

L'INDUCTION DE LA DORMANCE ET
L'ENDURCISSEMENT DES PLANTS

par

André L. D'AOUST
Centre de foresterie des Laurentides
Service canadien des forêts

Troisième atelier québécois sur la culture des plants forestiers en récipients, organisé à Chicoutimi par le Service du transfert de technologie du ministère de l'Énergie et des Ressources (Forêts) et le Groupe de recherche en productivité végétale de l'Université du Québec à Chicoutimi, les 9 et 10 novembre 1988

RESUME:

La dormance et l'endurcissement évoluent en parallèle et caractérisent la phénologie des plants à l'automne. L'arrêt de la croissance en longueur et la formation d'un bourgeon terminal avec écailles relèvent de la dormance, tandis que la tolérance au gel des tissus est du ressort de l'endurcissement (acclimatation). Ces phénomènes sont héréditaires et par conséquent sont des caractéristiques de la provenance, mais à l'intérieur d'une population, on rencontre des variations individuelles. En travaillant avec différents facteurs, sous conditions contrôlées, on peut séparer, activer ou même inhiber ces phénomènes. La photopériode, et plus spécifiquement la durée de la nuit (nyctipériode) est un facteur critique d'induction pour la phénologie des plants. Le modèle basé sur l'activation du phytochrome, tel que décrit pour le photopériodisme, semblerait être responsable des modifications observées. Aussi, pour une région donnée, l'interaction entre la longueur de jour et la somme des degrés-jours a une action déterminante sur la phénologie des plants. De plus, pour la croissance en longueur, un rythme endogène agirait pour contrôler ce développement. Enfin, certains facteurs du milieu, comme la nutrition, la teneur en eau du substrat et la température ambiante peuvent modifier quantitativement ces développements.

Pour le producteur de plants forestiers, la compréhension de cette phénologie peut lui permettre d'agir au moment opportun, de façon à assurer la dormance de son matériel et un endurcissement initial avant de transférer ses plants à l'extérieur pour le repos hivernal.

INTRODUCTION

Les termes de dormance, d'aoûtement et d'endurcissement sont souvent utilisés comme synonymes dans la discussion avec les producteurs et parfois même entre scientifiques. Mais pour les besoins de cette présentation, on doit être plus spécifique. Nous accepterons que le terme aoûtement⁽¹⁾ est plus général et représente la période de mûrissement des nouvelles pousses. Pour ce phénomène d'aoûtement la synthèse de la lignine ou encore la formation des fibres et des trachéïdes pourraient servir d'indice. Par contre, si l'on mesure la croissance en longueur au cours de l'été, après une période de croissance accélérée on observe une diminution progressive de la vitesse de croissance et même un arrêt de celle-ci. Cette phase de ralentissement et repos de la croissance est caractéristique de la dormance. A cause des nombreuses observations sur ce phénomène et de la variation des réponses à certains traitements, les spécialistes ont subdivisé la dormance en différents types que l'on discutera plus tard. Un dernier terme qui est souvent confondu avec les deux premiers est celui de l'endurcissement⁽²⁾ (hardening off). C'est-à-dire le développement de la rusticité, d'où la tolérance à des températures froides et souvent bien en deçà du point de congélation de l'eau.

⁽¹⁾ Aoûtée: c'est-à-dire mûrir (v.f.)

⁽²⁾ Endurcissement et acclimatation sont essentiellement des synonymes dans cette présentation.

Ces trois phénomènes (aoûtement, dormance, et endurcissement) évoluent généralement en parallèle dans le milier naturel, mais cela n'exclut pas la possibilité que ceux-ci soient distincts les uns des autres et qu'ils aient leurs propres facteurs d'activation ou d'inhibition.

Enfin, le plant forestier dès les premières années de croissance subit l'influence du milieu de culture. Par exemple, si l'on mesure la croissance en pépinière pour plusieurs provenances d'une même espèce, on observe que la hauteur est fonction de l'origine géographique des provenances en étude. (fig.1) Le fait que la latitude du lieu d'origine soit un facteur plus déterminant que la longitude, nous laisse supposer que la longueur du jour (photopériode) joue un rôle critique dans la croissance. Mais associée à cette photopériode du lieu d'origine il y a aussi une somme d'énergie calorifique. Ces deux facteurs environnementaux sont responsables en bonne partie des différences observées. Cette constatation est universellement reconnue, à un point tel que le déplacement des semences et/ou des plants est généralement limité à des zones climatiques semblables à celle du lieu d'origine et les seules exceptions à cette règle de la génétique forestière proviennent de tests de provenances, où une dérogation à cette loi est soutenue par des démonstrations sur le terrain. Voilà pour la dimension génétique, mais à l'intérieur d'une même provenance il y a toute une gamme de réponses vis-à-vis les phénomènes en question et c'est particulièrement cette dernière qui intéresse le producteur de plants

forestiers.

Enfin, pour cette présentation dans le contexte général de "qualité" des semis, puisque la lignification des tissus est rarement mesurée, nous nous en tiendrons à la dormance et l'endurcissement.

LA DORMANCE

La dormance, selon Lang (1987), est l'arrêt momentané de la croissance mesurable d'une structure végétale donnée et possédant un méristème. A cette nouvelle définition, s'ajoute les préfixes ecto, endo et para pour permettre d'identifier la cause de la dormance. Ainsi, l'écodormance est celle qui provient d'un stress environnemental (ex., température, eau, nutrition), tandis que l'endodormance est induite, par une action directe sur l'organe ou la structure concernée (photopériode, qualité de l'éclairement) et la paradormance, elle est imposée par l'intermédiaire d'un agent interne mais non directement issu de la structure (ex., dormance apicale).

Pour la discussion qui suit on doit retenir qu'il y a deux unités concernées: la structure végétale qui ralentit son développement morphologique et un méristème qui subit l'action propice à la dormance.

Dans un premier temps on s'attardera à l'arrêt de la croissance en hauteur du jeune plant. En général, la croissance est prédéterminée dans le bourgeon formé l'année précédente. De plus au stade juvénile, c'est-à-dire pour des individus n'ayant pas atteint la maturité sexuelle, la croissance prédéterminée peut être suivie d'une croissance indéterminée (free-

growth). Dans le cas spécifique des semis de conifères, tout semble indiquer que pour la durée de la première saison de croissance le développement initial est de type indéterminé, c'est-à-dire que tant et aussi longtemps que toutes les conditions favorables à la croissance sont présentes il y aura un développement végétatif continu. Ainsi, en serre ou mieux encore, en chambre de croissance on peut obtenir une croissance en longueur de 5, 10 ou 20cm à peu près sans arrêt (fig.2). Mais dès qu'un stress quelconque s'impose il y a établissement d'une dormance.

Pour les semis de 2 à 5 ans, Pollard & Logan (1974) ont démontré que chez l'EPN⁽³⁾ et d'une façon moindre avec l'EPB, la croissance prédéterminée est assez stable entre les provenances, tandis que la croissance indéterminée peut être importante chez ces jeunes sujets (fig.3). Cette dernière est fonction du lieu d'origine et favorise surtout les provenances du sud par rapport à celles du nord. De plus ces mêmes auteurs ont observé que la dimension initiale du jeune plant apporte une restriction à la croissance en longueur subséquente (fig.4). Donc, en ce qui a trait à la dormance, il y a un arrêt de la croissance relié au lieu d'origine (ce qu'on savait déjà), mais qu'il y aurait en plus une contrainte interne au semis. Ce rythme endogène ne semble pas tellement bien compris ni très étudié chez les jeunes plants de conifères. Mais avec les semis en conteneurs, les pépiniéristes ont depuis longtemps observé que plus le conteneur est de faible dimension, plus le

⁽³⁾ Epinette noire (EPN), épinette blanche (EPB), épinette de Norvège (EPQ) et pin sylvestre (PIS)

semis est de petite taille et même souvent s'arrête de croître plus tôt, sans que soit modifié la régie de la culture. Un autre cas bien connu avec le pin gris, c'est la croissance par bonds, ou en escalier. Il est aussi accepté que même les espèces du genre *Picea* se développent aussi par bonds, mais le phénomène est moins évident.

Comme mentionné précédemment, les conditions climatiques ont une influence déterminante sur l'arrêt de la croissance en hauteur et par conséquent sur l'induction de la dormance. Koski et Sievänen (1985) ont rapporté des résultats très révélateurs avec les semis d'EPO et de PIS, en étudiant la longueur de nuit (24h. moins longueur du jour) et la somme des degrés-jours pour l'arrêt de la croissance en hauteur chez ces semis (fig.5). Pour le pin sylvestre on remarque deux parties à la courbe: une première, pour une durée de nuit d'environ 11h. la croissance en hauteur est indépendante de la somme des degré-jour; une seconde partie, où l'arrêt de la croissance est fonction de l'interaction (durée de la nuit x somme des degrés-jours). Avec les semis d'EPO, les tendances pour la croissance en hauteur sont semblables pour les provenances du sud, mais pour celles plus septentrionales leurs réactions sont différentes et on remarque une interaction continue (durée de la nuit x somme des degrés-jours). De plus on observe une différence importante entre ces deux essences, c'est le seuil d'action de la somme calorifique, c'est-à-dire pour le PIS, le seuil d'interaction des facteurs climatiques s'obtient après 1200 degrés-jours tandis que pour l'EPO, l'arrêt de la croissance en hauteur est obtenu pour une somme de degrés-jours de deux à trois fois moindre.

