

Record Number: 570
Author, Monographic: Campbell, P. G. C.//Jones, H. G.//van Coillie, R.//Visser, S. A.
Author Role:
Title, Monographic: Examen de la dégradation du bois inondé dans le réservoir Gouin
Translated Title:
Reprint Status:
Edition:
Author, Subsidiary:
Author Role:
Place of Publication: Québec
Publisher Name: INRS-Eau
Date of Publication: 1976
Original Publication Date:
Volume Identification:
Extent of Work: iv, 58
Packaging Method: pages
Series Editor:
Series Editor Role:
Series Title: INRS-Eau, Rapport de recherche
Series Volume ID: 57
Location/URL:
ISBN: 2-89146-058-8
Notes: Rapport annuel 1976-1977
Abstract: 10.00\$
Call Number: R000057
Keywords: rapport/ ok/ dl

Examen de la dégradation du bois inondé
dans le réservoir Gouin

INRS-Eau
Université du Québec
C.P. 7500, Sainte-Foy
Québec G1V 4C7

RAPPORT SCIENTIFIQUE No 57
1976

Rapport rédigé pour
INRS-Eau

par

P.G. Campbell, H.G. Jones, R. Van Coillie, S.A. Visser

Examen de la dégradation du bois inondé
dans le réservoir Gouin

INRS-Eau
Université du Québec
C.P. 7500, Sainte-Foy
Québec G1V 4C7

RAPPORT SCIENTIFIQUE No 57
1976

Rapport rédigé pour
INRS-Eau

par

P.G. Campbell, H.G. Jones, R. Van Coillie, S.A. Visser

ISBN 2-89146-058-8

DEPOT LEGAL 1976

Tous droits de traduction, de reproduction et d'adaptation réservés

© 1976 - Institut national de la recherche scientifique

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à exprimer leur gratitude à monsieur le Professeur Poliquin de la Faculté de Foresterie à l'Université Laval à Québec, à l'organisme "Pulp and Paper Research Institute of Canada" à Montréal, à Monsieur Meybeck coopérant français à l'INRS-Eau ainsi qu'à Madame Lafrance et Mesdemoiselles Hamel et Raymond de l'INRS-Eau pour leur collaboration au présent ouvrage subventionné par et pour l'Hydro-Québec.

TABLE DES MATIERES

| | <u>Page</u> |
|--|-------------|
| REMERCIEMENTS | i |
| TABLE DES MATIERES | ii |
| LISTE DES TABLEAUX | |
| LISTE DES FIGURES | iii |
| 1. INTRODUCTION: problématique de la création d'un réservoir | 1 |
| 1.1 Problèmes généraux inhérents à la création de réservoirs | 2 |
| 1.2 Destin du bois et sol inondés et qualité de l'eau des réservoirs du bouclier canadien | 3 |
| 1.3 Cas des réservoirs du bouclier canadien au Québec | 5 |
| 2. BIODEGRADATION DU BOIS | 6 |
| 2.1 Processus généraux | 7 |
| (i) Carie molle | 8 |
| (ii) Biodégradation bactérienne | 10 |
| 2.2 Devenir du bois en milieu aquatique | 13 |
| 3. MATERIEL ET METHODES | 20 |
| 3.1 Prise des échantillons | 21 |
| 3.2 Analyses biochimiques | 22 |
| 3.3 Examens histologiques | 23 |
| 4. RESULTATS | 28 |
| 4.1 Au niveau biochimique | 29 |
| 4.2 Au niveau histologique | 29 |
| 5. DISCUSSION | 35 |
| 6. CONCLUSION | 43 |
| 7. ANNEXE I: Organisation morphologique du bois | 45 |
| 8. ANNEXE II: Composition biochimique du bois | 53 |
| 9. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES | 56 |

LISTE DES FIGURES

| | <u>Page</u> |
|--|-------------|
| 1. Site B choisi au réservoir Gouin pour la prise de sections de troncs situés au fond du réservoir (échantillons G1 et G4) et de sections de troncs submergés de façon intermittente (échantillons G2 et G3). | 26 |
| 2. Prise de l'échantillon G2 au site B. | 26 |
| 3. Recueil de l'échantillon G4 au site B. | 27 |
| 4. Site C, au bord du réservoir, choisi pour la prise des échantillons témoins TA et TP. | 27 |
| 5. Bois de <u>Picea mariana</u> témoin (TP); coupe transversale dans la région périphérique. | 32 |
| 6. Bois de <u>Picea mariana</u> immergé durant 55 ans (G1); coupe transversale dans la région périphérique. | 32 |
| 7. Bois de <u>Picea mariana</u> immergé durant 55 ans (G1); coupe transversale dans la région intermédiaire. | 32 |
| 8. Bois de <u>Picea mariana</u> immergé durant 55 ans (G1); coupe radiale dans la région périphérique. | 32 |
| 9. Bois d' <u>Abies balsamea</u> témoin (TA); coupe tangentielle (longitudinale ou axiale) dans la région périphérique. | 34 |
| 10. Bois d' <u>Abies balsamea</u> immergé durant 55 ans (G4); coupe tangentielle (longitudinale ou axiale) dans la région périphérique. | 34 |

| | | |
|-------|---|----|
| 11. | Bois d' <u>Abies balsamea</u> immergé durant 55 ans (G4); coupe trans- versale dans la région intermédiaire. | 34 |
| 12. | Bois d' <u>Abies balsamea</u> immergé durant 55 ans; coupe radiale dans la région périphérique. | 34 |
| A.1.1 | a) Les trois plans d'observation du bois. | 48 |
| | b) L'anatomie générale de la tige d'un arbre. | 48 |
| A.1.2 | Aspect microscopique d'un morceau de tige de Gymnosperme dont les faces correspondent aux surfaces de sections tangentielle, trans- versale et radiale. | 49 |
| A.1.3 | Types de ponctuation. | 50 |
| A.1.4 | Structure de la paroi cellulaire d'une fibre ou trachéide. | 51 |
| A.1.5 | La paroi composé d'une fibre de bois. | 52 |

CARTE 1

1. INTRODUCTION: PROBLEMATIQUE DE LA CREATION D'UN RESERVOIR

1.1 Problèmes généraux inhérents à la création de réservoirs

Les problèmes créés par la construction de barrages et par la création subséquente de réservoirs peuvent être sommairement partagés en deux groupes: ceux extérieurs à la structure du réservoir et ceux reliés au réservoir lui-même.

Parmi ceux de la première catégorie, signalons le déplacement de la population et des réserves, la destruction des habitats, l'érosion des nouvelles lignes de rivage, etc. Des problèmes de ce genre influencent profondément la vie socio-économique des populations humaines localisées à proximité d'un nouveau réservoir et exercent particulièrement des effets néfastes sur la faune et flore locales.

Le deuxième type de problème résulte des changements physiques et chimiques de la qualité des eaux; ceci survient notamment dans les réservoirs au cours du remplissage et durant les premières années d'opération.

Ce changement de la qualité physico-chimique des eaux consiste en deux perturbations majeures du milieu aquatique local. La première, qui se produit pendant la mise en eau du réservoir, est la transition rapide d'un système "lotique" (rivière) à un système "lentique" (lac ou réservoir). Ceci s'avère souvent catastrophique pour la plupart des organismes du milieu original et entraîne la disparition de la majorité des espèces autochtones; par contre, des organismes de fond et de vase colonisent graduellement les régions nouvellement inondées. Ces effets sont cependant beaucoup amoindris quand un barrage est construit à la sortie des eaux d'un lac (ex.: le lac Kénogami et, en partie, les anciens lacs Manicouagan et Mouchelagan du nouveau réservoir Manicouagan). Le changement prononcé de l'état physique des eaux exerce également une perturbation qui influence le destin et partiellement l'origine des sédiments apportés dans le réservoir par les affluents ou par l'érosion des nouvelles rives. En effet, le réservoir agit comme un piège de sédiments; une vitesse élevée de déposition de ces matières en suspension peut d'ailleurs considérablement diminuer ainsi la capacité et la vie utile du réservoir.

Il faut souligner ici que le comportement physique des eaux d'un réservoir diffère de celui d'un lac naturel suite au fait que la prise d'eau se situe souvent

dans l'hypolimnion dans, le premier cas, alors que la décharge a lieu généralement au niveau de l'épilimnion (eaux de surface), dans le second cas. De plus, étant donné que les caractéristiques chimiques de l'hypolimnion et de l'épilimnion diffèrent, le comportement chimique des eaux de réservoirs n'est pas semblable à celui des eaux lacustres.

Si les fluctuations du niveau des réservoirs ne sont pas trop fréquentes et trop fortes, un "équilibre" physique des eaux s'installe une fois que la masse d'eau atteint son stade final; ceci assure certainement un milieu propice aux populations nouvellement établies. Néanmoins, nonobstant cette stabilité physique des eaux, des changements dans la qualité chimique de celles-ci jouent progressivement un rôle important dans la quantité (production) et la qualité (nombre et diversité des espèces) de la vie aquatique. Ceci est surtout causé par les processus de dégradation du sol et de la matière végétale inondée. Il arrive même que ces processus de dégradation exercent des effets tellement forts sur la qualité chimique des eaux que celles-ci deviennent, dans plusieurs cas, des milieux néfastes pour les populations déjà adaptées au comportement physique des eaux. Rappelons ici à ce propos qu'en Afrique des désastres écologiques majeurs sont survenus à cause de réservoirs tels que ceux de Kainji, Kariba, Volta, etc., suite à des problèmes d'inondation et de dégradation du sol et de la matière végétale. La présente recherche se situe dans ce contexte de l'évolution de la qualité physico-chimique des eaux de réservoirs et se limite à évaluer la décomposition du bois conifère dans les réservoirs créés sur le bouclier canadien.

1.2 Destin du bois et sol inondés et qualité des eaux des réservoirs du bouclier canadien

L'inondation d'un sol forestier amène deux processus: la dissolution de la matière inorganique par le lessivage du sol et des roches ainsi que la dissolution et la dégradation de la matière organique par le lessivage et par l'activité microbologique sur la matière végétale. Le premier phénomène met en suspension ou en solution des éléments inorganiques nutritifs qui, lors du processus de photosynthèse, sont incorporés assez rapidement dans une nouvelle biomasse. Il en résulte que les nouveaux réservoirs montrent rapidement une capacité de production au niveau primaire plus élevée que celle des eaux originales, laquelle augmentation initiale est vite suivie par un accroissement de la production secondaire. Par ailleurs, l'inondation de la matière organique (sol, arbres, etc.) amorce des pro-

cessus de lessivage et de dégradation de celle-ci, ce qui la rend disponible via diverses voies métaboliques pour la production d'une nouvelle biomasse. Ces processus de lessivage et de dégradation de la matière organique peuvent cependant s'étaler sur une étendue ou une longue période de temps selon différents critères (ex.: la température moyenne des eaux, le volume et le temps de renouvellement des eaux, le pH, la teneur en oxygène, etc.). Une telle dégradation microbiologique de la matière organique dans les eaux consomme l'oxygène dissous. Il arrive ainsi qu'une forte activité microbologique dans un milieu aquatique où la diffusion de l'oxygène est limitée réduise la concentration de ce gaz à un niveau inférieur à celle requise par les organismes supérieurs. Signalons à ce propos le cas du réservoir étudié par Leentvaar (1966) en Suriname: la dégradation de la matière végétale nouvellement inondée y fut tellement rapide que les eaux de fond du réservoir sont devenues complètement désoxygénées. Ce changement dans la qualité des eaux a entraîné une mortalité très élevée chez les populations piscicoles. En outre, les propriétés réductrices des eaux du fond ont rendu le milieu plus propice à la mise en solution des éléments nutritifs des sédiments, ce qui a contribué avec la minéralisation rapide de la matière organique à une augmentation substantielle de la production primaire à un niveau nettement eutrophe.

Les changements de la qualité chimique des eaux dans les nouveaux réservoirs sont beaucoup moins spectaculaires dans les pays nordiques que dans les réservoirs d'Afrique (Lagler, 1969); ceci est principalement dû à la basse température moyenne des eaux du Nord qui ralentit globalement l'activité biologique du milieu. Ces énoncés sont surtout basés sur des observations générales car il y a eu peu d'études limnologiques sur le sujet, exception faite de celles fournies par l'expérience suédoise et russe (Rodhe, 1964 a et b; Winberg, 1972). Cette lenteur de la dégradation de la matière organique inondée dans les réservoirs nordiques ne devrait toutefois pas susciter la conclusion que la qualité des eaux y est peu modifiée. De fait, la lente dégradation de la matière végétale y occasionne plusieurs phénomènes, notamment une augmentation de la concentration de matière organique dissoute dans le milieu (Wetzel, 1972); ceci suscite des changements chimiques qui peuvent influencer fortement la productivité biologique d'un réservoir (Wetzel, 1972).

En effet, le rôle important joué par les produits organiques dans le processus de géobioregénération est connu, bien que les mécanismes de leur participation soient en majorité encore inconnus. Outre leur fonction comme source d'énergie

pour des populations de micro-organismes hétérotrophes, ils peuvent aussi être utilisés sous certaines conditions par des producteurs primaires. Par ailleurs, ils remplissent également des rôles dans les processus de production biologique dits "indirects" en y étant des agents de participation sans subir de transformations majeures de structure. Ainsi, certains composés organiques ayant une structure qui forme des complexes avec des métaux traces agissent souvent comme chélateurs transporteurs de ceux-ci dans le milieu aquatique. Etant donné que ces métaux sont nécessaires pour plusieurs réactions métaboliques, la concentration de la matière organique s'avère, dans certains cas, comme un facteur limitatif à la production biologique (Goldman, 1972). Notons aussi ici que divers composés organiques sont déterminants pour la production biologique tels que les vitamines comme régulateurs de croissance (Visser, 1972) tandis que d'autres peuvent exercer des effets toxiques sur des organismes aquatiques tels que les acides humiques (Czeczuga, 1957). Ce qui précède fait ressortir que les produits organiques jouent des rôles importants dans l'évolution de la production biologique des systèmes aquatiques même s'ils s'y trouvent en faible quantité.

1.3 Cas des réservoirs du bouclier canadien au Québec

Dans la province de Québec, les grands réservoirs hydro-électriques sont construits sur le bouclier canadien dans la forêt boréale (Jones et Potvin, 1973). Le sol de cette région est particulièrement riche en matière organique suite à la déposition successive de plusieurs générations de la forêt boréale et suite à une lente dégradation microbienne. De plus, les forêts d'essence conifère y abondent. Dans ces conditions, il est probable que l'inondation de ces forêts pendant le remplissage de nouveaux réservoirs libère dans les systèmes aquatiques nombre de produits organiques ayant des effets sur la production de ces lacs artificiels. C'est pourquoi il est opportun d'évaluer le taux de dégradation de la matière organique dans de telles régions inondées. Compte tenu de la grande quantité de bois d'épinette dans celles-ci après la construction des réservoirs, nous avons orienté notre recherche vers une étude de la dégradation de ce bois dans ces derniers. Avant d'exposer les résultats de cette recherche, il convient toutefois de présenter dans le cadre de ce rapport l'état actuel des connaissances sur la biodégradation du bois en général.

