

Influence du charbon actif sur la croissance primaire des plantules de pin gris

Krassimir Naydenov, Francine Tremblay, Yves Bergeron et Venceslas Goudiaby

Résumé : En forêt boréale, les effets bénéfiques du passage du feu sur le substrat de germination ont souvent été liés à la présence de charbon et à son effet adsorbant sur les composés phénoliques qui inhibent la germination et la croissance des semis. L'objectif de la présente étude visait à mettre en évidence l'influence directe du charbon actif sur la germination et la croissance primaire des plantules de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), une espèce très bien adaptée au feu. Quatre concentrations de charbon actif (0, 50, 100 et 150 % par rapport à la masse des semences) combinées à deux températures, respectivement 26 à 27 °C et 18 à 20 °C, ont été testées in vitro à une humidité constante dans des boîtes de Pétri. Les résultats montrent que l'ajout de charbon actif dans le milieu n'a pas eu d'effet significatif sur la germination des semences de pin gris. Pour ce qui est de la croissance des plantules cependant, le charbon actif exerce un effet inhibiteur, lorsque sa concentration dans le milieu est supérieure à 100 %. Une augmentation significative de la croissance a été uniquement observée seulement avec 50 % de charbon combiné à la température plus élevée (26–27 °C). Nous avons noté l'apparition de malformations à l'apex de la racine particulièrement aux températures basses associées à des concentrations élevées de charbon actif dans le milieu.

Abstract: In the boreal forest, the beneficial effect of wildfire on germination substrates has often been linked to the adsorption by charcoal of phenolic compounds detrimental for seedling germination and growth. Our goal was to show that active charcoal has direct positive effects on germination and early growth of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) plantlets, a species well adapted to fire. Four concentrations of active charcoal (0%, 50%, 100%, and 150% seed mass) along with two temperatures (26–27 °C and 18–20 °C) were tested in vitro, in Petri dishes, under constant moisture conditions. Results showed that adding active charcoal to the substrate had no significant effect on jack pine seed germination but inhibited plantlet growth at concentrations over 100%. Significant growth increase was observed only with 50% charcoal at the highest temperature (26–27 °C). Deformities were noted at the apex of radicles, particularly with low temperatures and high levels of active charcoal in the substrate.

[Journal translation]

Introduction

Le feu joue un rôle prépondérant dans les processus de recrutement et de régénération des espèces arborescentes en forêt boréale. La nature du feu et les caractéristiques des écosystèmes passés (structure, composition et développement) influencent la capacité des surfaces brûlées à se régénérer. Les effets bénéfiques du passage du feu sur le substrat de germination et de croissance ont souvent été liés à la présence de charbon et de charbon actif (Horner et al. 1988; Clark et Royall 1995; Zackrisson et al. 1996; Wardle et al. 1998). Une synthèse de la littérature dans le domaine permet de distinguer essentiellement deux champs d'investigation : (i) les caractéristiques physico-chimiques du charbon généré par les feux de forêt et (ii) la physiologie des plantes en présence de charbon dans le sol. Pour le premier groupe, l'accent est mis sur la quantité de charbon (sa masse), sa propriété à adsorber les inhibiteurs physiologiques d'ordre phénoliques, les facteurs à l'origine de l'activation ou de la désactivation du charbon etc. (Hasset et Banwart 1989; Qadeer et al. 1994;

Wurster et al. 1994; Kindzierski et al. 1995). Le second groupe s'intéresse quant à lui au taux de germination des semences et à la croissance des plantules sur un substrat contenant du charbon après des tests in situ (Kunitake et al. 1995; Zackrisson et al. 1996; Wardle et al. 1998; Pausas et al. 2003). La présence de charbon n'implique pas forcément pour ce dernier un pouvoir d'adsorption ni une capacité d'inhibition des complexes phénoliques du sol. En effet, bien qu'il puisse être actif, il peut aussi avoir perdu de son activité suite au délavage par la pluie ou la neige ou à la présence de divers composés phénoliques contenus dans le sol. La capacité d'adsorption du charbon dépendra entre autre de (i) son activité chimique et (ii) de ses caractéristiques physiques comme la dimension des particules constitutives (déterminant une surface d'activité plus ou moins importante).

Le feu est considéré comme un facteur écologique important dans l'autoécologie et la synécologie des pins (Heinselman 1981; Johnson 1992; Agee 2000; Kafka et al. 2001). Les pins sont dans une grande majorité des espèces pionnières (s'établissant en début de succession végétale), et leur pré-

Reçu le 17 juin 2005. Accepté le 17 novembre 2005. Publié sur le site Web des Presses scientifiques du CNRC, à <http://rcrf.nrc.ca>, le 21 mars 2006.

