

le naturaliste canadien

LA SOCIÉTÉ PROVANCHER
D'HISTOIRE NATURELLE
DU CANADA

Tiré à part

L'effet de phytohormones sur la multiplication végétative de la matteuccie fougère-à-l'autruche

Marie-Ève Leclerc, Line Lapointe et Alain Olivier

Volume 131, numéro 1 – Hiver 2007

Pages 15-23

L'effet de phytohormones sur la multiplication végétative de la matteuccie fougère-à-l'autruche

Marie-Ève Leclerc, Line Lapointe et Alain Olivier

Résumé

L'engouement pour plusieurs plantes indigènes des forêts québécoises suscite de plus en plus d'inquiétude en raison de la pression de récolte accrue que cela entraîne. La culture de certaines de ces espèces, telle la matteuccie fougère-à-l'autruche (*Matteuccia struthiopteris*), pourrait diminuer l'ampleur des prélèvements dans les populations naturelles. Cependant, leur faible taux de croissance et l'absence de techniques de propagation efficaces limitent son attrait. Une étude a été entreprise pour évaluer l'influence de phytohormones sur la multiplication végétative de la matteuccie fougère-à-l'autruche à partir de différents organes de propagation. Des sections de rhizomes et des quarts de couronne ont été exposés à quatre solutions hormonales (auxine, cytokinine, auxine + cytokinine et témoin sans phytohormone) et cultivés en serre pendant une période équivalant à une saison de croissance. Les parties aériennes et souterraines (tiges, frondes, bourgeons, racines) ont été mesurées et pesées afin de déterminer l'influence des traitements sur le développement de la plante. Les rhizomes et les quarts de couronne ont montré de bons taux de reprise pour tous les traitements et ne nécessiteraient donc pas l'application de phytohormones. L'utilisation de sections de rhizomes apparaît particulièrement appropriée pour réaliser la propagation végétative de la matteuccie fougère-à-l'autruche, en particulier sous couvert forestier.

Introduction

Depuis quelques années, on observe, sur les marchés horticoles, alimentaires et médicinaux, la présence accrue de plantes indigènes québécoises. Leur popularité grandissante suscite toutefois de nombreuses inquiétudes. Plusieurs espèces forestières ont une croissance très lente qui les rend extrêmement vulnérables. Ainsi, le ginseng à cinq folioles et l'ail des bois, par exemple, ont fait l'objet de récoltes commerciales intensives qui ont graduellement mené au déclin de leurs populations (Nault, 1997). Il aura fallu une réglementation limitant les prélèvements et le commerce dont ils peuvent être l'objet pour que ces espèces recouvrent peu à peu un équilibre qui reste toutefois extrêmement précaire.

Malgré l'étendue de sa distribution et sa relative abondance, la matteuccie fougère-à-l'autruche (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro, Dryopteridacées) (figure 1) fait maintenant partie des plantes désignées comme espèces



Figure 1. Têtes-de-violon de matteuccie fougère-à-l'autruche.

floristiques vulnérables (Gazette officielle du Québec, 2004). Appréciée par les horticulteurs, elle est également prisée par les gourmets qui affectionnent ses jeunes frondes comestibles, les têtes-de-violon, qu'elle produit chaque printemps. Malheureusement, en l'absence de mode de production rentable, la matteuccie fougère-à-l'autruche que l'on trouve sur les marchés est le plus souvent prélevée en milieu naturel (Lamoureux et Nantel, 1999).

Les quantités récoltées sont considérables. Une étude effectuée en 1998 auprès de trois grossistes en horticulture rapportait qu'ils avaient prélevé à eux seuls 30 000 couronnes de matteuccie fougère-à-l'autruche, cette année-là, pour le marché québécois (Lamoureux, 2002). De plus, on estimait déjà, il y a quelques années, à environ 100 000 kg la quantité de têtes-de-violon vendue chaque année au Québec (Bergeron et Lapointe, 1999; Lamoureux, 2002). Or, un prélèvement intensif des frondes au printemps contribue à affaiblir la plante à long terme (Bergeron et Lapointe, 1999; Lamoureux, 1993).

Marie-Ève Leclerc est biologiste et titulaire d'une maîtrise en agroforesterie. Line Lapointe est professeure au Département de biologie de l'Université Laval. Alain Olivier est professeur au Département de phytologie de l'Université Laval.

On peut joindre Marie-Ève Leclerc à :
meve_leclerc@hotmail.com

La matteuccie fougère-à-l'autruche pousse généralement dans des conditions d'ombrage intermittent (Dyke-
man, 1981). Un couvert forestier de 60 à 90 % lui permet
d'atteindre une productivité maximale (Lamoureux, 1993),
quoiqu'elle tolère également le plein soleil (Roberts-Pichette,
1971). Bien que chaque plant puisse produire des centaines
de milliers de spores, leur contribution à la propagation de
la matteuccie fougère-à-l'autruche demeure très faible en
milieu naturel puisque peu d'entre elles trouvent les condi-
tions adéquates pour leur germination (Lloyd et Klekowski,
1970).

La propagation végétative par rhizome reste donc le
mode de reproduction le plus courant. Au cours de l'été, la
matteuccie fougère-à-l'autruche produit des rhizomes laté-
raux qui courent sous la surface du sol jusqu'à plus de trois
mètres de distance du plant mère (Lamoureux, 1993). Ces
nouveaux rhizomes sont pourvus de nombreux bourgeons
dormants, qui pourront éventuellement donner naissance à
de nouvelles couronnes. De nouveaux plants viennent donc,
chaque année, accroître la dimension de la colonie.

Chez la matteuccie fougère-à-l'autruche, les feuilles,
appelées frondes, se développent lentement. Elles apparais-
sent initialement sous forme de primordiums foliaires (tissus
méristématiques peu différenciés) (figure 2) qui deviendront
éventuellement les crosses, puis les frondes. Chaque année,
de nouveaux primordiums foliaires sont initiés au cœur de
la couronne, constituant un réservoir de crosses de différents

âges, dont les plus âgées pourront se dérouler en cas de gel
printanier ou de récolte intensive pour remplacer les frondes
perdues (Lamoureux, 2002). La couronne comprend par
ailleurs un rhizome dressé recouvert de trophopodes, qui
sont en fait les bases des frondes qui s'accumulent année
après année (figure 2). Les trophopodes, riches en amidon
(Wagner et Johnson, 1983), servent de réserves de nutri-
ments lors du déploiement rapide des frondes au printemps
(Lamoureux et Nantel, 1999; Bergeron et Lapointe, 1999).

