

Le très jeune épicéa et la lumière

par Louis ROUSSEL

(Les chiffres placés dans le texte, entre parenthèses, renvoient à la bibliographie.)

Pendant leur jeunesse, en général au cours des 1^{ère} et 2^{ème} années de leur croissance, de nombreux résineux, communs dans notre pays, sont freinés dans leur élévation par la lumière. Ils réagissent par une courbure phototropique, quand l'éclairement est unilatéral (voir ci-dessous), ou par un ralentissement général de leur croissance, quand cet éclairement est bien également réparti. Par voie de conséquences, l'adjonction d'un abri circulaire latéral accélère leur élévation. Ces propriétés disparaissent, la plupart du temps au cours de la 3^{ème} année, dans les conditions naturelles, et, à ce moment, le développement de ces résineux est assez intimement lié à leur nutrition carbonée, donc à l'intensité, constamment changeante dans le milieu forestier, de la lumière qui atteint leurs aiguilles (1).

On a pensé qu'il était possible de différencier, très précocement, les races de pin sylvestre, en étudiant, minutieusement, leur courbure phototropique, dans une lumière artificielle unilatérale, en général de faible intensité (2). Si certaines races, ou variétés, sont plus sensibles que d'autres à la lumière latérale, elles devraient logiquement s'allonger davantage en abri circulaire.

Note. - Les causes véritables du phototropisme restent encore assez mystérieuses, bien que, depuis longtemps, diverses explications aient été proposées par les Botanistes RAY, au 17^{ème} siècle, HALES au 18^{ème}, qui pensaient surtout à une différence de température entre les côtés, éclairés et ombragés. MIRBEL, dont les idées furent souvent admises par les Forestiers français au début du 19^{ème} siècle, estimait que l'obscurité, entretenant la souplesse des parties végétales, favorisait leur allongement, cependant que la lumière, en aidant à leur nutrition, les consolidait et arrêtait leur croissance. La taille réduite des végétaux de haute altitude était expliquée de cette façon.

Préparée par les expériences de C. et F. DARWIN, et de BOYSEN JENSEN, la théorie proposée par WENT (1928) ouvrit des horizons nouveaux, et ce dans de nombreux domaines de la physiologie végétale. La croissance des plantes étant sous la dépendance d'hormones qui agissent à dose extrêmement faible, l'une d'elles, l'auxine (on sait maintenant qu'il s'agit de l'hétéro-auxine) est déplacée par la lumière vers le côté ombragé. D'où une croissance plus active de cette partie du végétal, entraînant la courbure phototropique. Mais, même en ce qui concerne le coléoptile d'avoine (sorte de gaine très fugace enveloppant la première feuille au moment de la germination, et qui a été, pour des raisons pratiques, spécialement étudiée), d'autres expérimentateurs ont mis en évidence une inactivation, ou une destruction de l'hétéro-auxine (directement, ou par l'intermédiaire de substances photosensibilisatrices). On a pensé aussi à une action nuisible de la lumière sur des enzymes, ou sur des co-facteurs d'auxines et même à un effet ralentisseur direct sur l'activité des cellules des méristèmes. La théorie complète du phototropisme est donc encore en voie d'élaboration (bien que la sensibilité de l'hétéro-auxine à la lumière paraissent définitivement admise). L'auteur de ce mémoire estimant que la courbure des jeunes résineux vers la lumière, et leur allongement en abri circulaire latéral, ne sont que les deux aspects d'un même phénomène (puisqu'ils apparaissent, et disparaissent en même temps, et qu'ils semblent, par ailleurs, logiquement liés), il lui est donc impossible de formuler une explication physiologique précise, compte tenu des incertitudes qui viennent d'être exposées.

Le présent travail a eu pour but d'étudier, non la courbure phototropique, mais l'allongement produit par un abri circulaire standard (3,5 cm de hauteur), en lumière naturelle, chez deux variétés d'Epicéa commun (*Picea excelsa* Link. = *Picea Abies* Karst.). Les graines, d'origine contrôlée, ont été fournies par M. BOUVAREL, Directeur de Recherches au C.N.R.F. Voici les caractéristiques de ces deux variétés :

1^{er} lot - No 63103 - Provenance Morzine (Alpes du Nord).

