

# *Le Phototropisme Juvénil des Résineux*

par Louis Roussel

Quand on parle de phototropisme en matière forestière, on pense surtout aux arbres feuillus. Dès leur jeunesse, et jusqu'à un âge avancé, ces espèces ligneuses conservent la propriété de s'orienter vers la lumière. C'est surtout depuis les classiques expériences de WENT (1928) que l'on comprend comment s'exerce cette action : les substances de croissance, ou auxines, qui stimulent et, sans doute, organisent la construction des tissus végétaux sont détruites, détournées ou inactivées par certains rayons lumineux (ceux de couleur bleue notamment). D'où une croissance plus réduite du côté éclairé, ce qui provoque la courbure de la tige en cours de développement.

Certains auteurs, J. WIESNER (1902) et A. ENGLER (1924) en particulier, ont bien étudié les effets divers, souvent confondus dans la pratique, du géotropisme négatif des tiges (qui les incite à croître verticalement), et de ce que l'on appelait alors " l'héliotropisme " (qui tend à les courber vers la lumière). ENGLER a effectué diverses observations et expériences sur ce sujet : il montre que l'héliotropisme est tellement puissant qu'il peut courber des tuteurs placés contre les jeunes arbres feuillus en expérience pour essayer, dans un éclairage latéral, de maintenir leur croissance verticale. Il a vérifié également que le changement d'orientation provoqué par l'héliotropisme pouvait répercuter ses effets jusqu'à des niveaux inférieurs, qui avaient été atteints plusieurs années avant le changement de direction : ceci probablement par suite d'un effet de compression et d'extension des tissus ligneux déjà formés. Le même auteur note que l'héliotropisme des sapins et des épicéas d'un certain âge semble inexistant; les quelques observations de ce genre faites sur des pins et des mélèzes lui paraissent également très douteuses. Par contre, il signale certains faits, assez rares, d'héliotropisme observés sur les pousses des arbres résineux jeunes. Quant au géotropisme, il est évident, dans tous les cas.

Les forestiers habitués aux résineux du nord-est de la France, au sapin et à l'épicéa notamment, sont absolument d'accord avec cette prise de position. Ils ne constatent pas d'orientation sensible, et déterminée par la lumière latérale, sur des sujets se développant dans leurs stations naturelles - mais ils ont le souvenir de hêtres, d'érables ou de frênes, qui " filent " dans les petites trouées, pour gagner, au prix de quelques contorsions, le niveau supérieur des peuplements. Et ces comportements divers, dans les " sociétés d'arbres " que sont les forêts, évoquent souvent pour eux l'attitude des individus dans les sociétés humaines.

Il est donc, en tout état de cause, intéressant de se poser quelques questions au sujet du phototropisme des résineux : ces espèces ligneuses sont-elles, en toutes circonstances, insensibles à l'action de la lumière latérale ? Quelles pourraient être les raisons physiologiques de leur comportement et quelles conséquences culturelles pourrait-on en tirer ?

