

Croissance rythmique et développement du chêne rouge d'Amérique, *Quercus rubra* L, cultivé en conditions contrôlées

P Collin, PM Badot*, B Millet

*Laboratoire de sciences végétales, Institut des sciences et techniques de l'environnement,
université de Franche-Comté, place Leclerc, 25030 Besançon cedex, France*

(Reçu le 8 avril 1995 ; accepté le 29 janvier 1996)

Summary – Rhythmic growth and development in red oak seedlings (*Quercus rubra* L) grown in controlled conditions. Under controlled culture conditions, red oak (*Quercus rubra* L) seedlings exhibited a rhythmic shoot elongation. The period was about 30 days: 15 days of shoot elongation plus 15 days of resting. The number of flushes varied from two to four under continuous light and from one to two with a 14 h photoperiod. After this growth stage, the shoot elongation ceased for a time, varying from 3 to 11 months depending on the individuals. During the first 20 days of this resting period, new leaves continued to be initiated. The stop in the shoot elongation was not a direct consequence of a rest in the meristem. Leave excision did not induce a renewal of shoot elongation, whereas gibberellic acid (GA₃) did.

growth rhythm / development / elongation / meristem / *Quercus rubra* L

Résumé – Les semis de chêne rouge cultivés en conditions contrôlées dès la germination présentent une élancement rythmique. La croissance de la tige s'effectue par vague dont la durée est d'environ 30 jours : 15 jours d'allongement sont suivis de 15 jours de non-élancement. En lumière continue, deux à quatre vagues sont observées alors que sous un éclairage journalier de 14 heures, un à deux étages seulement sont formés. Après cela, la tige cesse de croître pendant une durée qui varie de 3 à 11 mois selon les individus. L'étude histologique du méristème montre que, pendant les 20 premiers jours qui suivent cet arrêt de croissance, de nouvelles feuilles continuent à être initiées. L'arrêt de croissance de la tige n'est pas la conséquence directe de l'arrêt du fonctionnement du méristème. L'effeuillage n'entraîne pas la reprise de la croissance. La formation d'un nouvel étage peut être provoquée expérimentalement par application d'acide gibbérellique (GA₃).

croissance rythmique / développement / élancement / méristème / *Quercus rubra* L

*Correspondance et tirés à part.

INTRODUCTION

Cultivés dès la germination en jours longs et à 25 °C, le chêne pédonculé et d'autres espèces comme le hêtre produisent plusieurs vagues de croissance (*flush* des auteurs anglo-saxons) dont la durée varie de 1 à 5 semaines (Lavarenne-Allary, 1964, 1966). D'autres espèces comme le coudrier ou le frêne commun manifestent une rythmicité annuelle durant leur cycle de développement (Barnola et al, 1977 ; Lavarenne et al, 1986 ; Collin et al, 1995). Il existe ainsi une grande diversité dans l'expression des rythmes de croissance chez les végétaux de climat tempéré. Les changements de la durée de l'éclairement et/ou de la température peuvent modifier profondément les modalités de la croissance rythmique, ce qui est par exemple le cas chez le bouleau ou le saule (Lavarenne et al, 1971).

Les données de la littérature font état de l'existence d'une rythmicité de croissance chez le chêne rouge d'Amérique et chez d'autres chênes nord-américains (Farmer, 1975 ; Borchert, 1975 ; Reich et al, 1980 ; Hanson et al, 1986). Les relations qui existent, chez cette essence, entre la croissance de la tige et l'activité méristématique sont mal connues (Timbal et al, 1994). Le présent travail a pour objet de caractériser les modalités de la croissance de plantules de chênes cultivées dès la germination en conditions uniformes en étudiant parallèlement les variations d'activité organogénétique du méristème apical de la tige au cours du temps. On pourra ainsi préciser si l'organogenèse est ou non rythmique et si elle est ou non en relation avec les variations de la croissance en longueur. En outre, des expériences d'effeuillage et des traitements par l'acide gibbérellique ont été réalisés afin de tenter de restaurer la croissance pendant les périodes de repos.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel végétal

Les glands de chêne rouge, *Quercus rubra* L., ont été fournis par le service Graines et plants de l'Office national des forêts (Sécherie de la Joux, 39300 Supt, France). Ils provenaient de la récolte effectuée en forêt domaniale de Préchac (Pyrénées-Atlantiques, France).

Après élimination du péricarpe, les glands ont été désinfectés successivement par l'alcool à 70° (1 minute) et l'hypochlorite de calcium à 3,5 % (15 minutes), puis abondamment rincés. Ils ont ensuite été lavés sous eau courante pendant 48 heures (Lamond, 1978). Les glands ainsi préparés ont été mis à germer dans l'obscurité, à 25 °C dans de la vermiculite humide. Les jeunes plantes ont été transférées dans des pots de 1 L lorsque la racine a atteint 5 à 10 cm de longueur, soit 5 à 10 jours après le début de l'imbibition. Le substrat de culture utilisé était constitué de terre prélevée dans l'horizon A1 d'un sol brun de la forêt de Fontain (Lucot et Bruckert, 1992).

