



HAL
open science

Rythmes de croissance et de régénération des racines des végétaux ligneux

A. Riedacker

► **To cite this version:**

A. Riedacker. Rythmes de croissance et de régénération des racines des végétaux ligneux. Annales des sciences forestières, 1976, 33 (3), pp.109-138. 10.1051/forest/19760301 . hal-00882133

HAL Id: hal-00882133

<https://hal.science/hal-00882133>

Submitted on 11 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ÉTUDE BIBLIOGRAPHIQUE

**RYTHMES DE CROISSANCE ET DE RÉGÉNÉRATION
DES RACINES DES VÉGÉTAUX LIGNEUX**

A. RIEDACKER

*Station de Sylviculture et de Production,
Centre national de Recherches forestières, I. N. R. A.,
Champenois, 54280 Seichamps*

RÉSUMÉ

L'auteur analyse et commente dans cette note les travaux les plus récents relatifs à la croissance et à la régénération des systèmes racinaires des végétaux ligneux.

INTRODUCTION

Pour des raisons aussi bien théoriques que pratiques, un nombre croissant de chercheurs s'intéressent aux racines. Et, bien que l'on puisse regretter que la méthodologie d'observation ait souvent été imparfaite, que les origines du matériel végétal utilisé par divers chercheurs aient été parfois insuffisamment précisées, et bien que les études aient aussi eu lieu dans des conditions climatiques et édaphiques souvent fort différentes, il est néanmoins possible dès maintenant de déduire à partir des diverses publications un certain nombre de conclusions.

Leur formulation devrait donner lieu à la conception d'expérimentations et d'observations plus précises permettant soit de les confirmer et de les généraliser, soit de les modifier.

Au cours de cette étude bibliographique consacrée essentiellement aux végétaux ligneux, nous envisageons successivement les rythmes d'allongement du système racinaire et du système aérien de divers végétaux en milieu naturel puis le déterminisme exogène et endogène de l'allongement et de la régénération de leurs racines.

I. — DESCRIPTION DE LA CROISSANCE DU SYSTÈME RACINAIRE

L'accroissement du système racinaire est un phénomène complexe ; il dépend du nombre d'extrémités racinaires en activité, de leur vitesse d'allongement et de leur vitesse de croissance en épaisseur. Dans la présente étude, nous ne nous attardons pas sur les rythmes de croissance en épaisseur des racines, trop peu étudiés jusqu'ici (FAYLE, 1968).

Notre propos n'est pas non plus d'étudier spécifiquement les travaux relatifs à la morphogénèse des systèmes racinaires ; nous mentionnerons cependant l'importance que peuvent avoir certains facteurs responsables de la croissance sur la morphogénèse.

Nous appellerons :

- V = la vitesse d'allongement du système racinaire,
- n = le nombre d'extrémités racinaires s'allongeant,
- v = la vitesse moyenne d'allongement des extrémités racinaires,
- v_i = la vitesse d'allongement de la racine n_i

et $\Sigma \text{ all}$ = la somme des allongements des extrémités racinaires.

$$\text{D'où :} \quad V = \Sigma v_i = \frac{\Sigma \text{ all}}{t} = n \times v$$

L'idéal serait sans aucun doute de pouvoir toujours décrire le plus complètement la croissance du système racinaire, c'est-à-dire d'indiquer non seulement la somme des allongements de toutes les extrémités en croissance, mais encore le nombre n_i , la vitesse v_i et les diverses caractéristiques (ordre de la ramification, diamètre, direction de croissance, lieu de croissance, etc) de toutes les racines qui s'allongent.

En pratique cela est malheureusement rarement possible. La plupart des méthodes d'observation ne permettent en effet d'observer la croissance que d'une partie du système racinaire. Cela est très regrettable, bien que selon HOFFMANN (1974) et TAYLOR et coll. (1970), il semble que la croissance observable à travers une paroi transparente soit assez représentative de celle de l'ensemble du système racinaire.

Nous affecterons de l'indice o les valeurs de V, n , v que l'on peut réellement observer. La proportionnalité entre les valeurs réelles et les valeurs observées qui est un fait généralement admis, est pourtant difficile à vérifier. La seule description complète de ce qui est observable peut être souvent longue. Aussi, la plupart des chercheurs se sont-ils contentés jusqu'ici de mesurer V_o . Plus récemment, certains auteurs (KHURSHUDYAN, 1974 ; ARBEZ, 1971) ont indiqué n_o et V_o . Ces informations supplémentaires peuvent rendre un peu mieux compte du mode de prospection des racines et de l'état physiologique des plants. Il nous semble toutefois que ces descriptions réalisées à l'aide de critères assez synthétiques tels que V_o , n_o , v_o , et qui peuvent être effectuées sur un grand nombre de plants, devraient être complétées par des observations plus détaillées ne portant le cas échéant que sur quelques plants. Elles devraient comprendre des schémas indiquant où se fait la croissance et la régénération des racines, ainsi que des histogrammes de fréquence par classe de racines (d'ordre de ramification, de catégorie de diamètre, de vitesse d'allongement, etc.) qui permettraient sans doute de mettre en évidence des modifications qui sinon passeraient inaperçues.

II. — LES RYTHMES DE CROISSANCE DES RACINES EN MILIEU NATUREL

A. — Rythmes saisonniers de croissance du système racinaire et aérien en milieu naturel

Examinons d'abord les courbes d'allongement aérien et souterrain obtenues à partir de relevés effectués à des intervalles réguliers variant entre 4 et 10 jours.

Désignons (fig. 1) :

par T la phase d'allongement de la pousse terminale qui peut être plus ou moins longue ou même subdivisée en plusieurs phases que nous appellerons alors T_1 , T_2 , ... etc.

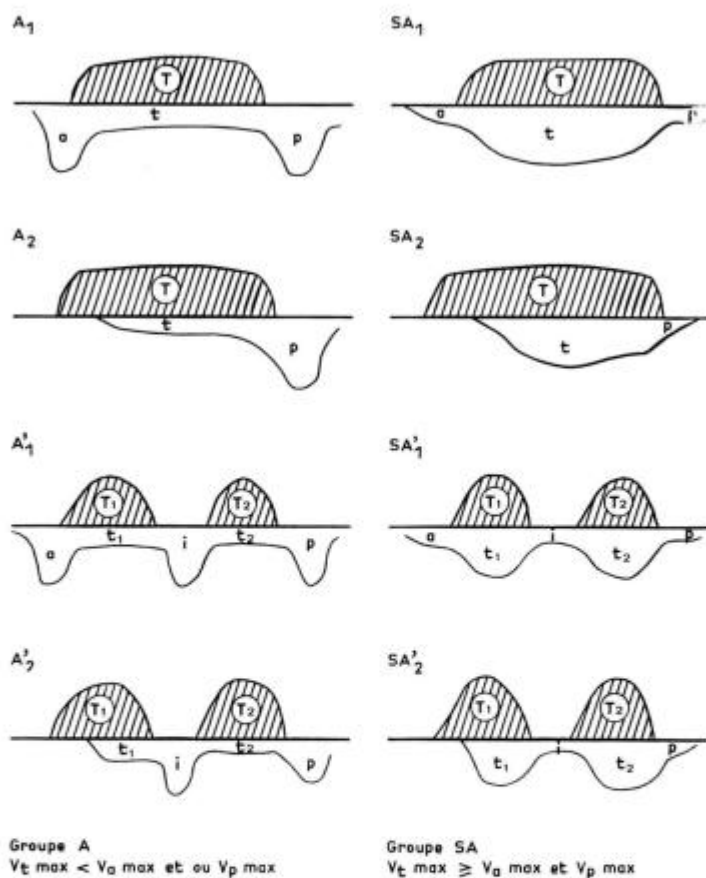


FIG. 1. — Représentation schématique de l'allongement de la partie aérienne et des racines :

Groupe A : caractérisé par l'alternance des vagues de croissance aériennes et souterraines.

Groupe SA : caractérisé par la simultanéité des vagues de croissance aériennes et souterraines.

Schematic representation of root and shoot elongation

Group A : alternating root and shoot growth

Group SA : non alternating root and shoot growth.

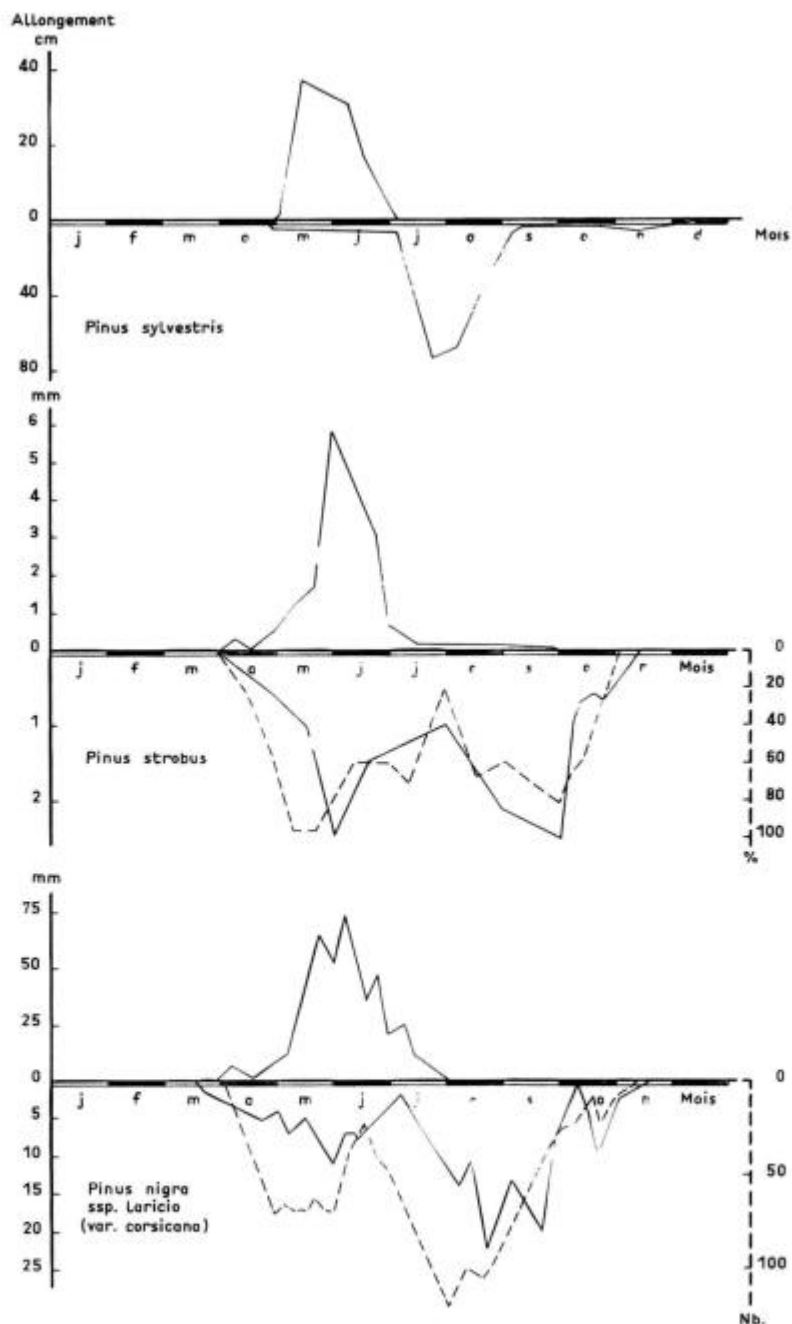


FIG. 2 a et b. — Variations saisonnières des vitesses d'allongements (—) de la partie aérienne et du système racinaire et nombre (ou pourcentage) de racines actives (---) de plantes du groupe A

Pinus sylvestris d'après HOFFMANN (1967)

Pinus strobus d'après STEVENS (1931)

Pinus nigra ssp. *laricio* d'après ARBEZ (1971)

Pseudotsuga menziesii d'après KRUEGER et TRAPPE (1967)

Pinus pinaster d'après PALASHEV et MANOLOVA (1974)

Picea abies d'après LADEFOGED (1939)

Seasonal variations of root and shoot elongation (—) and number or percentage of actively growing roots of plants belonging to group A

