Zeitschrift: Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles = Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg

Herausgeber: Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles

Band: 42 (1952)

Artikel: Les forces de succion de la zone cambiale des arbres

Autor: Schoenenberger, Antoine

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308315

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: 30.06.2025

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

Les forces de succion de la zone cambiale des arbres

par Antoine Schoenenberger

TABLE DES MATIÈRES

Introduction 183

Méthode 184

a. Préparation et conservation du matériel 184
b. Sensibilité et vitesse de réaction des tissus. 187
c. Sources d'erreurs 190

Répartition des forces de succion dans les différentes parties de l'arbre 193

1. Forces de succion dans les branches 193

a. Branches verticales. 194
b. Branches courbes 196
c. Branches horizontales 198
d. Répartition des forces de succion dans une branche 201
e. Forces de succion dans les branches de même hauteur d'insertion mais de diamètres différents 205
f. Forces de succion des branches insérées à différentes hauteurs 206

2. Mesures des forces de succion dans les troncs 208

a. Description anatomique des échantillons 208
b. Répartition des forces de succion dans les couches du bois et de l'écorce 212
c. Répartition des forces de succion sur les divers côtés d'un tronc, les échantillons ayant la même hauteur d'insertion 217
d. Répartition de la force de succion de la zone cambiale d'un même tronc mais à différentes hauteurs d'insertion 221
e. Les rapports des forces de succion entre le tronc et les branches 231
f. Mesures des forces de succion des troncs recourbés. 231

Variations annuelles et journalières des forces de succion du cambium 234

Résumé et conclusion 244

Index bibliographique 244

Introduction

La plupart des travaux sur les forces de succion, la plasmolyse limite et la valeur osmotique dont j'ai jusqu'à maintenant pris connaissance, envisagent le problème de l'osmose surtout dans les tissus d'assimilation ou de réserves des végétaux. Il était dès lors intéressant d'étendre ces études à d'autres parties de la plante. Sur la proposition de mon maître, le professeur URSPRUNG, j'ai essayé d'étudier ces phénomènes dans un des tissus les plus actifs et les plus vivaces du monde végétal : la zone cambiale des arbres.

Région facile à déterminer par sa position intercalaire entre le bois et l'écorce, cet ensemble de cellules, très mince et sensible aux manipulations, présente de réelles difficultés lorsqu'il s'agit d'en mesurer les forces de succion.

Pour la mesure des valeurs osmotiques du cambium, PFEIFFER, en 1933 et 1937, et JACCARD et FREY, en 1934, ont utilisé la méthode de la cryoscopie ; CHIEN-REN-CHU, en 1936, s'est servi de la méthode capillaire. Ces auteurs n'indiquent toutefois, souvent, qu'un nombre restreint d'expériences sur le cambium. Si leurs travaux peuvent donner une idée des forces de succion, ils ne s'occupent que de la concentration du suc cellulaire et négligent ainsi les pressions exercées par la membrane de la cellule. Seuls, ARCICHOWSKY et ses collaborateurs (1931) semblent avoir mesuré les forces de succion du cambium à l'aide de leur méthode potométrique. D'autres auteurs ont étudié les variations de la concentration du suc cellulaire dans les tissus avoisinant l'assise génératrice : MASON et MASKELL, en 1928 et 1933, par l'analyse chimique, et HUBER, en 1937, par réfractométrie.

La méthode idéale eût été certainement la « Zellmethode » des professeurs URSPRUNG et BLUM (1924, 1937), mais les difficultés techniques qu'elle implique rendent son utilisation aléatoire pour un tissu aussi fragile que le cambium. Après des essais préliminaires, j'ai choisi une autre méthode, due aussi à mes maîtres : la méthode du levier. Pratiquée par plusieurs élèves de l'Institut, elle a fait ses preuves. Le seul reproche que l'on puisse lui faire est de donner pour un ensemble de cellules des résultats que l'on ne contrôle pas visuellement. Mais, par des recoupements comparatifs et des observations microscopiques, avant et après l'expérimentation, il est possible d'en vérifier l'exactitude.

Méthode

Je ne reviendrai pas sur la description et l'emploi de la méthode du levier. On peut les trouver à plusieurs reprises dans la bibliographie : URSPRUNG et BLUM (1930), URSPRUNG (1937), MALIN (1932) et REGLI (1933). Le seul changement que j'ai apporté à cette méthode fut de diminuer l'épaisseur du point de contact ; il fut rendu nécessaire par la minceur de la zone cambiale dans les mesures exécutées tangentiellement, et cherchait à éliminer autant que possible les tissus adjacents étrangers à cette zone.

a. Préparation et conservation du matériel

Il faut distinguer deux cas : les branches et les troncs.

Les branches d'un diamètre inférieur à 2 centimètres sont rapidement coupées à l'aide d'une scie ou d'un couteau très tranchant. Les sections ont 8 à 10 cm. de longueur. Sitôt séparées de l'arbre, elles sont mises dans un récipient de verre ou de grès rempli d'huile de paraffine.

La zone cambiale des troncs est préparée de la façon suivante : à l'aide d'un ciseau à bois bien affilé de 2,6 cm. de largeur, je détache dans l'écorce et dans le bois un prisme de 6 à 8 cm. de long et de 3 à 4 cm. de large. Pendant la saison de végétation, il est difficile d'obtenir l'échantillon complet, l'écorce se détachant chaque fois du bois. Des recherches anatomiques m'ont confirmé l'exactitude de l'opinion de RUSSOW (1883, p. 15), selon laquelle le cambium reste avec l'écorce, car la déchirure passe, la plupart du temps, par les jeunes éléments du bois. Dans les cas incertains, je prends également, par une seconde opération, un prisme dans le bois, comme le montre la fig. 1.

Arrivé au laboratoire, j'écorce rapidement les échantillons avec une lame de rasoir. Si la mesure de la force de succion se fait tangentiellement, j'exécute une première coupe dans les jeunes éléments du bois, puis une seconde, menée par le liber, à 2 mm. du cambium ; je détache ainsi la zone cambiale sur une longueur de 5 à 6 cm., obtenant une « poutrelle » de 3 mm. d'épaisseur que je débite en cubes de 3 mm. de long qui seront placés sous le levier, comme le montre la fig. 3.

Malheureusement, les branches de faibles dimensions ne se prêtent pas à une telle préparation ; l'écorce est souvent si mince sur certains rameaux (Fagus, Salix, Betula) qu'il est impossible d'obtenir un cube où le cambium traverserait le plan central ; dans ces conditions, le point de contact du levier n'est pas placé au centre, mais sur l'une des arêtes, ce qui provoque un déséquilibre de l'appareil.

Fig. 1 et 2. Façon d'exécuter les coupes.

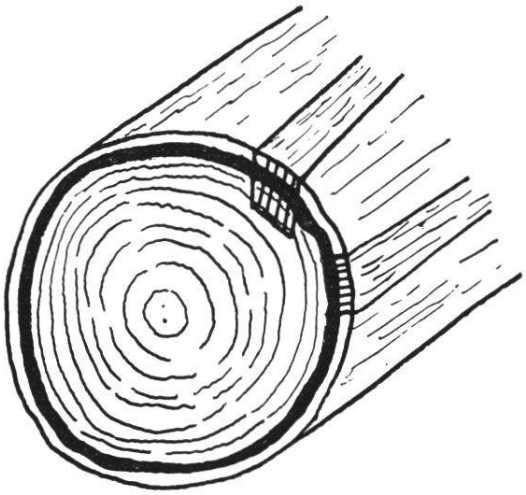


Fig. 1

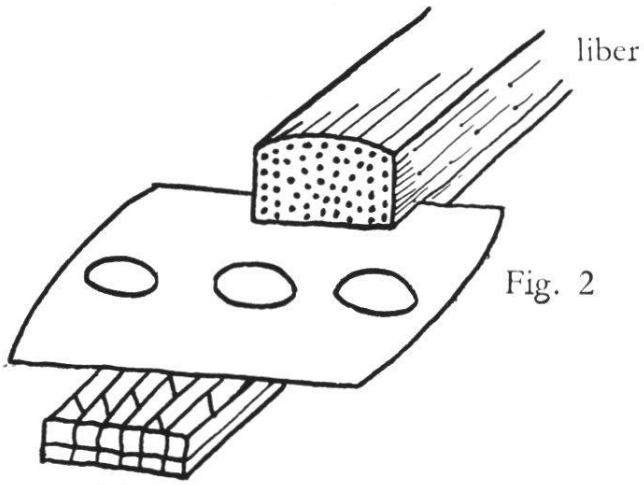


Fig. 2

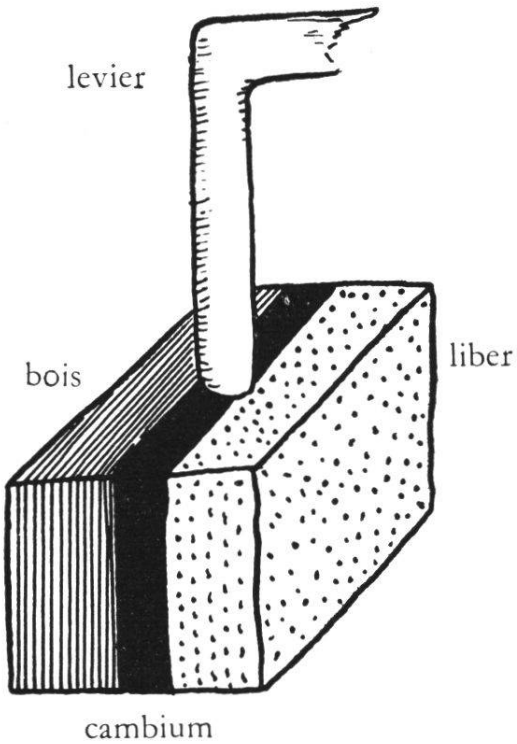


Fig. 3

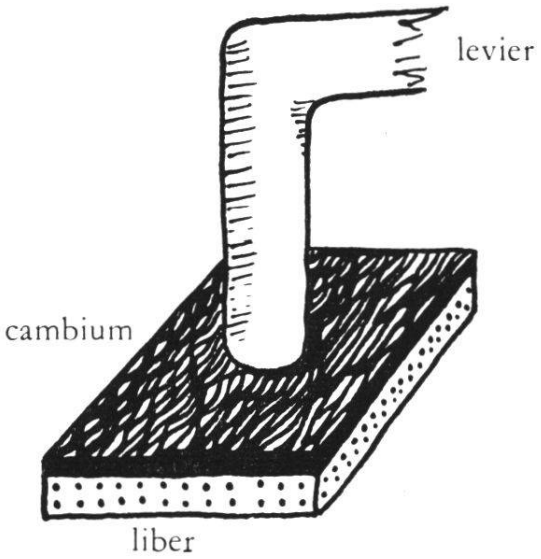


Fig. 4

Fig. 3. Mesure tangentielle des forces de succion.
Fig. 4. Mesure radiale des forces de succion.

Tab. 1. Réaction de la zone cambiale des troncs et des branches

Temps/min.	1	5	10	15	20	25	30	35	40
Force de succion en atm.	Changement d'épaisseur								
	Branche de *frêne :* ∅ = 1,2 cm., mesure radiale, 8 II 51								
27,2	+12	+18	+26	+32	+41	+49	+53	+55	+61 [1]
28,1	+ 3	+ 6	+ 8	+10	+13	+16	+18	+21	+21
29,0	+ 4	+ 7	+ 9	+11	+12	+12	+13	+12	+11
29,4	+ 3	+ 6	+ 5	+ 6	+ 7	+ 7	+ 8	+ 9	+ 9
30,4	0	— 2	— 4	— 5	— 8	— 9	—11	—13	—13
31,3	0	— 9	—17	—21	—24	—24	—24	—24	—24
	Tronc de *frêne :* ∅ = 27 cm., mesure radiale, 16 V 50								
8,2	+ 7	+19	+34	+41	+43	+43	+43	+43	—
9,7	+ 2	+13	+17	+24	+27	+31	+30	+30	—
11,2	— 6	— 9	—11	—19	—21	—24	—24	—24	—
12,8	—15	—34	—47	—51	—51	—52	—52	—	—
	Le même, mesure tangentielle								
6,7	+ 4	+16	+23	+29	+31	+32	+33	+33	—
8,2	0	+ 3	+ 7	+ 9	+11	+11	+11	+11	—
9,7	0	+ 5	+ 6	+ 6	+ 6	+ 6	+ 6	+ 6	—
11,2	0	+ 2	— 1	— 5	— 7	—10	—14	—	—
12,8	— 3	—10	—15	—19	—22	—23	—26	—	—
	Tronc de *saule :* ∅ = 8 cm., mesure radiale, 19 XI 50								
5,3	+14	+38	+44	+45	+45	+45	+45	—	—
6,7	+ 9	+31	+43	+45	+47	+47	+49	—	—
8,2	+ 2	+ 5	+ 7	+ 9	+11	+14	+17	—	—
9,7	+ 3	+ 1	+ 3	+ 5	+ 8	+ 8	+ 8	—	—
11,2	0	+ 1	+ 2	+ 2	+ 1	+ 1	+ 1	—	—
12,8	— 1	— 2	— 3	— 7	— 8	— 8	— 8	—	—
14,5	0	— 3	— 7	—15	—18	—23	—30	—	—
16,2	— 1	— 3	— 8	—19	—31	—38	—39	—	—
18,0	— 5	—17	—31	—39	—46	—51	—56	—	—
	Le même, mesure tangentielle								
5,3	+ 1	+ 3	+ 7	+ 9	+11	+11	+13	—	—
8,2	+ 2	+ 4	+ 6	+ 7	+ 7	+ 7	+ 7	—	—
11,2	0	— 1	— 1	— 1	0	+ 1	+ 1	—	—
14,5	0	— 3	— 5	— 6	— 7	— 9	—10	—	—
18,0	— 4	— 8	—10	—11	—13	—15	—23	—	—

[1] + 61 donne l'amplitude totale d'extension après 40 minutes ; — 24 donne la diminution totale après le même temps. Ces chiffres donnent le nombre de divisions du micromètre, une division représentant un changement d'épaisseur de 0,3 à 1,7 μ.

A l'aide d'une lame de rasoir, j'enlève le liber (fig. 2) presque jusqu'à la limite du cambium, opération assez facile parce que la zone génératrice libéro-ligneuse tranche nettement par sa blancheur sur les tissus avoisinants. Puis, d'un second coup de rasoir, s'il y a nécessité, je décolle le bois. J'obtiens ainsi un ruban de 5 à 6 cm. de long, de 3 de large et d'une épaisseur de 0,2 à 0,5 mm. Par des sections transversales, j'en tire des carrés de 3 mm. de côté qui seront placés sous le levier, comme le montre la fig 4.

b. Sensibilité et vitesse de réaction des tissus

La sensibilité des appareils permet, comme le montre le tableau 1, une bonne réaction de la zone cambiale des troncs et des branches. Les coupes radiales réagissent beaucoup plus que les coupes tangentielles, phénomène compréhensible, puisque la région génératrice

Tab. 2. Réaction de la zone cambiale des rameaux

Temps/min.	1	5	10	15	20	25	30
Concentr. solution saccharose Mol	Changement d'épaisseur						
	Frêne : ∅ = 0,4 cm., 17 V 50						
0,25	+1	+ 4	+10	+13	+14	+16	+16
0,30	0	+ 6	+ 7	+ 8	+ 9	+ 9	+ 9
0,35	—2	+ 1	0	0	0	0	0
0,40	0	0	0	— 2	— 8	—10	—12
0,45	0	— 3	— 5	— 8	—10	—13	—19
0,50	0	— 7	—21	—23	—23	—23	—23
	Frêne : ∅ =0,7 cm., 5 IX 50						
0,65	+2	+ 7	+ 7	+13	+15	+16	+18
0,70	+2	+ 8	+11	+16	+19	+21	+24
0,75	—1	— 4	—16	—17	—17	—18	—18
0,80	—4	— 9	—14	—19	—24	—25	—34
	Saule : ∅ = 0,5 cm., 24 VIII 50						
0,20	+4	+ 6	+ 7	+ 8	+ 8	+ 8	+ 8
0,25	+9	+11	+13	+11	+10	+10	+10
0,30	0	0	— 2	— 3	— 3	— 2	— 2
0,35	—3	— 7	— 9	—11	—13	—13	—13

se trouve, dans le second cas, entourée des tissus du bois et du liber, qui diminuent sa possibilité d'extension.

Souvent, les branches et les rameaux de petites dimensions ne donnent pas des réactions aussi sensibles. Cela provient du fait qu'il est difficile de séparer le cambium et les tubes criblés des tissus adjacents. L'ensemble, en effet, est de dimensions très réduites, le plus souvent 20 à 100 μ (tab. 2).

La vitesse de réaction dépend avant tout de l'état de la végétation. Pendant la saison morte, l'équilibre se fait plus lentement, tandis qu'au printemps et durant la majeure partie de l'été, il est obtenu au bout de 20 minutes environ (tab. 3). Le phénomène s'explique en partie, si l'on sait que le cambium entrant en activité amincit ses parois cellulaires et que la quantité d'auxine augmente au moment de la croissance en épaisseur (COCKERHAM 1930 ; SÖDING, 1937). Cependant, le résultat définitif se voit déjà 30 minutes plus tard, quel que soit le moment de l'année.

Pendant la saison de croissance et pendant la période de végétation, les nouvelles couches du bois en formation réagissent aux appareils, mais d'une façon beaucoup moins sensible que le cam-

Tab. 3. Vitesse de réaction selon l'état de la végétation

Temps/min.	1	5	10	15	20	25	30	60
Concentr. solution saccharose Mol	Changement d'épaisseur							
	Tronc de *bouleau :* ∅ = 13 cm., 12 VI 50							
0,20	+19	+33	+50	+61	+64	+65	+65	+65
0,25	+ 6	+13	+17	+21	+22	+24	+25	+26
0,30	0	+ 5	+ 7	+ 6	+ 6	+ 6	+ 5	+ 4
0,35	— 2	— 7	—10	—14	—17	—17	—17	—20
0,40	— 9	—24	—42	—42	—42	—42	—42	—43
	Le même, 30 XI 50							
0,70	+14	+23	+31	+44	+49	+52	+59	+75
0,75	+16	+19	+22	+25	+27	+30	+31	+34
0,80	+11	+14	+17	+18	+16	+16	+15	+15
0,85	+ 1	0	0	+ 1	+ 3	+ 4	+ 4	+ 7
0,90	0	— 2	— 3	— 5	— 7	— 9	—12	—21
0,95	—15	—41	—62	—67	—71	—71	—73	—76

bium et les tubes criblés. En hiver, les réactions du bois sont nulles ou à peine perceptibles ; leur interprétation pouvant donner lieu à confusion, il n'en a pas été tenu compte (tab. 4). A ce sujet, COCKERHAM (1930) constate sur Acer Pseudoplatanus que le xylème est complètement lignifié jusqu'à la zone cambiale.

Tab. 4. Comparaison entre les réactions du bois et du cambium

Temps/min.	1	5	10	15	20	25	30	35
Concentr. solution saccharose	Changement d'épaisseur							
	Tronc de *frêne :* 15 V 50, zone cambiale							
0,15	+ 7	+ 19	+ 23	+25	+26	+26	+26	+26
0,20	+ 3	+ 12	+ 17	+20	+24	+29	+31	+31
0,25	0	+ 5	+ 9	+10	+ 9	+ 9	+ 9	+ 9
0,30	0	— 3	— 8	—15	—17	—17	—17	—17
0,35	—13	135	146	—47	—47	—47	—47	—47
	Le même, côté bois							
0,15	+ 2	+ 3	+ 8	+ 8	+ 8	+ 8	+ 8	+ 8
0,20	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2
0,25	0	— 1	— 1	— 2	— 4	— 4	— 4	— 4
0,30	— 3	— 4	— 3	— 3	— 3	— 3	— 3	— 3
0,35	— 2	— 3	— 5	— 6	— 9	—16	—17	—17
	Tronc de *frêne :* 20 I 51, zone cambiale							
0,90	+ 6	+ 14	+ 19	+19	+20	+20	+21	+21
0,95	+ 7	+ 16	+ 21	+21	+20	+17	+16	+15
1,00	+ 2	+ 5	+ 9	+10	+16	+16	+16	+16
1,05	—11	— 23	— 27	—27	—31	—33	—34	—34
1,10	—19	— 22	— 23	—23	—23	—23	—23	—23
	Contrôle avec l'huile de paraffine							
	0	0	0	— 1	— 2	— 1	— 1	— 1
	Le même, côté bois							
0,80	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2
0,85	+ 6	+ 3	+ 1	— 2	— 4	— 4	— 5	— 5
0,90	0	+ 1	+ 1	0	+ 1	— 3	— 3	— 3
0,95	0	+ 1	+ 1	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2
1,00	0	— 2	— 1	— 3	— 4	— 4	— 4	— 3
1,05	0	+ 1	+ 1	0	0	— 1	— 1	— 1
	Contrôle avec l'huile de paraffine							
	+ 2	+ 3	+ 4	+ 2	+ 1	+ 1	+ 1	+ 1

c. Sources d'erreurs

On peut distinguer quatre catégories d'erreurs qui sont dues soit aux tensions et aux gonflements des tissus, soit aux pressions exercées sur les tissus lors de la récolte des échantillons, soit à l'hétérogénéité des tissus, soit enfin à des phénomènes essentiellement physiques.