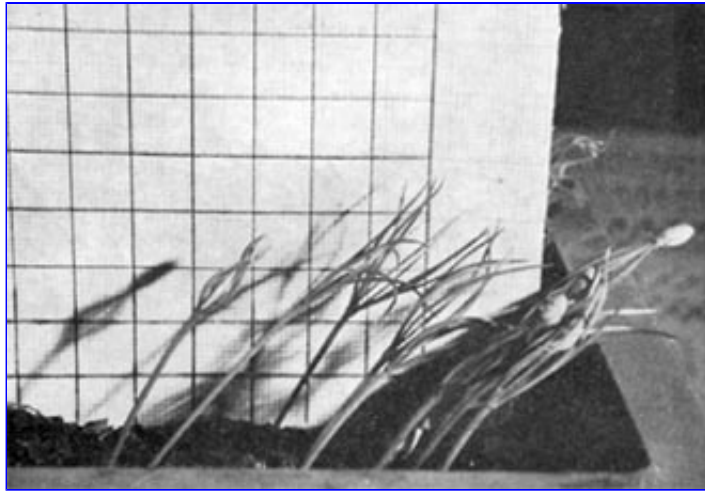
\*\*

Grâce à divers envois de graines effectués par M. BOUVAREL, Directeur de Recherches au C.N.R.F. de Nancy, en 1962, 1963 et 1966, il nous est possible de répondre très partiellement à ces interrogations. Les premiers envois étaient surtout destinés à tenter de déterminer les exigences en lumière de 12 espèces résineuses utilisées dans les reboisements français (4 sapins - 4 épicéas - 2 pins - 1 mélèze et 1 douglas). Mais les graines restant disponibles ont été utilisées à des essais de germination, en cases de végétation à seul éclairage latéral, en 1963 et en 1966. Voici, sommairement décrit, le dispositif adopté :

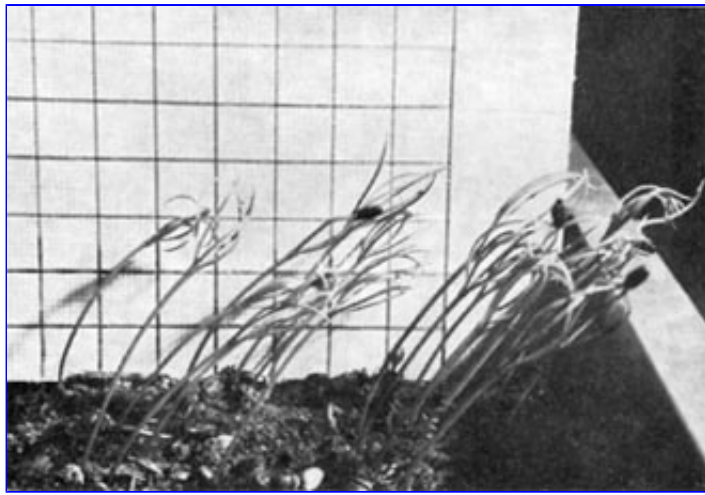
En 1963, une longue caisse couverte, mais ouverte partiellement d'un seul côté, remplie d'un sol naturel non fumé (du type pseudogley), a reçu 12 lots de 100 graines chacun. Les espèces utilisées étaient les suivantes : *Abies pectinata* (races du jura et de l'Aude) - *Abies grandis* - *Abies nordmanniana* - *Picea excelsa* (races du jura et des Alpes du Sud) - *Picea omorica* - *Picea sitchensis* - *Pinus laricio corsicana* - *Pinus strobus* - *Larix leptolepis* - *Pseudotsuga douglasii*.

Dans cette caisse, qui recevait par un dispositif de chicanes très sommaire les précipitations naturelles, la répartition, complexe, de la lumière était difficile à déterminer de façon précise. Cependant, grâce à des mesures effectuées par divers types de temps, avec une cellule, il est possible de dire que les sujets se développant dans la partie la mieux éclairée recevaient, en lumière horizontale, environ 20 % d'éclairage relatif vers l'extérieur, et environ 1 % d'éclairage relatif vers l'intérieur. Ceux se développant dans la partie la moins bien éclairée recevaient environ 5 % d'éclairage relatif vers l'extérieur, et environ 0,05 % d'éclairage relatif vers l'intérieur. De toutes façons, il existait une différence importante entre l'éclairage régnant sur les faces internes et externes des jeunes tiges.