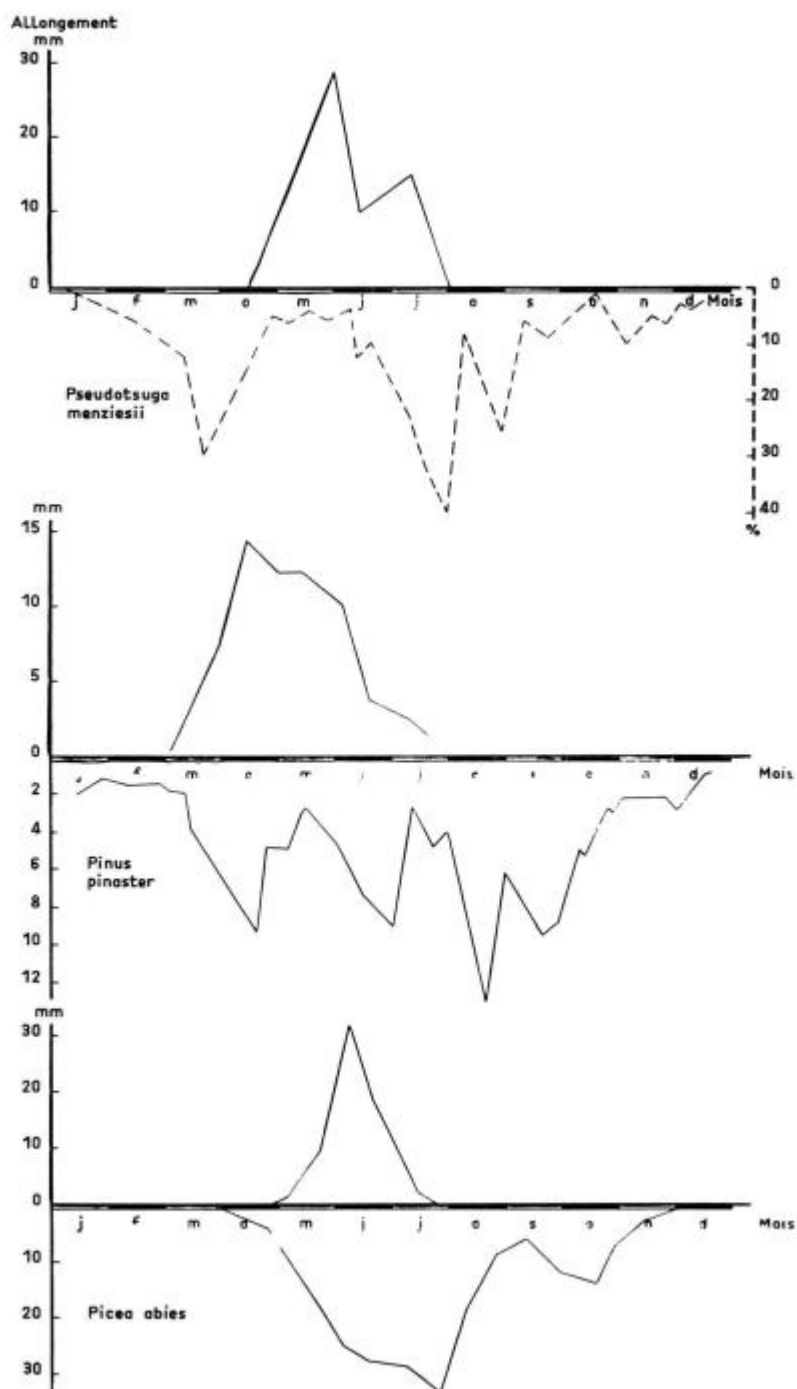


FIG. 2 b (voir légendes de la FIG. 2 a)

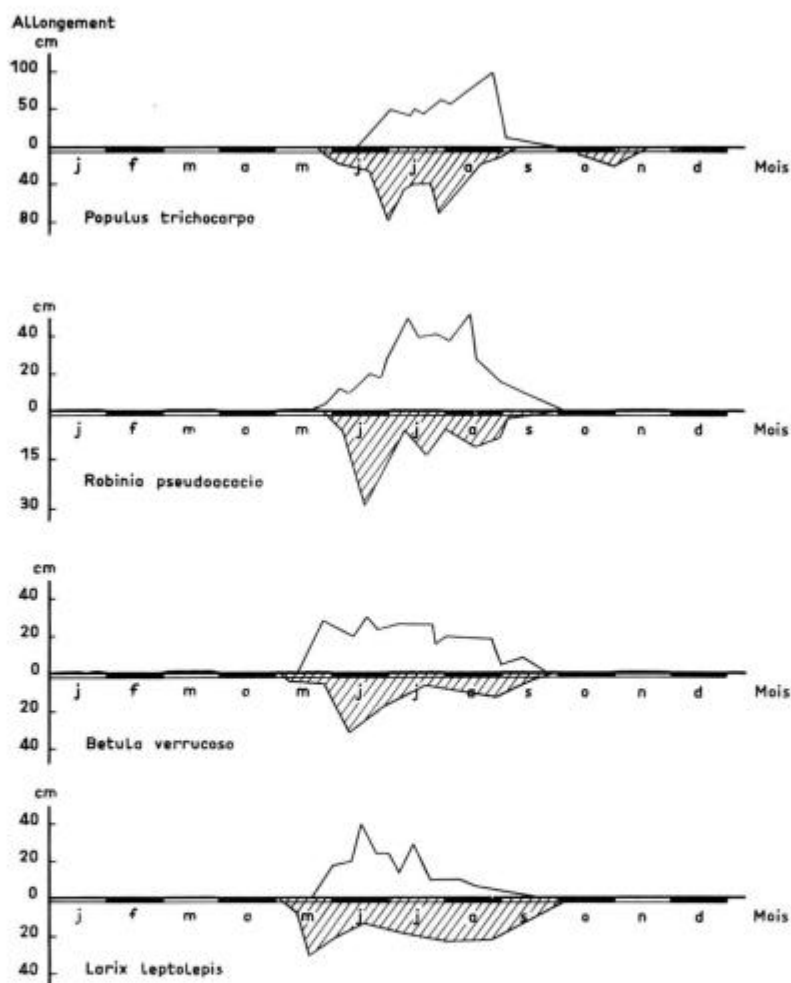


FIG. 3 a et b. — Variations saisonnières des vitesses d'allongement (—) de la partie aérienne et souterraine de plantes du groupe SA

Populus trichocarpa d'après HOFFMANN (1967)
Robinia pseudoacacia d'après HOFFMANN (1967)
Betula verrucosa d'après HOFFMANN (1967)
Larix leptolepis d'après HOFFMANN (1967)
Eucalyptus camaldulensis d'après RIEDACKER (1973)
Quercus robur d'après HOFFMANN (1966)
Fagus sylvatica d'après HOFFMANN (1967)

Seasonal variations of root and shoot elongation of plants belonging to group SA

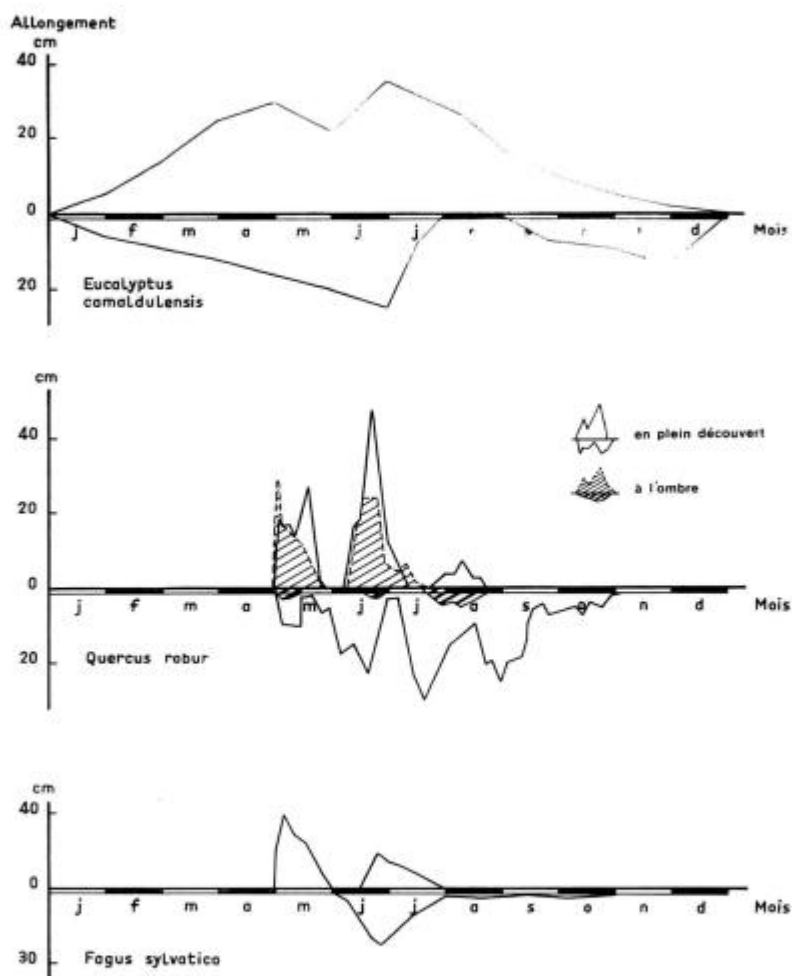


FIG. 3 b (voir légendes de la FIG. 3 a)

par $\{V_t, v_t \text{ et } n_t\}$, $\{V_a, v_a \text{ et } n_a\}$, $\{V_p, v_p \text{ et } n_p\}$ ainsi que par $\{V_t, v_t \text{ et } n_t\}$ respectivement les vitesses d'allongement du système racinaire (V), les vitesses moyennes d'allongement des racines (v) et les nombres de racines en croissance (n) pendant la phase T (indice t), avant celle-ci (indice a), après celle-ci (indice p) et entre deux vagues de croissance de la partie aérienne (indice i).

Affectons aussi l'indice max aux valeurs V , v et n les plus élevées de chacune de ces phases.

En comparant alors les vitesses maximales d'allongement du système racinaire au cours des différentes périodes, c'est-à-dire $[V_{a \text{ max}} V_{p \text{ max}}]$ avec $V_{t \text{ max}}$ [ou $(V_{a \text{ max}}, V_{t \text{ max}}, V_{p \text{ max}})$ avec $(V_{t1 \text{ max}} \text{ et } V_{t2 \text{ max}})$], on constate que l'on peut distinguer schématiquement deux catégories de plantes selon que les croissances aérienne et souterraine ont lieu alternativement ou simultanément (fig. 1).

1. *Groupe dont les vagues d'allongement aériens et souterrains apparaissent simultanément ou groupe SA.*

Appartiennent à ce groupe les plantes chez lesquelles le débourrement et la croissance aérienne ne diminuent pas l'allongement du système racinaire (fig. 1 SA).

Il est caractérisé par la relation :

$$V_{t \text{ max}} \geq V_{p \text{ max}} \text{ et } V_{a \text{ max}} \text{ et } V_{i \text{ max}}$$

2. *Groupe dont les vagues d'allongement aérien et souterrain alternent ou groupe A.*

L'activité racinaire des plantes appartenant à ce second groupe est plus ou moins fortement diminuée au moment du débourrement ou lors des vagues successives de l'allongement des parties aériennes (fig. 1 A).

Il est caractérisé par la relation :

$$V_{t \text{ max}} \geq V_{p \text{ max}} \text{ et ou } V_{a \text{ max}}$$

Ces groupes peuvent être subdivisés en sous-groupes en tenant compte du démarrage relatif de l'allongement aérien et souterrain ; l'indice 2 a été affecté lorsque l'allongement racinaire ne débutait que nettement après le débourrement (SA_2 et A_2) et l'indice 1 lorsque l'allongement racinaire précédait ou débutait en même temps que l'allongement aérien (SA_1 et A_1). Lorsque la croissance aérienne présentait plusieurs vagues de croissance, nous avons affecté les groupes d'un prime (SA_1' SA_2' A_1' et A_2').

Dans les figures 2 et 3, un certain nombre de diagrammes de croissance aérienne et souterraine publiés par divers auteurs ont été regroupés.

Dans l'un et l'autre des groupes, nous trouvons des feuillus et des résineux. Mais il semble que l'ensemble des résineux n'ayant qu'une pousse annuelle (peut-être deux?) appartienne au groupe A, tandis que les résineux en ayant plusieurs appartiendraient plutôt au groupe SA.

Il n'est cependant pas toujours possible de mettre en évidence l'antagonisme entre la partie aérienne et le système racinaire en examinant seulement les diagrammes de croissance. Il faut en effet également tenir compte de la température et de l'humidité du sol ; on peut alors soit représenter graphiquement la vitesse d'allongement du système racinaire en fonction des conditions thermiques et hydriques (exemple de la figure 4 relative à l'*Épicéa*), soit maintenir la température et l'humidité du sol constante (exemple de la figure 5 relative au cèdre et qui a été obtenue en chambre climatisée 22°C, 16 h d'éclairement).

Notre classification diffère de celle proposée précédemment par LYE et HOFFMANN (1967) ; leur groupe « *Quercus* » comprenant les *Quercus*, *Fagus*, et *Pinus* se caractérise par une période d'allongement de la partie aérienne très courte par opposition au groupe « *Populus* » à croissance

aérienne beaucoup plus longue et essentiellement sous la dépendance de la photo et thermo-période. Or les schémas de croissance de *Quercus robur* et *Pinus sylvestris* appartiennent selon nous à des groupes différents. Dans une publication plus récente, ces mêmes auteurs ont fait mention de l'antagonisme racine-tige dans le groupe « *Quercus* », mais voyant sans doute que cet antagonisme n'apparaissait pas clairement chez le Chêne, ils ont pris *Pinus sylvestris* comme exemple de ce groupe. Nous proposons donc d'abandonner leurs dénominations. Remarquons aussi qu'une telle classification, si elle peut avoir une utilité pratique, n'a qu'un intérêt théorique tout à fait relatif; elle ne peut évidemment pas rendre compte de la réalité dans tous ses détails.

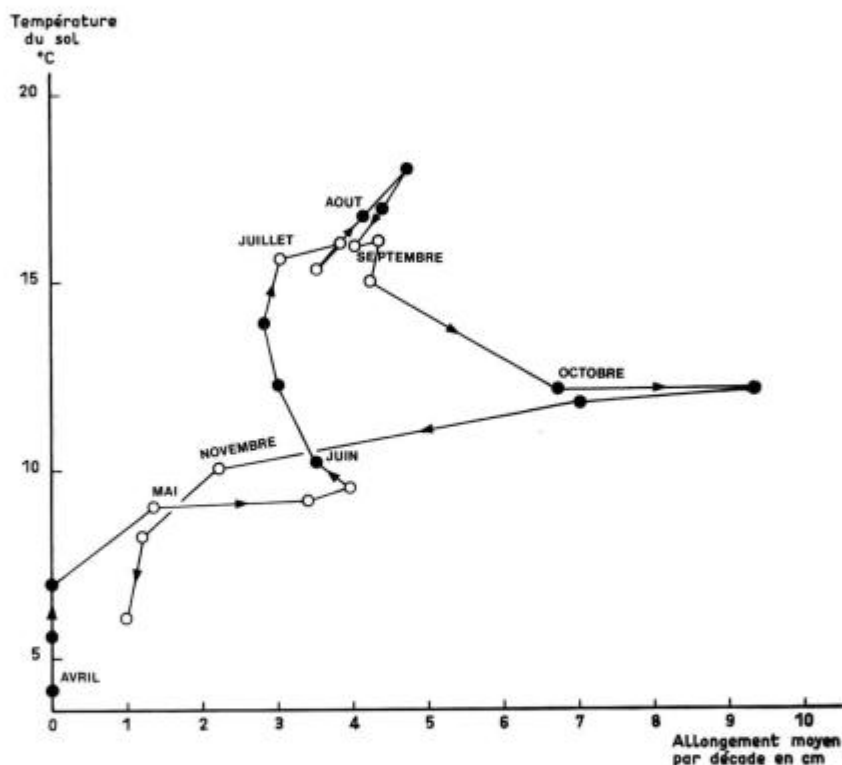


Fig. 4. — Relation entre l'allongement moyen par décade des racines de *Picea abies* et la température du sol d'après ROKJANIC (1969).

