

mareisenz der *Abies grandis* (DOUGL.) LINDL. 1. Die Frostresistenz von 23 Herkünften aus dem IUFRO-Provenienzversuch von 1974. *Silvae Genetica* 27 (3—4), 156—162. (1978). — LARSEN, J. B.: Die Frostresistenz der Douglasie *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) FRANCO verschiedener Herkünfte mit unterschiedlichen Höhenlagen. *Silvae Genetica* 27 (3—4), 150—156. (1978). — LIBBY, W. J.: Some observations

on *Sequoiadendron* and *Librocedrus* in Europe. Calif. Forestry and Forest Products, U. Calif., Dept. of Forestry Res. Mgt. and For. Prod. Lab., No. 49, 12 pp. (1981). — MEYER, F. A.: Status of *Sequoia gigantea* in the Sierra Nevada. Report to the Legislature, State of California. State of California Printing Office. Sacramento. 75 pp. (1952).

Influence de l'état d'activité des racines sur la floraison induite par des gibberellines 4 et 7 chez *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco

Par M. BONNET-MASIMBERT¹⁾
avec la collaboration technique de P. DELANZY,
G. CHANTELOUP et J. COUPAYE

(Reçu 11 décembre 1981)

Résumé

Deux essais ont été réalisés sur plants greffés sexuellement matures et semis juvéniles de *Pseudotsuga menziesii* élevés en serre selon trois modalités différentes (irrigation normale, sécheresse moyenne, submersion temporaire du système racinaire accompagnée d'hypoxie). Une partie des plants a reçu au moment du débourrement une perfusion par un mélange de gibberellines 4 et 7 et d'acide naphthalène acétique. Dans l'un des essais, des observations sur l'allongement des racines et des tiges de chaque plant, puis sur leur floraison, montrent clairement que seuls fleurissent des plants ne manifestant aucune croissance racinaire à l'époque de l'initiation florale. Par ailleurs, les croissances très fortes ou très faibles de la tige semblent défavorables à la floraison. Enfin, l'hypoxie racinaire, très efficace pour arrêter l'allongement des racines, stimule la floraison mâle et femelle, y compris en l'absence de traitement hormonal. La discussion porte sur les analogies de comportement du Douglas avec certaines plantes herbacées pour lesquelles une interaction entre croissance racinaire et floraison a été démontrée ainsi que sur l'incidence possible de ce phénomène pour expliquer le rôle de certains traitements culturels sur la floraison.

Mots clés: Induction de la floraison, Racines, Activité racinaire, Elongation racinaire, Gibberellines, Hypoxie, Engorgement du sol, Sécheresse, *Pseudotsuga menziesii*.

Summary

In two trials, young grafts of sexually mature scions and juvenile seedlings of *Pseudotsuga menziesii* were grown under a plastic house and cultivated under 3 conditions: Standard irrigation, modest water stress and root flooding with hypoxia. A part of the plants were perfused with a mixture of gibberellins 4 and 7 (GA_{4/7}) and of naphthaleneacetic acid (ANA). In one of the trials, observations on root and shoot elongation, and subsequent flowering response of each plant, clearly indicate that only plants with no root growth during the treatment period produce flowers. Also, a shoot growth rate which is too high or too low does not seem favorable to flowering. Root hypoxia, a very efficient way for stopping root growth, stimulates male and female flowering, even without a treatment with growth regulators. We discuss similarity between the reactions of Douglas-fir and of some herbaceous plants for which a clear interaction between root growth and flowering has been demonstrated. Also,

this interaction may be causally involved in the control of flowering through cultural treatments.

Key words: Flowering induction, Root activity, Root elongation, Gibberellins, Hypoxia, Flooding, Drought, *Pseudotsuga menziesii*.

Zusammenfassung

In zwei Versuchen wurden im Folienhaus Ppropflinge (blühfähige Reiser auf junge Sämlingsunterlagen) von *Pseudotsuga menziesii* unter drei verschiedenen Bedingungen angezogen, d. h., bei Standardbewässerung, geringem Wasserstress und zeitweiliger Wurzelüberflutung mit Sauerstoffmangel. Ein Teil der Pflanzen wurde mit einer Mischung aus Gibberellin 4 und 7 (GA 4/7) und Naphthalinessigsäure (ANA) gegossen. In einem der Versuche zeigten Beobachtungen des Wurzel- und Triebwachstums und des späteren Blühens jedes Ppropflings, das nur diejenigen Ppropflinge Blüten hervorbrachten, die während der Behandlungsphase kein Wurzelwachstum gezeigt hatten. Auch ein mehr oder weniger starkes Triebwachstum scheint das Blühen nicht zu begünstigen. Sauerstoffmangel im Wurzelbereich, ein sehr wirksames Mittel, um das Wurzelwachstum zu stoppen, verursachte weibliche und männliche Blütenbildung, sogar ohne eine Behandlung mit Wachstumsregulatoren. Wir haben Ähnlichkeiten der Reaktion bei der Douglasie mit derjenigen bei einigen krautigen Pflanzen diskutiert, bei denen ein klarer Zusammenhang zwischen Wurzelwachstum und Blühen demonstriert worden ist. Es könnte sein, daß diese Interaktion auch durch verschiedene Kulturmaßnahmen hervorgerufen wird.