2^{ème} lot - No 58 305 - Provenance St-Laurent II (Jura).

Les essais ont eu lieu dans une petite serre bien éclairée naturellement (l'intensité lumineuse y atteignait, par moments, de 30 à 50.000 lux sur une surface horizontale, à partir du milieu du mois d'avril 1968) ; la température y oscillait, à l'ombre, entre 15° et 20° C environ, et l'état hygrométrique y est resté élevé (75 à 90 %). Le régime photopériodique naturel du lieu de l'expérience présentait, pendant toute la durée de l'expérience, une durée du jour légèrement supérieure à celle des régions d'origine des deux variétés.

Deux séries de dispositifs ont été utilisées : pour les graines du premier lot (200 environ), 12 petits pots revêtus de couleur blanche, remplis de vermiculite, étaient répartis en 9 dispositifs, avec répétition des plus importants : (T) témoins ; (N) abri noir de hauteur standard ; (B) abri blanc de hauteur standard ; (2B) abri blanc de deux fois la hauteur standard. En outre, certains abris latéraux étaient, soit simplement ajourés (B/2), soit ajourés et munis de filtres colorés en bleu-outremer (B/0), vert (B/V), jaune (B/J) et rouge (B/R) (fig. 1).

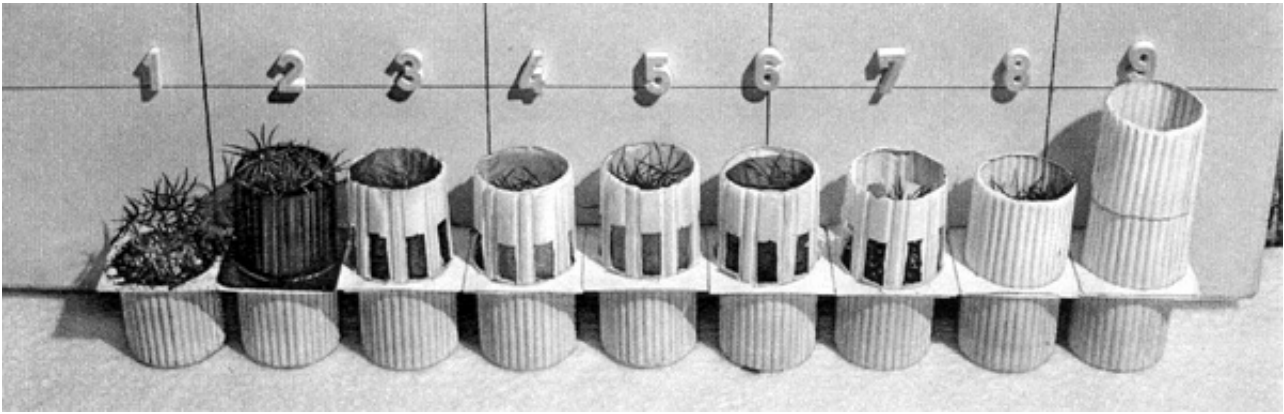


Fig.1 : Epicéa des Alpes. Ordre des dispositifs de gauche à droite : T, N, B/O, B/V, B/J, B/R, B/2, B, 2B. PHOTO ROUSSEL

Pour les graines du deuxième lot (200 environ), 12 petits pots revêtus de couleur noire, remplis de vermiculite, étaient répartis en 8 dispositifs, avec répétition pour les plus importants - (T) témoins ; (N) abri noir de hauteur standard ; (2N) abri noir de deux fois la hauteur standard. En outre également, certains abris latéraux étaient, soit simplement ajourés (N/2), soit ajourés et munis de filtres colorés en bleu-outremer (N/O), vert (N/V), jaune (N/J) et rouge (N/R) (fig. 2).

