Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Band: 51 (1916-1917)

Heft: 191

Artikel: Observations critiques concernant la théorie mécanique de l'accroissement en épaisseur des arbres

Autor: Jaccard, Paul

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-269912

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 13.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Observations critiques concernant la théorie mécanique de l'accroissement en épaisseur des arbres [1]

PAR

PAUL JACCARD

PROFESSEUR A ZURICH

Dans une conférence richement documentée, intitulée *Technische Prinzipien in der Natur* et publiée par *Zeitschrift des österr. Ingenieur- und Architektenvereins*, 1915 (Nr. 46 und 47), le Dr. A. LEON, après avoir exposé les principes mécaniques d'après lesquels sont construits les diverses pièces osseuses du squelette des animaux ainsi que leurs muscles et leurs tendons, examine également les principes de statique d'après lesquels sont construits les arbres; il reproduit à cette occasion le point de vue de SCHWENDENER et de METZGER, que partagent également, plus ou moins, la plupart des forestiers et bon nombre de botanistes.

Dans la discussion qui suivit l'exposé du Dr A. LEON et dont un résumé figure dans la publication sus-mentionnée, le professeur A. CIESLAR exprime l'avis que ni la théorie de Metzger considérant la tige des arbres comme

[1] Ce travail sert de réponse à diverses objections qui m'ont été faites à la suite de ma première publication concernant les causes de l'accroissement en épaisseur des arbres : *Eine neue Auffassung über die Ursachen des Dickenwachstums der Bäume* (« Naturwiss. Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft. München, 1913. »)

Depuis, j'ai publié sur le même sujet : *Neue Untersuchungen über die Ursachen des Dickenwachstums* (même journal, 1915), et *Sur les causes de la forme des arbres* (« Revue générale de botanique. Paris, 1916 »). travaux auxquels il est fait allusion dans la présente note.

des fûts d'égale résistance vis-à-vis du vent, ni la mienne, qui — dit-il — voudrait expliquer la forme acquise par la tige des arbres en les envisageant uniquement comme des fûts d'égale capacité circulatoire pour l'eau [1], ne sont entièrement vraies, mais que la vérité est entre deux, les arbres devant satisfaire à la fois à des exigences mécaniques et physiologiques.

Je tiens tout d'abord à relever que nulle part je n'ai dit que la forme du fût des arbres s'expliquait *uniquement* par les exigences de la circulation de l'eau. La conclusion de mon premier travail, le seul publié au moment de la conférence du Dr A. Leon, est formulée comme suit :

« La tige de l'épicéa ne peut pas être considérée comme un fût d'égale résistance ; sa forme s'explique d'une façon beaucoup plus satisfaisante lorsqu'on l'envisage comme un fût d'égale capacité conductrice de l'eau. »

Il est bien évident que pour être viables et porter à plusieurs mètres au-dessus du sol leurs organes assimilateurs, pour assurer pendant des années, pendant des siècles même, leur accroissement continu et leur stabilité, les arbres doivent avoir une solidité suffisante et qu'ils ne sauraient présenter dans leur construction des particularités nettement contraires aux exigences de la statique. Aussi n'ai-je jamais et nulle part prétendu le contraire. Ce que je crois avoir établi par contre, c'est :

1° que les arbres ne sont pas construits avec le minimum de matériel nécessaire pour assurer leur maximum de résistance ;

2° que, dans des conditions de croissance sensiblement constantes, leur résistance vis-à-vis de la flexion va en augmentant avec l'âge ;

3° que leur résistance à la flexion n'est pas la même aux divers niveaux du fût au-dessous de la cime, *sans*

[1] « Dass er (Jaccard) die Form des Baumschaftes lediglich als den Anforderungen der Wasserleitung entsprechend auffast. » (loc. cit. p. 929.)

d'ailleurs que les inégalités observées l'empêchent d'avoir une solidité suffisante dans la plupart des cas ;

4° que, par contre, le niveau correspondant au minimum de solidité, niveau variant avec l'âge et les conditions de développement de l'arbre, concorde selon toute probabilité avec la hauteur à laquelle en cas d'ouragan la tige saine se brise [1].

Je n'ai jamais mis en doute non plus les résultats des mesures extrêmement nombreuses effectuées par les forestiers, mesures établissant que la forme du fût « plein » d'un épicéa à croissance régulière se rapproche et souvent même concorde avec celle d'un paraboloïde ; ce que j'ai mis en doute, par contre, c'est :

1° que cette forme géométrique spécifique *ait pris naissance et qu'elle se maintienne* grâce à l'action mécanique d'un facteur aussi irrégulier que le vent, dont l'intensité, la direction et la fréquence varient considérablement d'une contrée à l'autre, sans qu'on observe cependant dans la tige des arbres à croissance régulière des variations de forme correspondantes [2] ;

2° qu'en considérant la forme des arbres comme étant avant tout autre facteur déterminée par les exigences de la statique, on ne saurait, ni du point de vue darwinien, ni du point de vue lamarkien, expliquer la facilité avec laquelle les organes végétaux *réagissent actuellement* vis-à-vis des influences mécaniques, spécialement vis-à-vis des tensions-compressions. Car, de deux choses l'une : ou

[1] A. Leon, lui, voit justement dans ce fait une preuve de l'égale résistance du fût à tous ses niveaux lorsqu'il dit (loc. cit., p. 23) : « Le fait qu'en cas d'ouragan des arbres voisins sont brisés à des hauteurs très variables, montre bien que leurs tiges sont des fûts d'égale résistance dont aucune section n'est plus qu'une autre menacée de rupture. » La remarque ci-dessus est une pétition de principe pure et simple : elle suppose en outre une homogénéité de structure que la tige des arbres est loin de posséder.

[2] On sait, par contre, qu'un vent violent soufflant dans une direction constante provoque la « déformation » des arbres.

bien la forme spécifique de l'épicéa, par exemple, est le résultat d'une longue *sélection passive* ayant assuré la survivance de la forme la plus propre à résister à l'action mécanique des vents et alors on ne comprend pas que cette forme réalisée au cours des siècles par approximations successives et qu'on suppose avoir atteint son état parfait et définitif, on ne comprend pas — dis-je — que cette forme soit si facilement influencée par les variations du vent, de la lumière et de l'humidité, et que toute distribution asymétrique de ces agents en rompe le caractère essentiel et fasse apparaître chez un organe normalement concentrique une structure bilatérale et excentrique ;

Ou bien, et c'est la seconde alternative, la forme spécifique de l'épicéa résulte d'une *sélection active*, autrement dit d'une adaptation progressive créée par les réactions répétées vis-à-vis de l'action mécanique du vent, réactions dont les plus adéquates ont été conservées et fixées par la sélection naturelle, et alors cette action mécanique du vent étant actuellement semblable à celle des temps passés, on comprend mal que l'influence morphogène de ce facteur continue à se manifester en modifiant une forme qu'on suppose avoir atteint son état définitif et être, au point de vue mécanique, parfaitement adaptée, puisque, par elle l'arbre, réalise son maximum de solidité avec le minimum de matériel.

