

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES FACTEURS DÉTERMINANT LE CYCLE D'ACTIVITÉ DU CAMBIUM CHEZ QUELQUES ARBRES FORESTIERS

Indice bibliographique: F 12.14.21

L'étude des facteurs physiques influant sur la périodicité de croissance des végétaux ligneux a fait l'objet d'assez nombreuses recherches dont P.-F. WAREING (15) a récemment donné une vue d'ensemble, en examinant plus particulièrement l'influence de la photopériode.

Ces recherches portent exclusivement sur la croissance en longueur de la tige. Les expériences de KREBS, de GARNER et ALLARD, de BOGDANOV, de MOSHKOV, effectuées sur de nombreux arbres, ont permis de classer les espèces étudiées en trois groupes principaux:

Chez le premier groupe qui comprend notamment divers *Salix* et les jeunes sujets de *Robinia pseudocacia* L., *Chamaecyparis Lawsoniana* Parl., *Alnus glutinosa* Gaertn. l'élongation des pousses se poursuit jusqu'en septembre ou octobre, et, pour certaines espèces tout au moins, comme *Robinia pseudocacia*, il a été établi que l'activité de croissance peut être prolongée si la durée de l'éclairement est maintenue à une valeur supérieure à un certain seuil.

Chez un deuxième groupe qui comprend, outre les sujets plus âgés de *Robinia pseudocacia* L. et *Alnus glutinosa* Gaertn., beaucoup d'autres essences, notamment *Carpinus betulus* L., *Betula* spp., *Picea excelsa* Link., etc., la croissance est achevée en juillet-août. Chez ces essences, la longueur des pousses (mesurée par le nombre d'entre-nœuds ou de feuilles formées chaque année) serait déterminée par la longueur maxima des jours d'été.

Chez un troisième groupe qui comprend les arbres adultes d'un grand nombre d'essences, notamment *Fagus sylvatica* L., *Quercus sessiliflora* Sm., *Fraxinus excelsior* L., *Pinus sylvestris* L., *Abies* Spp. l'allongement de la tige est strictement réduit à la croissance intercalaire des pousses préexistant dans le bourgeon. Toutefois,

l'allongement de la photopériode tend à provoquer le développement des bourgeons formés la même année (pousses de juin), même chez les essences ne formant pas normalement de seconde pousse.

Il semble donc bien établi que la photopériode joue un rôle de premier plan chez beaucoup d'essences, au moins comme facteur déterminant de la longueur de la pousse formée dans l'année.

On peut se demander s'il en est de même en ce qui concerne deux autres phénomènes cycliques : la cessation de l'activité assimilatrice des feuilles, suivie de leur chute, et le cycle d'activité des méristèmes secondaires et avant tout du cambium.

On sait que, normalement, l'activité de l'assise cambiale commence sensiblement vers la même époque que la croissance intercalaire des pousses en avril-mai, pour se terminer dans le courant de septembre, avant la chute des feuilles.

On peut à priori envisager trois hypothèses sur le déterminisme de la reprise et de la cessation d'activité du cambium, le facteur déterminant pouvant être :

- la température,
- la lumière,
- des corrélations chimiques liant l'activité du cambium à l'activité assimilatrice de la pousse.

BURKHOLDER et Mc VEIGH (1) ont mis en évidence la présence constante, dans les bourgeons et les pousses de nombreuses essences, de vitamines, en particulier d'aneurine, d'acide pantothénique et de biotine, facteurs indispensables à la prolifération du tissu cambial. La teneur en vitamines augmente en général au moment du développement des pousses. On peut donc légitimement se demander si l'afflux de ces substances ne serait pas la cause de la reprise d'activité des méristèmes secondaires.

On doit du reste remarquer immédiatement que l'hypothèse selon laquelle la photopériode agirait sur l'activité du cambium doit se ramener à celle des corrélations avec l'activité de la pousse car on ne conçoit pas comment le cambium, masqué par une épaisse couche de liège opaque, pourrait réagir *directement* à l'action de la lumière.

Il convient donc en définitive de retenir seulement deux hypothèses :

- influence de la température,
- corrélation avec l'activité des tissus des pousses (méristèmes ou tissus assimilateurs).

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

En vue d'élucider cette question, j'ai cultivé *in vitro* du cambium prélevé en hiver sur des arbres adultes de trois essences appartenant à trois ordres différents :

- *Populus Tremula* (Salicales).
- *Castanea vesca* Gaertn (Fagales).
- *Ulmus campestris* L (Urticales) (14).

Pour chaque essence, plusieurs séries de cultures ont été effectuées à partir d'arbres différents, d'âges variés, les prélèvements s'échelonnant de mois en mois, de novembre à mars.