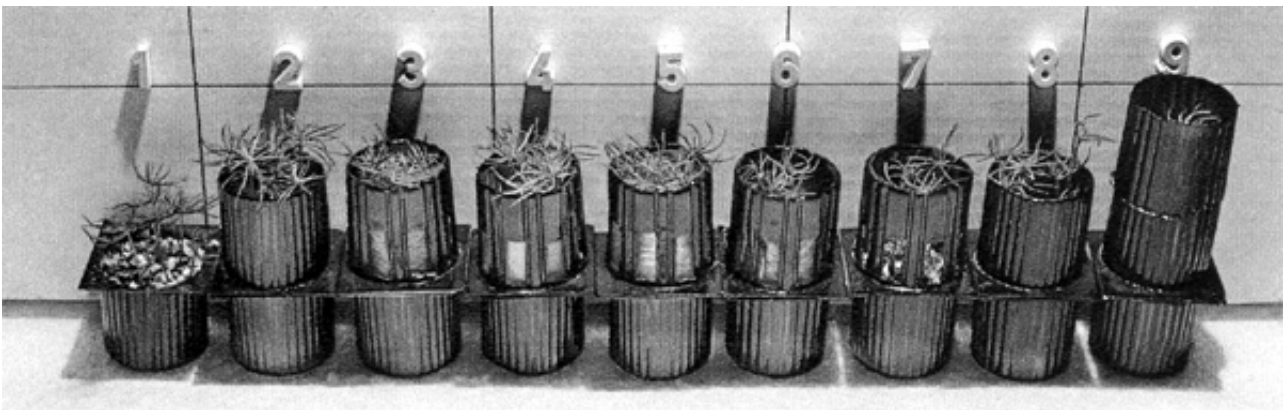


Fig. 2 : Epicéa du Jura. Ordre des dispositifs de gauche à droite : T, N, N/O, N/V, N/J, N/R, N/2, N, 2N. PHOTO ROUSSEL

La question de l'alimentation en eau était spécialement traitée : chaque soir, on réglait chaque dispositif de telle sorte que la moitié des vides du sol était pleine d'eau, l'autre moitié restant pleine d'air. Une rotation biquotidienne des dispositifs était pratiquée (l'éclairage, dans la serre, était un peu déséquilibré), ainsi qu'une lente interversion de ces dispositifs. Les sujets ont été extraits à la fin du mois de juin 1968 et mesurés au mm près, en distinguant la longueur des axes hypocotylés, et celle des racelles. Les chiffres obtenus ont été traités par la méthode préconisée par STUDENT et FISHER, et décrite par J. PARDE dans son récent Traité de Dendrométrie sous la dénomination de " Comparaison des moyennes - cas des petits échantillons " (3). Comme il restait, en général, au moins 10 sujets en bon état de végétation, dans chaque dispositif, le calcul du test " t " était tout à fait justifié.

Les figures n° 3 et 4 exposent les résultats obtenus, pour chacune des variétés en expérimentation ; les indications $P < 5 \%$, $P < 1 \%$, indiquent que les différences observées entre les moyennes sont, selon l'usage, significatives, ou hautement significatives.

