 ans, on a pu observer des différences de 13 jours dans le début de la croissance entre les arbres de sites différents dans la même région et la même année (tableau 3.13).

Tableau 3.13. Dates de début et de durée (jours) de la croissance en diamètre à hauteur de poitrine de l'épinette blanche à Chalk River, Ontario^a (d'après Fraser, 1962b).

Régime d'humidité (Hills 1952)	1955	1956	1957	1958	1959
1 (sec)	mai 13 (67)	juin 2 (67)	mai 16 (76)	mai 1 (99)	mai 13 (110)
2 (frais)	mai 18 (63)	juin 2 (60)	mai 20 (72)	mai 14 (95)	mai 14 (101)
4/5 (mouillé)	mai 20 (47)	juin 2 (49)	mai 21 (78)	mai 14 (88)	mai 18 (95)
1 à 5	mai 16 (63)	juin 2 (63)	mai 16 (76)	mai 10 (99)	mai 14 (99)

^a Remarque : l'été 1955 a été très sec et une autre sécheresse s'est produite en juin et juillet 1959

Gregory et Wilson (1968) ont comparé l'activité cambiale de l'épinette blanche en Alaska et en Nouvelle-Angleterre; ils ont noté que la saison de l'activité cambiale était beaucoup plus courte en Alaska (65 ° de latitude nord) qu'en Nouvelle-Angleterre (43 ° de latitude nord), bien que l'espèce ait produit annuellement le même nombre de trachéides. L'activité cambiale a été étudiée sur des arbres âgés de 45 à 50 ans près de Colledge et à Petersham, au Massachusetts; on a prélevé à intervalles rapprochés sur des arbres dominants, intermédiaires et supprimés des échantillons de morceaux contenant du bois, du cambium et de l'écorce pendant les saisons de croissance allant de 1964 à 1966. On a dénombré le nombre de cellules potentiellement divisibles dans la zone cambiale; on a estimé le taux de division cellulaire en déterminant le pourcentage de cellules de la zone cambiale en mitose à partir d'arbres de différents degrés de vigueur (production annuelle de trachéides) de chaque région au début de l'été, période d'activité mitotique relativement constante. On a remarqué que dans chaque région, le nombre de zones cambiales dépendait de la vigueur de l'arbre et que la mitose en était indépendante. Le taux de production de trachéides était plus élevé chez les arbres d'Alaska en raison de leur taux élevé de division cellulaire.

Floraison et fructification

Le 22 avril 1961 et le 21 avril 1962, la méiose commence chez deux épinettes blanches à St. Paul, au Minnesota, et dans chaque cas cinq jours après que la température moyenne quotidienne a eu atteint environ 10 °C; en outre, une épinette blanche près de Cromwell, Minnesota, au cours des deux mêmes années, a commencé la méiose deux jours plus tard que celles de St. Paul après une période de dix jours au cours de laquelle la température moyenne quotidienne avait atteint 4,4 °C (Winton, 1964c). À la lumière de ces observations, Winton en a conclu que la méiose avait à peu près le même besoin de chaleur dans les deux régions.

La floraison a eu lieu en mai (USDA Forest Service, 1948), en juin (Forestry Branch, 1961) ou en juillet (Hustich, 1950) selon la situation géographique et le climat. Les floraisons mâles et femelles se chevauchent dans le temps et se terminent en deux à cinq jours (Wright 1953, Nienstaedt, 1957, 1958).

3.3 Semences

Les graines sont petites (2,5 à 5,0 mm de long), oblongues et aiguës à la base. On a déterminé de la variation allant de 32 à 130 dans le nombre moyen de graines saines par cône d'épinette blanche (Waldron, 1965a; Zasada et Viereck, 1970). Owens et Molder (1984) ont mentionné qu'une moyenne de 30 graines pleines par cône pourrait être plus proche de la réalité en Colombie-Britannique, bien qu'Eis et Craigdallie (1981) aient estimé chez l'épinette d'Engelmann glauca (*Interior spruce*) de cette même province une moyenne de 8 à 20 graines par cône. En se basant sur 245 052 cônes provenant de neuf endroits de la vallée de l'Outaouais, en Ontario, Wang et Haddon (1975) ont constaté, chez l'épinette blanche, une grande variation dans le nombre de graines pleines par cône, soit 20,4 graines en moyenne, variation allant de 14 à 28 graines. Il est certain que le nombre de graines par cône varie beaucoup selon les arbres, les régions et les années. À partir d'un échantillonnage aléatoire de cônes d'épinette blanche de l'Ontario, Tripp et Hedlin (1956) ont trouvé 140 graines par cône en moyenne, dont 92 étaient situées au centre du cône. Les graines des parties apicale et basale des cônes étaient infertiles. Le pourcentage de graines saines dans la zone centrale du cône a varié d'une année à l'autre, mais il s'est souvent révélé d'environ 50 %, selon les données de Tripp et Hedlin. Selon les données sur le rendement en graines d'épinette blanche du Centre national des semences forestières, la moyenne de graines par cône a été en Ontario de 33 en 1971 et de 12 en 1972, et, en Colombie-Britannique, de 33 en 1972.

Des greffons d'épinette blanche originaires du nord de l'Alberta réalisés en 1979 et transplantés (trois ou quatre ramets de 12 à 17 clones) à quatre endroits en Alberta et en Colombie-Britannique en 1981 et en 1982 ont connu une augmentation régulière de leur pourcentage de floraison : de 23 % en 1983 à 91 % en 1987 et les fleurs ont produit de 0 à 18,3 graines saines par cône en 1985 et en 1986 (Dhir et Schilf, 1988). En 1986 au site local de Grande Prairie, les clones ont produit des cônes dont le nombre de graines par cône a oscillé entre 1,8 et 11,6 — la moyenne étant de 6,2. Les différences entre clones étaient statistiquement significatives.

Les causes courantes d'absence de graines comptent l'absence de pollinisation, l'avortement de l'ovule et les dégâts causés par les insectes. Zasada (1980) a observé une influence de la température sur le développement des graines. Il convient de noter deux effets courants de la température : (1) la mort causée par les températures inférieures au point de congélation et (2) la sensibilité particulière des cônes en développement au moment de la pollinisation. Le premier effet a été observé en Alaska. Le second effet, plus subtil, se produit lorsque les températures estivales ne sont pas assez chaudes pour permettre aux graines en développement de mûrir. Ce phénomène, qui est un problème sérieux bien documenté dans le nord de la Scandinavie, a également été observé en haute altitude en Alaska et dans certaines zones au nord du cercle polaire.

Le poids moyen par graine individuelle varie de 1,1 à 3,2 mg (Hellum, 1976; Zasada et coll., 1978). Youngblood et Safford (2008) ont signalé une grande variation dans le nombre de graines d'épinette blanche par kilogramme (kg), soit de 298 000 à 884 200. Hellum (1976) a recensé entre 312 000 et 909 000 graines d'épinette blanche par kg. En Colombie-Britannique, Owens et Molder (1984) ont cité des moyennes de 513 000 graines d'épinette blanche

nettoyées par kg et de 480 000 graines d'épinette d'Engelmann nettoyées par kg. Trois années consécutives d'évaluation du poids d'un lot de 1 000 graines ont donné les poids respectifs suivants : 2,65 g, 2,09 g et 2,43 g associés aux pourcentages de germination respectifs suivants : 30, 26,5 et de 42 % (Rubanik et Parshina, 1978). D'après le registre de 2 605 lots de semences du Centre national des semences forestières (données non publiées, 2012), le poids moyen des 1 000 graines a été de 2,27 g, allant de 1,05 à 4,05 g.

Chaque graine est entourée d'une aile fine, de deux à quatre fois plus longue que la graine. La graine et l'aile sont apposées sur l'écaille du cône. L'embryon et le mégagamétophyte sont d'abord mous et translucides. Par la suite, l'endosperme devient ferme et d'un blanc laiteux, tandis que l'embryon prend une couleur crème ou jaune clair. À maturité, le testa s'assombrit rapidement, passant du brun clair au brun foncé ou au noir et les graines matures cassent en deux lorsqu'on les coupe avec un couteau tranchant sur une surface ferme (Crossley, 1953).

La facilité de triage des graines germables des non germables d'épinette blanche à partir de la méthode d'incubation-séchage-séparation (ISS) varie selon le lot de semences (Edwards et coll., 1988). Dans le cas de certains lots de semences, le triage s'est révélé plus facile avant stratification des graines, alors que dans d'autres lots, le triage a été plus efficace après stratification. D'autres tests ont montré que les semences triées par ISS et remises en chambre froide tout de suite après demeuraient tout à fait viables une deuxième année. Même après deux ans de stockage, les diminutions de germination sont demeurées, de manière générale, inférieures à 10 % (Edwards et coll. 1988).

Maturation des semences

Les graines mûrissent dans les cônes. On pense qu'il est préférable, pour obtenir de bonnes graines, de collecter les cônes avant le début de la dispersion naturelle des graines, à condition que les graines soient parvenues à maturité, ou presque. Cette intuition s'est vue confirmer par les résultats d'une étude menée à Terre-Neuve (tableau 3.14). Les cônes d'épinette blanche ont atteint leur taille maximale après 800 degrés-jour de croissance (DJC). La teneur en eau des cônes a diminué progressivement après environ 1 000 DJC, mais, contrairement à ce qu'ont avancé Cram et Worden (1957), la teneur en eau ne semblait pas précisément liée à la maturité des graines. Des réductions significatives ($P = 0,05$) du rendement en graines pleines, de la taille des graines et du rendement des semis ont été relevées dans le cas de cônes récoltés avant 1 100 DJC. Mosseler et Tricco (1991) ont constaté que la maturation des cônes d'épinette blanche était plus lente que celle des cônes d'épinette noire, mais une étude antérieure (Curran et coll., 1987), également effectuée dans le centre de Terre-Neuve, avait indiqué l'inverse. Il reste que le nombre de DJC pourrait bien constituer un indice de maturation des graines.

Les modalités de collecte, d'extraction et d'ensemencement sont bien décrites dans *Woody Plant Seed Manual* (Bonner et Karrfalt, 2008) et *Seeds of Woody Plants in the United States* (Safford, 1974). Les graines d'épinettes sont plus sensibles aux mauvaises conditions de stockage que celles des pins et peuvent perdre de leur viabilité si elles ne sont pas extraites rapidement (Allen, 1957; Heit, 1961; Schopmeyer, 1974).

Les normes de collecte recommandées sont données par Eremko et coll. (1989) : présence de sept graines par demi-cône; le cône est de couleur brun clair lustrée; le tissu de stockage est

opaque et ferme, il ressemble à de la chair de noix de coco; le tégument est brillant et varie de brun pâle à brun foncé; l'aile de la graine de couleur brun clair est caractérisée par une bande foncée d'un côté; l'embryon d'une couleur jaunâtre est ferme et occupe 90 % de la cavité.

La couleur des cônes peut également servir à déterminer le degré de maturation, mais les cônes peuvent être rouges, roses ou verts (Teich, 1970). Si les cônes doivent être collectés avant maturité, leur développement doit être suivi de près pendant les derniers stades de maturation afin de ne pas manquer la période optimale de collecte. La qualité des graines d'épinette blanche récoltées deux à quatre semaines avant la libération naturelle des graines peut être améliorée en les conservant entre 4 et 10 °C dans un entrepôt ventilé. Les dates et conditions de collecte et de stockage influencent les exigences de germination et la précocité de croissance des semis (Zasada, 1973b; Edwards, 1977; Winston et Haddon 1981).

Tableau 3.14. Caractéristiques moyennes de cônes et de graines d'épinette blanche prélevés à Terre-Neuve en 1988 à cinq moments distincts à intervalles de 100 degrés-jours de croissance; moyenne n = 24 arbres/prélèvement de cône (d'après Mosseler et Tricco, 1991, voir publication concernant l'erreur-type des moyennes).

Cône, caractéristiques de la graine	Degré-jour de croissance moyen par date de récolte des cônes				
	782,7	877,6	985	1104,4	1228,2
Graines entières/cône (F)	7,4	15	18,3	21,5	17,4
Graines vides/cône(E)	54	45,8	44,2	46	54,3
Rapport F : E	99,7	28,5	3,4	2,9	3
Poids de 1 000 graines pleines (g)	2,114	2,591	2,828	2,994	3,03
Poids sec du cône (g)	0,87	0,91	0,95	0,93	0,93
Humidité du cône (%)	30	31	33	35	41
Rendement des semis (%) ^a	7	14	27	55	57

^a Pourcentage de semis produits à partir de 45 graines pleines et survivant à 6 semaines

Un boisseau (35 L) de cônes, qui peut contenir de 6 500 à 8 000 cônes, donne 6 à 20 onces (170 à 567 g) de graines propres (USDA Forest Service, 1948). Au Canada, il y a 165 000 cônes d'épinette blanche dans un hectolitre, allant de 80 000 à 428 000 cônes, ce qui a donné une moyenne de 72 687 g de graines propres, allant de 176 à 18 124 g (données non publiées, Centre national des semences forestières, 2012).

Maturité des semences

La dormance des graines d'épinette blanche a été attribuée à une inhibition du développement de l'embryon résultant de l'influence générée par le tégument ou le tissu mégagamétophyte (Caron et coll., 1993). Les modèles de maturation et de mûrissement des graines varient selon les arbres d'un peuplement donné (Caron et coll., 1989) et d'une année à l'autre. Une autre variabilité pourrait être associée à la provenance. Le degré de dormance des graines d'épinette blanche varie considérablement selon les sources de graines (Zasada et coll. 1978, Edwards, 1987).

Dissémination des semences

Les graines commencent à se disséminer une fois les écailles de cônes ouvertes, soit à la fin de l'été ou au début de l'automne de leur année de formation. Les cônes s'ouvrent à un taux d'humidité oscillant entre 45 et 70 % et à une densité relative allant de 0,6 à 0,8 (Cram et Worden, 1957; Zasada, 1973b; Winston et Haddon, 1981). Les conditions météorologiques affectent à la fois le moment de dissémination des graines et le modèle de dissémination (Nienstaedt et Zasada, 1990), mais l'ouverture des cônes et le modèle de dissémination des graines peuvent varier entre les arbres d'un même peuplement (Zasada, 1986). Même après le début de la dissémination, le temps froid et humide provoque la fermeture des écailles des cônes. Elles se rouvriront par temps sec. La plupart des graines tombent plutôt hâtivement que tardivement, mais la dissémination peut perdurer pendant l'automne et l'hiver (Zasada, 1986) et même pendant la saison de croissance suivante (Rowe, 1953). Roe (1946) a constaté qu'environ 80 % des graines étaient larguées dans les cinq semaines suivant l'ouverture des cônes et que 13,5 % supplémentaires tombaient au cours du mois suivant.

La dissémination des graines se produit principalement à la fin de l'été ou au début de l'automne (Waldron, 1965a), bien que Dobbs (1976) ait constaté qu'un tiers de la production de graines de poids moyen à lourd dans un peuplement d'épinettes blanches du centre de la Colombie-Britannique en 1970 ne s'était toujours pas disséminée à la fin d'octobre. La qualité des graines qui restent longtemps dans le cône a été décrite par Crossley (1953) comme n'étant pas inférieure en viabilité par rapport aux graines disséminées plus tôt, mais Waldron (1965a) au Manitoba et Dobbs (1976) en Colombie-Britannique, ont tous deux constaté que les graines libérées pendant le pic de dissémination des graines étaient de meilleure qualité que les graines disséminées plus tard. Nienstaedt et Zasada (1990) ont cité l'affirmation de Waldron (1965a) selon laquelle les graines libérées tôt et tard étaient moins viables que celles libérées pendant la période de pointe.

Les graines d'épinettes blanches sont avant tout disséminées par le vent. Les conditions météorologiques déterminent le moment et le mode de dissémination des graines (Nienstaedt et Zasada, 1990), mais ces deux facteurs peuvent varier entre les arbres d'un même peuplement (Zasada, 1986). Quelques graines sont généralement disséminées en août dans une grande partie de l'aire de répartition de l'espèce, mais la plupart des graines tombent en septembre (Waldron, 1965a; Dobbs, 1976; Zasada et Viereck, 1970; Zasada et coll., 1978; Zasada, 1985), et certaines, en hiver (Zasada, 1986). De petites quantités de graines d'épinette blanche sont normalement disséminées au-delà de 100 m de la source de graines, mais on a trouvé exceptionnellement des graines à plus de 300 à 400 m de la source de graines la plus proche (Zasada, 1986). Des distances similaires de dissémination de graines d'épinette blanche au Manitoba et en Saskatchewan ont été citées par Rowe (1955).

La durée et la distance qu'une graine parcourt au cours de sa dissémination aérienne dépendent de ses caractéristiques aérodynamiques et des conditions atmosphériques du moment (Zasada et Lovig, 1983). Si la vitesse de chute des graines d'épinette blanche est d'environ 1,2 m/sec, comme c'est le cas des graines d'épinette rouge selon Siggins (1933), les graines de la cime d'un arbre d'une hauteur de 25 m pourraient théoriquement être

transportées sur près de 360 m par un vent de 65 km/h et peut-être beaucoup plus loin s'il y a de la turbulence et des courants de convection (Rowe, 1955). Cependant, les graines d'épinette blanche pèsent en moyenne la moitié du poids des graines d'épinette rouge (Safford, 1974) et, en dépit de Galilée, on peut s'attendre à ce qu'elles tombent plus lentement et voyagent plus loin que les graines d'épinette rouge. Par la suite, les graines peuvent être transportées sur de longues distances en glissant sur la neige ou la glace (Dobbs, 1976). Mais en général, la quantité de semences atteignant une zone donnée diminue rapidement avec la distance de la source. Dans un cas particulier, à des distances de 50, 100, 200 et 300 m du peuplement source, on a déterminé que la dissémination aérienne de graines ne représentait respectivement que 7 %, 4 %, 0,1 % et 0 %, des graines tombées à l'intérieur du peuplement (Dobbs, 1976; Zasada, 1985).

La recolonisation de l'épinette blanche après un feu intense dans la région climacique du sapin baumier et du bouleau blanc dans le nord-ouest du Québec s'est faite jusqu'à 2 000 m d'une source de graines (Galipeau et coll., 1997).

La dissémination aérienne des graines, tel qu'elle a été mesurée par piégeage de graines, varie selon l'année et d'un jour à l'autre. Au Manitoba, Waldron (1965a) a trouvé une tombée de graines totale annuelle maximale de 1 400/m² (59 % de graines pleines) pendant une période de 10 ans. La dispersion aérienne de graines a dépassé 290/m² (40 à 71 % de graines pleines) pendant 5 des 10 années et pendant 3 années, la dissémination aérienne de graines était inférieure à 10/m² (2 à 36 % de graines pleines). En Alaska, Zasada (1980) a signalé une « pluie » totale maximale de graines de 4 000/m² dans un peuplement sur une période de 13 ans. Elle a dépassé 1 000/m² pendant 3 ans, 400/m² pendant 2 autres années et moins de 100/m² pendant les années restantes. La quantité de graines reçues et retenues dans une zone donnée varie en fonction des conditions du parterre forestier de cette zone et de ses environs.

À partir d'une récolte « modérée » de cônes effectuée dans un peuplement d'épinettes blanches matures dans la zone expérimentale du Mont-Riding, au Manitoba, Waldron (1963a) a évalué qu'il était tombé 6,4 kg/ha de graines, soit environ 3,6 millions de graines, entre le début d'août et la fin de novembre 1961. Les graines tombées dans ce même peuplement pendant une période de 10 ans ont totalisé 28,9 millions de graines/ha, dont 57 % étaient saines. La moitié du nombre total de semences saines tombées au cours de la décennie est tombée au cours de l'année 1960, qui s'est révélée une année semencière forte (Waldron, 1965a). La chute totale annuelle de graines a varié de 14 millions à 25 000 graines/ha. Le pourcentage de graines saines chaque année a varié de 2 à 71 %, et les faibles pourcentages ont été généralement associés à des années de mauvaises années semencières (Waldron, 1965a). Après une coupe progressive visant à favoriser l'épinette dans des peuplements matures du stade pin-épinette de la forêt de Crowsnest, en Alberta, la chute de semences d'épinette blanche a été estimée à 998 000/ha dans le bloc « principalement épinette » et à 613 000/ha dans le bloc « principalement pin », même si l'année de semis a été jugée « mauvaise » par les forestiers locaux (Day, 1970). Dans l'étude de Waldron (1965a) au Mont-Riding, au Manitoba, l'épinette blanche dominante et codominante a produit chacune indifféremment des quantités moyennes de graines pleines et saines de 1954 à 1963 (tableau 3.15). Beaucoup moins d'arbres

intermédiaires ont produit des cônes et ceux qui l'ont fait ont produit moitié moins de graines par arbre que les arbres dominants.

Tableau 3.15. Quantité moyenne annuelle de graines d'épinette blanche pleines et saines (milliers de graines par arbre), zone expérimentale du Mont-Riding, Manitoba (d'après Waldron, 1965).

Classe de couvert	Tous les arbres		Arbres à cônes	
	Total	Saine	Total	Saine
Dominant	11	6	20	11
Co-dominant	10	6	19	11
Intermédiaire	3	2	10	5
Supprimé	1	<1 ^a	6	3

^a >1 dans l'original

Stewart et coll. (1998) ont étudié la dissémination des graines d'épinette blanche dans les forêts de peupliers faux-trembles. Ils ont libéré des graines artificielles (confettis) à différentes hauteurs d'une tour météorologique et également déterminé la distribution de la régénération des épinettes le long de transects, en rayonnant à partir de petites parcelles isolées de semis d'épinettes matures. Comme on pouvait s'y attendre, la distance moyenne de dispersion des confettis a augmenté avec la hauteur de libération et a été influencée par le fait que si le tremble portait ou non des feuilles. Avant la chute des feuilles, la plupart des confettis atterrirent à proximité et dans toutes les directions autour de la tour. Après la chute des feuilles, aucun confetti n'a atterri près de la tour; la densité maximale de confettis s'est retrouvée à 15 m de la tour dans la direction du vent. Le taux de diminution de densité de régénération en fonction de la distance des parcelles d'épinettes blanches matures portant des graines a été bien inférieur au taux observé dans les expériences de dissémination de confettis. Les densités de régénération étaient sensiblement plus importantes dans la direction du vent que dans les autres directions, ce qui indique sans doute l'importance des vents plus forts que la moyenne du nord-ouest, de l'ouest et du sud-ouest dans la dissémination des graines d'épinettes. La modélisation de distribution de la régénération observée laisse croire que la dissémination de graines sur de longues distances (>250 m) aiderait à maintenir la présence de l'épinette blanche dans la forêt boréale de l'ouest du Canada, sujette aux incendies.

Alexander et Edminster (1983) ont constaté que le pourcentage de graines disséminées dans des ouvertures de coupe à blanc dans des peuplements d'épinettes d'Engelmann situés dans les montagnes Rocheuses centrales, au Colorado, avait représenté environ 40 % de la chute de graines dans le peuplement non coupé et avaient atteint une ouverture jusqu'à 30 m; 10 % jusqu'à 90 m; et environ 1 % jusqu'à 180 m. Dans le centre de la Colombie-Britannique, le nombre de graines d'épinette blanche saines tombées avait atteint 236 000/ha en un an jusqu'à une distance de 220 à 300 m de la source (Dobbs, 1976). Dans le nord-ouest de l'Ontario, Bell (1991) a évalué de 46 à 62 m la distance maximale de propagation d'une quantité suffisante d'épinettes blanches à partir d'une source de graines. Par ailleurs, la contribution des écureuils et des rongeurs à la dispersion des graines ne constitue qu'une quantité insignifiante (Alexander, 1958).

Dans la nature, les cônes peuvent tomber l'année de leur formation après dispersion des graines (Kenety, 1917), mais certains peuvent rester sur l'arbre pendant un ou deux ans et contenir encore un minimum de graines viables (Roe 1952, Rowe, 1953).

Dormance des semences

Après que Downie et Bewley (2000) ont eu postulé que la dormance pouvait être imposée par un blocage métabolique de la mobilisation des réserves, ils ont entrepris de repérer toute entrave à la mobilisation des oligosaccharides de la famille de la raffinose (OFR) dans les graines dormantes par rapport aux graines non dormantes de l'épinette blanche. Par ordre d'abondance sur une base molaire, les graines desséchées contiennent principalement du saccharose et les trois premiers membres des OFR, le raffinose, le stachyose et le verbascose. Lors de l'émergence de la radicule à 25 °C, le contenu des OFR a diminué à de faibles quantités dans toutes les parties de la graine, indépendamment de l'état de dormance antérieur, et le saccharose a été métabolisé en glucose et fructose, qui ont augmenté dans les parties de la graine. Pendant le refroidissement humide à 4 °C, la teneur en OFR a d'abord diminué, s'est stabilisée, puis a augmenté. Dans le cas des graines qui n'ont pas achevé leur germination, la synthèse des OFR à 4 °C a favorisé le verbascose, de sorte qu'au bout de 14 (non dormant) ou 35 (dormant) semaines, les teneurs en verbascose dans les mégagamétophytes dépassaient la quantité initialement présente dans la graine desséchée. Ce fut également le cas des embryons du lot de semences dormantes. Dans les parties de graines des deux lots de graines — après des mois de refroidissement humide, les quantités de stachyose dépassaient celles de raffinose. Lors de l'émergence de la radicule à 4 °C, les teneurs en OFR ont diminué jusqu'à des quantités très similaires à celles présentes dans les graines qui avaient terminé leur germination à 25 °C. Les OFR sont donc utilisés comme source d'énergie, quelle que soit la température à laquelle les graines d'épinette blanche terminent leur germination. La similitude des teneurs en sucre dans les parties des graines entre les graines dormantes et non dormantes qui n'ont pas achevé leur germination a convaincu Downie et Bewley (2000) que les différences dans le métabolisme des sucres n'étaient probablement pas à la base de la dormance des graines d'épinette blanche.

La dormance des graines de l'épinette blanche a également été attribuée à une inhibition du développement de l'embryon par une influence exercée par le tégument ou le mégagamétophyte (Caron et coll., 1993). On a constaté un état de dormance et de maturation après-récolte des graines de l'ensemble des 18 arbres testés, non sans une variation considérable entre les arbres (Caron et coll., 1989). Les modèles de maturation et de mûrissement peuvent varier d'une année à l'autre en fonction des conditions climatiques en plus d'autres variations associées à la provenance. Alors que les graines des cônes de 1984 stockés pendant six semaines ont mûri pendant le stockage pour ensuite donner un meilleur pourcentage de germination et un meilleur taux de germination, les graines des cônes prélevés sur les mêmes arbres en 1988 avaient déjà atteint la maturité avant que les cônes n'aient été prélevés, de sorte que le stockage des cônes n'a ni amélioré le pourcentage ni le taux de germination (Caron et coll., 1993). Cependant, les graines étaient tombées en état de dormance les deux années.

Certains lots de semences d'épinette blanche présentent une dormance interne. Les graines fraîches et mûres de nombreuses espèces de conifères sont naturellement protégées contre la germination automnale par une dormance interne. Il faut une certaine période de stratification pour que les graines puissent surmonter cette dormance. En utilisant des graines fraîches de provenance locale de l'est de l'Ontario, Santon (1970) a déterminé les effets de la stratification des graines d'épinette blanche (tableau 3.16).

Tableau 3.16. Effet de la stratification sur le % de germination des graines fraîches d'épinette blanche (d'après Santon, 1970).

Semaines de stratification	Pourcentage de germination (après 60 jours) ^a	% du meilleur traitement
4	62,0a ^b	100
3	52,8a	85
2	54,8a	88
1	33,5b	54
0	4,8c	8

^a Valeurs déclarées pour 60 jours, mais pratiquement identiques pour 45 jours

^b Les valeurs du % de germination diffèrent significativement ($P = 0,05$) par les tests de comparaisons multiples de Duncan (1955), sauf si elles sont suivies de la même lettre

À une certaine époque, la stratification à des températures juste au-dessus du point de congélation dans de la tourbe et du sable humides était généralement recommandée dans le cas des semences d'épinette blanche (autres que var. *albertiana*), pendant 60 à 90 jours avant l'ensemencement (USDA Forest Service, 1948). Cependant, Hellum (1968) a montré que la stratification au froid diminuait la germination avec l'augmentation de la durée de la stratification, augmentait les différences entre les lots de semences et produisait des taux de germination incohérents. De plus, contrairement aux différences (USDA Forest Service, 1948) d'exigences de stratification entre l'élément typique et la var. *albertiana*, les lots de semences qui, selon toute probabilité, comprenaient de l'épinette blanche de l'élément typique (originaire du Petit lac des Esclaves) et la variété (originaire du sud-ouest de l'Alberta) ne différaient pas suffisamment, que ce soit à l'égard de la germination ou de la croissance précoce, pour ne justifier aucune stratification au froid des échantillons (Hellum, 1968). Il est certain que certains lots de semences germeront pendant la stratification en moins de 60 jours (Rudolf, 1950b). En fait, alors que les graines de la plupart des espèces de *Picea* germent rapidement sans prétraitement (Schopmeyer, 1974), le degré de dormance des graines de l'épinette blanche varie suffisamment selon la source de graines pour justifier un test de routine de chaque lot de semences par des tests de germination stratifiés et non stratifiés afin d'en déterminer la nécessité (Zasada et coll., 1978; Edwards, 1987; Association internationale d'essais de semences, 1996). Dans les provinces des Prairies, la stratification n'a normalement pas été nécessaire (Hocking, 1972a), mais l'uniformité de la germination a parfois été améliorée par un traitement frais et humide dans de la tourbe à 4,5 °C pendant 21 jours (Carlson, 1983). Les résultats sur le trempage à froid à 5 °C pendant 7 ou 14 jours ont été dans certains cas à peu près aussi bons que les résultats obtenus avec une stratification de 60 ou 90 jours (Rudolf, 1950b). Dans un autre cas, la germination complète a nécessité un trempage à froid pendant

30 jours (Crossley et Skov, 1951), mais ce lot de semences était âgé de 13 ans, de provenance non précisée et n'était peut-être pas un élément typique de l'épinette blanche. Cependant, la prérefrigération de 3 à 5 °C pendant 21 jours, qui a donné de bons résultats tant en laboratoire qu'en pépinière (Cram, 1951; Wang, 1974a), est recommandée par l'Association internationale d'essais de semences (1985). Elle est utilisée de façon opérationnelle dans le cas de tous les lots de semences d'épinettes au Centre de semences de Surrey, en Colombie-Britannique (Bowden-Green, 1988). Wang et Berjak (2000) ont noté que des études sur des graines d'épinette blanche combinant vieillissement accéléré, test de vigueur et utilisation de refroidissement humide ont montré que le traitement au froid « facilitait systématiquement la germination par rapport à sa non-utilisation ».

L'effet bénéfique de la réfrigération humide peut être attribué au fonctionnement des mécanismes de réparation inhérents (Wang et Berjak, 2000), qui, selon Roberts et Ellis (1982), nécessitent des teneurs en humidité supérieures à 25 % en présence d'oxygène pour être activés. Wang (1987) a constaté que la restitution naturelle des dommages intracellulaires dans les graines d'épinette blanche était possible à des températures de 2 à 4 °C et des études sur des graines d'épinette blanche physiologiquement dormantes ont montré que le refroidissement humide accélérerait le taux de germination. La germination est lente à des températures inférieures à 15,6 °C (Heit, 1949; McLeod, 1953a).

Une stratification longue est importante lorsque les températures du sol des pépinières ne sont pas optimales. Pour faciliter l'ensemencement, les graines doivent être séchées en surface à la fin de la stratification.

Les graines hybrides peuvent nécessiter un traitement similaire à celui recommandé dans le cas de l'épinette d'Engelmann. Il est grandement souhaitable de procéder à des tests préalables pour déterminer les caractéristiques des lots de semences.

Les procédures recommandées de stockage à long terme des graines d'épinettes ont été décrites par Simpson et coll. (2004).

Germination

La période de germination dans les conditions de terrain s'étend de la mi-mai jusqu'au début août. Si l'humidité est suffisante, les graines germeront dès que la température à la surface du sol sera suffisamment élevée. La germination est pratiquement terminée au début du mois de juillet. Certaines graines d'épinettes blanches sont capables de conserver leur viabilité même après plusieurs cycles de mouillage et de séchage (Zasada et Gregory, 1969; Waldron, 1966; Hellum, 1972b). Les graines germées au printemps germent plus tard que les graines qui ont germé l'automne de l'année précédente. Les germinations d'épinette blanche qui se développent après la mi-juillet ont moins de chance de survivre que les germinations qui se développent plus tôt dans la saison de croissance (Hellum, 1972a; Ganns, 1977; Zasada et coll., 1978).

Cependant, deux modèles de base de germination des graines d'épinette blanche ont été observés en Alaska intérieur (Zasada, 1980). Dans l'un des modèles, la germination a commencé au milieu ou à la fin du mois de mai et s'est déroulée avec peu ou pas d'interruption

sur une période de trois à quatre semaines, avec 90 % ou plus de la germination ayant eu lieu à la fin du mois de juin. Le deuxième modèle de base a commencé comme le premier, mais a été interrompu par des conditions défavorables en juin ou au début juillet, pour reprendre à la fin juillet ou au début août avec l'apparition de conditions plus favorables. On a pensé que les basses températures avaient eu pour effet de réduire le premier pic de germination à haute altitude (Zasada, 1980).

Des expériences sur la détermination des températures cardinales pour la germination des graines d'épinette blanche de six provenances ont montré que des températures inférieures à 7,2 °C et supérieures à 35 °C éliminaient pratiquement la germination. De plus, la réaction de germination à la température était influencée par l'environnement de la zone de collecte des graines (Fraser, 1971) (tableau 3.17).

Tableau 3.17. Températures cardinales (°C) inférieure (TCI), optimale (TCO) et supérieure (TCS) de germination en laboratoire 28 jours après ensemencement (d'après J.W. Fraser, 1971).

Provenance	Latitude N	TCI ^a	TCO ^b	TCS ^c
Davie Lake (BC)	54° 32'	7,2	12,8 – 15,6	32,2
Moosonee (ON)	51° 16'	7,2	12,8 – 15,6	32,2
Acadia (NB)	46° 00'	10	18,3 – 23,9	35
Petawawa (ON)	46° 00'	10	18,3 – 21,1	35
Napanee (ON)	44° 08'	10	18,3 – 21,1	32,2
Chilson (NY)	43° 5'	10	12,8 – 18,3	29,4

^a Température en dessous de laquelle la germination est pratiquement nulle

^b Température à laquelle ou pendant laquelle la germination maximale a eu lieu

^c Température au-dessus de laquelle la germination est pratiquement nulle

Dans les tests de germination en laboratoire, l'Association internationale d'essais de semences (1996) recommande des tests doubles de 21 jours, avec un prérefroidissement et un non-refroidissement de 21 jours ainsi qu'une germination à des températures alternées de 30 °C avec lumière pendant 8 heures, et 20 °C la nuit dans l'obscurité pendant 16 heures.

Les applications exogènes d'acide ascorbique (AA) étaient connues pour faire augmenter la fréquence de conversion des embryons somatiques de l'épinette blanche. Pour déterminer si l'acide ascorbique modifiait le métabolisme des purines pendant les premières phases de la germination des embryons, Stasolla et coll. (2001 a) ont étudié les taux relatifs de récupération et de dégradation des purines en suivant le devenir métabolique de l'adénine, de l'adénosine et de l'inosine appliquées de manière exogène au moyen de [8-14C], ainsi que les activités de plusieurs enzymes clés. Ils ont démontré que les deux voies de récupération et de dégradation fonctionnent pendant la germination. Plus précisément, l'adénine et l'adénosine ont été principalement récupérées en nucléotides et en acides nucléiques, tandis qu'une quantité appréciable d'inosine a été dégradée en CO₂ et en uréides. Les comparaisons du métabolisme des purines entre les embryons témoins et les embryons traités à l'AA ont montré que les applications exogènes d'acide ascorbique faisaient augmenter la capacité des embryons à absorber l'adénine et l'adénosine pendant toute la période de germination. En outre, les

activités enzymatiques supérieures de l'adénosine kinase et de l'adénine phosphoribosyltransférase ont été responsables de la plus grande proportion d'adénine et d'adénosine récupérée dans les embryons traités à l'AA par rapport aux embryons témoins. Ainsi, il y a eu une corrélation positive entre la capacité à anaboliser les précurseurs de la purine et la réussite de la conversion embryonnaire.

Greenwood et coll. (2001a) ont étudié le métabolisme des pyrimidines à différents stades du développement de l'embryon somatique chez l'épinette blanche. La contribution des voies de novo et de récupération de la biosynthèse de la pyrimidine à la formation des nucléotides et des acides nucléiques et au catabolisme de la pyrimidine a été estimée par l'acide [6-14C] orotique fourni de manière exogène, un intermédiaire de la voie de novo et avec l'uridine [2-14C] et l'uracile [2-14C], substrats des voies de récupération. La voie de novo a été très active tout au long du développement de l'embryon. Plus de 80 % de l'acide orotique [6-14C] absorbé par le tissu a été utilisé pour la synthèse des nucléotides et des acides nucléiques à toutes les phases de ce processus. Les voies de récupération de l'uridine et de l'uracile ont également été actives. Une biosynthèse relativement élevée d'acides nucléiques à partir de l'uridine a été observée, tandis que la contribution de la récupération de l'uracile à la synthèse des nucléotides pyrimidines et des acides nucléiques s'est trouvée extrêmement limitée. Une grande partie de l'uracile a été dégradée en CO_2^{14} , et ce, probablement par le bêta-uréidopropionate. Parmi les enzymes du métabolisme des pyrimidines, l'orotate phosphoribosyltransférase a été élevée pendant les phases initiales du développement de l'embryon, après quoi elle a progressivement diminué. L'uridine kinase, responsable de la récupération de l'uridine, a présenté un modèle opposé parce que son activité a augmenté au cours du développement des embryons. De faibles activités d'uracile phosphoribosyltransférase et de nucléotide phosphotransférase non spécifique ont également été détectées tout au long de la période de développement. Ces résultats donnent à penser que le flux des voies de novo et de récupération de la biosynthèse des nucléotides pyrimidines in vivo est grossièrement régi par la quantité de ces enzymes. Cependant, les variations de l'activité enzymatique au cours du développement de l'embryon qui ont été mesurées in vitro ne correspondaient pas exactement au flux estimé par les précurseurs radioactifs. Par conséquent, d'autres mécanismes de régulation fine, tels que la fluctuation des substrats ou des effecteurs, peuvent également participer au contrôle réel du métabolisme des pyrimidines pendant le développement de l'embryon somatique de l'épinette blanche.

Les résultats de Stasolla et coll. (2001 b) donnent à penser que bien que les voies de récupération et de novo fonctionnent chez les embryons somatiques de l'épinette blanche en germination, leur contribution à l'élargissement du bassin de nucléotides semble étroitement régulée au fur et à mesure de la progression de la germination. On a étudié le devenir métabolique de l'uracile et de l'uridine [2-14C], métabolites intermédiaires de la voie de récupération, ainsi que de l'acide orotique [6-14C], métabolite central de la biosynthèse des nucléotides de novo pour vérifier les changements dans le métabolisme des pyrimidines dans les embryons somatiques de l'épinette blanche en germination. Une récupération active de l'uridine s'est avérée être responsable de l'élargissement du bassin de nucléotides au début de la germination. L'uridine kinase, qui catalyse la conversion de l'uridine en uridine

monophosphate (UMP), s'est révélée très active dans les embryons partiellement séchés et pendant les premières phases de l'imbibition. La contribution de l'uracile au bassin de nucléotides était négligeable, car une grande partie de la radioactivité de l'uracile [2-14C] avait été récupérée dans les produits de dégradation. Au fur et à mesure de la germination, le déclin de la voie de récupération de l'uridine s'est révélé concomitant avec une augmentation de la voie de biosynthèse de novo. L'enzyme centrale de la voie de novo, l'orotate phosphoribosyltransférase, a montré une augmentation de son activité en plus d'avoir contribué à la plus grande quantité d'orotate anabolisée.

3.4 Développement des semis

C'est au cours de l'année même de germination des graines que les semis courent le plus de risques d'être endommagés. En effet, le moment où les graines germent détermine la durée de la première saison de croissance des semis découlant de toute la gamme de conditions auxquelles ils s'y trouveront soumis (Zasada, 1980). Dans un cas de graines d'épinettes blanches ayant germé en mai et en juin, on a évalué à 54 % le pourcentage de semis ayant survécu à leur première saison de croissance (été) et à 48 % le pourcentage de semis ayant survécu à leur première saison de dormance (hiver). Par ailleurs, les cas respectifs de germination des graines en juillet et en août ont montré des pourcentages de survie de 83 % et de 71 % à leur première saison de croissance et de 20 % et de 16 % à leur première saison de dormance. Les semis germés tardivement courent moins de risque de mourir à leur première saison de croissance, mais en revanche, ils sont moins bien dotés de capacité de survie à l'hiver.

En serre, les graines ensachées de plastique ont germé et développé des racines jusqu'à 13 mm de long en 5 jours (observation personnelle). Sous un éclairage Grolux d'une durée de 18 heures par jour puis arrosés tous les deux jours, les semis ont développé des racines d'une longueur de 2 cm en 14 jours. Les cotylédons étaient au nombre de sept ou six dans 75 % des cas et de cinq ou quatre dans 25 % des cas.

L'épinette blanche présente deux formes de croissance de pousses : (1) l'indéterminée (« libre ») et (2) la déterminée. Après germination, les semis poussent de manière indéterminée; de nouvelles aiguilles se développent continuellement à partir des primordia à l'apex (Pollard, 1974b). L'arrivée de la photopériode des jours courts met fin à la croissance indéterminée, après quoi les écailles des bourgeons se forment. De nouveaux primordia d'aiguilles se forment et s'accumulent à l'intérieur du bourgeon, prêts à débousser au printemps suivant, aussi bien chez l'épinette de Norvège (Korody, 1937) que chez l'épinette blanche (Jablanczy, 1971).

Par la suite, selon Jablanczy (1971), les semis d'épinette blanche présentent cinq phases de croissance : l'allongement primordial de la tige et des aiguilles préformées, qui commence au moment du déboussement des bourgeons; la croissance libre d'une tige supplémentaire non préformée portant de nouvelles aiguilles; la formation d'écailles de bourgeons sur le bourgeon terminal « comme pendant la première phase sur les vieux arbres »; et la formation de la pousse primordiale qui commence immédiatement après la formation des écailles de bourgeons et qui se poursuit de façon intermittente pendant la cinquième phase, celle de l'« hivernage » (figure 3.13). Jablanczy (1971) a affirmé que la croissance indéterminée était le

seul mode de croissance des semis et qu'elle était « typique des jeunes semis », bien que, comme l'a noté Pollard (1974b), il ne faisait aucun doute que le bourgeon d'hivernage plutôt que la croissance libre était le principal déterminant de la croissance de la saison suivante. Pollard a fait remarquer que, d'après son expérience, la croissance indéterminée après lessivage des semis de deuxième année était plus caractéristique de l'épinette noire que de l'épinette blanche. Logan (1969) et Jablanczy (1971) ont avancé l'idée que la phase de croissance libre diminuait progressivement puis disparaissait environ 5 à 10 ans après germination. Cependant, les observations de Nienstaedt et Zasada (1990) ont plutôt montré que la croissance libre était « extrêmement rare » chez les semis de plus de 5 ans. Pollard (1974b) a également observé que la croissance libre avait tendance à diminuer dans le cas des semis plus âgés puis à disparaître après lessivage en temps de photopériode de jours courts (8 heures).

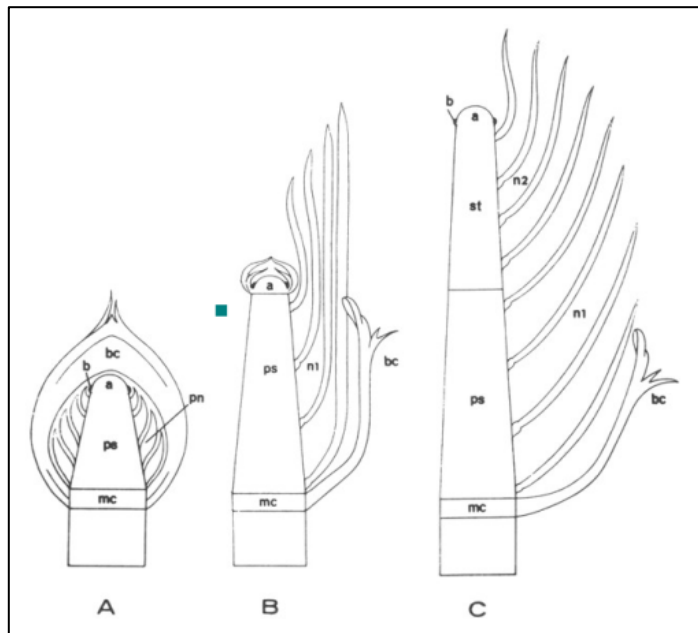


Figure 3.13 Comparaison du développement des pousses à partir du primordium printanier (A) chez les arbres matures (B) d'après Korody 1937 et les jeunes semis (C) Légende : bc — écaille du bourgeon, b — contrefort, a — apex, pn — aiguille primordiale, ps — tige primordiale, mc — cavité médullaire, st — partie de la tige formée par croissance libre, n2 — aiguilles formées *de novo*.

Selon une étude de Pollard (1974b), la hauteur des semis de première année aurait eu un effet sur le développement du bourgeon terminal. L'effet aurait apparemment découlé du nombre de semaines (6 à 16 semaines par tranches de 2 semaines) à partir duquel les bourgeons auraient commencé à apparaître (figures 3.14; 3,15). Un avantage de 1 cm en hauteur a entraîné 35 primordia supplémentaires sur les semis de 6 semaines, mais seulement six primordia sur les semis de 16 semaines. Pollard (1974b) a avancé l'idée que la similarité entre les deux familles de régression dans ces deux figures indiquait une corrélation entre le nombre d'aiguilles émergentes et la croissance en hauteur ultérieure (chez les semis).

La croissance des semis en pépinière est beaucoup plus rapide que celle de la régénération naturelle. Dans la pépinière de St. Williams, à environ 43 ° de latitude nord dans le sud-ouest de l'Ontario, la courbe de croissance de l'épinette blanche au cours de la première saison de croissance, bien que curviligne, ne s'écartait pas beaucoup de la linéarité. Au cours de la deuxième saison de croissance, la courbe a conservé sa linéarité même jusqu'en novembre (Armson, 1960). Les relations entre le poids sec et le temps chronologique ($R = 0,99$) et le poids sec et les degrés-jours ($R = 0,97$) se sont révélées significatives ($P = 0,01$). Après germination, la croissance de la première année des différents organes constitutifs (cotylédons, poids sec de l'hypocotyle et poids sec des racines en logarithme) a été linéaire, mais dans le cas de la

deuxième saison de croissance, la relation curviligne a montré que le taux de croissance des pousses avait diminué par rapport au taux de croissance des racines au cours de cette deuxième saison.

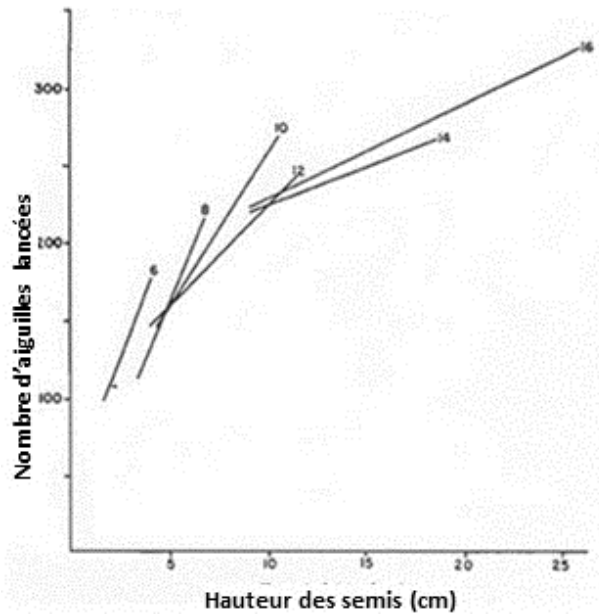


Figure 3.14 Influence de la taille des semis (hauteur) d'épinettes blanches de différents groupes d'âge (6 à 16 semaines) sur le débourrement des aiguilles. Voir Pollard 1974b pour les paramètres de l'équation de régression.

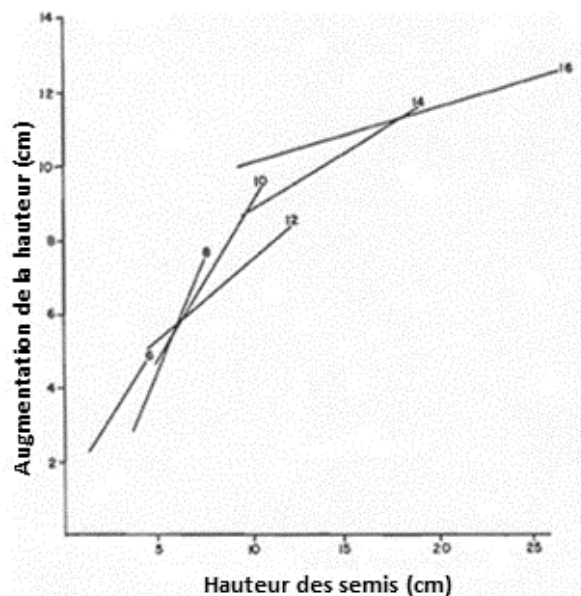


Figure 3.15 Influence de la taille des semis (hauteur) d'épinettes blanches de différents groupes d'âge (6 à 16 semaines) sur leur accroissement ultérieur (hauteur). Voir Pollard 1974b pour les paramètres de l'équation de régression.

Dans les forêts non perturbées, le bois de tige en décomposition constitue le lit de semences le plus favorable à la germination et à la survie des semis. Les semis ont accès à un approvisionnement fiable en humidité (Place, 1950) et, parce qu'ils ont tendance à être positionnés un peu au-dessus du niveau général du sol de la forêt, ils sont moins sujets à être

étouffés par les feuilles ou la végétation secondaire. La position des semis sur du bois pourri, des rondins ou des souches, tend également à conférer d'autres avantages par rapport au parterre forestier général : plus de lumière, des températures plus élevées dans la zone des racines et un meilleur développement mycorhizien (Baldwin, 1927; Mork, 1933; Rowe, 1955). Phelps (1940b) rapporte qu'une étude menée dans les Porcupine Hills, au Manitoba, a révélé que 90 % de tous les semis d'épinette étaient enracinés dans du bois pourri. Les lits de semences en sol minéral sont également réceptifs et sont généralement plus humides et plus facilement réhumidifiés que le sol organique de la forêt.

Le taux de croissance des semis régénérés naturellement sur un lit de germination constitué de sol minéral est généralement plus élevé que sur un lit de germination constitué de bois en décomposition, qui, bien que ce dernier soit plus favorable à la conservation de l'humidité, il le soit moins en apport d'éléments nutritifs. Dans la réserve forestière de Porcupine Hills, au Manitoba, la hauteur d'épinettes blanches de 7 ans établies sur sol minéral était en moyenne de 61 cm et de seulement 14 cm sur celles établies sur du bois en décomposition (Rowe, 1955). Les racines se sont aussi développées plus vigoureusement dans le sol minéral, où un semis de 7 ans sur un site très humide avait des racines latérales de 90 cm de long et une racine pivotante de 15 cm de profondeur, alors qu'un autre semis sur un site plus sec avait des racines latérales de 40 cm et une racine pivotante de plus de 60 cm. Le système racinaire des semis établis sur du bois en décomposition a eu tendance à y rester, montrant peu de signes d'exploitation du sol minéral en dessous (Rowe, 1955). Même après la préparation du site, la hauteur totale qu'un semis d'épinette blanche a pu atteindre après trois saisons de croissance a été d'environ 5 cm (Rowe, 1955). La croissance dans les pépinières est beaucoup plus rapide.

Hypocotyle

Les hypocotyles des semis d'épinette blanche de 6 semaines étaient rouges (Munsell Color Chart 2.5R 4/8) (Fowler, 1966).

Cotylédons

Les cotylédons, la partie foliaire ou les premières feuilles de l'embryon sont horizontaux, presque droits (Fowler, 1966). Le nombre de cotylédons varie, mais, d'après mon expérience, il est généralement de six ou sept, parfois même de quatre. Dans une étude sur des semis, les cotylédons étaient au nombre de sept ou six chez 75 % d'entre eux et de cinq ou quatre chez 25 % d'entre eux.

Dallimore et Jackson (1961) ont noté que « le nombre de cotylédons varie de 4 à 15 », faisant peut-être allusion au genre.