La technique employée était celle de GIOELLI (13) : chaque explantat comprenant un feuillet d'aubier, le cambium et un feuillet de liber.

Le milieu employé était un milieu gélosé à 1,3 %, contenant 2 % de glucose et des sels minéraux (solution de Knop diluée de moitié) utilisé précédemment par GAUTHERET (7, 8, 11). Dans certaines expériences, ce milieu a été additionné d'aneurine à la concentration de 10^{-6} , de pantothénate de calcium à la concentration 5.10^{-7} , de biotine (5.10^{-7}).

La température était de 25°, l'éclairage était la lumière du jour pénétrant dans la salle où se trouvait l'étuve par une fenêtre exposée au Nord. Le tissu cambial peut d'ailleurs proliférer à l'obscurité totale.

Les résultats obtenus sont tous concordants et peuvent se résumer ainsi :

1° Le cambium des essences étudiées (1), quelle que soit l'époque de prélèvement, prolifère activement à 25° sans exiger l'apport de substances de croissance. (Rappelons que, d'après les recherches antérieures de GAUTHERET, la température minima nécessaire à la prolifération du tissu cambial est d'environ 17° pour la plupart des essences).

2° L'addition au milieu de culture de vitamines (aneurine, acide pantothénique, biotine), reconnues par GAUTHERET (12) comme indispensables à la culture indéfinie du tissu cambial d'arbres n'a qu'une influence faible (*Ulmus campestris*) ou inappréciable (*Castanea vesca*, *Populus Tremula*) sur l'activité de la prolifération du tissu cambial qui vient d'être prélevé sur des arbres, ce qui montre que ce tissu ou les tissus adjacents : aubier et liber, contiennent, même en hiver, une réserve suffisante de ces substances pour assurer pendant 6 à 8 semaines une prolifération voisine de l'optimum (2).

(1) Une expérience sur *Sambucus nigra* (prélèvement du 26 février 1949) a montré que ces résultats ne peuvent être entièrement généralisés. La prolifération du tissu a été presque nulle en l'absence de facteurs de croissance mais très active sur un milieu contenant du pantothénate de calcium à la concentration 10^{-6} .

(2) Cette constatation présente un grand intérêt pratique pour la technique du bouturage, puisqu'elle montre qu'on peut toujours obtenir la formation d'un cal, quelle que soit la saison de prélèvement des boutures.

OBSERVATIONS EN FORÊT

L'automne exceptionnellement doux de 1949 a permis de compléter ces résultats expérimentaux par l'observation du comportement des arbres en forêt :

1° Jusqu'à la fin d'octobre, les arbres des principales essences, notamment les trois espèces de chênes (*Quercus pedunculata* Ehr, *Q. Sessiliflora* Sin. et *Q. pubescens* Willd.), le hêtre, le charme, ont gardé un feuillage d'un vert intense, sans trace de jaunissement.

2° Le cambium est resté en activité jusqu'aux derniers jours d'octobre, comme le prouvait le manque d'adhérence du liber et de l'aubier.

L'étude des données météorologiques fournies par la station située au Centre de la forêt de Fontainebleau, dans le parc du Laboratoire de Biologie Végétale et relevées par P. DOIGNON (2, 3, 4, 5, 6) donne une idée précise des conditions climatiques qui ont déterminé ces phénomènes anormaux. Le tableau ci-dessous contient les données thermométriques des mois d'août, septembre et octobre 1949, ainsi que les moyennes établies par les 66 années d'observations de cette même station.

	Thermométrie					Pluviométrie
	Moyenne mensuelle	Moyenne des max.	Moyenne des minim.	Maximum absolu	Minimum absolu	mm.
Août 49	18,6	25,8	11,4	33,7	6	56,5
Août moy. ..	16,8	22,6	11,2	31,1	5,3	49,7
Sept. 49	18,36	24,3	12,4	33,6	7,9	109,5
Sept. moy. ..	13,88	19,4	8,6	29,7	0,8	54,6
Oct. 49	12,42	17,3	7,5	23	— 5	68,9
Oct. moy. ...	8,8	13,4	4,1	21,1	— 2,8	74,0

On remarque immédiatement que la température de septembre a été nettement supérieure à celle d'un mois d'août moyen et très supérieure à la normale de septembre et que les températures d'octobre sont peu inférieures à celles du mois de septembre moyen. Ce fait est encore plus évident si on tient compte du fait que ce n'est que le 28 octobre que la moyenne nycthémerale, qui avait oscillé jusqu'alors entre 13 et 17°, s'est brusquement abaissée à 3° pour atteindre 0° le 31.

