

Le compartimentage des zones entaillées chez des érables à sucre affectés par la tempête de verglas de 1998

Rioux, D.¹, Guay, S.², Raulier, F.¹, Grondin, J.¹ et Renaud, J.-P.²

¹ Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Centre de foresterie des Laurentides, 1055, rue du P.E.P.S., Case postale 3800, Sainte-Foy (Québec) G1V 4C7

² Centre ACER, 3600, boul. Casavant Ouest, St-Hyacinthe (Québec) J2S 8E3

Introduction

Le compartimentage est probablement le mécanisme de défense le mieux connu chez l'arbre. Suite à une revue des études réalisées au cours du dernier siècle sur les mécanismes de défense pour contrer l'envahissement du bois par différents microorganismes, et en tenant compte de leurs propres observations, Shigo et Marx (1977) proposèrent le modèle CODIT (Compartmentalization Of Decay In Trees) pour expliquer comment l'arbre se défend face aux champignons de carie. Le compartimentage a par la suite permis d'expliquer comment l'arbre résiste à d'autres dommages affectant le bois telles les maladies vasculaires (Tippett et Shigo 1981) et les blessures mécaniques (Shigo 1984). On allait par la suite étendre le même principe à d'autres parties de l'arbre, par exemple à l'écorce ayant subi des blessures mécaniques ou des attaques par des agents causant des chancres (Biggs et al. 1984). Succinctement, le compartimentage fait appel à la formation de différentes zones de protection qui vont cloisonner la zone endommagée avant de former des tissus sains autour des tissus compartimentés. Dans le bois, ces zones sont aussi appelées « murs ». Les murs 1, 2 et 3 sont formés par des cellules déjà présentes au moment de l'invasion et ils limitent respectivement la colonisation longitudinale, radiale et tangentielle des microorganismes. Le cambium, qui génère le xylème (bois) et le phloème (écorce interne), contribue au processus en formant le mur 4 qui est aussi appelé « barrière de protection ». Ce mur est le plus efficace du modèle, isolant le bois atteint du bois sain que le cambium produira ultérieurement. Pour le lecteur intéressé, il existe des articles de synthèse sur le compartimentage (Pearce 1996, 2000; Rioux 1995; Shigo 1984).

Suite à la tempête de verglas de 1998, une des principales questions que plusieurs se sont posés était de savoir jusqu'à quel point le potentiel de défense des érables à sucre allait être affecté considérant qu'une bonne partie des réserves de l'arbre allait devoir être consacrée à la reconstitution des cimes. À cet égard, le développement des champignons de coloration et de carie du bois dans les parties endommagées de l'arbre était une préoccupation. Une autre interrogation était de déterminer si les arbres endommagés par le verglas allaient toujours pouvoir bien fermer les blessures d'entaillage et compartimenter la zone d'exploitation du bois suite à la collecte de sève. La présente étude traite du développement de structures associées au compartimentage visant à limiter le développement du bois improductif suite à l'entaillage chez des arbres affectés par le verglas.

Matériel et méthodes

Les arbres étudiés avaient des cimes résiduelles variant de 0 à 90 % et provenaient d'érablières privées situées dans le comté du Haut-Saint-Laurent, en Montérégie (voir Raulier et al. dans le présent document pour plus de détails). À l'automne 2001, 23 arbres affectés par la tempête de verglas et ayant été entaillés ont été abattus pour étudier le développement des zones de bois coloré ainsi que pour préparer des échantillons pour la microscopie. Des découpes de tronc couvrant entièrement le bois coloré généré par l'entaillage ont été polies avant d'être analysées pour calculer les longueurs des colonnes de bois coloré. Comme le développement radial et tangentiel du bois coloré était constant et sensiblement égal aux dimensions du trou d'entaillage, le calcul des longueurs nous a semblé être une méthode facile et fiable d'obtenir une bonne approximation du volume de bois coloré dans l'arbre. Pour la microscopie, les