Des différentes méthodes de multiplication végétative
utilisées en horticulture, le bouturage est celle qui est la
plus couramment utilisée commercialement en raison de sa
rapidité et de sa facilité d'exécution. La technique habituelle
pour les plantes à rhizomes consiste à couper les rhizomes
latéraux en sections en s'assurant de la présence d'au moins
un bourgeon latéral par section (Hartmann *et al.*, 1997;
Rickard, 1998). Chez la matteuccie fougère-à-l'autruche, le
prélèvement des rhizomes latéraux et leur sectionnement
en segments de 5 cm de longueur réactive les méristèmes et
permet le développement de nouvelles tiges latérales (Dyke-
man, 1985). La transplantation de couronnes est également
utilisée pour la production commerciale de plants de mat-
teuccie fougère-à-l'autruche. L'accroissement de la dimen-
sion de la colonie se fait rapidement grâce à l'élongation
des rhizomes, de sorte qu'au bout de trois ou quatre années,
on peut récolter de nouvelles couronnes (Roberts-Pichette,
1971). La production atteindrait son apogée après huit ans
et se maintiendrait pendant les 12 années subséquentes
(Lamoureux, 1993). La multiplication végétative à partir de
trophopodes a également été rapportée comme méthode
de propagation potentielle chez une autre espèce de fougère
(Wee *et al.*, 1992).

L'utilisation de phytohormones, des substances qui
régissent la croissance et le développement des plantes, est
largement répandue en production horticole commerciale
pour faciliter la multiplication végétative (Hartmann *et al.*,
1997). Chaque phytohormone produit des effets différents
selon sa concentration, son lieu d'action et le stade de déve-
loppement de la plante. L'application d'auxines naturelles ou
de synthèse sur des boutures de tiges ou de feuilles stimule
fortement la formation de nouvelles racines (Srivastava,
2002). L'acide indol-butyrrique (AIB) est l'auxine de synthèse
la plus employée commercialement (Hartmann *et al.*, 1997;
Srivastava, 2002). Les cytokinines jouent, quant à elles, un
rôle important dans l'initiation des bourgeons et des tiges
(Werner *et al.*, 2003). La kinétine est l'une des plus utilisées
(Srivastava, 2002). Le rapport de concentration auxine/cyto-
kinine détermine la différenciation des cellules : un rapport
élevé favorise l'apparition de racines, tandis qu'un rapport
faible stimule l'émergence de tiges (Hartmann *et al.*, 1997;
Srivastava, 2002).

Il convient donc de se demander si l'application de
phytohormones sur différents organes de la matteuccie fou-
gère-à-l'autruche (rhizomes, couronne et trophopodes) per-
mettrait, en augmentant la biomasse racinaire et en stimu-

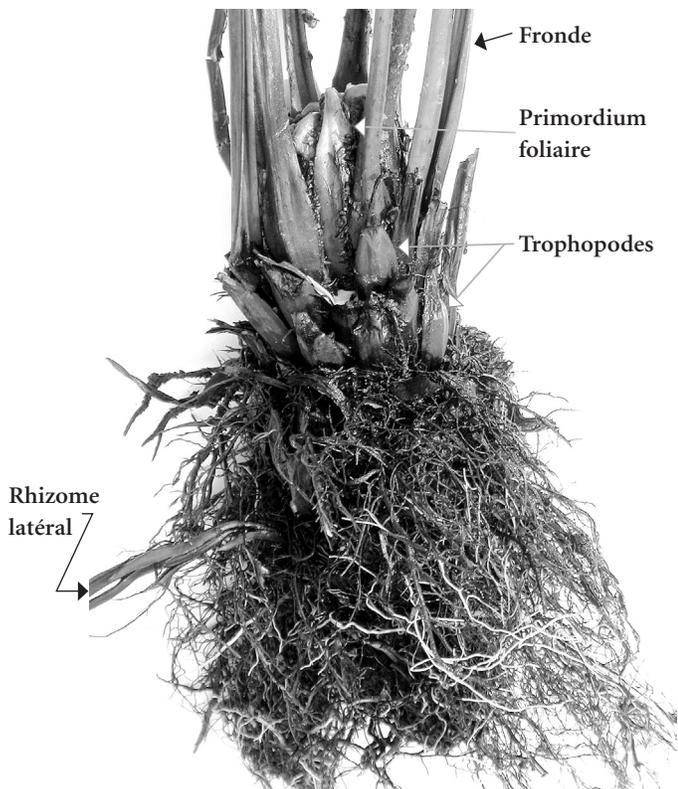


Figure 2 : Couronne et rhizome d'une matteuccie fougère-à-l'autruche, ainsi que les différentes structures qui leur sont associées

lant le débourrement et la production de bourgeons latéraux, d'accélérer sa multiplication végétative et d'assurer ainsi la rentabilité de sa production.

Une étude a donc été entreprise afin de développer des méthodes de propagation végétative, pouvant comprendre l'usage de phytohormones, qui soient efficaces et rentables pour la production de plants en pépinière. La production commerciale de la matteuccie fougère-à-l'autruche pourrait en effet apporter un élément de solution au problème de sursurcolte en permettant de répondre à la demande croissante du marché, réduisant par le fait même l'ampleur des prélèvements au sein des populations naturelles.

Matériel et méthodes

Matériel végétal

La récolte des couronnes et des rhizomes de matteuccie fougère-à-l'autruche a été effectuée le 29 octobre 2002 sur une terre boisée de la Ferme expérimentale de l'Université Laval, à Saint-Augustin-de-Desmaures. Ils ont été entreposés dans des sacs remplis de terre, puis conservés à 4 °C jusqu'en janvier 2003. Cette exposition au froid a agi comme période de stratification à froid, celle-ci étant nécessaire pour lever la dormance des bourgeons (Lamoureux, 1993).