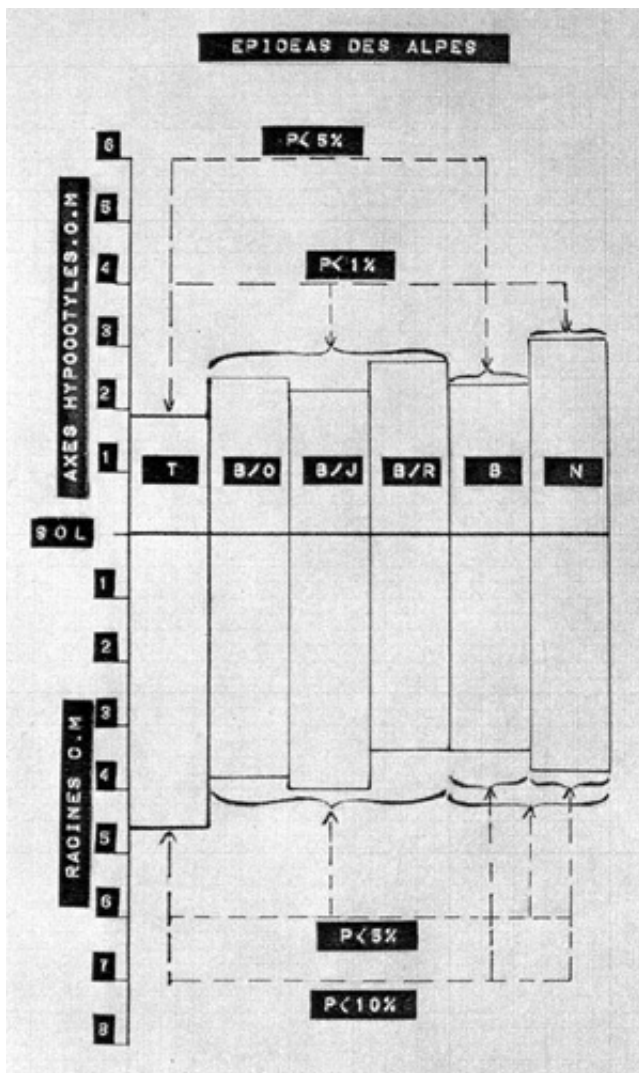


Fig. 3 Longueurs moyennes des axes hypocotylés et des racines chez les Epicéas des Alpes, suivant les dispositifs de protection. PHOTO ROUSSEL

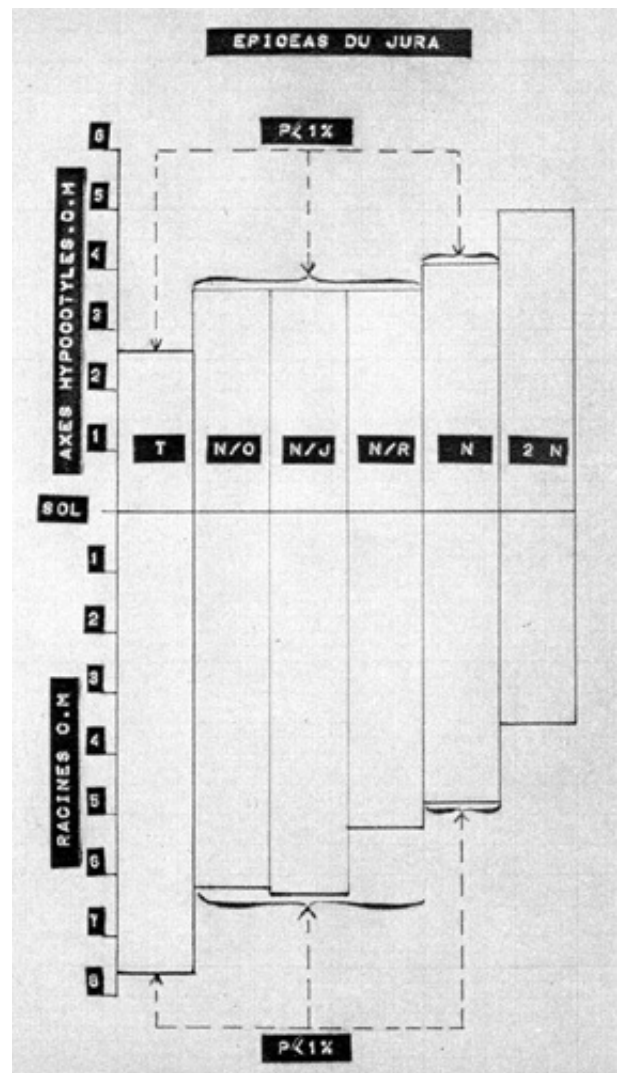


Fig. 4 Longueurs moyennes des axes hypocotylés et des racines chez les Epicéas du Jura, suivant les dispositifs de protection. PHOTO ROUSSEL

Pour commenter brièvement ces deux figures, on soulignera :

1° **L'efficacité, très générale, de l'abri circulaire latéral sur l'élongation de l'axe hypocotylé.** L'abri noir est, pour la variété des Alpes du Nord, plus efficace que l'abri blanc, en raison d'une légère diminution de l'opacité du second par rapport au premier, et, également, d'une réflexion, non négligeable, de sa paroi interne.

