



## AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : [ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr](mailto:ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr)

## LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

[http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg\\_droi.php](http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php)

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

98/1439

S N 98/

B

UNIVERSITE HENRI POINCARÉ NANCY I  
FACULTE DES SCIENCES  
Ecole doctorale : Biologie et Santé  
U.F.R. Sciences et techniques biologiques

THESE

présentée pour obtenir

Le titre de Docteur de l'Université de Nancy I  
Spécialité : Biologie Forestière

par

Jean-Paul GUYON



**Environnement et croissance  
du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) et du pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* Arn.)  
Applications en sylviculture**

Thèse sur publications

Soutenance publique le 30 Juin 1998 à l'Université de Nancy I,  
devant la commission d'examen :

Membres du jury :

<i>Président :</i>	M. P. DIZENGREMEL	Professeur, Université Henri Poincaré, Nancy I
<i>Rapporteurs :</i>	M. Ph. BARADAT	Directeur de recherches, INRA Montpellier
	M. E. DREYER	Directeur de recherches, INRA Nancy
<i>Examineurs :</i>	M. G. AUSSÉNAC	Directeur de recherches, INRA Nancy
		Directeur de Thèse.
	M. A. KREMER	Directeur de recherches, INRA Bordeaux
	M. J.C. MAUGET	Professeur, INH Angers

Univer  
BP 23  
54506

**BIBLIOTHEQUE SCIENCES**



INRA Centre de Nancy  
Unité Ecophysiologie Forestière  
Equipe Bioclimatologie et Ecophysiologie  
54280 Champenoux

à Dom,

## REMERCIEMENTS

Monsieur P. Dizengrèmel, professeur à l'Université de Nancy I, a accepté de présider mon jury de thèse. Je l'en remercie vivement.

Je remercie tout particulièrement Monsieur G. Aussenac, Directeur de Recherches à l'INRA. Je lui sais gré de m'avoir encouragé à réunir l'ensemble des travaux sur l'écophysiologie de la croissance sous forme de thèse. Sans son écoute et sa compréhension, cette thèse n'aurait sans doute jamais vu le jour.

Monsieur E. Dreyer, Directeur de Recherches à l'INRA, m'a aidé dans la rédaction de la synthèse générale. Il est aujourd'hui rapporteur de cette thèse.

Monsieur Ph. Baradat, Directeur de Recherches à l'INRA, spécialiste de la génétique du pin maritime, a accepté d'être rapporteur, je l'en remercie chaleureusement.

Monsieur A. Kremer, Directeur de Recherches à l'INRA, Directeur du laboratoire de génétique et d'amélioration des arbres forestiers à Bordeaux m'a initié à la génétique quantitative appliquée aux arbres forestiers, ainsi qu'au métier de la recherche. Mes travaux lui doivent beaucoup. Je lui adresse mes très sincères remerciements.

Monsieur J.C. Mauget, Professeur à l'INH d'Angers, a accepté d'être membre du jury. Je l'en remercie sincèrement.

Les expérimentations en forêt sur lesquelles sont fondés ces travaux et qui ont été conduites pendant 15 ans dans différentes structures de recherches et de développement, sont le fait d'équipes. L'installation des dispositifs expérimentaux, la récolte de milliers de données et leurs analyses ont été réalisés avec l'aide de nombreux scientifiques, ingénieurs, techniciens et stagiaires. Ce travail est un peu le leur. Parmi eux, certains ont été plus intensément sollicités que d'autres, dans des conditions parfois très difficiles. Jacques Riom, directeur de recherches à l'INRA, a été, en toute amitié, un conseiller scientifique précieux, notamment dans le cadre du dépérissement du pin maritime en Vendée. Guy Roussel et Didier Betored, ont été, à l'INRA, d'une remarquable technicité. Hervé Magnin et Jérôme Dodier ont partagé avec enthousiasme et générosité, l'aventure de la recherche et du développement à l'ONF. Que tous trouvent ici l'expression de ma gratitude.

Je tiens à remercier tous les collègues de l'INRA du département de recherches sur les systèmes agraires et le développement qui m'ont fait part de leurs critiques lors du délicat travail de synthèse, et plus particulièrement Isabelle Duvernoy, Chargée de Recherches. J'adresse un grand merci à Alain Cabanettes, chargé de recherches à l'unité agroforesterie et forêt paysanne de l'INRA de Toulouse, pour ses critiques du manuscrit. Je remercie également Sandrine Brussaut pour son aide dans la mise en page définitive du document.

Ces recherches ont bénéficié de financements publics, de la part de l'état, des régions et des départements. Que les responsables qui ont ainsi soutenu ces travaux trouvent ici l'expression de ma reconnaissance.

SYNTHESE GENERALE

---

## SOMMAIRE DE LA SYNTHÈSE GÉNÉRALE

<b>1. INTRODUCTION GÉNÉRALE</b>	<b>Page 5</b>
1.1. <i>Enjeux et contexte forestier</i>	<i>Page 5</i>
1.2. <i>Contexte scientifique et questions de recherche</i>	<i>Page 6</i>
1.3. <i>Objets d'études et objectifs du travail</i>	<i>Page 7</i>
1.4. <i>Les stratégies d'études et hypothèses</i>	<i>Page 8</i>
1.5. <i>Présentation générale du travail</i>	<i>Page 11</i>
<b>2. CADRE CONCEPTUEL</b>	<b>Page 13</b>
2.1. <i>Environnement et croissance des arbres</i>	<i>Page 13</i>
2.2. <i>Les relations hydriques dans l'arbre</i>	<i>Page 15</i>
2.3. <i>Croissance en hauteur et en diamètre des arbres en peuplement</i>	<i>Page 16</i>
<b>3. MATÉRIELS ET MÉTHODES</b>	<b>Page 20</b>
3.1. <i>Écophysiologie et génétique du pin maritime</i>	<i>Page 20</i>
3.2. <i>Décomposition de la croissance en hauteur</i>	<i>Page 20</i>
3.3. <i>Dendrochronologie</i>	<i>Page 21</i>
<b>4. RESULTATS ET DISCUSSIONS</b>	<b>Page 22</b>
4.1. <i>Variabilité intraspécifique de la croissance en hauteur et du potentiel hydrique</i>	<i>Page 22</i>
4.2. <i>Variabilité interannuelle de la croissance</i>	<i>Page 23</i>
4.3. <i>Génétique, écophysiologie et conduite des peuplements</i>	<i>Page 25</i>
<b>5. DISCUSSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES</b>	<b>Page 30</b>
5.1. <i>Environnement et croissance des arbres</i>	<i>Page 30</i>
5.2. <i>Applications en sylviculture</i>	<i>Page 32</i>
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b>	<b>Page 36</b>
<b>LISTE DES PUBLICATIONS</b>	<b>Page 41</b>

## 1. INTRODUCTION GENERALE

### 1.1. Enjeux et contexte forestier

*Les techniques de gestion durable et multifonctionnelle de la forêt en milieu à forte contrainte environnementale, la protection des sols et la conservation des paysages.*

Au milieu du 19<sup>ème</sup> siècle, de grands travaux de premiers boisements ont été réalisés sous l'action volontariste de l'Etat. Les Landes de Gascogne (1 million d'hectares), les séries de restauration des terrains de montagne (R.T.M.) (190 000 ha), et le littoral dunaire atlantique (65 000 ha) ont ainsi été couverts de résineux (pins et cèdres principalement) avec, pour enjeu principal, la protection de ces sols souvent peu fertiles, instables, et où la contrainte hydrique est le facteur limitant la production.