2. BIODEGRADATION DU BOIS

2.1 Processus généraux

Le bois, dont l'organisation morphologique et la composition biochimique sont décrites aux annexes 1 et 2 du présent ouvrage, constitue une des plus grandes réserves de matière organique sur le globe (Deevey, 1970), laquelle réserve n'est pas stagnante car le bois fait partie du cycle biogéochimique du carbone et y est soumis à divers processus de dégradation. Les micro-organismes saprophytes responsables de cette décomposition se retrouvent dans les grands groupes de champignons (Basidiomycètes, Phycomycètes, Champignons imparfaits, Ascomycètes) et dans quelques familles de bactéries.

L'action de ces micro-organismes se manifeste de différentes façons. Au point de vue histochimique, on peut identifier six genres de dégradation (Liese, 1970), à savoir le bleuissement, la carie molle, la carie brune, la carie blanche, la carie simultanée et la dégradation bactérienne. L'appréciation de ces destructions a donné lieu à un grand nombre de recherches dont les résultats sont résumés dans le tableau 1. L'étude de celui-ci révèle que l'invasion initiale du bois s'effectue généralement au niveau des rayons ligneux. Les micro-organismes envahisseurs profitent de la présence, dans les cellules parenchymateuses des rayons, de substances de réserve faciles à dégrader. Une fois que ces substances sont épuisées, les constituants structuraux sont soumis à l'action des micro-organismes. Cette action destructive peut être négligeable (ex.: bleuissement), sélective (ex.: carie brune) ou générale (ex.: carie simultanée); ces différences, attribuables à la présence ou l'absence d'ectoenzymes spécifiques (voir annexe 2) sont responsables des divers modes de dégradation.

De nombreux facteurs interviennent pour déterminer le devenir d'un échantillon de bois: âge et espèce d'arbre, accessibilité et composition chimique des diverses structures du bois, conditions environnantes, etc. C'est l'ensemble de ces facteurs qui détermine la nature et l'efficacité de la dégradation microbologique du bois.

Relativement au rôle des conditions ambiantes, le tableau 1 indique que le degré d'humidité du bois, la température et la disponibilité d'oxygène sont des facteurs importants. Dans le cas qui nous intéresse, celui des arbres submergés lors de la création d'un réservoir dans le bouclier canadien, les conditions dans le milieu environnant s'avèrent limitatives. Effectivement, le bois s'y trouve

imbibé d'eau et sans contact avec l'atmosphère dans des eaux froides. En se référant au tableau 1, on peut considérer que ces conditions particulières n'y permettent la biodégradation du bois que via deux voies principales, à savoir la carie molle et la dégradation bactérienne. Ces deux types de dégradation méritent dès lors une considération particulière.

2.1.1 Carie molle (Savory et Pinion, 1958; Levi et Preston, 1965; Levy, 1965; Liese, 1970).

Ce n'est qu'en 1878 que l'on a établi sans équivoque que des champignons provoquaient la pourriture du bois (Hurtig, 1878). Suite à ces travaux, deux groupes de champignons ayant cette capacité ont été reconnus, les Basidiomycètes et les Ascomycètes. Ensuite, pendant environ 70 ans, on étudia surtout les Basidiomycètes, organismes responsables des caries brunes et blanches. En 1950-54, Findlay et Savory démontrèrent que la détérioration du bois dans des tours de refroidissement d'eau était provoquée par un type particulier de champignon qui y occasionnait un troisième type de pourriture, la carie molle ("soft rot"). Le tableau 2 présente l'historique (1878-1954) de la mise en évidence de ce mode de dégradation. Ultérieurement (1955-1970), de nombreuses recherches ont permis l'identification des principaux caractères de la carie molle (Levy, 1965; Liese, 1970).

Produite par des microchampignons membres des Ascomycètes et des Champignons imparfaits, la carie molle se différencie nettement des autres caries voisines (voir le tableau 1). Notons d'abord qu'elle se limite normalement aux cernes annuels récents qui se trouvent vers l'extérieur de l'aubier. Sur le plan morphologique, elle se caractérise par des cavités cylindriques à l'intérieur de la paroi secondaire. Ces cavités allongées, terminées en forme de cône, se trouvent dans la couche centrale (S2) de la paroi secondaire des trachéides et des rayons ligneux. La formation de ces cavités résulte de l'action des hyphes de perforation. Après leur entrée dans la paroi, ces hyphes peuvent la traverser (formation de trous de sonde) ou s'y ramifier (ramification en "T" au niveau de la lamelle centrale). L'importance de cette deuxième voie distingue la carie molle des autres types de biodégradation. Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer cette morphologie caractéristique de la carie molle. Parmi les divers facteurs qui déterminent

celle-ci, les caractéristiques anatomiques du bois attaqué semblent particulièrement importantes (Courtois, 1963; Levy, 1965). Selon Courtois, la forme et l'orientation de l'infection ainsi que les différences remarquées dans diverses espèces de bois sont influencées principalement par la structure de la paroi cellulaire et par sa composition topochimique. En effet, le même champignon se comporte différemment dans des espèces de bois différentes tandis que différents champignons inducteurs de la carie molle se comportent de façon semblable dans la même espèce de bois (Levy, 1965).

Quant aux changements biochimiques causés par la carie molle, ils surviennent surtout au niveau des polysaccharides structuraux du bois. En effet, la cellulose disparaît alors à un taux approximativement constant (Levi et Preston, 1965); par ailleurs, le degré de polymérisation (\overline{DP}_n) de la fraction cellulosique résiduelle augmente d'abord jusqu'à 115% de la valeur initiale, tandis que la perte globale de poids atteint environ 20% du poids initial, et ce degré diminue ensuite lentement. Ces phénomènes permettent de déduire que les premières molécules de cellulose à être dégradées sont celles qui ont un poids moléculaire relativement faible. En ce qui concerne les hémicelluloses, on constate que la solubilité du résidu dans une solution alcaline (1% NaOH) diminue alors très peu; la carie molle ressemble ainsi à la carie brune (voir le tableau 1). Il s'ensuit qu'il n'y a pas d'accumulation de produits primaires de dégradation (formés par l'action enzymatique) au-delà des concentrations utilisables immédiatement par le champignon (Savory et Pinion, 1958). Quant à lignine, troisième constituant majeur du bois, elle semble résister à l'action destructive des champignons responsables de la carie molle. Le degré de cette résistance demeure cependant un sujet controversé: certains auteurs prétendent que la lignine est lentement mais complètement métabolisée (Savory et Pinion, 1958) alors que d'autres maintiennent qu'elle ne subit qu'une dégradation très partielle, laquelle laisse le réseau macromoléculaire intact (Levi et Preston, 1965). Que la lignine subisse au moins une perte de poids semble être admis par tous; on attribue cette perte à une déméthylation progressive des groupements méthoxy de la lignine ($\text{CH}_3\text{O} - \rightarrow \text{HO} -$; Kirk, 1971).

Pour terminer cette revue des principales caractéristiques de la carie molle, mentionnons qu'elle se présente moins souvent dans le bois des Gymnospermes que dans celui des Angiospermes dicotylédones. Cette relative résistance de ceux-ci a été attribuée à leur teneur élevée en lignine ainsi qu'à leur imperméabilité relative, lesquelles propriétés distinguent le bois des conifères de celui des feuillus (Levi et Preston, 1965).

2.1.2 Dégradation bactérienne (Unligil, 1969; Liese, 1970; Greaves, 1971a; Fogarty, 1973)

Le rôle assumé par les bactéries dans la dégradation du bois n'a été reconnu qu'assez récemment par rapport à celui réalisé par les champignons dans ce processus. Effectivement, à part certaines études pathologiques antérieures, la plupart des recherches importantes dans le domaine de la dégradation bactérienne du bois débutent en 1958. Le tableau 3 présente un résumé chronologique des premières études dans ce domaine (1958-1966). Notons que ces premières observations du rôle des bactéries ont un facteur commun, à savoir la prédominance de conditions ambiantes excessivement humides et parfois anaérobies; ces conditions correspondent à celles qui prévalent au fond d'un nouveau réservoir. Ces premières observations entraînèrent par la suite des études approfondies sur la dégradation bactérienne du bois, lesquelles ont permis d'identifier ses principales caractéristiques (Liese, 1970; Greaves, 1971a; Fogarty, 1973).

En ce qui concerne l'attaque initiale du bois par des bactéries, elle ressemble à celle effectuée par les champignons de la carie molle (voir le tableau 1). Cependant, après la colonisation initiale des cellules parenchymateuses, surtout au niveau des rayons ligneux, la dégradation bactérienne se différencie de la carie molle. En effet, les bactéries passent alors de cellule à cellule en se servant des ponctuations existantes tandis que les champignons créent leur propre réseau de communication formé de trous de sonde à l'aide de leur hyphes de perforation. Par ailleurs, l'invasion bactérienne occasionne une détérioration au moins partielle de la structure des ponctuations vu que l'orifice de celles-ci n'est pas assez grand pour permettre le passage d'une cellule bactérienne. Dans le bois de coeur, les tores lignifiés résistent à l'attaque bactérienne et empêchent de ce fait la pénétration des bactéries dans cette partie du bois (Fogarty, 1973). La dégra-

dation bactérienne se limite par conséquent aux anneaux annuels récents situés à l'extérieur de l'aubier similairement à ce qu'on constate pour la carie molle.

Les diverses bactéries impliquées dans la dégradation microbiologique du bois sont classifiées dans le tableau 4 en fonction de l'action qu'elles y exercent (Greaves, 1971a). Ce tableau révèle que la dégradation bactérienne du bois s'effectue de plusieurs façons, ce qui la distingue de la carie molle où il n'y a qu'un seul type de dégradation bien délimité. Il s'ensuit que, sur le plan morphologique, la destruction bactérienne ne présente pas de caractères aussi bien définis que ceux qui servent à identifier la carie molle.

Les bactéries de la classe 1 (voir le tableau 4) utilisent d'abord les substances de réserve, surtout celles entreposées dans les cellules parenchymateuses des rayons. Après l'épuisement de ces réserves, ces bactéries commencent à influencer les parois cellulaires des cellules parenchymateuses et/ou les structures des ponctuations. Ces deux actions y accroissent la perméabilité, lequel phénomène est spécifique à cette classe de bactéries. Au point de vue biochimique, elles correspondent à une utilisation sélective de certains glucides (ex.: amidon, substances pectiques) parallèlement à une résistance du complexe ligno-cellulosique. Des études récentes (Fogarty et Ward, 1972; Ward et Fogarty, 1973) ont mis clairement en évidence le rôle de diverses ectoenzymes spécifiques (ex.: polygalacturonate lyase, amylase, xylanase) dans ce processus. En ce qui concerne la vitesse à laquelle peut se produire l'augmentation subséquente de la porosité, on a remarqué que cet effet s'avère net après des séjours dans l'eau de quelques semaines (petits blocs de pin: Suolahti et Wallen, 1958), de quelques années (troncs d'épinette: Adolf *et al.*, 1972) ou même de plusieurs années (billets de bois submergés pendant 18 à 153 années: Klem et Halvorsen, 1963).

Quant aux bactéries de la classe 2 (voir le tableau 4), leur attaque progresse généralement plus lentement que celle provoquée par des champignons car elle dépend partiellement de l'action préparatoire des bactéries de la classe 1. Dans ce cas, la mobilité restreinte des bactéries semble dès lors être le facteur principal qui limite le progrès de la dégradation. Des mouvements d'eau au sein du bois, occasionnés par des cycles alternés de mouillage

et de séchage partiel, peuvent favoriser le déplacement des bactéries à l'intérieur du bois et accélérer ainsi la propagation de la dégradation. Celle-ci se présente comme une érosion générale de la paroi secondaire à partir du lumen selon les trois modes distincts suivants (Greaves, 1971a);

- le creusage par lyse de cryptes superficielles ou profondes dans la paroi secondaire;
- la formation de petites dépressions dans la paroi secondaire;
- l'attaque de la structure cellulosique cristalline de la paroi secondaire, ce qui y produit une perte de biréfringence.

Cette érosion bactérienne de la paroi secondaire jusqu'à la lamelle moyenne S_2 (cette dernière étant davantage résistante à l'action des bactéries) se réalise principalement au niveau des polysaccharides structuraux. Parmi ceux-ci, les hémicelluloses de même que la cellulose subissent des pertes de poids significatives (respectivement 13 et 8% pour des blocs de pin incubés en laboratoire pendant 8 mois) et, concomitamment, la solubilité du résidu dans une solution alcaline (1% NaOH) augmente (Siefert, 1967). Cette accumulation apparente de produits primaires de dégradation au-delà des concentrations utilisables immédiatement par les bactéries présentes distingue la dégradation bactérienne de la carie molle. En ce qui concerne la lignine, on constate qu'elle résiste à l'action bactérienne tout en présentant pourtant une déméthylation importante de ses radicaux méthoxy ($\text{CH}_3\text{O} - \rightarrow \text{HO} -$), laquelle occasionne une diminution apparente de la fraction ligneuse et une solubilité accrue de la lignine résiduelle dans une solution alcaline.

Les bactéries des classes 3 et 4 (voir le tableau 4) agissent de manière complémentaire par rapport aux autres micro-organismes dans la dégradation microbiologique du bois. En effet, ces bactéries et les champignons responsables de la carie molle se trouvent souvent ensemble. Pour développer ce phénomène, Levy a suggéré en 1965 que les champignons, colonisateurs primaires, facilitent l'entrée des bactéries dans le bois et leur fournissent ensuite des éléments nutritifs. En plus de ce genre d'association, il faut également signaler que de nombreuses bactéries, tout en n'attaquant pas le bois elles-mêmes, peuvent influencer l'action destructrice d'autres micro-organismes. Ces

influences sont soit synergétiques (ex.: augmenter la vulnérabilité des constituants structuraux du bois par une action enzymatique préliminaire, fournir des éléments nutritifs aux organismes destructeurs, dégrader les inhibiteurs de ceux-ci), soit antagonistes (ex.: produire des antibiotiques à effet fongicide); dans le premier cas, les bactéries concernées font partie de la classe 3 tandis que dans la deuxième éventualité, elles sont des membres de la classe 4.