Traitements phytohormonaux

Quatre traitements phytohormonaux ont été testés sur les différents organes de propagation de la matteuccie fougère-à-l'autruche (segment de rhizome avec et sans bourgeon apical et quart de couronne) : témoin (T) sans application de phytohormone; auxine (A) de synthèse (acide indolbutyrique) sous forme de sel de potassium ($C_{12}H_{12}NO_2K$, Sigma Chemical Co., St-Louis, MO); une cytokinine (C), la kinétine ($C_{10}H_9N_5O$, Sigma Chemical Co., St-Louis, MO); et les deux phytohormones combinées (A+C). Les concentrations de phytohormones utilisées étaient de 1 000 ppm, ce qui correspond aux concentrations usuelles pour les plantes herbacées (Hartmann *et al.*, 1997). Pour chacun des organes et des traitements, 20 segments de plantes ont été utilisés ($N = 20$). Les traitements phytohormonaux ont été appliqués le 11 janvier 2003. Pour éliminer toute possibilité de contamination par des champignons, les organes de propagation ont été plongés de 10 à 15 min dans une solution antifongique (Benomyl, 2,5 g/L) avant d'être sectionnés. Afin de déterminer le taux d'humidité des organes de propagation, 12 échantillons de chacun d'entre eux ont été pesés à l'état frais, puis après séchage à l'étuve pendant 24 h à 72 °C.

Boutures de rhizome

Après avoir retiré les bourgeons latéraux en croissance d'une longueur supérieure à 5 mm, les rhizomes ont été coupés en sections de 5 à 10 cm de longueur, et le dernier centimètre de la partie basale a été trempé dans l'une des solutions de phytohormone pendant 15 secondes. Puisque les rhizomes de matteuccie fougère-à-l'autruche sont très longs, très peu de segments possédaient un bourgeon termi-

nal. Tous les segments traités (80) étaient donc exempts de bourgeon apical, excepté huit d'entre eux qui ont été classés comme témoins avec bourgeon apical (TAP). L'abscision du bourgeon terminal stimule habituellement l'expression des bourgeons latents (Wardlaw, 1946; Chatfield *et al.*, 2000).

Quarts de couronne

Vingt couronnes ont été coupées longitudinalement en quatre sections depuis le centre. Les deux premiers centimètres de la partie basale ont été trempés dans les solutions de phytohormones en utilisant la même procédure que pour les rhizomes. La couronne initiale subissait chacun des quatre traitements phytohormonaux (T, A, C, A+C).

Conditions de croissance

Après avoir été pesés, les segments de rhizome ont été placés horizontalement dans des pots de 15 cm de diamètre, remplis aux trois quarts d'un mélange de terreau (Plantation III : terre noire, compost, mousse de tourbe, Fafard) (3/5 du volume), de perlite (1/5) et de vermiculite (1/5) contenant un fertilisant à dégagement lent, puis recouverts d'environ 3 cm du même mélange. Les quarts de couronne ont été enfouis verticalement tout juste sous la surface du même mélange afin de respecter leur orientation naturelle et d'éviter l'exposition de la plaie à l'air libre.

Les pots ont été disposés dans une serre vitrée (24/18 ± 2 °C jour/nuit, photopériode 16 h) en prenant soin de minimiser l'impact du gradient de lumière solaire et du courant d'air provenant de la bouche d'aération. L'arrosage a été effectué selon les besoins, ceux-ci variant selon l'emplacement spatial et les stades de croissance. Un fertilisant liquide 20-20-20 (N-P₂O₅-K₂O, 1 g/L) a été appliqué après le développement des racines (Hartmann *et al.*, 1997), soit après les 9^e et 12^e semaines de croissance.

Mesures

Boutures de rhizome

Les rhizomes ont été récoltés entre le 26 juin et le 3 juillet 2003, soit après environ cinq mois et demi de croissance. La date d'émergence des frondes et les paramètres aériens (nombre de frondes par plant, biomasse sèche des frondes, longueur et largeur maximales de chaque fronde, nombre de nouvelles crosses) et souterrains (biomasse sèche du rhizome, nombre de nouveaux rhizomes, nombre de nouveaux bourgeons, nombre d'ébauches de frondes, nombre de structures inconnues, nombre de nouvelles racines, biomasse sèche des nouvelles racines) ont été compilés. La longueur des frondes a été mesurée du ras du sol jusqu'à l'extrémité de chaque fronde.

Les nouvelles crosses correspondent aux crosses bien enroulées devant normalement constituer les réserves de frondes de la plante pour les prochaines saisons. Bien que ce terme doive normalement être réservé aux primordiums foliaires suffisamment âgés pour pouvoir se transformer en frondes l'année suivante, tous les primordiums foliaires bien

développés ont été comptabilisés comme étant des crosses, la distinction entre les deux étant souvent difficile à faire. On a qualifié de nouveaux bourgeons le lieu d'origine de l'émergence de nouvelles structures. Chaque bourgeon donne généralement naissance à plusieurs nouvelles structures chez la matteuccie fougère-à-l'autruche. Les ébauches de frondes correspondent aux frondes filiformes souterraines que Wardlaw (1943) a qualifiées de frondes juvéniles (figure 3). Les bourgeons dont le stade de développement peu avancé ne permettait pas de déterminer avec certitude la finalité ont été identifiés comme structures inconnues. Ces nouvelles structures sont toutefois semblables à ce que Wardlaw (1943) a qualifié de bourgeons et devraient donc produire des ébauches de frondes et, éventuellement, des frondes normales.