Dans les Landes de Gascogne, la culture intensive des peuplements a conduit à la mise en place d'un programme de sélection génétique intense (Baradat Ph., Pastuzka P., 1990) qu'il s'agit de valoriser par une sylviculture adaptée aux nouveaux génotypes. Dans les deux autres régions d'études, la grande majorité des formations forestières n'a pas toujours fait l'objet de soins cultureux et doit être renouvelée massivement, soit parce que les premières générations de peuplements sont arrivées à maturité (alpes sèches), soit à cause des fortes mortalités consécutives à des dysfonctionnements graves (dune atlantique).

Si les gestionnaires bénéficient aujourd'hui de connaissances sur l'autoécologie des espèces, inaccessibles au moment de l'installation de la première génération, la maîtrise des réactions des arbres aux interventions sylvicoles leur échappe encore. Or, la protection des sols n'est plus l'enjeu principal (ou exclusif) de ces formations. En effet, la première génération d'arbres ayant rempli son rôle de colonisation, la dynamique de ces écosystèmes dans ces milieux permet d'envisager une gestion multifonctionnelle (écologique, de production et de protection). La qualité de tous les produits de ces écosystèmes dépend plus que dans les autres milieux, de la qualité des interventions sylvicoles.

Dans une station donnée, la croissance en hauteur et en diamètre qui caractérise la production de bois, est sous la double dépendance du climat et de la sylviculture. De l'installation d'un nouveau peuplement à la réalisation d'un peuplement constitué d'arbres de qualité, l'action du forestier influence d'autant plus fortement les réactions des arbres que le milieu est contraignant. En effet, la spécificité de ces milieux nécessite des interventions et des aménagements sylvicoles particuliers, c'est-à-dire qui répondent au comportement des arbres face à une demande non satisfaite, à l'inverse des milieux sans facteur limitant où l'action du forestier tend à favoriser le comportement d'arbres dont les besoins sont généralement satisfaits.

## 1.2. Contexte scientifique et questions de recherche

*Les facteurs de la variabilité de la croissance, la diversité génétique et écophysologique des espèces et provenances. L'amélioration des modèles de croissance par l'intégration des paramètres écophysologiques.*

Comme tout caractère phénotypique, la croissance en hauteur dépend du génotype, de l'environnement, y compris ses composantes sous l'influence des modes de gestion sylvicole, et de l'interaction entre génotype et environnement. Il en va de même pour la croissance en diamètre, pour laquelle l'outil dendrochronologique permet de répondre aux questions que l'on se pose quant à la variabilité de ce caractère dans la perspective de sa modélisation (Fritts, 1976).

La variabilité génétique de la croissance en hauteur a longtemps été utilisée pour la sélection génétique. Dans ces conditions, la connaissance des mécanismes qui conditionnent l'expression de ce caractère, permet d'affiner les schémas de sélection génétique. C'est le cas, notamment, pour la sélection précoce qui consiste à déterminer le pouvoir prédictif des composantes de la croissance au stade jeune (Kremer, 1992). L'interaction entre un génotype et son milieu est abordée ici en relation avec des paramètres physiologiques (potentiel hydrique, transpiration) déterminant la croissance. Il s'agit de répondre aux questions de recherche sur l'utilisation optimale d'un milieu par un génotype donné. Les études qui font l'objet de ce travail se situent dans ce champ de questions posées aussi bien par les généticiens que par les écophysologistes (Hsiao, 1973, Levitt, 1980).

La prédiction de la croissance en hauteur en fonction des paramètres climatiques est une question de recherche qui intéresse les modélisateurs comme les généticiens. En effet, la plupart des moteurs des modèles dendrométriques de croissance sont issus de corrélations observées entre âge, hauteur et diamètre des arbres. Ces modèles utilisent de ce fait, des ajustements moyens et ne permettent pas de prendre en compte les variables liées aux caractères des fonctions de production (disponibilité en eau, température et pluviométrie, sylviculture). L'indicateur de fertilité d'un site est la hauteur totale des arbres dominants à un âge donné (Decourt, 1972), quelle que soit l'histoire climatique de cette croissance. La connaissance des relations entre climat et unités de croissance qui composent la pousse terminale doit permettre de comprendre la variabilité de cette croissance et donc d'alimenter les modèles dits fonctionnels de prédiction de la production ligneuse, comme les plus récents mis au point par de Reffye et al., (1997). Dans ces conditions, un outil d'analyse comme le paramètre de stabilité (Eberhart et Russell, 1966) de l'interaction entre une espèce et son milieu, que nous avons utilisé, peut se révéler être efficace pour intégrer la variabilité de la croissance dans les modèles fonctionnels. Cet indice permet de comparer entre elles les performances des provenances en fonction des milieux en associant le coefficient de régression et la distribution des points autour de la droite de régression.

Dans le même ordre d'idée, les lois biologiques de croissance en diamètre des arbres peuvent être aisément modélisées en fonction de paramètres climatiques et donc en fonction de la station (Fritts, 1976). Leur intégration, à ce niveau, s'inspire soit du principe du "pipe model" (Shinozaki et al., 1964), soit de relations entre houppier et cernes (Mitchell, 1975). Ces deux exemples ne font pas état de variabilité annuelle et leurs généralisations sont limitées par la difficulté de séparer les effets de la sylviculture des effets du climat, sur la croissance radiale. Les études sur la croissance en diamètre que nous avons entreprises dans le cadre du dépérissement du pin maritime s'intègre bien dans ce champ de questions scientifiques qui tournent autour de la modélisation de la croissance par intégration de données écophysologiques et environnementales pour tenter de définir des itinéraires techniques sylvicoles adaptés.

### *1.3. Objets d'étude et objectifs du travail*

*Le fonctionnement hydrique et la croissance des arbres.*

*L'amélioration des connaissances du fonctionnement de l'arbre pour définir des règles de gestion sylvicole durable.*

Dans le contexte scientifique décrit précédemment et pour répondre aux questions de recherches, nous nous sommes intéressés aux facteurs de la variabilité du fonctionnement hydrique, via les ajustements osmotiques de l'arbre en milieu naturel et à ses conséquences sur la croissance au travers des déterminismes de la croissance annuelle.

L'objectif principal de ce travail est donc la production de connaissances pour l'optimisation de la gestion sylvicole des milieux tels que le littoral dunaire atlantique, les alpes sèches, ou encore les Landes de Gascogne. Nous nous sommes attaché tout autant à la compréhension des mécanismes d'adaptation des espèces au milieu sous condition de stress (objectif scientifique) qu'à l'intégration de ces connaissances dans les itinéraires techniques (objectif technique).