2.2 Devenir du bois dans le milieu aquatique

La biodégradation du bois s'effectue en général de façon très lente car il a une résistance inhérente due à sa nature chimique polymère prédominante et à l'insolubilité de ses constituants majeurs dans l'eau (Vallentyne, 1962). Au niveau de sa lignine, le fait que les unités monomères s'avèrent variées de même que les liaisons inter-monomères entraîne une stabilité intramacromoléculaire très élevée (Kirk, 1971; Kleinhempel, 1971), laquelle n'est guère influencée par l'état physique du bois. Il n'en va cependant pas de même pour la cellulose et les hémicelluloses; en effet, chez ces constituants glucidiques, la résistance à la biodégradation ne demeure élevée que si le bois reste intact. Effectivement, leur sensibilité à l'hydrolyse enzymatique s'accroît de façon remarquable lorsqu'on altère la matrice enveloppante que représente le bois intact (Greaves, 1971b; Boutelje et Hollmard, 1972; Von Hofsten et Edberg, 1972). La résistance des constituants glucidiques du bois diminue dès lors selon l'ordre suivant: arbre intact > tronc > billot > poutre > cube > fibre (Werner, 1964). Dans le cas qui nous intéresse, l'inondation d'une région terrestre lors de la création d'un nouveau réservoir, ce sont les "formes" de bois les plus résistantes au point de vue glucidique qu'on retrouve au fond d'un tel réservoir. De plus, il y a dans ce fond des conditions ambiantes (température basse, humidité maximale, apport limité en oxygène) qui ne favorisent pas la biodégradation du bois. Comme nous l'avons explicité plus haut (voir 2.1), dans de telles conditions, seules la carie molle provoquée par des Ascomycètes et des Champignons imparfaits et la dégradation bactérienne peuvent décomposer le bois: rappelons ici que ces deux modes de biodégradation du bois s'avèrent les plus lents!

Ces diverses considérations permettent de croire que la biodégradation du bois, un processus déjà lent, est encore moins rapide dans le milieu aquatique

que dans l'environnement terrestre. Quoiqu'il en soit, le bois submergé subit néanmoins une dégradation vu que des micro-organismes destructeurs peuvent le coloniser et y provoquer des modifications. En conditions aérobies, ce sont à la fois des champignons (Barghoorn et Linder, 1944; Cooke, 1970; Jones et Irvine, 1971; Shearer, 1972) et des bactéries (Knuth, 1964; Greaves, 1965; Vasil'ev, 1965; Greaves, 1971a; Fogarty, 1973); par contre, si des conditions anaérobies prévalent, seules des bactéries peuvent envahir le bois submergé et y survivre. Dans la littérature scientifique, il existe des opinions divergentes quant aux vitesses relatives des dégradations bactériennes aérobie et anaérobie. Selon certains auteurs (Creamer, 1950; Knuth, 1964), la décomposition bactérienne du bois se produit plus rapidement en conditions anaérobies, tandis que d'autres (Leentvaar, 1966) maintiennent que de telles conditions ralentissent plutôt la destruction du bois. En plus des micro-organismes saprophytes mentionnés ci-dessus, des grandes populations de périphyton ("Aufwuchs") se développent également sur des arbres laissés au fond d'un réservoir pour autant que la lumière pénètre jusqu'à cet endroit (Claflin, 1968). Ces organismes photo-autotrophes ne semblent cependant pas contribuer à la biodégradation des arbres; ceux-ci leur servent plutôt comme support ou hôte.

L'ensemble des données précédentes fait ressortir que la biodégradation du bois dans le milieu aquatique s'avère "lente mais inévitable". Il reste toutefois à déterminer sa vitesse relative dans les conditions climatiques et hydrologiques qui prévalent dans les réservoirs du bouclier canadien au Québec: la suite du présent travail désire apporter des précisions à ce sujet.

TABLEAU I : DEGRADATIONS MICROSCOPIQUES DU BOIS

| TYPE DE DEGRADATION | MICRO-ORGANISMES RESPONSABLES | CONDITIONS DU MILIEU | ATTACHE INITIALE ¹ | PENETRATION | CONSTITUANTS ATTAQUES ² | STRUCTURES ATTAQUEES | STRUCTURES RESISTANTES ¹ | ASPECTS MORPHOLOGIQUES | CHANGEMENTS CHIMIQUES ² | DIVERS |
|---------------------|--|--|----------------------------------|---|--|---|--|---|---|---|
| BLEUISSEMENT | CHAMPIGNONS; ASCOCYTES; CHAMPIGNONS IMPARFAITS | CLIMAT CHAUD AEROBIE | RAYONS LIGNEUX | PASSIVE: ACTIONS MECAN- NIQUES ET EN- ZYMATIQUES | SUBSTANCES DE RESERVE DANS CELLULES PARENCHYMA- TEUSES | - | TOUTES | DECOLORATION DU BOIS (HYPHES PIGMENTES) MAIS INTEGRITE PEU INFLUENCEE | - | CONIFERES > FEUILLUS |
| CARIE MOLLE | CHAMPIGNONS; ASCOCYTES; CHAMPIGNONS IMPARFAITS | HUMIDITE ELEVEE, BOIS MOUILLE (≥ 60%) AEROBIE | RAYONS LIGNEUX; TRACHEIDES | ACTIVE: HYPHES DE PERFORATION - ACTION ENZY- MATIQUE DOMI- NANTE | SUBSTANCES DE RESERVES; POLYSACCHARI- DES STRUCTU- RAUX | PAROI SECONDAIRE (S ₂ > S ₁ , S ₃) | LAMELLE CENTRALE; COUCHE S ₃ DE LA PAROI 2 ^o CHEZ LES CONIFERES | FORMATION DE CAVITES ALLON- GEES A BOUTS CONIQUES A L'INTERIEUR DE LA PAROI CELLU- LAIRE | % CELLULOSE ↓ % LIGNINE ↑ % HEMICELLU- LOSE ~ DP ³ _N α-CELLULOSE MeO → HO- | FEUILLUS > CONIFERES; DEGRADATION SOUVENT LIMIT- TEE AUX CER- NES ANNUELS EXTERNES LES PLUS RECENTES; ECTOENZYMES SE SE DIFFUSENT PEU. |
| CARIE BRUNE | CHAMPIGNONS; HOLOBASIDIOMY- CETES | HUMIDITE OPTIMUM ≈ POINT DE SATURATION DES FIBRES (30 - 40%) AEROBIE | RAYONS LIGNEUX | ACTIVE: HYPHES DE PERFORATION - ACTION ENZYMA- TIQUE DOMINAN- TE (FORMATION DE TROUS DE SONDE ENTRE LUMENS ADJA- CENTS; ELARGISSEMENT SUBSEQUENT DE CES TROUS | SUBSTANCES DE RESERVES; POLYSACCHARI- DES STRUCTU- RAUX (MANNANE XYLANE > GLU- CANE CHEZ LES CONIFERES) | PAROI SECONDAIRE (S ₁ , S ₂ > S ₃) | LAMELLE CENTRALE; STRUCTURES LIGNIFIEES | EROSION DE LA PAROI 2 ^o , SOIT A PARTIR DU LUMEN, SOIT A PARTIR D'UN TROU DE SONDE; | % CELLULOSE ↓ % LIGNINE ↑ % HEMICELLU- LOSE ↑ DP ³ _N HEMI- CELLULOSE ↓ MeO HO | CONIFERES FEUILLUS; RESIDU DECO- LORE (BRUN); ECTOENZYMES SE DIFFUSENT SEN- SIBLEMENT |
| CARIE BLANCHE | CHAMPIGNONS; HOLOBASIDIOMY- CETES | HUMIDITE OPTIMUM ≈ POINT DE SATURATION DES FIBRES (30 - 40%) AEROBIE | RAYONS LIGNEUX | ACTIVE: HYPHES DE PERFORATION - ACTION ENZYMA- TIQUE DOMINAN- TE (FORMATION DE TROUS DE SONDE ENTRE LUMENS ADJA- CENTS; ELARGISSEMENT SUBSEQUENT DE CES TROUS | SUBSTANCES DE RESERVES; LIGNINE ≥ POLYSACCHA- RIDES STRUC- TURaux (MANNANE > XYLANE > GLUCANE CHEZ LES CONIFERES) | TOUTES STRUCTURES (DECOMPOSIT- TION SUC- CESSIVE DE TOUTS LES CONSTITU- ANTS DE LA PAROI) | - | ATTACHE PRIN- CIPALEMENT A PARTIR DU LUMEN; CAVITES PLUS GRANDES QUE CEL- LES QUI CARAC- TERISENT LES CARIES BRUNES ET MOLLES | % CELLULOSE ↓ % LIGNINE ↓ % HEMI- ~ CELLULOSE | RESIDU BLANC; LIGNINE REEL- LEMENT META- BOLISEE ET NON SIMPLEMENT MO- DIFIEE; ECTOENZYMES SE DIFFUSENT SEN- SIBLEMENT; DURAMEN N'EST PLUS RESISTANT |

TABLEAU I : REGRADATIONS MICROSCOPIQUES DU BOIS (SUITE)

| TYPE DE DEGRADATION | MICRO-ORGANISMES RESPONSABLES | CONDITIONS DU MILIEU | ATTAQUE INITIALE ¹ | PENETRATION | CONSTITUANTS ATTAQUES ² | STRUCTURES ATTAQUEES | STRUCTURES RESISTANTES ¹ | ASPECTS MORPHOLOGIQUES | CHANGEMENTS CHIMIQUES | DIVERS |
|---|----------------------------------|---|---|---|---|---|-------------------------------------|--|---|---|
| CARIE SIMULTANEE (OU ENCORE CARIE "BLANCHE" SELON CERTAINS AUTEURS) | CHAMPIGNONS: DIVERSES ESPECES | HUMIDITE OPTIMUM = POINT DE SATURATION DES FIBRES (30-40%) AEROBIE | RAYONS LIGNEUX; VAISSEAUX; RADIAUX; PENETRATION TRANSVERSALE DE LA PAROI | ACTIVE: HYPHES DE PERFORATION - ACTION ENZYMATIQUE DOMINANTE (FORMATION DE TROUS DE SONDE ENTRE LUMENS ADJACENTS; ELARGISSEMENT SUBSEQUENT DE CES TROUS) | SUBSTANCES DE RESERVES; CONSTITUANTS STRUCTURAUX | TCUTES STRUCTURES (DECOMPOSITION SUCCESSIVE DE TOUS LES CONSTITUANTS DE LA PAROI CELLULAIRE | - | ATTAQUE PRINCIPALEMENT A PARTIR DU LUMEN; EROSION PROGRESSIVE DE LA PAROI | CELLULOSE ~ LIGNINE ~ HEMICELLULOSE | FEUILLUS > CONIFERES; ECTOENZYMES SE DIFFUSENT PEU |
| | BACTERIES: DIVERSES ESPECES | HUMIDITE ELEVEE; EX. BOIS MOUILLE (>60%) AEROBIE OU ANAEROBIE | RAYONS LIGNEUX | PASSIVE: LIMITEE PAR MULTIPLICATION BACTERIENNE ET DIFFUSION | SUBSTANCES DE RESERVES; POLYSACCHARIDES STRUCTURAUX (SUBSTANCES PECTIQUES > CELLULOSE, HEMI-CELLULOSE) | INITIALEMENT PONCTUATIONS AEROLEES (LE TORE); ENSUITE, PAROI SECONDAIRE | LAMELLE CENTRALE S ₂ | ATTAQUE A PARTIR DU LUMEN; EROSION PROGRESSIVE DE LA PAROI S ₃ → LAMELLE CENTRALE S ₂ | CELLULOSE ↓ LIGNINE ↑ HEMICELLULOSE ↑ MeO → HO | CONIFERES > FEUILLUS; PLUS LENTE QUE L'ACTION DES CHAMPIGNONS; AUBIER > DURAMEN |

¹ VOIR L'ANNEXE I² VOIR L'ANNEXE II³ DP_N : DEGRE DE POLYMERISATION; MeO → HO -- DEMETHYLATION DES GROUPEMENTS METOXY

TABLEAU 2 : HISTORIQUE DE LA MISE EN EVIDENCE DE LA CARIE
MOLLE (1878-1954)

- 1878 - Harting montre que des champignons peuvent occasionner la pourriture du bois.
- 1937 - Bailey et Vestal explicitent l'existence de cavités suite à une pénétration d'hyphes de champignons dans divers échantillons de bois et constatent une ressemblance marquée entre la forme de ces cavités dans les échantillons de plusieurs espèces.
- 1944 - Barghoorn et Linder observent des cavités semblables dans du bois pourri récupéré de l'eau de mer, isolent quelques microchampignons marins (Ascomycètes; Champignons Imparfaites) de ce bois, démontrent que certains de ces champignons dégradent la cellulose en laboratoire et attribuent à ces champignons un rôle dans la dégradation du bois submergé.
- 1950-1954 - Findlay et Savory notent une dégradation semblable dans du bois récupéré d'un tour de refroidissement d'eau, isolent Chaetomium globosum et reproduisent une dégradation comparable en laboratoire en employant ce champignon. Ils introduisent ensuite le terme "carie molle" et suggèrent qu'elle peut être importante lorsque la croissance des Basidiomycètes est inhibée.

TABLEAU 3 : HISTORIQUE DE LA MISE EN EVIDENCE DE LA DEGRADATION BACTERIENNE DU BOIS (1958-1966)

- 1958 - Suolahti et Wallen démontrent que, contrairement à ce que l'on observe dans des conditions normales, l'immersion de blocs de bois stérilisés d'avance ne provoque pas de changements de perméabilité.
- 1959 - Ellwood et Ecklund isolent des bactéries d'un étang stagnant servant à l'entreposage de billots de bois et démontrent dans des expériences en laboratoire que certaines de ces bactéries (notamment des souches de Bacillus polymyxa et Bacillus cercus provoquent une augmentation importante de la perméabilité du bois de pin.
- 1962 - Knuth et McCoy isolent des bactéries à partir de billots de pin récupérés d'un étang, étudient leur capacité de dégrader divers polysaccharides et de provoquer chez des cubes de bois une perméabilité accrue, émettent l'hypothèse que Bacillus polymyxa s'avère le principal micro-organisme responsable de la décomposition du bois poreux en conditions naturelles et qu'il hydrolyse des composés pectiques, l'amidon et possiblement l'hémicellulose et la cellulose.
- 1965 - Greaves incube des blocs de bois en milieu liquide, y localise des bactéries envahissantes et note une colonisation rapide des rayons ligneux (après 1 semaine) et ultérieurement celle des fibres et trachéides.
- 1965 - Vasil'ev signale une accumulation de bactéries dans les rayons ligneux, les ponctuations aréolées et les canaux résinifères aux sein du bois récupéré après immersion, attribue à ces bactéries la capacité d'utiliser les polysaccharides de poids moléculaire faible, des pectines et l'amidon et considère que le complexe lignine-cellulose résiste à ces bactéries envahissantes.
- 1966 - Lutz, Duncan et Scheffer étudient des disques de pin récupérés après immersion dans l'eau, notent la destruction des cellules parenchymateuses et des canaux résinifères radiaux et observent que des bactéries s'accumulent dans les ponctuations, surtout dans celles qui se trouvent entre les rayons ligneux et les trachéides.

