

Distinction anatomique du bois du mélèze (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch), de l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench.] Voss), et de l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.), en vue de l'analyse des macrorestes

Wood anatomy distinction among tamarack (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch), white spruce (*Picea glauca* [Moench.] Voss), and black spruce (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.) for macroremains analysis

Anatomische Holzuntersuchung von Lerche (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch), Weißfichte (*Picea glauca* [Moench.] Voss) und Schwarzfichte (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.) zur Analyse der Makroreste

Dominique Marguerie, Yves Bégin et Luc Cournoyer

Volume 54, numéro 3, 2000

URI : <https://id.erudit.org/iderudit/005653ar>
DOI : <https://doi.org/10.7202/005653ar>

[Aller au sommaire du numéro](#)

Éditeur(s)

Les Presses de l'Université de Montréal

ISSN

0705-7199 (imprimé)
1492-143X (numérique)

[Découvrir la revue](#)

Citer cet article

Marguerie, D., Bégin, Y. & Cournoyer, L. (2000). Distinction anatomique du bois du mélèze (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch), de l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench.] Voss), et de l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.), en vue de l'analyse des macrorestes. *Géographie physique et Quaternaire*, 54(3), 317–325. <https://doi.org/10.7202/005653ar>

Résumé de l'article

Quatre-vingt-quatre spécimens de bois de conifères récoltés sur un vaste territoire dans le nord-est de l'Amérique du Nord ont servi à définir de nouveaux critères de distinction anatomique entre *Picea mariana*, *Picea glauca* et *Larix laricina*. En plus des critères habituellement décrits dans la littérature, l'état de surface du torus des ponctuations aréolées des trachéides longitudinales chez *Larix laricina* est présenté comme un excellent élément de détermination, facilement accessible. La distinction entre *Picea glauca* et *P. mariana* peut être faite par l'examen de la sériation des ponctuations des trachéides des rayons ligneux. Une classification dichotomique des croisements des cellules dans les rayons sur la base de la dominance de l'unisériation ou de la bisériation des ponctuations des trachéides de rayon est proposée comme méthode de distinction des espèces en plus d'autres caractères reconnus dans la littérature. Ainsi, chez *Picea mariana*, plus de 69 % des trachéides radiales sont à dominante bisériée et seulement 28 % chez *Picea glauca*. En présence de lots de macrorestes ligneux subfossiles gorgés d'eau ou carbonisés où seule la présence de ces deux espèces d'épinettes est possible, ces méthodes simples d'identification ouvrent de nouvelles perspectives dans le domaine de la recherche paléoécologique des milieux boréaux nord-américains.

DISTINCTION ANATOMIQUE DU BOIS DU MÉLÈZE (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch), DE L'ÉPINETTE BLANCHE (*Picea glauca* [Moench.] Voss), ET DE L'ÉPINETTE NOIRE (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.), EN VUE DE L'ANALYSE DES MACRORESTES

Dominique MARGUERIE^{*}, Yves BÉGIN^{*} et Luc COURNOYER^{*} ; premier auteur : UMR 6566 du CNRS, Université de Rennes I, UFR Sciences, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex, France ; deuxième et troisième auteurs : Centre d'études nordiques, Université Laval, Sainte-Foy, Québec G1K 7P4.

RÉSUMÉ Quatre-vingt-quatre spécimens de bois de conifères récoltés sur un vaste territoire dans le nord-est de l'Amérique du Nord ont servi à définir de nouveaux critères de distinction anatomique entre *Picea mariana*, *Picea glauca* et *Larix laricina*. En plus des critères habituellement décrits dans la littérature, l'état de surface du torus des ponctuations aréolées des trachéides longitudinales chez *Larix laricina* est présenté comme un excellent élément de détermination, facilement accessible. La distinction entre *Picea glauca* et *P. mariana* peut être faite par l'examen de la sériation des ponctuations des trachéides des rayons ligneux. Une classification dichotomique des croisements des cellules dans les rayons sur la base de la dominance de l'unisériation ou de la bisériation des ponctuations des trachéides de rayon est proposée comme méthode de distinction des espèces en plus d'autres caractères reconnus dans la littérature. Ainsi, chez *Picea mariana*, plus de 69 % des trachéides radiales sont à dominante bisériée et seulement 28 % chez *Picea glauca*. En présence de lots de macrorestes ligneux sub-fossiles gorgés d'eau ou carbonisés où seule la présence de ces deux espèces d'épinettes est possible, ces méthodes simples d'identification ouvrent de nouvelles perspectives dans le domaine de la recherche paléoécologique des milieux boréaux nord-américains.

ABSTRACT *Wood anatomy distinction among tamarack* (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch), *white spruce* (*Picea glauca* [Moench.] Voss), and *black spruce* (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.) *for macroremains analysis*. Eighty-four specimens of wood collected in northeastern North America from pre-identified conifers were used to define new anatomical criteria to distinguish woody macroremains of *Picea mariana*, *Picea glauca* and *Larix laricina*. In addition to characters already described in the literature, the torus surface of bordered pits along the longitudinal tracheids were demonstrated to be a very good distinction criterion. The distinction between *Picea glauca* and *P. mariana* is based on the seriation of bordered pits on the tracheids of the rays. As a method of species distinction, we suggest a dichotomous classification based on the dominance of uniseriate or biseriata pits. In the wood collection studied, 69 % of radial tracheids were predominantly biseriata in *Picea mariana*, compared with only 28 % in *Picea glauca*. These simple distinction methods are only applicable in cases where no other *Picea* species could cause confusion in batches of woody and charred sub-fossils. They add a practical tool for further paleoecological reconstructions in northeastern North America.

ZUSAMMENFASSUNG *Anatomische Holzuntersuchung von Lerche* (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch), *Weißfichte* (*Picea glauca* [Moench.] Voss) und *Schwarzfichte* (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.) *zur Analyse der Makroreste*. Vierundachtzig Holzproben von Tannenholz wurden auf einem ausgedehnten Gebiet im Nordosten Nordamerikas gesammelt und dienten dazu, neue Kriterien zur anatomischen Unterscheidung zwischen *Picea mariana*, *Picea glauca* und *Larix laricina* zu definieren. Zusätzlich zu den gewöhnlich in der Literatur beschriebenen Kriterien wird die Torus-Oberfläche des Rands der gepunkteten Vertiefungen der Längs-Tracheen bei *Larix laricina* als ausgezeichnetes, leicht zugängliches Bestimmungselement beschrieben. Zwischen *Picea glauca*/*Picea mariana* kann durch die Untersuchung der Serienfolge der gepunkteten Tracheen auf den Holzringen unterschieden werden. Eine dichotomische Klassifizierung auf der Basis von vorherrschend uniseriellen oder biseriellen Vertiefungen wird als Methode zur Unterscheidung der Spezies vorgeschlagen, zusätzlich zu anderen in der Literatur anerkannten Charakteristika. So sind bei *Picea mariana* über 69% der radialen Tracheen vorwiegend biseriell und nur 28% bei *Picea glauca*. Bei Ansammlungen von subfossilen, wassergetränkten oder verkohlten Holzmakroresten, wo nur diese zwei Tannenarten vorkommen können, eröffnen diese einfachen Identifikationsmethoden neue Perspektiven im Bereich der paläoökologischen Forschung über die nordamerikanischen borealen Milieus.