K. Naydenov¹, F. Tremblay, Y. Bergeron et V. Goudiaby. Chaire Conseil national de la recherche scientifique, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue et Université du Québec à Montréal (CRSNG-UQAT-UQAM) en aménagement forestier durable, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445, boulevard de l'Université, Rouyn-Noranda, QC J9X 5E4, Canada.
1. Auteur correspondant (courriel : Krassimir.Naydenov@uqat.ca).

dominance dans le paysage est souvent le résultat d'un historique particulier du régime des feux (intensités faibles, modérées ou sévères).

Le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) compte parmi les espèces les mieux adaptées au feu. En forêt boréale, il n'existe pas d'espèces ayant si bien intégré les feux dans leur cycle de développement. Les plantes que l'on retrouve associées aux peuplements de pin gris sont généralement les *Ericaceae* et *Vaccinium* spp. souvent associées à des lichens (*Cladina* spp.). Une association entre des conifères ombrophiles (*Picea* spp. et *Abies* spp.) et *Ericaceae-Vaccinium* entraîne une accumulation assez importante dans le sol de composés phénoliques inhibant la germination et la croissance de semis (Jaderlund et al. 1996, 1997; Wallstedt et al. 1997; Zackrisson et al. 1997).

L'objectif de notre étude visait à évaluer l'effet direct du charbon actif sur la germination et la croissance primaire du pin gris. Le charbon est fréquemment ajouté au milieu de culture in vitro pour favoriser l'enracinement et l'allongement des plantules (Pullman et al. 2005). Nous avons émis l'hypothèse que la présence de charbon actif stimulerait le processus de germination et la croissance des plantules chez le pin gris. Les travaux antérieurs ont utilisé une large variabilité de mode et de conditions préparatoires comme la température, le type de bois, les dimensions des particules du charbon etc. (Qadeer et al. 1994; Wurster et al. 1994; Kindzierski et al. 1995; Wardle et al. 1998). Dans le cadre de notre étude, ces variabilités ont été minimisées par l'utilisation d'un charbon standard préparé par le même fabricant en tenant compte de caractéristiques permanentes d'activité chimique et de la dimension des particules constitutives du charbon. L'utilisation d'un charbon actif standard offre la possibilité d'une meilleure comparaison entre les variables testées mais également d'une comparaison plus objective entre les résultats obtenus par différentes équipes de recherche. L'effet de différentes concentrations de charbon actif a été testé à deux températures correspondant respectivement à la température où les semences de pin gris commencent à germer (autour de 18 °C) et la température optimale de germination de celles-ci (environ 27 °C) (Ackerman et Farrar 1965; Rudolf 1965; Cayford et al. 1967).

Matériel et méthode

Des semences de *Pinus banksiana* (Lamb.) représentatives des régions comprises entre les latitudes 45° 56' et 50° 45' N. et les longitudes 66° 25' et 79° 25' O. nous ont été fournies par le ministère des Ressources naturelles et de la faune du Québec. Les lots de semences ont été récoltés à la même période et ont été soumis aux mêmes conditions d'extraction et de conservation. De plus, les semences n'ont été ni stérilisées, ni traitées avec des fongicides ou des composés chimiques afin de minimiser les effets autres que ceux du charbon actif sur la physiologie et le développement primaire des plantules.

Au début de l'expérience, 5 g de semences ont été prélevés dans chaque lot de semences fournis par le ministère et déposés dans un contenant unique. Un total de 280 semences par traitement par répétition a été prélevé aléatoirement. Dans notre plan d'expérience, nous considérons le traitement comme étant une combinaison entre deux régimes de températures

et quatre concentrations de charbon actif. Chaque traitement est répété trois fois. Quatre concentrations de charbon actif (CCA) ont été utilisées et déterminées en fonction de la masse des semences disposées dans chaque boîte de Pétri selon l'échelle suivante : 0, 50, 100 et 150 %. Ces concentrations correspondent approximativement à 0, 630, 1260 et 1890 kg de charbon actif/ha (dimension \approx 0,8–1,0 mm). Zackrisson et al. (1996) et Wardle et al. (1998) trouvent des quantités équivalentes de charbon actif en conditions naturelles après feu en forêt boréale. Un charbon actif de bois standard de 100 à 400 mesh (environ 64–254 μ m de diamètre, Sigma-Aldrich Cat. n° C-3345) a été appliqué uniformément sur du papier filtre (VWR-Brand) disposé dans les boîtes de Pétri. Les semences ont ensuite été mises à germer dans ces dernières. Deux gammes de températures ont été adoptées : « élevée » 26–27 °C (\pm 1 °C) et « basse » 18–20 °C (\pm 1 °C), la photopériode a été fixée à 12 h, et de l'eau déionisée (pH 7 \pm 0,1) a été ajoutée au milieu d'incubation.