Conditions de culture

Les conditions de culture ont été contrôlées dès la germination. L'éclairement était fourni par des tubes fluorescents Sylvania Grolux. La densité de flux de photons était de 90 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ au niveau des pots. L'hygrométrie était comprise entre 60 et 70 %. Une série expérimentale a été soumise à une durée quotidienne d'éclairement de 14 heures (LD 14/10). La température était de 25 \pm 1 °C le jour et de 19 \pm 1 °C la nuit. Une deuxième série expérimentale a été placée en lumière continue (LL) à une température constante de 25 \pm 1 °C.

Mesures de croissance

La longueur de la tige a été mesurée tous les 3 jours à l'aide d'une règle métallique avec une précision de 0,5 mm. Les mesures ont débuté une semaine après le début de l'imbibition et ont été effectuées sur 36 plantes cultivées en régime LD 14/10 et sur 32 plantes cultivées en lumière continue (LL).

Étude histologique

Cette étude a été effectuée sur des plantes cultivées en régime LD 14/10. Des lots de neuf plantes ont été constitués au hasard au sein d'une population de 90 plantes. Du début de la germination jusqu'au 50^e jour, un lot de plantes a été sacrifié tous les 5 jours et leurs apex ont été excisés.

Les apex ainsi collectés ont été fixés par le liquide de Navashine pendant 24 heures (d'après Berlyn et Miksche, 1976). Ils sont ensuite coupés au microtome (5 μ m). Les lames sont déparaffinées et colorés à chaud (60 °C) par l'hématoxyline de Regaud pendant 30 minutes (Langeron, 1942). Une coloration de fond est obtenue par un bain de safranine pendant 1 heure.

Effeuilage et apport exogène d'acide gibbérellique (GA_3)

Cette étude a été réalisée sur des plantes cultivées en régime LD 14/10. Les traitements ont eu lieu en moyenne 75 jours après l'arrêt de l'élongation de la tige. L'apport d'acide gibbérellique (GA_3) a été réalisé en appliquant pendant 24 heures sur le bourgeon un tube Eppendorf contenant la solution à tester. L'étanchéité est assurée à l'aide de Parafilm. Les effeuillages ont été réalisés en sectionnant le pétiole à son insertion sur la tige.

RÉSULTATS

Croissance en longueur

La croissance du chêne rouge s'effectue par vague. Une vague comporte une phase d'allongement rapide et une phase de non-

élongation (fig 1a). Au cours de chaque vague, un étage est mis en place. Le nombre d'étages varie avec la durée de la photopériode. En régime LD 14/10, la moitié des plantes a produit un seul étage ; l'autre moitié des plantes a cessé de s'allonger après la formation du deuxième étage (tableau I). La figure 1b représente les variations de la vitesse de croissance de la tige au cours du temps. Pour le premier étage, la vitesse augmente rapidement pour atteindre 14 mm.jour⁻¹ puis un ralentissement est observé. Pour le second étage, les maxima observés sont inférieurs et voisins de 9 mm.jour⁻¹. La première vague de croissance dure 31 ± 1 jours, dont la moitié environ est constituée par la phase d'allongement de la tige (tableau II). En ce qui concerne le deuxième étage, la durée de la phase d'élongation est voisine (16 jours) de celle enregistrée lors de la première vague (15 jours).

En régime LL, toutes les plantes édifient au moins deux étages, 60 % d'entre elles en élaborent un troisième (tableau I et fig 1c). Un quatrième étage a été observé chez quatre plantes seulement soit 12,5 % du lot étudié. La figure 1d fournit les variations de la vitesse de croissance de la tige au cours du temps. Pour le premier étage, le maximum de la vitesse de croissance est de 15 mm.jour⁻¹. Cette valeur est de 6 mm.jour⁻¹ pour le deuxième étage et de 9,5 mm.jour⁻¹ pour le troisième.

Tableau I. Nombre de plantes ayant édifié un, deux, trois ou quatre étages en fonction des conditions de culture.

	Nombre d'étages mis en place				Effectif total
	1	2	3	4	
LD 14/10 avec 25 ± 1 °C le jour et 19 ± 1 °C la nuit	18	18	0	0	36
LL à 25 ± 1 °C	0	9	19	4	32

Exception faite du nombre d'étages formés, la croissance du chêne rouge d'Amérique en régime d'éclaircissement continu s'effectue selon des modalités voisines de celles observées sous un éclaircissement journalier de 14 heures. Les durées des phases d'allongement et de non-élonga-

tion et les longueurs des premier et deuxième étages ne sont pas significativement différentes (tableau II). En ce qui concerne le troisième étage, sa durée de croissance et sa longueur apparaissent similaires à celles des deux vagues précédentes. Lorsqu'un quatrième étage est