3.5 Forme du système racinaire

Le système racinaire de l'épinette blanche est très variable (= très adaptable, cf. Wagg 1964a, 1967), réagissant à une variété de facteurs édaphiques, en particulier l'humidité du sol, sa fertilité et la compaction. Le système racinaire s'étale dans les cas de sols qui limitent la profondeur d'enracinement, mais c'est une erreur commune de supposer que l'épinette blanche est génétiquement contrainte de développer un système racinaire superficiel indépendamment des conditions du sol (Sutton, 1969c). En pépinière, ou naturellement en forêt, l'épinette blanche développe généralement plusieurs longues racines qui « courent »

juste sous la surface du sol (Mullin, 1957). Souvent, de quatre à six de ces racines latérales principales, communément appelées « racines longues », se répartissent de façon irrégulière autour de l'arbre. La forme asymétrique du système racinaire est courante et n'est ni liée à la symétrie de la cime ni à la topographie (Eis, 1970). Le rapport entre la longueur des racines latérales principales et la hauteur de l'arbre atteint un rapport maximum de 4:1 chez l'épinette blanche de 3 ou 4 ans (Eis, 1970). Les racines pivotantes (Sutton et Tinus, 1983) sont invariablement présentes (Sutton, 1968), bien qu'elles aient été décrites par Eis (1970) comme étant « peu fréquentes et courtes », étant rarement plus longues que 20 cm. La longueur totale moyenne des racines d'épinettes blanches excavées quatre ou cinq saisons de croissance après la transplantation dans l'est de l'Ontario a varié selon le site : entre 1 706 cm et 405 cm sur des sites argileux, entre 1 275 cm et 2 288 cm sur des sites loameux et 2 906 cm sur du sable (Sutton, 1968). Chez des épinettes blanches de 10 ans en Colombie-Britannique intérieure, la longueur totale des racines faisait en moyenne 165 m (Eis, 1970). Place (1952a) a constaté que des semis d'épinette blanche d'un an cultivés sur des platières de sable de texture moyenne s'étaient enracinés plus fortement et on a observé une plus grande variabilité que dans le cas des épinettes rouges ou noires. Mais une petite expérience d'une durée de deux ans dans le sud du Nouveau-Brunswick a montré que l'épinette rouge avait mieux résisté que l'épinette blanche (Place 1952) à la concurrence de la fougère de l'Est (*Pteridium aquilinum* ssp. *latiusculum* (Desvaux) Hultén ex R.T. Clausen).

On a constaté que la structure des trachéides dans les racines latérales longues de l'épinette blanche variait en fonction de la disponibilité de l'azote dans le sol (Krasowski et Owens, 1999). Des semis ont été cultivés dans le sol à trois concentrations d'azote (10, 50 et 125 ppm N). On a prélevé des échantillons sur l'extrémité des racines dormantes secondaires de premier ordre pour y évaluer leur diamètre et la surface occupée par le xylème. Dans les deux traitements à forte teneur en azote, le développement des racines secondaires s'est révélé plus avancé près de l'extrémité des racines que dans le traitement à faible teneur en azote. L'espace non conducteur à l'intérieur du xylème occupait de 10 à 13 % de sa surface de section transversale. Les trachéides du xylème primaire étaient plus grandes et les lumens plus larges, mais les parois cellulaires étaient plus fines que celles du xylème secondaire. Les trachéides des semis à faible teneur en azote avaient une section transversale totale plus petite, moins de lumens et moins de surface de paroi cellulaire que dans les autres traitements. Le diamètre moyen des trachéides était de 19 à 20 µm dans les traitements en azote élevé et moyen; de 15,2 µm dans le traitement faible en azote. Les valeurs de diamètre variaient entre 4,5 µm et 51,3 µm. La longueur des trachéides n'a pas été affectée de manière significative par la concentration en azote. La longueur moyenne était de 1 000 µm, l'étendue variant entre 110 µm et 3 530 µm. Le diamètre des bords de trous, qui variaient entre 4,1 et 20,6 µm (moyenne de 10 à 11 µm), n'a pas non plus été affecté par le traitement à l'azote. Si la capacité de transport axial de l'eau dans les racines d'épinette est affectée par la disponibilité de l'azote dans le sol, ce serait par son impact sur le diamètre de la cavité et éventuellement sur la taille de l'orifice de la cavité de la membrane, mais pas par les changements dans la longueur de la cavité et de la surface de la cavité de la membrane (Krasowski et Owens, 1999).

Le système racinaire de l'épicéa de Sibérie (*Picea obovata* Ledeb) et de celui de plusieurs espèces associées sur quatre sites montagneux du nord de la Sibérie réagissent au pergélisol de manière caractéristique, en développant une couche superficielle de racines adventives au-dessus des racines principales (Yarmishko et Dem'yanov, 1983). L'épinette blanche réagit de façon similaire sur les sols où les racines peinent à pénétrer en profondeur dans le sol.

Même le système racinaire de semis régénérés naturellement est assez souvent déformé en raison de la difficulté des racines à pénétrer dans le sol, ce qui ralentit par le fait même la croissance des semis. Le développement des racines de semis naturels, comme celui des cimes, est apparemment plus fort sur un sol minéral que sur du bois décomposé. Les semis examinés par Rowe (1955) — établis sur une zone brûlée très humide légèrement ombragée par de jeunes trembles — avaient des racines latérales très développées. Un semis de sept ans avait des racines qui s'étendaient sur 90 cm à partir de la base de sa tige, bien que sa racine pivotante ne pénétrait dans le sol que d'environ 15 cm. Sur les sites plus secs, le développement vertical était plus important et, par exemple, la racine pivotante d'un semis typique de sept ans s'est développée jusqu'à une profondeur de 60 cm, alors que la propagation horizontale des racines latérales s'était étendue de 40 cm. Par contre, le développement du système racinaire de jeunes épinettes blanches poussant sur du bois décomposé dans des peuplements forestiers ombragés s'était révélé faible. Les racines avaient tendance à pousser le long des lignes de décomposition des billes et des souches; on voyait peu de signes montrant que des racines de semis aient crû jusque dans le sol (Rowe, 1955). Le bois décomposé contient généralement plus d'humidité que l'humus du sol forestier (Place, 1950). Le bois d'épinette blanche semble mieux convenir comme lit de germination que le bois de tremble, en raison des caractéristiques de son écorce et de son bois qui permettent de retenir davantage d'humidité. En outre, peu d'autres espèces semblent capables de pousser sur du bois pourri et si c'est le cas, elles ne drainent pas trop d'humidité de toute façon. Ces semis avaient également l'avantage d'être un peu élevés, ce qui leur a permis d'éviter d'être étouffés sous les feuilles de feuillus à l'automne et de tirer profit d'un meilleur ensoleillement de même que de températures plus favorables. (Mork, 1933) par rapport au sol de la forêt adjacente, tandis que le développement important des mycorhizes chez les semis poussant sur du bois décomposé leur a conféré une protection contre les champignons de la fonte des semis (Baldwin, 1927).

On a excavé des systèmes racinaires d'épinettes blanches de 12 ans d'un site de recherche à Wonowon en Colombie-Britannique dans la zone biogéographique boréale de l'épinette blanche et de l'épinette noire qui poussaient sur des buttes inversées recouvertes de sol minéral. On a comparé ces systèmes à ceux qui poussaient dans un sol intact témoin (non traité) afin de déterminer si elles développeraient un système racinaire suffisamment large et structuré pour soutenir la pleine croissance des arbres (Heineman, 2000). Les semis sur les buttes étaient plus grands que les semis poussant dans le sol témoin et leur système racinaire était également proportionnellement plus grand. Les semis sur les buttes avaient des racines structurelles (latérales principales) plus nombreuses et plus grandes que les semis sur le sol témoin; ils avaient un plus grand nombre de racines de toutes tailles. Les racines étaient réparties uniformément autour des semis, autant sur les buttes que sur le sol témoin. La

profondeur moyenne des racines latérales principales (de 3 à 5 cm) et leur écartement moyen de la tige (150 cm) étaient similaires dans le cas des semis des deux traitements. Les racines des semis sur buttes en sortaient facilement, sauf si la butte était située dans une dépression hygrique.

Rowe (1955) attribue les cas où des épinettes blanches de 60 à 80 ans ont pratiquement éliminé le bouleau et le peuplier des forêts mixtes « apparemment par la concurrence des racines » aux racines latérales étendues et peu profondes d'où descendent les « pivotantes », ce qui « leur donne avantage sur les feuillus à racines plus profondes en matière de concurrence pour l'humidité descendant de la surface ».

Le système de racines latérales peu profondes a incité certains observateurs à supposer que le système racinaire de l'épinette blanche était globalement peu profond. De nombreux auteurs ont estimé que la profondeur de l'enracinement était soumise à un contrôle génétique assez rigide et que les épinettes étaient largement considérées comme ayant un système racinaire peu profond, en forme de plate-forme. L'épinette blanche a été décrite ainsi par Cheyney (1942), Westveld (1949), Forestry Branch (1961), Mullin (1963 b) et Farrar (1995). Le genre *Picea* a été décrit par Toumey (1929) et Edlin (1949). Place (1955) a observé que « l'épinette et le sapin semblent souvent conserver des racines très superficielles tout au long de leur vie, quelle que soit la morphologie du profil du sol ». Kenety (1917) considérait que les épinettes avaient des racines superficielles et les pins des racines profondes dès le stade de semis, bien que les données présentées à l'appui de cette opinion semblent refléter principalement les différences initiales de taux de croissance entre les épinettes et les pins.

De nombreux autres chercheurs ont remarqué la présence d'une grande variabilité de forme dans le système racinaire des épinettes. Pulling (1918) a noté l'absence de souplesse du système racinaire du mélèze, des pins gris et blancs et de l'épinette noire, mais il a également noté que « l'épinette blanche à racines peu profondes » avait un système racinaire très plastique. En fait, l'épinette blanche est similaire à l'épinette de Norvège, que Hartmann (1951) a étudiée et à propos de laquelle il a conclu que « sur tous les sites où le sol est facilement perméable et où l'eau oxygénée percole continuellement, l'épinette développe généralement un système d'enracinement profond », alors que sur les sites où la sécheresse en surface du sol est moyenne et où l'humidité du sol augmente avec la profondeur, une longue racine pivotante fasciculée se développe. Bornebusch (1931) avait déjà noté au Danemark que l'épinette de Norvège, « ordinairement considérée comme ayant des racines superficielles », s'enracinait profondément dans certaines landes. De même, Wilton (1964) a observé que le système racinaire de l'épinette blanche au Labrador était assez profond et étonnamment résistant au vent. « J'ai observé en Ontario des épinettes blanches enracinées jusqu'à 1,2 m et plus de profondeur sur un loam fertile dans des forêts mixtes de hautes terres, tout comme l'avait observé Stoeckeler (1938) au Manitoba dans des sols calcaires à deux endroits très éloignés. » Des racines vigoureuses d'épinettes blanches plantées trois ans plus tôt en tant que stock 3 +0 sur un loam limoneux fertile de Lucas (Cline, 1961) dans le nord de l'État de New York observées jusqu'à une profondeur de 92 cm, ont montré tous les signes indiquant qu'elles avaient pu pénétrer plus profondément (Sutton, 1967b). Wagg (1967) a trouvé quatre formes

de système racinaire chez des épinettes blanches de 30 à 90 ans en Alberta et dans les Territoires du Nord-Ouest du Canada : des racines pivotantes allongées, des racines pivotantes restreintes, monocouches et multicouches, ainsi qu'« une myriade de formes intermédiaires ».

Le fait est que les épinettes n'ont pas de racines superficielles caractéristiques. Cette réputation découle en partie des latéraux de surface facilement observables qui sont presque invariablement présents, mais surtout de leur capacité à occuper des sites où les limitations édaphiques restreignent l'enracinement dans les couches de surface. Lorsqu'une épinette située sur un tel site est renversée par le vent, le grand système racinaire en forme de plaque est généralement projeté à la verticale, un spectacle saisissant et remarquable, mais typique seulement dans certaines circonstances.

La première réponse d'une personne à qui l'on demande de décrire les racines est généralement que « les racines poussent vers le bas ». Certaines racines poussent ainsi, mais la croissance horizontale est beaucoup plus courante et la croissance ascendante n'est pas rare. Dans la forêt nationale de Hiawatha de la péninsule supérieure du Michigan, on a creusé un sillon de 25 cm de profondeur puis on a planté des épinettes blanches dans du sable fin loameux de 50 à 168 cm de profondeur sur un loam argileux limoneux; les petits arbres ont développé des racines dans les sillons formés de matière minérale et organique de la surface du sol : « Les grosses racines poussaient souvent vers le haut dans les sillons » (Day et Rudolph 1974).

Racines

Une radicule géotrope émerge de la graine pour devenir une racine pivotante; Eis (1970) a observé qu'elle a surtout persisté dans les systèmes racinaires asymétriques ou possédant peu de racines latérales, comme l'a également noté Rowe (1964). Avec le temps, les racines latérales deviennent de plus en plus proéminentes et la racine pivotante perd en importance, mais la forme du système racinaire demeure grandement influencée par la texture et la fertilité du sol (Sutton, 1969c). Sur le sable loameux, l'enracinement de l'épinette blanche observé était très superficiel, mais le système racinaire d'épinettes blanches observé sur du loam limono-argileux était « généralement très ramifié avec jusqu'à 40 ou 50 racines verticales de plus de 1 po [2,5 cm] de diamètre » (Paine, 1960); par ailleurs les racines d'épinettes blanches poussant du sol où le pergélisol se trouvait proche de la surface avaient généralement une section ovoïde, résultat d'un épaissement secondaire plus important sur la face supérieure (Benninghoff, 1952). Le système racinaire de l'épinette blanche est capable de s'adapter aux sols où il y a du pergélisol peu profond (Pulling, 1918), bien que « les limitations imposées aux fonctions d'ancrage des racines des arbres dans de tels sols soient évidentes, telles que la facilité relative avec laquelle les arbres sont renversés » (Benninghoff, 1952). L'hétérogénéité (Sutton et Tinus, 1983) s'exprime dans le développement de racines « longues » et « courtes » (Wilcox, 1964). Les racines longues sont à pointe acérée, blanches, brillantes, turgescents quand elles se forment, relativement longues, peu ramifiées, à croissance relativement rapide pendant une ou plusieurs périodes de croissance soutenue et capables de croissance secondaire. Les racines courtes sont non ligneuses et à croissance déterminée. Les poils racinaires peuvent être présents ou non. Aucune référence spécifique aux poils racinaires de

l'épinette blanche n'a été trouvée, mais Engler (1903) a déterminé que, chez l'épinette de Norvège, les poils racinaires étaient parfois présents et parfois non. Les mycorhizes sont communes et jouent un rôle nutritionnel important, notamment en ce qui concerne le phosphore dans le cas d'épinettes poussant sur certains sols de fertilité moyenne ou faible.

À moins d'une fertilisation adéquate en phosphore, l'inhibition du développement mycorhizien dans les semis de conifères poussant dans un sol fumigé se traduit par une faible croissance et de faibles concentrations en P dans leurs tissus (Henderson et Stone, 1970). En l'absence de mycorhizes, les jeunes semis semblent capables d'absorber le P seulement lorsqu'il est présent sous forme inorganique à une concentration élevée dans la solution du sol (Campagna et White, 1969). Dans ces conditions, une bonne croissance ne dépend pas des mycorhizes. Des semis d'épinette blanche cultivés avec un engrais superphosphaté ajouté à un sol fumigé ont montré une très bonne croissance et une bonne couleur, ainsi qu'un bon développement du système racinaire, mais sans mycorhizes (Campagna et White, 1969). L'effet spectaculaire sur la croissance et l'apparence des semis d'épinette blanche poussant sur du sable dont la teneur en P était nulle après le développement spontané des mycorhizes est noté dans la section 4.7 Nutrition.

La densité de base du bois de la racine est généralement inférieure à celle du bois de la tige (Timell, 1986). Chez l'épinette de Norvège, au moins, les racines grossières et fines diffèrent anatomiquement, en ceci que les trachéides des racines grossières sont plus courtes, ont des sections transversales plus petites et des parois cellulaires plus épaisses que les trachéides des racines fines (Eskilsson, 1969).

Une forme modifiée de germination a été observée occasionnellement sur l'épinette blanche. De nouvelles pousses peuvent se former à proximité de la jonction branche-tige sur des souches de 8 à 12 cm de diamètre, à condition que des branches vivantes soient présentes sur la souche (Zasada, 1986).

L'enracinement de boutures de tige au sein du genre *Picea* a longtemps été considéré comme difficile, mais il existe une variation considérable entre les espèces. Girouard (1970a) a prélevé des boutures de tiges courtes (5 cm) et longues (10 cm) sur des semis 2 +2 d'épinettes blanches, noires, rouges et norvégiennes et a constaté qu'après 11 semaines, les boutures courtes donnaient un pourcentage d'enracinement significativement plus élevé ($P = 0,05$) que les boutures longues, et ce, dans le cas de toutes les espèces, mais que la longueur de la coupe n'avait aucun effet sur le nombre moyen de racines formées par bouture après 11 semaines. Les épinettes blanches et noires différaient peu les unes des autres et se situaient à mi-chemin entre l'épinette de Norvège, « toujours celle qui s'enracine le plus facilement » et de l'épinette rouge, la plus difficile. Ces résultats pourraient nécessiter une réévaluation compte tenu de la démonstration ultérieure par Girouard (1972) d'une variation significative de la capacité d'enracinement (95,2 % à 3,3 %) des boutures de tiges provenant de clones d'une provenance supérieure d'épinette blanche.

Dans une étude italienne, des boutures prélevées mensuellement sur des épinettes naines de l'Alberta (*Picea x albertiana* S. Brown) de 4 ans ont montré des changements saisonniers marqués dans l'enracinement et dans l'activité d'une ou de plusieurs substances endogènes

d'enracinement (Tognoni et Lorenzi, 1972; Tognoni et coll., 1977). L'enracinement était faible parmi les boutures prélevées pendant l'hiver, d'octobre à janvier, mais il a augmenté pour atteindre un maximum chez les boutures prélevées en avril. Des résultats similaires sur l'épinette bleue avaient été rapportés (*Picea pungens* Engelm.) (Thimann et Delisle 1942) et sur le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) (Roberts et Fuchigami 1973). Tognoni et ses collègues ont confirmé une découverte antérieure qui montrait que l'épinette blanche contenait une ou plusieurs fractions acides qui avaient agi à titre d'inhibiteurs de croissance testée sur des coléoptiles de blé, et à titre de stimulateurs de développement des racines sur des boutures de haricot mungo. Tognoni et coll. (1977) ont pensé que l'acide abscissique (ABA) était probablement la principale substance active dans la fraction acide, mais alors que l'ABA est connu pour stimuler l'enracinement des boutures (Chin et coll., 1969; Basu et coll., 1970), Tognoni et coll. (1977) n'ont pas pu réconcilier l'anomalie apparente dans leurs travaux selon laquelle les deux activités dans la fraction acide de stimulation des racines et d'inhibition de la croissance étaient les plus élevées dans les boutures de novembre alors que l'enracinement était pratiquement nul.

La stratification naturelle de l'épinette blanche a été signalée sur des sols peu profonds au Minnesota (Cooper, 1911); sur un loam sableux couvert d'une litière de conifères de 5 cm dans l'État de New York (Katzman, 1971); dans une plantation de 35 à 40 ans établie sur un sol pauvre dans l'État de New York (Stone et McKittrick, 1976); dans l'est de l'Ontario (Bannan, 1942); dans un peuplement ouvert établi dans d'anciens champs en Nouvelle-Écosse (Stone et McKittrick, 1976). Cependant, elle n'est commune que près de la limite des arbres (Zasada, 1986), p. ex., là où la stratification a été signalée dans des peuplements ouverts sur la côte est de la baie d'Hudson et de la baie James par Hustich (1950), Maycock (1968) et Payette et Boudreau (1972). Larsen (1965), cependant, a observé que la stratification était courante chez les hybrides apparents d'épinette blanche × noire et « rarement, voire pas du tout » chez l'épinette blanche. L'emplacement habituel du marcottage d'origine « se trouve juste à l'extérieur (distal) des anciennes cicatrices du bourgeon terminal, à l'emplacement de la "couronne médullaire", ou "plaque de collenchyme", dans la moelle et qui marque la base du bourgeon terminal » (Stone et McKittrick, 1976). La position du bourgeon terminal de l'épinette blanche est marquée dans la moelle par une couronne de cellules à paroi épaisse, au-dessus de laquelle les cellules de la moelle sont disposées en rangées longitudinales régulières, et en dessous de laquelle elles sont désordonnées et plus ou moins brisées pour former une cavité (Lewis et Dowding, 1924). Pour que le marcottage se produise, les branches inférieures vivantes doivent rester en contact étroit et stable avec le sol. Bannan (1942), par exemple, en cherchant beaucoup de marcottes d'épinettes blanches dans l'est de l'Ontario, n'en a trouvé que très peu, car bien que de nombreux arbres aient des branches jusqu'à la base, « celles-ci étaient rarement recouvertes de sol et donc peu propices à l'enracinement ». En outre, si la capacité de formation de marcottes peut varier d'un arbre à l'autre, tant sur le plan génétique que sur d'autres plans, ce trait a une valeur de survie évidente dans les habitats où la régénération par graines est rare.

La facilité avec laquelle l'épinette blanche développe des racines adventives est une preuve supplémentaire soutenant l'idée selon laquelle l'épinette blanche, dans des conditions

appropriées, est capable de se régénérer par marcottage. Lors d'une étude dans l'État de New York sur des épinettes blanches plantées profondément, la moitié des épinettes blanches 3 +0 qui avaient été plantées à une profondeur de 5 ou 10 cm par rapport à leur croissance en pépinière avaient développé des racines adventives dans les 14 semaines suivant leur mise en terre (Sutton, 1968). Les racines adventives provenaient le plus souvent de la tige enterrée, mais dans plusieurs cas, une racine provenait d'une ancienne pousse latérale qui avait été enterrée lors de la plantation.

Le marcottage aérien de l'épinette blanche, que l'on a étudié en enlevant les aiguilles d'une bande de 3 à 15 cm près de la base de branches d'un an, en procédant à l'annélation près du milieu de la bande dépourvue d'aiguilles, en enveloppant la bande de sphaignes humides enrichies de divers régulateurs de croissance à diverses concentrations et en commençant l'installation des dispositifs de marcottage aérien à divers moments pendant la saison de croissance, s'est produit sans différence significative attribuable à l'espèce de régulateur de croissance ou à la position de la branche sur l'arbre (Feucht et coll., 1961). Des différences significatives ont été observées dans la capacité d'enracinement de 15 épinettes blanches, chacune d'entre elles ayant six branches munies d'un dispositif de marcottage aérien. Neuf des arbres ont produit des marcottes qui se sont enracinées. Le moment de l'installation du dispositif de marcottage aérien a affecté de manière significative l'enracinement. Les dispositifs de marcottage aérien installés le 1^{er} mai ont produit plus de tiges enracinées en 100 jours que ceux installés en avril, mai, juillet et août. La longueur moyenne des racines à la fin des 100 jours était significativement plus grande dans le cas des dispositifs installés le 1^{er} juin que pour ceux installés en avril, mai, juin et août. Les dispositifs de marcottages aériens installés le 1^{er} avril et le 1^{er} mai ont développé des racines de longueurs moyennes plus grandes que dans le cas des dispositifs de marcottage aérien installés le 1^{er} juillet et le 1^{er} août (tableau 3.18).

Feucht et coll. (1961) ont comparé les profondeurs d'enracinement avec les données de température locale; ils ont observé qu'il y avait « au début de l'installation du dispositif de marcottage aérien une période critique au moment où émergeaient les racines et où elles commençaient à se développer ». L'enracinement était relativement faible lorsque les « températures moyennes quotidiennes maximales et minimales » dépassaient 80 °F (26,7 °C) ou étaient inférieures à 60 °F (15,6 °C) au moment de l'installation des dispositifs.

L'enracinement a été le plus important lorsque les dispositifs de marcottage aérien ont été installés au début du mois de mai, alors que les températures étaient en moyenne de 21,1 à 23,9 °C (70 à 75 °F), qui ont progressé jusqu'à des températures supérieures à 26,7 °C (80 °F). Cependant, la longueur moyenne des racines a semblé être « favorisée par des températures plus élevées et qu'elle se trouvait entravée lorsque les températures diminuaient pendant la période de l'installation du dispositif de marcottage aérien » (Feucht et coll., 1961). Les températures à l'intérieur des marcottes aériennes n'ont pas été rapportées et ne semblent pas avoir été mesurées. La survie et la croissance continue des marcottes aériennes enracinées plantées en septembre étaient de 100 % après 70 jours. Celles plantées en juillet avaient un taux de survie de 52 % après 130 jours. Ces données sur le marcottage aérien, bien que quelque peu ambiguës, montrent néanmoins des modèles de propension à l'enracinement et une variation de l'enracinement au sein de l'espèce. Armson (1960) n'a trouvé « aucune indication

précise de périodicité dans la croissance des racines » d'une épinette blanche de 2 ans pendant l'une ou l'autre des deux saisons de croissance.

Au cours d'une étude sur la réaction de la tige et des racines structurelles de l'épinette blanche à une augmentation de l'exposition au vent, Urban et coll. (1994) ont mesuré la largeur des cernes dans les racines et les tiges d'arbres d'un peuplement boréal mixte de 120 ans (témoin) et d'arbres au bord d'une route qui a été construite à travers le peuplement 16 ans auparavant (exposé). On a calculé des indices de réaction en soustrayant les indices de cernes des arbres témoins de ceux des arbres exposés et on a calculé les indices de répartition en soustrayant les indices de cernes des tiges de ceux des racines. Pour connaître le changement de répartition entre la tige et la racine, on a soustrait les indices des arbres témoins de ceux des arbres exposés. Urban et coll. (1994) ont constaté que le taux de croissance du diamètre de la tige est resté inchangé pendant 3 à 9 ans, alors que la croissance du diamètre des racines a augmenté, ce qui laisse croire que la croissance préférentielle des racines s'est produite pendant quelques années après que les arbres ont été de plus en plus exposés au vent, une réaction naturelle qui pourrait les aider à demeurer stables, malgré davantage d'expositions au vent.

Tableau 3.18. Résultats moyens d'enracinement des marcottages aériens d'épinette blanche 100 jours après l'installation du dispositif (d'après Feucht et coll., 1961).

	Application				
	avril	mai	juin	juillet	août
Total enraciné ^a	5,6*	8,2*	5,8*	0,6*	3,0*
Pourcentage d'enracinement	12,44	18,21	12,88	1,33	6,66
Racine/marcotte enracinée	2,82	3,60	4,60	3,00	3,75
Longueur moyenne des racines mm	10,84**	13,43**	20,96**	4,06**	4,58**

^a Comme le soulignent Feucht et coll. (1961), qui ont également indiqué « 225 marcottages aériens par fois », les valeurs des première et deuxième lignes posent des difficultés. On obtient les valeurs de la ligne marquée « total enraciné » en exprimant les valeurs de la deuxième ligne comme des pourcentages de 225, c.-à-d. en inversant les désignations de la première colonne. Mais la difficulté reste que le « total enraciné » peut difficilement être autre chose que des entiers. * et ** indiquent des significations respectives de P = 0,05 et de P = 0,01.

Mycorhizes

Les mycorhizes se trouvent le plus souvent sur des racines riches en hydrates de carbone, ce qui ne se produit normalement que si la synthèse des protéines est en retard sur celle des hydrates de carbone, p. ex., en cas de peu de disponibilité d'azote et de phosphate dans le sol (Russell, 1961).

Higginbotham et Navratil (1987) ont inoculé des semis d'épinette blanche et de pin tordu (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud) avec le champignon ectomycorhizien laccaire laqué (*Laccaria laccata* (Scopoli) Cooke), semis qui ont ensuite été soumis à 340 ou 600 ppm de CO₂ pendant 18 à 19 semaines. La croissance des semis, le nombre d'extrémités de racines mycorhizées et les hydrates de carbone non structurels totaux ont été mesurés. Les semis non inoculés ont produit plus de biomasse avec l'augmentation du CO₂; en revanche on n'a observé aucune différence de taille chez les semis inoculés. Les rapports racines/pousses des semis inoculés se sont révélés plus élevés que ceux des arbres non inoculés, quelle que soit la concentration de

CO₂. Le *Laccaria* a colonisé énergiquement les racines des deux espèces et pratiquement toutes les extrémités des racines des semis cultivées dans un sol inoculé ont été mycorhizées.

Parmi les semis d'épinette blanche se régénérant naturellement dans quatre communautés de plaines inondables de l'Alaska intérieur, essentiellement toutes les racines courtes étaient colonisées par des champignons mycorhiziens tout au long de la saison de croissance, mais les longues racines latérales ont été en grande partie non mycorhizées (Krasny et coll., 1984). Les observations ont été faites seulement sur des semis ne présentant aucun signe d'abrutissement et sur des plants de 2 à 20 cm de hauteur avant la saison de croissance au cours de laquelle l'étude a commencé. Le nombre d'extrémités de racines mycorhizées par semis a augmenté plus de quatre fois au cours de la saison de croissance en 1981 dans la communauté ouverte, contre deux fois dans la communauté des saules (*Salix*) et moins que dans les communautés des aulnes (*Alnus*) et des épinettes, bien que ces différences n'aient pas atteint une signification statistique. La croissance des racines longues a été également beaucoup plus importante dans la communauté ouverte que dans les autres. Krasny et coll. (1984) ont noté que d'autres chercheurs, qui avaient utilisé des semis de laboratoire d'autres espèces de conifères, avaient signalé des degrés de mycorhization variables en fonction du milieu, bien que les observations de terrain de Mikola et Laiho (1962) et d'Orlov (1960) aient révélé des radicules entièrement mycorhizées chez l'épinette de Norvège.

De nombreuses expériences effectuées dans les régions tropicales ont montré que les champignons mycorhiziens pouvaient augmenter considérablement la croissance des conifères. On a pu démontrer que c'était principalement le phosphore que les champignons mycorhiziens rendaient plus disponible (Björkman, 1970). En général, les champignons mycorhiziens ne produisent pas de laccase ou de protéinase, alors que les champignons décomposeurs de matière organique ou les champignons lignivores ont un système enzymatique qui leur confère la capacité de décomposer les composés complexes de l'humus, libérant ainsi de l'azote, qui alors devient disponible pour les plantes. Lundeborg (1970) a constaté que le bolet subtomenteux (*Boletus subtomentosus*) pouvait présenter plusieurs races physiologiques dotées chacune d'une capacité propre de décomposition des composés humiques.

Björkman (1942), travaillant sur des pins et des bolets subtomenteux, a déterminé que le champignon était capable de rendre l'azote disponible pour les pins dans le parterre forestier, mais que « cette capacité ne se manifestait pas lorsque les plantes étaient à l'ombre et lorsque la lumière constituait le facteur limitant la croissance ». La formation mycorhizienne qui se produisait en pleine lumière cessait complètement avec une diminution de lumière jusqu'au quart. Une forte fertilisation ou des milieux de culture très fertiles annulent également la formation de mycorhizes.

Le nombre et la diversité des extrémités des racines ectomycorhiziennes diminuent de façon spectaculaire d'un à trois ans après une coupe à blanc (Harvey et coll., 1980; Hagerman et coll., 1999b).

Hagerman et coll. (1999b) ont étudié les modèles de colonisation ectomycorhizienne de semis d'épinettes d'*Engelmann glauca* plantés dans des blocs de coupe de trois superficies (0,1, 1,0 et 10 ha) et dans une forêt non coupée dans la variante biogéoclimatique humide froide (wc2) de

la zone d'épinette d'Engelmann-Sapin subalpin (EESS) dans le sud de la Colombie-Britannique intérieure. La richesse et la diversité de la flore ectomycorhizienne qui s'est développée après 13 semaines ont été significativement plus importantes dans les parcelles de forêt et dans les parcelles situées à 2 m de la lisière de la forêt par rapport aux parcelles situées à plus de 16 m dans le bloc de coupe. Un an plus tard, on a répété l'expérience et on a obtenu les mêmes résultats. Aucune différence dans les mesures de diversité n'a été détectée entre les blocs de coupe de superficie différente. La proximité d'un étage dominant a manifestement eu plus d'influence que la superficie du bloc coupé. Dans les blocs de coupe dépourvus de connexions mycéliennes avec des arbres vivants, les racines ectomycorhiziennes excisées pourraient ne pas constituer une source d'inoculum importante pour les semis plantés, puisque les champignons de stade précoce, y compris la souche E, *Mycelium radialis atrovirens* (MRA) et les souches de type *Bebeloma* (provenant probablement de l'inoculum de spores), sont les associés mycorhiziens les plus courants.

3.6 Tige

Diamètre

Des diamètres à hauteur de poitrine (DHP) de l'épinette blanche dépassant 1 m ont été signalés (tableau 3.19) et, bien que les conditions écologiques et le cycle de vie de chaque arbre déterminent la taille atteinte par les tiges individuelles, il ne fait aucun doute que l'espèce a le potentiel de produire des arbres majestueux d'une taille impressionnante.

On a mesuré la largeur de cernes annuels d'épinettes blanches le long de deux transects en forêt boréale. L'un des transects s'étendait de sa limite sud en Alberta à la limite nord des Territoires du Nord-Ouest et l'autre au Manitoba, de sa limite sud à sa limite nord. Le but du projet était d'étudier la croissance en diamètre des arbres (en mesurant la largeur des cernes annuels) en fonction des variations climatiques. Des peuplements d'un âge minimum de 200 ans ont été sélectionnés, car « les arbres plus âgés sont plus sensibles aux variations climatiques et les chronologies (mesures de la largeur des cernes annuels) plus longues fournissent de meilleures données sur les cernes des arbres pour l'étude des climats passés ». Jozsa et coll. (1984) ont fait remarquer que l'épinette blanche n'était pas aussi abondante au nord de 54 ° de latitude nord au Manitoba « que ne le laissaient croire les informations techniques fournies dans la documentation ». Jozsa et coll. s'attendaient à ce que, du sud au nord, la courbe de croissance des arbres soit continue, tel que l'auraient révélé les chronologies; même si la courbe était plus plate au nord, elle n'était ni marquée ni cohérente. On a observé que la largeur des cernes avait peu changé de la moelle à l'écorce, à l'exception de la largeur moyenne de cernes observés sur des arbres d'un peuplement de 50 ans situé dans la section la plus méridionale (Riding Mountain) au Manitoba, largeur moyenne qui avait chuté « de façon spectaculaire » d'environ 3,4 mm à 1,5 mm près de la moelle. Au cours des 70 années suivantes, la largeur moyenne des cernes est passée de 1,5 à 0,9 mm. Les courbes de croissance définies par la largeur des cernes à Duck Mountain et à Suwannee River se ressemblaient beaucoup bien que ces endroits étaient distants de 550 km sur le transect nord-sud. On a pensé qu'il pouvait s'agir d'un effet d'altitude entre les sites. Seul le site de Le Pas a montré une courbe de croissance positive, les cernes s'élargissant progressivement avec l'âge dans la zone de bois juvénile. De la moelle jusqu'à l'âge de 30 ans, la largeur moyenne des

cernes a augmenté d'environ 1 à 1,75 mm, puis a diminué à environ 0,6 mm à l'âge de 160 ans. De fortes relations entre le climat et la croissance des arbres ont été indiquées par de nombreuses années repères communes, par une forte datation croisée entre des carottes individuelles sélectionnées au hasard et par des corrélations élevées entre les chronologies pour des sites distants de centaines de kilomètres.

La largeur moyenne actuelle d'un cerne annuel chez des épinettes blanches dominantes dans une plantation de bouleaux blancs de 31 ans sur un sol sablonneux sec au Québec s'est révélée étroitement liée aux précipitations mensuelles moyennes durant les mois de juin, juillet et août de l'année précédente (Gagnon, 1961).

Longévité

L'épinette blanche peut vivre plusieurs centaines d'années. Il est courant de voir des arbres avoir entre 200 et 300 ans dans une grande partie de l'aire de répartition; Dallimore et Jackson (1961) ont estimé la durée de vie normale de l'épinette blanche entre 250 et 300 ans. Jeffrey (1964) a trouvé des tiges de plus de 240 ans dans la région de la rivière Lower Liard et Lacate et coll. (1965) ont trouvé des peuplements de plus de 240 ans le long de la rivière Lower Peace. Selon Horton (1956b), la durée de vie maximale de l'épinette blanche en Alberta est de 400 ans ou plus (Horton, 1959). Les arbres à croissance lente des climats rigoureux sont également capables de vivre très longtemps. Des épinettes blanches de 6 à 10 m de hauteur de plus de 300 ans ont été trouvées sur la rive du lac Urquhart, dans les Territoires du Nord-Ouest (Hare et Ritchie, 1972), et Tremblay et Simon (1989) ont répertorié des épinettes blanches ayant jusqu'à 390 ans dans la ceinture côtière le long du golfe Richmond, dans la baie d'Hudson. Jozsa et coll. (1984) ont estimé à 500 ans l'âge d'une épinette blanche trouvée à 67 ° 330' de latitude nord, 115 ° 330' de longitude ouest dans la forêt-toundra. Dans le delta du fleuve Mackenzie, Giddings (1947) a rapporté avoir compté sur une épinette blanche une séquence de 589 cernes annuels, un nombre indéterminé de cernes manquant au centre dans un rayon de 6,5 pouces (16,5 cm). On a dénombré 476 et 490 cernes annuels sur des carottes prélevées sur deux arbres voisins. Il apparaît clairement que les individus peuvent être longévifs sans que cela se reflète dans leur taille. Giddings (1962) a affirmé que l'on pouvait trouver des épinettes de près de 1 000 ans bien au nord du cercle arctique, dans le nord-ouest du Canada, mais n'a fourni aucune preuve spécifique. Comme l'a dit Robinson⁷, « Comme les arbres restent en vie dans un état pratiquement d'hibernation et qu'il y a peu de maladies des arbres dans le Grand Nord, certains arbres atteignent un âge très avancé ».

Écorce

L'écorce de l'épinette blanche mature est écailleuse ou floconneuse, de couleur gris-brun (Brayshaw, 1960) ou brun cendré (Harlow et Harrar, 1950), mais argentée lorsqu'elle est fraîchement exposée. Chez elle, pas de cloques de résine, mais l'épinette de Porsild (*Picea glauca* var. *porsildii* Raup)⁸ est reconnue pour avoir une écorce lisse à cloques de résine (Hosie, 1969). Toutefois, Daubenmire (1974) a émis des réserves (« prétendument distinctes ») à ce sujet avant de noter qu'une écorce lisse avec des cloques de résine chez l'épinette

⁷ J. M. Robinson, Service canadien des forêts, Ottawa, communication personnelle le 17 septembre 1969

d'Engelmann n'avait pas encore été reconnue comme un biotype, même dans les descriptions d'espèces.

⁸ Note de l'éditeur (Phippen, 2022) : cette espèce est maintenant acceptée comme épinette d'intérieur (*Picea × albertiana* S. Brown), mais a été laissée inchangée dans le document tel que l'a décrit (<https://data.canadensys.net/vascan/taxon/22114>) [seulement anglais]

Tableau 3.19. Taille apparemment atteinte par l'épinette blanche.

Citation	Lieu	Hauteur		Diamètre à hauteur de poitrine	
		Moyenne (m)	Maximum (m)	Moyenne (cm)	Maximum (cm)
Brunet 1866b	Saguenay (QC)	21 – 24	40 – 43		
Brunet 1866b	Rimouski (QC)		49 ^a		122 ^a
Sargent 1898	l'est des Rocheuses	18 – 21	46	61	
Sargent 1922		Rarement 18 – 21		61	
Dame et Brooks 1901	New England	12 – 23		30 – 61	
Nisbet 1905		Rarement >14 – 15		30 – 61	
McElhanney 1940, 1951		15	30	46 – 61	122
Bowman 1944	nord du Michigan	21 – 24		40 – 51	
Hyland 1946	Maine	18 – 21	37	46 – 61	102
Peattie 1950			46	91 – 122	
Fernald 1950				45	
Lutz 1953	Alaska intérieur		26–30	51 – 61	
Wright 1955			30		
Seely 1956 cité par Nienstaedt 1957	Peace River (AB)		56 ^b		
Horton 1958	Parc national Wood Buffalo		>46		
Petrides 1958		15 – 18		30 – 61	
Sutton 1958 non publié	Manitouwadge (ON)		36 ^b		62 ^b
Ontario L&F 1959	Geraldton (ON) (109 ans) (105 ans)		36 ^b 35 ^b		67 ^b 82 ^b
Forestry Branch 1961		24	37		48
Dallimore & Jackson 1961		15 – 21	21 – 30	28 – 38 ^c	86 – 117 ^c
Streets 1962			30		97
Mitchell 1963		30 – 40	46	61	91
Jeffrey 1964	Bas de la rivière Liard		34 ^b		74 ^b
Lacate et coll. 1965	Bas de la rivière de la Paix	37 (222 ans)			
Eis 1965	Colombie-Britannique intérieure		46		71
Robinson ^d 1969	Le delta de la rivière de la Paix		56 ^b		

^a Brunet a mesuré cet arbre (160 pieds) : il l'a appelé *Picea nigra* var. *grisea* (gray spruce), épinette grise, mais, comme l'épinette rouge n'est pas présente dans la région de Rimouski et compte tenu de sa taille, il semble probable qu'il s'agisse d'une épinette blanche

^b Mesuré individuellement

^c Au niveau du sol

^d J.M. Robinson, communication personnelle, 17 sept. 1969, Can. Pour Serv., Ottawa (Ontario) : « Les très grandes pessières d'épinettes blanches dans le delta de la rivière de la Paix s'expliquent facilement. Les forages à la tarière dans le sol ont montré que le sol était constitué de couches de limons riches entrecoupées de couches de matière organique. De toute évidence, la production de plantes annuelles de chaque année était couverte par les limons des inondations de printemps. Une vérification de la rive exposée a montré que ce mélange de matière organique et de limon avait au moins douze pieds (3,7 m) de profondeur. ... Ici, un arbre a atteint une hauteur de 183 pieds (56 m) et plusieurs dépassaient 160 pieds (49 m) »

L'épaisseur de l'écorce de l'épinette blanche est généralement inférieure à 8 mm (Hale, 1955) et ne dépasse pas 9,5 mm (Chang, 1954). L'épaisseur de l'écorce de l'épinette blanche et de l'épinette d'Engelmann sur pied peut être estimée à partir de l'équation de régression de Smith et Kozak (1967) de l'épaisseur de la double écorce (EDE) sur le diamètre extérieur de l'écorce, constante de 0,149 et avec un coefficient de régression de 0,044 (Haygreen et Bowyer 1989) :

$$EDE = 0,149 + (0,044 \times DEE),$$

où EDE et DEE sont tous deux exprimés en pouces, où :

$$EDE = 0,378 + (0,044 \times DEE),$$

où EDE et DEE sont tous deux exprimés en centimètres. Une fois que l'EDE est connu, le volume d'écorce (VE) en tant que pourcentage du volume total (VT) du bois plus l'écorce peut être calculé (Dobie et Wright, 1975) :

$$VE \text{ en \% de VT} = 100 (DEE^2 - DIB^2)/DEE^2,$$

où DEE est le diamètre extérieur de l'écorce, DIE est le diamètre intérieur de l'écorce, et DIE = DEE — EDE. De même, le volume d'écorce peut être calculé en pourcentage du volume de bois. Le volume d'écorce rapporté par Harkin et Rowe (1971) chez une « épinette » de 62 ans de 10,7 cm de diamètre était de 12,06 %, mais seulement de 9,26 % chez une épinette de 112 ans de 22,1 cm de diamètre. La densité (volume vert) de l'écorce intérieure, extérieure et entière était respectivement de 0,45, de 0,50 et de 0,47 (Smith et Kozak, 1971).

Smith et Kozak (1971) ont rapporté des taux d'humidité respectifs de 104 % et de 50 % de l'écorce interne et externe de l'épinette blanche.

L'épinette blanche se distingue infailliblement de l'épinette noire, même sur les sites pauvres où les deux espèces peuvent se ressembler par la couleur de l'écorce nouvellement exposée, qui est claire et argentée ou rosée chez l'épinette blanche, olive ou jaune brunâtre chez l'épinette noire (Kenety 1917, Brayshaw 1960).

Cambium

Le cambium vasculaire est le méristème latéral qui constitue les tissus vasculaires secondaires (Esau, 1953). Situé entre le xylème et le phloème, le cambium vasculaire de l'épinette blanche contient des cellules de deux types : des initiales longues, radialement aplaties, tangentiellement effilées et fusiformes, puis des initiales rayonnantes relativement petites et cuboïdales (Gregory, 1971). Toutes deux donnent naissance par division périclinale à des files radiales de cellules constituant le xylème et le phloème secondaires. Les initiales fusiformes donnent naissance à toutes les cellules du xylème et du phloème qui sont disposées sur l'axe long de la tige en longs axes parallèles, formant ainsi les systèmes verticaux du xylème et du phloème (Esau, 1953). Les initiales des rayons donnent naissance aux cellules des rayons et forment le système horizontal du xylème et du phloème.

Les dérivés cambiaux, tant dans le xylème que dans le phloème, sont disposés en files radiales dont on peut facilement retrouver le point d'origine dans la zone cambiale. Les cellules de la zone cambiale sont inactives tout l'hiver. La réactivation printanière se produit plutôt brusquement, du moins en Alaska, où la courte saison de croissance accélère les modèles de

croissance saisonniers (Gregory et Wilson, 1968; Gregory, 1971). Wilson et coll. (1966) ont publié une terminologie propre à l'activité cambiale.

Le xylème et le phloème sont tous deux formés par division tangentielle (périclinale) des initiales cambiales, les cellules du xylème se trouvant à l'intérieur de l'axe, celles du phloème se trouvant en périphérie. Compte tenu de l'augmentation de l'épaisseur de la tige, le nombre de cellules augmente tangentiellement par division des initiales fusiformes, qui s'agrandissent notamment le long de leur diamètre tangentiel. La division se fait principalement par développement des divisions radiales obliques. La multiplication des initiales fusiformes dans le cambium se fait par division anticlinale du type pseudotransverse (Bannan, 1963). Après la division, la pointe des initiales filles et le cycle d'allongement et de multiplication se poursuivent au fur et à mesure de la croissance radiale et tangentielle. Les données de Bannan (1963), obtenues à partir de la croissance périphérique à hauteur de poitrine d'épinettes blanches de 15 à 50 cm de diamètre, montrent que les divisions pseudotransverses ont lieu à un taux plus ou moins uniforme d'un peu moins d'une division par cm d'accroissement du xylème lorsque les cernes annuels ont une largeur de 2 à 9 mm, mais à un taux qui augmente fortement lorsque la largeur des cernes passe en dessous de 2 mm.

Gregory et Wilson (1968) ont observé des épinettes blanches de 45 à 50 ans en Alaska (64 ° 51' de latitude nord, 147 ° 44' de longitude ouest) et au Massachusetts (42 ° 31' de latitude nord, 72 ° 05' de longitude ouest) et ont trouvé des arbres d'âge, de classe de couvert et de croissance radiale annuelle comparables. Le nombre radial de cellules en division dans la zone cambiale (NZC) était similaire aux deux États, semblant atteindre un maximum d'environ 15. Cependant, l'indice mitotique (IM), c.-à-d. le pourcentage de cellules fusiformes de la zone cambiale en mitose, ou la vitesse à laquelle ces cellules se divisent, était deux fois plus élevé dans les arbres de l'Alaska que dans ceux du Massachusetts. Le taux de production de trachéides est déterminé par la NZC et la IM. Aux deux États, le début de l'activité cambiale semble être lié à la température. Les premières mitoses ont été observées après un cumul de 11 degrés-jours de croissance (la somme des degrés-jours au cours desquels les températures moyennes quotidiennes dépassent 6 °C). La période entre la première et la dernière mitose était de 95 jours en Alaska et de 145 jours au Massachusetts.

On a signalé sur la côte du Maine que des tumeurs sur des épinettes blanches avaient produit jusqu'à 800 cellules radialement en une seule saison de croissance, même si la NZC était demeurée d'environ 15 (Gregory et Wilson, 1968).

Les relations entre la longueur des cellules du bois, la largeur des cernes annuels et la fréquence des divisions pseudotransverses dans les cellules cambiales fusiformes de plusieurs espèces de *Picea*, dont l'épinette blanche, ont été étudiées par Bannan (1963).

Chez des épinettes blanches inclinées à un angle de 45 °, Yumoto et Ishida (1982) ont constaté que l'activité cambiale avait cessé au début de l'automne sur le côté supérieur de la tige, mais que, jusqu'à la mi-décembre, elle s'était poursuivie encore sur son côté inférieur. Comme l'a noté Timell (1986), les résultats rapportés par Yumoto et coll. (1982) sur le taux de formation du bois de compression chez les épinettes blanches inclinées sont plus en accord avec ce que

l'on sait de la formation du bois normal des conifères, p. ex., une division cellulaire plus rapide en juillet qu'en août.

La coniférine est devenue détectable dans le cambium de l'épinette blanche à un stade précoce de la réactivation, juste avant la reprise de l'activité de division cellulaire, puis s'est accumulée jusqu'à ce que la lignification des trachéides du bois initial en cours de différenciation devienne détectable par histochimie (Savidge, 1990).

Bois

L'indicateur le plus révélateur de la qualité du bois est sans contredit le poids spécifique de ce dernier (Timell, 1986), car il détermine à la fois le rendement de la pâte et la résistance du bois. Le poids spécifique définit le rapport entre la masse d'une substance et la masse d'un volume égal d'eau. La densité définit le rapport entre la masse d'une quantité d'une substance et le volume de cette quantité, que l'on exprime en masse par unité de substance, p. ex., en grammes par millilitre (g/cm^3 ou g/ml). Les termes demeurent équivalents tant que le système métrique est utilisé. En séchant, le bois se rétracte et sa densité augmente. Les valeurs minimales associées au bois vert (saturé en eau) constituent le *poids spécifique de base* (Timell, 1986).

La densité du bois est déterminée par de multiples facteurs de croissance et physiologiques qui combinés constituent « une caractéristique du bois assez facile à mesurer » (Elliott, 1970).

L'âge, le diamètre, la hauteur, la croissance radiale, la situation géographique, le site et les conditions de croissance, le traitement sylvicole et la source des graines influencent tous, dans une certaine mesure, la densité du bois. Il faut s'attendre à des variations. Au sein d'un même arbre, la densité du bois varie beaucoup, voire plus que ce qui existe entre arbres (Timell, 1986). La variation de la densité dans le tronc d'un arbre peut se produire dans le sens horizontal ou vertical.

Contrairement à la densité du bois de la plupart des conifères, la densité de bois que produisent les épinettes tend à augmenter de la base de la tige jusqu'à un point situé entre $\frac{1}{2}$ et $\frac{3}{4}$ de la longueur totale de la tige. Ce type de variation a été démontré chez l'épinette blanche, l'épinette d'Engelmann et l'épinette noire (Okkonen et coll., 1972), ainsi que chez l'épinette de Norvège (Nylinder, 1953).

Le bois de compression est presque toujours plus lourd que le bois normal. Perem (1958) a évalué chez l'épinette blanche la densité du bois de compression vert à 0,387, celle du bois normal à 0,316, ce qui donne un rapport de 1,22; la densité du bois de compression sec à l'air a été de 0,392 et celle du bois normal, de 0,332, ce qui donne un rapport de 1,18.

Le traité monumental de Timell (1986) sur le bois de compression traite des gymnospermes en général et, bien que les épinettes ne soient pas le sujet d'intérêt principal, Timell montre clairement que l'occurrence et les caractéristiques de la compression varient entre les espèces de *Picea* et les genres de conifères. On a observé que dans les conditions de gravistimulus modéré, l'épinette blanche était plus sujette à produire du bois de compression que le pin rouge (Rendle, 1956).

Selon un échantillonnage sur la densité du bois d'épinette blanche dans l'est du Canada, l'étendue normale des valeurs de densité s'est située « entre 0,34 et 0,39 [...], bien qu'on ait évalué une densité moyenne de bois bien supérieure à 0,44 dans un peuplement exceptionnel d'épinette blanche à croissance très lente » (Hale et Prince, 1940). Kennedy et coll. (1968) ont également étudié la densité du bois d'essences de l'est du Canada et Alemdag (1982, 1984) a examiné la densité du bois de 28 essences, dont l'épinette blanche, en Ontario. On a évalué la densité anhydre de bois d'épinette blanche en Alberta, en Saskatchewan et au Manitoba que Singh (1984c) a présentée en tableau (tableau 3.20). La densité moyenne pondérée du bois de 957 épinettes blanches dans ces études a été de 0,360 g/cm³.

Tableau 3.20. Valeurs comparatives de densité de bois d'épinette blanche (g/cm³) provenant de diverses études; densité anhydre sauf pour bois vert (d'après Singh 1984).

Hale et Prince (1940)	Chang et Kennedy (1967)	Kennedy et coll. (1968)	Jessome (1977)	Alemdag (1982)	Alemdag (1984)	Singh (1984)
0,34 – 0,39 ^a	0,335 ^b	0,353	0,354	0,386	0,383	0,404
0,441 ^c	0,310 ^d	0,358 ^e				0,313 -0,527 ^f
n = 285	n = 232	n = 204	n = 43	n = 77	n = 56	n = 60

^a Étendue normale

^b Poids spécifique vert

^c Maximum

^d Poids spécifique vert, moyenne de 9 arbres « supérieurs »

^e Poids spécifique vert, moyenne de 15 arbres « inférieurs »

^f Étendue

On peut s'attendre à ce que le climat affecte le taux de croissance et la qualité du bois (Hale et Prince, 1940). La somme des coefficients mensuels d'efficacité thermique de Thornthwaite (1931) (le rapport E-T) fournit l'indice E-T, qui est une mesure de la rigueur climatique dans les provinces de température allant de tropicale à glaciale :

Province	Indice E-T
Tropical	128 +
Mésothermal	64 — 127
Microthermal	32 — 63
Taïga	16 — 31
Toundra	1 — 15
Gel	0

Lorsque Hale et Prince (1940) ont modélisé leurs données en vue d'établir la densité du bois de l'épinette blanche dans des peuplements provenant de régions présentant divers indices de concentration d'efficacité thermique estivale, ils ont constaté une relation générale entre les indices de concentration estivale et la densité du bois. La densité a augmenté d'un minimum de 0,345 à la plus faible concentration d'efficacité thermique (environ 60 %) à une densité supérieure à 0,370 pour un degré plus élevé de concentration d'été (environ 67 %). Les

conditions climatiques continentales dans la partie occidentale de l'aire de répartition viendraient vraisemblablement expliquer pourquoi la densité du bois de l'épinette blanche tend à être plus élevée.