Introduction

Parmi les problèmes qui se posent aux physiologistes forestiers, la maîtrise de la juvénilité et du phénomène d'irrégularité de la floraison, constitue un objectif important pour les améliorateurs d'espèces forestières. Plusieurs techniques culturelles (revues par PURITCH, 1972) ont été utilisées, parmi lesquelles la sécheresse et le cernage de racines. Souvent traumatisantes pour les plants, elles ont conduit à des résultats très variables d'un essai à l'autre. Mais c'est surtout par l'utilisation de régulateurs de croissance, principalement les gibberellines 4 et 7 (GA_{4/7}) que des floraisons ont pu être induites sur de jeunes plants, ou des copies végétatives d'individus adultes, de plusieurs pinacées (revue par PHARIS et KUO, 1977; PHARIS et al., 1980). En fait, il semble que les meilleurs résultats puissent

¹⁾ I.N.R.A. Centre de Recherches d'Orléans, Station d'Amélioration des Arbres Forestiers, Ardon, 45160 Olivet, France.

être attendus d'une association des techniques culturales et hormonales. Quelques observations que nous mentionnons rapidement ci-dessous, nous ont conduit à formuler l'hypothèse d'une interaction possible entre l'état d'activité des racines d'un plant et son aptitude à initier des fleurs.

Notre travail a porté sur le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb. Franco)). Sur cette espèce on sait que la sécheresse stimule fortement la floraison (EBELL, 1967). Ce phénomène est sans doute responsable d'une abondante floraison apparue en conditions naturelles, en position inhabituelle, sur des pousses formées au mois d'août sur 176 individus très jeunes (BONNET-MASIMBERT et LANARES, 1978; BONNET-MASIMBERT, 1979). D'autre part, l'ablation, réalisée au printemps, d'un anneau d'écorce sur la tige principale, qui a sans doute pour effet un ralentissement de l'activité des racines par blocage du retour de la sève élaborée, stimule parfois la floraison (EBELL, 1971). Enfin, alors que le printemps 1977, particulièrement frais et humide, aurait du être défavorable à l'initiation florale, nous avons observé, en 1978, une abondante floraison sur l'ensemble des plants d'un verger à graines installé sur sol à pseudogley, ainsi que sur les seuls individus qui, dans un autre verger, poussaient à proximité de loupes d'argile. Le Douglas étant particulièrement sensible à l'engorgement du sol (MINORE, 1968), qui entraîne un blocage, voire la mort de tout ou partie des racines, nous avons dans ce cas émis l'hypothèse d'une action favorable à la floraison d'une asphyxie temporaire du système racinaire. Tous les phénomènes que nous venons d'évoquer ont donc en commun une action possible de blocage ou de ralentissement de l'activité racinaire (croissance, absorption ...).

Par ailleurs, le Douglas est l'une des premières pinacées sur lesquelles l'application de GA_{4/7} ait permis la floraison sur jeunes plants (Ross et PHARIS, 1976). Enfin, sur cette espèce, on sait situer approximativement la période d'initiation des futurs bourgeons à fleurs. Elle a lieu vers l'époque du débourrement végétatif, l'année qui précède la floraison (OWENS, 1969). Le Douglas constituait donc un bon matériel pour mettre en évidence l'interaction possible entre fonctionnement des racines et initiation florale.

En 1979 et 1980 nous avons entrepris 4 essais utilisant une injection de GA_{4/7}, comme traitement inducteur de la floraison, dont nous avons tenté de moduler l'efficacité en modifiant l'activité des racines. Ces modifications étaient obtenues sur les racines par sécheresse, application localisée de froid, ou submersion temporaire accompagnée d'hypoxie (sans présager des mécanismes en cause, nous parlerons d'"hypoxie racinaire"). Nous rapportons ici les résultats de deux de ces essais au cours desquels nous avons comparé les effets de la sécheresse et de l'hypoxie racinaire temporaire sur la floraison. L'originalité de l'un de ces essais réside en ce que nous avons suivi simultanément la croissance des parties aériennes et racinaires de chaque plant.

Matiel et Méthodes

L'essai n° 1, réalisé en 1979, a porté sur 75 plants: 3 répétitions de 9 plants issus de semis, âgés de 5 ans, correspondant à 9 descendances maternelles (demi-frères), donc matériel juvénile (hauteur initiale moyenne: 71,3 cm) et 3 répétitions de 16 plants greffés, 4 ans après greffage, correspondant à 16 clones issus d'un peuplement âgé de 65 ans, donc matériel sexuellement mature (hauteur initiale moyenne: 83,9 cm). Les plants sont installés dans une serre