C'est un fait, connu depuis les travaux de G. KRAUS (1880, p. 230), que les différents tissus d'une tige n'ont pas les mêmes tensions. Elles sont libérées lorsque ces tissus sont séparés les uns des autres. Si l'on met directement la zone cambiale sous le levier, après son isolement, on constate une élévation rapide du levier, puis une chute plus ou moins lente dépendant de la concentration de la solution (tab. 5). Un contrôle avec l'huile de paraffine permet aussi de déceler ces tensions.

J'observe des résultats semblables pour Fagus silvatica, Betula alba, Prunus avium.

Tab. 5. Tensions de la zone cambiale de Quercus Robur

Temps/min.	1	5	10	15	20	25	30	35	40	60
Concentr. solution sucre	Changement d'épaisseur									
	Mesures exécutées directement après la préparation des coupes									
0,60	+154	+173	+101	+90	+85	+84	+84	—	—	+26
0,65	+180	+141	+ 74	+62	+56	+40	+39	+24	—	— 9
0,70	+ 24	— 13	— 34	—34	—36	—37	—39	—41	—	—39
0,75	+ 59	+ 3	— 28	—46	—46	—46	—45	—44	—45	—45
	Contrôle avec l'huile de paraffine									
	+ 11	+ 20	+ 24	+25	+25	+23	+19	+17	+17	+17
	Avant les mesures, les coupes restent 1½ heure dans l'huile de paraffine									
0,25	+ 17	+ 39	+ 44	+47	+47	—	+47	—	—	+49
0,30	+ 6	+ 17	+ 20	+23	+25	+26	—	—	—	+32
0,35	+ 13	+ 19	+ 22	+22	+21	+21	+21	+21	+21	+16
0,40	+ 2	— 7	— 19	—25	—34	—35	—35	—	—35	—35
0,45	— 9	— 36	— 38	—38	—	—	—41	—	—	—41
0,50	— 20	— 43	— 47	—46	—46	—45	—45	—	—47	—52
	Contrôle avec l'huile de paraffine									
	+ 2	+ 1	+ 1	0	0	0	0	0	0	—3

Sur Fraxinus excelsior, Salix caprea, Acer Pseudoplatanus, Populus tremula, les tensions sont à peine perceptibles (tab. 6).

Par cet exemple, on peut constater que l'huile de paraffine n'est pas nocive ; elle freine quelque peu la vitesse de réaction pendant les premières minutes. Dans leurs recherches sur les forces de succion des aiguilles du Pinus silvestris, URSPRUNG et BLUM (1947, p. 473) ont démontré avec beaucoup plus d'ampleur sa passivité.

J'ai également fait des expériences sur des tissus morts placés dans différents liquides (eau, paraffine, solution de saccharose) et j'ai relevé des phénomènes de capillarité et de gonflement que je ne décrirai pas dans ce travail, car ils en dépasseraient nettement le cadre.

Les tissus vivants de Picea excelsa donnent des valeurs très élevées ; elles proviennent soit des pressions exercées lors de la récolte des échantillons, soit des perturbations causées par la coupe dans les tubes criblés. Leurs segments étant très longs (HUBER : 1400-3900 μ,

Tab. 6. Tensions de la zone cambiale de Acer Pseudoplatanus

Temps/min.	1	5	10	15	20	25	30	40	50	60
Concentr. solution sucre	Changement d'épaisseur									
	Mesures exécutées directement après la préparation des coupes									
0,30	+11	+29	+32	+36	+38	+40	+45	+51	+59	—
0,35	+ 4	+14	+14	+14	+15	+16	+16	+13	+12	—
0,40	+ 2	+ 6	+ 8	+ 9	+ 9	+10	+10	+10	+10	—
0,45	— 5	—18	—24	—24	—24	—27	—27	—27	—28	—
0,50	— 3	—29	—29	—29	—29	—29	—29	—	—	—
	Contrôle avec l'huile de paraffine									
	+ 1	+2	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2	—
	Avant les mesures, les coupes restent ½ h. dans l'huile de paraffine									
0,30	+ 3	+20	+27	+34	+34	+34	+34	+34	+34	—
0,35	0	+11	+15	+15	+16	+18	+21	+22	+22	—
0,40	0	+ 3	+ 7	+ 7	+ 7	+ 6	+ 5	+ 5	+ 5	—
0,45	0	0	— 5	—14	—17	—23	—26	—30	—34	—
0,50	— 1	— 1	— 4	—10	—16	—21	—21	—21	—21	—
	Contrôle avec l'huile de paraffine									
	0	0	— 1	— 2	— 2	— 1	— 1	0	0	—

1939, p. 191) nécessitent la préparation d'échantillons trop grands qui déséquilibrent les appareils. Si j'en réduis la longueur à celle des feuillus, je constate les mêmes phénomènes que ceux observés sur les tissus morts (tab. 7).

Tab. 7. Tensions observées sur les tissus morts du Picea excelsa

Temps/min.	1	5	10	15	20	25	30
Concentr. solution saccharose	Changement d'épaisseur						
2,5	—6	—28	—56	—92	—119	—137	—178
2,0	+5	+35	+53	+72	+ 82	+ 97	+109
	Contrôle avec l'huile de paraffine						
	—5	— 9	—10	—11	— 12	— 13	—

Si les pressions exercées sur la couche du cambium sont trop fortes, j'obtiens des résultats manquant de précision. Dans les études préliminaires à ce travail, j'utilisais, pour récolter les échantillons, un foret d'accroissement (système Mattson, Mora) de 4 mm. de diamètre ; invariablement j'obtenais des valeurs qui n'avaient pas une rigoureuse exactitude (tab. 8).

Tab. 8. Effets de pression sur le cambium du Fagus silvatica

Temps/min.	1	5	10	15	20	25	30
Concentr. solution saccharose	Changement d'épaisseur						
0,95	+17	+23	+24	+21	+17	+ 13	+ 8
1,00	+ 7	+ 9	— 4	— 8	—11	— 19	— 26
1,05	+ 9	+11	—12	—29	—44	— 63	— 82
1,10	+ 3	—34	—49	—60	—87	—110	—115

Après plusieurs essais, j'utilisai un ciseau à bois de 2,6 cm. de large. En n'expérimentant que sur la partie centrale des échantillons, il est possible d'éliminer les sources d'erreurs dues à la compression.

Hétérogénéité des tissus. Il est nécessaire de comparer des tissus rigoureusement semblables. PFEIFFER (1937), avec la méthode

cryoscopique, note une différence de 4 atmosphères entre le cambium et l'écorce interne. CHIEN-REN-CHU (1936) note pour Acer platanoïdes une différence de 11,5 atmosphères. Pour ma part (p. 213), je note des variations considérables (tab. 9) suivant le cycle des saisons.

Tab. 9. Forces de succion de tissus provenant du même échantillon, Fagus silvatica

Temps/min.	1	5	10	15	20	25	30
Atm.				Zone cambiale			
12,8	+16	+38	+44	+51	+56	+57	—
14,5	+11	+21	+24	+23	+25	+27	+28
16,2	+ 1	+ 7	+ 9	+10	+11	+11	+12
18,0	— 3	— 5	— 7	—16	—23	—31	—34
19,8	— 2	—15	—29	—42	—42	—42	—42
				Zone des tubes criblés et du parenchyme			
18,0	+25	+40	+65	+73	+75	+76	+76
19,8	+10	+25	+28	+30	+29	+29	+29
21,8	+ 2	+14	+21	+23	+24	+25	+25
23,8	0	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2	+ 2	— 3
25,9	— 7	—15	—23	—32	—37	—37	—37

J'ai constaté également des erreurs dues à des phénomènes physiques : effets de courbure de l'échantillon, de capillarité (Quercus, Fagus). Je n'insisterai pas sur ces défectuosités, puisqu'elles ont déjà été décrites dans les travaux de URSPRUNG et BLUM (1930) et de MALIN (1932).

Répartition des forces de succion dans les différentes parties de l'arbre

1. Forces de succion dans les branches

Il eût été intéressant de comparer des branches du même arbre, de même hauteur d'insertion et de même diamètre, mais de telles conditions se présentent rarement (p. 205 s.). De plus, au début de ce travail, il m'était encore difficile de préparer rapidement les échantillons et, de ce fait, de mesurer en même temps les différents objets envisagés.

C'est pourquoi les valeurs du tableau 10, par exemple, ne doivent pas être prises dans un sens absolu, puisque l'heure et les conditions au moment de l'expérimentation varient beaucoup ; elles indiquent simplement les grandes lignes des forces de succion des branches verticales pendant une année.

a. Branches verticales

Les branches verticales proviennent d'arbustes croissant le long d'un chemin et soumis irrégulièrement à la taille. Le sol y est généralement humide et compact ; il dérive de formations argilo-marneuses.

Tab. 10. Forces de succion dans les branches verticales de Fraxinus excelsior

Date	Heure	Succion en atm.	Diamètre cm.	Hauteur d'insertion de l'échantillon mesuré m.	Humidité relative	T°	Observations
1950							
1 II	14.00	37,1	2	1,8	50	12	beau
3 II	8.00	37,7	2	1,3	89	–9	couvert
3 II	10.30	37,7	2	1,3	70	–4	lég. ensoleillé
6 II	15.15	34,8	2	1,4	55	0	nuageux
6 II	15.40	33,7	1,5	1,7	55	2	»
7 II	10.00	31,3	2	1,3	88	0	pluie
7 II	14.30	33,7	2	1,7	60	3	couvert
7 II	16.05	30,8	0,8	1,3	58	3	»
7 II	16.50	30,8	0,9	1,4	58	3	»
8 II	9.50	29,4	1	1,2	85	2	pluie
8 II	15.05	28,1	1,5	1,3	99	2	»
8 II	14.00	30,4	2	1,5	98	3	»
8 II	16.10	27,6	1,5	1,3	100	2	»
17 III	15.00	26,7	2	1,4	90	4	nuageux
16 V	11.45	12,2	2	1,1	60	17	beau
14 VI	14.00	13,8	2,5	1,9	82	17	pluie
9 VIII	18.00	19,1	1,5	1,3	60	23	beau
1 IX	14.00	24,2	2	1,7	98	12	pluie
5 IX	14.45	34,2	3,5	6,0	70	20	beau
20 IX	14.00	20,6	1	1,4	62	14	couvert
29 XI	14.00	31,8	2	1,8	56	11	ensoleillé
27 XII	16.00	27,7	2	1,9	91	2	neige
1951							
19 I	8.00	33,2	1,5	1,4	100	1	couvert
3 II	14.00	37,3	2	1,7	54	3	beau

L'ensemble des mesures montre de nombreuses fluctuations des valeurs des forces de succion (tab. 10). Ce manque d'homogénéité est imputable aux conditions très variables qui peuvent influencer ces forces de succion. Certains de ces buissons subissent les déprédations des passants. Une partie d'entre eux croissent à l'ombre, tandis que les autres sont exposés aux effets d'une intense insolation. D'autre part, la nappe phréatique varie de profondeur.

Un autre facteur d'ordre anatomique pouvant provoquer des perturbations dans les mesures a pour origine le peu d'ampleur de la zone génératrice des branches ; il est impossible, en effet, d'éliminer complètement les tissus adjacents. B. HUBER (1939) le constate également en comparant la zone des tubes criblés des troncs et des branches ; il trouve des différences de plusieurs dizaines de microns.

Les forces de succion d'une branche verticale, sur une même section, sont d'égale valeur sur tous ses côtés (tab. 11). Ce résultat peut paraître paradoxal, si l'on considère que la section d'une branche de frêne a souvent une forme elliptique.

Tab. 11. Forces de succion constatées sur les quatre côtés d'une branche verticale

Temps/min.	1	5	10	15	20	25	30
9,7 atm.	+ 9	+17	+19	+19	+20	+20	+20
11,2 »	+ 3	+ 5	+ 6	+ 7	+ 7	+ 8	+ 9
12,8 »	0	— 2	— 4	— 8	—11	—14	—16
14,5 »	— 7	—13	—23	—26	—26	—29	—31
9,7 »	+12	+24	+26	+30	+31	+31	+33
11,2 »	+ 1	+ 4	+ 9	+13	+13	+13	+13
12,8 »	— 3	— 7	— 8	—12	—16	—18	—23
14,5 »	— 7	—10	—24	—29	—34	—36	—37
9,7 »	+ 6	+11	+17	+26	+27	+27	+27
11,2 »	0	+ 2	+ 5	+ 8	+ 8	+ 8	+ 8
12,8 »	0	— 9	—13	—13	—18	—24	—24
14,5 »	— 4	—11	—17	—20	—23	—23	—23
9,7 »	+ 9	+17	+31	+31	+30	+30	+29
11,2 »	+ 5	+12	+14	+16	+18	+21	+22
12,8 »	— 7	—18	—19	—20	—21	—25	—25
14,5 »	— 4	—13	—17	—19	—19	—19	—19

Pour exécuter cette expérience, je procède de la manière suivante : je coupe une section de 10 cm. de la branche que je porte au laboratoire dans un récipient contenant de la paraffine. Je prends alors les échantillons de cambium sur quatre côtés que je prépare selon la description donnée à la page 184.

b. Branches courbes

Par contre, dans les jeunes branches de frêne en forme de baïonnette — morphologie provenant de la disparition du bourgeon de l'axe principal — la force de succion peut varier d'un côté à l'autre de quelques atmosphères. Toutes les branches âgées de plus d'une année ont des valeurs plus élevées sur le côté concave (tab. 12 et 13). Sur les tissus du méristème des rameaux de l'année, j'obtiens des résultats inverses.

Pour interpréter les résultats obtenus sur les branches recourbées, j'ai jugé nécessaire d'analyser quelques travaux antérieurs qui semblent donner à ce problème des conclusions contradictoires. URSPRUNG et BLUM (1924, p. 96) mesurant les forces de succion de Tradescantia trouvent les valeurs les plus hautes sur le côté convexe. JACCARD (1934, p. 35) étudiant la concentration du suc cellulaire de la zone cambiale de branches épinastiques constate : « ... daß die

Tab. 12. Réactions des côtés opposés d'une branche de frêne âgée de 3 ans

Temps/min.	1	5	10	15	20	25	30
Succion de saccharose en atm.	Changement d'épaisseur						
Côté concave							
21,0	+ 1	+10	+17	+19	+18	+16	+16
21,8	+ 4	+11	+14	+16	+18	+19	+20
22,5	0	+ 5	+ 8	+ 7	+ 6	+ 6	+ 6
23,4	0	— 9	—15	—15	—15	—16	—17
24,2	— 3	—12	—20	—20	—20	—20	—20
Côté convexe							
19,5	+ 2	+ 3	+ 1	+ 2	+ 3	+ 5	+ 7
20,2	+ 5	+ 6	+ 7	+ 5	+ 6	+ 6	+ 6
21,0	0	— 9	—15	—19	—19	—19	—19
21,8	—11	—17	—23	—31	—31	—31	—31

Tab. 13. Branches de frêne courbes mesurées sur leurs côtés opposés

Date	Age de la branche	Force de succion en atm.	
		Côté concave	Côté convexe
11 II 50	2 ans	30,0	30,8
13 II 50	2 »	31,3	29,4
14 II 50	3 »	32,0	28,6
11 III 50	2 »	23,4	23,1
14 IV 50	2 »	18,5	17,2
9 V 50	3 »	10,6	10,2
29 VII 50	1 »	20,7	21,3
12 VIII 50	1 »	20,1	19,5
12 VIII 50	4 »	22,7	18,6
17 VIII 50	1 »	19,6	20,0
22 VIII 50	1 »	17,5	18,3
23 IX 50	1 »	13,2	13,8
23 X 50	1 »	14,8	15,2
10 XI 50	1 »	23,4	22,6

osmotischen Werte der Kambialzone ausnahmlos auf der breiten Seite der exzentrischen Querschnitte größer sind als auf der gegenüberliegenden schmalen Seite. »

L'explication pourrait être la suivante : Les nœuds de Tradescantia allongent davantage leurs cellules sur le côté convexe et ces dernières contiennent beaucoup plus de chlorophylle que leurs voisines sur le côté opposé. On peut donc admettre que la croissance en épaisseur étant nulle, il n'est pas nécessaire à la plante d'accumuler des assimilats sur l'un ou l'autre des côtés : tout se fait en fonction de l'allongement de la plante.

Pour les végétaux ligneux, le problème est exactement le même au début de leur développement. La jeune pousse, pendant la période active de végétation, s'allonge beaucoup plus qu'elle ne cherche à s'épaissir ; son comportement est donc comparable aux plantes herbacées. Dès la seconde année, le problème est inverse : l'allongement est terminé, l'accroissement en épaisseur entre seul en jeu. Or, comme l'analyse des cernes annuels me l'a montré, le développement se fait sur le côté concave au détriment du côté convexe. Il faut donc admettre que la concentration des substances osmotiques ou assimilats sur l'un des côtés favorise son développement. Néanmoins, comme les objets d'expérimentation sont très minces

et que de ce fait le pourcentage d'erreurs peut jouer un rôle, j'ai étendu ces recherches sur des troncs et branches de grandes dimensions : j'ai obtenu des résultats analogues. Vu l'intérêt de la question, je la traite dans un chapitre spécial afin de comparer les troncs excentriques aux tiges normales.

c. Branches horizontales

Dans les feuillus que j'ai étudiés la mesure des branches est plus compliquée que celle des branches verticales. Leur structure épinastique d'une part, leur courbure et leur changement de direction d'autre part, influencent nécessairement leurs forces de succion. En effet, leurs côtés ont rarement les mêmes valeurs. D'après le tableau 14, on peut se rendre compte que les forces de succion sont en général plus élevées sur le côté supérieur.

