

# Influence de la courbure des tiges sur leur croissance en épaisseur

Autor(en): **Jaccard, Paul**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **2 (1924-1928)**

Heft 3

PDF erstellt am: **17.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-248662>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

## Influence de la courbure des tiges sur leur croissance en épaisseur

par

Paul JACCARD

---

Bien avant les physiologistes, les jardiniers ont cherché à modifier la forme de croissance des arbres par divers procédés capables d'influer sur leur nutrition. Chacun sait qu'en ployant ou en recourbant artificiellement la tige ou les branches des arbres fruitiers, on provoque dans la circulation de l'eau et des substances organiques des changements qui accélèrent ou ralentissent le développement de ces organes. Ainsi que le note *Vöchting* dans « *Organbildung im Pflanzenreich* »<sup>1</sup>, chez tous les rameaux courbés, le côté supérieur se trouve avantagé par rapport au côté inférieur quant au développement des bourgeons; ceux de ces derniers qui occupent le plus haut point de la courbure ou le sommet des rameaux dressés, s'accroissent le plus rapidement et donnent les pousses les plus vigoureuses. Il s'agit là d'un phénomène en relation évidente avec la position de l'organe vis-à-vis des voies de transport de l'eau et de la sève organique. Il n'en est pas de même pour l'accélération de croissance qui se manifeste sur l'un des côtés d'une branche horizontale ou d'une tige courbée au détriment du côté opposé et d'où résulte leur structure excentrique. Plusieurs auteurs considèrent cette inégale activité de croissance en épaisseur comme un phénomène d'excitation dû à une sensibilité spéciale des plantes vis-à-vis de la pesanteur. Dans cette idée, les arbres posséderaient une sorte de perception morphoesthésique grâce à laquelle chacun de leurs organes pren-

<sup>1</sup> Bd. II, p. 45. Voir aussi *L. Daniel*, Les Capacités fonctionnelles. Rennes, Fr. Simon, imprimeur, 1902.

draît vis-à-vis de la pesanteur la position la plus favorable à leur croissance en réalisant le maximum de solidité avec le minimum de matériel. Le bois formé sous l'influence de cette excitation géotropique particulière mériterait alors le nom de *bois géotrophe*, que certains auteurs lui ont donné pour le distinguer du bois de compression qui se développe sous l'influence *mécanique* de la pesanteur.

S'appuyant sur des mesures de la croissance excentrique de tiges de jeunes arbres courbés artificiellement, *A. Engler*<sup>1</sup> cherche à prouver que l'épaississement majoré du côté large cesse dès que le sommet de la tige, par suite de son redressement géotropique, atteint sa position d'équilibre parallèle à la direction de la pesanteur.

Reprenant les expériences de *A. Engler* et me basant sur ses propres chiffres, j'ai montré<sup>2</sup> l'insuffisance des preuves qu'il invoque pour attribuer la croissance excentrique de tiges en voie de redressement à la perception géotropique de la pesanteur par leur sommet et à l'excitation particulière qui en résulte, indépendamment de l'influence des tensions-compressions occasionnées par leur courbure.

Il n'est d'ailleurs pas si facile qu'il le semble de se rendre compte si, dans la portion courbée d'une tige dont le sommet se redresse géotropiquement, la croissance en épaisseur dépasse réellement celle d'une portion comparable de la tige dressée d'un arbre de même grandeur croissant librement, car cela revient à établir si la quantité de bois formée à un niveau donné est supérieure à celle que produirait une tige semblable croissant verticalement et se trouvant dans les mêmes conditions de nutrition. L'accroissement plus grand du côté large compense-t-il simplement l'épaisseur moindre du côté étroit, ou bien y a-t-il augmentation effective de la quantité de bois formé? L'excentricité des portions courbées s'explique-t-elle, comme j'ai cherché à le montrer dans divers mémoires<sup>3</sup>, par l'action combinée de causes physiologiques connues, telles que l'influence accélératrice ou retardatrice de tensions-compressions sur l'activité des cellules de l'assise génératrice du bois et celle de la circulation de l'eau et des substances organiques, ou bien pro-

<sup>1</sup> *Tropismen und exzentrisches Dickenwachstum der Bäume*, Zurich 1918.

<sup>2</sup> *P. Jaccard*. Sur le mécanisme du redressement géotropique des arbres. *Revue générale de Botanique*, vol. 34, 1922, p. 385.

<sup>3</sup> Entr'autres *P. Jaccard*: *Nouvelles recherches sur l'accroissement en épaisseur des arbres*. Gr. in-4. Zurich 1919. En commission chez Payot & Cie, Lausanne et Genève.

vient-elle avant tout de corrélations qui se manifestent entre un centre de perception (sommet géotropiquement sensible) et des organes de réaction reliés au premier par un agent de transmission encore ignoré; les réactions produites ayant pour effet de donner en tout temps au végétal sa position d'équilibre la plus favorable vis-à-vis de la pesanteur?

Telles sont les questions auxquelles il s'agit de répondre.

Afin d'établir l'influence qu'exerce la courbure des tiges sur leur croissance en épaisseur, j'ai procédé comme suit:

### Disposition des expériences.

Au printemps de 1922, 22 exemplaires de *Tilia*, *Acer*, *Betula*, *Aesculus* et *Fraxinus*, mesurant en moyenne 1 m. à 1 m. 50 de longueur depuis le collet, ont été plantés côte à côte par groupes de deux dans le jardin de l'École forestière et agricole à Zurich. Le 7 juin 1922, on mesura au moyen d'un compas d'épaisseur le diamètre de chaque tige à 5 cm. au-dessus du sol, et l'on fixa à ce niveau un anneau de fil de fer enserrant complètement l'écorce. En novembre de la même année, on nota de nouveau le diamètre de chaque tige mesurée au-dessous du fil de fer. L'accroissement en épaisseur fut calculé en % du diamètre primitif. Les paires de plantes de chaque espèce étant constituées par des individus semblables au point de vue de la longueur et du diamètre de leur tige, — condition plus difficile à réaliser qu'il n'y paraît au premier abord, — il était possible de comparer le % d'accroissement en épaisseur de la tige dressée et de la tige courbée pour chaque paire.

En 1923, une nouvelle série de 16 plantes appartenant aux genres *Populus*, *Acer*, *Juglans*, *Aesculus*, *Quercus* et *Picea*, complétant celles de 1922, furent traitées de la même manière, ce qui permit de porter nos observations sur 19 paires de jeunes arbres de 1 m. 20 à 2 m. 50 de longueur de tige, les uns maintenus courbés au moyen d'un tuteur auquel ils étaient fixés vers le tiers de leur hauteur au-dessus du sol, les autres restant dressés.

Les exemplaires utilisés avaient, à la base de la tige, un diamètre de 1 à 5 cm.

Nous renonçons à reproduire ici en détail tous les chiffres notés dans nos tabelles d'accroissement. Nous nous bornons, à titre d'exemple, à en indiquer quelques-uns:



				Accroissém. en o/o
Erable n° 1, dressé, diamètre le	7/VI. 22	11,3 mm.		—
( <i>Acer campestre</i> )	» 24/XI. 22	14,0	»	24 0/0
	» 27/VIII. 23	19,0	»	36 0/0
Erable n° 2, courbé	» 7/VI. 22	12,0	»	—
( <i>Acer campestre</i> )	» 24/XI. 22	14,0	»	16 0/0
	» 27/VIII. 23	17,0	»	21 0/0
Frêne n° 1, dressé.				
( <i>Fraxinus excelsior</i> )	» 7/VI. 22	23,0	»	—
	» 24/XI. 22	33,0	»	43 0/0
	» 27/VIII. 23	38,0	»	15 0/0
Fraxinus n° 2, courbé	» 7/VI. 22	19,6	»	—
( <i>Fraxinus excelsior</i> )	» 24/XI. 22	29,0	»	46 0/0
	» 27/VIII. 23	38,0	»	24 0/0

En résumé, sur 30 jeunes arbres appartenant à 9 espèces différentes: *Populus*, *Quercus*, *Tilia*, *Betula*, *Acer*, *Aesculus*, *Fraxinus*, *Juglans* et *Picea*, cultivés par paires, chaque plante courbée étant comparée à un témoin de la même espèce croissant librement, j'ai pu constater, au cours de deux années successives, sur 38 plantes examinées, 19 cas de majoration chez les tiges courbées et 19 chez les tiges droites, c'est-à-dire que, par rapport à la plante témoin, un épaissement majoré de la base de la tige s'est manifesté aussi souvent chez des tiges dressées que chez des tiges courbées. En définitive, la croissance en épaisseur paraît favorisée suivant les cas, tantôt par la position dressée de la tige, tantôt par sa courbure.

