

Que savons-nous de l'accroissement en épaisseur des arbres ? [fin]

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

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Journal forestier suisse : organe de la Société Forestière Suisse**

Band (Jahr): **67 (1916)**

Heft 3-4

PDF erstellt am: **27.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-785573>

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.

observée personnellement: simplement d'après une description qui lui en aurait été faite. Elle semble reposer sur des caractères inconstants et de peu de valeur.

Il s'agit de sapins dont toutes les branches de premier ordre sont dans un seul plan. Ce type bien connu de tout forestier est fréquent dans nos sapinaies. C'est celui qui se produit quand la cime d'un jeune plant ayant disparu accidentellement, elle est remplacée par une branche. Celle-ci, devenue pousse terminale, conserve pendant quelques années les caractères morphologiques d'un rameau. Puis, au bout de peu de temps, ceux-ci s'atténuent, la ramification devient normale et la tige entière aussi.

Il ne s'agit, dans ce dernier cas, que d'une variation passagère, due à l'ablation de la partie supérieure de l'axe principal, sous l'influence d'une cause étrangère. Aussi est-il bien superflu de créer une dénomination nouvelle et d'encombrer la nomenclature par des différenciations sans utilité aucune. *H. Badoux.*



Que savons-nous de l'accroissement en épaisseur des arbres ?

Par M. le Dr *Paul Jaccard*, professeur à Zurich.

(Fin.)

Forme résultant de l'accroissement en épaisseur.

La forme acquise par les arbres au cours de leur croissance en épaisseur semble, au premier abord, si complètement indépendante de leur structure anatomique, qu'il paraît naturel d'en chercher la raison dominante en dehors de la plante elle-même.

L'explication la plus séduisante qu'on en donne consiste à envisager la forme spécifique des arbres et de leurs organes *comme le résultat de la sélection naturelle* : Tandis que la proportion relative des vaisseaux et du parenchyme est intimement liée aux conditions de nutrition et de transpiration, *la distribution de la substance ligneuse*, en particulier celle des fibres, qui sont les éléments ligneux par excellence, serait, d'après cette manière de voir, *dominée par des exigences mécaniques*.

Par sélection naturelle, les arbres seraient arrivés à réaliser peu à peu *la forme mécaniquement la plus avantageuse*, c'est-à-dire présentant, vis-à-vis des deux agents mécaniques auxquels

ils sont soumis, la pesanteur et le vent, *le maximum de résistance avec le minimum de matériel.*

Dans cette hypothèse, la tige, étant parallèle à la direction de la pesanteur, serait façonnée surtout par le vent agissant sur la cime et les branches, lequel, en provoquant *des tensions et des compressions*, c'est-à-dire des efforts mécaniques, *déterminerait en chaque point l'apport de nourriture et l'activité cellulaire nécessaires pour assurer la résistance du tronc.* La forme acquise ainsi par le tronc des arbres serait, d'une manière générale, *celle d'un fût d'égale résistance, construit avec le minimum de matériel.*

Cette conclusion généralement admise, en particulier par les forestiers, est celle à laquelle arrive *A. Metzger* dans un mémoire devenu classique : *Le vent comme facteur dominant de la forme des arbres.*¹

Envisageant les principaux „types de croissance“ correspondant aux diverses conditions réalisées dans la culture forestière, *Metzger* constate que dans chaque cas, qu'il s'agisse d'arbres isolés et garnis de branches jusque vers la base, ou bien d'individus croissant en massifs serrés et pourvus d'une cime courte portée par un fût dénudé ; qu'il s'agisse enfin d'exemplaires dominants ou de balivaux, la forme du tronc, malgré les différences sensibles qu'elle présente dans ces diverses conditions de croissance, réalise toujours le plus haut degré de résistance avec le minimum de substance ligneuse.

Dans un travail publié en 1912 par le *Journal forestier* : „*La forme des arbres est-elle vraiment déterminée par le vent ?*“, j'ai montré qu'il était parfaitement possible d'expliquer les variations de „plénitude“ du tronc dues au développement plus ou moins grand de la cime et à son déplacement en hauteur, *sans faire intervenir l'action du vent.*

Dans des travaux plus récents,² après avoir montré l'insuffisance de la théorie de *Metzger*, j'ai émis l'hypothèse que ce sont

¹ Mündener forstliche Hefte, 1893.