INTRODUCTION

Les macrorestes végétaux sont utilisés depuis longtemps pour marquer les étapes de la migration des espèces, notamment dans les régions déglacées au cours de l'Holocène. En Eurasie, comme en Amérique du Nord, ils ont servi à retracer la migration des conifères à leur limite nord de distribution par suite de la déglaciation (Payette, 1993 ; Jackson *et al.*, 1997 ; Kremenetski *et al.*, 1998) et à établir la réponse des populations conifériennes aux fluctuations climatiques à l'échelle millénaire (Carcaillet, 1998 ; Larsen et MacDonald, 1998). Leur identification est un complément essentiel à la palynologie. En effet, les plantes produisent divers types de pièces permettant parfois de les identifier au niveau de l'espèce, alors que leur pollen ne peut, dans certains cas, être identifié qu'au niveau du genre (Jackson *et al.*, 1997). L'apparition fortuite des macrorestes dans les séquences sédimentaires ne permet certes pas un enregistrement continu comme dans le cas du pollen qui est plus uniformément distribué. Mais, leur identification atteste de la présence *in situ* des plantes, comparativement au pollen qui peut voyager sur de longues distances. Les macrorestes bien conservés comme les cônes, les aiguilles et les graines sont utilisés pour attester de la présence des espèces et ainsi retracer les détails de leur colonisation (Dunwiddie, 1987). De tels restes sont généralement trouvés dans des tourbières où leur décomposition est ralentie, voire stoppée (Greatrex, 1983). Dans les sols minéraux secs, les reliques paléobotaniques correspondent à des pièces carbonisées résultant de feux récurrents sur de longues périodes (Carcaillet, 1998 ; Talon, *et al.*, 1998). Bien que les feuilles, les stomates, les cônes ou leurs écailles et les rameaux soient d'excellents éléments pour la détermination des assemblages d'espèces de conifères (Dunwiddie, 1987 ; Umbanhowar et McGrath, 1998), les paléoécologistes utilisent aussi certains caractères anatomiques pour identifier les espèces à partir du bois, quel que soit son mode de conservation. Cette étude propose premièrement de faire le point sur les critères de distinction de trois espèces communes de conifères dans le nord-est de l'Amérique du Nord : le mélèze (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch), l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench.] Voss) et l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.). Les observations dispersées dans la littérature sont ici amenées afin de rendre plus pratique l'identification de ces espèces clés de l'histoire paléoécologique du nord-est de l'Amérique. Deuxièmement, cette étude vise à apporter de nouvelles observations en vue d'améliorer les possibilités de distinction des trois espèces. L'ajout de critères pour l'identification botanique des bois et des charbons de ces trois espèces offre une nouvelle ouverture dans la recherche des facteurs historiques expliquant leur distribution actuelle. Par exemple, outre les facteurs climatiques et édaphiques qui pourraient expliquer la présence d'une bande maritime d'épinette blanche en marge de l'Hudsonie (Payette et Fillion, 1975 ; Payette, 1983), les facteurs historiques demeurent méconnus. La distinction des restes de mélèze serait aussi essentielle pour établir sa limite passée en Hudsonie (Gagnon et Payette, 1981) et pour suivre dans le temps son patron de migration dans la péninsule du Qué-

bec-Labrador. L'on sait aujourd'hui que le mélèze est nettement plus abondant dans le bassin versant de la baie d'Ungava que dans celui de la baie d'Hudson (Payette, 1993 ; Penalba et Payette, 1997).

DESCRIPTION DE L'ANATOMIE DU BOIS DE *PICEA* ET *LARIX* TIRÉE DE LA LITTÉRATURE

DISTINCTION *PICEA* - *LARIX*

En vue macroscopique

Au plan macroscopique (observable à l'œil nu ou à la loupe de faible grossissement), beaucoup de travaux de détermination concernent les espèces européennes *Larix decidua* Mill. et *Picea abies* (L.) Karst. Schweingruber (1990) précise que *Larix decidua* peut être nettement distingué de *Picea abies* grâce à la couleur rougeâtre bien marquée de son duramen (bois de cœur, partie interne du tronc de l'arbre), tandis que ce dernier ne se distingue pas de l'aubier (cernes externes du tronc de l'arbre qui transportent encore de la sève brute) chez *Picea abies*. Ce critère est aussi valable en Amérique chez *Larix laricina* dont l'aubier (derniers 20-40 cernes) est blanchâtre et étroit. Son duramen est jaunâtre à brun rougeâtre (Panshin et De Zeejw, 1980).

En vue microscopique

Les observations anatomiques au plan microscopique portent sur des caractères anatomiques relevés par l'examen de la morphologie des ponctuations sur les trachéides longitudinales vues sur le plan radial du bois (cellules de bois orientées dans l'axe du tronc). Ces ponctuations sont aréolées, c'est-à-dire qu'elles sont ornementées d'un bourrelet périphérique formant une auréole (fig. 1). Leur forme, vue en coupe, de même que la texture de la membrane qui obstrue l'ouverture centrale (le torus) servent à les décrire. Par ailleurs, l'observation microscopique porte sur les ponctuations des trachéides radiales qui sont des perforations des cellules dont l'axe est orienté horizontalement du centre de l'arbre vers la périphérie du tronc. L'arrangement de ces ponctuations sert à l'identification du bois. D'autres observations sont faites sur les canaux résinifères radiaux. On les examine en coupe tangentielle, c'est-à-dire sur la face du tronc dégagée tangentiellement à l'arc formé par les cernes. Enfin, les trachéides longitudinales et radiales ont aussi un épaississement spiralé des parois qui sert à l'identification. L'examen microscopique des bois du Québec a porté sur sept critères :

1. Dans chaque cerne, la transition entre le bois initial (grosses cellules longitudinales formées au début de l'été) et le bois final (petites cellules aplaties dans l'axe tangentiel du cerne et dont les parois sont épaissies, formées vers la fin de l'été) est abrupte chez *Larix*, mais progressive chez *Picea*. Plusieurs auteurs ont fait cette observation (Phillips, 1941, 1949 ; Greguss, 1955 ; Jacquot, 1955 ; Grosser, 1977 ; Panshin et De Zeejw, 1980 ; Barefoot et Hankins, 1982 ; Wheeler *et al.*, 1986 ; Schweingruber, 1990 ; Thinon, 1992 ; Anagnost *et al.*, 1994 ; Talon, 1997) (fig. 2a et 2b). Selon Talon (1997), ce caractère est difficilement applicable aux charbons de bois à