Chez *Juglans regia* par exemple, les trois individus dressés se sont épaissis davantage que les trois exemplaires courbés: chez les tilleuls par contre (*Tilia*) la majoration s'est manifestée en 1922 4 fois sur 5 au profit des plantes courbées; chez *Acer campestre*, 2 fois chez des exemplaires dressés et 1 fois dans une tige courbée (1922).

Les écarts observés, soit dans un sens soit dans l'autre, c'est-à-dire soit en faveur des tiges dressées, soit au bénéfice des tiges courbées, sont tantôt faibles, ne dépassant pas 1 à 20 0/0, tantôt au contraire assez considérables, s'élevant jusqu'à 20 et même 30 0/0. A cet égard, on observe d'ailleurs d'assez grandes différences d'une année à l'autre chez des tiges maintenues

courbées pendant deux années successives: En 1922 par exemple, sur 10 tilleuls, la majoration d'épaisseur s'est produite 4 fois chez des exemplaires courbés et 1 fois chez un individu dressé. En 1923, c'est l'inverse qui s'est manifesté: dans 4 cas les tiges dressées se sont épaissies davantage que les tiges courbées correspondantes. Celles-ci ayant, au cours de la seconde année, poussé de vigoureux rejets de souche, jusqu'à 3 et même 5 partant du collet de la plante, la croissance de la portion de la tige située immédiatement au-dessous s'en est trouvée affaiblie.

Enfin, en 1924, la majoration d'épaisseur s'est manifestée exactement dans la même proportion chez les tiges dressées et chez les tiges courbées de nos plantes. Il ressort donc de nos expériences *que la courbure en soi n'accélère pas nécessairement la croissance en épaisseur*. L'influence qu'elle peut avoir variant d'ailleurs avec les espèces et suivant les conditions de leur développement, on s'expliquerait mal que, dans certains cas l'excitation géotropique provoque la formation d'un bois géotrophe et pas dans d'autres. Quoi qu'il en soit, bien qu'elles ne favorisent pas nécessairement l'épaississement de la tige, les courbures provoquent en tout cas toujours la croissance excentrique et la structure asymétrique de l'organe courbé.

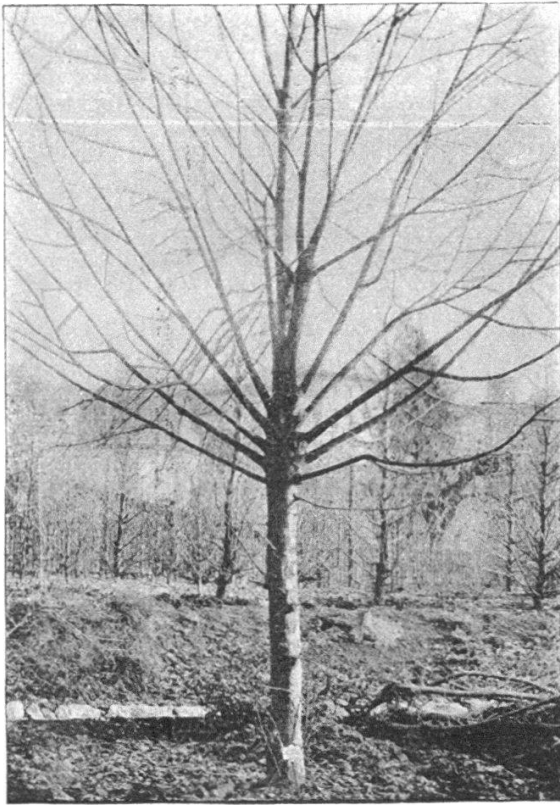
## II. Variations de la croissance excentrique de la tige et des branches chez un tilleul à ramification distique.

Ainsi que nous l'avons relevé déjà, il n'est pas facile de modifier à volonté, par des moyens mécaniques, le sens des tensions-compressions qui prennent naissance dans la tige et les branches des arbres au cours de leur croissance. On arrive difficilement à réaliser des expériences concluantes permettant de distinguer sûrement l'effet d'un effort mécanique provoqué artificiellement, de celui qui résulte naturellement de l'action mécanique de la pesanteur.

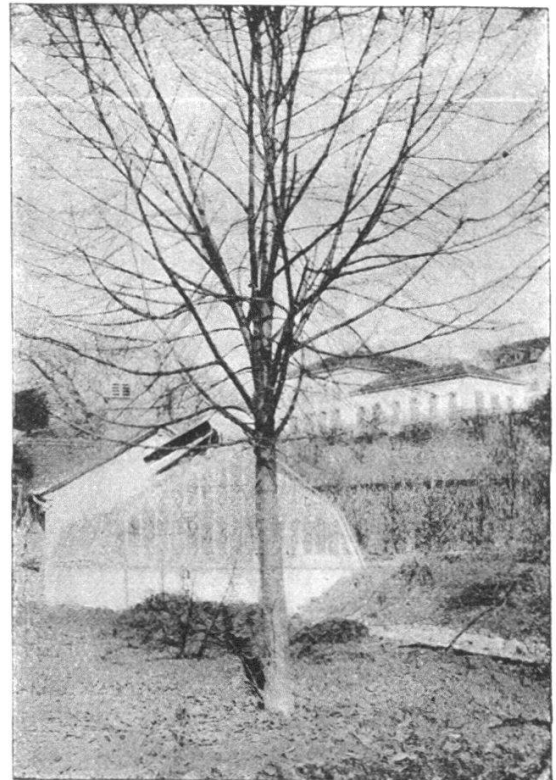
Le tilleul en éventail représenté par la figure 1 constitue à cet égard un cas intéressant grâce au fait que ses grosses branches ont été, au cours de leur croissance, déviées de leur position primitive par des courbures phototropiques effectuées dans un plan perpendiculaire à celui de la pesanteur.

Cette curieuse disposition est apparue spontanément chez un exemplaire de *Tilia grandifolia* planté en même temps que

plusieurs autres parfaitement normaux dans le jardin de l'École forestière et agricole à Zurich. Les cinq premières paires de branches de ce tilleul, après s'être maintenues pendant un certain temps dans un même plan vertical (ramification distique),



A (vu de face).



B (vu de côté).

FIG. 1. — Tilleul à ramification distique ou tilleul en éventail (*Tilia grandifolia*).

A : Ramification en éventail. — B : Vue perpendiculaire à la précédente donnant l'impression d'une ramification normale, les branches distiques s'étant écartées l'une de l'autre par déviations phototropiques (gr.  $\frac{1}{85}$ ).

s'écartèrent insensiblement les unes des autres, réalisant ainsi une *déviatioti phototropique dans le sens horizontal*.

En 1924, l'arbre en question ayant 10 ans, ses branches inférieures formaient des angles de  $15^{\circ}$  à  $45^{\circ}$  de part et d'autre de leur plan primitif; quant à leur inclinaison par rapport à la verticale, soit à l'axe du tronc, elle allait croissant de bas en haut de  $20^{\circ}$  à  $70^{\circ}$ .