échantillons ont été prélevés dans les murs 3 et 4 entourant les entailles, dans le bois sain et dans le bois coloré (Fig. 1). Les échantillons ont été fixés dans du glutaraldéhyde et du tétroxyde d'osmium, tel que décrit dans Rioux et Ouellette (1989), avant d'être enrobés dans le Quétol suivant la méthode de Abad et al. (1988). Quatre blocs ont été préparés pour chacune des 82 zones étudiées (p. ex., quatre blocs pour le mur 3 d'une des entailles étudiées). Les coupes (environ 1 μ m) obtenues avec un microtome Ultracut Reichert-Jung ont été colorées avec le bleu de toluidine O et la safranine O (Rioux et Ouellette 1989). Environ 40 échantillons additionnels ont été congelés en vue d'effectuer des tests histochimiques visant à préciser la nature chimique des structures observées en réponse à l'entailage. Le matériel était alors enrobé dans le Tissue-Tek O.C.T. et les coupes (environ 40 μ m) étaient

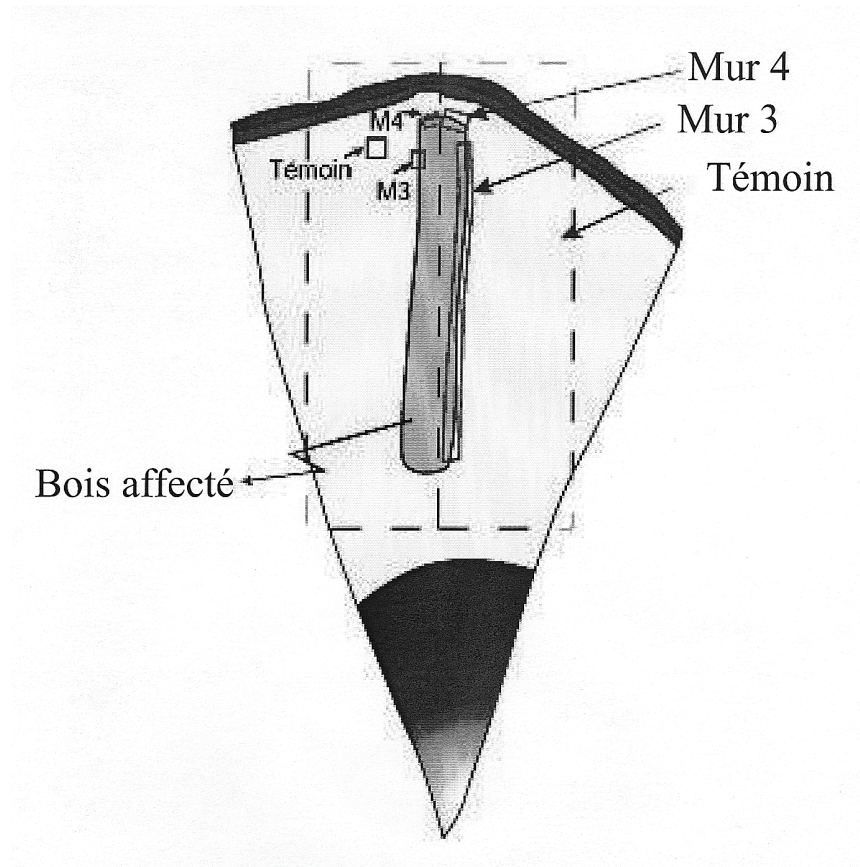


Figure 1. Schéma montrant où les échantillons ont été prélevés et leur grosseur (carrés sur la gauche) relativement à la blessure d'entailage