C'est parce qu'elle conserve pendant un temps prolongé une assise vivante à la périphérie d'un tissu cellulaire devenu rigide et qui lui sert de squelette qu'une plante devient arborescente. La forme de son squelette résultant de l'activité nutritive successive de la plante enregistrera forcément d'année en année les variations d'activité des branches et des racines.

Admettre que l'activité de ces deux organes ainsi que celle de l'assise génératrice tout entière soit sous la dépen-

dance d'une force intrinsèque particulière réglant la croissance de l'arbre en vertu d'un principe finaliste de telle façon qu'à chaque moment et qu'en chaque point son corps ligneux possède des propriétés statiques constantes, serait aussi peu justifié que d'attribuer la forme d'un cristal à l'intervention d'une « force spéciale » ou d'un « principe d'équilibre » indépendant de la structure moléculaire de la substance cristallisante.

Admettre que l'accroissement en épaisseur des arbres soit, *même en dehors de l'action effective du vent*, subordonné à la satisfaction d'un principe mécanique, c'est prétendre que le chimisme végétal puisse être *actuellement* influencé par une action mécanique non agissante, mais vis-à-vis de laquelle l'espèce se serait *adaptée* au cours de son développement phyllogénétique.

On m'objectera peut-être que la structure spécifique de chaque végétal n'est pas autre chose, en réalité, que l'expression plus ou moins fixée de réactions morphologiques diverses accumulées au cours des siècles et transmises par hérédité. A quoi je répondrai :

1° qu'il y a lieu de distinguer nettement entre les facteurs biologiques : chaleur, lumière, humidité et composition physico-chimique du milieu nourricier, facteurs *constituant le milieu biologique proprement dit*, milieu nécessaire à la manifestation de la vie végétale, et les agents mécaniques, tels que le vent, agissant d'une manière intermittente en quelque sorte *accidentelle* et *dommageable*, puisque dans l'esprit des partisans de la théroie mécanique *les arbres sont adaptés pour résister au vent* ;

2° qu'il y a lieu, en outre, de distinguer très nettement d'une part, la *structure spécifique des divers végétaux*, structure dont les caractères ont été progressivement réalisés au cours des âges, dont les stades successifs nous sont révélés par la paléontologie et l'embryologie, et dont les modalités diverses trahissent la parenté, et, d'autre

part, la *forme plus ou moins cylindro-conique commune à la tige de tous les arbres à croissance régulière*, c'est-à-dire non soumis à des influences exceptionnelles.

Dans le premier cas, nous sommes en présence de caractères héréditaires dont nous pouvons suivre l'évolution : dans le second cas, par contre, nous sommes en face d'une structure primordiale, condition *sine qua non* de la végétation arborescente, structure dont les caractères essentiels sont apparus dès l'origine, qui n'ont pas été modifiés d'une manière apparente au cours des âges et qui se trouvent aussi bien réalisés dans les fougères géantes paléozoïques et dans les tiges des Gymnospermes de l'ère secondaire que dans les arbres des régions les plus diverses des deux hémisphères dont le régime des vents est pourtant loin d'être uniforme.

Si la forme des arbres était déterminée par le vent, comment expliquerait-on que la végétation arborescente des rivages, battus depuis des milliers d'années par les mêmes vents alizés, n'ait pas réalisé *un type mécanique spécial transmissible héréditairement !*

L'influence du vent sur la forme des arbres est indiscutable; mais l'action *mécanique*[1] que ce facteur exerce ne peut influer sur la croissance qu'en modifiant actuellement le fonctionnement physiologique des cellules du cambium, spécialement en faisant varier leur pression intérieure.

Cette action se traduit toujours par une altération plus ou moins marquée de la forme spécifique régulière de l'arbre, elle est strictement liée à l'intervention *actuelle* du vent et n'est pas plus héréditaire que les déformations qu'on provoque en taillant les branches chez les arbres fruitiers.

[1] J'ai, par ailleurs, distingué nettement cette action mécanique du vent de l'action physiologique qu'il exerce en accélérant l'évaporation ou en abaissant la température des feuilles, etc.

Remarques concernant l'accroissement en épaisseur des tiges à la suite d'une éclaircie en forêt.

La tige des arbres brusquement dégagés par une éclaircie s'accroît vers sa base plus rapidement qu'à son sommet. Cette particularité semble fournir à la théorie mécanico-finaliste un de ses meilleurs arguments.

L'arbre dégagé n'étant plus protégé par ses voisins contre la force totale du vent, sa tige se voit brusquement exposée[1] à des efforts fléchissants supérieurs à ceux pour lesquels elle était construite.

Ces efforts croissant avec la longueur du bras de levier, c'est donc vers la base que, d'après les exigences de la statique, le renforcement est le plus immédiatement nécessaire ; or, comme c'est bien là qu'il se manifeste en premier lieu, l'accroissement en épaisseur paraît donc dans ce cas s'effectuer conformément aux principes mécaniques. Au premier abord cette argumentation semble inattaquable. Elle perdrait, par contre, sa valeur démonstrative si la marche de l'épaississement, dans le cas envisagé, pouvait s'expliquer par des raisons purement physiologiques.

Voyons comment la chose est possible :

A la suite d'une forte éclaircie, les conditions de végétation des individus restant subissent deux modifications importantes: l'une affectant le sol et par cela les racines et la nutrition minérale de l'arbre, l'autre concernant la cime, c'est-à-dire l'organe assimilateur et transpiratoire dont l'éclairage et l'aération se trouvent accrus. Subsidiairement, cela est incontestable, l'arbre se trouve exposé davantage à l'action du vent.

Cherchons à préciser quelles réactions physiologiques

[1] Je dis exposée mais non pas nécessairement soumise.

répondront le mieux aux nouvelles conditions créées par l'éclaircie et comment la portion nue de la tige devra s'épaissir pour assurer la circulation d'eau et des substances minérales correspondant à l'augmentation d'activité de la plante.