munie d'un système permettant de réaliser dans plusieurs zones des régimes différents d'irrigation par goutte à goutte. Au moment des essais, tous les plants se trouvaient depuis au moins 18 mois, en conteneurs de 9 l, dans un milieu „pouzzolane, terre de bruyère, tourbe“ (1/3;1/3;1/3) dans lequel étaient incorporés à l'automne 36 g d'un engrangé à libération lente (osmocote, 8- 9 mois, 18-11-10). L'originalité de l'essai tient à ce que la paroi de chaque conteneur a préalablement été aménagée pour permettre l'observation de quelques racines à travers 2 „fenêtres“ de 10 × 15 cm, sur lesquelles était placée une feuille de rhodoïde transparente, la partie découpée de la paroi étant rabattue après chaque observation pour éviter la pénétration de lumière. Nous désignerons sous le nom de „sucoirs“ les extrémités racinaires, qui sont blanches lorsque les sucoirs sont actifs. A intervalles de 8 à 15 jours, la croissance de 5 sucoirs, au maximum par fenêtre, a été mesurée. Les résultats sont exprimés par un coefficient d'activité racinaire, produit de l'elongation journalière moyenne (en mm) des sucoirs actifs d'une fenêtre, par leur nombre (limité à 5). Dans cet essai, nous n'avons donc pris en compte que l'elongation racinaire comme critère d'activité et non l'aptitude à absorber l'eau ou les sels minéraux ou à réaliser des synthèses, critères complémentaires, mais beaucoup plus difficiles à appréhender. A partir du 10 mai, tous les plants ont reçu par perfusion lente dans le bois (PHARIS et Ross, 1976) (point d'injection à 10—15 cm au-dessus du sol), 200 ml d'une solution éthanol/eau (5/95 V/V) contenant 50 mg/l de GA_{4/7}, (36% de GA₇) + 5 mg/l d'acide naphtalène acétique (ANA). Très variable d'un plant à l'autre, l'absorption de la solution s'est étalée sur environ 3 semaines. Au moment du traitement, les bourgeons végétatifs des semis étaient en moyenne au stade de gonflement, tandis que ceux des plant greffés étaient plus avancés (éclatement-début d'elongation). Sauf trempage racinaire, l'irrigation était très faible (75 ml/j) du 25/4 au 25/5. Nous avons comparé 3 modalités de traitements complémentaires pour moduler l'activité racinaire. Une modalité dite „bien irriguée“ (I + G) a reçu 450 ml d'eau par jour du 26/5 au 1/8. Une modalité, dite „sécheresse moyenne“ (S + G) n'a reçu que 250 ml/j pendant la même période, tandis que dans la modalité dite „hypoxie“ (H + G), les plants ont été soumis à des séquences répétées de trempage des conteneurs dans l'eau stagnante pendant 2 jours, puis ressuyage de 2 jours, du 10/5 au 27/5. Par la suite ces plants ont reçu l'irrigation type (S + G).

L'essai n° 2, réalisé en 1980, portait sur 6 plants greffés, quatre ans après greffage, les greffons ayant été prélevés sur individus sexuellement matures, et correspondant à 4 répétitions complètes de 13 clones différents et une répétition incomplète (9 clones). Les plants sont élevés en serre de polyéthylène, dans les mêmes conditions que l'essai n° 1. Cinq modalités de traitement ont été choisies: Témoin (T) (sur la répétition incomplète) recevant une bonne irrigation (environ 350 ml/j et par plant jusqu'au 30/5, puis environ 450 ml par la suite); sécheresse moyenne (S) environ 120 ml/j et par plant jusqu'au 20/6, puis 200 ml par la suite); hypoxie racinaire (H) (par séquences de trempage de 2 jours suivies d'un ressuyage de 2 jours, du 25/4 au 4/6); sécheresse moyenne + GA_{4/7} + ANA (S + G); hypoxie racinaire + GA_{4/7} + ANA (H + G). Le traitement GA_{4/7} + ANA était appliqué selon la même technique que dans l'essai n° 1, au stade de gonflement des bourgeons végétatifs, avec seulement 100 ml par plant d'une solution contenant 100 mg/l de GA_{4/7} (36% de GA₇) et 10 mg/l de ANA.

Tableau 1. — Essai n°1 — Influence de différents traitements complémentaires sur la mortalité, la croissance aérienne et la floraison de plants greffés et semis de Douglas ayant reçu le 10/5 un traitement par perfusion de 200 ml d'une solution de GA_{4/7} (50 mg/l) + ANA (5 mg/l).

Trial n° 1 — The effect of different complementary treatments (standard irrigation, modest water stress, root flooding) on mortality, shoot and branch growth and flowering of hormonal treated grafts and seedlings of Douglas-fir. The plants were perfused, on 10 may, with 200 ml of a solution containing 50 mg/l of GA_{4/7}, and 5 mg/l NAA.

Traitements	Mortalité %	Pousse	Pousse	Floraison mâle		Floraison femelle		ml de solution absorbés en 5 j.
		Terminale 1979 (cm)	Latérale 1979 (cm)	% de plants florifères	n° moyen de cones	% de plants florifères	n° moyen de cones	
PLANTS GREFFÉS								
Bonne irrigation (I+G)	12,5 a	41,3 c	9,6 ab	71,4	81,7 c	21,4	2,57	104,6 ab
Sécheresse moyenne(S+G)	6,3 a	31,8 bc	5,4 a	78,6	105,9 ab	42,8	2,57	135,7 ab
Hypoxie racinaire(H+G)	56,3 b	22,7 ab	4,6 ab	83,3	230,5 b	50	4	62,3 ab
SEMS								
Bonne irrigation (I+G)	0 a	22,4 ab	14,4 c	33	6,3 a	22,2	5,33	46 a
Sécheresse moyenne(S+G)	0 a	15,8 a	8,1 ab	44,4	16,2 a	33	2,88	168,8 b
Hypoxie racinaire(H+G)	0 a	22,3 ab	10,3 bc	22,2	1,7 a	44,4	5,44	78 ab

NB: Sauf pour la mortalité, les données et moyennes concernent les seuls plants vivants.