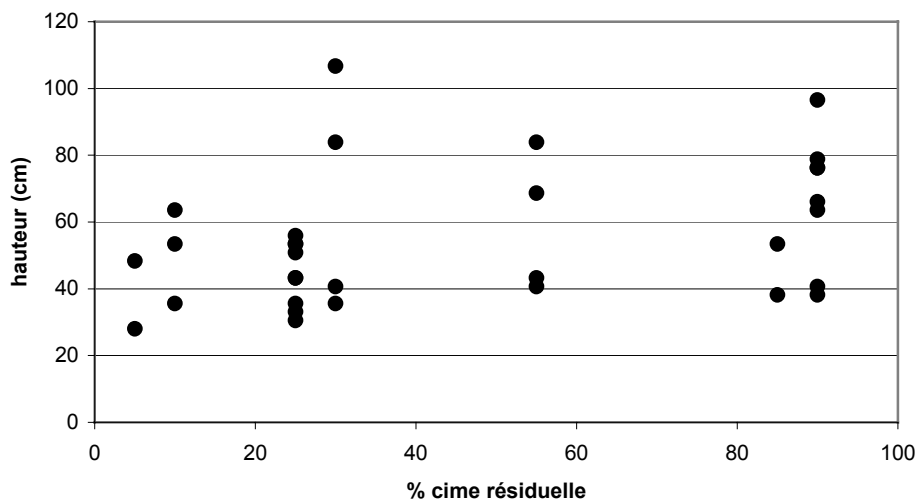


Figure 2. Graphique donnant la hauteur des colonnes de bois coloré en fonction du pourcentage de cime résiduelle chez les arbres échantillonnés.

obtenues à l'aide d'un cryomicrotome Reichert HistoStat. Plusieurs de ces coupes ont été colorées avec le phloroglucinol-HCl qui révèle la présence de lignine. Les échantillons ont été observés à l'aide d'un binoculaire Wild Heerbrugg M400 ou d'un microscope Leitz Orthoplan muni d'un dispositif d'épifluorescence sous lumières violette et bleue. Les photographies ont été prises avec une caméra numérique Spot RT Slider.

Résultats

L'analyse d'images de découpes de tronc n'a pas permis d'obtenir de corrélation entre les longueurs des colonnes de bois coloré et la sévérité des dommages (Fig. 2). En regroupant les données selon les années où l'entaille avait été réalisé, il a été impossible d'établir une relation entre les années d'entaille et l'importance du développement du bois coloré dans l'arbre, à l'exception d'une différence significativement plus faible pour l'année 2001. Considérant que les arbres ont été abattus à l'automne 2001, ce dernier résultat n'est pas surprenant puisque le bois coloré se développe pendant au moins deux saisons de croissance. Une autre difficulté rencontrée au cours de l'étude était l'impossibilité occasionnelle d'évaluer le bois coloré associé à certaines entailles étant donné les chevauchements inévitables avec d'autres blessures d'entaille chez des arbres ayant été surexploités (Fig. 3). Par conséquent, ces trous d'entaille n'ont pu faire l'objet d'une analyse.

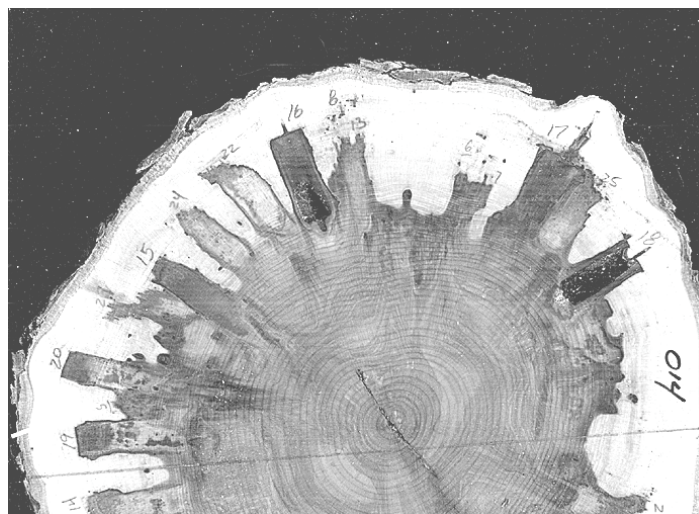


Figure 3. Chevauchements de trous d'entaillage (flèches) empêchant d'évaluer le bois coloré généré par une entaille en particulier

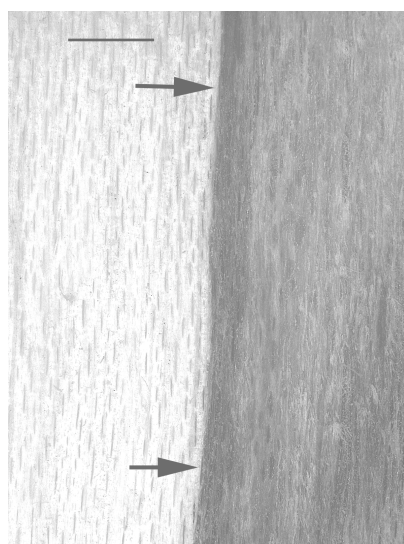


Figure 4. Coupe tangentielle montrant un mur 3 continu (flèches) qui avait une couleur verte naturelle. Le bois affecté était de couleur brune et est ici moins foncé que le mur 3. Échelle = 1 mm.