² *Eine neue Auffassung über die Ursachen des Dickenwachstums der Bäume.* *Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft.* München, 1913. Puis, dans le même journal, août/septembre 1915 : *Neue Untersuchungen über die Ursachen des Dickenwachstums* ; enfin tout dernièrement, dans la *Revue générale de botanique*, Paris, décembre 1915 : *Sur les causes déterminant la forme des arbres.*

avant tout des facteurs physiologiques actuels, en particulier les exigences du transport de l'eau qui, dans un arbre à cime régulière et à croissance concentrique, déterminent la forme du tronc. Je crois avoir établi, par exemple, que chez un grand épicéa de haute futaie, dont la cime se dessèche vers la base à mesure qu'elle s'accroît par son sommet, le tronc dénudé présente assez exactement *le caractère d'un fût d'égale capacité conductrice de l'eau*, mais généralement pas celui d'un fût d'égale résistance dans toute sa hauteur.

En faisant agir, au centre de gravité de la cime d'un sapin ou d'un épicéa, une force fléchissante donnée, on constate par le calcul que l'effort de flexion correspondant aux divers diamètres du tronc au-dessous des branches vertes, n'est pas uniforme comme le voudrait la théorie de Metzger. Dans tous les exemplaires examinés, j'ai constaté qu'il existe, à quelques mètres au-dessus du sol, *une zone où la résistance du tronc* est sensiblement plus faible qu'elle ne l'est dans sa portion supérieure, au-dessous des premières branches vertes, et surtout à sa base, entre 1 et 3 m au-dessus du sol.

Lorsque, s'adressant à des arbres d'âge très inégal, on donne dans chaque cas à la force fléchissante, supposée agir au centre de gravité de la cime, une intensité proportionnée au développement des branches qui forment la surface d'application du vent, on remarque aussitôt que l'effort, soit *le travail de flexion auquel le tronc se trouve soumis*, diminue lorsque les dimensions de l'arbre augmentent. Les grands arbres, en particulier ceux qui vivent isolés, à condition qu'ils restent parfaitement sains, ont, *relativement au développement de leur cime*, une résistance bien supérieure aux individus plus jeunes et moins épais.

Ceci nous montre que la plupart des arbres, *loin de travailler avec économie*, sont des thésauriseurs, accumulant dans leur tronc une quantité de substance ligneuse bien supérieure à celle qu'exige leur solidité vis-à-vis de l'action normale du vent. D'autre part, comme ils ne résistent généralement pas aux actions mécaniques exceptionnelles, telles que celles dues aux ouragans ou au poids des neiges tardives du printemps, on ne voit pas très bien de quel avantage ils sont redevables à la sélection naturelle.

La théorie de Metzger aurait eu certainement moins de vogue

si les belles études de *R. Hartig* sur l'action morphogène due à la pression du vent et à la pesanteur n'avaient paru lui donner une base physiologique solide.

En montrant expérimentalement que le côté concave et comprimé d'une tige, ployée fréquemment dans une direction constante par un vent dominant, s'accroît plus rapidement que le côté opposé et présente en outre une structure anatomique particulière (bois rouge) considérée comme résistante à la compression, *Hartig* fournissait aux partisans de l'explication mécanique de la forme des arbres des arguments en apparence décisifs.

Du moment que la compression longitudinale provoquée par la flexion répétée d'une tige est capable d'accélérer son accroissement, il paraissait naturel d'attribuer au vent le pouvoir d'influer sur la forme des tiges en déterminant en chaque point une intensité de croissance proportionnelle à son action mécanique. Toutefois, la question est loin d'être aussi simple :

- 1° Tout d'abord, ainsi que je l'ai établi par de nombreuses expériences, *il n'y a pas proportionnalité constante* entre la force fléchissante, soit l'effort de flexion, et l'accélération de croissance. La même force suivant son intensité peut déterminer des réactions tout à fait différentes.
- 2° *en l'absence de tout effet de flexion*, une accélération de croissance s'observe régulièrement sur le côté concave d'une tige, d'une branche, ou d'une racine courbée ;¹
- 3° si l'action mécanique du vent réglait en chaque point de la tige l'intensité de la croissance, logiquement, la forme des arbres devrait, en chaque contrée, varier conformément au régime des vents locaux ; les troncs à structure parfaitement concentrique et à forme régulière devraient faire l'exception ;
- 4° ceci posé, on se trouve en présence du dilemme suivant, ou bien la forme des arbres est déterminée par l'action mécanique du vent *agissant actuellement* sur eux ; dans ce cas, le rôle de la sélection naturelle ne se conçoit plus ; ou bien, les partisans de la théorie finaliste ont raison, c'est la sélection naturelle qui, par élimination successive, conduit

¹ Ajoutons que, contrairement à ce que l'on admit pendant longtemps le *bois rouge*, développé sur le côté comprimé des tiges et des branches des conifères, est *moins résistant à la compression* que le bois blanc. (D'après les déterminations de Janka.)