La cime dégagée par l'éclaircie étant mieux éclairée pourra se développer davantage et élaborer une quantité plus considérable de substances organiques ; étant mieux aérée, puisque l'air qui l'entoure sera relativement plus sec et se renouvellera plus aisément, elle transpirera davantage. Toutefois, cette double possibilité n'est réalisable que si le système radiculaire puise en supplément dans le sol les quantités de nourriture minérale et d'eau nécessaires à cet accroissement d'activité et si la tige les transporte jusqu'aux organes verts. La plus grande activité de la cime est donc subordonnée à une activité plus intensive du système radiculaire. Débarrassées de nombreux concurrents, les racines des individus dégagés disposent pour elles seules de ce qui précédemment devait être partagé entre plusieurs. Le sol, mieux éclairé et s'échauffant davantage, subit, dans les terres fraîches et profondes, tout au moins, une humification plus rapide et plus complète, libérant pour une période plus ou moins longue, mais spécialement pendant les premières années, une proportion plus grande de substances assimilables, d'où résulte un accroissement correspondant des organes d'absorption, et de la quantité d'eau et de sels puisés dans le sol.

La quantité d'eau réclamée par la cime étant plus considérable qu'avant l'éclaircie, son transport exige la création d'un système conducteur correspondant dont l'édification devra se poursuivre *de bas en haut*, provoquant ainsi un épaississement de la tige sensible vers le bas avant de l'être vers le haut.

Cet épaississement n'est d'ailleurs possible que grâce

à l'appel de sève organique[1] nécessaire pour assurer l'accroissement accéléré des organes d'absorption, soit du système radiculaire.

De toute façon, la majoration d'accroissement qu'on observe dans la partie inférieure des tiges à la suite d'une éclaircie en forêt ne peut être *déterminée* que par un agent capable d'augmenter dans cette portion de l'arbre la rapidité des divisions cellulaires et l'afflux des hydrates de carbone. Quel est cet agent ? Trois explications sont possibles :

1° L'intervention d'un principe finaliste indépendant de toute action effective du milieu extérieur ; ce que nous pourrions exprimer en disant : la plante se renforce vers sa base parce qu'il est dans son intérêt de le faire. Je me dispenserai de discuter cette manière de voir, bien qu'elle soit plus ou moins consciemment partagée encore par beaucoup.

2° Le renforcement en question est provoqué directement par l'action effective du vent agissant plus fortement sur la couronne après l'éclaircie : La réaction anatomique du bois vis-à-vis des tensions-compressions dues au vent nous est connue depuis les beaux travaux de R. HARTIG ; elle n'exige pas pour se manifester un vent exceptionnellement violent ; il suffit pour qu'elle apparaisse, que *son action mécanique s'exerce d'une façon prolongée dans une direction constante.* Les expériences que j'ai entreprises[2] montrent qu'en soumettant à intervalles rapprochés les deux côtés opposés d'une tige de conifère alternativement à l'action de tensions puis de compressions longitudinales, on détermine dans la structure du

[1] Voir à ce sujet L. DANIEL : *La théorie des capacités fonctionnelles.* Rennes, 1902.

[2] P. JACCARD : *Méthode expérimentale appliquée à l'étude des actions mécaniques capables d'influer sur la forme des arbres.* (« Verhandlungen der schweiz. naturfor. Gesellschaft ». Genève, 1915.)

bois des modifications en relation directe avec la nature et l'intensité des actions mécaniques provoquées.

En aucun cas je n'ai observé une compensation des efforts alternatifs de tension et de compensation se traduisant par une structure normale des trachéides telle qu'elle apparaît dans une tige à croissance concentrique régulière.

Si donc l'accroissement particulier de la base des tiges dégagées était provoqué par l'action mécanique du vent, le bois formé dans ces conditions devrait, d'une façon plus ou moins marquée, être constitué par des trachéides de tension et des trachéides de compression, ce qui n'est pas le cas ; tandis que ces éléments apparaissent régulièrement dans les tiges dont l'accroissement excentrique est notoirement dû à l'action mécanique du vent.

Ajoutons qu'au point de vue purement mécanique, on ne voit pas l'avantage que la formation des trachéides de compression, qui constituent le bois rouge chez les Conifères, peut conférer à la tige, puisque d'après les déterminations de R. Hartig, le module d'élasticité du bois rouge vis-à-vis de la compression est de 67 000 kg. par cm², tandis que celui du bois blanc ou bois formé par les trachéides de tension est de 122 000 kg., soit près du double !

Ces déterminations sont confirmées par G. Janka, qui, dans les importantes publications du « K. K. forstliche Versuchsanstalt in Mariabrunn », intitulées *Untersuchungen über die Elastizität und Festigkeit der österr. Bauhölzer*, dit à propos de l'épicéa (Heft xxxv, 1909, p. 18) :

« Le bois rouge de l'épicéa possède des propriétés défavorables au point de vue technique : son poids spécifique est plus élevé, sa résistance à la compression et son élasticité sont moindres que celles du bois blanc, il est, en outre, plus cassant. »

On ne saurait faire plus complètement le procès d'un bois que beaucoup néanmoins considèrent comme un exemple classique *d'adaptation* vis-à-vis des efforts de compression dus aux vents ou à la pesanteur.

3° Reste la troisième alternative : Si, pour les raisons que nous venons d'énumérer, le renforcement de la base des tiges dégagées ne peut être expliqué par l'action mécanique du vent, l'augmentation d'activité du cambrium qui conduit à ce renforcement doit donc s'expliquer physiologiquement. Il est la conséquence, d'une part, de l'appel de substances organiques déterminé par l'accroissement d'activité des racines ; d'autre part, de l'appel d'eau plus considérable de la cime, et de la pression vasculaire ou, plus exactement, de l'augmentation de la pression de turgescence qui en résulte.

Dans ces conditions, le rapport antérieur des surfaces annulaires aux divers niveaux du fût se trouve notablement modifié ; à l'état d'équilibre entre l'activité de la couronne et celle des racines qui correspondait aux conditions de végétations avant l'éclaircie, succède une période d'activité physiologique plus intense, qui se prolonge jusqu'à ce que cime et racines aient atteint un développement conforme aux possibilités créées par l'éclaircie et jusqu'à ce que la tige ait réalisé une capacité conductrice en rapport avec les conditions nouvelles d'accroissement des organes nourriciers.

Dans mon dernier travail[1], j'ai relevé plusieurs faits montrant que, dans certaines conditions, l'accroissement en épaisseur de la portion inférieure de la tige est plus spécialement en rapport avec l'activité des racines, c'est-à-dire paraît plus directement influencé par l'activité des organes souterrains, tandis que celui de la portion

[1] *Indépendance relative de la cime et des racines* dans *Sur les causes déterminantes de la forme des arbres* « Revue générale de botanique ». Paris 1915, vol. 27, p. 38.

supérieure du fût dépendrait plus immédiatement du développement de la cime et des agents qui l'influencent.