Alemdag (1982) a déterminé le rapport entre la masse anhydre et la masse verte de 77 épinettes blanches provenant de deux régions de l'Ontario (tableau 3.21).

Tableau 3.21. Rapport masse anhydre/masse verte chez l'épinette blanche, n = 77 (d'après Alemdag, 1982).

Composant	Ratio
Bois de tige	0,561
Écorce de la tige	0,469
Branches vivantes	0,555
Brindilles et aiguilles	0,461
Arbre entier	0,538

Le bois d'épinette blanche est léger, tendre, pas particulièrement résistant, à grain droit et jaune très pâle. Les échantillons de bois prélevés à hauteur de poitrine ont varié en densité de 256 kg/m³ (Gonzalez, 1987) à 505 kg/m³ (Maeglin, 1973); la densité moyenne groupant 23 ensembles d'échantillons de bois prélevés au Canada et quatre prélevés aux États-Unis a atteint 360 kg/m³ (Gonzalez, 1990). Le duramen se distinguait à peine de l'aubier (Sargent, 1922). On a pu distinguer tous les cernes annuels et les canaux résinifères à la loupe (Brunet, 1866).

Grâce à un échantillonnage de plusieurs individus d'épinette blanche effectué au Nouveau-Brunswick et en Nouvelle-Écosse, on a pu déterminer sa densité relative à partir du volume de bois vert. La densité moyenne était de 0,366 avec un écart-type de 0,033 (Morgenstern et coll., 1990). Les corrélations entre la densité et le rapport dhp/âge étaient significatives (P 0,01).

Les données sur la densité moyenne du bois des arbres publiées par Alemdag (1984) ont remplacé toutes les valeurs publiées précédemment par cet auteur.

Le rétrécissement volumétrique entre la teneur en eau à l'état vert et la teneur en eau à l'état sec au four, basé sur les dimensions à l'état vert, a été signalé comme étant de 11,3 % (Jessome, 1977).

Haygreen et Bowyer (1989) ont présenté les propriétés mécaniques du bois de l'épinette blanche américaine et canadienne utilisé aux États-Unis (tableau 3.22).

Tableau 3.22. Propriétés mécaniques du bois d'épinette blanche utilisé aux États-Unis et au Canada (d'après Haygreen Bowyer, 1989)⁹.

Caractère	Cultivé aux États-Unis	Cultivé aux États-Unis	Origine canadienne	Origine canadienne
Conditions d'humidité	vert	sec	vert	12 %
Poids spécifique	0,33	0,36	0,35	
Module de rupture (psi)	5 000	9 400	5 100	9 100
Module d'élasticité (mil lb/po ²)	1,14	1,43	1,15	1,43
Travail à la charge maximale (po-lb/po ³)	6,0	7,7		
Essai de flexion (po)	22	20		
Résistance maximale à l'écrasement parallèle au grain (lb/po ²)	2 350	5 180	2 470	5 360
Compression perpendiculaire au grain (lb/po ²)	210	430	240	500
Cisaillement parallèle au grain (lb/po ²)	640	970	670	980
Résistance maximale à la traction (lb/po ²)	220	360		
Dureté latérale (lb)	320	480		

Du bois « sensible à l'acide », c.-à-d. du bois qui casse facilement lorsqu'il est traité avec un acide aqueux, se trouve naturellement chez l'épinette blanche (Yorston, 1942; Timell, 1986). Ce type de bois représentait en moyenne 4,4 % dans un grand nombre de grumes destinées à la fabrication de pâte au sulfite. Plus de la moitié du bois sensible à l'acide était associé au bois de compression et il était particulièrement commun entre les bandes extérieures du bois de compression et la moelle (Green et Yorston, 1939). Les dommages macromécaniques n'étaient pas en cause, car les procédés kraft préparés à partir de bois sensibles à l'acide présentaient des longueurs de fibres et des propriétés de résistance normales, mais la pâte au sulfite acide provenant de bois sensibles à l'acide était moins résistante à l'éclatement, à la déchirure et à la traction que la pâte provenant de bois normaux.

Exposé à une humidité relative de 100 %, le bois de compression d'épinette blanche anhydre (Timell, 1986) n'a absorbé que 88 % de l'humidité absorbée par du bois anhydre normal (Perem, 1958, 1960), soit 29,5 % contre 33,5 % dans le cas du bois anhydre séché au four. Le bois vert se rétracte lorsqu'il est séché au four (tableau 3.23).

⁹ Note de l'éditeur (Phippen, 2022) : les valeurs de ce tableau n'ont pas été converties en valeurs métriques et ont été laissées telles que l'auteur les a présentées

Tableau 3.23 Contraction du bois d'épinette blanche et d'épinette d'Engelmann, de l'état vert à l'état anhydre (d'après Mullins et McKnight, 1981).

Rétrécissement du bois de l'état vert à l'état anhydre d'après les dimensions à l'état vert (%)			
Espèce	radial	Tangentiel	en volume
épinette blanche	3,2	6,9	11,3
épinette d'Engelmann	4,2	8,2	11,6

Chang et Kennedy (1967) ont fait remarquer qu'un taux de croissance rapide chez l'épinette avait été couramment associé à du bois de poids spécifique faible (Hale et Fensom, 1931; Hale et Prince, 1940; Aldridge et Hudson, 1958; Keith, 1961; Hale, 1962), mais bien que Chang et Kennedy, dans leur étude de 232 épinettes blanches échantillonnées dans 29 parcelles à six endroits dans le sud de l'Ontario, aient confirmé une corrélation négative entre le poids spécifique et le taux de croissance, l'effet était mineur par rapport à l'accroissement du volume associé au rythme de croissance. Certains arbres présentaient une largeur de cerne jusqu'à 85 % supérieure à la moyenne, tout en ayant un poids spécifique moyen.

Wakefield (1957) a décrit diverses méthodes de vérification des propriétés de résistance du bois et diverses méthodes d'évaluation des caractéristiques physiques de divers bois commerciaux canadiens, y compris l'épinette blanche. Kennedy (1965) a présenté des données sur la résistance et les propriétés connexes des bois cultivés au Canada, y compris le bois d'épinette blanche; Cantin (1965), des données sur les propriétés d'usinage de 16 bois de l'est du Canada, y compris l'épinette blanche .

On présente ci-dessous les propriétés mécaniques des épinettes blanches et d'Engelmann provenant de l'USDA Wood Handbook (USDA Forest Service 1974, Table A-4-3) (tableau 3.24).

Tableau 3.24. Propriétés mécaniques de l'épinette blanche et de l'épinette d'Engelmann (d'après USDA Forest Service, 1974 et Mullins et McKnight, 1981); les valeurs de la première ligne pour chaque espèce proviennent de tests sur du matériel vert et celles de la deuxième ligne sont ajustées à partir de l'état vert à une teneur en humidité de 12 %.

Poids spécifique	Flexion statique : Module de rupture	Flexion statique : Module d'élasticité	Compression parallèle au grain, force d'écrasement maximale	Compression perpendiculaire au grain — contrainte de la fibre en rapport proportionnel	Cisaillement parallèle au grain, résistance de cisaillement maximale
	kPa	kPa	kPa	kPa	kPa
épinette blanche 0,35	35 000	7 900	17 000	1 600	4 600
	63 000	1 000	37 000	3 400	6 800
épinette d'Engelmann 0,38	39 000	8 600	19 400	1 900	4 800
	70 000	10 700	42 400	3 700	7 600

Le bois d'épinette blanche ressemble suffisamment à celui de l'épinette noire pour avoir donné lieu à la désignation rapportée par Roth et Fernow (1895) : les termes « épinette noire » et « épinette blanche », tel qu'ils sont utilisés par les bûcherons, désignent généralement les

formes à cernes étroits et larges de l'épinette noire (*Picea nigra* [= *Picea mariana* [Mill.] B.S.P.]). »

La coniférine, principale réserve de stockage des monomères de gäiacyl-lignine dans les tiges de conifères, a été quantifiée par Savidge (1990) à l'aide de la chromatographie gazeuse (CG) et à l'aide de la spectrométrie de masse GC (SM-GC) dans les tissus des tiges et des feuilles de l'épinette blanche et de trois autres conifères. La coniférine n'a pas été détectée dans les tissus des feuilles, quel que soit leur stade de développement, ni dans les tissus des tiges dormantes. La coniférine est apparue dans le cambium juste avant la reprise de l'activité de division cellulaire, puis s'est accumulée jusqu'à ce que la lignification des trachéides du bois initial en cours de différenciation devienne détectable par histochimie.

Hauteur

En 1672, à Poscataway en Nouvelle-Angleterre, Josselyn rapporte avoir vu un rondin d'épinette « descendu au bord de l'eau par nos *mass-men* [c.-à-d. nos coupeurs de mâts] d'une taille tellement longue qu'aucun capitaine ne s'était encore aventuré à le transporter : cependant, il y a de la soude et la pourriture ». Des épinettes blanches individuelles d'une hauteur allant jusqu'à 56 m ont été mesurées (tableau 3.19).

Bois de branche

Les branches ont un bois plus dense que la tige, d'une part parce que leurs cernes de croissance sont plus étroits et d'autre part parce que leur face inférieure est presque entièrement constituée de bois de compression (Timell, 1986). Le poids spécifique moyen d'une branche entière est fortement influencé par la présence du bois de compression; par ailleurs, les *Picea* ont un bois de branche plus dense que les *Pinus*. La densité du bois d'une branche diminue vers l'extrémité.

Bois de racine

Le bois de racine a fait l'objet de relativement peu d'attention, mais on sait que chez l'épinette de Norvège, les racines grossières et les racines fines diffèrent anatomiquement en ceci que les trachéides des grossières sont plus courtes, ont des sections transversales plus petites et des parois cellulaires plus épaisses que les trachéides des racines fines (Eskilsson, 1969).

3.7 Reproduction asexuée = reproduction végétative

Les méthodes traditionnelles de multiplication végétative comptent les boutures racinées ou les rameaux d'aiguilles enracinés (également appelés brachyblastes, pousses courtes ou éperons nains) et le greffage. La capacité d'enracinement des boutures (ramets) de la plupart des conifères diminue généralement de façon marquée avec l'augmentation de l'âge de la plante mère (ortet) (Thorpe et Biondi, 1984). Le pourcentage d'enracinement, la vitesse d'enracinement, la longueur et le nombre de racines produites, ainsi que la survie et la croissance pendant et après l'année d'enracinement sont tous en déclin chez les boutures, en particulier lorsque la plante mère a plus de 10 ans (Girouard, 1974). Chez de nombreuses espèces, les boutures enracinées à partir de branches ont tendance à maintenir une symétrie bilatérale et un mode de croissance horizontal (plagiotropie) jusqu'à ce que, après diverses périodes, le méristème terminal passe à une symétrie radiale et qu'une croissance verticale (orthotrope) s'ensuive. Le retour à la croissance normale présente souvent des variations

intraclonales et interclonales en plus d'être erratique et imprévisible. Ces facteurs tendent à saper l'atteinte d'un des principaux objectifs de la multiplication végétative, qui est de multiplier des arbres suffisamment âgés pour qu'ils aient le temps de développer les caractéristiques supérieures souhaitées (Thorpe et Hasnain, 1988).

Il arrive que l'épinette blanche présente une forme modifiée de germination. De nouvelles pousses peuvent se former à proximité de la jonction branche-tige sur les souches (on a observé que des souches de 8 à 12 cm de diamètre poussaient de cette façon), à condition que des branches vivantes soient présentes sur la souche (Zasada, 1986).

Marcottage/clonage

Dans une certaine mesure, les membres des genres *Picea* et *Abies* possèdent la capacité de se multiplier par marcottage; une branche non détachée (une « marcotte ») reposant sur un milieu propice à l'enracinement ou partiellement enfouie dans ce milieu peut se mettre à croître de façon indépendante, que ce soit de manière naturelle ou non. Parmi les épinettes, le marcottage est particulièrement important chez l'épinette noire (Cooper, 1911; Fuller, 1913). Un des premiers rapports sur le marcottage de l'épinette de Norvège provient de Loudon (1844) citant James M'Nab dans *The Gardener's Magazine* : « Les branches inférieures de l'épinette (*Picea excelsa* Link) [l'épinette de Norvège] sont pendantes et l'on constate parfois de curieuses anomalies dans son mode de croissance. Les pousses proches du sol, lorsqu'elles ont atteint une longueur considérable, reposent naturellement sur le sol à leur extrémité et le sol, étant maintenu humide par l'ombre des branches, celles-ci s'y enracinent souvent. Les pointes de leurs pousses prenant une direction verticale, une série de nouveaux arbres se forment en cercle autour du vieil arbre.

Bien que Nienstaedt (1957) ait déclaré que le marcottage chez l'épinette blanche n'avait pas été recensé — une affirmation reprise par Fowells (1965), des preuves contraires supplémentaires se sont accumulées (cf. Maycock, 1968; Katzman, 1971; Payette et Boudreau, 1972; Stone et McKittrick, 1976; Elliott, 1979b; Densmore, 1980) et des preuves antérieures ont été découvertes (cf. Cooper, 1911; Fuller, 1913; Bannan, 1942; Hustich, 1950), de sorte que Nienstaedt et Zasada (1990) ont pu affirmer que « la reproduction végétative [de l'épinette blanche] par marcottage est courante sur certains sites de la ligne de partage des eaux au Canada et en Alaska [...] et constitue probablement un moyen important de maintenir le peuplement lorsque la reproduction sexuelle est limitée ou inexistante en raison des conditions climatiques ». Le marcottage de l'épinette blanche dans le subarctique donne lieu à des cépées en forme de candélabre, tout comme chez l'épinette noire (Payette et Boudreau, 1972). Sur sept sites établis par Elliott (1979 b) dans l'écotone forêt-toundra de la région d'Ennadai-Kasba Lake (environ 60° de latitude nord) dans le sud-ouest du district du Keewatin, dans les Territoires du Nord-Ouest au Canada, trois ont une composante d'épinette blanche. Le marcottage était fréquent sur deux sites et occasionnel sur un. Les deux sites occupent des crêtes d'esker, où l'épinette blanche a une forme de krummholz. Sur le troisième site, un bosquet mixte d'épinettes blanches et noires et de mélèzes occupe un ravin. Les macrofossiles associés aux peuplements actuels laissent croire que la couverture forestière devait être plus étendue.

Le marcottage chez l'épinette blanche, bien qu'il soit certainement moins fréquent dans la majeure partie de l'aire de répartition que chez l'épinette noire, se produit dans des conditions qui assurent un contact stable entre la branche et un milieu d'enracinement approprié. Cooper (1911) semble avoir été le premier à écrire sur le sujet. Au cours de ses études écologiques sur l'île Royale, dans le lac Supérieur, Cooper a constaté que le marcottage était assez courant chez l'épinette noire des hautes terres et abondant chez l'épinette noire et le mélèze laricin dans les tourbières où poussent des sphaignes à croissance rapide. Il a également noté que « des spécimens d'épinette blanche ont été trouvés sur des rochers presque nus, dont les branches les plus basses, recouvertes d'une mince couche d'humus, avaient développé l'habitude de "marcotter" au point tel que le parent était entièrement entouré d'un groupe d'arbres filles. » Cooper a noté que le marcottage pouvait avoir lieu à n'importe quel stade de la vie du sapin baumier, de sorte que la branche marcottée pouvait n'être que quelques années plus jeune que le parent et ne pas être beaucoup plus petite.

Deux aspects des conclusions de Cooper (1911) sur le marcottage suscitent la surprise. Premièrement, le manque d'intérêt porté au marcottage pendant tant de décennies. Deuxièmement, le manque de précision : « Le matériel présenté ici nous permet de conclure que l'habitude du marcottage naturel des conifères est commune et largement répandue, bien que son importance semble avoir été généralement négligée, du moins dans ce pays. Elle est particulièrement caractéristique des *Picea* et *Abies* deux genres étroitement apparentés, mais on la trouve dans de nombreux autres genres, parmi lesquels *Larix* Mill., *Thuja* L., *Pinus* L., *Pseudotsuga* Carrière, *Chamaecyparis* Spach, et *Cryptomeria* D. Don. Le marcottage survient surtout dans les régions septentrionales et montagneuses; le marcottage augmente avec la latitude et l'altitude, autant en fréquence qu'en ampleur de développement. Son meilleur développement se trouve à la limite extrême de la forêt, soit à la limite des arbres arctiques et à la limite des arbres en montagne ». Zasada (1986) a affirmé que le marcottage chez l'épinette blanche et le mélèze est commun près de la limite des arbres en Alaska.

Dans le Grand Nord, la densité des arbres issus du marcottage peut atteindre 1 830/ha (Densmore 1980).

Marcottage aérien

Le *marcottage aérien*, appelé aussi *marcottage* tout court, ou marcottage chinois (propagation par gootee et par démoussage) est pratiqué depuis des temps immémoriaux sur de nombreuses espèces de plantes, notamment en Asie. Cependant, le premier rapport publié sur le marcottage aérien chez l'épinette blanche semble être celui de Feucht et coll. (1961). La technique de marcottage aérien induit le développement de racines sur une partie aérienne non détachée d'une plante, généralement en la blessant, en la traitant avec une hormone d'enracinement et en l'enveloppant dans un milieu d'enracinement humide sous une enveloppe imperméable, la partie ainsi traitée devenant capable de croissance indépendante lorsqu'elle est plantée après avoir été séparée de la plante mère (Sutton et Tinus, 1983).

Dans des études exploratoires, Feucht et coll. (1961) ont examiné l'effet sur la réaction d'épinettes blanches de 6 ans à une tentative de mise en place d'un marcottage aérien en utilisant sept hormones de croissance, chacune appliquée dans un support talqué. On a

mélangé les préparations avec de la sphaigne et on les a appliquées par lot de 20 g sur des branches préparées en enlevant les aiguilles dans une bande de 13 à 15 cm près de la base du bois d'un an et en enlevant un anneau complet d'écorce de 2 mm de large. La sphaigne prépesée a été enroulée autour de la branche annelée et recouverte d'une feuille de plastique polyéthylène. Un « petit » enracinement a été obtenu en 75 jours et les tentatives ultérieures se sont limitées à des applications d'hormone d'enracinement en solution aqueuse. De plus, lors des essais ultérieurs sur le terrain, les branches n'ont pas été annelées, mais blessées par une entaille en forme de V sur le côté abaxial de la tige. Les traitements ont été appliqués mensuellement d'avril à août sur les verticilles supérieurs, médians et inférieurs d'épinettes blanches de 9 à 12 ans : 5 ml de 0,5 ppm de 2, 4, 5-T (acide 2, 4,5— trichlorophénoxyacétique), 100 ppm de NAA (acide naphthalène acétique), 100 ppm de 4-TNA (acide 4-trinaphtène-acétique), 1 000 ppm d'IPA (acide indolepropionique) et de l'eau distillée. Les branches traitées ont été séparées des parents après 100 jours et plantées dans un mélange d'enracinement. Ni l'hormone ni la position de la branche sur l'arbre n'ont eu d'effet significatif, mais le moment de l'application en a eu (tableau 3.25).

Tableau 3.25. Enracinement moyen des marcottes aériennes d'épinette blanche 100 jours après l'application (d'après Feucht et coll., 1961).

	Date de la demande (225 branches/date)				
	avril	mai	juin	juillet	août
Total enraciné	5,6c ^a	8,2d	5,8c	0,6a	3b
% d'enracinement	12,44	18,21	12,88	1,33	6,66
Racines/branches	2,82	3,6	4,6	3	3,75
Longueur de la racine	10,84b	14,43b	20,96c	4,06a	4,58a

^a Au sein des lignes, les valeurs non suivies de la même lettre diffèrent significativement, au niveau P = 0,05 dans la ligne 1, au niveau P = 0,01 dans la ligne 4

L'enracinement a été plus important dans les traitements par marcottage aérien appliqués en mai, lorsque les températures de l'air étaient en moyenne de 21 à 24 °C, augmentant progressivement jusqu'à 27 °C et plus. Les températures élevées semblent avoir favorisé l'allongement moyen des racines et les températures à la baisse pendant la période de traitement semblent avoir eu l'effet inverse. Toutes les marcottes aériennes enracinées plantées en septembre ont survécu et poursuivi leur croissance, alors que seulement 52 % de celles plantées en juillet étaient encore vivantes 130 jours après la plantation.

Boutures

Picea, longtemps considéré comme difficile à propager à partir de boutures de tiges (Feucht et coll., 1961), s'est avéré produire assez bien des racines adventives, à condition que les plants mères aient été jeunes (Girouard, 1975). Les premières expériences (1939-1942) sur l'enracinement des boutures de conifères en Ontario ont été réalisées et décrites par Farrar (1939) et Farrar et Grace (1940, 1942a, 1942b), qui ont montré que les boutures d'épinette de Norvège prélevées d'octobre à avril pouvaient s'enraciner en nombre appréciable et se propager en serre. Les mêmes auteurs ont ensuite montré que des boutures d'épinette blanche et de pin blanc pouvaient également s'enraciner (Smith, 1985).

Le Super Seedling Program lancé par R.M. Rauter, de la Direction de la recherche forestière de l'Ontario, à Maple, mené dans six pépinières d'arbres forestiers de l'Ontario a permis de réduire de moitié la production d'arbres plus par rapport au procédé conventionnel par pollinisation contrôlée. Le Super Seedling Program a d'abord sélectionné dans les pépinières les plus grands semis (arbres plus) par lot de 100 000 semis. Il a ensuite créé des boutures (plusieurs boutures par semis — les clones) dans le but d'évaluer la qualité du matériel génétique. Les clones supérieurs feraient l'objet d'essais sur le terrain dans les cinq années suivant la sélection en pépinière. Voilà qui prendrait la moitié du temps qu'il faut pour améliorer les arbres par pollinisation contrôlée (Rauter, 1974).

Les boutures d'épinette blanche et de Shrenk's (*Picea schrenkiana* Fisch. & C. A. Mey.) et leurs hybrides s'enracinent bien (Rauter, 1971).

Girouard (1975) a déterminé les pourcentages d'enracinement et le nombre de racines formées par bouture enracinée lors d'expériences avec des boutures de souche 2+2 à Valcartier, au Québec, comportant trois dates de propagation (mi-août, début novembre et fin avril), trois types de boutures (pousse terminale, coupe basale; pousse latérale, coupe basale; et pousse latérale, talon d'écorce) et quatre espèces, dont l'épinette blanche (tableau 3.26; Girouard, 1975). Les boutures provenant de pousses latérales s'enracinent plus facilement que celles provenant de pousses terminales et la propagation de l'épinette blanche à la mi-août a été tout aussi réussie que la propagation ultérieure, contrairement aux autres espèces dans le cas desquelles la propagation à la mi-août a été moins réussie, et de manière significative en ce qui concerne l'épinette rouge. Les boutures d'épinette blanche préparées avec un talon d'écorce s'enracinent significativement moins bien que les boutures sans talon. Les dates de propagation ont eu très peu d'effet chez l'épinette blanche sur le nombre de racines formées par bouture.

Coates et coll. (1994) ont affirmé l'essentiel sur le bouturage de l'épinette d'Engelmann glauca, soit qu'il n'est probablement pas très différent de l'épinette blanche : « L'épinette d'Engelmann glauca peut être propagée avec succès à partir de boutures (Nienstaedt et Teich, 1972; Nienstaedt et Zasada, 1990; Russell et Ferguson, 1990). La capacité d'enracinement varie selon l'âge de l'arbre donneur et d'un arbre à l'autre, mais, en général, elle est considérée comme trop faible pour une utilisation pratique lorsque les arbres ont de 10 à 15 ans ». Girouard (1974), entre autres, avait déjà constaté que la capacité d'enracinement diminuait rapidement dès que l'ortet dépassait 10 ans. Les boutures prélevées sur des pousses latérales s'enracinent plus facilement que celles prélevées sur des pousses terminales (Girouard, 1975). Les branches latérales enracinées doivent subir une période d'adaptation, car elles passent d'une forme plagiotrope (rampante) à une forme orthotrope (droite). La capacité d'enracinement peut être augmentée chez les arbres plus âgés si les greffons sont d'abord greffés sur des porte-greffes vigoureux (Holst et coll., 1969). Les boutures d'épinette blanche s'enracinent plus facilement au printemps que pendant l'hiver (Tognoni et coll., 1977). En travaillant sur l'enracinement de boutures d'épinette de Sitka, Coutts et Bowen (1973) ont constaté que des racines de deux types différents étaient produites en fonction de la concentration d'auxine.

La forte influence de la stimulation photopériodique sur l'enracinement des boutures de plusieurs épinettes a été documentée par Rubanik et Parshina (1972). Des boutures de plants

âgés de 8 à 15 ans ont été prélevées dans des phases phénologiques définies, plantées dans des serres non chauffées et exposées aux photopériodes suivantes : (1) éclairage naturel, (2) éclairage naturel complété par un éclairage incandescent de 100 w la nuit, soit une lumière 24 heures par jour et (3) lumière du jour 8 heures par jour, avec 16 heures d'ombrage spécial. La croissance des racines a été notée en automne et les observations ont été faites sur une période de 3 ans. L'éclairage supplémentaire a eu un effet positif sur l'enracinement des boutures de toutes les espèces d'épinettes étudiées : sur l'épinette de Norvège dans le cas de toutes les périodes de propagation; sur l'épinette bleue dans le cas des coupes d'hiver avant le début de la croissance des pousses; sur l'épinette de Schrenk pendant la phase terminale de croissance, l'apparition des bourgeons d'hiver et la lignification des pousses; sur l'épinette de Sibérie pendant la phase terminale de croissance et l'apparition des bourgeons d'hiver. Pendant la phase de bourgeonnement, la lumière supplémentaire a fait augmenter le pourcentage d'enracinement dans le cas de toutes les espèces d'épinettes et la courte durée du jour a fait diminuer l'enracinement dans presque tous les cas. Le printemps est la meilleure période pour la propagation des boutures.

Les techniques de production de boutures racinées « plantables » (boutures) en Colombie-Britannique ont été décrites par Russell et Ferguson (1990). On a mis au point cette technique pour accroître la disponibilité du matériel de plantation génétiquement amélioré et pour réduire la variabilité génétique du matériel utilisé dans les essais de recherche. En premier, on cultive les arbres sur lesquels on prélève des boutures à partir de graines génétiquement améliorées recueillies dans un verger à graines. En deuxième, on cultive les plants donneurs pendant 9 mois sous une forte intensité lumineuse et un grand espacement, tout en les taillant régulièrement pour l'obtention d'une forme buissonnante. Après endurcissement de 1 à 3 mois, on sacrifie chaque arbre pour créer 50 boutures courtes (3 à 6 cm) que l'on trempe dans une poudre d'hormone d'enracinement (acide indole butyrique et talc), puis que l'on place dans des styroblocs standards. En vue de favoriser l'enracinement, on conserve pendant 6 à 8 semaines les styroblocs dans un environnement conçu à cette fin, soit : chaleur du fond, de 15 à 20 °C, grande humidité relative, températures de l'air inférieures à 12 °C. L'enracinement a lieu pendant cette période et l'on traite ensuite les jeunes plants comme des plants de pépinières standard.

Les techniques de production à grande échelle de boutures racinées d'épinette d'Engelmann glauca provenant de familles génétiquement supérieures ont été étudiées par Russell (1987, 1988a). Les méthodes de regroupement des familles, les techniques d'enracinement, les comparaisons entre les semis et les boutures enracinées et la variabilité génétique de l'enracinement ont suscité un intérêt particulier. Les semis ont été cultivés sous des régimes de croissance accélérée à partir de semences provenant de familles génétiquement supérieures combinés à de la protection pendant huit mois. Les boutures sont prélevées lorsque les latéraux ne forment que des bourgeons. Le succès de l'enracinement a dépassé 90 %, sans variation significative de l'enracinement entre les familles.

Tableau 3.26. Pourcentage d'enracinement des boutures de tige de *Picea* et nombre moyen de racines formées par bouture enracinée, selon le type de bouture, l'espèce et la date de plantation, après 11 semaines dans le lit de propagation.

Date de plantation	Type	Type de bouture	Espèce				Moyenne
			<i>P. abies</i>	<i>P. glauca</i>	<i>P. mariana</i>	<i>P. rubens</i>	
Mi-août	Pourcentage d'enracinement des boutures ^a	Pousses terminales, coupe basale	54 bc	77.0 de	55,0 bc	11.0 a	49.3
		pousses latérales, coupe basale	66 cde	81 e	71 de	16,2 a	58,5
		pousses latérales, talon d'écorce	64 bcd	55 bc	49 b	20 a	47
		moyenne	61,3	71	58,3	15,7	51,6
Début novembre		pousses terminales, coupe basale	93 cd	68 b	82 bc	41 a	71
		pousses latérales, coupe basale	99 d	85 cd	91 cd	67 b	85,5
		pousses latérales, talon d'écorce	93 cd	37 a	86 cd	45 a	65,3
		moyenne	95	63,3	86,3	51	73,9
Fin avril		pousses terminales, coupe basale	76 ef	65 bcd	62 bcd	53 abc	64
		pousses latérales, coupe basale	100 g	72 cde	94 fg	79 ef	86
		pousses latérales, talon d'écorce	88 efg	40 a	64 bcd	48 ab	60
		moyenne	88	59	73,3	60	70,1
Mi-août	Nombre moyen de racines formées par bouture enracinée ^a	pousses terminales, coupe basale	5,9 d	5,8 d	4,2 c	1,6 a	4,4
		pousses latérales, coupe basale	6 d	3,6 bc	4,3 c	2 a	4
		pousses latérales, talon d'écorce	2,8 ab	2,6 ab	1,9 a	2,1 a	2,3
		moyenne	4,9	4,0	3,5	1,9	3,6
Début novembre		pousses terminales, coupe basale	6 d	4,0 d	4,1 c	3,3 bc	4,4
		pousses latérales, coupe basale	6,2 d	3,8 c	3,3 bc	3,4 bc	4,4
		pousses latérales, talon d'écorce	3,0 abc	1,9 a	2,5 ab	1,8 a	2,3
		Moyenne	5,1	3,3	3,3	2,8	3,6
Fin avril		pousses terminales, coupe basale	8,3 ef	5,3 c	7,5 de	4,4 bc	6,4
		pousses latérales, coupe basale	10,1 f	4,4 bc	6,1 cd	5 c	6,4
		pousses latérales, talon d'écorce	2,7 ab	2,2 a	3,1 ab	2,5 a	2,6
		moyenne	7	4	5,6	4	5,1

^a À une date donnée, les valeurs suivies d'au moins une lettre en commun ne sont pas significativement différentes les unes des autres au niveau de 5 % d'après la méthode de Tukey (Steel et Torrie, 1960)

À Prince George au printemps 1988, on a planifié de créer deux forêts pérennes provenant de familles génétiquement supérieures, l'une à partir de semis, l'autre à partir de boutures à des fins de comparaisons. (Russell, 1988).

3.8 Greffage

Il est presque à tout coup possible de réussir du greffage d'épinette blanche pour autant que l'on place des greffons de 8 à 10 cm en phase de croissance sur des porte-greffes vigoureux de 4 à 5 ans (Nienstaedt et Teich, 1972). Avant le greffage en serre, il faut empoter les porte-greffes à la fin du printemps, les laisser continuer leur croissance saisonnière, puis les soumettre à une période de refroidissement à l'extérieur ou en chambre froide à 2 °C pendant environ 8 semaines (Nienstaedt, 1966).

Nienstaedt et coll. (1958) ont mis au point une méthode de greffage de l'épinette blanche en âge de produire des graines au moment où on les récolte à l'automne. Des greffons d'épinette blanche de deux âges de bois provenant d'arbres de 30 à 60 ans ont été recueillis à l'automne et greffés selon trois méthodes sur des plants en pot auxquels différents traitements de longueur de jour avaient été appliqués avant la greffe. Les porte-greffes greffés ont reçu des traitements de jours longs et de jours naturels. Le pourcentage de survie a été de 70 à 100 %, mais il n'y a que quelques cas sur lesquels on pouvait observer les effets des traitements du porte-greffes et de l'après-greffage. Les traitements de photopériode et de température après le greffage ont cependant eu un effet considérable sur l'activité du greffon et sur la croissance totale. Le meilleur traitement après greffage a été de quatre semaines de traitement de jours longs, suivi de deux semaines de traitement de jours courts, puis de huit semaines de refroidissement et enfin de traitement de jours longs.

Étant donné que les greffons d'épinette blanche ont une croissance relativement faible dans les deux années qui suivent la greffe, des techniques d'accélération de croissance précoce ont été étudiées par Greenwood et coll. (1988) et d'autres. Les régimes de cultures auxquels on recourt pour favoriser un cycle de croissance supplémentaire en un an impliquent la manipulation de la longueur des jours et l'utilisation de chambres froides pour satisfaire les besoins en froid.

Greenwood et coll. ont placé des greffons dormants en pot dans la serre au début du mois de janvier, puis ont augmenté progressivement la température pendant une semaine jusqu'à ce que la température minimale atteigne 15 °C. La photopériode a été portée à 18 heures à l'aide d'une lampe à incandescence. Dans cette technique, les greffons sont cultivés jusqu'à ce que l'allongement soit terminé, normalement à la mi-mars. On applique de l'engrais soluble 10-52-10 aux deux bouts du cycle de croissance et de l'engrais soluble 20-20-20 pendant le cycle, et on irrigue au besoin. Lorsque l'allongement est terminé, on réduit la durée du jour à 8 heures à l'aide d'un rideau d'obscurcissement. Le bourgeonnement suit et les greffons sont conservés dans la serre jusqu'à la mi-mai. On place ensuite les greffons dans une chambre froide tenue à 4 °C pendant 1 000 heures, après quoi on les déplace dans des châssis ombragés où ils se développent normalement, avec des applications d'engrais et de l'irrigation comme dans le premier cycle. Les greffons sont placés dans des châssis de couche ou des serres non chauffées de septembre à janvier. On applique les traitements d'induction florale sur les greffes qui ont atteint une longueur minimale de 1,0 m. Le rempotage d'un pot initial de 4,5 litres à des

réipients de 16 litres avec un mélange de terre 2:1:1 de mousse de tourbe, de terreau et d'agrégat.

Dans l'une de premières expériences d'accélération de croissance, des greffes d'épinette blanche effectuées en janvier et en février qui, normalement, se seraient allongées peu après la greffe, auraient formé des bourgeons et seraient demeurées dans cet état jusqu'au printemps suivant, ont été réfrigérées pendant 500, 1 000 ou 1 500 heures à partir de la mi-juillet et un témoin non réfrigéré a été conservé dans la pépinière (Greenwood et coll., 1988). Après la fin du traitement au froid, les greffons ont été déplacés dans la serre et exposés à une photopériode de 18 heures jusqu'à la fin octobre. Le traitement au froid a fait augmenter significativement la hauteur ($P = 0,01$). Le traitement de 1 000 heures est celui qui a donné les meilleurs résultats (Greenwood et coll., 1988).

Tableau 3.27. Effet du traitement au froid sur l'augmentation de la hauteur des pousses terminales des greffons d'épinette blanche (d'après Greenwood et coll., 1988).

Durée de réfrigération (heures)	Allongement et nombre de greffes en débourrement					
	7/11/85		28/11/85		19/12/85	
	allongement (cm)	débourrées (n° 15)	allongement (cm)	débourrées (n° 15)	allongement (cm)	débourrées (n° 15)
0	0	0	1,5	3	2,3	6
500	0,2	2	1,2	2	1,3	3
1 000	7,4	15	7,6	15	7,6	15
1 500	2,7	13	5,1	13	5,1	13

La phase de réfrigération (traitement au froid) s'est avérée efficace lorsqu'elle a été appliquée deux mois plus tôt et associée à de la manipulation appropriée et avec le recours à des rideaux d'obscurcissement, ce qui a permis d'achever le deuxième cycle de croissance à temps pour satisfaire avant janvier aux exigences de la dormance (Greenwood et coll., 1988).

3.9 Amélioration des arbres (sélection et héritabilité)

Une population génétiquement variable et une méthode de sélection d'individus génétiquement supérieurs constituent la base de l'amélioration des arbres par la sélection. En substance, un programme d'amélioration des arbres vise à isoler et à évaluer la composante génétique de la variation d'un ou plusieurs caractères d'intérêt. Grâce à diverses techniques, la variation est canalisée au sein d'une population restreinte vers une accumulation de caractéristiques présentant des avantages économiques ou d'autres avantages recherchés (Heaman, 1967). La procédure la plus simple des cycles de sélection consiste à faire reproduire entre eux les individus aux caractéristiques souhaitées. Les stratégies de reproduction varient selon les espèces et les objectifs, mais toutes utilisent des plans de croisement destinés à générer des informations et du nouveau matériel. Un bon programme de sélection reposera toujours sur l'adoption d'une bonne stratégie de sélection associée à un bon plan de croisement. Kiss (1986) a utilisé un plan de croisement adapté à l'étude à des variations au sein de populations distinctes d'épinettes blanches à la fois en Colombie-Britannique et dans l'est de l'Amérique du Nord et entre ces populations.

Le programme de sélection de l'épinette blanche lancé en 1986 par le Service canadien des forêts dans les Maritimes a utilisé deux types de croisement : le type polycross qui a servi à tester la capacité générale de combinaison des clones; le croisement par paires qui a servi à générer du matériel pour les sélections de deuxièmes générations (Fowler et coll., 1988).

L'examen systématique de Newton (2003) sur les effets des pratiques d'amélioration des arbres forestiers sur rendement de l'épinette blanche et de trois autres conifères nord-américains a indiqué qu'une sélection correcte de la provenance et de la progéniture pouvait produire chez l'épinette blanche des gains de croissance en hauteur juvénile d'environ 12 % à 20 ans et un gain correspondant de productivité marchande (augmentation annuelle moyenne du volume marchand) de 26 % à 50 ans dans le cas de plantations établies à des densités initiales nominales sur des sites de qualité moyenne à bonne. De plus, des estimations préliminaires dérivées d'études de cas individuels ont indiqué que les stratégies de sélection d'épinettes blanches de premières générations pourraient augmenter la productivité marchande d'environ 20 % à 45 ans.

Croisement contrôlé

Le programme de croisement contrôlé de la Colombie-Britannique, annoncé lors de la 19^e réunion de l'Association canadienne pour l'amélioration des arbres en août 1983, a créé quatre unités de croisement (U. C.), soit une pour chacune des trois unités de sélection de la Colombie-Britannique (Prince George, Prince Rupert et East Kootenay) et une pour le matériel assemblé à partir de diverses sources dans l'est de l'Amérique du Nord (Kiss, 1984). Chacune des U. C. de la Colombie-Britannique contenait 10 arbres préalablement testés. L'autre U. C. contenait 10 arbres aléatoires. Au total, 40 parents ont ainsi été inclus. On a considéré deux types de croisement, soit un au sein des U. C. (demi-diallèle en autogamie et cinq croisements réciproques dans chaque diallèle) et un entre les U. C. En outre, chaque arbre d'une U. C. donnée a été croisé avec deux arbres de chacune des trois autres unités de reproduction. Les 390 croisements ont été complétés (Kiss, 1988). Les croisements effectués pour la production de la deuxième génération ont commencé en 1987. On a retenu 50 % des arbres supérieurs parmi les arbres testés dans chacune des trois unités de sélection pour la sélection ultérieure, les unités de sélection étant maintenues séparées. Les arbres ont été répartis au hasard en groupes de quatre. Des croisements demi-diallèles ont été effectués dans chaque groupe. Des essais de descendance biparentale détermineront les deux meilleurs croisements dans chaque groupe incorporant les quatre parents (Kiss, 1989 b).

Holst et Teich (1969) ont étudié des épinettes blanches à cime étroite et à cime large au regard de leur capacité à produire par pollinisation libre une descendance à croissance rapide dotée d'une seule flèche. Ils ont évalué la taille et le nombre de flèches en recourant à une analyse de régression et à une analyse de variance. Les arbres plus à cime élancée (qui étaient 4 % plus hauts que les arbres témoins à cime large) ont produit une descendance de 4 % plus haute que la descendance des arbres à cime large. Les peuplements différaient également de par la hauteur de leur descendance. Les meilleurs étaient 18 % plus grands que les moins bons. Le nombre de flèches a varié de manière significative entre les descendants de différents peuplements, mais pas entre les descendants de parents issus des mêmes peuplements. Il n'y a pas eu de corrélation entre la longueur des branches parent-descendant. On a effectué une

analyse de régression parent-descendant et une analyse de variance pour évaluer l'héritabilité portant sur la hauteur et sur le nombre de flèches. La régression parent-descendant a donné une héritabilité de 9 % en ce qui concerne la hauteur, ce qui indique que la sélection d'un arbre plus serait efficace. L'analyse de variance a donné dans le cas d'un seul arbre une héritabilité de la hauteur de 11 ± 3 % du nombre de flèches de 9 ± 4 %. Au sein d'une même famille, l'héritabilité de ces deux caractères — hauteur et nombre de flèches — s'est révélée aussi élevée que 91 et 85 %. La corrélation positive entre la hauteur des parents et la hauteur de la descendance indique que seuls les arbres plus devraient être testés dans le cadre d'un programme d'amélioration du taux de croissance de l'épinette blanche (Holst et Teich, 1969).

Nienstaedt et Riemenschneider (1985) ont testé 92 descendances provenant de l'Ontario, du Michigan, du Minnesota et du Wisconsin établies sur deux sites au Wisconsin et sur un site dans chacun des États du Michigan et de l'Ontario. Ils ont déterminé l'héritabilité des arbres de 9 et 15 ans pris individuellement puis par analyse combinée avec des tests américains. Ils ont comparé la hauteur des arbres en pépinière avec la hauteur des arbres de 9 et 15 ans obtenus avec les tests américains. L'héritabilité de la hauteur plus marquée sur le site le moins productif s'est grandement développée entre les âges de 9 et 15 ans. Aucune tendance systématique n'a été détectée entre les sites d'essai et l'héritabilité des descendances regroupées selon les origines climatiques.

La plupart des stratégies de sélection des arbres impliquent la mise en œuvre de cycles répétés de tests de sélection et de reproduction. Au cours de la phase initiale d'un programme d'amélioration, le matériel génétique est obtenu par la sélection d'arbres parents dans les populations naturelles.

La classification de Rudolf (1959c) des sujets des projets de recherche relatifs à l'amélioration des arbres forestiers reste utile à ce champ d'investigation en ce qui concerne l'épinette blanche :

A. Sélection et test de variation

1. Variation naturelle

- a. entre les races (écotypes)
- b. parmi les peuplements
- c. entre individus

2. Variation induite

- a. par recombinaison
 - (1) hybridation interspécifique
 - (2) hybridation intraspécifique
 - (3) autogamie
- b. par mutation
 - (1) traitements physiques (p. ex., radiations)
 - (2) traitements chimiques (p. ex., la colchicine)

- B. Utilisation des variantes sélectionnées pour la plantation par la production de
 - 1. Lignées clonales
 - 2. Semences
 - a. zones de production de semences
 - b. vergers à graines
 - 3. Semences enregistrées
- C. Applications de la génétique en sylviculture et gestion des peuplements naturels
- D. Études génétiques fondamentales
 - 1. mode d'héritage
 - 2. plage de réaction
 - 3. taxonomie expérimentale
 - 4. évolution
- E. Sciences auxiliaires et techniques spéciales
 - 1. Botanique
 - a. physiologie
 - (1) induction des fleurs
 - (2) multiplication végétative
 - (3) études nutritionnelles
 - (4) photopériodisme
 - (5) thermopériodisme
 - (6) chimie
 - (7) résistance à la sécheresse
 - (8) phénologie
 - b. Cytologie
 - (1) numéros de chromosomes
 - c. taxonomie
 - d. morphologie et anatomie
 - (1) primordia de la fleur
 - (2) caractéristiques du bois
 - (a) densité
 - (b) longueur de la fibre
 - (c) angle des fibrilles
 - (d) duramen, aubier
 - (e) bois de compression
 - e. écologie
 - f. pathologie
 - 2. Zoologie
 - a. Entomologie
 - 3. Biométrie

4. Techniques spéciales

a. pollinisation contrôlée

- (1) collecte de pollen
- (2) entreposage de pollen
- (3) ensachage
- (4) méthodes

b. matériel d'escalade

c. techniques de pépinière

Les programmes d'amélioration génétique de l'épinette blanche commencent par la sélection d'arbres de qualité supérieure en mettant l'accent sur la forme de la tige et les caractéristiques de ramification, ainsi que sur une croissance en hauteur et en diamètre supérieure à la moyenne. Au Canada, les programmes de sélection ont d'abord été lancés en Ontario (Carmichael, 1960) et en Colombie-Britannique (Heaman, 1967). En Nouvelle-Écosse, l'étape de sélection d'arbres plus d'épinette blanche a été achevée en 1987 (Morgenstern et Mullin, 1988). En 1994, le Service canadien des forêts, avec la collaboration du Centre de bouturage de Saint-Modeste du ministère des Ressources naturelles du Québec, a commencé à évaluer 150 familles biparentales à l'aide de semis et de boutures (Beaulieu, 2002 a) et 5 ans après la plantation, les 25 meilleures familles biparentales avaient une hauteur moyenne de 2 m, soit 22 % de plus que les témoins, et, selon les tables de rendement de Bolghari et Bertrand (1984), produiraient 350 m³/ha en plantation à 2,5 m d'espacement sur des sites fertiles après 45 ans, soit 80 m³/ha de plus que les plantations utilisant des sources non améliorées.

Les vergers à graines sont établis et éclaircis en fonction de tests de descendance par demi-frères (Dhir et Vincent, 1978). Dans la sélection et l'élevage de l'épinette en Colombie-Britannique intérieure, la désignation de l'espèce est ignorée dans les zones de culture à des fins utiles (Kiss, 1971b, 1986) en faveur de l'épinette d'Engelmann glauca (voir section 1.7.4).

En 1988, le ministère des Forêts de la Colombie-Britannique avait établi 12 vergers à graines d'épinette d'Engelmann glauca totalisant 36,3 ha dans la zone intérieure sud, puis un verger à graines supplémentaire de 7,4 ha en cours de développement (Konishi et coll., 1988). Les semences produites dans quatre de ces vergers en 1985 et en 1986 ont totalisé 7,0 kg, ce qui a donné 1,7 million de plants. On a eu recours à de la pollinisation massive supplémentaire pour améliorer le rendement en graines et la qualité génétique de ces cultures hâtives.

Les sélections sont effectuées à partir de l'une des nombreuses méthodes (Ledig, 1974; Morgenstern, 1983), le plus souvent par la méthode de sélection par comparaison d'arbres, méthode qui consiste à comparer les mesures d'un arbre candidat avec celles de plusieurs arbres voisins. La méthode de sélection par comparaison d'arbres est la plus efficace dans le cas de caractères à forte héritabilité ou de populations équiennes avec une faible variation environnementale et où le coefficient de relation entre les arbres candidats et de comparaison est faible. Cheliak et coll. (1985) ont recommandé d'éviter la méthode de sélection par comparaison d'arbres d'épinette blanche en Ontario après avoir confirmé que les épinettes blanches dans un rayon d'environ 30 m étaient apparentées. Au Nouveau-Brunswick, l'épinette blanche sélectionnée a montré une supériorité phénotypique de 9,9 % par rapport aux arbres

de comparaison voisins (Conseil d'amélioration des arbres du Nouveau-Brunswick, 1985, rapporté par Morgenstern et Mullin, 1988).

Le temps et le coût de la sélection par arbre d'épinette blanche au Nouveau-Brunswick et au Québec ont varié de 2,0 à 9,6 jours par arbre à des coûts allant de 160 \$ à 1 118 \$. Les valeurs moyennes ont été de 5,3 jours et de 558 \$ (Morgenstern, 1983).

Toutes les méthodes de sélection tentent d'exclure les parents de la même population reproductrice afin d'éviter la dépression de consanguinité associée aux croisements consanguins. La parenté moyenne dans les peuplements naturels du centre du Nouveau-Brunswick se rapproche de celle de la demi-fratrie (Park et coll., 1984) et, partant du principe que des arbres très éloignés les uns des autres risquent moins d'être apparentés que des arbres voisins, la plupart des programmes de sélection d'arbres parents exigent que les arbres sélectionnés ne soient pas situés à moins d'une distance minimale déterminée. Cheliak et coll. (1985) ont recommandé que la séparation minimale soit d'au moins 65 m dans le cas de l'épinette blanche dans l'est de l'Ontario.

L'étude des sources de semences permet de délimiter des régions ou des peuplements pour obtenir du matériel génétique prometteur destiné à l'amélioration des arbres. La valeur de croisement des arbres sélectionnés dans les peuplements naturels doit également être évaluée à partir de tests de descendance avec répétitions avant d'être incluse dans un programme de sélection. En théorie, du moins, les différences de fréquence des allèles entre les échantillons de populations ou de familles se manifestent dans les valeurs moyennes des caractères lorsqu'ils sont cultivés en milieux semblables.

Dans le cas de l'épinette blanche, l'intervalle de sélection (c.-à-d. le nombre d'années entre le greffage et la production des graines) peut être réduit de 13 ans avec la culture en champ sans traitement à 7 ans avec la culture en serre avec traitement d'accélération de la croissance (GA_{4/7}) (Greenwood et coll., 1988).

Le principal obstacle à la rapidité du progrès en amélioration génétique des arbres forestiers est le temps qu'il faut pour faire les tests et les évaluations (Magnussen et Yeatman, 1988). Le temps entre les générations peut être considérablement réduit par des manipulations de l'environnement visant à accélérer la croissance et la floraison (Bongarten et Hanover, 1985), mais écourter ainsi l'intervalle entre générations ne peut être avantageux que si les caractères souhaités peuvent être observables à un âge précoce. On doit obtenir suffisamment de corrélations génétiques entre les caractéristiques juvéniles et matures pour que la sélection précoce et la détermination de limites réalistes demeurent proportionnelles aux gains attendus.

Gain génétique

Il existe trois approches d'obtention de gain génétique en amélioration des arbres (Holst et Teich, 1969). La première consiste à ne pas faire de tests de descendance sur les arbres plus si leur sélection est allée de soi. La deuxième consiste à procéder à des tests de descendance sur des arbres pris au hasard dans le cas où la sélection d'arbres plus ne va pas du tout de soi. La troisième consiste à effectuer des tests de confirmation de la valeur des arbres plus sélectionnés, même s'il a été facile de les sélectionner, l'objectif étant d'assurer l'apport de

matériel pour une amélioration continue. Holst et Teich (1969) ont constaté que la sélection par arbre plus chez l'épinette blanche est à la fois efficace et relativement bon marché par rapport aux tests de descendance, mais que les deux approches se complètent néanmoins. Ils ont conclu que la sélection d'arbres plus suivie de tests de descendance était plus efficace que l'adoption de l'une ou l'autre des approches.

Les tests de famille d'épinette blanche issus de la pollinisation libre à quatre endroits au Nouveau-Brunswick ont fourni des estimations sur l'héritabilité de la hauteur individuelle de l'arbre pour la hauteur de 0,089 et 0,091 aux âges de 6 et 11 ans à partir de la graine. Les estimations du gain génétique variaient de 4,1 à 5,3 %, selon l'espacement souhaité et l'intensité de la sélection familiale dans les vergers à graines (Steeves, 1988). Les estimations de gain d'une étude similaire en Nouvelle-Écosse étaient légèrement inférieures (Veen, 1988).

Le gain génétique à l'âge d'exploitabilité résultant de la sélection juvénile peut être estimé à partir de formules à condition d'établir un certain nombre d'hypothèses (Magnussen et Yeatman, 1988). La sélection d'un arbre effectuée avant la moitié de son âge d'exploitabilité économique entraînera un gain génétique par unité de temps beaucoup plus important que si on le sélectionne à maturité. Dans des conditions favorables, l'âge de sélection est inférieur à un dixième de l'âge d'exploitabilité.

3.9.1 Génie génétique, sélection transgénique

Les termes « transgénique », « génie génétique » et « génétiquement modifié » ont toute la même signification lorsqu'ils sont appliqués aux plantes, y compris les arbres. Un arbre transgénique est un arbre auquel on a ajouté ou retiré artificiellement un ou plusieurs gènes spécifiques pour créer une combinaison unique de gènes dans le but d'améliorer les qualités de l'arbre. L'objectif de la sélection transgénique est de produire des arbres présentant des caractéristiques particulièrement souhaitables, p. ex., que leur croissance soit plus rapide, leur bois d'une meilleure qualité, qu'ils soient plus tolérants aux herbicides, plus résistants aux insectes, maladies et aux contraintes environnementales. L'amélioration par la sélection traditionnelle des arbres prendrait des décennies.

L'introduction de gènes étrangers (transgènes) ou la transformation des plantes est une pratique courante chez de nombreuses espèces de cultures annuelles, mais la recherche sur les transgènes dans les arbres forestiers est moins avancée. On a établi des essais en plein champ d'arbres transgéniques, y compris des hybrides de peupliers et d'épinettes, pour déterminer la stabilité et la variation de l'expression du transgène. Dans les transformations produites par *Agrobacterium tumefaciens* avec le gène *uidA* codant pour la protéine β -glucuronidase (GUS), l'expression du gène rapporteur GUS est détectable par coloration bleue ou par d'autres essais quantitatifs après que le tissu a reçu le substrat enzymatique approprié. Dans les essais sur le terrain de plusieurs lignées transformées d'épinette blanche, l'activité la plus élevée de GUS et la variation la plus faible de l'expression GUS ont été observés chez des plantes in vitro (Ellis et coll., 1996). Lorsque les plantes ont été transférées dans des conditions de serre, de couche froide et de champ, l'expression de la GUS a diminué alors que la variation de l'expression entre les différentes lignées a augmenté, probablement en raison des différences dans les taux de

croissance relatifs, la structure des plantes et l'anatomie des feuilles des plantes dans les différents milieux (Pilate et coll., 1997).