L'auteur signale des précipitations importantes en juin et juillet.

Relationship between the mean elongation per decade of *Picea abies* roots and soil temperature, ROKJANIC (1969).
Important rainfalls in June and July.

De plus MICHARD et SOUIDI (1975) en observant quotidiennement des boutures de peuplier se sont aperçus que lorsque la croissance aérienne est forte, la vitesse d'allongement des racines est faible, et inversement lorsque la vitesse de ces dernières est élevée, les parties aériennes ne croissent pas. Peut-être ce phénomène est-il plus général qu'on ne le pense tout au moins chez les jeunes plants, et sa mise en évidence est-elle simplement dépendante de la fréquence des observations.

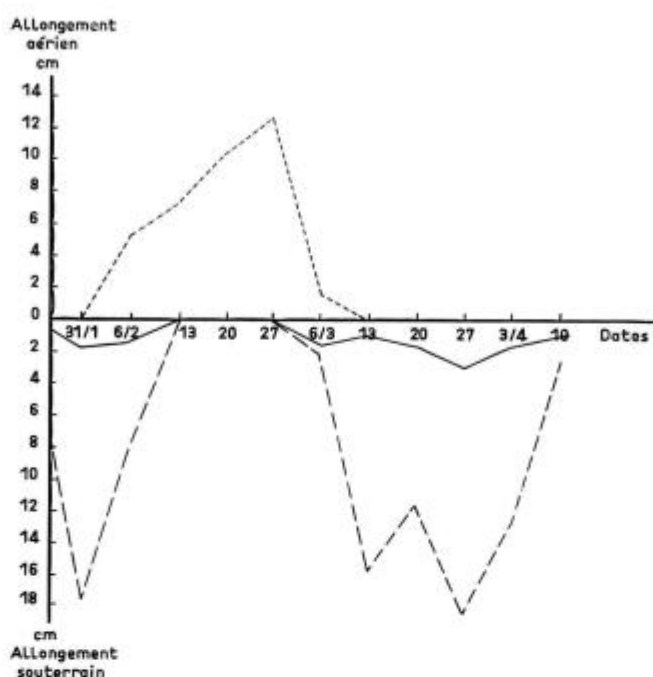


FIG. 5. — Allongement aérien et souterrain de semis de *Cedrus atlantica* de 2 ans placés en chambre climatisée (22°C, 16 h d'éclaircement) d'après RIEDACKER

- Vitesse des allongements aériens (tige et aiguilles)
- Vitesse d'allongement du système racinaire
- Vitesse moyenne d'allongement des racines

Cedrus atlantica Root and shoot elongation per week of 2 year old seedlings transferred in a growth chamber (22°C, 16 h day) from RIEDACKER

- shoot growth (shoot + needles) per week
- elongation of the root system per week
- mean root growth per week

B. — Rythmes nyctéméraux de croissance des racines

L'allongement des racines est plus important la nuit que le jour, tant chez de nombreux arbres fruitiers (HILTON et KHATHAMIAN, 1973) que forestiers (LYR, HOPMANN, 1967 et KAZARJAN, KHURSHUDYAN, 1966). Le rapport entre l'allongement nocturne et diurne peut atteindre 1,6 chez *Populus trichocarpa* et même 2,8 chez *Quercus robur*. Selon HEAD (1965), la vitesse moyenne d'allongement des racines de *Prunus* est maximale entre 16 h et 24 h et minimale entre 8 h et 16 h.

Ces différences seraient surtout marquées pendant la phase d'allongement de la partie aérienne, et disparaîtraient à l'automne (HILTON et KHATHAMIAN, 1973).

L'épaisseur des fines racines (la croissance en épaisseur proprement dite semblant difficile à mesurer) quant à elle diminue fortement (jusqu'à 40 p. 100) au cours de la journée chez le cotonnier (*Gossypium hirsutum*) et tout particulièrement lorsque l'ensoleillement est très important (HUCK et coll., 1969).

III. — ÉTUDE DU DÉTERMINISME EXOGÈNE DE L'ALLONGEMENT ET DE LA RÉGÉNÉRATION DES RACINES

A. — Influence de la température

Allongement des racines.

Les courbes représentatives des vitesses moyennes d'allongement des racines en fonction de la température, passent dans les conditions artificielles par un optimum et ont une allure de sigmoïde de part et d'autre de celui-ci.

La figure 6 représente plusieurs de ces courbes obtenues par divers auteurs.

Pour de nombreuses espèces des zones tempérées, les seuils de température de l'allongement des racines, certes difficiles à déterminer, se situent entre 2°C et 4°C, c'est-à-dire en dessous des seuils thermiques de la partie aérienne.

Essence	Seuils thermiques apparents	
	de la végétation pour la partie aérienne	de l'allongement des racines
<i>Picea abies</i>	4,1°C (AUSSENAC, 1975)	2-4°C (BUCSORAVA, 1961) (LADEFOGED, 1939)
<i>Abies alba</i>	5,2°C (AUSSENAC, 1975)	2-5°C (LADEFOGED, 1939)
<i>Acer saccharinum</i>	Supérieur à 5°C (RICHARDSON, 1958)	2-3°C (RICHARDSON, 1958)

En revanche, la croissance des racines des *Citrus* ne débute qu'à 11°C (MUROMTSEW, 1962) et celle d'*Eucalyptus camaldulensis* vers 9-10°C (RIEDACKER, 1973).

Expérimentant avec *Robinia pseudoaccacia*, HOFFMANN (1966) parvint en élevant de 5°C la température du sol de Berlin, à faire démarrer la croissance des racines placées dans ces conditions 41 jours avant les témoins ; et à la faire poursuivre en automne 44 jours plus longtemps que chez les témoins. En maintenant le sol à 20°C durant tout l'hiver, LYFORD et WILSON (1966) purent observer une croissance continue des racines de grands *Acer rubrum*.

Sur de jeunes hêtres rentrés en novembre en chambres climatisées (22°C, 16 h d'éclairément), nous n'avons par contre pu prolonger la croissance des racines que durant quelques semaines (RIEDACKER à paraître). Les basses températures du sol en hiver contribuent donc certainement au ralentissement puis à l'arrêt de croissance des racines, mais il n'est pas certain qu'elles soient seules en cause.

Les températures optimales varient avec les espèces. Celle des espèces étudiées par LADEFOGED (1939) au Danemark, sont généralement supérieures à 20°C, mais ne sont jamais ou rarement atteintes dans la nature.

La température du sol optimale pour l'allongement des racines ne correspond d'ailleurs peut-être pas à la meilleure température pour l'obtention d'un développement aérien et souterrain bien équilibré ; lorsque la température s'élève, le rapport pondéral (racine/partie aérienne) décroît chez de nombreuses espèces herbacées (in COOPER, 1973). Chez certaines espèces, il remonte lorsque la température continue à s'élever. Seul le Maïs semble faire exception à cette règle (GROBBELAAR, 1963).

Au-dessus de 30°C, la croissance pondérale des racines commence généralement à diminuer ; elle s'annule vers 40°C (COOPER, 1973).

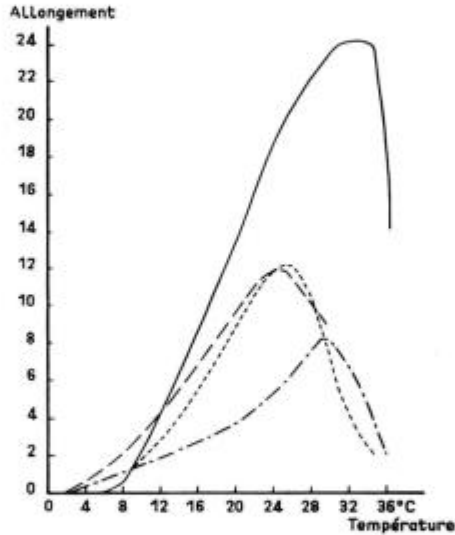
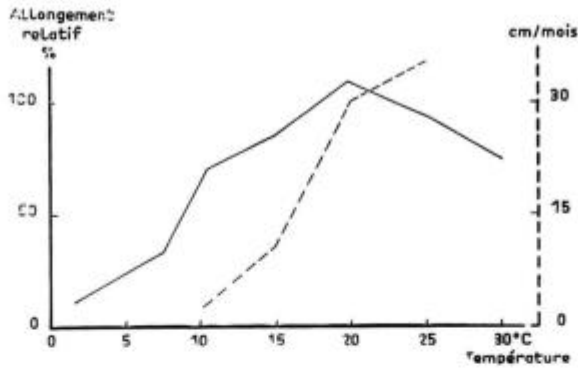


FIG. 6 a et b. — Relation entre l'allongement des racines et la température du sol

- a) Allongement relatif des racines de jeunes érables (RICHARDSON, 1956) (—)
 Allongement de racines d'*Eucalyptus camaldulensis* en cm (RIEDACKER, 1973) (- - -)
- b) Allongement des racines de diverses essences d'après LADEFEGED (1939) (unités arbitraires).
- *Abies alba*
 - - - *Fagus sylvatica*
 ····· *Picea abies*
 - · - · *Fraxinus excelsior*

Relationship between root elongation and soil temperature

- a) Relative elongation of roots of *Acer* seedlings (RICHARDSON, 1956)
Eucalyptus camaldulensis root elongation in cm (RIEDACKER, 1973)
- b) Root elongations of various species (LADEFEGED, 1939)
 (Arbitrarian units)

Les températures élevées peuvent avoir des actions plus ou moins néfastes selon les essences ; le maintien de la température du sol à 4,4°C au-dessus de la température normale du sol canadien, occasionne une mortalité des racelles de *Betula lutea* Michx de près de 100 p. 100 alors que les racelles d'*Acer saccharinum* subissent cela sans dommages (REDMOND, 1954).

La morphogenèse des racines peut également dépendre des températures du sol. KOSELNIKOV (1971) mentionne en effet que d'après des études faites en Union Soviétique, la croissance des racines horizontales de certains pins ne débiterait que lorsque les températures du sol dépassent 6°C alors que les racines verticales s'allongeraient dès qu'elles dépassent 0,1°C.

In vitro, le développement des racines latérales de racines isolées de *Robinia* est inhibée à 19°C et stimulée au détriment de l'allongement de la racine principale à 33°C (SEELIGER, 1956).

SLANKIS (1949) et ADAMS (1934) obtinrent des résultats analogues respectivement avec des racines excisées de *Pinus sylvestris* et des racines non excisées de *Pinus strobus*.

En revanche, chez le Maïs, le Tournesol et le Cotonnier, l'élévation de température d'abord stimulerait, puis au-delà d'un certain seuil, inhiberait la formation des racines latérales sur les racines excisées (in COOPER, 1973).

Au fur et à mesure que la température s'élève, l'épaisseur des racines diminue chez *Sequoia sempervirens* (HELLMERS, 1963), les pommiers cultivés en hydroponique (NELSON et TUCKEV, 1956) ainsi que chez les plantes herbacées (in COOPER, 1973).

Régénération des racines.

LARSON (1970) pour *Quercus rubra* L., STONE et coll., (1959 et 1962) pour *Pinus ponderosa* et *Pseudotsuga menziesii* Mirb ont montré que le nombre de racines se régénérant augmentait avec la température jusqu'à un certain seuil, du reste rarement ou jamais atteint dans la nature.

Il semblerait que chez *Taxus cuspidata*, l'action directe des basses températures sur les racines puisse avoir un léger effet positif sur leur potentiel de régénération. Dans la majorité des cas, cependant, il semblerait que l'action bénéfique du froid sur la régénération des racines s'exerce surtout par l'intermédiaire de la partie aérienne et non directement.

B. — Influence de la teneur en eau du sol

Dans les conditions naturelles, la teneur en eau du sol, tant qu'elle ne descend pas en dessous d'un certain seuil semble peu affecter l'allongement des racines (REED, 1939 ; LADEFOGED, 1939 ; RIEDACKER, 1973). Ce seuil situé parfois entre 30 et 40 p. 100 de la capacité au champ est en fait assez mal défini et mal définissable par suite de l'hétérogénéité du sol et des échanges hydriques d'une racine avec le restant de la plante ; ces derniers peuvent notamment avoir lieu avec les autres racines situées dans des conditions moins défavorables (KAUSCH, 1959) et avec la partie aérienne (CRUIZIAT, 1974 ; VARTANIAN, 1973) ; cette dernière peut sans doute continuer à bénéficier de l'alimentation hydrique de racines situées dans des horizons plus profonds et moins secs. WILLIAMS (1969) a d'ailleurs observé que chez le ray-grass les racines situées dans les divers horizons du sol s'allongeaient à des vitesses relatives différentes selon les saisons ; en juillet, lorsque les horizons superficiels sont secs, seules les racines profondes s'allongent.

Il semblerait cependant que lorsque les conditions auxquelles sont soumis les systèmes racinaires sont plus homogènes, l'arrêt de la croissance aérienne par suite de l'installation de la sécheresse précède celui des racines ; c'est en tous les cas ce qu'observa HOFFMANN (1974) en expérimentant avec des *Larix leptolepis* élevés en caissons.