Ce qu'il faut retenir de ces travaux c'est que bien qu'une photopériode critique existe pour un matériel génétique donné, la somme des degrés-jours peut modifier la longueur de jour à laquelle ce même matériel arrête de croître en hauteur.

Sans s'attarder longuement sur la photopériode, certains aspects pratiques sont à considérer pour le producteur: la longueur de jour versus la longueur de nuit et le seuil de rayonnement énergétique pour prévenir la dormance. A priori, on aurait pu croire que longueur de jour et longueur de nuit sont interchangeable ($L.J. = 24h. - L.N.$), mais en biologie il y a une restriction. Pour la dormance c'est la nyctipériode qui compte et plus spécifiquement c'est la durée de l'obscurité totale qui est en jeu. Ainsi, l'éclairage de nuit, tel qu'utilisé par certains producteurs, maintient la croissance en hauteur et donc empêche l'induction de la dormance. En pépinière et dans le milieu naturel, on observe souvent un arrêt de croissance dès le mois de juillet. Mais si on se réfère à des tables de longueur du jour, pour cette même période, les valeurs mentionnées dépassent de beaucoup la longueur du jour critique pour ce matériel végétal. Par contre, il faut sans doute prendre en considération la durée du jour tel que perçue par les plants observés. Ainsi des mesures enregistrées par l'héliographe à Vallée-Jonction montrent des différences importantes entre la longueur du jour astronomique et celle enregistrée au site météorologique (fig.6). Cette différence pourrait donner une explication probable aux observations sur le terrain.

Enfin, pour ce qui est du niveau d'éclairement lumineux requis, celui-ci est sans doute faible, on

mentionne souvent des valeurs entre 0.5 et 5.0% par rapport au niveau maximal d'une journée d'été (10⁶ lux). Ces valeurs expliqueraient en partie l'utilisation de quelques ampoules incandescentes pour maintenir l'état de croissance des semis sous serre ou tunnel. Nous reviendrons plus tard à une autre dimension de la lumière, c'est-à-dire sa qualité spectrale, laquelle est utilisée en milieu contrôlé et qui pourrait sensibiliser la plante au changement de saison.

Y a-t-il d'autres facteurs du milieu qui provoquent l'arrêt de la croissance et l'induction de la dormance? Young et Hanover (1978) ont étudiés avec *Picea pungens*, en chambre de croissance, les différents facteurs susceptibles de modifier le développement des plants. Utilisant 24h. de lumière, pour ne pas faire intervenir la photopériode, ils ont exploré la température entre 1° et 30°C et ont montré que la hauteur est proportionnelle à la température ambiante (fig.7). Toutefois, une température de 31°C inhibait la croissance et même causait la mort de certains plants. Lors d'une étude avec l'EPN en serre, nous avons observé l'arrêt de croissance et la formation d'un bourgeon terminal, mais dans nos conditions le seul facteur susceptible d'avoir provoqué cette dormance était la température de l'eau d'arrosage voisiné de 5°C, et de fait une élévation de la température de l'eau a eu pour effet le débourrement des plants mais de façon très variable. Young et Hanover ont aussi étudié l'effet de la nutrition N, P et K. (fig.8). Ils ont remarqué qu'une faible concentration azoté pouvait arrêter la croissance et induire la formation d'un bourgeon terminal; mais avec P et K, seule une réduction de la vitesse de croissance était observée mais pas de dormance

proprement dite. Au CFL, le Dr. Gonzalez a rencontré un effet semblable à celui noté avec l'azote, c'est-à-dire une chlorose des nouvelles aiguilles et l'arrêt de la croissance, mais le facteur impliqué était le magnésium; une correction au fertilisant et les semis d'EPB ont repris leur développement.

A la lumière de ces observations, tout semble indiquer qu'avec N et Mg c'est le système photosynthétique qui est en cause et l'on peut supposer que c'est le rythme endogène qui est modifié et comme résultat la dormance.

Un dernier facteur qui est universellement reconnu pour son action sur la croissance en hauteur, c'est l'eau. Par exemple, Young et Hanover ont poursuivi leurs essais en introduisant la sécheresse (fig.9), et comme anticipé, le manque d'eau provoque l'arrêt de la croissance et la formation d'un bourgeon terminal. Par contre, on se rappellera, du moins pour certains, des premiers essais avec le "tube québécois" qu'un excès d'eau provoquait l'engorgement des semis identifié par la chlorose des aiguilles suivie d'une mortalité des plants. A ma connaissance, avec nos semis de conifères, un excès d'eau n'a jamais résulté en l'arrêt momentané de la croissance suivi d'une dormance proprement dite.

Que doit-on retenir de ces derniers facteurs du milieu, exception faite peut-être de la sécheresse (sur laquelle l'on reviendra en discutant du bourgeon terminal), c'est que ceux-ci peuvent modifier le développement des plants, mais pas toujours d'une façon souhaitable pour la qualité des plants.

Depuis le début de cette discussion sur la dormance, l'aspect qui a

retenu notre attention c'est l'arrêt de la croissance en hauteur, mais comme le laisse entendre la définition et d'ailleurs comme mentionné précédemment, la formation d'un bourgeon terminal fait partie intégrante de la dormance. Cette formation secondaire provient du méristème apicale. En effet la formation de pousses successives d'aiguilles à l'extrémité de la tige peut soudainement se transformer avec l'apparition d'écaillés (cataphylles) qui recouvrent le bourgeon proprement dit et qui passe alors par une période de repos prolongé.

C'est sur ce deuxième aspect que j'aimerais maintenant m'attarder. Owens et al (1977) ont donné une bonne description de l'évolution du bourgeon végétatif de l'EPB (fig.10). Comme indiqué par ce schéma, à la base de l'apex on observe des primordia entourés d'écaillés. Selon Romberger (1963), les primordia sont capables tantôt de se transformer en aiguilles et parfois, sous l'influence de l'environnement, de se développer en écaillés. Ainsi, la photopériode courte apparaît un déclencheur important pour cette transformation. Pollard et Logan (1977) ont étudié la photopériode et autres facteurs du milieu sur la formation de primordia dans le bourgeon (fig.11). Ainsi, une photopériode courte (8h.) durant deux semaines, avec des conditions favorables (22°C et 22000lux) suivie de photopériodes entre 2 et 8hrs résulte en des formations abondantes d'ébauches foliaires; par contre une période trop courte de lumière, réduit leurs nombres. Dans le cas de la température, accompagnée d'une photopériode de 8hrs, l'augmentation de la température stimule la formation d'ébauches foliaires. De même, l'intensité lumineuse durant la photopériode de 8hrs montre une action

positive; mais comme dans le cas de très courtes photopériodes, une diminution de l'irradiation, en temps ou en quantité, réduit le nombre de primordia observé dans le bourgeon. Ces mêmes auteurs ont poursuivi leur étude sur la formation d'ébauches foliaires en modifiant la teneur en eau du substrat (tourbe-vermiculite) et ont observé une diminution importante du nombre de primordia entre 0 et - 0.8 MPa de tension. Arnott⁽⁴⁾ a récemment signalé des résultats semblables avec des essences de l'Ouest du pays. Dans le cas de la nutrition, des essais durant la photopériode courte, avec arrosage à l'eau distillée comparée à une solution nutritive complète ont encore une fois montré l'avantage d'une solution complète pour la formation des primordia (fig.12). C'est en prenant en considération ces travaux de base que Colombo et al (1984) ont proposé leur protocole "Extended greenhouse culture" où la photopériode courte est mise à profit avec une température élevée et des conditions de lumière favorables en serre, avant le transfert des plants à l'extérieur pour le repos hivernal.

Comme on vient de le voir, la dormance se manifeste dès que certaines conditions climatiques sont présentes. De plus, le matériel biologique a un rythme endogène, lequel est modifié par les facteurs du milieu.

L'ENDURCISSEMENT

Qu'en est-il maintenant de l'endurcissement? Comme indiqué précédemment, l'endurcissement c'est le développement de la rusticité⁽⁵⁾

⁽⁴⁾ Communication personnelle

⁽⁵⁾ De rustique, c'est-à-dire qui résiste bien à des conditions climatiques difficiles

(hardiness) par les tissus de la plante. Cette rusticité est une adaptation et par conséquent une caractéristique reliée à la génétique d'une population. Son expression, au niveau de l'individu est appelée l'acclimatation. Selon Koski et Selkainaho (1982), l'acclimatation est la capacité d'un individu à survivre dans un nouveau milieu sans changement génétique. Donc, une provenance donnée peut être rustique, mais à l'intérieur de cette population, des individus peuvent montrer des variations importantes de tolérance au gel. Comme pour la dormance, c'est le phénomène individuel sur lequel on va se pencher.