L'objectif scientifique est donc d'apporter notre contribution à l'acquisition de connaissances sur les stratégies d'adaptation des espèces ou des provenances dans ces milieux stressants. La valorisation du potentiel de production d'une espèce dans des milieux contraignants constitue l'objectif majeur de ces études. Ces connaissances doivent servir l'objectif technique dont l'axe principal est la mise au point de règles sylvicoles qui minimisent les effets des conditions environnementales défavorables sur la croissance aérienne et radiale des arbres. Le choix d'une espèce ou d'une provenance, l'intensité de la sélection sylvicole des arbres, les techniques de renouvellement sont autant d'étapes de gestion d'un peuplement dont la réalisation pratique exige, dans ces milieux où le facteur hydrique est limitant, de tenir compte de l'autécologie et de la physiologie des espèces qui sont cultivées.

C'est l'absence de connaissances sur le sujet qui a suscité, de la part des gestionnaires, des questions sur la réalisation pratique de conduite sylvicole en réaction aux comportements des espèces dans des milieux contraignants. Comment valoriser au mieux ces milieux, comment définir des itinéraires techniques qui minimisent les effets des stress, telles sont quelques unes des questions qui nous ont été posées.

*Applications en sylviculture.*

L'étude des relations entre environnement et croissance trouve des applications à tous les stades de la mise en oeuvre des itinéraires techniques. Modéliser la croissance permet bien évidemment d'affiner les modèles de prédiction de la croissance et donc les différentes interventions sylvicoles. Comprendre les relations entre facteurs du milieu et espèce ou provenances permet de mieux conseiller les reboiseurs dans leurs choix, d'interpréter les dysfonctionnements observés, et d'adapter les interventions (nature et intensité d'éclaircie) aux conditions du milieu. L'intégration des paramètres écophysologiques dans les choix décisionnels des forestiers est un objectif dans lequel s'inscrivent mes études.

Par ses interventions, le sylviculteur modifie la disponibilité en eau. Parmi les choix sylvicoles que le forestier est amené à faire, citons, par exemple, ceux qui concernent la nature et l'intensité des éclaircies, qui, en modifiant la densité et la répartition spatiale des arbres, influencent indirectement l'alimentation et la consommation en eau des peuplements et donc, la croissance aérienne et radiale des arbres.

#### 1.4. Les stratégies d'études et les hypothèses

*Etude de la plante entière. L'interaction génotype-environnement. Observations des phénomènes à différentes échelles : spatiales (rameau, arbre, peuplement, site), temporelle (jour, saison, année) et génétique (espèce, provenance). Relations statistiques entre variables du milieu et caractères observés.*

Notre stratégie d'étude privilégie l'approche plante entière par rapport à l'approche partie de plantes voire moléculaire, ceci pour des raisons tant historiques que scientifiques et techniques. Historiquement, dans les années où ces recherches ont débuté, l'approche système (plante entière ou écosystème) était celle qui était plus largement connue que l'approche par compartiment.

La nature des questions posées (performance individuelle, valeur moyenne d'une provenance...) nécessitait la collecte de l'information au niveau de la plante entière. Les techniques expérimentales utilisées font appel à des mesures de croissance entre sites, entre espèces et à l'intérieur d'une espèce, mesures qu'il est nécessaire de comparer entre elles. Ces comparaisons sont plus aisées à réaliser sur des caractères synthétiques et grossiers que sur des caractères plus fins.

L'étude globale de la plante donne des informations sur les niveaux d'organisation et de hiérarchisation quand le phénomène observé est lui-même intégrant, ce qui est le cas pour la croissance des arbres. Les relations entre les facteurs climatiques étudiés et les paramètres dendrométriques ne sont ni immédiates, ni même concentrées dans une durée suffisamment courte pour être observable sur des parties de plantes, une étude au niveau global permet une meilleure compréhension de la réaction des arbres, notamment lors de perturbations brutales.

La croissance des arbres est un des objectifs de la sylviculture, c'est aussi un indicateur fiable (et facile d'accès) de la réponse des arbres aux sollicitations du milieu. C'est un indicateur utilisé aussi bien par les généticiens que par les forestiers.

L'interaction génotype-environnement est appréciée sur la croissance aérienne par la caractérisation de son instabilité temporelle et spatiale (publication 1). Pour ce qui est de la croissance radiale, l'interaction entre génotypes et leur environnement est étudiée aussi bien en référence à leur instabilité temporelle qu'aux facteurs sylvicoles (publications 4 et 5). L'instabilité temporelle de la croissance en hauteur d'un peuplement non génétiquement identifié est étudié en références aux seules composantes climatiques (publications 2 et 3).

Deux stratégies d'étude des relations climat-croissance ont été utilisées. L'une consiste à rechercher systématiquement les corrélations entre le caractère synthétique (hauteur totale annuelle, cerne annuel) et les paramètres du milieu. Dans ce cas, on fait l'hypothèse que le caractère est l'expression de la réponse des arbres aux paramètres climatiques simples (pluviométrie, température). L'autre approche utilisée consiste à décomposer le caractère en ses éléments essentiels (nombre de sous unités et longueur de celles-ci d'autre part), l'hypothèse sous-jacente pour le caractère croissance totale est qu'il s'agit d'un caractère composite résultant du fonctionnement de différents méristèmes.

Enfin, les observations à différentes échelles permettent d'apprécier la stabilité (ou la variabilité) du caractère étudié, on fait l'hypothèse que les variations de comportements observés entre les sites indiquent le degré de plasticité d'adaptation de l'espèce ou de la provenance au milieu.

On a, par ailleurs, supposé que le sol est, soit homogène localement -quand les placettes expérimentales sont petites-, soit hétérogène mais dans ce cas, nos dispositifs expérimentaux intègrent cette hétérogénéité. En d'autres termes, excepté pour les placettes d'étude du dépérissement, aucune analyse du sol n'a été faite. Dans les sites landais, nous avons fait l'hypothèse que le potentiel hydrique en fin de nuit, en fait le potentiel de base, correspond au potentiel du sol dans les horizons les mieux alimentés en eau, hypothèse vérifiée depuis (Granier A., Badeau V., Bréda N., 1995). Cette hypothèse permet de s'affranchir des mesures hydriques dans le sol.

Nous avons fait l'hypothèse que l'observation de l'évolution de la transpiration et du potentiel hydrique aussi bien sur le court terme (la journée) que sur le plus long terme (la période de sécheresse) traduisait bien la réponse de la plante aux conditions climatiques. La transpiration sur aiguille que nous avons observée (publication 1) est bien le meilleur marqueur de la réponse des arbres au stress hydrique (Berger A, 1981), c'est un indicateur fiable de la réponse, presque instantanée, de l'arbre à la demande climatique. L'évolution du potentiel hydrique et de la différence entre potentiel hydrique en fin de nuit et potentiel minimum (quand la demande climatique est la plus forte dans la journée) traduit bien la variation de la disponibilité en eau du sol (Scholander et al, 1966).

Tableau A

Résumé des principales caractéristiques des travaux conduits dans le cadre de cette thèse.