Tab. 14. Forces de succion sur les côtés opposés des branches horizontales

Espèces	Date	Force de succion en atm.		Diamètre cm.	Observations
		Côté supérieur	Côté inférieur		
Frêne	8 II 50	38,4	36,1	6	pluie
»	9 II 50	34,7	33,0	1,5	
»	10 II 50	35,6	36,3	2	pluie et vent
Bouleau	3 IV 50	17,8	20,6	2,5	
Hêtre	17 IV 50	11,3	10,4	1,5	ensoleillé
Erable	24 IV 50	19,5	17,2	2,5	pluie et vent
Saule	11 V 50	11,7	10,9	1,5	beau
Hêtre	22 V 50	18,6	18,4	5	»
»	6 VI 50	9,0	8,8	1,5	»

La branche de bouleau était nettement hyponastique ; quant à celle du frêne du 10 II, elle n'avait pas, apparemment, de cernes annuels et je n'ai pu, ainsi, préciser sa nature. Mais en fait, que nous indiquent ces recherches ? Elles nous montrent un autre aspect du problème de la structure excentrique des végétaux qui confirme pleinement les résultats relevés précédemment sur les branches recourbées. Cela m'autorise à émettre la généralité suivante : Le côté d'une tige, ayant le plus grand accroissement en épaisseur, entraîne naturellement les forces de succion les plus fortes. Le fait peut s'expliquer en partie par la différence de perméabilité et de résis-

tance à la filtration des tissus de tension et de compression. C'est ce que relèvent JACCARD et FREY (1928, p. 565) : «Bei Populus dagegen verändert sich infolge der verschiedenen Permeabilität die Rohrzuckerkonzentration in den Röhrchen verschieden, so daß auch die osmotische Saugung verschieden ausfällt : beim Druckholzosmometer wird sie infolge der größeren Zuckerabwanderung schwächer sein als im Zugholzosmometer. So wird erklärlich, daß beim Zugholz in der gleichen Zeit mehr Wasser eingesogen wird, trotzdem sein Filtrationswiderstand größer ist als beim Druckholz. Der Filtrations-

Tab. 15. Mesures faites durant l'année 1950/51 sur les branches horizontales

Espèces	Date	Heure	Succion en atm.	Diamètre cm.	Hauteur d'insertion m.	Humidité relative	T°	Observations
Fraxinus	28 II	15.00	25,9	1	4	75	–1	couvert
»	1 III	13.30	21,0	1,5	1,7	85	–2	neige
»	12 VII	16.00	22,5	1,5	4,5	45	23	nuageux
»	5 IX	13.20	29,4	2	1,8	68	21	»
»	29 XI	14.00	29,9	1,5	1,2	56	11	ensoleillé
»	20 I	14.00	28,1	1	1,7	100	3	pluie
Fagus	3 IV	16.00	22,9	2,4	3,7	60	9	ensoleillé
Acer Pseudoplatanus	8 III	08.00	29,0	1	4	95	7	ensoleillé
idem	21 III	14.00	17,2	1,5	4,7	60	13	fort vent
»	24 IV	15.00	19,1	1	1,8	95	6	pluie
»	11 V	10.00	8,8	1	1,3	58	16	beau
Acer	29 VI	11.00	10,3	1,5	1	68	24	»
»	15 VII	10.00	9,7	1	1,7	60	16	»
»	10 VIII	15.00	12,2	1,5	3	45	27	»
»	24 VIII	15.00	10,6	1,5	5,1	72	22	orageux
»	28 IX	14.00	10,6	2	3,4	69	18	
Salix	11 III	11.00	5,1	1,2	1,9	—	4	ensoleillé
»	19 V	16.30	11,8	1	1,7	50	20	»
Betula	22 III	10.00	22,9	1,5	0,7	75	9	nuageux
»	22 III	10.00	24,1	1,2	1,55	75	9	»
»	31 V	10.00	16,9	2	1,3	66	7	écoulement de sève abondant
Betula	19 VIII	14.45	10,9	1,5	0,9	50	20	idem
Quercus	11 III	8.00	22,9	2,5	0,4	92	3	lég. ensoleillé

widerstand spielt gegenüber den großen osmotischen Saugkräften eine sehr untergeordnete Rolle. » Les mêmes auteurs constatent encore (p. 567) : « daß die Semipermeabilität des Zugholzes von Pseudotsuga ein wenig größer ist als die des Druckholzes, während sie bei Populus diejeinge des Druckholzes bei weitem übertrifft. »

Dans le tableau 15, j'ai inscrit toutes les mesures faites durant l'année sur les branches horizontales. Afin d'éviter une double expérimentation, j'ai récolté l'échantillon sur l'un des côtés latéraux ; ceux-ci ont souvent des forces de succion comprises entre celles des côtés supérieurs et inférieurs.

Tab. 16. Forces de succion dans les branches verticales, peu ramifiées de Fraxinus excelsior

Date	Heure	Succion [1] en atm.	Longueur de la branche m.	Humidité relative	T°	Observations
7 II	16.50		1,10	58	3	couvert
base		30,8				
milieu		30,8				
sommet		31,0				
14 VI	14.00		1,20	82	17	pluie
base		13,7				
milieu		14,4				
sommet		15,1				
9 VIII	18.00		1,10	60	23	beau
base		19,3				
milieu		19,5				
sommet		20,2				
1 IX	14.00		1,25	98	12	pluie
base		24,5				
milieu		24,6				
sommet		25,0				
1 IX	18.00		1,40	100	11	pluie
base		22,4				
milieu		23,2				
sommet		23,3				
1 IX	19.00		1,70	100	11	couvert
base		20,9				
milieu		21,0				
sommet		21,6				

[1] Calculée par interpolation ; cf. URSPRUNG (1937, p. 1354).

d. Répartition des forces de succion dans une branche

Les branches verticales, peu ramifiées, celles de Fraxinus excelsior et d'Acer Pseudoplatanus en particulier, ont une augmentation régulière des forces de succion de bas en haut, jusqu'à l'insertion des feuilles (tab. 16).

Les pétioles ont rarement des valeurs supérieures aux forces de succion de la zone cambiale des branches sur lesquelles ils s'insèrent (tab. 17). Les différences maximales observées sont comprises entre 4,6 et 0,3 atm.

Ces faits, contraires à la « Druckstromtheorie » de Münch, ont déjà été constatés par BLUM (1916, p. 22) pour le hêtre et par B. ROECKL pour le robinier (1949, p. 549), qui, utilisant comme solution plasmolytique la sève des tubes criblés, explique ses résultats de la manière suivante : « Mannigfach abgewandelte Plasmolyseversuche zeigen, daß das Assimilationsgewebe einen wesentlich kleineren osmotischen Wert besitzt als der Siebröhrensaft ... Für den Transport der Assimilate vom Erzeugungsort, d. h. dem Assimilationsgewebe des Blattes, bis zum Ort des Abtransportes, den Siebröhren, kann daher nicht eine hydraulische Druckströmung im Sinne MÜNCHS, sondern muß eine Wanderung gegen das Konzentrationsgefälle, eine Anreicherung der Assimilate durch Drüsenmechanik, ein Konzentrationshub in mehreren Stufen angenommen werden. »,

Les forces de succion des branches horizontales ou verticales qui ont une ramure abondante ne montrent pas une telle répartition. Un rameau donnera souvent des résultats inférieurs à ceux de la branche sur laquel il s'insère.

Les valeurs du tableau 18 sont comparables à celles de BLUM (1916), d'URSPRUNG et de BLUM (1916). BLUM en effet, bien qu'utilisant une tout autre méthode, constatait déjà sur le hêtre : « Bei der Buche ist im Allgemeinen der osmotische Wert in den Wurzeln am kleinsten, steigt gegen die Krone hin und fällt in den peripheren Zweigen. » PFEIFFER (1937) remarque également une différence de potentiel des valeurs osmotiques entre les organes adultes et ceux qui sont encore en croissance. B. ROECKL (1948) a montré par une méthode fort élégante que les feuilles ont des valeurs osmotiques plus faibles que la sève des tubes criblés. Dans le même ordre d'idées, plusieurs auteurs s'occupant du problème osmotique des aiguilles

Tab. 17. Forces de succion de la zone cambiale et des pétioles [1] *d'une même branche*

Espèces	Jour	Heure	Succion en atm.	Longueur de la branche m.	Humidité relative	T°	Observations
Frêne	8 V	14.00		0,90	60	18	Ensoleillé, les feuilles se développent.
base			10,3				
milieu			10,8				
sommet			11,3				
pétiole			9,4				
Chêne	8 V	15.00		1,80	60	18	Les bourgeons s'entr'ouvrent.
base			13,1				
sommet			13,4				
pétiole			8,8				
Hêtre	8 V	15.40		2,10	62	18	Jeune hêtre croissant dans le sous-bois.
base			7,0				
milieu			8,3				
sommet			8,5				
bourgeon			7,6				
Erable	8 V	16.40		1,90	64	18	Branche formant la flèche d'un arbre de 7 m. ; les feuilles ont atteint la moitié de leur développement.
base			9,6				
milieu			10,0				
sommet			10,0				
pétiole			7,4				
Chêne	14 VI	16.00		0,80	82	16	Couvert à pluie ; rejet de souche de 2 cm. ∅.
base			10,9				
milieu			11,0				
sommet			11,2				
pétiole			9,3				
Erable	14 VI	16.50		1,40	83	16	Couvert, rejet de souche de 3 cm. ∅.
base			6,2				
milieu			6,4				
sommet			6,2				
pétiole			5,9				
Saule	14 VI	17.30		2,30	80	15	∅ = 1,5 cm.
base			7,6				
milieu			7,9				
sommet			9,3				
pétiole			7,0				

[1] Ensemble des tissus du milieu du pétiole.

Tab. 18. Forces de succion dans les branches ramifiées

Espèces	Date	Heure	Succion en atm.	Longueur de la branche m.	Hauteur d'insertion	Humidité relative	T°	Observations
Acer	4 III	08.00		2,30	1,70	100	0	
base			28,6					
milieu			28,6					
sommet			27,3					
Acer	21 III	16.00		2,00	0,40	62	11	
base			19,1					
milieu			18,3					
rameau			17,6					
Betula	12 IV	17.00		0,80	0,50	67	14	bourgeons éclos
base			14,7					
milieu			15,2					
rameau			13,6					
Betula	9 V	15.00		1,10	0,90	60	18	vent du nord
base			3,7					
milieu			3,2					
rameau			2,4					
Fraxinus	17 V	09.00		2,80	4,70	—	—	
base			10,7					
à 1,40 m.			11,9					
à 2,50 m.			12,1					
rameau			8,4					
Salix	30 VI	09.00		1,60	0,90	65	25	beau
base			11,5					
rameau sur le milieu			8,2					
rameau sur le sommet			8,7					
Betula	12 VII	15.00		1,90	5,50	45	23	ensoleillé
base			13,1					
milieu			13,6					
rameau			13,1					
pétiole			13,8					
Fraxinus	15 VII	16.00		1,40	3,00	40	20	beau
base			23,4					
milieu			24,0					
rameau			23,2					
pétiole			24,6					

Espèces	Date	Heure	Succion en atm.	Longueur de la branche m.	Hauteur d'insertion	Humidité relative	T°	Observations
Acer	20 VII	15.00		0,60	4,10	50	26	beau
base			18,2					
rameau			18,8					
Betula	26 VII	14.00		0,80	1,50	42	27	»
base			14,8					
sommet			14,8					
rameau			13,5					
Fagus	11 VIII	14.00		11cm. ∅	9,80	75	23	pluie
base			28.1					
milieu			22,5					
rameau au sommet			20,6					
Acer	8 IX	14.00		1,10	5,00	69	18	
base			10,6					
milieu			11,4					
rameau			11,2					
pétiole			13,1					

des résineux (Gail 1926, Grahle 1933, Walter 1931, Malin 1932, Merkt 1938) remarquent qu'en général les jeunes aiguilles ont des forces osmotiques plus faibles que les aiguilles âgées. Regli (1933) trouve, dans la majorité des cas, des forces de succion plus élevées pour le limbe des feuilles âgées.

Ces anomalies peuvent s'expliquer en partie. D'une part, la ramification disperse en quelque sorte la concentration de la sève descendante, élaborée dans les feuilles, qui dépendra donc de l'activité de ces dernières ; c'est ce que Chalk (1930, cité par Jaccard) expose dans la conclusion de son travail : « Das Volumen des bei der Douglasie gebildeten Holzes verändert sich von einem Baume zum andern im Verhältnis zum Trockengewicht der Nadeln ; es ist proportional zur Quadratwurzel des Gesamtgewichtes der Nadeln. Dieses Verhältnis zwischen Inhalt des Holzes und Gewicht der Nadeln ist enger bei den alten als bei den neugebildeten Nadeln ... die Menge der gebildeten Holzsubstanz ist proportional, einerseits zur Konzentration des Chlorophylls, anderseits zur Intensität und Dauer seiner Tätigkeit. » D'autre part il ne faudrait pas, il est vrai, attri-

buer des valeurs trop absolues à ces mesures, car, ainsi que je l'ai déjà démontré, la difficulté d'obtenir des échantillons de tissus homogènes est grande, parce que la zone cambiale des branches et des rameaux est très mince.

e. Forces de succion dans les branches de même hauteur d'insertion mais de diamètres différents

Il est malaisé d'entreprendre ces expériences pour deux raisons. D'une part les facteurs externes qui agissent sur les branches ne sont jamais rigoureusement les mêmes. Or, on sait que l'insolation et l'exposition peuvent jouer un rôle important dans la répartition des phénomènes osmotiques. D'autre part les troncs eux-mêmes présentent des variations sensibles sur leurs divers côtés.

Pour atténuer dans la mesure du possible ces sources d'erreurs, je jetai mon dévolu sur trois bouleaux croissant dans une coupe d'éclaircie. Ils étaient suffisamment à l'ombre pour que leurs branches basales soient soustraites à l'influence du soleil. Contrairement à ce que l'on pouvait attendre, toutes les branches, quel que soit leur diamètre ou leur longueur, avaient les mêmes forces de succion (tab. 19).

On voit donc qu'il existe un certain rapport entre l'épaisseur des cernes et les forces de succion, pour autant que les organes envisagés soient soumis à des conditions semblables.

Tab. 19. Forces de succion dans les branches insérées à la même hauteur mais de diamètres différents : Betula

Date	Heure	Diamètre des branches cm.	Largeur du cerne 1949 mm.	Force de succion	Humidité relative	T°
25 V	13.30				46	21
		4	2,3	7,35		
		2,5	2,6	7,33		
		2	2,5	7,30		
12 VI	14.00				60	23
		3	1,7	4,53		
12 VI	16.00				64	23
		4,5	3,2	4,20		
		2,5	2,8	4,20		

f. Forces de succion des branches insérées à différentes hauteurs

Lorsque je compare, pendant la période de végétation active, les forces de succion de deux branches du même arbre insérées à des hauteurs différentes, je trouve presque toujours des valeurs plus élevées dans la branche la plus haute (tab. 20).

Il peut arriver que la différence de potentiel des forces de succion soit plus petite entre, d'une part, deux branches dont la première est plus épaisse et de moins haute insertion que la seconde et, d'autre part, entre deux branches de même épaisseur.

Des recherches semblables faites par MALIN (1932, p. 413) sur les aiguilles de résineux, par GEHLER (1930, p. 22) et REGLI (1933, p. 563) sur les feuillus, aboutissent à une conclusion analogue. Des inversions de la force de succion apparaissent souvent au début de la période de végétation ; elles sont régulières durant la période de repos hivernal. Ces dérogations à la règle générale proviennent sans doute de l'activité cambiale qui ne commence pas en même temps dans toutes les parties de l'arbre. HARTIG (1888) remarquait déjà sur le hêtre croissant en peuplement que le réveil de l'assise génératrice débutait par le haut. Depuis, de nombreux auteurs sont

Tab. 20. Forces de succion dans les branches insérées à des hauteurs différentes

Espèces	Date	Heure	Succion en atm.	Hauteur d'insertion	Diamètre cm.	Humidité relative	T°	Observations
Fagus	13 III	09.00	14,8	1,7	1,0	75	5	beau
			24,5	4,6	1,5	—	—	
	13 III	15.00	27,6	1,5	5,0	35	18	
			30,8	5,9	3,0	35	18	
	22 III	15.50	34,2	6,1	2,0	50	15	vent du nord
			26,3	0,5	1,5	50	15	»
	31 IV	16.00	19,9	3,7	1,5	60	9	ensoleillé
	17 IV	11.00	24,3	7,0	1,2	68	9	»
			13,7	2,0	5,0	68	9	»
	19 IV	8.00	24,0	8,5	8,0	78	10	
	19 IV	9.00	16,5	3,0	1,5	78	10	
	19 IV	9.00	25,3	9,0	4,5	70	10	
			17,2	2,7	2,0			
	19 IV	11.00	19,7	8,3	1,2	66	13	
			17,2	2,5	3,5			

Espèces	Date	Heure	Succion en atm.	Hauteur d'insertion	Diamètre cm.	Humidité relative	T°	Observations
Fraxinus	1 III	14.00	20,6	4,1	1,0	85	–2	neige
			19,1	1,4	1,0			
	11 III	9.00	24,6	1,7	1,0	90	4	ensoleillé
	17 III	10.00	23,8	1,2	1,5	62	12	nuageux
			27,6	5,8	1,0			
	12 IV	14.40	13,1	5,1	1,5	65	15	vent d'ouest
			15,5	1,9	1,0			
	15 V	10.00	11,6	5,3	1,0	67	15	
	15 V		7,8	1,8	2,0			
		11.00	18,6	10,1	1,5	58	15	
			6,7	0,1	4,0			rejet de souche
	17 V	11.00	14,8	8,5	13,0	—	—	nuageux
			8,6	3,4	5,0			
	17 V	14.00	16,0	5,7	6,3	60	16	couvert
			8,5	0,1	7,0			
	2 VI	14.00	12,5	9,0	2,5	60	20	orageux
			8,4	1,0	1,5			
	27 VI	9.00	10,3	1,8	1,2	60	18	beau
			11,5	4,3	1,0			
Acer	6 III	08.00	29,0	1,7		100	0	»
			30,4	5,2	1,5			
	6 III	14.00	23,6	1,5	1,5	65	14	
			25,4	3,0	1,0			
	8 III	08.00	30,2	8,0	3,5	95	7	
			29,0	1,7	1,0			
	8 III	09.00	29,3	4,0	1,5	88	7	
			31,3	0,1	3,5			
	8 III	10.00	34,7	9,0	4,5	72	10	
			30,1	3,0	2,5			
	18 VIII	08.00	16,8	9,0	1,5	92	9	pluie
			9,4	3,5	1,0			
	21 IX	—	14,1	4,7	2,5	90	7	pluie et vent
			11,2	0,3	6,0			rejet de souche

unanimes à admettre cette activité. C'est ainsi que MER (1892) la constate basipète dans les parties aériennes et basifuge dans les racines. COCKERHAM (1930, p. 64) remarque la même particularité sur Acer Pseudoplatanus. L'entrée en activité de la zone cambiale

est toujours liée à des phénomènes de mobilisation des réserves, comme je l'explique du reste avec plus d'ampleur dans le chapitre des variations annuelles ; il est donc logique de conclure que cette utilisation des matériaux diminue les forces de succion. Il est en effet connu, par exemple, que l'assise génératrice du frêne entre en activité quelques semaines avant l'apparition des feuilles. Dans le tableau 20, on peut remarquer cette diminution des forces de succion d'une façon très nette, si l'on compare les mesures faites sur le frêne de mars à avril. L'activité cambiale commençant par le sommet de l'arbre, il est donc naturel que des inversions se produisent puisque les parties inférieures encore en repos conservent leurs valeurs osmotiques de la saison hivernale. Il en résulte que la mobilisation des réserves se fait d'abord vers le sommet, provoquant ainsi inévitablement une diminution des substances osmotiques. Il est possible, d'autre part, que les branches supérieures portant les fleurs emploient plus de substances que les branches inférieures. L'inversion des forces de succion disparaît lorsque l'assimilation chlorophyllienne entre en jeu.

2. Mesures des forces de succion dans les troncs

a. Description anatomique des échantillons

Il était nécessaire, avant de rechercher les forces de succion des différentes couches du bois et de l'écorce, de décrire l'anatomie souvent compliquée de ces tissus hétérogènes. En effet, lorsque l'on consulte la bibliographie sur ce sujet, on remarque que la plupart des auteurs se sont contentés de dépeindre l'anatomie des branches ou des tiges de faibles dimensions. Or les organes âgés changent souvent la disposition de leurs tissus libériens. Ces modifications proviennent du développement que prennent les tissus de réserve, de soutien et de protection. Les éléments du bois, par contre, sont beaucoup plus stables ; que l'on prenne une tige d'un an ou un tronc âgé, on en reconnaîtra toujours la structure caractéristique ; aussi me suis-je dispensé de revenir sur des faits connus. Deux auteurs en effet, à 50 ans d'intervalle, ont décrit l'anatomie des écorces avec beaucoup de minutie. Le premier, J. Moeller (1882) s'est occupé de toutes les espèces que j'ai étudiées ; le second, B. Huber

(1939) s'est spécialement attaché à la description des tubes criblés : la « Safthaut » des forestiers. Je me suis permis de les citer à de nombreuses reprises pour étayer les conclusions de mes recherches.

Fraxinus excelsior : ∅ = 22 cm., coupe du 19 X 50.

L'épaisseur totale de l'écorce et du cambium atteint 6 mm. Le cambium est composé de six couches de cellules indifférenciées à la suite desquelles j'observe deux autres couches de cellules dont je ne peux déceler la nature. Immédiatement après, les premiers tubes criblés sont dispersés dans la masse de l'écorce interne, séparés l'un de l'autre par les cellules compagnes et les cellules du parenchyme. Cet ensemble, cambium compris, atteint 220 μ d'épaisseur, ce que HUBER (1939) avait déjà constaté ; il est donc facilement mesurable par la méthode du levier. Des rayons médullaires à des distances inégales traversent cette zone. Une partie de ces rayons est composée de deux à trois rangées de cellules ; l'autre n'en a qu'une. Ils se continuent dans la couche suivante qui se compose essentiellement, d'une part, d'une alternance de faisceaux, de fibres libériennes avec des sclérites, et, d'autre part, de couches de cellules ressemblant, à la base, à du collenchyme et qui, vers le haut, ont tendance à se transformer en tissu scléreux. Dans la coupe étudiée, cette répétition des couches a lieu quatorze fois. MOELLER, p. 158, trouve que les couches de liber tendre sont plus épaisses que les couches de sclérenchyme. Dans la coupe étudiée je constate le contraire.