TABLEAU 4 : CLASSIFICATION DES BACTERIES INTERVENANT DANS LA
DEGRADATION DU BOIS (D'APRES GREAVES, 1971a)

| <u>Classe</u> | <u>Action des bactéries</u> |
|---------------|---|
| 1 | provoquent une augmentation de la perméabilité du bois sans changer de façon prononcée son intégrité. |
| 2 | attaquent des constituants des parois secondaires cellulaires du bois et altèrent ainsi son intégrité. |
| 3 | agissent comme partie complémentaire de la microflore en contribuant ainsi à la décomposition du bois. |
| 4 | colonisent "passivement" le bois et peuvent inhiber les 3 premières classes par la production d'antibiotiques |

3. MATERIEL ET METHODES

3.1 Prise des échantillons

Le réservoir Gouin a été formé en 1917 à la suite de la construction du barrage du haut de la Rivière Saint-Maurice. Ce réservoir est localisé à approximativement 320 kilomètres au nord de Montréal entre les latitudes $48^{\circ}15'$ N et $48^{\circ}45'$ N et les longitudes $74^{\circ}05'$ O et $74^{\circ}50'$ O. Il couvre une surface de plus de 800 kilomètres carrés de terrain ondulé formé par des vallées et d'anciens lits de rivières. Nous avons choisi ce lac artificiel car, pour les fins de notre étude, il est un des plus vieux réservoirs du Québec et renferme dans sa région inondée la végétation qui existait et n'a pas été éliminée avant l'inondation. Dans le réservoir précité, la région proximale du barrage, intitulée "lac Kikendatch" (voir la carte 1), a été retenue à cause de son accessibilité. Lors de notre séjour à ce lieu fin octobre 1972, le niveau du lac était situé à 403 mètres; ses fluctuations annuelles s'échelonnent de 400 à 405 mètres. En surface, la température de l'eau équivalait alors à 4.5°C , le pH à 6.25, la conductivité à $65 \mu\text{mhos cm}^{-1}$ et l'oxygène dissous à 11.1 mg l^{-1} .

Le site A (voir la carte 1), localisé à 6.4 kilomètres du barrage, à d'abord été sélectionné vu que sa topographie suggérait un fossé relativement peu profond, ce qui permettrait de croire qu'on y trouverait du bois submergé depuis l'inondation. Les mesures de l'échosondeur y indiquaient une profondeur moyenne de 13.7 mètres. Après plusieurs tentatives des plongeurs pour recueillir des échantillons de bois parmi les sédiments, l'endroit a dû être abandonné à cause de l'impossibilité de distinguer des débris d'arbres à une profondeur de 13.7 mètres.

Par la suite, au site B (voir la carte 1 et la figure 1), à 0.5 kilomètre du rivage sud et à 1.6 kilomètre du barrage, les échantillons suivants furent pris:

G1 et G4: bois constamment submergé entre 1917 et 1972, extrait d'une profondeur de 10.7 mètres (à 0.3 mètre au-dessus du fond);

G2 et G3: bois qui, entre 1917 et 1972, a été inondé de façon intermittente selon le niveau d'eau du réservoir; au moment de l'échantillonnage, ce bois se prolongeait à 0.7 mètre au-dessus de la ligne d'eau (voir la figure 2).

Ces échantillons de bois ont été obtenus en sciant transversalement des sections des troncs d'arbres; chaque section avait une hauteur de 19 centimètres et un diamètre variant entre 8.0 et 13.5 centimètres. Immédiatement après leur prise, les spécimens de bois du fond du lac (G1 et G4) furent placés dans des sacs de plastique remplis d'eau provenant de l'endroit où le bois avait été recueilli (voir figure 3). Par contre, les pièces de bois immergées de façon intermittente (G2 et G3) étaient déposées dans des sacs de plastique secs. Ensuite, ces échantillons et leur contenu furent conservés au sein d'une boîte réfrigérée à 0°C jusqu'à Québec où ils furent entreposés dans une chambre froide à 4°C.

Pour permettre l'identification des espèces d'arbres submergés, on prit des sections transversales de troncs des deux espèces majoritaires d'arbres présentes au bord du lac au site C (voir la carte et la figure 4), à savoir Abies balsamea et Picea mariana; ces témoins intitulés "T" furent ensuite conservés de la même façon que les spécimens G2 et G3. L'examen morphologique comparatif des divers échantillons recueillis permit de les classer de la façon suivante:

- G1: sections transversales de tronc de Picea mariana (épinette noire) ayant été constamment submergé durant 55 ans;
- G2 et G3: sections transversales de tronc d'une troisième espèce (Pinus banksiana: pin gris) ayant été submergée de façon intermittente durant 55 ans;
- G4: sections transversales de troncs d'Abies balsamea (sapin baumier) ayant été constamment submergé durant 55 ans;
- TA: sections transversales de tronc d'Abies balsamea (sapin baumier) n'ayant pas été submergé;
- TP: sections transversales de tronc de Picea mariana (épinette noire) n'ayant pas été submergé.

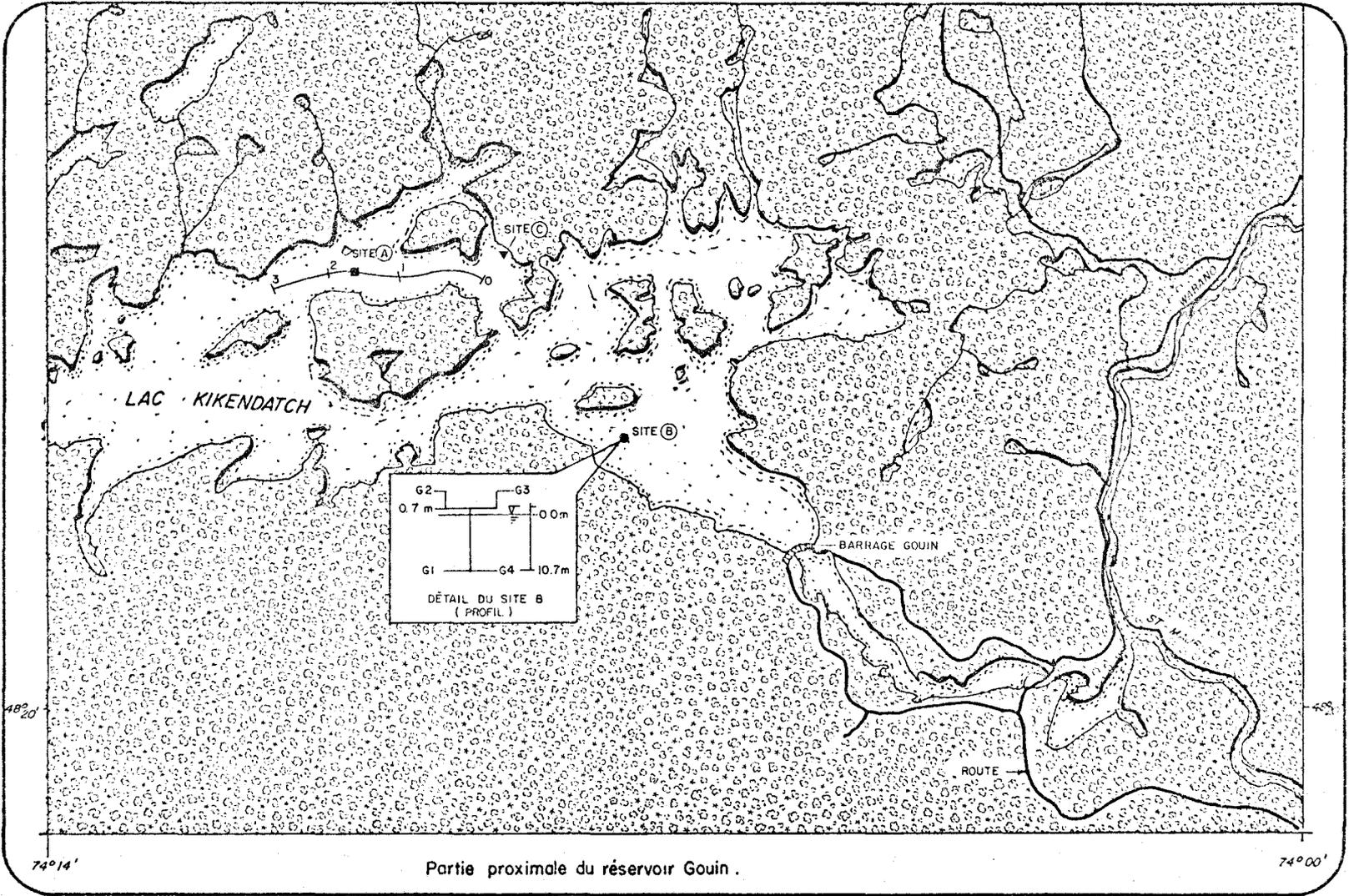
3.2 Analyses biochimiques

Des portions périphériques et centrales ont été découpées des spécimens G1, G2 et G4 pour y déterminer les pourcentages pondéraux respectifs en lignine aci-

do-insoluble, en lignine acido-soluble, en hémicellulose (alcalino-soluble) et en pentosans (polymères des sucres pentoses en C₅ dans l'hémicellulose) à l'aide de méthodes couramment utilisées à cette fin dans l'industrie des pâtes et papiers (TAPPI no 222, TAPPI no UM250, TAPPI no 4M-44T 212-44 et SCAN no C-61 respectivement). Ces analyses furent réalisées par le laboratoire d'analyse de l'Institut national de la recherche scientifique.

3.3 Examens histologiques

On extraya d'abord des petits cubes des régions périphérique, centrale et intermédiaire des spécimens G1, G4, TA et TP. Par la suite, on effectua des coupes de 25 micromètres d'épaisseur dans ces cubes selon les trois plans de symétrie du bois, à savoir transversal, radial et tangentiel (voir l'annexe 1). Les coupes furent enfin colorées au violet de méthyl et au brun de Bismarck (Gabe, 1968) afin d'y distinguer en bleu, rouge et/ou mauve les structures du bois, et en brun les hyphes de champignons.



Légendes des Figures 1 à 4

Figure 1: Site B choisi au réservoir Gouin pour la prise de sections de troncs situés au fond du réservoir (échantillons G1 et G4) et de sections de troncs submergés de façon intermittente (échantillons G2 et G3).

Figure 2: Prise de l'échantillon G2 au site B.

Figure 3: Recueil de l'échantillon G4 au site B: la section du tronc choisi est enfermée dans un sac en plastique rempli d'eau provenant du fond du réservoir.

Figure 4: Site C, au bord du réservoir, choisi pour la prise des échantillons témoins TA et TP.



FIGURE 1



FIGURE 2



FIGURE 3



FIGURE 4

4. RESULTATS

4.1 Caractéristiques biochimiques

Après 55 ans d'immersion au fond du réservoir Gouin, le bois de Picea mariana et d'Abies balsamea présente les changements biochimiques suivants (voir les tableaux 5 et 6):

- une légère augmentation de la teneur en lignine acido-insoluble;
- une faible réduction du pourcentage d'hémicellulose, lequel phénomène est surtout évident au niveau des pentosans.

Une augmentation et une réduction analogues surviennent dans le bois de Pinus banksiana durant 55 ans d'immersion intermittente (voir le tableau 7).

Signalons enfin ici, en relation avec les données prédécrites, que la densité du bois ne change quasiment pas chez les trois espèces d'arbres après 55 ans d'immersion totale ou partielle (voir le tableau 8).

4.2 Caractéristiques histologiques

Au point de vue morphologique, on constate que le bois de Picea mariana et d'Abies balsamea ayant séjourné 55 ans au fond du réservoir Gouin montre une certaine dégradation périphérique par rapport à l'aspect structural qu'il présente en périphérie dans le bois témoin de ces espèces (comparer les figures 5 et 6 et les figures 9 et 10). Par contre, aucune dégradation n'est perceptible dans les régions intermédiaires et centrales du bois de ces deux espèces après 55 ans d'immersion (voir les figures 7 et 11).

Au sein des zones périphériques quelque peu altérées du bois de Picea mariana et d'Abies balsamea submergé depuis plus d'un demi-siècle, on peut détecter des hyphes perforateurs de champignons tant au niveau des trachéides longitudinales qu'au niveau des rayons ligneux transversaux associés à celles-ci (voir les figures 8 et 12). En outre, les ponctuations aérolées dans les régions précipitées apparaissent élargies ou transpercées (voir les figures 8 et 12). Ces particula-

rités s'avèrent respectivement rares et absentes dans les régions intermédiaires et centrales du bois chez les deux espèces immergées durant 55 ans. Il faut signaler ici par ailleurs qu'elles peuvent être parfois observées dans les zones externes des témoins de ces deux espèces mais elles y sont alors peu nombreuses et réduites.

Au point de vue histochimique, la coloration brune qui fait ressortir dans le cas présent les hyphes de champignons (voir la section 3.3) se remarque surtout dans la région périphérique du bois de Picea mariana et d'Abies balsamea submergé pendant 55 ans. Elle peut également être décelée dans la même région du bois chez les témoins des deux espèces mais à un degré nettement plus réduit. Dans un cas comme dans l'autre, cette coloration histochimique donne des résultats respectivement faibles et nuls à la hauteur des régions intermédiaires et centrales du bois.

Légendes des Figures 5 à 8

- Figure 5: Bois de Picea mariana témoin (TP); coupe transversale dans la région périphérique. On y distingue une succession de "bois d'été" (trachéides étroites à parois épaisses) et de "bois de printemps" (trachéides larges à parois minces). Perpendiculairement à cette succession, on remarque 3 rayons ligneux. G:100 x.
- Figure 6: Bois de Picea mariana immergé durant 55 ans (G1); coupe transversale dans la région périphérique. Par rapport à la figure 5, il appert qu'une dégradation morphologique diffuse est survenue. G:100 x.
- Figure 7: Bois de Picea mariana immergé durant 55 ans (G1); coupe transversale dans la région intermédiaire. Les trachéides du "bois d'été" et du "bois de printemps" et les rayons ligneux ont conservé un aspect normal. G:100 x.
- Figure 8: Bois de Picea mariana immergé durant 55 ans (G1); coupe radiale dans la région périphérique. L'orientation longitudinale des trachéides est transpercée à certains endroits par des hyphes de champignons, lesquels hyphes sont associés aux rayons ligneux transversaux (voir partie inférieure) ou indépendants de ceux-ci (voir partie supérieure). Notons également que nombre de ponctuations aérolées apparaissent percées à hauteur des associations entre trachéides et rayons ligneux. G:400 x.