Il est possible d'introduire des gènes dans les cellules d'un arbre hôte par diverses techniques : une bactérie du sol présente à l'état naturel peut servir de navette pour le transport de gènes, ceux-ci pouvant être micro-injectés au moyen d'une minuscule aiguille, ou un gène peut être introduit dans une cellule par électroporation, le gène étant alors introduit par un trou évanescant réalisé électriquement dans la paroi cellulaire. Le bombardement de particules, une autre technique, permet de tirer sur la cellule avec des balles microscopiques recouvertes du nouveau gène.

Hodgetts et coll. (2001) ont rapporté le développement de 13 paires d'amorces qui ont permis l'amplification sans ambiguïté de 15 locus microsattellites (simple séquence répétée [SSR]) chez l'épinette blanche. Quatorze de ces locus étaient polymorphes chez les arbres échantillonnés dans trois régions géographiquement séparées de l'Ouest canadien (Alberta et Saskatchewan). L'analyse de ségrégation effectuée sur ces locus a confirmé un modèle d'hérédité mendélien chez tous sauf deux, qui présentaient une distorsion de ségrégation significative. Toutes ces paires d'amorces ont amplifié les locus SSR dans au moins une des autres espèces de *Picea* testées : épinette noire, rouge, de Norvège, du Colorado, de Sitka et d'Engelmann. Cet ensemble de marqueurs sera utile pour la gestion de ces espèces et l'amélioration de caractères commercialement importants.

Un ADNc codant pour une protéine 14-3-3 a été isolé de l'épinette blanche (Lapointe et coll., 2001). Le polypeptide correspondant contient plusieurs motifs conservés dans ce type de protéine et sa longueur est estimée à 260 acides aminés. Les bandes multiples résultant de la technique de transfert de protéines du type Southern (blot analysis) laissent croire que le gène codant pour cet ADNc fait partie d'une petite famille de gènes. La blessure et le traitement au chitosane des plants d'épinettes suivis du transfert de protéines du type Northern indiquent que ces stimuli ont provoqué l'accumulation de l'ARNm 14-3-3. En outre, les cultures de suspension cellulaire traitées au jasmonate de méthyle ont montré une régulation positive de l'ARNm codant pour le 14-3-3. Le chitosane et le jasmonate de méthyle sont tous deux des molécules de signalisation de l'activation des gènes de défense des plantes. On pense que cette protéine 14-3-3 pourrait jouer un rôle dans la réaction de défense contre les agents pathogènes des conifères.

3.9.2 Culture de tissus

La culture de tissus est souvent utilisée comme un terme générique englobant à la fois la culture d'organes et la culture cellulaire.

Microbouturage

Le microbouturage, qui se définit comme l'art et la science de la multiplication des plantes in vitro, permet de produire dans des délais relativement courts un grand nombre de plantes à partir de petits morceaux de la plante mère. Selon l'espèce, un bout de pousse, une feuille, un bourgeon latéral, une tige ou une racine fournit le morceau de tissu initial et, dans la plupart des cas, la plante originale n'est pas détruite dans le processus. Le microbouturage comprend les soins apportés aux plantes souches, la sélection et la stérilisation des explants, la

manipulation des milieux pour obtenir la prolifération, l'enracinement, l'acclimatation et le repiquage de plants.

But

Bien que les méthodes traditionnelles de multiplication végétative aient tendance à être inadaptées à la production de masse dans les programmes de sélection, la culture cellulaire a le potentiel de permettre des taux de multiplication énormes (Thorpe et Hasnain, 1988). Alors qu'une bouture racinée peut produire une seule plante sur laquelle on peut prélever d'autres boutures quelques années plus tard, même le système de culture cellulaire le plus limité (bourgeons au repos) peut produire plusieurs pousses axillaires et adventives, qui peuvent à leur tour produire d'autres pousses axillaires ou adventives, souvent en quelques semaines. La multiplication clonale se prête à la production rapide d'un grand nombre de plantes uniformes de qualités sélectionnées.

Méthodes

La multiplication asexuée des plantes par culture tissulaire peut être réalisée par : (1) l'amélioration du débouillage des bourgeons axillaires, (2) la production de bourgeons adventifs et (3) l'embryogenèse somatique.

Formation des plantules

La formation des plantules par bourgeonnement adventif comporte au moins quatre phases : (1) la formation de bourgeons de pousses sur l'explant, (2) le développement de ces bourgeons en pousses et leur multiplication, (3) l'enracinement des pousses développées et (4) l'endurcissement des plantules. Des hypocotyles et épicotyles d'épinette blanche ont été utilisés comme explants pour le microbouturage par bourgeonnement adventif (Patel et Thorpe, 1986). La formation de bourgeons adventifs est influencée par de nombreux facteurs, notamment l'inoculum, le milieu, les conditions de culture, l'organe servant de source de tissus, l'âge physiologique et ontogénétique de l'organe, la saison à laquelle les explants ont été obtenus, la taille de l'explant et la qualité de la plante ayant contribué à l'explant, y compris dans certains cas le type de prétraitement appliqué avant la collecte des explants. Rumar et Thorpe (1984), qui ont sélectionné des explants d'épicotyle de 27 à 29 jours après la germination de graines d'épinette blanche, ont constaté que le nombre de semis utiles pour l'expérimentation était maximisé (77 %) si on donnait aux graines un traitement au froid de 5 jours (5 °C) après les avoir semées dans l'agar.

La deuxième phase de la formation des plantules implique le développement du tissu nodulaire formé pendant la phase de formation des bourgeons d'aiguilles primaires. La formation de véritables apex de primordia de feuilles juvéniles nécessite généralement un transfert sur un milieu dont les apports nutritionnels ou phytohormonaux sont modifiés, souvent avec l'inclusion de charbon de bois activé provenant de conifères.

L'enracinement nécessite généralement un traitement à l'auxine, généralement l'acide indole butyrique. On doit souvent réduire les concentrations de sels minéraux et de saccharose dans le milieu. L'objectif est de minimiser la formation de cals à la base de la pousse. Lorsqu'un cal important est formé, des racines apparaissent souvent dans le cal et une jonction racine/succon fonctionnelle peut ne pas être obtenue.

Les plantules sont endurcies pour qu'elles survivent au transfert en serre et enfin au champ. L'enracinement dans des conditions non stériles facilite l'endurcissement. En revanche, l'enracinement en milieu stérile produit souvent des plantules dont les cuticules cireuses et les stomates sont inadéquats ou inopérants.

Embryogenèse somatique

Le microbouturage des arbres peut également être réalisé par la formation d'embryons somatiques (Lu et Thorpe, 1987). Le processus de régénération des plantes par embryogenèse somatique comporte quatre phases principales à partir d'un embryon végétal excisé d'une graine. L'embryon ou l'explant excisé est placé dans un milieu de culture pendant environ six semaines pour qu'il développe un tissu embryogène blanc, pelucheux et translucide caractéristique qui prolifère indéfiniment tant qu'il reste dans ce milieu. Les amas de tissu embryogène sont transférés dans un milieu de maturation contenant le régulateur de croissance végétale dans lequel, après environ six semaines supplémentaires, des embryons somatiques matures, ressemblant aux embryons trouvés dans les graines, commenceront à apparaître sur les amas. Les embryons somatiques matures individuels germent dans un milieu nutritif, les racines et les pousses se développant de la même manière que celles produites par les plantes qui ont germé à partir de graines. Les plantes bouturées par embryogenèse somatique sont appelées plants d'origine somatique, semis somatiques ou plantules dérivées d'embryons somatiques. Une fois que les plants d'origine somatique ont formé des aiguilles et des racines primaires, ils sont repiqués en serre et y demeurent jusqu'à maturité.

L'embryogenèse somatique permet d'éviter le processus long et difficile de l'enracinement des pousses et fournit un moyen rapide de bouturage de masse. De même, les suspensions embryogènes obtenues à partir de cals embryogènes peuvent fournir des protoplastes embryogènes, utiles en génie génétique.

Depuis 1985, la formation d'embryons somatiques et la régénération ultérieure de plantules ont été couronnées de succès chez plusieurs espèces de conifères, dont l'épinette blanche (Fowke et Hakman, 1988; Lu et Thorpe, 1987; Thorpe et Hasnain, 1988), bien que seul un petit pourcentage d'embryons somatiques ait réussi à se développer en plantules complètes. Lu et Thorpe (1987) ont disséqué des embryons immatures à partir de cônes femelles d'épinette blanche récoltés du 8 juillet au 19 août et les ont cultivés dans un milieu de base préparé selon la formule de von Arnold et Eriksson (1981) : sels, vitamines et hydrates de carbone (AE) plus 500 mg/L d'hydrolysat de caséine, 100 mg/L de glutamine et 100 mg/L de myo-inositol. Les hormones N6-benzyladénine (BA, μM) combinées avec 5 ou 10 μM de 2,4 — D, de MCPA ou de picloram ont ensuite été testées. Des zones de cals embryogènes (CE) sont devenues visibles après une semaine sur les cultures d'hypocotyles d'embryons immatures. Les CE ont continué à proliférer et ont fini par recouvrir l'embryon zygotique. Le cal transparent mucilagineux était constitué de cellules allongées et de poches de petites cellules embryogènes densément cytoplasmiques. En deux semaines, des embryons somatiques munis d'une tête embryonnaire et de longs suspenseurs, typiques des embryons zygotiques, ont commencé à sortir du cal. Le pourcentage d'embryons formant un cal varie en fonction de la date de collecte des cônes femelles. Peu ou pas de cals se sont développés sur les embryons excisés de cônes collectés le

8 juillet et le pourcentage le plus élevé de formation de cals a été obtenu à partir du matériel collecté deux semaines plus tard, diminuant ensuite avec l'augmentation de la maturité des embryons. Le pourcentage de formation de cals embryogènes a également été influencé par l'espèce d'auxine. Le pourcentage le plus élevé de cals a été observé sur un milieu contenant du picloram, alors que le MCPA et le 2,4 — D étaient aussi peu efficaces à des concentrations égales (tableau 3.28). Les embryons somatiques ne se sont pas développés au-delà des stades globulaires sur le milieu de culture. Sans auxine dans le milieu de base, ou avec du 2,4 — D ou du 2iP, quelques embryons somatiques se sont développés jusqu'au stade de cotylédon, mais ont ensuite cessé de croître, tandis que d'autres se sont développés un peu plus, mais ont brunis après quatre semaines.

Tableau 3.28. Effets de l'auxine sur des embryons *in vitro* immatures d'épinette blanche collectés à différentes dates; les valeurs représentent le pourcentage d'explants produisant des cals embryogènes et des embryons somatiques (d'après Lu et Thorpe, 1987).

Auxine	Concentration (μM)	Date de collecte					
		juillet 15	juillet 22	juillet 29	août 5	août 12	août 19
2,4— D	5	17	42	25	19	18	9
	10	38	50	33	25	20	17
MCPA	5	16	41	26	17	11	10
	10	26	43	39	30	17	17
picloram	5	33	67	50	36	27	9
	10	25	61	43	20	21	20

Lu et Thorpe (1987) ont favorisé quatre approches de développement d'embryons somatiques et de stimulation de la régénération des plantules : (1) l'incorporation d'ABA dans le milieu de développement des embryons, (2) l'augmentation de l'osmolarité du milieu de développement des embryons, (3) le transfert des embryons somatiques dans différents milieux de germination et (4) l'utilisation de vermiculite saturée d'un tiers de milieu liquide de Schenk et Hildebrandt (1972) (SH) ou d'un tiers de SH solidifié avec de l'agar ou de l'agarose pour améliorer la croissance des plantules. Cependant, comme dans le cas de l'épinette de Norvège (Hakman et von Arnold, 1985), le développement des embryons somatiques de l'épinette blanche n'a pas été amélioré par l'ajout d'ABA. Les embryons somatiques se sont développés davantage dans des milieux contenant plus de saccharose, la tête embryonnaire devenant blanche et dense, l'embryon s'allongeant ensuite et les cotylédons émergeant. Les cotylédons deviennent verts peu après leur formation et l'hypocotyle et la racine deviennent rouges. Davantage d'embryons somatiques se sont développés dans des milieux contenant 6 % de saccharose par rapport aux milieux contenant 3 % de saccharose. Jusqu'à 33 embryons à différents stades de maturation ont été observés sur un morceau de cal. Des résultats similaires ont été obtenus avec l'ajout dans le milieu de 3 % de sorbitol en remplacement du saccharose, ce qui donne à penser que l'effet de la concentration plus élevée de saccharose sur le développement des embryons était de nature osmotique.

Les embryons somatiques matures devaient être transférés dans un milieu de germination pour la régénération des plantules (Lu et Thorpe, 1987). Parmi les cinq milieux testés, le tiers SH a donné les meilleurs résultats, tandis que l'AE n'a pas favorisé la germination des embryons. Le cotylédon et l'axe de l'embryon ont commencé à s'allonger sur le milieu de germination et des racines munies de poils racinaires sont apparues environ 10 à 14 jours après transfert sur ce milieu. Le développement des pousses a été plus lent que celui des racines, les pousses n'apparaissant que 3 à 4 semaines après transfert sur le milieu de germination. La croissance des plantules s'est améliorée avec un tiers de SH liquide ajouté à la vermiculite, ou gélifié avec de l'agarose.

Ashihara et coll. (2001 b) ont utilisé des essais *in situ* avec l'adénine [8-14C], l'adénosine [8-14C] et l'inosine [8-14C] pour déterminer la part de récupération de l'adénine, de l'adénosine et de l'inosine à la biosynthèse des nucléotides puriques et des acides nucléiques pendant la maturation des embryons somatiques d'épinette blanche. La récupération de l'adénine et de l'adénosine s'est trouvée élevée pendant les premiers stades de la maturation de l'embryon, stades caractérisés par une prolifération cellulaire rapide, mais elle s'est poursuivie tout en diminuant au cours du développement de l'embryon. La récupération de l'inosine était toujours beaucoup plus faible que celle de l'adénine et de l'adénosine. Conformément à ces résultats, les activités de l'adénine phosphoribosyltransférase (APRT) et de l'adénosine kinase (AK) mesurées dans les extraits d'embryons *in vitro* étaient beaucoup plus élevées que l'activité de l'inosine kinase (IK) pendant tous les stades du développement de l'embryon. Les enzymes AK et IK semblent avoir régulé l'adénosine et l'inosine dans la synthèse des nucléotides et des acides nucléiques, car leur activité s'est révélée très similaire à celle de la récupération de l'adénosine et de l'inosine, estimée avec des précurseurs fournis de manière exogène. Cependant, il y a eu peu de corrélation entre la récupération de l'adénine et l'activité de l'APRT tout au long de la maturation de l'embryon somatique. Comme aucune activité adénosine nucléosidase n'a été trouvée dans les embryons d'épinette blanche, l'adénosine, et non l'adénine, devait être le principal produit final du catabolisme de l'adénylate, devenu ensuite le substrat prédominant dans la récupération de la purine *in vivo*. Ainsi, la récupération de l'adénosine semble avoir le rôle le plus important dans les embryons d'épinette blanche. Des études sur le devenir métabolique de l'adénine [8-14C] et de l'adénosine [8-14C] donnent à penser que le renouvellement des nucléotides adénine est rapide, car certains d'entre eux sont utilisés dans la synthèse des acides nucléiques. En revanche, la majeure partie de l'inosine [8-14C] absorbée par les embryons semblait être directement catabolisée par la voie classique du catabolisme des purines par les uréides à tous les stades de la maturation embryonnaire.

Iraqi et Tremblay (2001) ont examiné le rôle du saccharose dans le milieu sur la maturation d'embryons somatiques d'épinette noire (M-286) et d'épinette blanche (G-316). Un milieu de maturation contenant 6 % de saccharose, qui s'est hydrolysé en glucose et fructose, a donné significativement plus d'embryons qu'un milieu contenant chacun 3,16 % de glucose et de fructose. Le fait d'empêcher l'hydrolyse complète du saccharose par le transfert quotidien des tissus sur un milieu frais a diminué de manière significative le rendement des embryons somatiques par rapport au cas où le saccharose a pu terminer son hydrolyse. Cette réduction n'était pas due à la manipulation des tissus pendant le transfert, puisqu'un transfert quotidien

in situ n'a pas affecté la production d'embryons. Pour vérifier si la meilleure production d'embryons observée sur un milieu contenant 6 % de saccharose était due à l'augmentation de la pression osmotique du milieu, on l'a simulée en recourant à des milieux de différentes concentrations de glucose et de fructose. De manière inattendue dans le cas des deux espèces, cette simulation n'a pas amélioré la production d'embryons somatiques, qui est restée similaire à celle obtenue sous pression osmotique constante. Les embryons produits dans les différents traitements ont été analysés au regard de leur teneur en saccharose, glucose, fructose, amidon et protéines. La teneur en glucides de l'embryon était indépendante des glucides utilisés dans le milieu de maturation. Cependant, les embryons cultivés dans 6 % de saccharose et soumis à l'hydrolyse pendant la période de maturation contenaient beaucoup plus de protéines solubles et insolubles que les embryons cultivés dans tout autre traitement. En outre, les embryons ayant une teneur en protéines plus élevée présentaient également une fréquence d'apparition d'épicotyle plus élevée.

El-Meskaoui et coll. (2000) ont voulu déterminer le rôle de l'éthylène dans la maturation des embryons somatiques d'épinette blanche en étudiant la cinétique de la biosynthèse de l'éthylène et de son effet en cours de maturation d'embryons somatiques d'épinette blanche. Ils ont examiné les effets de (1) l'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC), un précurseur direct de l'éthylène dans les tissus végétaux, (2) le nitrate d'argent (AgNO_3), un inhibiteur de l'action de l'éthylène, (3) l'acide alpha-aminooxyamino (AOA), un inhibiteur puissant de la biosynthèse de l'éthylène et (4) l'enrichissement en éthylène. La biosynthèse de l'éthylène s'est révélée biphasique et elle a augmenté progressivement pendant le développement de l'embryon, tandis que l'ACC endogène et l'acide N-malonylaminocyclopropane-1-carboxylique (mACC) ont diminué. L'ajout d'ACC ou d'AOA au milieu de culture a fait augmenter ou diminuer la biosynthèse de l'éthylène en modifiant les concentrations d'ACC endogènes pendant la culture. Contrairement à l'AOA et à l' AgNO_3 , l'enrichissement en ACC et en éthylène a significativement fait diminuer la production d'embryons somatiques matures et fait augmenter le brunissement des cultures. Cependant, la structure de l'apex des pousses dans les embryons matures de stade cotylédonnaire formés à la suite de l'enrichissement en éthylène était similaire à celle des systèmes témoins. Cela a montré que réduire l'éthylène profite à la maturation des embryons somatiques d'épinette blanche, une conclusion découlant du fait que les effets inhibiteurs de l'AOA étaient partiellement inversés par l'ajout d'éthylène.

L'isolement d'un ARN intact et fonctionnel à partir d'espèces de conifères n'est pas facile, surtout à partir de tissus fortement lignifiés caractérisés par un faible nombre de cellules vivantes. Melichar et coll. (2000) ont mis au point une procédure d'isolement de l'ARN à partir de tissus combinés de bois et d'écorce d'épinette de Sitka et d'épinette blanche, procédure basée sur deux protocoles : l'un optimisé pour l'extraction de l'ARN du pollen et l'autre pour l'isolement de l'ARN des tiges ligneuses. Aucun phénol ni aucune ultracentrifugation ne font partie du protocole. En outre, il a permis de surmonter les problèmes de dégradation de l'ARN et de faible rendement attribuables à l'oxydation par les polyphénols et à la co-précipitation avec les polysaccharides, deux composants abondants dans les tissus de l'écorce des conifères. L'ARN isolé était de haute qualité et non dégradé, comme en ont témoigné les lectures

spectrophotométriques et l'électrophorèse sur des gels d'agarose dénaturants. La qualité a été évaluée plus en détail par l'utilisation ultérieure de l'ARN dans la transcription inverse et la RT-PCR, ce qui indique qu'il peut être utilisé dans le cas d'un certain nombre d'objectifs en aval, y compris l'hybridation par Northern blot et la construction de bibliothèques d'ADNc. En utilisant ce protocole modifié, on a obtenu régulièrement de 80 à 150 µg d'ARN à partir de 1 g de matériel frais. On a également utilisé ce protocole pour isoler l'ARN des aiguilles d'espèces d'épinettes, à partir desquelles de 750 à 950 µg d'ARN par gramme de matériel de départ ont pu être obtenus de manière routinière.

Le développement des procédures d'embryogenèse somatique a donné lieu à des recherches sur les protéines de stockage des graines (SSP) de plantes ligneuses, telles que des essences d'importance commerciale, c.-à-d. principalement les gymnospermes, dont l'épinette blanche. Dans ce domaine d'étude, on utilise les SSP comme marqueurs pour déterminer le potentiel embryogène et la compétence du système embryogène à produire un embryon somatique biochimiquement similaire à son homologue zygotique (Flinn et coll., 1991b; Beardmore et coll., 1997).

Plants d'origine somatique et semis

Dans le contexte d'un programme d'évaluation de la qualité du matériel immédiatement avant la plantation, Grossnickle et coll. (1992) ont comparé des semis d'épinette d'Engelmann glauca avec des plants d'origine somatique (plantules somatiques) au cours de leur développement en pépinière. La hauteur des pousses, le diamètre du collet des racines et le poids sec des semis ont augmenté plus rapidement que ceux des plants d'origine somatique au cours de la première moitié de la première saison de croissance, mais par la suite, la croissance des pousses autant des semis que des plants a été similaire. À la fin de la saison de croissance, les semis étaient 70 % plus grands que les plants d'origine somatique, avaient un plus grand diamètre du collet des racines ainsi que des pousses d'un poids sec supérieur. Le poids sec des racines a augmenté plus rapidement chez les semis que chez les plants d'origine somatique au début de la saison de croissance, mais cette relation s'est inversée pendant la seconde moitié de la saison de croissance, de sorte que le poids sec des racines de semis et de plants d'origine somatique s'est égalé à la fin de la saison de croissance.

Au cours de l'acclimatation automnale, le modèle d'augmentation de l'indice de levée de dormance et de l'augmentation de la tolérance au gel était similaire chez les semis et les plants d'origine somatique. La capacité de croissance des racines a diminué puis augmenté pendant l'acclimatation automnale, l'augmentation étant plus importante chez les semis.

L'évaluation de la qualité des plants juste avant d'être plantés a montré : 1) que par rapport aux semis, les plants d'origine somatique utilisaient l'eau plus efficacement qu'eux et diminuaient davantage qu'eux leur potentiel hydrique avant l'aube, 2) que les semis et les plants d'origine somatique avaient une capacité de mouvement de l'eau similaire autant à des températures élevées que basses de leurs racines, 3) que la photosynthèse nette et la conductance des aiguilles à des températures basses des racines étaient plus importantes chez les semis que chez les plants d'origine somatique et 4) que les semis avaient une plus grande croissance des

racines que les plants d'origine somatique à 22 °C, mais la croissance des racines de toutes les plantes était faible à une température des racines de 7,5 °C.

Grossnickle et Major (1992) ont déterminé la croissance et la survie des semis et des plants d'origine somatique d'épinette d'Engelmann glauca 313B Styroblock® après leur plantation sur un site de reboisement. Dans le cas des semis et des plants d'origine somatique, le potentiel osmotique à saturation (ψ_{sat}) et le point de perte de turgescence (ψ_{tip}) sont passés d'un minimum respectif de -1,82 et de -2,22 MPa juste avant la plantation à un maximum saisonnier respectif de -1,09 et de -1,21 MPa pendant l'allongement actif des pousses. Par la suite, la ψ_{sat} et la ψ_{tip} des semis et des plants d'origine somatique ont diminué respectivement à -2,00 et à -2,45 MPa à la fin de la saison de croissance, ce qui a coïncidé avec la baisse constante des températures du site et l'arrêt de la croissance en hauteur. En général, les semis et les plants d'origine somatique ont montré des valeurs similaires de ψ_{sat} et de ψ_{tip} tout au long de la saison de croissance et présentaient également des variations saisonnières similaires du module d'élasticité maximal, de la fraction sympalitique et de la teneur en eau relative au point de perte de turgescence.

Grossnickle et Major (1992) ont constaté que la conductance des aiguilles des semis et des plants d'origine somatique de l'année précédente et celles de l'année en cours avait décliné avec l'augmentation du déficit de pression de vapeur. La modélisation de la réaction photosynthétique nette (P_n) au déficit de pression de vapeur (DPV) et au rayonnement photosynthétique actif (RPA) des aiguilles de l'année en cours de ces jeunes pousses a montré que les plants d'origine somatique avaient eu une réaction P_n supérieure de 15 % à un DPV inférieur à 3,0 kPa et à un RAP supérieur à 1 000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Les aiguilles des semis et des plantules somatiques de l'année et de la saison de croissance en cours ont montré des modèles similaires d'efficacité d'utilisation de l'eau.

Le taux de croissance des pousses des semis et des plantules somatiques tout au long de la saison de croissance se ressemblait également. Les semis avaient une structure de pousses plus grande, autant au moment de leur plantation qu'à la fin de leur saison de croissance. Les semis ont également eu un développement racinaire plus important que les plantules somatiques tout au long de la saison de croissance, mais le rapport racines/pousses des deux types de stock était similaire à la fin de la saison de croissance, lorsque le taux de survie des semis était de 96 % et celui des plantules somatiques, de 99 %.

4. PHYSIOLOGIE/NUTRITION

4.1 Introduction

4.1.1 Dormance

En général, les plantes vivaces ligneuses des régions tempérées tombent en dormance dite hivernale sous l'effet des températures froides. Ce n'est qu'après avoir subi un effet de refroidissement qu'elles pourront sortir de leur dormance. L'effet des températures de refroidissement dépend de l'espèce et du stade de croissance (Fuchigami et coll., 1987). Chez certaines espèces, la dormance peut être rompue en quelques heures à n'importe laquelle de ses phases, à l'aide de produits chimiques, de chaleur ou de températures de congélation, dont l'efficacité des doses semble être fonction du stress sublétal qui entraîne une stimulation de la production d'éthylène et une augmentation de la perméabilité de la membrane cellulaire.

L'épinette blanche présente différents types de dormance (Romberger, 1963). La dormance est un terme général applicable à tout cas où un tissu prédisposé à s'allonger ou à croître d'une autre manière ne le fait pas (Nienstaedt, 1966). La *quiescence* est une dormance imposée par l'environnement extérieur. L'*inhibition corrélée* est une sorte de dormance physiologique maintenue par des agents ou des conditions provenant de la plante, mais pas du tissu dormant lui-même. Le *repos* (dormance hivernale) est une sorte de dormance physiologique maintenue par des agents ou des conditions au sein de l'organe lui-même. Cependant, les subdivisions physiologiques de la dormance ne coïncident pas avec la dormance morphologique que l'on trouve chez l'épinette blanche et d'autres conifères (Owens et coll., 1977). La dormance physiologique comprend souvent les premiers stades de l'apparition des bourgeons avant l'élongation mesurable des pousses ou avant le débourrement. Il peut également s'agir de l'apparition tardive des feuilles après la fin de l'élongation des pousses. Dans l'un ou l'autre de ces cas, les bourgeons qui semblent être en dormance sont néanmoins très actifs sur le plan morphologique et physiologique.

L'épinette blanche, comme de nombreuses plantes ligneuses des régions tempérées fraîches, doit être exposée à de basses températures pendant plusieurs semaines avant qu'elle puisse reprendre sa croissance et son développement normaux. Ce « besoin de refroidissement » de l'épinette blanche se trouve satisfait par une exposition ininterrompue à des températures inférieures à 7 °C pendant quatre à huit semaines, selon l'état physiologique (Nienstaedt, 1966, 1967). Nienstaedt et Zasada (1990) ont évalué les besoins en refroidissement de l'épinette blanche à 2 °C pendant six semaines à la lumière des résultats de plusieurs études (p. ex., Holst, 1956, 1962; Fraser, 1962a; Nienstaedt, 1966; Logan et Pollard, 1976).

Aussi puissants que puissent être les effets physiologiques de l'exposition des espèces à des températures froides, telles que l'épinette blanche, qui ont besoin de refroidissement, le refroidissement n'est pas une exigence absolue. De longues photopériodes peuvent compenser le refroidissement (Nienstaedt, 1966). Les premiers résultats indiquent que pour briser la dormance de semis d'épinette blanche de un et deux ans exposés à une journée de 13 heures, une période de refroidissement de six à huit semaines serait nécessaire si elle débutait en juillet, ou de quatre à six semaines si elle débutait en septembre (Rudolf, 1959b). Les traitements de jours longs ont compensé entièrement le manque de refroidissement dans la

série de juillet, mais ont été moins efficaces dans la série de septembre. L'interaction entre le refroidissement et la photopériode est également indiquée par l'effet du refroidissement qui se trouve renforcé par l'obscurité (Holst, 1962).

Les épinettes blanches non refroidies traitées avec des photopériodes de jours longs (20 heures) prennent de deux à quatre semaines de plus pour débousser que les épinettes blanches refroidies, mais similaires et les deux premières semaines de traitement par refroidissement sont relativement plus efficaces que les jours supplémentaires de refroidissement. Le traitement avec des photopériodes de jours longs (18 à 20 heures) compense au moins en partie l'absence de refroidissement. Des photopériodes de 13 heures n'ont aucun effet compensatoire.

Nienstaedt (1966) a constaté que les greffes provenant d'arbres de 30 ans nécessitaient un peu moins de refroidissement que dans le cas de plants de quatre ans. Les effets de plusieurs traitements de refroidissement courts ne sont pas cumulatifs. Au début de la levée de dormance, une période chaude peut inverser l'effet d'une période froide précédente (Romberger, 1963). La date à laquelle la levée de dormance effective commence peut donc varier considérablement d'une année à l'autre (Nienstaedt, 1966). En dessous d'un certain seuil, l'efficacité du refroidissement n'est pas fonction de la température; toutes les températures inférieures au seuil sont également efficaces (Samish, 1954).

Autres définitions de la dormance

La définition de la dormance classique manque de rigueur dans la mesure où elle ne décrit ni l'anatomie ni la morphologie des semis (Lavender, 1985). D'autres définitions de la dormance qui pourraient être appropriées dans le cas des semis de conifères sont basées sur l'activité mitotique des bourgeons et sur la résistance au stress ou « l'endurcissement ». Owens et Molder (1973) ont qualifié les bourgeons du douglas vert de « dormants » lorsqu'il n'y a pas d'activité mitotique dans les cellules de bourgeons. Chez certaines espèces, p. ex., le douglas vert (Hermann, 1967), la dormance profonde (résistance maximale au stress) coïncide assez bien avec la dormance définie par l'activité mitotique, mais mal avec la dormance classique.

4.2 Lumière

Les plantes peuvent réagir à la lumière de plusieurs façons : 1) par phytomorphogénèse — induite par des changements dans la qualité et la quantité de l'environnement lumineux ambiant, 2) par phototropisme — induit par la direction de la lumière incidente et 3) photopériodique suivant la longueur du jour — cycle de lumière et d'obscurité.

La variation saisonnière de la durée quotidienne de la lumière du jour (photopériode) a également des effets importants sur la croissance des plantes. L'épinette blanche présente deux formes de croissance de ses pousses; indéterminée (libre) et déterminée. Après la germination, la croissance des pousses est indéterminée, de nouvelles aiguilles se développant continuellement à partir de primordia situés à l'apex du point de croissance (Pollard, 1974b). Le début de la photopériode des jours courts, lorsque la longueur du jour diminue, met fin à la croissance indéterminée. Les écailles du bourgeon se forment et de nouveaux primordia d'aiguilles se mettent à croître et à s'accumuler à l'intérieur du bourgeon, prêts à se déployer

au printemps suivant (Jablanczy, 1971). La phase de croissance libre diminue les années suivantes et disparaît généralement après cinq ans (Nienstaedt et Zasada, 1990).

En ce qui concerne les études sur le microclimat et le mésoclimat qui traitent de la quantité de rayonnement solaire interceptée par des surfaces planes de pentes et d'aspects différents, Gloyne (1965) a présenté une méthode permettant de calculer l'angle d'incidence du faisceau direct de lumière solaire sur une surface plane de n'importe quelle pente et aspect.

Luminosité dans la pépinière ou dans la serre

Au Wisconsin à la faveur d'un éclairage de jour long, l'épinette blanche et l'épinette noire ont poussé en continu au cours de leur deuxième saison de croissance, jusqu'à la formation des bourgeons terminaux peu après la fin d'un traitement lumineux supplémentaire (Watt et McGregor, 1963). Le gain en hauteur de l'épinette blanche soumise à un éclairage de jour long était en moyenne deux fois supérieur à celle de l'épinette noire soumise au traitement de la durée naturelle du jour. Des semis d'épinette blanche de même provenance, cultivés dans deux endroits largement séparés par la latitude (Wisconsin et Floride), ne différaient pas de manière significative en matière de hauteur totale ou de poids total, mais le diamètre de la tige des plants cultivés en Floride était supérieur à celui de ceux du Wisconsin.

Luminosité naturelle au champ

Une fois que l'hypocotyle a eu soulevé les cotylédons en s'allongeant et en se courbant vers le haut, ces derniers s'étendent et sortent de l'enveloppe de la graine par la force. En même temps, les organes photosynthétiques primaires commencent à fonctionner. À ce stade, les besoins en lumière sont très faibles. La photosynthèse augmente avec l'intensité lumineuse jusqu'à un point de saturation, quelque part entre 25 et 50 % du total de la lumière solaire par temps clair; au-delà de ce point, la photosynthèse nette n'augmente plus avec l'intensité lumineuse. Lors d'une expérimentation terrain en Colombie-Britannique intérieure, le taux de photosynthèse de semis d'épinette blanche et d'épinette d'Engelmann glauca a atteint son maximum entre 20 et 30 % de pleine lumière du soleil (Binder et coll., 1988; Bassman, 1989). Jusqu'à ce que l'épinette blanche ait atteint environ 10 ans, sa croissance en hauteur bénéficie d'une augmentation de la lumière du soleil jusqu'à environ 50 % de pleine lumière (Gustafson, 1943; Logan, 1969). Cependant, au-delà du stade de taillis, la croissance en hauteur de l'épinette blanche devient la plus forte à pleine intensité lumineuse (Logan, 1969; Eis, 1970), peut-être en raison de l'auto-ombrage croissant du feuillage des cimes en croissance.

Les aiguilles de semis cultivés à l'ombre ont une capacité photosynthétique plus élevée que celles des semis non ombragés, une propriété caractéristique qui se manifeste à faible intensité lumineuse. Les aiguilles d'ombrage fonctionnent efficacement lors d'éclairage faible. Cependant, le fait que le feuillage d'ombre de l'épinette blanche maintienne un taux de photosynthèse plus élevé que le feuillage intolérant à l'ombre, même à des intensités lumineuses relativement élevées, n'a probablement que peu de conséquences pratiques, car le feuillage d'ombre dans des conditions naturelles est rarement exposé à une luminosité supérieure à 10 % de pleine lumière (Clark, 1961).

Dans l'écorégion de la basse Cordillère boréale de l'Alberta, l'épinette blanche en sous-étage de l'association *Picea glauca-Viburnum-Rubus pubescens* dominé par un couvert de feuillus a reçu

de 14 à 40 % d'intensité lumineuse contre aussi peu que 5 à 11 % de lumière rayonnant sous un couvert dominé par l'épinette blanche (Lieffers et Stadt, 1994). Le phragmite à feuilles étroites (*Calamagrostis canadensis* [Michaux] Palisot de Beauvois) et l'épilobe en épis (*Chamaenerion angustifolium* [L.] Scopoli) ont décliné avec la baisse de la transmission de lumière. Les deux espèces ont été fortement réduites par rapport aux conditions de culture en plein air et toutes deux ont été pratiquement éliminées des peuplements transmettant moins de 10 % de lumière à travers leur canopée. L'augmentation annuelle de la hauteur des gaules d'épinette blanche est passée de 5 cm à 10 % de lumière à 25 cm à 40 % de lumière, ce qui correspond à peu près à leur performance en pleine lumière. Le nombre de bourgeons, le diamètre de la flèche et le rapport hauteur/diamètre ont également augmenté avec l'augmentation de la lumière.

Pour comprendre la dynamique des communautés forestières, il est essentiel de connaître les effets des variations de la lumière sur les individus qui les composent, en particulier les semis et les gaules du stade de régénération. La dynamique de succession des espèces au sein d'une région ainsi que le succès différentiel des espèces entre les régions sont susceptibles d'être plus fortement influencés par la variation des performances des arbres juvéniles que celles des arbres matures (Kobe, 1996). Wright et coll. (1998) ont caractérisé les variations en hauteur et en croissance radiale des gaules des principales espèces d'arbres découlant des variations de l'intensité lumineuse ambiante dans les principales zones forestières du nord de la Colombie-Britannique. Ils ont échantillonné des forêts de début et de fin de succession dans chaque région, puis ils ont classé les espèces dans l'ordre décroissant de leur tolérance à l'ombre : sapin gracieux (*Abies amabilis* (Dougl. ex J. Forbes) thuya géant (*Thuja plicata* Donn ex D. Don) > pruche de l'Ouest (*Tsuga heterophylla* [Raf.] Sarg.) ≥ pruche subalpine (*Tsuga mertensiana* [Bong.] Carrière) = sapin subalpin (*Abies lasiocarpa* [Hook.] Nutt.) > épinette noire ≥ épinette blanche > épinette hybride = épinette d'Engelmann glauca > pin tordu latifolié (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud) > peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) > peuplier de l'Ouest (*Populus trichocarpa* Torr. & A. Gray) = bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.). Tous les sites échantillonnés présentaient une topographie et des sols uniformes représentatifs des conditions mésiques de leur région. Ils ont été sélectionnés dans des peuplements matures (>140 ans), dans des trouées de la canopée, le long des bords d'anciennes routes ou de sentiers, dans des brûlis en régénération (>30 ans) et résidus forestiers matures associés, ainsi que dans des zones partiellement coupées et coupées à blanc. Les zones perturbées au cours des cinq années précédentes ont été évitées. Les arbres ont été échantillonnés suivant un gradient de luminosité allant de faible à fort (tableau 4.1). On n'a échantillonné que les arbres par espèce et par intensité lumineuse qui présentaient la meilleure croissance. Les gaules de toutes les espèces présentaient un taux de croissance radiale et en hauteur mesurables, même au gradient de plus faible luminosité. Dans la région de la forêt boréale, les arbres ont montré un fort contraste entre leur capacité de croître à forte intensité lumineuse et leur capacité à croître à faible intensité, les courbes de croissance radiale et de croissance en hauteur se révélant ainsi compatibles avec les classements de tolérance à l'ombre. Par exemple, la croissance du sapin subalpin à faible intensité lumineuse a été supérieure à celle de l'épinette blanche dans la région boréale intermontagneuse, tandis que la croissance du pin tordu latifolié a été supérieure à celle de l'épinette blanche et du sapin subalpin au gradient d'intensité

lumineuse forte. Dans les forêts subboréales, les taux de croissance radiale du sapin subalpin, de l'épinette d'Engelmann glauca et du pin tordu latifolié étaient très similaires à moins de 20 % du maximum d'intensité lumineuse (en plein soleil), mais la croissance divergeait en fonction de l'augmentation progressive du gradient de luminosité, le pin tordu latifolié ayant la plus grande croissance radiale et la plus forte croissance en hauteur au maximum de l'intensité lumineuse. Cependant, en cas de faible luminosité, la croissance de la flèche de l'épinette d'Engelmann glauca a été nettement supérieure à celle du pin tordu latifolié : une flèche prévue de 13 cm dans le cas de l'épinette contre une flèche prévue de 6 cm chez le pin à 20 % du maximum de l'intensité lumineuse. On a observé chez les épinettes des variations dans leur croissance asymptotique et dans leur réaction à luminosité faible en fonction des régions climatiques, la réaction à luminosité faible ayant montré les plus grandes variations. Les épinettes hybrides des trois régions de la zone tempérée ont présenté chacune un taux de croissance radiale résultant de l'intensité lumineuse supérieure au taux de croissance respectif des épinettes hybrides, d'Engelmann glauca ou blanches dans les climats plus rudes des régions subalpine, subboréale et boréale.

Tableau 4.1. Âge, hauteur et diamètre moyens (à 1,3 m) d'espèces d'arbres échantillonnées dans chaque région climatique.

Espèce	Région climatique	Âge (années)	Hauteur (m)	Diamètre (mm)
Épinette hybride	Subalpine transitoire	39 (14 à 152)	2,8 (0,9 à 7,9)	38 (8 à 97)
	Tempérée mouillée	25 (9 à 51)	3,1 (0,6 à 6,7)	41 (15 à 94)
	Tempérée neigeuse	34 (9 à 116)	2,7 (0,8 à 8,7)	40 (7 à 111)
	Tempérée humide	19 (8 à 79)	3,4 (0,7 à 7,6)	43 (3 à 101)
Épinette d'Engelmann glauca	Subalpine continentale	45 (12 à 135)	3,1 (0,7 à 8,2)	44 (6 à 133)
	Subboréale occidentale	24 (13 à 51)	2,9 (0,9 à 6,0)	34 (1 à 92)
Épinette blanche	Steppes boréales	48 (13 à 161)	3,5 (0,5 à 9,2)	42 (5 à 96)
	Plaines boréales	35 (10 à 79)	3,2 (0,9 à 7,6)	34 (7 à 69)

Remarque : Les valeurs entre parenthèses représentent les intervalles de variation

Quantité de lumière

Les mesures du rayonnement en écologie physiologique sont de première importance en raison de leur rôle dans la détermination du bilan énergétique et dans les mesures de la photosynthèse (Pearcy, 1989). L'énergie rayonnante incidente sur une surface unitaire depuis toutes les directions est appelée « éclairage énergétique » que l'on exprime en unités SI de $W \cdot m^{-2}$.

4.3 Température

La température a une multiplicité d'effets sur les plantes, tout dépendant de divers facteurs, notamment la taille et l'état de la plante, ainsi que la température et la durée d'exposition. Plus

la plante est petite et grasse, plus elle est susceptible d'être endommagée ou de mourir à cause de températures trop élevées ou trop basses. La température affecte le taux des processus biochimiques et physiologiques, les taux augmentant généralement (dans certaines limites) avec la température. Cependant, la relation de Van't Hoff portant sur les réactions monomoléculaires (qui stipule que la vitesse d'une réaction est doublée ou triplée par une augmentation de la température de 10 °C) n'est pas entièrement valable dans le cas des processus biologiques, en particulier à basse et à haute température.

Au petit apex bombé des bourgeons végétatifs des pousses d'épinette blanche, la division cellulaire commence au printemps, en grande partie sous l'effet de la hausse des températures (Owens et coll., 1977). Les nouvelles pousses de l'épinette blanche sont très sensibles au gel printanier (Sutton, 1992); les dommages peuvent être à l'échelle d'une région (Cayford et coll., 1959; Coates et coll., 1991). Dans les climats boréaux, les épinettes blanches qui ne sont pas protégées par une sorte d'étage supérieur peuvent subir des dommages dus au gel chaque année. Les tissus des pousses ainsi que les bourgeons et les aiguilles peuvent être endommagés. Les provenances ou les clones d'épinette blanche à débourrement précoce sont particulièrement sensibles aux dommages causés par les gelées de printemps tardives. Le gel peut causer suffisamment de dommages aux bourgeons d'épinette blanche non débourrés pour faire avorter le débourrement (Harding, 1986; Sutton, 1992). Parfois, les aiguilles entourant ces bourgeons avortés se développent de façon atypique et ressemblent à un goupillon touffu (Sutton, 1992). Ces dommages peuvent affecter la régénération naturelle, mais ils sont beaucoup plus fréquents dans la régénération artificielle où la protection de l'étage supérieur est au minimum.

On a sciemment fait geler des aiguilles (Glerum et Farrar, 1965) et des tiges (Glerum et Farrar, 1966) d'épinette blanche en supposant que les températures froides pendant la croissance pouvaient interférer avec le développement de la cuticule des aiguilles en cours de maturation (Vanhinsberg et Colombo, 1990), réduisant ainsi leur capacité à résister à la dessiccation et au brunissement hivernal.

L'état physiologique de différents tissus, notamment le degré « d'endurcissement » de la dormance, est particulièrement important pour qui veut déterminer la réaction de l'épinette blanche aux basses températures. Une progression naturelle de l'endurcissement et du « désendurcissement » se produit de concert avec les saisons (Glerum, 1985). Bien que la capacité des différents tissus à tolérer des conditions stressantes varie (les racines p. ex., étant plus sensibles que les pousses), les tissus de l'épinette blanche, comme ceux des plantes ligneuses en général, ont nécessairement développé suffisamment de résistance pour passer l'hiver de façon à survivre aux températures minimales rencontrées dans la zone de distribution.

En Ontario, au début des années 1980, on a perdu beaucoup de semis de conifères en récipients qui avaient passé l'hiver à l'extérieur. On en a déduit que les semis n'avaient pas eu le temps de s'endurcir suffisamment avant l'hiver parce qu'ils avaient été placés à l'extérieur à l'automne alors qu'ils étaient encore en pleine croissance (Colombo et Gellert, 2002). Même certains semis avaient été endommagés à la suite de légères gelées; dans certains cas, des

productions entières ont été perdues. Des méthodes de test de résistance au gel ont été mises en place (Colombo et coll., 1984). Il était nécessaire de tester les plants pour savoir s'ils étaient prêts à être entreposés en congélation pendant l'hiver, car même si les températures en entrepôt de congélation sont relativement douces (généralement de +2 ° à -4 °C), les plants de pépinières doivent être très résistants au gel pour demeurer en santé pendant l'entreposage.

Les semis entrent en dormance, c'est ce qui leur permet de résister à l'hiver. La dormance commence par l'apparition des bourgeons sur les pousses à la suite de la diminution de la durée du jour, naturellement ou non. Une séquence de jours courts et chauds suivis de jours courts et frais créera les conditions propices au développement de semis qui seront capables de passer l'hiver et de survivre à la plantation l'été suivant (Colombo et Gellert, 2002). De tels semis auront un gros bourgeon, un grand diamètre de tige et un faible rapport pousse/racine et hauteur/diamètre (Colombo, 1997). Après l'apparition des bourgeons terminaux, les semis deviennent résistants jusqu'à -15 °C après quatre à six semaines. L'exposition des semis à des températures plus fraîches pendant l'endurcissement peut raccourcir cette période, mais risque d'avoir des effets secondaires négatifs si les températures sont trop froides peu après la formation du bourgeon.

On effectue les tests de résistance au gel en soumettant l'extrémité des pousses à une congélation contrôlée et en évaluant les dommages qui en résultent à l'aide de tests de pertes d'électrolytes. En Ontario, le test standard donne des résultats après au moins trois jours, mais un test rapide qui donne des résultats après seulement un jour a également été mis au point (Colombo et Gellert, 2002).

L'expérience de l'Ontario, du Manitoba et des Maritimes montre que les semis qui ont passé deux tests consécutifs de résistance au gel à -15 °C peuvent généralement être déplacés sans danger à l'extérieur jusqu'à la fin du mois d'octobre, à condition qu'ils ne soient pas soumis à une température inférieure à environ -20 °C. Les arbres doivent également avoir passé une période de froid autour de 5 °C dans la serre pour que leurs racines gagnent en résistance. Le plant n'est pas prêt à être déplacé à l'extérieur tant que la tige n'est pas devenue brune (lignifiée), qu'elle ne soit pas verte jusqu'au bout ou s'il y a encore de longues racines blanches.

Les feuilles, le cortex et le xylème des brindilles et les tissus de bourgeons d'épinettes blanches à Fairbanks, en Alaska, se sont tous avérés résistants à -70 °C, mais dans le cas d'épinettes d'Engelmann du Colorado, la pousse primordiale l'a moins été de presque 30 °C que le cortex, qui par ailleurs s'est révélé tout aussi résistant que le cortex des épinettes blanches (Sakai et Larcher, 1987). Les primordia des bourgeons d'hiver des épinettes blanches ont survécu à la déshydratation par le gel, même à -70 °C, par la congélation extraorganique, c.-à-d. la séparation de la glace d'un organe en surfusion vers un espace spécifique à l'extérieur, déshydratant l'organe (Sakai, 1979b).

Les conséquences qui suivent le gel d'eau dans une plante dépendent beaucoup de l'endroit où l'eau a gelé, soit à l'intérieur des cellules (espace intracellulaire) ou à l'extérieur d'elles (espace extracellulaire) (Glerum, 1985). Le gel intracellulaire tue généralement la cellule, quelle que soit la résistance de la plante et de ses tissus (Lyons et coll., 1979). Le gel intracellulaire se produit rarement dans la nature, mais des taux modérés de diminution de la température, p. ex., de 1 °

à 6 °C par heure, provoquent la formation de glace intercellulaire et cette « glace extra-organique » (Sakai et Larcher, 1987) peut ou non être létale, selon la résistance du tissu.

À des températures de congélation, l'eau dans les espaces intercellulaires des tissus végétaux gèle en premier, bien qu'elle puisse rester sous forme liquide jusqu'à ce que les températures descendent en dessous de 7 °C (Glerum, 1985). Après la formation initiale de glace intercellulaire, les cellules rétrécissent à mesure que l'eau est perdue dans la glace de séparation (segregated ice). Les cellules se trouvent ainsi lyophilisées, c.-à-d. déshydratées, la déshydratation étant la cause fondamentale des lésions attribuables à la congélation.

Il a été démontré que la vitesse de refroidissement influençait la résistance au gel des tissus (Sakai, 1979a), mais que la vitesse réelle de congélation dépendait non seulement de la vitesse de refroidissement, mais aussi du degré de surfusion et des propriétés du tissu (Levitt, 1980). Sakai (1979a) a mis en évidence le phénomène de séparation de la glace dans les primordia de pousses d'épinette blanche et noire d'Alaska lorsqu'elles ont été lentement refroidies entre -30 ° et -40 °C. Ces bourgeons déshydratés par la congélation ont survécu à l'immersion dans l'azote liquide après avoir été lentement réchauffés. Les primordia floraux ont réagi de manière similaire. La congélation extraorganique dans les primordia explique la capacité des conifères boréaux les plus rustiques à survivre aux hivers dans des régions où la température de l'air descend souvent à -50 °C ou moins (Sakai et Larcher, 1987). On doit la robustesse des bourgeons d'hiver de ces conifères à leur taille relativement petite, à l'évolution de la vitesse de translocation de l'eau et à leur tolérance à l'intensité de déshydratation causée par le gel. La résistance au gel des semis d'un an d'espèces boréales de *Picea* et de *Pinus* est comparable à celle de plantes matures (Sakai et Okada, 1971) au regard d'état de dormance similaire.

Température et croissance des racines

La survie et la croissance précoce des semis nouvellement plantés dépendent beaucoup de la température du sol. La température du sol affecte les caractéristiques anatomiques et morphologiques du système racinaire (Taylor, 1983). Tout se trouve affecté dans le sol : les processus physiques, chimiques et biologiques, de même que les racines, notamment en raison de l'augmentation de la viscosité de l'eau et du protoplasme à basse température. En général, des températures ambiantes qui ne nuisent ni à la survie ni à la croissance de l'épinette blanche généreront des températures de sol qui ne nuiront pas non plus au maintien de son système racinaire. Dans certaines parties du nord-ouest de l'aire de répartition, on trouve de l'épinette blanche sur du pergélisol (Gill, 1975), même si on a observé que les jeunes racines non lignifiées de conifères montraient peu de résistance au gel (Mityga et Lanphear, 1971). Toutefois, de la résistance au gel a été démontrée au cours d'une expérience qui a été menée plusieurs années sur des arbres en récipient provenant de pépinières locales du Massachusetts : plus de la moitié du système racinaire « secondaire mature » d'épinettes blanches avait survécu à -23,3 °C (Havis, 1976).

Les températures optimales de croissance des racines des arbres se situent entre 10 ° et 25 °C en général (Lyr et Hoffmann, 1967), particulièrement dans le cas de l'épinette (Chalupa et Fraser, 1968; Heninger et White, 1974; Ritchie et Dunlap, 1980; Binder et coll., 1988). Une expérience menée sur des semis d'épinette blanche de deux semaines qu'on a fait pousser

six semaines dans le sol à des températures de 15 °, 19 °, 23 °, 27 ° et 31 °C a montré que la hauteur et le poids sec des pousses, le diamètre des tiges, la pénétration des racines, leur volume et leur poids sec avaient tous atteint leur maximum à 19 °C.

Cependant, alors que de fortes relations positives entre la température du sol (5 ° à 25 °C) et la croissance ont été trouvées chez le peuplier faux-tremble et le peuplier baumier (Landhäusser et coll., 2001; Tryon et Wursig, 1983; Landhäusser et coll. 2003), l'épinette blanche et d'autres espèces d'épinettes ont montré peu ou pas de changements dans leur croissance avec l'augmentation de la température du sol (Turner et Jarvis, 1975; Tryon et Chapin, 1983; Day et coll., 1990; Blenkinsopp et coll., 2001, 2003). Une telle insensibilité aux basses températures du sol peut être commune à un certain nombre de conifères occidentaux et boréaux (Green, 2004).