Le phelloderme que j'ai soumis à l'expérimentation est constitué par des cellules de section rectangulaire dont la membrane présente les caractères d'un tissu collenchymateux. Les cellules du liège ont une disposition régulière.

Fraxinus excelsior : ∅ = 3,5 cm., coupe du 15 IV 51.

L'épaisseur totale de l'écorce est de 1,5 mm. Dans cette coupe, le cambium n'a que trois couches de cellules. La zone cambiale avec les tubes criblés mesure 60 μ environ. Comme dans l'écorce du tronc précédent, il y a une alternance de tissus de soutien et de parenchyme ; mais je n'y vois la présence que de trois rangées de faisceaux de fibres libériennes. Le parenchyme cortical contient de la chlorophylle jusqu'au phellogène, dans lequel se trouvent des cellules plus grandes

que celles que j'ai remarquées dans l'écorce du tronc. Le liège est composé de dix couches de grandes cellules régulières.

Betula pendula: ∅ = 14 cm., coupe du 20 IX 50.

L'épaisseur totale de l'écorce atteint 1,7 mm. à la hauteur de 1,3 m. où le diamètre de l'arbre est de 10 cm. Le bas du tronc, par contre, a une écorce beaucoup plus épaisse avec formation de liège, l'épaisseur du tout variant de 4,5 à 14 mm. L'écorce a son développement maximal là où le bois a les cernes les plus larges. Le cambium a sept rangées de cellules indifférenciées, puis, j'observe quatre rangées de cellules indéterminées, suivies des tubes criblés s'étendant sur 200 μ environ (cf. HUBER, p. 180). Ils s'étagent en trois ou cinq rangées. Ils forment un tissu homogène interrompu par quelques rayons médullaires. Ces derniers ont deux rangées de cellules qui ont leur longueur maximale dans le sens radial. Le parenchyme cortical, très sclérenchymateux (cf. MOELLER, pp. 51 et suiv.) a une épaisseur de 600 μ. Les parois des cellules externes sont plus minces. Dans les branches, la morphologie est la même, seule changeait l'amplitude des différentes couches.

Salix caprea: ∅ = 8 cm., coupe du 19 XI 50.

L'épaisseur totale de l'écorce est de 3 mm. Le cambium a huit à neuf rangées de cellules indifférenciées. La zone des tubes criblés correspond à la description de MOELLER, pp. 94 et suiv. : « Der Weichbast besteht mitunter auch nur aus drei Zellenreihen, weitaus häufiger übertrifft er die Bastfaserplatten mehrfach an Breite. Man unterscheidet in ihm schon auf Querschnitten die weitlichtigen (0,045 mm) Siebröhren von den engeren grobporigen Parenchymzellen. » Cette alternance de couches se répète jusqu'à seize fois, mais je n'ai pu contrôler si les tubes criblés les plus externes étaient encore en activité. L'écorce externe est collenchymateuse. Les faisceaux de fibres libériennes restent isolés et, comme MOELLER, je n'ai pas relevé de sclérites.

Fagus silvatica: ∅ = 31 cm., coupe du 18 XI 50.

L'épaisseur totale de l'écorce est de 3 mm. Le cambium est représenté par quatre à cinq couches de cellules. Les rayons médullaires principaux peuvent avoir de 25 à 40 rangées de cellules. Ces

dernières sont beaucoup plus allongées dans la direction radiale que celles des rayons médullaires secondaires, qui ne comptent souvent que trois à quatre rangées de cellules. Les rayons médullaires principaux s'épanouissent en forme d'arc de cercle convexe vers l'extérieur. Ils ont à cet endroit une structure ondulée provenant du collapse des tubes criblés (cf. HUBER, p. 190). A l'intérieur de cet arc se trouvent le cambium, puis les tubes criblés actifs dont l'ensemble de la couche ne dépassait pas 100 μ. Le 18 XI 50 (début de collapse ?), le tissu suivant se caractérise par l'alternance des cellules de parenchyme et de tubes criblés, ceux-ci, certainement inactifs, sont presque complètement écrasés. J'ai relevé la présence de huit de ces couches. Dans la zone extérieure de l'écorce, je constate des phénomènes de sclérification de plus en plus intenses. Parmi ces cellules, certaines sont de grande taille ; d'autres, plus petites, contiennent des cristaux soit agglomérés, soit isolés. L'écorce externe vivante n'est représentée que par une faible couche phellodermique.

Quercus Robur: ∅ = 42 cm., coupe du 19 XI 50.

L'épaisseur totale de l'écorce est de 16 mm., dont 11 mm. pour le liège seul. Le cambium n'a que deux rangées de cellules. L'écorce interne présente des tubes criblés en voie de dégénérescence : la plupart, en effet, sont écrasés. La zone contenant les tubes criblés atteint 90 à 100 μ de largeur. Immédiatement après, je note la présence d'un anneau de faisceaux libériens accompagnés de cellules de parenchyme et de cellules écrasées. Ce sont probablement les tubes criblés des années précédentes. Cette alternance de couches se répète dix à douze fois. Les rayons médullaires très larges contiennent des éléments scléreux et des cristaux (cf. MOELLER, pp. 63 et ss.). Les tissus plus externes forment le liège. Celui-ci est caractérisé par un périderme plus ou moins ramifié composé de cinq à huit rangées de cellules. Il ne m'a pas été possible d'en déterminer les forces de succion, car je ne note aucune réaction de la part de ces tissus.

Quercus Robur: ∅ = 3 cm., coupe du 20 XI 50.

L'épaisseur totale de l'écorce ne dépasse pas 1 mm. Le cambium n'a qu'une ou deux rangées de cellules. La zone des tubes criblés n'atteint pas 60 μ. Ceux-ci sont moins larges que les élé-

ments observés dans le tronc de 42 cm. ∅. Les fibres libériennes ne forment pas avec les sclérites un anneau continu ; cependant j'arrive à en distinguer cinq rangées intercalées dans du parenchyme et des cellules cristallifères. Les rayons médullaires n'ont qu'une rangée de cellules qui vont en s'agrandissant vers l'extérieur. Le périderme est encore superficiel, il ne se trouve protégé que par une couche de suber très mince. Un produit de coloration brunâtre remplit le lumen des cellules.

Acer Pseudoplatanus : ∅ = 12 cm., coupe du 20 XI 50.

L'écorce est de 2 mm. d'épaisseur. Le cambium a cinq ou six rangées de cellules. Les premiers tubes criblés apparaissent immédiatement après. Ils ne forment pas une « Safthaut » homogène, car les fibres libériennes s'y disséminent déjà par petits groupes entourés parfois de quelques cellules cristallifères et de sclérites. MOELLER, pp. 270 et ss., constate avec raison que la sclérification de cette partie n'est pas aussi étendue que dans les couches plus externes. Pour HUBER, p. 193, Acer platanoïdes a deux rangées de tubes criblés vers la fin de la saison ; Acer Pseudoplatanus a la même structure, mais elle est plus irrégulière parce qu'elle n'est entrecoupée que par endroits par de minces couches de cellules de parenchyme. Les couches externes ont une alternance régulière de fibres libériennes, de sclérites et de parenchyme qui se répète neuf ou dix fois. Plus à l'extérieur les cellules sont du collenchyme. Le périderme assez mince est de couleur brunâtre. Il rejette vers l'extérieur les cellules mortes du suber sous forme de petites écailles. Comme MOELLER, p. 270, je n'ai pas relevé de vaisseaux laticifères.

b. Répartition des forces de succion dans les couches du bois et de l'écorce

J'ai déjà démontré plus haut (p. 188) que le bois réagissait très peu à l'action des appareils. Le cambium, par contre, et la zone des tubes criblés m'ont toujours donné des mesures très nettes. Il en était de même pour les parties de l'écorce riches en cellules de parenchyme. Quand le sclérenchyme domine, l'expérience me donne des résultats sujets à caution. Il est intéressant de voir que la zone des tubes criblés réagit comme les tissus vivants, ce que confirme l'opinion

de SCHUMACHER, 1939. Il constatait leur possibilité de plasmolyse sous forme de « Krampfplasmolyse ». Cependant, lors de la préparation des coupes, il est inévitable que les tubes criblés subissent une influence comme l'a montré LECOMTE, 1889, p. 274. Il n'y a qu'à consulter les différents travaux de MÜNCH, 1930, et HUBER, 1938, d'une part, et de SCHUMACHER d'autre part, pour se rendre compte de la complexité de la question. Le but principal de ma thèse consiste à mesurer les forces de succion du cambium. Celui-ci, par ses dimensions restreintes, m'oblige à tenir compte des tissus avoisinants, principalement des tubes criblés. Ceux-ci, comme le montrent le tableau 21 et les recherches du chapitre I, réagissent comme des tissus normaux. Toutefois, je relève une exception pour les résineux (Picea excelsa). SCHUMACHER rencontre également des difficultés à plasmolyser les tubes criblés d'Abies et de Gingko. Pour cette raison, j'ai abandonné définitivement les expériences sur les résineux.

Les recherches sur la valeur osmotique des différentes couches du tronc sont peu nombreuses. Les auteurs qui s'en sont occupés, parmi lesquels je me plais à citer MM. URSPRUNG et BLUM en 1916, HUBER en 1937 et B. ROECKL en 1949, ont étudié, soit le cambium proprement dit, soit la zone des tubes criblés. Cependant BLUM, 1916, étudie la valeur plasmolysante des différents éléments de Fagus avec KNO_3. Il trouve en général que le cambium a la valeur la plus basse durant toute l'année et que le parenchyme du bois présente les valeurs les plus hautes de plasmolyse. Plus tard, PFEIFFER, 1937, avec la méthode cryoscopique, constate ceci : « Den höchsten osmotischen Wert aller untersuchten Schichten in ein und derselben Höhe eines Baumes weist jeweils die zweitinnerste Basthaut auf. Der osmotische Wert des Siebröhrensafts liegt jedoch zum Teil noch erheblich höher. » MASON et MASKELL (1928) constatent sur le cotonnier que l'écorce contient généralement davantage de sucre que le bois. J'ai essayé également de comparer entre elles ces différentes couches. D'emblée, ces recherches se révélèrent difficiles, car il est certain que les éléments fibreux peuvent présenter des phénomènes de gonflement ou de tension qui faussent complètement l'expérience.

De telles erreurs s'observent particulièrement bien sur le hêtre ; pour les éviter, il est nécessaire de laisser les tissus une à deux heures dans l'huile de paraffine.

Tab. 21. Répartition des forces de succion dans les couches du bois et de l'écorce

Espèces	Date	Heure	Succion en atm.	Hauteur d'insertion m.	Humidité relative	T°	Observations
Fraxinus	21 IV	13.00		0,80	66	11	nuageux
Phelloderme			9,7				
Parenchyme cortical			12,8				
Parenchyme cortical + quelques tubes criblés			15,1				
Tubes criblés + cambium			28,1				
Fraxinus	21 IV	16.00		0,90	69	12	ensoleillé
Phelloderme			10,3				
Parenchyme cortical			9,2				
Parenchyme + fibres libériennes			11,5				
Tubes criblés + cambium			26,5				
Bois			11,3 (?)				
Fraxinus	22 IV	14.00		1,20	80	11	pluie
Phelloderme			11,8				
Parenchyme + fibres libériennes			13,4				
Tubes criblés + cambium			25,9				
Fraxinus	22 IV	—		1,40	85	9	pluie
Parenchyme + fibres libériennes			14,3				
Cambium + tubes criblés			26,3				
Fraxinus	25 IV	—		0,30	100	0	pluie et neige
Phelloderme			11,6				
Sclérenchyme + parenchyme			16,0				
Tubes criblés + cambium			6,4				
Bois			6,7 (?)				

Espèces	Date	Heure	Succion en atm.	Hauteur d'insertion m.	Humidité relative	T°	Observations
Fraxinus	8 V	09.50		0,70	80	10	couvert
Phelloderme			11,3				
Parenchyme + sclérenchyme			16,0				
Cambium + tubes criblés			5,9				
Bois (nouveau)			6,1				
Fraxinus	19 V	10.30		1,10	72	12	ensoleillé
∅ = 8 cm.							
Couche de parenchyme avec chlorophylle			18,7				
Parenchyme + collenchyme			9,8				
Tubes criblés + parenchyme			11,2				
Tubes criblés + cambium			10,5				
Salix	3 VI	14.00		0,40	42	24	beau
Parenchyme			6,4				
Tubes criblés + cambium			4,0				
Bois (nouveau)			3,7				
Fraxinus	16 VI	14.55		0,40	55	23	orageux
Parenchyme			6,4				
Cambium + tubes criblés			7,6				
Parenchyme			14,4				
Cambium + tubes criblés			14,1				
Salix	6 X	15.30		0,70	76	14	beau
Parenchyme			9,7				
Tubes criblés + cambium			8,5				
Quercus	19 I	08.30		8,00	70	0	couvert
Couche sous le suber			26,3				
Parenchyme et tissus scléreux			25,7				
Cambium + bois			27,6				

Pendant la période de repos, le cambium et les tissus avoisinants ont une force de succion plus élevée que celle des parties externes de l'écorce. Plus tard, lorsque la sève se met en mouvement, c'est le contraire qui se produit (tab. 21), excepté pour le Fraxinus du 16 VI. Ces faits se remarquent particulièrement bien sur le frêne : entre le 22 et le 25 avril 1950, la chute des valeurs est caractéristique. Le 12 avril, au moment où l'arbre fleurissait, j'exécutai une coupe dans la zone cambiale à 0,40 m. de hauteur et je n'aperçus aucun tube criblé actif. Le 25 du même mois, les cellules proches du cambium avaient grossi et leur lumen paraissait très transparent comparé à celui des cellules étudiées le 12.

Deux recherches comparatives entre la méthode du levier (force de succion) et la valeur réfractométrique (concentration en sucre du suc cellulaire) montrent également cette différence de potentiel entre l'assise génératrice et les diverses couches de l'écorce (tab. 22). Les tissus mesurés par réfractométrie sont réduits en petites parties dont le suc cellulaire a été extrait à l'aide d'une presse.

Tab. 22. Forces de succion et contenu en sucre de tissus différents

Fagus silv., 12 VI 51, 14 h., humidité relative = 61, T° = 19, beau		
	levier	réfractomètre
Phelloderme	23 (?)	16,1 %
Tubes criblés + cambium	22,4	14,0 %
Bois	—	9,0 %
Fraxinus excelsior, 12 VI 51, 17 h., humidité rel. = 69, T° = 19, beau		
Couche externe avec chlorophylle	15,5	18,0 %
Tubes criblés + parenchyme	14,1	16,6 %
Tubes criblés + cambium	11,2	15,3 %

c. Répartition des forces de succion sur les divers côtés d'un tronc, les échantillons ayant la même hauteur d'insertion

On sait depuis longtemps que les troncs d'arbres, soit isolés, soit en peuplement, ne sont pas rigoureusement concentriques. La disposition des cernes annuels du fût tend avant tout à donner un centre de gravité stable à la plante (URSPRUNG, 1905). Des causes secondaires telles que la direction des vents, l'exposition et l'inclinaison du sol peuvent également provoquer des irrégularités dans la formation des couches (M. BÜSGEN, 1927, pp. 163 et ss. ; R. TRENDELENBURG, 1939, pp. 126 et ss.).

Les arbres que j'ai utilisés pour l'étude de la répartition des forces de succion sur les différents côtés du fût, proviennent d'une petite forêt proche de l'Institut. En effet, leurs troncs paraissent droits et cylindriques. Une partie d'entre eux prennent racine sur un terrain plat, tandis que d'autres croissent sur une pente de 45° d'inclinaison. Les résultats des expériences exécutées sur plusieurs côtés des troncs sont indiqués dans le tableau 23, selon l'ordre adopté dans la description ci-dessous.

Arbres croissant sur le plateau.

Frêne : ∅ = 10 cm. ; âge, 18 ans.

La couronne est bien développée ; elle a tendance à grandir davantage dans la direction Sud-Ouest. Comme le montre le tableau 23, il n'est pas possible de déceler une relation entre l'accroissement en épaisseur et les forces de succion, car l'exposition semble ici jouer un rôle prépondérant. Dans quatre cas en effet, le côté exposé au soleil donne les plus hautes valeurs. La mesure du 20 mars fait exception : il est possible que l'activité cambiale n'ait pas encore commencé sur le côté Nord, qui, de ce fait, garde les valeurs élevées de l'hiver, alors qu'elle débute déjà dans les autres parties mieux exposées.

Bouleau : ∅ = 15 cm. à la base ; hauteur 8,1 m. ; âge, 17 ans.

Cet arbre, qui paraissait droit, montre une forte excentricité à la base, une fois débité. A 2,8 m. également, je relève la présence de couches excentriques. A la base, le rayon maximal est en direction Sud ; à 2,8 m., il prend la direction Nord-Ouest. Les échantillons

sont prélevés à 1,3 m., les cernes à cet endroit étant réguliers (tab. 23). On remarque que le côté ayant l'accroissement le plus faible a également la force de succion la moins élevée. Il est à noter que le tronc, à l'endroit où il fut mesuré, était entièrement à l'ombre.

Chêne : ∅ = 42 cm. ; hauteur 22 m.

Cet arbre pousse à l'état isolé. Le tronc est légèrement penché vers l'Est. A 8 m. de hauteur, le tronc forme une fourche dont les deux tiges ont respectivement 21 et 17 cm. de diamètre. Une partie du fût est recouverte de branches gourmandes. Les deux séries de mesures sont difficiles à interpréter : le 25 mai, le côté à l'ombre, mais avec le cerne le plus épais, a les forces de succion les plus élevées ; le 13 juillet, c'est le contraire qui se produit.

Saule marsault : ∅ = 8 cm. ; 5 m. de hauteur.

Ce saule est formé de cinq tiges de 8 cm. de diamètre environ et de rejets de souches plus jeunes. Les échantillons sont pris sur une tige verticale de 1,5 m. de hauteur. La couronne prend naissance à 0,4 m. du sol. En considérant les forces de succion de ce tronc, on retrouve que le côté ayant le moins d'accroissement montre les valeurs les plus faibles. La différence entre les côtés Nord-Sud et Ouest pourrait s'expliquer par l'action d'un fort vent d'Ouest. L'écorce en effet n'a pas 2 mm. d'épaisseur ; il est donc possible que la transpiration cuticulaire puisse jouer un certain rôle.

Hêtre : ∅ = 34,5 cm. à 1,3 m., ∅ = 30,8 cm. à 4 m. ; hauteur 23,8 m. ; âge, 65 ans.

Le cerne annuel à la base du tronc mesure 8,5 mm. d'épaisseur. A 4 m. il diminue à peu près de moitié. Le tronc de ce hêtre est droit jusqu'à 6 m. ; à cet endroit il montre une légère inflexion vers l'Est. Les premières branches se trouvent à 7 m. de hauteur. L'arbre étant complètement dégagé du côté Sud-Ouest, sa couronne a pris dans cette direction une forte extension. Les échantillons sont prélevés à 4 m. de hauteur. Le 29 août, jour de l'expérience, le temps était couvert ; il n'y a donc pas eu d'influence directe de l'insolation. Une fois de plus, il semble que le côté ayant le maximum d'accroissement présente les forces de succion les plus élevées.

Tab. 23. Forces de succion sur les différents côtés des troncs

Espèces	Date	Heure	Orientation	Succion en atm.	Largeur du cerne [1] mm.	T°	Observations
	1950						
Frêne	20 III	16.05				18	
			Nord	23,8	6,5		à l'ombre
			Sud	20,6	4,5		»
			Ouest	21,0	6,5		au soleil
			Est	21,2	6,0		à l'ombre
	31 III	14.45	Nord	23,1	6,5	9	»
			Sud	22,1	4,5		»
			Ouest	24,3	6,5		au soleil
			Est	22,7	6,0		à l'ombre
	15 VI	08.30	Nord	9,3	6,5	17	»
			Sud	9,1	4,5		»
			Ouest	9,4	6,5		»
			Est	10,0	6,0		au soleil
	19 VI	14.30	Nord-Est	13,5	3,5	20	à l'ombre
			Sud-Ouest	15,2	5,5		au soleil
	9 VIII	—	Nord-Est	30,8	3,5	25	à l'ombre
			Sud-Ouest	31,8	5,5		au soleil
Bouleau	20 IX	09.50	Nord	11,6	3,0	14	ensoleillé
			Sud	10,3	3,0		le tronc est en-
			Ouest	9,8	3,0		tièrement à
			Est	6,9	2,5		l'abri du soleil
Chêne	25 V	09.10	Ouest	20,8	3,5	22	à l'ombre
			Est	19,4	3,0		au soleil
	13 VII	13.00	Sud-Ouest	24,9	2,5		»
			Sud-Est	23,2	3,5		à l'ombre
Saule	4 IX	14.15	Nord	11,5	4,5	13	le tronc pousse
			Sud	11,5	4,5		au milieu
			Ouest	12,1	4,5		d'un fourré
			Est	9,0	2,5		vent
Hêtre	24 V	—	Ouest	27,6	4,0	22	vent d'ouest
			Est	25,6	3,0		
	29 VIII	—	Nord	26,5	3,5	17	couvert
			Sud	31,6	4,5		
			Ouest	30,0	3,0		
			Est	27,2	3,0		

[1] Epaisseur du cerne de 1950 mesuré sur les arbres abattus en 1951 et 1952.