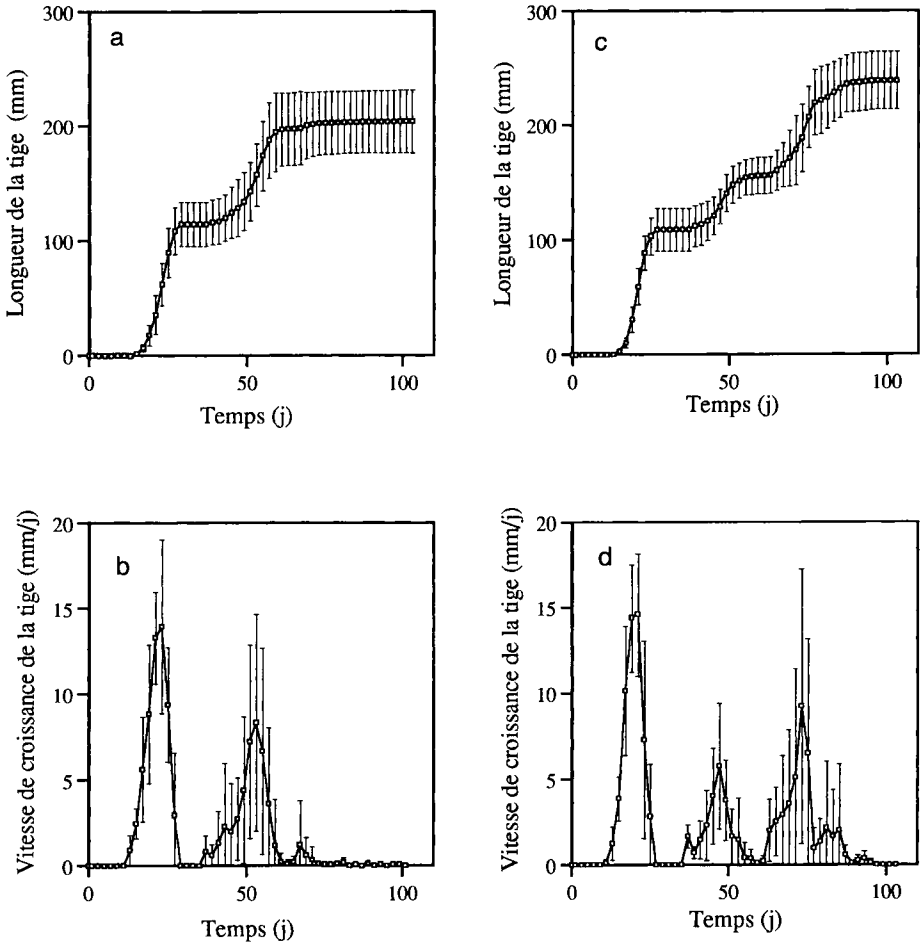


Fig 1. Variations de la longueur moyenne de la tige (a et c) et de la vitesse de croissance (b et d) en fonction du temps chez le chêne rouge d'Amérique, *Quercus rubra* L ; a et b. plantes cultivées en régime LD 14/10 ($n = 18$) ; c et d. plantes cultivées en régime d'éclaircissement continu LL ($n = 19$). Dans chaque cas, l'intervalle de confiance de la moyenne est donné pour $\alpha = 0,05$.

Tableau II. Caractéristiques de la croissance de deux lots de chêne rouge d'Amérique.

	1 ^{er} étage			2 ^e étage			3 ^e étage	
	Durée de croissance (jours)	Durée de repos (jours)	Longueur (mm)	Durée de croissance (jours)	Durée de repos (jours)	Longueur (mm)	Durée de croissance (jours)	Longueur (mm)
LD 14/10	15 ± 0,4	16 ± 1,0	112 ± 13	16 ± 2,6	repos durable	89 ± 33	—	—
LL	14 ± 0,7	18 ± 3,0	114 ± 15	14 ± 1,6	15 ± 1,7	77 ± 24	13 ± 2,2	81 ± 30

Le premier lot ($n = 36$) est cultivé sous un éclairage quotidien de 14 heures (LD 14/10), l'autre ($n = 32$) est cultivé sous un éclairage continu (LL). L'intervalle de confiance est donné pour $\alpha = 0,05$.

observé, sa longueur est très réduite et elle varie entre 2 et 4 cm.

Quelles que soient les conditions d'éclairage, les feuilles restent petites tant que la tige croît. Lorsque l'allongement de la tige cesse, l'étalement des limbes s'effectue rapidement et de manière synchrone. À la fin d'une vague, il existe une période de quelques jours durant laquelle rien de visible ne se passe.

Après un arrêt, dont la durée varie de 3 à 11 mois selon les individus, la croissance reprend. Ce sont la plupart du temps des bourgeons axillaires qui débourrent. Parfois, ce sont des bourgeons cotylédonaires qui démarrent. Du fait de ces particularités, la très grande majorité des plantes sont ramifiées après 18 mois de culture.

Aspects morphologiques

Au cours des vagues de croissance successives, on observe une hétéroblastie rythmique. Trois types de feuilles sont produits. Chaque étage présente la succession suivante : des écailles de nature stipulaire et rapidement caduques, des feuilles à limbe entier assimilateur, munies de stipules fins et caduques et des feuilles à limbe avorté qui terminent l'étage (tableau III). Quels que soient l'étage considéré et les conditions de culture, les feuilles se succèdent de la même manière.