La température minimale de croissance des racines des arbres varie entre un peu plus de 0 ° et 7 °C alors que les racines de l'épinette blanche poussent peu ou pas du tout dans un sol plus froid qu'environ 5 °C. Une certaine croissance des racines de l'épinette blanche a été notée à des températures aussi basses que 1 °C (Day, 1985). Cependant, un minimum de 7 ° ou de 8 °C pourrait être un seuil plus réaliste limitant l'établissement satisfaisant de l'épinette d'Engelmann glauca en Colombie-Britannique (Coates et coll., 1994). La température du sol joue un rôle déterminant dans le succès d'une nouvelle plantation. Si on plante des petits plants dans un sol trop froid au printemps, leurs racines ne pourront croître suffisamment pour recharger les réserves d'eau qui auront été perdues par transpiration (Sutton, 1978b). En effet, des arbres plantés dans un sol trop froid qui ne permet pas aux racines de croître risquent de transpirer beaucoup plus d'eau qu'ils ne sont capables d'en absorber, surtout si le sol est mal aéré. L'eau devient de plus en plus visqueuse avec la diminution de la température et les tissus végétaux deviennent également moins perméables à l'eau. Une telle situation limite l'absorption de l'eau (Lopushinsky et Kaufmann, 1984; Grossnickle, 1988a) parce que les nouvelles racines ne se développent pas et que les racines existantes ne fonctionnent pas efficacement (Sutton, 1969c). Chez les conifères boréaux, l'activité cambiale des racines ne s'amorce que lorsque la température du sol environnant atteint de 10 ° à 13 °C (Sutton, 1991).

Grossnickle (1987) a étudié l'influence de deux températures du sol (10 ° et 20 °C) et de saturation en eau du sol sur les relations hydriques et le développement morphologique des semis d'épinette blanche et d'épinette noire entreposés au froid. Au cours de l'expérience de 42 jours, seuls les semis des deux espèces aux deux températures du sol et placés dans les conditions de sol non saturé ont montré des changements de circulation de l'eau au sein du continuum racine-sol-plante-atmosphère, le RSPAC. Lorsque les semis des deux espèces ont été exposés plus longtemps à différentes températures du sol, le RSPAC a diminué, ce qui laisse penser que les premières altérations de la membrane racinaire, s'il y en a eu, avaient été temporaires. Au jour 21, les semis d'épinette blanche ont montré une grande différence de RSPAC entre les deux températures du sol. Les valeurs RSPAC ont été déterminées à partir des ψ_x exprimés par les pentes des droites de régression DTF (Running, 1980; Grossnickle et Blake, 1985). La conductance de l'aiguille g_{wu} et la densité du flux transpiratoire (DTF) ont été mesurées à l'état d'équilibre avec un poromètre. Des résultats similaires avaient été trouvés

chez d'autres espèces de conifères (Kaufmann, 1977; Teskey et coll., 1984). Comme les semis d'épinettes n'ont pas montré une grande différence de RSPAC entre les semis aux températures du sol de 10 °C et de 20 °C, les semis d'épinette blanche se sont révélés plus sensibles que l'épinette noire à la température du sol. L'épinette blanche et l'épinette noire sont toutes deux présentes sur les sites boréaux présentant des températures de sol modérées et des sols bien drainés, mais lorsque la température du sol diminue et que l'humidité du sol augmente, l'épinette noire devient l'espèce dominante (Viereck et coll., 1983).

Les semis d'épinette blanche plantés après avoir été entreposés au froid ont d'abord montré plus de résistance dans le processus du transport de l'eau au sein du RSPAC à 10 °C qu'à 16 °C ou à 22 °C (Grossnickle et Blake, 1985). Cette résistance à basse température du sol peut être attribuée aux effets combinés de l'augmentation de la viscosité de l'eau associée à l'accroissement de résistance à la circulation de l'eau à travers la racine. Dans l'étude de Grossnickle et Blake, la capacité de croissance de nouvelles racines d'épinette blanche s'est révélée plus faible aux trois températures du sol, n'étant pas meilleure à 22 °C qu'à 10 °C. La résistance relative du transport de l'eau dans les plants d'épinette blanche a diminué en fonction du temps et après 18 jours, toute différence de cette résistance à différentes températures du sol a été attribuable à des changements de viscosité de l'eau, ce qui laisse penser que leur système racinaire s'était alors acclimaté aux températures du sol. Cela indique l'importance de prévoir une période d'acclimatation, car ces changements membranaires semblent réversibles.

Par ailleurs, la température des racines de semis d'un an d'épinette d'Engelmann (*Picea engelmannii* Engelmann) placés dans une chambre de croissance n'a pas eu d'effet sur la photosynthèse nette entre 10 ° et 20 °C, mais la conductance stomatique et la photosynthèse ont fortement diminué en dessous de 8 °C. Après sept jours de température des racines de semis tenues à 0,7 °C, la photosynthèse nette a diminué de 50 % et la conductance stomatique a diminué de 34 % de leur valeur initiale respective (DeLucia, 1986). Le refroidissement des racines a provoqué une forte diminution de la concentration en amidon des racines et une augmentation des sucres solubles totaux, faisant plus que doubler le rapport entre les sucres solubles et l'amidon. L'accumulation de sucres réducteurs, qui peuvent agir comme cryoprotecteurs, est couramment observée dans le développement de la résistance au gel des conifères. Une augmentation du rapport entre le glucose et le saccharose après le refroidissement des racines laisse penser que l'activité invertase et la production d'une isozyme invertase à basse température auraient augmenté. Le maintien d'un approvisionnement adéquat en sucre à l'extrémité de la racine importe pour qu'elle puisse croître en continu. Pour que les racines de l'épinette puissent poursuivre leur croissance dans un sol à basse température, il lui faut maintenir de grandes quantités de sucres réducteurs, en particulier du glucose.

Le flux constant d'énergie de rayonnement dans la biosphère a pu être surveillé grâce au développement de radiomètres portables peu coûteux dans les années 1950. Moen (1968) les a utilisés pour mesurer le rayonnement thermique d'un bouleau à papier isolé et d'une épinette blanche isolée pendant quatre nuits d'été claires et calmes, à cinq positions à partir de la base

de chaque arbre. Le bouleau mesurait 14 m de hauteur et sa cime maximale avait un diamètre de 8,5 m. L'épinette mesurait 9,5 m de hauteur et avait une cime de 4 m. Des radiomètres du type décrit par Suomi et Kuhn (1958) ont été placés à 45 cm du sol à des positions à partir du pied de chaque arbre de 0, 0,2, 0,4, 0,6 et 0,8 fois la hauteur de l'arbre et alignés dans la direction O.N.O. Les températures ont été converties en Langleys par heure à l'aide de la formule (1) de Tanner et coll. (1960). Les épinettes et les bouleaux ont montré le même flux de rayonnement. Les cimes ont protégé efficacement les radiomètres en position 0 et 0,2 de la fraîcheur du ciel nocturne. Le refroidissement par rayonnement était évident dans le flux ascendant aux positions 0,4, 0,6 et 0,8, situées au-delà de la périphérie de la cime. Le flux a semblé se stabiliser au-delà de la position 0,4. Moen a conclu que la contribution infrarouge de la cime s'étendait à une distance d'environ la moitié de la hauteur des arbres. Le flux d'énergie supplémentaire sous la cime par rapport à celui autour du bord a influencé la distribution de la rosée de sorte qu'il pouvait affecter la distribution de la rouille et l'activité des insectes.

4.4 Photosynthèse

La photosynthèse est un processus photochimique mené par les photons qu'absorbe la chlorophylle dans la bande de longueurs d'onde de 400 nm à 700 nm (Gordon et coll., 2001). La capacité des feuilles à absorber cette bande de longueurs d'onde est assez élevée et, bien que le contenu énergétique d'un photon de 700 nm ne soit que de 57 % de celui d'un photon de 400 nm, le taux de photosynthèse dépend essentiellement du nombre de photons absorbés plutôt que de leur longueur d'onde (Pearcy, 1989).

Un comité de la Crop Science Society of America a proposé les définitions suivantes (Shibles, 1976) :

Rayonnement photosynthétiquement actif (RPA) : rayonnement dans la bande d'ondes 400 à 700 nm;

Densité de flux photonique photosynthétique : densité de flux de photons incidents du RPA : le nombre de photons (400 à 700 nm) incidents par unité de temps sur une unité de surface, avec l'unité SI $\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ comme $\mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ou le non-SI $\mu\text{Einstein m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;

Éclairement énergétique utile à la photosynthèse (PI) : densité de flux d'énergie rayonnante du RPA, soit l'énergie rayonnante (400 à 700 nm) incidente par unité de temps sur une surface unitaire, avec l'unité $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$.

Pearcy (1989) a fait remarquer que les définitions de la mesure de la lumière étaient susceptibles de subir de nouvelles modifications.

Ce processus constitue le principal apport d'énergie libre dans la biosphère et l'un des quatre principaux moyens par lesquels le rayonnement est important pour la vie végétale (Jones, 1992).

Les processus physiologiques ne réagissent pas tous de la même façon au spectre solaire. Les instruments de mesure doivent donc être d'une sensibilité appropriée. Des combinaisons de cellules photoélectriques et de filtres permettent d'obtenir approximativement les réactions qui serviront à mesurer dans le RPA, soit l'éclairement énergétique, soit l'éclairement

photonique. Ces instruments portent souvent l'appellation respective de « capteur d'énergie photosynthétique » et « capteur quantique » (Jones, 1992). Les radiomètres mesurent le flux énergétique par unité d'aire et les pyranomètres (ou solarimètres) mesurent le rayonnement total de courte longueur d'onde incidente sur une surface. La photosynthèse ne réagissant pas linéairement à la lumière, on ne doit donc pas s'attendre à ce que le flux énergétique moyen par unité d'aire prédise bien l'absorption de CO₂. En outre, le flux énergétique par unité d'aire élevé dans les solariums peut même causer aux chloroplastes des dommages photo-inhibiteurs. Pour de nombreuses raisons, notamment dans les études sur la photosynthèse, le flux énergétique moyen mesuré sur une surface horizontale à n'importe quelle profondeur dans la canopée n'est pas la valeur d'intérêt (Jones, 1992).

Le climat de rayonnement qui règne au sein des communautés végétales est extrêmement variable, tant dans l'espace que dans le temps.

Des semis d'épinette blanche de trois ans à racines nues nouvellement transplantés, cultivés dans trois traitements de différence d'humidité absolue (DHA) avec et sans stress hydrique, ont montré une conductance stomatique au CO₂, ainsi qu'une assimilation nette plus de deux fois supérieure avec le traitement à faible DHA qu'avec le traitement à forte DHA (Marsden et coll., 1996). Les taux de transpiration étaient uniformes entre les traitements d'humidité, mais dans le traitement à faible DHA, l'efficacité de l'utilisation de l'eau était plus du double de celle du traitement à forte DHA. L'efficacité de l'utilisation de l'eau s'est révélée supérieure dans les conditions de faible DHA, dans les semis soumis au stress hydrique et immédiatement après la plantation. Malgré les différences d'activité photosynthétique, il n'y avait pas de différences dans le nombre de nouvelles racines produites entre les traitements d'humidité.

La photosynthèse maximale du feuillage de l'épinette blanche se produit entre 40 et 60 % de plein ensoleillement (Man et Lieffers, 1997 a, b), mais la croissance maximale du diamètre et du volume de la tige des semis et des gaules de conifères se produit généralement en plein ensoleillement (Eis, 1967a; Logan, 1969; Comeau et coll., 1993; Lieffers et Stadt, 1994; Jobidon, 2000). Le pourcentage minimal de lumière nécessaire à la survie d'un arbre varie en fonction de sa taille (Givnish, 1988).

L'épinette blanche est moins apte à effectuer la photosynthèse que le sapin baumier dans des conditions de basse température et de faible luminosité, bien que l'épinette blanche nécessite moins d'humidité (Clark, 1956, 1961). La capacité photosynthétique du feuillage de l'épinette est maximale l'année de sa production, puis décline progressivement avec les années (Clark, 1961).

Si l'augmentation de la hauteur est la composante la plus évidente de la croissance en réaction à la lumière, le diamètre de la tige et le développement du système racinaire sont également affectés par la quantité de lumière que reçoit le feuillage. L'épinette blanche peut croître en diamètre avec l'augmentation de luminosité sans qu'elle ait pour autant crû en hauteur Brix, 1972). Le plein ensoleillement favorise le développement du système racinaire de l'épinette blanche (Shirley, 1945; Logan, 1969). Chez l'épinette de Sitka, au moins, le taux de photosynthèse avait nettement diminué à des températures du sol inférieures à 1 °C (Turner et Jarvis, 1975).

4.4.1 Conductance des aiguilles

Grossnickle et Blake (1986) ont examiné les facteurs du milieu et ceux de nature physiologique qui influencent la conductance des aiguilles de semis d'épinette blanche, d'épinette noire et de pin gris à racines nues plantés sur deux aires de coupe forestière dans le nord de l'Ontario (l'une sur du sol ferme, l'autre dans une tourbière à épinettes). Des semis ont été plantés en mai 1984 puis ont été suivis de juin à août, période au cours de laquelle les chercheurs ont étudié l'influence du rayonnement photosynthétiquement actif, de la différence d'humidité absolue (DHA) entre les aiguilles et l'air, ainsi que le potentiel de pression du xylème sur les stomates. Les résultats ont indiqué que les semis de toutes les espèces avaient bénéficié pendant leur première saison de croissance de l'humidité du sol qui leur avait permis d'optimiser leur activité physiologique. Les stomates des semis des deux espèces d'épinettes ont bien su réguler leur potentiel hydrique compte tenu des conditions d'humidité de l'air et du sol. La réaction des stomates a montré que lorsque le déficit d'humidité absolue entre les aiguilles et l'air augmentait, la conductance des aiguilles (g_{wu}) diminuait chez l'épinette blanche et le pin gris, mais qu'à un faible DHA, l'épinette blanche présentait une g_{wu} supérieure d'environ 35 % à celle du pin gris (Grossnickle et Blake, 1987b). Chez l'épinette blanche, la g_{wu} a diminuée à mesure que le potentiel de pression du xylème progressait négativement d'une manière curviligne prévisible. L'épinette blanche a atteint son point de perte de turgescence à 88 % de la teneur en eau relative. Au cours de sa première saison de croissance, l'épinette blanche a fait preuve d'ajustement osmotique, avec un potentiel osmotique à la perte de turgescence de $-1,27$ MPa au début de la saison de croissance et de $1,92$ MPa à la fin. Si l'on ajoute à cela davantage de stress hydrique, de DHA et moins de nouvelles racines en croissance au cours de la première saison de croissance que chez le pin gris, la croissance des épinettes serait plus limitée.

Bilan carbone

Les écosystèmes forestiers boréaux matures sont de grands puits annuels de carbone. Bonan (1993) a utilisé le modèle TCX (Terrestrial Carbon Exchange) de l'énergie combinée, de la chaleur, de l'échange d'humidité, de la photosynthèse et de la respiration des arbres, de la décomposition et de la minéralisation de l'azote pour examiner les facteurs de nature physiologique qui influencent le bilan carbone des forêts boréales. Ce modèle de simulation de production forestière annuelle, de décomposition du sol forestier, de minéralisation de l'azote et de respiration du sol n'a pas montré de différences significatives par rapport à des données publiées précédemment sur neuf forêts d'épinettes noires, cinq d'épinettes blanches, deux de peupliers faux-trembles, deux de bouleaux à papier et trois de peupliers baumiers près de Fairbanks, en Alaska. Les résultats du modèle vont également dans le même sens que des résultats publiés précédemment portant sur des expériences d'application d'engrais, de réchauffement du sol et de repiquage de plants. Le modèle a estimé l'absorption nette de carbone pendant la croissance des arbres comme étant le plus important flux de carbone. Bonan a avancé l'idée que les différences entre les bilans carbone de ces forêts pouvaient s'expliquer en partie par des paramètres physiologiques clés qui relient photosynthèse, allocation du carbone, besoins en azote, qualité de litière et longévité du feuillage. Les

simulations montrent une plus grande variation de ces paramètres entre les formes de vie des conifères et des feuillus qu'entre les espèces.

4.5 Respiration

4.5.1 La respiration des racines

Conlin et Lieffers (1993) ont mesuré le taux d'efflux de CO₂ anaérobie et aérobie de racines d'épinette blanche, d'épinette noire, de pin gris, de pin tordu latifolié et de mélèze laricin à des températures de 5 °C, 15 °C et de 25 °C. L'épinette noire a montré un rapport d'efflux de CO₂ anaérobie sur aérobie qui, à 5 °C, était significativement plus élevé que celui des autres espèces. Le mélèze laricin a montré les taux d'efflux anaérobie et aérobie les plus élevés par rapport aux autres espèces. Conlin et Lieffers ont avancé l'idée que l'épinette noire présentait des augmentations générales de taux de fermentation supérieurs, avec un début d'anoxie à 5 °C et que les racines du mélèze laricin présentaient un taux de fermentation et de respiration élevé à 5 °C, des propriétés qui peuvent témoigner d'adaptations métaboliques aux sols froids et inondés des tourbières. Un test de colorant redox a montré de la diffusion d'O₂ à partir des racines de pins et du mélèze laricin, ce qui démontre une certaine capacité à transporter l'O₂ vers les tissus racinaires et à maintenir une respiration limitée dans des conditions anaérobies. Ni l'épinette blanche ni l'épinette noire n'ont montré de diffusion d'O₂ à partir des racines, quelle que soit la température.

4.5.2 Physiologie des racines

Scagel et Linderman (2001) ont étudié la possibilité de recourir à des régulateurs de croissance des plantes (RCP) (p. ex., AIB, ANA, éthylène, alginate [retient l'humidité]) dans le but de modifier la concentration d'AIA déjà présente dans les racines d'espèces de conifères, y compris l'épinette d'Engelmann, d'agir sur leur croissance et d'aider les plants à survivre. La régulation de la croissance racinaire est associée aux RCP, tels que l'auxine et l'éthylène. Scagel et Linderman (2001) ont traité aux RCP des plants d'épinettes d'Engelmann en récipient 1+0; ils ont submergé les systèmes racinaires 10 secondes dans l'un ou l'autre des produits suivants : Hormogel[®], Stim-root[®] (Plant Products Co. Ltd., Brampton, Ontario), Ethrel[®] (Rhône-Poulenc, Canada, inc., Mississauga, Ontario) ou de l'alginate (acide alginique de calcium, Protanal SF[®], (MultiKem Corp., Ridgefield, New Jersey). Le traitement Hormogel[®] consistait en une combinaison expérimentale de 500 mg-L⁻¹, d'acide indolebutyrique (IBA) et de 500 mg-L⁻¹ d'acide naphthalène-acétique (ANA). Le traitement Stim-root[®] consistait en une préparation commerciale d'IBA à 500 mg-L⁻¹ dissout dans un substrat d'alginate à 5,0 %. Ethrel[®], une préparation commerciale d'Ethephon (acide 2-chloroéthyl phosphonique) est un composé d'éthylène à libération lente dans l'eau qui a été appliqué à 50 µg-L⁻¹. Le traitement à l'alginate a consisté à immerger le système racinaire des plants dans une préparation commerciale d'acide alginique de calcium à 5,0 %. Les plants témoins (système racinaire compris) n'ont été soumis à aucun traitement. On a déraciné de façon précoce des plants d'épinette d'Engelmann, c'est-à-dire deux semaines après leur mise en récipient; non seulement leurs racines présentaient des concentrations plus faibles de AIA libre et de AIA combiné que les racines de plants qui avaient été déracinés en temps normal, mais ces plants déracinés précocement avaient aussi poussé plus lentement que les plants déracinés en temps normal de même qu'ils

avaient aussi moins bien survécu qu'eux. Les traitements aux RCP n'ont pas toujours aidé les plants d'épinettes d'Engelmann déracinés précocement à survivre.

4.6 Eau

Pour que l'épinette blanche pousse bien, ses racines doivent avoir accès à de l'eau bien oxygénée (Cheyney, 1942) et à suffisamment d'éléments nutritifs (Sutton, 1968). L'humidité du sol est particulièrement importante, car elle agit sur la croissance et le fonctionnement des végétaux, à la fois directement et indirectement par son influence sur d'autres facteurs du sol, tels que la disponibilité des éléments nutritifs, l'aération, la compaction et sa température (Eavis et Payne, 1969). Les déficits d'humidité du sol, une cause principale de mauvaise germination, sont conditionnés par la quantité et la distribution des précipitations, la présence d'ombre, le taux d'évaporation, la profondeur de la nappe phréatique, la texture du sol, la nature et le degré de couverture des graines, la saison, ainsi que la nature et l'état du lit de germination (Arnott, 1974a). Ces facteurs pris collectivement constituent les principaux déterminants de l'architecture du système racinaire en particulier (Sutton, 1991) et du développement de la plante entière en général.

Des expériences menées à la station d'expérimentation forestière de Kananaskis ont montré que des semis d'épinettes blanches avaient germé et survécu à la suite du creusement de tranchées qui visait à les épargner de la concurrence pour l'eau qu'auraient exercée les racines des peuplements résiduels (tableau 4.2). L'étude s'est déroulée dans deux peuplements, l'un étant un vieux peuplement épinette-sapin humide sur sol fertile « typique des meilleurs sites » de la région subalpine, l'autre un peuplement de pin tordu latifolié de 80 ans (Ackerman, 1957). Le nombre plus faible de semis et le taux de survie plus bas observés sur le site plus humide et plus fertile ont été attribués à l'épaisse couche (12,5 à 30,0 cm) de matière organique et à la forte concurrence de la végétation mineure luxuriante.

Tableau 4.2. Influence du creusement de tranchées (= concurrence des racines du peuplement résiduel) sur le nombre de semis d'épinette blanche et sur le taux de survie évaluée à partir de semis de 2 000 graines par quadrat d'un milliacre (8 094/m²) sur un site humide d'épinette-sapin et un site sec de pin tordu latifolié en Alberta (d'après Ackerman, 1957).

Site	Traitement	Nombre de semis		Survie (%)
		1951	1955	
Épinette — sapin	excavation de tranchées	485 b ^a	108 b	22 b
	pas de tranchées	488 b	117 b	24 b
Pin tordu latifolié	excavation de tranchées	1648 a	885 a	54 a
	pas de tranchées	1730 a	795 a	46 a

^a Dans chaque colonne, les valeurs suivies de la même lettre ne diffèrent pas significativement (P = 0,05) par analyse de variance

Une humidité insuffisante du sol provoque du stress chez les plantes. La réduction de la pression de turgescence et l'inhibition de l'expansion et de la croissance des cellules constituent les premiers signes d'insuffisance d'humidité. Si le potentiel hydrique d'une plante demeure trop bas, sa croissance ralentit ou s'arrête. Des périodes prolongées de valeurs de potentiel hydrique du sol inférieures de $-1,5$ à $-2,5$ MPa (-15 à -25 bars) seront fatales chez la plupart des semis (Spittlehouse, 1985).

L'épinette blanche peut tolérer un éventail de conditions d'humidité, mais sa croissance ralentit si de l'eau stagnante ou le manque d'eau appauvrissent le sol, en regard du volume d'enracinement.

La croissance de l'épinette blanche peut être excellente sur les sols saturés si l'eau contient des éléments nutritifs et ne stagne pas (Sutton, 1968). L'épinette blanche tolère bien les inondations qui durent jusqu'à un mois, surtout lorsque les arbres sont en dormance. Les arbres de petite taille (p. ex., de 30 à 60 cm) sont plus touchés que les arbres plus grands ($<3,6$ m), mais leur taux de survie est tout de même de 90 % après une inondation de 28 jours (Ahlgren et Hansen, 1957). Par la suite, la mortalité augmente fortement avec la durée de l'inondation et aura eu raison des arbres de toutes les classes de hauteur après 48 jours. Les épinettes blanches non dormantes sont plus sensibles aux dommages causés par les inondations que les arbres en dormance (Ahlgren et Hansen, 1957; Grossnickle, 1987).

L'épinette blanche est moins tolérante aux inondations que l'épinette noire, le sapin baumier ou le pin gris. Les racines des jeunes épinettes blanches pénètrent à peine sous la nappe phréatique et les extrémités des racines existantes ne survivront pas à une inondation résultant d'une nappe phréatique montante qui dure plus de quelques heures (Levan et Riha, 1986a).

Ce sont les stomates qui régissent la perte d'eau des aiguilles d'épinette blanche suivant la demande d'évaporation et de la température du sol (Goldstein et coll., 1985). La réaction des stomates à la demande d'évaporation semble être à la fois liée à leur sensibilité au déficit de pression de vapeur et à la réduction de l'approvisionnement en eau causée par la diminution des températures du sol. Goldstein et coll. ont avancé l'idée selon laquelle la température du sol constituerait une composante importante des relations hydriques à la limite des arbres, puisque les stomates se ferment dans des conditions de basse température du sol, même si l'humidité du sol est abondante et que la demande d'évaporation est faible ou modérée.

La sensibilité apparente des stomates de l'épinette blanche au déficit de pression de vapeur, à la température du sol et au potentiel de pression du xylème indique sa grande capacité à éviter le développement de faibles potentiels hydriques. En freinant la transpiration pendant les périodes où le sol est gelé, la capacité de l'épinette blanche à résister aux dommages causés par la dessiccation hivernale s'améliore. L'inconvénient de la capacité à limiter la perte d'eau pendant la saison de croissance en fermant les stomates à des potentiels de pression élevés du xylème et à des déficits de pression de vapeur faibles réside dans la contrainte qu'elle impose à l'absorption de CO_2 et donc à la photosynthèse.

La perte des aiguilles comme mécanisme d'évitement de la sécheresse hivernale permet de limiter la perte d'eau, une stratégie que Berg et Chapin (1994) ont observée chez l'épinette noire et le mélèze laricin. Ils ont mesuré le potentiel de pression du xylème (eau) des deux

espèces d'octobre 1987 à juin 1988 à Fairbanks, en Alaska, où ils ont mesuré dans le cas du mélèze une moyenne de $-1,0$ MPa, avec des baisses occasionnelles à $-1,5$ MPa. L'épinette noire a montré des valeurs similaires jusqu'en mai, où les valeurs ont chuté à $2,5$ MPa. Les modèles de régression ont indiqué que la dessiccation de l'épinette noire résultait principalement du déficit cumulatif de la pression de vapeur, qui s'aggrave avec l'augmentation rapide de luminosité au printemps ($R^2 = 80\%$). On a supposé que l'épinette blanche pouvait se comporter de la même manière. Chez le mélèze laricin, l'effet de la sécheresse cumulative a été compensé par l'augmentation des températures de l'air au printemps.

Grossnickle et Blake (1985) ont observé une forte résistance de semis d'épinette blanche à l'absorption de l'humidité du sol à une température du sol de $10\text{ }^\circ\text{C}$.

Les stomates des semis d'épinette blanche que l'on vient de retirer d'une chambre froide semblent ne pas avoir la capacité normale que possèdent les plantes à croissance rapide de réagir rapidement aux changements du rayonnement photosynthétiquement actif (RPA). L'incapacité des stomates des aiguilles matures de semis d'épinette blanche à se fermer complètement après avoir été retiré d'une chambre froide augmenterait le stress hydrique chez ces semis nouvellement plantés.

Une température du sol basse, en plus d'avoir pour effet de réduire la capacité des racines à absorber l'eau, les empêche aussi de croître. Une diminution marquée de la croissance des racines d'épinette blanche a été observée à des températures du sol inférieures à $10\text{ }^\circ\text{C}$ (Tryon et Chapin, 1983). Cependant, la croissance des racines de plants d'épinette blanche après un entreposage à froid n'a pas été au début plus importante à des températures du sol supérieures à $10\text{ }^\circ\text{C}$ (Grossnickle et Blake, 1985). De même, Boyce et Lucero (1999) ont montré que les racines avaient joué pendant l'hiver un rôle important dans le maintien de l'équilibre hydrique foliaire des jeunes épinettes d'Engelmann subalpines. L'état hydrique des petits semis recouverts de neige n'avait pas changé de manière significative tant que la couverture de neige s'était maintenue, ces semis ayant un taux de transpiration très faible en raison de l'humidité élevée dans l'air contenu dans la couverture de neige et des petits déficits de pression de vapeur qui en résultent.

On considère généralement que l'eau du sol n'est pas disponible pour les plantes à des températures du sol inférieures à $1\text{ }^\circ\text{C}$. On pense que la dessiccation hivernale des aiguilles limite la croissance et la survie des arbres dans les écotones alpins de la limite forestière, mais Sowell et coll. (1996) ont constaté que des pousses sectionnées d'épinette d'Engelmann avaient été soumises à une plus grande dessiccation que les pousses intactes, ce qui a indiqué que de l'eau avait été disponible pour les aiguilles malgré un sol, des racines et des tiges vraisemblablement gelés. Boyce et Lucero (1999) ont confirmé l'indisponibilité de l'eau du sol à 5 cm de profondeur sous la couverture de neige pendant quatre mois à partir de la fin novembre et ont conclu que, comme les gaules intactes exposées avaient un taux de perte d'eau inférieur à celui des arbres coupés exposés et que l'eau marquée au deutérium avait été absorbée par les racines, les gaules intactes avaient absorbé de l'eau pendant l'hiver, soit à partir des couches profondes du sol, soit à partir de poches non gelées dans les couches peu profondes du sol.

Des réductions significatives de la teneur en eau dans les aiguilles ont été observées chez des semis d'épinette blanche, d'épinette noire et de pin gris après une sécheresse de dix jours, malgré le maintien apparent de la turgescence (Marshall et coll., 2000). Lorsque les semis ont été réhydratés après la sécheresse, les aiguilles de pin gris ont retrouvé leur volume saturé initial, alors que les aiguilles d'épinette blanche et d'épinette noire ne l'ont pas retrouvé. Des réductions significatives, induites par la sécheresse, du volume de perte de turgescence (c.-à-d. le volume des tissus au point de perte de turgescence) ont été observées dans les pousses des trois espèces, en particulier dans celles du pin gris. L'exposition répétée à sept jours de sécheresse ou à un traitement au paclobutrazol, un inhibiteur du cytochrome P450, a réduit la hauteur des semis des trois espèces par rapport à celle des témoins non traités. Les réductions de volume d'aiguilles saturées et d'aiguilles au point de perte de turgescence de semis traités au paclobutrazol ont été comparables à celles des semis soumis à une sécheresse de dix jours. La réduction de la teneur en eau contenue dans les pousses et dans les aiguilles induite par le traitement a permis aux semis de maintenir leur turgescence avec des volumes de tissus proches ou inférieurs au volume de perte de turgescence des semis non traités. Les semis traités au paclobutrazol ont ensuite survécu à des traitements de sécheresse qui ont été létaux chez les semis non traités.

L'insuffisance d'eau ou d'azote limite généralement la croissance des plantes. Dang et coll. (2000) ont étudié les effets interactifs de l'eau et de l'azote sur les processus physiologiques d'épinettes blanches et noires. Les semis ont été cultivés dans une chambre de croissance pendant deux semaines, puis soumis à des combinaisons factorielles de deux régimes hydriques (sécheresse et non-sécheresse) et de deux régimes azotés (élevé et faible) pendant 16 semaines, soit à 28 cycles de sécheresse. Le taux de photosynthèse, la conductance du mésophylle, la conductance stomatique et l'efficacité de l'utilisation de l'azote photosynthétique se sont révélés significativement plus élevés chez l'épinette blanche que chez l'épinette noire, mais les deux espèces ont toutes deux utilisé efficacement l'eau photosynthétique. L'épinette blanche a surpassé l'épinette noire en matière de production de photosynthèse grâce à des régimes améliorés d'eau et d'azote. Cette constatation voulant que la conductance stomatique soit le principal facteur limitant la photosynthèse chez des semis soumis à un stress de sécheresse vient contredire les résultats d'autres études, p. ex., celles de Teskey et coll. (1986) et celles de Dang et coll. (1991). Mais comme la sensibilité du mésophylle à la sécheresse augmente avec la diminution de l'apport d'azote et que la sensibilité de la conductance stomatique diminue de même, les plantes utilisées dans ces études pourraient avoir été soumises à un stress azoté encore plus important que les plantes du traitement à faible teneur en azote dans l'étude de Dang et coll. (2000).

L'épinette blanche a été plus sensible que l'épinette noire au régime hydrique et elle s'est montrée plus apte à améliorer les performances photosynthétiques dans de meilleures conditions d'humidité du sol (Dang et coll., 2000). Cela conférerait à l'épinette blanche un avantage concurrentiel sur l'épinette noire au regard de l'occupation des sites présentant de bonnes conditions d'humidité du sol.

La pression d'humidité des végétaux à différents potentiels d'humidité du sol a été déterminée par Pierpoint (1967) chez certains semis de conifères, dont l'épinette blanche :

Potentiel hydrique du sol (atmosphère)	Potentiel hydrique des végétaux (lb/po ²)
ca 0,06	60
ca 4	200
ca 6	225
ca 15	260

Pierpoint a déterminé la pression d'humidité interne en utilisant la méthode décrite par Scholander et coll. (1965).

4.7 Nutrition

Au moins 17 éléments sont connus pour être des éléments nutritifs essentiels pour les plantes. En quantités relativement importantes, le sol fournit de l'azote, du phosphore, du potassium, du calcium, du magnésium et du soufre. On les appelle souvent les macronutriments. En quantités relativement faibles, le sol fournit du fer, du manganèse, du bore, du molybdène, du cuivre, du zinc, du chlore et du cobalt, que l'on appelle les micronutriments. Les éléments nutritifs doivent être disponibles non seulement en quantité suffisante, mais aussi dans des proportions appropriées.

L'effet d'une carence en éléments nutritifs chez une plante peut se traduire par toute une variété de symptômes : baisse subtile du taux de croissance ou retard marqué, déformation, décoloration, détresse si ce n'est la mort. Rares sont toutefois les symptômes visuels suffisamment distinctifs pour que l'on puisse détecter une carence. La plupart des carences sont multiples et modérées. Cependant, si une carence tient rarement à l'insuffisance d'un seul élément nutritif, l'azote sera certes le premier à manquer.

La chlorose du feuillage n'est pas toujours due à une carence d'éléments minéraux. L'exposition au soleil peut produire des effets superficiellement similaires, bien que la carence minérale tende à provoquer une défoliation prématurée, alors que l'exposition au soleil ne le fait pas et qu'elle ne réduit pas la concentration en azote (Ronco, 1970a).

Le taux de croissance des semis régénérés naturellement est généralement plus élevé sur les lits de semence en sol minéral que sur le bois pourri, qui, bien que ce dernier soit favorable en ce qui concerne l'humidité, il l'est moins en ce qui concerne l'apport en éléments nutritifs. La croissance des semis régénérés naturellement est beaucoup plus lente que celle de plants de pépinières. Même sur des sites préparés, un semis de trois ans n'est généralement pas plus haut que 5 cm (Rowe, 1955). Dans la réserve forestière de Porcupine Hills, au Manitoba, la hauteur moyenne d'une épinette blanche de 7 ans était de 61 cm sur un lit de semence en sol minéral et de 14 cm sur du bois pourri (Rowe, 1955). Le développement des racines des semis était également plus fort sur le lit de germination en sol minéral, où un semis sur un site très humide avait des racines latérales de 90 cm de long et une racine pivotante de 15 cm de profondeur, alors qu'un autre semis sur un site plus sec avait des racines latérales de 40 cm et

une racine pivotante > 60 cm. Par contre, le système racinaire des semis sur du bois pourri était faiblement développé et avait tendance à rester dans le bois pourri (Rowe, 1955).

Cycle des éléments nutritifs

La contribution du Canada au Programme biologique international (PBI) comprenait des études détaillées de productivité et de processus connexes de plusieurs écosystèmes. Gordon (1975) a présenté des données de base sur les réserves d'éléments nutritifs et des flux de processus saisonniers collectées sur le site de l'écosystème forestier canadien du PBI. La plus importante biomasse aérienne de la forêt d'épinettes se trouvait sur les sites à drainage imparfait pour ensuite diminuer sur les sites modérément drainés, à mauvais drainage et les sites à drainage excessif. On a comparé les variations saisonnières des concentrations d'éléments nutritifs dans des aiguilles d'épinettes rouge, blanche et noire en fonction d'un gradient de régime hydrique — drainage modéré, imparfait et mauvais; les résultats ont montré que les concentrations d'azote les plus élevées s'étaient maintenues dans les aiguilles des épinettes blanches et les plus faibles, dans celles des épinettes rouges. Les concentrations de phosphore foliaire de l'épinette noire sur les sites à drainage mauvais étaient un tiers plus élevé que celles de l'épinette rouge, qui étaient un tiers plus élevé que celles de l'épinette blanche et les concentrations de potassium dans l'épinette rouge étaient généralement équivalentes ou supérieures à celles des autres espèces.

Gordon (1983) a élucidé la dynamique du cycle des éléments nutritifs et la productivité de peuplements d'épinettes noires établis sur deux principaux types de dépôts (tourbe et épandage fluvioglaciaire humide) et les a comparés à ceux de deux autres peuplements boréaux mixtes, composés cette fois-ci d'épinette blanche, de bouleau blanc et de peuplier faux-tremble à productivité modérée et élevée. Des comparaisons ont également été établies avec des peuplements d'épinette rouge de la zone tempérée Nord. Les bilans massiques de matière organique ont indiqué que près de la moitié des réserves de matière organique au-dessus et en dessous du sol se trouvaient dans la biomasse des peuplements sur pied. Lorsque cette dernière a été comparée aux réserves de matière organique et d'éléments minéraux dans le sol, seule celle du peuplement d'épinette noire sur tourbe était encore presque aussi importante que les réserves dans le sol. Ces sites pourraient devenir vulnérables en cas de récolte par arbres entiers. Les effets de la récolte par arbres entiers sur les réserves d'éléments nutritifs de ces sites sont également présentés. S'il est impossible de prédire le temps de reconstitution des réserves à partir des bilans simples, en revanche, les données sur le cycle des éléments nutritifs le permettent. Les différences de temps de résidence de l'azote dans les peuplements d'épinette rouge et noire expliquent la réapparition rapide des peuplements d'épinette noire sur le site d'épandage fluvioglaciaire après feu. On peut également estimer, à partir du temps de reconstitution des réserves, la capacité réelle des peuplements à se remettre d'une perturbation, telles que la récolte. Le temps de reconstitution des réserves, calculé selon le principe d'un retour à un cycle à l'équilibre est relativement court, de l'ordre de 20 ans ou moins dans le cas de peuplements mixtes établis sur les hautes terres les plus riches, mais il est plus long dans le cas des pessières noire et rouge. Cependant, sur les tills acides, les sables fluvioglaciaires et les tourbes, le temps de reconstitution des réserves de potassium peut prendre de 30 à 45 ans. Les peuplements mixtes des hautes terres ont une plus grande

résilience que les peuplements d'épinette noire établis sur des dépôts fluvioglaciers ou sur de la tourbe.

Paré (1990) a utilisé diverses méthodes de terrain et de laboratoire pour caractériser le cycle des éléments nutritifs de deux sites occupés par des épinettes blanches matures, un site récemment récolté et trois sites occupés par des épinettes blanches, mais qui ont été récoltés 14 ans auparavant, et qui sont maintenant colonisés par différentes communautés végétales et présentant différentes intensités de perturbation du sol. Les sites d'étude ont été choisis sur des plateaux exposés au sud et présentant des conditions de variabilité environnementale réduite. L'analyse du sol n'a montré aucun changement dans les réserves d'éléments nutritifs du sol, à moins que le parterre forestier n'ait été enlevé. D'autre part, certaines différences dans la dynamique des éléments nutritifs ont été observées : (1) les sites où le parterre forestier a été enlevé présentaient un faible taux de minéralisation de l'azote, (2) le taux de minéralisation de l'azote semblait plus rapide à la surface du sol du site récemment exploité que dans les sites d'épinette blanche mature et (3) la surface du sol des sites se régénérant avec des trembles présentait le plus haut taux de minéralisation de l'azote de tous les sites de 14 ans. La température et la teneur en humidité du sol sur le terrain ainsi que les concentrations de N et de lignine du parterre forestier n'ont pas pu expliquer les différences de taux de minéralisation de N entre les sites. Cela laisse croire que la colonisation des espèces peut influencer la dynamique de l'azote et que le taux de cycle de l'azote sur les sites en régénération est contrôlé par un petit réservoir d'azote à cycle rapide. La détermination de l'absorption et du retour des éléments nutritifs par la végétation poussant sur le terrain a indiqué que le cycle des éléments nutritifs était beaucoup plus rapide dans les peuplements de trembles de 14 ans que sur tout autre site en régénération ou mature. La mesure de la disponibilité des éléments à l'aide de sacs de résine échangeuse d'ions a indiqué une augmentation du lessivage du nitrate, du phosphate et du sulfate au printemps et au cours du deuxième été suivant la récolte. De mauvaises corrélations ont été obtenues entre les analyses de sol conventionnelles et les mesures obtenues à l'aide des sacs de résine échangeuse d'ions. Les comparaisons entre les indices de disponibilité des éléments nutritifs sur le terrain et en laboratoire ont indiqué que les sites colonisés par des trembles en régénération présentaient dans cette étude les plus hauts taux de recyclage de l'azote.

4.7.1 Macronutriments

4.7.1.1 L'azote

L'azote (N) est un constituant majeur de nombreuses substances végétales des plus importantes. Par exemple, les composés azotés représentent de 40 à 50 % de la matière sèche du protoplasme et ils sont un des constituants des acides aminés, les éléments constitutifs des protéines (Swan, 1971a). Le feuillage de l'épinette blanche sain et bénéficiant de suffisamment d'azote est d'un vert profond, 7,5 GY 5-4/4-2 selon la notation de la Munsell Color Co. de Baltimore (Maryland). Sur les sites ou les microsites de faible fertilité, les semis sont incapables de synthétiser des quantités normales de chlorophylle et présentent généralement un feuillage jaune pâle, 2,5 GY 5-6/6. Cette couleur, associée à la petitesse des bourgeons et à la perte rapide des aiguilles de deux ans ou plus, confère à ces arbres un aspect caractéristique, que l'on qualifie souvent d'état « d'échec ». Le feuillage de l'année en cours de ces arbres contient

généralement un ou plusieurs macronutriments en faible concentration, p. ex., <1 % d'azote, <0,10 % de phosphore et <0,30 % de potassium (Sutton, 1975a). Les semis d'épinette blanche cultivés par Swan (1960a) dans une culture sur sable sans N étaient très petits et vert pâle, mais avec très peu de brunissement jusqu'à « une mort inévitable à la fin de la saison de croissance ». Avec une très faible teneur en N (1,12 ppm), les semis étaient petits et vert pâle, avec une certaine décoloration pourpre ou brune à la fin de la saison de croissance. Avec une faible teneur en N (11,2 ppm), les semis étaient plus petits que les témoins fertilisés suffisamment, mais ils étaient seulement d'un vert légèrement plus pâle. Swan (1971a) a proposé l'établissement de normes à respecter sur les teneurs en éléments nutritifs présentes dans les aiguilles d'épinettes blanches en pépinières. Les prélèvements seraient effectués de la mi-septembre à la mi-novembre dans le tiers supérieur de la cime : 1,10 % ou moins de matière sèche = carence aiguë, 1,10 à 1,30 % = carence modérée, 1,50 à 2,50 % = suffisant pour une croissance bonne à très bonne et 2,50 % ou plus = consommation luxueuse à toxique.

L'épinette blanche est une espèce relativement exigeante en éléments nutritifs; son feuillage et ses branches fines, lorsqu'ils sont bien développés, contiennent des teneurs relativement élevées en éléments nutritifs (Hendrickson et coll., 1987). Même des concentrations foliaires de 1,3 à 1,55 % d'azote auraient représenté un signe de carence modérée en azote chez des épinettes blanches en Colombie-Britannique (Ballard et Carter, 1986). Le taux d'azote dans l'écorce des branches de 0,5 à 2,5 cm dépassait 5 %. Le feuillage et les branches de moins de 0,5 cm atteignaient 8,64 %.

Dans de nombreux écosystèmes de la forêt boréale, la productivité des plantes est limitée par la disponibilité des éléments nutritifs minéraux. Turkington et coll. (1998) ont appliqué des engrais NPK sur une période de neuf ans à un écosystème à faible teneur en éléments nutritifs dans le territoire du Yukon et ont observé des changements dans la composition des espèces ainsi qu'une augmentation de leur taux de croissance, mais la production de cônes d'épinette blanche n'a pas été affectée.

Les semis d'épinette blanche ont été plus réactifs aux traitements à faible et à forte teneur en azote que les semis d'épinette noire (Dang et coll., 2000). Le traitement à haute teneur en azote a augmenté la conductance mésophylle et la photosynthèse chez les deux espèces, mais l'augmentation chez l'épinette blanche était presque deux fois plus importante que chez l'épinette noire.

La croissance de tous les organismes dépend de la disponibilité des éléments nutritifs et aucun n'est plus important que l'azote, qui est requis en grandes quantités à titre de constituant essentiel des protéines, des acides nucléiques et d'autres constituants cellulaires, y compris les enzymes. L'azote est un constituant essentiel de la chlorophylle, mais il influence la croissance et l'utilisation des sucres plus qu'il n'influence la photosynthèse par une réduction de la production de chlorophylle.

L'atmosphère terrestre contient une quantité abondante d'azote, dont près de 79 % sous forme de gaz N₂. Toutefois, le N₂ ne peut pas être utilisé par la plupart des organismes, car il existe une triple liaison entre les deux atomes d'azote, ce qui rend la molécule presque inerte. Pour que l'azote soit utilisé afin que les plantes puissent croître, il doit être « fixé » (combiné) sous

forme d'ions ammonium (NH_4) ou de nitrate (NO_3). L'altération des roches libère ces ions si lentement qu'elle a un effet négligeable sur la disponibilité de l'azote sous les formes requises. Par conséquent, l'azote est souvent le facteur limitatif de la croissance et de la production de biomasse dans tous les environnements où le climat et la disponibilité de l'eau sont propices à la vie.

L'azote pénètre dans une plante en grande partie par ses racines. Un « réservoir » d'azote soluble s'y accumule. Sa composition au sein d'une espèce de N varie fortement en fonction de plusieurs facteurs, notamment la durée du jour, l'heure de la journée, les températures nocturnes, les carences en éléments nutritifs et le déséquilibre de ces éléments. La longueur des jours courts favorise la formation d'asparagine, alors que la glutamine est produite sous des régimes de jours longs. L'obscurité favorise la dégradation des protéines qui s'accompagne d'une forte accumulation d'asparagine. La température nocturne modifie les effets attribuables à la durée de la nuit et l'azote soluble a tendance à s'accumuler en raison du retard dans la synthèse et la dégradation des protéines. Une température nocturne basse conserve la glutamine, alors qu'une température nocturne élevée augmente l'accumulation d'asparagine en raison de sa dégradation. Une carence en K accentue les différences entre les plantes de jours longs et de jours courts. En cas de carence de N et de P, le réservoir d'azote soluble est beaucoup plus petit, car l'absorption de nitrate et la réduction et la conversion de N en formes organiques sont plus limitées que la synthèse des protéines. Les carences en Ca, K et S affectent la conversion de l'azote organique en protéines plus que l'absorption et la réduction. La taille du réservoir d'azote soluble n'est pas un indicateur en soi du taux de croissance, mais la taille du réservoir par rapport à l'azote total peut être un rapport utile à cet égard. La disponibilité de l'azote dans le milieu d'enracinement affecte également la taille et la structure des trachéides formées dans les longues racines latérales de l'épinette blanche (Krasowski et Owens, 1999) (voir 3.5).

Les micro-organismes jouent un rôle central dans presque tous les aspects de la disponibilité de l'azote, et donc du maintien de la vie sur terre. Certaines bactéries peuvent convertir le N_2 en ammoniac par le processus appelé fixation de l'azote; ces bactéries vivent librement ou forment des associations symbiotiques avec des plantes ou d'autres organismes (p. ex., les termites, les protozoaires), tandis que d'autres bactéries transforment l'ammoniac en nitrate et le nitrate en N_2 ou en d'autres gaz azotés. De nombreuses bactéries et champignons dégradent la matière organique, libérant de l'azote fixe qui peut être réutilisé par d'autres organismes. Tous ces processus contribuent au cycle de l'azote.

Les parcelles d'essai de fertilisation ont fourni les meilleures preuves sur la capacité du sol à fournir des éléments nutritifs en fonction de la demande des arbres. Les résultats d'expériences menées dans des forêts exploitables du Canada et des États-Unis confirment l'hypothèse selon laquelle le manque d'azote limiterait généralement la croissance de certaines espèces de conifères, en particulier sur les sites secs (Foster et Morrison, 1983). La réaction des arbres à l'ajout de P et de K n'est observée qu'occasionnellement : p. ex., le pin rouge sur des sables d'épandage abandonnés par l'agriculture, a produit de 25 à 80 m³/ha de bois supplémentaire sur 5 à 10 ans après une fertilisation avec du K. Dans le cas de nombreuses espèces, une

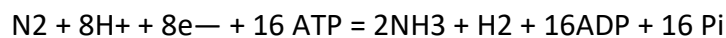
croissance supplémentaire est obtenue lorsque du P ou du K est ajouté à du N, mais généralement la réaction n'est pas significativement plus importante qu'avec du N seul. L'ajout d'urée (224 kg N/ha) aux peuplements naturels a produit, en moyenne, 15,6 m³/ha de bois supplémentaire en quatre ans avec le douglas vert et 8,5 m³/ha en cinq ans avec le pin gris. Dans les forêts de douglas vert et de pin gris, on a constaté des relations inverses entre l'indice de qualité du site et la réaction favorable à l'ajout d'azote, la plus forte augmentation de la croissance ayant été observée sur les sites les plus pauvres. Le sapin baumier, l'épinette rouge, l'épinette blanche et l'épinette noire ont moins bien réagi selon les moyennes observées sur cinq ans.

Fixation de l'azote

La foudre peut produire une quantité relativement faible d'ammoniac. Avec le recours au procédé industriel Haber-Bosch, on peut aussi produire une partie de l'ammoniac; on utilise un catalyseur à base de fer, de très hautes pressions et une température assez élevée. Cependant, il reste que la principale conversion de N₂ en ammoniac, et donc en protéines, ce sont les micro-organismes qui l'effectuent par le truchement du processus appelé fixation de l'azote (ou fixation du diazote).

Mécanisme de la fixation biologique de l'azote

La fixation biologique de l'azote peut être représentée par l'équation suivante, dans laquelle deux moles d'ammoniac sont produites à partir d'une mole d'azote gazeux, au prix de seize moles d'ATP et d'un apport d'électrons et de protons (ions hydrogène) :



Les procaryotes (les bactéries et les organismes apparentés) sont les seuls à produire cette réaction à l'aide d'un complexe enzymatique appelé nitrogénase. Cette enzyme se compose de deux protéines : une protéine de fer et une protéine de molybdène-fer. Les réactions se produisent alors que le N₂ est lié au complexe enzymatique de la nitrogénase. La protéine Fe est d'abord réduite par les électrons donnés par la ferrédoxine, puis la protéine Fe réduite se lie à l'ATP et réduit la protéine molybdène-fer, qui donne des électrons à N₂, produisant HN=NH. Dans deux autres cycles de ce processus (chacun nécessitant des électrons donnés par la ferrédoxine), HN=NH est réduit en H₂N-NH₂, qui est à son tour réduit en 2NH₃. Selon le type de micro-organisme, la ferrédoxine réduite qui fournit les électrons pour ce processus est générée par la photosynthèse, la respiration ou la fermentation.

Tous les organismes qui fixent l'azote sont des procaryotes (bactéries). Les bactéries fixatrices d'azote, dites « libres », vivent indépendamment des autres organismes. D'autres vivent en association symbiotique avec des plantes ou d'autres organismes (p. ex., les protozoaires).

Un point d'intérêt particulier réside dans le fait que le complexe enzymatique de la nitrogénase est très sensible à l'oxygène. Il est inactivé lorsqu'il est exposé à l'oxygène, car ce dernier réagit avec le composant ferreux des protéines. Bien que cela ne soit pas un problème pour les bactéries anaérobies, cela pourrait être un problème majeur pour les espèces aérobies telles que les cyanobactéries (qui génèrent de l'oxygène pendant la photosynthèse), ainsi que pour les bactéries aérobies libres des sols, telles que l'*Azotobacter* et la *Beijerinckia*. Ces organismes disposent de diverses méthodes pour surmonter le problème. Par exemple, les espèces

d'Azotobacter ont le plus haut taux de métabolisme respiratoire connu de tous les organismes. Elles pourraient donc protéger l'enzyme en maintenant une très faible concentration d'oxygène dans leurs cellules. Les espèces d'Azotobacter produisent également de grandes quantités de polysaccharides extracellulaires (tout comme les espèces de *Rhizobium* en culture). En maintenant l'eau dans la couche de polysaccharides, ces bactéries peuvent limiter le taux de diffusion de l'oxygène vers les cellules. Dans les organismes symbiotiques fixateurs d'azote, tels que *Rhizobium*, les nodules racinaires peuvent contenir des molécules piégeant l'oxygène, comme la leghaémoglobine, qui prend une couleur rose lorsque les nodules actifs fixateurs d'azote des racines de légumineuses sont ouverts. La léghémoglobine peut réguler l'apport d'oxygène aux tissus du nodule de la même manière que l'hémoglobine régule l'apport d'oxygène aux tissus des mammifères. Certaines cyanobactéries possèdent encore un autre mécanisme de protection de la nitrogénase : la fixation de l'azote se produit dans des cellules spéciales (hétérocystes) qui ne possèdent que le photosystème I (qu'elles utilisent pour générer de l'ATP par des réactions régies par la lumière), alors que les autres cellules possèdent à la fois le photosystème I et le photosystème II, qui génèrent de l'oxygène lorsque l'énergie lumineuse est utilisée pour la division de l'eau afin de fournir du H₂ pour la synthèse des composés organiques.