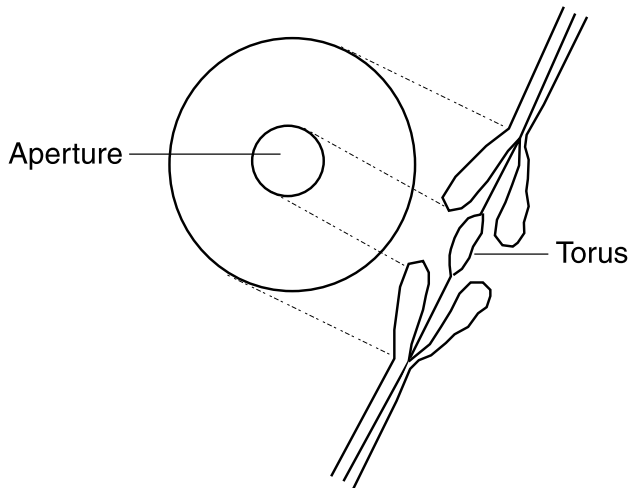


FIGURE 1. Morphologie d'une ponctuation aréolée.
Morphology of a rounded pit.

cause, notamment, d'une forte contraction de l'épaisseur des parois cellulaires lors de la carbonisation. Toutefois, même dans des charbons, la diminution abrupte de la taille des cellules dans le bois final est bien visible chez *Larix* (fig. 2a).

2. Les ponctuations aréolées ornant la face radiale des trachéides longitudinales du bois initial apparaissent occasionnellement doubles, en deux alignements bien nets sur chacune des cellules, dans le genre *Larix* (Phillips, 1941, 1949 ; Greguss, 1955 ; Grosser, 1977 ; Panshin et De Zeejw, 1980 ; Wilson et White, 1986 ; Schweingruber, 1990 ; Anagnost *et al.*, 1994) (fig. 2c). Par ailleurs, entre les paires de ponctuations se trouvent des barres de Sanyo. Il s'agit d'une légère saillie locale de la paroi cellulaire formant un barreau d'échelle disposé horizontalement entre chaque couple de ponctuations. Ces caractères, communs chez *Larix*, n'apparaissent pas chez *Picea* où les ponctuations aréolées des trachéides longitudinales sont le plus souvent unisériées (fig. 2d).

3. La forme des marges de l'auréole des ponctuations des trachéides radiales dans ces deux genres peut être de quatre types : type *Larix*, type intermédiaire, type *Picea*-1 et type *Picea*-2 selon Bartholin (1979) et Anagnost *et al.* (1994). La proportion relative de ces différents types de marges permet la distinction des deux genres. Récemment, Talon (1997) a testé ce critère sur des charbons de bois millimétriques de *Larix decidua* et de *Picea abies* prélevés dans les sols des Alpes françaises. Elle décrit un type *Larix*-2, apparaissant uniquement sur *Larix decidua* dont les marges des ponctuations sont dentées (mais sans dent terminale) et les extrémités arrondies ou légèrement effilées. De plus, selon Talon (1997), la présence de ponctuations dentées de type *Picea*-2 et la prédominance du type *Picea*-1 dans les trachéides radiales du bois final sont diagnostiques pour *Picea abies*. Enfin, elle précise que ces détails anatomiques observés sur les ponctuations aréolées des trachéides radiales sont parfaitement visibles sur du bois carbonisé. Pour le travail de routine visant l'identification des macrorestes,

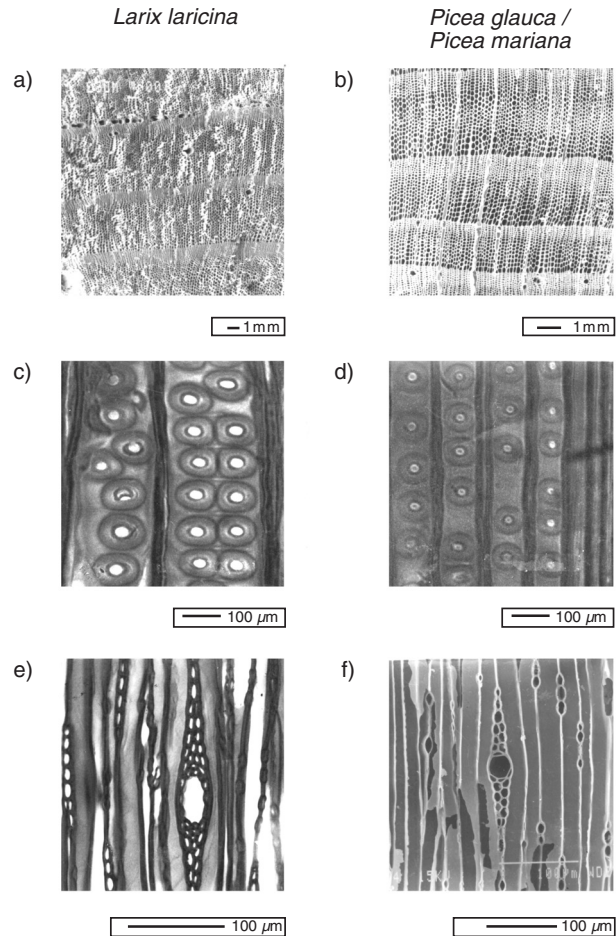


FIGURE 2. Caractères anatomiques de *Larix laricina* (a et c) et de *Picea glauca* / *P. mariana* (b et d). Coupes transversales de charbons de bois montrant la transition entre le bois initial et le bois final : abrupte chez *Larix laricina* (a), progressive chez *Picea* (b). Coupes longitudinales radiales de bois frais montrant la bisériation des ponctuations aréolées dans les trachéides longitudinales de *Larix laricina* (c) et l'unisériation de *Picea* (d). Coupe tangentielle présentant la structure des rayons. Les cellules épithéliales des canaux résinifères radiaux sont nombreuses chez *Larix laricina* ($n = 12$ sur le cliché e) et très limitées chez *Picea* ($n = 4$, cliché f). Échelle = 100 μm

Anatomical characters in *Larix laricina* (a and c) and *Picea glauca* / *P. mariana* (b and d). Transverse sections of charcoal showing the transition between earlywood and latewood: abrupt in *Larix laricina* (a), gradual in *Picea* (b). Longitudinal radial section on fresh wood showing the biserialiation of the rounded pits along the axial tracheids of *Larix* (c), compared with uni-serialiation in *Picea* (d). Photographs e and f show tangential sections presenting the structure of the rays. Epithelial cells surrounding the ray resin ducts are numerous in *Larix laricina* ($n = 12$ in e) and much limited in *Picea* ($n = 4$ in f).

l'analyse de la forme des ponctuations présente de nombreux inconvénients : apparition fortuite des coupes souhaitées pour la détermination, obligation d'utiliser un fort grossissement et distinction non infaillible des deux genres.

4. La localisation des canaux résinifères dans les rayons est fréquemment marginale dans le plan tangentiel (tangent aux cernes) chez *Larix decidua*, et centrale chez *Picea abies* (Greguss, 1955 ; Jacquot, 1955 ; Grosser, 1977 ; Wilson et

White, 1986 ; Schweingruber 1990). Ce critère ne semble pas applicable à *Larix laricina* dont les canaux résinifères sont souvent centraux comme chez *Picea*.