En général, on s'accorde pour dire qu'il y a deux types de résistance au gel: l'évitement et la tolérance proprement dite. Dans les régions tempérées, le plant subit l'action du climat et s'acclimate pour survivre. Ainsi, les feuillus perdent leurs feuilles à l'automne, tandis que chez nos conifères (exception faite du mélèze), on observe une intensification de la couleur des aiguilles de la pousse annuelle et une persistance de celle-ci tout au long de l'hiver. Dans le premier cas, les feuilles évitent les températures froides et dans le cas des aiguilles de nos conifères on peut mesurer une tolérance de plus en plus marquée à mesure que la température s'abaisse. Parallèlement à cette acclimatation on observe une teneur en eau plus faible des tissus, une synthèse de sucres, d'acides aminés et même d'acides nucléiques.

Lorsque l'on s'attarde à la physiologie du phénomène d'acclimatation, les auteurs reconnaissent trois stades plus ou moins distincts: un premier, qui est l'induction, un second qui est une mise en place et

un troisième stade, qui est l'approfondissement de la tolérance au gel. Nos travaux antérieurs sur l'endurcissement des semis d'EPN (D'Aoust et Cameron, 1982) ont démontré qu'avec le traitement jour-court, il y avait un endurcissement au gel après un mois de traitement (fig.13). Si à ce traitement de jour-court on ajoute des températures fraîches (jour-nuit, 10°\5°C), on observe un endurcissement plus prononcé, c'est-à-dire une tolérance de 24hrs à - 5°C. avec peu de dommage aux parties aériennes. Par contre, avec un traitement unique de températures fraîches, les résultats ont souvent été plus variables, mais jamais les semis n'ont montré une tolérance aussi grande que pour les traitements simultanés jour-court et températures fraîches.

Pour ce qui est du deuxième et troisième stades d'acclimatation jusqu'à dernièrement nous ne les avons jamais étudiés, parce que chez le producteur ces stades à venir se passent généralement à l'extérieur. C'est-à-dire que si les semis ont traversé le premier stade d'endurcissement, ils sont alors réceptifs pour les conditions plus froides qui viennent en octobre et novembre. De plus, pour ce qui est des températures plus froides de l'hiver, celles-ci arrivent généralement lorsque les semis sont recouverts de neige, où la température est alors voisine du point de congélation.

Il est plus difficile de conclure sur la nutrition dans l'endurcissement au gel. Nos premiers travaux avaient montré un désavantage marqué pour une solution PK par rapport à la solution balancée. Des expériences plus récentes ne montrent pas un tel désavantage et même au contraire favorisent la solution 10-52-10 par rapport au 20-20-20 (fig.14). De

même si l'on prend en considération le rapport $K/N \leq 0.6$, comme favorable à la tolérance au gel (Timmis, 1974), nos derniers résultats oscillent entre 0.4 et 0.5 et ces valeurs sont indépendantes de l'engrais utilisé (20-20-20 ou 10-52-10). Une explication possible pourrait être le fertilisant employé, ainsi dans l'essai initial le phosphate de potassium ($K_2HPO_4 \cdot 7H_2O$) a été utilisé, tandis que dans la dernière expérience, l'engrais (10-52-10) était employé, donc l'azote pourrait être nécessaire, mais en quantité moins importante.

Dans un autre domaine, la privation d'eau comme facteur d'endurcissement. Nos travaux, rapportés antérieurement (D'Acoust et Cameron 1982), ont montré un effet positif d'une sécheresse par rapport au témoin, mais aucune tolérance supérieure par rapport aux traitements photopériodiques et/ou thermique (fig.15). De plus, si on se rappelle la formation de primordia foliaires, l'avantage de la sécheresse n'est pas évident.

Qu'advient-il du système racinaire durant cette période d'acclimatation? N'ayant pas étudié celui-ci, il m'est difficile d'être très précis, par contre, il apparaît certain qu'un endurcissement racinaire se produit. Ainsi, dans nos essais au gel, où le semis et son substrat sont placés au froid à $-5^\circ C$, après quatre heures on observe la formation de givre et après 24hrs toute la motte de tourbe est devenue un glaçon et malgré ce changement thermique très important, sous traitement jour-court avec températures fraîches, les semis traités ressortent bien vivants des tests au gel. Par contre, pour des conditions plus difficiles comme on peut parfois rencontrer au début de l'hiver dans les aires de repos en

pépinière, il est probable que l'endurcissement racinaire initial soit limite pour ces cas particuliers. D'ailleurs, cet automne, avec une pépinière privée, des expériences sont en cours pour évaluer ces risques et étudier des moyens de les contrer.

Un autre facteur qui peut être soulevé vis-à-vis l'endurcissement au gel et particulièrement pour la photopériode, c'est le rayonnement énergétique requis. Des travaux rapportés par Levitt (1980) ont montré l'importance de la lumière durant l'endurcissement. Nos premiers travaux pouvaient par contre soulever la question à savoir, si la quantité du flux photonique n'est pas l'agent moteur de cet endurcissement. Par exemple, 8 hrs comparées à 15 hrs d'éclairement, c'est environ 50% de moins d'irradiation, mais une expérience réalisée en chambre de croissance avec 40% de lumière et en jour-long ne favorise pas la formation des bourgeons ni provoque un endurcissement suffisant (tableau 1). De plus, une interruption de nuit avec un très faible éclairement énergétique, réduit significativement la formation de bourgeons dormants et la tolérance au gel (tableau 2). Donc, la photopériode et particulièrement la durée de l'obscurité totale est importante pour l'induction de l'acclimatation. D'ailleurs, l'hypothèse la plus plausible pour l'action de la photopériode, serait celle du phytochrome tel que décrit pour le photopériodisme (Jacques, 1982).

Le phytochrome est une chromoprotéine, c'est-à-dire l'association d'un chromophore et d'une protéine, ce pigment est très sensible à certaines longueurs d'onde de la lumière; entre autre, le rouge clair (660 nm) et le rouge sombre (730nm).

Le principe d'action serait l'activation de la forme inactive du phytochrome (Pr) par le rouge clair, résultant en la croissance végétative et la réversibilité par le rouge sombre de la forme active (Pf) en sa forme inactive pour l'arrêt de la croissance (fig.16). On peut stimuler par radiation une forme ou l'autre de ce pigment en milieu contrôlé. C'est ce qu'on a réalisé en chambre de croissance et on a obtenu les résultats escomptés, c'est-à-dire, avec le rouge sombre on a obtenu la formation de bourgeons dormants et l'endurcissement au gel et dans l'autre cas, avec le rouge clair, l'absence d'endurcissement et l'absence d'un bourgeon dormant (tableau 3). L'hypothèse du phytochrome est plus difficile de transposition dans le milieu naturel, sinon que la forme active est instable et se transforme graduellement en forme inactive à l'obscurité. De plus, c'est probablement le rapport (PF/P total) qui dirigerait le développement du plant. De fait, à la fin de l'été, dans le milieu naturel, la proportion rouge du spectre de la lumière solaire est plus forte et cette action, en plus de la photopériode décroissante, pourrait agir pour stimuler l'acclimatation. L'éclairement énergétique impliqué dans ces transformations, du moins dans nos travaux en milieu contrôlé était d'environ 1% du rayonnement photosynthétiquement actif. Mais pour le milieu naturel les valeurs du rayonnement impliqué pourrait être tout autre. Un dernier point peut-être souligné, c'est que dans nos essais avec les radiations, les semis traités avec le rouge clair plus rouge sombre ne montraient pas tous les signes de dormance. Particulièrement, la pousse terminale était verte, tendre et allongée et malgré cette absence apparente de dormance, la tolérance au gel était initiée.

Il apparaît donc qu'une dormance complète ou absolue, n'est pas strictement requise pour l'endurcissement au gel.