L'examen microscopique des échantillons révélait que les murs 3 et 4 étaient généralement continus autour

du bois affecté par l'entaillage. Au binoculaire, les murs 3 et 4 apparaissaient souvent comme une bande verte autour du bois bruni par la blessure (Fig. 4). Le mur 4 était particulièrement facile à détecter à l'aide du microscope photonique et était généralement constitué de plusieurs couches de cellules qui contenaient des composés phénoliques détectés à l'aide du bleu de toluidine O (Fig. 5). Toutefois, il arrivait que des zones de compartimentage qui semblaient continues lorsque observées à l'œil nu présentaient des discontinuités lorsque des examens plus poussés étaient réalisés (Fig. 6). L'inverse était aussi possible puisqu'à l'occasion, aux endroits où nous pensions qu'il y avait des discontinuités, l'observation de coupes sous fluorescence révélait la présence de composés autofluorescents. Ces derniers étaient probablement de nature phénolique; ces derniers sont capables de freiner la propagation des bactéries et champignons fréquemment observés dans le bois affecté par l'entaillage. Le tableau 1 résume les données recueillies concernant les murs 3 et 4 et les dommages que les arbres avaient subis. Les analyses statistiques n'ont pas permis de dégager de différences significatives avec ces données.

Tableau 1. Continuité (cont.) et discontinuité (disc.) observées chez les murs 3 et 4 entourant le bois affecté par l'entaillage chez les arbres étudiés.		
Entailles	Cime résiduelle	Continuité des murs
1998	90 %	Cont. (murs 3 & 4)
1998	90 %	Cont. (murs 3 & 4)
1999	90 %	Cont. (murs 3 & 4)
2000	90 %	Disc. (mur 3) Cont. (mur 4)
1998	85 %	Cont. (murs 3 & 4)
1999	85 %	Cont. (murs 3 & 4)
2000	85 %	Cont. (mur 4)
1998	60 %	Cont. (mur 3) Disc. (mur 4)
2001	60 %	Disc. (mur 4)
1999	55 %	Disc. (mur 4)
1999	50 %	Disc. (murs 3 & 4)
1998	45 %	Cont. (mur 4)
2000	45 %	Cont. (mur 3) Disc. (mur 4)
1999	30 %	Cont. (mur 3) Disc. (mur 4)
2000	30 %	Disc. (mur 3) Cont. (mur 4)
2000	30 %	Cont. (mur 4)
1998	25 %	Disc. (murs 3 & 4)
2000	25 %	Cont. (mur 3) Disc. (mur 4)
2000	25 %	Disc. (mur 4)
2001	25 %	Disc. (murs 3 & 4)
1998	20 %	Disc. (mur 3) Cont. (mur 4)
1998	20 %	Cont. (mur 3)
2001	20 %	Disc. (murs 3 & 4)
1999	10 %	Disc. (murs 3 & 4)
2000	10 %	Cont. (murs 3 & 4)
2001	10 %	Disc. (mur 3) Cont. (mur 4)
1999	5 %	Cont. (murs 3 & 4)
2000	5 %	Cont. (mur 4)
2001	5 %	Disc. (murs 3 & 4)
2001	0 %	Cont. (murs 3 & 4)

Les nombreux examens microscopiques ont révélé de nouveaux faits relativement au compartimentage chez l'arbre. En particulier, l'utilisation du phloroglucinol-HCl, qui permet de détecter la lignine et d'autres polyphénols complexes, a mis en évidence pour la première fois des murs 3 tout à fait spectaculaires en bordure du bois affecté par l'entaillage (Fig. 7). Ces murs 3 étaient constitués en grande partie de cellules des rayons ayant accumulé ces substances et d'occlusions présentes dans de nombreux vaisseaux contigus à ces rayons. Une autofluorescence jaune détectée sous lumière bleue dans les murs 3 et 4 était un autre résultat inédit. Il semble que cette autofluorescence soit associée aux zones vertes entourant le bois affecté. Des tests histochimiques additionnels devront toutefois être conduits afin de préciser la nature chimique de ces composés.