La partie basale du premier étage est constituée par une alternance d'entre-

nœuds courts et d'entre-nœuds longs (fig 2). La fin du premier étage est marqué par une série d'entre-nœuds courts dont le nombre varie de 3 à 5 (fig 2). L'architecture du deuxième étage consiste en une succession d'entre-nœuds longs auxquels sont associés le plus souvent des écailles ou des feuilles rudimentaires puis d'entre-nœuds courts auxquels sont associées des feuilles à limbe assimilateur entier. Les feuilles à limbe avorté correspondent à des entre-nœuds dont la longueur est inférieure à 0,5 mm (fig 2).

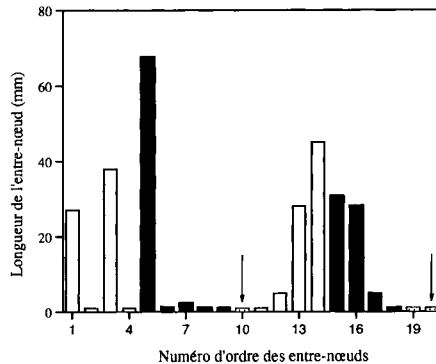


Fig 2. Exemple représentatif de la variation de la longueur des entre-nœuds et des différents types de feuilles le long de deux étages successifs chez le chêne rouge d'Amérique, *Quercus rubra* L. : écailles ; : feuilles à limbe assimilateur ; : feuilles à limbe avorté. Les flèches indiquent la fin de chaque étage.

Activité organogène du méristème

L'étude histologique montre qu'il n'existe aucune feuille préformée dans l'embryon du chêne rouge (fig 3a).

Dix jours après le début de la germination, alors que la plante édifie le premier étage, quatre feuilles et deux écailles sont visibles dans le bourgeon (fig 3b).

Les ensembles foliaires qui sont mis en place durant la construction du deuxième étage sont formés bien avant sa croissance : la figure 3c représente la section transversale d'un bourgeon âgé de 35 jours prélevé lors du démarrage du deuxième étage. Huit feuilles et deux écailles y sont visibles.

Après l'arrêt de croissance de la tige, alors qu'un ou deux étages ont été mis en place, le nombre de feuilles présentes dans le bourgeon augmente sensiblement. La figure 3d montre par exemple la présence de trois feuilles et de neuf écailles dans le bourgeon d'une plante âgée de 50 jours, qui n'a édifié qu'un seul étage. L'activité du méristème se poursuit après l'arrêt de l'allongement de la tige. La différenciation des ensembles foliaires en écailles aboutit à la formation d'un bourgeon écailleux.

Les variations du nombre d'unités foliaires présentes dans le bourgeon au cours du temps sont données dans la figure 4. Ce nombre augmente au début de la phase d'allongement du premier étage puis diminue à la fin de cette période. Il augmente de nouveau pendant la phase de non-élongation de la tige et présente un maximum au début de la mise en place du deuxième étage. Il diminue ensuite au cours de l'élaboration du deuxième étage.

Effets de l'effeuillage et de l'application d'acide gibbérellique

Les plantes ont été distribuées au hasard dans 5 lots de huit individus. Les lots ont été traités de la manière suivante :

- le premier lot constitue le témoin,
- le deuxième subit un effeuillage complet,
- le troisième, outre l'effeuillage, reçoit de l'eau distillée,
- le quatrième est effeuillé complètement et reçoit une solution de GA₃ à 50 mg.L⁻¹,
- le cinquième est effeuillé complètement et reçoit une solution de GA₃ à 100 mg.L⁻¹.

Chez le chêne rouge d'Amérique, l'effeuillage complet ne provoque pas de reprise de croissance de la tige. En revanche, l'application d'acide gibbérellique (GA₃) à 50 mg.L⁻¹ ou 100 mg.L⁻¹ sur des tiges effeuillées provoque le débourrement d'au

Tableau III. Composition foliaire des deux premiers étages de semis de chêne rouge d'Amérique cultivé en jours longs (LD 14/10).

	<i>Premier étage</i> (n = 36)	<i>Deuxième étage</i> (n = 18)
Nombre d'écailles	3,8 ± 0,3	3,2 ± 0,4
Nombre de feuilles assimilatrices	4,4 ± 0,3	4,8 ± 0,5
Nombre de limbes avortés	1,3 ± 0,4	1,2 ± 0,3
Nombre total d'ensembles foliaires	9,5 ± 0,5	9,2 ± 0,6

L'intervalle de confiance est donné pour $\alpha = 0,05$.

Tableau IV. Modalités de la reprise de croissance chez le chêne rouge d'Amérique suite à l'application de GA₃.

	Effeuillement + eau distillée	Effeuillement + GA ₃ (50 mg L ⁻¹)	Effeuillement + GA ₃ (100 mg L ⁻¹)
Nombre de plantes ayant débourré	0	5	4
Temps de latence	–	11 ± 3 jours	10 ± 2 jours
Durée de croissance	–	14 ± 5 jours	18 ± 7 jours
Longueur de l'étage	–	152 ± 90 mm	124 ± 49 mm

Les traitements sont effectués sur des lots de huit plantes. L'intervalle de confiance est donné pour $\alpha = 0,05$.