Mais là encore la réaction au stress hydrique des divers types de racines peut varier. VARTANIAN (1973) a montré chez *Sinapis arvensis* que le pivot ne se développait qu'en conditions de stress hydrique moyen. Lorsque l'eau du sol est facilement disponible, ce sont les racines latérales qui se développent au détriment du pivot.

Par suite des difficultés pour maîtriser l'humidité du sol, un certain nombre de chercheurs ont simulé les variations de la disponibilité en eau du sol en faisant varier les pressions osmotique du milieu racinaire par adjonction de polyéthylène glycol (1) à la solution nutritive.

L'augmentation de la pression osmotique (de $-1/3$ bar à -8 bar) se traduit chez *Quercus rubra* L., (LARSON et PALASHEV, 1971) *Pinus eldarica* Laws. (DYAVANSHIR, REID, 1974) et *Pinus ponderosa* Laws (LARSON et SCHUBERT, 1969) par une forte réduction de l'allongement des racines de graines venant de germer. Des sensibilités différentes à la sécheresse ont ainsi pu être mises en évidence.

Quant à la régénération des racines de jeunes *Quercus rubra* L., elle est fortement réduite à -4 bar et nulle à -6 bar (LARSON, WHITMORE, 1970). La réduction de l'humidité du sol, tout en diminuant l'intensité de la régénération des racines ne modifie cependant pas profondément l'allure générale des variations saisonnières (STONE, JENKINSON, 1970).

Mais il a été montré que l'intensité de la régénération des racines de semis de Pins radiata transplantés dans des sols à différents teneurs en eau pouvait être influencée légèrement par le régime hydrique précédant immédiatement cette opération (ROOK, 1972).

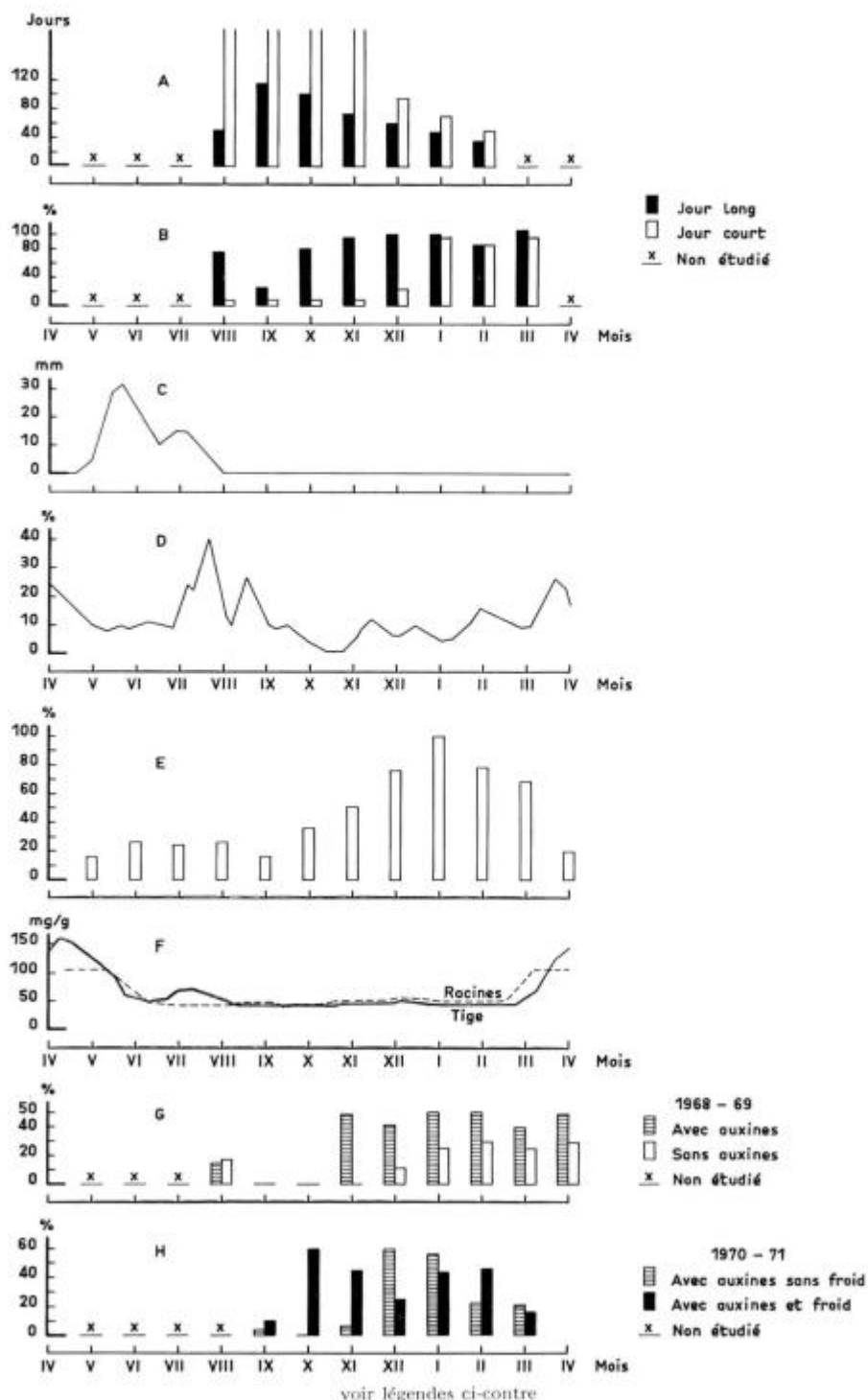
(1) Remarquons cependant que d'après MEXAL et coll., 1974, la présence de polyéthylène glycol pourrait abaisser la teneur en oxygène dissout de la solution et limiter ainsi leur croissance.

FIG. 7. — Variations mensuelles de diverses caractéristiques du Douglas (*Pseudotsuga menziesii*)

- A. — Temps moyen de débourrement de jeunes plants de Douglas placés soit en jours courts (9 h), soit en jours longs (18 h) à $21^{\circ} \pm 1^{\circ}\text{C}$ durant 12 h puis $15^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ pendant 12 h d'après ROBERTS et coll., 1974. (Le temps moyen de débourrement est le temps nécessaire pour que 50 p. 100 des plants qui débourreront débourent).
- B. — Pourcentage de débourrement des jeunes plants de Douglas placés dans les mêmes conditions que précédemment d'après ROBERTS et coll. (1974).
- C. — Allongement aérien de jeunes plants de Douglas (État de Washington) d'après KRUEGER et TRAPPE (1967).
- D. — Activité du système racinaire de jeunes plants de Douglas (État de Washington) caractérisée par le pourcentage de pointes en activité d'après KRUEGER et TRAPPE (1967).
- E. — Potentiel de régénération de racines (P.R.R.) de jeunes plants de Douglas. La partie aérienne était soumise à des conditions fluctuantes (en serre) et le système racinaire maintenu à 20°C . Le P.R.R. est exprimé ici en pourcentage de plants ayant au moins une racine nouvelle, s'étant allongée de plus de 1,25 cm en un mois (STONE et coll. 1962).
- F. — Variations de la teneur en amidon dans les racines et la tige d'après KRUEGER et TRAPPE (1967).
- G. — Pourcentage de boutures de rameaux produisant des racines avec ou sans traitement hormonal d'après ROBERTS et FUCHIGAM (1973).
- H. — Pourcentage de boutures de rameaux produisant des racines après traitement hormonal, mais avec ou sans exposition au froid (60 jours à $+1^{\circ}\text{C}$) d'après ROBERTS et FUCHIGAM (1973).

Monthly variations of several characteristics of Pseudotsuga menziesii seedlings

- A. — Average number of days for buds to break after plants were moved to a short (9 h) or long day (16 h) environment. Temperature: $21^{\circ} \pm 1^{\circ}\text{C}$ during 12 h and $15^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ during 12 h. From ROBERTS and coll., 1974.
- B. — Percentage of bud break of Douglas fir seedling in the same conditions as (A). From ROBERTS and coll., 1974.
- C. — Shoot growth of Douglas fir seedlings (Washington State) from KRUEGER and TRAPPE (1967).
- D. — Root activity of Douglas fir seedlings characterized by the percentage of white root tips. From KRUEGER and TRAPPE, 1967.
- E. — Root regenerating potential (RRP) of young Douglas fir seedlings. Shoot temperature fluctuated in the greenhouse, but root temperature was kept constantly at 20°C . RRP is here the percentage of seedlings with at least one new root which elongated more than 1/2 inch during one month (STONE and coll., 1962).
- F. — Starch variations in roots and shoots. From KRUEGER and TRAPPE (1967).
- G. — Percentage of branch cuttings producing at least one root with or without hormones. From ROBERTS and FUCHIGAM (1973).
- H. — Percentage of branch cuttings producing at least one root with hormones, but with or without cold treatment (60 days at $+1^{\circ}\text{C}$). From ROBERTS and FUCHIGAM (1973).



voir légendes ci-contre

C. — Influence de la teneur en oxygène du milieu racinaire

Lorsque la teneur en oxygène d'un mélange gazeux insufflé dans une solution chute en dessous de 10 p. 100 (4 p.p.m. d'oxygène dissout), la croissance des racines de jeunes plants diminue avec la réduction de la teneur en oxygène dissout (LEYTON et ROUSSEAU, 1958).

Chez certaines espèces l'oxygène peut pénétrer dans la tige à travers les lenticelles et parvenir aux extrémités racinaires par l'espace intercellulaire. Mais on ignore si ces transports d'oxygène peuvent avoir lieu sur de grandes distances. Elles peuvent alors pénétrer dans les nappes d'eau où la teneur en oxygène serait souvent un facteur limitant de leur croissance et même de leur survie. (COUTTS, 1974 ; ARMSTRONG, REID, 1972 ; HUIKARI, 1954 ; HOOK et coll., 1972).

Des racines ayant pris naissance dans des conditions d'aération suffisantes, ne peuvent toutefois pas toujours s'adapter rapidement à des conditions d'anoxie ; il en croît alors de nouvelles, notamment chez *Pinus contorta* L. (COUTTS, 1974), *Nyssa aquatica* L., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh et *Platanus occidentalis* (HOOK et BROWN, 1973). Chez *Nyssa sylvatica* ces nouvelles racines sont de plus capables d'utiliser l'oxygène pénétrant dans la plante par les lenticelles de la tige, d'oxyder la rhizosphère et d'avoir une respiration anaérobie avec production d'acide lactique et d'éthanol (HOOK et coll., 1971).

Lorsque les racines sont inactives, leurs exigences en O₂ sont toutefois moindres et elles peuvent survivre pendant quelques temps dans un milieu à faible teneur en oxygène.

IV. — ÉTUDE DU DÉTERMINISME ENDOGÈNE DE L'ALLONGEMENT ET DE LA RÉGÉNÉRATION DES RACINES

A. — Variations saisonnières de l'allongement et des potentialités de régénérations des racines

1. Cas des végétaux du groupe A.

Parmi les résineux, le Douglas est certainement l'une des essences qui a été la mieux étudiée. Sur la figure 7, nous avons représenté les variations saisonnières de la croissance aérienne, du débourrement des plants placés dans les conditions contrôlées, de l'activité de leur système racinaire *in situ* ; de l'aptitude des rameaux du bouturage, et du « potentiel de régénération des racines ».

Avant de commenter ces résultats, il n'est peut-être pas inutile de préciser certains termes employés.

D'après ROBERTS et coll. (1974), les résultats mentionnés dans les figures 7 A et 7 B traduiraient la dormance des bourgeons. Mais l'absence de croissance d'un bourgeon ne signifie pas nécessairement qu'il est dormant ; cela peut aussi être dû au fait que les conditions externes ne sont pas favorables à une reprise de croissance ou à une inhibition corrélative par d'autres parties de la plante. En toute rigueur, il faudrait donc pour définir la dormance des bourgeons, étudier le débourrement de boutures de nœuds à différentes températures (CHAMPAGNAT et coll., 1971) car l'évolution d'une dormance se traduit par une modification de l'éventail des températures où une croissance est possible (VEGIS, 1961-1965).

Le « potentiel de régénération des racines » est un indice qui selon STONE et coll. (1962) désigne à la fois l'élongation et l'initiation des racines latérales. Du point de vue théorique, cela est regrettable, mais dans l'esprit des auteurs il devait avant tout avoir une utilité pratique. Il est obtenu de la manière suivante : au début de l'expérience toutes les racines sont coupées à environ 20 cm du collet et ainsi que toutes les pointes blanches dont la longueur dépasse 0,6 cm. Les plants sont ensuite repiqués dans de la perlite à une température constante donnée. La croissance (partie

blanche) et le nombre de toutes les racines qui se sont allongées de plus de 0,6 cm est mesurée après quatre semaines.

Notons enfin que les résultats de la figure 7 n'ont pas été obtenus la même année avec strictement le même matériel végétal. Mais les résultats sont cependant assez concordants pour divers clones et diverses années pour qu'on puisse essayer de mettre en évidence des stades physiologiques différents caractérisés par l'ensemble des aptitudes mentionnées sur cette figure et sur le tableau 1. Nous mentionnerons également des observations faites sur d'autres essences appartenant à ce même groupe A, notamment sur *Pinus ponderosa*, et *Taxus hunnevelliana*.

TABLEAU I

Variations des différentes aptitudes au cours des stades physiologiques successifs

Stade	Allongement des parties aériennes (I)	Entrée en dormance (II)	Dormance (III)	Post-dormance (IV)
Dormance des bourgeons.	0	+	+++	+
Allongement des racines . .	+ ou 0	++ ou 0	+++	à 0
« Potentiel de régénération des racines »,	+ ou 0	+	0	++ à +++
Potentiel de néoformation de racines sur boutures de rameaux	0	+	0	++ à +++

0 = nul,
 + : faible,
 ++ : moyen,
 +++ : élevé.