à la création d'une forme mécaniquement parfaite, transmise par hérédité comme un caractère organique de l'espèce, et devenant, par ce fait même, *indépendante des conditions extérieures* vis-à-vis desquelles elle réalise une adaptation définitive.

Comme on le voit, la théorie que nous critiquons présente une contradiction logique qu'il importe de mettre en lumière et qui se retrouve d'ailleurs dans l'esprit de tous ceux qui, ne pouvant nier l'influence morphogène des facteurs actuels, persistent à voir dans chaque structure, avant tout, une adaptation conforme aux fins de l'espèce, plutôt que le résultat d'un déterminisme rigoureux actuellement agissant.

* * *

Des divers facteurs qui, par leur action simultanée, concourent à la croissance des plantes, tantôt l'un, tantôt l'autre exerce une action prépondérante et confère à la végétation son caractère le plus accusé. Tandis que la nature du sol paraît dominante dans la formation des bruyères, l'humidité dans celle des tourbières et des marais, c'est à la lumière surtout que la brousse et le maquis doivent leurs particularités.

Ce qu'on observe à propos de la physionomie des végétaux est également vrai lorsqu'il s'agit de leur physiologie, et le même principe entre en jeu, qu'il s'agisse de la forme générale des arbres ou de la forme de leurs organes, envisagés séparément.

Ce sont les relations chimiques qui s'établissent entre la cime feuillée des arbres et le milieu aérien éclairé qui, jointes à l'influence du sol sur les racines, déterminent leur structure rayonnée et concentrique.

L'air et la lumière, les deux agents de la respiration et de l'assimilation, étant répartis d'une façon uniforme et symétrique tout autour de la cime,¹ celle-ci prend forcément une disposition rayonnée régulière, d'où résulte la structure rayonnée du tronc.²

¹ Nous avons en vue ici *la lumière diffuse* dont le maximum d'intensité correspond au zénith et qui, plus que la lumière solaire directe, règle la marche de l'assimilation et de la transpiration chez les arbres de la zone tempérée.

² Des conditions analogues déterminent également la forme des „animaux-plantes“, des anémones de mer et des coraux, voir celle des astéries et des oursins reposant quasi immobiles au fond des mers. Ce sont bien les relations nutritives qui s'établissent *d'une façon symétrique dans toutes les directions de l'espace entre ces organismes et le milieu ambiant, qui déterminent leur structure rayonnée.*

Quant aux branches horizontales, *leur structure excentrique et bilatérale est due à l'action permanente de la pesanteur*, laquelle engendre, sur les deux faces opposées de ces organes, des tensions et des compressions longitudinales qui retentissent d'une manière continue sur l'activité du cambium.

Si nous envisageons maintenant, non plus la *forme générale* résultant de la symétrie rayonnée et de la structure concentrique du tronc, mais plus spécialement la *raison des variations d'épaisseur de ses couches d'accroissement* en rapport avec le développement des branches et des feuilles, le rôle dominant doit être, à mon avis, attribué à *la circulation de l'eau*.

Partant du point de vue que la continuité du transport de l'eau dans un arbre dépend de l'existence, à tous les niveaux du tronc, d'une *surface conductrice*¹ proportionnée au développement des branches et de leurs organes transpiratoires, j'en conclus que, dans un épicéa ou un sapin à cime surélevée, le fût doit augmenter d'épaisseur d'une façon plus rapide au-dessous des premières branches vertes que vers sa base pour réaliser une surface annulaire conductrice égale à celle des portions inférieures du tronc. Chez les conifères indigènes, en particulier chez l'épicéa et le sapin, cette surface est assez exactement proportionnelle à la *surface annulaire*, c'est-à-dire à la section transversale des derniers anneaux. En partant de ce postulat, je calculai la forme que devrait avoir le tronc d'un épicéa répondant à la condition énoncée ci-dessus et qui soit *un fût d'égale capacité conductrice de l'eau*.