Dans le cours de l'été 1963, on a constaté que toutes les espèces manifestaient un phototropisme net ; les axes hypocotylés s'orientaient vers la lumière, ainsi, du reste, que les cotylédons. On ne pouvait invoquer ici une action unilatérale sur le bourgeon terminal, ou sur l'apex, puisque tous ces résineux manifestaient une germination épigée. Cette orientation montrait bien également que les sujets possédaient une auxine sensible à la lumière, d'un genre analogue à celle, bien connue, du coléoptile d'avoine. (En fait, CLARK et BONGA, dès 1962, avaient détecté une telle auxine sur un sapin américain en utilisant la chromatographie et le test *Avena*). Par ailleurs, se trouvaient confirmées les observations de GALSTON, BRIGGS, et collaborateurs (1949-1964), au sujet de l'action orientante de la lumière sur l'ensemble de l'axe en cours de développement. Toutefois, on doit remarquer que ces auteurs avaient surtout opéré sur des coléoptiles de graminées.

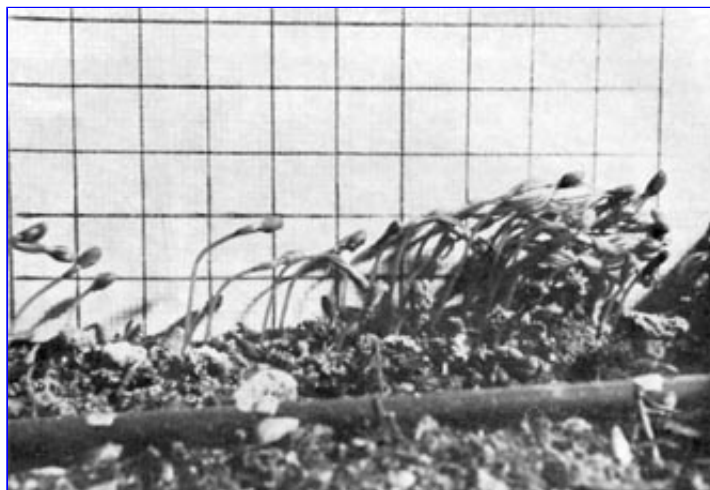


**FIG. 1.** Phototropisme juvénile de *Pinus laricio austriaca* (Champagne).



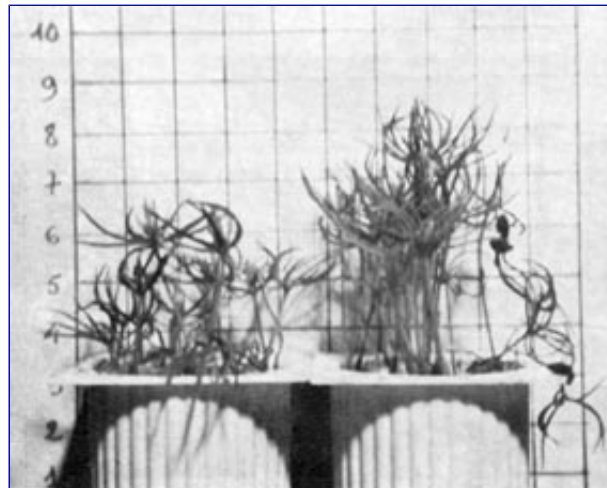
**FIG. 2.** Phototropisme juvénile de *Pinus sylvestris* (Champagne).

Dans le cours de l'année 1966, des essais de germination et de croissance en case de végétation à humidification constante, remplie de terre de bruyère et soumise à un seul éclairage latéral, ont été recommencés sur les espèces suivantes : *Abies pectinata*, race de l'Aude - *Picea excelsa*, race du Jura - *Pinus strobus* - ainsi que sur deux nouvelles espèces : *Pinus laricio austriaca* et *Pinus sylvestris*. Là aussi, le phototropisme est très net ; mais il revêt un caractère différent suivant les espèces : tiges rectilignes et obliques pour celles du genre *Pinus*, fortement courbées pour celles du genre *Picea*, à forme approximativement en S, pour celles du genre *Abies*. Les photographies n° 1, 2 et 3 sont démonstratives à ce sujet .



**FIG. 3.** phototropisme juvénile de *Picea excelsa* (Jura).

Il est à noter également que, pendant leur période phototropique, les jeunes résineux semblent, très logiquement, manifester une réaction d'allongement quand on les abrite circulairement (Photographie n° 4).

