

Le compartimentage et les normes d'entailage.

D. Rioux ¹ et J.-P. Renaud ²

1- Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Centre de foresterie des Laurentides, C.P. 3800, Sainte-Foy (Québec) G1V 4C7.

2- Centre de recherche et de transfert technologique en acériculture. 1140, rue Taillon, Québec, QC. G1N 3T9.

Introduction

L'entailage est une pratique séculaire dont les règles sont intimement liées à l'art et à l'intuition des *maîtres sucriers*. Le souci de garder les arbres en bonne santé ainsi que l'expérience pratique des acériculteurs ont permis d'établir, vers la fin des années 50, des normes d'entailage qui n'ont que peu évoluées depuis. Actuellement, ces normes ne tiennent compte que d'un seul critère afin d'établir le nombre d'entailles par arbre, soit son diamètre (Tableau 1). Toutefois, dans une perspective d'optimisation de la pratique acéricole, nous croyons important de considérer les blessures faites à l'arbre ainsi que les réactions de défense de celui-ci, que l'on associe au compartimentage.

Tableau 1. Nombre d'entailles en fonction du diamètre à hauteur de poitrine (DHP en cm).

Nombre d'entailles	Willits 1958	Winch et Morrow 1962	CPVQ 1983*	Houston <u>et al.</u> 1990
0	<25	<25	<20	<30
1	26-36	26-43	20-39	31-44
2	37-48	44-61	40-59	45+
3	49-61	62-79	60-79	
4	62+	80+	80+	

* On conseille un maximum de trois entailles par érable (CPVQ 1983).

La première partie du document portera sur le compartimentage en insistant plus particulièrement sur des aspects du phénomène pouvant nous permettre de mieux comprendre les répercussions de l'entailage sur la coulée de la sève ainsi que sur les changements anatomiques associés à la défense de l'arbre. Par la suite, nous décrirons des expériences préliminaires ayant fait intervenir de nouveaux facteurs que nous croyons importants à considérer pour établir, dans le futur, ce que devrait être le nombre d'entailles par arbre. Nous espérons que le présent travail amènera le lecteur à envisager différemment l'entailage et permettra d'entrevoir de nouvelles avenues de recherche pour améliorer cette pratique à la base de la production acéricole.

Le compartimentage

Description

Parmi les mécanismes de défense mis en place par l'arbre en réponse à différents dommages et aux agressions par des agents pathogènes, la production de phytoalexines et le compartimentage sont certainement les mieux connus. Les phytoalexines englobent toute substance ayant des propriétés antimicrobiennes produite lors d'une interaction entre une plante et un microorganisme de même qu'en réponse à différents stimuli abiotiques. Le compartimentage fait quant à lui intervenir l'édification de barrières anatomiques dont il sera question ci-dessous.

En 1977, Shigo et Marx proposaient un modèle connu sous l'acronyme CODIT, pour *Compartmentalization Of Decay In Trees*, qui permettait d'expliquer comment l'arbre réussit à limiter la propagation des microorganismes causant les colorations et caries du bois. Ces microorganismes sont très largement représentés par les champignons bien qu'à l'occasion les bactéries jouent aussi un rôle non négligeable. À partir d'une revue des études antérieures et de leurs propres observations, ces chercheurs allaient ainsi grandement populariser le phénomène du compartimentage dans l'arbre. Défini à l'origine comme un mécanisme de défense contre la carie, ce modèle allait aussi s'appliquer à différentes maladies du xylème comme les flétrissures (Tippett et Shigo 1981). Par la suite, on allait étendre les mêmes principes aux mécanismes de défense de l'écorce en réponse aux blessures et aux infections (Biggs et al. 1984).

Le modèle CODIT suggère l'existence de quatre murs qui correspondent à des barrières anatomiques situées selon différents plans dans l'espace (Figure 1). Les murs 1, 2 et 3 sont formés par des cellules déjà présentes au moment de l'infection et ils limitent respectivement la colonisation longitudinale, radiale et tangentielle des microorganismes. L'efficacité du mur 1, considéré par plusieurs comme étant le plus faible des quatre murs, reposerait chez les feuillus sur la formation de structures tels les gels et les thylls qui vont bloquer les éléments conducteurs (vaisseaux) du bois. Le mur 2 serait constitué des cellules formant le bois final de chaque cerne annuel, donc surtout de fibres à parois très épaisses. Le mur 3 serait formé par les rayons ligneux et comme ceux-ci ont une hauteur limitée, ils formeraient une barrière discontinue. Le cambium, qui génère le xylème (bois) et le phloème (écorce interne), produirait le mur 4, aussi appelé barrière de protection, suite à l'infection. Ce mur est considéré comme le plus efficace du modèle et il permet, si le cambium survit au dommage et recommence à produire du xylème normal, d'isoler le bois affecté du bois sain.

Exemples et caractérisation

Il serait fastidieux et inutile ici de faire une revue exhaustive de la littérature sur le compartimentage. Des centaines d'articles existent sur le sujet, la grande majorité décrivant l'anatomie des barrières, dont certains portent sur l'érable (voir p. ex. Mulhern et al. 1979; Sharon 1973). Comme mentionné précédemment, le compartimentage a aussi permis d'expliquer comment l'arbre réagit aux flétrissures, comme la maladie hollandaise de l'orme (MHO) (Bonsen et al. 1985; Shigo et Tippett 1981). Il sera ici question de cette maladie puisque, il y a quelques années, nous nous y sommes intéressés en essayant surtout de caractériser les cellules associées au compartimentage de la MHO.