Espèces	Date	Heure	Orientation	Succion en atm.	Largeur du cerne mm.	T°	Observations
Frêne	11 IV	15.45	Est	19,1	1,5	12	ce côté est mouillé par la pluie et fouetté par le vent
			Ouest	16,2	1,0		
	15 V	—	Est	7,6	1,5	15	beau
			Ouest	7,0	1,0		
	23 V	14.35	Est	6,2	1,5	25	orageux
	1951						
	20 I	15.00	Nord	36,7	1,5	3	pluie et vent
			Sud	36,4	1,5		
			Est	36,9	1,5		
			Ouest	36,6	1,0		
Hêtre	24 V	10.00	Est	18,3	1,0	20	
			Ouest	24,1	2,5		
Erable	11 V	11.00	Nord	9,2	7,5	17	beau
			Sud	8,1	7,0		
			Ouest	7,9	5,0		
			Est	8,8	7,0		

Arbres croissant sur la pente.

Frêne: ∅ = 30 cm. ; hauteur 24 m.

La pente est orientée vers l'Ouest. Le terrain, de nature morainique, y est humide ; il est riche en éléments argilo-marneux. Les frênes mesurés, tous de la classe dominante, croissent à l'état isolé dans un peuplement de hêtres fortement éclairci. Le sol est recouvert par un abondant rajeunissement naturel.

Il est intéressant de constater sur ce frêne que l'écorce atteint une plus grande épaisseur sur le côté montrant la couche annuelle de bois la moins développée. Son épaisseur est respectivement de 9 et de 7,5 mm. Les cernes se sont élargis davantage du « côté montée » (tab. 23), et sur ce flanc du tronc ils ont toujours les plus fortes valeurs de succion. PFEIFFER (1937, p. 11), qui s'est occupé du même problème, constate avec la méthode cryoscopique des différences de 0,1 à 0,2 atmosphères. Pour le frêne, je note, le 11 avril 1950, une différence de 2,9 atmosphères.

Hêtre : ∅ = 10 cm., âge, 37 ans.

C'est un sujet fortement dominé. Bien que s'enracinant sur la même pente que le frêne décrit précédemment, c'est le « côté descente » qui s'est le plus développé. L'excentricité du tronc par rapport aux deux rayons opposés est de 6,6 cm. à 3,4 cm.

Erable : ∅ = 12,5 cm., âge, 20 ans.

Cet arbre croît également sur la pente. Son tronc est droit jusqu'à 1,9 m., puis il s'incurve fortement du « côté descente ». Ce changement de direction purement accidentel provient de la rupture d'une branche maîtresse. Le « côté descente » est le moins développé et il présente les forces de succion les plus faibles.

Si l'on considère ces différents cas, on constate que les forces de succion sont les plus élevées sur le côté montrant le plus grand accroissement. Les dérogations que je relève à cette loi générale proviennent presque toujours des facteurs externes qui influencent diversement les côtés d'un même tronc.

d. Répartition de la force de succion de la zone cambiale d'un même tronc mais à différentes hauteurs d'insertion

Toutes les mesures des forces de succion de la zone cambiale, pendant la période de végétation (tab. 24), me donnent une différence de potentiel du haut vers le bas. Il va de soi que, pour comparer les résultats de cette double expérience, les échantillons ont été prélevés en même temps et sur le même côté de l'arbre. ARCICHOVSKIJ et ses collaborateurs (1931, p. 539) arrivent aux mêmes résultats. PFEIFFER (1937) s'exprime dans le même sens : « Zur Versuchszeit war der osmotische Wert des Siebröhrensaftes aus größeren Höhen der Stämme ausnahmlos höher als der im unteren Teil des Stammes, es war also stets ein osmotisches Gefälle von oben nach unten. »

Cette diminution des forces de succion doit être attribuée à l'appauvrissement progressif de la sève descendant dans les tubes criblés, utilisée au fur et à mesure par les diverses parties du tronc qui lui empruntent leurs éléments nutritifs. Dès lors, il se conçoit aisément que plus la sève descendante s'éloignera de sa source, plus aussi les substances osmotiques iront en s'amenuisant. Cette façon

de voir permet d'expliquer la formation de « sillons » à la base des grosses branches et l'allure cylindrique des arbres de haute futaie, puisque le cambium de la base du tronc reçoit moins d'éléments nutritifs que celui du sommet ; il est logique que les formations des cernes annuels y soient moins marquées.

Il faut toutefois relever une exception : c'est celle du bouleau qui, durant la bonne saison, présente des inversions. Celles-ci peuvent s'expliquer en partie, si l'on sait que l'arbre expérimenté était branchu jusqu'à sa base, tandis que la couronne des autres sujets ne commençait qu'à une hauteur de 3 à 7 m. Bien plus, l'analyse des couches annuelles à 1,3 m. et des couches situées à 6 m., m'ont montré chez le bouleau que les couches supérieures avaient crû moins fortement que les inférieures, tandis que chez les autres arbres étudiés, c'est le contraire qui se produisait. Une fois de plus, les forces de succion les plus hautes semblent être en corrélation avec la croissance en épaisseur maximale. Ce principe est vrai, pour autant qu'on l'applique à la même branche ou au même tronc. Il eût été intéressant de mesurer la force de succion dans la région de l'empatte-

Tab. 24. Forces de succion de la zone cambiale d'un tronc mesurées à diverses hauteurs

Date	Heure	Succion en atm.	Hauteur d'insertion	Humidité relative	T°	Gradient osmotique	Observations
Frêne ∅ = 10 cm.							
1 III	17.15	33,7	4,7	85	0	0,23	pluvieux
		32,7	0,4				
3 III	08.00	33,2	5,2	70	0	0,29	beau
		31,8	0,3				
3 III	14.00	25,9	4,7	55	14	–1,60	beau, arbre de 12 cm. de ∅, à côté du précédent
		32,7	0,4				
20 III	09.45	25,0	5,3	80	9	0,17	beau
20 III	14.00	24,6	5,3	55	16	0,75	nuageux
		21,0	0,5				
20 III	16.05	29,0	0,4	60	18	—	arbre au soleil
20 III	16.05	22,5	0,4	—	—	—	arbre à l'ombre
23 III	14.30	25,0	5,7	62	12	0,80	pluvieux
		21,0	0,5				

Date	Heure	Succion en atm.	Hauteur d'insertion	Humidité relative	T°	Gradient osmotique	Observations
28 III	16.05	24,9	3,9	60	18	0,52	beau
		22,8	0,1				
11 IV	17.00	20,1	6,0	70	12	0,20	en fleurs, pluie
		19,0	0,5				
19 IV	14.00	13,1	5,1	60	14	0,21	ensoleillé
		12,2	0,9				
16 V	09.00	14,8	5,1	60	17	0,73	beau
		11,5	0,6				
16 V	15.00	22,9	5,2	49	18	3,20	»
		8,5	0,7				
19 V	09.00	13,8	5,3	80	12	0,55	ensoleillé
		11,2	0,6				
19 VI	14.30	15,1	5,7	65	20	0,32	»
		13,5	0,8				
9 VIII	14.30	33,7	5,9	58	25	0,57	»
		30,8	0,8				
2 IX	15.40	25,4	5,7	72	17	0,81	couvert
		21,0	0,3				
20 IX	15.00	29,0	5,9	64	14	1,52	fort vent
		21,4	0,9				
25 IX	09.30	21,8	6,1	60	15	1,12	beau
		16,2	1,1				
4 X	15.30	18,4	5,0	69	14	0,09	nuageux
		18,0	0,7				
17 X	09.30	21,0	6,1	100	12	–0,06	couvert
		21,4	0,1				
29 XI	16.20	34,2	6,0	59	9	–0,42	couvert, fort vent
		36,7	0,1				
26 XII	15.05	33,7	6,3	90	–2	–0,08	couvert, neige
		34,2	0,2				
1951							
3 II	17.00	35,7	7,1	62	0	–22	couvert
		37,3	0,4				
7 III	14.30	33,2	7,0	55	4	0	nuageux
		33,2	1,1				
Frêne							
∅ = 25,9 cm.							
11 IV	14.05	22,1	6,2	65	15	–1,5	en fleurs
		31,0	0,3				
21 IV	16.20	19,4	6,0	66	11	–1,4	nuageux
		26,5	0,9				

Date	Heure	Succion en atm.	Hauteur d'insertion	Humidité relative	T°	Gradient osmotique	Observations
25 IV	16.00	15,1	6,0	100	0	1,6	vent et neige
		6,4	0,6				
8 V	09.50	16,2	6,0	80	10	2,4	couvert, les feuilles éclosent
		5,9	0,5				
15 V	09.00	15,5	6,2	66	15	1,4	beau, feuillage complet
		7,6	0,6				
15 V	14.00	15,8	6,0	35	22	1,77	
		6,2	0,6				
23 V	14.00	16,5	6,4	50	25	1,93	orageux
		5,3	0,6				
2 VI	15.00	12,2	10,0	60	20	0,48	»
		7,6	0,4				
14 VI	15.00	15,5	10,0	80	17	0,63	pluvieux
		9,4	0,5				
15 VI	08.30	14,5	10,0	70	17	0,47	beau
		10,0	0,6				
16 VI	14.00	14,1	10,0	55	22	0,68	soleil intermittent
		7,6	0,4				
25 VI	16.30	17,2	10,0	47	22	0,77	nuageux
		10,1	0,8				
1 VII	14.10	22,9	10,0	59	28,5	1,0	couvert
		17,6	5,0				
		13,8	0,9				
15 VII	18.00	33,2	9,0	42	20	0,79	beau
		26,3	0,3				
9 VIII	10.00	32,7	9,5	76	20	1,11	»
		22,9	0,7				
16 VIII	15.00	33,2	10,0	75	18	0,46	pluie
		29,0	1,0				
1 IX	14.50	27,6	9,0	98	12	0,78	»
		21,0	0,6				
19 IX	08.00	33,2	10,0	94	12	1,88	nuageux
		15,5	0,6				
25 IX	08.30	30,8	9,5	65	14	1,77	ensoleillé
		15,4	0,8				
14 X	08.30	20,2	9,0	95	13	0,5	beau, chute des feuilles
		16,2	1,0				
17 X	15.30	22,9	10,0	65	17	0,12	couvert
		21,8	0,9				
29 XI	15.00	33,7	10,0	56	11	–0,05	vent
		34,2	0,6				

Date	Heure	Succion en atm.	Hauteur d'insertion	Humidité relative	T°	Gradient osmotique	Observations
26 XII	21.00	33,9	8,0	92	–5	–0,04	neige
		34,2	0,1				
1951							
20 I	16.00	34,3	9,0	100	3	0,08	pluie
		33,5	1,0				
8 III	15.30	33,7	10,0	72	4	0,42	couvert
		29,4	0,1				
Hêtre							
∅ = 35 cm.							
25 III	09.50	32,2	4,5	85	10	0,55	vent
		29,9	0,3				
18 IV	15.50	30,7	4,0	60	13	0,77	
		27,9	0,4				
19 IV	10.15	31,4	5,0	70	10	0,79	
		28,1	0,8				
9 V	09.00	17,3	0,4	60	18		apparition des feuilles
24 V	15.20	18,2	6,0	52	20	1,01	feuillage complet
		12,3	0,2				
26 VI	15.50	18,1	9,0	50	20	0,06	orageux
		17,6	0,6				
11 VII	15.05	19,8	9,3	44	22	0,71	soleil et vent
		13,5	0,4				
19 VII	15.00	23,5	9,3	40	25	0,14	beau
		22,3	0,7				
22 VII	14.35	18,4	3,0	41	28		orageux
11 VIII		24,8	9,8	75	23	0,84	pluie
		17,2	0,7				
21 VIII	14.00	26,3	9,8	52	25	0,79	beau
		19,1	0,7				
23 VIII	14.20	25,9	10,0	73	23	0,68	nuageux
		19,7	0,9				
29 VIII	16.30	31,7	9,0	66	17	0,86	
		27,2	4,0				
		24,3	0,4				
7 IX	15.00	23,4	9,9	60	19	1,01	vent
		13,6	0,2				
22 IX	14.00	22,1	10,0	53	14	0,75	ensoleillé
		15,2	0,8				
23 IX	09.00	23,2	9,0	66	12	1,05	
		14,8	1,0				

Date	Heure	Succion en atm.	Hauteur d'insertion	Humidité relative	T°	Gradient osmotique	Observations
11 X	14.30	21,0	10,0	60	15	0,57	les feuilles jaunissent
		15,4	0,2				
1 XII	15.50	34,8	8,0	61	7	0,35	beau
		32,2	0,5				
1951							
19 I	16.00	34,5	8,0	75	0	–0,08	couvert
		35,1	0,1				
28 II	15.00	35,2	6,0	82	–5	–0,04	neige
		35,4	1,0				
8 III		29,4	8,0	75	2	0,63	couvert
		24,6	0,4				
Chêne ∅ = 42 cm.							
29 III	15.00	21,4	8,0	45	14	0,35	beau
		18,7	0,3				
17 IV	14.00	21,8	8,0	42	13	0,60	ensoleillé
		17,0					
9 V	10.00	18,1	8,0	60	16	0,37	beau, apparition des feuilles
		15,4	1,0				
25 V	09.00	23,4	8,5	60	22	0,47	feuillage complet
		19,6	0,4				
5 VI	14.00	25,0	8,4	40	25	1,23	vent
		15,0	0,3				
28 VI	09.50	12,3	8,1	70	21	0,24	beau
		10,6	0,9				
13 VII	14.00	30,1	7,7	40	26	0,92	»
		23,2	0,2				
9 VIII	16.45	25,7	8,4	58	24	0,44	
		22,3	0,7				
17 VIII	15.45	23,4	8,0	96	14	0,32	pluie
		21,1	0,9				
28 VIII	15.00	26,1	8,0	76	24	1,57	orageux
		14,8	0,8				
19 IX	10.00	17,5	8,4	75	14	0,22	couvert
		15,8	0,6				
25 IX	10.30	16,2	7,8	60	15	0,33	beau
		13,7	0,2				
3 X	10.00	21,8	7,7	76	12	0,11	couvert
		21,0	0,3				
12 X	16.15	20,1	7,9	62	15	0,08	beau
		19,5	0,1				

Date	Heure	Succion en atm.	Hauteur d'insertion	Humidité relative	T°	Gradient osmotique	Observations
1 XII	09.35	17,2	8,0	85	0	–0,16	beau
		18,4	0,4				
1951							
19 I	14.25	27,6	8,0	70	0	–0,07	vent, couvert
7 III	11.00	28,1	0,6				
		27,6	8,0	75	2	–0,25	couvert
		29,3	1,2				
Bouleau							
∅ = 15 cm.							
3 IV	14.00	18,4	5,7	50	9	0,50	saignement abondant
		15,6	0,1				
12 IV	13.00	17,3	6,0	60	15	0,21	couvert
		16,1	0,3				
24 IV	13.00	19,1	6,1	95	8	0,65	vent et pluie
		13,5	0,2				
4 III	11.00	20,1	7,0	80	1	–0,39	couvert
		22,7	0,4				
22 III	14.00	16,3	6,4	48	12	–0,28	vent du nord
		18,0	0,6				
31 III	17.00	16,1	7,6	70	8	0,10	ensoleillé
		15,4	0,8				
9 V	14.00	8,1	6,0	60	18	0,70	feuillage complet
		4,3	0,6				
17 V	16.00	9,3	6,1	70	16	0,51	couvert
		6,4	0,4				
25 V	16.00	11,3	6,2	50	22	1,18	beau
		4,5	0,3				
12 VI	15.00	8,2	5,9	62	23	0,87	orageux
		3,5	0,5				
29 VI	09.00	10,0	6,3	68	25	0,10	beau
		9,4	0,8				
12 VII	14.30	16,8	6,7	45	23	1,03	nuageux
		10,1	0,2				
26 VII	15.30	13,3	7,4	42	27	–0,89	beau
		19,1	0,9				
10 VIII	16.30	23,8	7,2	43	26	1,31	orageux
		15,0	0,5				
18 VIII	14.00	17,3	5,9	56	17	0,72	nuageux
		13,1	0,1				
20 VIII	13.30	22,0	6,4	48	20	1,98	saignement
		10,9	0,8				

Date	Heure	Succion en atm.	Hauteur d'insertion	Humidité relative	T°	Gradient osmotique	Observations
2 IX	14.00	13,1	6,5	76	16	0,07	
		13,5	1,0				
20 IX	09.15	17,2	7,0	84	14	1,14	ensoleillé
		10,1	0,8				
17 X	14.30	11,5	6,9	66	17	0,09	nuageux
		10,9	0,4				
30 XI	16.15	29,0	7,0	84	5	–1,37	couvert
		37,8	0,6				
1951							
2 I	14.00	27,7	7,3	84	2	–1,48	»
		38,4	0,1				
3 II	16.00	22,4	6,0	56	0	0,16	»
1 III	18.00	19,3	7,6	60	0	–0,17	neige
		20,5	0,5				
Saule marsault							moyenne de plusieurs tiges
22 III	08.00	10,8	—	90	7	—	vent du nord
30 III		10,0	—	95	5	—	pluie et vent
3 IV	08.00	10,1	—	84	8	—	ensoleillé
12 IV		9,6	—	80	10	—	couvert
18 IV		9,4	—	70	8	—	feuilles
11 V	09.00	10,3	—	60	16	—	beau
19 V	08.00	9,0	—	72	15	—	ensoleillé
3 VI	08.00	5,2	—	58	20	—	beau
16 VI	08.00	7,4	—	62	21	—	ensoleillé
30 VI	08.00	11,8	—	66	24	—	beau
14 VII	08.00	10,4	—	74	20	—	nuageux
14 VII	15.00	10,0	—	96	15	—	orage et pluie
20 VII	08.00	13,8	—	85	16	—	nuageux
20 VII	16.00	12,3	—	50	27	—	beau
10 VIII	10.30	12,1	—	63	24	—	
18 VIII	09.00	9,1	—	90	10	—	pluie
24 VIII	08.00	9,4	—	85	14	—	»
24 VIII	14.00	9,4	—	62	23	—	couvert
4 IX	14.15	12,1	—	72	13	—	pluie et vent
21 IX	16.00	17,7	—	86	8	—	les feuilles jaunissent
6 X	15.30	14,5	—	76	14	—	beau
16 X	15.00	7,3	—	88	13	—	couvert
19 X	14.30	13,1	—	75	14	—	beau
28 XI	15.00	14,2	—	100	3	—	pluie

Date	Heure	Succion en atm.	Hauteur d'insertion	Humidité relative	T°	Gradient osmotique	Observations
1951							
19 I	08.30	11,2	—	100	1	—	couvert
3 II	15.00	11,2	—	75	3	—	vent, couvert
1 III	17.00	12,4	—	60	0	—	neige, couvert
Erable ∅ entre 12 et 20 cm.							
21 III	15.00	19,4	4,7	60	13	0,31	ensoleillé
		18,0	0,2				
31 III	13.00	18,2	5,0	54	9	0,41	vent
		16,3	0,4				
24 IV	—	13,3	5,1	95	5	0,80	pluie, vent, en fleurs
		9,7	0,6				
9 V	17.00	9,7	4,8	66	17	0,20	vent du nord
		8,8	0,3				
11 V	11.00	10,0	5,2	52	17	0,45	beau
		7,9	0,5				
25 V	17.00	11,3	6,0	48	21	0,80	nuageux
		6,8	0,4				
12 VI	17.30	14,9	5,9	68	22	0,88	orageux
		9,8	0,1				
29 VI	17.00	16,3	5,7	42	27	0,81	beau
		10,0	0,4				
15 VII	17.00	20,1	5,5	40	20	2,31	»
		8,8	0,6				
20 VII	17.00	25,4	5,2	52	27	2,39	»
10 VIII	14.00	26,1	5,5	44	27	2,75	»
		11,5	0,2				
18 VIII	10.00	14,4	6,1	92	12	0,63	pluie
		11,0	0,7				
25 VIII	16.00	16,6	6,8	76	22	0,71	orageux
		12,4	0,9				
8 IX	16.00	17,8	5,9	72	18	0,94	
		13,2	1,0				
21 IX	17.00	15,3	6,3	95	7	0,70	pluie, vent
		11,0	0,2				
4 X	15.30	14,8	6,8	69	14	0,21	couvert
		13,5	0,7				
19 X	15.30	11,5	7,0	80	13	0,30	chute des feuilles, beau
		9,5	0,4				

Date	Heure	Succion en atm.	Hauteur d'insertion	Humidité relative	T°	Gradient osmotique	Observations
28 XI	16.00	17,3	6,5	100	3	–0,11	pluie
		18,0	0,6				
27 XII	15.00	16,1	6,0	90	–2	–0,35	neige
1951							
19 I	11.00	18,1	5,1	80	3	0,55	couvert
		15,9	1,1				
28 II	16.00	21,2	4,8	84	–5	1,23	neige
		15,3	0				
7 III	17.30	18,4	7,0	66	3	0,07	ensoleillé
		18,0	1,4				

ment des racines, car les cernes y sont souvent très épais, mais des difficultés d'ordre technique m'empêchèrent de mener ces recherches à bien. HARTIG déjà constatait que le hêtre en peuplement a tendance à former des couches de bois plus épaisses dans la partie supérieure de son fût (1888, p. 50).