Vingt semences ont été uniformément réparties par boîte de Pétri (90 mm de diamètre \times 40 mm de hauteur). La durée de l'expérimentation a été fixée à 6 jours en plus des 4 premiers jours nécessaires pour l'imbibition des graines et l'activation des processus physiologiques. L'expérimentation a été stoppée juste après le 10^e jour pour éviter que l'« effet dimension de la boîte de Pétri » influe sur la croissance des plantules. Le suivi de la croissance a été effectué par une mesure quotidienne de la longueur totale des plantules allant de la partie aérienne à la portion racinaire. Dans les premiers stades de développement, la racine, normalement séparée de la partie aérienne par le collet, est très difficilement différenciable de cette dernière. Toutes les observations ont été faites pendant la même période de la journée, et les semences n'ayant pas germé à l'issue de l'expérience ont été exclues des analyses de données. Une échelle de 5 mm a été choisie pour classer les différents stades de croissance primaire des plantules. Neuf groupes en tout ont alors été définis sur la base de cette échelle : 0 (pas de germination), 0–5, 5–10, 10–15, 15–20, 20–25, 25–30, 30–35 et >35 mm. Le matériel et les instruments utilisés ainsi que l'environnement de travail ont été stérilisés afin de réduire toute contamination extérieure. La courte durée de l'expérimentation (10 jours) a permis de minimiser le développement de germes pathogènes non éliminés par la stérilisation des graines. Toutefois, dans le cas où une contamination provenant des téguments des semences a été notée en cours d'expérience, l'unité expérimentale (la boîte de Pétri) a été éliminée.

Un taux moyen de germination et une valeur moyenne de la longueur totale des plantules (de la racine jusqu'à la base des cotylédons) ont été calculés pour chaque boîte de Pétri ayant été soumise aux mêmes conditions pour un intervalle de temps donné. Les valeurs moyennes des traitements ont été soumises à l'analyse de variance (ANOVA) suivi d'un test de comparaisons multiples de moyennes (Scheffé : SAS Institute Inc. version 8.2). Les traitements ont également été comparés à l'aide d'une analyse factorielle (AF) à l'aide de Statistica (version 5.5).

Résultats

Au dernier jour d'observation, l'accroissement moyen des plantules, tous traitements confondus, est de 25,7 mm pour

Tableau 1. Accroissement moyen des plantules, fréquence de malformations apicales radiculaires et taux de germination des semences de pin gris à chaque journée d'observation en fonction de la température et de la concentration en charbon actif.

Concentration de charbon actif (%)	Taux de germination (%)	Fréquences de malformations apicales radiculaires (%)	Accroissement moyen des plantules (mm)
Température basse (18–20 °C)			
0	75,83 (20,92)	0,00 (nd)	31,9 (0,58)
50	74,76 (24,39)	0,00 (nd)	30,2 (0,79)
100	78,45 (19,95)	8,21 (7,31)	21,4 (0,80)
150	72,62 (21,36)	28,33 (10,91)	12,1 (0,65)
Moyenne	75,42 (21,63)	9,14 (13,31)	23,9 (0,71)
Température élevée (26–27 °C)			
0	76,78 (16,52)	0,00 (nd)	29,6 (0,87)
50	79,17 (17,63)	0,00 (nd)	33,8 (0,63)
100	81,43 (19,73)	0,00 (nd)	27,4 (1,25)
150	79,17 (16,41)	3,21 (4,79)	18,9 (1,19)
Moyenne	79,14 (17,54)	0,80 (2,75)	27,5 (0,65)
Total	77,28 (19,75)	4,97 (10,47)	25,7 (0,49)

Nota : Les graines n'ayant pas germé ont été exclues du calcul des moyennes de la longueur des plantules. Les écarts types sont présentés entre parenthèse. nd, non disponible.

un taux moyen de germination de 77,3 % (tableau 1). Le taux moyen de germination reste relativement stable. Pour des semences mises à germer sous une concentration de charbon actif donnée, aucune différence significative n'est observée entre les températures faibles ($F_{[3,164]} = 0,52, p > 0,05$) et celles élevées ($F_{[3,164]} = 0,48, p > 0,05$). Pour les quatre concentrations de charbon actif (CCA) testées, la longueur totale moyenne des plantules pour un jour d'observation donné est d'environ 9 à 24 % plus importantes aux températures élevées. Nous avons noté l'apparition de malformations à l'apex de la radicule dans 4,9 % des cas. Ces malformations qui se manifestent par une réduction du diamètre radiculaire sont souvent associées à des nécroses. La fréquence de ces malformations est en moyenne 11 fois plus élevée aux températures basses (9,14 % à 18–20 °C; $F_{[3,164]} = 18,9, p < 0,001$) comparativement aux températures élevées (0,80 % à 26–27 °C, $F_{[3,164]} = 167,7, p < 0,001$).