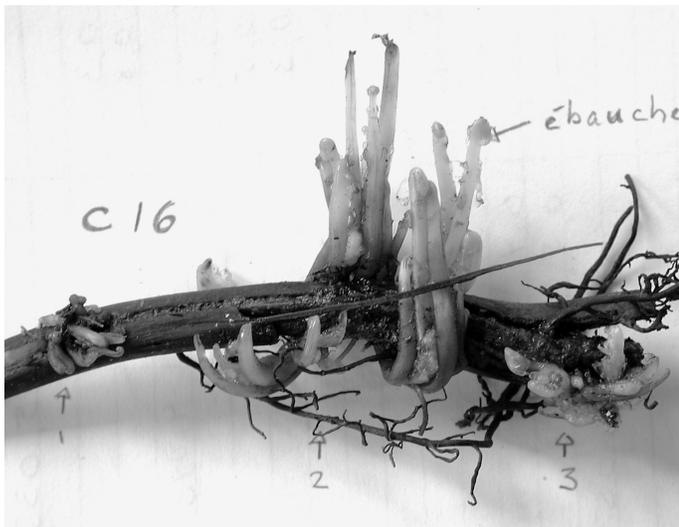


Figure 3. Ébauches de frondes et structures inconnues (n° 1, 2 et 3) développées sur une bouture de rhizome de matteuccie fougère-à-l'autruche

Quarts de couronne

La récolte des quarts de couronne a été effectuée dès les premiers signes de sénescence qui sont survenus au plus tard après quatre mois de croissance. La date d'émergence des frondes, le nombre total de frondes par plant, la biomasse sèche des frondes, de même que la longueur et la largeur maximales de chaque fronde (déroulée ou non) et le nombre de nouvelles crosses ont été compilés. Les couronnes ont été déterrées et lavées, puis leurs paramètres de croissance ont été mesurés : biomasse sèche du quart de couronne, nombre de nouveaux rhizomes (figure 4), nombre de nouveaux bourgeons, nombre d'ébauches de fronde, nombre de nouvelles racines, biomasse sèche des nouvelles et des vieilles racines.

Les nouvelles racines ont été identifiées après avoir détaché les trophopodes, en comptant les racines de couleur marron qui émergeaient de la base de la couronne. Ce nombre ne tient pas compte des racines secondaires provenant de l'allongement d'une ancienne racine, reconnaissable à sa couleur noire (J.-A. Rioux, 2004, communication personnelle).

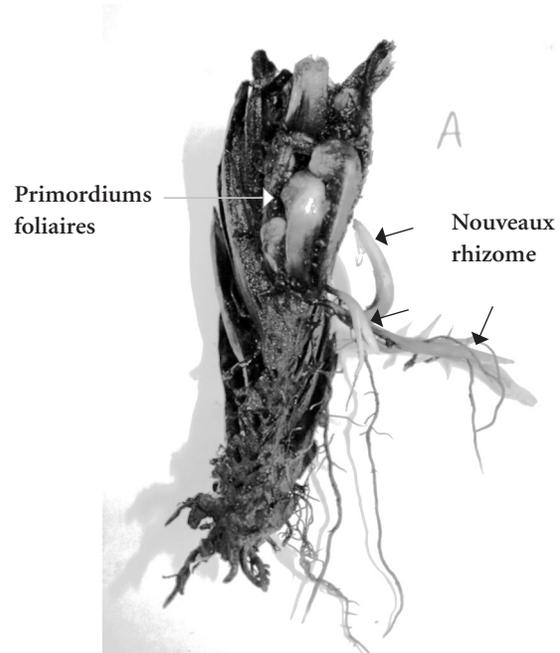


Figure 4. Primordiums foliaires et nouveaux rhizomes formés par un quart de couronne de matteuccie fougère-à-l'autruche

Détermination de la surface foliaire

L'équation permettant de calculer la surface foliaire des frondes a été déterminée à l'aide de 20 échantillons de frondes prélevés, le 25 septembre 2003, dans un boisé situé à proximité de l'embouchure de la rivière Jacques-Cartier, à Cap-Santé. Ces échantillons ont été sélectionnés parmi les couronnes portant des frondes de longueur inférieure à 60 cm, soit la taille maximale des frondes obtenues au cours de l'expérience. La largeur de la fronde et la longueur du rachis, i. e. de l'axe de la fronde, incluant la partie basale non couverte de pennes (folioles), ont été mesurées, puis la surface foliaire des frondes a été déterminée à l'aide d'un planimètre optique. L'équation de la surface foliaire a été établie comme suit : $y = 0,3346 \times \text{longueur} \times \text{largeur}$ ($r^2 = 0,95$). Cette relation a ensuite servi à estimer la surface foliaire des frondes issues de l'expérimentation.

Analyse statistique

Les analyses de variance ont été effectuées selon un dispositif entièrement aléatoire pour les rhizomes. Les quarts de couronne ont été analysés en blocs complets aléatoires, chaque bloc étant constitué des quatre quarts de la couronne initiale. La biomasse sèche initiale des organes de propagation, estimée à partir du taux d'humidité des 12 échantillons réservés à cette fin, a été utilisée comme covariable. Lorsque la covariable n'était pas significative, c'est la valeur de p sans covariable qui a été retenue. La discrimination entre les traitements a été réalisée avec la méthode des plus petites différences significatives (LSD, $p \leq 0,05$). Des tests de χ^2 ont été employés pour évaluer l'influence des traitements phytohormonaux sur la survie des boutures.

Résultats

Boutures de rhizome

Le taux de reprise moyen des boutures de rhizome a été de 98 %. Ce taux ne différait pas selon le traitement phytohormonal ($\chi^2 = 6,15$; $p = 0,1044$). L'apparition de frondes est survenue en moyenne 63, 98, 95, 105 et 109 jours après la plantation, pour culminer à 75, 80, 85, 85 et 85 % d'émergence, respectivement, pour les traitements TAP, T, A, C et A+C. Chaque bouture de rhizome a produit en moyenne 9,7 frondes.

L'analyse des paramètres de croissance aériens permet de constater que les phytohormones n'ont pas eu d'effet significatif sur le nombre ($p = 0,636$), la biomasse sèche ($p = 0,080$) et la surface foliaire des frondes ($p = 0,683$) (tableau 1). Le nombre et la surface foliaire des frondes étaient cependant influencés par la biomasse sèche initiale de la bouture de rhizome, qui a été utilisée comme covariable. Par contre, la biomasse sèche totale de la plante était significativement inférieure, pour les rhizomes exposés à la

cytokinine, à celle des rhizomes exposés aux traitements TAP et A ($p = 0,032$).

Les analyses ont montré que le nombre de nouvelles crosses ($p = 0,559$) et de nouveaux rhizomes ($p = 0,913$) était semblable pour tous les traitements (tableau 2). En moyenne, les boutures de rhizome ont développé 7 nouvelles crosses et 3 nouveaux rhizomes. Bien que le nombre de nouveaux bourgeons, soit 3,8 en moyenne, ait été équivalent pour tous les traitements ($p = 0,138$), on remarque que les boutures de rhizome traitées à la cytokinine (C, A+C) ont développé près de 4 ébauches de frondes supplémentaires ($p = 0,004$) et davantage de structures inconnues ($p = 0,047$), par rapport aux boutures de rhizome traitées à l'auxine. Les boutures de rhizome traitées à la cytokinine ne diffèrent toutefois pas du témoin pour ces deux variables, quoiqu'ils diffèrent du TAP qui n'a développé aucune ébauche de frondes.