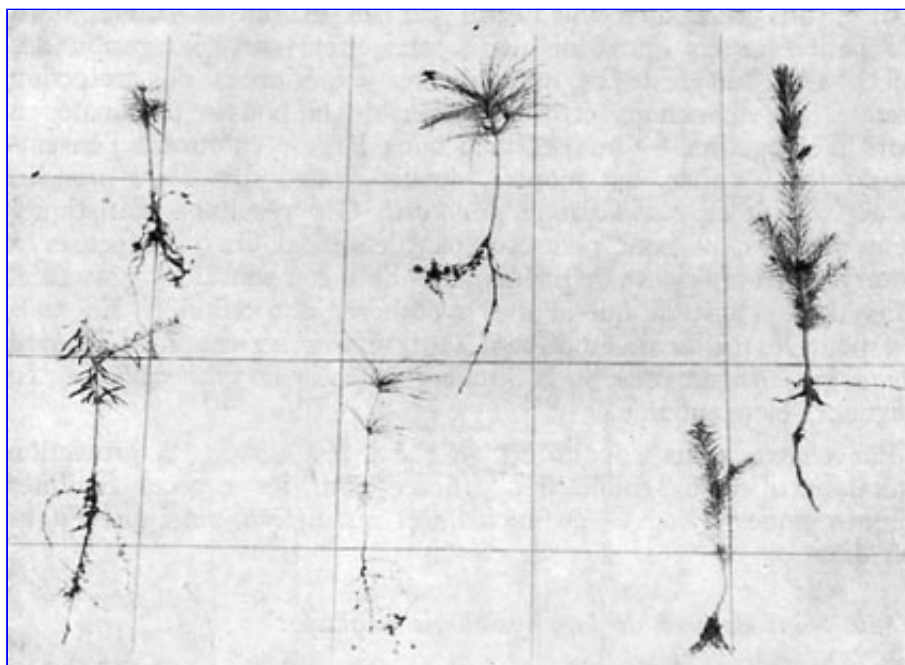


**FIG. 4.** Pendant sa " période phototropique ", *Picea excelsa* s'allonge en abri circulaire latéral (à droite). Comparer au témoin, non abrité (à gauche).

\*\*

Qu'allait-il advenir de ces petits arbres ? allait-on, artificiellement, obtenir des sujets flexueux, ou tortillards ? leur évolution était attendue avec une certaine curiosité. Or, dès l'année 1965 (pour les semis de l'année 1963), on a remarqué que les sapins développaient, du côté ombragé, un bourgeon latéral qui donnait naissance à une pousse verticale, devenant axe principal, et *non phototropique*. Cette évolution est observable, parfois, dans la nature, sur des régénérations de sapin, en lisière, et sous des couverts denses et bas. Les autres espèces (sauf le mélèze, disparu presque totalement sous cette lumière insuffisante), semblaient se *redresser* simplement ; cependant, on remarquait, en début de saison, une très légère tendance persistante au phototropisme, avec, parfois, développement d'un rameau latéral du côté éclairé. En 1966, le redressement s'est absolument maintenu.

C'est donc, très précocement (dès la 3 ou dès la 4e année) que les résineux en expérience perdraient leur faculté de s'orienter vers la lumière, ainsi qu'on le constate, dans la pratique, pour des sujets âgés de quelques années. En tous cas, la photographie n° 5, prise en fin d'année 1965 (à la fin de la 3e année de croissance) semble bien démonstrative à ce sujet.



**FIG. 5.** Sujet de 3 ans d'*Abies pectinata* (à gauche) - de *Pinus strobus* (au centre) et de *Picea excelsa* (à droite).

Rangée supérieure : plein découvert.

Rangée inférieure : case de végétation à seul éclairage latéral, la lumière vient de droite.

Comparer, pour l'épicéa, avec la figure n° 3.