Le résultat de mes calculs, traduit graphiquement, me conduisit à une forme de tronc présentant, avec celle d'arbres croissant dans les conditions admises pour mon arbre théorique, une ressemblance tout à fait satisfaisante, en particulier un quotient de forme très voisin.

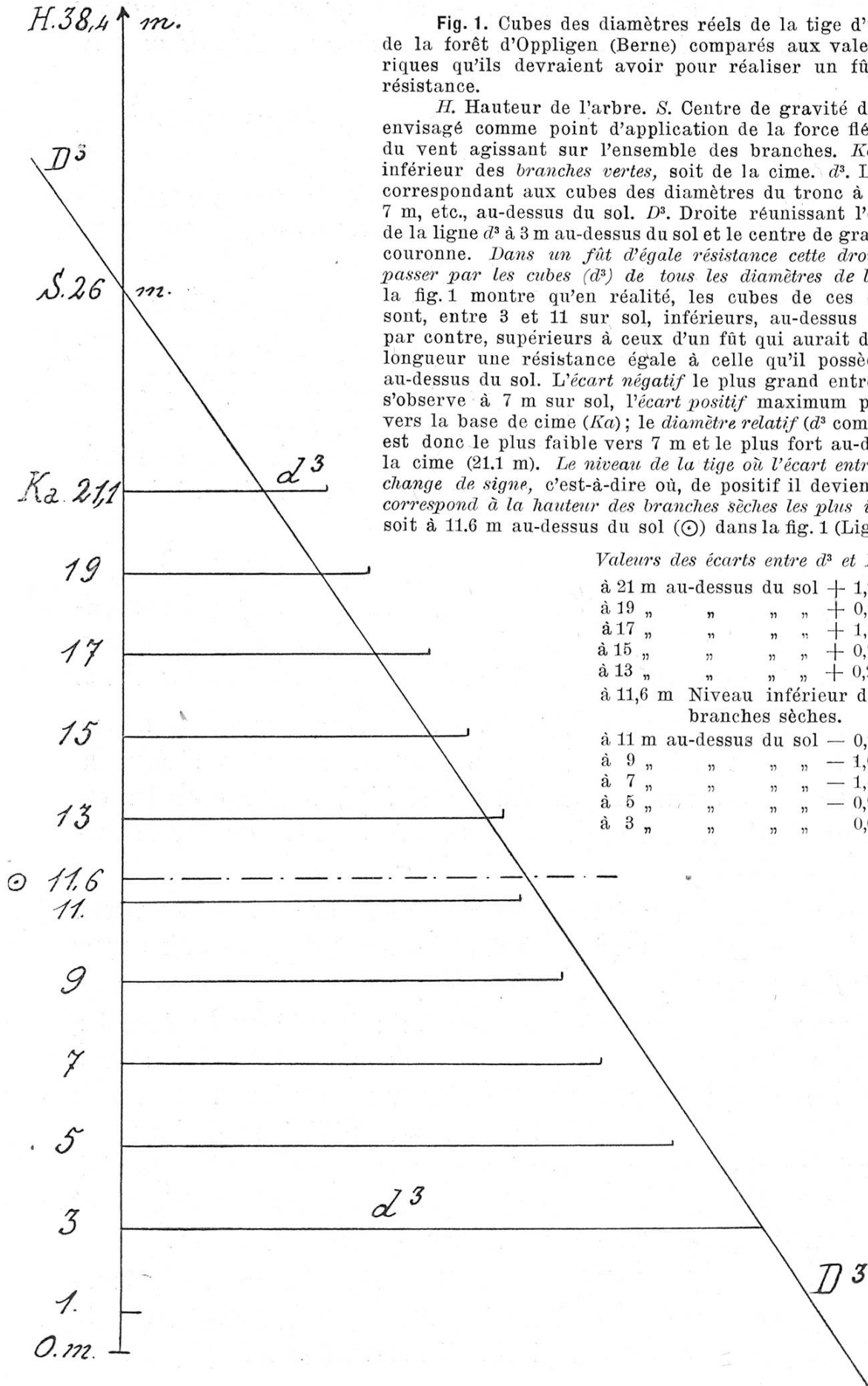
Encouragé par cette constatation, il me restait à déterminer la valeur effective de la surface annulaire correspondant aux divers niveaux du tronc chez un certain nombre de sapins et d'épicéas.