Le gradient osmotique (cf. ARCICHOVSKIJ, 1931, p. 540, augmentation de la force de succion par mètre courant) varie énormément suivant les auteurs et la méthode utilisée. Pour ARCICHOVSKIJ, il augmente du matin vers l'après-midi, pour retomber au crépuscule. Il lui trouve un maximum de 5,1 atmosphères et un minimum de 0,6. PFEIFFER, par cryoscopie, détermine des amplitudes comprises entre 1,04 et 0,17 tandis que DIXON et GIBBON (1932) obtiennent pour le frêne des valeurs oscillant entre 2,2 et 8,9 atmosphères. Il est à noter que l'on observe également un gradient osmotique en comparant le limbe des feuilles insérées à différentes hauteurs ; GEHLER (1930, p. 30) admet pour Parthenocissus des différences de 0,27 à 0,41 atm. et REGLI (1933, p. 504) constate également de nombreuses variations.

Dans mes expériences, le gradient osmotique varie pendant la période de végétation entre 0,10 et 1,98 pour le bouleau, de 0,21 à 2,75 pour l'érable sycomore, de 0,2 à 3,2 pour le premier frêne, de 0,46 à 2,4 pour le second, de 0,06 à 1,5 pour le hêtre et de 0,08 à 1,57 pour le chêne.

On voit, par ces quelques données, que le gradient osmotique ne peut nullement être considéré comme une valeur constante. Il change continuellement suivant les individus de même espèce et

d'une même station, suivant aussi les saisons, les jours et les heures même. Dès lors, faut-il voir, dans ces variations incessantes, l'influence des facteurs externes qui conditionnent le degré d'assimilation du feuillage ?

En général, le gradient augmente pendant la saison de végétation, pour diminuer progressivement vers la fin de cette même période. Pendant l'hiver, la différence de potentiel est négative, les parties supérieures du tronc ayant des valeurs plus faibles que celles de la base. On peut dès lors se demander si ce n'est pas l'une des raisons qui favorisent la formation des gélivures. En effet, H. LAMPRECHT (1950, p. 397) constate ceci sur les chênes : « In sämtlichen Untersuchungsflächen sind die Frostrisse deutlich auf den untersten Stammabschnitt konzentriert. » A. WINCKLER (1913) a démontré que, pendant la période des froids, l'amidon contenu dans les troncs se change en sucre ; cette transformation doit nécessairement augmenter les forces de succion, et cette augmentation pourrait provoquer l'éclatement du fût à sa base, puisqu'à cet endroit les forces de succion des arbres ont en hiver leurs valeurs maximales.

e. Les rapports des forces de succion entre le tronc et les branches

Si l'on mesure, directement en dessous de la bifurcation de la branche, les forces de succion d'une branche et du tronc sur lequel elle s'insère, les forces de succion de la branche sont égales ou le plus souvent supérieures à celles du tronc (tab. 25). Pour effectuer cette double mesure, j'ai récolté le cambium de la branche sur l'un de ses côtés latéraux, le plus près possible de sa base, et pris l'échantillon sur le tronc juste au-dessous de l'embranchement. Je n'ai pas observé de rapports entre l'épaisseur des cernes annuels de la branche et du tronc, si ce n'est dans le cas du hêtre où le tronc présentait un fort sillon sous l'embranchement. Le cerne annuel 1949 atteignait, à cet endroit, 2,5 mm., tandis que celui de la branche dépassait 4 mm.

f. Mesures des forces de succion des troncs recourbés

J'ai déjà démontré que les branches courbes ou épinastiques ont tendance à présenter des forces de succion plus élevées sur le côté le mieux développé. Aussi, il m'a paru intéressant de comparer

Tab. 25. Comparaison des forces de succion des branches et du tronc d'un même arbre

Espèces	Date	Heure	Force de succion en atm.	Diamètre cm.	Hauteur d'insertion	Humidité relative	T°
Salix	13 IV	08.00			0,9	100	4
tronc			8,2	7			
branche			8,2	3			
Acer	13 IV	09.00			2,8	100	4
tronc			10,2	20			
branche			11,0	4			
Fraxinus	13 IV	11.00			8,0	78	7
tronc			17,2	21			
branche			18,5	6			
Salix	22 V	14.00			0,5	56	22
branche			9,4	2			
tronc			9,0	8			
Fagus	22 V	16.00			9,0	62	22
tronc			18,8	32			
branche			24,2	6			

des cas extrêmes, afin de mieux faire ressortir cette loi générale. Grâce à la complaisance de M. Jungo, inspecteur forestier, il me fut possible de récolter le matériel nécessaire dans la forêt cantonale de Belfaux. On y trouve en effet de nombreux arbres ayant la forme ci-contre. Les échantillons coupés le matin furent mesurés au cours de l'après-midi. Pour éviter toute confusion, je fis construire un récipient à compartiments où je plaçai les échantillons dûment étiquetés. Ils étaient immergés dans l'huile de paraffine afin d'éliminer les effets de la transpiration. Avant de détacher la zone cambiale du tronc, j'ai noté l'angle formé par le changement de direction de la tige, la hauteur d'insertion, le diamètre et les conditions externes. En consultant le tableau 26 on remarque d'emblée que le côté concave a des forces de succion supérieures à celles du côté convexe. Le cerne annuel de 1949, souvent pris avec l'échantillon, m'a montré que sa croissance en épaisseur avait été plus active sur le côté concave.

Comme je l'ai expliqué pour les branches courbes, la croissance en épaisseur dépend donc de la quantité des substances osmotiques.

Tab. 26. Forces de succion des troncs recourbés

Date Espèces	∅	Hauteur d'insertion	Courbure	Succion en atm. et épaisseur des cernes				Etat du sol	Observations
				Concave		Convexe			
9 VI									
Chêne	16	0,8	160	19,5	4	13,5	2,4	molasse	orageux
»	7	1,1	130	12,2	5,1	10,3	2,5	humide	»
Hêtre	6	1,3	130	14,1	3	4,3	0,8	»	»
13 VI									
Chêne	12	1,1	170	15,5	3,2	13,8	2	sec	beau
»	18	0,9	135	21,0	—	16,5	—	»	»
Hêtre	9	1,3	130	11,8	—	7,9	—	humide	»
Chêne	8	0,5	140	12,8	4,6	11,9	3,5	»	»
14 VI									
Saule	5	1,0	110	7,0	8	4,3	3,2	humide	couvert
Hêtre	10	0,8	140	22,5	2,5	18,4	2	sec	»
Chêne	13	0,6	120	15,1	—	12,8	—	»	»
15 VI									
Saule	6	1,2	130	7,3	4	5,9	2,2	humide	beau
Hêtre	6	0,7	110	9,1	—	6,2	—	sec	»
»	9	1,3	114	14,1	—	8,7	—	»	»
Saule	7	1,5	140	11,2	—	8,5	—	humide	»
Erable	11	1,3	160	5,3	—	4,0	—	sec	»
Frêne	8	0,9	130	14,8	8	10,0	3	humide	»
16 VI									
Chêne	16	0,8	150	20,2	—	15,1	—	sec	orageux
Merisier	9	0,2	110	23,8	11	9,4	3	humide	»
Chêne	8	0,8	150	17,6	—	13,1	—	sec	»
Hêtre	6	0,7	120	15,1	—	9,1	—	humide	»
»	8	1,1	150	18,7	—	16,2	—	»	»
Erable	5	0,9	150	10,9	6,5	9,4	4	sec	»
Saule	9	1,2	160	13,4	5,6	8,5	2,5	»	»
19 VI									
Chêne	10	1,1	170	18,4	—	14,1	—	sec	beau
»	7	1,0	110	17,6	—	15,4	—	»	»
»	6	0,5	150	14,8	—	12,0	—	humide	»
»	11	0,7	140	19,5	4,5	17,6	3	sec	»
27 VI									
Hêtre	8	1,2	130	19,1	—	18,0	—	humide	beau
»	5	0,3	160	18,7	—	16,5	—	»	»
»	9	1,1	130	17,6	—	15,1	—	»	»
»	5	1,0	140	18,4	—	17,2	—	sec	»

Date Espèces	∅	Hauteur d'insertion	Courbure	Succion en atm. et épaisseur des cernes				Etat du sol	Observations
				Concave		Convexe			
Chêne	11	1,5	170	14,5	—	12,8	—	humide	beau
Merisier	8	0,4	110	24,2	—	19,8	—	»	»
Chêne	14	1,5	140	20,2	—	19,1	—	»	»
Merisier	11,5	0,2	160	23,8	10	11,8	4	»	»
29 VI									
Hêtre	6	1,1	140	14,5	—	11,2	—	molasse	beau
Saule	4	0,8	130	8,6	—	5,6	—	sec	»
Hêtre	8	1,4	110	19,5	3	4,8	1	humide	»
Chêne	9	1,9	170	25,9	—	21,4	—	sec	»
3 VII									
Chêne	9	0,3	170	23,8	—	21,8	—	sec	orageux
»	9	1,3	160	12,5	5	9,1	3	humide	»
»	20	1,0	156	29,4	—	28,5	—	sec	»
Erable	5	1,7	110	10,3	—	8,7	—	humide	»
Hêtre	9	0,4	130	17,2	3	11,0	2	»	»

G. Héric (1915, p. 54), étudiant l'anatomie des tiges ligneuses excentriques, arrive à la conclusion suivante : « ... dagegen werden die Fasern auf der oberen, starkgeförderten Seite zahlreicher und länger. Die Gefäße herrschen an Menge und Lumenweite auf der unteren Seite vor. » On comprend ainsi facilement que les côtés d'un arbre dont les anatomies sont différentes puissent avoir des forces de succion, elles aussi différentes. Il est cependant difficile d'expliquer ce phénomène. Toutefois, dans la plupart des cas, mes recherches concordent avec celles d'Ursprung (1905) : la plante cherche à éliminer cette courbure dangereuse qui rend instable son centre de gravité, en accroissant davantage son côté concave.

Variations annuelles et journalières des forces de succion du cambium

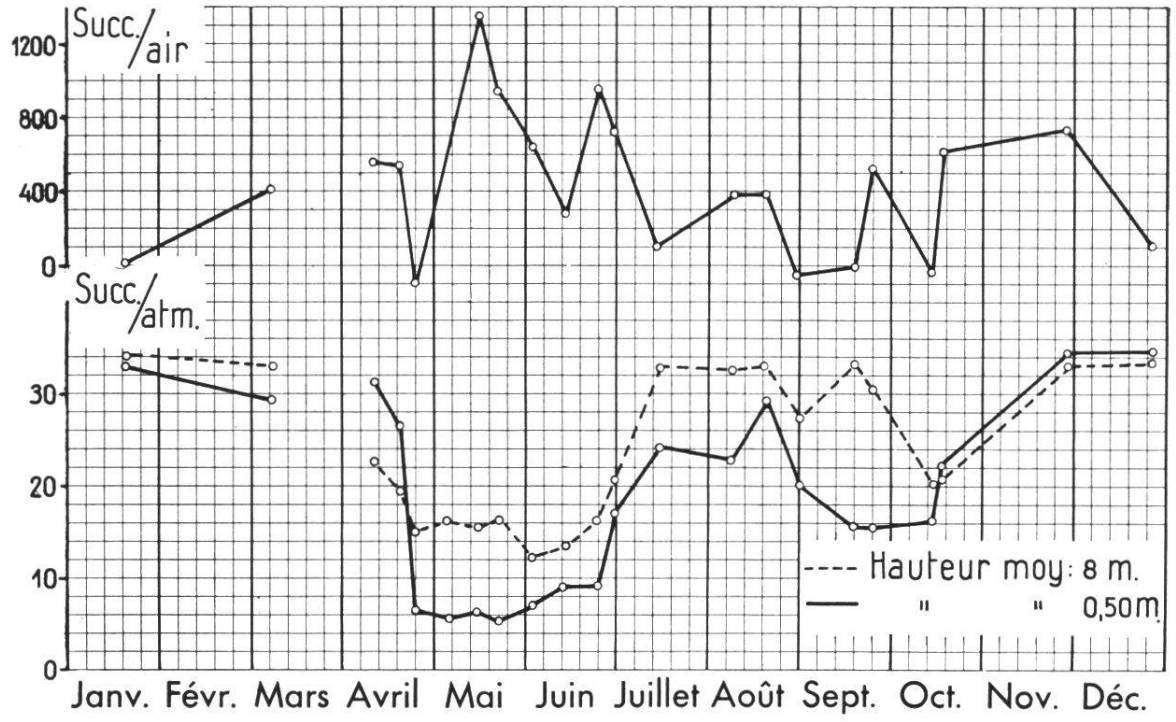
Pour étudier les variations annuelles, j'ai toujours utilisé les mêmes arbres. Lorsqu'un arbre avait été expérimenté plusieurs fois, je comparais sa force de succion avec celle d'un autre arbre intact, de même grandeur et croissant dans les mêmes conditions. Or, dans cette étude comparative, j'ai relevé des écarts maxima de quatre

atmosphères ; tantôt l'arbre expérimenté, tantôt celui qui était intact présentait le maximum. Pour atténuer l'influence des facteurs étrangers à mes expériences (formation de pourriture, effet transpiratoire), j'enduisais les blessures causées par l'échantillonnage avec un onguent spécial, le « Proxyl Maag ».

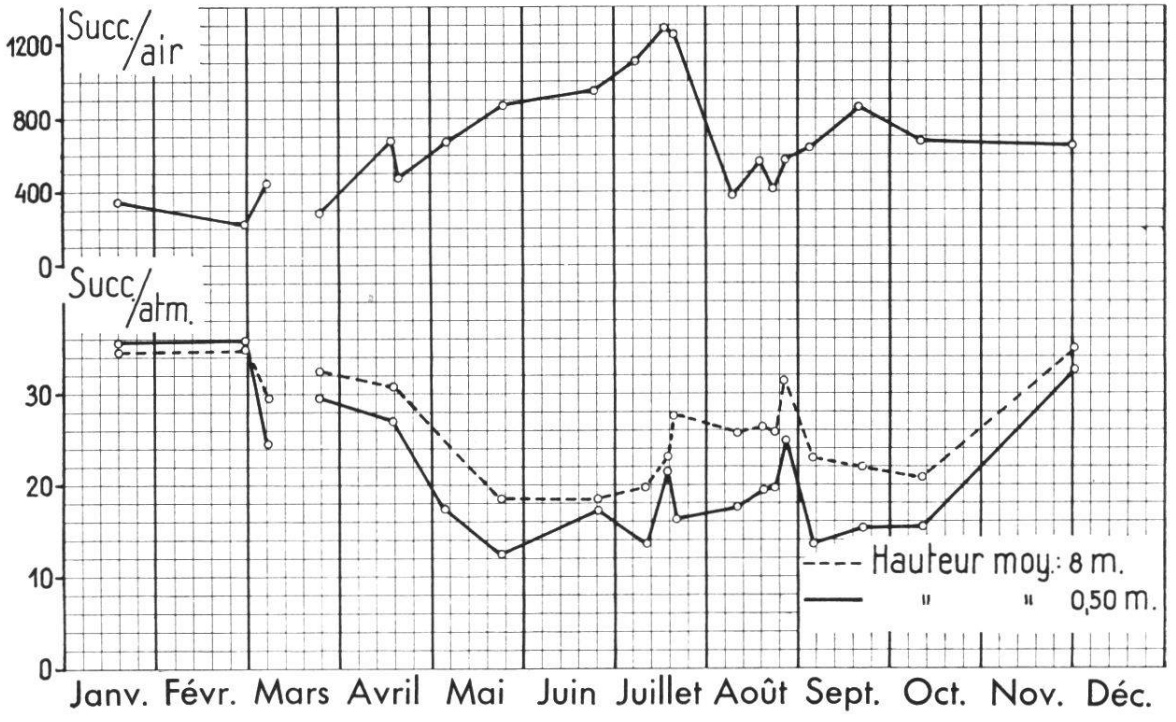
Les graphiques 1-6 montrent que les forces du cambium des différentes espèces suivent dans leurs grandes lignes les mêmes fluctuations, bien que les forces de succion de l'air ne montrent pas un parallélisme aussi rigoureux.

En effet, je trouve toujours deux minima et deux maxima. Il est vrai que pour obtenir de tels résultats, il ne faut tenir compte que des mesures exécutées à la même heure de la journée.