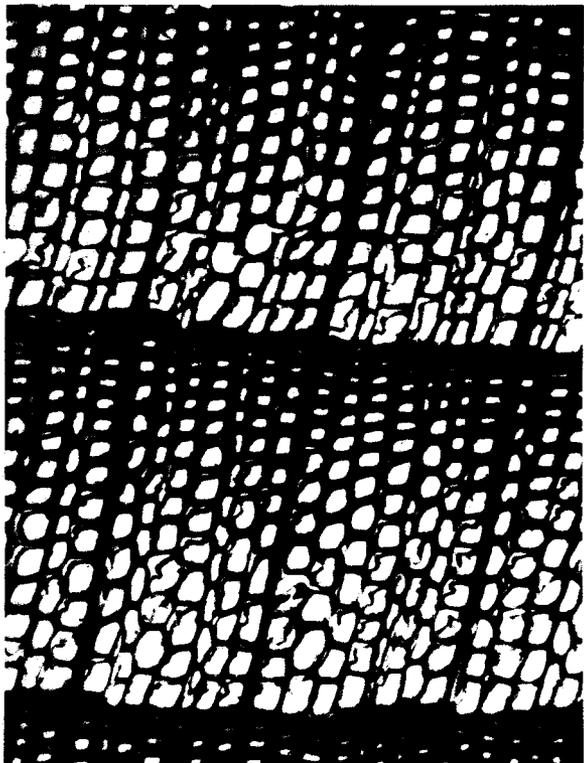


FIGURE 5



FIGURE 6

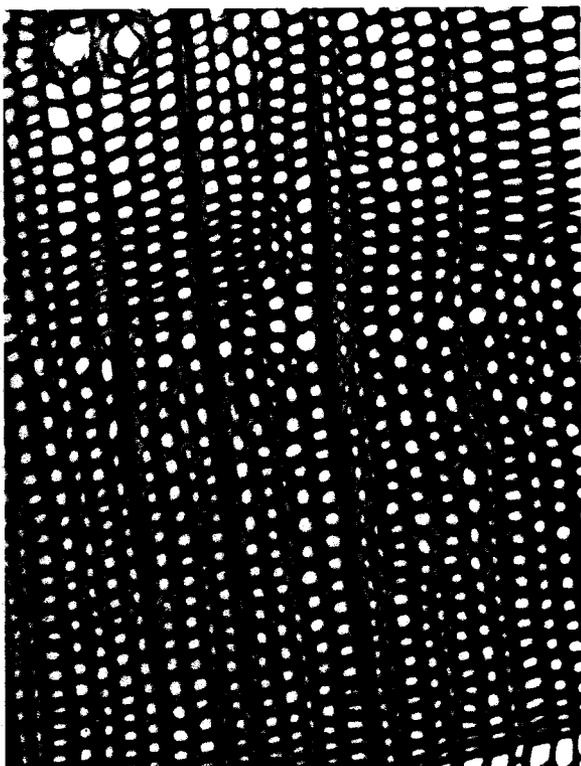


FIGURE 7



FIGURE 8

Légendes des Figures 9 à 12

- Figure 9: Bois d'Abies balsamea témoin (TA); coupe tangentielle (longitudinale ou axiale) dans la région périphérique. On y aperçoit une juxtaposition de trachéides verticales aérolées, entrecoupée à divers emplacements par des rayons ligneux transversaux. G:100 x.
- Figure 10: Bois d'Abies balsamea immergé durant 55 ans (G4); coupe tangentielle (longitudinale ou axiale) dans la région périphérique. Comparativement à la figure 11, on constate une légère altération morphologique reliée à la présence de minces transpercements des trachéides axiales. G:100 x.
- Figure 11: Bois d'Abies balsamea immergé durant 55 ans (G4); coupe transversale dans la région intermédiaire. Les trachéides du "bois d'été" (étroites) et du "bois de printemps" (larges) ainsi que les rayons ligneux présentent un aspect normal. G:100 x.
- Figure 12: Bois d'Abies balsamea immergé durant 55 ans; coupe radiale dans la région périphérique. Les trachéides longitudinales sont perforées à certains endroits par des hyphes de champignons au niveau des rayons ligneux transversaux associés aux trachéides (voir partie supérieure) et en dehors de ces rayons (voir partie inférieure). On observe également que les ponctuations aérolées ont un orifice central agrandi. G:250 x.



FIGURE 9

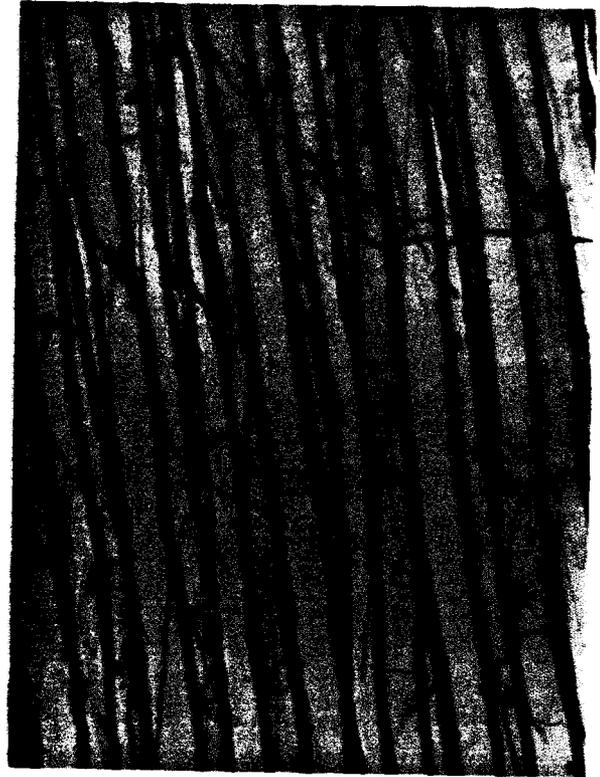


FIGURE 10

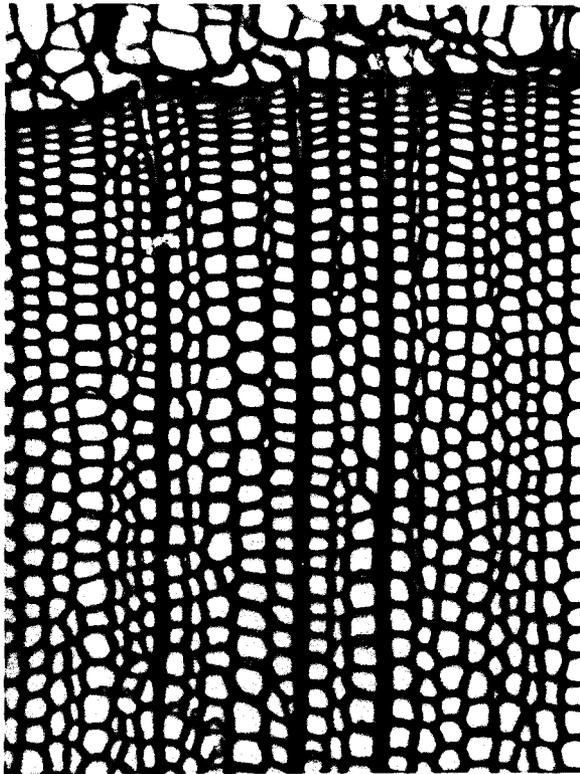


FIGURE 11

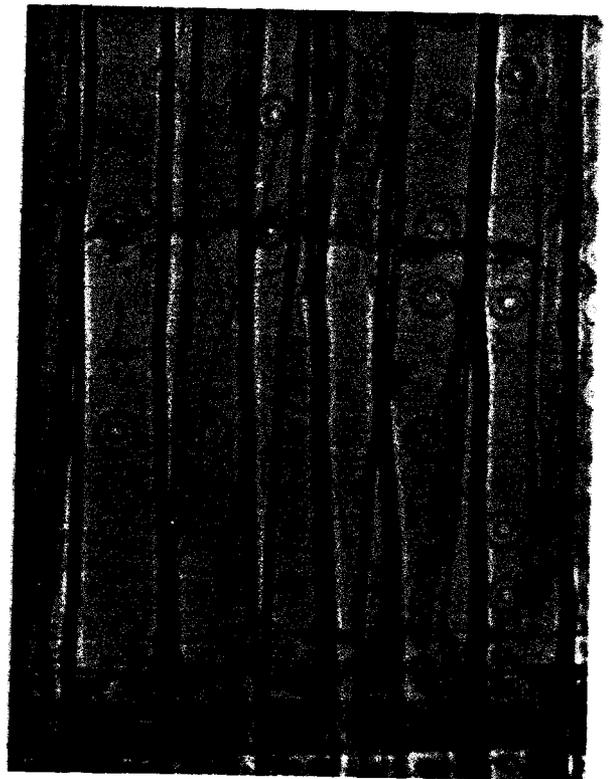


FIGURE 12

5. DISCUSSION

Au plan biochimique, la légère augmentation de la teneur en lignine acido-insoluble et la faible réduction du pourcentage d'hémicellulose constatées dans le bois de Picea mariana, Abies balsamea et Pinus banksiana après 55 ans d'immersion continue ou intermittente dans le réservoir Gouin (voir les tableaux 5 à 7) s'expliquent de façon complémentaire. En effet, étant donné qu'après une digestion du bois avec de l'acide sulfurique, le matériel acido-insoluble persistant est surtout constitué de lignine tandis que le matériel solubilisé dans l'acide provient principalement des polysaccharides celluloses et hémicelluloses (Browning, 1963), une diminution du pourcentage des polysaccharides et, de ce fait, du pourcentage de matériel acido-soluble, occasionne indirectement une augmentation de la teneur en matériel ligneux acido-insoluble. Il appert donc qu'un séjour continu ou discontinu du bois de gymnospermes dans un réservoir subarctique durant plus d'un demi-siècle n'affecte quasiment pas la lignine de ce bois, hormis peut-être une minime partie acido-soluble de cette lignine. Le fait que la densité de ce bois n'ait alors guère changé (voir le tableau 8), laquelle dépend surtout de l'intégrité du réseau ligneux (Sarkanen et Ludwig, 1971), soutient indirectement cette première conclusion. Par contre, sa portion d'hémicellulose diminue quelque peu pendant un tel séjour, notamment au niveau des pentosans (voir les tableaux 5 à 7). En est-il de même pour la cellulose, autre portion polysaccharide majeure? Probablement oui, mais à très faible degré. Effectivement, après décompte du pourcentage de lignine acido-insoluble et d'hémicellulose, la proportion de matériel restant, qui correspond surtout à la cellulose malgré une part non négligeable de constituants dits étrangers (Browning, 1963; Kaarik, 1974), change relativement peu dans ce bois.

Au plan morphologique, la dégradation partielle et limitée qu'on décèle en périphérie du bois de Picea mariana et d'Abies balsamea (voir les figures 5 et 6 et les figures 9 et 10) est associée à la présence de micro-organismes. En effet, d'une part, ce bois présente à plusieurs endroits dans sa région externe des sites positivement colorés par le brun de Bismarck qui y fait ressortir des hyphes de champignons dans les rayons ligneux et/ou à travers les trachéides (voir les figures 8 et 12). Il présente aussi, d'autre part, dans sa périphérie, des ponctuations aérolées qui ont été transpercées ou élargies (voir les figures 8 et 12) vraisemblablement par des bactéries (voir la section 2.1.2 et plus loin). Toutefois, cette manifestation bactérienne et cette présence d'hyphes se

retrouvent également mais à plus faible degré chez les témoins. Existaient-elles chez ceux-ci au moment de leur prise au bord du réservoir ou y sont-elles apparues lors de leur conservation à 4°C? Quoiqu'il en soit, leur caractère plus prononcé chez les échantillons submergés durant plus d'un demi-siècle permet de croire qu'une longue immersion favorise leur développement.

Les changements biochimiques et histologiques survenant dans le bois de gymnosperme inondé proviennent d'une action microbiologique telle que cela a été explicité par divers auteurs après une durée d'immersion de ce bois de quelques semaines (Ellwood et Echlund, 1959; Knuth et McCoy, 1962; Fogarty et Ward, 1972), de quelques mois (Lutz *et al.*, 1966; Dunleavy et McQuire, 1970), de 3 ans (Adolf *et al.*, 1972) ou de 62 à 75 ans (Boutelje et Bravery, 1968; Scheffer *et al.*, 1969). Si l'on compare les modifications biochimiques et morphologiques qui ont été décrites pour chacun des six types connus de biodégradation microbiologique du bois (Knuth, 1964; Levi et Preston, 1965; Levy, 1965; Greaves, 1969; Liese, 1970; Chou et Levi, 1971; Kirk et Highley, 1973; Kaarik, 1974; voir aussi le tableau 1) avec celles que nous avons observées et si l'on met en parallèle les conditions limitatives d'environnement pour chacun de ces 6 types (Kaarik, 1974; voir aussi le tableau 1) avec celles qui existent au réservoir Gouin (voir la section 3.1), il en ressort que les changements survenus dans le bois de gymnosperme submergé au réservoir précité étaient occasionnés par des champignons de la carie molle et par des bactéries. Effectivement, dans ce bois comme dans tout bois modifié par la carie molle (Savory et Pinion, 1958; Levi et Preston, 1965; Levy, 1965; Kirk, 1971), l'attaque microbiologique est limitée aux régions périphériques, les hyphes de champignons sont allongés dans les rayons ligneux ou à travers les trachéides, le pourcentage d'hémicellulose a diminué et la lignine reste inaltérée sauf au niveau de sa très faible acido-solubilité indirectement favorisée par une déméthylation. Ces particularités, exception faite des hyphes, se retrouvent également dans le bois de gymnosperme soumis à une dégradation bactérienne, laquelle y entraîne un élargissement et/ou une transperce des ponctuations aérolées (Lutz *et al.*, 1966; Boutelje et Bravery, 1968; Greaves, 1969 et 1971a; Kirk, 1971). Ajoutons finalement que la carie molle et la dégradation bactérienne peuvent se développer dans le bois de gymnosperme immergé au réservoir Gouin aux conditions ambiantes qui y règnent, à savoir apport limité en oxygène, inhibition d'eau dans le bois, pH à 6.25 et température basse, tandis que de telles conditions s'avèrent peu favorables au développement des autres types de décomposition microbiologique du bois (Kaarik, 1974).

Cette dégradation microbiologique par des champignons de la carie molle et par des bactéries apparaît cependant très faible dans le bois de gymnosperme submergé dans un réservoir subarctique lorsqu'on examine les résultats biochimiques et histologiques que nous avons obtenus à ce sujet après 55 ans d'immersion. Ceci s'explique si l'on tient compte du fait que, malgré le synergisme d'action qui existe probablement entre ces champignons et ces bactéries, les basses températures dans un tel réservoir limitent sans doute beaucoup l'action microbiologique, laquelle est déjà plus lente dans l'eau que sur un sol humide (Levy, 1965; Greaves, 1971a; Fogarty, 1973; Kaarik, 1974). Dans ces conditions, la partie externe du bois de gymnosperme submergé durant 55 ans n'est que légèrement altérée après la décomposition de l'écorce (voir les figures 5, 6, 8, 9, 10 et 12) et ses parties intérieures restent apparemment intactes (voir les figures 7 et 11). Par ailleurs, les faibles changements biochimiques induits par l'action microbiologique précitée se décèlent non seulement dans cette partie externe mais aussi dans les parties intérieures (voir les tableaux 5 à 7). Compte tenu de ce qui précède, cette dernière constatation peut sembler étonnante. Il ne faut toutefois pas ignorer la possibilité qu'ont les bactéries et les champignons impliqués de sécréter des ectoenzymes hydrolysantes qui sont diffusées avec l'eau dans le bois (Levi et Preston, 1965; Levy, 1965; Fogarty et Ward, 1972; Fogarty, 1973).