Au 10^e jour de l'expérimentation et à la température de 18–20 °C, la longueur moyenne des plantules atteint 26,1 mm. La croissance est significativement plus élevée en absence de charbon actif (35,0 mm) et pour des taux de charbon actif de 50 % (32,9 mm) comparativement aux traitements dont les taux de charbon actif sont de 100 et 150 % (fig. 1). Les tendances sont similaires pour toute la période d'observation. Aux concentrations 100 et 150 % de CCA, des malformations au niveau de l'apex des radicules apparaissent dans 8,2 et 28,3 % des cas respectivement (tableau 1).

Une augmentation de la température modifie quelque peu l'influence des différentes concentrations de charbon actif sur le développement des plantules. Au 10^e jour de l'expérimentation et à la température de 26–27 °C, la croissance est significativement supérieure à 50 % de CCA (36,9 mm) suivie de 0, 100 et 150 % (fig. 1). La même tendance est observée jusqu'au 6^e jour d'observation avec toutefois une différence qui augmente avec le temps. La croissance obtenue à 0 % n'est pas significativement différente de celle obtenue à 100 % (31,9 vs 29,9) et est significativement plus faible lorsque la concentration en charbon actif atteint 150 %. Des

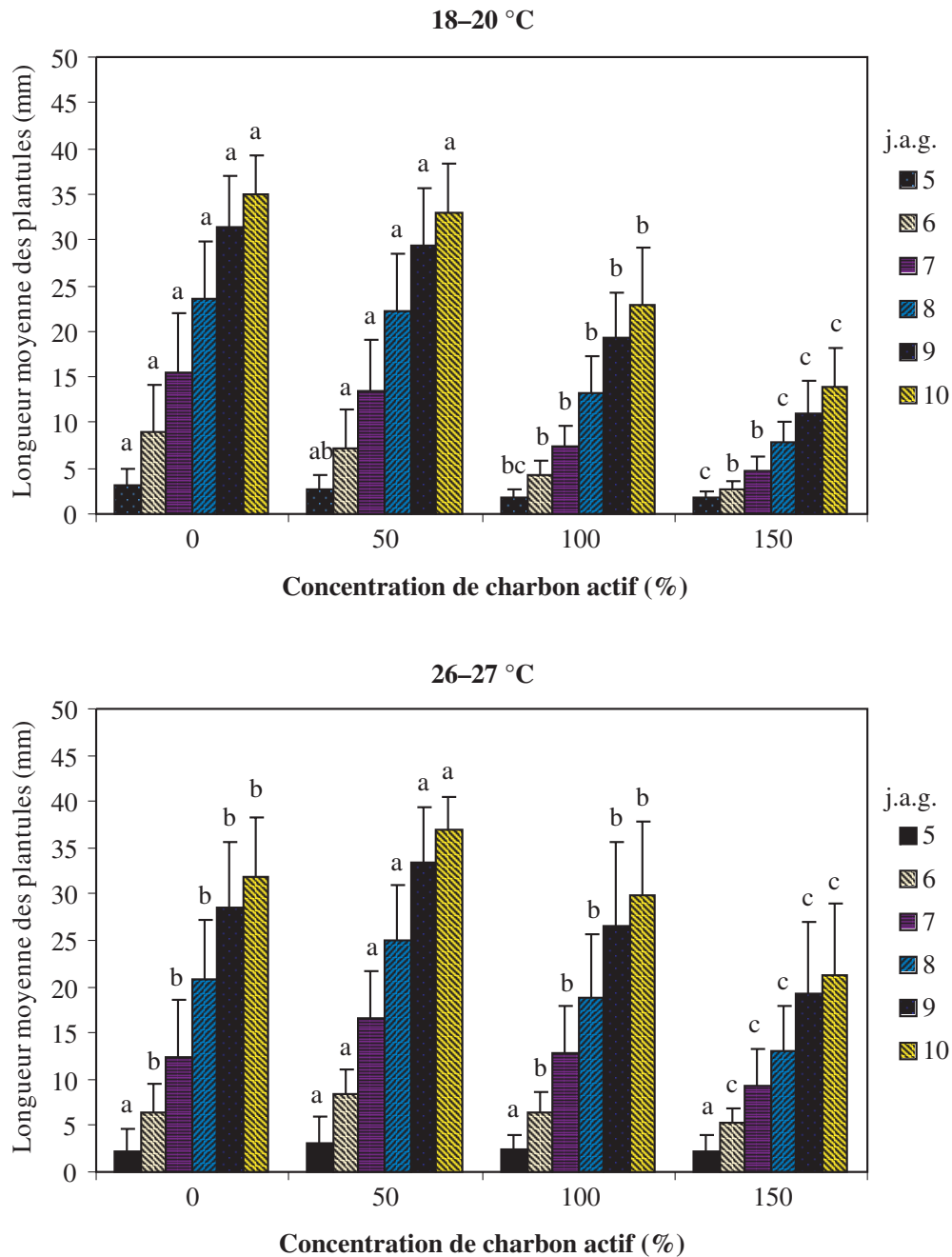
malformations sont notées au niveau de l'apex des radicules seulement pour la concentration de charbon actif de 150 % (tableau 1), et leur fréquence d'apparition est alors de 3,2 %.