L'absence de lettres ou la présence de lettres identiques à droite des chiffres d'une même colonne indiquent des résultats non significativement différents au seuil de probabilité de 5%, d'après le test de χ^2 pour les pourcentages et le test de Duncan pour les moyennes.

Tableau 2. — Essai n°2 — Influence de différents traitements sur la mortalité, la croissance, le bourgeonnement et la floraison de plants greffés de Douglas.

Trial n° 2 — The effect of different treatments on mortality, shoot growth, number of buds and flowering of grafted plants of Douglas-fir. Hormonal treatment consisted in a perfusion with 100 ml of a solution with GA_{4/7} (100 mg/l) nd NAA (10 mg/l).

Traitements	Mortalité %	Floraison mâle		Floraison femelle		Elongation de la pousse terminale 1980 cm	Nombre de bourgeons formés sur la pousse 1980
		% de plants florifères	Nb de cones par plant traité	% de plants florifères	Nb de cones par plant traité		
Témoin	0 a	22	98,7 ab	11 ab	3 ab	42,4 b	21,4 c
Sécheresse	7,7 ab	25	31,9 a	0 a	0 a	40,1 b	19,2 bc
Sécheresse + GA + ANA	15,3 ab	63,6	103,7 ab	54,5 c	15 b	39,5 b	15,9 ab
Hypoxie	15,3 ab	54,5	143 ab	36,4 bc	5,1 ab	17,4 a	13,6 a
Hypoxie + GA + ANA	38 b	62,5	252 b	62,5 c	10,1 ab	31 ab	17,4 abc

L'absence de lettres ou la présence de lettres identiques à droite des chiffres d'une même colonne indiquent des résultats non significativement différents au seuil de probabilité de 5%, d'après le test de χ^2 pour les pourcentages et le test de Duncan pour les moyennes.

Aucune observation individuelle sur la croissance racinaire n'a été faite. Par contre des mesures de potentiel hydrique ont été réalisées toutes les semaines de mai à septembre, ce qui a permis de montrer qu'une sécheresse dans les modalités S et S + G, n'est intervenue qu'un mois après le traitement hormonal (Potentiel hydrique nocturne de l'ordre de -15 bars, contre -4 à -6 bars pour les autres modalités). Au printemps, on a procédé au comptage des cones mâles et femelles, à la mesure de l'allongement des pousses terminales et à la détermination du nombre de bourgeons de tous types formés sur la pousse terminale.

Pour ces deux essais nous avons procédé à une analyse statistique des résultats par analyse de variance suivie d'un test de Duncan pour les moyennes et par des tests de χ^2 pour les pourcentages. Les résultats significatifs pour un seuil minimum de probabilité de 5% sont indiqués dans les tableaux 1 et 2.

Résultats

Les résultats de l'essai n° 1 au niveau des moyennes de traitements, apparaissent sur le tableau 1. Ils sont enta-

chés par une forte mortalité des plants greffés dans la modalité H + G. De même, l'élongation de la tige principale de ces derniers est significativement réduite par l'hypoxie racinaire, alors que, sur semis, seule la sécheresse réduirait cette élongation. En ce qui concerne la floraison, sécheresse et hypoxie tendent à accroître (mais ce n'est pas statistiquement significatif) les pourcentages de plants florifères, notamment femelles. H + G provoque par ailleurs une augmentation significative du nombre de cones mâles des plants greffés. Dans tous les cas, la floraison mâle est très faible sur matériel juvénile, résultat classique sur cette espèce. Enfin l'absorption pendant les 5 premiers jours qui suivent le traitement est très variable, mais souvent plus forte sur plants en situation de sécheresse relative. La différence n'est cependant significative que pour les semis.

Le tableau 2 donne les résultats de l'essai n° 2. Bien que moins sévère, la mortalité reste importante pour H + G (significativement supérieure à celle de T). Globalement, les traitements S + G, H et H + G stimulent la floraison

aussi bien mâle que femelle. Mais, en terme de pourcentages de plants florifères, les différences ne sont significatives que pour la floraison femelle. Le traitement d'hypoxie accroît le nombre moyen de cones mâles. Il faut enfin noter que, en l'absence de traitement hormonal, seule l'hypoxie stimule la floraison, alors que la sécheresse tend à l'inhiber. Sur le plan de la croissance, H inhibe significativement l'elongation de la pousse, l'adjonction de $GA_{4/7}$ + ANA permettant par contre de restaurer une croissance proche de la normale. Le même phénomène se manifeste au niveau du nombre moyen de bourgeons formés sur la pousse terminale.