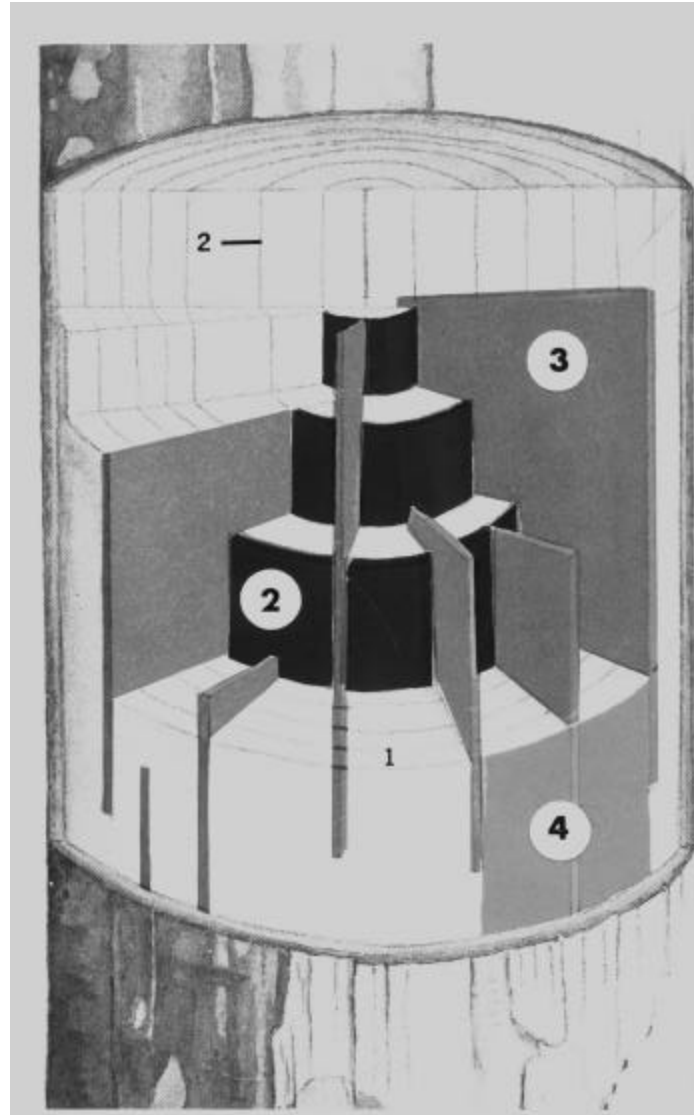


Figure 1 : Schéma représentant les différents cloisonnements (voir le texte pour plus de détails) associés au compartimentage de la coloration et de la carie dans l'arbre (adapté de Shigo et Marx 1977).

Les symptômes de la MHO apparaissent en premier dans les petites branches de l'orme. Chez ces branches, la formation de barrières de protection serait inexistante (Bonsen et al. 1985). Nous avons inoculé plusieurs espèces d'arbre différentes n'ayant jamais eu cette maladie, donc des espèces non-hôtes, afin d'observer comment elles réagiraient à la présence d'*Ophiostoma ulmi*, champignon responsable de la MHO. Après avoir préparé des échantillons pour la microscopie, nous avons constaté chez plusieurs arbres que le compartimentage était une réponse primordiale permettant de circonscrire l'invasion de cet agent pathogène (Rioux et Ouellette 1989). La formation de barrières de protection (mur 4) était particulièrement frappante (Figure 2). À l'aide de colorants spéciaux et de techniques utilisant la microscopie à

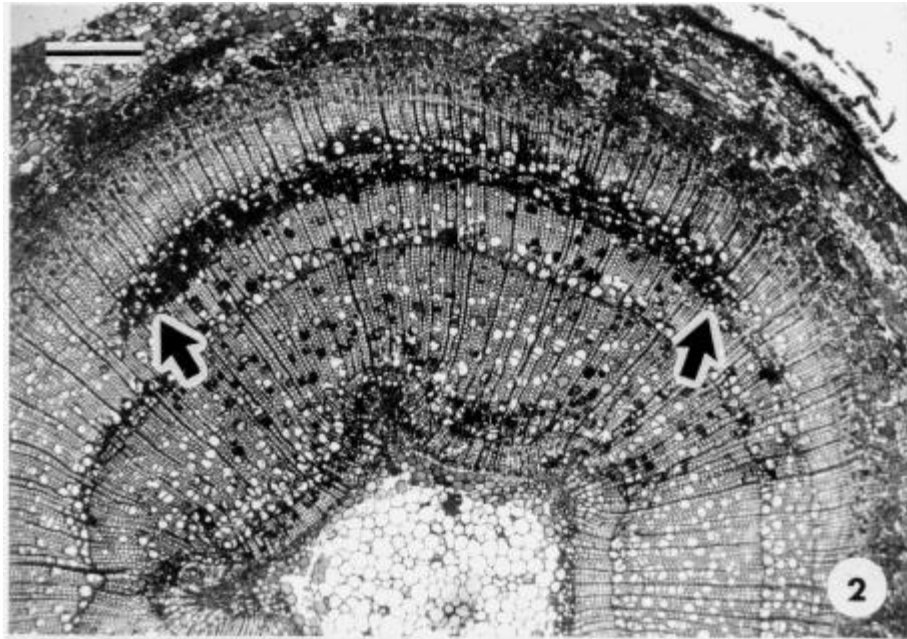


Figure 2. Formation d'une barrière de protection (entre les flèches) chez le peuplier baumier en réponse à l'inoculation d'*O. ulmi*. Échelle = 300

fluorescence, nous avons réussi à préciser la nature chimique des cellules ou structures constituant les différents murs (Rioux et Ouellette 1991). Outre une très grande quantité de lignine généralement présente dans les parois des cellules constituant ces barrières et la présence de composés phénoliques à l'intérieur de celles-ci, c'est la détection de subérine qui fut la plus remarquable puisque cette substance se retrouve habituellement dans l'écorce où elle imprègne intensément la totalité des cellules les plus externes. Il était particulièrement aisé d'observer la présence de subérine lorsque dans un premier temps les coupes étaient traitées avec le phloroglucinol-HCl et observées sous illumination violette (Figure 3). Le phloroglucinol-HCl facilite grandement cette détection car il colore la lignine, composé présent partout dans les parois des cellules du xylème, et ainsi annule son autofluorescence naturelle sans affecter celle de la subérine. En microscopie électronique à transmission, une preuve additionnelle de la présence de subérine peut être obtenue car les parois présentent alors une structure lamellaire très caractéristique (Figure 4).

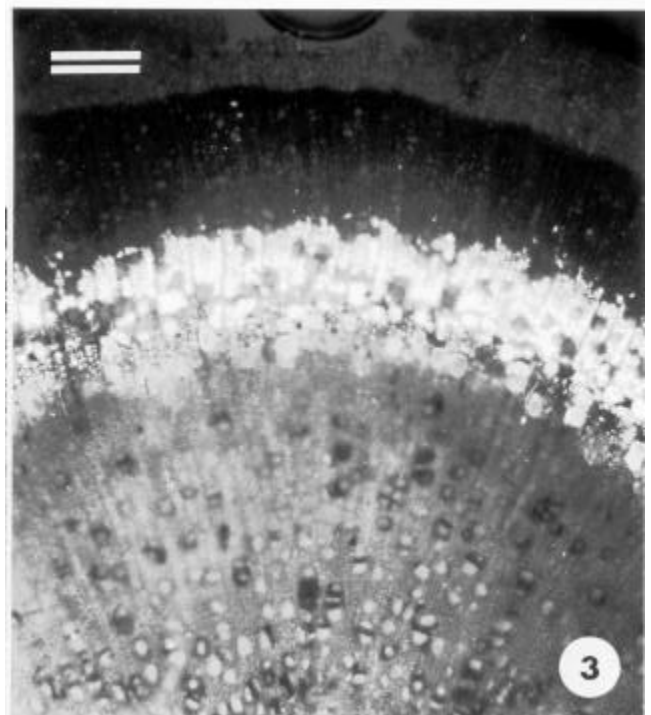


Figure 3. Autofluorescence de la subérine révélée sous illumination violette dans une barrière de protection chez le peuplier baumier semblable à celle de la Figure 2. Échelle = 250 μm .