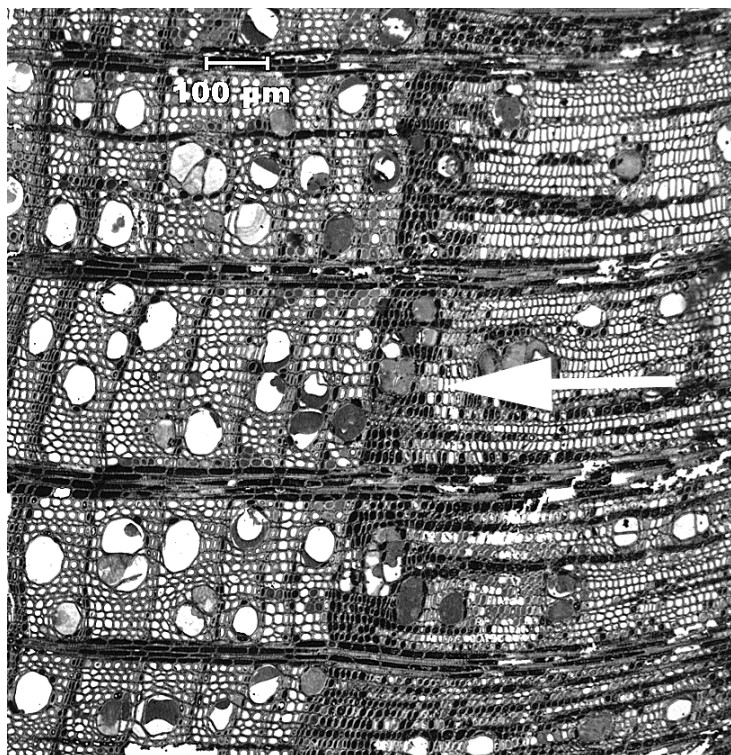


Figure 5. Mur 4 évident (flèche) constitué de plusieurs couches de cellules dont le contenu foncé est composé majoritairement de phénols révélés par le bleu de toluidine

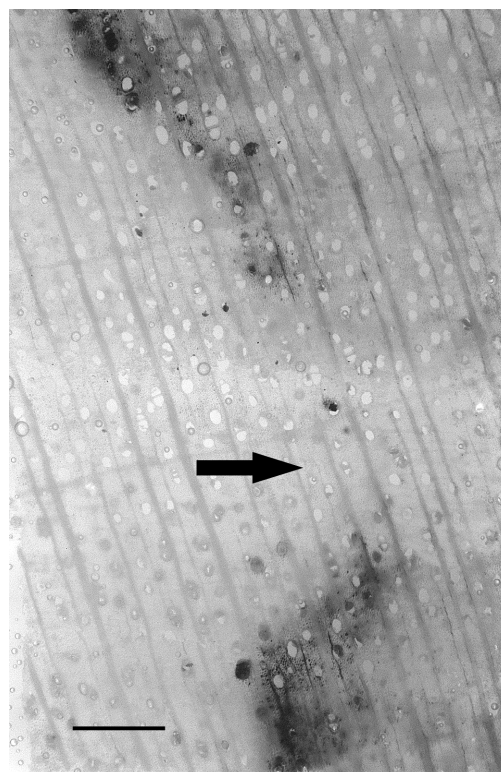


Figure 6. Discontinuité (flèche) dans ce mur 3. Les composés foncés sont probablement de nature phénolique. Échelle = 300 µm.