Enfin, sans doute plus intéressantes que les moyennes, sont les observations effectuées dans l'essai n° 1 au niveau individuel, du moins sur semis. En effet, sur plants greffés, l'interaction entre les génotypes du greffon et du porte-greffe vient sans doute compliquer le modèle physiologique des corrélations entre racines et parties aériennes. Par contre, pour les semis, ce sont des séries de 3

génotypes très proches (demi frères) et avec identité de la partie aérienne et racinaire de chaque plant, qui sont soumis aux modalités I + G, S + G et H + G. A titre d'exemple, nous donnons dans les figures 1 à 4 les résultats pour 12 plants (4 descendances maternelles) pour lesquels la floraison s'est manifestée selon les cas sur l'une ou l'autre modalité. Ceci révèle d'importantes différences de réaction entre génotype, notamment pour l'influence de l'hypoxie sur la durée du blocage de la croissance racinaire (comparer les Fig. 1 (H + G) et 3 (H + G) aux Fig. 2 (H + G) et 4 (H + G)), ainsi que sur l'elongation de la partie aérienne (comparer les Fig. 1 (H + G) à 2 (H + G) ou 3 (H + G)). Ces deux phénomènes ne semblent d'ailleurs pas être liés. Des observations complémentaires effectuées sur d'autres plants dont les racines étaient en croissance très active ont montré que le fait de les placer en conditions d'hypoxie provoquait un blocage très brutal de la croissance racinaire. La sécheresse, plus lente à s'établir, entraîne un blocage racinaire souvent plus progressif et

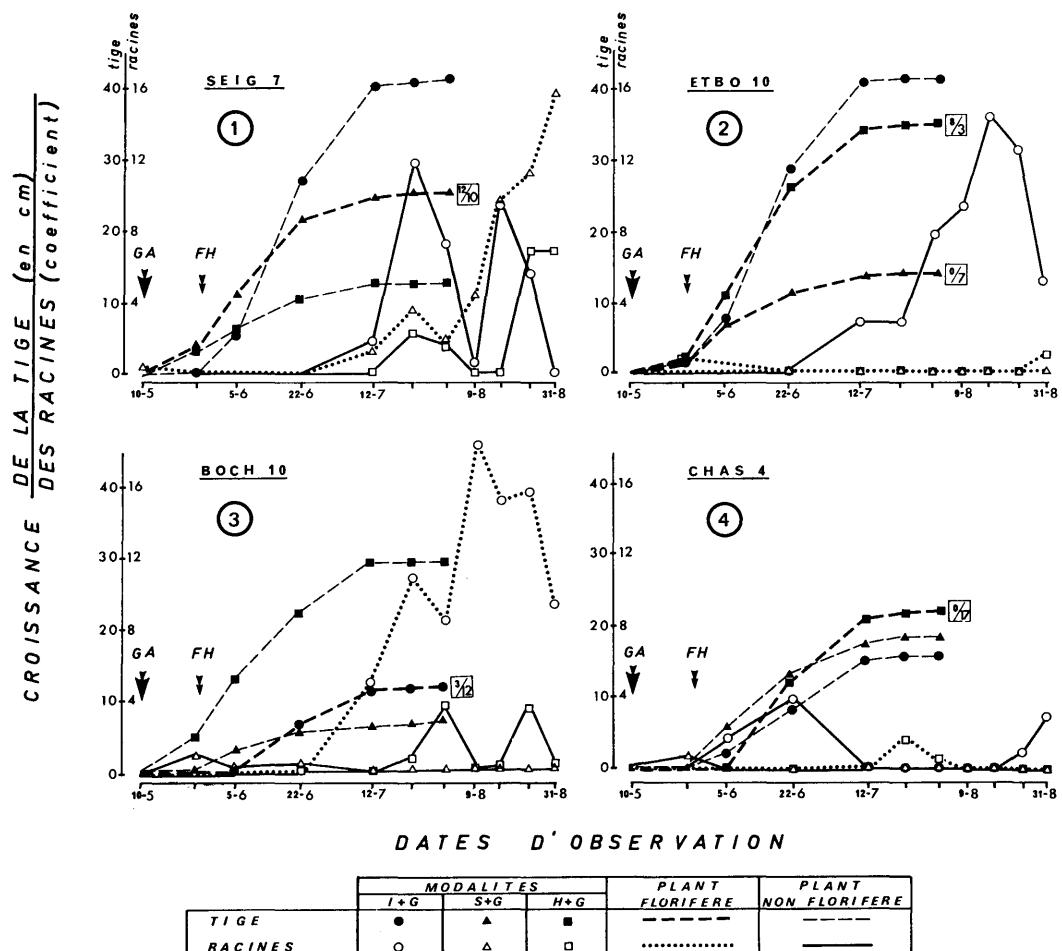


Fig. 1, 2, 3, et 4. — Comparaison des courbes de croissance pour la tige principale (figurés en noir) et pour la partie racinaire (figurés en blanc) de 12 plants appartenant à 4 descendances maternelles de Douglas. Tous les plants ont reçu un traitement de $GA_{4/7}$ + ANA (flèche GA) et ont été répartis entre 3 traitements complémentaires: Bonne irrigation (I + G: ●, ○), sécheresse moyenne (S + G: ▲, △), hypoxie racinaire du 10/5 au 27/5 (flèche FH) (H + G: ■, □). Les courbes correspondant aux plants ayant fleuri sont repérées par des tirets forts (tige) et par des pointillés (racines). Enfin les nombres de cones mâles et femelles apparaissent respectivement à gauche et à droite dans les carrés disposés en fin de courbe de la tige correspondante.