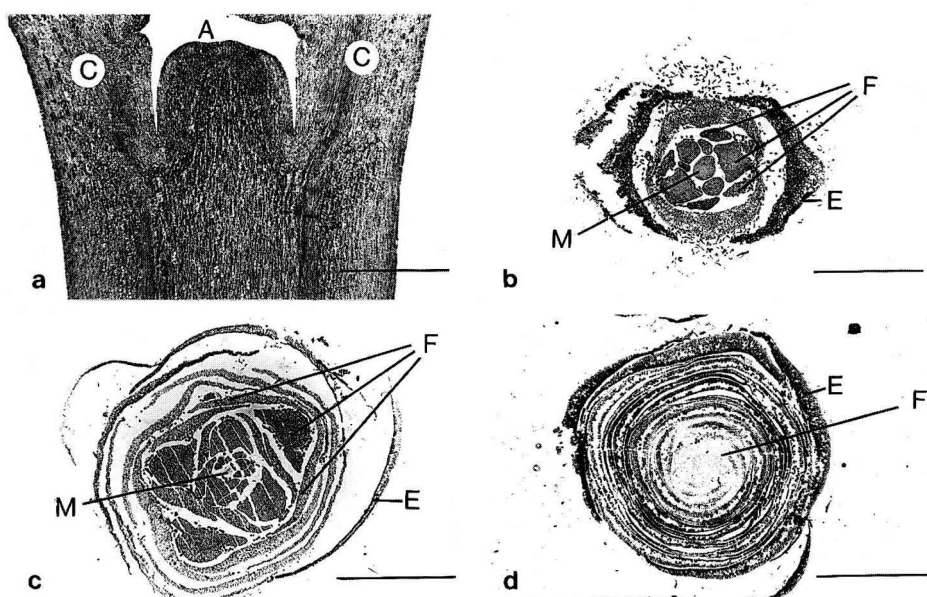


Fig 3. Étapes du développement chez le chêne rouge d'Amérique, *Quercus rubra* L. Les plantes sont cultivées en régime LD 14/10. **3a.** Coupe longitudinale dans un embryon. Aucune feuille n'est préformée autour de l'apex (A) ; seuls les cotylédons (C) sont visibles. **3b.** Coupe transversale dans un apex âgé de 10 jours en train d'édifier le premier étage. Quatre feuilles et deux écailles sont visibles. F, ensemble foliaire ; E, écaille ; M, méristème. **3c.** Coupe transversale dans un apex âgé de 35 jours lors du démarrage du deuxième étage. Huit feuilles (F) et quatre écailles (E) sont présentes. **3d.** Coupe transversale dans un apex âgé de 50 jours prélevé chez une plante ayant édifié un seul étage. La croissance a cessé depuis 20 jours. Trois feuilles (F) et neuf écailles (E) sont visibles. Les barres horizontales représentent 200 μm .

moins la moitié des plantes traitées (tableau IV) tandis que l'application d'eau distillée seule n'est pas efficace. Les bourgeons débourent environ 10 jours après l'application de GA_3 (tableau IV).

La longueur de l'étage formé après traitement par l'acide gibbérellique est supérieure à celle des étages des plantes non traitées (tableau IV). Ceci trouve son origine dans le fait que les entre-nœuds longs de l'étage édifié suite à l'application de GA_3 sont en général plus longs que ceux observés dans les conditions normales (fig 5). La succession des différents types de feuilles le long de l'étage formé chez les plantes traitées est identique à celles observées le long des étages des plantes témoins : des écailles de nature stipulaire et rapidement

caduques, des feuilles à limbe entier assimilateur, munies de stipules fins et caduques et des feuilles à limbe avorté qui terminent l'étage. Un bourgeon écaillé se forme après l'arrêt de croissance de la tige. Chez les plantes traitées, la morphologie des feuilles à limbe assimilateur est différente, surtout lorsqu'elles sont formées après traitement par GA_3 à 100 mg.L^{-1} . Les lobes du limbe sont légèrement repliés vers la face inférieure et leur consistance est plus rigide.

DISCUSSION

Les résultats obtenus montrent que la croissance et le développement du chêne rouge obéissent à une double rythmicité. Il