L'analyse comparative de la croissance obtenue avec les quatre concentrations de charbon actif sous les deux régimes de températures à l'aide de l'analyse factorielle permet de classer les huit couples de facteurs testés (températures basse et élevée + CCA) en deux groupes (fig. 2). Tous les paramètres mesurés (sauf le pourcentage de germination) contribuent de façon significative aux deux variables canoniques ($>0,7$ à $p \leq 0,05$). Le premier groupe (18–20 °C, 0 % CCA; 18–20 °C, 50 % CCA; 26–27 °C, 0 % CCA; 26–27 °C, 50 % CCA; et 26–27 °C, 100 % CCA) présente des conditions favorables pour le développement des plantules de pin gris (cercle avec ligne). Le second groupe (18–20 °C, 100 % CCA; 18–20 °C, 150 % CCA; et 26–27 °C, 150 % CCA) quant à lui présente des conditions non adéquates pour une croissance primaire optimale (cercle en pointillés). À proximité du centre théorique (0,00/0,00), il apparaît un gradient de réactions physiologiques du développement primaire des plantules de pin gris. Les conditions qui permettent un développement optimum sont notées pour 26–27 °C, 50 % CCA, alors que les plus défavorables sont observées pour 18–20 °C, 150 % CCA. Les différences notées dans le cas présent sont en accord avec les résultats des figures 1 et 2 et du tableau 1 précédents.

Discussion

Le lien entre la masse des semences et le développement des plantules a fait l'objet de quelques investigations. Les relations entre l'effet du feu et la masse des semences ont été observées chez des espèces moins bien adaptées au feu, telles que *Pinus canariensis* (C. Smith) et *Pinus pinaster* (Aiton), voir Escudero et al. (1997, 1999, 2002) et Escudero et Pérez-Garcia (2000). Les semences ayant une masse plus élevée donnent des plantules plus vigoureuses (Dobrinov 1983; Toon et al. 1991; Banovetz et Scheiner 1994; Milberg et al. 1996). Ce facteur a été contrôlé lors de nos essais dans la

Fig. 1. Valeurs moyennes de la croissance primaire des plantules de pin gris entre 5 et 10 jours après germination (j.a.g.) pour les quatre concentrations de charbon actif (0, 50, 100 et 150 %) aux deux températures testées : basse 18–20 °C et élevée 26–27 °C (les graines non germées sont exclues du calcul des valeurs moyennes de la croissance). Les moyennes entre les traitements ont été comparées pour chacun des jours d'observation. Les valeurs avec la même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 % selon le test de Scheffé.

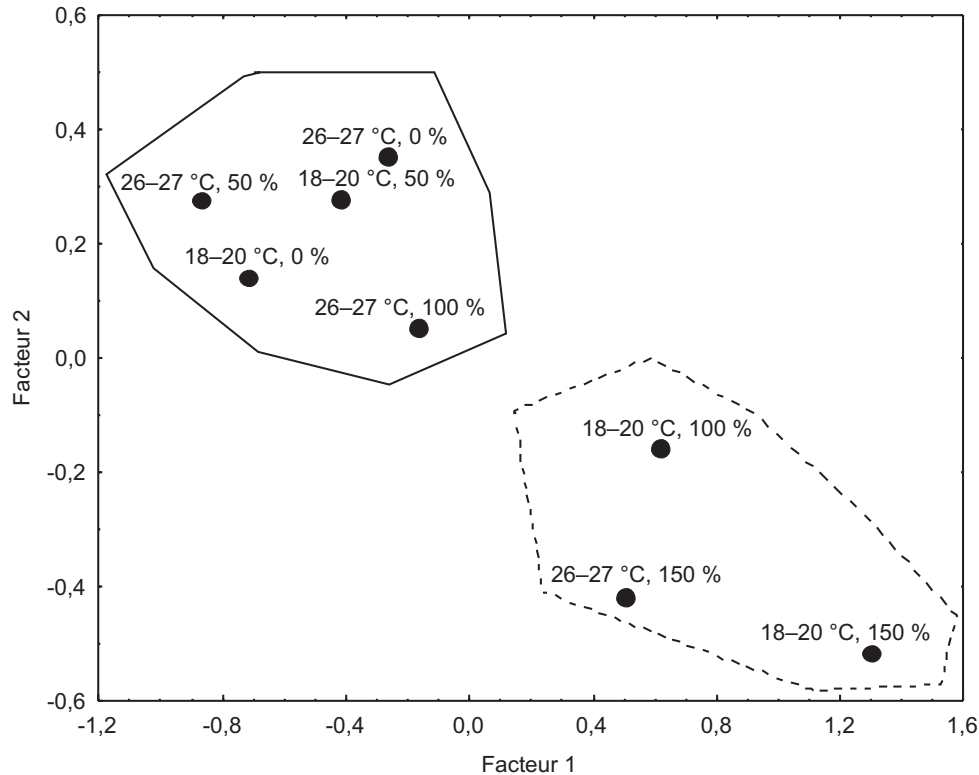


mesure où la masse des semences était utilisée afin de déterminer la quantité de charbon actif contenue dans chaque boîte de Pétri. Les résultats obtenus et les conclusions tirées sont indépendants du facteur « masse des semences ».