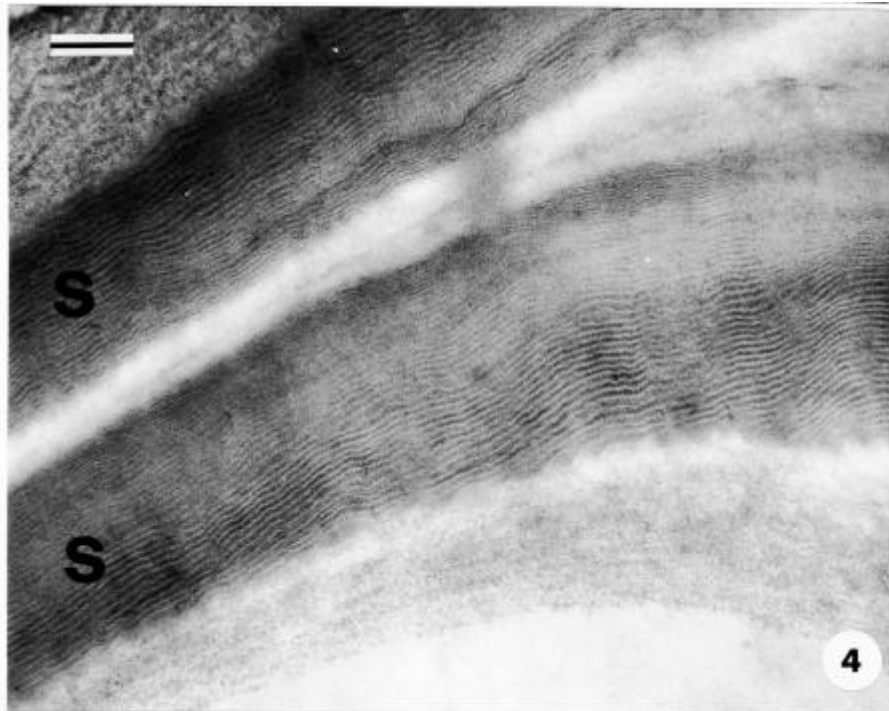


Figure 4. En microscopie électronique à transmission, les couches de parois subérisées présentent une structure lamellaire caractéristique. Échelle= 0.2 μ m.

Grâce à ces mêmes techniques histochimiques sur des échantillons d'orme, nous avons pu observer chez de petites branches présentant des symptômes aigus de la maladie que les barrières de protection étaient en effet souvent absentes mais qu'elles pouvaient aussi être présentes à l'occasion sous forme discontinue (Figure 5). Dans ce dernier cas, il était habituel d'observer des cellules d'*O. ulmi* qui avaient colonisé le bois non cloisonné jusque près du cambium. Chez les quelques exceptionnelles branches ayant résisté à l'inoculation, la formation de barrières de protection continue était alors généralement observée.

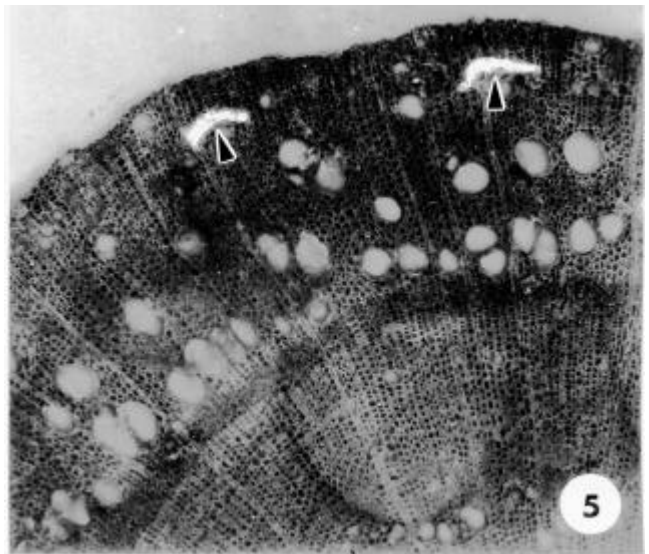


Figure 5. Autofluorescence de la subérine présente chez ces deux groupes de cellules subérisées (têtes de flèche) formant une barrière de protection discontinue. Cet échantillon, dont l'écorce s'est détachée du bois lors du prélèvement, a été prélevé d'une branche d'orme présentant des symptômes aigus de la maladie hollandaise de l'orme. Échelle = 120 μ m.

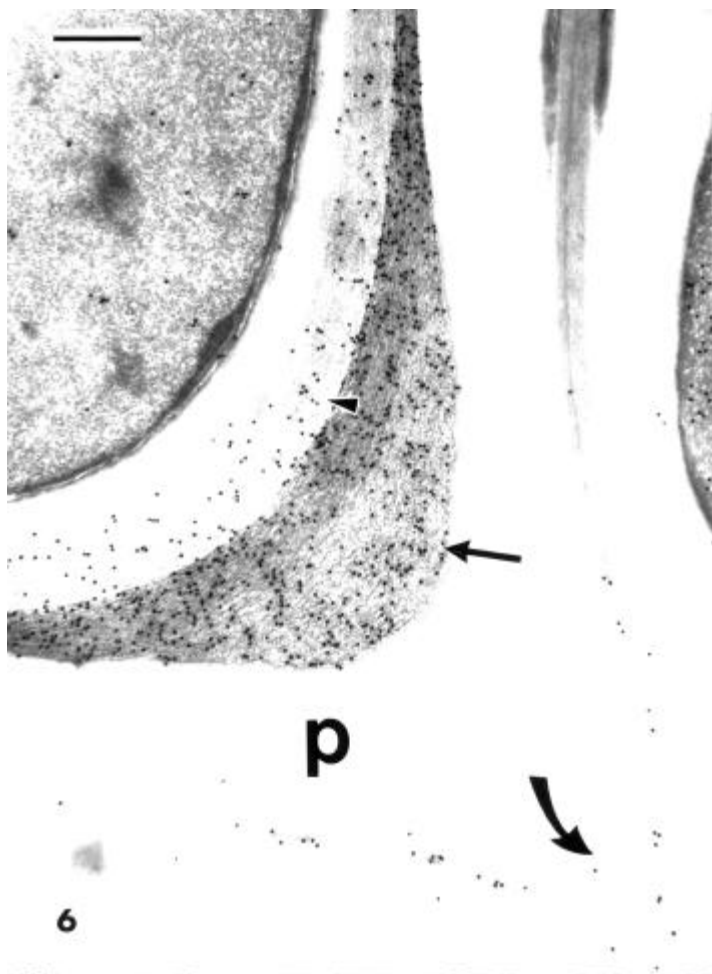


Figure 6 Forte accumulation de pectine (flèche) située à un endroit où la courbure de la paroi secondaire (p) du vaisseau est très prononcée. La pectine est aussi présente dans la paroi primaire du thylle (tête de flèche) ainsi que dans la lamelle moyenne composée des cellules de l'arbre (flèche courbée). Échelle = 0.3 μ m