TABLEAU 5 : CARACTERISTIQUES BIOCHIMIQUES DU BOIS DE PICEA MARIANA AYANT ETE CONTINUELLEMENT SUBMERGE OU JAMAIS SUBMERGE

| Constituants du bois | Echantillons | | |
|-----------------------------|---|-----------------|---|
| | G1 <u>Picea mariana</u> continuellement submergé durant 55 ans | | TEMOIN <u>Picea mariana</u> jamais submergé |
| | Région externe | Région centrale | Valeurs standards du PPRIC ¹ |
| Lignine acido-insoluble (%) | 28.4 | 29.9 | 27.3 |
| Lignine acido-soluble (%) | 0.35 | 0.35 | - ³ |
| Hémicellulose (%) | 10.2 | 11.8 | 14.1 |
| Pentosans (%) ² | 8.3 | 9.1 | 9.6 |

¹PPRIC: "Pulp and Paper Research Institute of Canada"
570 St. John's Boulevard, Pointe Claire,
P.Q., Canada.

²Les pentosans font partie de l'hémicellulose; le pourcentage de pentosans s'exprime donc relativement à la teneur en hémicellulose.

³Résultat non disponible

TABLEAU 6 : CARACTERISTIQUES BIOCHIMIQUES DU BOIS D'ABIES
BALSAMEA AYANT ETE CONTINUELLEMENT SUBMERGE ET
JAMAIS SUBMERGE.

| Constituants du bois | Echantillons | | |
|-----------------------------|---|--------------------|--|
| | G4 <u>Abies balsamea</u> continuellement submergé durant 55aans | | TEMOIN <u>Abies balsamea</u> jamais submergé |
| | Région externe | Région centrale | Valeurs standards du PPRIC ¹ |
| Lignine acido-insoluble (%) | 30.5 | 30.1 | 27.9 |
| Lignine acido-soluble (%) | 0.40 | 0.31 | - ³ |
| Hémicellulose (%) | 12.6 | 10.3 | 12.5 |
| Pentosans (%) ² | 7.5 | 7.4 | 9.3 |

¹PPRIC: "Pulp and Paper Research Institute of Canada"
570 St. John's Boulevard, Pointe Claire,
P.Q., Canada

²Les pentosans font partie de l'hémicellulose; le pourcentage de pentosans s'exprime donc relativement à la teneur en hémicellulose.

³Résultat non disponible

TABLEAU 7 : CARACTERISTIQUES BIOCHIMIQUES DU BOIS DE PINUS BANKSIANA AYANT ETE DISCONTINUELLEMENT SUBMERGE ET JAMAIS SUBMERGE.

| Constituants du bois | Echantillons | | |
|-----------------------------|---|--------------------|---|
| | G2 <u>Pinus banksiana</u> discontinuellement submergé durant 55 ans | | TEMOIN <u>Pinus banksiana</u> jamais submergé |
| | Région externe | Région centrale | Valeurs standards du PPRIC ¹ |
| Lignine acido-insoluble (%) | 29.6 | 30.6 | 27.0 |
| Lignine acido-soluble (%) | 0.38 | 0.42 | - ³ |
| Hémicellulose (%) | 11.8 | 12.8 | 12.7 |
| Pentosans (%) ² | 8.9 | 9.2 | 10.5 |

¹PPRIC: "Pulp and Paper Research Institute of Canada"
570 St. John's Boulevard, Pointe Claire,
P.Q., Canada

²Les pentosans font partie de l'hémicellulose; le pourcentage de pentosans s'exprime donc relativement à la teneur en hémicellulose.

³Résultat non disponible.

TABEAU 8 : DENSITE DU BOIS CHEZ PICEA MARIANA, ABIES BALSAMEA
 ET PINUS BANKSIANA APRES IMMERSION CONTINUE,
 DISCONTINUE OU NULLE

| Echantillons | DENSITE (g/cm ³) |
|---|------------------------------|
| <u>Picea mariana</u> continuellement submergé durant 55 ans (G1) | 0.39 |
| <u>Picea mariana</u> jamais submergé (PPRIC) ¹ | 0.38 |
| <u>Abies balsamea</u> continuellement submergé durant 55 ans (G4) | 0.33 |
| <u>Abies balsamea</u> jamais submergé (PPRIC) ¹ | 0.34 |
| <u>Pinus banksiana</u> discontinuellement submergé durant 55 ans (G2) | 0.38 |
| <u>Pinus banksiana</u> jamais submergé (PPRIC) ¹ | 0.39 |

¹PPRIC: "Pulp and Paper Research Institute of Canada"
 570 St. John's Boulevard, Pointe Claire,
 P.Q., Canada

6. CONCLUSION

Après 55 ans d'immersion continue ou discontinuée dans le réservoir subarctique Gouin, on constate que les troncs de gymnospermes submergés (Picea mariana, Abies balsamea et Pinus banksiana) sont peu modifiés, mise à part la perte de leur écorce. En effet, leur bois ne présente qu'une faible dégradation périphérique et que des changements biochimiques mineurs. Cette faible dégradation périphérique est associée à des hyphes de champignons et à des bactéries qui y élargissent les ponctuations aërolées. Certes, ces deux manifestations microbiologiques peuvent se retrouver chez les témoins mais elles sont plus développées chez les échantillons submergés. Au sein de ceux-ci, le pourcentage de polysaccharides, notamment celui de l'hémicellulose et de ses pentosanes, a quelque peu diminué de telle sorte que la teneur en lignine acido-insoluble se trouve légèrement augmentée; par contre, leur densité n'a guère changé, ce qui soutient que leur réseau ligneux dense reste quasiment inaltéré sauf peut-être au niveau d'une minime portion acido-soluble. Toutes ces faibles modifications résultent vraisemblablement d'une action microbologique synergique des champignons de la carie molle et de certaines bactéries pour lesquels les conditions physico-chimiques du réservoir Gouin ne s'avèrent pas incompatibles bien que les basses températures qui y règnent favorisent peu leur action.

ANNEXE 1

ORGANISATION MORPHOLOGIQUE DU BOIS

En botanique, on désigne par le mot "bois" un ensemble de tissus de la tige et de la racine des plantes. Cet ensemble, formé d'éléments de conduction pour la sève, d'éléments parenchymateux de réserve et d'éléments de soutien, se rencontre chez les plantes à organisation évoluée. Chez ces plantes vasculaires, on retrouve du bois primaire (xylème) lié à ce qu'on dénomme le "liber"; nombre d'entre elles possèdent aussi du tissu conducteur lignifié que l'on appelle le bois secondaire ou tout simplement "bois" selon le terme populaire. Ces différentes composantes ont une disposition anatomique que nous allons décrire ci-dessous (figure A.1.1).

La tige d'un arbre type peut être considérée comme un cylindre conique tronqué formé à partir d'une mince assise cellulaire génératrice périphérique intitulée cambium. Ce dernier, au moyen de ses divisions cellulaires, épaissit la tige dans deux sens opposés. Vers l'extérieur, il donne les cellules sérées à parois cellululosiques du liber, elles-mêmes entourées par des tissus corticaux d'origine péridermique; le tout forme ce qu'on appelle l' "écorce" de l'arbre. Vers l'intérieur, le cambium génère un système axial de tissus orientés longitudinalement et un système radial de tissus orientés transversalement; ces deux systèmes, servant à la conduction, au soutien et au stockage, constituent le bois secondaire.

L'écorce peut être subdivisée en deux régions histologiques en fonction des caractéristiques morpho-fonctionnelles des tissus qui la composent: l'écorce "interne" et l'écorce "externe". La première comprend les tissus se trouvant entre le cambium et le périderme; elle sert au transport des substances photosynthétisées et au stockage des composés de réserve. L'écorce externe, par contre, n'a qu'un rôle de protection contre les blessures mécaniques ou chimiques.

Quant au bois secondaire, sa production n'est pas continue vu qu'elle est réduite durant les mois froids. Les éléments vasculaires formés au printemps s'avèrent plus larges et possèdent des parois plus fines que ceux qui se sont diffé-

renciés ultérieurement. Il s'ensuit que la portion interne de chaque couche ligneuse (bois de printemps, bois initial) est moins compacte et présente un aspect morphologique différent de celle qui la suit (bois d'été, bois final). La différence brusque entre le bois d'été d'une couche et le bois de printemps de la couche suivante facilite la distinction des "annuli" (cernes annuels) dans les coupes transversales des troncs. Dans une tige âgée, on peut également distinguer transversalement deux plages dans le bois secondaire: l'aubica, la partie externe, et le duramen interne aussi appelé "bois de coeur". L'aubier s'avère physiologiquement actif, perméable, peu dense et peu résistant par rapport au duramen. Les cellules mortes et inactives de ce dernier sont souvent remplies de gomme, de résines et d'autres substances et leurs parois contiennent dans nombre de cas des produits organiques colorés, des tannins et divers autres composés.

Les principaux types de bois secondaire sont les suivants: celui des Angiospermes dicotylédones et celui des Gymnospermes. Dans le bouclier canadien ce sont les conifères, membres de la famille de Gymnospermes, qui prédominent. Le contexte du présent rapport nous oblige à décrire les caractéristiques de ce type de bois (figure A.1.2).

Le système axial du bois secondaire des Gymnospermes présente toujours une remarquable régularité car il est constitué presque uniquement d'une seule catégorie d'éléments verticaux, les trachéïdes; celles-ci ont simultanément une fonction de soutien et de conduction. Le système radial de ce bois est formé de rayons ligneux disposés perpendiculairement aux éléments conducteurs verticaux. Ces rayons servent au stockage ainsi qu'au transport transversal entre l'aubier et l'écorce; de plus, ils contribuent à augmenter la résistance mécanique de l'ensemble.

La communication entre ces deux systèmes axiaux et radiaux de tissus s'effectue par des interruptions partielles de la paroi épaisse des cellules conductrices. Ces interruptions, désignées punctuations, se retrouvent aussi bien dans les parois des éléments verticaux (qui se trouvent eux-même mis ainsi en communication) que dans celles des rayons. Ces punctuations jouent un rôle important dans la conduction des substances nutritives en solution et sont impliquées dans l'invasion du bois par des micro-organismes destructeurs. Parmi les divers types de punctuations schématisés sur la figure A.1.3, la punctuation aérolée mérite une

attention particulière. Sa membrane obturante amincie renferme des pores de filtration de $0.1 \mu\text{m}$ entre ses fibrilles. Lorsque le tore, partie centrale et épaisse de cette membrane obturante, s'applique latéralement sur l'ouverture de la ponctuation, les substances ne passent plus. La présence dans le duramen de telles ponctuations aspirées explique en partie son imperméabilité comparativement à l'aubier.

L'organisation histologique prédécrite du bois se caractérise au plan cytologique par des différenciations au niveau de la paroi cellulaire, (figures A.1.4 et A.1.5). On observe à ce niveau des substances intercellulaires qui constituent une matrice collante, une membrane primaire formée lors de la naissance de la cellule et une paroi secondaire synthétisée ultérieurement autour d'un lumen ou canal central. Les trois lamelles de la paroi secondaire (S_1 , couche externe; S_2 , couche centrale; S_3 , couche interne) diffèrent par l'orientation prédominante de leurs fibrilles constituantes.

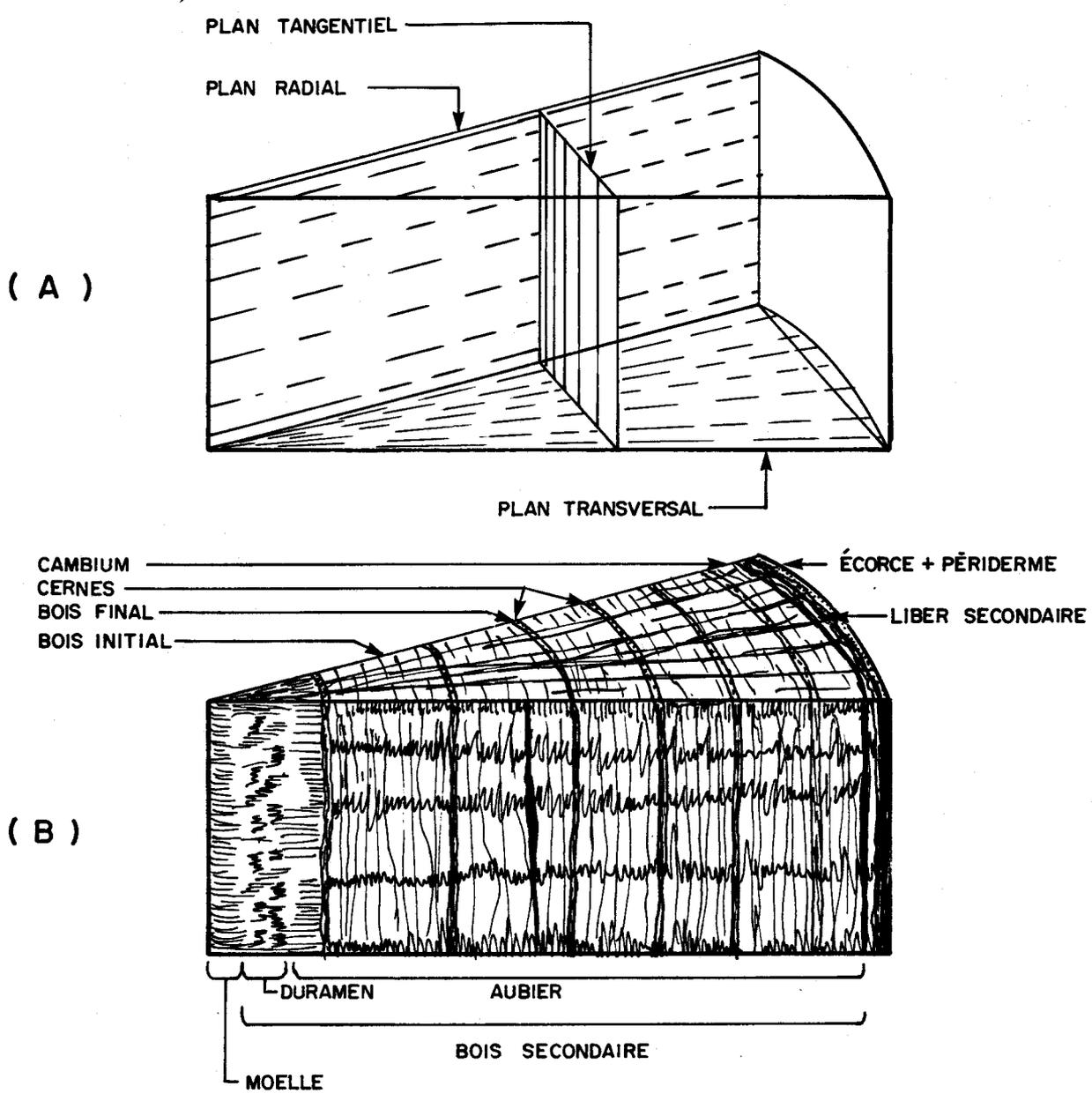


Fig . A. I. I. (A) = Les trois plans d'observation du bois .
(B) = L'anatomie générale de la tige d'un arbre