Fixation symbiotique de l'azote

Les nodules racinaires des légumineuses (p. ex., les pois, les haricots, le trèfle) sont les plus connus de symbioses fixatrices d'azote. *Frankia* est un genre du groupe bactérien appelé actinomycètes, des bactéries filamenteuses connues pour produire des spores en suspension dans l'air. Ce groupe comprend les espèces *Streptomyces*, qui vivent dans le sol et produisent de nombreux antibiotiques utilisés en médecine. Les espèces de *Frankia* se développent lentement en culture et nécessitent des milieux spécialisés, ce qui laisse croire qu'il s'agit de symbiotes spécialisés. L'aulne et les autres hôtes ligneux de *Frankia* sont des espèces pionnières typiques qui envahissent les sols pauvres en éléments nutritifs. Ces plantes bénéficient probablement de l'association fixatrice d'azote, tout en fournissant au symbiote bactérien des produits photosynthétiques.

Doran et coll. (2001) n'ont pas observé d'augmentation d'azote foliaire chez des épinettes blanches trouvées en concurrence étroite avec de l'aulne. Ils ont conclu qu'il s'agissait probablement d'un effet de dilution avec l'augmentation de la biomasse, même si les teneurs en azote du sol étaient élevées.

Minéralisation de l'azote

Les effets de l'exploitation commerciale de peuplements forestiers sur les transformations de l'azote qui se sont produites dans l'humus et dans le sol minéral ont été évalués par Gordon et Van Cleve (1983). Les recherches ont été menées en Alaska intérieur sur des sites occupés par des peuplements matures d'épinette blanche et sur deux sites récemment exploités. On a analysé de l'humus incubé in situ provenant d'un site occupé d'un peuplement mature d'épinette blanche (non encore récolté) et de deux sites où des peuplements d'âges différents venaient d'être récoltés. Sur le site non encore récolté, l'ammonium dominait. La minéralisation maximale de NH₄-N (taux de 300 µg N par 100 g de sol sec par jour) s'est produite au milieu de l'été et a de manière générale commencé à diminuer au début de

l'automne. Sur les deux sites récoltés, les résultats de l'analyse ont montré des taux d'accumulation de $\text{NH}_4\text{-N}$ presque invariablement plus faibles que le taux mesuré dans le site non récolté, ce qui révèle des taux élevés de nitrification. Peu après la récolte sur les deux sites, la concentration de $\text{NH}_3\text{-N}$ était extrêmement élevée. Par la suite, elle a diminué pour atteindre une teneur légèrement plus élevée que celle observée dans le site occupé par les peuplements matures. La nitrification a été fortement stimulée par la récolte et s'est poursuivie régulièrement tout au long de la saison. Dans le cas de la récolte du peuplement le plus « jeune », les processus combinés d'ammonification et de nitrification n'ont apporté au site qu'occasionnellement plus d'azote sur une base quotidienne par rapport à ce qui a été apporté au site occupé par le peuplement d'épinettes blanches matures. Dans le cas de la récolte du peuplement le plus « âgé », l'apport en azote provenant des processus combinés a montré plus de variabilité, notamment en fonction du temps écoulé depuis la récolte.

4.7.1.2 Phosphore

Comme l'azote, le phosphore est étroitement lié à de nombreux processus vitaux des plantes. Il est présent principalement en tant que composant structurel des acides nucléiques, l'acide nucléique désoxyribonucléique (AND) et l'acide nucléique ribose (ANR), et en tant que constituant des phospholipides gras, importants pour le développement et le fonctionnement des membranes. Il est présent sous des formes organiques et inorganiques, qui sont toutes deux facilement transloquées. Tous les transferts d'énergie dans la cellule dépendent de manière critique du phosphore.

Une carence en phosphore peut produire des symptômes similaires à ceux d'une carence en azote (Black, 1957), mais elle est beaucoup plus difficile à diagnostiquer (Russell, 1961). Une carence en phosphore peut être extrême, sans indication évidente de la cause. Par exemple, les semis de plusieurs espèces, y compris l'épinette de Sitka, ont montré des réactions fortes et constantes à l'ajout de phosphore dans des pépinières très acides en Angleterre, même si le seul symptôme visible de carence était un léger manque de lustre dans le feuillage de certaines espèces (Benzian, 1965). Les semis d'épinette blanche cultivés par Swan (1960a) sur sable sans P étaient très petits et teintés d'un violet profond. Cultivés avec une très faible teneur en phosphore (0,62 ppm), les semis étaient petits et certains des plus petits étaient teintés d'un violet profond. Avec un faible taux de phosphore (6,2 ppm), les semis étaient de bonne couleur et plus grands que les témoins qui avaient reçu 62 ppm de phosphore.

L'absorption de phosphore peut régir la croissance en hauteur de l'épinette blanche (Armson, 1966).

Swan (1971b) a proposé des normes provisoires de teneurs en phosphore dans les aiguilles de l'année en cours de plants d'épinette blanche cultivés en pépinière devant être prélevées entre la mi-septembre et la mi-novembre dans le tiers supérieur de la cime : 0,11 % ou moins de matière sèche = carence aiguë, 0,11 à 0,14 % = carence modérée, 0,18 à 0,28 % = suffisant pour une croissance bonne à très bonne, 0,32 % ou plus = consommation luxueuse à toxique.

Sur certains sols, la nutrition en phosphore de certains conifères, y compris les épinettes, dépend de la capacité des mycorhizes à absorber le phosphore du sol et à le rendre disponible à l'arbre, demeuré jusqu'alors inaccessible aux racines non mycorhizées. Les semis d'épinette

blanche, cultivés en serre dans du sable carencés en phosphore selon des tests effectués, sont demeurés très petits et violets pendant de nombreux mois jusqu'à ce qu'une inoculation mycorhizienne spontanée survienne, dont l'effet s'est manifesté par le verdissement du feuillage et une croissance vigoureuse des pousses.

4.7.1.3 Potassium (K)

Contrairement à d'autres éléments majeurs, le potassium n'entre dans la composition d'aucun des constituants importants des plantes impliqués dans le métabolisme (Swan, 1971a), mais il est présent dans toutes leurs parties en quantités substantielles. La présence du K semble particulièrement importante dans les feuilles et aux points de croissance. Le potassium est remarquable parmi les éléments nutritifs pour sa mobilité et sa solubilité dans les tissus végétaux. Les processus impliquant le potassium comprennent la formation des hydrates de carbone et des protéines, la régulation de l'humidité interne des plantes, en tant que catalyseur et agent de condensation de substances complexes, en tant qu'accélérateur de l'action des enzymes et en tant que contributeur à la photosynthèse, en particulier en situation de faible intensité lumineuse.

Lorsque les teneurs en potassium dans un sol sont élevées, les plantes absorbent plus de potassium qu'il ne leur en est nécessaire pour qu'elles poussent bien. Le terme de *consommation de luxe* a été appliqué à cette situation. En cas de carence modérée en potassium chez une plante, les effets apparaissent d'abord dans les tissus plus anciens et, de là, progressent vers les points de croissance. Une carence aiguë affecte gravement les points de croissance et du dépérissement se produit fréquemment. Les symptômes d'une carence en potassium chez l'épinette blanche comprennent : brunissement et mort des aiguilles (chlorose), réduction de croissance en hauteur et en diamètre, rétention moindre des aiguilles et réduction de la longueur des aiguilles (Heiberg et White, 1951). Une relation entre la nutrition en potassium et la résistance au froid a été trouvée chez plusieurs espèces d'arbres, y compris deux espèces d'épinettes (Sato et Muto, 1951).

Les semis d'épinette blanche cultivés dans une culture sur sable avec 0 ppm de potassium sont restés très petits et leurs aiguilles vert pâle à pointe brune sont devenues violettes ou brunes au fur et à mesure que la nécrose se développait. Dans un traitement à 0,78 ppm de potassium, la mortalité a été de 40 %, mais les survivants, bien que restés petits, semblaient modérément sains, caractérisés par des pointes jaunes sur les aiguilles primaires inférieures seulement (Swan, 1960a). Les semis ayant reçu 7,8 ppm de K (« une faible teneur en potassium ») ont présenté une couleur normale et il y a eu peu de mortalité, mais leur croissance en hauteur est demeurée légèrement inférieure à celle des témoins.

Swan (1971a) a proposé des normes provisoires de teneurs en potassium dans les aiguilles de l'année en cours de plants d'épinette blanche cultivés en pépinière devant être prélevées entre la mi-septembre et la mi-novembre dans le tiers supérieur de la cime : 0,19 % ou moins de matière sèche = carence aiguë, 0,19 à 0,30 % = carence modérée, 0,45 à 0,80 % = suffisant pour une croissance bonne à très bonne, 0,80 % ou plus = consommation luxueuse à toxique. Heiberg et White (1951) ont constaté que des symptômes de carence étaient susceptibles de se

développer dans le feuillage de l'épinette blanche à des concentrations foliaires de K inférieures à 0,15 %.

Swan (1960a) a étudié l'influence sur des semis d'épinette blanche poussant dans une culture sur sable d'une augmentation de la concentration de potassium dans une solution nutritive tout en maintenant le Mg constant (48 ppm) (tableau 4.3).

Tableau 4.3. Concentration de potassium et de magnésium dans des semis d'épinette blanche cultivés sur sable à différentes concentrations de potassium, mais à des concentrations constantes de magnésium (d'après Swan, 1960a).

	Potassium dans la solution nutritive (ppm)			
	0	0,78	7,8	78
K (% poids sec) dans la partie aérienne des semis	0,19	0,26	1,20	1,74
Mg (% poids sec) dans la partie aérienne des semis	0,34	0,24	0,23	0,22

Une étude parallèle de l'influence de l'augmentation de la concentration de magnésium dans la solution nutritive, à concentration constante de potassium, a donné des résultats similaires (tableau 4.4). Là encore, des résultats similaires ont été obtenus pour d'autres espèces, notamment l'épinette noire et le pin gris.

Tableau 4.4. Concentration de magnésium et de potassium dans des semis d'épinette blanche cultivés sur sable à différentes concentrations de magnésium, mais à des concentrations constantes de potassium (d'après Swan 1960).

	Magnésium dans la solution nutritive (ppm)			
	0	0,48	4,8	48
Mg (% poids sec) dans la partie aérienne des semis	0,06	0,08	0,14	0,25
K (% poids sec) dans la partie aérienne des semis	2,05	2,05	1,90	1,51

Dans les deux séries de données, il est évident que la concentration de K et de Mg augmente avec la concentration de ces éléments dans la solution nutritive, mais avec une diminution concomitante de la concentration de l'autre élément, ce qui est plus évident dans le tableau 4.3 que dans le tableau 4.4. Swan (1960a) a noté que dans son expérience, dans laquelle le potassium était toujours en abondance, la tendance consistait en un passage à des concentrations anormalement élevées à des concentrations normales.

Jacob (1958) a discuté assez abondamment de l'aggravation de la carence en magnésium par la fertilisation au potassium. Les besoins en magnésium des plantes cultivées sont influencés par le régime de fertilisation et par l'effet antagoniste du potassium sur l'absorption du magnésium. Comme les ions d'hydrogène et d'ammonium, les ions potassium, facilement mobiles, augmentent également la vitesse de diffusion de l'ion magnésium, plus lourd. Comme l'ion magnésium a la vitesse de diffusion la plus faible parmi les différents cations du sol, sa mobilité souffre le plus de l'augmentation de la teneur en potassium de la solution du sol, en particulier en cas d'ajouts importants de potassium, car alors seuls quelques ions de magnésium s'opposent aux nombreux ions de potassium. Bradfield et Peech (1945) ont constaté que l'absorption de potassium du sol était réduite par l'application de magnésium au sol et que sur des sols pauvres en potassium, cela pouvait induire une carence en potassium

dommageable. D'autres preuves citées par Jacob (1958) ont montré que sur les sols acides, un bon apport de potassium intensifiait la carence en magnésium si les engrais appliqués étaient exempts de magnésium. On a émis l'idée que le magnésium disponible dans le sol se faisait déplacer par le potassium puis lessiver et que, en raison de l'antagonisme des ions, le potassium augmentait la difficulté de la plante à absorber le magnésium. Sur les sols sablonneux pauvres, l'effet d'un engrais au magnésium a été d'autant plus important que les plantes étaient bien pourvues en azote et en potassium. Des résultats similaires ont également été obtenus avec des semis d'autres espèces, notamment l'épinette noire et le pin gris.

4.7.1.4 Calcium

Le calcium dans les plantes se trouve principalement dans les feuilles, avec des concentrations plus faibles dans les graines, les fruits et les racines. Une de ses principales fonctions est d'être un constituant des parois cellulaires. Lorsqu'il est associé à certains composés acides des pectines gélatineuses de la lamelle mitoyenne, le calcium forme un sel insoluble. Il est aussi intimement impliqué dans la formation des méristèmes et est particulièrement important dans le développement des racines, jouant des rôles clés dans la division cellulaire, l'élongation cellulaire et la détoxification des ions d'hydrogène. D'autres fonctions attribuées au calcium comprennent la neutralisation des acides organiques, l'inhibition de certains ions activés par le potassium et dans l'absorption de l'azote. Une caractéristique notable des plantes carencées en calcium porte sur le système racinaire. Une plante carencée en calcium voit son système racinaire rabougir (Russell, 1961). Les racines sont généralement touchées avant les parties au-dessus du sol (Chapman, 1966).

Swan (1971a) a proposé des normes provisoires de teneurs en calcium dans les aiguilles de l'année en cours de plants d'épinette blanche cultivés en pépinière devant être prélevées entre la mi-septembre et la mi-novembre dans le tiers supérieur de la cime de : 0,05 % ou moins de matière sèche = carence aiguë, 0,05 à 0,10 % = carence modérée, 0,15 à 0,40 % = suffisant pour une croissance bonne à très bonne, 0,40 % ou plus = consommation luxueuse à toxique.

Jusqu'au stade de fourré, il existe généralement une corrélation négative entre la concentration de calcium dans le feuillage de l'épinette blanche et la croissance en hauteur (Sutton, 1968). Une explication plausible réside dans le fait que le calcium s'accumule jusqu'à ce que l'absorption des autres éléments nutritifs plus directement impliqués dans la division cellulaire, p. ex., l'azote, le phosphore et le potassium, atteigne des concentrations utilisables.

4.7.1.5 Magnésium

Le rôle exceptionnel du magnésium dans la nutrition des plantes est celui d'être un constituant de la molécule de chlorophylle. En tant que « porteur », il est également concerné par de nombreuses réactions enzymatiques à titre d'activateur efficace, dans lesquelles il est étroitement associé à des composés phosphorés fournisseurs d'énergie. Le magnésium est très mobile dans les plantes et, comme le potassium, lorsqu'il est insuffisant, il est transloqué des tissus plus anciens vers les plus jeunes, de sorte que les signes de carence apparaissent d'abord sur les aiguilles les plus anciennes, puis s'étendent progressivement aux tissus plus jeunes.

Swan (1971a) a proposé des normes provisoires de magnésium dans les aiguilles de l'année en cours de plants d'épinette blanche cultivés en pépinière devant être prélevées entre la mi-

septembre et la mi-novembre dans le tiers supérieur de la cime : 0,04 % ou moins de matière sèche = carence aiguë, 0,04 à 0,06 % = carence modérée, 0,10 à 0,20 % = suffisant pour une croissance bonne à très bonne, 0,20 % ou plus = consommation luxueuse à toxique.

La chlorose du feuillage de l'épinette blanche a été associée à une carence en magnésium dans une pépinière du Wisconsin, lorsque les concentrations en éléments nutritifs du sol se situaient entre 0,000 6 et 0,001 6 en magnésium échangeable et entre 0,003 85 et 0,006 61 en calcium échangeable. Les semis n'ont montré aucun signe de carence lorsqu'ils ont poussé dans un sol contenant de 0,002 8 à 0,004 0 de magnésium échangeable et de 0,010 à 0,016 de calcium échangeable (Voigt et coll., 1958). Des symptômes visuels de carence en magnésium ont été signalés sur des plants d'épinette de Norvège de pépinières ayant des concentrations de magnésium foliaire inférieures à 0,05 % (Ingestad, 1960) et inférieures à 0,072 % (Himmelfreundpointner, 1966).

4.7.2 Micronutriments

Les plantes (y compris l'épinette blanche) ont de manière générale la capacité d'accumuler la plupart des oligo-éléments. À cet égard, certaines plantes font des indicateurs sensibles de l'environnement chimique dans lequel elles poussent (Dunn, 1991); certaines autres sont dotées de mécanismes de barrière qui leur permettent d'exclure un élément ou une espèce ionique particulière ou d'en limiter l'absorption, p. ex., les rameaux d'aulne accumulent couramment le molybdène, mais pas l'arsenic, alors que l'inverse est vrai dans le cas de l'écorce d'épinette (Dunn, 1991). Par ailleurs, une plante peut s'imprégner par le truchement de son système racinaire de la signature géochimique de la masse de sol et des eaux souterraines qu'elle contient. L'échantillonnage est facilité par la tendance de nombreux éléments à s'accumuler dans les tissus aux extrémités de la plante.

Certains éléments sont plus fortement concentrés dans les épinettes rouges et noires que dans les épinettes blanches et l'inverse est vrai de quelques autres éléments (Dunn, 1991).

4.8 Teneurs en éléments nutritifs dans les plants d'épinette blanche

Les protocoles d'échantillonnage sur les taux d'éléments nutritifs varient selon les autorités compétentes. En Colombie-Britannique, l'échantillonnage des semis à des fins d'analyse des éléments nutritifs a normalement lieu à la fin de l'automne ou au début de l'hiver, lorsque les taux de changement d'éléments nutritifs ont diminué de beaucoup par rapport à ceux qui se produisent plus tôt dans la saison de croissance (McClain, 1984). Des pousses ou des plantes entières de semis 1+0 sont couramment analysées, alors que dans le cas de plants plus anciens, seules les aiguilles sont échantillonnées.

Les analyses chimiques des sols et des plantes peuvent aider le responsable de la pépinière à maintenir une fertilité du sol adéquate pour une croissance satisfaisante du matériel de plantation, principalement en détectant les carences évidentes plutôt que de fertiliser à la dernière minute. La question de la fertilisation est depuis quelques années le principal critère de production de plants de la qualité souhaitée.

Les concentrations d'azote dans la plupart des organes de plants d'épinette blanche diminuent fortement au début de leur saison de croissance et restent ensuite plus ou moins stables

pendant le reste de la saison de croissance. La concentration en phosphore varie considérablement d'un organe à l'autre et dans tous les organes, sauf dans le cas des racines, où l'on observe une forte diminution au cours du premier mois de la deuxième saison de croissance. Cependant, vers le début du mois d'août, tant au cours de la première que de la deuxième saison de croissance, la concentration de phosphore devient très similaire dans tous les organes, « ce qui distingue très nettement cet élément de l'azote et du potassium » (Armson, 1960). Les concentrations de potassium n'ont pas diminué de façon marquée au début de la saison de croissance. Comme pour l'azote, l'absorption de potassium est généralement similaire aux courbes de croissance relative et de taux d'assimilation net pendant les première et deuxième saisons de croissance.

Dans une autre étude menée à la pépinière St Williams, les taux de fertilisation du matériel de pépinière d'épinette blanche et le calendrier d'application ont été examinés, ce qui a permis de constater que la teneur et la concentration en azote réagissaient positivement à l'augmentation de la fertilisation (Armson, 1963a), mais que la concentration en phosphore foliaire n'était pas affectée de façon significative par le taux de fertilisation ou le calendrier d'application. Les teneurs ont augmenté avec le taux d'engrais. Les concentrations foliaires de potassium ont montré une diminution générale et les teneurs ont montré une augmentation générale avec une augmentation du taux d'engrais.

À la pépinière Swastika, dans le nord de l'Ontario (48 °N), des épinettes blanches ont réagi beaucoup plus fortement que les pins à la fertilisation de fin de saison. À la fin de la deuxième année, la fertilisation en fin de saison avait augmenté leur croissance de 114 % et de 74 % par rapport à celle des témoins (Armson et coll., 1963).

Les taux d'éléments nutritifs dans les jeunes épinettes blanches cultivées à des fins de plantation sont assez bien établis en Ontario (Armson et Sadreika, 1974) et au Québec (Swan, 1960a, 1971a). Les taux varient selon la saison, le type de plant, la partie du plant, l'âge et l'environnement édaphique. Les quantités d'éléments nutritifs présents dans le sol sont importantes, mais les rapports entre les différents éléments nutritifs présents exercent également une forte influence sur l'absorption. Lavender et coll. (1990) ont recommandé des gammes souhaitables de concentrations d'éléments nutritifs dans le sol avant l'ensemencement ou la transplantation dans les pépinières de la Colombie-Britannique : pH de 5,2 à 5,8, matière organique de 3 à 8 %, azote total Kjeldahl de 0,20 à 0,25 %, capacité d'échange cationique de 15 à 20 meq/100 g, phosphore par la méthode Bray I de 100 à 250 ppm, potassium de 78 à 117 ppm, calcium de 1000 à 1600 ppm et magnésium inférieur à 340 ppm. Cependant, le pourcentage d'azote déterminé par la méthode Kjeldahl est largement fonction de la teneur en matière organique du sol et informe rarement sur la disponibilité de l'azote pour les plantes (van den Driessche, 1984a).

La capacité d'échange cationique est un concept qui a été défini de manière arbitraire (Russell, 1961). Les définitions les plus courantes sont basées sur la détermination de la quantité d'ions simples, p. ex., Na^+ , NH_4^+ , Ca^{++} ou Ba^{++} qu'un sol peut contenir lorsque la solution de sol, généralement tamponnée à un pH d'environ 7, est lessivée à travers le sol. Le tampon de pH 8,1 tri-éthanolamine a également été utilisé. Dans l'ensemble, les quatre cations donnent à peu

près la même capacité d'échange, mais l'importante variation qui a été observée ne peut permettre de discussion sur la capacité d'échange cationique d'un sol à n'importe quel pH sans préciser en même temps la méthode utilisée.

Le statut nutritif d'un plant d'épinette blanche prêt pour la plantation est élevé (Armson et Carman, 1961). Cependant, de forts stress nutritionnels peuvent se développer, même au cours de la première saison de croissance, et le « stress de la plantation » peut expliquer une partie de ce phénomène. Les éléments nutritifs mobiles peuvent être lessivés des racines et des parties aériennes immédiatement après la plantation. Puis, avec le début du débourrement, les tissus en développement puisent des éléments nutritifs dans les anciens tissus, ainsi que dans le sol. Cependant, le système racinaire a subi des dommages autant lors du repiquage, de l'emballage, de l'entreposage et de la distribution, avant d'avoir été planté dans un environnement généralement beaucoup moins fertile que le sol de la pépinière dans lequel il a poussé. Sur les sites infertiles ou hautement compétitifs, la capacité du système racinaire d'un plant nouvellement planté à maintenir un statut nutritif élevé risque fort d'être compromise. Ce moment où il y a une réduction rapide des concentrations de nutriments foliaires chez les épinettes blanches nouvellement plantées qui est attribuable aux dommages et à la désorganisation des racines est appelé « stress de plantation ». Il n'est pas facile de le séparer de l'effet du site, mais l'importance de ce stress de plantation peut être déduite d'une comparaison des concentrations de nutriments (à des stades similaires de la phénologie) avant et après une période d'une ou plusieurs années pendant laquelle on peut s'attendre à ce que l'équilibre avec le site ait eu lieu. La chute des concentrations foliaires l'année de la transplantation au-dessous des concentrations atteintes l'année suivante, comme illustrées par Sutton (1968) avec le potassium, peut être considérée comme représentant l'effet de perturbation de la plantation.

Teneurs en éléments nutritifs dans le feuillage

Au cours des premières années qui suivent la plantation, les teneurs en éléments nutritifs présentes dans le feuillage des épinettes blanches subissent des changements considérables. Le schéma de base du changement de la concentration en azote, en phosphore et en potassium dans le nouveau feuillage est le suivant : des concentrations initiales maximales qui diminuent ensuite rapidement au cours de la première partie de la saison de croissance puis qui diminuent moins rapidement (Sutton, 1968). Cependant, lorsqu'un élément nutritif est en faible quantité dans un sol, la concentration foliaire de cet élément peut augmenter en fin de saison. La concentration de potassium dans le feuillage de l'année en cours de l'épinette blanche au cours des première et deuxième saisons de croissance a augmenté entre septembre et novembre, reflétant probablement la libération des éléments nutritifs de la végétation morte et mourante, qui se trouve peut-être renforcée par la croissance des racines en fin de saison (Sutton, 1968).

L'ampleur de la diminution des éléments nutritifs est fortement influencée par le type de sol (tableau 4.5). Les concentrations d'éléments nutritifs dans le feuillage de l'épinette blanche varient en fonction de la fertilité du milieu de croissance, des autres conditions de croissance, de l'âge et du stade phénologique et saisonnier des aiguilles. L'état nutritionnel du feuillage reflète le régime nutritif du site (Gordon et Van Cleve, 1987). Les gammes d'éléments nutritifs

dans le feuillage associées à une bonne croissance de l'épinette blanche varient en fonction de nombreux facteurs, notamment l'âge de la plante, les jeunes semis présentant généralement des concentrations plus élevées d'éléments nutritifs que les arbres plus âgés et surtout que les arbres au stade de poteau.

Tableau 4.5. Réduction de la concentration de phosphore dans le feuillage de l'année en cours de l'épinette blanche, du 26 juin au 9 août de la première saison de croissance après transplantation; moyenne des cinq mêmes traitements à chaque date d'échantillonnage et sur chaque sol, exprimée en pourcentage de la concentration initiale sur l'argile P63 (Sutton 1968).

Site	Réduction de la concentration en P (%)
P63 argile	26
P63 loam	55
P63 sable	63

Dans des peuplements de la Colombie-Britannique, un taux d'azote foliaire de 1,55 % Ballard et Carter (1986) avait indiqué que la teneur en azote dans le sol était adéquate.

4.9 Phytohormones

Des hormones spécifiques et des régulateurs de croissance des plantes (RCP) interviennent dans leur croissance et leur développement (Ross et coll., 1983). Les taux d'hormones endogènes sont influencés par l'âge de la plante, sa résistance au froid, sa dormance et d'autres conditions métaboliques tels que la photopériode, la sécheresse, la température, ainsi que d'autres conditions environnementales externes et sources exogènes de RCP, p. ex., les applications externes et l'origine rhizosphérique.

RÉFÉRENCES

- Ackerman, R.F. 1957. The effect of various seedbed treatments on the germination and survival of white spruce and lodgepole pine seedlings. Can. Dep. Northern Affairs & National Resour., For. Branch, Ottawa ON, Tech. Note 63. 23 p.
- Adams, G.W. 1990. Flower induction with gibberellic acid 4/7. p. 69 *dans* F.C Yeh, J.I. Klein et S. Magnussen, eds. Tree Improvement – Picking the Winners. Sympos., Edmonton AB, Aug. 1989. Proc. Part 2, 22nd Meet. Can. Tree Improv. Assoc.
- Ahlgren, C.E. 1957. Phenological observations of nineteen native tree species. Ecology 38:622–628.
- Ahlgren, C.E.; Hansen, R.L. 1957. Some effects of temporary flooding on coniferous trees. J. For. 55:647–650.
- Alden, J. 1985. Biology and management of white spruce seed crops for reforestation in subarctic taiga forests. Univ. Alaska–Fairbanks, School Agric. Land Resource Manage., Agric. For. Exp. Sta., Bull. 69, 51 p.
- Alden, J.; Loopstra, C. 1987. Genetic diversity and population structure of *Picea glauca* on an altitudinal gradient in interior Alaska. Can. J. For. Res. 17:1519–1526.
- Aldridge, F.; Hudson, R.H. 1958. Growing quality softwoods: variation in strength and density of *Picea abies* specimens taken from a commercial consignment. Quart. J. For. 52(2):107–114.
- Alemdag, I.S. 1982. Aboveground dry matter of jack pine, black spruce, white spruce and balsam fir trees at two localities in Ontario. For. Chron. 58:26–30.
- Alemdag, I.S. 1984. Wood density variation of 28 tree species from Ontario. Agric. Can., Can. For. Serv., Petawawa National For. Instit., Chalk River ON, Inf. Rep. PI-X-45. 12 p.
- Alexander, R.R. 1958. Silvical characteristics of Engelmann spruce. USDA, For. Serv., Rocky Mountain For. Range Exp. Sta., Fort Collins CO, Paper 31. 20 p.
- Alexander, R.R.; Edminster, C.B. 1983. Engelmann spruce seed dispersal in the central Rocky Mountains (*Picea engelmannii*). USDA For. Serv., Rocky Mountain and Range Exp. Sta., Fort Collins, CO, Research Note RM-424. 4 p.
- Allen, G.S. 1957. Storage behavior of conifer seeds in sealed containers held at 0°F., 32°F., and room temperature. J. For. 55:278–281.
- Arlidge, J.W.C. 1967. The durability of scarified seedbeds for spruce regeneration. B.C. For. Serv., Victoria BC, Res. Note 42. 20 p.
- Armson, K.A. 1958. The effect of two planting methods on the survival and growth of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) in eastern Ontario. For. Chron. 34:376–379.
- Armson, K.A. 1960. White spruce seedlings: the growth and seasonal absorption of nitrogen, phosphorus, and potassium. Univ. Toronto, Toronto ON, For. Bull., No. 6. 37 p.

- Armson, K.A.; Carman, R.D. 1961. Forest tree nursery soil management. Ont. Dep. Lands & Forests, Timber Branch, Ottawa ON. 74 p.
- Armson, K.A. 1963. The effects of levels and times of fertilizer application on the growth and white spruce seedlings. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 27:596–597.
- Armson, K.A.; Reese, K.H.; Carman, R.D. 1963. Time of fertilizer application affects size of conifer seedlings. USDA, For. Serv., Tree Plant. Notes 59:9–12.
- Armson, K.A. 1964. Growth measurements of white spruce seedlings. p. 7 *dans* Univ. Toronto, Faculty For., Ann. Rep. For. Res. Glendon Hall Lab., Toronto ON.
- Armson, K.A. 1965. Seedling growth. p. 10–15 *dans* Proc. Nursery Soil Improvement Sessions, New York State Univ. Coll. For. at Syracuse NY.
- Armson, K.A. 1966. The growth and absorption of nutrients by fertilized and unfertilized white spruce seedlings. *For. Chron.* 42(2):127–136.
- Armson, K.A.; Sadreika, V. 1974. Forest tree nursery soil management and related practices. Ont. Min. Nat. Resour., Div. For. For. Manage. Branch, Toronto ON. 177 p.
- Arnott, J.T. 1974a. Germination and seedling establishment. p. 55–66 *dans* J.H. Cayford, ed. Direct Seeding Symposium, Timmins ON, Sept. 1973, Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., Ottawa ON, Proc., Publ. 1339.
- Arnott, J.T. 1974b. Growth response of white and Engelmann spruce provenances to extended photoperiod using continuous and intermittent light. *Can. J. For. Res.* 4:69–75.
- Arnott, J.T. 1979. Effect of light intensity during extended photoperiod on growth of amabilis fir, mountain hemlock, and white and Engelmann spruce seedlings. *Can. J. For. Res.* 9:82–89.
- Ashihara, H.; Loukanina, N.; Stasolla, C.; Thorpe, T.A. 2001a. Pyrimidine metabolism during somatic embryo development in white spruce (*Picea glauca*). *J. Plant Physiol.* 158:613–621.
- Ashihara, H.; Stasolla, C.; Loukanina, N.; Thorpe, T.A. 2001b. Purine metabolism during white spruce somatic embryo development: salvage of adenine, adenosine, and inosine. *Plant Sci.* 160:647–657.
- Baldwin, H.I. 1927. A humus study in Norway. *Ecology* 8:380–383.
- Baldwin, H.I. 1931. The period or height growth in some northeastern conifers. *Ecology* 12: 665-689.
- Ballard, T.M.; Carter, R.E. 1986. Evaluating forest stand nutrient status. B.C. Min. For., Victoria BC, Land Manage. Rep. 20. (cité dans Coates et coll. 1994)
- Bannan, M.W. 1942. Notes on the origin of adventitious roots in native Ontario conifers. *Amer. J. Bot.* 29:593–598.
- Bannan, M.W. 1963. Cambial behavior with reference to cell length and ring width in *Picea*. *Can. J. Bot.* 41:811–822.

- Bassman, J.H. 1989. Influence of two site preparation treatments on ecophysiology of planted *Picea engelmannii* × *glauca* seedlings. *Can. J. For. Res.* 19(11):1359–1370.
- Basu, R.N.; Roy, B.N.; Bose, T.K. 1970. Interaction of abscisic acid and auxin in rooting of cuttings. *Plant & Cell Physiol.* 11:681–684.
- Beardmore, T.L.; Wetzell, S.; Regan, S.M. 1997. Poplar seed storage proteins. Chapt. 17, p. 131–142 *dans* N.B. Klopfenstein, Y.W. Chun, M.S. Kim et M.R. Ahuja, eds. M.C. Dillon, R.C. Carman et L.G. Eskew, Tech. eds. 1997. Micropropagation, genetic engineering, and molecular biology of *Populus*. USDA, For. Serv., Rocky Mountain Res. Sta., Fort Collins CO, Gen. Tech. Rep. RM-GTR-297.
- Beaulieu, J. 2002. For increased yield, white spruce is a sure bet. *Nat. Resour. Can., Can. For. Serv., Sainte-Foy QC, Res. Notes* 9. 2 p.
- Bell, F.W. 1991. Critical silvics of conifer crop species and selected competitive vegetation in northwestern Ontario. *For. Can., Sault Ste. Marie, Ont./Ont. Min. Nat. Resour., Northwestern Ont. For. Tech. Devel. Unit, Thunder Bay ON, COFRDA Rep. 3310/ NWOFTDU Tech. Rep.* 19. 177 p.
- Belyea, R.M., Fraser, D.A.; Rose, A.H. 1951. Seasonal growth of some trees in Ontario. *Forestry Chronicle* 27:300–305.
- Benninghoff, W.S. 1952. Interaction of vegetation and soil frost phenomena. *Arctic* 5:34–44.
- Benzian, B. 1965. Experiments on nutrition problems in forest nurseries. U.K. Forestry Commission, London, U.K., *Bull.* 37. 251 p. (Vol. I) and 265 p. (Vol II).
- Berg, E.E.; Chapin, F.S. III 1994. Needle loss as a mechanism of winter drought avoidance in boreal conifers. *Can. J. For. Res.* 24(6):1144–1148.
- Bergmeyer, H.-U. 1963. Principles of enzymatic analysis. p. 3–13 *dans* H.-U. Bergmeyer, ed. *Methods of Enzymatic Analysis*. Verlag Chemie, GMBH, Weinheim/Bergstr., Academic Press, New York NY.
- Berry, A.B. 1964. A time study in pruning plantation white spruce and red pine. *For. Chron.* 40:122–128.
- Berry, A.B.; Innes, M.R. 1967. Epicormic branching in pruned white spruce. *Can. Dep. For. and Rural Devel., For. Branch, Ottawa ON, Bi-mo. Res. Notes* 23(1):7.
- Binder, W.D.; Spittlehouse, D.L.; Draper, D.A. 1988. Post-planting studies of the physiology of white spruce 1984–1985, E.P. 966. B.C. Min. For., Res. Branch, Victoria BC, *Progr. Rep.* 5, unpubl. 85 p. [Coates et coll. 1994]
- Birks, H.J.B.; Peglar, S.M. 1980. Identification of *Picea* pollen of Late Quaternary age in eastern North America: a numerical approach. *Can. J. Bot.* 58:2043–2058.
- Björkman, E. 1942. Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. (On the conditions for the formation of mycorrhiza in pine and spruce). *Symb. Bot. Upsaliens.*, 6(2):1–190.

- Björkman, E. 1970. Mycorrhiza and tree nutrition in poor forest soils. *Studia Forestalia Suecica* 83:1–23.
- Black, C.A. 1957. *Soil-plant relationships*. New York, Wiley and Sons. 332 p.
- Blais, J. R. 1961. Aerial application of insecticides and the suppression of incipient budworm outbreaks. *For. Chron.* 37(3):203–210.
- Blum, B.M. 1988. Variation in the phenology of bud flushing in white and red spruce. *Can. J. For. Res.* 18(3):315–319.
- Boe, K.N. 1954. Periodicity of cone crops for five Montana conifers. *Montana Acad. Sci., Helena MT, Proc.* 14:5–9.
- Bolghari, H.A.; Bertrand, Y. 1984. Tables préliminaires de production des principales essences résineuses plantées dans la partie centrale du sud du Québec. Gouv. du Québec, Québec QC, *Mém. rech. for.* 79. (cité dans Beaulieu 2002)
- Bonan, G.B. 1993. Physiological control of the carbon balance of boreal forest ecosystems. *Can. J. For. Res.* 23(7):1453–1471.
- Bongarten, B.C.; Hanover, J.W. 1985. Accelerating seedling growth through photoperiod extension for genetic testing: a case study with blue spruce *Picea pungens*. *For. Sci.* 31:631–643.
- Bonner, F.T.; Karrfalt, R.P., eds. 2008. *The woody plant seed manual*. United States Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC, Handbook No 727, 1223 p.
- Bornebusch, C.H. 1931. Hedeskovenes Forryngelse. III Dybtgaaende Jordbundsundersøgelser. [Régénération de forêts de bruyères. III. Études sur les sols profonds.] *Det forstlige Forsøgsvaesen i Danmark* 13:1–50.
- Bowden-Green, R. 1988. Province of British Columbia Ministry of Forests Seed Centre. p. 10 *dans* T.D. Landis, Tech. Coord. Proc. Meet. Western Forest Nursery Assoc. USDA, For. Serv., Rocky Mount. For. Range Exp. Sta., Gen. Tech. Rep. RM-167.
- Bowman, A.B. 1944. Growth and occurrence of spruce and fir on pulpwood lands in northern Michigan. Michigan State Coll. Agric. Exp. Sta., Section of Forestry, East Lansing MI, Tech. Bull. 188, 82 p.
- Boyce, R.L.; Lucero, S.A. 1999. Role of roots in winter water relations of Engelmann spruce saplings. *Tree Physiol.* 19:893–898.
- Bradfield, K.; Peech, M.J. 1945. *Amer. Soc. Agron.* 37:404–407. (cité dans Jacob 1948)
- Brayshaw, T.C. 1960. Key to the native trees of Canada. Canada Dep. For., Bull. 125. 43 p.
- Brix, H. 1972. Growth response of Sitka spruce and white spruce seedlings to temperature and light intensity. Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., Pacific For. Res. Centre, Victoria BC, Inf. Rep. BC-X-74. 17 p.
- Brunet, O. 1866b. On the Canadian species of the genus *Picea*. *Can. Naturalist and Geologist New Series, Dec.* III:102–110.

- Büsgen, M.; Münch, E. 1929. The Structure and Life of Forest Trees, 3rd ed. Transl. T. Thomson. Wiley and Sons, New York NY. 436 p.
- Campagna, J.P.; White, D.P. 1969. Phosphorus deficiency of white spruce and red pine seedlings following nursery soil fumigation. Mich. Acad. 2:105–112.
- Campbell, R.A.; Durzan, D.J. 1976 Vegetative propagation of *Picea glauca* by tissue culture. Can. J. For. Res., 6:240–243.
- Cantin, M. 1965. The machining properties of 16 eastern Canadian woods. Can. Dep. For., Ottawa ON, Publ. 1111. 27 p.
- Carlson, L.W. 1983. Guidelines for rearing containerized conifer seedlings in the prairie provinces. Canadian Forestry Service, Northern Forest Research Centre, Edmonton, Alberta, Information Report NOR-X-214.
- Carmichael, A.J. 1960. Report to Committee on Forest Tree Breeding. p. B 1–10 dans Proc. Part II, 7th Meet. Comm. For. Tree Breed. in Canada, Cowichan Lake BC, Aug. 1960.
- Caron, G.E.; Wang, B.S.P.; Schooley, H.O. 1989. Germination of apparently mature white spruce seeds following cone storage and prechilling. p. 342–347 dans J. Worrall et coll., eds. Proc. 10th North Amer. For. Biol. Workshop, Vancouver BC, Univ. B.C., Vancouver BC.
- Caron, G.E.; Wang, B.S.P.; Schooley, H.O. 1993. Variation in *Picea glauca* seed germination associated with the year of cone collection. Can. J. For. Res. 23(7):1306–1313.
- Cayford, J.H.; Hildahl, V.; Nairn, L.D.; Wheaton, M.P.H. 1959. Injury to trees from winter drying and frost in Manitoba and Saskatchewan in 1958. For. Chron. 35:282–290.
- Cecich, R.A.; Miksche, J.P. 1970. The response of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) shoot apices to exposures of chronic gamma radiation. Radiation Bot. 10(5):457–467.
- Cecich, R.A.; Lersten, N.R.; Miksche, J.P. 1972. A cytophotometric study of nucleic acids and proteins in the shoot apex of white spruce. Amer. J. Bot. 59:442–449.
- Cecich, R.A. 1985. White spruce (*Picea glauca*) flowering in response to spray application of gibberellin A_{4/7}. Can. J. For. Res. 15:170–174. (cité dans Coates et coll. 1994).
- Chalupa, V.; Fraser, D.A. 1968. Effect of soil and air temperature on soluble sugars and growth of white spruce (*Picea glauca*) seedlings. Can. J. Bot. 46:65–69.
- Chalupka, W. 1975. Relation between cone crops of *Picea abies* (L.) Karst. in Poland and the climatic factors. Arbor. Kornickie 20:213–225.
- Chang, C.I.; Kennedy, R.W. 1967. Influence of specific gravity and growth rate on dry wood production in plantation-grown white spruce. For. Chron. 43:165–173.
- Chang, Y.P. 1954. Bark structure of North American conifers. USDA, For. Serv., Tech. Bull. 1095. 86 p.
- Chapman, H.D., ed. 1966. Diagnostic Criteria for Plants and Soils. Univ. California, Office of Agric. Publ. 794 p.

- Cheliak, W.M.; Pitel, J.A. 1984. Genetic control of allozyme variants in mature tissues of white spruce trees. *J. Heredity* 75(1):34–40.
- Cheliak, W.M.; Pitel, J.A.; Murray, G. 1985. Population structure and the mating system of white spruce. *Can. J. For. Res.* 15(2):301–308.
- Cheyney, E.G. 1942. *American Silvics and Silviculture*. Univ. Minnesota Press, Minneapolis MN. 472 p.
- Chin, T.Y.; Meyer, M.M.; Beevers, L. 1969. Abscisic-acid stimulated rooting of stem cuttings. *Planta* 88:192–196.
- Clark, J. 1956. Photosynthesis of white spruce and balsam fir. *Can. Dep. Agric., For. Biol. Div., Ottawa ON, Bi-mo. Res. Notes* 12(5):1–2.
- Clark, J. 1961. Photosynthesis and respiration in white spruce and balsam fir. *N.Y. State Coll. For., Syracuse NY, Tech. Bull.* 85. 72 p.
- Cline, M.G. 1961. Soils and soil associations of New York. *Cornell Univ., Ithaca NY, Exten. Bull.* 930. 64 p.
- Coates, K.D.; Emmingham, W.H.; Radosevich, S.R. 1991. Conifer-seedling success and microclimate at different levels of herb and shrub cover in a *Rhododendron–Vaccinium–Menziesia* community of south-central British Columbia. *Can. J. For. Res.* 21:858–866.
- Coates, K.D.; Haeussler, S.; Lindeburgh, S.; Pojar, R.; Stock, A.J. 1994. Ecology and silviculture of interior spruce in British Columbia. *Canada/British Columbia Partnership Agreement For. Resour. Devel., Victoria BC, FRDA Rep.* 220. 182 p.
- Colombo, S.J. 1997. The role of operational frost hardiness testing in the development of container stock hardening regimes in Ontario. *New. For.* 13:449–467.
- Colombo, S.J.; Gellert, S. 2002. Frost hardiness testing: an Ontario update. *Ont. Min. Nat. Resour., Ont. For. Res. Instit., Sault Ste. Marie ON, For. Res. Note* 62. 4 p.
- Colombo, S.J.; Webb, D.P.; Glerum, C. 1984. Frost hardiness testing: an operational manual for use with extended greenhouse culture. *Ont. Min. Nat. Resour., Ont. For. Res. Instit., Sault Ste. Marie ON, For. Res. Rep.* 110. 14 p.
- Comeau, P.G.; Braumandl, T.F.; Xie, C.Y. 1993. Effects of overtopping vegetation on light availability and growth of Engelmann spruce (*Picea engelmannii*) seedlings. *Can. J. For. Res.* 23:2044–2048.
- Conlin, T.S.S.; Liefers, V.J. 1993. Anaerobic and aerobic CO₂ efflux rates from boreal forest conifer roots at low temperatures. *Can. J. For. Res.* 23(5):767–771.
- Cook, D.B. 1941 Five seasons growth in conifers. *Ecology* 22:285–296.
- Cooper, W.S. 1911. Reproduction by layering among conifers. *Bot. Gaz.* 52:369–379.
- Copes, D.L.; Beckwith, R.C. 1977. Isoenzyme identification of *Picea glauca*, *P. sitchensis*, and *P. lutzii* populations. *Bot. Gaz. (Chicago)* 138:512–521.

- Coupé, R.; Ray, C.A.; Comeau, A.; Ketcheson, M.V.; Annas, R.M. 1982. A guide to some common plants of the Skeena area, British Columbia. B.C. Min. For., Res. Branch, Victoria BC.
- Coutts, M.P.; Bowen, M.R. 1973. Tree physiology. p. 89–93 *dans* Rep. For. Res., Forestry Commission, London, UK.
- Cram, W.H. 1951. Spruce seed viability: dormancy of seed from four species of spruce. *For. Chron.* 27(4):349–357.
- Cram, W.H.; Worden, H.A. 1957. Maturity of white spruce cones and seed. *For. Sci.* 3:263–269.
- Crossley, D.I.; Skov, L. 1951. Cold soaking as a pre-germination treatment for white spruce seed. *Can. Dep. Resour. Devel., For. Branch, Ottawa ON, Silv. Leaflet* 59. 4 p.
- Crossley, D.I. 1953. Seed maturity in white spruce. *Canada Dep. Resour. and Devel., For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Silv. Res. Note* 104. 16 p.
- Curran, W.J.; Tricco, P.; Hall, P.J. 1987. Optimal dates for collection of conifer seed in central Newfoundland. *Can. For. Serv., Newfoundland Forestry Centre, St. John's NL, Inf. Rep. N-X-248.* 16 p. (cité dans Mosseler and Tricco 1991).
- Dallimore, W.; Jackson, A.B. 1961. *A Handbook of Coniferae including Ginkgoaceae*, 3rd (1948) ed. reprinted with corrections. Arnold, London, U.K. 686 p.
- Dame, L.L.; Brooks, H. 1901. *Handbook of the Trees of New England*. Ginn, Boston MA. 196 p.
- Dang, Q.L.; Liefers, V.J.; Rothwell, R.L.; Macdonald, S.E. 1991. Diurnal variation and interrelations of ecophysiological parameters in three peatland woody species under different weather and soil moisture conditions. *Oecologia* 88:317–324.
- Dang, Q.L.; Patterson, T.B.; Guy, R.D. 2000. Ecophysiological response to interacting effects of drought and nitrogen, and reversibility of drought effects in peatland and upland boreal spruce. p. 187–203 *dans* S.G. Conard, ed. *Disturbance in boreal forest ecosystems: human impacts and natural processes*. *Proc. Internat. Boreal Forest Research Assoc. 1997 Annual Meet., Duluth MN. USDA, For. Serv., North Cent. Res. Sta., St. Paul, Minnesota MN, Gen. Tech. Rep. NC-209.* 435 p.
- Daubenmire, R. 1974. Taxonomic and ecologic relationships between *Picea glauca* and *Picea engelmannii*. *Can. J. Bot.* 52(7):1545–1560.
- Day, M.W.; Rudolph, V.J. 1970. Development of a white spruce plantation. Michigan State Univ., Agric. Exp. Sta., East Lansing MI, Res. Pap. 111. 4 p.
- Day, M.W.; Rudolph, V.J. 1974. Thinning planted white spruce – 5-year results. Michigan State Univ., Agric. Exp. Sta., East Lansing MI, Rep. 242. 18 p.
- Day, R.J. 1970. Shelterwood felling in late successional stands in Alberta's Rocky Mountain Subalpine forest. *For. Chron.* 46:380–386. (cité dans Coates et coll. 1994).
- Day, R.J. 1985. Basic seedling physiology: essential information for producing and planting nursery stock. *dans* Interior spruce seedling performance: state of the art. [B.C.] Northern Silv. Committee Proc., Prince George BC, Feb. 1985.

- Day, T.A.; DeLucia, E.H.; Smith, W.K. 1990. Effect of soil temperature on stem flow, shoot gas exchange and water potential of *Picea engelmannii* (Parry) during snowmelt. *Oecologia* 84(4):474–481.
- Delucia, E.H. 1986. Effect of low root temperature on net photosynthesis, stomatal conductance and carbohydrate concentration in Engelmann spruce (*Picea engelmannii* Parry ex Engelm.) seedlings. *Tree Physiol.* 2:143–154.
- den Ouden, P.; Boom, B.K. 1965. *Manual of Cultivated Conifers*. Nijhoff, The Hague, The Netherlands. 526 p.
- Densmore, D. 1980. Vegetation and forest dynamics of the Upper Dietrich River Valley, Alaska. M.S. thesis, North Carolina State Univ., Dep. Bot., Raleigh NC, 183 p. (cité dans Nienstaedt and Zasada 1990).
- Dhir, N.K.; Vincent, R.K. 1978. Tree improvement in Alberta, 1976–77. p. 161–165 dans Proc. 16th Meet. Can. Tree Improv. Assoc. Part 1., Univ. Manitoba, Winnipeg MB, June 1977.
- Dhir, N.K.; Schilf, J.M. 1988. Early flowering and seed production of white spruce grafts at four locations in Alberta and British Columbia. p. 186 dans E.K. Morgenstern and T.J.B. Boyle, eds. *Tree Improvement – Progressing Together Sympos.*, Truro NS, Aug. 1987. Proc. Part 2, 21st Meet. Can. Tree Improv. Assoc.
- Dobbs, R.C. 1972. Regeneration of white and Engelmann spruce: a literature review with special reference to the British Columbia Interior. Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., Victoria BC, Inf. Rep. BC-X-69. 77 p.
- Dobbs, R.C. 1976. White spruce seed dispersal in central British Columbia. *For. Chron.* 52:225–228.
- Dobbs, R.C.; Edwards; D.G.W.; Konishi, J.; Wallinger, D. 1976. Guideline to collecting cones of B.C. conifers. B.C. For. Serv./Can. For. Serv., Victoria BC, Joint Rep. 3. 98 p.
- Dobie, J.; Wright, D.M. 1975. Conversion factors for the forest-products industry in western Canada. West. For. Prod. Lab., Inf. Rep. VP-X-97. (Cited by Haygreen and Bowyer 1989)
- Doran, K.; Ruess, R.W.; Plumley, F.G.; Wurtz, T.L. 2001. Photosynthetic responses of white spruce saplings (*Picea glauca*) to controlled density gradients of spruce and green alder (*Alnus crispa*). *Ecoscience* 8:76–88.
- Dorner, H.B. 1899. The resin ducts and strengthening cells of *Abies* and *Picea*. *Indiana Acad. Sci. Proc.*:116–129.
- Douglas, G.W. 1975. Spruce (*Picea*) hybridization in west-central British Columbia. B.C. Min. For., Forest Science, Smithers BC, unpublished report. (cité dans Coates et coll. 1994)
- Downie, B.; Bewley, J.D. 2000. Soluble sugar content of white spruce (*Picea glauca*) seeds during and after germination. *Physiol. Plantar.* 110:1–12.

- Dunberg, A. 1979. Flower induction in Norway spruce. p. 139–157 dans Proc. IUFRO Working Parties on Norway spruce provenances (S2.03.11) and Norway spruce breeding (S2.02.11), Bucharest, 1979. Dep. For. Tree Breeding, Germany.
- Duncan, D.B. 1955. Multiple range and multiple F tests. *Biometrics* 11: 1–42.
- Dunn, C.E. 1991. Assessment of biogeochemical mapping at low sample density. *Trans. Instit. Mining Metall., Vol. 100*: B130–B133.
- Durzan, D.J.; Campbell, R.A. 1979. Red light inhibits female cone production in white spruce trees. p. 57–62 dans F. Bonner, ed. *Proc. Symp. on Flowering and Seed Development in Trees*, Mississippi State Univ., Starkville MS, 1978.
- Eavis, B.W.; Payne, D. 1969. Soil physical conditions and root growth. pp. 315–338 dans W.J. Whittington, ed. *Root growth: Proceedings of the fifteenth Easter School on Agricultural Science*, University of Nottingham, 1968. London, Butterworth.
- Edlin, H.L. 1949. *British woodland trees*, 3rd ed. Batsford, London, UK. 182 p.
- Edwards, D.G.W. 1987. Methods and procedures for testing tree seeds in Canada. *Environ. Can., Can. For. Serv., Victoria BC, For. Tech. Rep. 36*.
- Edwards, D.G.W.; Pollard, D.F.W.; Wang, B.S.P. 1988. Guidelines for grading and labeling forest tree seeds in Canada. *Forestry Chronicle* 64(4): 334–344.
- Edwards, I.K. 1977. Fertility of transplant fields at the Prince Albert Forest Nursery. *Can. Dep. Fish. Environ., Can. For. Serv., Northern For. Res. Centre, Edmonton AB, Inf. Rep. NOR-X-189*. 21 p.
- Eis, S. 1965. Development of white spruce and alpine fir seedlings on cutover areas in the central interior of British Columbia. *For. Chron.* 41:419–431.
- Eis, S. 1967a. Establishment and early development of white spruce in the interior of British Columbia. *For. Chron.* 43:174–177.
- Eis, S. 1967b. Cone crops of white and black spruce are predictable. *For. Chron.* 43(3):247–252.
- Eis, S. 1970. Root-growth relationships of juvenile white spruce, alpine fir, and lodgepole pine on three soils in the interior of British Columbia. *Canada Dep. Fish. and For., Can. For. Serv., Ottawa ON, Publ. 1276*. 10 p.
- Eis, S.; Craigdallie, D. 1981. *Reproduction of conifers: A handbook for cone crops assessment*. *Environ. Can., Can. For. Serv., Victoria BC, Inf. Rep. BC-X-219*. 46 p. [Coates et coll. 1994]
- Eis, S.; Inkster, J. 1972. White spruce cone production and prediction of cone crops. *Can. J. For. Res.* 2:460–466.
- Elliott, D.L. 1979. The current regenerative capacity of the northern Canadian trees, Keewatin, N.W.T., Canada: some preliminary observations. *Arctic and Alpine Res.* 11:243–251.
- Elliott, G.K. 1970. Wood density in conifers. *Commonwealth For. Bureau, Oxford, U.K., Tech. Commun.* 8. 44 p.