Bien que la biomasse des nouvelles racines ait été environ deux fois supérieure, chez les boutures de rhizomes exposées aux traitements TAP et A, à celle des boutures de rhizome exposées aux traitements comportant de la cyto-

Tableau 1. Valeurs moyennes de la biomasse sèche totale de la plante, ainsi que du nombre, de la biomasse sèche et de la surface foliaire des frondes issues de boutures de rhizome de matreuccie fougère-à-l'autruche exposées à différents traitements phytohormonaux

Traitement ^a	Biomasse sèche totale de la plante (g)	Nombre de frondes	Biomasse sèche des frondes (g)	Surface foliaire (cm ²)
TAP	3,5 ± 0,9 ^b a ^c	7,0 ± 2,5	0,61 ± 0,14	190 ± 47
T	2,3 ± 0,3 ab	8,3 ± 1,5	0,47 ± 0,08	146 ± 24
A	2,9 ± 0,3 a	10,5 ± 1,6	0,60 ± 0,07	207 ± 25
C	1,7 ± 0,2 b	12,6 ± 1,2	0,37 ± 0,06	170 ± 30
A+C	2,2 ± 0,2 ab	10,4 ± 1,8	0,35 ± 0,07	170 ± 30
Probabilité	0,032	0,636	0,080	0,683

^a TAP = témoin avec bourgeon apical; T = témoin; A = auxine; C = cytokinine.

^b moyenne ± erreur type.

^c Des lettres différentes au sein d'une même colonne indiquent des différences significatives entre les traitements pour les variables mesurées ($p \leq 0,05$).

Tableau 2. Valeurs moyennes du nombre de nouvelles crosses, de nouveaux rhizomes, de nouveaux bourgeons, d'ébauches de frondes et de structures inconnues de boutures de rhizome de matreuccie fougère-à-l'autruche exposées à différents traitements phytohormonaux

Traitement ^a	Nombre de nouvelles crosses	Nombre de nouveaux rhizomes	Nombre de nouveaux bourgeons	Nombre d'ébauches de frondes	Nombre de structures inconnues
TAP	6,5 ± 1,7 ^b	3,3 ± 0,8	3,1 ± 0,6	0,0 ± 0,0 b ^c	0,8 ± 0,5 ab
T	5,8 ± 1,1	3,5 ± 0,6	4,4 ± 0,6	3,9 ± 1,8 a	1,3 ± 0,5 ab
A	8,1 ± 2,0	3,0 ± 0,3	3,1 ± 0,5	0,6 ± 0,4 b	0,4 ± 0,1 b
C	8,7 ± 1,4	2,8 ± 0,5	4,6 ± 0,6	6,7 ± 2,2 a	1,6 ± 0,4 a
A+C	6,1 ± 1,0	2,9 ± 0,6	4,0 ± 0,3	4,3 ± 1,3 a	1,6 ± 0,4 a
Probabilité	0,559	0,913	0,138	0,004	0,047

^a TAP = témoin avec bourgeon apical; T = témoin; A = auxine; C = cytokinine.

^b moyenne ± erreur type.

^c Des lettres différentes au sein d'une même colonne indiquent des différences significatives entre les traitements pour les variables mesurées ($p \leq 0,05$).

kinine, leur nombre n'était pas plus important ($p = 0,847$) (tableau 3). Il convient de mentionner que les témoins ont produit 50 nouvelles racines en moyenne, alors qu'on n'en trouvait que très rarement au moment de la plantation. La biomasse sèche de ces nouvelles racines était inférieure, pour les boutures de rhizome exposées à la cytokinine, à celle des boutures de rhizome des traitements TAP et A ($p = 0,038$). Ce dernier paramètre a été influencé par la biomasse sèche initiale de la bouture de rhizome.

Discussion

Boutures de rhizome

Même si, de manière générale, on a pu observer une certaine tendance des traitements comportant un apport d'auxine à améliorer l'enracinement, tandis que la cytokinine favorisait l'expression de nouveaux bourgeons, les traitements comportant l'utilisation de phytohormones ne se sont jamais avérés statistiquement supérieurs aux témoins. Contrairement aux résultats rapportés par Dykeman et

Cumming (1985) et Thakur *et al.* (1998), qui ont obtenu une production plus élevée de frondes à la suite de l'ajout de kinétine (1-2 mg/L) au milieu de culture *in vitro*, l'application de phytohormones n'a pas permis d'augmenter la production des parties aériennes dans la présente expérience. Le nombre moyen de frondes (9,7) développées par les segments de rhizome, avec ou sans phytohormone, est cependant supérieur aux 3 ou 4 frondes observées en milieu naturel sur des couronnes intactes (Kenkel, 1996) et équivalent aux 9,9 frondes rapportées par Dykeman (1985). Le nombre moyen de rhizomes produits (3) est pour sa part comparable aux 1 à 4 rhizomes élaborés chaque année par les couronnes en milieu naturel (Dykeman, 1985). L'ajout d'auxine n'est souvent pas nécessaire chez les espèces dont les boutures s'enracinent facilement, ce qui semble le cas chez la matteuccie fougère-à-l'autruche (Srivastava, 2002). Les cytokinines de synthèse, pour leur part, ne donnent pas toujours les résultats escomptés, surtout lorsqu'elles sont appliquées sur les parties sectionnées des boutures plutôt que directement sur les bourgeons dormants (Srivastava, 2002). L'absence d'effet significatif des phytohormones s'explique donc probablement par la vigueur naturelle des boutures de rhizomes de la matteuccie fougère-à-l'autruche.