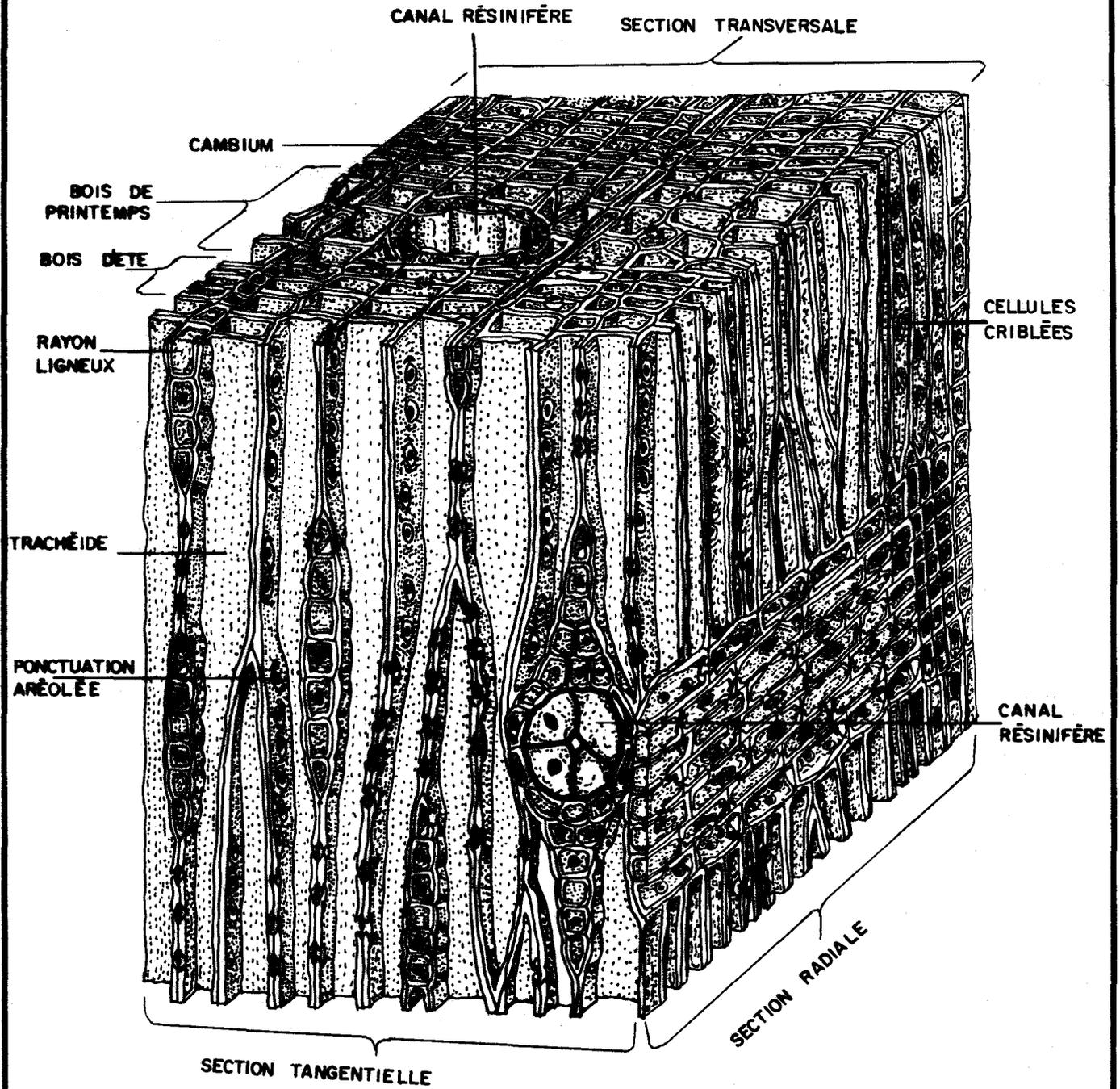


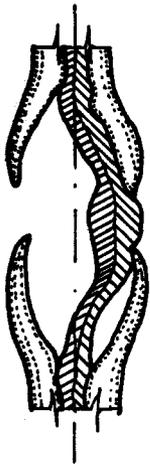
Fig. A.1.2. Aspect microscopique d'un morceau de tige de Gymnosperme dont les faces correspondent aux surfaces de sections tangentielle, transversale et radiale.



A) Ponctuation simple



B) Ponctuation aréolée



C) Ponctuation aréolée aspirée



D) Ponctuation demi-aréolée

Fig. A.1.3. Types de ponctuation

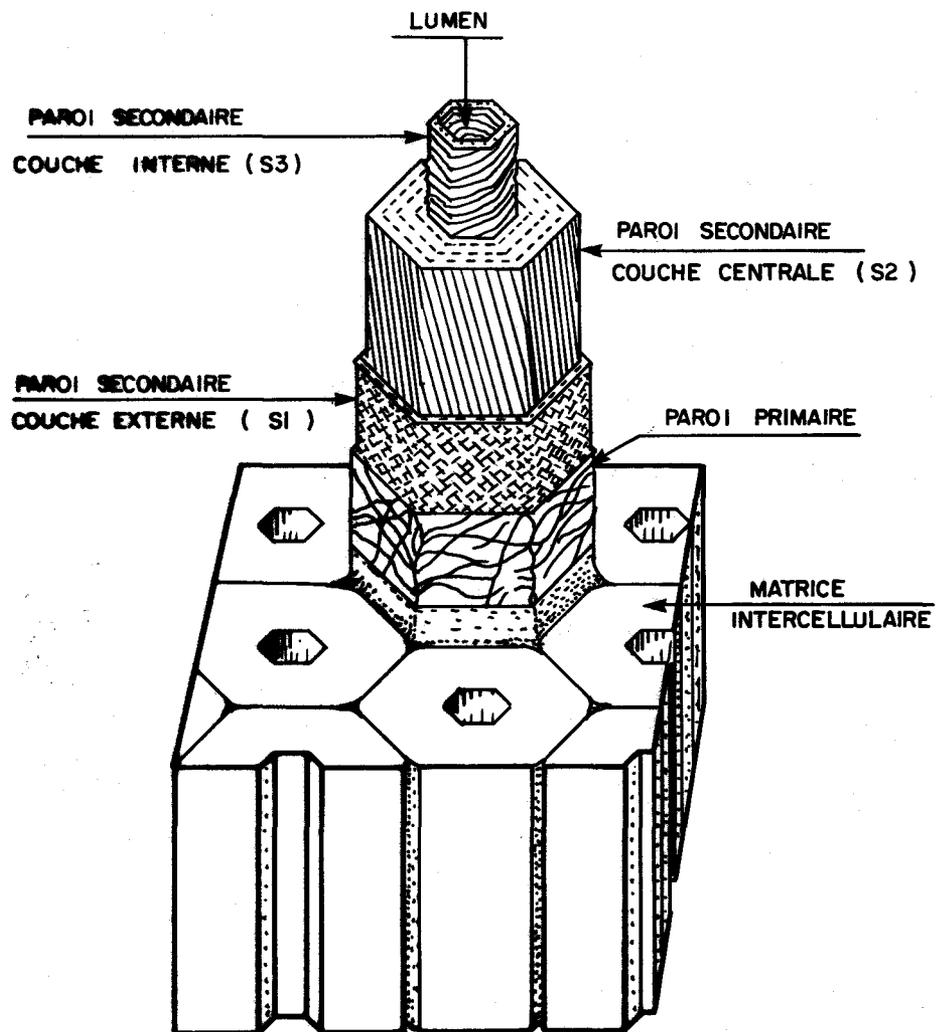
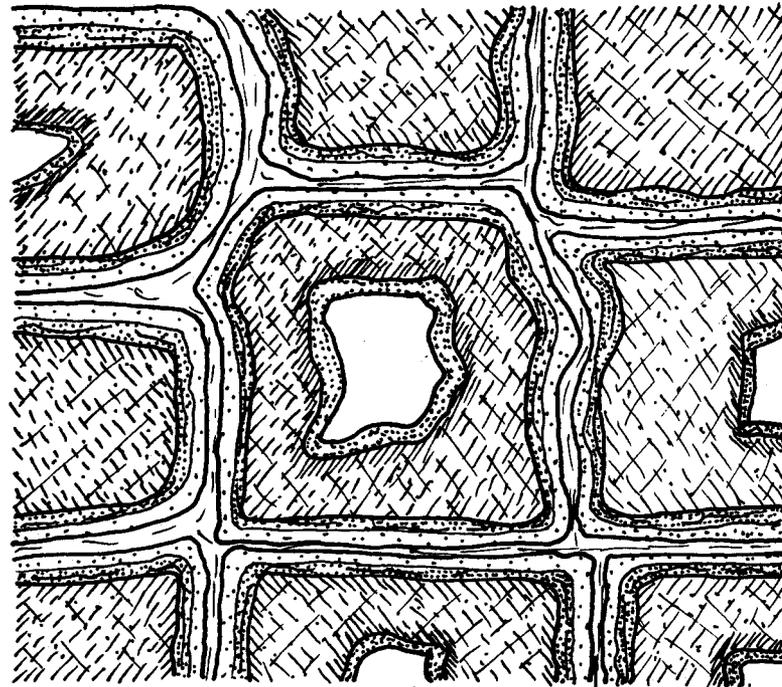
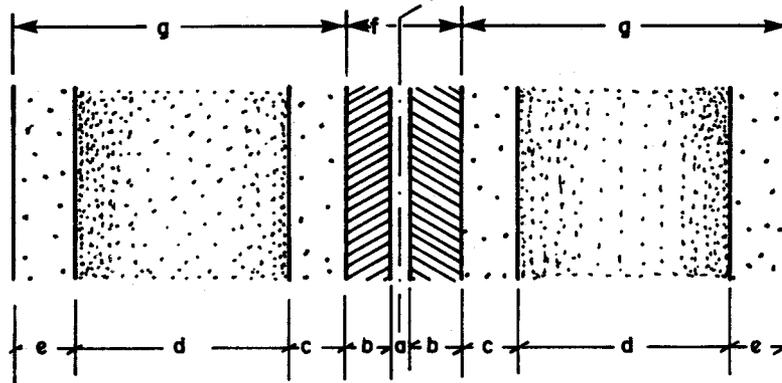


Fig. A.1. 4. Structure de la paroi cellulaire d'une fibre ou trachéide
(d'après Hillis , 1962)



A)



d = couche centrale (S2) de la paroi secondaire

B)

Fig. A.1.5 . La paroi composée d'une fibre de bois : A, coupe transversale d'une fibre ; B, section de deux parois adjacentes ; a, substance intercellulaire ; b, paroi primaire ; c, couche externe (S1) de la paroi secondaire ; e, couche interne (S3) de la paroi secondaire ; f, lamelle moyenne composée ; g, paroi secondaire complète (d'après Browning , 1963) .

ANNEXE 2

COMPOSITION CHIMIQUE DU BOIS

Le bois renferme un mélange complexe de plusieurs substances chimiques dont le poids moléculaire est souvent très élevé. Compte tenu de cette nature polymère, on pourrait le décrire comme un "réseau inter-relié de différents polymères" (Browning, 1963). Essentiellement constitué de cellulose (40 à 50%), d'hémicellulose (20 à 30%) et de lignine (20 à 30%), le bois contient aussi divers autres composés en concentrations plus faibles. Ces derniers comprennent des sucres, des protéines, des terpènes, des résines, des tannins, etc. Souvent, ces constituants secondaires peuvent être extraits à l'eau ou au moyen de certains solvants organiques, ce qui les distingue de la matrice polymère enveloppante; on les appelle parfois "constituants étrangers". Un schéma de la composition du bois (Browning, 1963) est présenté dans la figure A.2.1. En ce qui concerne la structure moléculaire de ces divers composants du bois, quelques articles de revue pertinents la décrivent pour la cellulose (Immergut, 1963), l'hémicellulose (Schuerch, 1963), la lignine (Sarkanen et Ludvig, 1971) et les constituants étrangers (Buchanan, 1963).

La composition du bois varie selon l'espèce d'arbre examinée; à chaque espèce correspond une distribution caractéristique des constituants majeurs et des substances secondaires. Pourtant, malgré ces différences spécifiques, il existe deux catégories de composition générale qui permettent de différencier les deux principaux types de bois précisés dans l'annexe 1. A titre d'exemple, mentionnons la présence de résines terpéniques dans le bois des conifères et l'absence presque totale de telles substances dans le bois des Angiospermes. D'autres caractéristiques chimiques, telles que le rapport mannane (polymère du mannose) / xylane (polymère du xylose) et la teneur en lignine, soutiennent également cette distinction entre les deux types de bois.