Pareil changement d'orientation chez des branches mesurant de 3 à 6 cm. de diamètre n'a pu s'effectuer sans engendrer des tensions-compressions dans le sens des déviations phototropiques sus-mentionnées. Il était intéressant de voir dans quelle

mesure la marche de leur croissance en épaisseur s'en trouverait influencée.

Le bois du tilleul, particulièrement plastique et déformable, ne présente pas, comme celui de la plupart des arbres (hêtre, frêne, bouleau, chêne, pin, sapin, épicéa, etc.) de différences caractéristiques de structure sur le côté tendu et sur le côté comprimé des branches horizontales (fibres de tension ou de compression); par contre, il réagit vis-à-vis des moindres variations des facteurs extérieurs par des changements de forme des sections transversales de la tige et des branches. Les différences parfois considérables qu'on observe à cet égard (voir la fig. 2 et le tableau page 149) ne sauraient résulter de l'excitation géotropique seule.

Désignons par V le diamètre antéro-postérieur ou Sud-Nord (S-N) de la tige, ainsi que le diamètre vertical des branches inclinées ou horizontales, par H le diamètre horizontal perpendiculaire au précédent (direction Est-Ouest (E-O) pour la tige, Sud-Nord pour les branches).

Les diverses sections transversales de la tige effectuées de bas en haut dans la portion ramifiée en éventail, sont désignées par les lettres A, B, C et D. A est à 1 m. environ au-dessus du sol; D à 1 m. 60. E', à 1 m. 75 au-dessus du sol, désigne la section du prolongement de la tige au-dessus de sa bifurcation.

F et F', branches inclinées-courbées; G et G', branches inclinées-dressées de la partie supérieure de la tige.

1 à 5 et 1 b à 5 b les 5 paires de branches insérées entre A et C; première section de ces branches à 15 cm. de la tige, seconde section à 65 ou 80 cm. de la tige.

d = diamètre, s =  $\frac{1}{2}$  diamètre supérieur, i =  $\frac{1}{2}$  diamètre inférieur des branches inclinées ou horizontales, a =  $\frac{1}{2}$  diamètre horizontal antérieur, p =  $\frac{1}{2}$  diamètre postérieur soit Nord des branches.



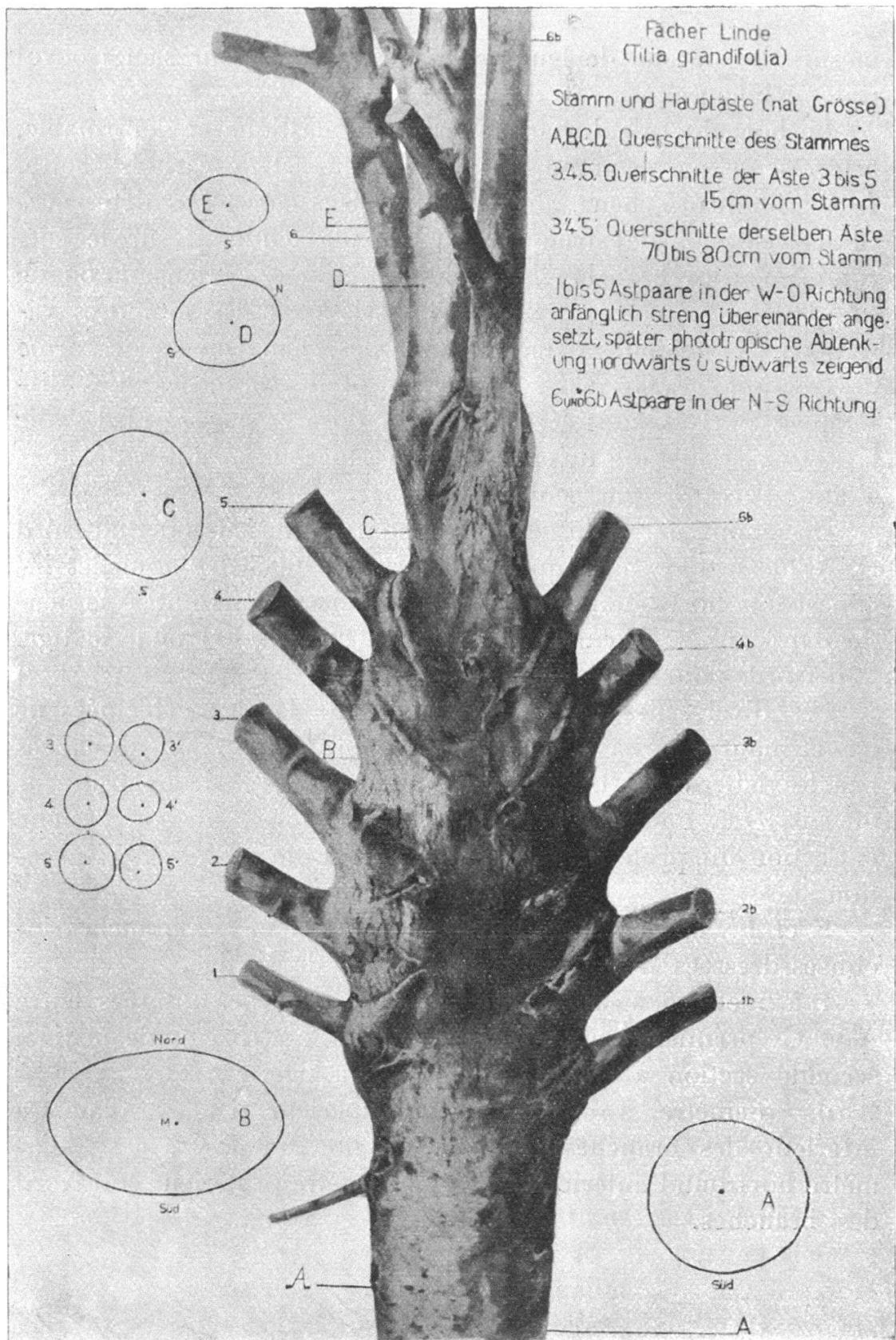


FIG. 2. — Portion déformée de la tige portant les branches distiques ( $\frac{1}{8}$  gr. nat.)

A, B, C, D. : Sections transversales déformées et niveaux correspondants. — 1 à 5 et 1b à 5b : 5 paires de branches distiques 3, 4, et 5 sections transversales correspondantes effectuées à 15 cm. de la tige. — 3', 4', 5' : Sections des mêmes branches à 65 ou 80 cm. de la tige. — 6b et 6 : Bifurcations de la tige en direction nord-sud, c'est-à-dire perpendiculairement au plan de l'éventail. — E : Section transversale de l'une d'elles.

*I. Sections de la tige.*

A. 25 cm. au-dessous de la branche f.	$\frac{V}{H} = \frac{160^{\text{mm}}}{168^{\text{mm}}}$	$\frac{1/2 d S}{1/2 d N} = \frac{88}{72}$	$\frac{1/2 d O}{1/2 d E} = \frac{78^{\text{mm}}}{90^{\text{mm}}}$
B. 25 cm. au-dessus »	$\frac{V}{H} = \frac{139}{220}$	$\frac{S}{N} = \frac{70}{70}$	$\frac{O}{E} = \frac{108}{112}$
C. 50 cm. » »	$\frac{V}{H} = \frac{155}{135}$	$\frac{S}{N} = \frac{90}{65}$	$\frac{O}{E} = \frac{75}{60}$
D. 75 cm. » »	$\frac{V}{H} = \frac{110}{90}$	$\frac{S}{N} = \frac{60}{50}$	$\frac{O}{E} = \frac{42}{48}$
E' 83 cm. » »	$\frac{V}{H} = \frac{95}{83}$	$\frac{S}{N} = \frac{49}{46}$	$\frac{O}{E} = \frac{41}{42}$

*II. Branches supérieures.*

F. Branche $\pm$ horizontale	$\frac{V}{H} = \frac{28,5^{\text{mm}}}{26,5}$	$\frac{s}{i} = \frac{18,5}{10}$	$\frac{a}{p} = \frac{13^{\text{mm}}}{11}$
F' » dressée-courbée	$\frac{V}{H} = \frac{63}{82}$	$\frac{s}{i} = \frac{3^*}{3,3}$	$\frac{a}{p} = \frac{42}{41}$
G. » inclinée-dress.	$\frac{V}{H} = \frac{44}{48}$	$\frac{s}{i} = \frac{24}{19}$	$\frac{a}{p} = \frac{23,5}{24}$
G' » dressée	$\frac{V}{H} = \frac{45}{45}$	$\frac{s}{i} = \frac{25^*}{20}$	$\frac{a}{p} = \frac{22,5}{22,5}$

\* Côté interne tourné vers la tige (endotrophie de Wiesner).