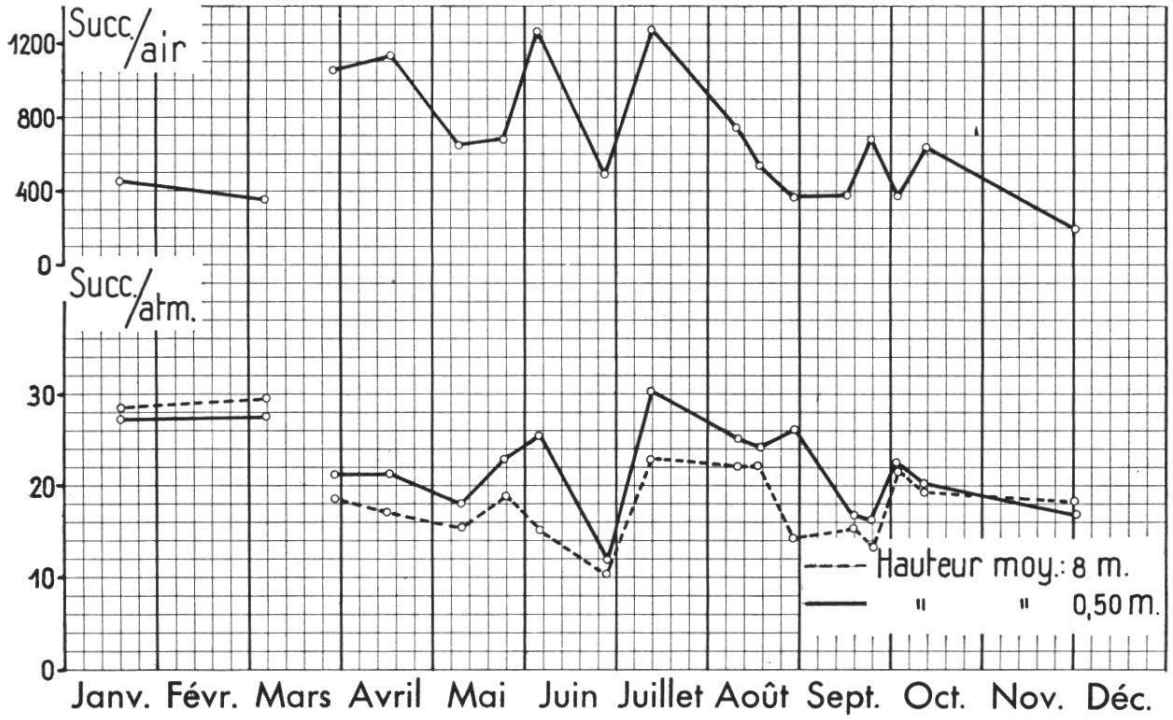
Les maxima se remarquent lorsque les conditions climatiques sont extrêmes, durant les froids de l'hiver et les chaleurs de l'été. Je relève la présence des minima en automne et au printemps. Toutefois, je note une exception chez Salix caprea qui montre un maximum automnal au moment du jaunissement des feuilles. Une chute brusque des forces de succion se manifeste très nettement à la fin de l'hiver ou au début du printemps. Il faut donc admettre que le cambium entrant en activité utilise essentiellement les substances de réserve. Dans les cas du chêne et du frêne, il ne peut y avoir aucun doute à ce sujet, puisque ceux-ci commencent leur activité cambiale bien avant le bourgeonnement des feuilles. Chez d'autres espèces, le phénomène coïncide avec l'éclosion ou même n'apparaît qu'après la formation des feuilles (hêtre). Le problème est ici plus complexe. L'arbre utilise-t-il déjà les assimilats des jeunes feuilles ? Il semble que ce ne soit pas le cas. E. Gäumann (1935) constate une diminution des graisses dans le tronc du hêtre au printemps. Il note que la croissance en épaisseur se fait, dans une proportion des $^3/_4$, aux dépens des hydrates de carbone du fût, le dernier quart étant fourni par l'assimilation chlorophyllienne. Le fait que je relève des inversions de forces de succion semble bien confirmer cette opinion. En effet, le cambium ayant une activité basipète utilise d'abord les substances de réserve dans les parties supérieures de l'arbre et provoque ainsi une diminution des forces de succion. Différents auteurs parviennent à des conclusions analogues. G. Cockerham (1930) a observé que la teneur en amidon de Acer Pseudoplatanus diminue fortement en avril et en mai. Piney (1929) remarque une



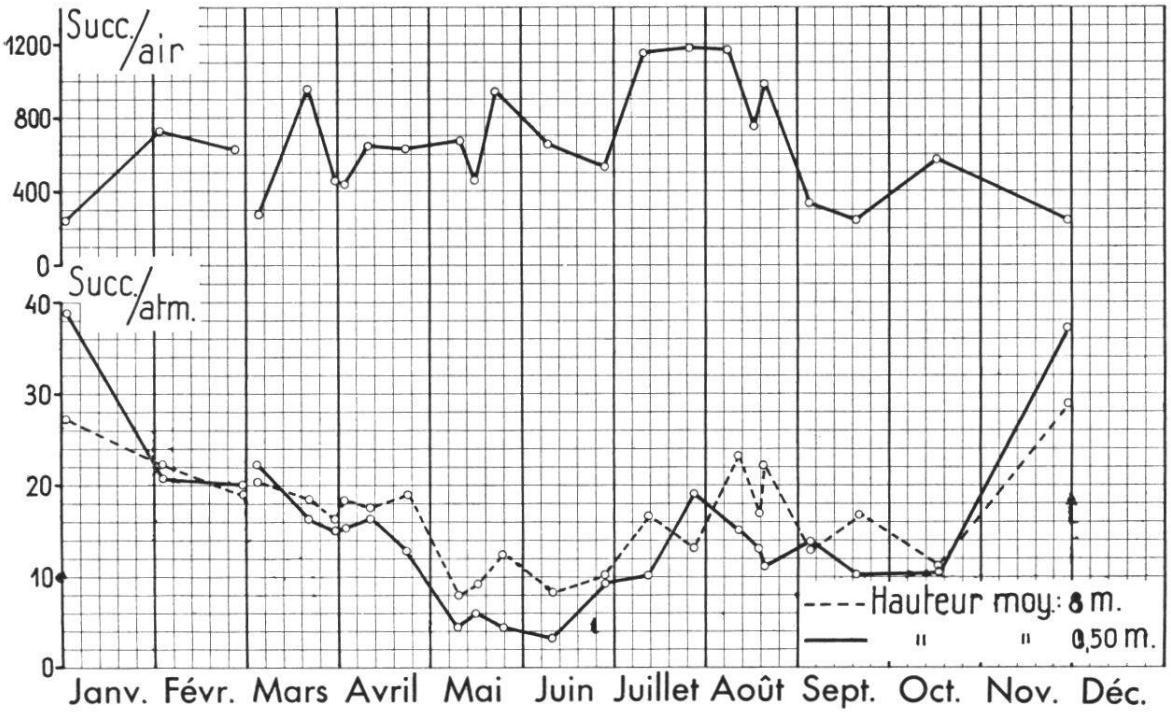
Graph. 1. Variations annuelles des forces de succion de *Fraxinus excelsior*.



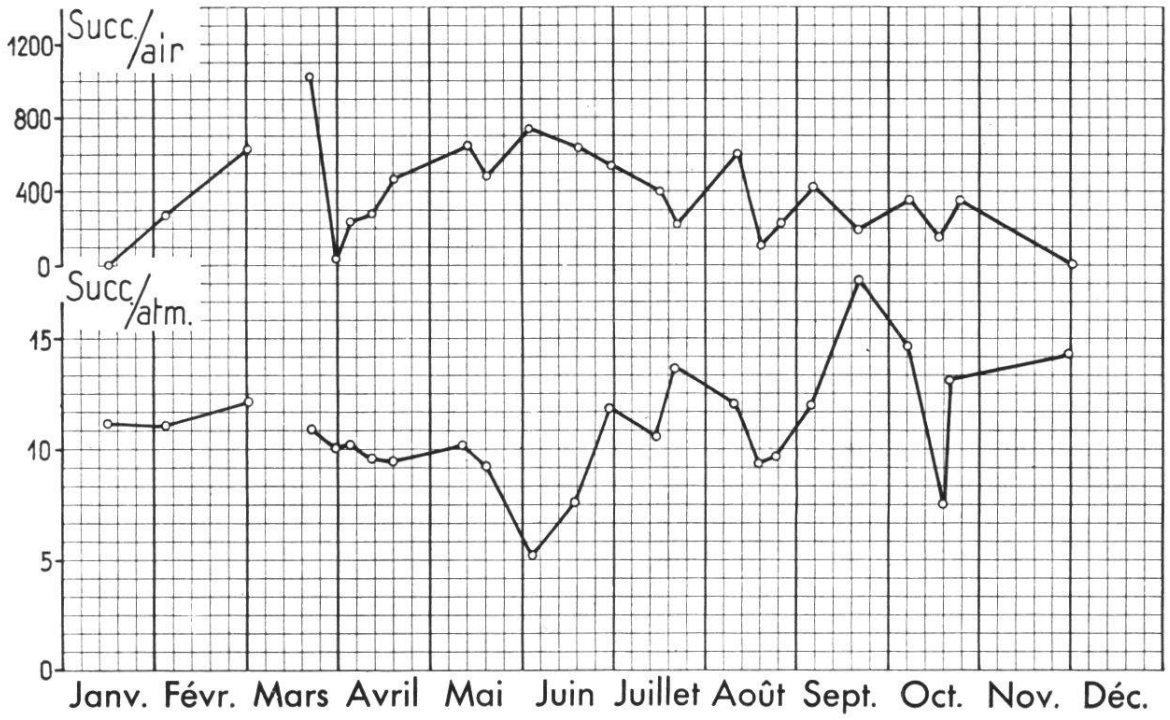
Graph. 2. Variations annuelles des forces de succion de *Fagus silvatica*.



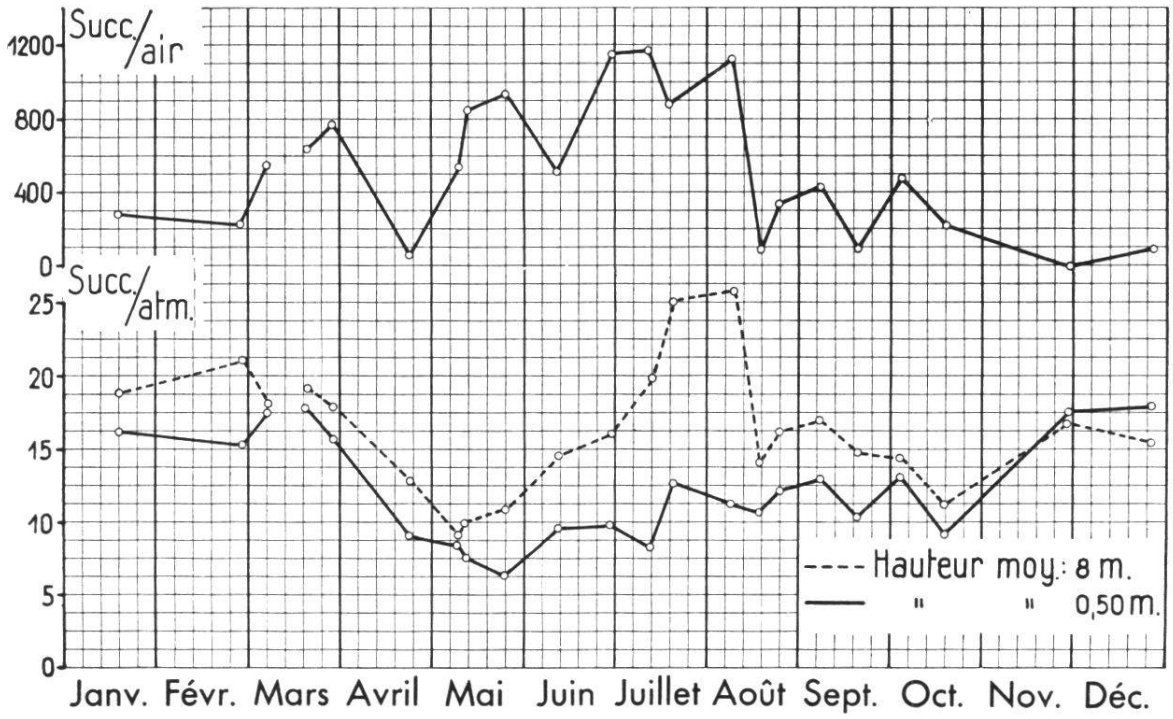
Graph. 3. Variations annuelles des forces de succion de *Quercus Robur*.



Graph. 4. Variations annuelles des forces de succion de *Betula pendula*.



Graph. 5. Variations annuelles des forces de succion de *Salix caprea.*



Graph. 6. Variations annuelles des forces de succion de *Acer Pseudoplatanus.*

réduction des substances azotées au printemps et MICHEL-DURAND (1928) fait une constatation semblable au sujet des tanins. Vers la fin du printemps, les valeurs obtenues sont encore peu élevées ; il est possible que les assimilats servent à ce moment à l'élaboration des pousses de la Saint-Jean. Ces résultats se remarquent particulièrement bien chez le frêne, le chêne et le saule. D'autre part, il est possible que les formations de liber et de bois de printemps, de liber et de bois d'automne influencent également les forces de succion du cambium (HOLDHEIDE cité par HUBER, 1949, p. 204).

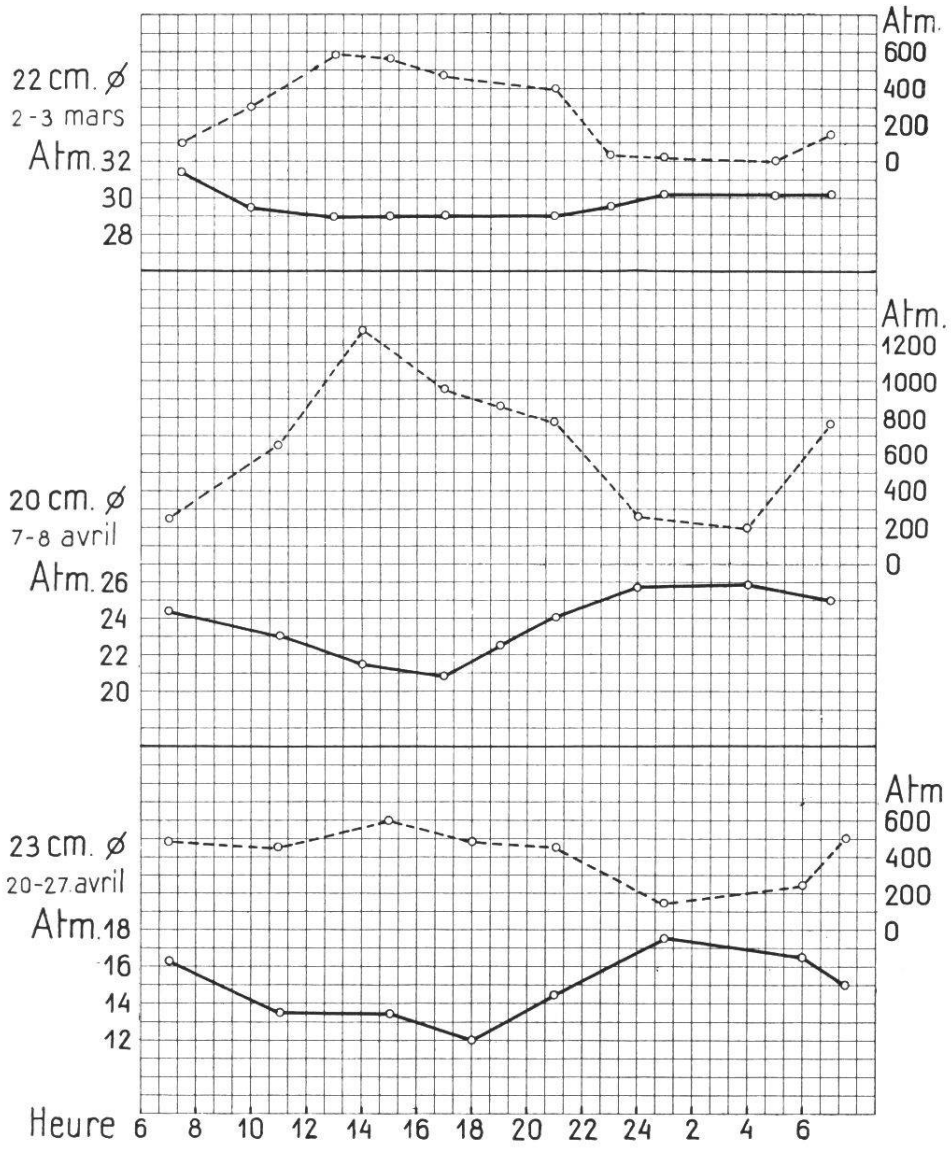
Le maximum que j'ai obtenu en été doit provenir des conditions de l'assimilation chlorophylienne. Elle atteint alors son intensité optimale. Confirmant cette donnée, MALIN (1932) observe que les aiguilles de résineux qui arrivent à maturité ont des forces de succion plus élevées. REGLI (1933) obtient le même résultat pour les feuillus. On peut donc admettre que la feuille à l'état adulte fournit davantage de substances osmotiques que la feuille en voie d'accroissement. De plus, la surface foliaire de l'arbre augmente au cours de l'année (pousses de la Saint-Jean), ce qui amène nécessairement une recrudescence des courants de la sève descendante.

Le minimum automnal peut avoir une double origine. Les feuilles jaunissent et tombent, et ainsi s'interrompt tout nouvel apport d'hydrates de carbone. Mais, comme la température ne s'est pas encore abaissée fortement, la majeure partie des réserves du tronc se trouve sous la forme d'amidon qui est sans valeur osmotique. LECLERC DU SABLON (1904, p. 362) a prouvé que ces réserves peuvent être aussi constituées en hiver par une couche de cellulose qui épaissit la membrane de la cellule. « Au mois de mai, lorsque les réserves passent par leur minimum, cette couche de cellulose a disparu dans la plupart des cellules du bois secondaire et, là où elles subsistent encore, elle est beaucoup plus mince. »

Le maximum hivernal doit être attribué à la transformation des amidons en sucres lors des baisses de température ; c'est ce que A. FISCHER (1891) et A. WINKLER (1913) ont démontré dans leurs travaux. Ce maximum hivernal ne semble pas avoir une valeur constante d'une année à l'autre. En 1950, il y eut une forte formation de graines (glands et faînes) et il paraissait logique de se poser la question suivante : les substances utilisées par les graines diminuent-elles les substances de réserve accumulées dans le bois, et

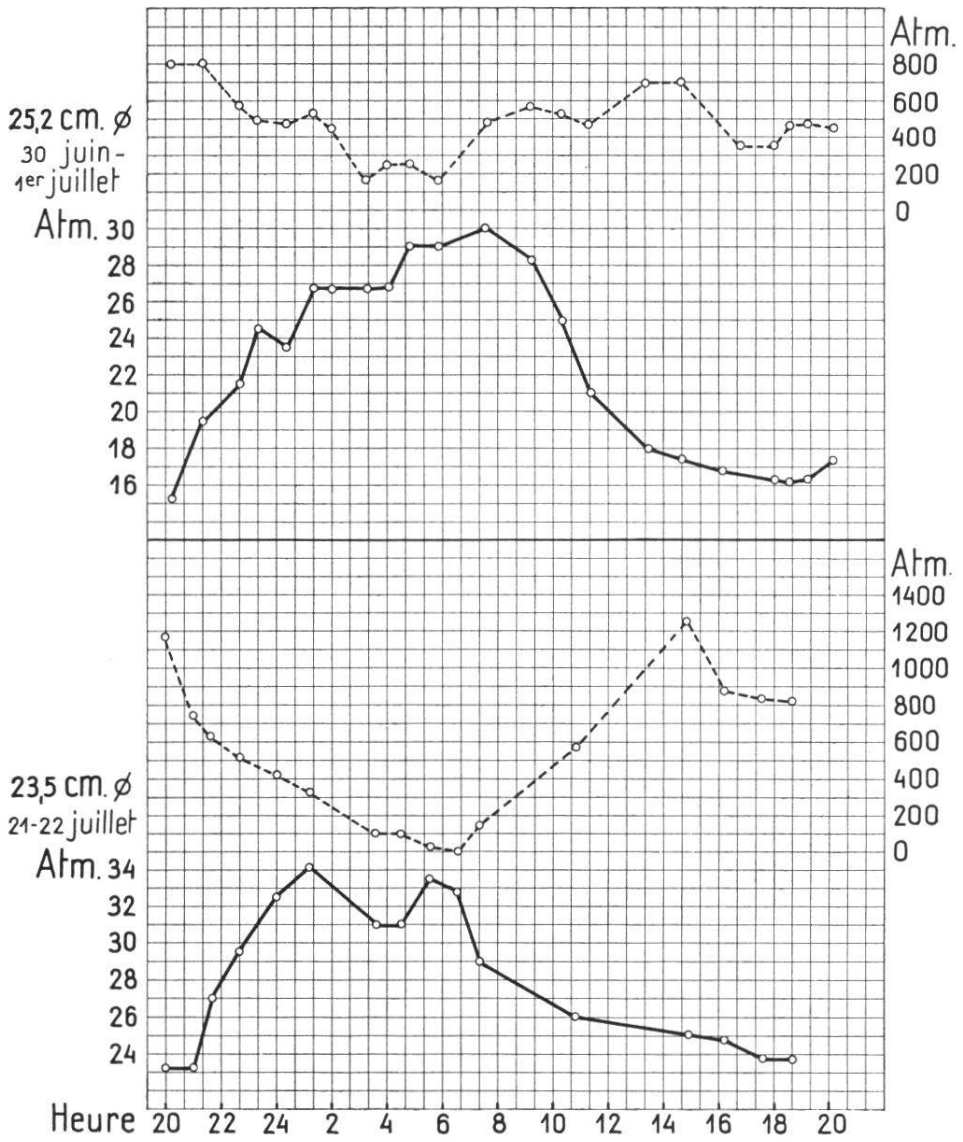
provoquent-elles un abaissement du maximum hivernal ? Or, en comparant les résultats des hivers 1950 et 1951 (année sans production de graines), je peux répondre par l'affirmative, car le maximum hivernal de 1951, mesuré dans les mêmes conditions que l'année précédente, présentait, pour le chêne, 7 atmosphères de plus et, pour le hêtre, 5.

Si nous résumons nos résultats, nous pouvons dire que les arbres expérimentés présentent généralement une courbe des forces de succion de leur zone cambiale avec deux minima et deux maxima. Les graphiques montrent clairement que les facteurs externes, tels que la température, les précipitations ou les forces de succion de l'air, ne jouent qu'un rôle secondaire dans cette répartition annuelle ; ils en modifient tout au plus l'amplitude.



Graph. 7. Variations journalières des forces de succion de la zone cambiale du frêne au printemps.