La production d'ébauches de fronde et de bourgeons dormants sur des sections de rhizomes est un phénomène qui a été observé par Wardlaw (1946). L'accroissement de cette production pourrait représenter un avantage en permettant le déploiement rapide d'un plus grand nombre de frondes au printemps suivant. Cependant, elle pourrait aussi constituer un inconvénient en entraînant une dépense d'énergie supplémentaire ne contribuant pas à l'activité photosynthétique de l'année courante. Dans le cadre de la présente expérience, néanmoins, aucune différence significative n'a été observée entre le traitement à la kinétine et le témoin pour ces variables. Un suivi des boutures sur plus d'une année de croissance pourrait éventuellement apporter des précisions sur la survie à long terme des plants.

Contrairement à ce qui se passe en propagation *in vitro* (Beck et Caponetti, 1983; Dykeman, 1985), le bourgeon apical n'est pas requis pour assurer le développement des parties aériennes et souterraines lorsqu'on utilise un segment de rhizome (Wardlaw, 1946). Les boutures de rhizome ont donc conservé leur capacité de synthèse de nouvelles

Tableau 3. Valeurs moyennes du nombre et de la biomasse sèche des nouvelles racines de boutures de rhizome de matteuccie fougère-à-l'autruche exposées à différents traitements phytohormonaux

Traitement ^a	Nombre de nouvelles racines	Biomasse sèche des nouvelles racines (g)
TAP	49,4 ± 13,0 ^b	1,00 ± 0,25 ab ^c
T	51,9 ± 7,3	0,69 ± 0,14 abc
A	59,8 ± 7,0	1,01 ± 0,16 a
C	55,6 ± 7,6	0,37 ± 0,09 c
A+C	49,1 ± 6,7	0,55 ± 0,12 bc
Probabilité	0,847	0,038

^a TAP = témoin avec bourgeon apical; T = témoin; A = auxine; C = cytokinine.
^b moyenne ± erreur type.

^c Des lettres différentes au sein d'une même colonne indiquent des différences significatives entre les traitements pour les variables mesurées ($p \leq 0,05$).

Quarts de couronne

Les phytohormones n'ont pas eu d'impact sur le taux de survie des quarts de couronne, qui a été de 80 % en moyenne pour tous les traitements ($\chi^2 = 4,68$; $p = 0,196$). L'émergence de frondes a été observée chez 55 % des individus et est apparue en moyenne 41 jours après la plantation. Les traitements phytohormonaux n'ont eu aucun effet significatif sur le nombre ($p = 0,699$), la biomasse sèche ($p = 0,602$) et la surface foliaire des frondes ($p = 0,854$), de même que sur la biomasse totale de la plante ($p = 0,113$) (tableau 4).

Le nombre de nouvelles crosses ($p = 0,341$) et le nombre de nouveaux rhizomes ($p = 0,884$) n'ont pas été influencés par les traitements (tableau 5). Par contre, la production de nouveaux bourgeons ($p = 0,028$) était deux fois plus importante pour les quarts de couronne exposés à la cytokinine (C) que pour les témoins. L'application de cytokinine (C) a aussi plus que doublé le nombre d'ébauches de frondes ($p = 0,001$) comparativement aux autres traitements. Cependant, le nombre de nouvelles racines ($p = 0,208$), ainsi que la biomasse sèche des nouvelles ($p = 0,859$) et des vieilles ($p = 0,228$) racines, n'ont pas été influencés par les traitements (tableau 6). Les variables biomasse sèche totale de la plante, nombre de frondes, biomasse sèche des frondes, nombre de nouvelles crosses et biomasse sèche des vieilles racines ont été influencées par la biomasse sèche initiale du quart de couronne, utilisée comme covariable.

racines et de nouveaux bourgeons. Cela est vrai pour tous les segments, peu importe leur position le long du rhizome. Il semble donc que l'âge ne limite pas la production de nouvelles structures. Ainsi, il ne serait pas nécessaire de rechercher l'extrémité du rhizome, parfois très distante du plant mère, pour réussir la propagation. L'absence d'ébauches de frondes chez les témoins avec bourgeon apical (TAP) laisse d'ailleurs croire à l'existence d'une certaine dominance apicale qui réprimerait momentanément l'expression des bourgeons latéraux, occasionnant des retards non désirés. Cependant, il est à noter que l'absence de bourgeon apical retarde de

plusieurs semaines l'apparition des premières frondes sur les boutures de rhizome (qui survient alors, en moyenne, 98 jours après la plantation, comparativement à 65 jours en présence de bourgeon apical), ce qui pourrait constituer un désavantage dans le cas d'une implantation en milieu naturel.

Quarts de couronne

Alors que Jones (1987, dans Wee *et al.*, 1992) rapportait que la division en deux segments des couronnes d'*Asplenium nidus* résultait souvent en la mort d'un ou des deux

Tableau 4. Valeurs moyennes de la biomasse sèche totale de la plante, ainsi que du nombre, de la biomasse sèche et de la surface foliaire des frondes issues de quarts de couronne de matteuccie fougère-à-l'autruche exposés à différents traitements phytohormonaux

Traitement ^a	Biomasse sèche totale de la plante (g)	Nombre de frondes	Biomasse sèche des frondes (g)	Surface foliaire (cm ²)
T	8,3 ± 0,7 ^b	1,6 ± 0,4	0,42 ± 0,12	76 ± 25
A	9,4 ± 1,4	1,4 ± 0,4	0,43 ± 0,19	88 ± 30
C	7,8 ± 1,0	2,5 ± 0,7	0,28 ± 0,09	30 ± 9
A+C	9,1 ± 1,0	1,7 ± 0,4	0,51 ± 0,14	52 ± 15
Probabilité	0,113	0,699	0,602	0,854

^a T = témoin; A = auxine; C = cytokinine.

^b moyenne ± erreur type.

Tableau 5. Valeurs moyennes du nombre de nouvelles crosses, de nouveaux rhizomes, de nouveaux bourgeons et d'ébauches de frondes de quarts de couronne de matteuccie fougère-à-l'autruche exposés à différents traitements phytohormonaux

Traitement ^a	Nombre de nouvelles crosses	Nombre de nouveaux rhizomes	Nombre de nouveaux bourgeons	Nombre d'ébauches de frondes
T	2,7 ± 1,1 ^b	0,25 ± 0,16	1,3 ± 0,4 b ^c	1,2 ± 0,4 b
A	2,2 ± 0,9	0,25 ± 0,12	0,8 ± 0,2 b	0,5 ± 0,2 b
C	1,9 ± 0,9	0,15 ± 0,11	2,7 ± 0,7 a	2,7 ± 0,7 a
A+C	3,7 ± 1,0	0,25 ± 0,16	1,4 ± 0,4 ab	1,1 ± 0,3 b
Probabilité	0,341	0,884	0,028	0,001

^a T = témoin; A = auxine; C = cytokinine.