*III. Branches inférieures distiques.*

N° 1. $\frac{V}{H} = \frac{27}{30}$ ; $\frac{s}{i} = \frac{15}{12}$ ; $\frac{a}{p} = \frac{16}{14}$	N° 1 <sup>bis</sup> $\frac{V}{H} = \frac{27}{27}$ ; $\frac{s}{i} = \frac{16}{11}$ ; $\frac{a}{p} = \frac{13,5}{13,5}$
N° 2. $\frac{V}{H} = \frac{49,5}{49}$ ; $\frac{s}{i} = \frac{26,5}{23}$ ; $\frac{a}{p} = \frac{26}{23}$	N° 2 <sup>bis</sup> $\frac{V}{H} = \frac{45}{45}$ ; $\frac{s}{i} = \frac{22,5}{22,5}$ ; $\frac{a}{p} = \frac{25}{20}$ $\left(\frac{V'}{H'} = \frac{47}{42}\right)^1$
N° 3. $\frac{V}{H} = \frac{50}{48}$ ; $\frac{s}{i} = \frac{25}{25}$ ; $\frac{a}{p} = \frac{24}{24}$	N° 3 <sup>bis</sup> $\frac{V}{H} = \frac{44}{45}$ ; $\frac{s}{i} = \frac{22}{22}$ ; $\frac{a}{p} = \frac{22}{23}$
N° 4. $\frac{V}{H} = \frac{47}{45}$ ; $\frac{s}{i} = \frac{24}{23}$ ; $\frac{a}{p} = \frac{21}{24}$	N° 4 <sup>bis</sup> $\frac{V}{H} = \frac{49}{48}$ ; $\frac{s}{i} = \frac{26}{23}$ ; $\frac{a}{p} = \frac{23}{20}$
N° 5. $\frac{V}{H} = \frac{59}{57}$ ; $\frac{s}{i} = \frac{31}{28}$ ; $\frac{a}{p} = \frac{30}{27}$	N° 5 <sup>bis</sup> $\frac{V}{H} = \frac{52}{50}$ ; $\frac{s}{i} = \frac{28}{24}$ ; $\frac{a}{p} = \frac{25}{25}$

<sup>2</sup> V' et H' font avec V et H un angle de 45°, la section transversale de cette branche est donc elliptique dans le sens du plus grand diamètre V' = 47 mm. bien que les deux diamètres V (parallèle à la pesanteur) et H (horizontal) soient égaux.

<sup>1</sup> bis correspond à 1 b sur la figure 2 ; E', F et G ne sont pas indiqués sur la fig. 2 ; F et F' correspondent à 6 et 6 b sur la fig. 2.

Les chiffres ci-dessus nous montrent que, d'une façon générale, le côté antérieur de la tige exposé au sud ( $1/2$  d. S) est avanta-gé (4 fois sur 5). Chez les branches, 4 fois sur 9,  $a$  est plus grand que  $p$  ( $a > p$ ), tandis que 6 fois sur 9 le côté supérieur  $s$  est plus large que le côté inférieur  $i$ ; une fois seulement  $i > s$ , 2 fois  $i = s$ .

Le  $1/2$  d. Ouest de la tige est, sauf en C, moindre que le  $1/2$  d. Est; 4 fois  $a > p$ ; 2 fois  $p > a$ ; 3 fois  $a = p$ .

L'insertion des 5 paires de branches distiques provoque entre A et C un élargissement de la tige suivant le diamètre H qui dépasse notablement V. Ce dernier est même entre ces deux sections moindre qu'il ne l'est au-dessous et au-dessus, de sorte que, sur une longueur de 80 cm., la tige est, en direction Sud-Nord, sensiblement plus faible que ne le serait celle d'un tilleul de même taille normalement ramifié et dont la ramure offrirait la même emprise à l'action du vent.

Tandis que les branches de second ordre sont, comme c'est le cas habituel chez le tilleul, presque toutes plus ou moins nettement épitropes, la section des branches 1 à 5 et 1 bis à 5 bis est, à 15 cm. de la tige, ou bien presque régulièrement concentrique (nos 3) ou bien légèrement amphitrophe-hypotrophe (3 bis), ou encore épitrophe simple (1 bis et 5 bis), épitrophe-latérotrophe antérieur (1 et 4 bis), épitrophe-latérotrophe postérieure (5), enfin, latérotrophe simple (2 bis). Quant aux branches F' et G, elles sont fortement amphitropes.

*Changement de forme des sections des branches suivant leur distance à la tige.* — Les branches 2 et 3 dont la section est plus ou moins arrondie à 15 cm. de la tige, sont nettement obovées-triangulaires 50 cm. plus loin. La branche n° 4 possède à 60 cm. du tronc une section elliptique dont le grand axe forme avec la verticale un angle de  $30^\circ$ , laissant la moelle en dehors de l'intersection de ces deux lignes.

La branche F', amphitrophe à 30 cm. de la tige, devient hypotrophe 35 cm. plus loin; un rameau partant de cette même branche est fortement épitrophe.

En face d'une pareille diversité morphologique, il est difficile d'attribuer à la « sensibilité géotropique », indépendamment de l'action mécanique due à la pesanteur, une influence prépondérante sur la croissance en épaisseur.

Les variations que nous venons de relever dans la forme des branches de notre tilleul nous apparaissent plutôt comme la



résultante des actions physico-mécaniques de divers ordres qui agissent simultanément sur ces organes au cours de leur croissance.

Parmi les forces en question, on ne sait pas encore s'il convient d'accorder, après l'action mécanique de la pesanteur, la première place à la pression osmotique d'où résulte la force de turgescence des cellules, ou bien à la force d'imbibition ou d'intussusception de leurs membranes. On ignore d'ailleurs s'il existe une corrélation entre ces deux forces et dans quelle mesure l'excitation géotropique les influence.

En résumé, la *diversité de forme et d'excentricité* de la tige et des branches de notre tilleul est inconciliable avec la formation d'un bois géotrophe engendré par l'excitation géotropique agissant sur le côté supérieur ou inférieur des branches. Elle s'explique par l'action concomitante de plusieurs facteurs parmi lesquels nous distinguons :

1<sup>o</sup> Les tensions-compressions antagonistes, variables de sens et d'intensité et qui résultent :

a) du redressement géotropique, phénomène de polarité et d'orientation moléculaire ;

b) des courbures phototropiques, phénomène photo-chimique ;

c) de l'action mécanique de la pesanteur, variable suivant l'orientation des branches.

2<sup>o</sup> Les conditions dynamiques<sup>1</sup> du transport de l'eau et des substances organiques influencées par la position relative et l'orientation des branches et par la concurrence qui s'établit entre elles quant à leur activité physiologique.

3<sup>o</sup> La valeur osmotique et la pression de turgescence, elles-mêmes influencées par les deux ordres de facteurs précités.