La capacité d'adsorption active du charbon est connue, mais son influence sur la physiologie des plantes l'est moins bien. Le charbon présente en milieu de culture in vitro des effets positifs ou négatifs suivant sa concentration dans le milieu de culture, les espèces concernées et leurs étapes de propagation (Paek et Yeung 1991; Conchou et al. 1992;

Omura et Hidaka 1992; Toldi et al. 1996). Cette conclusion a également été faite sur quelques espèces du genre *Pinus* (Kaul 1990; Martinez-Pulido et al. 1990; Garcia-Ferriz et al. 1994; Dumas et Monteuis 1995). Cependant, il n'existe à notre connaissance pas d'études sur l'influence du charbon actif sur la croissance primaire des plantules de pin gris. Nos résultats montrent un effet significatif de la quantité relative de charbon sur la croissance des jeunes plantules. Toutefois, contrairement à notre hypothèse de départ, la présence de charbon ne stimule pas la croissance mais a plutôt un effet

Fig. 2. Analyse factorielle des valeurs moyennes de la croissance primaire des plantules de pin gris entre 5 et 10 jours après germination pour les quatre concentrations de charbon actif (0, 50, 100 et 150 %) aux deux températures testées : basse 18–20 °C et élevée 26–27 °C (les graines non germées sont exclues du calcul des valeurs moyennes de la croissance).



inhibiteur, particulièrement au-delà de concentrations égales ou supérieures à 100 %. Seule la concentration 50 % à températures élevées a stimulé significativement la croissance. La présence de charbon exercerait alors un effet bénéfique en adsorbant les produits secondaires du métabolisme (phénols, tanins etc.) de la graine sans mobiliser les nutriments qui sont rapidement assimilés par la plantule.

Outre ses capacités d'adsorption des composés phénoliques, il a été démontré que l'ajout de charbon actif au milieu de culture augmentait significativement la concentration endogène d'acide indole acétique, une auxine, dans les tissus embryogènes de mélèze (Von Aderkas et al. 2002). Il apparaît donc plausible que l'exposition des plantules de pin gris à des concentrations élevées de charbon stimule la synthèse d'acide indole acétique ou crée un déséquilibre auxine–cytokinine, ce qui limiterait la croissance des semis. La présence de malformations au niveau de l'apex des racicules à des concentrations élevées de charbon supporte cette hypothèse. En effet, la croissance des racines est inhibée à des concentrations plus faibles d'auxine comparativement à la tige. De plus, l'apparition de malformations au niveau des racines est fréquemment observée en culture *in vitro* en présence d'auxines. Par ailleurs, les CCA maximales utilisées lors de notre expérience sont de 150 %, et représentent des valeurs probablement plus élevées que celles rencontrées en moyenne dans la nature (voir Matériel et méthode). En effet, des concentrations en charbon actif aussi élevées ne sont observées qu'à proximité des arbres brûlés à grand diamètre et complètement carbonisés. Selon Zackrisson et al. (1996), la quantité de charbon actif dans les sols se situerait à environ

984 kg/ha (± 304) et même quelquefois à plus de 2074 kg/ha (± 426). Ces différentes variations dépendent dans une large mesure de la sévérité des feux et des caractéristiques de la forêt brûlée (composition, structure d'âge, diamètre et hauteur). Avec le temps, les phénomènes climatiques postérieurs comme les vents, la pluie, la neige, la microtopographie du terrain et les conditions écologiques tendent à uniformiser spatialement l'activité chimique du charbon actif. Par ailleurs, l'activité chimique du charbon actif est détectable, même après une période de 10 ans (Zackrisson et al. 1996).

Après le passage du feu, il y aurait une accumulation de charbon actif et de cendres (pendant l'été) formant ainsi un substrat sur lequel les semences germeraient au printemps suivant. Au cours de cette période, le charbon actif entrerait en contact avec les composés phénoliques naturels du sol et perdrait une partie de son activité chimique. Le printemps offre aux semences un milieu plus équilibré d'un point de vue chimique, caractérisé par une réduction de la quantité de phénols qui joueraient un rôle inhibiteur et l'expression des potentialités maximales du charbon actif.