5. Le nombre moyen de cellules épithéliales (cellules sécrétrices entourant les canaux résinifères) aux parois épaisses (Panshin et De Zeejw, 1980) en marge des canaux résinifères radiaux est de 9,8 chez *Larix* (calculé sur 27 spécimens appartenant à 9 espèces) et de 8 chez *Picea* (calculé sur 58 spécimens appartenant à 30 espèces selon Anagnost *et al.*, 1994). Chez *Larix laricina*, 12,3 cellules en moyenne entourent ces canaux ($n = 7$ échantillons) (fig. 2e), moins chez *Picea* (fig. 2f). Toutefois, Anagnost *et al.* (1994) estiment que le recouvrement chez les deux genres des valeurs ci-dessus présentées, rendent ce critère peu fiable pour établir un diagnostic.

6. Des épaississements spiralés sont présents dans les trachéides longitudinales de *Picea* et de *Larix* selon Wilson et White (1986). D'autres auteurs signalent cependant que ces épaississements spiralés sont nettement moins fréquents dans les trachéides longitudinales de *Larix decidua* que dans celles de *Picea abies* (Anagnost *et al.*, 1994 ; Talon, 1997). Selon Thion (1992), les épaississements spiralés ne sont pas constants chez ces deux espèces et sont absents du bois initial. Enfin, Phillips (1949) voit des épaississements spiralés dans les trachéides longitudinales de *Larix occidentalis*. Dans les trachéides radiales, ces épaississements spiralés sont présents dans toutes les espèces de *Picea* étudiées par Anagnost *et al.* (1994) sauf chez *Picea glauca* var. *albertiana*. Selon Phillips (1949), les épaississements spiralés sont plus rares chez *Larix*. Un tiers seulement des treize échantillons de *Larix decidua* étudiés par Talon (1997) renfermaient de tels épaississements. L'épaississement spiralé des parois cellulaires n'est pas à confondre avec le bois de compression décrit en détail par Scurfield (1973). Celui-ci caractérise notamment les individus ayant des formes de croissance prostrées de type krummholz et les arbres inclinés. Il peut masquer les épaississements spiralés évoqués ci-haut. Ainsi, des erreurs de détermination peuvent relever de l'usage de ce caractère anatomique par confusion entre le bois de compression et les épaississements spiralés. En conclusion, ce critère ne permet pas distinguer de façon infaillible les genres *Larix* et *Picea*.

7. Les parois des trachéides radiales des bois de *Larix* sont le plus souvent lisses, tandis qu'elles peuvent paraître légèrement dentées, voire spiralées chez *Picea* (Phillips, 1941, 1949 ; Greguss, 1955 ; Jacquiot, 1955 ; Grosser, 1977 ; Barefoot et Hankins, 1982 ; Wilson et White, 1986 ; Schweingruber, 1990).

DISTINCTION *PICEA MARIANA* - *PICEA GLAUCA*

Jusqu'à ce jour, la connaissance de l'anatomie du bois de *Picea mariana* et de *Picea glauca* provient pour une large part des travaux de Anagnost *et al.* (1994). Trente et une espèces ou sous-espèces de *Picea* recueillies de par le monde ont en effet été étudiées. Les épaississements spiralés sont absents des trachéides radiales du bois final de *Picea glauca* var. *albertiana*, à la différence de *Picea glauca*

et de *Picea mariana*. Anagnost *et al.* (1994) indiquent aussi une moyenne notablement plus élevée du nombre de cellules épithéliales entourant les canaux résinifères radiaux de *Picea glauca*. En effet, on compte chez *Picea glauca* de 6 à 16 cellules épithéliales avec une moyenne de 10 calculée sur trois individus, et chez *Picea mariana*, 5 à 11 cellules avec une moyenne de 7,6 cellules ($n = 4$).