### III. Redressement géotropique chez un *Pinus nigra*.

Le *Pinus nigra* représenté par la fig. 3 constitue un autre cas de courbure naturelle dont j'ai étudié l'influence sur la croissance en épaisseur et la structure du bois. L'arbre en question, âgé de 12 à 13 ans, a crû dans le jardin de l'École forestière et agricole à Zurich. A partir de 1917, date à laquelle

<sup>1</sup> Dynamique moléculaire : (Loi du plus court chemin ; écarts de concentration du suc cellulaire, etc.

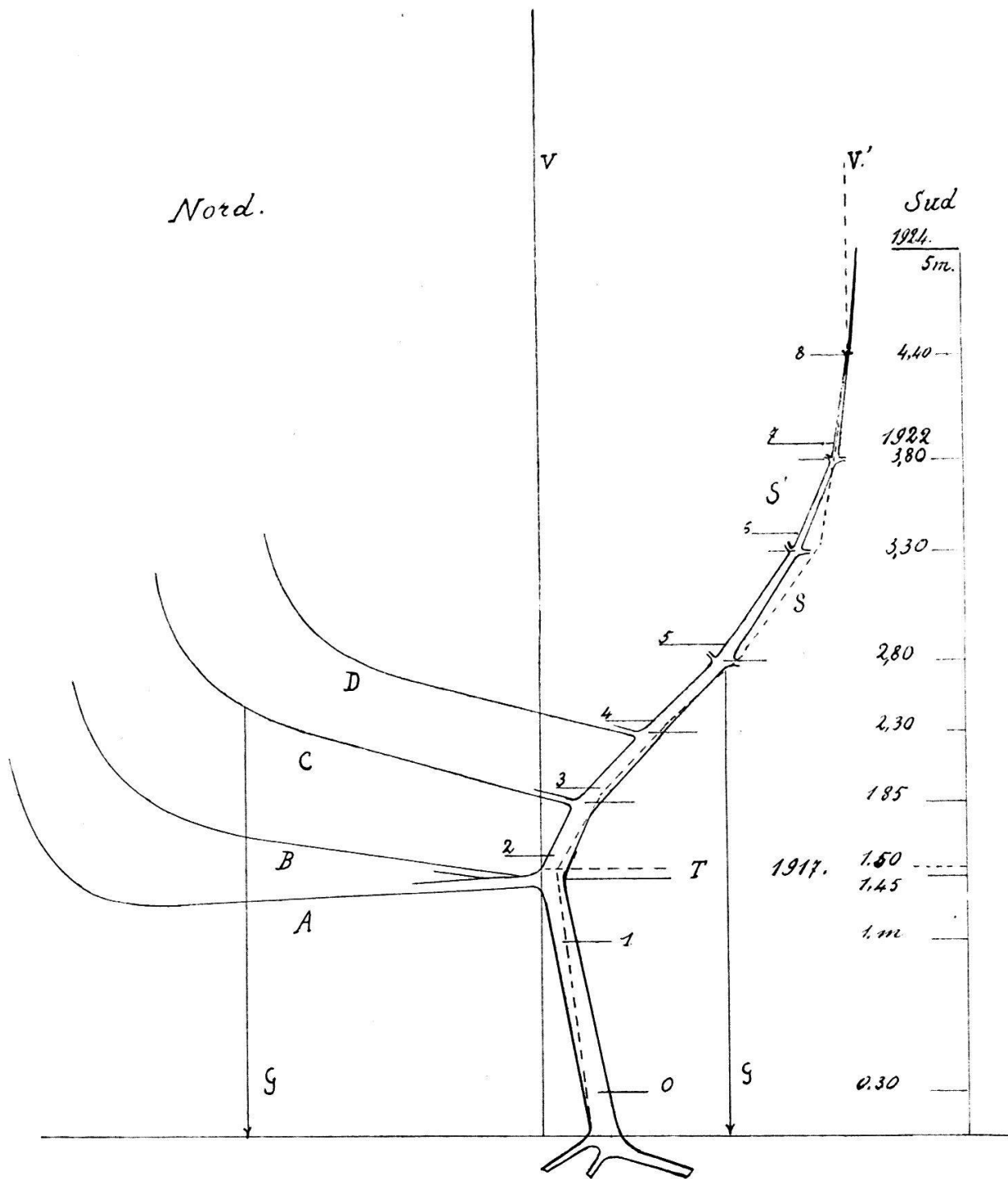


FIG. 3. — *Pinus nigra*.

Redressement géotropique d'une branche en sommet secondaire.

*T* : tige coupée en 1917. — *S* : forte branche redressée en sommet de remplacement. — 3.80 m. au-dessus du sol : hauteur atteinte par sa pousse terminale en 1922. — — — — inclinaison de *S* en 1922. — *S'* : position de *S* en 1924 ; pousse terminale à 5 m. au-dessus du sol. — *A*, *B*, *C*, *D* : fortes branches développées sur côté nord dont le poids a accentué l'inclinaison du tronc en abaissant le niveau *T* de 1,30 m. à 1,45 m. — 0 et 1 : deux sections transversales de la tige ou tronc. — 2 à 8 : sections transversales du sommet de remplacement *S*, *S'*. — *G* et *G'* : position approximative du centre de gravité des systèmes *A*, *B*, *C*, *D* et *S* de part et d'autre de la verticale *V*. — *V'* : verticale passant par la base de la pousse terminale de 1924.

la tige a été coupée à 1,5 m. du sol, la plus grosse branche voisine de la section s'est relevée en sommet de remplacement sans cependant atteindre complètement la verticale. Des mesures comparatives effectuées en 1922 et 1924 ont mis en évidence certains changements d'orientation ou d'inclinaison de la tige et des branches. Durant ces deux dernières années, le sommet de remplacement ou sommet secondaire, bien qu'il se soit allongé de 120 cm. environ, ne s'est guère redressé plus qu'il ne l'était auparavant; à aucun moment la pousse terminale n'a atteint complètement la verticale, et à la fin de 1924 elle faisait avec le fil à plomb un écart de 6 cm. sur une longueur de 56 cm.

Le poids du sommet secondaire orienté vers le Sud étant imparfaitement équilibré par celui des grosses branches du côté Nord, le tronc s'est incliné dans la direction du maximum de charge. Son sommet, qui était à 150 cm. du sol en 1920, se trouvait de 5 cm. plus bas en 1924. En tenant compte de la longueur des branches, de leur poids et de leur inclinaison relative, ainsi que de la longueur et du poids des divers entrenœuds de la tige, il était possible d'évaluer approximativement le centre de gravité et le bras de levier de ces divers organes et d'en déduire la répartition et l'intensité probable des tensions-compressions aux divers niveaux considérés.

Comme on le sait, les tensions-compressions provoquent chez les conifères trois sortes de réactions faciles à observer :

1<sup>o</sup> Une accélération ou un ralentissement de la croissance en épaisseur, d'où résulte la structure excentrique.

2<sup>o</sup> Une différenciation visible de la couleur et de la dureté du bois formé (bois rouge et bois blanc).

3<sup>o</sup> Une différenciation histologique correspondante des trachéides. (Trachéides de tension et Tr. de compression.)

L'examen des sections transversales de la tige et des branches va nous montrer s'il existe entre les tensions-compressions sus-mentionnées et les trois formes de réactions, excentricité, couleur et structure du bois de la tige et des branches de notre *Pinus nigra* une relation apparente de cause à effet.

Examinons de plus près les caractères correspondant aux trois formes de réaction mentionnées ci-dessus.