Fig. 1, 2, 3 and 4. — Compared curves for shoot (black) and root (white) growth of 12 seedlings from 4 half sib families of Douglas-fir. The plants received a treatment with $GA_{4/7}$ + ANA (arrow GA) and one of the 3 complementary treatments: standard irrigation (I + G: ●, ○) water stress (S + G: ▲, △), root flooding from 10 May to 27 May (arrow FH) (H + G: ■, □). Plants which flowered have their curves drawn with strong pecked lines (shoot) and dotted lines (root). Number of male and female cones appear respectively on the left and on the right in the square at the end of the corresponding shoot growth curve.

fréquemment une réduction de l'élongation de la partie aérienne.

En ce qui concerne la floraison des plants ainsi observés dans l'essai n° 1, on constate que celle-ci ne s'est jamais produite sur un plant dont les racines poussaient activement en même temps que s'allongeait la pousse principale (ex Fig. 4 (I + G)). Sur plants florifères, 6 semaines au minimum (Fig. 3 (I + G)) se sont écoulées entre le date du traitement hormonal et la reprise d'activité racinaire. Cette durée est souvent beaucoup plus élevée, mais un blocage prolongé ne semble pas être indispensable à la floraison. En effet, la Fig. 3 (I + G) révèle qu'une forte activité racinaire, quelques semaines après la phase d'initiation florale, n'est pas incompatible avec la poursuite du développement floral. Enfin, d'une manière presque systématique, les croissances végétatives très fortes (par exemple Fig. 1 (I + G) ou 2 (I + G)) apparaissent peu propices à la floraison. Il est vrai que, sauf exception (Fig. 3 (H + G)), elles sont souvent associées à un système racinaire actif. Les croissances végétatives extrêmement faibles s'avèreraient, elles aussi, peu favorables à la floraison (Fig. 1 (I + G) et 3 (S + G)). Un système racinaire dont l'élongation est arrêtée et une croissance moyenne constituerait donc les meilleures conditions pour l'initiation de la floraison.

Discussion

Le rôle possible des racines dans la floraison, souvent inhibiteur, a déjà été envisagé sur un certain nombre de plantes ligneuses (voir revue par WAREING (1980)). C'est ainsi que l'éloignement par rapport au système racinaire pourrait permettre la fin de la juvénilité chez *Ribes nigrum* (SCHWABE et AL-DOORI, 1973) tandis que la présence constante de racines nodales sur les formes rampantes de *Hedera helix* (WAREING et FRYDMAN, 1976) la maintiendrait constamment. Sur arbres, cette hypothèse a déjà été émise, notamment sur *Citrus* (MONSELISE, 1973) mais semble n'avoir pas fait l'objet d'une expérimentation permettant de la vérifier. Par contre sur certaines plantes herbacées, à exigences photopériodiques variées comme *Scrophularia arguta* (MIGINIAC, 1971), *Chenopodium polyspermum* (SOTTA et MIGINIAC, 1975), *Chenopodium rubrum* (KREKULE, 1976) et *Anagallis arvensis* (BISMUTH et al., 1979) un système racinaire actif limite ou supprime dans tous les cas la floraison, mécanisme dans lequel interviendraient les cytokinines. Bien qu'encore fragmentaires, nos résultats montrent que l'on peut, dans une certaine mesure, moduler la floraison, induite ou non par des gibberellines, en modifiant l'activité du système racinaire. Ils élargissent donc à une gymnosperme, *Pseudotsuga menziesii*, les résultats obtenus sur des espèces phylogénétiquement très éloignées comme le sont ces plantes herbacées. Notre travail n'autorise cependant aucune hypothèse quant aux mécanismes responsables de cette inhibition par les racines. Outre le blocage de la croissance, on sait cependant que la sécheresse (ITAI et VAADIA, 1965) comme la submersion du système racinaire (BURROWS et CARR, 1969) perturbent la synthèse des cytokinines qui ont été mises en cause dans l'interaction entre racines et floraison chez les herbacées. Peut-être l'éthylène, par le biais de l'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique (ACC) produit dans les racines en conditions anaérobies (BRADFORD et YANG, 1980) intervient-il aussi. On sait en effet que chez certaines cupressacées (BONNET-MASIMBERT, 1971), l'adjonction d'Ethephon accentue de façon spectaculaire la floraison induite par GA₃. Nos