Discussion

Toutes les données recueillies au cours de cette étude semblent indiquer que les arbres ayant perdu une bonne partie de leur cime suite à la tempête de verglas de 1998 sont capables de bien compartimenter les blessures d'entailage. Il est possible qu'à long terme l'influence des dommages dus au verglas se fasse tout de même sentir. Pour le moment, il nous a été impossible d'établir une relation entre la sévérité des dommages et la présence de discontinuités dans les tissus de compartimentage. Il faut cependant dire que seulement la moitié des blocs de chaque zone étudiée ont été coupés pour faire les examens microscopiques. Quoique ce nombre soit amplement suffisant dans plusieurs types d'étude microscopique, il apparaît maintenant clairement que les tissus de compartimentage devront être étudiés plus minutieusement dans toute leur longueur si l'on souhaite y évaluer la présence de discontinuités. Il est probable que si nous trouvons les ressources nécessaires pour couper les 164 blocs restants, une relation entre la fréquence des discontinuités et la sévérité des dommages pourra être établie.

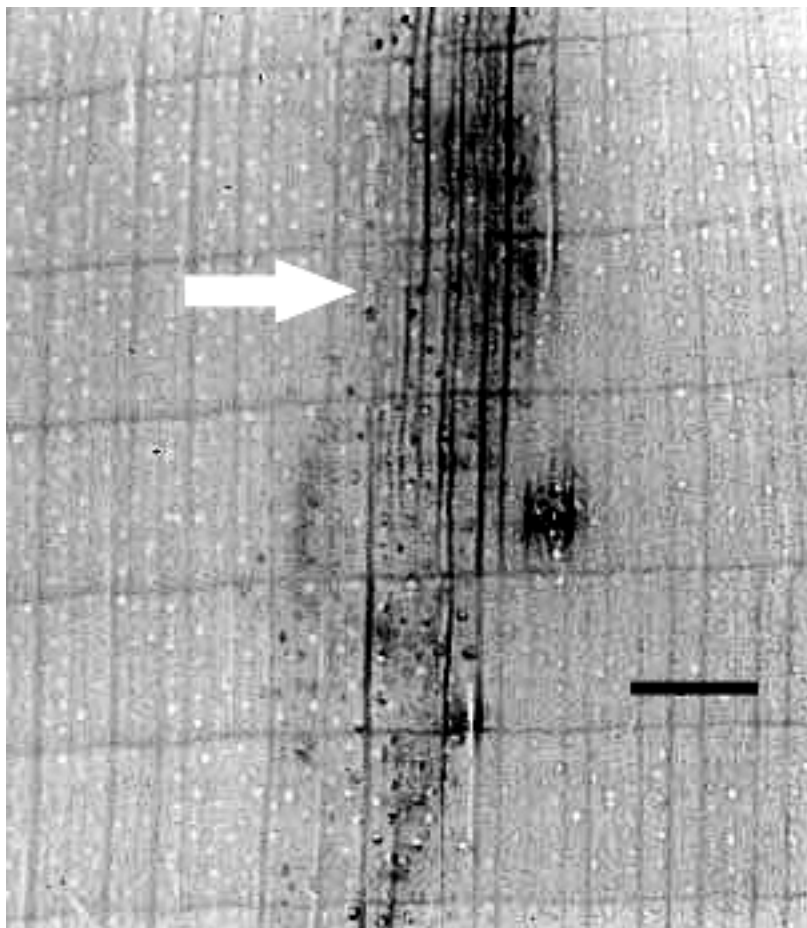


Figure 7. Coupe colorée au phloroglucinol-HCl mettant en évidence un mur 3 (flèche) séparant le bois affecté (à droite) du bois sain (à gauche). Le colorant révèle que la lignine et des composés phénoliques complexes sont présents en plus grande quantité dans les rayons du mur 3. Échelle = 1 mm.

Le fait que les microorganismes associés à la coloration et à la carie du bois restent confinés à plus ou moins la largeur de l'entaille au-dessus et au-dessous de celle-ci, en dépit des discontinuités, suggère deux explications qui ne s'excluent pas forcément l'une l'autre. La première est que le bois envahi par les bactéries et champignons a accumulé de nombreux composés possédant des propriétés antimicrobiennes, généralement appelés phytoalexines (Gottstein et Gross 1992; Kuć 1972), qui freinent considérablement la croissance des microorganismes et les empêchent ainsi d'envahir les tissus sains adjacents. L'autre explication concerne la forte concentration en eau du bois sain entourant le bois affecté par l'entaille. Ce bois saturé d'eau ne favoriserait pas le développement des microorganismes, en particulier parce qu'il contient trop peu d'oxygène (Boddy 1992). Avec le temps, ce bois sera de moins en moins impliqué dans le transport de la sève brute et il deviendra alors un milieu plus propice au développement des champignons de coloration et de développement du bois. Comme plusieurs discontinuités ont été notées dans les tissus de compartimentage, et bien qu'il soit difficile à ce stade de faire des prédictions, il est possible que la coloration se répandra plus rapidement dans ces arbres dans quelques années.