I. *Excentricité*. —  $V$  = diamètre vertical, soit parallèle à la direction de la pesanteur pour les organes horizontaux: en

direction Nord-Sud pour le tronc; H = diamètre horizontal-perpendiculaire au précédent. S =  $\frac{1}{2}$  d. ou rayon du côté supérieur;  $i = \frac{1}{2}$  d. inférieur (correspondant pour le tronc à  $\frac{1}{2}$  d. Nord et à  $\frac{1}{2}$  d. Sud); O =  $\frac{1}{2}$  d. Ouest; E =  $\frac{1}{2}$  d. Est.

Section transv. 0 à 20 cm. s/sol	$\frac{V}{H} = \frac{140}{135}$	$\frac{s}{i} = \frac{65}{75}$	$\frac{O}{E} = \frac{59^*}{76}$
» 1 à 120 »	$\frac{V}{H} = \frac{120}{112}$	$\frac{s}{i} = \frac{63}{57}$	$\frac{O}{E} = \frac{58}{54}$
» 2 à 160 »	$\frac{V}{H} = \frac{104^1}{89}$	$\frac{s}{i} = \frac{40}{64}$	$\frac{O}{E} = \frac{43}{46}$
» 3 à 190 »	$\frac{V^2}{H} = \frac{88}{78,5^3}$	$\frac{s}{i} = \frac{36}{52}$	$\frac{O}{E} = \frac{37,5}{41}$
» 4 à 235 »	$\frac{V^4}{H} = \frac{73}{69^5}$	$\frac{s}{i} = \frac{28}{45}$	$\frac{O}{E} = \frac{34}{35}$
» 5 à 285 »	$\frac{V}{H} = \frac{53}{50,5}$	$\frac{s}{i} = \frac{23}{30}$	$\frac{O}{E} = \frac{24,5}{26}$
» 6 à 335 »	$\frac{V}{H} = \frac{37}{36}$	$\frac{s}{i} = \frac{18,5}{18,5}$	$\frac{O}{E} = \frac{17}{19}$
» 7 à 385 »	$\frac{V}{H} = \frac{24}{24}$	$\frac{s}{i} = \frac{12}{12}$	$\frac{O}{E} = \frac{12}{12}$

\* Tous les diamètres sont mesurés en mm. sans l'écorce.

Comme on le voit par ces chiffres, à part les deux derniers entrecœuds (pousses de 1923 et 1924, sections 6 et 7), toutes les sections de 0 à 5 sont nettement excentriques. Chez toutes, le diamètre vertical l'emporte sur l'horizontal;  $V > H$ . Seule la section 1 est plus large sur le côté supérieur  $s$  (ou Nord) que sur le côté inférieur  $i$ ; chez toutes les autres sections, le côté inférieur (ou Sud) est le plus large.

En direction Ouest-Est, le  $\frac{1}{2}$  d. E dépasse le  $\frac{1}{2}$  d. O dans toutes les sections sauf en 1. à 1 m. 20 du sol, où c'est le côté Ouest qui l'emporte.

Nul dans les sections 6 et 7, qui sont (7 du moins) con-

1 Cette section étant ovoïde, H au niveau de la moëlle = 89 et à 10 cm. au-dessous de la moëlle H = 92 mm.

2 Le plus grand diamètre  $V'$  fait avec V un angle de  $35^\circ$  et mesure 90 mm.

3 H. maxim. à 1 cm. au-dessous de la moëlle. (H = 79,5).

4 Le plus grand diamètre  $V'$  fait avec un V un angle de  $40^\circ$  et mesure 74 mm.  $H'$  perpendicul. à  $V'$  mesure 68 mm.

5 H. maxim. à 1 cm. au-dessous de la moëlle (H. = 70).

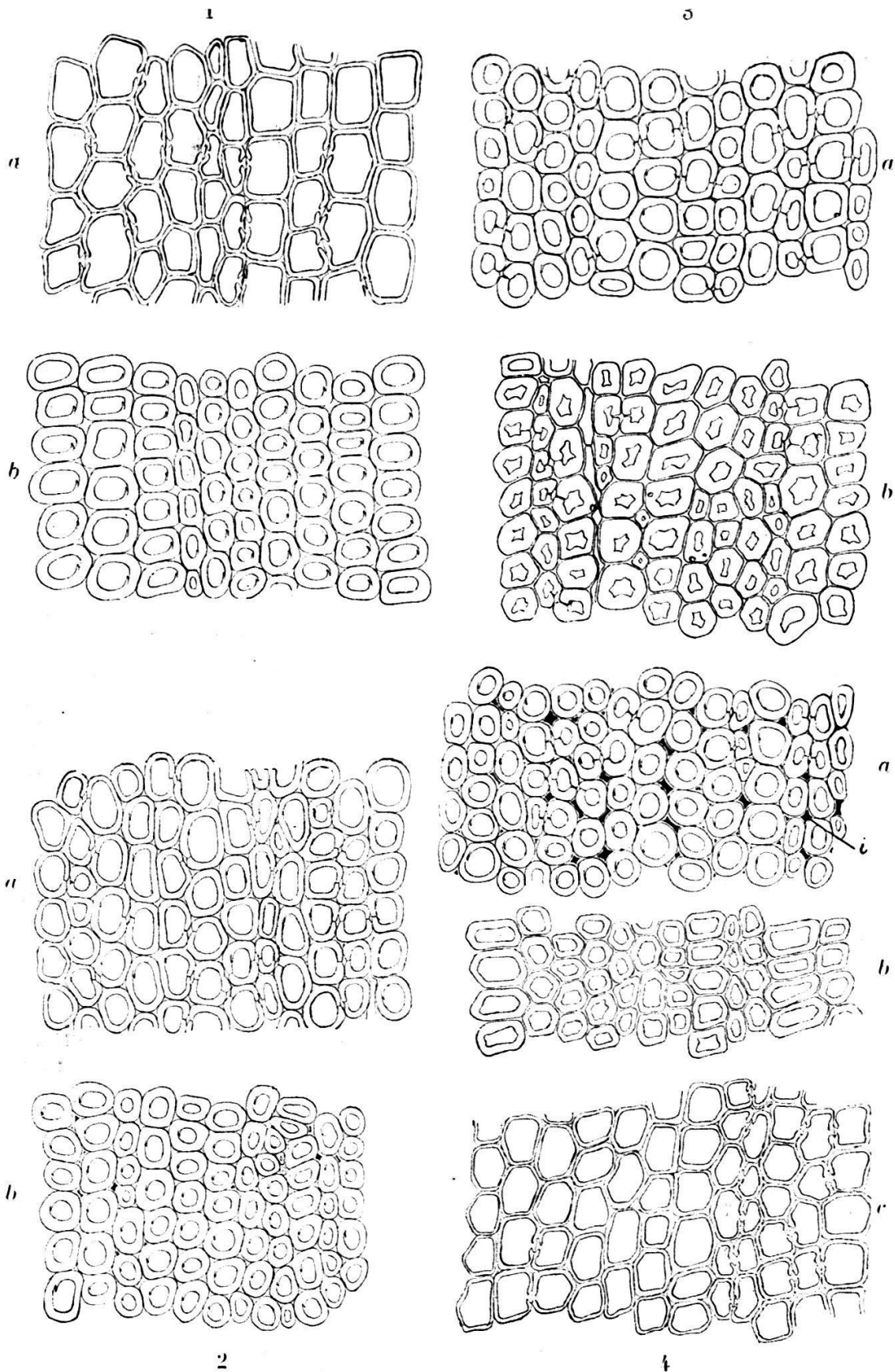


FIG. 4. — Exemples de variation de structure du bois chez un *Pinus nigra*.