Par ailleurs, il est aussi possible de se servir d'autres techniques afin de préciser la nature chimique des différentes cellules impliquées dans la défense de l'arbre. On peut par exemple utiliser en microscopie des enzymes, des lectines ou des anticorps qui vont reconnaître des substances particulières. En microscopie électronique à transmission, il est alors possible de localiser ces molécules après les avoir conjuguées directement ou indirectement à de petites billes d'or qui apparaissent alors comme de petits points noirs sur nos microphotographies. Dans le cas notamment des structures qui obstruent les éléments conducteurs (mur 1), nous avons pu démontrer à l'aide d'anticorps que la sécrétion de pectine était un processus important permettant aux feuillus de bloquer complètement leurs vaisseaux (Rioux et al. 1995 et 1998). Par exemple, chez certaines essences comme le peuplier, ce sont des thylles, excroissances venant des cellules vivantes, qui vont obturer les vaisseaux suite à un dommage. Comme il semble impossible aux thylles d'être assez flexibles pour atteindre certains recoins des vaisseaux, comme aux endroits où la courbure de la paroi est très prononcée, de la pectine est sécrétée pour bloquer complètement l'ouverture de ces conduits (Figure 6). Chez d'autres essences comme l'érable, les vaisseaux sont obstrués

par des gels ou des gommes qui sont sécrétés par les cellules de parenchyme. Nous avons pu démontrer que le constituant de base de ces gels était aussi de la pectine (Figure 7). Cette pectine forme une matrice qui peut éventuellement être imprégnée de composés phénoliques qui sont toxiques pour beaucoup de microorganismes.

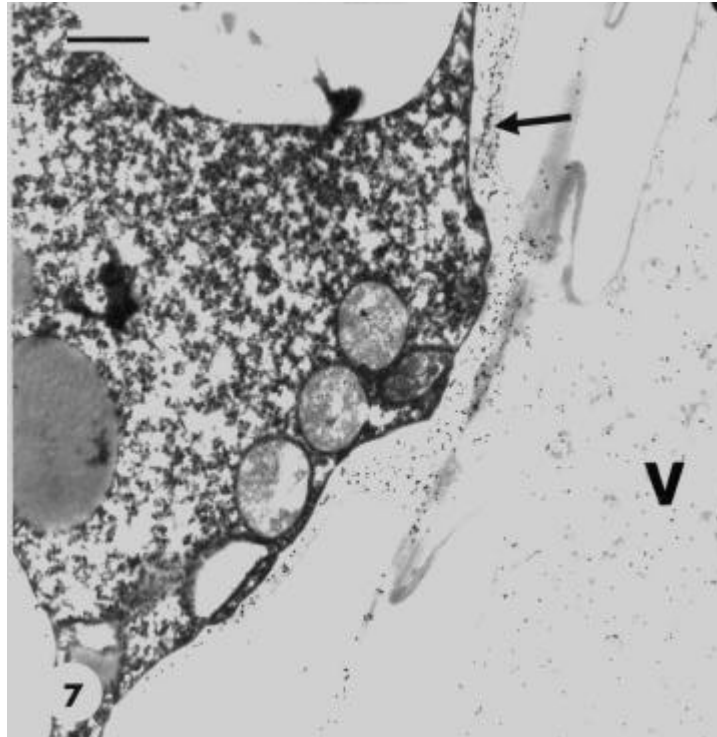


Figure 7. Sécrétion de pectine dans un vaisseau (V) venant de la couche de protection (flèche) d'une cellule vivante du xylème. Échelle = 100 μ m

Rôle

En plus de limiter physiquement la progression des microorganismes dans l'arbre, le compartimentage pourrait aussi avoir d'autres rôles comme : de limiter la diffusion des enzymes et des toxines produites par les microorganismes; d'augmenter la concentration des phytoalexines dans le seul xylème envahi, ce cloisonnement empêchant que ces substances soient nocives pour l'arbre; de diminuer la disponibilité en éléments nutritifs pour les microorganismes. Il demeure fort possible que toutes ces fonctions soient remplies simultanément au cours de l'agression.

Suite à ces premiers travaux sur le compartimentage devait naître une autre école de pensée statuant que c'est moins la présence des pathogènes comme telle que celle de l'air qui les accompagne qui stimulerait le compartimentage (voir p. ex. Boddy 1992). Les chercheurs anglais à l'origine de ces travaux estiment que le compartimentage serait initié pour emmurer les tissus envahis par l'air afin d'empêcher la dessiccation des tissus adjacents qui sont gorgés d'eau lorsque fonctionnels. Ils ont par exemple démontré que des champignons de carie peuvent vivre sous forme latente dans le bois sans causer de dommage, leur croissance étant pratiquement nulle dans un milieu saturé en eau. Lorsqu'une section d'un tel tronc est transportée de façon aseptique au laboratoire et gardée dans une enceinte contenant 100% d'humidité relative, aucun développement des champignons n'est observé. Des tentatives d'inoculation du bois sous une telle humidité donnent aussi des résultats négatifs (il est

d'ailleurs bien connu que des billes de bois submergées dans l'eau se conservent très bien durant plusieurs années). Cependant, dans leur expérience, s'ils abaissent progressivement la teneur en eau du bois tout en demeurant naturellement au-dessus d'un seuil critique d'humidité, la croissance des champignons est stimulée et le processus de dégradation du bois s'enclenche. De même en nature, la croissance de telles cellules fongiques à l'état latent pourrait être encouragée lorsque, par exemple, les tissus qui les abritent verraient leur teneur en eau diminuer lorsque ceux-ci deviennent non fonctionnels ou suite à différents dommages permettant à l'air de s'infiltrer.

Dans les exemples précédents, on suppose que les champignons vivant dans l'arbre sous forme latente avaient envahi l'arbre grâce à de minuscules blessures qui n'étaient pas assez importantes pour créer des conditions favorables à leur croissance. Cependant, dans bon nombre de cas, les champignons affectant le xylème entrent dans l'arbre par une blessure relativement étendue, telle une entaille, qui oblige simultanément le bois à absorber une quantité considérable d'air (cette pénétration d'air est souvent dénommée « embolie »). Ils se retrouvent ainsi dans un milieu permettant leur développement. En attaquant les parois des éléments du xylème comme les vaisseaux, ils permettent à l'embolie de se propager à d'autres cellules qui deviennent alors elles-mêmes propices à stimuler leur croissance.

Quelques aspects physiologiques

Très peu d'études ont été réalisées sur les processus physiologiques impliqués dans l'induction des mécanismes de défense associés au compartimentage. Une de celles-ci a mis en évidence, suite à des blessures infligées à l'érable rouge, une augmentation des enzymes peroxydase et acide indolacétique oxydase, toutes deux étant impliquées, entre autres, dans la destruction de l'acide indolacétique (AIA), une hormone importante du métabolisme des plantes en général (Smith et Shortle 1990). Il ressort de cette étude qu'une baisse de concentration en AIA pourrait être à l'origine de la formation des barrières de protection chez l'érable rouge. Ce genre d'études est essentiel si l'on veut un jour être en mesure de formuler des traitements appropriés afin de stimuler les mécanismes impliqués dans la fermeture des blessures et le compartimentage dans l'arbre.