Les chiffres obtenus à la suite de nombreuses mesures microscopiques établissent que, d'une façon générale, la section transversale des derniers anneaux, soit leur surface annulaire, présente

¹ Je désigne sous ce nom la surface formée, en chaque point du tronc, par la section transversale de l'ensemble des vaisseaux ou des trachéides conductrices de l'eau des 3 ou 4 dernières couches annuelles.

Fig. 1. Cubes des diamètres réels de la tige d'un épicéa de la forêt d'Oppligen (Berne) comparés aux valeurs théoriques qu'ils devraient avoir pour réaliser un fût d'égale résistance.

H. Hauteur de l'arbre. *S.* Centre de gravité de la cime envisagé comme point d'application de la force fléchissante du vent agissant sur l'ensemble des branches. *Ka.* Niveau inférieur des *branches vertes*, soit de la cime. *d³*. Longueurs correspondant aux cubes des diamètres du tronc à 3 m, 5 m, 7 m, etc., au-dessus du sol. *D³*. Droite réunissant l'extrémité de la ligne *d³* à 3 m au-dessus du sol et le centre de gravité de la couronne. Dans un fût d'égale résistance cette droite devrait passer par les cubes (*d³*) de tous les diamètres de la tige. Or la fig. 1 montre qu'en réalité, les cubes de ces diamètres sont, entre 3 et 11 sur sol, inférieurs, au-dessus de 11 m, par contre, supérieurs à ceux d'un fût qui aurait dans toute longueur une résistance égale à celle qu'il possède à 3 m au-dessus du sol. L'écart négatif le plus grand entre *d³* et *D³* s'observe à 7 m sur sol, l'écart positif maximum par contre vers la base de cime (*Ka*); le diamètre relatif (*d³* comparé à *D³*) est donc le plus faible vers 7 m et le plus fort au-dessous de la cime (21.1 m). Le niveau de la tige où l'écart entre *d³* et *D³* change de signe, c'est-à-dire où, de positif il devient négatif, correspond à la hauteur des branches sèches les plus inférieures soit à 11.6 m au-dessus du sol (⊙) dans la fig. 1 (Ligne -----)



Valeurs des écarts entre d^3 et D^3

à 21 m au-dessus du sol	+ 1,20
à 19 " " " "	+ 0,92
à 17 " " " "	+ 1,12
à 15 " " " "	+ 0,70
à 13 " " " "	+ 0,20
à 11,6 m Niveau inférieur des branches sèches.	
à 11 m au-dessus du sol	- 0,76
à 9 " " " "	- 1,01
à 7 " " " "	- 1,42
à 5 " " " "	- 0,90
à 3 " " " "	0,00

un minimum à quelques mètres au-dessus du sol, *tandis qu'elle augmente à la fois vers la portion supérieure du fût et vers sa base.*

L'élargissement *relatif* du fût dans sa portion supérieure ressort très nettement lorsqu'on compare, au moyen d'une méthode graphique particulière (voir la figure n° 1), la forme réelle du tronc de sapins ou d'épicéas de haute futaie avec celle qu'elle devrait avoir pour réaliser un fût d'égale résistance.

Grâce aux nombreux documents qui ont été mis aimablement à ma disposition par M. le professeur *A. Engler*, directeur de la Station centrale d'essais forestiers, et par son adjoint, M. *Ph. Flury*, il m'a été possible d'établir que *l'élargissement relatif du tronc*, mis en évidence par la méthode susmentionnée, se manifeste régulièrement *à partir du niveau des branches sèches les plus inférieures.*

Il paraît légitime d'en conclure que l'augmentation proportionnellement plus forte du diamètre du fût dans sa portion supérieure, est nécessaire pour maintenir constante *la surface annulaire, réduite par les branches sèches encore attenantes au tronc.*

En enfonçant, dans la tige de divers arbres, de petits bâtons de verre, qui réduisent, comme le font les branches sèches, la section conductrice utilisable, j'ai réussi à provoquer chez les organes ainsi traités *une augmentation très sensible de l'accroissement en épaisseur.*

Reste à expliquer l'élargissement majoré de la base du tronc. L'opinion courante est que cet élargissement est nécessaire pour ancrer l'arbre au sol.

Remarquons cependant que, dans les sols sableux ou dans les stations rocheuses, cet élargissement n'empêche pas les arbres d'être arrachés fréquemment par des vents violents. Son rôle physiologique est aussi évident que son utilité mécanique, et l'on voit sans peine que l'élargissement en question correspond à l'étalement des racines nécessaire pour assurer la nutrition et spécialement l'absorption de l'eau dans de pareils terrains.