10

SITES D'ETUDES TYPES DE PEUPELEMENTS ESPECES ETUDIEES	ECHELLES D'ETUDE	OBJECTIFS SCIENTIFIQUES	OBJECTIFS TECHNIQUES	METHODE REFERENCE DES ARTICLES
Landes de Gascogne Plantations expérimentales <i>Pin maritime</i>	Intraspécifique inter et intraannuelle -6 ans-	Relations Potentiel hydrique * Croissance	Installation et sylviculture du pin maritime	Potentiels hydriques Paramètre de stabilité <i>Guyon JP, Kremer A, 1982</i> publication 1
Mont Ventoux Régénération naturelle <i>Pin noir</i>	Individuel peuplement inter et intraannuelle -3 ans-	Relations Climat * Croissance en hauteur	Intégration de données biologiques	Modélisation statistique <i>Guyon JP, 1986</i> <i>Guyon JP, Betored D, Kremer A, 1987</i> publications 2 et 3
Vendée, Charente-Maritime Peuplements introduits <i>Pin maritime</i>	Intraspécifique Interpeuplement interannuelle rétrospectivement : 150 ans.	Relations Climat * Croissance en diamètre	Gestion sylvicole de peuplements dépérissants	Modélisation statistique <i>Guyon JP, 1991</i> <i>Guyon JP, Guyon D, Riom J, 1994</i> publications 4 et 5

### 1.5. Présentation générale du travail (tableau A, figure A)

Les facteurs de la variabilité de la croissance et les mesures de cette croissance ont été étudiés dans trois sites (Landes de Gascogne, Mont Ventoux, dunes littorales d'entre Loire et Gironde), à plusieurs échelles dans l'écosystème, sur des matériels génétiques soit bien identifiés (pin maritime), soit non connus (pin noir), pour répondre aux différentes questions posées par divers gestionnaires (état, collectivités, privés), que nous développons ci-dessous.

**Dans les Landes de Gascogne**, l'étude de la stabilité phénotypique de la croissance en hauteur et de la cinétique journalière du potentiel hydrique et de la transpiration chez le pin maritime ont permis :

- i) d'interpréter la variabilité intraspécifique de la croissance en fonction de paramètres écophysologiques (potentiel hydrique, transpiration),
- ii) de proposer des orientations pour le programme d'amélioration génétique de cette espèce,
- iii) de fournir aux reboiseurs des conseils pour mieux valoriser les différentes stations forestières du massif landais.

Ce travail fait l'objet de la première publication.

**Dans les alpes sèches**, la variabilité interannuelle de la croissance en hauteur a été étudiée chez une espèce (*Pinus nigra* Arn., subsp. *nigra*) dans une régénération naturelle âgée d'une dizaine d'années. Les résultats permettent d'envisager l'intégration des données biologiques telles l'initiation ou encore l'élongation des unités de croissance dans les modèles fonctionnels de croissance.

Les publications 2 et 3 sont consacrés à ces aspects.

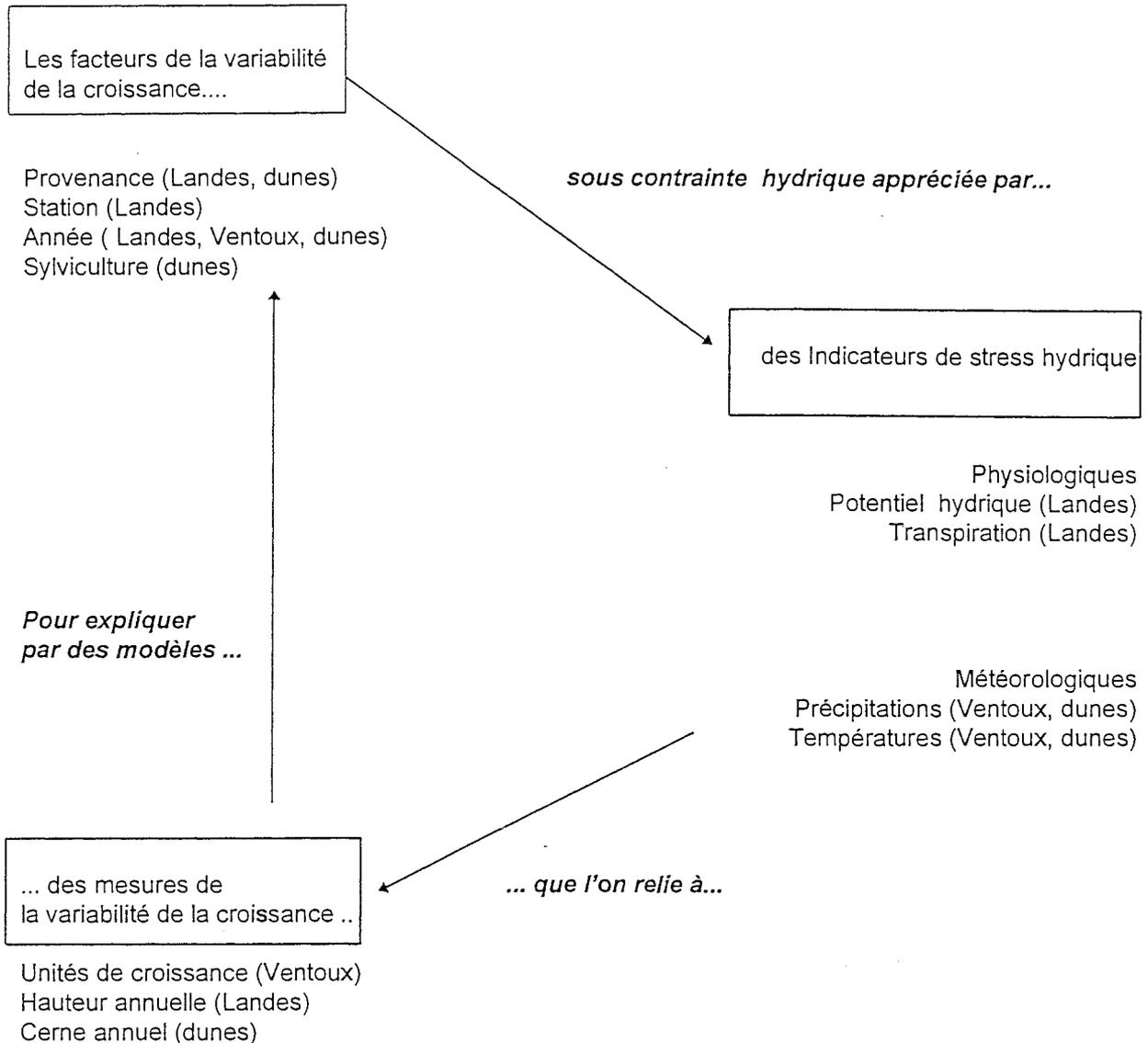
**Dans les dunes d'entre Loire et Gironde**, les relations entre croissance radiale et stress hydrique, induit par un excès de sodium dans le sol, ont été étudiées sur une espèce (*Pinus pinaster*), représentée par 2 provenances, dans des formations forestières de première génération introduites artificiellement il y a un peu plus de 100 ans. Les résultats obtenus ont permis d'expliquer la variabilité du comportement face à un dépérissement d'origine abiotique et de fournir des règles de gestion (renouvellement, éclaircies) des peuplements dépérissants, qui minimisent l'effet du phénomène.