Compte tenu de ce qui précède, nous nous sommes aussi intéressés à la physiologie du compartimentage en tentant de localiser une autre hormone, l'acide abscissique (ABA), lors de la formation des barrières de protection chez le peuplier baumier. Nous avons choisi cette hormone sachant que : l'ABA est impliqué dans la synthèse de la subérine suite à des blessures chez des tubercules de pomme de terre (Soliday et al. 1978); l'ABA voit toujours sa concentration augmenter suite à un stress hydrique (embolie p. ex.) (Hartung et Davies 1991); le compartimentage serait une réponse à l'infiltration de l'air dans le tronc (stress hydrique); la subérine est un constituant majeur des structures anatomiques associées au compartimentage. Jusqu'à maintenant, l'anticorps spécifique à l'ABA a permis sa localisation dans les noyaux des cellules cambiales. Cependant, d'autres études devront être effectuées de manière quantitative si l'on veut démontrer que l'ABA est effectivement impliqué dans l'induction de la formation des barrières de protection.

Terminons cette section en disant quelques mots sur le paraformaldéhyde. Ce composé, bien qu'interdit au Canada, serait toujours utilisé par plusieurs acériculteurs. L'intérêt qu'on lui porte viendrait du fait qu'il augmente la durée de vie des entailles et permet une récolte accrue

de sève. Cependant, ce composé est fortement toxique. En microscopie, il est utilisé lors de la fixation du matériel biologique. La fixation consiste à tuer les cellules tout en les conservant dans un état le plus semblable possible à celui des cellules vivantes. Les aldéhydes comme le paraformaldéhyde vont fixer les protéines de façon préférentielle en formant des liaisons covalentes avec les groupements aminés libres. Par ailleurs, des études ont aussi démontré que l'utilisation des pastilles de paraformaldéhyde augmentait de façon significative le développement de la carie et de la coloration du bois autour des entailles (Houston et Fagan 1997; Walters et Shigo 1978). Ainsi, bien que l'acériculteur trouve à court terme un avantage à utiliser le paraformaldéhyde, le développement plus important des zones de bois altérées à moyen et long termes réduiront le rendement des futures récoltes. Pour l'industrie acéricole, il est de toute première importance de trouver un substitut adéquat au paraformaldéhyde tout en respectant les plus hautes normes de qualité que ce produit mérite.

Observations préliminaires chez l'érable à sucre

Suite à différentes expériences sur l'entaillage présentées dans la deuxième partie de ce document, quelques échantillons d'érable à sucre ont été préparés pour la microscopie afin d'examiner la formation des différentes zones associées au compartimentage. Par exemple, chez des gaulis semblant bien avoir compartimenté le bois affecté par l'entaillage (Figure 8), les barrières de protection (mur 4) ainsi que les zones de réaction neutralisant la progression tangentielle des dommages (mur 3) étaient en général évidentes et elles semblaient être formées de façon continue. En utilisant la technique de détection par autofluorescence, il est clairement apparu que la subérine est un constituant important de ces zones. Sa présence dans le mur 3 (Figure 9) constitue un fait nouveau chez l'érable et la sensibilité de notre technique pourrait bien expliquer pourquoi la subérine n'a pu être détectée dans le mur 3 de l'érable argenté lors d'une étude précédente (Pearce et Woodward 1986). De telles observations sur la composition chimique ainsi que sur la continuité des zones de compartimentage s'avèrent nécessaires si l'on veut être en mesure d'évaluer si les zones contaminées sont bel et bien compartimentées ou si elles continueront plutôt de progresser dans l'arbre dans les années à venir.



Figure 8. La barrière de protection (tête de flèche) et la zone de réaction correspondant au mur 3 (flèche) semblent en général bien formées. Échelle = 1 cm.

D'autres observations ont aussi porté sur le bois compartimenté. Nous avons pu alors constater que la majorité des vaisseaux étaient partiellement obstrués par des proportions variables de cellules de champignons, de bactéries ou de gels. Ces derniers étaient fréquemment imprégnés par des composés phénoliques. Il est facile de comprendre que des entailles se faisant dans un tel bois donneront un faible rendement. Il est aussi permis de croire que la «mixture» récoltée ne pourrait que nuire à la qualité finale du produit. Ces constatations sont loin d'être négligeables puisqu'une recherche récente (voir Allard et al. dans le même document) portant sur des simulations d'entailage couvrant une période de 100 ans révèle que pratiquement une entaille sur deux aboutit, du moins en partie, dans du bois déjà coloré ou carié. Ceci peut même être pire pour les érablières dont le taux de croissance est inférieur à la moyenne et où le réseau de tubulure force l'acériculteur à surexploiter certaines zones du tronc. Il est clair que ces entailles qui touchent, ou qui pénètrent le bois coloré, brisent des zones importantes de compartimentage et permettent ainsi aux champignons d'envahir le bois sain adjacent. Ce fait représente donc une hypothèque sérieuse pour le rendement à long terme des érablières et mérite que l'on s'y attarde lors de l'élaboration des normes d'entailage.

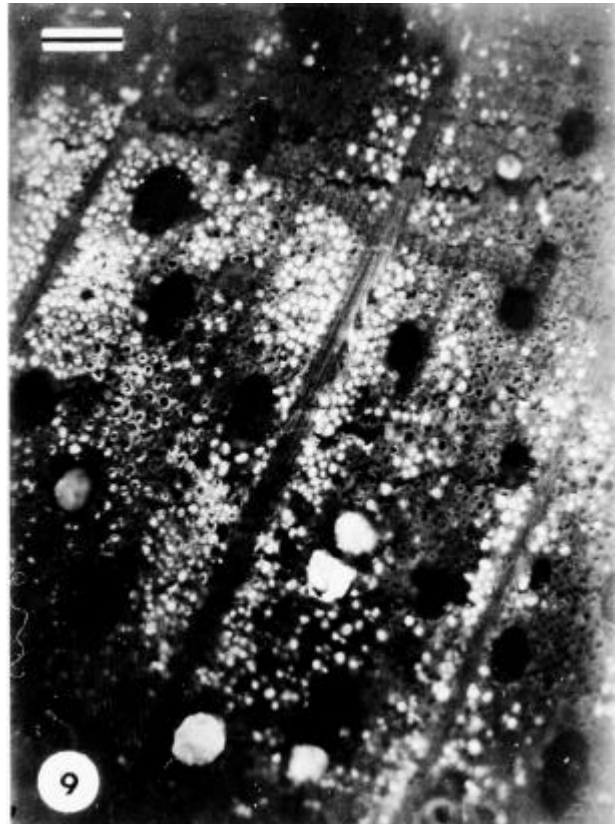


Figure 9 L'autofluorescence de la subérine est évidente sur cette coupe obtenue d'un mur 3 semblable à celui pointé par la flèche dans la Figure 8. Échelle = 100 μ m.

Expérience 1. Le stress d'oxydation lié à l'entailage.