2° La différence de longueur des axes hypocotylés entre les sujets des deux variétés, sans aucun abri (T), ou avec abri noir (N), seuls cas exactement comparables. Il est à noter que le principe de cette comparaison qui fait intervenir **le tout premier stade de la germination** (phase hypocotylée), diffère de celui exposé récemment par Ph. BARADAT (4) qui se réfère à la longueur de la pousse primaire (phase épicotylée). Cet auteur relève également des différences entre certaines variétés, qui seraient dues, selon lui, à une variabilité, d'origine génétique, dans l'activité photosynthétique des aiguilles.

3° Le peu d'importance que revêt la couleur de la lumière latérale, mais on peut, dans ce cas, mettre en cause la façon dont étaient établis les dispositifs expérimentaux.

4° **Le changement de la répartition des " facteurs trophiques de croissance " entre les axes hypocotylés et les racines, en fonction du dispositif de protection utilisé.** Ce raccourcissement de la longueur des racines, en corrélation avec l'allongement des axes hypocotylés, est très net chez l'épicéa du Jura. Il est, du reste, assez logique. La graine d'épicéa est très petite, très légère (0,01 gramme en moyenne). Les matières plastiques existant en quantité limitée, au moment de la germination, leur " mobilisation, commandée par la plus ou moins grande abondance des substances de croissance de nature auxinique, à la construction de l'axe hypocotylé (tant que la concentration en hétéro-auxine reste supérieure à un certain seuil), entraîne inévitablement une modification du reliquat disponible pour la formation de la radicelle (laquelle, au surplus, ne s'accroît qu'avec une concentration en hétéro-auxine inférieure à ce seuil). Or, et bien qu'en cette matière complexe, on doive se montrer très circonspect (on l'a bien vu plus haut), on ne peut manquer de remarquer que c'est sous un éclairage latéral élevé (réduisant peut-être rapidement les substances auxiniques actives), que l'on enregistre une croissance limitée de l'axe hypocotylé, et un développement important de la radicelle. Au contraire, sous un éclairage latéral réduit (permettant le maintien d'une concentration auxinique assez élevée), on observe la formation d'un axe hypocotylé assez long, utilisant une quantité relativement

importante de matières plastiques, et n'en laissant que très peu pour la construction de la racicelle, laquelle demeure courte (fig. 5).