Cette indépendance relative de la cime et des racines s'accorde avec l'existence d'un diamètre minimum relatif [1] de la tige, dont le niveau varie avec l'âge et le mode de croissance, et nous permet de comprendre comment les changements apportés par l'éclaircie dans les conditions respectives des deux pôles nourriciers de la plante, peuvent se traduire, vers le bas de la tige par une augmentation d'activité du cambium alors que, plus près de la cime, cette activité n'est pas accrue ou même se ralentit. Toutefois, pour établir d'une façon précise la signification physiologique de cet inégal épaississement du manteau ligneux, il faudrait compléter les mesures concernant les variations du diamètre du fût par l'étude anatomique du bois qui se forme après l'éclaircie, en particulier, par la détermination du diamètre et de l'épaisseur des parois des trachéides aux divers niveaux du fût.

Influence d'une réduction artificielle des branches sur l'épaississement de la tige.

Une réaction inverse de celle que nous venons d'envisager se manifeste à la suite d'une réduction artificielle de la cime dont on coupe une partie des branches vertes. Dans ce cas, c'est dans la portion supérieure de la tige que se manifeste l'épaississement le plus actif, tandis que dans la portion inférieure il se ralentit d'autant plus qu'on se rapproche davantage de la base du tronc.

Nous avons à faire ici à un fût dont la résistance vis-à-vis du vent est, dans toute sa hauteur, supérieure à ce qu'elle était avant l'ablation partielle de la couronne.

[1] C'est-à-dire présentant par rapport au diamètre de la tige mesuré un mètre plus bas une diminution relativement plus forte que celle qu'on observe entre les autres sections de la même tige distantes d'un mètre.

En se renforçant vers le haut, la tige ne saurait donc répondre à une excitation mécanique effective : cette majoration d'accroissement s'explique, disent les partisans de la théorie mécanique, par la tendance de la plante à rétablir le plus rapidement possible et avec le minimum de matériel, les porportions normales entre les dimensions de la couronne et le diamètre de la tige à ses divers niveaux.

Le caractère exclusivement finaliste d'une semblable conception ressort avec toute la netteté désirable. Les variations d'accroissement en épaisseur des arbres seraient donc, d'après cette manière de voir, *constamment réglées par des exigences mécaniques même en dehors de toute action mécanique effective !*

Combien plus naturelle l'explication qui consiste à voir dans l'inégal épaississement des portions supérieure et inférieure de la tige la conséquence directe d'une rupture d'équilibre momentanée entre les capacités physiologiques de la cime et de la racine provoquée par l'enlèvement d'une partie des organes verts.

Possédant un développement supérieur aux exigences de la cime artificiellement diminuée, les racines, organes d'absorption, ainsi que la base de la tige, peuvent, jusqu'au rétablissement du volume originel de l'appareil assimilateur, suffire à son irrigation et à son alimentation minérale sans s'accroître sensiblement. Ces organes n'exerçant pas d'attraction spéciale sur les substances élaborées par la cime, il est naturel que celles-ci soient accaparées par les portions de la tige les plus voisines du lieu de production, jusqu'à ce que l'accroissement ultérieur de la cime réclamant une augmentation correspondante du système radiculaire et des voies de transport de l'eau, provoque dans les organes souterrains et dans la base de la tige un nouvel appel de sève organique.

Rien ne montre mieux combien, dans l'accroissement

en épaisseur des arbres, la soi-disant conformité aux exigences mécaniques est subordonnée aux conditions physiologiques de la nutrition que les expériences de R. HARTIG concernant l'influence de la réduction artificielle de la cime et des racines sur la formation du bois[1].

Chez un gros chêne isolé, dont la moitié inférieure des branches avait été enlevée, HARTIG constata une diminution d'accroissement dans la portion inférieure de la tige et une augmentation dans la partie supérieure. La quantité de bois formée par la tige dans les quatre ou cinq mois qui suivirent l'opération dépassait de sept décimètres cubes celle de l'année précédente et son poids spécifique était plus élevé. Hartig attribue cet accroissement particulier à l'augmentation du pouvoir assimilateur des branches conservées.

Je préciserai encore cette explication en relevant que l'enlèvement des grosses branches inférieures laissait à la dispostion des supérieures restantes toute la sève minérale précédemment consommée pour leur propre accroissement.

Le bois formé par la cime réduite était, comme l'indique HARTIG, plus lourd et moins riche en vaisseaux que celui de l'année précédente, ce qui provient de ce que les organes assimilateurs restant ont utilisé à eux seuls la nourriture précédemment affectée à la cime entière. Ce fait montre qu'en réalité l'accroissement en épaisseur dépend plus immédiatement de la quantité de sève minérale disponible que du volume de la cime, l'activité globale de celle-ci dans les conditions d'éclairage favorable étant en définitive réglée par les aliments qui lui sont amenés du sol.

Un second cas étudié par R. HARTIG est celui d'une grand chêne dont deux racines maîtresses ont été coupées.

[1] R. HARTIG : *Holzuntersuchungen. Altes und Neues.* Berlin, 1901, p. 48.

La conséquence de cette opération fut la formation d'un bois très poreux, léger, et en quantité sensiblement inférieure à celle fournie par l'arbre avant sa mutilation. La surface d'application du vent n'ayant pas été modifiée par l'opération, aucun excitant mécanique n'entre ici en cause. Le brusque affaiblissement constaté dans les qualités mécaniques du bois résulte uniquement d'un amoindrissement de la nutrition minérale correspondant au moindre volume du sol utilisé, tandis que les racines restantes étaient en mesure d'assurer l'irrigation quasi normale de la cime.

Remarques concernant les variations de l'équilibre physiologique.

Toute rupture d'équilibre entre l'activité physiologique de la cime et celle des racines causée par un changement brusque et considérable des conditions de développement de ces organes, que ce soit par des mutilations résduisant leur volume ou par un traitement capable d'augmenter notablement leur accroissement, modifie nécessairement d'une manière corrélative le rapport qui existait jusqu'alors entre le développement de la surface annulaire et la circulation de l'eau.