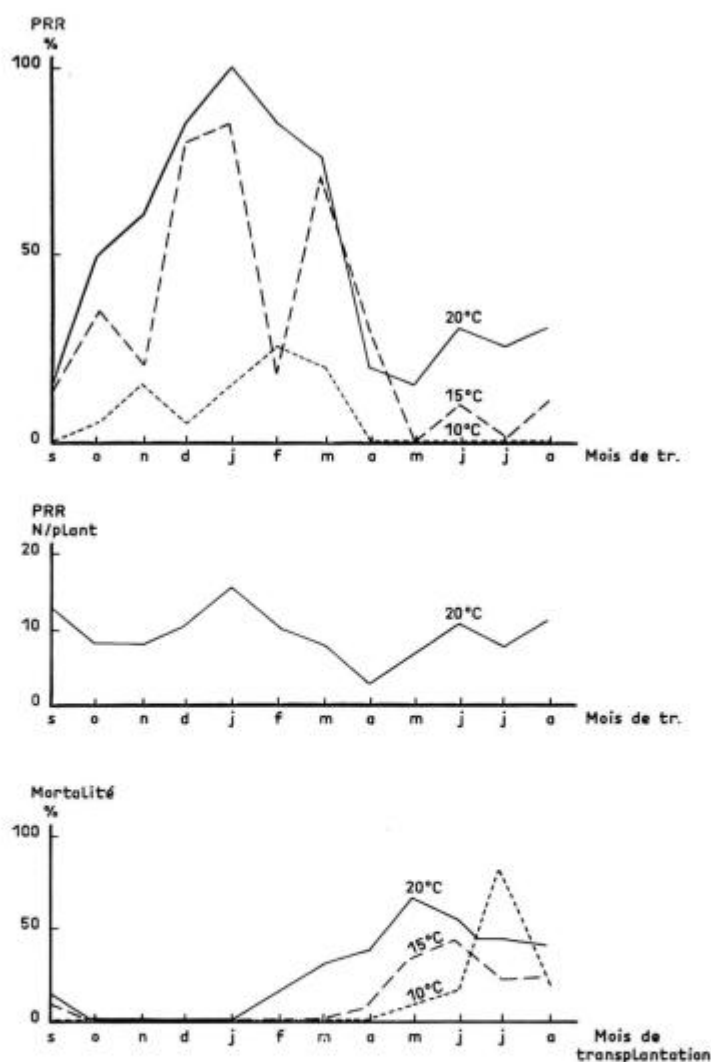
Stade I : Allongement des parties aériennes.

Ce stade correspond approximativement aux mois d'avril, mai et juin lorsque, après le débourrement, la partie aérienne s'allonge rapidement. La vitesse d'allongement des racines de Pin sylvestre (WARING, 1971 ; HOFFMANN, 1967 ; HOFFMANN et LYR, 1974), du Douglas (KRUEGER et TRAPPE, 1967) du Pin laricio de Corse (ARBEZ, 1971), du Pin noir et du Pin maritime (PALASHEV et MONALOVA, 1974) du Cèdre (RIEDACKER données non publiées) et dans une moindre mesure de l'Épicéa (d'après LADEFOGED, 1939 et ROKJANIC, 1969) est alors faible.

Le potentiel de régénération des racines est également faible ; il est même nul aussi bien à 10° qu'à 20° chez le Pin ponderosa (fig. 9), très faible chez le Douglas (fig. 8) et *Taxus hunnevelliana* (fig. 9) ainsi que chez le Cèdre (RIEDACKER à paraître). La néoformation de racines sur boutures est également inexistante.

Stade II : « Entrée en dormance. »

Au cours de ce stade qui correspond approximativement aux mois de juillet et août la vitesse d'allongement de la partie aérienne se ralentit et s'annule. La dormance des bourgeons n'est pas encore très profonde ; placés en jours longs un pourcentage important de plants recommencent à débourrer. La vitesse d'allongement des racines augmente. Chez certaines espèces telles que le



Pseudotsuga menziesii

FIG. 8. — Variations mensuelles du potentiel de régénération des racines (P.R.R.) de jeunes plants de Douglas d'après STONE et coll., (1962)

P.R.R. en p. 100 : Pourcentage de plants ayant régénéré au moins une racine d'une longueur supérieure ou égale à 1,25 cm en un mois à différentes températures.

P.R.R. en N/plant : Nombre moyen de racines régénérées sur les plants ayant au moins une racine.

Mortalité des plants en pourcentage selon la date de transplantation et la température du sol.

Monthly variations of root regenerating potential of Douglas fir seedlings from STONE and coll., (1962)

R.R.P. in p. 100 : Percentage of plants having regenerated at least one new root longer than 1/2 inch in one month at various soil temperatures.

R.R.P. : Mean number of regenerated roots on seedling having regenerated at least one root.

N/seedling : Mortality of seedling according to the day of transplant and soil temperature.

Douglas et l'Épicéa le potentiel de régénération des racines augmente légèrement ainsi que l'aptitude à la néoformation de racines sur les boutures de rameaux (fig. 7 G).

A ce stade le trempage des boutures dans des substances auxiniques ne permet pas encore d'améliorer le taux d'enracinement.

Stade III : « Dormance. »

Après le stade de croissance active et le stade d'entrée en dormance, ce dernier durant relativement peu de temps, la dormance s'installe plus ou moins rapidement selon la situation des bourgeons sur la plante.

Les bourgeons ne s'allongent plus et les plants ne débourrent pas même lorsqu'ils sont placés en jours longs dans les conditions indiquées dans la légende de la figure 7. Cela ne signifie toutefois pas que tous les bourgeons soient également dormants.

Les racines de Pin laricio, Pin sylvestre, Épicéa, Douglas peuvent alors s'allonger fortement ; mais d'après les observations de LAVENDER et WAREING (WAREING, 1971) celles du Douglas et du Pin sylvestre n'émettent que peu ou pas de racines latérales. WAREING attribue cela à l'absence de production d'auxines en jours courts.

En revanche, le potentiel de régénération des racines de Douglas et du Pin ponderosa reste bas ou nul, de même que l'aptitude de leurs rameaux à émettre des racines ; l'application d'un traitement hormonal ne modifie pas cette situation (fig. 7 G). Le stade de dormance profonde qui se situe vers le mois de septembre dure également peu de temps.

Stade IV : « Post dormance. »

Bien que la partie aérienne soit apparemment au repos, la dormance des bourgeons est progressivement levée notamment sous l'action des nuits fraîches (Épicéa DORMLING et coll., 1968, Douglas et Pin ponderosa KRUGMAN et STONE, 1966).

La croissance des racines dans les conditions naturelles est alors souvent faible ou nulle par suite des basses températures du sol, mais leur potentiel de régénération augmente progressivement (fig. 7 E, 8, 9). Ce potentiel augmente d'ailleurs plus vite à 20°C qu'à 10°C. L'aptitude au bouturage tout au moins chez le Douglas et l'Épicéa augmente aussi progressivement.

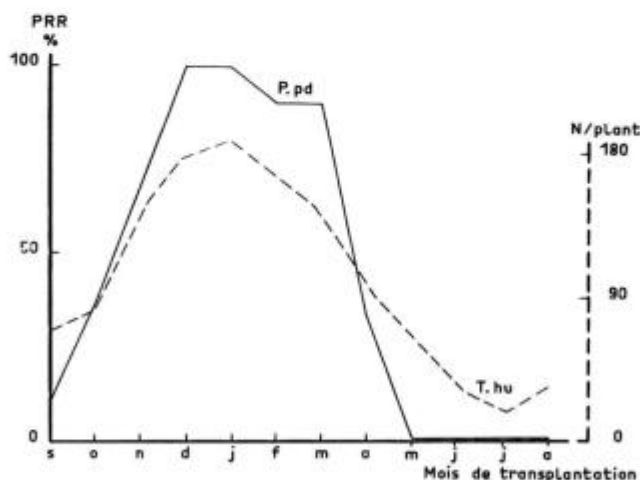


FIG. 9. — Variations mensuelles du potentiel de régénération des racines (P.R.R. à 20°C) du Pin ponderosa d'après STONE et SCHUBERT (1959) et de TAXUS hummelliana d'après LATHROP et MECKLENBURG (1971)

Monthly variations of root regenerating potential at 20°C of Pinus ponderosa after STONE and SCHUBERT (1959) and TAXUS hummelliana from LATHROP and MECKLENBURG (1971)

Au début de ce stade un passage au froid et un traitement hormonal améliorent beaucoup l'aptitude des boutures de Douglas à s'enraciner (fig. 7 G, 7 H). Mais peu à peu le froid puis le traitement hormonal deviennent moins utiles.

Notons aussi que lorsque le Pin sylvestre, l'Épicéa de Sitka, le Douglas et le Pin ponderosa sont transplantés en septembre, au stade III, les taux de survie sont beaucoup plus bas que lorsque la transplantation a lieu plus tardivement, au stade IV (Post dormance).

2. Cas des végétaux du type SA.

a) Cas du pin radiata.

Le Pin radiata est capable de pousser de façon continue tant que les conditions ambiantes (température, humidité du sol) restent favorables comme à Hawaï. Contrairement à de nombreux autres résineux, il n'entre pas automatiquement en dormance. Et le potentiel de régénération de ses racines ne s'annule pas comme celui des essences du groupe A (fig. 10) (KRUGMAN et coll., 1965). Il peut être multiplié par boutures du printemps à l'automne et peut-être même en hiver, si la température est suffisamment élevée (FRANCIET, 1966).

Ni la régénération des racines, ni leur néoformation ne paraissent donc être inhibées par le développement aérien. Cela ne signifie toutefois pas, ainsi que nous l'avons déjà mentionné, qu'il ne puisse pas y avoir une certaine alternance entre le développement aérien et souterrain.

b) Cas des feuillus.

Quelques temps après la chute des feuilles, lorsque la température du sol est suffisamment basse, les racines de la plupart des feuillus cessent de s'allonger (HOFFMANN, 1967; KHURSHUDAN, 1974). Dans la nature, elles ne recommenceront à s'allonger qu'au printemps.

Celles de jeunes Érables (RICHARDSON, 1958) ne recommencent à s'allonger qu'après la levée de dormance des bourgeons, lorsque ceux-ci sont sur le point de débourrer.

En rentrant tous les mois en chambre climatisée (22°C, 16 h de j), de jeunes chênes placés en minirhizotrons (RIEDACKER, à paraître) nous avons pu observer que le temps nécessaire au démarrage de la croissance des racines pouvait varier, mais que ce dernier avait toujours lieu en même temps ou peu de temps avant le débourrement.

Lorsque la dormance de la partie aérienne est levée, mais qu'on empêche le débourrement en la plaçant en février à basse température (+ 5°C), on constate aussi bien chez l'Érable (RICHARDSON, 1958) que chez le Chêne (RIEDACKER, à paraître) que les racines placées par exemple à 20°C peuvent s'allonger pendant un certain temps. Chez le Chêne, cependant, le nombre de racines s'allongeant dans ces conditions est un peu moins élevé que lorsqu'on permet aux bourgeons de débourrer à 20°C.

Placées dans des conditions identiques en février, les racines de Hêtre ne s'allongent pas. Et même lorsque la partie aérienne est à 22°C J1, les racines ne s'allongent qu'un certain temps après le débourrement; ce sont alors d'abord des fines racines sans ramifications qui s'allongent; les racines ayant plus de 2 mm d'épaisseur et beaucoup de racines latérales n'apparaissent que plus tard. De plus, d'après HOFFMANN, 1967, le début de la vague d'allongement racinaire important ne précède que de peu la deuxième pousse aérienne (fig. 3 g).

La première pousse racinaire, qui dans les conditions naturelles précède le débourrement de la plupart des feuillus (KHURSHUDAN, 1974; HILTON et KHATAMIAN, 1974) se poursuit alors plus ou moins longtemps et de manière plus ou moins cyclique jusqu'à l'automne, à moins que des périodes estivales de sécheresse ne viennent l'interrompre. Dans ce cas, on peut observer une seconde pousse racinaire en automne, après réhumidification du sol.

Les variations saisonnières de la régénération des racines de feuillus n'ont pas encore été étudiées avec précision jusqu'ici.

c) Cas des plantes herbacées pérennes.

Il semble que les plantes herbacées pérennes telles que le ray-grass appartiennent au groupe A; mais les observations nous paraissent encore malheureusement insuffisantes pour que l'on

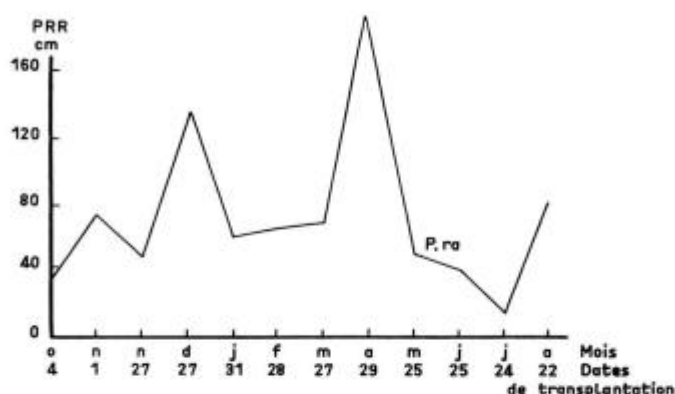


FIG. 10. — Variations mensuelles du potentiel de régénération des racines de jeunes plants de *Pinus radiata* d'après STONE (1966). Le potentiel de régénération des racines est exprimé en somme d'allongements de racines régénérées par plant.