Une exception est cependant à faire pour le pin sylvestre, qui, dans des conditions de souffrance, semble-t-il, et jusqu'à un âge avancé, peut recouvrer cette tendance phototropique, ou devient flexueux, d'une façon assez indéterminée (1).

(1) Toutes ces observations sont, évidemment, effectuées en conditions d'éclairage naturel (quelques milliers de lux en lumière

horizontale) ; on peut les retrouver, dans certains cas, en forêt : jeunes régénérations de lisière, sous des strates végétales denses, notamment.

Quand on emploie un éclairage artificiel, nettement plus faible, on arrive à différencier, chez *Pinus sylvestris*, des groupes de sujets insensibles à la lumière latérale, et d'autres qui manifestent un phototropisme plus ou moins marqué. La mesure de l'angle d'inclinaison est effectuée, comme pour le coléoptile d'avoine, au bout de quelques jours. La proportion de ces divers groupes de sujets dans des lots de graines suffirait à caractériser leur origine, et même à prévoir le comportement ultérieur des jeunes arbres (inclinaison du tronc, flexuosité, maintien de l'aptitude phototropique, etc...) (SCHMIDT - KARSCHON).

\*\*

Bien que portant sur un nombre réduit de sujets, ces observations présentent un certain intérêt :

### 1° du point de vue de la sylviculture :

Si les résineux, au bout de quelques années, ne manifestent plus de réaction à la lumière latérale, on peut penser qu'un abri circulaire (du genre de celui fourni par les arbres de lisière, dans une petite trouée) sera, lui aussi, sans effets sur l'élongation des sujets. C'est du reste ce que diverses expériences de protection latérale (par manchons étroits, autour de la pousse terminale en cours d'élongation - ou par manchons larges, entourant l'ensemble du jeune sujet), ont montré, depuis 3 ans, sur *Abies grandis*, *Picea excelsa* et *Pseudotsuga douglasii*. Ces résultats, statistiquement négatifs, ne sont peut-être pas définitifs. On peut penser à l'intervention ultérieure de phénomènes de " compensatory growth ". Mais il ne s'agit là que d'une hypothèse, non vérifiée. En tous cas, pour les résineux étudiés, il faut réviser sérieusement le vieil adage qui affirme que " la lumière ralentit la croissance ", en longueur, bien entendu.

Par contre, nous l'avons dit (R.F.F., fév. 1965), la protection latérale artificielle semble très efficace pour les espèces feuillues phototropiques (*Quercus pedunculata* et *sessiliflora*, ainsi que *Fagus sylvatica*).

### 2° du point de vue de la physiologie végétale :

Que de très jeunes résineux soient phototropiques, de la même façon que des feuillus, jeunes ou adultes, rentre dans le cadre général des conceptions physiologiques sur le rôle des auxines, leur sensibilité à la lumière, etc.

Mais que les mêmes résineux, au bout de quelques années, deviennent insensibles à l'action de la lumière latérale semble bien moins admissible. D'où vient la perte de cette faculté ? Leur auxine n'est pas modifiée, CLARK l'a montré sur des sujets plus âgés, et cependant, elle ne paraît plus réagir à la lumière.

Une suggestion, que nous avons déjà formulée, serait que les formations de protection : l'épiderme avec sa cuticule, et le suber, même au moment de la croissance terminale et surtout intercalaire, pourraient par leur opacité, variant avec l'espèce, l'âge et la station, diminuer tellement la quantité de lumière qui atteint les couches de cellules en voie de multiplication active et d'allongement que cette lumière n'aurait plus aucune action freinatrice. Nous avons déjà émis cette hypothèse, à propos du comportement de deux chênes (*Quercus pedunculata* et *Quercus sessiliflora*) dont les formations de protection, dans des conditions de station identiques, sont inégalement transparentes ; la plus opaque correspondant à l'espèce la plus longue en plein découvert: *Quercus pedunculata*.