Si l'on reprend les éléments discutés plus haut, l'endurcissement des semis est un pré-requis pour déplacer les plants à l'automne. C'est-à-dire, tant en pépinière que sur le terrain, lorsque la température baisse sous le point de congélation, les semis doivent être préparés adéquatement pour tolérer ce facteur thermique. Dans notre région (Québec) ces températures se présentent généralement dès la fin de septembre et certainement en octobre. Puisqu'il s'écoule environ un mois pour obtenir l'endurcissement, il faut donc en août que les semis soient dans des conditions propices à cette action de la photopériode et de la température. Dans ce contexte, je ne suis pas convaincu de l'utilisation poussée du tunnel ou de la serre à la fin de l'été. Ces structures peuvent altérer l'irradiation reçue par les semis et particulièrement augmenter la chaleur ambiante. Pour ce qui est du changement de la nutrition et de la sécheresse, les variations sont à surveiller; d'ailleurs délayer de la tourbe ou l'assécher suffisamment et de façon uniforme est loin d'être très facile d'application à grande échelle. Au printemps, le problème des gelées tardives est difficilement prévisible, sauf peut-être en présence de données météorologiques des 10 ou 20 dernières années. Lorsque la probabilité de gel tardif est reconnue comme élevée pour une région, on pourrait penser à déplacer les semis à l'automne vers une région moins risquée. Mais encore, l'exception peut se présenter. Les moyens classiques dans les pépinières pour réduire les dégâts de gel sont l'arrosage durant la période de

risque ou encore le déplacement d'air pour les surfaces concernées. Malheureusement, ces tentatives peuvent être infructueuses lorsque l'intensité du gel est en deça de -5°C et pour une durée plus longue que 24 hrs. Enfin, si on veut être plus conservateur, il faudrait entrevoir la possibilité d'une protection hivernale, soit en s'assurant d'un minimum de chauffage ou encore envisager l'entreposage au froid comme utilisé à grande échelle dans l'Ouest Canadien.

CONCLUSION

La dormance et l'acclimatation sont des phénomènes héréditaires qui caractérisent l'état physiologique du plant. Pour une région donnée, les conditions climatiques, photopériode et somme des degrés-jours, contrôlent le développement individuel des plants. Mais d'autres facteurs du milieu, comme la température ambiante, la nutrition et la disponibilité en eau, peuvent quantitativement modifier ces phénomènes.

Dans le milieu naturel, l'arrêt de la croissance en hauteur, la formation des primordia du bourgeon et l'acclimatation au gel évoluent ensemble à la fin de l'été. Par contre, rien nous indique que ces phénomènes soient intimement liés chez un même plant. Il semble d'ailleurs, que l'arrêt de croissance et l'acclimatation soient associés de plus près que l'est la formation des primordia foliaires. Par conséquent, toute régie de culture ayant pour but de maximiser l'un de ces deux premiers phénomènes devient un risque pour le troisième...

REFERENCES

- Colombo, S.J., D.P. Webb et C. Glerum, 1984. Cold Hardiness and bud development under short days in black spruce and white spruce seedlings. Dans Canadian Containerized tree seedlings symposium. J.B. Scarrett, C. Glerum and C.A. Plexman eds., p. 171-176. Environnement Canada. Can. For. Serv. Great Lakes Forest Research Center, Sault Ste-Marie Ont. ISBN 0-662-12250-X.
- D'Aoust, A.L. et S.J. Cameron, 1982. The effect of dormancy induction, low temperatures and moisture stress in cold hardening of containerized black spruce seedlings. Dans Canadian Containerized tree Seedlings Symposium J.B. Scarratt, C. Glerum and C.A. Plexman eds., p. 153-161 Environnement Canada, Can. For. Serv. Great Lakes Forest research Center, Sault Ste-Marie, Ont. ISBN 0-662-12250-X.
- Gariépy, J., C. Calvet et R. Leduc 1981. L'ensoleillement au Québec. Gouv. du Québec, Min. de l'Environnement, service météo. M. P. - 60: 30 p.
- Jacques, R. 1982. Photobiologie de la germination, de la croissance et de la floraison. Revue du Palais de la découverte (Paris) 10 (99): 40-51.
- Koski, V. et J. Selkainaho. 1982. Experiment on the joint effect of heat sum and photoperiod on seedlings of Betula Pendula. Comm. Inst. Forestalis Fenniae 105: 34 p.
- Koski, V. et R. Silvanen. 1985. Timing of growth cessations in relations to the variations in the growing season. p. 167-193 Dans Crop. Physiology of Forest Trees. Proc. Int. Conf. "Managing Forest trees as cultivated plants, Finland July 23-28, 1984. Helsinki Univ. Press ISBN 951-45-3705-X.
- Lang, G.A. 1987. Dormancy: A new universal terminology. Hort Science 22 (5): 817-820.
- Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stuns. Vol I chilling, freezing and high temperatures. Academic Press 512 p. ISBN-12-445501-8
- Owens, J.N., M. Molder et H. Langer. 1977. Bud development in Picea glauca L. Annual growth cycle of vegetative buds and shoot elongation as they relate to date and temperature sums. Can. J. Bot. 55: 2728-2745.
- Paulin, M. et M. Rhéaume, 1979. Variabilité génétique d'origine géographique de l'épinette noire (Picea mariana (Mill.) B.S.P.) Mémoire de fin d'études. Fac. For. et Géod. Université Laval.
- Pollard, D.F.W. et K.T. Logan. 1974. Seedling size and age as factor of morphogenesis in white spruce Picea, glauca (Moench) Voss buds. Can. J. For. Res. 4: 97-100.

Pollard, D.F.W. et K.T. Logan, 1977.
The role of free growth in
the differentiation of provenan-
ces of black spruce (Picea
mariana (Mill.) B.S.P.). Can. J.
For. Res. 4: 308-311.

Pollard, D.F.W. et K.T. Logan 1977.
The effects of light intensity,
photoperiod soil moisture poten-
tial and temperature on bud
morphogenesis Picea species Can.
J. For. Res. 7: 415-421.

Romberger, J.A. 1963. Meristems,
growth and development in woody
plants. U.S.D.A. For. Ser.,
Techn. Bull. No. 1293: 214 p.

Timmis, R. 1974. Effect of nutrient
stress on growth, bud set and
hardiness in Douglas-fir seed-
lings. p. 187-196. Dans Proc.
North Am. Containerized Forest
Tree Seedling, Symposium. R.W.
Timus et al (eds). Denver,
Colorado 1974. Great Plains
Agric. Council Publ. no. 68.

Young, E. J.W. Hanover. 1978.
Effect of temperature, nutrient,
and moisture stresses on dormancy
of blue spruce seedling under
continuous light. Forest Sci. 24
(4): 458-467.

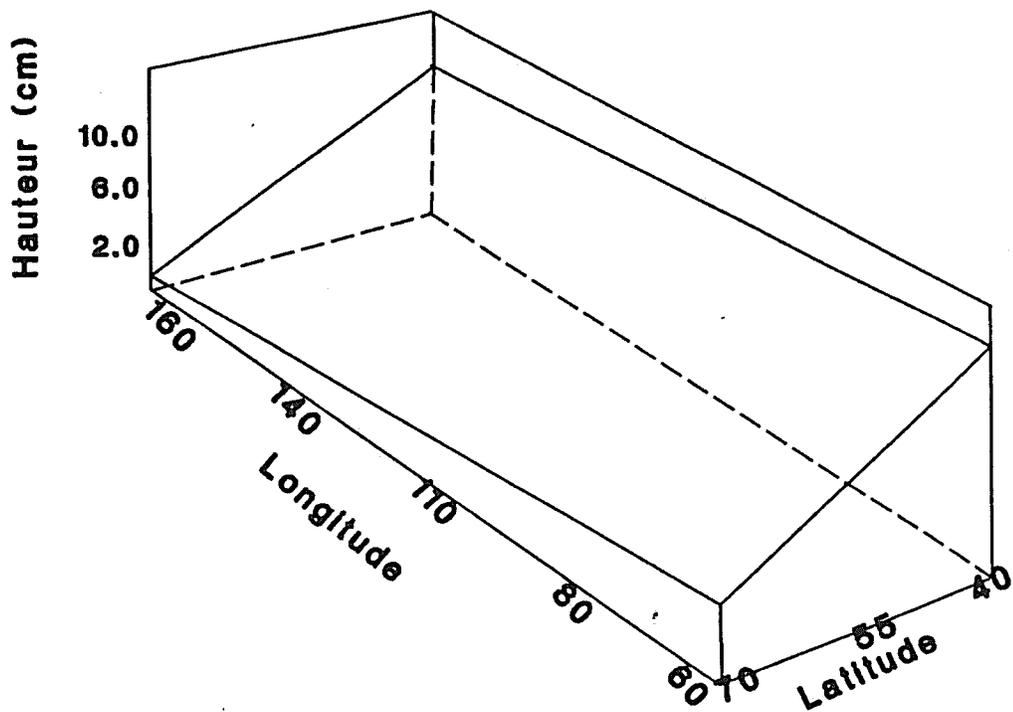


Fig. 1. Variabilité géographique de la hauteur pour des semis d'EPN en pépinière (Poullin & Rhéaume, 1979)