Le pin gris s'installe immédiatement après le passage du feu, et cela dans une variété de microsites susceptibles de stimuler ou d'inhiber la croissance des plantules (Thomas et Wein 1985, 1990). Une croissance plus vigoureuse (dans un microsite favorable) permet à la racicule d'atteindre plus rapidement le sol minéral et d'augmenter ainsi les chances d'établissement du jeune semis. Nos résultats démontrent que la croissance du pin gris est influencée à la fois par la température et par la concentration de charbon actif. Ces résultats ne remettent pas en cause l'effet indirect du charbon

actif via la suppression de l'inhibition de croissance induite par les composés « allélopathiques ». Ils démontrent toutefois un effet direct (plutôt inhibiteur à concentrations élevées) du charbon sur la croissance des jeunes semis de pin gris, ce qui n'avait pas été testé jusqu'à présent.

Remerciements

Les auteurs présentent leurs remerciements à I. Naydenova, M. Naydenov, N. Lecomte, M.H. Longpré, F. Bégin et Y. Poirier pour leur assistance technique. La réalisation de cette recherche a été rendue possible grâce à un financement post-doctoral accordé à K. Naydenov et V. Goudiaby par la Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable et une subvention du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie accordée à F. Tremblay.

Bibliographie

- Ackerman, R.F., et Farrar, J.L. 1965. The effect of light and temperature on the germination of jack pine and lodgepole pine seeds. University of Toronto, Faculty of Forestry, Toronto, Ont. Tech. Rep. 5.
- Agee, J.K. 2000. Fire and pine ecosystems. *Dans Ecology and biogeography of Pinus*. Sous la direction de D.M. Richardson. Cambridge University Press, Cambridge, UK. p. 193–218.
- Banovetz, S.J., et Scheiner, S.M. 1994. The effect of seed mass on the seed ecology of *Coreopsis lanceolata*. *Am. Midl. Nat.* **131** : 65–74.
- Cayford, J.H., Chrosciewicz, Z., et Sims, H.P. 1967. A review of silvicultural research in jack pine. Forestry Branch Publication 1173, Canadian Department Forestry and Rural Development, Canadian Forestry Service, Ottawa, Ont.
- Clark, J.S., et Royall, P.D. 1995. Transformation of a northern hardwood forest by aboriginal fire: charcoal evidence from Crawford lake. Ontario, Canada. *Holocene*, **5** : 1–9.
- Conchou, O., Nichteriein, K., et Vomel, A. 1992. Shoot tip culture of *Arnica montana* for micropropagation. *Planta Med.* **58** : 73–76.
- Dobrinov, I. 1983. Genetic and selection of forest tree. Zemizdat, Sofia, Bulgarie.
- Dumas, E., et Monteuuis, O. 1995. *In vitro* rooting of micro-propagated shoots from Juvenile and mature *Pinus pinaster* explants — influence of activated charcoal. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* **40** : 231–235.
- Escudero, A., et Pérez-García, F. 2000. Are larger seeds of some Spanish pines positively selected by fire? *Acta Oecol.* **21** : 245–256.
- Escudero, A., Barrero, S., et Pita, J.M. 1997. Effect of high temperatures and ash on the germination of two Iberian pines (*Pinus nigra* ssp. *salzmannii*, *P. sylvestris*). *Ann. For. Sci.* **54** : 571–579.
- Escudero, A., Sanz, M^a, et Pita, J.M. 1999. Probability of germination after heating treatment of Spanish pines. *Ann. For. Sci.* **56** : 511–520.
- Escudero, A., Pérez-García, F., et Luzuriaga, A.L. 2002. Effects of light, temperature and population variability on germination response of seven Spanish pines. *Seed Sci. Res.* **12** : 261–271.
- García-Ferriz, L., Serrano, L., et Pardos, J.A. 1994. *In vitro* shoot organogenesis from excised immature cotyledons and micro-cutting production in stone pine. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* **36** : 135–140.
- Hasset, J.J., et Banwart, W.L. 1989. The adsorption of nonpolar organics by soil and sediments. *Dans Reactions and movement of organic chemicals in soils*. Sous la direction de B.L. Sawhney et K. Brown. American Society of Agronomy Madison, Wisc. p. 31–80.
- Heinselman, M.L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. *Dans Forest succession: concepts and applications*. Sous la direction de D.C. West, H.H. Shugart et D.B. Botkin. Springer-Verlag, New York.
- Horner, J.D., Gosz, J.R., et Cates, R.G. 1988. The role of carbon-based plant secondary metabolites in decomposition in terrestrial ecosystems. *Am. Nat.* **132** : 369–383.
- Jaderlund, A., Zackrisson, P., et Nilsson, M.-C. 1996. Effects of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) litter on seed germination and early seedling growth of four boreal tree species. *J. Chem. Ecol.* **22** : 973–986.
- Jaderlund, A., Zackrisson, P., Dahlberg, A., et Nilsson, M.-C. 1997. Interference of *Vaccinium myrtillus* on establishment, growth and nutrition of *Picea abies* seedlings in a northern boreal site. *Can. J. For. Res.* **27** : 2017–2025.
- Johnson, E.A. 1992. Fire and vegetation dynamics: Studies from the North American boreal forest. Cambridge University Press, Cambridge, R.-U.
- Kafka, V., Gauthier, S., et Bergeron, Y. 2001. Fire impacts and crowning in the boreal forest: study of a large fire in western Quebec. *Int. J. Wildland Fire*, **10** : 119–127.
- Kaul, K. 1990. Factors influencing *in vitro* micropropagation of *Pinus strobus* L. *Biol. Plant* **32** : 266–272.
- Kindziarski, W.B., Fedorak, P.M., Gray, M.R., et Hruday, S.E. 1995. Activated carbon and synthetic resin as support material for methanogenic phenol-degrading consortia — comparison of phenol-degrading activities. *Water Environ. Res.* **67** : 108–117.
- Kunitake, H., Nakashima, T., Mon, K., Tanaka, M., et Mii, M. 1995. Plant regeneration from mesophil protoplasts of lisianthus (*Eustoma grandiflorum*) by adding activated charcoal into protoplast culture medium. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* **43** : 59–65.
- Martinez-Pulido, C., Harry, I.S., et Thorpe, T.A. 1990. *In vitro* regeneration of plantlets of Canary Island pine (*Pinus canariensis*). *Can. J. For. Res.* **20** : 1200–1211.
- Milberg, P., Andersson, L., Elfverson, C., et Regner, S. 1996. Germination characteristics of seeds differing in mass. *Seed Sci. Res.* **6** : 191–197.
- Omura, M., et Hidaka, T. 1992. Shoot tip culture of Citrus. II. Longevity of cultured shoots. *Bull. Fruit Tree Res. Stn.* **22** : 37–47.
- Paek, K.Y., et Yeung, E.C. 1991. The effects of 1-naphthalene acetic acid and N6-benzyladenine on the growth of *Cymbidium forrestii* rhizomes *in vitro*. *Plant Cell. Tissue Organ Cult.* **24** : 65–71.
- Pausas, J.G., Ouadah, N., Ferran, A., Gimeno, T., et Vallejo, R. 2003. Fire severity and seedling establishment in *Pinus halepensis* woodlands, eastern Iberian Peninsula. *Plant Ecol.* **169** : 205–213.
- Qadeer, R., Hanif, J., Saleem, M.A., et Afzal, M. 1994. Characterization of activated charcoal. *J. Chem. Soc. Paki.* **16** : 229–235.
- Rudolf, P.O. 1965. Jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.). *Dans Silvics of forest trees of the United States*. Sous la direction de H.A. Fowells. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 271.
- Thomas, P.A., et Wein, R.W. 1985. Delayed emergence of four conifer species on postfire seedbeds in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* **15** : 727–729.
- Thomas, P.A., et Wein, R.W. 1990. Jack pine establishment on ash from wood and organic soil. *Can. J. For. Res.* **20** : 1926–1932.