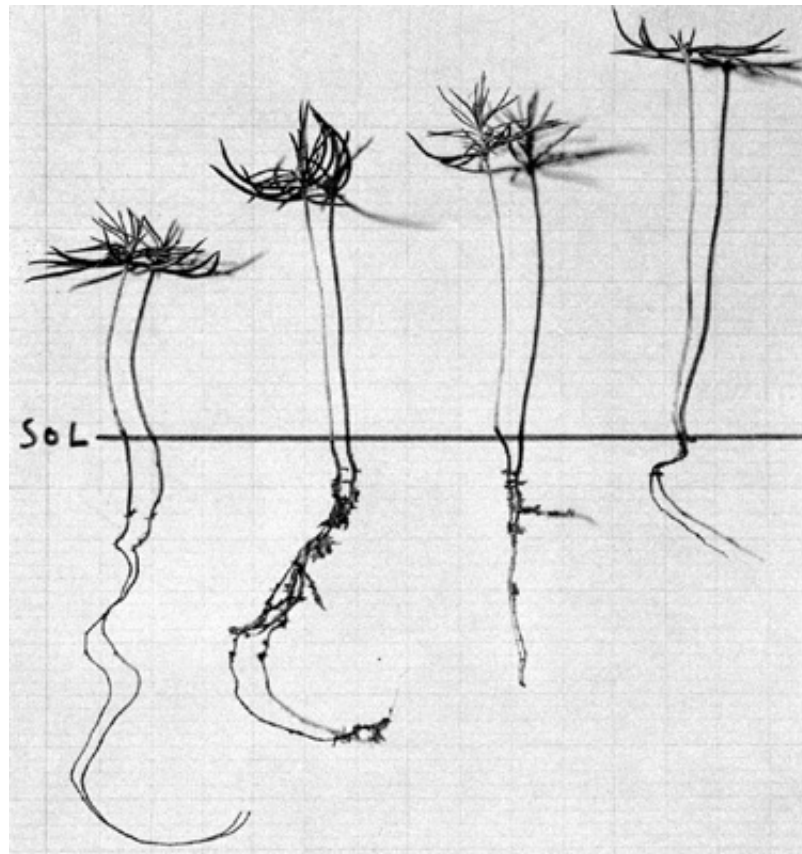


Fig. 5 Epicéas du Jura de type moyen dans les dispositifs : T, N/O, N, 2 N (de gauche à droite).

N.B. Ne pas confondre les images des sujets (de couleur claire), avec leurs ombres portées (en noir). PHOTO ROUSSEL

Les réactions de l'Epicéa des Alpes du Nord sont de moindre amplitude que celles de l'Epicéa du Jura. Certes, on constate un allongement moyen général des axes hypocotylés en abri circulaire, mais le raccourcissement des radicelles est nettement plus irrégulier, Certains sujets, même ombragés, conservent des racines assez longues (la variance est élevée, ce qui explique la moins bonne signification statistique de la différence entre les moyennes). Cette observation justifierait, à elle seule, s'il en était besoin, les très intéressants travaux poursuivis depuis de nombreuses années sous la direction de P. BOUVAREL (5), au sujet de **l'importance des provenances**, pour l'utilisation de cette remarquable espèce ligneuse.