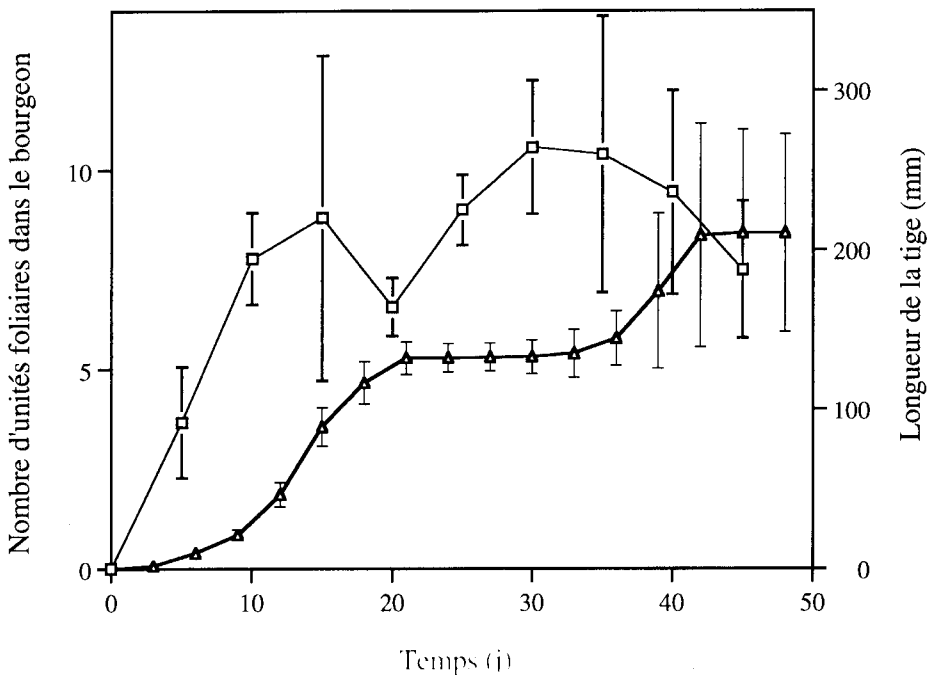


Fig 4. Variations du nombre de feuilles (—□—) présentes dans le bourgeon et variations de la longueur de la tige (—▲—) au cours du temps chez le chêne rouge d'Amérique. Les plantes sont cultivées en régime LD 14/10. Les moyennes sont calculées pour un lot de neuf plantes. L'intervalle de confiance est donné pour $\alpha = 0,05$.

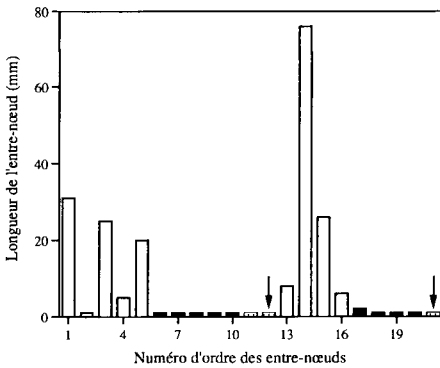


Fig 5. Exemple représentatif de la variation de la longueur des entre-nœuds et des différents types de feuilles le long de deux étages successifs chez le chêne rouge d'Amérique, *Quercus rubra* L. Le deuxième étage a été édifié suite à l'application de GA_3 ($50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) sur le bourgeon terminal. : écaillles ; : feuilles à limbe assimilateur ; : feuilles à limbe avorté. Les flèches indiquent la fin de chaque étage.

existe d'une part un rythme de 30 jours qui se traduit par la mise en place d'un étage et d'autre part un rythme dont la période est de l'ordre de l'année qui détermine le nombre d'étages et qui est dépendant des conditions de culture. Après avoir édifié un nombre variable d'étages, le chêne rouge entre en période de repos. Il reprend ensuite spontanément sa croissance. Le bourgeon terminal débourre et un ou deux cycles de croissance supplémentaires sont observés. Ces rythmes possèdent donc une composante endogène puisqu'ils apparaissent en l'absence de toute variation des paramètres environnementaux.

Le nombre d'étages formés dans nos conditions de culture est inférieur à celui indiqué par Dickson (1994), qui observe jusqu'à six étages alors que nous n'en avons obtenu que quatre au maximum. Il est possible qu'indépendamment du régime d'éclaircissement (LD 14/10 ou LL) le volume disponible pour la croissance du système racinaire soit à l'origine de cette limitation.

Les résultats de l'étude histologique du bourgeon montrent que le méristème produit constamment de nouvelles feuilles même pendant la phase de non-élongation qui précède l'apparition d'une nouvelle vague. La phase de non-élongation est une phase de repos apparent. De même, les coupes réalisées dans des bourgeons âgés de 50 jours chez des plantes ayant édifié un seul étage montrent que le méristème poursuit son activité alors que l'élongation de la tige est arrêtée.

Dickson (1994) parle d'état quiescent pour caractériser l'état de repos observé entre deux vagues successives et d'état dormant pour définir l'état du bourgeon lors du repos prolongé. Morphologiquement, il existe des différences nettes entre ces deux types de bourgeon : le bourgeon quiescent est petit et couvert de stipules alors que le bourgeon dormant est plus volumineux et porte des écaillles. Cependant, chez le chêne rouge d'Amérique, dans un cas (bourgeon quiescent, repos de courte durée) comme dans l'autre (bourgeon dormant, repos prolongé), l'arrêt de croissance n'est pas la conséquence de l'arrêt de l'initiation de nouvelles feuilles dans le méristème.

En ce qui concerne l'étalement des limbes, l'augmentation de longueur des feuilles coïncide avec l'arrêt de croissance de la tige. La succession d'une phase d'allongement linéaire de la tige, puis d'une phase d'allongement de la feuille et d'une phase de repos est un caractère qui a été utilisé pour définir un indice morphologique des chênes (QMI) permettant de caractériser les stades de développement chez *Quercus* (Hanson et al, 1986).

Chez le chêne rouge d'Amérique, le rythme de croissance se manifeste également par une hétéroblastie. Ce caractère n'est pas propre à cette essence et il est observé chez d'autres espèces : chêne pédonculé (Lavarenne-Allary, 1966 ; Payan, 1982), hévée (Hallé et Martin, 1968),

cacaoyer (Vogel, 1975), manguier (Parisot, 1985) et *Gnetum* (Mialoundama, 1991).