résultats montrent par ailleurs que l'ensemble de la croissance y compris sur la partie aérienne, est perturbée par ces traitements. La comparaison entre les traitements H et H + G dans l'essai 2 est, en ce sens, intéressante. Tout se passe comme si l'apport exogène de gibberellines était à même de restaurer une croissance fortement ralentie, probablement par un blocage des synthèses, notamment, hormonales, dans les racines. On pense en particulier aux cytokines qui semblent bien n'être synthétisées que dans les racines (VAN STADEN et DAVEY, 1979). Dans ce cas la floraison pourrait dépendre chez *Pseudotsuga menziesii* d'un équilibre entre les cytokinines, inhibitrices de floraison, et certaines gibberellines manifestement stimulatrices? Seule une étude des équilibres hormonaux, à l'aide notamment des nouvelles techniques telles que les essais radioimmunologiques, permettra d'avancer dans ce sens. Il est enfin très probable que ces traitements entraînent des changements dans la vitesse d'élaboration des éléments constitutifs des bourgeons. Or, sur *Picea sitchensis* TOMPSETT 1978 a montré que la vitesse de croissance d'un mésotème apical pouvait être directement liée au type de bourgeons qu'il élaborait. Ce sont là des hypothèses nombreuses.

Nos observations rejoignent donc toutes celles qui montrent les nombreuses interactions qui existent entre mécanismes de croissance et phénomènes de développement chez les végétaux ligneux. Plus particulièrement, l'interaction entre la croissance racinaire et l'aptitude à initier des fleurs pourrait conduire à une explication du rôle joué par certains traitements culturaux comme compléments très efficaces d'un traitement hormonal, notamment chez le Douglas (ROSS, 1978), et permettre ainsi de mieux préciser la nature, voire la durée d'application des meilleurs traitements culturaux.

Bibliographie

- BISMUTH, F., BRULFERT, J. et MIGINIAC, E.: Mise à fleur de l'*Anagallis arvensis* L. en cours de rhizogénèse. Physiol. Vég. 17, 477-482 (1979). — BONNET-MASIMBERT, M.: Induction florale précoce chez *Cupressus arizonica* et *Chamaecyparis lawsoniana*. Action de l'acide gibbérellique et d'autres substances de croissance. Silvae Genetica 20, 82-90 (1971). — BONNET-MASIMBERT, M.: Flowering on Lammars shoots of Douglas-Fir. in Proceed. Symp. IUFRO "Flowering and seed development in trees". Starkville (Miss. USA) (May 1978). ed. by Bonner F., 51-56 (1979). — BONNET-MASIMBERT, M. et LANARES, R.: Induction florale sur pousses d'août chez le Douglas (*Pseudotsuga menziesii*). Can. J. For. Res. 8, 247-252 (1978). — BRADFORD, K. J. and YANG, S. F.: Xylem transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor in waterlogged tomato plants. Plant Physiol. 65, 322-326 (1980). — BURROWS, W. J. and CARR, D. J.: Effects of flooding the root system of sunflower plants on the cytokinin content in the xylem sap. Physiol. Plant. 22, 1105-1112 (1969). — EBELL, L. F.: Girdling: its effect on carbohydrate status and on reproductive bud and cone development of Douglas-fir. Can. J. Bot. 49, 453-466 (1971). — ITAI, C. and VAADIA, Y.: Kinetin-like activity in root exudate of water stressed sunflower plants. Physiol. Plant. 18, 91-94 (1965). — KREKULE, J.: Some hormonal aspects of floral initiation and differentiation. Acta Univ. N. Copernici Biol. 18, 9-18 (1976). — MIGINIAC, E.: Influence des racines sur le développement végétatif ou floral des bourgeons cotylédonaires chez le *Scrophularia arguta*: rôle possible des cytokinines. Physiol. Plant. 25, 234-239 (1971). — MINORE, D.: Effect of artificial flooding on seedling survival and growth of six northwest tree species. U. S. For. Serv. Notes, PNW-92, 12 p (1968). — MONSELISE, S. P.: Recent advances in the understanding of flower formation in fruit trees and its hormonal control. Acta Hort. 34, 157-163 (1973). — OWENS, J. N.: The relative importance of initiation and early development on cone production in Douglas-fir. Can. J. Bot. 47, 1039-1049 (1969). — PHARIS, R. P. and ROSS, S. D.: Gibberellins: their potential uses in forestry. Outlook Agric. 9, 82-87 (1976). — PHARIS, R. P. and