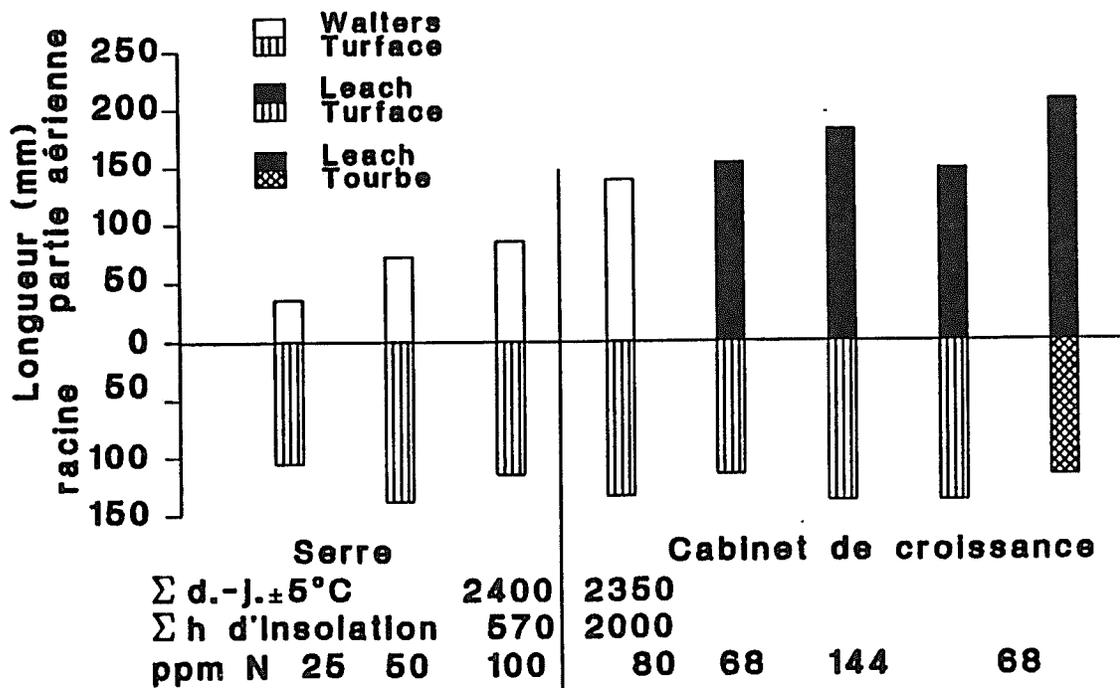


Fig. 2. Croissance améliorée chez des semis d'EPN

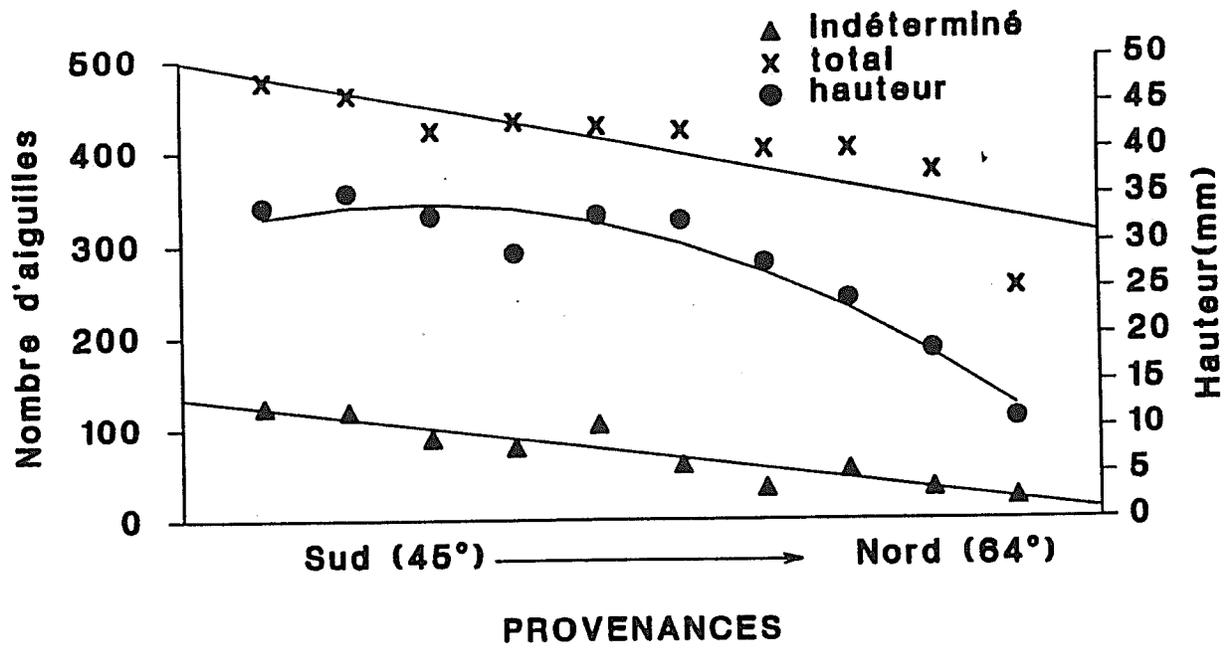


Fig. 3. La croissance juvénile chez différentes provenances d'EPN (Pollard & Logan, 1974)

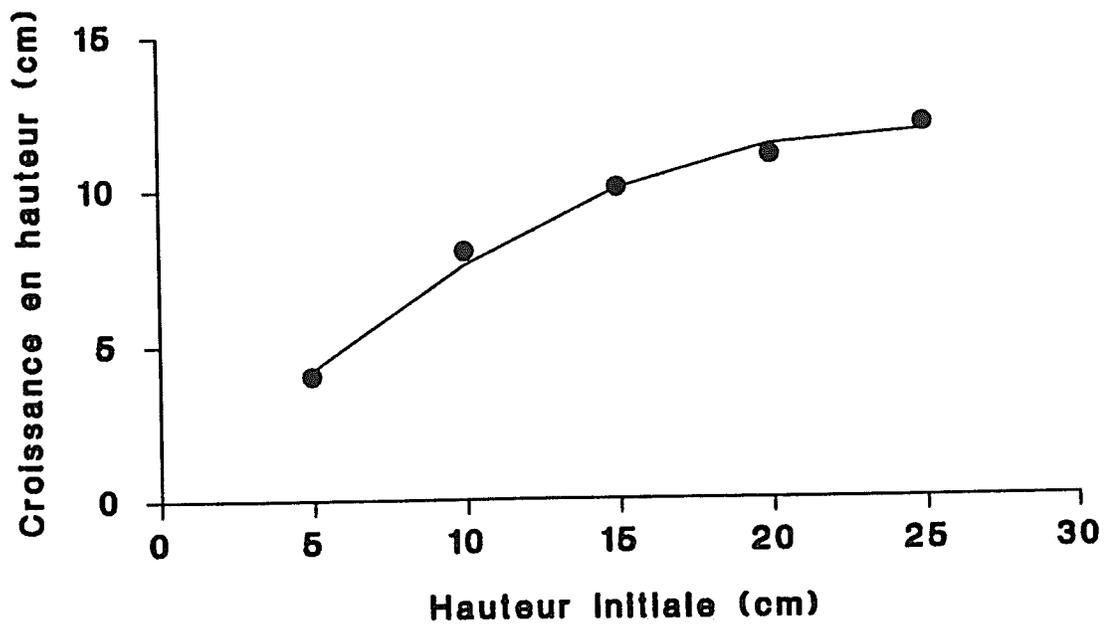


Fig. 4. La croissance en hauteur pour des semis de tailles différentes (Pollard & Logan, 1973)