En fait pour les 26 premiers jours du mois, la moyenne nycthémerale a été de 14°3, supérieure à la moyenne normale de septembre, la moyenne des maxima de 19°, à peine inférieure à la normale de

septembre, la moyenne des minima de 9°5, supérieure à la normale de septembre.

Pendant cette même période, la température de 17° a été dépassée tous les jours sauf le 7 (16°3), le 17 (16°8), le 19 (16°5), le 21 (16°5) et le 22 (16°3). La température s'est maintenue à 17° et au-dessus pendant 122 heures, au total, savoir :

Dates: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14.

Durée: 8, 1, 6, 6, 5, 2, 7, 4, 5, 8, 10, 6, 9.
(heures)

Dates: 15, 16, 18, 20, 23, 24, 25.

Durée: 10, 10, 4, 3, 3, 2, 13.
(heures)

Pendant la période septembre-octobre, les arbres ont donc été soumis sensiblement aux conditions normales de température d'une période août-septembre normale avec une pluviosité excédentaire. Dans ces conditions, leur activité a été tout à fait analogue à ce qu'elle est normalement en août-septembre. Ce n'est qu'avec les premières gélées de l'année, à partir du 28 octobre, que le jaunissement, puis la chute des feuilles ont commencé à se manifester en même temps que cessait l'activité du cambium.

Les observations d'octobre 1949 montrent en outre que le facteur déterminant de la cessation de l'activité fonctionnelle des feuilles, puis de leur chute, est l'abaissement de la température et avant tout l'abaissement des minima nocturnes au voisinage de 0°. Si, par suite de conditions météorologiques exceptionnelles il se produit un décalage de 1 mois dans la courbe des températures, l'activité foliaire est prolongée d'une durée égale. Si donc il est possible que la diminution de la durée de l'éclairement puisse provoquer ce phénomène, la photopériode critique est en tous cas inférieure à la longueur du jour à la fin d'octobre sous nos latitudes et, dans les conditions normales, c'est la *température* qui est le facteur déterminant.

Je tiens à exprimer ma vive reconnaissance à M. le Professeur COMBES, qui m'a donné la possibilité de poursuivre dans son Laboratoire de Fontainebleau mes recherches sur le tissu cambial des arbres forestiers. Je remercie également M. Pierre DOIGNON, qui m'a obligeamment communiqué des données météorologiques très complètes et inédites sur le climat de Fontainebleau.

Cl. JACQUIOT.

(Travaux du Laboratoire de Biologie Végétale de la Faculté des Sciences de Paris - Fontainebleau).

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

1. BURKHOLDER et Mc VEIGH. — The vitamine B content of buds and shoots of some common trees. *Plant. Phys.*, avril 45, 20, 276-82.
 2. DOIGNON (P.). — 1946. Le Mésoclimat forestier de Fontainebleau. *Travaux des naturalistes de la Vallée du Loing*, X, p. 19-142.
 3. DOIGNON (P.). — 1949. Météorologie. Bulletin mensuel de l'Association des Naturalistes de la Vallée du Loing et de la Forêt de Fontainebleau, 25, n° 10, p. 120.
 4. — *Ibid.*, 25, n° 11, p. 130.
 5. — *Ibid.*, 25, n° 12, p. 141.
 7. GAUTHERET (R.-J.). — 1934. Culture de tissu cambial. *C. R. Ac. Sc.* 198, 2195.
 8. — 1935. Recherches sur la culture des tissus végétaux. Essais de culture de quelques tissus méristématiques. Thèse Sciences, Paris 1935.
 9. — 1937. Nouvelles recherches sur la culture du tissu cambial. *C. R. Ac. Sc.* 205, 572.
 10. — 1938. Sur le repiquage des cultures de tissu cambial de *Salix caprea*. *C. R. Ac. Sc. Paris* 206, 125.
 11. — 1942. Manuel technique de culture des tissus végétaux. Masson et Cie, Paris.
 12. — 1948. Sur la culture indéfinie des tissus de *Salix caprea*. *C. R. Soc. Biol.*, juin 48, 142, n° 11-12, 807-8.
 13. GIOELLI. — Morfologia, istologia, fisiologia e fisiopatologia di meristemi secondari in vitro. *Atti Accad. Sci. Ferrara*, 16, 1-87, 1938.
 14. JACQUIOT (C.). — Observations sur la néoformation de bourgeons chez le tissu cambial d'*Ulmus campestris* cultivé in vitro. *C. R. Ac. Sc.* t. 229, p. 529-30, 5 septembre 1949.
 15. WAREING (P.-F.). — Photoperiodism in woody species. *Forestry*. Vol. XXII, n° 2, 1949.
-