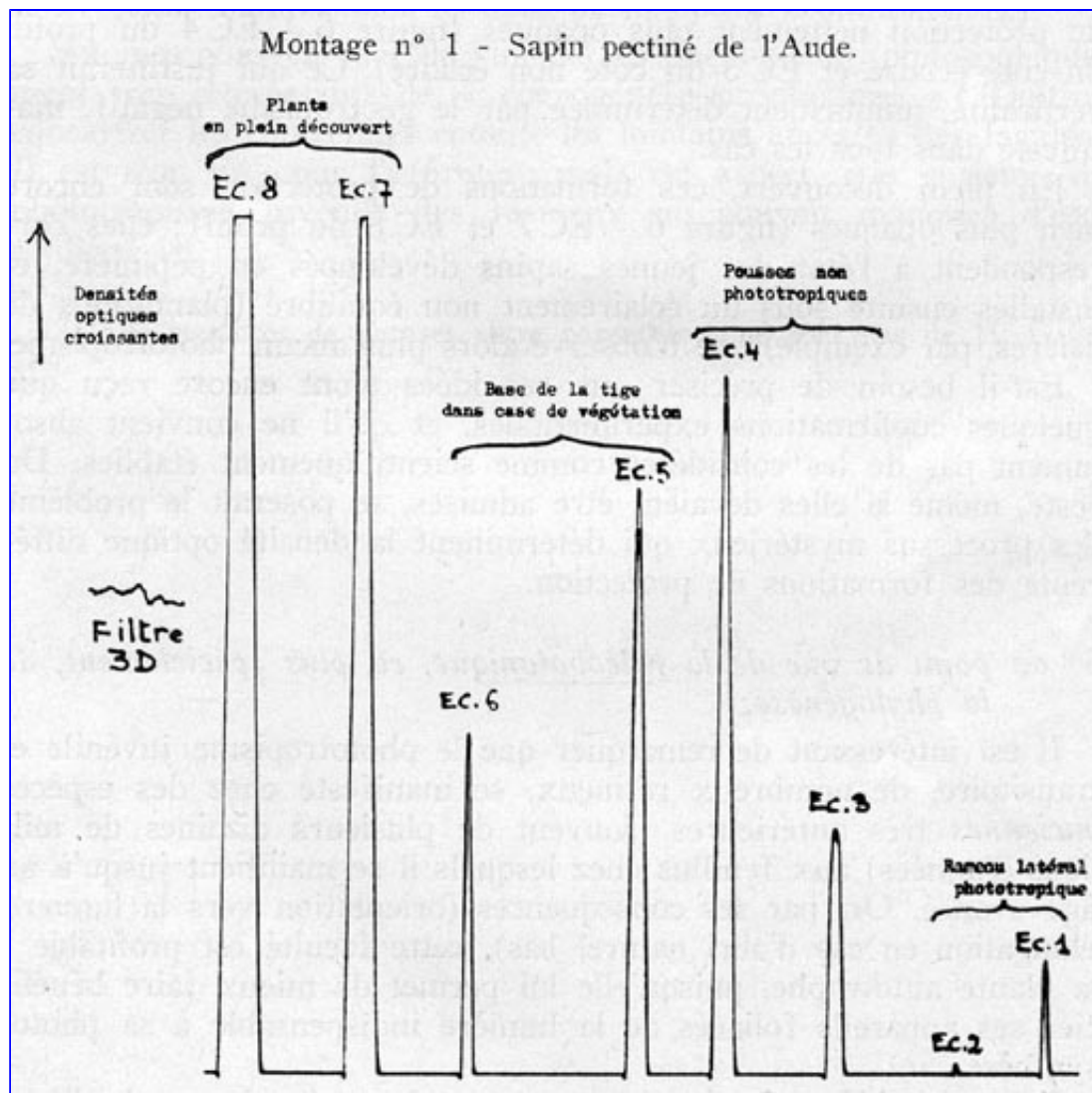
Grâce au microdensitomètre du CNRF de Nancy, très aimablement mis à notre disposition par MM. VENET et POLGE, nous avons pu faire faire quelques mesures de la " densité optique " (exprimée par le logarithme de l'inverse du facteur de transmission optique) des formations de protection des résineux en observation. Pour *Abies pectinata*, par exemple, l'ancien axe unique semblant, en éclairage latéral, continuer à s'orienter vers la lumière, a des écorces d'une densité optique faible, justifiant ce type de réaction (figure 6 - EC 1 du profil densitométrique). Par contre, l'axe latéral devenant, au cours de la 3e année, non phototropique, a des formations de protection nettement plus opaques (figure 6 - EC 4 du profil, du côté éclairé et EC 3 du côté non éclairé). Ce qui justifierait sa, verticalité, uniquement déterminée par le géotropisme négatif, manifeste dans tous les cas.