Les publications 4 et 5 traitent de ces relations.

La caractérisation de l'interaction génotype x environnement permet d'accroître les connaissances sur l'autécologie des espèces et de proposer des solutions quant à la stratégie à adopter par le sylviculteur pour optimiser la réponse des arbres aux interventions sylvicoles dans les milieux xériques.

Le tableau A résume les principaux éléments de la réalisation de mes travaux. La figure A ci-après reconstitue les étapes la démarche scientifique.

Présentation générale du travail  
Figure A



La variabilité écophysologique et génétique de la croissance est étudiée au niveau génétique restreint aux provenances sur pin maritime. La variabilité infraspécifique de la croissance en hauteur est alors expliquée par la stratégie d'adaptation aux contraintes hydriques (publication 1).

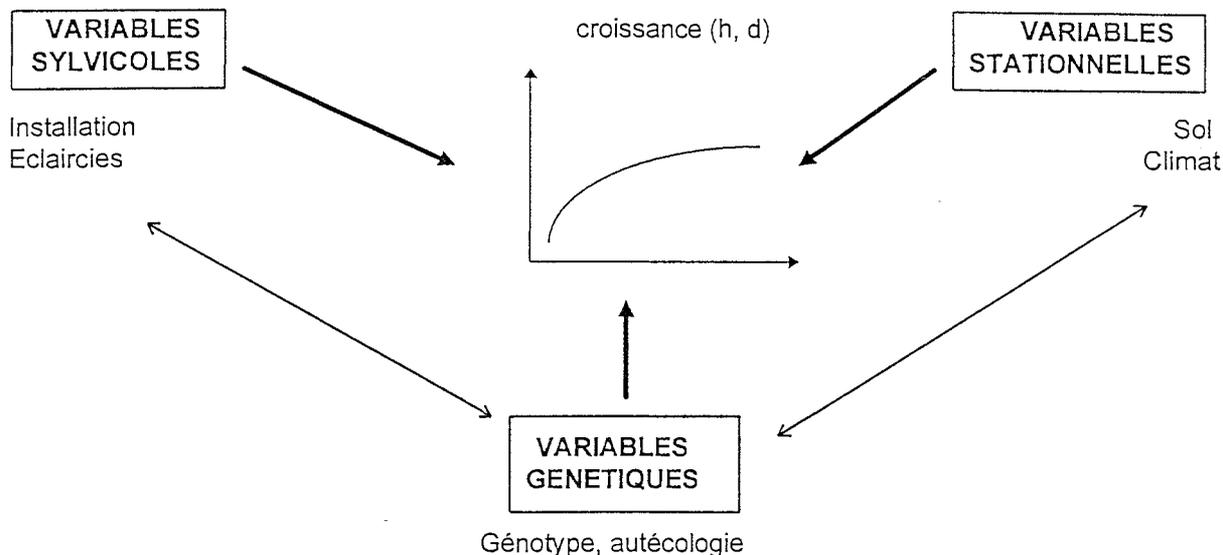
Les relations entre climat et composantes de la croissance en hauteur sont étudiées en conditions naturelles dans une régénération de pin noir, à l'échelle de l'année (publications 2 et 3).

Les relations entre paramètres climatiques et croissance en diamètre sur deux provenances de pin maritime distribuées dans des peuplements d'âge et de structures variées permettent de conclure sur le rôle de la sylviculture dans un phénomène de dépérissement. C'est par le choix d'une provenance génétique non adaptée au milieu et d'une gestion sylvicole marquée par l'absence d'éclaircie que nous expliquons le dysfonctionnement observé (publications 4 et 5).

## 2. CADRE CONCEPTUEL

### 2.1. Environnement et croissance des arbres

Les variables environnementales quantifiables qui influencent la croissance des arbres ainsi que les interactions entre ces variables sont représentées dans le schéma ci-dessous.



Chacun des trois groupes de variables intervient sur la croissance soit de façon séparée, soit par le biais de relations entre eux, au travers de processus physiologiques. L'ensemble des publications ont pour cadre la connaissance de relations simples et pertinentes qui existent entre, d'une part, les groupes de variables et les processus physiologiques et, d'autre part, les processus physiologiques et la croissance aérienne et radiale. La connaissance des relations entre les groupes de variables, notamment entre les variables sylvicoles et d'espèces, permet d'accéder à l'information sur les mécanismes par lesquels les itinéraires techniques sont susceptibles d'améliorer la disponibilité en eau, c'est à dire les conditions de croissance.

#### *Des variables environnementales synthétiques pour prévoir et décrire la croissance*

De nombreuses études ont été menées sur les relations entre les variables environnementales et la croissance aérienne ou radiale avec, pour objectif, de distinguer ce qui est intrinsèque à une espèce de ce qui est dépendant des conditions environnementales (Bouchon et Dosba, 1993). Chez les arbres forestiers, c'est la croissance totale annuelle ou interannuelle qui a toujours été prise en compte dans les recherches forestières. Dans les programmes d'amélioration génétique, cette grandeur a été et est encore l'objectif principal des recherches, tout comme dans les études des relations entre station et production (Gilbert, 1996) ou encore dans les modèles de croissance des arbres en peuplement, parce que, dans ce dernier cas, la variabilité interannuelle de la croissance en tant que telle n'intéresse pas le forestier (Duplat, 1995). C'est dans la construction de modèles architecturaux (Barthélémy et al., 1995) que l'on trouve des intérêts à la connaissance de la description biologique de la croissance aérienne, encore que dans ce cas, la finalité des recherches soit purement descriptive. On cherche en effet à ce que les modèles décrivent au mieux la croissance, sans pour autant s'intéresser aux déterminismes environnementaux ou génétiques de la croissance. C'est dans ce cadre là que se situent les publications de cette thèse.

### ***Des sylvicultures dépendantes des variables de croissance.***

La conduite des peuplements en futaie régulière monospécifique, pour un objectif de production de masse, ne nécessite pas des modèles de croissance des arbres en peuplement très précis. Les tables de production et les modèles de croissance sont construits en référence à un accroissement moyen en hauteur et en diamètre du peuplement. Cependant, une sylviculture de futaie irrégulière mélangée, cas le plus largement répandu en France, nécessite de connaître précisément les relations entre climat et croissance afin de préconiser des règles sylvicoles pour un nombre d'arbres limité et qui tiennent compte des réponses propres de chaque espèce cultivée aux conditions de milieu.

Les itinéraires techniques de ces sylvicultures qui ont pour objectif la récolte d'arbres ayant atteint un diamètre fixé nécessite le développement de modèles dendrométriques précis dont la construction passe par une meilleure connaissance des relations entre croissance en diamètre, climat et sylviculture. Ce type de relation doit permettre d'alimenter le questionnement actuel sur le rôle des éclaircies sur la croissance des arbres dominants. En effet, Doussot (1997) reprenant les données d'une expérience d'éclaircie de Hêtre au Danemark met en évidence l'absence d'effet de l'éclaircie sur la croissance en diamètre des arbres dominants, dans une gamme d'intensité de l'éclaircie proche de celle pratiquée dans la gestion courante. Si cette observation est confirmée, elle rendrait plus primordiale la connaissance des relations croissance-climat pour la construction de modèles de la population des arbres dominants.