Monthly variation of R.R.P. of *Pinus radiata* seedlings from STONE (1966)
R.R.P. is here the total growth of new roots per seedling

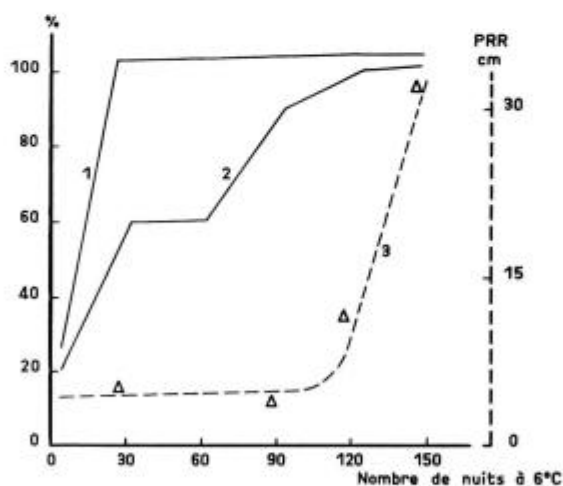


FIG. 11. — Influence du nombre de nuits fraîches sur le pourcentage de débournement (1) le pourcentage de plants dont la pousse terminale s'allonge (2) et le potentiel de régénération des racines exprimé en somme d'allongements de racines régénérées par plant ou PRR (3) de *Pinus ponderosa*, d'après KRUGMANN et STONE (1966).

Effect of number of cold nights on the percentage of bud break (1), the percentage of *Pinus ponderosa* seedling with a terminal shoot elongating after bud break (2), and the root regenerating potential (3) expressed in total elongation of new roots per seedling. From KRUGMAN and STONE (1966).

puisse en être certain. Mentionnons cependant que l'intensité de néoformation *spontanée* de racines de ray-grass (WILLIAMS, 1969) en milieu naturel évolue au cours de l'année sensiblement comme le potentiel de régénération des racines des résineux ; elle est maximale au début du printemps, puis décline.

B. — Facteurs influant sur la croissance et la régénération des racines

1. Rôle des bourgeons.

RICHARDSON (1958) a montré qu'au printemps, la suppression des bourgeons de jeunes plants d'Érable en train de débousser arrêtaient l'allongement des racines. Les bourgeons apparaissent donc indispensables à cette époque de l'année à leur allongement. Chez le Chêne, nous-même, ainsi que FARMER (1975) et LARSON (1970) avons pu montrer que la section de la partie aérienne, au-dessus du collet, ce qui entraîne généralement la production de rejets, n'empêche pas les racines de s'allonger. En revanche, si l'on sectionne les plants légèrement en dessous du collet, aucun rejet ne prenant naissance, les racines cessent de se développer.

L'application de substances auxiniques (AIA, AIB) sur la section des racines peut dans une certaine mesure simuler temporairement l'action des bourgeons d'Érables (RICHARDSON, 1968 *b*) et de chêne (FARMER, 1975). Mais l'éthrel, l'A.G₃ et la kinétine paraissent sans effet sur les racines de chêne (FARMER, 1975).

Le rôle des bourgeons ne semble cependant pas être exactement le même tout au long de l'année. Lorsque l'ablation des bourgeons a lieu sur un Érable ayant des feuilles, l'allongement des racines n'est en effet pas perturbé ; mais si le bourgeon terminal a été éliminé, il ne se forme plus de nouvelles racines (RICHARDSON, 1957).

Sur *Eucalyptus camaldulensis* (RIEDACKER, 1973), nous avons également observé que le recépage, à la suite duquel se développent de nombreux bourgeons, ne provoquait pas l'arrêt de l'allongement des racines.

Chez les résineux tels que le Pin ponderosa, (ZAERR, 1967) et le Douglas (LAVENDER et coll., 1970 ; LAVENDER et WAREING, 1972 ; LAVENDER et HERRMANN, 1970), les bourgeons ne paraissent pas avoir la même importance. La suppression des bourgeons (mais les expérimentateurs mentionnent qu'il est en réalité difficile de supprimer tous les petits bourgeons) n'entraînerait ni l'arrêt de croissance des racines, ni une diminution de leur potentiel de régénération. Et, l'application de substances auxiniques semble ne pas avoir d'effet sur le potentiel de régénération de leurs racines.

2. Rôle des feuilles.

La croissance des racines de semis d'Érable dépend, semble-t-il, directement de la photosynthèse ; lorsque l'intensité de celle-ci diminue, faute de lumière ou de gaz carbonique, la vitesse d'allongement se réduit, puis après quelques jours remonte et se stabilise. RICHARDSON (1953) en concluait qu'elle dépendait alors des réserves glucidiques. Chez les jeunes Chênes, les glands étant riches en réserves glucidiques, il n'a pas observé cette chute. Il est probable aussi que chez les grands arbres ayant des réserves glucidiques importantes, un tel phénomène ne puisse pas non plus être mis en évidence.

Lorsque l'allongement des racines d'Érable dépend des réserves et non de la photosynthèse, le rôle des feuilles reste malgré tout très important ; et ce n'est que la suppression de la dernière paire de feuilles de plants placés à 200 lux, donc ne photosynthétisant pas, qui stoppe l'allongement des racines (RICHARDSON, 1957). La présence de feuilles semble également indispensable pour le bouturage de certaines espèces telles que *Eucalyptus camaldulensis* et *Acer rubrum* (BACHLARD et STOWE, 1963).

Chez le Douglas, tout au moins en février, la croissance des racines est en revanche réduite proportionnellement à la réduction du feuillage (LAVENDER et WAREING, 1972). Ni une pulvérisation d'ANA, ou de vitamines du groupe B ne semble pouvoir remplacer les aiguilles, à un moment où les réserves glucidiques sont pourtant élevées.

3. *Alternance entre le développement aérien et souterrain.*

De nombreux auteurs ont montré qu'il existait chez les végétaux supérieurs un équilibre entre le développement aérien (essentiellement producteur de glucides) et le développement racinaire (assurant l'alimentation hydrique et minérale, ainsi que diverses synthèses) (KAZARJAN, 1969).

Le maintien de cet équilibre pourrait théoriquement être assuré :

— soit par une croissance simultanée et constamment proportionnée de la partie aérienne et du système racinaire,

— soit par un mécanisme oscillatoire permettant alternativement aux racines et à la partie aérienne de se développer et au cours duquel chaque organe, lorsqu'il est en croissance, croît un peu plus qu'il ne faudrait pour rétablir cet équilibre.

Ces deux mécanismes pourraient correspondre grossièrement aux types SA et A que nous avons précédemment définis.

Mais, ils ne sont en réalité pas tellement distincts : lorsque la période des oscillations du second mécanisme devient très courte, on pourrait en effet les confondre ; tout dépend alors de la fréquence des observations.

Mais, comment peut-on expliquer l'arrêt (ou la forte réduction) de croissance des racines lorsque la partie aérienne des plantes du groupe A se développe ?

Selon WAREING (1971), il serait dû à la consommation exclusive des produits de la photosynthèse par la partie aérienne, lorsque celle-ci est en croissance. Cette explication est voisine de celle de la « nearest sink theory » (THROUGHTON, 1971), selon laquelle les produits de la photosynthèse seraient utilisés prioritairement par l'organe consommateur situé le plus près du lieu de production. Ce n'est que lorsque cet organe ne peut pas utiliser ces produits que ceux-ci seraient transférés et utilisables par d'autres parties de la plante.

Il semble malheureusement difficile de vérifier expérimentalement cette théorie. Les organes opposés tout en pouvant être concurrents pour les glucides peuvent en effet être par ailleurs dépendant l'un de l'autre ; l'ablation d'un des organes ne se traduirait donc pas nécessairement par une croissance plus forte de l'organe restant, car tout en supprimant la concurrence pour les glucides, on supprimerait peut être aussi la synthèse de certaines substances indispensables à sa croissance.

Mais cette théorie rend indirectement assez bien compte d'un certain nombre d'observations.

En effet, lorsqu'on place vers la fin février des plants de Cèdre en chambre climatisée à + 20°C (jour long), on constate que la partie aérienne débouffe et que les racines ne se « régénèrent » qu'après la vague de croissance aérienne. En revanche si l'on place les racines de Cèdre à + 20°C comme précédemment, et la partie aérienne à + 4°C (jour long), les racines se régénèrent d'abord (RIEDACKER à paraître).

La floraison de certaines plantes herbacées (THROUGHTON, 1957), la fructification et la taille des branches de pommiers (ROGERS et HEAD, 1968 ; HEAD, 1969), ainsi que le recépage du théier (*Camelia sinensis*), FORDHAM, 1972) se traduisent aussi en général par une réduction de la vitesse ou même un arrêt total de l'allongement des racines.

Chez *Eucalyptus camaldulensis*, le recépage n'entraîne que l'arrêt de la croissance en épaisseur des racines (RIEDACKER, 1973).

NELSON (1964) expérimentant sur *Pinus strobus* L. a mis en évidence des variations saisonnières importantes dans le transport des glucides vers les racines, grossièrement parallèles au rythme de croissance du système racinaire.

Cependant, en l'absence de photosynthèse, la croissance des racines d'Érable, après s'être annulée, reprend après plusieurs jours (RICHARDSON, 1953).

Chez le Chêne, une modification de l'éclairement (RICHARDSON, 1956) ou de la croissance de la partie aérienne (LAVARENNE, 1968) ne se traduisent même plus par une modification de la croissance racinaire. Et, lorsque la lumière est facteur limitant, la croissance aérienne et racinaire ont même lieu simultanément et non alternativement (fig 3 f).

La croissance racinaire pourrait donc dépendre tantôt directement de la photosynthèse, tantôt des réserves glucidiques.

Il semble cependant que certaines plantes, notamment celles du groupe A, soient incapables d'utiliser ces réserves dans certaines conditions. Les racines de *Pinus resinosa* (HEPTING, 1945), ainsi que celles de Douglas (KRUEGER et TRAPPE, 1967, fig. 7), bien que riches en réserves glucidiques, s'arrêtent en effet de pousser, lorsque la partie aérienne pousse.

L'absence de croissance des racines de certaines essences au moment du « flushing » pourrait donc peut-être s'expliquer, non pas seulement par l'arrêt du transfert des produits de la photosynthèse vers les racines, mais encore par leur incapacité d'utiliser leurs réserves glucidiques.

4. « La dormance » des racines.

Les extrémités de racines qui cessent de s'allonger brunissent généralement plus ou moins rapidement. Selon MULLER (1906), cette coloration traduit des modifications anatomiques : un dépôt de lignine et de subérine sur les parois des cellules externes sépare alors les méristèmes apicaux du sol. Ce phénomène appelé « métacutinisisation » a été observé tant chez les monocotylédones que chez les gymnospermes (MULLER, 1906 ; PLAUT, 1910-1918). PLAUT (1918) a décrit quatre types de métacutinisisation (in ROMBERGER, 1963).

Il est important de remarquer que la métacutinisisation ne se traduit pas toujours par la disparition de la couleur blanche des pointes des racines notamment chez les dicotylédones, (PLAUT, 1918). Elle pourrait être induite par les basses températures du sol au cours de l'hiver, mais PLAUT (1918) n'a pas étudié expérimentalement ce phénomène. Elle pourrait aussi l'être par la sécheresse, la salinité (MAGER, 1913) et peut-être même d'après ROMBERGER (1963), par les températures élevées (cas des racines de pommiers, de pêcheurs (NIGHTINGALE, 1935) et de *Pinus taeda* (BARNEY, 1951) placées à 35°C).

Il semblerait donc que lorsque les conditions deviennent défavorables, les extrémités des racines puissent se « métacutiniser » ; cette apparence de protection est parfois comparée à la protection des bourgeons dormants par les écailles. Certains auteurs voient même des analogies entre l'entrée en dormance des bourgeons et la métacutinisisation (ROMBERGER, 1963).

Les extrémités de racines métacutinisées peuvent se remettre à croître (PLAUT, 1918 ; BARNEY, 1951 ; WILCOX, 1954, 1962). Mais le déterminisme précis de cette reprise de croissance n'a pas encore été étudié. Il nous semble que le déterminisme de la métacutinisisation et de la reprise de croissance des racines métacutinisées mériteraient d'être étudiés davantage.

5. Rôle des basses températures.

Les basses températures permettent de lever la dormance des bourgeons de nombreuses espèces. Mais les bourgeons d'un même plant sont souvent à des stades de dormance ⁽¹⁾ très différents (CHAMPAGNAT et coll., 1971 et 1975) ; pendant une grande partie de l'automne et de l'hiver les bourgeons de la base des pousses sont moins dormants que ceux proches du sommet ou du bourgeon apical. Il existe aussi certaines corrélations entre les bourgeons dormants.

Et l'on peut se demander dans quel état doit se trouver la partie aérienne pour que le système racinaire puisse s'allonger et se régénérer. Est-il suffisant que quelques bourgeons soient peu dormants ? Est-il nécessaire qu'ils débourrent, ou bien faut-il que les bourgeons apicaux cessent d'être dormant et débourrent ? Faut-il que les bourgeons s'allongent ? Les besoins en froid de la partie aérienne pour obtenir l'une ou l'autre des situations varient beaucoup.

KRUGMAN et STONE (1966) expérimentant avec des plants de *Pinus ponderosa* élevés en chambre climatisée à 24°C ont montré qu'il fallait respectivement 30, 90 et 150 nuits fraîches (6°C) pour que l'on obtienne le débourrement maximum, pour que tous les bourgeons terminaux débourrés s'allongent et pour que le « potentiel de régénération » des racines soit maximum. Ce

(1) Étudiée à l'aide de bonture de nœud placé à différentes températures donc en l'absence de corrélation.

dernier ne commence d'ailleurs à augmenter qu'après une exposition à 90 nuits fraîches (fig. 11).

Il semble donc dans ce cas que l'évolution du bourgeon terminal joue un rôle privilégié dans l'évolution du « potentiel de régénération » des racines.