Quelles que soient les forces moléculaires entrant en jeu dans le phénomène complexe de l'ascension de la sève (cohésion, capillarité, osmose, imbibition, viscosité), c'est toujours par le plus court chemin entre les organes de transpiration et ceux de l'absorption que la plante tendra à effectuer le transport de l'eau qu'elle transpire, parce que c'est celui qui correspond à la dépense minimum de force, et qui, vis-à-vis des conditions dynamiques de l'ascension de l'eau, offre le minimum de résistance. Ceci me paraît un axiome, *mais cet axiome à mon avis domine toute la marche de l'accroissement en épaisseur des arbres.*

Si la formation de nouveaux vaisseaux ou de nouvelles couches ligneuses conductrices nous apparaît comme une véritable *adaptation fonctionnelle*[1], il importe de remarquer toutefois qu'à elle seule la circulation de l'eau et la pression de turgescence ne peuvent déterminer la division des cellules du cambium et la formation de nouveaux éléments. Pour que la couche génératrice entre en activité il est nécessaire qu'elle reçoive constamment à la fois des matériaux organiques et des substances minérales. Si l'un de ces deux apports devient insuffisant, la formation de nouvelles voies conductrices se ralentit, même dans des conditions d'éclairage de la cime et d'humidité du sol capables d'assurer la continuité de la transpiration. Dans ce cas, la pression de turgescence restant sans effet sur la couche génératrice, l'eau transpirée circulera forcément dans les voies précédemment formées, empruntant un nombre d'assises vasculaires proportionné à l'intensité de la transpiration.

Alors même que dans la division des cellules du cambium et dans la formation de nouvelles couches ligneuses la pression de turgescence joue un rôle déterminant, son action n'en reste pas moins subordonnée à celle de la nutrition organique et minérale de ces cellules, ce qui explique qu'il n'y ait pas, dans une espèce donnée, de proportionalité *constante* entre la masse d'eau transpirée et la quantité du bois formé.

Rôle des substances de réserve dans l'accroissement en épaisseur.

Ceci nous amène à envisager encore un point en rapport avec l'épaississement majoré de la portion inférieure

[1] Forme de réaction qu'il ne faut pas confondre avec « l'adaption » tout court supposée conforme à un but.

de la cime chez des individus dégagés par une éclaircie, (« Lichtungszuwachs ») à savoir le rôle que les réserves emmagasinées dans le parenchyme et les rayons médullaires peuvent jouer dans la formation de nouveaux éléments ligneux. Chez des arbres complètement privés de leurs branches, chez lesquels, par conséquent, toute possibilité d'élaborer de nouvelles substances organiques faisait défaut, j'ai pu — confirmant les observations de R. HARTIG[1] — constater la formation d'une nouvelle couche de bois aux dépens des réserves. La couche ligneuse ainsi formée atteint, suivant l'âge et la quantité des réserves accumulées, 5 %, 15 % et même 22 % de l'accroissement normal.

Dans *Einfluss der Samenproduktion auf Zuwachsgrösse und Reservstoffvorrat der Bäume*[2], ce même auteur montre, ce que j'ai signalé moi-même à propos de l'épicéa, que, lorsque les réserves accumulées dans la tige et les branches sont utilisées pour la formation des graines, la quantité de substance ligneuse disponible pour l'accroissement en épaisseur de la tige diminue.

Selon toute probabilité, les réserves amylacées emmagasinées dans les organes souterrains doivent être également mises à profit périodiquement ou occasionellement dans la croissance des racines.

Dans un mémoire intitulé *Untersuchungen über das Wurzelwachstum der Holzarten*, A. ENGLER[3], étudiant la croissance des racines de nos arbres forestiers, signale l'existence, en août-septembre d'une période de repos, précédée d'un maximum d'allongement en juin et juillet, et suivie d'une nouvelle activité en octobre. A. Engler explique ces inégalités essentiellement par les variations

[1] *Holzuntersuchungen*, loc. cit., 1901, p. 16-17.

[2] « Allg. Forst.- und Jagdzeitung », LXV, 1889.

[3] « Mitteilungen der schweiz. Centralanstalt für das forstliche Versuchswesen », Band VII. Zurich, 1903, p. 246 à 317.

d'humidité du sol forestier pendant la pédiode de végétation.

Laissant de côté la discussion des causes physiologiques de l'arrêt estival de croissance des racines, remarquons seulement que l'accroissement automnal de ces organes, à un moment où l'activité assimilatrice des feuilles est à peu près nulle, chez les feuilles du moins, s'effectue selon toute vraisemblance aux dépens des substances de réserve, lesquelles constituent vers la fin d'octobre de même qu'au début d'avril, pour les arbres de notre pays, la seule source possible de nourriture organique.

En résumé, les réserves accumulées dans le corps ligneux des arbres, en dehors du rôle habituel qu'elles jouent au printemps dans le développement rapide des nouveaux organes assimilateurs et plus tard dans la production des graines, et même dans la nutrition du cambium au cours de l'été, fournissent en tout temps les matériaux organiques nécessaires à toute augmentation locale d'activité de croissance nécessitée par un changement brusque dans les corrélations existant entre les divers organes de la plante.

Les assises ligneuses sub-périphériques, habituellement inactives dans la circulation rapide de l'eau, jouent aussi un rôle compensateur et régulateur chaque fois que les relations entre l'activité transpiratoire des organes feuillés et la capacité conductrice des plus jeunes éléments vasculaires sont fortement et brusquement modifiées.

* * *

Un point encore pour terminer. Dans son mémoire, déjà cité : *Die Formausbildung der Baumstämme*, A. von Guttenberg rattache ma théorie de l'accroissement en épaisseur des arbres au point de vue exposé en 1865 par Pressler, dans « *Gesetz der Stammbildung* », et qui peut se résumer comme suit : La production ligneuse étant en

tout temps proportionnelle au pouvoir assimilateur des feuilles, l'accroissement de la surface annulaire du fût au-dessous de la couronne doit être sensiblement constant dans toute sa longueur ; si la cime se déplace en hauteur, il en résulte tout naturellement que les portions supérieures du fût mises à nu devront s'épaissir plus fortement que celles de la base, pour assurer la constance de la surface annulaire.

Ce point de vue en principe parfaitement exact, PRESSLER ne l'a jamais, à ma connaissance, appuyé par des recherches anatomiques ou physiologiques pouvant servir de base à une théorie proprement dite. Le pouvoir assimilateur des feuilles qu'il invoque (*Blattvermögen*) est quelque chose de tellement complexe qu'il ne saurait servir d'étalon de mesures puisque, même à l'heure qu'il est, on n'est pas encore en situation d'évaluer d'une façon précise ses relations vis-à-vis des nombreux facteurs qui l'influencent.