^b moyenne ± erreur type.

^c Des lettres différentes au sein d'une même colonne indiquent des différences significatives entre les traitements pour les variables mesurées ($p \leq 0,05$).

Tableau 6. Valeurs moyennes du nombre de nouvelles racines et de la biomasse sèche des nouvelles et des vieilles racines de quarts de couronne de matteuccie fougère-à-l'autruche exposés à différents traitements phytohormonaux

Traitement ^a	Nombre de nouvelles racines	Biomasse sèche des nouvelles racines (g)	Biomasse sèche des vieilles racines (g)
T	10,4 ± 2,9 ^b	0,16 ± 0,08	0,59 ± 0,08
A	9,9 ± 3,2	0,17 ± 0,06	0,70 ± 0,13
C	21,2 ± 6,0	0,07 ± 0,03	0,52 ± 0,13
A+C	7,1 ± 1,5	0,03 ± 0,01	0,59 ± 0,11
Probabilité	0,208	0,859	0,228

^a T = témoin; A = auxine; C = cytokinine.

^b moyenne ± erreur type.

segments, les taux de reprise des quarts de couronne de la présente étude ont été relativement élevés. La majorité des nouvelles structures, que ce soit les bourgeons, les ébauches de fronde, les rhizomes ou les racines, étaient initiées au site de segmentation, à la base des trophopodes ou des primordiums foliaires, suggérant qu'il s'agit de zones à fort potentiel méristématique. L'application de cytokinine a permis d'accroître significativement l'initiation de nouveaux bourgeons, dont 76 % étaient actifs et ont montré une certaine croissance alors que 24 % sont restés dormants.

La division des couronnes, malgré son intérêt, n'apparaît pas être la méthode de multiplication la plus productive ni la plus facile. Au maximum d'efficacité, la division en quatre d'un plant mère ne permet d'obtenir que trois plants supplémentaires. De plus, la récolte des couronnes, leur division et leur transplantation en sous-bois représentent des tâches ardues et délicates, qui peuvent décourager les producteurs. La coupe abîme également les primordiums foliaires de la couronne qui, en conséquence, produit moins de frondes. Par le fait même, celles-ci sont souvent difformes, rendant la plante moins attrayante pour la vente, du moins au cours de la première année (figure 5). En comparant les rendements des quarts de couronne témoins avec ceux des boutures de rhizome témoins, on constate que la biomasse sèche des nouvelles racines a été moins importante chez les quarts de couronne (0,16 g vs 0,69 g). Il en est de même pour le nombre

de la survie des plants. Les rhizomes additionnels formés sur les boutures de rhizome offrent également davantage de possibilités de multiplication que les quarts de couronne.

Conclusion

La multiplication à partir de sections de rhizomes ou de quarts de couronne de matteuccie fougère-à-l'autruche est relativement aisée. À la lumière des résultats obtenus, il semble que l'application d'auxines ou de cytokinines ne soit pas nécessaire pour permettre l'apparition de nouvelles structures. Il suffit en effet de segmenter les rhizomes ou les couronnes pour stimuler la production de nouveaux rhizomes (Wardlaw, 1946), de nouvelles racines et de nouveaux bourgeons.

Le développement d'une importante biomasse racinaire chez une plante, comme c'est le cas pour les boutures de rhizomes de la présente étude, où elle s'est avérée quatre fois plus importante que celle des quarts de couronne, favorise généralement sa survie. L'utilisation de boutures de rhizomes plutôt que de quarts de couronne devrait donc être privilégiée pour faciliter l'implantation de la matteuccie fougère-à-l'autruche. Cela est d'autant plus vrai que les rhizomes sont abondants, faciles à manipuler et qu'un grand nombre de plants peut en être issu. Si certains producteurs affirment utiliser avec succès des boutures de rhizomes d'une longueur inférieure à 5 cm, des segments d'une longueur de 5 à 10 cm, comme ceux qui ont été utilisés pour la présente étude, devraient toutefois permettre d'obtenir de meilleurs taux de survie et de croissance, en augmentant la taille des frondes ainsi que la biomasse des racines produites.

Il convient, par ailleurs, de noter que la production de plants à partir de trophopodes de matteuccie fougère-à-l'autruche n'a pas été possible (données non présentées), y compris en présence de traitements phytohormonaux. Il est possible que les trophopodes, dont les tissus sont plutôt ligneux, nécessitent des concentrations de phytohormones plus élevées que celles qui ont été utilisées pour que la dédifférenciation des cellules soit possible ou que, tout simplement, la capacité de dédifférenciation ait été perdue. L'absence d'organe photosynthétique est une autre hypothèse qui pourrait expliquer l'échec de la multiplication à partir de trophopodes.

L'implantation de la matteuccie fougère-à-l'autruche en érablière pourrait permettre de diversifier les revenus des acériculteurs et de réduire la pression de récolte exercée sur les populations naturelles. La vente de têtes-de-violon, de sections de rhizomes et de couronnes matures produites lorsque la colonie s'agrandit pourrait en effet leur apporter un revenu d'appoint appréciable. Cependant, il est à noter que la production de têtes-de-violon nécessite des conditions optimales de croissance sur de très grandes superficies, souvent en bordure de cours d'eau, afin de produire des croses suffisamment grosses et en quantité suffisante pour une cueillette commerciale durable (figure 6). La production



Figure 5. Frondes difformes résultant de la coupe de croses lors de la préparation des quarts de couronnes de matteuccie fougère-à-l'autruche

de racines (10 vs 51) et le nombre de frondes (1,6 vs 8,3). La biomasse sèche des frondes était semblable (0,42 g vs 0,47 g), mais la surface foliaire était presque deux fois moindre chez les quarts de couronne (76 cm² vs 146 cm²), parce que les frondes des boutures de rhizomes, bien que plus petites, étaient plus nombreuses. La plus forte production de racines et de frondes par les boutures de rhizome, comparativement aux quarts de couronne, pourrait avoir un impact positif sur

de plants pour le marché ornemental est moins exigeante, les plants étant récoltés beaucoup plus tôt, alors qu'ils sont encore relativement petits. Puisque le prélèvement initial des rhizomes ou des couronnes perturbe les populations de matteuccie fougère-à-l'autruche et peut affecter leur devenir (Lamoureux, 1993), il importe par ailleurs de ne l'effectuer que sur des colonies denses et de répartir les prélèvements afin de minimiser leurs impacts négatifs.