Le chêne rouge d'Amérique présente un comportement analogue à celui d'espèces telles que le chêne pédonculé, *Quercus robur* L, ou le hêtre, *Fagus sylvatica* L (Lavarenne, 1966 ; Lavarenne et al, 1971). Chez *Q robur*, cultivé à 25 °C en jours longs ou continus et en conditions non limitantes, on assiste à une répétition de vagues de croissance. Chaque vague dure 3 semaines : 2 semaines de croissance et 1 semaine de repos. Cette rythmicité se superpose à la rythmicité annuelle dans les conditions naturelles. Chez le chêne rouge, trois à quatre cycles sont observés en jours continus alors que, chez *Q robur*, huit à dix vagues sont produites dans les mêmes conditions. Des résultats similaires ont été rapportés chez divers chênes nord-américains (Borchert, 1975 ; Reich et al, 1980). Le comportement du hêtre est beaucoup plus irrégulier mais analogue (Champagnat et al, 1986).

Les résultats obtenus au cours de l'étude histologique du bourgeon du chêne rouge sont en accord avec ceux obtenus chez le chêne pédonculé par Barnola et al (1986) et chez d'autres espèces de chêne : toutes les unités foliaires du prochain étage sont préformées dans le bourgeon hivernal (Payan, 1982 ; Champagnat et al, 1986).

En matière d'étalement des limbes, le chêne rouge d'Amérique se rapproche de *Q robur* (Payan, 1982) pour lequel l'augmentation de longueur des feuilles débute lorsque la croissance de la tige cesse. Chez d'autres espèces comme *Gnetum africanum* (Mialoundama, 1991) et *Mangifera indica* (Parisot, 1985), l'apparition des feuilles entraîne également un arrêt de la croissance. Le rôle des feuilles sur le cycle d'allongement de la tige a été montré chez *Hevea brasiliensis* (Hallé et Martin, 1968), *Theobroma cacao* (Vogel, 1975), *Terminalia superba* (Maillard, 1987) et *Fraxinus excelsior* (Collin et al, 1994). Pour progresser dans la compréhension du déterminisme du rythme de crois-

sance chez le chêne rouge d'Amérique, différents traitements expérimentaux ont été réalisés. L'objectif était de provoquer la reprise de la croissance chez des plantes en phase de repos prolongé. Parmi les traitements testés, seule l'application d'acide gibbérellique chez des tiges préalablement effeuillées autorise une reprise quasi immédiate de l'allongement. L'effeuillage qui est efficace chez certaines espèces comme le frêne (Collin et al, 1994) est ici sans effet. Les résultats obtenus chez le chêne rouge sont à rapprocher de ceux obtenus chez *Q robur*, chez lequel l'effeuillage abolit la rythmicité (Champagnat et al, 1986 ; Alatou, 1990 ; Parmentier, 1993). L'étude histologique montre que l'entrée de la plante en phase de repos prolongé n'est pas consécutive à un arrêt de l'initiation de nouveaux primordiums. L'action de l'acide gibbérellique se situe vraisemblablement au niveau d'étapes ultérieures du développement. Les effets des gibbérellines sur la croissance des tiges sont parfaitement établis (Reid, 1987). Ils peuvent ici rendre compte de la croissance des entre-nœuds et des particularités morphologiques de l'étage formé après application de GA₃. Cependant, la levée de l'inhibition de croissance provoquée par GA₃ a sans doute une autre origine qu'une simple stimulation de la croissance des entre-nœuds. L'hypothèse d'une interaction des gibbérellines avec des substances inhibitrices telles que l'acide abscissique peut également être envisagée. Les cytokinines sont également susceptibles d'être impliquées, puisqu'un apport exogène de ces hormones modifie la rythmicité (Parmentier, 1993). Dans l'état actuel des connaissances, les mécanismes qui contrôlent l'initiation des primordiums, l'allongement des entre-nœuds et l'allongement des feuilles chez le chêne rouge d'Amérique demeurent largement méconnus (Dickson, 1994). Les données présentées ici montrent que tous les primordiums sont préformés avant le début de l'élongation de la pousse. Les étapes

suivantes du développement sont vraisemblablement sous le contrôle de multiples facteurs tels que la nutrition carbonée, la croissance et le développement du système racinaire ou bien encore l'alimentation hydrique et la régulation hormonale.