Ce rôle dominant des fonctions de nutrition dans l'accroissement en épaisseur des arbres, dont Pressler, technicien et observateur sagace, avait l'intuition, R. HARTIG, par une étude systématique appuyée d'expériences décisives, s'est constamment efforcé de le mettre en lumière, et c'est à ce naturaliste distingué qu'il faut toujours remonter lorsqu'on aborde l'étude des causes physiologiques capables d'influer sur la structure anatomique du bois et sur le mode d'accroissement des essences forestières.

En réussissant à délimiter dans une certaine mesure la part des racines et celle des organes verts dans la nutrition totale, en déterminant le rôle des réserves de la tige dans l'activité du cambium, ainsi que la relation entre l'accroissement en épaisseur des arbres et le développement intensif des graines, en précisant l'influence respective de la transpiration et celle de l'alimentation minérale sur la structure anatomique et sur le poids spéci-

fique du bois, R. Hartig a posé les bases d'une théorie de la nutrition des arbres qui, si elle ne rend pas compte de maintes particularités de leur croissance, n'a cependant dans ses grands traits pas été infirmée par les recherches subséquentes.

Toutefois, dans l'étude des relations complexes existant entre les conditions d'activité des racines et des feuilles et la nutrition, ainsi que l'accroissement en épaisseur des arbres, les travaux d'Hartig ne constituent qu'une première approximation.

Par les recherches que je poursuis depuis plusieurs années, je crois serrer de plus près que cela n'a été fait jusqu'ici *la question du déterminisme physiologique de l'accroissement en épaisseur des arbres*. Renonçant à déterminer directement dans quelle mesure l'activité du cambium dépend de l'élaboration des substances organiques, ce dernier phénomène étant trop complexe pour qu'on puisse à l'heure qu'il est évaluer la part des divers facteurs qui le conditionnent, je m'adresse à la circulation de l'eau, phénomène plus directement accessible à l'analyse, encore qu'il soit loin d'être simple, parce que c'est celui qui, toutes les conditions nécessaires étant réalisées, influence le plus directement l'accroissement en épaisseur.

Sans doute, une quantité d'eau relativement faible suffit à assurer, plus ou moins, les échanges osmotiques entre les diverses cellules d'un végétal et à permettre une certaine croissance, comme les expériences de Schloessing avec des plantes *herbacées* le prouvent.

Néanmoins, chez des végétaux ligneux de grandes dimensions, comme les arbres, aucun accroissement rapide n'est possible sans une véritable circulation d'eau, parce que la solubilisation des substances minérales du sol, la formation au niveau des racines d'une solution physiologique de concentration appropriée et le transport

rapide et continu de celle-ci jusqu'au sommet de la tige et à l'extrémité de leurs branches, sont la condition *sine qua non* de l'activité de la cime.

Etablir d'une façon aussi exacte que possible la relation qui existe entre la circulation de l'eau chez les arbres, *en tant qu'elle sert de véhicule aux aliments minéraux*, et la formation des éléments ligneux servant de voie de transport à cette eau, tel est le premier but de mes recherches.

Un second point dont je poursuis également l'étude consiste à déterminer dans quelle mesure certains changements brusques des conditions habituelles de croissance, ainsi que l'influence d'actions mécaniques, naturelles ou provoquées, modifient cette relation.

Comme je me suis efforcé de le montrer, non seulement la théorie mécanique est en contradiction avec la valeur effective de la résistance du fût des arbres à leurs divers niveaux, mais en outre elle ne résiste pas à l'examen logique. Elle ne peut satisfaire que ceux qui voient dans la forme et la structure des végétaux le résultat d'adaptation conforme à une fin et l'expression d'un principe agissant en dehors du déterminisme physico-chimique immédiat [1].

[1] Certaines « adaptations », celles qui concernent les rapports des insectes et des fleurs, la dissémination des graines, ou encore les phénomènes de récapitulation de l'embryogénèse, ne peuvent, semble-t-il, s'expliquer par l'action actuelle du milieu extérieur sur le déterminisme physiologique de la plante. Il est certain que tout ce qui touche aux phénomènes de la reproduction constitue un domaine conservateur par excellence, où toutes les variations antérieures de l'activité du végétal ont laissé leur empreinte et dont la dépendance vis-à-vis des causes actuelles de variation est réduite au minimum.

Comme il est nécessaire de sérier les questions pour les étudier plus aisément, et cela tout particulièrement dans le domaine complexe des phénomènes biologiques, *je tiens à dire que mes recherches comme mon argumentation ne visent pour le moment que les phénomènes de nutrition et ceux de la croissance végétative.*

Je tiens à relever, en outre, que je n'ai pas envisagé non plus jusqu'ici les relations existant entre la circulation de l'eau et la *forme spécifique* des diverses espèces arborescentes, mais seulement l'influence morphogène de l'eau sur les variations qui, au cours de la croissance en épaisseur, se manifestent dans la forme paraboloïde ou plus ou moins cylindro-conique *commune au fût de la plupart des arbres.*

La logique apparente de la théorie mécanique provient de ce que la cime des arbres, en même temps qu'elle sert d'appareil d'assimilation et de transpiration, constitue aussi vis-à-vis du vent une surface résistante proportionnée à son volume ; c'est pourquoi tout agrandissement de la cime se traduit *parallèlement* : 1° par un appel de sève minérale plus grand, ce qui détermine un renforcement proportionné de la base de la tige et des organes souterrains ; 2° par une augmentation de la surface offerte à l'emprise du vent dont l'effort fléchissant croît avec la longueur du bras de levier, et sera donc également maximum vers la base de la tige.

En définitive, le point litigieux soulevé par les deux théories que nous discutons peut, sous une forme raccourcie, se résumer comme suit : La tige des arbres s'épaissit-elle avant tout pour des raisons physiologiques, ou bien son accroissement s'effectue-t-il avant tout en vertu d'un principe mécanique assurant en tout temps à la plante le maximum de résistance avec le minimum de matériel ?

Les arguments développés dans les pages précédentes montrent suffisamment lequel de ces deux points de vue est le plus conforme aux faits.

Appendice.

La théorie mécanico-finaliste de l'accroissement en épaisseur des arbres considère comme un argument de premier ordre en sa faveur le fait que le fût[1] des arbres de haute futaie dont la base de la cime s'élève à 15 ou 20 mètres au-dessus du sol, possède généralement la forme d'un paraboloïde de révolution, et que sur une partie de sa longueur tout au moins les cubes de ses diamètres

[1] Nous désignons par ce mot la partie de la tige débarrassée de ses branches vertes entre le sol et la cime ou couronne de l'arbre.