1. Section 1. *a*) Trachéides de compression dans le bois tardif de 1923 ; *b*) bois printanier du dernier anneau de 1924.
2. Section 4, côté inférieur. Trachéides de compression dans le bois de printemps *a* et dans le bois d'été *b* du dernier anneau.
3. Section de la branche A, côté inférieur. *a*) Bois de printemps de l'anneau de 1923 avec trachéides de compression ; *b*) bois du même anneau avec trachéides de tension.
4. Section 7, côté supérieur. *a*) Zone étroite de trachéides de compression dans le bois d'été de l'anneau de 1923 ; *b*) bois tardif du même anneau ; *c*) bois printanier du dernier anneau (1924).

plètement concentriques, l'excédent de largeur du côté inférieur comparé au côté opposé atteint son maximum dans les sections 2 à 5:

Pour la section 2	il est de 24 <sup>mm</sup>	pour un $d$ de 104 <sup>mm</sup> ,	soit de 23 $\frac{0}{0}$					
»	»	3	» 16	»	»	88	»	18 $\frac{0}{0}$
»	»	4	» 17	»	»	73	»	23 $\frac{0}{0}$
»	»	5	» 7	»	»	53	»	13 $\frac{0}{0}$
»	»	1	» 6	»	»	120	»	5 $\frac{0}{0}$ $\frac{1}{1}$
»	»	0	» 10	»	»	140	»	7 $\frac{0}{0}$

\* \* \*

II. — *Bois rouge.* — N'apparaît pas à l'œil sur les sections 0 et 1. Est très visible, mais de couleur pâle sur le côté inférieur de la section 2 où il s'étend sur les 6 anneaux de 1918 à 1923, tandis qu'il n'apparaît pas dans le dernier anneau de 1924 lequel est de couleur claire. Sur le côté inférieur de la section 3, le bois rouge n'est visible que dans l'avant-dernier anneau lequel est coloré dans toute sa largeur. Sur le côté inférieur des sections 4 et 5, il forme dès le deuxième anneau à partir de la moelle une zone presque ininterrompue jusqu'à l'écorce.

Très peu apparent sur la section 6 où il dessine de minces croissants dans les deux derniers anneaux sur le côté supérieur, il est invisible à l'œil nu sur la section 7.

III. *Caractères microscopiques des trachéides.* — Des coupes transversales et radiales intéressant les deux derniers anneaux ont été prélevées sur le côté supérieur et sur le côté inférieur de chacune des sections 0 à 7. Un examen microscopique ainsi que des dessins à la chambre claire à un grossissement de 375/1 ont fourni les renseignements suivants:

Sections et portions examinées	Caractères dominant des trachéides		
	A 1923	P 1924	A 1924
SECTION 0. Côté sup. (ou nord)	Tr. $\pm$ neutre parois 6-7 $\mu$ $\pm$ carrées <sup>2</sup> .	Tr. allong.-rad. col. violac. avec chlorure de zn. n. jodé.	Tr. $\pm$ neutres <sup>3</sup> $\pm$ carrées <sup>1</sup> parois 6 à 7 $\mu$ .
Côté infér. (sud)	Tr. t! parois 5 à 6 $\mu$	Mêmes caractères parois 3 $\mu$	Tr. t! parois 5 à 6 $\mu$

<sup>1</sup> Au profit du côté supérieur.

<sup>2</sup> Couche interne légèrement violacée avec chlorure de zn. jodé, plusieurs trachéides se rapprochent quelque peu des Tr. de tension.

<sup>3</sup> Abrév. : Tr. = Trachéides. Tr. t. = Tr. de tension. Tr. c. = Tr. de compression. Tr. n. = Tr. neutres, c'est-à-dire non visiblement différenciées au point de vue mécanique.



Sections et portions examinées	Caractères dominant des trachéides		
	A 1923	P 1924	A 1924
SECTION 1. Côté sup.	Tr. c.!	Tr. n. paroi 3 $\mu$ . diam. d. grosses Tr. 0,04 mm.	Tr. c.!
Côté infér.	Tr. t. pas très typiques		Tr. t. pas très typiques
SECTION 2. Côté sup.	Tr. t. diam. d. grosses Tr. = 0,04 mm.	Grosses Tr. n. de 0,03 mm. parois 3 $\mu$ .	Tr. t. colorat. violette avec chl. de zinc jodé.
Côté infér.	Tr. c. typique.	Tr. arrondies de 0,03 à 0,04 parois 3 à 3 1/2 $\mu$ .	Tr. c. typiques parois 5 $\mu$ . coloration jaune avec chl. zinc jd.
SECTION 3. Côté sup.	Tr. t. typiques	Tr. n. normales de 0,04 mm. $\pm$ isodiamétriq.	Tr. t. typiques parois 7 à 8 $\mu$ .
Côté infér.	Tr. c. typiques	Tr. arrondies $\pm$ elliptiques parois 4 $\mu$ .	Tr. c. typiques parois 8 à 10 $\mu$ .
SECTION 4. Côté sup.	Tr. t.	Tr. n.	Tr. t.
Côté infér.	Tr. c. parois 7 à 8 $\mu$ .	Tr. arrondies $\pm$ Tr. c. parois 6-7 $\mu$ !	Tr. c. parois 7 à 8 $\mu$ .
SECTION 5. Côté sup.	Tr. t.	Tr. $\pm$ isodiam. de 0,02 mm. avec parois de 3 $\mu$ .	Tr. t. parois 8 $\mu$ .
Côté infér.	Tr. c. parois 7 $\mu$ .		Tr. c. parois 6 à 7 $\mu$ .
SECTION 6. Côté sup.	Tr. $\pm$ isodiam. caract. de Tr. t. à peine marqué.	Tr. n. normal.	Tr. $\pm$ isodiam. caract. de Tr. t. à peine marqué.
Côté infér.	Semblable.	Semblable.	Semblable.
SECTION 7. Côté sup.	Tr. n.	Tr. n.	Tr. n.
	par contre, le bois d'été de l'anneau 1923 contient une zone de Tr. c. typiques!		
Côté inf.	Une zone analogue de Tr. c. à parois de 6 $\mu$ apparaît également dans le bois d'été de 1924 sur côté infér.		
		Tr. n.	Tr. c. à parois de 5 $\mu$ .
SECTION 8. Côté sup. } Côté infér. }	Tr. n.	Tr. n.	Tr. n.
	montrant par là quelques Tr. à caractère de tension.		
BRANCHE A. Côté sup.	Tr. t.!	Tr. n.	Tr. t.!
Côté infér.	Tr. c.	Tr. t. typiques dans le bois de printemps de 1923! Tr. c. ! dans P. 1924.	Tr. $\pm$ rectangul. aplatie.



Les chiffres suivants concernent le poids de la tige et des branches au niveau des sections 0 à 7 :

I. *Poids de la tige (S') et des branches insérées du côté sud (côté inf.).*

au niveau 7	0,9 kg.			
» » 6	3,1 »			
» » 5	8,4 »	3,5 kg.	pour les branches côté sud de l'entre-nœud	
» » 4	21,4 »	9,7	»	»
» » 3	26,6 »	1,2	»	»
» » 2	31,0 »			

II. *Poids et longueur des grosses branches du côté nord entre les sections 1 et 4.*

Branche A	11,8 kg.	3,40 m.
Branche B	8,4 »	3,25 m.
3 branches C ensemble	12,0 »	2,50 à 2,90 m.
2 branches D ensemble	8,1 »	2,10 à 2,30 m.

III. *Poids du tronc entre les sections 0 et 2 = 21 kgr.*

Nous basant sur ces chiffres, et considérant l'inclinaison et l'orientation des divers entre-nœuds et des branches qui s'en détachent, nous avons cherché à évaluer d'une façon approximative le bras de levier de la force fléchissante qu'ils représentent. En multipliant les poids mentionnés ci-dessus par la longueur du bras de levier correspondant, on obtient les chiffres arrondis suivants qui donnent en kgcm. une idée approximative des valeurs respectives probables de la compression longitudinale<sup>1</sup> s'exerçant aux niveaux 0 à 3 sur les deux côtés opposés nord et sud.