Si les relations entre les variables sylvicoles, stationnelles et d'espèces fournissent des connaissances pour une compréhension du fonctionnement de l'arbre et des peuplements, c'est surtout par l'étude des interactions entre ces variables que l'on pourra développer des modèles sylvicoles généralisables à tous les types de situations.

### ***Des interactions fortes et peu connues entre variables environnementales et croissance***

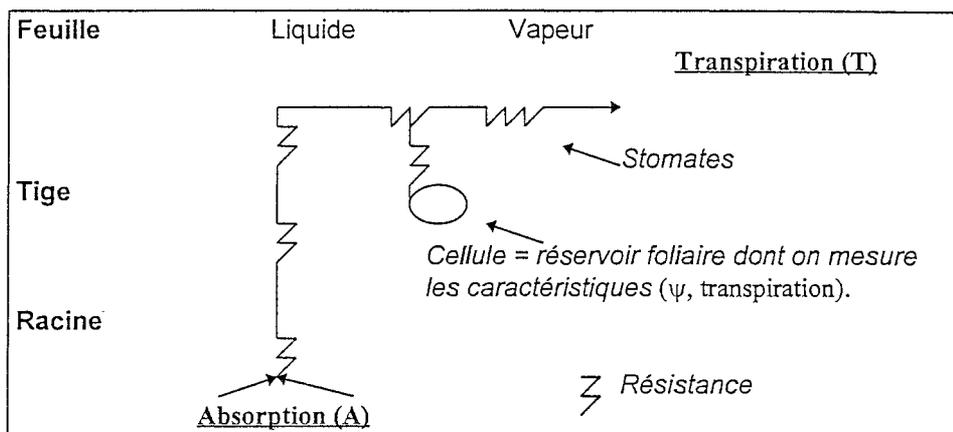
L'interaction génotype-environnement est surtout étudiée comme composante de la variabilité d'un caractère, hauteur ou diamètre, par exemple (Shelbourne, 1972). La décomposition de la variance d'un caractère (C) sous forme additive de ses composantes génétiques (G) et environnementales (E) que l'on traduit généralement par l'équation  $C = G + E + G * E$ , permet une appréciation rapide et simple de l'importance de l'interaction entre génotype et environnement dans l'expression d'un caractère. De nombreux modèles mathématiques, dont le paramètre de stabilité (Eberhart et Russel, 1966) que nous avons utilisé, ont été développés pour accéder à cette information riche pour la connaissance du degré de plasticité d'une espèce ou d'une provenance vis à vis des milieux qu'elle peut coloniser. L'introduction de telles interactions dans les modèles de fonctionnement à processus biologiques rendrait lesdits modèles plus simples donc plus utilisables par les gestionnaires qu'à l'heure actuelle. Ces modèles ayant de plus en plus souvent comme moteur, l'utilisation de l'eau, du CO<sub>2</sub> et des éléments nutritifs ainsi que les interactions entre ces trois compartiments (Landberg et Gower, 1997).

Enfin, pour Danjon (1992), l'intégration du niveau génétique dans les modèles de croissance d'arbres en peuplement doit prendre en compte l'interaction génotype x densité.

## 2.2. Les relations hydriques dans l'arbre

La croissance des arbres dépend davantage du facteur hydrique que d'autres facteurs de l'environnement (Kozlowski et Pallardy, 1997). La répartition mais aussi la productivité des espèces est sous haute dépendance de la disponibilité en eau.

La circulation de l'eau dans le système sol-pante-atmosphère peut se représenter selon un schéma comparable à celui utilisé pour la loi d'Ohm en électricité (cf. ci-dessous). De nombreuses études dont celles d'Aussenac et al. (1993) et de Bréda et al. (1995) ont confirmé la validité de cette analogie électrique pour quantifier la résistance au transfert de l'eau du sol au feuilles.



Dans un modèle très simple, la plante est considérée comme un système qui prélève l'eau dans le sol par absorption (A) et dans lequel la transpiration (T) prélève l'eau (Berger, 1981). La force motrice de cette circulation est principalement due à une tension hydrostatique générée par la transpiration. Ces flux s'établissent dans un système qui présente des conductances. Le fonctionnement global du système, résumé dans le schéma ci-dessus montre l'évolution des flux entrant (A) et sortant (T) en fonction du potentiel hydrique ( $\psi$ ). A peut-être considéré comme une fonction directe de  $\psi$  (Berger, 1978) et T comme une fonction d'abord indépendante de  $\psi$ , puis variant en fonction inverse de celui-ci lorsque le seuil de fermeture des stomates est atteint.

Selon ce schéma,  $\psi$  est donc une grandeur thermodynamique mesurant l'intensité de liaison de l'eau avec le substrat sol ou air, il traduit ainsi un état d'équilibre entre l'eau du sol et la plante quand T est nulle, c'est-à-dire en fin de nuit. Ce descripteur est, bien entendu, spécifique. Il est donc sous dépendance génétique. La valeur du potentiel hydrique observée en fin de nuit (potentiel de base ou  $\psi_b$ ) traduit, sur un même milieu, la réaction des arbres aux conditions de disponibilité en eau du milieu. Les différences de  $\psi_b$  observées entre espèces caractérisent donc une différence de comportement vis à vis du facteur hydrique (Scholander et al., 1965). Au cours de la journée, le potentiel hydrique évolue en fonction de la demande climatique pour atteindre, au plus fort de celle-ci, une valeur  $\psi_m$ , que l'on appelle potentiel minimum. La différence entre le potentiel de base et le potentiel minimum traduit la réaction de la plante à un état de stress hydrique. On considère généralement, quelle que soit l'espèce qu'une valeur de cette différence de 0.4 Mpa constitue un seuil au delà duquel il y a une réduction de la transpiration et de la photosynthèse (Aussenac et Granier, 1978).

Dans ce contexte, nous avons utilisé comme descripteur de la réponse des arbres au stress le potentiel hydrique et la transpiration. Ces deux descripteurs se sont avérés efficaces pour i) discriminer le comportement des provenances de pin maritime face à un stress et ii) expliquer la relation entre ces descripteurs et la croissance aérienne (publication 1).