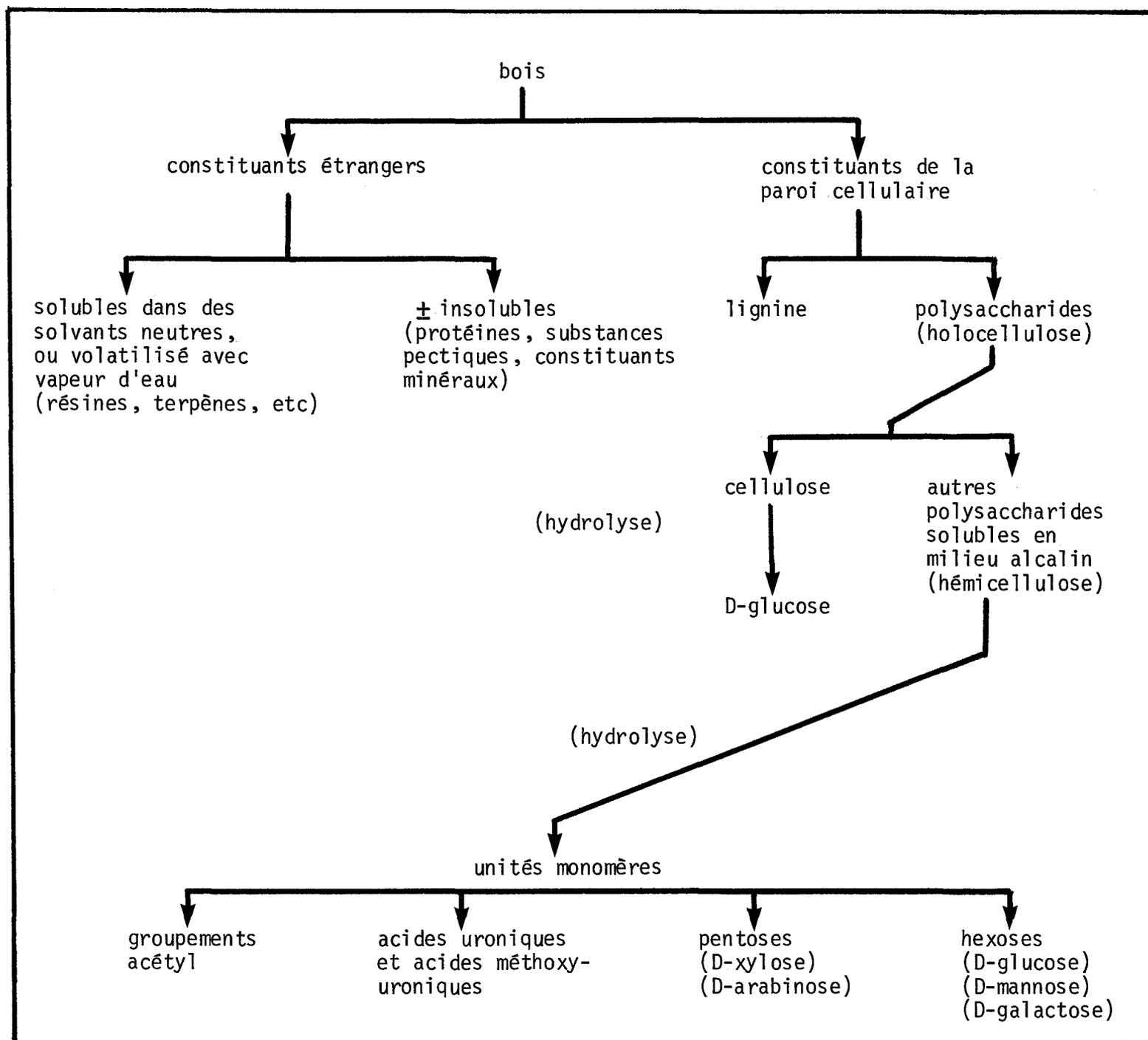
Signalons aussi que ces hétérogénéités chimiques se retrouvent dans l'arbre lui-même. Chez les conifères, par exemple, le bois de coeur contient généralement plus de produits extractibles mais moins de cellulose et de lignine que l'aubier. En outre, au niveau de la structure composée des parois cellulaires (voir l'annexe 1), il y a également une distribution hétérogène des constituants ma-

jeurs; la teneur en cellulose est maximale autour du lumen dans les couches internes de la paroi secondaire et celle en hémicellulose augmente vers l'extérieur de la paroi secondaire tandis que celle en lignine s'avère maximale dans la lamelle centrale.

Ce qui précède explicite la complexité de la composition chimique du bois. Les micro-organismes qui réussissent à pénétrer dans le bois trouveront dès lors divers substrats qu'ils digèreront en fonction des enzymes dont ils disposent. Nous résumons ci-dessous les principaux substrats cellulaires du bois susceptibles à une telle attaque enzymatique (Fogarty et Ward, 1972):

| LOCALISATION | CONSTITUANTS PRINCIPAUX | ENZYME DESTRUCTEURS (HYDROLYTIQUES) |
|------------------|---------------------------------------|-------------------------------------|
| lamelle | pectine protéine lignine | pectinase protéase ? |
| paroi cellulaire | cellulose hémicellulose | cellulase xylanase |
| tore | pectine hémicellulose cellulose | pectinase xylanase cellulase |
| lumen | amidon résines | amylase ? |

FIGURE A.2.1 : SCHEMA IDEALISE DE LA COMPOSITION DU BOIS
(D'APRES BROWNING, 1963).



REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADOLF, B., E. GERSTETTER et W. LIESE. (1972).
 "Untersuchungen über einige Eigenschaften von Fichtenholz nach dreijähriger Wasserlagerung". *Holzforschung*, 26, 18-25.
- BAILEY, I.W. et M.R. VESTAL. (1937).
 "The significance of certain wood-destroying fungi in the study of the enzymatic hydrolysis of cellulose". *J. Arnold Arbor.* 18, 196-205.
- BARGHOORN, E.S. et D.H. LINDER. (1944).
 "Marine fungi: their taxonomy and biology". *Farlowia* 1, 395-467.
- BOUTELJE, J.B. et A.F. BRAVERY. (1968).
 "Observations on the bacterial attack of piles supporting a Stockholm building". *J. Inst. Wood. Sci.*, 20, 47-57.
- BOUTELJE, J.B. et B.H. HOLLMARK. (1972).
 "Studies with interference microscopy on enzymic hydrolysis of fiber walls". *Holzforschung*, 26, 76-81.
- BROWNING, B.L. (1963).
 "The composition and chemical reactions of wood".
dans: "The Chemistry of Wood", B.L. Browning (ed.), Wiley-Interscience, N.Y., U.S.A. Chapitre 3, 57-101.
- BUCHANAN, M.A. (1963).
 "Extraneous components of wood".
dans: "The Chemistry of Wood", B.L. Browning (ed.), Wiley-Interscience, N.Y., U.S.A. Chapitre 7, 313-367.
- CHOU, C.K. et M.P. LEVI. (1971).
 "An electron microscopical study of the penetration and decomposition of tracheid walls of Pinus Sylvestris by Poria vaillantii". *Holzforschung*, 25, 107-112.
- CLAFLIN, T.O. (1968).
 "Reservoir Aufwuchs on inundated trees". *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 87, 97-104.
- COOKE, W.B. (1970).
 "Our mouldy earth. A study of the fungi of our environment with emphasis on water". Research Contract Series Publication No CWR, U.S. Department of Interior, FWPCA, Robert A. Taft Water Research Center, Advanced Waste Treatment Research Laboratory, Cincinnati, U.S.A.
- COURTOIS, H. (1963).
 "Mikromorphologische Befallsymptome beim Holzabbau durch Moderfäulepilze". *Holzforsch. Holzerwert.*, 15, 88-101.
- CREAMER, G.B. (1950).
 "Wood Decay". *Pulp Pap. Can.*, 51, 86-90.

- CZECZUGA, B. (1957).
"The effect of humic compounds on zooplankton". Roczn. Akad. Med. Bialynstoku, 3, 85-126.
- DEEVEY, E.S. (1970).
"Mineral Cycles". Scient. Am., 223, 149-158.
- DUNLEAVY, J.A. et A.J. McQUIRE. (1970).
"The effect of water storage on the cell-structure of Sitka Spruce Picea Sitchensis with reference to its permeability and preservations". J. Inst. Wood Sci., 5, 20-28.
- ELLWOOD, E.L. et B.A. ECKLUND. (1959).
"Bacterial attack of pine logs in pond storage". Forest Prod. J., 9, 283-292.
- FINDLAY, W.P.K. et J.G. SAVORY. (1954).
"Moderfäule. Die Zersetzung von Holz durch niedere pilze". Holz. Roh-u. Werkstoff, 12, 293-296.
- FOGARTY, W.M. (1973).
"Bacteria, enzymes and wood permeability". Process Biochem., 8, 30-34.
- FOGARTY, W.M. et O.P. WARD. (1972).
"Enzyme production by bacteria isolated from water-stored Sitka Spruce (Picea Sitchensis)". J. appl. Bact., 35, 685-689.
- GABE, M. (1968).
"Techniques histologiques". Masson, Paris, France.
- GOLDMAN, C.R. (1972).
"The role of minor nutrients in limiting the productivity of aquatic ecosystems". Nutrients and Eutrophisation Special Symposium, American Society of Limnology and Oceanography, I, 21-40.
- GREAVES, H. (1965).
"The effect of bacterial action on some wood cubes in shake culture". Proc. Symp. Wood and Organisms, Berlin, 61-67.
- GREAVES, M. (1969).
"Micromorphology of the bacterial attack of wood". Wood Science Technology, 3, 150-166.
- GREAVES, H. (1971a).
"The bacterial factor in wood decay". Wood Sci. Technol., 5, 6-16.
- GREAVES, H. (1971b).
"The effect of substrate availability on cellulolytic enzyme production by selected wood-rotting micro-organisms". Aust. J. biol. Sci., 24, 1169-1180.
- HARTIG, R. (1878).
"Die Zersetzungserscheinungen des Holzes der Nadelholzbäume und der Eiche". Berlin, référence citée dans Levy (1965).
- HILLIS, W.E. (1962).
"Wood extractives and their significance to the Pulp and Paper Industries". Academic Press, N.Y., U.S.A.

- IMMERGUT, E.H. (1963).
 "Cellulose".
 dans: "The Chemistry of Wood", B.L. Browning (ed.), Wiley-interscience,
 N.Y., U.S.A. Chapitre 4, 103-190.
- JONES, E.B.G. et J. IRVINE. (1971).
 "The role of fungi in the deterioration of wood in the sea". J. Inst. Wood
 Sci., 29, 31-40.
- JONES, H.G. et L. POTVIN. (1973).
 "Mission de recherche pour étudier la productivité primaire de grands réservoirs hydro-électriques du Bouclier Canadien". Document interne, INRS-Eau,
 Université du Québec, Canada.
- KAARIK, A.A. (1974).
 "Decomposition of Wood".
 dans: "Biology of Plant Litter Decomposition", C.H. Dickinson (ed.), Academic Press, N.Y., U.S.A., I, Chap. 5, 129-174.
- KIRK, I.K. (1971).
 "Effects of microorganisms on lignin". A. Rev. Phytopath., 9, 185-210.
- KIRK, T.K. et T.L. HIGHLEY. (1973).
 "Quantitative changes in structural components of conifer wood during decay by white and brown rot fungi". Phytopath., 63, 1338-1342.
- KLEINHEMPEL, D. (1971).
 "Theoretical aspects of the persistence of organic matter in soils". Pedobiol., 11, 425-429.
- KLEM, G.G. et B. HALVORSEN. (1963).
 "Study of some qualitative properties of Sunken timber". Meddk. Norske Skogforsksv., 18, 311.
- KNUTH, D.T. (1964).
 "Bacteria associated with wood products and their effects on certain chemical and physical properties of wood". Ph. D. Thesis. Univ. Wisconsin, Madison, U.S.A.
- KNUTH, D.T. et E. McCOY. (1962).
 "Bacterial deterioration of pine logs in storage". Forest Prod. J., 12, 437-442.
- LAGLER, F.K. (1969).
 "Man-made lakes, planning and development". FAO, Rome.
- LEENTVAAR, P. (1966).
 "The Brokopondo Lake in Surinam". Verh. Int. Verein. theor. angew. Limnol., 16, 680-684.
- LEVI, M.P. et R.D. PRESTON. (1965).
 "A chemical and microscopic examination of the action of the soft-rot fungus Chaetomium globosum on beechwood (Fagus sylv.)". Holzforschung, 19, 183-190.

- LEVY, J. (1965).
 "The soft-rot fungi: their mode of action and significance in the degradation of wood".
 dans: "Advances in Botanical Research", R.D. Preston (éd.), Academic Press, N.Y., 2, 323-357.
- LIESE, W. (1970).
 "Ultrastructural aspects of woody tissue disintegration". A. Rev. Phytopath., 8, 231-258.
- LUTZ, J.F., C.G. DUNCAN et T.C. SCHEFFER. (1966).
 "Some effects of bacterial action on rotary-cut southern pine veener". Forest. Prod. J., 16, 23-28.
- RODHE, W. (1964a).
 "Effects of impoundment on water chemistry and plankton in Lake Ransaran". Verh. Int. Verein. theor. angew. Limnol., 15, 437-443.
- RODHE, W. (1964b).
 "Effects of impoundment on the feeding habits of brown trout and char in Lake Ransaran". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 15, 444-452.
- SARKANEN, K.V. et C.H. LUDWIG. (1971).
 "Lignins: occurrence, formation, structure and reactions". Wiley - Interscience, N.Y., U.S.A.
- SAVORY, J.G. (1954).
 "Breakdown of timber by Ascomycetes and Fungi imperfecti". Ann. appl. Biol., 41, 336-347.
- SAVORY, J.G. et L.C. PINION. (1958).
 "Chemical aspects of decay of beech wood by Chaetomium globosum". Holzforschung, 12, 99-103.
- SCAN. (1968).
 "Standard Methods". Scandinavian Pulp and Paper Industries, Stockholm, Sweden.
- SCHEFFER, T.C., C.G. DUNCAN et T. WILKINSON. (1969).
 "Condition of pine piling submerged 62 years in river water". Wood Preserving, 47, 22-24.
- SCHUERCH, C. (1963).
 "The Hemicelluloses".
 dans: "The Chemistry of Wood", B.L. Browning (éd.), Wiley-Interscience, N.Y., Chapitre 5, 191-247.
- SHEARER, C.A. (1972).
 "Fungi of the Chesapeake Bay and its tributaries. III. The distribution of wood - inhabiting Ascomycetes and Fungi imperfecti of the Patuxent River". Am. J. Bot., 59, 961-969.
- SIEFERT, K. (1967).
 "Uben der Holzabbau durch Bakterien". Holz. Roh-u. Werkstoff., 25, 377-379.

- SUOLAHTI, O. et A. WALLEN. (1958).
"Der Einflurs der Nasslagerung auf das Wasseraufnahmevermögen des Kiefernspindelholzes". Holz. Roh-u. Werkstoff, 16, 8-17.
- TAPPI. (1970).
"Standard Methods". Technical Association of the Pulp and Paper Institute, N.Y., U.S.A.
- UNLIGIL, H.H. (1969).
"Effect of water storage and Trichoderma infection on penetrability of wood: a bibliography with abstracts". Information Report OP-X-12, Forest Products Laboratory, Forestry Branch, Department of Fisheries and Forestry, Ottawa, Canada, p.
- VALLENTYNE, J.R. (1962).
"Solubility and decomposition of organic matter in nature". Archs. Hydrobiol., 58, 423-434.
- VASIL'EV, O.A. (1965).
"Effect of micro-organisms on pine and Spruce wood kept in water". Les. Zh. Arkhangel'sk, 8, 110.
- VISSER, S.A. (1972).
"A review of the distribution of organic compounds in freshwater lakes or rivers". Afr. J. Trop. Hydrobiol. Fish., 2, 91-108.
- VON HOFSTEN, B. et N. EDBERG. (1972).
"Estimating the rate of degradation of cellulose fibers in water". Oikos, 23, 29034.
- WARD, O.P. et W.M. FOGARTY. (1973).
"Bacterial growth and enzyme production in Sitka Spruce (Picea Sitchensis) sapwood". J. Inst. Wood Sci., 6, 8-12.
- WERNER, A.E. (1964).
"Suspended solids from mill effluents". Canadian Pulp and Paper Association, Technical Section Pacific Coast Branch, Minton, Alberta, Canada, November 5-6.
- WETZEL, R.G. (1972).
"The role of carbon in hard-water marl lakes". Nutrients and eutrophication Special Symposium, American Society of Limnology and Oceanography, I, 84-97.
- WINBERG, G.C. (1972).
"Etudes sur le bilan biologique énergétique et la productivité des lacs en Union Soviétique". Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol., 18: 39-64.