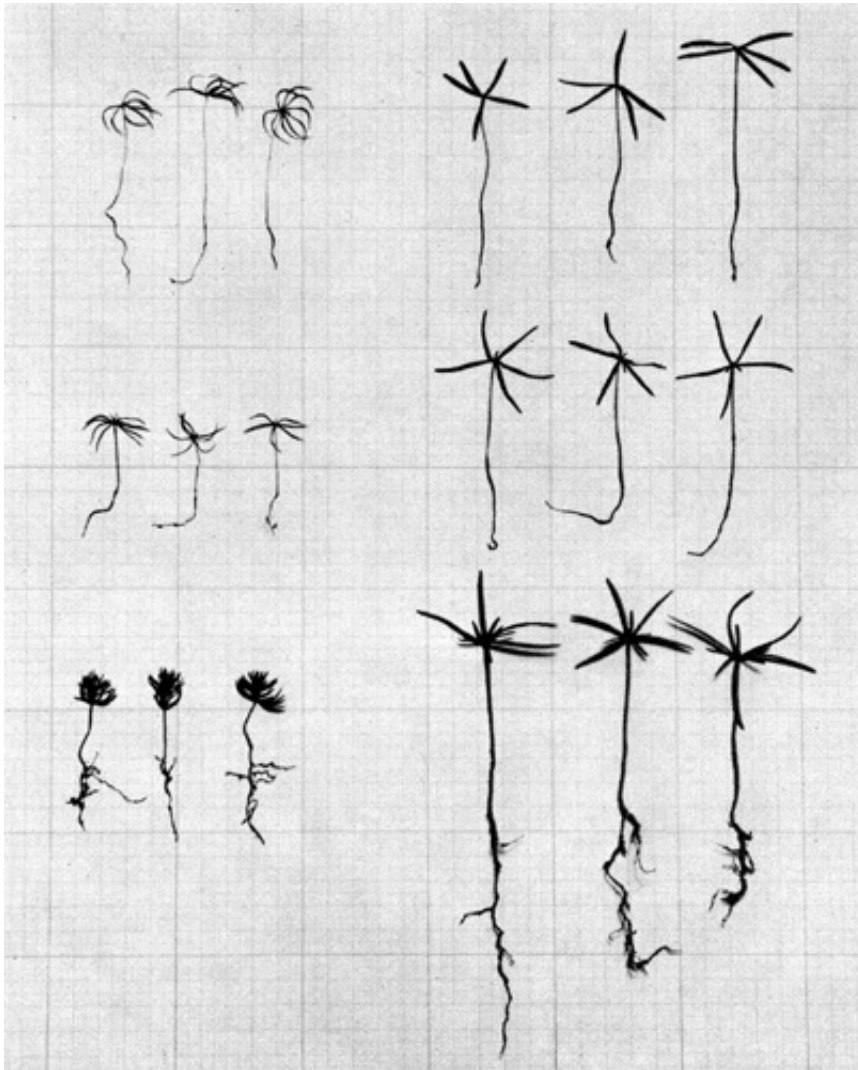


Fig. 6 Epicéas communs (groupes de gauche) et Sapins pectinés (groupes de droite) du Haut Doubs, à la fin de leur première année de croissance, dans leur milieu forestier d'origine.

Rangée supérieure : sous un perchis très dense (1,22 % de Rr).

Rangée moyenne : sous futaie dense (3,28 % de Rr).

Rangée inférieure : dans une grande clairière (98 % environ de Rr).
PHOTO ROUSSEL

À côté de leur signification physiologique, ces observations ont de nombreuses conséquences culturales. En effet, l'architecture générale de la plantule (surtout pour la variété du Jura), déterminée lors de la germination par les conditions de l'éclairement, se retrouve, **dans le milieu naturel**, et se maintient, approximativement, pendant toute la première année de sa croissance. Le jeune sujet, développé dans une trouée bien isolée, conserve la longueur réduite de son axe hypocotylé, à laquelle s'ajoute celle de sa courte pousse primaire, lorsque les cotylédons et les premières aiguilles ont commencé leur activité photosynthétique. Mais la radicule continue à s'allonger, et parfois à se ramifier, jusqu'à la fin de l'automne. Les observations inverses sont faites pour la plantule développée sous un peuplement bas et fermé (fig. 6). On savait déjà, par ailleurs, que la structure anatomique (coupes transversales) des axes et des cotylédons varie considérablement suivant que le sujet s'est développé à l'ombre dense, ou dans une très grande clairière (6) : les formations libéro-ligneuses secondaires, les parois lignifiées et la paroi épidermique externe étant beaucoup plus développées dans ce dernier cas. Les conséquences pratiques sont importantes :

- **Coupes d'ensemencement.** Alors que l'on ne conteste pas l'intérêt des coupes, secondaires ou définitives, pour assurer l'avenir d'une régénération d'Epicéa, installée sous le couvert, on a souvent douté du rôle de la " coupe d'ensemencement " (**préalable** à la chute des graines et à leur germination). La différence de structure entre la plantule de lumière, et celle d'ombre, en particulier la longueur très dissemblable atteinte par les radicules dans les mois qui suivent la germination, montre, d'une façon peut-être paradoxale, que c'est la première qui résistera le mieux à un dessèchement superficiel du sol. La seconde étant, sur ce point, bien plus sensible.

- **Installation capricieuse des régénérations.** Ce caractère, qui a fait parfois qualifier l'Epicéa " d'espèce ondoyante et diverse ", et qui se manifeste, notamment, par les phénomènes d'alternance fréquents dans le Jura, a reçu déjà de nombreuses explications : concurrence racinaire et toxicité de la litière accumulant le manganèse assimilable (7), présence d'inhibiteurs de germination de nature biologique complexe (8), influence de la plus ou moins bonne mycorrhization (9), abondance des hautes herbes et modification des propriétés microbiologiques des sols (10). Or, il semble qu'il convienne de faire entrer **aussi** en ligne de compte le comportement du " principal intéressé ", à savoir celui de l'Epicéa lui-même. Si l'on admet, avec DUCHAUFOR (7) que, dans certains cas, la couche éventuellement toxique (ou desséchée) peut être de faible épaisseur (1 ou 2 cm), on comprend très bien que les plantules d'ombre, qui ont des radicules de cette longueur, dépériront dans ce milieu, d'une façon irrémédiable. Par contre, les plantules de lumière, dont les radicules atteignent 7 à 8 cm en juin, davantage en fin d'année, seront vite délivrées de cette néfaste influence.