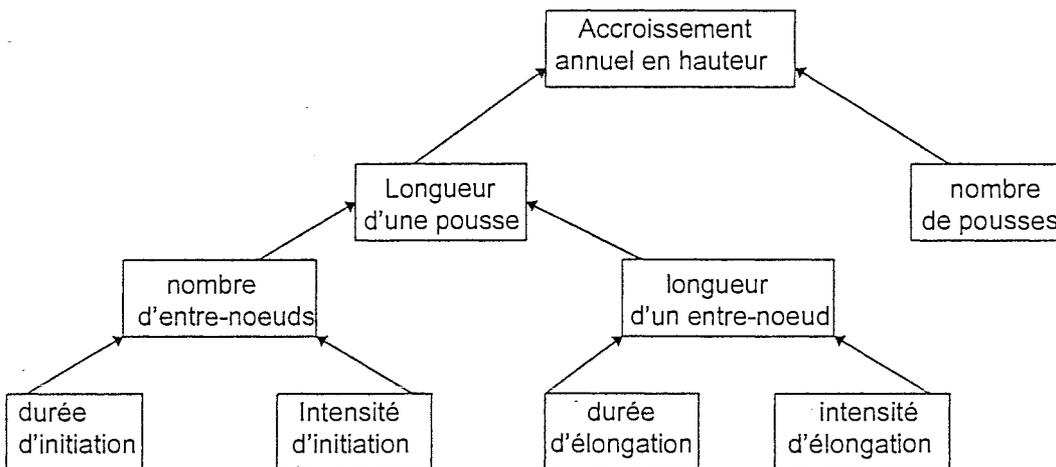
### 2.3. Croissance en hauteur et en diamètre des arbres en peuplement

#### Décomposition de la croissance en hauteur

On ne considérera que l'aspect temporel de la croissance, caractère génétique dont l'expression, chez les ligneux pérennes, est cumulative (Kremer, 1992). Cette particularité permet d'interpréter la croissance en hauteur comme le résultat d'une série chronologique d'évènements.

La croissance en hauteur chez les pins est de type monopodiale. Un seul méristème apical initie l'ensemble des entre-noeuds. La phase d'élongation des entre-noeuds est séparée dans le temps de la phase d'initiation (cf. schéma ci-après).

Les premiers travaux sur l'organogenèse et l'initiation sont le fait de Lanner (1968) et surtout de Cannell et al. (1976). A la suite de ces travaux, les composantes génétiques de ces phases ont bien été étudiées chez le pin maritime (Lascoux, 1984, Kremer, 1992) dans un objectif de compréhension du déterminisme génétique de la croissance en hauteur. Ces études ont mis en évidence l'importance de la phase d'initiation au stade adulte et de la phase d'élongation au stade jeune dans le processus d'élaboration d'une pousse, sans toutefois prendre en compte l'effet du climat (température et pluviométrie) sur l'importance de chacune des phases en milieu naturel.



Décomposition de l'accroissement annuel en hauteur (d'après Cannell, 1978)

Dans nos travaux (publications 1, 2 et 3), tous les niveaux de décomposition de la croissance ont été reliés aux paramètres climatiques simples en conditions naturelles. De nombreuses études ont été réalisées sur les relations entre allongement et conditions climatiques pendant la période de l'élongation des entre-noeuds (Larson, 1967, Pietarinen et al., 1982), cependant peu de résultats existent sur les relations entre initiation et conditions climatiques, notamment en conditions naturelles.

## *Dendrochronologie.*

L'outil dendrochronologique permet une analyse fine de la croissance en diamètre des tiges par la mesure de la largeur des cernes annuels. Il est adapté aux études retrospectives de phénomènes de dépérissements récurrents.

Les stress d'origine biotique et abiotique sont les causes principales des réductions des taux de croissance des arbres (Fritts 1976, Brubaker et Greene, 1979, Hugues et al., 1982). Les effets des phénomènes étudiés -défoliation ou stress d'origines abiotiques- peuvent être séparés des effets du climat par comparaison de populations d'arbres affectées et d'arbres sains (Blais, 1962, 1965, Morrow et Lamarche, 1978, Carlson et McCaughey 1982, Becker, 1987, Swetnam et Lynch, 1989, Bert, 1993.). En l'absence de perturbations, la dendroécologie permet de caractériser les relations climat-croissance (Lebourgeois, 1997, Picard, 1995, Messaoudène et Tessier, 1997). ou sylviculture-croissance (Le Goff et Ottorini, 1993).

De telles études permettent d'accéder a plusieurs types de connaissances.:

- i) des connaissances sur le dépérissement lui-même (conditions d'apparition, quantification de la perte de production, durée du phénomène),
- ii) des connaissances sur les relations entre facteurs de l'environnement et croissance en général, ce qui est possible grâce a la comparaison période de pleine croissance - période de croissance au moment où intervient le phénomène de dépérissement observé.

Ces études permettent, en outre, l'établissement de courbes de croissance biologique en diamètre, c'est-à-dire de définir une croissance radiale moyenne sur une station donnée, laquelle devient une référence qui permet de dater l'importance et la durée des effets perturbants la croissance. Nos études s'inscrivent dans cette démarche visant a séparer les effets climatiques des effets sylvicoles pour comprendre les mécanismes de croissance en diamètre. C'est à partir de la connaissance de ces mécanismes que nous avons pu comprendre les réactions des arbres aux contraintes environnementales (publications 4 et 5).

## *Modélisation de la croissance*

La modélisation de la croissance sur des bases écophysologiques (McMurtrie et Wolf, 1983, Oker-Blom et al., 1988) repose sur une formalisation des processus physiques et biologiques dont dépend la production. La compréhension des mécanismes qui influencent ces processus est donc un préalable à la construction de tels modèles.

Nos résultats prennent place dans le cadre de la réalisation de modèles de croissance empiriques, c'est-à-dire de modèles établis à partir d'observations d'expérimentations (J. Bouchon, 1995). Il s'agit de rendre compte de relations existantes en essayant d'incorporer des données explicatives du fonctionnement écophysologique de l'arbre (nombre d'entre-noeuds d'une unité de croissance et paramètre hydrique). Les relations empiriques peuvent être utilisées de manière heuristique pour évaluer les conséquences des changements et donc l'effet des stimuli (Landsberg J.J., Gower S.T. 1997). Ces résultats peuvent ensuite être intégrés dans des modèles plus complexes tels les modèles à processus biologiques dont le principe est une simulation de la croissance des peuplements sur la base des processus physiologiques qui déterminent la croissance et sur la façon dont les peuplements réagissent aux conditions physiques auxquelles les arbres sont soumis et avec lesquelles ils interagissent (Landsberg J.J. et Gower S.T, 1997).

Les modèles descriptifs de l'architecture des arbres forestiers ou fruitiers intègrent déjà des paramètres comme le nombre et la répartition des entre-noeuds le long de l'axe principal (D. Barthélémy et al., 1995), dans un objectif de compréhension des ramifications. Cependant, la variabilité annuelle et stationnelle du nombre d'entre-noeuds n'est pas, pour l'instant, prise en compte. Nos publications 2 et 3 traitent de cette question.