Figure 6. Population de matteuccie fougère-à-l'autruche

Des recherches sont actuellement effectuées en serre et sur le terrain pour valider les méthodes d'implantation et d'entretien de la matteuccie fougère-à-l'autruche en sous-bois. Il convient cependant d'insister sur le fait qu'une propagation aisée et une production rentable ne signifieraient pas pour autant que les prélèvements en milieu naturel diminueraient nécessairement (Lamoureux et Nantel, 1999). La réglementation de la récolte et du commerce, ainsi que la sensibilisation du public concernant la fragilité de la matteuccie fougère-à-l'autruche, demeurent donc essentielles.

Remerciements

Ces travaux ont été rendus possibles grâce à l'apui financier du Conseil de recherches en pêche et en agroalimentaire du Québec (CORPAQ). Des remerciements particuliers s'adressent à Nathalie Nivot pour l'aide apportée lors de la mise en place et du suivi de l'expérimentation. ◀

Références

BECK, M.J. and J.D. CAPONETTI, 1983. The effects of kinetin and naphthaleneacetic acid on in vitro shoot multiplication and rooting in the fishtail fern. *American Journal of Botany*, 70: 1-7.

BERGERON, M.E. and L. LAPOINTE, 1999. Impact of one year crozier removal on long-term frond production in *Matteuccia struthiopteris*. *Canadian Journal of Plant Science*, 81: 155-163.

CHATFIELD, S.P., P. STRINBERG, B.G. FORDE and O. LEYSER, 2000. The hormonal regulation of axillary bud growth in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 24: 159-169.

DYKEMAN, B.W., 1981. Effets de l'ombrage sur la croissance et le développement de la fougère-à-l'autruche (crosses de fougère). *Rapports de recherches sur l'adaptation*. Ministère de l'Agriculture et de l'Aménagement du Nouveau-Brunswick, Fredericton.

DYKEMAN, B.W., 1985. Effects of crozier removal on growth of the ostrich fern. *Canadian Journal of Plant Science*, 65: 1019-1023.

DYKEMAN, B.W. and C.G. CUMMING, 1985. *In vitro* propagation of the ostrich fern (*Matteuccia struthiopteris*). *Canadian Journal of Plant Science*, 65: 1025-1032.

GAZETTE OFFICIELLE DU QUÉBEC, 2004. Projet de règlement. Loi sur les espèces menacées ou vulnérables. Gouvernement du Québec, Québec. 11 août 2004, 136^e année, no 32. p. 3742-3750.

HARTMANN, H.T., D.E. KESTER, F.T. DAVIES and R.L. GENEVE, 1997. *Plant Propagation, Principles and Practices*. 6th Edition. Prentice Hall, New Jersey, 770 p.

KENKEL, N.C., 1996. Demography of clonal ostrich fern (*Matteuccia struthiopteris*). IV. Year four of a long-term study. UFS (Delta Report) Annual Report, 31: 72-75.

LAMOUREUX, G., 1993. *Fougères, prêles et lycopodes*. Fleurbec éditeur, Saint-Henri-de-Lévis. Québec, 511 p.

LAMOUREUX, G., 2002. *Flore printanière*. Fleurbec éditeur, Saint-Henri-de-Lévis, Québec, 573 p.

LAMOUREUX, G. et P. NANTEL, 1999. *Cultiver des plantes indigènes... sans leur nuire*. Fleurbec éditeur, Saint-Henri-de-Lévis, Québec, 80 p.

LLOYD, R.M. and E.J. KLEKOWSKI Jr., 1970. Spore germination and viability in Pteridophyta: Evolutionary significance of chlorophyllous spores. *Biotropica*, 2: 129-137.

NAULT, A. 1997. La situation du ginseng à cinq folioles (*Panax quinquefolius* L.) au Québec. Direction de la conservation et du patrimoine écologique, Ministère de l'Environnement et de la Faune, gouvernement du Québec, Québec, 43 p.

RICKARD, M., 1998. Vegetative reproduction in ferns. *Hardy Fern Foundation Newsletter*, Spring 1998: 30-33.

ROBERTS-PICHETTE, P., 1971. *Fiddleheads in New Brunswick*. New Brunswick Department of Agriculture and Rural Development, Fredericton, 33 p.

SRIVASTAVA, L.M., 2002. *Plant Growth and Development, Hormones and Environment*. Academic Press, Oxford, 772 p.

THAKUR, R.C., Y. HOSOI and K. ISHII, 1998. Rapid in vitro propagation of *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro – an edible fern. *Plant Cell Reports*, 18: 203-208.

WAGNER, W.H. Jr. and D.M. JOHNSON, 1983. Trophopod, a commonly overlooked storage structure of potential systematic value in ferns. *Taxon*, 32: 268-269.

WARDLAW, C.W., 1943. Experimental and analytical studies of Pteridophytes, I. Preliminary observations on the development of buds on the rhizome of the Ostrich fern (*Matteuccia struthiopteris* Tod.). *Annals of Botany*, N.S., XII (26): 171-184.

WARDLAW, C.W., 1946. Experimental and analytical studies of Pteridophytes, VIII. Further observations on buds development in *Matteuccia struthiopteris*, *Onoclea sensibilis*, and species of *Dryopteris*. *Annals of Botany*, N.S., IX (38): 117-132.

WEE, Y.C., R.K. SENTHILL-POONKODI and B.L. ONG, 1992. Frond-bud propagation of *Asplenium nidus* L. *Journal of Horticultural Science*, 67: 813-815.

WERNER, T., V. MOTYKA, V. LAUCOU, R. SMETS, H. VAN ONCKELEN and T. SCHMÜLLING, 2003. Cytokinin-deficient transgenic *Arabidopsis* plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity. *The Plant Cell*, 15: 2532-2550.