- Ellis, D.D.; Rintamaki-Strait, J.A.; Francis, K.; Kleiner, K.W.; Raffa, K.F.; McCown, B.H. 1996. Transgene expression in spruce and poplar: from the lab to the field. p. 159–163 or 172 dans M.R. Ahuja, W. Boerjan and D.B. Neale, eds. *Somatic Cell Genetics and Molecular Genetics of Trees*. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands.
- El-Meskaoui, A.; Desjardins, Y.; Tremblay, F.M. 2000. Kinetics of ethylene biosynthesis and its effects during maturation of white spruce somatic embryos. *Physiol. Plantar.* 109:333–342.
- Engler, A. 1903. Untersuchungen über das Wurzelwachstum der Holzarten. *Mitt. Schweiz. Centralanst. Forst. Versuchsw.* 7:247–317.
- Eremko, R.D.; Edwards, D.G.W.; Wallinger, D. 1989. A guide to collecting cones of British Columbia conifers. *For. Can./B.C. Min. For., Victoria BC, FRDA Rep.* 55, 114 p. (cité dans Coates et coll. 1994).
- Esau, K. 1953. *Plant Anatomy*. Wiley and Sons, New York NY. 735 p.
- Eskilsson, S. 1969. Fibre properties in the spruce root system. *Cellul. Chem. Technol.* 3:409–416.
- Facey, V. 1956. Abscission of leaves in *Picea glauca* (Moench) Voss and *Abies balsamea* (L.) Mill. *North Dakota Acad. Sci. Proc.* 10:38–43.
- Farrar, J.L. 1939. Rooting of Norway spruce cuttings. *For. Chron.* 15(3):152–163.
- Farrar, J.L. 1995. *Trees in Canada*. Fitzhenry and Whiteside, Markham ON. 502 p.
- Farrar, J.L.; Grace, N.H. 1940. Note on the propagation by cuttings of white pine and white spruce. *Can. J. Res.* 18, Sect. C:18:612. (cité dans Thimann et Behnke 1950).
- Farrar, J.L.; Grace, N.H. 1942a. Vegetative propagation of conifers. XI. Effects of type of cuttings on the rooting of Norway spruce cuttings. *Can. J. Res.* 20C:116–121.
- Farrar, J.L.; Grace, N.H. 1942b. Vegetative propagation of conifers. XXII Effects of media, time of collection, and indolylacetic acid treatment on the rooting of white pine and white spruce cuttings. *Can. J. Res.* 20, Sect. C :204–211. (cité dans Richens 1945)
- Farrar, J.L. 1961. Induced variation in the pattern of shoot extension in five seed sources of *Picea abies* (L.) Karst. pp. 14–20 dans *Proceedings 8th Northeastern Forest Tree Improvement Conference*, New Haven, Conn., Aug. 1960.
- Fernald, M.L. 1950. *Gray's Manual of Botany*, 8th ed. Amer. Book, New York NY. 1632 p.
- Feucht, J.R.; Watson, D.P.; O'Rourke, F.L.S. 1961. Air-layering of *Picea glauca* and *Pinus Sylvestris* (sic). *Amer. Soc. Hort. Sci. Proc.* 77:578–582.
- Flinn, B.S.; Roberts, D.R.; Webb, D.T.; Sutton, B.C. 1991. Storage protein changes during zygotic embryogenesis in interior spruce. *Tree Physiol.* 8:71–81. (cité dans Beardmore et coll. 1997)
- Forestry Branch. 1961. *Native Trees of Canada*, 6th ed. Canada Dep. Northern Affairs and National Resour., For. Branch, Ottawa ON, Bull. 61. 291 p.
- Foster, N.W.; Morrison, I. K. 1983. Soil fertility, fertilization and growth of Canadian forests. *Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., Sault Ste. Marie ON, Inf. Rep.* O-X-353. 21 p.

- Fowells, H.A. 1965. *Picea* (spruces). p. 287–327 dans *Silvics of Forest Trees of the United States*. H.A. Fowells, compiler. USDA, Forest Service, Washington DC, Agric. Handbook No. 271.
- Fowke, L.; Hakman, I. 1988. Somatic embryogenesis in conifers. *H. Cell Biol. NATO ASI Ser.* (Berlin) 18:75–80.
- Fowler, D.P. 1966. A new spruce hybrid –*Picea shrenkiana* × *P. glauca*. USDA, For. Serv., North Central For. Exp. Sta., Res. Paper NC-6:44–47.
- Fowler, D.P.; Bonga, J.M.; Park, Y.S.; Simpson, J.D.; Smith, R.F. 1988. Tree breeding at the Canadian Forestry Service – Maritimes 1985 and 1986. p. 31–36 dans E.K. Morgenstern and T.J.B. Boyle, eds. *Tree Improvement – Progressing Together Sympos.*, Truro NS, Aug. 1987. Proc. Part 1, 21st Meet. Can. Tree Improv. Assoc.
- Fraser, D.A. 1956. Ecological studies of forest trees at Chalk River, Ontario, Canada. II. Ecological conditions and radial increment. *Ecology* 37: 777-789.
- Fraser, D.A. 1962a. Growth of spruce seedlings under long photoperiods. Can. Dep. For., For. Res. Branch, Ottawa ON, Tech. Note 114. 17 p.
- Fraser, D.A. 1962b. Apical and radial growth of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) at Chalk River, Ontario, Canada. *Can. J. Bot.* 40:659–668.
- Fraser, D.A. 1971. Temperature–photoperiod interaction on growth of white and black spruce. Paper presented at Jan. 1971 Meet., Eastern Section, Can. Soc. Plant Physiol., Carleton Univ., Ottawa ON.
- Fraser, D.A.; Belanger, L.; McGuire, D.; Zdrzil, Z. 1964. Total growth of the aerial parts of a white spruce tree at Chalk River, Ontario, Canada. *Can. J. Bot.* 42:159–179.
- Fuchigami, L.H.; Nee, C.C.; Tanino, K.; Chen, T.H.H.; Gusta, L.V.; Weiser, C.J. 1987. Woody Plant Growth in a Changing Chemical and Physical Environment. Proc. Workshop IUFRO Working Party on Shoot Growth Physiology, Vancouver BC, July 1987, D.P. Lavender, compiler, & ed. Univ. B.C., For. Sci. Dep., Vancouver BC, 265–282.
- Fuller, G.D. 1913. Reproduction by layering in the black spruce. *Bot. Gaz.* 452–457.
- Gagnon, D. 1961. Rainfall and the width of annual rings in planted white spruce. *For. Chron.* 37(2):96–101.
- Galipeau, C.; Kneeshaw, D.; Bergeron, Y. 1997. White spruce and balsam fir colonization of a site in the southeastern boreal forest as observed 68 years after fire. *Can. J. For. Res.* 27:139–147.
- Ganns, R.C. 1977. Germination and survival of artificially seeded white spruce on prepared seedbeds on an interior Alaskan floodplain site. M.S. thesis, Univ. Alaska, Fairbanks AK. 81 p. (cité dans Nienstaedt et Zasada 1990).
- Garman, E.H. 1957. The occurrence of spruce in the interior of British Columbia. B.C. For. Serv., Victoria BC, Tech. Publ. T-49. 31 p.
- Giddings, J.L. 1947. Mackenzie River delta chronology. *Tree Ring Bull.* 13(4):26–29.

- Giddings, J.L. 1962. Development of tree-ring dating as an archaeological aid. Chap. 6, p.119–132 dans T.T. Kozlowski, ed. *Tree Growth*, Ronald Press, New York NY.
- Gill, D. 1973. Ecological modifications caused by the removal of tree and shrub canopies in the Mackenzie Delta. *Arctic* 26:95–111.
- Gill, D. 1974. Forestry operations in the Canadian subarctic: an ecological argument against clearcutting. *Environ. Cons.* 1:87–92.
- Gill, D. 1975. Influence of white spruce trees on permafrost-table microtopography, Mackenzie River Delta. *Can. J. Earth Sci.* 12(2):263–272.
- Girouard, R.M. 1970. Rooting plain and heel cuttings of spruce. *The Plant Prop.* 16:7–12.
- Girouard, R.M. 1972. Variation in rooting ability of stem cuttings from clones of a superior white spruce provenance. *Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., Ottawa ON, Bi-mo. Res. Notes* 28:40–41.
- Girouard, R.M. 1974. Propagation of spruce by stem cuttings. *New Zealand J. For. Sci.* 4(2):140–149.
- Girouard, R.M. 1975. Propagating four species of spruce by stem cuttings. *Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., Ottawa ON, Bi-mo. Res. Notes* 31(4):29–31.
- Givnish, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Austr. J. Plant Physiol.* 15:63–92.
- Glerum, C. 1985. Frost hardiness of coniferous seedlings: principles and applications. p. 107–123 dans M.L. Duryea, ed. *Proceedings: Evaluating seedling quality: principles, procedures, and predictive abilities of major tests. Workshop, October 1984, Oregon State Univ., For. Res. Lab., Corvallis OR.*
- Glerum, C.; Farrar, J.L. 1965. A note on internal frost damage in white spruce needles. *Can. J. Bot.* 43:1590–1591.
- Glerum, C.; Farrar, J.L. 1966. Frost ring formation in the stems of some coniferous species. *Can. J. Bot.* 44:879–885.
- Gloyne, R.W. 1965. A method for calculating the angle of incidence of the direct beam of the sun on a plane surface of any slope and aspect. *Agr. Meteorol.* 2:401–410.
- Goldstein, G.H.; Brubaker, L.B.; Hinckley, T.M. 1985. Water relations of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) at tree line in north central Alaska. *Can. J. For. Res.* 15(6):1080–1087.
- Gonzalez, J.S. 1987. Wood density of tree species in British Columbia. Report prepared for the Canadian Forestry Service, Ottawa ON, (cité dans Gonzalez 1990)
- Gonzalez, J.S. 1990. Wood density of Canadian tree species. *For. Can., Northern For. Centre, Edmonton AB, Inf. Rep. NOR-X-315.* 130 p.
- Gordon, A.G. 1952. Spruce identification by twig characteristics. *For. Chron.* 28:43–45.

- Gordon, A.G. 1975. Productivity and nutrient cycling by site in spruce forest ecosystems. p. 119–126 dans T.W.M. Cameron and L.W. Billingsley, eds. *Energy Flow – Its Biological Dimensions: A Summary of the IBP in Canada 1964–74*. CCIBP-RSC, Ottawa ON.
- Gordon, A.G. 1983. Nutrient cycling dynamics in differing spruce and mixedwood ecosystems in Ontario and the effects of nutrient removals through harvesting. p. 97–118 dans R.W., Wein, R.R. Riewe and I.R. Methven, eds. *Proc. Resources and Dynamics of the Boreal Zone*, Thunder Bay ON, Aug. 1982, Assoc. Can. Univ. for Northern Studies, Ottawa ON. (cité dans Coates et coll. 1994)
- Gordon, A.M.; Morris, D.M.; Gordon, A.G. 2001. Ecological considerations in forest regeneration and management. Chap. 5, p. 63–90 dans R.G. Wagner and S.J. Colombo, eds. *Regenerating the Canadian Forest: Principles and Practice for Ontario*. Fitzhenry and Whiteside, Markham ON, in co-op. Ont. Min. Nat. Resour., Toronto ON.
- Gordon, A.M.; van Cleve, K 1983. Seasonal patterns of nitrogen mineralization following harvesting in the white spruce forests of interior Alaska. p. 119–130 dans R.W. Wein, R.R. Riewe and I.R. Methven, eds. *Proc. Resources and Dynamics of the Boreal Zone*, Thunder Bay ON, Aug. 1982, Assoc. Can. Univ. for Northern Studies, Ottawa ON.
- Gordon, A.M.; Van Cleve, K. 1987. Nitrogen concentrations in biomass components of white spruce seedlings in interior Alaska. *For. Sci.* 33(4):1075–1080. (cité dans Coates et coll. 1994).
- Green, D.S. 2004. Describing condition-specific determinants of competition in boreal and sub-boreal mixedwood stands. *For. Chron.* 80(6):736–742.
- Green, H.; Yorston, F.H. 1939. The suitability of wood for acid pulping. *Pulp Pap. Mag. Can.* 40:244–250.
- Greenwood, M.S.; Adams, G.W.; Gillespie, M. 1988. Shortening the breeding cycle of some northeastern conifers. p. 43–52 dans E.K. Morgenstern et T.J.B. Boyle, eds. *Tree Improvement – Progressing Together Sympos.*, Truro NS, Aug. 1987. Proc. Part 2, 21st Meet. Can. Tree Improv. Assoc.
- Gregory, R.A.; Wilson, B.F. 1968. A comparison of cambial activity of white spruce in Alaska and New England. *Can. J. Bot.* 46:733–734.
- Gregory, R.A. 1971. Cambial activity in Alaskan white spruce. *Amer. J. Bot.* 58(2):160–171.
- Griffin, C.D. 1950. A pollen profile from Reed Bog, Randolph County, Indiana. *Butler Univ., Bot. Stud.* 9:131–139.
- Grossnickle, S.C. 1987. Influence of flooding and soil temperature on the water relations and morphological development of cold-stored black spruce and white spruce seedlings. *Can. J. For. Res.* 17(8):821–828.
- Grossnickle, S.C. 1988. Planting stress in newly planted jack pine and white spruce. I. Factors influencing water uptake. *Tree Physiol.* 4(1):71–84.
- Grossnickle, S.C.; Blake, T.J. 1985. Acclimation of cold-stored jack pine and white spruce seedlings: effect of soil temperature on water relation patterns. *Can. J. For. Res.* 15(3):544–550.

Grossnickle, S.C.; Blake, T.J. 1987. Water relations and morphological development of bareroot jack pine and white spruce seedlings: seedling establishment on a boreal cut-over site. For. Ecol. Manage. 18:299–318.

Grossnickle, S.C.; Major, J.E. 1992. Interior spruce seedlings compared to emblings produced from somatic embryogenesis. 2. Physiological response and morphological development on a reforestation site. p. 98 (abstr.) dans S.J. Colombo, G. Hogan et V. Wearn, compilers & eds. Proc. 12th North Amer., For. Biol. Workshop: The Role of Physiology and Genetics in Forest Ecosystem Research and Monitoring, Sault Ste. Marie ON, Aug. 1992. Ont. Min. Nat. Res., Ont. For. Res. Institut., and For. Can., Ont. Region.

Grossnickle, S.C.; Roberts, D.R.; Major, J.E.; Folk, R.S.; Webster, F.B.; Sutton, B.C.S. 1992. Integration of somatic embryogenesis into operational forestry: comparison of interior spruce emblings and seedlings during production of 1+0 stock. p. 106–113 dans T.D. Landis, tech. coord. Proc. Intermountain Forest Nursery Association, Aug. 1991, Park City UT. USDA, For. Serv., Rocky Mount. For. Range Exp. Sta., Fort Collins CO, Gen. Tech. Rep. RM-211.

Guennel, G.K. 1949–50. History of forests in the Glacial Lake Chicago area. Butler Univ., Bot. Stud. 9:140–158.

Gustafson, F.G. 1943. Influence of light upon tree growth. J. For. 41:212–213.

Hagerman, S.M.; Jones, M.D.; Bradfield, G.E.; Sakakibara, S.M. 1999. Ectomyorrhizal colonization of *Picea engelmannii* × *Picea glauca* seedlings planted across cut blocks of different sizes. Can. J. For. Res. 29(12):1856–1870.

Hakman, L.; von Arnold, S. 1985. Plantlet regeneration through somatic embryogenesis in *Picea abies* (Norway spruce). Journal of Plant Physiology 121:149–158.

Hale, J.D.; Fensom, K.G. 1931. The rate of growth and density of the wood of white spruce. Ottawa ON, For. Serv. Circ No. 30. 19 p.

Hale, J.D.; Prince, J.B. 1940. Density and rate of growth in the spruces and balsam fir of eastern Canada. Can. Dep. Mines Resour., Lands, Parks and For. Branch, Dominion For. Serv., Ottawa ON, Bull. 94. 43 p.

Hale, J.D. 1955. Thickness and density of bark. Pulp and Paper Mag. Canada, Dec.:3–7.

Hale, J.D. 1962. Minimum requirements for defining species norms for quality of variable woods. Tappi 45(7):538–542.

Hanover, J.W.; Wilkinson, R.C. 1970. Chemical evidence for introgressive hybridization in *Picea*. Silvae Genet. 19:17–22.

Hansen, B.C.S.; Engstrom, D.R. 1985. A comparison of numerical and qualitative methods of separating pollen of black and white spruce. Can. J. Bot. 63(12):2159–2163. (cité dans Coates et coll. 1994).

Harding, R.B. 1986. Terminal leader failure in white spruce plantations in northern Minnesota. Can. J. For. Res. 16(3):648–650.

- Hare, F.K.; Ritchie, J. 1972. The boreal bioclimates. *Geogr. Rev.* 62:333–365.
- Harkin, J.M.; Rowe, J.W. 1971. Bark and its possible uses. USDA For. Serv., Forest Products Laboratory, Madison, Wisconsin, Research Note FPL-091 (revised). 56p.
- Harlow, W.M.; Harrar, E.S. 1950. Textbook of Dendrology, 3rd ed. McGraw-Hill, New York NY. 555 p.
- Harrison, D.L.S.; Owens, J.N. 1983. Bud development in *Picea engelmannii*. I. Vegetative bud development, differentiation, and early development of reproductive buds. *Can. J. Bot.* 61:2291–2301. (cité dans Coates et coll. 1994)
- Hartmann, F. 1951. Root types as site indicators. Can. Dep. For., Ottawa, Ontario. Traduit de : Der Waldboden: Humus, Boden- und Wurzeltypen als Standortsanzeiger. Österreichisches Produktivitäts-Zentrum, Vienna:123–152.
- Harvey, A.E.; Jurgensen, M.F.; Larsen, M.J. 1980. Clearcut harvesting and ectomycorrhizae: survival of activity on residual roots and influence on a bordering forest stand in western Montana. *Can. J. For. Res.* 10:300–303.
- Havis, J.R. 1976. Root hardiness of woody ornamentals. *HortScience* 11:385–386.
- Haygreen, J.G.; Bowyer, J.L. 1989. Forest Products and Wood Science, 2nd ed. Iowa State Univ. Press, Ames IA. 500 p.
- Heaman, J.C. 1967. A review of the plus tree selection programme for Douglas-fir in coastal British Columbia. B.C. For. Serv., Victoria BC, Res. Note 44.
- Heiberg, S.O.; White, D.P. 1951. Potassium deficiency of reforested pine and spruce stands in northern New York. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 15:369–376.
- Heide, O.M. 1974a. Growth and dormancy in Norway spruce ecotypes. I. Interaction of photoperiod and temperature. *Physiol. Plant.* 30:1–12.
- Heide, O.M. 1974b. Growth and dormancy in Norway spruce ecotypes. II. After-effects of photoperiod and temperature on growth and development in subsequent years. *Physiol. Plant.* 31:131–139.
- Heineman, J. 2000. Root development of 12-year-old white spruce growing on inverted mineral mounds and untreated ground in the BWBS zone of northern BC. B.C. Min. For., For. Practices Branch, For. Site Manage. Sect., Victoria BC, Silv. Note 23 (final draft). 3 p.
- Heit, C.E. 1949. Physiology of germination. p.42–43 dans New York State Agric. Exp. Sta., Geneva NY, 68th Ann. Rep.
- Heit, C.E. 1961. Laboratory determination and recommended testing methods for 16 spruce (*Picea*) species. p. 165–171 dans Assoc. Off. Seed Anal. 51st Annu. Meet. Proc. (cité dans Coates et coll. 1994)
- Hellum, A.K. 1968. A case against cold stratification of white spruce seed prior to nursery seeding. Can. Dep. For. and Rural Devel., For. Branch, Ottawa ON, Publ. 1243. 12 p.

- Hellum, A.K. 1972a. Germination and early growth of white spruce on rotten woods and peat moss in laboratory and nursery. Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., Edmonton AB, Inf. Rep. NOR-X-39. 12 p.
- Hellum, A.K. 1972b. Tolerance to soaking and drying in white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) seed from Alberta. Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., Edmonton AB, Inf. Rep. NOR-X-36. 19 p.
- Hellum, A.K. 1976. Grading seed by weight in white spruce. USDA, For. Serv., Tree Plant. Notes 27(1):16–17, 23–24. (cité dans Coates et coll. 1994)
- Henderson, G.S.; Stone, E.L. 1970. Interactions of phosphorus availability, mycorrhizae, and soil fumigation on coniferous seedlings. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 34:314–318.
- Hendrickson, O.Q.; Burgess, D.M.; Chatarpaul, L. 1987. Biomass and nutrients in Great Lakes–St. Lawrence Forest species: implications for whole tree and conventional harvest. Can. J. For. Res. 17:210–218. (cité dans Coates et coll. 1994)
- Heninger, R.L.; White, D.P. 1974. Tree seedling growth at different soil temperatures. For. Sci. 20:363–367.
- Hermann, R.K. 1967. Seasonal variation in sensitivity of Douglas-fir seedlings to exposure of roots. For. Sci. 13:140–149.
- Higginbotham, K.O.; Navratil, S. 1987. Tree growth and ectomycorrhizal infection of lodgepole pine and white spruce in a high CO₂ environment. Woody Plant Growth in a Changing Chemical and Physical Environment. Proc. Workshop IUFRO Working Party on Shoot Growth Physiology, Vancouver BC, July 1987, D.P. Lavender, compiler & ed. Univ. B.C., For. Sci. Dep., Vancouver BC, Poster Abstract:311–312.
- Hills, G.A. 1952. The classification and evaluation of site for forestry. Ont. Dep. Lands For., Res. Div., Toronto ON, Res. Rep. 24. 41 p.
- Himmelfreundpointner, K. 1966. Ein Düngungsversuch in einem Fichtenbestand. Allgemeine Forstzeitung 77(3):48–56.
- Ho, R.H. 1982. Research on seed-cone receptivity, seed production potential, cone induction and haploid plant culture. p. 116–118 dans Proc. 18th Canadian Tree Improvement Assoc., Duncan BC, 1981.
- Hocking, D. 1972. Effects of stratification of Alberta white spruce and lodgepole pine seeds on emergence in operational seedbeds. Environ. Can., Can. For. Serv., Ottawa ON, Bi-mo. Res. Notes 28(4):26–27.
- Hodgetts, R.B.; Aleksasuk, M.A.; Brown, A.; Clarke, C.; Macdonald, E.; Nadeem, S.; Khasa, D. 2001. Development of microsatellite markers for white spruce (*Picea glauca*) and related species. Theoret. Appl. Genetics, 102:1252–1258.
- Holst, M.J. 1956. Phenology of rootstocks and grafts in a timing experiment with autumn and winter grafting of Norway and white spruce. Can. Dep. North. Affairs National Resour., For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Tech. Note 48. 17 p.

- Holst, M.J. 1959. Experiments with flower promotion in *Picea glauca* (Moench) Voss and *Pinus resinosa* Ait. p.1654–1658 dans Recent Advances in Botany, Vol. 2. Univ. Toronto, Toronto ON.
- Holst, M.J. 1962. Biennial report April 1, 1960, to March 31, 1962: forest tree breeding and genetics at the Petawawa Forest Experiment Station. p. M1–M25 dans Proc. 8th Meet. Committee on Forest Tree Breeding in Canada II: Progress Reports.
- Holst, M.J.; Morgenstern, E.K.; Teich, A.H.; Yeatman, C.W. 1969. Forest tree breeding and genetics at the Petawawa Forest Experiment Station. p. 77–100 dans Proc. 11th Meet. Commercial Forest Tree Breeding, Macdonald College QC. (cité dans Coates et coll. 1994)
- Holst, M.J.; Teich, A. 1969. Heritability estimates in Ontario white spruce. *Silvae Genetica* 18:23–27.
- Horton, K.W. 1956a. A taxonomic and ecological study of *Picea glauca* and *Picea engelmannii* in North America. Diploma thesis, Oxford Univ., U.K. 103 p.
- Horton, K.W. 1956b. The ecology of lodgepole pine in Alberta and its role in forest succession. Can. Dep. Northern Affairs National Resour., For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Tech. Note 45. 29 p.
- Horton, K.W. 1958. Big timber in the far north. *Timber of Canada*, Dec. 2 p.
- Horton, K.W. 1959. Characteristics of subalpine spruce in Alberta. Can. Dep. Northern Affairs National Resour., For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Tech. Note 76. 20 p.
- Hosie, R.C. 1969. Native Trees of Canada, 7th ed. Can. Dep. Fish. For., Can. For. Serv., Ottawa ON. 380 p.
- Hustich, I. 1950. Notes on the forests on the east coast of Hudson Bay and James Bay. *Acta Geogr.* 11(1):1–83.
- Hyland, F. 1946. The conifers of Maine. Univ. Maine, Extension Bull. 345. 20 p.
- Ingestad, T. 1960. Magnesiumbrist hos gran. [Carence en magnésium chez l'épinette.] *Svenska SkogsvForen. Tidskr.* 58:69–76.
- International Seed Testing Association 1985. International rules for seed testing. *Seed Sci. & Technol.* 13. Suppl. 2.
- International Seed Testing Association 1996. International rules for seed testing. *Seed Sci. & Technol.* 21 (Suppl.) :1-288.
- Iraqi, D.; Tremblay, F.M. 2001. The role of sucrose during maturation of black spruce (*Picea mariana*) and white spruce (*Picea glauca*) somatic embryos. *Physiol. Plantar.* 111:381–388.
- Jablanczy, A. 1971. Changes due to age in apical development in spruce and fir. Can. Dep. Fish. For., Ottawa ON, Bi-mo. Res. Notes 27:10.
- Jackson, A.B. 1948. The Identification of Conifers. Arnold, London, U.K. 152 p.
- Jacob, A. 1958. Magnesium: the fifth major plant nutrient. Staples Press, London, U.K. 159 p.

- Jarvis, J.M.; Stenecker, G.A.; Waldron, R.M.; Lees, J.C. 1966. Review of silvicultural research: white spruce and trembling aspen cover types, Mixedwood Forest Section, Boreal Forest Region, Alberta–Saskatchewan–Manitoba. Can. Dep. For. Rural Devel., For. Branch, Ottawa ON, Publ. 1156. 189 p.
- Jeffrey, W.W. 1964. Forest types along lower Liard River, Northwest Territories. Can. Dep. For., For. Res. Branch, Ottawa ON, Publ. 1035. 103 p.
- Jessome, A.P. 1977. Strength and related properties of woods grown in Canada. Environ. Can., Can. For. Serv., For. Prod. Lab., Ottawa ON, For. Tech. Rep. 21. (cité dans Gonzalez 1990)
- Jobidon, R. 2000. Density-dependent effects of northern hardwood competition on selected environmental resources and young white spruce (*Picea glauca*) plantation growth, mineral nutrition, and stand structural development – a 5-year study. For. Ecol. Manage. 130:77–97.
- Jones, H.G. 1992. Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K. 428 p.
- Josselyn, J. 1672. New England's rarities discovered. Printed at the Green Dragon, St. Paul's Church yard, London, U.K. Reprinted 1860, Archaeologia Americana 4:137–238.
- Jozsa, L.A.; Parker, M.L.; Bramhall, P.A.; Johnson, S.G. 1984. How climate affects tree growth in the boreal forest. Environ. Can., Can. For. Serv., Edmonton AB, Inf. Rep. NOR-X-255. 67 p.
- Katzman, G.B. 1971. White spruce in northern New York root by layering. USDA, For. Serv., Tree Plant. Notes 22(4):15–16.
- Kaufmann, M.R. 1977. Soil temperature and drying cycle effects on water relations of *Pinus radiata*. Can. J. Bot. 55:2413–2418.
- Keith, C.T. 1961. Characteristics of annual rings in relation to wood quality in white spruce. For. Prod. J. 11(3):122–126.
- Kenety, W.H. 1917. Preliminary study of white spruce in Minnesota. Univ. Minnesota, Cloquet Exp. Sta. MN, Bull. 168. 30 p.
- Kennedy, E.I. 1965. Strength and related properties of woods grown in Canada. Can. Dep. For., For. Prod. Res. Branch, Ottawa ON, Dep. Publ. 1104. 51 p.
- Kennedy, E.I.; Jessome, A.P.; Petro, F.J. 1968. Specific gravity survey of eastern Canadian woods. Can. Dep. For. Rural Devel., For. Branch, Ottawa ON, Dep. Publ., 1221. 40 p.
- Kienholz, R. 1934. Leader, needle, cambial, and root growth of certain conifers and their interrelations. Bot. Gaz. 96:73–92.
- Kim, Y.T.; Glerum, C. 1995. Seasonal free amino acid fluctuations in red pine and white spruce needles. Can. J. For. Res. 25(5):697–703.
- Kiss, G.K. 1971. An approach to the improvement of the white-and-Engelmann spruce complexes of British Columbia. p. 151–152 dans E.K. Morgenstern, ed. Proc. 12th Meet. Committee on For. Tree Breeding, (cité dans Coates et coll. 1994)

- Kiss, G.K. 1984. Genetic improvement of white and Engelmann spruce in British Columbia 1981–1983. p. 181–183 dans C.W. Yeatman, ed. Proc. 19th Meet. Can. Tree Improv. Assoc. Part 1, Toronto ON.
- Kiss, G.K. 1986. Genetic improvement of white and Engelmann spruce in British Columbia 1983–85. p. 191–193 dans C.W. Yeatman et T.J.B. Boyle, eds. Proc. 20th Meet. Can. Tree Improv. Assoc. Part 1, Quebec QC.
- Kiss, G.K. 1988. Genetic improvement of white and Engelmann spruce. p. 111–112 dans E.K. Morgenstern et T.J.B. Boyle, eds. Tree Improvement – Progressing Together Sympos., Truro NS, Aug. 1987. Proc. Part 1, 21st Meet. Can. Tree Improv. Assoc.
- Kiss, G.K. 1989. Genetic improvement of white and Engelmann spruce. p. 132 dans S. Magnussen et T.J.B. Boyle, eds. Proc. Part 1, 22nd Meet. Can. Tree Improv. Assoc., Edmonton AB, Aug. 1989.
- Kobe, R.K. 1996. Intraspecific variation in sapling mortality and growth predicts geographic variation in forest composition. Ecol. Monogr. 66:181–201.
- Konishi, J.; Crown, M.; Albricht, M.; Birzins, P. 1988. The accomplishments of the Silviculture Branch, B.C. Ministry of Forests and Lands in cooperative tree improvement, 1985–1987. p. 118–121 dans E.K. Morgenstern et T.J.B. Boyle, eds. Tree Improvement – Progressing Together Sympos., Truro, Nova Scotia, Aug. 1987. Proc. Part 1, 21st Meet. Can. Tree Improv. Assoc.
- Korody, E. 1937. Studium am Spross-Vegetationspunkt von *Abies concolor*, *Picea excelsa* and *Pinus montana*. Beitr. Biol. Pfl. 25(1):23–59.
- Kozlowski, T.T.; Ward, R.C. 1957. Seasonal height growth of conifers. For. Sci. 3:61–65.
- Krasny, M.E.; Vogt, K.A.; Zasada, J.C. 1984. Root and shoot biomass and mycorrhizal development of white spruce seedlings naturally regenerating in interior Alaskan floodplain communities. Can. J. For. Res. 14(4):554–558.
- Krasowski, M.J.; Owens, J.N. 1999. Tracheids in white spruce seedling's long lateral roots in response to nitrogen availability. Plant and Soil 217(1/2):215–228.
- Krüssmann, G. 1985. Manual of Cultivated Conifers. Timber Press, Portland OR. 361 p.
- Lacassagne, M. 1934. Étude morphologique, anatomique et systématique du genre *Picea*. Trav. Lab. Forestier Toulouse t.2 (Études Dendrol. 3) Art. 1. 292 p.
- Lacate, D.S.; Horton, K.W.; Blyth, A.W. 1965. Forest conditions on the Lower Peace River. Can. Dep. For., For. Res. Branch, Ottawa ON, Publ. 1094. 53 p.
- Lakari, M. 1921. Forstvetenskapliga Försögsanstalten. Helsinki.
- Lamb, G.N. 1915. A calendar of the leafing, flowering, and seeding of the common trees of the eastern United States. US Weather Bureau, Monthly Weather Review Supplement 2(1):5–19.
- Landhäuser, S.M.; DesRochers, A.; Lieffers, V.J. 2001. A comparison of growth and physiology in *Picea glauca* and *Populus tremuloides* at different soil temperatures. Can. J. For. Res. 31:1922–1929.

- Landhäusser, S.M.; Silins, U.; Lieffers, V.J.; Liu, W. 2003. Response of *Populus tremuloides*, *Populus balsamifera*, *Betula papyrifera* and *Picea glauca* seedlings to low soil temperature and water-logged soil conditions. *Scan. J. For. Res.* 18:391–400. (cité dans Green 2004)
- Lapointe, G.; Luckevich, M.D.; Seguin, A. 2001. Investigation on the induction of 14-3-3 in white spruce. *Plant Cell Reports* 20:79–84.
- Larsen, J.A. 1965. The vegetation of the Ennadai Lake area, N.W.T.: studies in subarctic and arctic bioclimatology. *Ecol. Monogr.* 35:37–59.
- Lavender, D.P. 1985. Bud dormancy. p. 7–15 dans M.L. Duryea, ed. Evaluating seedling quality: principles, procedures, and predictive abilities of major tests. Proc. workshop, Oct. 1984. Oregon State Univ., For. Res. Lab., Corvallis OR.
- Lavender, D.P.; Parish, R.; Johnson, C.M.; Montgomery, G.; Vyse, A.; Willis, R.A.; Winston, D., editors. 1990. Regenerating British Columbia's Forests. Univ. B.C. Press, Vancouver BC. 372 p.
- LeBarron, R.K. 1948. Silvicultural management of black spruce in Minnesota. USDA, For. Serv., Lake States For. Exp. Sta., Washington DC, Circular No. 791. 60 p.
- Ledig, F.T. 1974. An analysis of methods for the selection of trees from wild stands. *For. Sci.* 20:2–16.
- Levan, M.A.; Riha, S.J. 1986. Response of root systems of northern conifer transplants to flooding. *Can. J. For. Res.* 16:42–46.
- Levitt, J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses. Volume 1. Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses, 2nd ed. Academic Press, New York NY. 497 p.
- Lewis, F.J.; Tuttle, G.M. 1923. On the phenomena attending seasonal changes in the organisation in leaf cells of *Picea canadensis* (Mill.) B.S.P. *New Phytol.* 22:225–232.
- Lewis, F.J.; Dowding, E.S. 1924. The anatomy of the buds of Coniferae. *Ann. Bot.* 38:217–228.
- Lieffers, V.J.; Stadt, K.J. 1994. Growth of understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis*, and *Epilobium angustifolium* in relation to overstory light transmission. *Can. J. For. Res.* 24:1193–1198.
- Logan, K.T. 1969. Growth of tree seedlings as affected by light intensity. IV. Black spruce, white spruce, balsam fir and eastern white cedar. Can. Dep. Fish. For., Can. For. Serv., Ottawa ON, Publ. 1256. 12 p.
- Logan, K.T.; Pollard, D.F.W. 1976. Growth acceleration of tree seedlings in controlled environments at Petawawa. *Environ. Can., For. Serv., Petawawa For. Exp. Sta., Chalk River ON, Inf. Rep. PS-X-62.* 11 p.
- Lopushinsky, W.; Kaufmann, M.R. 1984. Effects of cold soil on water relations and spring growth of Douglas-fir seedlings. *For. Sci.* 30:628–634.
- Loudon, J.C. 1844. *Arboretum et Fruticetum Britannicum*, 2nd ed. 2694 p. in 4 vols.

- Lu, C.-Y.; Thorpe, T.A. 1987. Somatic embryogenesis and plantlet regeneration in cultured immature embryos of *Picea glauca*. J. Plant Physiol. 128:297–302.
- Lundeberg, G. 1970. Utilisation of various nitrogen sources, in particular bound soil nitrogen, by mycorrhizal fungi. Studia Forestalia Suecica 79:1–95.
- Lutz, H.J. 1953. The effects of forest fires on the vegetation of interior Alaska. USDA, For. Serv., Alaska For. Res. Center Sta. Pap. 1. 36 p.
- Lyons, J.M.; Raison, J.K.; Steponkus, P.L. 1979. The plant membrane in response to low temperature: an overview. p. 1–24 dans J.M. Lyons, D. Graham et J.K. Raison, eds. Low Temperature Stress in Crop Plants. Academic Press, New York NY.
- Lyr, H.; Hoffmann, G. 1967. Growth rates and growth periodicity of tree roots. p. 181–236 dans J.A. Romberger et P. Mikola, eds. International Review of Forest Research, Vol. 2, Academic Press, New York NY.
- Maeglin, R.R. 1973. Wisconsin wood density survey. USDA, For. Serv., For. Prod. Lab., Madison WI, Res. Pap. 202. (cité dans Gonzalez 1990)
- Magnussen, S.; Yeatman, C.W. 1988. Theoretical basis for early testing in genetic improvement programs. p. 53–67 dans E.K. Morgenstern et T.J.B. Boyle, eds. Tree Improvement – Progressing Together Sympos., Truro NS, Aug. 1987. Proc. Part 2, 21st Meet. Can. Tree Improv. Assoc.
- Maini, J.S. 1966. Phytoecological study of sylvotundra at Small Tree Lake, N.W.T. Arctic 19(3):220–243.
- Man, R.; Lieffers, V.J. 1997a. Seasonal photosynthetic responses to light and temperature in white spruce (*Picea glauca*) seedlings planted under an aspen (*Populus tremuloides*) canopy and in the open. Tree Physiol. 15:437–444.
- Man, R.; Lieffers, V.J. 1997b. Seasonal variations of photosynthetic capacities of white spruce (*Picea glauca*) and jack pine (*Pinus banksiana*) saplings. Can. J. Bot. 75:1766–1771. (cité dans Man et Lieffers 1999)
- Marco, H.F. 1939. The anatomy of spruce needles. J. Agric. Res. 58:357–368.
- Markert, C.L.; Möller, F. 1959. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 45:753. (cité dans Bergmeyer et coll. 1963)
- Marquard, R.D. 1983. Floral enhancement of the *Picea* genus through hormonal and cultural treatments. Ph.D. thesis, Michigan State Univ., Dep. For., East Lansing MI. 121 p.
- Marquard, R.D.; Hanover, J.W. 1984a. Sexual zonation in the crown of *Picea glauca* and the flowering response to exogenous GA_{4/7}. Can. J. For. Res. 14(1):27–30.
- Marquard, R.D.; Hanover, J.W. 1984b. Relationship between gibberellin A_{4/7} concentration, time of treatment, and crown position on flowering of *Picea glauca*. Can. J. For. Res. 14(4):547–553.
- Marquard, R.D.; Hanover, J.W. 1985. Floral response of *Picea glauca* to gibberellin A_{4/7}, naphthaleneacetic acid, root-pruning, and biennial treatment. Can. J. For. Res. 15:743–746.

- Marsden, B.J.; Lieffers, V.J.; Zwiazek, J.J. 1996. The effect of humidity on photosynthesis and water relations of white spruce seedlings during the early establishment phase. *Can. J. For. Res.* 26(6):1015–1021.
- Marshall, J.G.; Rutledge, R.G.; Blumwald, E.; Dumbroff, E.B. 2000. Reduction in turgid water volume in jack pine, white spruce and black spruce in response to drought and paclobutrazol. *Tree Physiol.* 20:701–707.
- Matthews, J.D. 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. *Forestry Abstracts* 24(1):i–xiii.
- Maycock, P.F. 1968. The flora and vegetation of the southern Manitounuk Islands, southeast Hudson Bay, and a consideration of phytogeographical relationships in the region. *Natur. Can.* 95:423–468.
- McElhanney, T.A. 1940. *Les Bois du Canada : Leurs Proprietes et leurs Usages*. Can. Min. Mines and Resour., Lands, Parks For. Div., Dominion For. Serv., Ottawa ON. 358 p.
- McElhanney, T.A. 1951. Commercial timbers of Canada. Chap. 2, p. 23–53 dans *Canadian Woods: Their Properties and Uses*. Can. Dep. Resour. Devel., For. Branch, For. Prod. Lab. Div., Ottawa ON.
- McLeod, J.W. 1953. Covering nursery seed-beds to encourage germination of coniferous seed. *Can. Dep. Northern Affairs National Resour., For. Branch, Ottawa ON, Silv. Leaflet* 98. 5 p.
- Melichar, H.; Bosch, I.; Molnar, G.M.; Huang, L.; Pardee, A.B. 2000. Isolation and purification of functional total RNA from woody branches and needles of Sitka and white spruce. *BioTechniques Euro Edition* 40:46–48–49,52.
- Mergen, F.J.; Burley, J.; Furnival, G.M. 1965. Embryo and seedling development in *Picea glauca* (Moench) Voss after self-, cross- and wind-pollination. *Silvae. Genet.* 14:188–194. (cité dans Coates et coll. 1994).
- Mikola, P.; Laiho, O. 1962. Mycorrhizal relations in the raw humus layer of northern spruce forests. *Commun. Inst. For. Fenn.* 55:1–18.
- Mitchell, K.J. 1963. Relationship between the crown width–diameter ratio of white spruce trees and stand density, age, and site in the interior of British Columbia. *Can. Dep. For., For. Res. Branch, Ottawa ON, Estab. Rep. Project BC-25, Mimeo* 63-BC-9. 7 p.
- Mityga, H.G.; Lanphear, F.O. 1971. Factors influencing the cold hardiness of *Taxus cuspidata* roots. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 96:83–86.
- Moen, A.N. 1968. Thermal energy exchange of a birch tree and a spruce tree at night. *Ecology* 49(1):145–147.
- Morgenstern, E.K. 1983. Tree selection techniques in the northeast: some problems and questions. p. 145–157 dans *Northeast For. Tree. Improv. Conf.*, Durham NH.

- Morgenstern, E.K. 1990. Species and provenance testing: the overlooked opportunity. p. 24–36 dans F.C. Yeh, J.I. Klein et S. Magnussen, eds. Tree Improvement – Picking the Winners. Sympos., Edmonton AB, Aug. 1989. Proc. Part 2, 22nd Meet. Can. Tree Improv. Assoc.
- Morgenstern, E.K.; Mullin, T.J. 1988. Plus-tree selection: controlling its cost. p. 108–116 dans E.K. Morgenstern et T.J.B. Boyle, eds. Tree Improvement – Progressing Together Sympos., Truro NS, Aug. 1987. Proc. Part 2, 21st Meet. Can. Tree Improv. Assoc.
- Morgenstern, E.K.; Steeves, D.G.; Simpson, J.D. 1990. Survey of wood density in five conifers in the maritime provinces. p. 71 dans F.C. Yeh, J.I. Klein et S. Magnussen, eds. Tree Improvement - Picking the Winners. Sympos., Edmonton AB, Aug. 1989. Proc. Part 2, 22nd Meet. Can. Tree Improv. Assoc.
- Mork, E. 1933. Temperature as a factor of regeneration in the spruce forests of Northern Trondhjem. Meddelelser fra Det Norske Skogforsøkvesen No. 16 Vol. V, No. 1. (Reviewed in J. For. 32:1024, 1934.)
- Morrison, I.K. 1974. Mineral nutrition of conifers with special reference to nutrient status interpretation: a review of literature. Environ. Can., Can. For. Serv., Ottawa ON, Publ. 1343. 74 p.
- Mosseler, A.; Tricco, P. 1991. Seed yield and quality from early cone collections in Newfoundland populations of black spruce and white spruce. For. Can., Newfoundland and Labrador Region, St. John's NL, Inf. Rep. N-X-281. 23 p.
- Müller-Stoll, W.R. 1947. Beobachtungen über Wuchsform und Zapfenbildung bei vegetativ vermehrten Fichten. Züchter 17/18:422–430. (cité dans Sinnott 1960).
- Mullin, R.E. 1957. Experiments with root and top pruning of white spruce nursery stock. Ont. Dep. Lands For., Res. Div., Toronto ON, Res. Rep. 36. 31 p.
- Mullin, R.E. 1963. Planting check in spruce. For. Chron. 39(3):252–259.
- Mullins, E.J.; McKnight, T.S. 1981. Canadian Woods, their Properties and Uses, 3rd ed. Univ. Toronto Press, Toronto ON. 389 p.
- Newton, P.F. 2003. Systematic review of yield responses of four North American conifers to forest tree improvement practices. For. Ecol. Manage. 172:29–51.
- Nienstaedt, H. 1957. Silvical characteristics of white spruce (*Picea glauca*). USDA, For. Serv., Lake States For. Exp. Sta., St. Paul MN, Pap. 55. 24 p.
- Nienstaedt, H. 1958. Receptivity of female strobili of white spruce. For. Sci. 4:110–115.
- Nienstaedt, H.; Cech, F.C.; Mergen, F.; Wand, C.; Zak, B. 1958. Vegetative propagation in forest genetics research and practice. J. For. 56:826–839.
- Nienstaedt, H. 1964. White spruce slide show comments. Proc. 9th Meet., Committee of Forest Tree Breeding in Canada, Petawawa ON, Sept.
- Nienstaedt, H. 1966. Dormancy and dormancy release in white spruce. For. Sci. 12:374–384.

- Nienstaedt, H. 1967. Chilling requirements in seven *Picea* species. *Silvae Genetica* 16(2):65–68.
- Nienstaedt, H.; King, J.P. 1970. Breeding for delayed budbreak in *Picea glauca* (Moench) Voss – potential frost avoidance and growth gains. 2nd World Consultation on Forest Tree Breeding, Washington DC, August 1969, FAO, Rome, Italy, Paper FO-FTB-69-2/5, 14 p. Also, Proc. Vol. 1:61–80.
- Nienstaedt, H.; Teich, A. 1972. The genetics of white spruce. USDA, For. Serv., Res. Pap. WO-15. 24 p.
- Nienstaedt, H. 1974. Genetic variation in some phenological characteristics of forest trees. p. 389–400 dans Lieth, H. (Ed.). Phenology and seasonal modelling. Springer-Verlag, New York NY.
- Nienstaedt, H. 1981. Top pruning white spruce seed orchard grafts does not reduce cone production. USDA, For. Serv., Tree Plant. Notes 32(2):9–13. (cité dans Coates et coll. 1994)
- Nienstaedt, H.; Riemenschneider, D.E. 1985. Changes in heritability estimates with age and site in white spruce, *Picea glauca* (Moench) Voss. *Silvae Genet.* 34(1):34–41. (cité dans Coates et coll. 1994)
- Nienstaedt, H.; Zasada, J. C. 1990. *Picea glauca* (Moench) Voss. p. 204–226 dans R.M Burns et B.H. Honkala, tech. coord. *Silvics of North America, Vol. 1, Conifers.* USDA, For. Serv., Washington DC, Agric. Handbook 654.
- Nisbet, J. 1905. *The Forester.* Blackwood and Sons, Edinburgh and London, U.K., Vol. 1. 506 p.
- Nylinder, P. 1953. Volymviktsvariationer hos planterad gran. [Variations de densité entre épinettes plantées.] *Medd. Stat. Skogsforskningsinst* 43.3. 43 p.
- Okkonen, E.A.; Wahlgren, H.E.; Maeglin, R.R. 1972. Relationships of specific gravity to tree height in commercially important species. *For. Prod. J.* 22(7):37–42.
- Olsen, H.C. 1978. Induction of flowering in Norway spruce. *Det. Forstl. Forsoegsvaes.* 36:231–265.
- Ontario [L&F] Lands and Forests. 1959. News release 24 March 1959. Ont. Dep. Lands For., Toronto ON, News 12(12).
- Oosting, H.J.; Reed, J.F. 1952. Virgin spruce–fir of the Medicine Bow Mountains, Wyoming. *Ecol. Monogr.* 22:69–90.
- Orlov, A. J. 1960. Rost i vozrastnye izmeneni.ja sosuscih kornej eli *Picea excelsa* Link. (Growth and changes with age of feeder roots of *Picea excelsa* Link). *Botanicheskii zhurnal* 45:888–896.
- Owens, J.N. 1986. Cone and seed biology. p. 14–31 dans R.C. Shearer, ed. *Conifer tree seed in the inland mountain West.* Proc. Symp., Aug. 1985, Missoula MT. USDA, For. Serv., Intermount. For. Range Exp. Sta., Ogden UT, Gen. Tech. Rep. INT-203. (cité dans Coates et coll. 1994)
- Owens, J.N.; Molder, M. 1973. A study of DNA and mitotic activity in the vegetative apex of Douglas-fir during the annual growth cycle. *Can. J. Bot.* 51:1395–1409.

- Owens, J.N.; Molder, M. 1977. Bud development in *Picea glauca*. II. Cone differentiation and early development. *Can. J. Bot.* 55:2746–2760.
- Owens, J.N.; Molder, M.; Langer, H. 1977. Bud development in *Picea glauca*. I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoot elongation as they relate to date and temperature sums. *Can. J. Bot.* 55:2728–2745.
- Owens, J.N.; Molder, M. 1979a. Sexual reproduction of white spruce (*Picea glauca*). *Can. J. Bot.* 57(2):152–169. (Coates et coll. 1994)
- Owens, J.N.; Molder, M. 1979b. The times and patterns of cone differentiation in western North American conifers. p. 25–32 dans F. Bonner, ed. *Proc. Symp. on Flowering and Seed Development in Trees*. USDA, For. Serv., South. For. Exp. Sta., Starkville MS.
- Owens, J.N.; Molder, M. 1984. The reproductive cycle of interior spruce (*Picea glauca* and *P. engelmannii*). B.C. Min. For., Victoria BC. 30 p.
- Paine, L.A. 1960. Studies in forest pathology. XXII. Nutrient deficiencies and climatic factors causing low volume production and active deterioration in white spruce. *Can. Dep. Agric., For. Biol. Div., Ottawa ON, Publ.* 1067. 29 p.
- Paré, D. 1990. Dynamics of nutrient cycling on post harvested white spruce sites in interior Alaska. Ph.D. thesis, Univ. Alaska, Fairbanks AK. 196 p.
- Park, Y.S.; Fowler, D.P.; Coles, J.F. 1984. Population studies of white spruce. II. Natural inbreeding and relatedness among neighboring trees. *Can. J. For. Res.* 14(6):909–913.
- Patel, K.R.; Thorpe, T.A. 1986. *In vitro* regeneration of plantlets from embryonic and seedling explants of Engelmann spruce (*Picea engelmannii*) Parry. *Tree Phys.* 1(3):289–301. (Coates et coll. 1994)
- Payandeh, B. 1984. Dimensional relationships for several tree species from the spruce–fir forest types of northwestern Ontario. *Environ. Can., Can. For. Serv., Ottawa ON, Res. Notes* 4(2):18–20.
- Payette, S.; Boudreau, F. 1972. Marcottage chez *Picea glauca* (Moench) Voss et *Larix laricina* (DuRoi) K. Koch sur la cote Hudsonienne hemi-arctique, Nouveau-Quebec. *Natur. Can.* 99:131–133.
- Pearcy, R.W. 1989. Radiation and light measurements. p. 97–116 dans R.W. Pearcy, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney et P.W. Rundel, eds. *Plant Physiological Ecology*. Chapman and Hall, London, U.K.
- Peattie, D.C. 1950. *A Natural History of Trees of Eastern and Central North America*. Houghton, Mifflin, Boston MA. 606 p.
- Perem, E. 1958. The effect of compression wood on the mechanical properties of white spruce and red pine. *For. Prod. J.* 8:235–240. (cité dans Timell 1986)

- Perem, E. 1960. The effect of compression wood on the mechanical properties of white spruce and red pine. Can. Dep. For. Prod. Lab. Can., Ottawa ON, Tech. Note 13. 22 p. (cité dans Timell 1986)
- Peters, V.S.; Macdonald, S.E.; Dale, M.R.T. 2005. The interaction between masting and fire is key to white spruce regeneration. *Ecology* 86(7):1744–1750.
- Petrides, G.A. 1958. *A Field Guide to Trees and Shrubs*. Riverside Press, Cambridge, Houghton, Mifflin, Boston MA. 431 p.
- Pharis, R.P. 1978. Flowering promotion in the Pinaceae. p. 177–178 in Proc. 16th Meet. Can. Tree Improv. Assoc., Part 1. Univ. Manitoba, Winnipeg MB, June 1977.
- Pharis, R.P. 1979. Promotion of flowering in the Pinaceae by hormones – a reality. p. 1–10 dans Proc. 13th Lake States Forest Tree Improvement Conference, August 1977, Univ. Minnesota. U.S. Dep. Agric., For. Serv., North Central For. Exp. Sta., St. Paul MN, Gen. Tech. Rep. NC-50.
- Pharis, R.P.; Kuo, G.C. 1977. Physiology of gibberellins in conifers. *Can. J. For. Res.* 7:299–325.
- Pharis, R.P.; Tomchuk, D.; Beall, F.D.; Rauter, R.M.; Kiss, G. 1986. Promotion of flowering in white spruce (*Picea glauca*) by gibberellin A_{4/7}, auxin (naphthaleneacetic acid), and the adjunct cultural treatments of girdling and Ca(NO₃)₂ fertilization. *Can. J. For. Res.* 16(2):340–345.
- Phelps, V.H. 1940. Spruce regeneration in Canada -the Prairie Provinces. *For. Chron.* 16:30–37.
- Philipson, J.J. 1983. The role of gibberellin A_{4/7}, heat and drought in the induction of flowering in Sitka spruce. *J. Exp. Bot.* 34:291–302.
- Philipson, J.J. 1984. The promotion of flowering in large field-grown Sitka spruce by girdling and stem injections of gibberellin A_{4/7}. *Can. J. For. Res.* 15:166–170.
- Pierpoint, G. 1967. Direct measurement of internal moisture deficits in trees. *Forestry Chronicle* 43:145–148.
- Pilate, G.; Ellis, D.D.; Hawkins, S. 1997. Transgene expression in field-grown poplar. Chap. 12. p. 84–89 dans N.B. Klopfenstein, Y.W. Chun, M.S. Kim et M.R. Ahuja, eds., M.C. Dillon, R.C. Carman et L.G. Eskew, tech. eds. 1997. *Micropropagation, genetic engineering, and molecular biology of Populus*. USDA, For. Serv., Rocky Mountain Res. Sta., Fort Collins CO, Gen. Tech. Rep. RM-GTR-297.
- Place, I.C.M. 1950. Comparative moisture regimes of humus and rotten wood. *Can. Dep. Resour. Devel., For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Silv. Leaflet* 37. 2 p.
- Place, I.C.M. 1952. Comparative growth of spruce and fir seedlings in sandflats. *Can. Dep. Resour. Devel., For. Branch, Ottawa ON, Silv. Leaflet* 64. 4 p.
- Place, I.C.M. 1955. The influence of seed-bed conditions on the regeneration of spruce and balsam fir. *Can. Dep. Northern Affairs and National Resour., For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Bull.* 117. 87 p.
- Pollard, D.F.W. 1973. Provenance variation in phenology of needle initiation in white spruce. *Can. J. For. Res.* 3:589–593.