D'autre part, les balancements de la tige dus au vent, devenant de moins en moins sensibles à mesure que le tronc augmente d'épaisseur, on ne saurait attribuer à l'excitation mécanique ainsi

produite un épaissement qui serait sans proportionnalité avec sa cause supposée.

A mon avis, l'élargissement de la base du tronc, chez l'épicéa par exemple, est nécessaire *pour compenser, par une augmentation de la surface conductrice, le ralentissement du transport de l'eau* dû au brusque changement de direction des organes conducteurs et à l'allongement du chemin à parcourir qui en résulte.

En plaçant la circulation de l'eau au premier rang des causes qui déterminent la forme du tronc des arbres, je ne prétends pas que ce soit la seule ; il est certain que des influences mécaniques entrent également en jeu dans l'accroissement en épaisseur. Toutefois, les expériences entreprises à ce sujet me permettent de conclure que le rôle des excitations mécaniques est infiniment plus complexe qu'on ne l'imaginait.

En ployant les tiges de diverses espèces arborescentes alternativement dans deux directions opposées, à des intervalles plus ou moins éloignés, les unes pendant le jour seulement, d'autres pendant la nuit, certaines d'entre elles une fois par 24 heures, d'autres une fois par semaine seulement, en faisant varier en outre l'intensité de la force fléchissante ou celle de la traction, en opérant enfin à des moments différents de l'année (printemps, été et automne) et en variant la durée totale de l'expérience, j'ai pu obtenir des réactions très différentes, suivant l'intensité et la durée de l'excitation mécanique. Les résultats obtenus, ainsi que quelques détails sur la méthode utilisée, ont été résumés dans les *Actes de la Société helvétique des sciences naturelles*, session de Genève, 1915.

L'espace me manque pour les exposer ici. Qu'il me suffise de dire que, vis-à-vis de flexions répétées, les tiges des diverses espèces examinées sont en général très sensibles, mais réagissent de façon différente. Tandis que les unes (aulne, peuplier, ormeau) s'épaississent surtout perpendiculairement au plan de flexion, d'autres (marronnier, bouleau, robinier) s'accroissent davantage dans la direction de flexion. Le côté tendu par suite de la flexion présente régulièrement une structure anatomique différente de celle du côté comprimé, en particulier des fibres incomplètement lignifiées que j'ai désignées sous le nom de „*fibres tendues*“. La formation de ces fibres est en relation manifeste avec une réduction du nombre

des vaisseaux. Dans les portions de la tige, où l'effort de flexion est maximum, produisant alternativement sur les côtés opposés des tensions et des compressions d'une certaine intensité, la lignification d'une partie des éléments du bois peut même être complètement entravée, ainsi que la formation des vaisseaux; dans ces conditions, le cambium ne produit plus guère que des cellules quasi parenchymateuses.

Ajoutons, pour terminer, que *la méthode des flexions alternatives* permet de mettre en évidence, ce qu'on n'avait pu faire jusqu'ici, dans quelle mesure l'accroissement en épaisseur se poursuit pendant la nuit. Elle permet en outre d'établir que, dans les conifères, la formation du bois rouge et des trachéides à section arrondies qui le caractérisent ne marche pas toujours de pair avec l'augmentation d'activité du cambium, et que ces deux phénomènes peuvent dépendre de causes différentes.

Eclairé par les faits et les observations que nous venons de résumer brièvement dans cet article, nous pouvons en fait envisager toutes les manifestations de la vie végétale, désignées sous le nom d'*adaptations*, comme étant *des formes diverses de réaction vis-à-vis de conditions actuelles agissant sur les plantes*.

C'est une phase nouvelle de la botanique qui commence : Abandonnant définitivement le point de vue finaliste, faisant passer à l'arrière-plan l'influence du passé, réduisant à sa juste valeur le rôle de la sélection naturelle dans la forme des plantes la botanique moderne, appuyée sur l'expérimentation et poursuivant l'étude des conditions extérieures actuelles qui agissent sur les fonctions physiologiques des plantes, peut entrevoir le moment où seront éclaircies, jusque dans leurs détails, les causes de la diversité tant spécifique qu'individuelle des organismes végétaux.

Zurich, octobre 1915.

Institut de physiologie végétale de l'Ecole polytechnique fédérale.