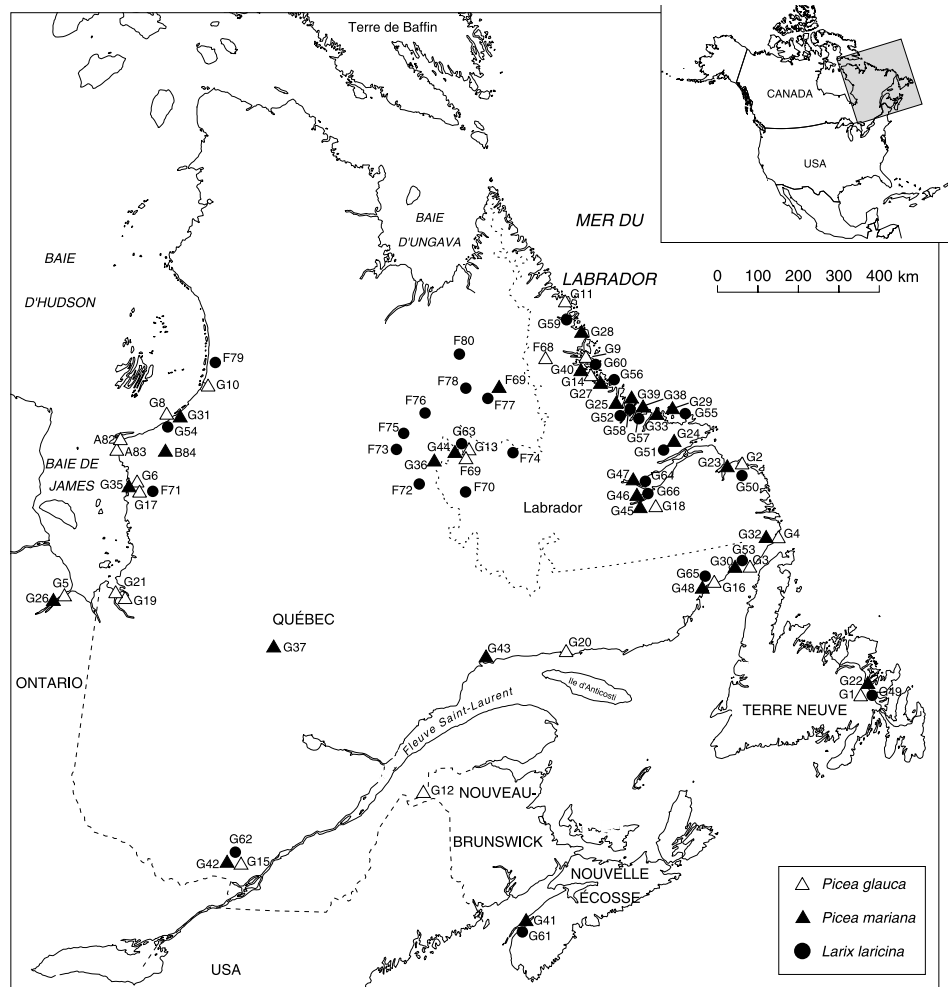
MATÉRIEL ET MÉTHODES

Afin d'établir les caractères distinctifs de *Larix laricina*, *Picea glauca* et *Picea mariana*, nous avons utilisé une collection de bois récoltés par plusieurs chercheurs au cours des 70 dernières années dans un vaste territoire du nord-est de l'Amérique du Nord. L'effet possible de la variation génétique intra-population sur les caractères anatomiques du bois a pu être minimisé en considérant des populations dans toute la péninsule du Québec-Labrador, soit là où seulement ces deux espèces de *Picea* existent (excluant la zone occupée par *Picea rubens* Sarg.). Quatre vingt-quatre échantillons représentant 26 épinettes blanches, 29 épinettes noires et 29 mélèzes ont été étudiés. Les échantillons proviennent en grande majorité ($n = 66$) de la collection de bois du botaniste Gérard Gardner, qui a échantillonné une grande quantité d'arbres et d'arbustes pendant 35 ans (1930 - 1965) en divers secteurs du nord-est de l'Amérique du Nord, dont beaucoup proviennent de régions difficilement accessibles (fig. 3). La collection était à l'origine déposée au Centre de recherche arctique de l'École de Commerce de Montréal. Elle a été récemment remise à l'Université Laval à l'initiative de l'Université Laurentienne (Sudbury, Ontario) qui a entreposé cette collection durant les 20 dernières années. Un échantillon par arbre fut étudié (coupe transversale du tronc d'arbres matures). Des coupes minces (12-20 μm) ont été préparées au microtome et colorées à la safranine afin d'être observées au microscope optique. Les observations anatomiques ont été aussi réalisées sur des charbons produits en laboratoire à partir des mêmes échantillons de bois. Sur ce matériel, des coupes obtenues au scalpel ont été analysées au microscope optique à lumière réfléchie et des détails anatomiques plus fins ont été observés au microscope électronique à balayage.

Les plans transversaux ont été lus à des grossissements de 50 à 400 fois. La transition du bois initial au bois final y fut observée. L'observation des plans longitudinaux tangentiels à des grossissements de 100 à 400 fois a permis d'explorer la localisation des canaux résinifères dans les rayons et le nombre de cellules épithéliales entourant les canaux résinifères radiaux. Enfin, les observations ont surtout porté sur les sections radiales à des grossissements variant de 200 à 1 000 fois. Vue en coupe radiale, la superposition des trachéides longitudinales et des cellules de rayons permet d'observer à la fois les ponctuations aréolées des trachéides longitudinales et radiales. Le plan radial permet aussi de détecter la présence ou l'absence des épaississements spiralés dans les trachéides des deux orientations. Au hasard des coupes, on y distingue aussi la forme des marges de l'aréole des ponctuations des trachéides radiales et l'allure du torus des ponctuations des trachéides longitudinales.

FIGURE 3. Localisation des échantillons de bois étudiés. De G1 à G66 : collection G. Gardner, de F67 à F80 : collection L. Filion, D81 : collection A. Delwaide, A82 et A83 : collection S. Archambault, B84 : collection Y. Bégin.

Location of the wood samples studied. G1 to G66: collection G. Gardner, F67 to F80: collection L. Filion, D81: collection A. Delwaide, A82-A83: collection S. Archambault, B84: collection Y. Bégin.



L'ouverture (ou « aperture ») des ponctuations aréolées renferme une membrane agissant comme une valve contrôlant le passage des substances entre les cellules (fig. 4a). L'épaississement du centre de cette membrane, sur la face donnant sur l'aperture, se nomme le torus. Sa forme, son épaisseur, l'état de sa surface et l'allure de ses marges ont été étudiés par quelques auteurs et sont considérés comme des caractères de distinction de certains gymnospermes (Barefoot et Hankins, 1982 ; Thinon, 1992). L'observation de ces détails anatomiques nécessite un grossissement optique de 1 000 fois et plus. Certaines de nos observations ont été réalisées au microscope électronique à balayage à des grossissements pouvant atteindre les 3 500 fois. Nous avons toutefois concentré nos descriptions en gardant pour objectif de présenter surtout des critères distinctifs qui pourraient ensuite être utilisés sous un microscope photonique à des grossissements de 500 à 1 000 fois.

Chez les deux espèces de *Picea*, les alignements simples ou doubles des ponctuations aréolées (ici appelés « sériation des ponctuations ») ont été observés et codifiés sur les trachéides radiales situées à la marge des rayons. Chez les deux espèces de *Picea* considérées, les couches de cellules de parenchyme de rayon sont bordées (en haut

et en bas) par 1 à 3 (souvent 2) assises de trachéides radiales. Cette observation a systématiquement porté sur 20 à 25 rayons par échantillon. Ainsi, un nombre total de plus de 50 portions de trachéides (sur une longueur de 800 µm à 1 mm) a été considéré comme suffisant pour ranger la sériation des ponctuations selon 3 catégories : unisériées, bisériées ou mixtes. Les échantillons présentant des proportions équivalentes de trachéides à ponctuations unisériées et bisériées furent considérés comme « indéterminables ». Cet examen a porté sur 55 échantillons de bois prédéterminés (par des critères botaniques externes), mais examinés indépendamment par deux identificateurs qui ont procédé sans connaître cette identification initiale.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

LE TORUS DE *LARIX LARICINA* EST DIFFÉRENT DE CELUI DES *PICEA*

Le premier aspect de cette recherche de critères diagnostiques susceptibles de permettre une distinction entre le mélèze laricin, l'épinette blanche et l'épinette noire concerne la caractérisation du torus des ponctuations aréolées des trachéides axiales des trois espèces (fig. 4 a, b et c).

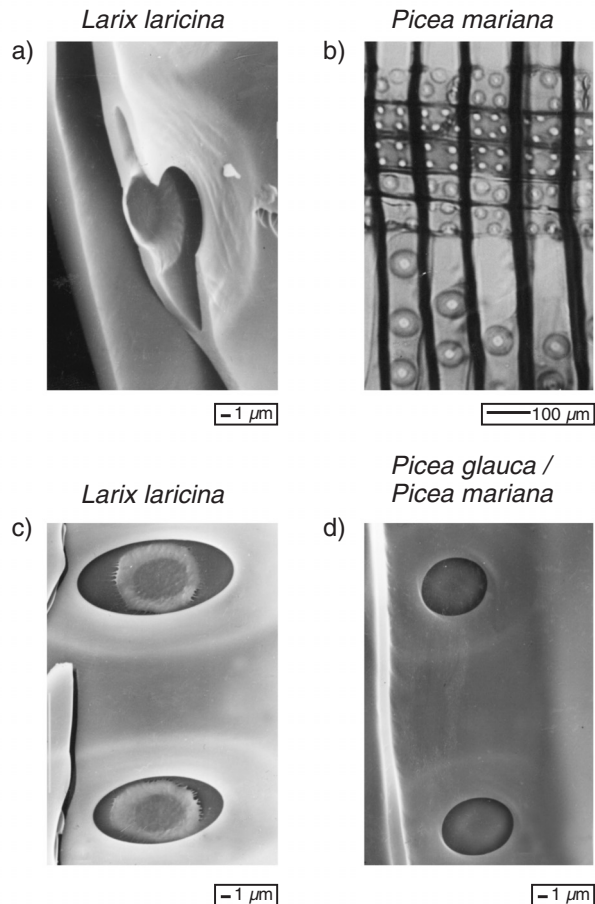


FIGURE 4. Détail des ponctuations aréolées chez *Larix laricina* (gauche) et *Picea mariana* (droite). a) Coupe d'une ponctuation de trachéide longitudinale d'un charbon de *Larix laricina*. b) Coupe radiale montrant un rayon sur un bois frais de *Picea mariana*. c) Torus ornementé des ponctuations de trachéides chez *Larix laricina* with its ornamentations (c) compared with *Picea* (d), which has smooth surfaces.