Comme il semble établi que le volume de la coulée au cours d'une saison diminue en raison de plusieurs facteurs, dont les réactions de compartimentage suite aux blessures d'entailage, et que l'exposition à l'air des tissus blessés peut induire ce compartimentage (Boddy 1992, Baker et Orlandi 1995), nous avons établi un protocole expérimental comportant 10 arbres dominants situés dans l'érablière expérimentale du MAPAQ à Norbertville (Lavoie et al. 1997). Deux entailles ont été pratiquées sur chacun de ces arbres, l'une étant exposée à l'air et l'autre à un gaz neutre ne permettant pas au phénomène d'oxydation d'avoir lieu, soit de l'azote. Les expositions aux gaz étaient faites lors de la fermeture du système de récolte sous vide, c'est-à-dire lorsque l'arbre est en phase d'absorption, durant les périodes froides. Après une saison de coulée (1997), les résultats obtenus semblent valider notre hypothèse. Les entailles exposées à l'air ont moins produit (57 L en moyenne) que celles exposées à l'azote (75 L en moyenne). Ainsi, les effets de l'oxydation du bois blessé pourrait réduire la coulée de

plus de 20% (Figure 10). Dans la majorité des cas, une différence appréciable de coulée entre les entailles exposées à l'air et à l'azote s'est établie dans les premiers 24 heures suivant l'entaille et s'est maintenue durant toute la saison de coulée. Il est évident qu'après une seule saison expérimentale, la prudence est de mise et aucune conclusion définitive concernant l'effet de l'oxydation des tissus sur la coulée ne peut être émise. Cette étude devrait se poursuivre en 1998.

Expérience 2. Le diamètre et la profondeur de l'entaille.

Au printemps 1996, 24 gaulis (i.e. de 4 à 8 cm de diamètre) ont été entaillés avec des mèches de grosseurs proportionnelles à celles utilisées pour les arbres matures. Nous avons voulu ainsi simuler l'effet du diamètre et de la profondeur de l'entaille sur la longueur de la zone de coloration induite par cette pratique (Cartier *et al.* 1997).

Les résultats obtenus 6 mois après l'entaille montrent que ces deux facteurs influencent le volume de la zone de bois coloré (Figures 11 et 12). Ainsi le diamètre de l'entaille, en passant de 0.2 à 0.8 cm, fait augmenter l'étendue verticale de la zone de bois coloré de 20 à 76 cm³ au total. La profondeur de l'entaille a un effet similaire. Les entailles profondes de 0.75 et 1.50 cm respectivement, font passer le volume de la zone de bois coloré de 17 à 40 cm³. Il est permis de croire que des entailles plus petites et moins profondes pourraient réduire l'étendue de la zone de bois coloré. Une étude plus poussée sera toutefois nécessaire afin d'évaluer l'effet de ces facteurs sur le rendement en eau d'érable.

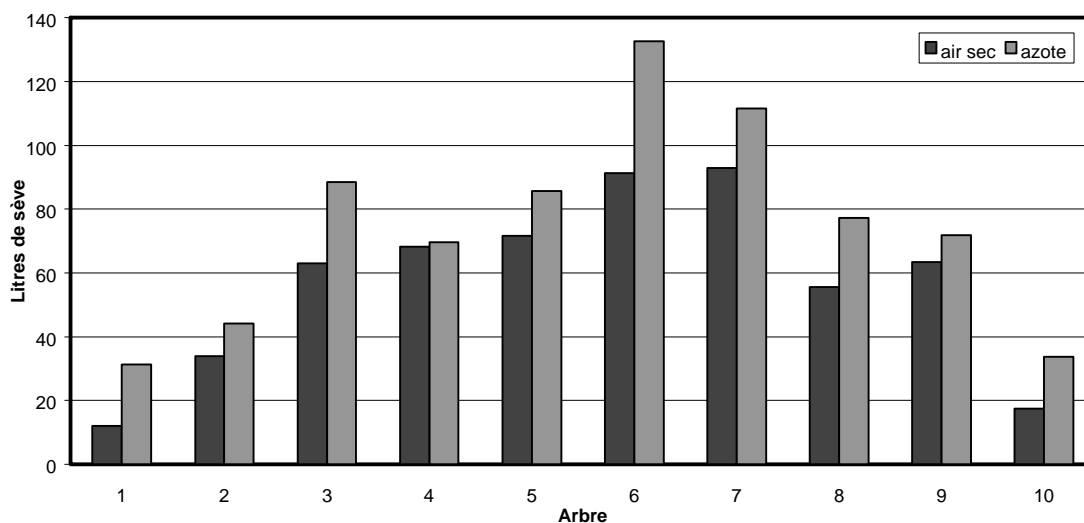


Figure 10. Rendement saisonnier d'une entaille exposée à de l'air ou à de l'azote. L'entaille des arbres a été fait dans des zones de bois sain, à 3.3 m à partir du sol (Tiré de Lavoie et al. 1997).

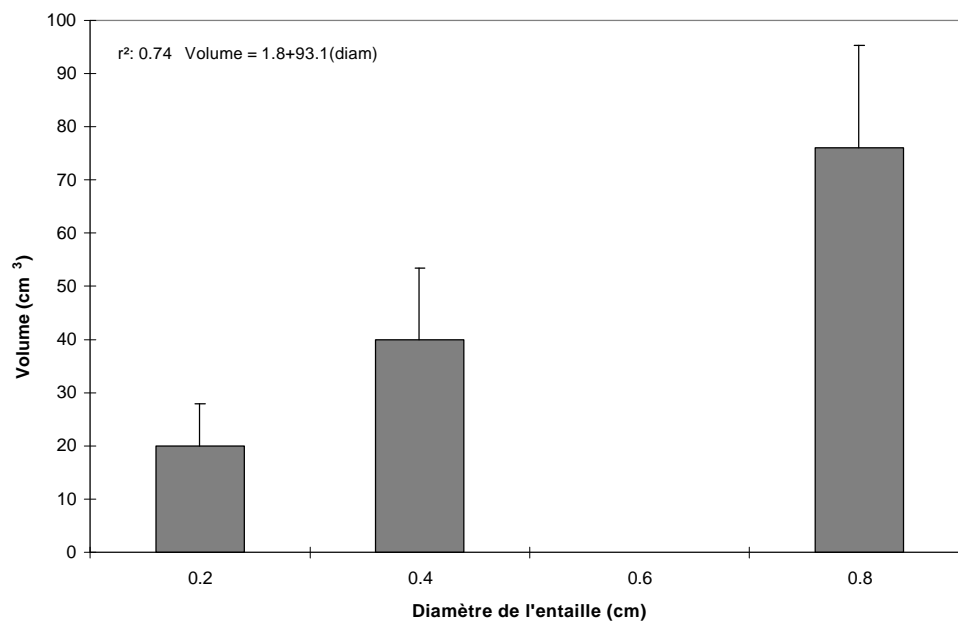


Figure 11. Effet du diamètre d'une entaille de 1.5 cm de profondeur sur le volume de la zone de bois coloré (Tiré de Cartier et al. 1997).