- Pollard, D.F.W. 1974a. Bud morphogenesis of white spruce *Picea glauca* seedlings in a uniform environment. *Can. J. Bot.* 52(7):1569–1571.
- Pollard, D.F.W. 1974b. Seedling size and age as factors of morphogenesis in white spruce *Picea glauca* (Moench) Voss buds. *Can. J. For. Res.* 4(1):97–100.
- Pollard, D.F.W.; Logan, K.T. 1977. The effects of light intensity, photoperiod, soil moisture potential, and temperature of bud morphogenesis in *Picea* species. *Can. J. For. Res.* 7(2):415–421.
- Pollard, D.F.W.; Ying, C.C. 1979. Variation in response to declining photoperiod among families and stands of white spruce. *Can. J. For. Res.* 9(4):443–448.
- Potzger, J.E. 1943–44. Pollen frequency of *Abies* and *Picea* in peat: a correction on some published records from Indiana bogs and lakes. *Butler Univ., Bot. Stud.* 6:123–130.
- Pulling, H.E. 1918. Root habit and plant distribution in the far north. *Plant World* 21:223–233.
- Rauter, R.M. 1971. Rooting of *Picea* cuttings in plastic tubes. *Can. J. For. Res.* 1:125–129.
- Rauter, R.M. 1974. A short-term tree improvement programme through vegetative propagation. *New Zealand J. For. Sci.* 4(2):373–377.
- Rauter, R.M.; Farrar, J.L. 1969. Embryology of *Picea glauca* (Moench) Voss. p. 13–24 dans *Proc. 16th Northeastern Forest Tree Improvement Conf., Aug. 1968, MacDonald College, Quebec QC. USDA, For. Serv., Northeastern For. Exp. Sta., Broomall PA. (cité dans Nienstaedt et Zasada 1990)*
- Reid, D.M.; Beall, F.D.; Pharis, R. P. 1991. Environmental cues in plant growth and development. p. 65–181, Chapt. 2, dans *Plant Physiology: A Treatise. Vol. X. Growth and Development.* Academic Press, Orlando FL.
- Rendle, B.J. 1956. Compression wood: natural defects of softwoods. *Wood* 21:120–123.
- Richard, P. 1970. Atlas pollinique des arbres et de quelques arbustes indigènes du Québec. I. Introduction générale. II. Gymnosperms. *Nat. Can.* 97:1–34.
- Ritchie, G.A.; Dunlap, J.R. 1980. Root growth potential: its development and expression in forest tree seedlings. *New Zealand J. For. Sci.* 10:218–248.
- Roberts, A.N.; Fuchigami, L.H. 1973. Seasonal changes in auxin effect on rooting of Douglas-fir stem cuttings as related to bud activity. *Physiol. Plant.* 28:215–221.
- Roberts, E.H.; Ellis, R.H. 1982. Physiological, ultrastructural and metabolic aspects of seed viability. p. 465–485 dans A.A. Khan, ed. *The Physiology and Biochemistry of Seed Development, Dormancy and Germination.* Elsevier Biomedical, Amsterdam.
- Roche, L. 1969. A genealogical study of the genus *Picea* in British Columbia. *New Phytology* 68:505–554. (cité dans Coates et coll. 1994)
- Roe, E.I. 1946. Extended periods of seedfall of white spruce and balsam fir. *USDA, For. Serv., Lake States For. Exp. Sta., St. Paul MN, Tech. Note* 261. 1 p.

- Roe, E.I. 1948. Early seed production by balsam fir and white spruce. *J. For.* 46(7):529.
- Roe, E.I. 1952. Seed production of a white spruce tree. USDA, For. Serv., Lake States For. Exp. Sta., St. Paul MN, Tech. Note 373. 1 p.
- Roller, K.J. 1966. Resin canal position in the needles of balsam, alpine and Fraser firs. *For. Sci.* 12:348–355.
- Romberger, J.A. 1963. Meristems, Growth, and Development in Woody Plants. USDA, For. Serv., Washington DC, Tech. Bull. 1293. 214 p.
- Romberger, J.A. 1966. Development biology and the spruce tree. *Washington Acad. Sci. J.* 56:69–81.
- Ronco, F. 1970. Chlorosis of planted Engelmann spruce seedlings unrelated to nitrogen content. *Can. J. Bot.* 48(5):851–853.
- Ross, S.D.; Pharis, R.P. 1976. Promotion of flowering in the Pinaceae by gibberellins. I. Sexually mature, non-flowering grafts of Douglas-fir. *Physiol. Plant.* 36:182–186.
- Ross, S.D.; Pharis, R.P.; Binder, W.D. 1983. Growth regulators and conifers: their physiology and potential uses in forestry. p. 35–78 *dans* L.G. Nickell, ed. *Plant growth regulating chemicals*. Vol. 2, CRC Press, Boca Raton FL.
- Ross, S.D. 1985. Promotion of flowering in potted *Picea engelmannii* (Parry) grafts: effects of heat, drought, gibberellin A_{4/7}, and their timing. *Can. J. For. Res.* 15(4):618–624. (cité dans Coates et coll. 1994).
- Ross, S.D. 1988a. Effects of temperature, drought, and gibberellin A_{4/7}, and timing of treatment, on flowering in potted *Picea engelmannii* and *Picea glauca* grafts. *Can. J. For. Res.* 18(2):163–171.
- Ross, S.D. 1988b. Pre- and post-pollination polyhouse environment effects on pollen and seed development in potted *Picea engelmannii* grafts. *Can. J. For. Res.* 18(5):623–627. (cité dans Coates et coll. 1994)
- Ross, S.D.; Webber, J.E.; Eastham, A.M. 1988. Seed orchard management research. p. 122–126 *dans* E.K. Morgenstern et T.J.B. Boyle, eds. *Tree Improvement – Progressing Together Sympos.*, Truro NS, Aug. 1987. Proc. Part 1, 21st Meet. *Can. Tree Improv. Assoc.*
- Ross, S.D. 1991a. Promotion of flowering in potted white spruce grafts by root pruning: its relationship to drought and shoot elongation. *Can. J. For. Res.* 21(5):680–685.
- Ross, S.D. 1991b. Effect of heat sums and of heat applied separately to shoots and roots on flowering in potted *Picea glauca* grafts. *Can. J. For. Res.* 21(5):672–679.
- Roth, F.; Fernow, B.E. 1895. *Timber: an elementary discussion of the characteristics and properties of wood*. USDA, For. Div., Washington DC, Bull. 10. 88 p.
- Rowe, J.S. 1953. Viable seed on white spruce trees in midsummer. *Can. Dep. Northern Affairs and National Resources, For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Silv. Leaflet.* 99. 2 p.

- Rowe, J.S. 1955. Factors influencing white spruce reproduction in Manitoba and Saskatchewan. Can. Dep. Northern Affairs and National Resources, For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Project MS-135, Silv. Tech. Note 3. 27 p.
- Rowe, J.S. 1964. Studies in the rooting of white spruce. (Second progress rep. Project H-131) Can. Dep. For., For. Res. Branch, Ottawa ON, Mimeo. 64-4-13. 23 p.
- Rubanik, V.G.; Parshina, Z.I. 1972. The effect of photoperiodic induction on the rooting of spruces. Byull. Glavn., Bot. Sada No. 78:22-26, 1971. Can. Dep. Environ., Ottawa ON, 1972 Transl. No. 00ENV-79. 11 p.
- Rubanik, V.G.; Parshina, Z.I. 1978. [Polymorphism of the seed of *Picea glauca* (Moench) Voss selection aspects]. Byull. Glavn., Bot. Sada No. 108:67-70.
- Rudolf, P.O. 1950. Cold soaking – a short-cut substitute for stratification? J. For. 48(1):31-32.
- Rudolf, P.O. 1956. Guide for selecting superior forest trees and stands in the Lake States. USDA, For. Serv., Lake States For. Exp. Sta., St. Paul MN, Sta. Pap. 40. 32 p.
- Rudolf, P.O. 1959a. Seed production areas in the Lake States. USDA, For. Serv., Lake States For. Exp. Sta., St. Paul MN, Station Paper 73. 16 p.
- Rudolf, P.O. 1959b. Forest tree improvement research in the Lake States. USDA, For. Serv., Lake States For. Exp. Sta., St. Paul MN, Station Paper. 74. 56 p.
- Rudolph, T.D. 1964. Lammas growth and prolepsis in jack pine in the Lake States. For. Sci. Monogr. 6. 70p.
- Rumary, C.; Thorpe, T.A. 1984. Plantlet formation in black and white spruce. I. *In vitro* techniques. Can. J. For. Res. 14(1):10-16.
- Running, S.W. 1980. Environmental and physiological control of water flux through *Pinus contorta*. Can. J. For. Res. 10:82-91.
- Russell, E.W. 1961. Soil Conditions and Plant Growth, 9th ed. Longmans Green, London, U.K. 688 p.
- Russell, J. 1987. Research priorities and technology transfer opportunities for rooted cuttings of interior spruce and yellow-cedar. B.C. Min. For. & Lands, Victoria BC, Internal Rep. 32 p. (cité dans Russell 1988)
- Russell, J. 1988. Development of techniques for the large-scale production of rooted cuttings for operational planting. p. 115-116 dans E.K. Morgenstern et T.J.B. Boyle, eds. Tree Improvement – Progressing Together Sympos., Truro NS, Aug. 1987. Proc. Part 1, 21st Meet. Can. Tree Improv. Assoc.
- Russell, J.; Ferguson, C. 1990. Production of genetically improved stecklings of interior spruce: a grower's manual. For. Can./B.C. Min. For., Victoria BC, FRDA Rep. 110. 15 p.
- Safford, L.O. 1974. *Picea* A. Dietr. Spruce. p. 587-597 dans C.S. Schopmeyer, tech. coord. Seeds of Woody Plants in the United States. USDA, For. Serv., Washington DC, Agric. Handb. 450 p. (cité dans Coates et coll. 1994)

- Sakai, A.; Okada, S. 1971. Freezing resistance of conifers. *Silvae Genet.* 20(3):91–97.
- Sakai, A. 1979a. Freezing avoidance mechanism of primordial shoots of conifer buds. *Plant Cell Physiol.* 20:1381–1390.
- Sakai, A. 1979b. Deep supercooling of winter flower buds of *Cornus florida* L. *HortSci.* 14:69–70.
- Sakai, A.; Larcher, W., editors. 1987. *Frost Survival of Plants*. Springer-Verlag, New York NY. 321 p.
- Samish, R.M. 1954. Dormancy in woody plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 5:183–204.
- Santamour, F.S. 1959. Bi-sexual conelets in spruce. *Morris Arbor. Bull.* 10:10–11.
- Santon, J. 1970. Effect of stratification on germination of freshly harvested seed of several spruce and pine species in eastern Canada. *Can. Dep. Fish. For., Can. For. Serv., Petawawa For. Exp. Sta., Chalk River ON, Inf. Rep. PS-X-17.* 22 p.
- Sargent, C.S. 1898. *The Silva of North America. A description of the trees which grow naturally in North America exclusive of Mexico. Vol. XII. Coniferae.* Houghton Mifflin, Riverside Press, Cambridge, Boston MA. 144 p.
- Sargent, C.S. 1922. *Manual of the Trees of North America, 2nd corrected ed.* Houghton and Mifflin, Boston, 510 p., reprinted 1961 in 2 volumes, Dover Publications, New York NY, Vol. 1. 433 p.
- Sartz, R.S. 1970. Mouse damage to young plantations in southwestern Wisconsin. *J. For.* 68(2):88–89.
- Sartz, R.S. 1976. Effect of plantation establishment on soil and soil water in southwestern Wisconsin. *USDA, For. Serv., Northcentral For. Exp. Sta., Res. Pap. NC-127.* 8 p.
- Sasa, M.; Krogstrup, P. 1991. Ectomycorrhizal formation in plantlets derived from somatic embryos of Sitka spruce. *Scand. J. For. Res.* 6(1):129–136.
- Sato, Y.; Muto, K. 1951. (Factors affecting cold resistance of tree seedlings. II. On the effect of potassium salts.) *Hokkaido Univ., Coll. Agric., Coll. Exp. Forests, Res. Bull.* 15:81–96.
- Savidge, R.A. 1990. Coniferin biosynthesis and the regulation of lignification in conifers. p. 70 dans F.C. Yeh, J.I. Klein et S. Magnussen, eds. *Tree Improvement – Picking the Winners. Sympos., Edmonton AB, Aug. 1990. Proc. Part 2, 22nd Meet. Can. Tree Improv. Assoc.*
- Sayn-Wittgenstein, L. 1960. Recognition of tree species on air photographs by crown characteristics. *Can. Dep. For., For. Res. Div., Ottawa ON, Tech. Note 95.* 56 p.
- Sayn-Wittgenstein, L. 1961. Phenological aids to species identification on air photographs. *Can. Dep. For., For. Res. Div., Ottawa ON, Tech. Note 104.* 26 p.
- Scagel, C.F.; Linderman, R.G. 2001. Modification of root IAA concentrations, tree growth, and survival by application of plant growth regulating substances to container-grown conifers. *New For.* 21:159–186.

- Schenk, R.U.; Hildebrandt, A.C. 1972. Medium and techniques for induction and growth of monocotyledonous and dicotyledonous plant cell cultures. *Can. J. Bot.* 50:199–204.
- Schmidt, E.; Schmidt, F.W.; Horn, H.D.; Gerlach, U. 1963. The importance of the measurement of enzyme activity in medicine. p.651–712 dans H.-U. Bergmeyer, ed. *Methods of Enzymatic Analysis*. Verlag Chemie, GMBH, Weinheim/Bergstr., Academic Press, New York NY.
- Scholander, P.F.; Hammel, H.T.; Bradstreet, E.D.; Hemmingsen, E.A. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148:339–349.
- Schopmeyer, C.S., tech. Coord. 1974. *Seeds of Woody Plants in the United States*. USDA, For. Serv., Washington DC, Agric. Handb. 450. 883 p.
- Scott, P.A.; Bentley, C.V.; Fayle, D.C.F.; Hansell, R.I.C. 1987. Crown forms and shoot elongation of white spruce at the treeline, Churchill, Manitoba, Canada. *Arctic Alpine Res.* 19(2):175–186.
- Shibles, R. 1976. Committee report: Terminology pertaining to photosynthesis. *Crop Sci.* 16:437–439.
- Shirley, H.L. 1945. Reproduction of upland conifers in the Lake States as affected by root competition and light. *Amer. Midland Naturalist* 33:537–612.
- Sidhu, S.S. 1983. Effects of simulated acid rain on pollen germination and pollen tube growth of white spruce (*Picea glauca*). *Can. J. Bot.* 61(12):3095–3099. (cité dans Coates et coll. 1994)
- Siggins, H.W. 1933. Distribution and rate of fall of conifer seeds. *J. Agric. Res.* 47:119–128.
- Simpson, J.D.; Wang, B.S.P.; Daigle, B.I. 2004. Long-term storage of various Canadian hardwoods and conifers. *Seed Sci. & Technol.* 32:561–572.
- Singh, T. 1984. Variation in the oven-dry wood density of ten Prairie tree species. *For. Chron.* 60(4):217–221.
- Smith, G. 1985. Spruce improvement through vegetative propagation: a story of co-operation (Phase I). Canada/Ont. FRDA, Toronto ON. 40 p.
- Smith, J.H.G.; Kozak, A. 1967. Thickness and percentage of bark of the commercial trees of British Columbia. Univ. B.C., Vancouver BC, Fac. For. Pap., 33 p.
- Smith, J.H.G.; Kozak, A. 1971. Thickness, moisture content, and specific gravity of inner and outer bark of some Pacific Northwest trees. *For. Prod. J.* 21(2):38–40.
- Sowell, J.B.; McNulty, S.P.; Schilling, B.K. 1996. The role of stem recharge in reducing the winter desiccation of *Picea engelmannii* (Pinaceae) needles at alpine timberline. *Amer. J. Bot.* 83:1351–1355.
- Spittlehouse, D.L. 1985. Determination of the year to year variation in growing season water use of a Douglas-fir stand. dans B.A. Hutchinson, B.B. Hicks, L.W. Gay, K. Perttu et J.B. Stewart, eds. *Proceedings of the Forest Environmental Measurements Conference held at Oak Ridge, TN, October 23-28, 1983*. Boston, D. Reidel Pub. Co. 684 p.

- Stasolla, C.; Loukanina, N.; Ashihara, H.; Yeung, E.C.; Thorpe, T.A. 2001a. Ascorbic acid changes the pattern of purine metabolism during germination of white spruce somatic embryos. *Tree Physiol.* 21:359–367.
- Stasolla, C.; Loukanina, N.; Ashihara, H.; Yeung, E.C.; Thorpe, T.A. 2001b. Changes in pyrimidine nucleotide biosynthesis during germination of white spruce (*Picea glauca*) somatic embryos. In *Vitro Cellular Develop. Biol. Plant.* 37:285–292.
- Steel, R.G.D.; Torrie, J.H. 1960. Principles and procedures of statistics. Toronto, McGraw-Hill. 481 p.
- Steeves, D.G. 1988. White spruce family tests based on six-year and 11-year measurements on four sites in New Brunswick. Univ. New Brunswick, Fredericton NB, BScF thesis. 69 p.
- Stewart, J.D.; Hogg, E.H.; Hurdle, P.A.; Stadt, K.J.; Tollestrup, P.; Lieffers, V.J. 1998. Dispersal of white spruce seed in mature aspen stands. *Can. J. Bot.* 76(2):181–188.
- Stiell, W.M. 1955. The Petawawa plantations. Can. Dep. Northern Affairs National Resour., For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Tech. Note 21. 46 p.
- Stoekeler, J.H. 1938. Soil adaptability of white spruce. *J. For.* 36:1145–1147.
- Stoekeler, J.H. 1965. Spring frost damage in young forest plantings near La Crosse, Wisconsin. *J. For.* 63(1):12–14.
- Stone, E.L.; Will, G.M. 1965. Nitrogen deficiency of second generation radiata pine in New Zealand. Chap. 10, p.117–139 dans C.T. Youngberg, ed. *Forest–Soil Relationships in North America*. Oregon State Univ. Press, Corvallis OR.
- Stone, E.L.; McKittrick, R.C. 1976. On the layering of white spruce. USDA, For. Serv., Tree Plant. Notes 27(1):14.
- Streets, R.J. 1962. *Exotic Forest Trees in the British Commonwealth*. Clarendon Press, Oxford, U.K. 765 p.
- Suomi, V.E.; Kuhn, P.M. 1958. An economical net radiometer. *Tellus X*:160–163.
- Sutton, R.F. 1967. Influence of root pruning on height increment and root development of outplanted spruce. *Can. J. Bot.* 45:1671–1682.
- Sutton, R.F. 1968. Ecology of young white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss). Ph.D. thesis, Cornell Univ., Ithaca NY, Univ. Microfilms, Ann Arbor, Michigan MI, 68–11645. 500 p.
- Sutton, R.F. 1969a. Site-influenced variation in flushing time of white spruce. Can. Dep. Fish. For., Can. For. Serv., Ottawa ON, Bi-mo. Res. Notes 25:36–37.
- Sutton, R.F. 1969b. Form and development of conifer root systems. Commonw. For. Bureau, Oxford, U.K., Tech. Communication No. 7. 131 p.
- Sutton, R.F. 1975. Biological aspects of mechanized regeneration. p. 98–122 dans *Mechanization of Silviculture in northern Ontario*. Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., Sault Ste. Marie ON, Symp. Proc. O-P-3.

- Sutton, R.F. 1978. Root system development in young outplants, particularly white spruce. p. 172–185 dans E. Van Eerden et J.M. Kinghorn, eds. Proc. Root Form of Planted Trees Symp., Victoria BC, May 1978, B.C. Min. For./Can. For. Serv., Victoria BC, Joint Rep. 8.
- Sutton, R.F. 1991. Soil properties and root development in forest trees: a review. For. Can., Ont. Region, Sault Ste. Marie ON, Inf. Rep. O-X-413. 42 p.
- Sutton, R.F. 1992. White spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss): stagnating boreal old-field plantations unresponsive to fertilization and weed control. For. Chron. 68:249–258.
- Sutton, R.F.; Tinus, R.W. 1983. Root and root system terminology. For. Sci. Monogr. 24. 137 p.
- Swan, H.S.D. 1960. The mineral nutrition of Canadian pulpwood species. I. The influence of nitrogen, phosphorus, potassium and magnesium deficiencies on the growth and development of white spruce, black spruce, jack pine and western hemlock seedlings grown in a controlled environment. Pulp Paper Res. Instit. Can., Montréal QC, Woodlands Res. Index No. 116, Tech. Rep. 168. 66 p.
- Swan, H.S.D. 1971a. Relationships between nutrient supply, growth and nutrient concentrations in the foliage of white and red spruce. Pulp Pap. Res. Inst. Can., Woodlands Pap. WR/34. 27 p.
- Swan, H.S.D. 1971b. Nutrition and growth of white and red spruce. Pulp Pap. Res. Inst. Can., Paprican Rep.
- Sweet, G.B.; Will, G.M. 1965. Precocious male cone production associated with low nutrient status in clones of *Pinus radiata*. Nature 206(4985):739.
- Tanner, C.B.; Businger, J.A.; Kuhn, P.M. 1960. The economical net radiometer. J. Geophys. Res. 65:3657–3667.
- Taylor, H.M. 1983. Managing root systems for efficient water use: an overview, p. 87–113 dans H.H. Taylor et coll., eds. Limitations to Efficient Water Use in Crop Production. ASA, CCSA, and SSSA, Madison WI.
- Taylor, T.M.C. 1959. The taxonomic relationship between *Picea glauca* (Moench) Voss and *P. engelmannii* Parry. Madrono 15(4):111–115. (cité dans Coates et coll. 1994).
- Teich, A.H. 1970. Genetic control of female flower color and random mating in white spruce. Can. Dep. Fish. For., Can. For. Serv., Ottawa ON, Bi-mo. Res. Notes 26:2.
- Templeton, C. n.d. Distinction between white spruce and black spruce during the early stages of seedling growth. Ont. Min. Nat. Resour., Ont. For. Res. Inst., Sault Ste. Marie ON, Nursery Notes No. 125. 3 p.
- Templeton, C.W.G.; Odlum, K.D.; Colombo, S.J. 1991. How to dissect spruce buds. Ont. Min. Nat. Resour., Ont. For. Res. Inst., Sault Ste. Marie ON, Pam 4702.
- Teskey, R.O.; Fites, J. A.; Samuelson, L.J.; Bongarten, B.C. 1986. Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in *Pinus taeda* L. under different environmental conditions. Tree Physiol. 2:131–142.

- Teskey, R.W.; Hinckley, T.M.; Grier, C.C. 1984. Temperature-induced changes in the water relations of *Abies amabilis* (Dougl.) Forbes. *Plant Physiol.* 74:77–80.
- Thimann, K.V.; Delisle, A.L. 1942. Notes on the rooting of some conifers from cuttings. *J. Arnold Arboretum* 23:103–109.
- Thorntwaite, C.W. 1931. The climates of North America according to a new classification. *Geogr. Rev.* 21:633–655.
- Thorpe, T.A.; Biondi, S. 1984. Conifers. p. 435–470 dans W.R. Sharp, D.A. Evans, P.V. Ammirato et Y. Yamada, eds. *Handbook of Plant Cell Culture*, Vol. 2. MacMillan, New York NY.
- Thorpe, T.A.; Hasnain, S. 1988. Micropropagation of conifers: methods, opportunities and costs. p. 68–84 dans E.K. Morgenstern et T.J.B. Boyle, eds. *Tree Improvement – Progressing Together Sympos.*, Truro NS, Aug. 1987. Proc. Part 2, 21st Meet. Can. Tree Improv. Assoc.
- Tigerstedt, P.M.A. 1973. Studies on isozyme variation in marginal and central populations of *Picea abies*. *Hereditas* 75:47–60.
- Timell, T.E. 1986. *Compression wood in gymnosperms*. Springer-Verlag, Berlin. 2150 p.
- Tognoni, F.; Kawase, M.; Alpi, A. 1977. Seasonal changes in rootability and rooting substances of *Picea glauca* cuttings. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 102:718–720. (cité dans Coates et coll. 1994)
- Tognoni, F.; Lorenzi, R. 1972. Acidic root-promoting growth inhibitor(s) found in *Picea* and *Chamaecyparis*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 97:574–578.
- Tompsett, P.B.; Fletcher, A.M. 1977. Increased flowering of Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr. in a polythene house. *Silvae Genet.* 26:84–86.
- Toumey, J.W. 1924. *Foundations of Silviculture upon an Ecological Basis, Part I*. Edwards Bros., Ann Arbor MI. 171 p.
- Toumey, J.W. 1929. Initial root habit in American trees and its bearing on regeneration. *Internat. Congr. Plant Sci.*, Ithaca NY, 1926. Proc. I:713–728.
- Tremblay, M.; Simon, J.P. 1989. Genetic structure of marginal populations of white spruce (*Picea glauca*) at its northern limit of distribution in Nouveau-Quebec. *Can. J. For. Res.* 19(11):1371–1379.
- Tripp, H.A.; Hedlin, A.F. 1956. An ecological study and damage appraisal of white spruce cone insects. *For. Chron.* 32(4):400–410.
- Tryon, H.H.; Finn, R.F. 1937. Notes on the terminal growth of coniferous plantations in the Hudson Highlands. *Black Rock For. Papers* 1(9):54–56.
- Tryon, P.R.; Chapin, F.S. 1983. Temperature control over root growth and root biomass in taiga forest trees. *Can. J. For. Res.* 13(5):827–833.
- Turkington, R.; John, E.; Krebs, C.J.; Dale, M.R.T.; Nams, V.O.; Boonstra, R.; Boutin, S.; Martin, K., Sinclair, A.R.E.; Smith, J.N.M. 1998. The effects of NPK fertilization for nine years on boreal forest vegetation in northwestern Canada. *J. Veg. Sci.* 9(3):333–346.

- Turner, N.C.; Jarvis, P.G. 1975. Photosynthesis in Sitka spruce (*Picea sitchensis* Bong.). IV. Response to soil temperature. *J. Appl. Ecol.* 12:561–576.
- United Kingdom Forestry Commission. 1920. Beaufort estate. p. 57–62 dans Programme, British Empire For. Conf., London, U.K.
- Urban, S.T.; Lieffers, V.J.; Macdonald, S.E. 1994. Release in radial growth in the trunk and structural roots of white spruce as measured by dendrochronology. *Can J. For. Res.* 24(8):1550–1556.
- USDA Forest Service. 1948. Woody-plant Seed Manual. USDA, For. Serv., Washington DC, Misc. Publ. 654. 416 p.
- USDA Forest Service. 1974. Wood Handbook: Wood as an Engineering Material. USDA, For. Serv., For. Prod. Lab., Washington DC, Agric. Handb. 72.
- Vaartaja, O. 1954. Photoperiodic ecotypes of trees. *Can. J. Bot.* 32:392–399.
- Vaartaja, O. 1957. Photoperiodic responses in seedlings of northern tree species. *Can. J. Bot.* 35:133–138.
- van Barneveld, J.W.; Rafiq, M.; Harcombe, G.F.; Ogilvie, R.T. 1980. An illustrated key to gymnosperms of British Columbia. B.C. Min. Environ. and Min. Prov. Sec. Gov't. Serv., Victoria BC. (cité dans Coates et coll. 1994)
- Vanden Born, W.H. 1963. Histochemical studies of enzyme distribution in the shoot-tips of white spruce. *Can. J. Bot.* 41:1509–1529.
- van den Driessche, R. 1984. Soil fertility in forest nurseries. p. 63–74 dans M.L. Duryea et T.D. Landis, T.D., eds. *Forest Nursery Manual: Production of Bareroot Seedlings*. Nijhoff/Junk, Boston MA. 386 p.
- Vanhinsberg, N.B.; Colombo, S.J. 1990. Effect of temperature on needle anatomy and transpiration of *Picea mariana* after bud initiation. *Can. J. For. Res.* 20(5):598–601.
- Veen, H. 1988. Heritability and genetic gain estimates from white spruce family tests in Nova Scotia. Univ. New Brunswick, Fredericton NB, BScF thesis. 40 p.
- Viereck, L.A.; Dyrness, C.T.; Van Cleve, K.; Foote, M.J. 1983. Vegetation, soils, and forest productivity in selected forest types in interior Alaska. *Can. J. For. Res.* 13(5):703–720.
- Voigt, G.K.; Stoeckler, J.H.; Wilde, S.A. 1958. Response of coniferous seedlings to soil applications of calcium and magnesium fertilizers. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 22:343–345.
- von Arnold, S.; Eriksson, T. 1981. *In vitro* studies of adventitious shoot formation in *Pinus contorta*. *Can. J. Bot.* 59:870–874.
- Wagg, J.W.G. 1964. White spruce regeneration on the Peace and Slave River lowlands. *Can. Dep. For., For. Res. Branch, Ottawa ON, Publ.* 1069. 35 p.
- Wagg, J.W.B. 1967. Origin and development of white spruce root-forms. *Can. Dep. For. Rural Devel., For. Branch, Ottawa ON, Publ.* 1192. 45 p.

- Wakefield, W.E. 1957. Determination of the strength properties and physical characteristics of Canadian woods. Can. Dep. North. Affairs and National Resour., For. Branch, For. Prod. Lab., Ottawa ON, Bull. 119. 64 p.
- Waldron, R.M. 1963. August–November seed and litter fall in a mature white spruce stand. For. Chron. 39:333–334.
- Waldron, R.M. 1965. Cone production and seedfall in a mature white spruce stand. For. Chron. 41(3):314–329.
- Waldron, R.M. 1966. Factors affecting natural white spruce regeneration on prepared seedbeds at the Riding Mountain Forest Experimental Area, Manitoba. Can. Dep. For. Rural Devel., For. Branch, Ottawa ON, Deptl. Publ. 1169. 41 p.
- Wang, B.S.P. 1974. Testing and treatment of Canadian white spruce seed to overcome dormancy. Assoc. Official Seed Analysts Proc. 64:72–79.
- Wang, B.S.P. 1987. The beneficial effects of stratification on germination of tree seeds. p. 56–75 dans Proc. Nurserymen’s Meeting, Dryden ON, June 15–19, 1987. OMNR, Toronto ON.
- Wang, B.S.P.; Berjak, P. 2000. Beneficial effects of moist chilling on the seeds of black spruce (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.). Annals Bot. 86:29–36.
- Wareing, P.F. 1956. Photoperiodism in woody plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 7:191–214.
- Watt, R.F.; McGregor, W.H.D. 1963. Growth of four northern conifers under long and natural photoperiods in Florida and Wisconsin. For. Sci. 9(1):115–128.
- Westveld. R.H. 1949. Applied Silviculture in the United States, 2nd ed. Wiley and Sons, New York NY. 590 p.
- Wilcox, H.E. 1964. Xylem in roots of *Pinus resinosa* Ait. in relation to heterorhizy and growth activity. dans Formation of wood in forest trees, M.H. Zimmermann, ed. Academic Press, pp.459-77.
- Wilson, B.F.; Wodzicki, T.J.; Zahner, R. 1966. Differentiation of cambial derivatives: proposed terminology. For. Sci. 12:438–440.
- Wilson, L.R.; Webster, R.M. 1942. Microfossil studies of three northcentral Wisconsin bogs. Wisconsin Acad. Sci. Arts Lett., Trans., Madison, Wisc., vol. 34, pp. 177-193. Pls. 1-2, tfs.
- Wilton, R.F. 1964. The forests of Labrador. Can. Dep. For., For. Res. Branch, Ottawa ON, Publ. 1066. 72 p.
- Winston, D.A.; Haddon, B.D. 1981. Effects of early cone collection and artificial ripening on white spruce and red pine germination. Can. J. For. Res. 11:817–826.
- Winton, L.L. 1964a. Cessation of dormancy in white spruce. Univ. Minnesota, School For., Minneapolis MN, Minnesota For. Note 155. 2 p.
- Winton, L.L. 1964b. Meiosis and pollen release in white and black spruce and their hybrid. Univ. Minnesota, School For., Minneapolis MN, Minnesota For. Note 154. 2 p.

- Winton, L.L. 1964c. Microsporogenesis and early pollen forcing in a white × black spruce hybrid and its parental species. Ph.D. thesis, Univ. Minnesota, Minneapolis MN.
- Winton, L.L. 1964d. Phenology of normal and forced microsporogenesis in white and black spruce and their F₁ hybrid. Univ. Minnesota, School For., Minneapolis MN, Minnesota For. Note 153. 2 p.
- Wright, E.F.; Coates, K.D.; Canham, C.D.; Bartemucci, P. 1998. Species variability in growth response to light across climatic regions in northwestern British Columbia. Can. J. For. Res. 28:871–886.
- Wright, J.W. 1953. Notes on flowering and fruiting of northeastern trees. USDA, For. Serv., Northeastern For. Exp. Sta., Pap. 60. 38 p.
- Wright, J.W. 1955. Species crossability in spruce in relation to distribution and taxonomy. For. Sci. 1(4):319–349.
- Wright, J.W. 1964. Flowering age of clonal and seedling trees as a factor in choice of breeding systems. Silvae Genetica 13:21–27.
- Yarmishko, V.T.; Dem'yanov, V.A. 1983. "Structure of the root systems of woody species in the mountains of northern Siberia." Botanicheskii Zhurnal 68(9):1225–1235.
- Yeh, F.C.; Arnott, J.T. 1986. Electrophoretic and morphological differentiation of *Picea sitchensis*, *Picea glauca*, and their hybrids. Can. J. For. Res. 16(4):791–798.
- Yorston, F.H. 1942. Studies in sulphite pulping. Dominion For. Serv. Can., Ottawa ON, Bull. 97. 80 p.
- Youngblood, A.; Max, T.A. 1992. Dispersal of white spruce seed on Willow Island in interior Alaska. USDA, For. Serv., Pacific NW Res. Sta., Portland OR, Res. Pap. PNW-RP-443, 17 p.
- Youngblood, A.P.; Safford, L.O. 2008. *Picea*. P. 793–806 dans F.T. Bonner et R.K. Karrfalt, eds. The Woody Plant Seed Manual. USDA For. Serv. Northern Research Station, Hamden, Connecticut.
- Yumoto, M.; Ishida, S.; Fukazawa, K. 1982. Studies on the formation and structure of the compression wood cells induced by artificial inclination in young trees of *Picea glauca*. I. Time course of the compression wood formation following inclination. Coll. Exp. For., Hokkaido Univ., Res. Bull. 39:137–162.
- Yumoto, M.; Ishida, S. 1982. Studies on the formation and structure of the compression wood cells induced by artificial inclination in young trees of *Picea glauca*. III. Light microscopic observation on the compression wood cells formed under five different angular displacements. J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 60(6):337–351.
- Zasada, J.C.; Viereck, L.A. 1970. White spruce cone and seed production in interior Alaska, 1957–68. USDA, For. Serv., Pacific NW For. Range Exp. Sta., Portland OR, Res. Note PNW-129. 11 p. (cité dans Coates et coll. 1994)

- Zasada, J.C. 1971. Frost damage to white spruce cones in interior Alaska. USDA, For. Serv., Pacific Northwest For. Range Exp. Sta., Portland OR, Res. Note PNW-149. 7 p.
- Zasada, J.C. 1973. Effect of cone storage method and collection date on Alaskan white spruce (*Picea glauca*) seed quality. p. 1–10 (paper 19) dans Proc. Seed Problems. IUFRO Symp. Seed Processing, Bergen, Norway. Working Party S2.01, Royal Coll. For., Bergen, Norway, Vol. 1. (Coates et coll. 1994)
- Zasada, J.C. 1976. Alaska's interior forests: ecological and silvicultural considerations. J. For. 74:333–337.
- Zasada, J.C. 1980. Some considerations in the natural regeneration of white spruce in interior Alaska. p. 25–29 dans M. Murray et R.M. Van Veldhuizen, eds. Forest Regeneration at High Latitudes. Proc. Workshop, Fairbanks AK, Nov. 1979. USDA, For. Serv., Pacific Northwest For. Exp. Sta., Portland OR, Gen. Tech. Rep., PNW-107. 52 p.
- Zasada, J.C. 1985. Production, dispersal and germination, and first-year seedling survival of white spruce and birch in the Rosie Creek burn. p.34–37 dans G.P. Juday et C.T. Dyrness, eds. Early Results of the Rosie Creek Fire Research Project, 1984. Univ. Alaska, Agric. For. Exp. Sta., Fairbanks AK, Misc. Publ. 85–2.
- Zasada, J. 1986. Natural regeneration of trees and tall shrubs on forest sites in interior Alaska. p. 44–73 dans K. Van Cleve, F.S. Chapin, P.W. Flanagan, L.A. Viereck et C.T. Dyrness, eds. Forest Ecosystems in the Alaskan Taiga: a Synthesis of Structure and Function. Springer-Verlag New York NY.
- Zasada, J.C. 1988. Embryo growth in Alaskan white spruce seeds. Can. J. For. Res. 18(1):64–67.
- Zasada, J.C.; Foote, M.J.; Deneke, F.J.; Parkerson, R.H. 1978. Case history of an excellent white spruce cone and seed crop in interior Alaska: cone and seed production, germination and seedling survival. USDA, For. Serv., Pacific NW For. Range Exp. Sta., Portland OR, Gen. Tech. Rep. PNW-65. 53 p.
- Zasada, J.C.; Gregory, R.A. 1969. Regeneration of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) with reference to interior Alaska: a literature review. USDA, For. Serv., Pacific Northwest For. Range Exp. Sta., Portland OR, Res. Pap. PNW-79. 37 p.
- Zasada, J.C.; Lovig, D. 1983. Observations on primary dispersal of white spruce, *Picea glauca*. Can. Field Naturalist 97(1):104–106. (cité dans Coates et coll. 1994)

ANNEXE

Nom latin mis à jour ¹	Nom commun ¹	Nom anglais commun ¹	Nom latin dans le rapport ²	Nom commun ²
<i>Abies amabilis</i> Dougl. ex J. Forbes	sapin gracieux	Pacific silver fir	<i>Abies amabilis</i>	amabilis fir
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	sapin baumier	balsam fir	<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	balsam fir
<i>Abies</i> Mill.	sapin	fir	<i>Abies</i>	–
<i>Abies lasiocarpa</i> (Hook.) Nutt.	sapin subalpin	subalpine fir	<i>Abies lasiocarpa</i> (Hook.) Nutt.	subalpine fir
<i>Alnus</i> Mill.	aulne	alder	<i>Alnus</i>	
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	bouleau à papier	paper birch	<i>Betula papyrifera</i>	paper birch
<i>Boletus subtomentosus</i>	bolet tomenteux	suede bolete	<i>Boletus subtomentosus</i>	-
<i>Calamagrostis canadensis</i> (Michaux) Palisot de Beauvois	calamagrostide du Canada	bluejoint reedgrass	<i>Calamagrostis canadensis</i> (Michx.) Beauv.	-
<i>Chamaecyparis</i> Spach	faux-cypres	false-cypress	<i>Chamaecyparis</i>	-
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scopoli	épilobe à feuilles étroites	fireweed	<i>Epilobium angustifolium</i> L.	-
<i>Cryptomeria</i> D. Don	-	Japanese cedar	<i>Cryptomeria</i>	-
<i>Laccaria laccata</i> (Scopoli) Cooke	clitocybe laqué	deceiver	<i>Laccaria laccata</i>	-
<i>Larix decidua</i> Mill.	mélèze d'Europe	European larch	<i>Larix decidua</i> Mill.	European larch
<i>Larix</i> Mill.	mélèze	larch	<i>Larix</i>	-
<i>Picea</i> A. Dietrich	épinettes	spruces	<i>Picea</i>	spruces
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst	épinette de Norvège	Norway spruce	<i>Picea abies</i> (L.) Karst	Norway spruce
	épinette de Norvège	Norway spruce	<i>Picea excelsa</i> Link	-
<i>Picea engelmannii</i> Engelmann	épinette d'Engelmann	Engelmann spruce	<i>P. engelmannii</i> Parry	Engelmann spruce
<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss	épinette blanche	white spruce	<i>Picea glauca</i> [Moench] Voss	white spruce
<i>Picea likiangensis</i> var. <i>montigena</i> (Masters) Chen	-	-	<i>Picea montigena</i> Masters	-
<i>Picea mariana</i> (Mill.) B.S.P.	épinette noire	black spruce	<i>P. mariana</i> [Mill.] BSP	black spruce
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	épicéa de Sibérie	Siberian spruce	<i>Picea obovata</i>	-
<i>Picea pungens</i> Engelm.	épinette du Colorado	blue spruce	<i>Picea pungens</i>	-
	épinette du Colorado	blue spruce	<i>Picea pungens</i> f. <i>glauca</i> Engelm.)	-
<i>Picea rubens</i> Sarg.	épinette rouge	red spruce	<i>Picea rubens</i>	red spruce
<i>Picea schrenkiana</i> Fisch. & C. A. Mey.	épinette Schrenk's	Schrenk's spruce	-	Shrenk

Nom latin mis à jour ¹	Nom commun ¹	Nom anglais commun ¹	Nom latin dans le rapport ²	Nom commun ²
<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carrière	épinette de Sitka	Sitka spruce	<i>Picea sitchensis</i> [Bong.]	Sitka spruce
<i>Picea smithiana</i> (Wallich) Boissier	épicéa de l'Himalaya	Himalayan spruce	<i>Picea smithiana</i> Boiss.	-
<i>Picea torano</i> (Koch) Köhne	épicéa du Japon	tiger-tail spruce	<i>Picea polita</i>	-
<i>Picea x albertiana</i> S. Brown	épinette blanche 'Conica'	dwarf Alberta spruce	<i>Picea glauca</i> var. <i>albertiana</i> cv. <i>Conica</i>	-
<i>Picea x albertiana</i> S. Brown	épinette intérieure	interior spruce	<i>Picea glauca</i> var. <i>Albertiana</i> [S. Brown] Sarg.	western white spruce
	épinette intérieure	interior spruce	<i>P. glauca</i> var. <i>porsildii</i> Raup	Porsild spruce
<i>Picea x lutzii</i> Little	épinette de Lutz	Lutz spruce	<i>Picea x lutzii</i>	Roche spruce
<i>Pinus banksiana</i> Lamb.	pin gris	jack pine	<i>Pinus banksiana</i>	jack pine
<i>Pinus contorta</i> Dougl. ex Loud	pin tordu latifolié	lodgepole pine	<i>Pinus contorta</i> Dougl. ex Loud	lodgepole pine
<i>Pinus</i> L.	pin	pine	<i>Pinus</i>	-
<i>Pinus radiata</i> D. Don	pin de Monterey	radiata pine	<i>Pinus radiata</i> D. Don	radiata pine
<i>Pinus resinosa</i> Ait.	pin rouge	red pine	<i>Pinus resinosa</i>	red pine
<i>Pinus sylvestris</i> L.	pin sylvestre	Scots pine	<i>Pinus sylvestris</i>	Scots pine
<i>Populus tremuloides</i> Michx.	peuplier faux-tremble	trembling aspen	<i>Populus tremuloides</i> Michx.	trembling aspen
<i>Populus trichocarpa</i> Torr. & A. Gray	peuplier de l'Ouest	black cottonwood	<i>Populus trichocarpa</i>	black cottonwood
<i>Pseudotsuga</i> Carrière	douglas vert	douglas-fir	<i>Pseudotsuga</i>	-
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	douglas vert	Douglas-fir	<i>Pseudotsugamenziesii</i> (Mirb.)	Douglas-fir
<i>Pteridium aquilinum</i> ssp. <i>latiusculum</i> (Desvaux) Hultén ex R.T. Clausen	fougère-aigle de l'Est	eastern bracken fern	<i>Pteridium aquilinum</i> var. <i>latiusculum</i> (Desv.) Underw.	bracken
<i>Thuja</i> L.	thuya	cedar	<i>Thuja</i>	-
<i>Thuja plicata</i> Donn ex D. Don	thuya géant	western red cedar	<i>Thuja plicata</i>	western red cedar
<i>Tsuga heterophylla</i> (Raf.) Sarg.	pruche de l'Ouest	western hemlock	<i>Tsuga heterophylla</i> (Raf.) Sarg.	western hemlock
<i>Tsuga mertensiana</i> (Bong.) Carrière	pruche subalpine	mountain hemlock	<i>T. mertensiana</i>	mountain hemlock

¹ Noms communs et noms scientifiques mis à jour

² Noms scientifiques et noms anglais originaux, tels qu'ils figurent dans le rapport

Source de renseignements :

- Baldwin, K. et coll. 2020. Vegetation Zones of Canada: a Biogeoclimatic Perspective (Information Report GLC-X-25). Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Great Lakes Forestry Centre 172 p. (<https://cfs.nrcan.gc.ca/publications?id=40507>)
- Baldwin, K. et coll. 2020. Zones de végétation du Canada : une perspective biogéoclimatique (Rapport d'information GLC-X-25F). Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Centre de foresterie des Grands Lacs 190p. (<https://cfs.nrcan.gc.ca/publications?id=40508>)
- Canadensys : <http://www.canadensys.net/>
- Chapman, Kim. Écologiste forestier, Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Centre de foresterie des Grands Lacs
- EPPO Global Database: <https://gd.eppo.int/>
- Fire Effects Information System (FEIS) – USDA : <https://www.feis-crs.org/feis/>
- Fleurs Fruits Feuilles de : <https://fleurs-fruits-feuilles-de.com/>
- Ressources naturelles Canada- Arbres : <https://aimfc.nrcan.gc.ca/fr/arbres>
- United States Geological Society, Integrated Taxonomic Information System: <https://www.itis.gov/>

À PROPOS DE L'AUTEUR



Le 2 juin 2008, dans sa 82^e année, Roy Sutton décède chez lui à Sault Ste. Marie en Ontario au terme d'une longue maladie. Roy naît en 1926 à Stourbridge, Worcestershire en Angleterre. Il grandit à Birmingham en Angleterre et va à l'école secondaire jusqu'à ce qu'il ait presque 16 ans. L'exposition de Roy à la foresterie débute tôt à des camps d'été rattachés à la Forestry Commission du Royaume-Uni, où on lui confie des tâches comme écorcer les étais de mine et couper la partie supérieure des chênes en bois de corde destiné à la fabrication du charbon de bois.

Roy est appelé à effectuer son service militaire à l'âge de 18 ans; on l'affecte à la Royal Signal Communications Unit en août 1944. En août 1945, Roy est déployé à l'étranger et sert en Inde, à Ceylan, à Singapour et à Hong Kong.

En 1947, Roy rentre en Angleterre puis s'engage comme travailleur forestier pour la Forestry Commission en 1948. Il est rapidement sélectionné pour une formation de deux ans à Parkend dans le Gloucestershire, une des quatre écoles de formation forestière de la Forestry Commission. Après avoir obtenu son diplôme, Roy travaille un an aux opérations forestières à titre de forestier de terrain pour la Forestry Commission. On l'encourage à s'inscrire au programme de baccalauréat ès science forestière à l'Université d'Edinburgh, où il obtiendra son diplôme en 1955 en plus des meilleurs résultats scolaires de sa classe. Roy reçoit une bourse de recherche de deuxième cycle, la Beaverbrook Post-Graduate Fellowship, pour étudier la foresterie au Canada, ce qui le mène à la première étape de sa brillante carrière en science forestière canadienne. En 1957, il obtient son diplôme de maîtrise ès science forestière de l'Université du Nouveau-Brunswick, dont la thèse porte sur la morphologie de l'humus forestier.

En 1956, Roy joint le gouvernement fédéral et commence ce qu'il aura décrit par la suite comme son « histoire d'amour de 50 ans avec les ministères de foresterie fédéraux successifs suivis des Affaires du Nord et Ressources naturelles », travaillant d'abord à Ottawa (1956 à 1960), puis à Richmond Hill (1960 à 1966), avant de finalement déménager à Sault Ste. Marie en 1966.

En juin 1992, un article du Forestry Chronicle cite Roy : « ma passion, c'est l'épinette blanche ». Cette passion aura débuté avec ses études de doctorat à l'Université Cornell à New York. Il y obtient son diplôme en 1968 après avoir présenté une thèse de 500 pages qu'il aura intitulée *Ecology of young white spruce (Picea glauca [Moench] Voss)*.

Au sein du Service canadien des forêts, une grande partie de la carrière hautement productive de Roy aura porté sur la sylviculture de l'épinette blanche. Il aura été l'auteur de plus de 100 publications; les travaux de ce chercheur dévoué, minutieux et tenu en estime de tous font progresser la science et la pratique de la foresterie. Le départ à la retraite officielle de Roy en 1993 changera peu le rythme de ses activités de recherche. À titre de scientifique émérite, il continuera jusqu'en 2007 de travailler et de publier. Dans la foulée des travaux effectués pour

sa thèse de doctorat, Roy se donne comme projet de retraité d'intégrer le vaste corpus de recherche publié sur l'épinette blanche dans une importante monographie. Cette monographie, en voie de traverser les étapes du processus de publication, contient toute la contribution de Roy à l'avancée des connaissances sur l'épinette blanche, le legs de toute une vie de dévouement consacrée à son espèce de prédilection. Roy aura apporté une contribution importante à l'Institut forestier du Canada/Canadian Institute of Forestry, en jouant le rôle de directeur de la critique de livres pour The Forestry Chronicle de juin 1973 à décembre 1991. Au cours de cette période, il s'occupe des critiques de livres de chaque numéro et en écrit lui-même un grand nombre. En 1985, l'IFC/CIF reconnaît les services exceptionnels que Roy leur a rendus en lui attribuant un prix spécial. Sa contribution de longue date à l'IFC/CIF et à la science forestière est aussi reconnue en 1999 lorsqu'il est admis comme membre (ou Fellow) de l'Institut.

Les intérêts de Roy pour la foresterie n'auront pas seulement été limités aux aspects scientifiques. Il aura pu en apprécier les aspects pratiques sur son propre lot forestier en appliquant les connaissances que ses résultats de recherche lui avaient livrées. De plus, il aura compté parmi les membres de l'Ontario Woodlot Association.

Bien que Roy ait axé sa vie professionnelle sur la science forestière, cela ne l'aura pas empêché de jouer un rôle de premier plan au sein de la communauté artistique de Sault Ste. Marie. Il aura été président du Conseil des arts de Sault Ste. Marie et secrétaire et membre du conseil d'administration du Community Theatre Board. En 2005, la ville lui décerne le prix de reconnaissance communautaire du Cultural Advisory Board pour « sa contribution et son engagement importants au bien-être culturel de la communauté. »

Roy aura été un époux et un père dévoué. Il laisse derrière lui son épouse Maria et ses deux filles, Penelope et Patience.¹⁰

**Utilisé avec la permission de l'Institut forestier du Canada/Canadian Institute of Forestry (2022).*

¹⁰ September/October 2008, Vol. 84, No. 5 — The Forestry Chronicle.



Pour voir plus de publications liées à la foresterie, rendez-vous sur le site Web des publications
du Service canadien des forêts à :

scf.rncan.gc.ca/publications