Details of bordered pits in Larix laricina (left) and Picea mariana (right). a) Cross-section of a rounded pit on a longitudinal tracheid of a Larix charcoal fragment. b) Radial section of a fresh sample of Picea mariana wood. c and d) Details of the torus on longitudinal tracheids in Larix laricina with its ornamentations (c) compared with Picea (d), which has smooth surfaces.

Comme chez *Larix decidua* (Thinon, 1992), le torus de *Larix laricina* est épais (fig. 4a). Une vue au microscope électronique à balayage montre que le torus a une surface grumeleuse, ainsi qu'une marge présentant des extensions radiales (fig. 4c). *Picea glauca* et *P. mariana* ont plutôt un torus fin, à surface complètement lisse et à contour régulier et diffus sans ornementation (fig. 4d). La paroi est mince et le torus est peu développé (membrane sans épaissement central, donc vraisemblablement sans véritable torus).

PICEA GLAUCA VERSUS P. MARIANA

Les ponctuations aréolées des trachéides radiales externes (du haut et du bas des rayons qui comprennent, au centre, des cellules de parenchyme parfois avec un canal résinifère central) tendent à être bisériées chez *Picea*

mariana (figs. 4b et 5b) et unisériées chez *P. glauca* (fig. 5a). La bisériation (terme habituellement utilisé pour désigner l'arrangement des cellules qui forment les rayons) désigne ici, à micro-échelle, la disposition des ponctuations sur deux lignes le long des cellules de rayon. Ces ponctuations ne sont pas nécessairement en couple, à la différence des paires de ponctuations séparées par des barres de Sanyo sur les trachéides longitudinales de *Larix* (fig. 2c). Sur les 26 spécimens de *Picea glauca* pré-identifiés, 20 ont été déterminés avec succès contre 26 sur 29 échantillons chez *Picea mariana* (fig. 6). Six échantillons n'ont pu être identifiés par cette diagnose (4/26 chez *Picea glauca* et 2/29 chez *P. mariana*). Des erreurs de détermination ont eu lieu par les deux examinateurs des mêmes échantillons : un cas pour *Picea mariana* et deux cas pour *Picea glauca*. Les raisons de ces défaillances sont plus faciles à expliquer pour *Picea mariana* que pour *Picea glauca*. En effet, les sections de certaines trachéides radiales de *Picea mariana* peuvent montrer une seule série de ponctuations en fonction de la position de la coupe et ainsi conduire ainsi à une inévitable sous-estimation de la bisériation. L'on minimisera l'erreur en produisant des coupes épaisses au microtome. Chez *Picea glauca*, il apparaît plus clair que l'erreur de détermination peut être liée à la réelle abondance de la bisériation. Sur la base de l'absence ou de la présence, ce caractère ne doit pas être considéré comme diagnostique, mais lorsqu'il est considéré dans une approche quantitative comme proposé ici, il peut conduire à une détermination statistique (fig. 7). En moyenne, 28,2 % des bois de *Picea glauca* portent des trachéides radiales à ponctuations bisériées, tandis que celles-ci s'élèvent à 69,2 % chez *Picea mariana* (tabl. I).

VARIABILITÉ GÉOGRAPHIQUE

La distribution géographique des échantillons de bois en provenance des deux espèces d'épinettes ne révèle aucun modèle spécifique, compte tenu de la latitude, de la longitude et du gradient de continentalité. La sériation des ponctuations des trachéides radiales ne décrit aucun patron spatial selon les populations (fig. 8). Toutefois, deux échantillons de *Picea mariana* présentent une proportion anormalement faible de champs de croisement porteurs de trachéides bisériées. Le réexamen détaillé des deux échantillons a révélé que pour l'un d'eux (échantillon du Labrador, fig. 8b), la finesse de la coupe ne permettait l'observation que d'une seule série de ponctuations sur les cellules. Nous concluons donc que des coupes inférieures à 20 μm entraînent le risque de sous-estimer la proportion des champs bisériés pour *Picea mariana* et diminue d'autant la possibilité de distinction avec *Picea glauca*. Le second cas problématique était un échantillon d'épinette noire prélevé à l'extrême limite maritime, en contact avec l'aire des populations d'épinettes blanches près de la Baie de James dans le nord-ouest du Québec. Cet échantillon montrait aussi un taux anormalement bas de champs bisériés (< 25 %), y compris dans les parties épaisses des coupes. Comme vingt arbres étaient disponibles dans ce peuplement, un examen d'autres spécimens a pu être mené et a abouti aux mêmes proportions. Il est possible que cette particularité

FIGURE 5. Croquis des trachéides radiales à ponctuations aréolées unisériées de type *Picea glauca* (a) et bisériées de type *Picea mariana* (b).

Sketch representation of (a) uniseriate *Picea glauca* type and (b) biseriante *Picea mariana* type radial tracheids.

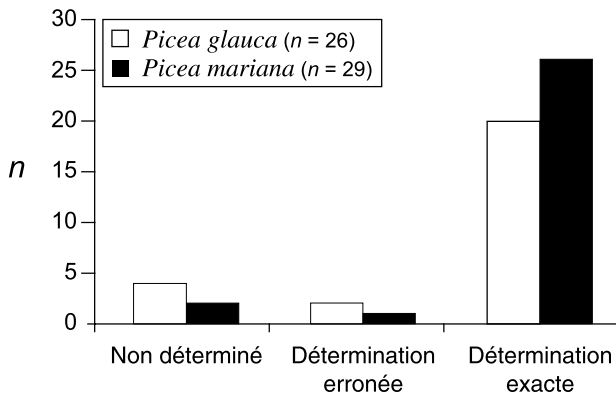
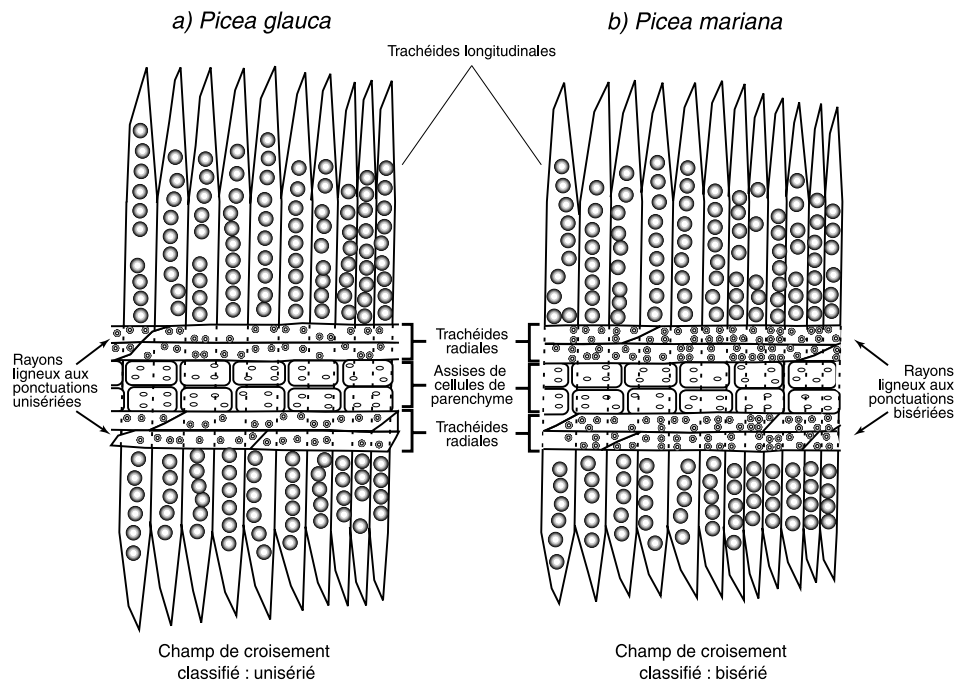