	Côté nord.	Côté sud (inf.)
Section 3	800	2500
» 2	2000	3000
» 1	4000	3300 à 3500
» 0	4500	4000 à 4200

Les valeurs ci-dessus concordent assez bien avec l'impression donnée par la fig. 3; la compression longitudinale devait être au niveau 0 et 1 un peu plus forte sur le côté nord

<sup>1</sup> Accompagnant l'effort de flexion.

que sur le côté sud grâce à l'action fléchissante des grosses branches A. B. C.; à tous les autres niveaux, de 2 à 5, c'est l'inverse qui avait lieu et c'est au niveau de la section 5 qu'elle devrait être la plus forte.

Les chiffres du tableau précédent ne correspondent pas, remarquons-le, à la valeur effective, même approchée, de la compression longitudinale, laquelle dépend du diamètre de la tige, c'est-à-dire de son moment de résistance aux niveaux considérés: ils indiquent simplement des rapports de grandeur. Les valeurs du travail à la compression correspondant au diamètre des divers entrenœuds sont en réalité assez faibles lorsqu'on suppose l'arbre simplement soumis à l'action de la pesanteur et non balancé par le vent. Les calculs effectués sur la base de notre évaluation approximative du centre de gravité et du bras de levier des divers entrenœuds, nous donnent, sur le côté nord pour les sections 0 et 1, 17 et 21 kg. par  $\text{cm}^2$ ; sur côté sud, pour les sections 2 à 5, des valeurs croissant avec l'inclinaison de la tige, soit 26, 34, 37 et 33 kg. par  $\text{cm}^2$ .

Pour la branche A, plus ou moins horizontale, le travail à la flexion calculé de la même manière s'élève à 75 kg. par  $\text{cm}^2$ . La section de cette branche présente d'ailleurs une excentricité et un bois rouge plus développé que les sections 0 à 5; le rapport du plus grand rayon au plus grand diamètre  $\gamma$  est de 65  $\%$ , tandis qu'il n'est que de 43  $\%$  pour la section 5, de 41  $\%$  pour 4, de 58  $\%$  pour 3. Pour les sections 0 et 1 du tronc, l'excentricité correspondante n'est que de 5  $\%$  environ.

Le faible excédent (5  $\%$ ) du rayon nord de la section 1 s'explique à la fois par la proximité des deux grosses branches A et B situées à quelques centimètres au-dessus de ce niveau, et par le travail à la compression qu'elles occasionnent en ce point. En fait, on observe sur ce côté-là des trachéides de compression typiques, tandis que sur le côté opposé, c'est le caractère de trachéides de tension qui domine. Quant à la plus grande largeur du demi-diamètre sud de la section 0, elle résulte vraisemblablement, en partie tout au moins, de l'élargissement majoré du collet au voisinage des plus fortes racines.

En tous cas, la présence de trachéides de tension typiques sur le côté sud indique qu'à ce niveau-là la tension longitudinale des fibres dominait, tandis que le côté opposé était soumis à une compression longitudinale plus forte.

L'absence de bois rouge typique sur les sections 0 et 1 montre bien que la compression longitudinale ne s'y est pas exercée d'une façon constante avec une grande intensité, contrairement à ce qui avait lieu au niveau des sections suivantes. A cet égard, c'est moins à la valeur absolue de cette compression longitudinale qu'à son action continue et non contrebalancée qu'il y a lieu d'attribuer le développement marqué du bois rouge sur le côté inférieur des sections 2 à 5.

Quant aux différences observées dans la structure anatomique du bois, elles concordent visiblement, dans la plupart des cas, avec l'intensité relative des tensions-compressions sur les deux côtés opposés de la tige.

A la base du tronc où, selon nos évaluations, la compression longitudinale diffère relativement peu sur les deux côtés opposés, on n'observe pas de Tr. de compression, mais bien des Tr. de tension sur le côté sud où la tension longitudinale domine.

Au niveau 1 par contre, la compression sur côté nord dépassant celle du côté sud davantage qu'à la base du tronc, des trachéides de compression typiques apparaissent sur le côté le plus comprimé, tandis que les trachéides du côté opposé ont un caractère de tension peu marqué. De 2 à 5, apparaissent régulièrement des trachéides de tension sur le côté supérieur et des trachéides de compression sur le côté inférieur, ces dernières variant d'une section à l'autre quant à l'épaisseur de leurs parois qui mesurent 5  $\mu$  en 2, 8 à 10 en 3, 7 à 8 en 4, 6 à 7 en 5 et 5 en 7.

De 2 à 4, même le bois de printemps est formé sur le côté inférieur de trachéides à contour arrondi semblable à celui des Tr. c. avec des parois ponctuées de 3 à 4  $\mu$  d'épaisseur; en 4 elles atteignent même 6-7  $\mu$  !

Ajoutons que, d'une section à l'autre et, dans une même section, d'un anneau à l'autre, la forme et le diamètre des trachéides varie dans d'assez larges limites, ainsi que la fig. 4 nous le montre.

Dans la portion du sommet secondaire où le redressement géotropique est le plus accusé (sections 6 à 7), la localisation des trachéides de compression ou de tension sur les côtés antagonistes est beaucoup moins tranchée que dans les sections plus âgées. En 7, par exemple, on observe dans le bois d'été de l'anneau de 1923 une zone très nette de trachéides de com-

pression typiques *sur le côté supérieur*, tandis qu'en 1924 une zone analogue apparaît, dans le bois d'été également, mais *sur le côté inférieur*, ce qui confirme l'observation déjà connue que le redressement géotropique est capable d'engendrer sur le côté supérieur concave de l'organe courbé une compression longitudinale provoquant la formation de trachéides de compression.

En 1924, le sommet secondaire ayant à peu près terminé son redressement, la compression longitudinale due à son propre poids redevient prédominante sur le côté inférieur où se formèrent alors les trachéides de compression.

Dans la pousse terminale flexible (section 8) soumise à des mouvements de sens divers, et formée d'éléments encore très plastiques, le cylindre ligneux se montre presque entièrement formé de trachéides neutres au point de vue mécanique, par-ci par-là cependant apparaissent quelques trachéides à caractère de tension plus ou moins marqué.

Quant à la branche A, elle présente, elle aussi, à côté d'un contraste marqué entre les trachéides de tension du côté supérieur et les Tr. de compression du côté inférieur, une zone de Tr. de tension typiques dans le bois de printemps de 1923 sur le *côté inférieur*, alors que celui de 1924 est constitué par des trachéides à caractère de compression: preuve que la branche en question s'est trouvée, au cours de sa croissance et par suite du redressement de son extrémité, soumise alternativement sur ses deux côtés opposés à l'influence dominante soit de tensions, soit de compressions longitudinales.

Les différences parfois considérables, tant annuelles que saisonnières, qui apparaissent dans la forme, la coloration et le groupement des trachéides sur les côtés opposés des diverses sections examinées, montrent combien varient les facteurs mécaniques et osmotiques qui président à la formation du tissu ligneux.

Sans doute, il est difficile d'établir un parallélisme rigoureux entre toutes les variations de structure observées chez notre *Pinus* et la valeur effective, tant quantitative que qualitative des influences mécaniques ayant agi sur lui au cours de sa croissance. Dans bien des cas cependant, ce parallélisme est indéniable, plusieurs des particularités anatomiques ou morphologiques relevées dans notre étude correspondent réellement aux variations apparentes ou probables des tensions-compres-

sions engendrées par le redressement du sommet secondaire S' plus ou moins contrebalancé par le développement des grosses branches A. B. C. sur le côté nord.

En tous cas, les différences curieuses qui se manifestent tant dans la structure anatomique que dans la croissance excentrique des diverses sections de notre pin ne sauraient se comprendre ni par des raisons finales, ni comme effet d'une autorégulation de croissance due à une sensibilité particulière du protoplasma vis-à-vis de la pesanteur agissant comme excitant indépendamment de son action mécanique.

---