- Kuo, C. G.: Physiology of gibberellins in conifers. *Can. J. For. Res.* 7, 299–325 (1977). — PHARIS, R. P., Ross, S. D. and Mc MULLAN, E.: Promotion of flowering in the *Pinaceae* by gibberellins. III. Seedlings of Douglas-Fir. *Physiol. Plant.* 50, 119–126 (1980). — PURITCH, G. S.: Cone production in conifers. *Can. For. Serv. Inf. Rep. BC-X-65*, 94 p. (1972). — Ross, S. D.: Influences of gibberellins and cultural practices on early flowering of Douglas-fir seedlings and grafts. In Proceed. 3rd world Consultation on Forest Tree Breeding, (March 1977), Canberra, Australia. C. S. I. R. O. Vol. 2, 997–1007 (1978). — Ross, S. D. and PHARIS, R. P.: Promotion of flowering in the *Pinaceae* by gibberellins. I. Sexually mature, non-flowering grafts of Douglas-fir. *Physiol. Plant.* 36, 182–186 (1976). — SCHWABE, W. W. and AL-DOORI, A. H.: Analysis of a juvenile-like condition affecting flowering in blackcurrant (*Ribes nigrum*). *J. Exp. Bot.* 24, 969–981 (1973). — SOTTA, B. et MIGINIAC, E.: Influence des racines et d'une cytokinine sur le développement floral d'une plante de jours courts, le *Chenopodium polyspermum*. *L. C. R. Acad. Sci. Paris*, 281, Série D., 37–40 (1975). — TOMPSETT, P. B.: Studies of growth and flowering in *Picea sitchensis* (BONG.) CARR. 2. Initiation and development of male, female and vegetative buds. *Ann. Bot.* 42, 889–900 (1978). — VAN STADEN, J. and DAVEY, J. E.: The synthesis, transport and metabolism of endogenous cytokinins. *Plant. Cell Environment* 2, 93–106 (1979). — WAREING, P. F. and FRYDMAN, V. M.: General aspects of phase change with special reference to *Hedera helix* L. *Acta. Hort.* 56, 57–68 (1976). — WAREING, P. F.: Root hormones and shoot growth. In Proceed. Workshop IUFRO "Control of shoot Growth in Trees" (Juli 1980) ed. by LITTLE, C. A., Fredericton (N. B.-Canada), 237–272 (1980).

Field Tests of Graft Compatible Douglas-fir Seedling Rootstocks

By D. L. COPE

Principal Plant Geneticist,
Forestry Sciences Laboratory,
Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station,
Forest Service, U. S. Department of Agriculture,
Corvallis, Oregon 97331, U.S.A.

(Received 21st December 1981)

Summary

Rootstocks from control- and wind-pollinated progeny of highly compatible Douglas-fir parents averaged 90.9 percent and 76.4 percent graft compatibility, respectively, after 2–3 years; unselected, local trees averaged 64.8 percent. Rootstocks were tested at six orchards from Lake Cowichan, B. C., to Chico, California. No significant orchard by rootstock interactions were found although the orchard by standard-scion clone interaction was significant. Results demonstrate the practicality of establishing a regional program for rootstock breeding to produce compatible rootstocks for general use in seed orchards.

Key words: Incompatibility, compatibility, graft, propagation, stock, seed orchards, rootstock, Douglas-fir, seedling, pollination.

Zusammenfassung

Mit 2-3jährigen Pfropfunterlagen aus kontrolliert bestäubten Nachkommenschaften von *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) FRANCO und frei abgeblühten Nachkommenschaften von in hohem Maße pfropfverträglichen Eltern wurde ein Anwachsprozent von im Durchschnitt 90,9% erreicht, mit Pfropfunterlagen aus einer frei abgeblühten Nachkommenschaft nur 76,4%, mit unselektierten lokalen Pfropfunterlagen nur im Durchschnitt 64,8%. Die Pfropfunterlagen wurden später in sechs Samenplantagen von Lake Cowichan, in British Columbia, bis Chico, California getestet. Es wurden keine signifikanten Interaktionen zwischen den Pfropfunterlagen und Plantagen gefunden, obwohl eine solche zwischen den Standard-Pfropfklonen und den Plantagen signifikant war. Die Ergebnisse zeigen, daß ein regionales Programm zur Erstellung pfropfverträglicher Sämlingsnachkommenschaften zweckmäßig ist.

Introduction

A breeding program for production of graft-compatible Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) FRANCO) rootstocks was begun after strong additive inheritance was demonstrated for graft compatibility (COPE, 1974). Trees

grown from seed of pollinations between highly compatible parents should thus yield rootstocks that would be highly graft compatible with most scion clones. Whether seedling rootstocks would be able to overcome the incompatibility factors of severely incompatible scion clones is not known (COPE, 1974). Extensive field tests of select rootstock progeny would be needed to resolve this uncertainty.

Another problem that has hindered general use of compatible seedling rootstocks has been the varied environments to which rootstocks must be adapted. Environmental effects on graft compatibility have not been evaluated in forest trees. Indirect evidence of graft / environment interactions could arise from comparison of incompatibility in orchards that contained the same clones, yet had very different incompatibility environments. In radiata pine seed orchards containing identical clones, incompatibility seemed to be most severe on sites subject to greatest stress (PEDERICK and BROWN, 1976). Results of research on fruit trees provide further insight. Moisture induced environmental interactions were reported in grafts of lemons (KIRKPATRICK and BITTERS, 1965) and soil induced interactions were reported in grafts of apricots (CARLSON, 1965).

My study was designed to determine suitability of using rootstocks resulting from controlled crosses in production seed orchards and to evaluate the effect of different environments on rootstock compatibility. Nearly 2800 control- and wind-pollinated seedlings from three highly compatible parent trees and 600 local seedlings were used as rootstocks. These were graft-tested at six seed orchard sites ranging from British Columbia to northern California, a range of 9° latitude. Rootstocks were tested at all orchards with a group of five "standard-scion" clones and with ten "local-scion" clones.

Methods

Seeds for rootstocks were obtained in 1969 from pollinations among three highly graft-compatible trees. Parent