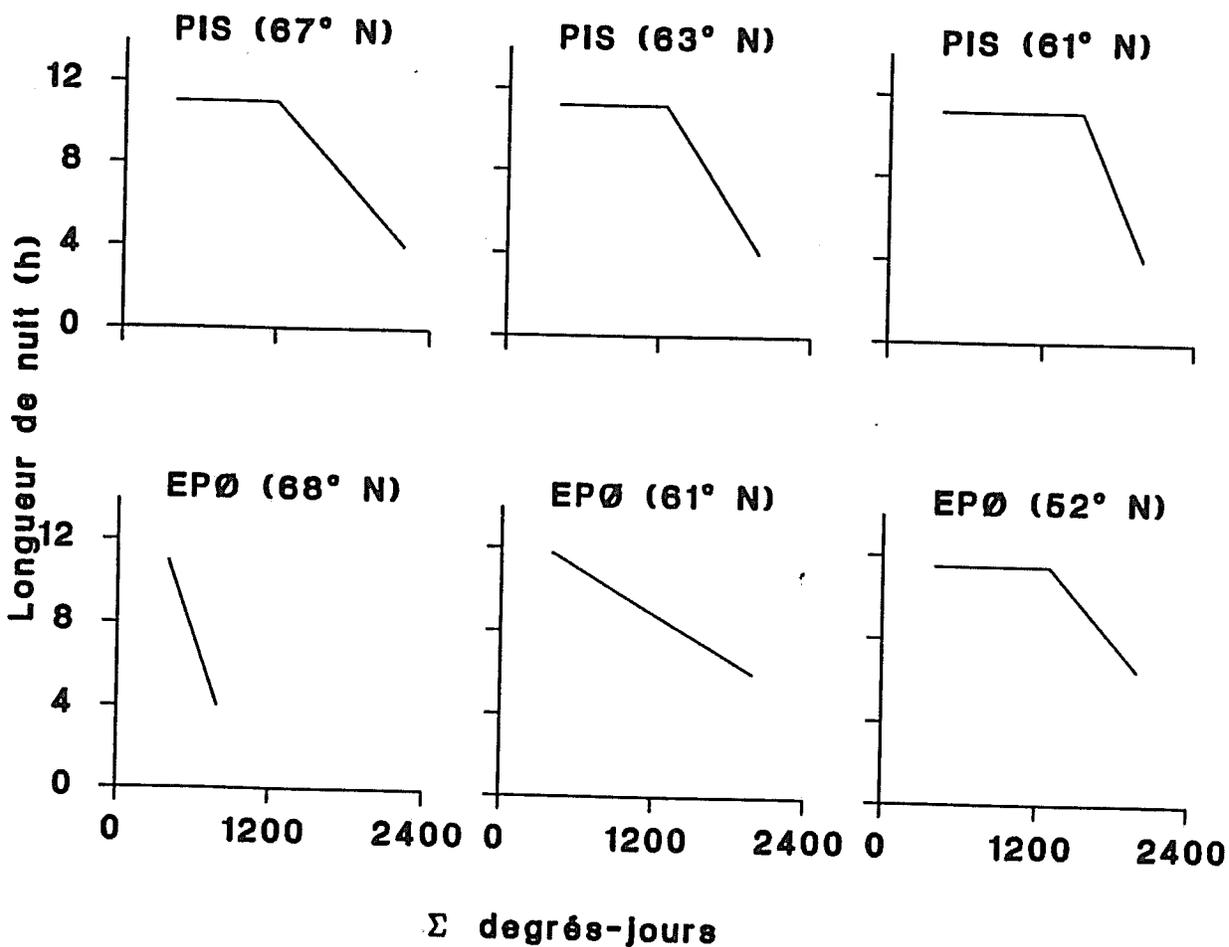


Fig. 5. Effet de la somme des degrés-jours et de la longueur de nuit sur l'arrêt de la croissance de semis de *Pinus sylvestris* et de *Picea abies* (Koski & Siivänen, 1984)

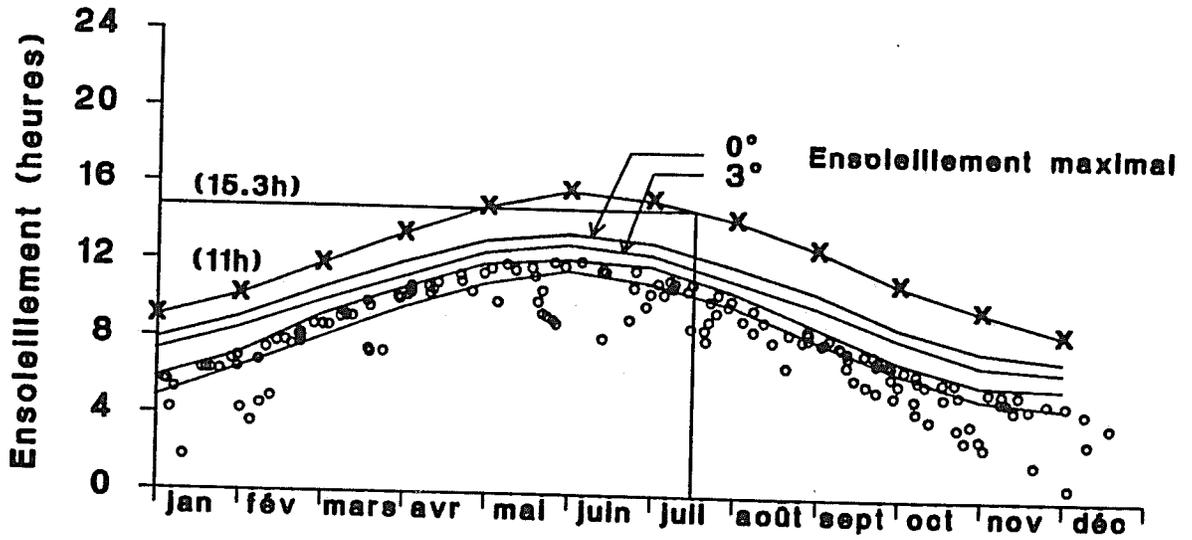


Fig. 6. Ensoleillement maximum et longueur de jour astronomique pour les différents mois de l'année à Vallée-Jonction 1968-1977 (Garlópez *et al.*, 1981)

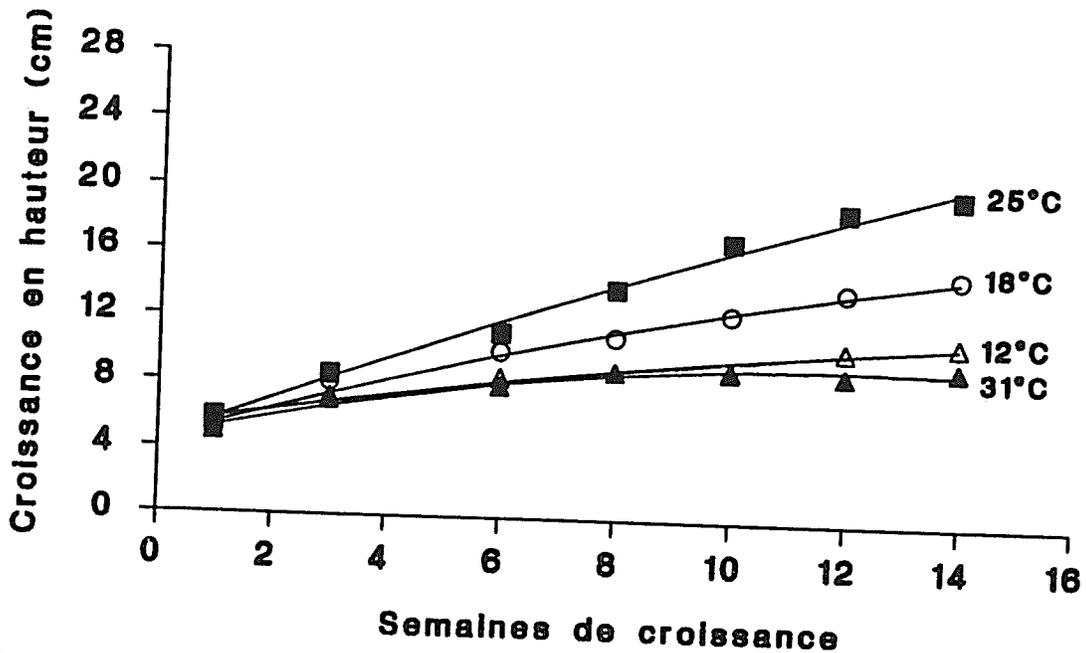


Fig. 7. Effets de la température sur la croissance en hauteur avec une photopériode de 24 h, pour *Picea pungens* (Young & Hanover, 1978)

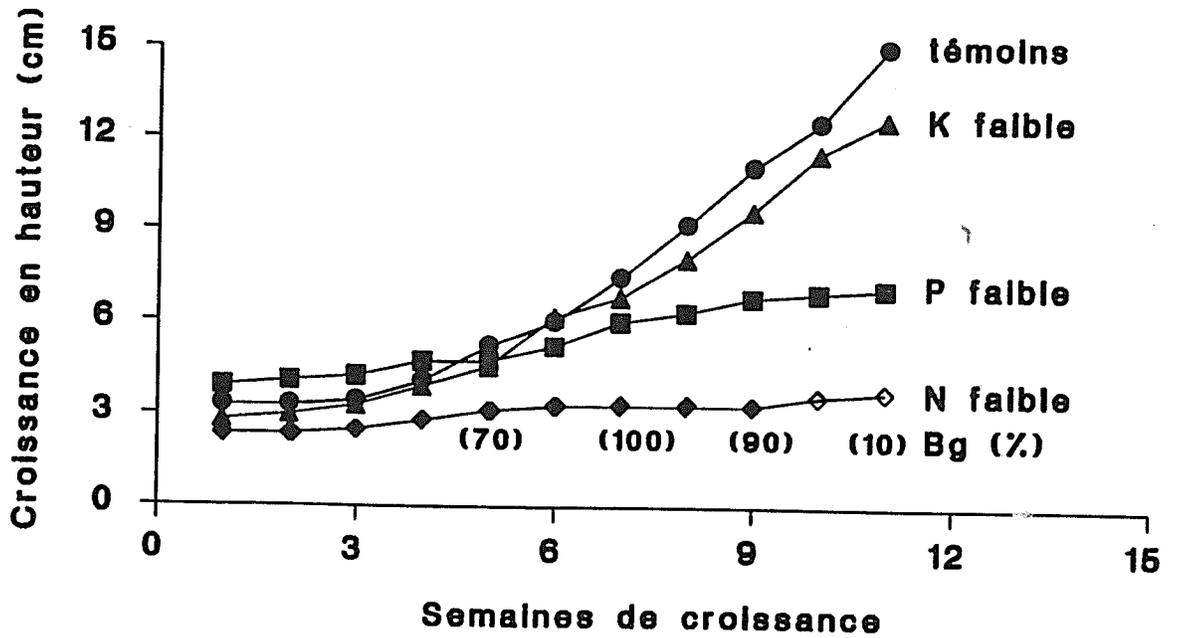


Fig. 8. Effets de la nutrition N,P et K sur la croissance en hauteur, avec une photopériode de 24 h, pour des semis de *Picea pungens* (Young & Hanover, 1978)