RICHARDSON (1957) a d'ailleurs aussi montré qu'au cours de la saison de végétation le bourgeon terminal avait chez des plants d'Érable un rôle prépondérant dans la néoformation des racines. Dès qu'on supprime le bourgeon terminal, il n'apparaît plus de nouvelles racines ; en revanche si on conserve le bourgeon terminal et qu'on enlève d'autres bourgeons, le nombre de nouvelles racines apparaissant chaque jour varie peu.

Certains auteurs ont fait agir le froid soit sur la plante entière, soit seulement sur le système racinaire.

Les réactions semblent différer selon les essences ; les racines de Douglas ne supportent pas les basses températures (+ 4°C) tout au moins en automne (LAVENDER, WAREING, 1972). En revanche, celles des *Taxus* supportent des températures de l'ordre de 0°C. Et la seule exposition au froid des racines de *Taxus* permet d'augmenter leur « potentiel de régénération » (LATHROP et MEKLENBURG, 1971).

Mais il est impossible de savoir d'après les études de ces auteurs s'il est nécessaire dans ce cas de faire agir le froid sur les pointes des racines ou sur les parties âgées porteuses de réserves.

V. — CROISSANCE ET MORPHOGENÈSE DU SYSTÈME RACINAIRE

Toutes les extrémités du système racinaire ne croissent pas toujours simultanément. Il a été montré que cela pouvait résulter notamment de l'existence, soit de corrélations au sein du système racinaire ou au sein de la plante, de gradients thermiques ou hydriques dans le sol, d'exigences différentes de divers types de racines ou encore d'actions du milieu sur les corrélations internes.

Toutes conditions étant égales par ailleurs, MICHARD et SOUIDI (1975), ont observé que la croissance des racines latérales de boutures de peuplier et de la racine principale sur laquelle elles sont situées alternaient.

KAZARJAN et KHURSHUDJAN (1966), ont d'autre part montré que pendant l'allongement de la partie aérienne, les racines latérales, mais non le pivot, continuaient à s'allonger.

En étudiant le déterminisme exogène de l'allongement et de la régénération des racines, nous avons déjà souligné le rôle que pouvait avoir la température et l'humidité ou même les conditions d'oxygénation sur la morphogenèse.

Les conditions défavorables du milieu peuvent également se traduire par une modification des corrélations. Chez l'Érable, une inhibition de la croissance du pivot durant trois jours provoque l'arrêt définitif de l'allongement du pivot (RICHARDSON, 1968).

Mais, on peut imposer sans préjudices une inhibition de trois semaines aux racines « principales ». Celles-ci se remettent à pousser lorsque les conditions seront de nouveaux favorables. L'arrêt de croissance des racines secondaires est en revanche supporté de façon variable : la durée d'inhibition augmentant, les racines secondaires reprennent d'autant plus facilement leur croissance, que leur vitesse antérieure d'allongement était plus forte.

Le pivot de Chêne (*Quercus borealis*) peut en revanche reprendre sa croissance, même après 21 jours d'inhibition.

CONCLUSION

Le but de cette note était de faire le point de nos connaissances actuelles du déterminisme de la croissance et de la régénération des racines ; mais les conséquences pratiques, tant pour l'élevage des plants que pour le reboisement, sont nombreuses. Il semble en effet que pour minimiser la crise de transplantation, il soit capital d'obtenir une régénération rapide des racines après transplantation, afin que celles-ci puissent assurer une alimentation hydrique correcte de la plante. Lorsque le reboisement est effectué avec des plants élevés en containers, il faudra que les racines puissent s'allonger rapidement. S'il se fait avec des plants à racines nues, il faudra de plus que le potentiel de régénération des racines soit élevé. Dans l'un et l'autre cas, il faudra que les conditions édaphiques du lieu de plantation (humidité, température) permettent aux racines d'exprimer leurs potentialités. Cela n'est pas toujours le cas. Il faudra alors rechercher des moyens pour faire coïncider l'aptitude à la croissance ou à la régénération des racines avec les périodes durant lesquelles ces potentialités peuvent s'exprimer sur le terrain. La conservation au froid, ou son action prématurée, ou encore le contrôle de la photopériode, semblent être des moyens d'y parvenir. Mais, peut-être en trouvera-t-on d'autres plus efficaces ou plus simples ?

La croissance des racines peut être limitée par les conditions édaphiques (température, humidité, oxygène, etc.). Mais même lorsqu'elles ne sont pas limitantes, il peut arriver que les racines s'allongent très peu ou pas du tout. Chez les jeunes plantes du groupe A, on observe en effet une alternance entre la croissance aérienne et souterraine tandis que chez celles du groupe SA il semble au contraire qu'au démarrage de la croissance aérienne corresponde une stimulation de la croissance des racines.

Les mécanismes en jeu ont malheureusement été très peu étudiés jusqu'ici et les résultats des recherches sur les cultures de racines isolées, ne nous apportent encore que peu d'éclaircissements.

Les exigences des racines isolées varient en effet beaucoup avec les espèces, et de nombreuses racines de végétaux ligneux n'ont encore pu être cultivées *in vitro* durant de longues périodes. Il semble cependant que dans tous les cas des stimuli provenant de la partie aérienne soient nécessaires. Mais, nous ne savons pas encore s'il s'agit de substances hormonales, de protéines ou d'autres facteurs ?

Reçu pour publication en mars 1976.

SUMMARY

GROWTH AND REGENERATION RHYTHMS OF ROOTS OF LIGNEOUS SPECIES

The most recent results of research on root growth and regeneration are analyzed and discussed. Roughly two groups of species can be defined; one group in which root and shoot elongate simultaneously (groupe SA) and another group in which shoot and root elongation alternate (groupe A).

The effect of temperature, soil moisture and oxygen upon root growth are also discussed.

Considering shoot growth, bud break potentialities of shoots, root growth, root regenerating potentialities and root initiation on shoot cuttings, four stages can be established at least in Group A.

The possible effects of buds, leaves, root-shoot competition, root « dormancy » and low temperatures on root growth and regeneration are discussed.

ZUSAMMENFASSUNG

WACHSTUMS-UND REGENERATIONSRYTHMEN
DER WURZELN HOLZIGER GEWÄCHSE

Es werden die allerneuesten Forschungsergebnisse über Wachstum und Regeneration der Wurzeln untersucht und diskutiert. Der Wachstumsrythmus in der Natur erlaubt es, groß gesehen, zwei Gruppen zu unterscheiden: die Gruppe A umfasst Pflanzen, deren Luft- und Wurzelwachstum alternieren, während die Gruppe SA Pflanzen umfasst, deren Luft- und Wurzelwachstum gleichzeitig ablaufen.

Es werden ebenfalls der Einfluss der Temperatur, der Bodenfeuchtigkeit und des Sauerstoffs auf das Wachstum besprochen.

Wenn man das Luftwachstum, das Aufgehen der Knospen, das Wachstum und die potentielle Neubildung von Wurzeln auf Stecklingen in Betracht zieht, so ist es möglich, zumindest in der Gruppe A, vier Stadien zu unterscheiden.

Die Rolle der Blattknospen, der Blätter, der Wettbewerb zwischen Wurzeln und Stamm, der niedrigen Temperaturen und der « Wurzeldormanz » werden ebenfalls diskutiert.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMS W. R., 1934. Studies in tolerance of New England forest trees. XI. The influence of soil temperature on the germination and development of white pine seedlings. *Bull. VI. Agric. Exp. Stn.*, n° 379, 18 p.
- ARBEZ M., 1971. Croissance des racines du Pin laricio de Corse (*Pinus nigra* ARN ssp Laricio) au stade juvénile. *Ann. Sci. Forest.*, **23** (3), 259-288.
- AUSSENAC G., 1975. Étude de la croissance en hauteur chez quelques résineux. Effet de la température. *Ann. Sci. Forest.*, **32** (1), 1-16.
- BACHELARD E. P., STOWE B. B., 1963. *Aust. J. Biol. Sci.* **16**, 751.
- BARNEY C. W., 1951. Effects of soil temperature and light intensity on root growth of loblolly pine seedlings. *Plant. Physiol.*, **26**, 146-163.
- BUSORAVA E. S., 1961. Influence of some environmental factors on the growth of spruce and pine in swamp forest types. *Lesn. Hoz.*, **14**, 11-14 (en russe).
- CHAMPAGNAT P., BARNOLA P., LAVARENNE S., 1971. Premières recherches sur le déterminisme de l'aérotonie des végétaux ligneux. *Ann. Sci. Forest.*, **28** (1), 5-22.
- CHAMPAGNAT P., LAVARENNE S., BARNOLA P., 1975. Corrélations entre bourgeons et intensité de la dormance sur le rameau de l'année pour quelques végétaux ligneux en repos apparent. *C. R. Acad. Sc. Paris* t 280 série D 2219-2222.
- COOPER A. J., 1973. Root temperature and plant growth. *Research Review n° 1 Commonwealth Agricultural Bureaux* 73 p.
- COUTIS M. P., 1974. Communication orale à la réunion du groupe racine, Septembre 1974, Nancy.
- CREMER K. W., 1973. Seasonal pattern of shoot development in *Pinus radiata* near Canberra. *Aust. For. Res.*, **6** (2), 31-52.
- CRUZIAN P., 1974. Détermination des pertes en eau subies par les différents organes d'une plante soumise au dessèchement. *Ann. Agron.*, **25** (4), 539-554.
- DENISOV V. P., 1971. The growth of almond roots in relation to the hydrothermal conditions of the root horizon. Trudy. *Gosudarst rennogo Nikitskogo Botanisches Kogo Suga*, **51**, 87-96. Yalta Crimée Ukraine S.S.R.
- DJAVANSHIR K., REID C. P., 1975. Effect of Moisture Stress on Germination and Radicle development of *Pinus clardica* MEDW and *Pinus ponderosa* LAWS. *Canadian Journal of Forest Research*, **5** (1), 1975.
- DORMLING J., (A) GUSTAFSON, WETTSTEIN D., 1968. The experimental control of the life cycle in *Picea abies* L. KARST. Some basic experiments on the vegetative cycle. *Silvae Genet.*, **17**, 44-64.
- FAYLE D. C. F., 1968. Radial growth in tree roots. Distribution, Timing, Anatomy. *Technical Report n° 9. Faculty of Forestry University of Toronto*, 183 p.
- FARMER R. E., 1975. Dormancy and Root Regeneration of Northern Red Oak. *Canadian J. of For. Res.*, **5** (2), 176-185.

- FORDHAM R., 1972. Observation on the growth of roots and shoots of tea (*Camellia sinensis* L.) in Southern Malawi. *J. hort. Sci.*, **47**, 221-229.
- FRANCIET A., 1966. Vers une production en masse de plants génétiquement améliorés de *Pinus radiata* par bouturage sous brouillard artificiel. *VI^e Congrès Forestier Mondial Madrid, 1969-1971*.
- GILMORE A. R., 1966. Food reserves of transplanted loblolly pine seedlings and root growth. *Tree Planters' Notes* n° 66, 15-16.
- GROBELAAR W. P., 1963. Responses of young maize plants to root temperatures. *Meded. Landb. Hogesch. Wageningen*, **63** (5).
- HEAD G. C., 1965. Studies of diurnal changes in cherry root growth and nutational movements of apple root tips by time lapse cinematography. *Ann. of Bot.*, N.S., **29**, 219-224.
- HELLMERS H., 1963. Effects of soil and air temperatures on growth of redwood seedlings. *Bot. Gaz.*, **124**, 172-177.
- HEPTING G. H., 1945. Reserve food storage in shortleaf pine in relation to little leaf disease. *Phytopathology*, **35**, 106-119.
- HERRMANN R. K., 1967. The seasonal variation in sensitivity of Douglas fir seedlings to exposure of roots. *For. Sci.*, **13**, 140.
- HILTON R. J., KHATAMIAN, 1974. *In situ* observations of woody plant root growth. Internationales Symposium Potsdam, septembre 1971. *Ecology and Physiology of root growth*. Akademie Verlag, 171-186.
- HOFFMANN G., 1966. Wurzel und Sprosswachstumsperiodik der Jungpflanzen von *Quercus robur* L. im Freiland und unter Schattenbelastung. *Arch. Forstwiss.*, **16**, 745-749.
- HOFFMANN G., 1968. Beeinflussung des Wurzel und Sprosswachstums der Robinie (*Robinia pseudoacacia* L.) durch Bodenbeheizung. *Arch. Forstwiss.*, **17**, 431-453.
- HOFFMANN G., 1972. Wachstumsrhythmik der Wurzel und Sprossachsen von Forstgehölzen. *Flora Bd.*, **161**, S. 303-319.
- HOFFMANN G., LYR H., 1974. Wachstumsschemata zur Darstellung des Jahreszeitlichen Verlaufes verschiedener Zuwachsgrößen von Gehölzen. Symposium Potsdam, 1971. *Ecology and Physiology of Root growth*. Akademie Verlag Berlin, 275-282.
- HOFFMANN G., 1974. Einfluss von Sommerdürre auf das Wurzel und Sprosswachstum von Lärche (*Larix leptolepis*). Symposium Potsdam, 1971. *Ecology and Physiology of Root growth*. Akademie Verlag Berlin, 213-282.
- HOLZER K., 1972. Pflanzenguthbeschaffung von Fichte (*Picea abies*) für Hochlagen durch Stecklingsvermehrung. *Mitt. der Forst. Bundes Versuchsanstalt Wien*, Heft, **96**, 61-73.
- HOOK D., BROWN C. L., KORMANIK P., 1971. Inductive flood tolerance in Swamp Tupelo (*Nyssa sylvatica* var. *biflora* WALZ.) *Journal of Experimental Botany*, **22** (70), Feb. 1971, 78-89.
- HOOK D. L., BROWN C. L., WETMORE R. H., 1972. Aeration in trees. *Botanical Gaz.*, **133** (4), 443-454.
- HOOK D. L., BROWN C. L., 1973. Root adaptation and relative flood tolerance of five hardwood species. *Forest Science*, **19** (3), 225-229.
- HUCK M. G., KLEPPER B., TAYLOR M. M., 1970. Diurnal variations in root diameter. *Plant. Physiol.*, **45**, 529-530.
- HUKKARI O., 1954. Experiments on the effect of anaerobic media upon birch pine and spruce seedlings. *Comm. Inst. For. Fenn.*, **42**, 1-13.
- KAUSH W., 1955. Saugkraft und Wassernachleitungen im Boden als physiologische Faktoren. *Planta*, **45**, 217-263.
- KAUSH W., 1959. Der Einfluss von edaphischen und klimatischen Faktoren auf die Ausbildung der Wurzelwerkes der Pflanzen. 83 p. Habilitationsschrift Technische Hochschule Darmstadt.
- KAZARJAN V. O., 1969. Le vieillissement des végétaux supérieurs Nauka. Traduit en 1974 par A. RIEDACKER. *Centre National de Recherches forestières*. Champenoux, 54280 Seichamps. France, 230 p.
- KAZARJAN V. O., KHURSHUDJAN, 1966. The seasonal and diurnal rhythm of stem and root growth of one year seedlings of *Quercus robur* and *Elaeagnus angustifolia*. *Fiziol. Rast.*, 1965, **13**, 725-278. Traduit en anglais en juillet-août 1966.
- KHURSHUDJAN, 1974. Sur la périodicité de la croissance des racines d'arbres. Symposium on Ecology and Physiology of Root growth. Potsdam September 1971, Akademie Verlag Berlin, 297-306.
- KOZELNIKOV, 1971. The root system of fruit plants. *Mir Publisher Moscow*. Traduit en anglais, 269 p.
- KRUEGER K., TRAPPE J., 1967. Food reserves and seasonal growth of Douglas fir seedlings. *For. Sci.*, **13** (2), 192-202.
- KRUGMAN L., STONE E. C., BEGA R. V., 1965. The effect of soil fumigation and lifting date on the root regenerating potential of Monterey Pine planting stock. *J. Forest.*, **63**, 114-119.
- KRUGMAN S. L., STONE E. C., 1966. The effect of cold nights on the root regenerating potential of Ponderosa pine seedlings. *For. Sci.*, **12**, 451-459.
- LARSON M. M., SCHUBERT G. H., 1969. Effect of osmotic water stress on germination and initial development of Ponderosa pine seedlings. *Forest Science*, **15**, 1.
- LARSON M. M., 1970. Root regeneration and early growth of red oak seedlings; influence of soil temperature. *For. Sci.*, **16**, 442-446.
- LARSON M. M., WHITMORE F. W., 1970. Moisture stress affects root regeneration and early growth of red oak seedlings. *For. Sci.*, **16**, 495-498.