FIGURE 6. Distribution du succès de détermination des échantillons sur la base de la sériation des ponctuations des trachéides radiales.

Distribution of samples according to the success of determination based on the criterion of ray tracheid pit seriation.

TABLEAU I

Proportion de croisements classifiés comme unisériés, mixtes et bisériés chez *Picea glauca* et *Picea mariana*, d'après l'examen des ponctuations des trachéides de rayon.

	<i>Picea glauca</i>	<i>Picea mariana</i>
Unisériés	65,2 %	21,4 %
Mixtes	6,6 %	9,4 %
Bisériés	28,2 %	69,2 %

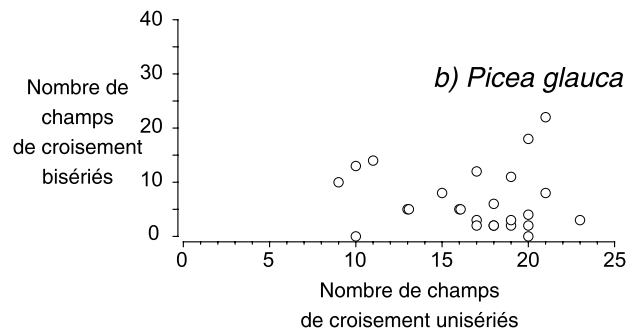
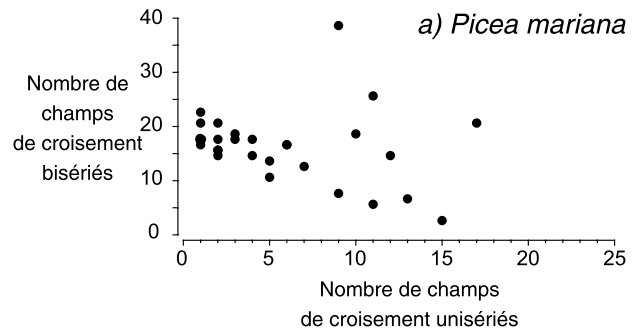


FIGURE 7. Distinction entre *Picea mariana* (a) *Picea glauca* (b) selon la proportion des trachéides radiales à ponctuations unisériées et bisériées.

Segregation between *Picea mariana* (a) and *Picea glauca* (b), according to the proportion of uniseriate and biseriante radial tracheid.

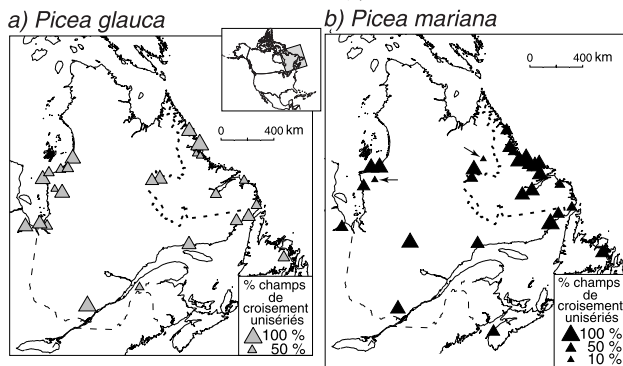


FIGURE 8. Distribution des échantillons de bois classés « unisériés » de *Picea glauca* (a) et ceux classés « bisériés » de *P. mariana* (b). Les flèches indiquent les échantillons porteurs de proportions anormales de trachéides radiales bisériées.

Distribution of uniseriate-classified wood samples from Picea glauca (a) and of biseriate from P. mariana (b). The arrows indicate samples with anomalous low proportion of biseriate-classified radial tracheids.

puisse être d'origine génétique. Détecter la cause de tels résultats inattendus nécessitera de futures investigations, en tenant compte de la localisation géographique du peuplement et de l'hybridation possible entre les deux espèces pouvant conduire à des anomalies anatomiques dans le bois. Cette hybridation pourrait ne pas être décelable par les caractères botaniques externes de la plante. Dans de tels cas, la méthode de détermination proposée n'est pas applicable.

CONCLUSION

Aucune tentative de distinction entre *Larix laricina* et *Picea glauca* / *P. mariana* ne peut être valable sans tenir compte d'une combinaison de caractères. Cette distinction est facilitée par la présence d'un nombre limité d'espèces dans une même région. Par exemple, la distinction de *Larix laricina* et des *Picea* dans le nord-est de l'Amérique du Nord, n'a pas à être élaborée au niveau de l'espèce si le paléoécologue qui s'y intéresse a simplement comme objectif de déterminer la présence de *Larix* dans une séquence stratigraphique. De plus, d'autres macrorestes que les bois et les charbons sont utilisés lorsqu'ils sont présents. En résumé, la littérature publiée et nos propres observations indiquent que *Larix* se distingue de *Picea* sur la base des critères suivants :

- duramen rougeâtre et bien distinct de l'aubier (plus pâle et graduel chez *Picea*) ;
- transition abrupte du bois initial au bois final (graduelle chez *Picea*) ;
- haute fréquence de trachéides longitudinales présentant des ponctuations aréolées par paires séparées horizontalement par des barres de Sanyo (ponctuations généralement solitaires sans barres de Sanyo chez *Picea*) ;
- *Larix laricina* se distingue aussi par des ponctuations aréolées sur les trachéides longitudinales ayant un torus épais et ornementé à sa surface, et aux marges crénelées

(mince, lisse et aux marges diffuses chez les *Picea* examinés).