En plein découvert, ces formations de protection sont encore bien plus opaques (figure 6 - EC 7 et EC 8 du profil) ; elles correspondent à l'état des jeunes sapins développés en pépinière, et installés ensuite sous un éclairage non équilibré (plantations de lisières, par exemple) ; on n'observe alors plus aucun phototropisme.

Est-il besoin de préciser que ces idées n'ont encore reçu que quelques confirmations expérimentales, et qu'il ne convient absolument pas de les considérer comme scientifiquement établies. Du reste, même si elles devaient être admises, se poserait le problème des processus mystérieux qui déterminent la densité optique différente des formations de protection.

### 3° du point de vue de la paléobotanique, et, plus spécialement, de la phylogénèse :

Il est intéressant de remarquer que le phototropisme juvénile et transitoire, de nombreux résineux, se manifeste chez des espèces *anciennes* très antérieures (souvent de plusieurs dizaines de millions d'années) aux feuillus chez lesquels il se maintient jusqu'à un âge avancé. Or, par ses conséquences (orientation vers la lumière, élongation en cas d'abri naturel bas), cette faculté est profitable à la plante autotrophe, puisqu'elle lui permet de mieux faire bénéficier ses appareils foliacés de la lumière indispensable à sa photosynthèse.



**FIG. 6.** La densité optique des formations de protection de segments homologues d'*Abies pectinata* semble en relation avec leur phototropisme. Le niveau 3 D indique un facteur de transmission optique de  $1/1000^e$ . (Profils densitométriques de H. POLGE.)

Selon les idées classiques concernant les mécanismes de l'évolution, ce caractère utile aurait dû apparaître progressivement, par sélection " à partir du fortuit ". Et l'on devrait constater que les espèces ligneuses, au fur et à mesure de leur apparition, présentent un phototropisme persistant de plus en plus marqué.

Or, nous nous trouvons, peut-être, devant l'un de ces cas particuliers où, selon la définition qu'en donne le biologiste J. ROSTAND, " ce sont les caractères de l'embryon, ou du jeune - donc transitoires chez l'ancêtre - qui persisteront chez le descendant jusque dans l'âge adulte, pour s'intégrer au type normal de l'espèce ".

Cette notion a, déjà, été introduite par H. GAUSSEN (1937-1945), à propos, précisément, de ses observations sur l'évolution de divers conifères, et, dans la théorie très originale (bien que peu connue dans notre pays) qu'il a élaborée, cet auteur s'exprime ainsi :

" dans une espèce (ou dans un phylum, plus généralement), un caractère susceptible d'évolution (le phototropisme dans le cas actuel) apparaît plus développé chez le jeune que chez l'adulte. *Le jeune indique donc le sens de la future évolution* " (2).

Sommes-nous en face de l'un de ces phénomènes, philosophiquement très intéressants de " coenogénèse prophétique " ? Doit-on considérer les conifères comme les lointains ancêtres des fagales ? Il est trop tôt pour l'affirmer ; mais cet aspect, très curieux, du phototropisme juvénile des résineux ne pouvait manquer d'être souligné ici.

(2) Les membres de phrases entre parenthèses ne sont pas de H. GATSEN.