Il reste donc du chemin à parcourir afin de mieux comprendre comment la tempête de verglas aura affecté le pouvoir de défense des arbres endommagés. Pour le moment, il semble opportun de souligner que les arbres affectés sont capables de réagir beaucoup plus efficacement que les premières prédictions le suggéraient. La présente étude aura permis de révéler, entre autres, de nouvelles caractéristiques

anatomiques associées au compartimentage chez l'arbre. Malheureusement, nos connaissances des processus physiologiques à la base de cet important mécanisme de défense demeurent pour le moment très fragmentaire. Il serait grandement souhaitable dans un proche avenir que les recherches dans ce domaine portent sur les hormones impliquées lors de l'induction du compartimentage. À l'exception de quelques rares études, comme celle de Smith et Shortle (1990) chez l'érable rouge, les efforts en ce sens ont été très limités. Il est clair pour nous que des percées dans ce domaine pourraient permettre de stimuler le compartimentage de l'arbre suite à des blessures mécaniques tel l'entaillage.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier les personnes suivantes du Centre ACER pour leur aide lors du prélèvement des échantillons : Guy Boudreau, Michel Cartier, René DesRuisseaux et Julien Lavoie. Nos remerciements vont aussi à Marie Simard (Service canadien des forêts) pour son aide précieuse lors du prélèvement et de la préparation des échantillons pour les examens microscopiques.

Références

- Abad, A.R., Cease, K.R., et Blanchette, R.A. 1988. A rapid technique using epoxy resin Quetol 651 to prepare woody tissues for ultrastructural study. *Can. J. Bot.* 66: 677-682.
- Biggs, A.R., Merrill, W., et Davis, D.D. 1984. Discussion: Response of bark tissues to injury and infection. *Can. J. For. Res.* 14: 351-356.
- Boddy, L. 1992. Microenvironmental aspects of xylem defenses to wood decay fungi. Dans: *Defense mechanisms of woody plants against fungi* (R.A. Blanchette et A.R. Biggs, éditeurs). Springer-Verlag, Berlin. Pp. 96-131.
- Gottstein, D., et Gross, D. 1992. Phytoalexins of woody plants. *Trees* 6: 55-68.
- Kuč, J. 1972. Phytoalexins. *Annu. Rev. Phytopathol.* 10: 207-232.
- Pearce, R.B. 1996. Antimicrobial defences in the wood of living trees. *New Phytol.* 132: 203-233.
- Pearce, R.B. 2000. Decay development and its restriction in trees. *J. Arboriculture* 26: 1-11.
- Rioux, D. 1995. Le compartimentage: un mécanisme de défense de l'arbre. Formation continue, cours no. 34, encart de l'Aubelle No. 107 (avril).
- Rioux, D., et Ouellette, G.B. 1989. Light microscope observations of histological changes induced by *Ophiostoma ulmi* in various nonhost trees and shrubs. *Can. J. Bot.* 67: 2335-2351.
- Shigo, A.L. 1984. Compartmentalization: a conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves. *Annu. Rev. Phytopathol.* 22: 189-214.
- Shigo, A.L., et Marx, H.G. 1977. Compartmentalization of decay in trees. USDA For. Serv., Agric. Inf. Bull. No. 405, 73 pp.
- Smith, K.T., et Shortle, W.C. 1990. IAA oxidase, peroxidase, and barrier zone formation in red maple. *Eur. J. For. Path.* 20: 241-246.
- Tippett, J.T., et Shigo, A.L. 1981. Barrier zone formation: a mechanism of tree defense against vascular pathogens. *IAWA Bull.* 2: 163-168.