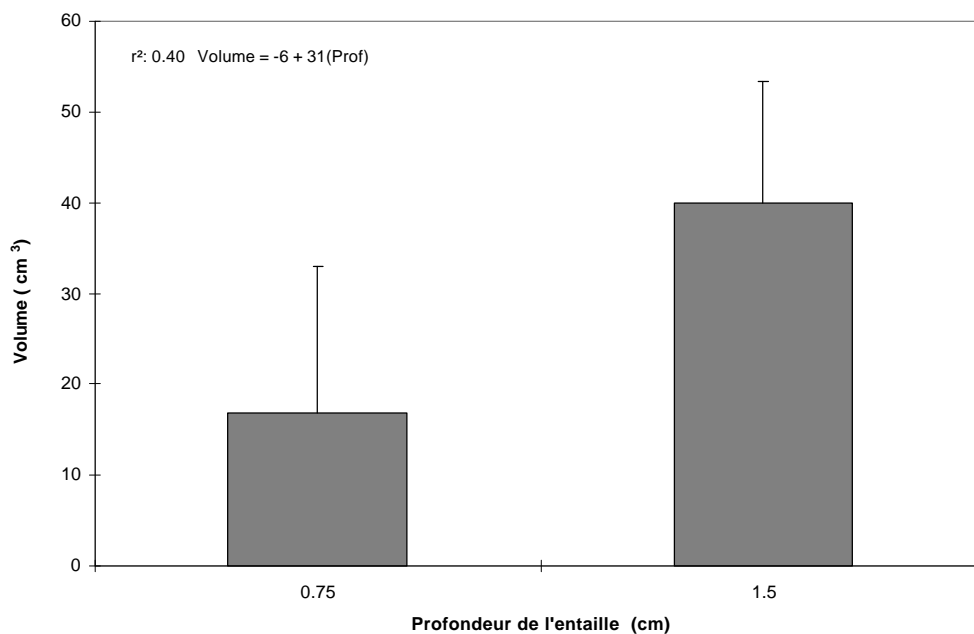


Figure 12. Effet de la profondeur d'une entaille de 0.4 cm de diamètre sur le volume de la zone de bois coloré (Tiré de Cartier et al. 1997).

Facteurs déterminants pour établir le nombre d'entailles par arbre

Actuellement, le nombre d'entailles par arbre est établi sur la base de son diamètre à hauteur de poitrine (DHP à 1.3 m). Cette approche a cependant ses limites. Pour l'acériculteur désireux de produire de façon continue, sur une longue période de temps, il est préférable d'estimer le nombre d'entailles par arbre suivant une approche mathématique proposée initialement par Morrow (1963).

Implicite, cette approche souligne l'importance centrale jouée par la zone de bois coloré dans la pratique de l'entaillage. Cette zone est considérée comme non productive pour la coulée. Ainsi, le nombre d'entailles par érable doit être établi en minimisant l'impact de cette zone sur la coulée. Deux composantes sont donc à considérer, soient la partie exploitable du tronc et le temps requis pour former du nouveau bois, permettant un ré-entaillage 'au-dessus' d'une ancienne entaille.

Partie exploitable du tronc

En raison des fluctuations inter-annuelles de la hauteur de neige au sol durant la période d'entaillage, la partie exploitable d'un tronc d'érable est pratiquement d'un mètre de haut (100 cm), et se situe aux environs du DHP. Le nombre d'entailles possible dans cette zone dépend de la distance laissée entre les entailles sur le plan horizontal (dX, par exemple: 2 cm), du diamètre de l'entaille (qui peut être assimilé à dX, si ce dernier est assez grand), ainsi que de la circonférence de l'arbre ($3.1416 \cdot \text{DHP}$). La longueur de la zone de bois coloré (ZC), pour sa part, fixe le nombre de niveaux d'entaillage sur le plan vertical (dY) dans la partie exploitable du tronc. Par exemple, si la longueur de ZC est de 90 cm au total, dY sera égale à 2, car il faudra laisser une zone de 45 cm de part et d'autre de chacune des entailles et l'on ne pourra pas mettre plus de 2 entailles superposées verticalement dans la partie exploitable de l'arbre. Il faut noter cependant que ZC n'est pas rectangulaire, tel que le suggère l'équation (1) ci-dessous (voir Figure 6 dans Houston *et al.* 1990). Toutefois, cette équation nous indique bien l'importance de ZC en termes de productivité des érables. Non seulement l'étendue de cette zone fixe-t-elle dY, mais elle réduit également, et proportionnellement, le rendement de l'entaille qui pénétrerait cette zone de bois non productif.

Équation (1) :

$$\text{Nombre d'entailles possibles} = ((3.1416 \cdot \text{DHP}) / dX) * dY$$

Où dY = valeur entière de $[(100\text{cm}/\text{ZC})+1]$

Temps requis pour former du nouveau bois

Pour obtenir une productivité maximale, l'entaillage doit se faire dans du bois sain, et non pas dans une zone de bois coloré. Ainsi, plus un arbre croît rapidement (taux de croissance en rayon, Cr), et plus l'entaille se cicatrise rapidement (Tc), plus le nombre d'entailles peut être important sur le même arbre, car ce dernier met moins de temps à produire du nouveau bois. De même, moins l'entaille est profonde (Prof) et plus rapidement le producteur pourra ré-entailler dans le même axe qu'une ancienne blessure.

Donc, on peut considérer le temps requis à la production de nouveau bois au-dessus d'une ancienne entaille comme le temps de cicatrisation (T_c), auquel vient s'ajouter le temps nécessaire pour croître d'une longueur équivalente à la profondeur de l'entaille ($Prof/Cr$).

Équation (2) :

$$\text{Temps requis} = T_c + (Prof / Cr)$$

Pour obtenir le nombre d'entailles que l'on peut faire à un érable de façon continue, on exprime l'équation 1 en fonction de l'équation 2. On obtient alors le nombre d'entailles possible par année, soit :

Équation (3) :

$$\text{Nombre d'entailles par an} = ((3.1416 * DHP) / dX) * dY * (Cr / (Prof + Cr * T_c))$$

Cette équation nous indique que le nombre d'entailles devrait être établi non seulement en fonction du diamètre de l'arbre, mais aussi en considérant son taux de croissance et de cicatrisation, la profondeur des entailles, ainsi que l'étendue de ZC. Si l'on modifie l'un de ces paramètres, il est très probable que l'on modifiera également le rendement des érables. Le Tableau 2 illustre les effets de ZC et Cr sur le nombre d'entailles. Ainsi un arbre de 40 cm de DHP, ayant une croissance moyenne et une ZC de 90 cm, peut recevoir une entaille en temps normal. Par contre, si on réduit ZC de moitié (45 cm), cet arbre pourra doubler son nombre d'entailles. Si en plus de réduire ZC de moitié, on double Cr, on peut alors faire 5 entailles (Tableau 2). On perçoit donc facilement l'importance économique que peut avoir cette nouvelle façon de voir l'entaillage.

Les changements environnementaux, par leurs effets probables sur la croissance et la vigueur des arbres, influenceront directement ou indirectement le rendement des érables. Quels seront leurs effets sur la croissance des arbres et sur leur potentiel de compartimentage en réponse aux blessures d'entaillage?