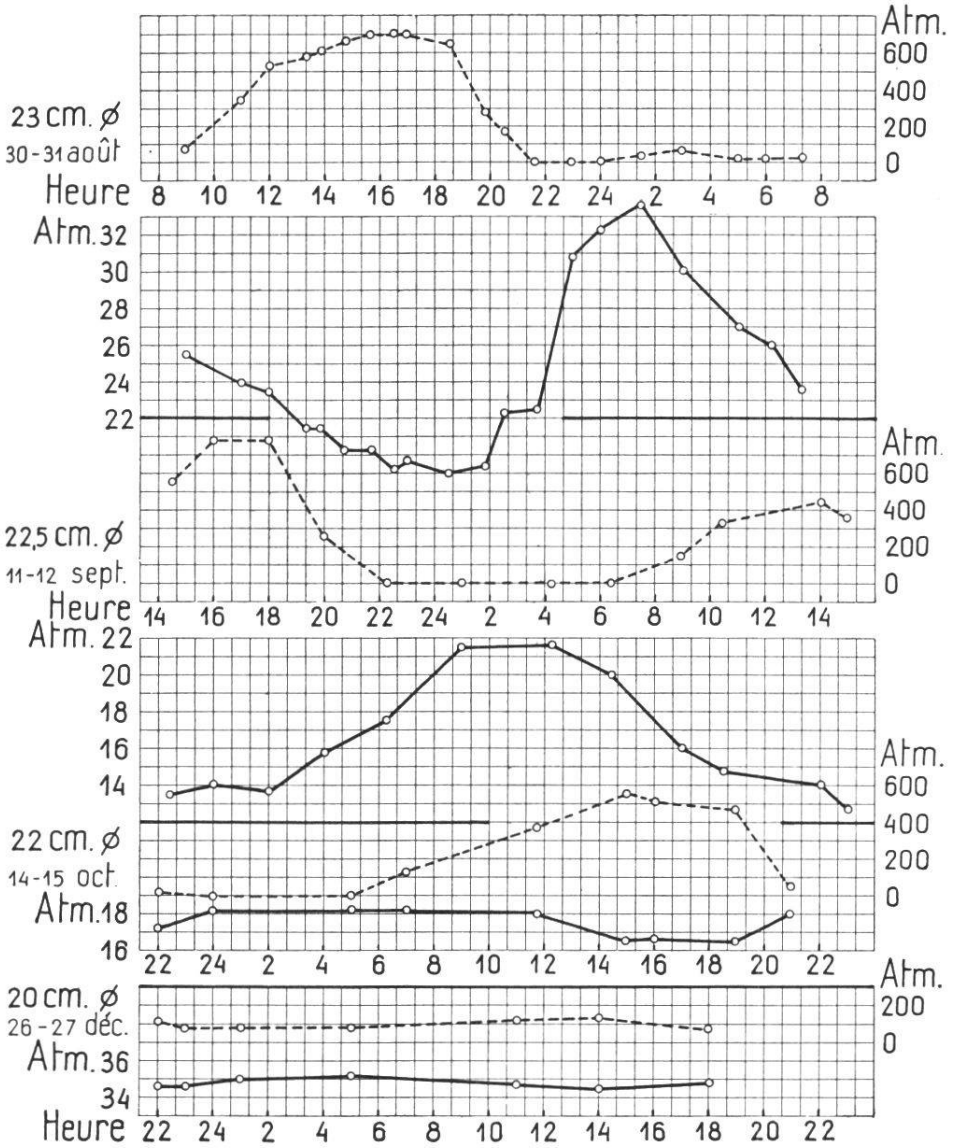
J'ai étudié de nombreuses variations journalières sur le frêne et le hêtre, mais je me suis borné à ne reproduire graphiquement que les plus caractéristiques du frêne (graphiques 7-9). Toutes les recherches sur les variations journalières des forces de succion de la zone cambiale sont d'un parallélisme étonnant : ces forces augmentent rapidement à la tombée de la nuit, pour redescendre graduellement du matin jusqu'à l'après-midi. Les facteurs externes semblent avoir peu d'influence sur ces variations. En effet, pour les jours normaux, quelle que soit la saison, on retrouve toujours la même courbe, seule son amplitude change. Je relève de légères irrégularités si le temps est pluvieux. Si le changement de temps se fait brusquement, les forces de succion s'en ressentent également. Les 21-22 juillet, un



Graph. 8. Variations journalières des forces de succion de la zone cambiale du frêne en été.

orage d'une rare violence, éclatant vers 1 heure du matin, provoqua un brusque abaissement des forces de succion qui rétablirent leur cours habituel dès que l'ouragan se fut éloigné (cf. p. 56).

Jusqu'à ce jour, toutes les recherches sur les valeurs osmotiques des feuilles et des fleurs donnaient des résultats conditionnés par les facteurs externes. C'est ainsi que, pour une journée normale, les forces de succion des feuilles tombent pendant la nuit et atteignent leur maximum entre 12 et 15 heures. Or, pour le cambium des arbres d'une certaine dimension c'est le contraire qui se produit. Les valeurs de succion de l'air les plus basses correspondent souvent aux forces de succion les plus hautes de la zone cambiale. Il est intéressant de constater que ces valeurs semblent marcher parallè-



Graph. 9. Variations journalières des forces de succion de la zone cambiale du frêne en automne et en hiver.

lement avec l'augmentation du diamètre du tronc (FRIEDRICH, 1897, MAC DOUGAL, 1938, 1946). Faut-il y voir une simple coïncidence ? Nous avons la preuve que, de nuit, le courant transpiratoire s'arrête parce que le tronc de l'arbre est saturé d'eau. De plus, l'amidon élaboré durant la journée dans les feuilles, disparaît de nuit et descend dans la tige, sous forme de sucres, par les tubes criblés voisins du cambium (TEODORESCO et POPESCO, 1915). Il y a donc, dans cette zone, durant la nuit, un enrichissement de substances osmotiques qui peut être considérable, si les conditions diurnes de l'assimilation chlorophyllienne ont été favorables. C'est ce que montrent avec netteté les différents graphiques. Au début de la saison de végétation, il n'y a pas de courant descendant de sève. La force de succion reste la même ; elle pourra tout au plus augmenter, la nuit, en raison d'une baisse de température. Dès l'éclosion des bourgeons et au fur et à mesure du développement des feuilles, les variations s'amplifient de plus en plus, culminent durant l'été et diminuent au début de l'automne. Dans le même ordre d'idées, MASON et MASKELL (1928-1933) démontrent, par leurs analyses des sucres du cotonnier, une augmentation générale, durant la nuit, dans les branches et le tronc. HUBER (1937) constate aussi, par réfractométrie, une augmentation pendant la nuit, de la concentration de la sève des tubes criblés de Quercus rubra. Il remarque (p. 1033) : Der Einfluß der Wasserbilanz kommt vielmehr in einer anderen osmotischen Eigenschaft, der Turgeszenz des Siebröhrensystems und damit der Reichlichkeit des Saftflusses zum Ausdruck : fast immer ist der Tropfenaustritt morgens und abends deutlich reichlicher als mittags . . . » Un autre fait qui semble corroborer cette influence de l'enrichissement des assimilats est que la périodicité de la division cellulaire du cambium, comme G. KARSTEN (1918) l'a prouvé, est plus active de nuit. Il semble donc logique d'admettre que cette augmentation des assimilats favorise l'accroissement en épaisseur.

Résumé et conclusion

J'ai démontré dans ce travail que :

1. La méthode du levier des professeurs URSPRUNG et BLUM permet d'étudier les forces de succion de la zone cambiale des arbres avec beaucoup de précision.
2. La répartition de ces forces dans les branches augmente de leur base vers leur sommet d'une façon plus ou moins régulière suivant le degré de ramification.
3. Les branches horizontales épinastiques ont des forces de succion plus élevées sur le côté supérieur.
4. Les troncs et les branches excentriques de plus d'une année ont toujours des valeurs supérieures sur le côté ayant le plus fort accroissement.
5. Pendant la période de végétation, il y a une différence de potentiel entre les parties supérieures et inférieures de l'arbre, différence qui disparaît en hiver, provoquant ainsi des inversions.
6. Les variations annuelles des forces de succion de la zone cambiale présentent généralement deux maxima (hiver, été) et deux minima (printemps, automne).
7. Les variations journalières présentent un maximum pendant la nuit, du fait du transport des assimilats élaborés pendant le jour dans les feuilles, ce qui augmente la teneur en sucre des tubes criblés voisins du cambium.
8. Dans leurs grandes lignes, pour autant que les méthodes soient comparables, mes recherches concordent assez bien avec celles des travaux antérieurs de MASON et MASKELL, d'ARCICHOVSKIJ, de JACCARD, de PFEIFFER et de HUBER.

Index bibliographique

ANDRÉ G., Sur les phénomènes de migration chez les plantes ligneuses. C. R. Acad. Sc. Paris 134, 1517, 1902.

ARCICHOVSKIJ V., N. KISSELEW, N. KRASSULIN, E. MENJINSKAJA und A. OSSIPOV, Untersuchungen über die Saugkraft der Pflanzen : III. Die Saugkraft der Bäume. Planta 14, 533, 1931.

BAILEY I. W., The cambium and its derivative tissues : II. Size variations of cambial initials in gymnosperms and angiosperms. Amer. journ. of Bot. 7, 355, 1920.

BLUM G., Zur Kenntnis der Größe und Schwankung des osmotischen Wertes. Inaug. Diss. Fribourg, 1916.

BÜSGEN M., Bau und Leben unserer Waldbäume, 3. Aufl. Jena, 1927.

CHIEN-REN CHU, Der Einfluß des Wassergehaltes der Blätter der Waldbäume auf ihre Lebensfähigkeit, ihre Saugkräfte und ihren Turgor. Flora, N. F. 30, 384, 1936.

COCKERHAM G., Some observations on cambial activity and seasonal starch contents in sycamore. Proc. Leeds Phil. Soc. 2, 64, 1930.

COMBES R., Emigration des substances azotées des feuilles vers les tiges et les racines des arbres au cours du jaunissement automnal. Rev. gén. Bot. 38, 430, 1926.

CZAPEK F., Biochemie der Pflanzen, 2. Aufl. Jena, 1913.

DAUBENMIRE R. F., Relation of temperature and daylength to the inception of tree growth in spring. Bot. Gaz. 110, 464, 1949.

DIXON H. H. and M. W. GIBBON, Bast-sap in plants. Nature, 130, 661, 1932.

ELLIOT J. H., Seasonal changes in the development of the phloem of the sycamore. Proc. Leeds Phil. Soc. 3, part 1, 55, 1935.

FARENHOLTZ, Der Aufstieg des Saftes in den Bäumen. Naturwiss. 2, 594, 1914.

FISCHER A., Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Jahrb. f. wiss. Bot. 22, 73, 1891.

FREY-WYSSLING A., Der Milchsafterguß von Hevea brasiliensis als Blutungserscheinung. Jahrb. f. wiss. Bot. 77, 560, 1932.

FRIEDRICH J., Über den Einfluß der Witterung auf den Baumzuwachs. Mitt. a. d. forstl. Versuchswesen Österreichs 22, 1897.

GAIL F. W., Osmotic pressure of cell sap and its possible relation to winter killing and leaf fall. Bot. Gaz. 81, 434, 1926.

GÄUMANN H., Über den Stoffhaushalt der Buche. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 53, 366, 1935.

GEHLER M. G., Über das gegenseitige Verhalten von Saugkraft und Grenzplasmolysewert. Inaug. Diss. Fribourg, 1930.

GILL N., The phloem of ash (Fraxinus excelsior), its differentiation and seasonal variation. Proc. Leeds Phil. Soc. 2, 347, 1932.

GRAHLE A., Vergleichende Untersuchungen über strukturelle und osmotische Eigenschaften der Nadeln verschiedener Pinusarten. Jahrb. f. wiss. Bot. 78, 203, 1933.

HABERLANDT G., Physiologische Pflanzenanatomie, 5. Aufl. 1918.

HÄMMERLE J., Über das Auftreten von Gerbstoff, Stärke und Zucker bei Acer Pseudoplatanus im ersten Jahre. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 19, 538, 1901.

HARTIG TH., Über die Bewegung des Saftes in den Holzpflanzen. Bot. Ztg. 19, 17, 1861.

HARTIG R., Das Holz der Rotbuche. Berlin, 1888.

HUBER B., Der Wasserumsatz in der Pflanze. Fortschr. d. Bot. 1-13, 1932-1949.

— — Die physiologische Bedeutung der Ring- und Zerstreutporigkeit. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 53, 711, 1935.

HUBER B., Methoden, Ergebnisse und Probleme der neueren Baumphysiologie. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 55, 46, 1937.

— — Das Siebröhrensystem unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 88, 176, 1939.

— — und E. ROUSCHAL, Anatomische und zellphysiologische Beobachtungen am Siebröhrensystem der Bäume. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 56, 380, 1938.

— — SCHMIDT E. und H. JAHNEL, Untersuchungen über den Assimilatstrom I. Tharandt. Forstl. Jahrb. 88, 1017, 1937.

JACCARD P., Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres. Fondation Schnyder von Wartensee. Zürich, 1919.

— — Beginn und Verlauf der Kambiumtätigkeit bei einigen Waldbäumen. Schweiz. Zeitschr. f. Forstw. 313, 1930.

— — Über Versuche zur Bestimmung der Zellsaftkonzentration in der Kambialzone beim exzentrischen Dickenwachstum, II. Jahrb. f. wiss. Bot. 81, 35, 1934.

— — und A. FREY, Einfluß von mechanischen Beanspruchungen auf die Micellarstruktur, Verholzung und Lebensdauer der Zug- und Druckholzelemente beim Dickenwachstum der Bäume. Jahrb. f. wiss. Bot. 68, 844, 1928.

— — — — Quellung, Permeabilität und Filtrationswiderstand des Zug- und Druckholzes von Laub- und Nadelbäumen. Jahrb. f. wiss. Bot. 69, 549, 1928.

— — — — Über Versuche zur Bestimmung der Zellsaftkonzentration in der Kambialzone beim exzentrischen Dickenwachstum, I. Jahrb. f. wiss. Bot. 79, 655, 1934.

JAHNEL H., Untersuchungen über die Elektrolytkonzentration des Transpirationsstromes. Jahrb. f. wiss. Bot. 86, 527, 1938.

GORIS A., Recherches microchimiques sur quelques glucosides et quelques tanins végétaux, thèse. Paris, 1903.

KARSTEN G., Über die Tagesperiode der Kern- und Zellteilungen. Zeitschr. f. Bot. 10, 1, 1918.

KNUCHEL H., Défauts des bois. 2e éd. Neuchâtel, 1940.

KRABBE G., Über die Beziehungen der Rindenspannung zur Bildung der Jahrringe und zur Ablenkung der Markstrahlen. Sitz. Ber. der preuß. Akad. d. Wissenschaften 51, 1093, 1882.

KRAUS G., Über die Wasserverteilung in der Pflanze. Abhandl. d. Nat. Ges. z. Halle 15-16, 1880.

— — La tension du tissu et ses conséquences. Ann. d. sc. nat., 5e série, 10, 2e cahier, Paris.

LAMBRECHT F., Beitrag zur Kenntnis der Saugkraft der osmotischen Zustandsgrößen einiger Pflanzen des Flachlandes. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 17, 87, 1929.

LAMPRECHT H., Über den Einfluß von Umweltsfaktoren auf die Frostrißbildung bei Stiel- und Traubeneiche im nordostschweizerischen Mittelland. Mitteil. d. Schweiz. Anst. f. forstl. Versuchswesen 26, 359, 1950.

LECLERC DU SABLON M., Recherches physiologiques sur les matières de réserves des arbres. Rev. gén. d. Bot. 16, 362, 1904.

— — Sur le mécanisme de la circulation de l'eau dans les plantes. Rev. gén. d. Bot. 22, 125, 1920.

LECOMTE H., Contribution à l'étude du liber des angiospermes, thèse. Paris, 1889.

MACDOUGAL D. T., Reversible variations in volume, pressure and movement of sap in trees. Carnegie Inst. publ. 365, 1925.

— — Tree growth. Chronica Botanica, New Ser. Plant Sc. N° 1, 1938.

— — Streaming movements of solutions in Plants. Amer. Jour. Bot. 33, 318, 1946.

MALIN B., Zur Kenntnis der Saugkraft der Koniferennadeln. Protoplasma. 14, 360, 1932.

MASON T. G. and E. J. MASKELL, Studies on the Transport of Carbohydrates in the Cotton Plant. Ann. of Bot. 42, I 189, II 571, 1928.

MER S., Réveil et extinction de l'activité cambiale dans les arbres. C. R. Acad. d. Sc. 114/1, 242, 1892.

MERKT C., Zur Kenntnis des Og-Wertes einiger Koniferennadeln. Dissertation, Fribourg, 1938.

MICHEL-DURAND E., Recherches physiologiques sur les composés taniques. Rev. gén. Bot. 40, 705 et 41 ss. 1928.

MOELLER J., Anatomie der Baumrinden. Berlin, 1882.

MÜNCH E., Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena, 1930.

PFEIFFER M., Der osmotische Wert im Baum. Planta 19, 272, 1933.

— — Die Verteilung der osmotischen Werte im Baum im Hinblick auf die Druckstromtheorie. Flora, N. F. 32, 1, 1937.

PINEY M., Variations qualitatives et quantitatives des substances azotées chez une plante ligneuse au début de la période de végétation. Rev. gén. Bot. 41, 67, 1929.

PISEK A. und E. CARTELLIERI, Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen, IV, Bäume und Sträucher. Jahrb. f. wiss. Bot. 88, 22, 1939.

RAMANN E. und H. BAUER, Trockensubstanz, Stickstoff und Mineralstoffe von Baumarten einer Vegetationsperiode. Jahrb. f. wiss. Bot. 50, 67, 1912.

REGLI E., Zur Kenntnis der Saugkraft von Laubholzgewächsen. Beih. z. Bot. Centralbl. 51/1, 541, 1933.

ROECKL B., Nachweis eines Konzentrationshubs zwischen Palisadenzellen und Siebröhren. Planta 36, 530, 1949.

ROUSCHAL E., Untersuchungen über die Protoplasmatik und Funktion der Siebröhren. Flora, N. F. 35, 135, 1942.

RUSSOW E., Über den Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarter Zellen. Sitz. Ber. d. Dorpater Naturf. Ges. September, 1883.

SCHUMACHER W., Über die Plasmolysierbarkeit der Siebröhren. Jahrb. f. wiss. Bot. 88, 545, 1939.

— — Zur Bewegung des Fluoreszeins in den Siebröhren. Planta 37, 626, 1950.

SÖDING H., Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit der Bäume. Jahrb. f. wiss. Bot. 84, 639, 1937.

SOLEREDER H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899.

STRASBURGER E., Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena, 1891.

TEODORESCO E. C. et C. T. POPESCO, Sur le tissu libérien et son rôle dans la circulation des substances organiques chez les végétaux supérieurs. Ann. sc. d. l'Univers. d. Jassy, 215, 1915-1919.

TRENDELENBURG R., Das Holz als Rohstoff. München/Berlin, 1939.

ULEHLA V., Die Quellungsgeschwindigkeit der Zellkolloide als gemeinschaftlicher Faktor in Plasmolyse, Plasmoptyse und ähnlichen Veränderungen des Zellvolumens. Planta 2, 618, 1926.

URSPRUNG A., Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen. Beih. z. Bot. Centralbl. 19, 213, 1905.

— — Über das exzentrische Dickenwachstum an Wurzelkrümmungen und über die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums. Beih. z. Bot. Centralbl. 29, 159, 1912.

— — Die Messung der osmotischen Zustandsgrößen pflanzlicher Zellen und Gewebe. Handbuch der biol. Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 4, 1109, 1937.

— — und G. BLUM, Über die periodischen Schwankungen des osmotischen Wertes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 34, 105, 1916.

— — — — Zur Kenntnis der Saugkraft, I. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 34, 539, 1916.

— — — — Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle nebst Anwendungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 63, 1, 1924.

— — — — Zwei neue Saugkraft-Meßmethoden. Jahrb. f. wiss. Bot. 72, 254, 1930.

— — — — Die osmotischen Zustandsgrößen der Nadeln von Pinus silvestris. Pont. Acad. Sc. 11, 465, 1947.

WALTER H., Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. Jena, 1931.

— — Einführung in die Phytologie, Bd. III. Stuttgart, 1949.

WINKLER A., Über den Einfluß der Außenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernder Gewächse. Jahrb. f. wiss. Bot. 52, 467, 1913.

WINKLER A. J. and W. O. WILLIAMS, Starch and sugar of Vitis vinifera. Plant Physiol. 20, 412, 1945.

WISLICENUS H. und H. HEMPEL, Zur Kenntnis des stofflichen Aufbaues der Holzsubstanz aus den holzbildenden Säften der Baumpflanzen. Fructose als Urbaustoff des « Lignins ». Cellulosechemie 19, 149, 1933.