Comme certaines variétés paraissent avoir des comportements différents, en particulier des radicules de longueur très irrégulière, même pour des sujets d'ombre dense, on conçoit qu'un type de raisonnement, valable pour l'Epicéa du Jura, n'est pas obligatoirement transposable à celui des Vosges, ou de la Forêt Noire...

- **Pépinières volantes installées sous bois.** Des réserves doivent être faites sur la pratique, commune autrefois dans certaines régions, des pépinières installées sous des perchis (en général de sapin), dans une ombre assez dense. L'aspect des plantules est en général excellent, la première année, mais leur structure, comportant de très courtes radicelles, les rend très sensibles aux variations de l'humidité du sol.

- **Généralisation des conclusions.** - Tout ce qui vient d'être dit pour l'Epicéa du Jura s'applique aux espèces résineuses, à germination printanière et épigée. Les Pins (sylvestre de Champagne, laricio noir d'Autriche et maritime des Landes), se comportent - et d'une manière parfois encore plus marquée - de la même façon, selon qu'ils se développent dans une trouée, ou sous un couvert dense. Ces commentaires ont donc une portée sylvicole assez générale, même dans les régions méditerranéennes, à climat lumineux et sec (11).

BIBLIOGRAPHIE

- (1) ROUSSEL L. (1966). - [Le phototropisme juvénile des résineux](#), *R.F.F.* n°11.
- (2) SCHRÖCK O. (1958). - Die Untersuchung der phototropischen Reaktion als Auslesemethode bei Kiefersämlingen auf Gradschäftigkeit. *Der Zucher*, Band 28. Heft 7.
- (3) PARDE J. (1961). - Dendrométrie (page 40). École Nationale des Eaux et Forêts, Nancy.
- (4) BARADAT Ph. (1967). - Élongation de la pousse primaire chez **Picea abies** en relation avec la date d'aoûtement et la teneur en chlorophylle des feuilles. Groupe d'Etude des Problèmes de Physiologie de l'Arbre, séance du 17 novembre 1967.
- (5) BOUVAREL P. (1955). - La sélection individuelle des arbres forestiers. *R.F.F.* n°11.
- (6) TRONCHET A. et ROUSSEL L. (1954). - Observations sur la structure anatomique de plantules d'Epicéa exposées à des conditions différentes d'éclaircissement. *Ann. Scient. Univ. Besançon*, 2^{ème} série, Bot. 1.
- (7) DUCHAUFOR Ph. et ROUSSEAU L.Z. (1959). - Les phénomènes d'intoxication des plantules de résineux par le manganèse dans les humus forestiers. *R.F.F.* n° 12.
- (8) SCHAEFFER R. et MOREAU R. (1958-1959). - L'alternance des essences. *B.S.F.F.C.*, tome XXIX, n°1, 2 et 5.
- (9) BOULLARD B. (1960-1962), - Importance des mycorhizes pour la régénération de l'Epicéa (**Picea excelsa**). *B.S.F.F.C.*, tome XXX, n°1 ; tome XXXI, n°1 et 5 ; tome XXXII, n°1.
- (10) MOREAU R. et POLY J. (1968). - La régénération de l'Epicéa dans les forêts de haute altitude. *B.S.F.F.C.*, tome XXXIV, n°1 et 2.
- (11) MAGINI E. (1966). - Recenti progressi della fotologia forestale in Francia. *L'italia forestale e montana*. Anno XXI, n°1.