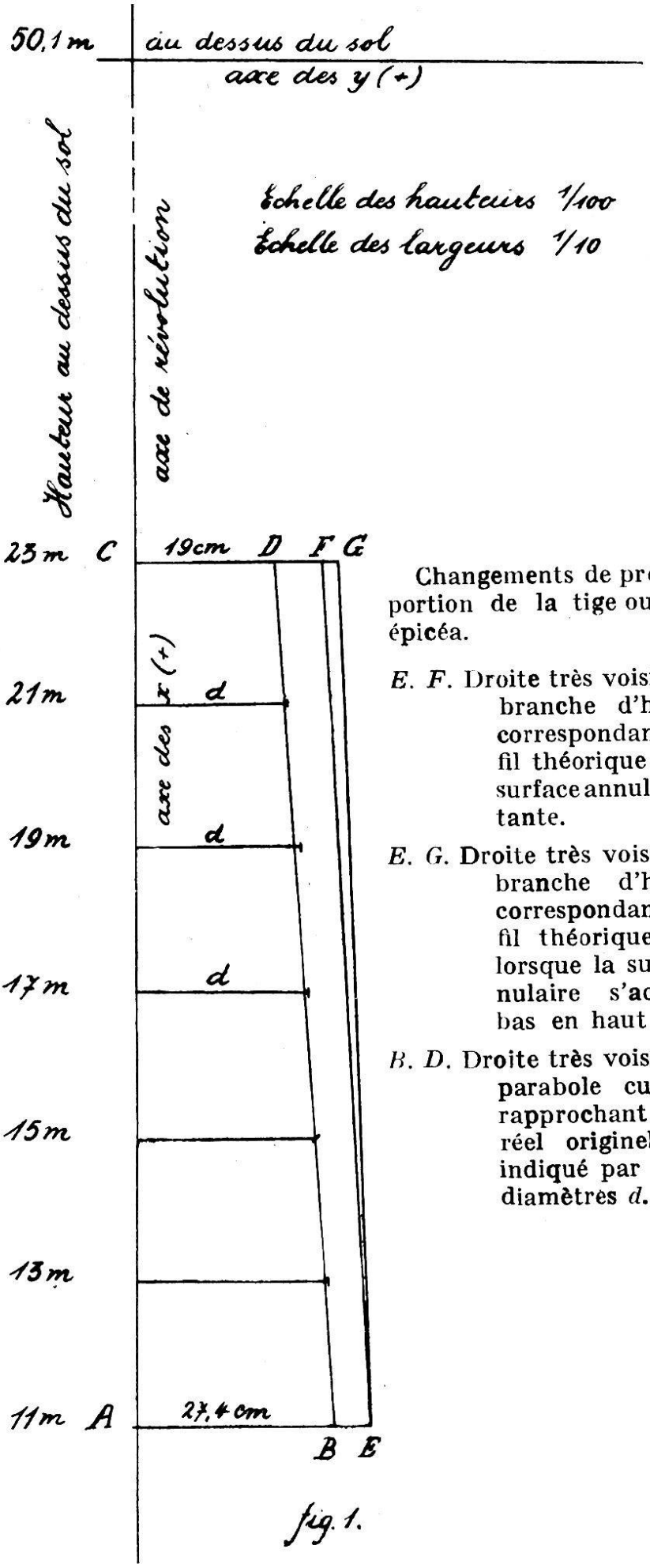

fig. 1.

Changements de profil d'une portion de la tige ou fût d'un épicéa.

E. F. Droite très voisine d'une branche d'hyperbole correspondant au profil théorique du fût à surface annulaire constante.

E. G. Droite très voisine d'une branche d'hyperbole correspondant au profil théorique du fût lorsque la surface annulaire s'accroît de bas en haut de 25 %.

B. D. Droite très voisine d'une parabole cubique se rapprochant du profil réel originel du fût indiqué par les demi-diamètres *d*.

représentés graphiquement ont des valeurs dont le lieu géométrique est une ligne droite.

J'ai déjà fait ailleurs — dans *Eine neue Auffassung...*, etc., — la remarque que cette condition ne suffit pas pour qu'ils soient des fûts d'égale résistance à la flexion ; pour cela il faut encore que le prolongement de la droite, lieu géométrique des cubes de leurs diamètres, vienne couper l'axe de la tige au centre de gravité de la cime considérée comme surface d'application du vent, c'est-à-dire de la force fléchissante. Or, cette condition n'est généralement pas réalisée.

Si elle l'était, il faudrait en outre que la structure anatomique du bois soit, de bas en haut de la tige, parfaitement uniforme et que son poids spécifique soit le même partout, ce qui n'a pas lieu non plus.

Ces remarques faites, j'ai tenu à me rendre compte en outre :

1° dans quelle mesure la génératrice du fût d'un grand arbre dont on connaît les diamètres mesurés de deux en deux mètres, s'écarte, entre deux niveaux donnés, 11 et 23 mètres au-dessus du sol, soit d'une droite (ligne BD dans la fig. 1), soit d'une parabole cubique.

2° quels devraient être entre ces deux niveaux (11 et 23 m.) les diamètres de cette tige, en supposant, conformément au postulat de ma théorie :

a) que la surface annulaire des dernières couches annuelles mesurées en section transversale reste constante ;

b) ou bien qu'elle augmente régulièrement de bas en haut pour compenser l'entrave apportée à la circulation de l'eau soit par les branches sèches encore attenantes à la tige, soit par une réduction de diamètre des éléments conducteurs.

Je remercie mon frère, M. Ernest Jaccard, professeur à Lausanne, d'avoir bien voulu faire les calculs nécessaires pour répondre à ces questions. Voici, résumés, les résultats auxquels il est arrivé :

Le cas concret envisagé est celui d'un grand épicéa de haute futaie de la forêt d'Opplingen, canton de Berne, dont on connaît les diamètres mesurés de deux en deux mètres entre 11 et 23 mètres au-dessus du sol.

I. Les points B et D (fig. 1) sont, le premier à 11 m. du sol et à 19 cm. de l'axe, le second à 23 m. du sol et à 27,4 cm. de l'axe. La droite BD prolongée coupe l'axe de révolution à 50,1 m. du sol. En prenant ce point comme origine d'un système de coordonnées rectangulaires, l'axe des x coïncide avec l'axe de rotation, son sens positif étant dans la direction du sol, et celui de l'axe des y vers la droite.