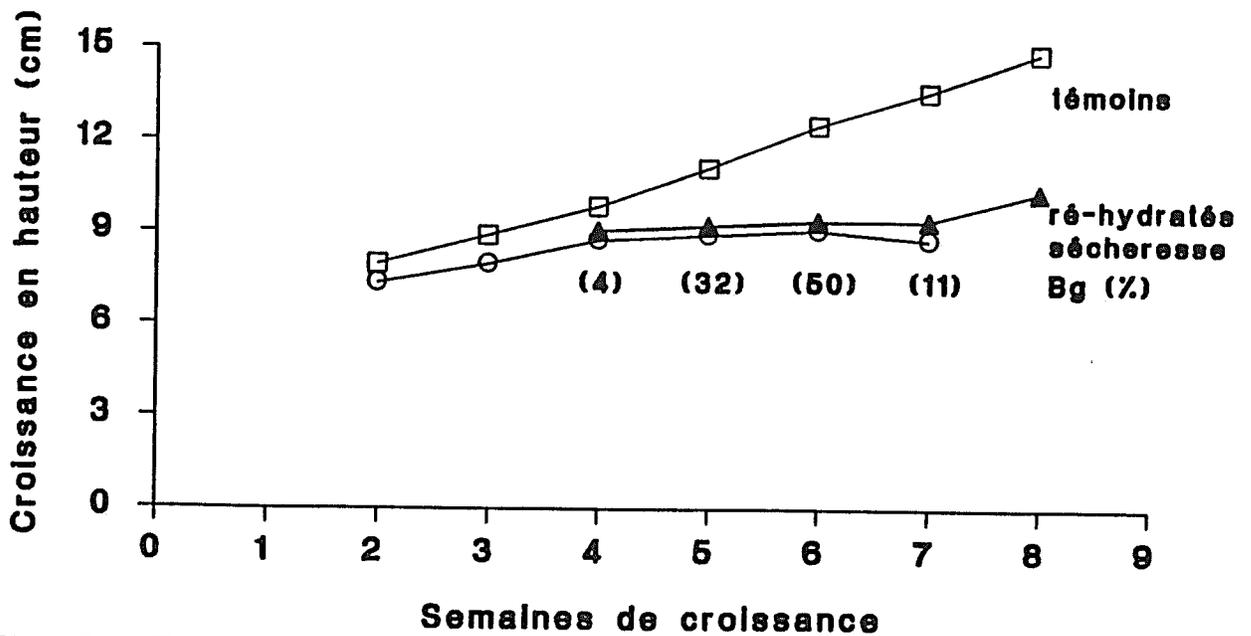


Fig. 9. Effets de la teneur en eau du substrat sur la croissance en hauteur, avec une photopériode de 24 h, pour des semis de *Picea pungens* (Young & Hanover, 1978)

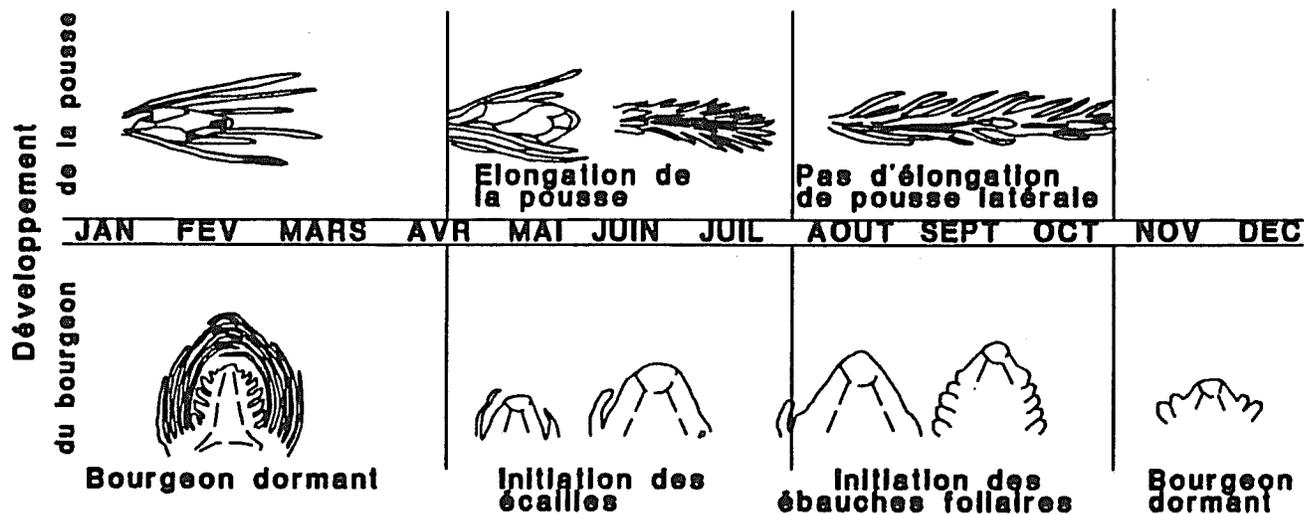


Fig. 10. La phénologie de la pousse annuelle et du bourgeon végétatif chez l'EPN (Owen et al., 1977)

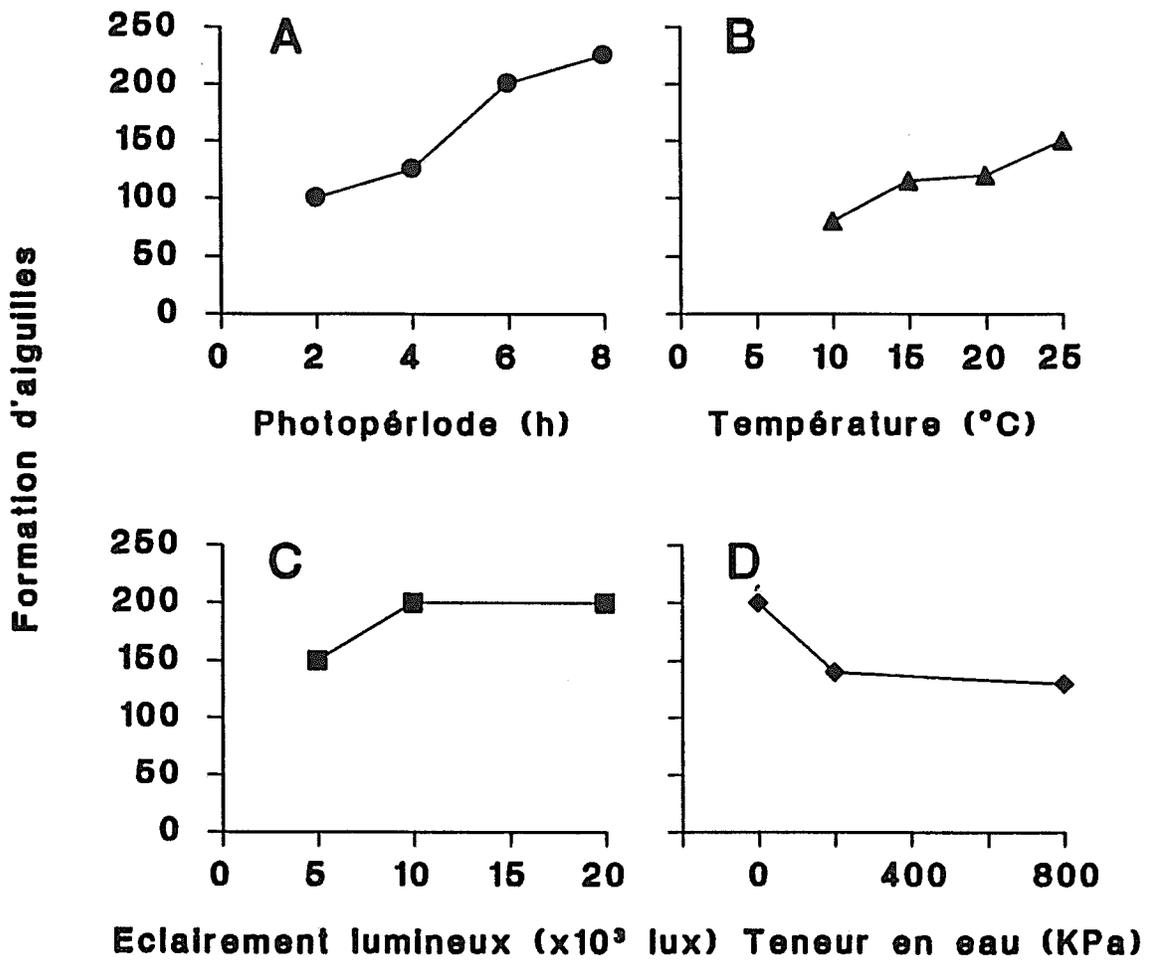


Fig. 11. Effets d'une photopériode courte et de facteurs du milieu sur la formation d'ébauches foliaires pour des semis d'EPN (*Pollard & Logan, 1977*)