RÉFÉRENCES

- Alatou D (1990) Recherches sur le déterminisme de la croissance rythmique du chêne : *Quercus pedunculata* Ehrh, *Quercus mirbeckii* Durieu, *Quercus suber* L. Étude morphologique, biochimique et écophysiologique. Thèse doct État, univ de Constantine, Algérie, 109 p
- Barnola P, Champagnat P, Lavarenne S (1977) Mise en évidence d'une dormance rythmique chez le noisetier (*Corylus avellana* L.) cultivé en conditions contrôlées. *C R Acad Sci Paris* 284, série D 745-747
- Barnola P, Crochet A, Gendraud M, Payan E, Lavarenne S (1986) Modifications du métabolisme énergétique et de la perméabilité dans le bourgeon apical et l'axe sous-jacent au cours de l'arrêt de croissance momentanée de jeunes plants de chêne. *Physiol Vég* 24, 307-314
- Berlyn P, Miksche JP (1976) *Botanical Microtechnique and Cytochemistry*. The Iowa State University Press, Ames, IA, États-Unis, 326 p
- Borchert R (1975) Endogenous shoot growth rhythms and indeterminate shoot growth in oak. *Physiol Plant* 35, 152-157
- Champagnat P, Payan E, Champagnat M, Barnola P, Lavarenne S, Bertholon C (1986) La croissance de jeunes chênes pédonculés cultivés en conditions contrôlées et uniformes (*Quercus pedunculata*). In : *L'arbre*, premier colloque international, Montpellier 9-14 sept 1985, *Naturalia Monspeliensia*, HS, 303-337
- Collin P, Badot PM, Barnola P, Millet B (1995) Étude de la croissance et du développement du frêne commun (*Fraxinus excelsior* L.) cultivé en conditions contrôlées. *Can J Bot* 73, 1464-1470
- Collin P, Badot PM, Millet B (1994) Contrôle de l'allongement rythmique des tiges par défoliation chez le frêne commun (*Fraxinus excelsior* L.). *C R Acad Sci Paris, Sciences de la vie*, 317, 1005-1011
- Dickson RE (1994) Croissance en hauteur et polycyclisme chez le chêne rouge. In : *Le chêne rouge d'Amérique* (J Timbal, A Kremer, N Le Goff, G Nepveu, eds), Inra, Paris, 564 p
- Farmer RE (1975) Growth and assimilation rate of juvenile northern red oak : effect of light and temperature. *Forest Sci* 21, 373-381
- Hallé F, Martin R (1968) Étude de la croissance rythmique chez l'hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll-Arg, euphorbiacées, crotonoïdées). *Adamsonia* ser 28, 475-503
- Hanson PJ, Dickson RE, Isebrands JG, Crow TR, Dixon RK (1986) A morphological index of *Quercus* seedling ontogeny for use in studies of physiology and growth. *Tree Physiol* 2, 273-281
- Lamond M (1978) Péricarpe et cinétique de germination des glands de chêne pédonculé. *Ann Sci for* 35, 203-212
- Langeron M (1942) *Précis de microscopie. Technique - Expérimentation - Diagnostic*, 6^e éd Masson, Paris, 1340 p
- Lavarenne-Allary S (1964) Recherches sur la croissance des bourgeons de chêne et de quelques autres espèces ligneuses. Thèse doct univ Clermont-Ferrand, 200 p.
- Lavarenne-Allary S (1966) Croissance rythmique de quelques espèces de chênes cultivées en chambres climatisées. *C R Acad Sci Paris* 262, sér D 358-361
- Lavarenne S, Champagnat P, Barnola P (1971) Croissance rythmique de quelques végétaux ligneux de régions tempérées cultivés en chambres climatisées à température élevée et constante et sous diverses photopériodes. *Bull Soc Bot Fr* 118, 131-162
- Lavarenne S, Barnola P, Gendraud M, Jallut N (1986) Étude biochimique de la période de repos au cours de la croissance rythmique du frêne cultivé à température élevée et constante. *C R Acad Sci Paris* 303, série D 139-144
- Lucot E, Bruckert S (1992) Organisation du système racinaire du chêne pédonculé (*Quercus robur*) en conditions édaphiques non contraignantes (sol brun lessivé colluvial). *Ann Sci For* 49, 465-477
- Maillard P (1987) Étude du développement végétatif du *Terminalia superba* Englers et Diels en conditions contrôlées : mise en évidence de rythmes de croissance. Thèse doct univ, Paris-VI, 204 p
- Mialoundama F (1991) Croissance rythmique des systèmes racinaire et caulinaires chez le *Gnetum africanum* Welw. In : *L'arbre*, deuxième colloque international, Montpellier 10-15 sept 1990, *Naturalia Monspeliensia*, HS 319-325
- Pariset E (1985) Étude de la croissance rythmique chez de jeunes manguiers (*Mangifera indica* L.). Thèse doct univ Clermont-II, 156 p
- Parmentier C (1993) Étude physiologique et biochimique de la croissance rythmique endogène du chêne pédonculé. Recherche de son déterminisme. Thèse doct univ Nancy, 88 p
- Payan E (1982) Contribution à l'étude de la croissance rythmique chez de jeunes chênes pédonculés, *Quercus pedunculata* Ehrh. Thèse doct univ Clermont-II, 102 p
- Reich PB, Teskey PS, Johnson PS, Hinckley TM (1980) Periodic root and shoot growth in oak. *For Sci* 26, 590-598
- Reid JB (1987) The genetic control of growth via hormones. In : *Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development* (PJ Davies, ed), Kluwer, Boston, 318-340
- Timbal J, Kremer A, Le Goff N, Nepveu G (1994) *Le chêne rouge d'Amérique*. Inra, Paris, 564 p
- Vogel M (1975) Recherche du déterminisme du rythme de croissance du cacaoyer. *Café Cacao Thé* 19, 265-290