- LARSON M. M., PALASHEV I., 1973. Effect of osmotic water stress and gibberellic acid on initial growth of oak seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, **3** (1), 1973, 75-83.
- LATHROP J. K., MECKELEBURG R. A., 1971. Root regeneration and root dormancy in *Taxus* spp. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **96** (1), 111-114.
- LAVARENNE, 1968. Croissance comparée des tiges et des racines de jeunes chênes cultivés en conditions contrôlées. *C. R. Acad. Sci. Paris T. 266*, 778-780.
- LYR H., HOFFMANN G., 1967. Growth rate and growth periodicity of tree roots. *Int. Rev. For. Res.*, New York, **2**, 181-236.
- LYR H., POLSTER H., FIEDLER H. J., 1967. Gehölzphysiologie, chapitre X Wachstum und Umwelt par Lyr et Hoffmann, p. 319-349. Veb Gustav Fischer Verlag Jena.
- MASON G. F., 1968. *In situ* root growth studies. *Thèse University of Guelph*. 121 p.
- MEXAL FISCHER J. T., OSTERYOUNG J., REID P., 1975. Oxygen Availability in Polyethylene Glycol Solutions and its Implications in Plant Water Relations. *Plant. Physiol.*, **55**, 20-24.
- MICHARD J., SOUIDI, 1975. Enracinement de la bouture de peuplier (*Populus nigra*). Morphogénèse, absorption racinaire et foliaire des éléments minéraux. Réunion du groupe racine. C.E.A. Grenoble, 1975.
- MILLER, 1906. Über die Meta Kutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monokotyledonen. *Bot. Ztg.*, **64**, 53-84.
- MICROMTSEW, 1962. Temperature and growth of fruit plants. *Fiziol. Rast.*, **9**, 419-424 (en russe).
- NIGHTINGALE G. T., 1935. Effects of temperature on growth, anatomy and metabolism of apple and peach roots. *Bot. Gaz.*, **96**, 581-639.
- NELSON S. H., TUCKEY H. B., 1956. Effects of controlled root temperatures on the growth of East Malling rootstocks in water culture. *J. Hort. Sci.*, **31**, 55-63.
- NELSON C. D., 1964. The production and translocation of photosynthate C^{14} in Conifers in The formation of Wood in forest trees. *Academic Press* (Zimmermann Editor), 243-257.
- PALASHEV I., MANOLOVA I., 1974. Periodicity and intensity of root growth of the trees of *Pinus maritima* POIR and *Pinus nigra* ARN in S.E. Bulgaria. in II Internationales Symposium September 1971 Potsdam. *Ecology and Physiology of Root growth* Akademie Verlag Berlin, 309-313.
- PLAUT, 1910. Über die Veränderung im anatomischen Bau der Wurzel während des Winters. *Jahrb. f. Wis. Bot.*, **48**, 143-154.
- PLAUT, 1918. Über die morphologischen und mikroskopischen Merkmale der Periodizität der Wurzel sowie über die Verbreitung der Metakutisierung der Wurzelhaube im Pflanzenreich. In. Festschr. 100 jähr. *Best. K. Württemb. Landw. Hoch. Hohenheim*, 129-151, Stuttgart Ulmer.
- POTAPOV N. G., 1956. The influence of temperature on root growth in oak seedlings. *Agro Kémia és Talajtan Budapest*, **5**, 69-74.
- REDMOND D. R., 1955. Rootlets, mycorrhizae and soil temperatures in relation to birch dieback. *Canadian Journal of Botany*, **33**, 595-627.
- REDMOND D. R., 1954. Warmer soil kill Yellow birch. *Canada Lumberman and Canadian Woodenter*, Nov. 1954.
- REED, 1939. Root and shoot growth of shortleaf and loblolly pine in relation to certain environmental conditions. *Bull. Duke Univ. School of For.*, **4**, 1-52.
- RICHARDSON S. D., 1953 a. Studies of root growth in *Acer saccharinum* L. I. The relation between root growth and photosynthesis. *Amsterdam. K. Akad. Van Wetensch. Proc.*, **56**, 185-193.
- RICHARDSON S. D., 1953 b. Studies of root growth in *Acer saccharinum* L. II. Factors affecting root growth when photosynthesis is curtailed. 110th Communication Laboratory for Plant Physiological Research Agricultural University Wageningen.
- RICHARDSON S. D., 1956. On the rôle of the acorn in root growth of American oak seedlings. *Ned. Landb. Hoogesb.*, Wageningen, **56**, 1956, 1-18.
- RICHARDSON S. D., 1957. Studies of root growth in *Acer saccharinum* L. VI. Further effect of the shoot system on root growth. *Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. Amsterdam C 60*, n° 5.
- RICHARDSON S. D., 1958 a. Bud dormancy and root development in *Acer saccharinum*. In *Physiology of forest trees*. *Édité par Thimann K. V.* Ronald press New York, 409-425.
- RICHARDSON S. D., 1958 b. The effect of IAA on root development of *Acer saccharinum* L. *Physiol. Plant.*, **11**, 698-709.
- RICHARDSON S. D., 1968. The study of root development in controlled environments. *International Symposium USSR septembre 1968*, 168-175. Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms.
- RIEDACKER A., 1973 a. Les taillis d'Eucalyptus au Maroc. *Annales de la Recherche forestière au Maroc T. 13*, 125 p.
- RIEDACKER A., 1973 b. Influence du traitement en taillis sur la croissance et la morphogénèse aériennes et souterraines d'*Eucalyptus camaldulensis* DEHN. Thèse Doct. Ing. Faculté des Sciences Clermont-Ferrand.
- RIEDACKER A., 1974. Wurzel und Sprosswachstum von *Eucalyptus camaldulensis* Dehn im Mittelmeergebiet. Internationales Symposium Potsdam 1971. *Ecology and Physiology of root growth*. Akademie Verlag Berlin, 283-296.

- ROBERTS A. N., FUCHIGAMI L. H., 1973. Seasonal changes in auxin effect on rooting of Douglas fir stem cuttings as related to bud activity. *Physiol. Plant.*, **28**, 1973, 215-221.
- ROBERTS A. N., TOMASOVIC B. J., FUCHIGAMI L. A., 1974. Intensity of bud dormancy in Douglas fir and its relation to scale removal and rooting ability. *Physiol. Plant.*, **31**, 211-216.
- ROGERS W. S., HEAD G. C., 1968. Factors affecting the distribution and growth of roots of perennial woody species. Proceedings of the fifteenth Easter. *School in Agricultural Science*. University of Nottingham. Whittington Editeur. Butterworths, 280-294.
- ROKJANIC, 1969. Rythme saisonnier de la croissance des racines d'Épicéa. *Latvijas lauksaimniecības akadēmij raksti XXVI jēl gava*, 1969, 97-103.
- ROMBERGER, 1963. Meristems, growth and development in woody plants. *Technical Bulletin* n° 1293. U.S. Department of Agriculture. *Forest service*, 214 p.
- RONNIKE F., 1957. On the growth of roots and hypocotyles of lupine plants, cultivated in substrata with different water contents. *Physiologia Pl.* **10**, 440-444.
- ROOK D. A., 1972. Conditionning radiata pine seedlings to transplanting by restricted watering. *New Zealand J. of Forestry Science*, **1** (3), 54-69.
- SEELIGER, 1956. Über die Kultur isolierter Wurzeln der Robinie (*Robinia pseudoacacia* L.) *Flora JENA* **144**, 47-83.
- SLANKIS, 1949. Einfluss der Temperatur auf das Wachstum der isolierten Wurzeln von *Pinus silvestris*. *Physiol. Plant.* Copenhagen **2**, 131-137.
- STEVENS C. L., 1931. *Yale University School Forestry Bull.* n° 32, New Haven, Connecticut.
- STONE E. C., SCHUBERT G. H., 1959. Root regeneration by ponderosa pine seedlings lifted at different times of the year. *For. Sci.*, **5**, 322-332.
- STONE E. C., SCHUBERT G. H., 1959. The physiological conditions of ponderosa pine (*Pinus ponderosa* LAWS) planting stock as it affects survival after cold storage. *J. Forestry*, **57**, 837-841.
- STONE E. C., JENKINSON J. L., KRUGMAN S. L., 1962. Root regenerating potential of Douglas fir seedlings lifted at different times of the year. *For. Sci.*, **8**, 288-297.
- TAYLOR H. M., HUCK M. G., KLEPPER B., LUND Z. F., 1970. Measurements of soil grown roots in a rhizotron. *Agronomy Journal*, **62**, nov. déc. 1970, 807-809.
- TROUGHTON A., 1957. The underground organs of herbage grasses. Bull. 44. *Commonwealth Bureau of Pasture and Field Crops*. Hurley Berkshire, 156 p.
- TROUGHTON A., 1971. The growth and function of the root in relation to the shoot. *In Structure and Function of Primary Root Tissue*. Edit. Kolek Bratislava, 153-164.
- VARTANIAN N., 1967. Influence des facteurs hydriques du milieu sur la croissance racinaire. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, **268**, Série D, 216-219.
- VARTANIAN N., 1969. Relations entre la croissance racinaire et le potentiel hydrique dans la racine de *Sinapis alba* L. Rhizogenèse et potentiel hydrique racinaire. *Rev. Gen. Bot.*, **78**, 19-29.
- VARTANIAN N., 1973. Particularités adaptatives de la Moutarde blanche *Sinapis alba* L. à la sécheresse. UNESCO 1973. *Réponse des plantes aux facteurs climatiques*. Actes Coll. Uppsala 1970, 277-287.
- VEGIS A., 1971. Samenkeimung und vegetative Entwicklung der Knospen. *Encyclopedia of Plant Physiology*, **16**, 168-294.
- VEGIS A., 1965. Die Bedeutung von physikalischen und chemischen Aussenfaktoren bei der Induktion und Beendigung von Ruhezuständen bei Organen und Geweben höherer Pflanzen. *Encyclopedia of Plant Physiology*, **15** (3), 534-668.
- WAREING P. F., 1971. The physiology of conifers Part 1 The growth of the shoot and root. *The Journal of the Royal Hort. Soc.*, **96**, 9-10, sept.-oct. 1971.
- WILCOX, 1954. Primary organisation of active and dormant roots of Noble fir, *Abies procera*. *American J. Bot.*, **41**, 812-21.
- WILCOX, 1962. Growth studies of the root of incense cedar, *Libocedrus decurrens*. I. The origin and development of primary tissues. *Am. Journ. Bot.*, **49**, 221-236. II. Morphological features of the root system and growth behavior. *Am. Journ. Bot.*, **49**, 237-245.
- WILLIAMS T. E., 1969. Root activity of perennial grass swards in Root Growth. *Proceedings of the 15th Easter School*. Whittington Editeur. Butterworths, London, 270-279.
- ZAERR J. B., 1967. Auxin and the root regenerating potential in Ponderosa pine seedlings. *Forest Science*, **13** (3), 258-264.
- ZAERR J.-B., LAVENDER D. P., 1974. The effect of certain cultural and environmental treatments upon the growth of roots of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* MIRA) seedlings. Internationales Symposium Potsdam September 1971. *Ecology and Physiology of root growth*. Akademie Verlag, 1974, 33-44.