Tableau 2. Nombre d'entailles en fonction du diamètre de l'arbre (DHP en cm), considérant l'étendue de la zone de bois coloré (ZC) et le taux de croissance en diamètre de l'arbre (les paramètres fixes sont : $Prof.=6.35$ cm; $T_c=3$ ans; $dX=2$ cm).

Croissance en diamètre (cm/an)	Moyenne = 0.2		Forte = 0.4	
	90	45	90	45
DHP				
20	0	1	1	2
30	1	2	2	4
40	1	2	3	5
50	2	3	4	6
60	2	4	5	7

Ces questions, pour l'instant, échappent à notre entendement. Cependant, il est clair que plus l'acériculteur réduira la zone de bois coloré en stimulant les mécanismes de défense de l'arbre et plus il favorisera la croissance et la vigueur de ses arbres, plus il pourra tirer un profit important et durable de son érablière.

Conclusion

Les changements environnementaux, par leurs influences sur la croissance et la vigueur des érables affecteront sûrement la productivité des érables. Cependant, ils nous ont servi de prétexte lors de ce colloque pour revoir les normes d'entailage, en mettant en perspective un élément central et souvent ignoré, les mécanismes de défense de l'arbre.

Afin de réviser les normes actuelles d'entailage, il faudra considérer ces mécanismes de défense. Pour maximiser le rendement des entailles, il sera important de réduire les réactions de l'arbre lors de la période de coulée. Notre expérience en ce sens semble indiquer qu'un stress d'oxydation des tissus peut réduire le rendement tiré d'une entaille. Par contre, lors du désentailage, l'acériculteur a tout intérêt à stimuler au maximum les réactions de défense de l'arbre afin de réduire à un minimum la zone de bois coloré. Cette réduction de la zone de bois coloré peut entraîner un accroissement direct du nombre d'entailles par arbre et une plus grande productivité à l'échelle du peuplement. De plus, une stimulation des mécanismes de défense de l'arbre ne peut qu'améliorer son état phytosanitaire. Dans une perspective d'optimisation de l'entailage des érables, il est primordial de mieux connaître l'effet de paramètres tels que le diamètre et la profondeur de l'entaille sur la zone de bois coloré et sur le rendement en eau. Il faut aussi tenir compte du système de tubulures qui limite la zone exploitable du tronc et par le fait même augmente la fréquence avec laquelle une entaille brise une ancienne barrière et pénètre dans une zone considérée comme non productive. Quel est l'impact de l'ouverture de ces anciennes barrières sur la contamination par des pathogènes? Comment peut-on réduire la zone de bois coloré à un minimum? Comment les pathogènes influencent-ils le rendement en eau? Toutes ces importantes questions seront probablement résolues dans les prochaines années si l'on favorise l'exécution de recherches novatrices en ce domaine.

Références

- Baker, C.J. et Orlandi, E.W. 1995. Active oxygen in plant pathogenesis. *Annu. Rev. Phytopathol.* 33: 299-321.
- 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: R.A. Blanchette et A.R. Biggs (Eds) *Defense mechanisms of woody plants against fungi.* Springer-Verlag. Pp. 96-131.
- Cartier, M., Boudreault G. et Renaud, J.-P. 1997. Étude de l'effet du diamètre et de la profondeur de l'entaille sur la longueur de la zone de compartimentage. Essais sur des gaulis. Rapport d'étape. Groupe de recherche acéricole. MAPAQ. 5p.
- CPVQ 1983. Érablières. Entaillage des érables. Conseil des productions végétales du Québec. AGDEX 300/50. ISBN 2-550-10331-9. 8p.
- Hartung, W., et Davies, W.J. 1991. Drought-induced changes in physiology and ABA. Dans: W.A. Davies et H.G. Jones (Eds) *Abscisic acid – physiology and biochemistry.* BIOS Scientific Publishers Limited. Pp. 63-79.
- Houston, D.R., et Fagan, J.C. 1997. Reexamination of effects of paraformaldehyde on tissues around tapholes in sugar maple trees. USDA For. Serv., Northeastern For. Exp. Sta., Research paper NE-706.
- Houston, D.R., Allen, D.C. et Lachance, D. 1990. Sugarbush management: a guide to maintaining tree health. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. NE-129, Radnor PA. 55p.
- Lavoie, J., Boudreault, G., Allard, G.B. et Renaud, J.-P. 1997. Étude de l'effet du compartimentage du xylème sur le rendement en eau d'érable. Comparaison entre une exposition de l'entaille à N₂ et à de l'air. Rapport d'étape. Groupe de recherche acéricole. MAPAQ. 6p.
- Morrow, R.R. 1963. Influence of number and depth of tap holes on maple sap flow. Cornell Univ. Agr. Exp. Station, Bulletin 982. 12p.
- Mulhern, J., Shortle, W. et Shigo, A. 1979. Barrier zones in red maple : an optical and scanning microscope examination. *For. Sci.* 25: 311-316.
- Pearce, R.B. et Woodward, S. 1986. Compartmentalization and reaction zone barriers at the margin of decayed sapwood in *Acer saccharinum* L. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 29: 197-216.
- 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.
- Rioux, D. et Ouellette, G.B. 1991. Barrier zone formation in host and nonhost trees inoculated with *Ophiostoma ulmi*. I. Anatomy and histochemistry. *Can. J. Bot.* 69: 2055-2073.
- Rioux, D., Chamberland, H., Simard, M. et Ouellette, G.B. 1995. Suberized tyloses in trees: an ultrastructural and cytochemical study. *Planta* 196: 125-140.
- Rioux, D., Nicole, M., Simard, M. et Ouellette, G.B. 1998. Immunocytochemical evidence that secretion of pectin occurs during gel (gum) and tylosis formation in trees. *Phytopathology* 88 : 494-505.

- Sharon, E.M. 1973. Some histological features of *Acer saccharum* wood formed after wounding. Can. J. For. Res. 3: 83-89.
- Shigo, A.L. et Marx, H.G. 1977. Compartmentalization of decay in trees. USDA For Serv Bull No 405, Washington, DC.
- Shigo, A. et Tippett, J.T. 1981. Compartmentalization of American elm tissues infected by *Ceratocystis ulmi*. Plant Disease 65: 715-718.
- 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.
- Soliday, C.L., Dean, B.B. et Kolattukudy, P.E. 1978. Suberization: inhibition by washing and stimulation by abscisic acid in potato disks and tissue culture. Plant Physiol. 61: 170-174.
- Tippett, J.T. et Shigo, A.L. 1981. Barrier zone formation : a mechanism of tree defense against vascular pathogens. 2: 163-168.
- Walters, R.S. et Shigo, A.L. 1978. Discolouration and decay associated with paraformaldehyde-treated tapholes in sugar maple. Can. J. For. Res. 8: 54-60.
- Willits, C.O. 1958. Maple sirup producers' manual. USDA, Agirc. Handbook 134.
- Winch, F.E. et R.R. Morrow 1962. Production of maple syrup and other maple products. N.Y. State Agric. Exp. Stn. Bull. 974.