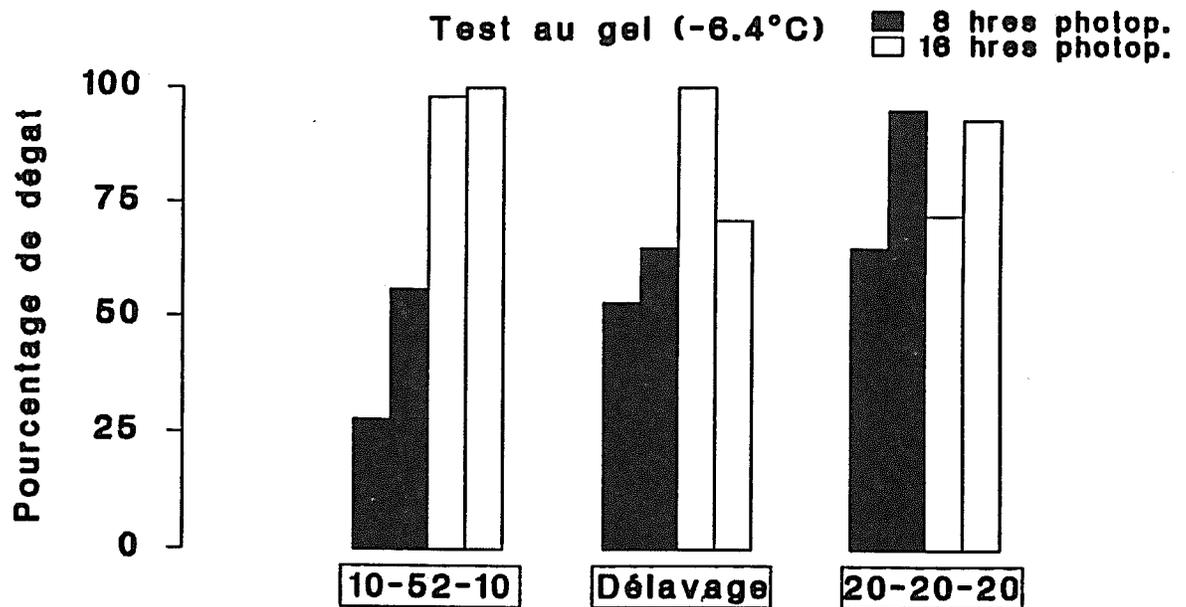


Fig. 14. Effets de la nutrition et de la photopériode sur la tolérance au gel pour des semis d'EPN

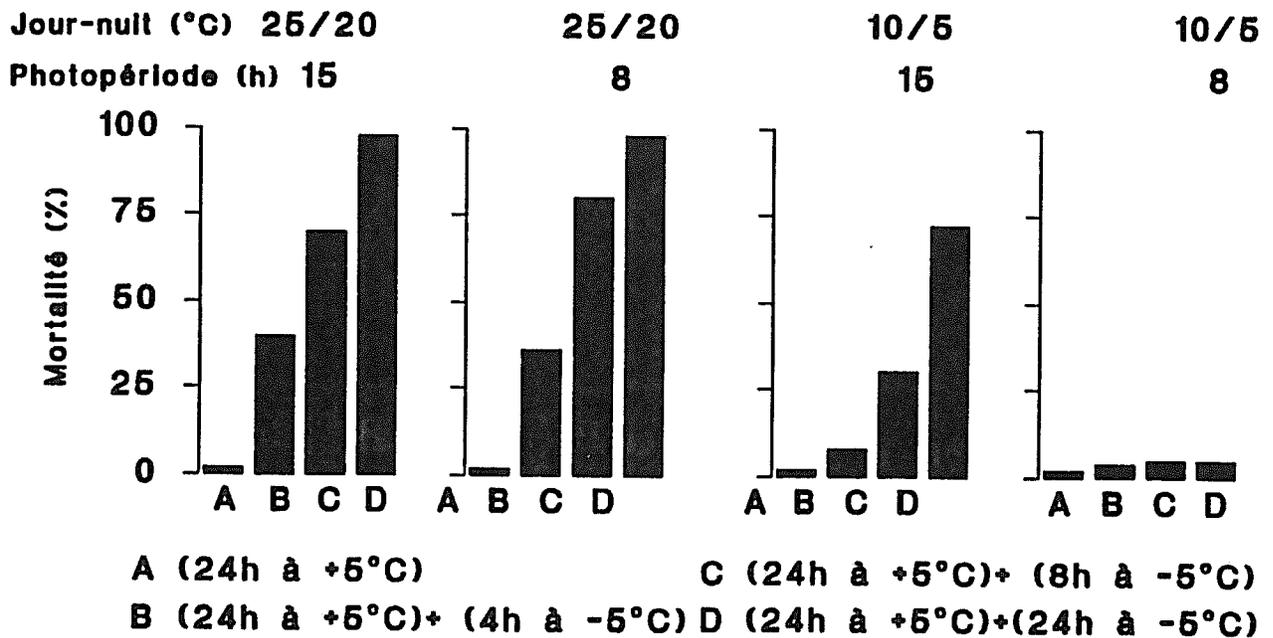
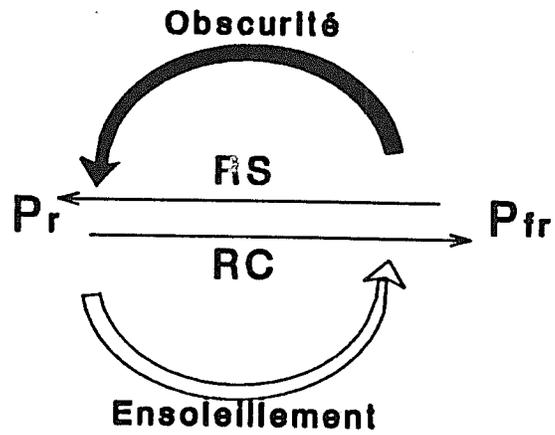


Fig. 15. Effets de traitements d'acclimatation avec un stress hydrique sur la tolérance au gel (-5°C) pour des semis d'EPN (D'Aoust & Cameron, 1982)



- P_r Phytochrome
- P_{fr} Forme active
- RC Radiations rouge clair (600-700nm)
- RS Radiations rouge sombre (700-800nm)

Fig. 16. Mode d'action du phytochrome chez les plantes

Tableau 1. Influence de deux niveaux d'énergie rayonnante sur le développement et l'endurcissement contre le gel chez des semis d'EPN ^a

Niveau d'énergie rayonnante ($\mu\text{c.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	Hauteur (cm)	Masse sèche totale (g)	Semis avec bourgeons (%)	Survivance au gel à -5°C (%)
315	8,1 ± 1,9	0,151 ± 0,051	13	13
125	8,4 ± 1,9	0,080 ± 0,020	13	17

^a Les semis ont été traités durant quatre semaines après douze semaines de culture en conditions uniformes. Les valeurs représentant des moyennes, ± un écart-type.

Tableau 2. Effets de la longueur du jour et de l'interruption de la nuit sur le développement de semis d'EPN

	Longueur de jour		
	9h	9h + Int.	16h
Hauteur (cm)	5 ± 0.5	6.7 ± 0.9	7.6 ± 1.0
Masse sèche (mg)	42 ± 6	61 ± 17	95 ± 13
Bourgeon dormant (%) ¹	90	10	0
Tolérance à -5°C (%) ¹	83	30	30

¹ Les pourcentages sont exprimés par rapport au nombre de semis observés.

Tableau 3. Effets de la photopériode, des radiations rouge clair et rouge sombre, sur la formation d'un bourgeon dormant et la tolérance au gel chez des semis d'EPN

	Traitements				
	(9h)	(9h+RS)	(9h+RC+RS)	(9h+RC)	(16h)
Bourgeon dormant (%) ¹	60	100	80	0	0
Tolérance à -5°C (%) ¹	63	90	67	13	17

¹ Les pourcentages sont exprimés par rapport au nombre de semis observés.