Pour distinguer *Picea glauca* de *Picea mariana*, l'absence d'autres espèces de *Picea* est prérequis pour l'utilisation de la classification proposée de la sériation des ponctuations des trachéides radiales marginales. La lecture d'un nombre suffisant de champs de croisement (> 20) est nécessaire pour se prononcer sur la dominance de l'unisériation (type *glauca*) ou de la bisériation (type *mariana*) de chaque échantillon. On doit considérer que la proportion des trachéides à ponctuations bisériées est toujours sous-estimée chez *Picea mariana*, à cause de la visibilité fréquente d'une seule série de ponctuations selon certaines coupes. Dans ce cas, tenir compte d'autres échantillons en provenance du même arbre ou de la même population, voire du même échantillon de charbons, peut aider à confirmer l'identification. Nos résultats montrent que de telles anomalies sont rares. La méthode de détermination proposée n'exclut pas les erreurs ; elle a cependant l'avantage d'être d'une mise en œuvre simple, en comparaison avec les critères relevés dans la littérature (ex : examen en coupe des ponctuations) et qui, eux non plus, ne sont pas infaillibles.

La distinction anatomique du bois entre les conifères vient compléter les outils traditionnels pour la reconstitution des limites de distribution des espèces en offrant la possibilité d'utiliser les macrorestes de bois ou de charbons. La distinction botanique de spécimens peut s'avérer utile dans la construction de longues séries dendrochronologiques de bois subfossiles.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée au cours d'un stage de post-doctorat de l'auteur principal au Centre d'études nordiques de l'Université Laval de Québec, financé par une bourse du Ministère de l'Enseignement supérieur et de la Recherche de France. Les auteurs remercient Dr. K. Winterhalder de l'Université Laurentienne, en Ontario, pour avoir permis le transfert de la collection de bois de Gérard Gardner à l'Université Laval. D'autres échantillons proviennent des collections de Dr. L. Filion, de A. Delwaide et de S. Archambault de l'Université Laval. Enfin, l'aide apportée par M. J.-P. Tremblay dans l'utilisation du microscope électronique à balayage fut très appréciée. Les suggestions des lecteurs critiques (Dr. L. Cwynar et Dr. R. J. Mott) et du rédacteur intérimaire Dr. P. Gangloff) ont été très appréciées.

RÉFÉRENCES

- Anagnost, S. E., Meyer, R. W. et De Zeeuw, C., 1994. Confirmation and significance of Bartholin's method for the identification of the wood of *Picea* and *Larix*. *Journal of the International Association of Wood Anatomists*, 15 : 171-184.
- Barefoot, A. C. et Hankins, F. W., 1982. *Identification of Modern and Tertiary Woods*. Clarendon Press, Oxford, 189 p.
- Bartholin, T., 1979. The *Picea-Larix* problem. *International Association of Wood Anatomists, Bulletin numéro spécial*, 1 : 7-10.
- Carcaillet, C., 1998. A spatially precise study of Holocene fire history, climate and human impact within the Maurienne valley, North French Alps. *Journal of Ecology*, 86 : 384-396.

- Dunwiddie, P. W., 1987. Macrofossil and pollen representation of coniferous trees in modern sediments from Washington. *Ecology*, 68 : 1-11.
- Gagnon, R. et Payette, S., 1981. Fluctuations holocènes de la limite des forêts de mélèzes, rivière aux Feuilles, Nouveau-Québec : une analyse macrofossile en milieu tourbeux. *Géographie physique et Quaternaire*, 35 : 57-72.
- Greatrex, P. A., 1983. Interpretation of macrofossil assemblages from surface sampling of macroscopic plant remains in mire communities. *Journal of Ecology*, 71 : 773-791.
- Greguss, P., 1955. Identification of Living Gymnosperms on the Basis of Xylotomy. *Akadémiai Kiado, Budapest*, 263 p.
- Grosser, D., 1977. Die Hölzer Mitteleuropas : Ein mikrophotographischer Lehratlas. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 208 p.
- Jackson, S. T., Overpeck, J. T., Webb T. III., Sharen, K. E. et Anderson, K. H., 1997. Mapped plant-macrofossil and pollen records of late Quaternary vegetation change in Eastern North America. *Quaternary Science Reviews*, 16 : 1-70.
- Jacquot, C., 1955. Atlas d'anatomie des bois de Conifères. Centre technique du Bois, Paris, 133 p.
- Kremenetski, C. V., Sulerzhitsky, L. D. et Hantemirov, R., 1998. Holocene history of the northern range limits of some trees and shrubs in Russia. *Arctic and Alpine Research*, 30 : 317-333.
- Larsen, C. P. S. et MacDonald, G. M., 1998. Fire and vegetation dynamics in a Jack pine and black spruce forest reconstructed using fossil pollen and charcoal. *Journal of Ecology*, 86 : 815-828.
- Panshin, A. J. et De Zeejw, C., 1980. Textbook of Wood Technology. Structure, Identification, Properties and Uses of the Commercial Woods of the United States and Canada, 4^e éd., McGraw-Hill Series in Forest Book, New York, 708 p.
- Payette, S., 1983. The forest tundra and the present tree-lines of the northern Québec-Labrador Peninsula. *Nordicana*, 47 : 3-23.
- _____, 1993. The range limit of boreal tree species in Québec-Labrador : An ecological and palaeoecological interpretation. Review of Palaeobotany and Palynology, 79 : 7-30.
- Payette, S. et Filion, L., 1975. Écologie de la limite septentrionale des forêts maritimes, baie d'Hudson, Nouveau-Québec. *Naturaliste canadien*, 102 : 783-802.
- Penalba, C. et Payette, S., 1997. Late-Holocene expansion of Eastern Larch (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch) in Northwestern Québec. *Quaternary Research*, 48 : 114-121.
- Phillips, E. W. J., 1941. The identification of coniferous woods by their microscopic structure. *Journal of the Linnean Society of Botany*, 52 : 259-320.
- _____, 1949. Identification of softwoods by their microscopic structure. *Forest Products Research Bulletin*, 22 : 1-56.
- Schweingruber, F. H., 1990. Anatomy of European Woods : An Atlas for the Identification of European Trees, Shrubs and Dwarf Shrubs. Swiss Federal Institute of Forest, Snow and Landscape Research, Paul Haupt Publishers, Berne, 800 p.
- Scurfield, G., 1973. Reaction wood : Its structure and function. *Science*, 179 : 647-655.
- Talon, B., 1997. Étude anatomique et comparative de charbons de bois de *Larix decidua* Mill. et de *Picea abies* (L.) Karst. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Vie*, 320 (7) : 581-588.
- Talon, B., Carcaillet, C. et Thinon, M., 1998. Pedaanthracological studies of the upper tree-limit change during the Holocene in the French Alps. *Géographie physique et Quaternaire*, 52 : 195-208.
- Thinon, M., 1992. L'analyse pédoanthracologique, aspects méthodologiques et applications. Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille III, Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme, 317 p.
- Umbanhowar, C. E. et McGrath, M. J., 1998. Experimental production and analysis of microscopic charcoal from wood, leaves and grasses. *The Holocene*, 8 : 341-346.
- Wheeler, E. A., Pearson, R. G., LaPasha, C. A., Zack, T. et Hatley, W., 1986. Computer-Aided Wood Identification : Reference Manual. North Carolina Agricultural Research Service Bulletin, Raleigh, Bulletin 474, 160 p.
- Wilson, K. et White, D. J. B., 1986. The Anatomy of Wood : Its Diversity and Variability. Stobart Son, London, 309 p.