Pour $x = 27{,}1$ m., soit 23 m. au-dessus du sol, et $y = 19$ cm., et pour $x = 39{,}1$ m., soit 11 m. au-dessus du sol, et $y = 27{,}4$ cm., l'équation de la droite passant par les points BD sera :

$$(1) \qquad y = 0{,}7\,x,$$

et celle de la parabole cubique passant par ces mêmes points :

$$(2) \qquad y^3 = 1143\,(x - 21{,}10).$$

Dans le tableau suivant, y indique la valeur effective des demi-diamètres du fût à 11 m., 13 m., 15 m., etc.[1], y^1 les valeurs correspondantes pour la droite BD, et y^2 celles de la parabole cubique passant par ces mêmes points. $y^1 - y$ et $y^1 - y^2$ expriment l'écart entre les demi-diamètres effectifs et ceux d'une droite ou d'une parabole cubique passant par les mêmes points B et D.

Hauteur au-dessus du sol	y^1	y	y^2 (en cm.)	y^1-y	y^1-y^2
23 m.	19,0 cm.	19,0	19,0	0,0	0,0
21 m.	20,7	20,4	20,9	+0,3	−0,2
19 m.	22,5	21,8	22,5	+0,7	0,0
17 m.	23,4	23,2	23,9	+0,2	−0,5
15 m.	24,5	24,6	25,2	−0,1	−0,7
13 m.	26,2	26,0	26,3	+0,2	−0,1
11 m.	27,4	27,4	27,4	0,0	0,0
Somme arithmétique des écarts . .				+1,3	−1,5

[1] Ces diamètres sont désignés par d sur la fig. 1.

Comme on le voit, les demi-diamètres effectifs de notre fût entre 11 et 23 m. au-dessus du sol sont presque exactement intermédiaires entre ceux du tronc de cône et ceux du paraboloïde passant par BD.

La valeur maximum de ces écarts atteint 0,7 cm., tant par rapport à la droite y que par rapport à la parabole y^3.

II. En supposant que le fût envisagé s'épaississe à 11 m. du sol de 10 cm. (soit de 5 cm. sur le demi-diamètre, longueur BE sur la fig. 1), de telle façon que la surface annulaire des couches d'accroissement calculée à partir de la droite BD reste constante à tous les niveaux jusqu'à 23 m. du sol, le solide de révolution ainsi formé serait engendré par une hyperbole de la forme :

$$\frac{\eta^2}{17{,}30^2} - \frac{\xi^2}{8{,}48^2} = 1 \tag{3}$$

laquelle est assymptote à la droite BD vers le bas et a pour sommet $x = 0$ et $y = 17{,}30$; à 23 m. du sol $\eta =$ F (fig. 1) $= 25{,}7$ cm.

Pour nous placer autant que possible dans les conditions de l'expérience nous partons de la droite BD, pour le calcul de la courbe EF (fig. 1), : la portion branchée de la cime d'un épicéa possède en effet à peu près une forme conique. laquelle passe insensiblement à celle d'un paraboloïde à mesure que la base de la cime s'élève au-dessus du sol par suite du desséchement des branches inférieures.

Le tableau suivant indique :

1° les valeurs η de l'hyperbole passant par EF ;

2° les valeurs correspondantes y_3 d'une parabole cubique

$$y^3 = 1420\ (x - 15{,}4) \tag{4}$$

passant par les mêmes points E et F ;

3° les différences $\eta - y_3$;

4° les différences entre η et les valeurs y^1 correspondant à une droite passant par E et F.

Hauteurs au-dessus du sol	η	y^3 (en cm.).	η-y^3	$\eta'y'$
23 m.	25,7	25,7	0,0	0,0
21 m.	26,7	27,1	—0,4	—0,1
19 m.	27,8	28,3	—0,5	—0,1
17 m.	28,9	29,4	—0,5	—0,1
15 m.	30,1	30,5	—0,4	—0,1
13 m.	31,2	31,5	—0,3	—0,1
11 m.	32,4	32,4	0,0	0,0

III. En supposant que, par suite de l'épaississement du fût, la surface annulaire augmente régulièrement de 11 à 23 m., de façon à ce qu'elle soit à ce dernier niveau de 25 % plus forte qu'à 11 m. (ce qui est conforme aux observations faites chez plusieurs épicéas), on obtient un solide de révolution dont la demi-section méridienne est une hyperbole analogue à l'hyperbole (3) dont la forme est :

$$\frac{\eta^2}{22{,}9^2} - \frac{(\xi - 6{,}38)^2}{32{,}72} = 1 \qquad (5)$$

A 23 m. du sol, cette courbe passera en G à 27,1 cm. de l'axe de révolution.

Le tableau suivant indique :

1° les valeurs η de l'hyperbole (5) ;

2° les valeurs correspondantes y_4 d'une parabole cubique:

$$y^3 = 1176\,(x - 10{,}17) \qquad (6)$$

passant par les mêmes points E et G ;

3° les différences $\eta - y_4$.

Hauteurs au-dessus du sol	η (cm.).	y^4	η-y^4
23 m.	27,1	27,1	0,0
21 m.	27,9	28,1	—0,2
19 m.	28,7	29,1	—0,4
17 m.	29,6	30,0	—0,4
15 m.	30,5	30,8	—0,3
13 m.	31,4	31,6	—0,2
11 m.	32,4	32,4	0,0

Ici encore l'écart entre η et les valeurs y'' correspondant à la droite EG est très faible. La forme réelle du fût entre E et G serait intermédiaire entre la droite EG et la parabole passant par les mêmes points, comme lorsque le demi-diamètre à 11 m. et à 23 m. du sol mesurait respectivement 27,4 cm. et 19 cm.

En résumé, 1° le profil du fût passant par les deux points envisagés B et D, s'écarte tout autant d'une parabole cubique que d'une droite passant par ces mêmes points.

2° La forme que réaliserait cette portion de tige en s'accroissant conformément aux conditions indiquées plus haut (*a* et *b*, page 294), différerait en définitive presque autant d'une hyperbole ou d'une parabole cubique que d'une droite.

Des calculs précédents on peut en somme conclure, que la forme géométrique calculée de façon à satisfaire aux données de ma théorie[1] *cadre d'une façon satisfaisante avec les données de l'expérience.*

[1] Je rappelle à ce propos que j'envisage l'accroissement en épaisseur des sapins ou épicéas croissant en forêt dans des conditions physiologiques *plus ou moins* constantes, comme étant essentiellement déterminé par l'élaboration de couches annuelles ayant une capacité conductrice constante pour l'eau.

Certaines exceptions apparentes à cette règle générale s'expliquent par des conditions extérieures agissant d'une façon inégale sur l'activité des organes d'absorption, soit sur la croissance des racines et sur l'activité des organes assimilateurs et transpiratoires.