- Toldi, O., Gyulai, G., Kiss, J., Tamas, I.A., et Balazs, B. 1996. Antiauxin enhanced microshoot initiation and plant regeneration from epicotyl-originated thin-layer explants of sugarbeet (*Beta vulgaris* L.). *Plant Cell Rep.* **15** : 851–854.
- Toon, G., Haines, R.J., et Dieters, M.J. 1991. Relationship between seed weight, germination time and seedling height growth in *Pinus caribaea* Morelet var. *hondurensis* Barrett and Golfari. *Seed Sci. Technol.* **19** : 397–402.
- Von Aderkas, P., Label, P., et Lelu, M.A. 2002. Charcoal affects early development and hormonal concentrations of somatic embryos of hybrid larch. *Tree Physiol.* **22** : 431–434.
- Wallstedt, A., Nilsson, M.-C., Odham, G., et Zackrisson, O. 1997. A method to quantify the allelopathic compound Batatasin-III in extract from *Empetrum hermaphroditum* using gas chromatography: applied on extracts of leaves from different ages. *J. Chem. Ecol.* **23** : 2345–2355.
- Wardle, D.A., Zackrisson, O., et Nilsson, M.-C. 1998. The charcoal effect in Boreal forests: mechanisms and ecological consequences. *Oecologia*, **115** : 419–426.
- Wurster, D.E., Kolling, W.M., et Knosp, B.M. 1994. Computer modeling of adsorption on an activated-charcoal surface. *J. Pharmacol. Sci.* **83** : 1717–1722.
- Zackrisson, O., Nilsson, M.-C., et Wardle, D.A. 1996. Key ecological function of charcoal from wildfire in the Boreal forest. *Oikos*, **77** : 10–19.
- Zackrisson, O., Nilsson, M.-C., Dahlberg, A., et Jaderlund, A. 1997. Interference mechanisms in conifer – *Ericaceae* – feathermoss communities. *Oikos*, **78** : 9–20.