Les modèles de croissance d'arbres en peuplement sont catégorisés en deux ensembles (Dale et al. 1985) : les modèles forestiers de croissance et les modèles dynamiques de communauté. Les modèles forestiers de croissance sont plutôt dépendant de la station, quant aux modèles dynamiques de communauté, ils dépendent, eux, de l'espèce. Dans ces deux modèles la compétition est la composante majeure et peut-être décrite en terme de densité, caractéristiques dendrométriques ou relations hydriques. Les modèles de croissance de peuplement basés sur la croissance individuelle des arbres ont pour moteur des indices de compétition purement dendrométriques comme le recouvrement des couronnes (EK et Montserud, 1979) ou encore physiologiques comme le ratio photosynthétique (Mäkelä et Hari, 1986). Aucun de ces types de modèles ne tient compte de la variabilité annuelle de la croissance ou encore de l'interaction génotype x environnement. Des modèles du type de ceux décrits plus haut sont les plus aptes à s'enrichir en incorporant soit des relations croissance-climat pour les modèles dépendant de la station, soit des relations génotype-environnement pour ce qui est des modèles dépendant des espèces. Les deux types de modèles pourraient être mieux valorisés si des indices stationnelles incluant les précipitations et/ou les températures étaient mis au point. Nos observations sont une première étape vers cette mise au point.

Pour ce qui est de l'intégration du niveau génétique dans les modèles de croissance, Danjon (1992), montre que la sélection peut modifier des portions de courbes de croissance en hauteur pendant lesquelles l'interaction génotype x environnement est forte. La stabilité interannuelle de la croissance en hauteur est en partie sous contrôle génétique (Kremer, 1992) et peut donc être modifiée indirectement par la sélection sur courbe de croissance. Nos études peuvent donc servir celles sur l'interaction entre niveau d'amélioration et type de Landes, études qui permettent d'évaluer l'impact de la sélection sur la résistance à la sécheresse, ou du moins le comportement face au facteur hydrique. C'est un des cadres de recherche de la génétique quantitative.

La figure B ci-après résume le cadre conceptuel et les niveaux d'observations de nos études.

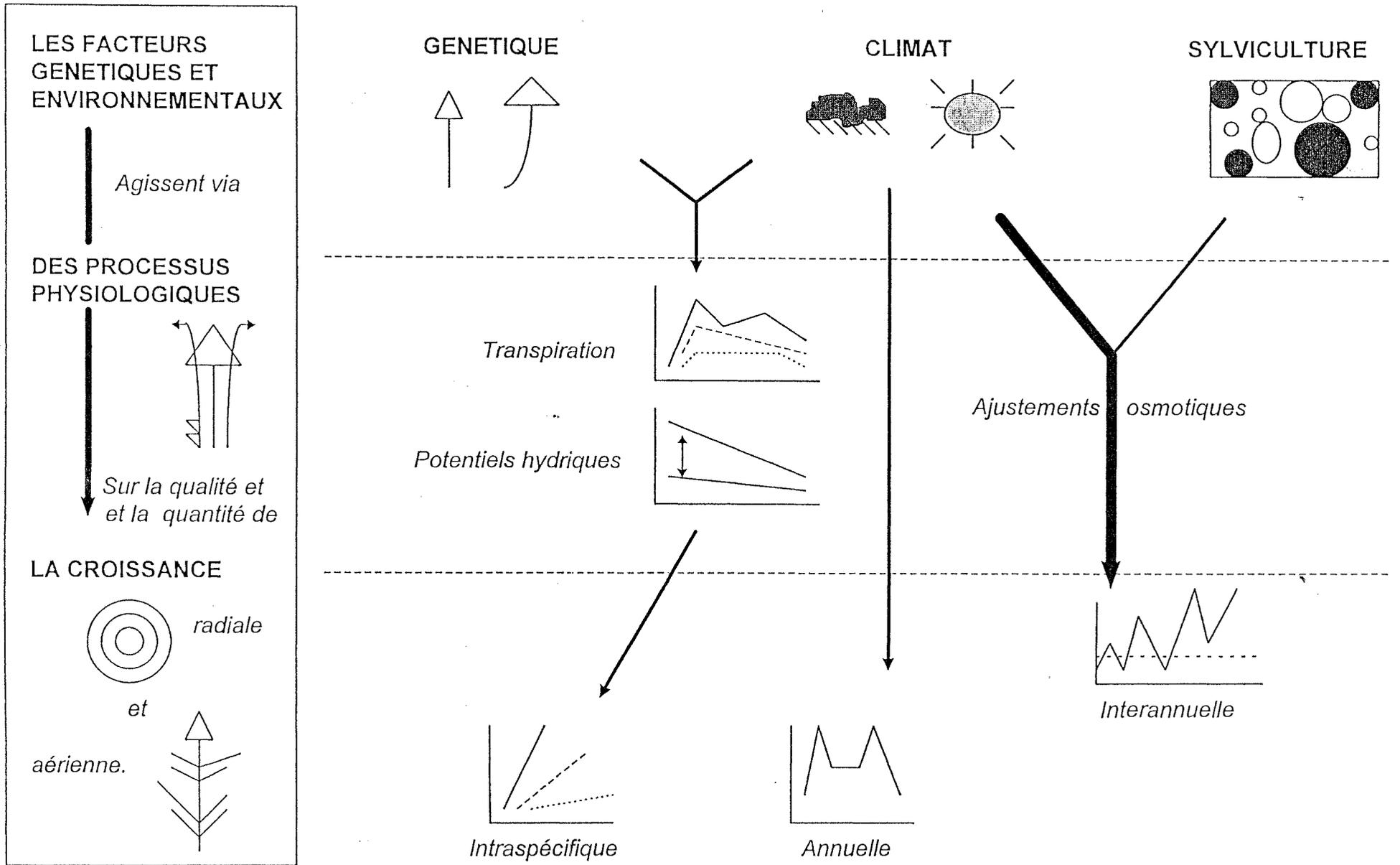


FIGURE B. CADRE CONCEPTUEL ET NIVEAUX D'OBSERVATIONS

### 3. MATERIELS ET METHODES

#### 3.1. *Ecophysiologie et génétique du pin maritime (publication 1).*

Le matériel génétique utilisé est constitué de 16 provenances de pin maritime issues de l'ensemble de son aire naturelle et installé dans deux milieux différents du Sud-Ouest de la France. Le premier se trouve en lande mésophile (Pierroton, 20 km à l'ouest de Bordeaux). Le second est installé en dune sèche (Lacanau, 40 Km au nord-ouest de Bordeaux). Ces deux dispositifs ont été analysés de façon complémentaire. On met en relation caractéristiques hydriques (potentiel hydrique et transpiration) et croissance totale en hauteur sur 7 provenances de pin maritime. On a ainsi pu accéder à la connaissance de la variabilité de la croissance en hauteur en fonction des paramètres hydriques. La hauteur totale a été reliée aux conditions climatiques de l'année par l'intermédiaire d'un paramètre de stabilité calculé sur la base de la moyenne de croissance en hauteur de toutes les provenances. Ce critère peut alors être considéré comme un indicateur de l'année climatique.

##### *Types de mesures.*

Le dispositif de Pierroton où toutes les provenances sont représentées a été utilisé pour les mesures de croissance en hauteur. Les accroissements en hauteur de la 4<sup>ème</sup> à la 9<sup>ème</sup> saison de végétation ont été mesurés. Le dispositif de Lacanau, où seules huit provenances sont représentées, a servi aux mesures écophysiologiques (transpiration et potentiel hydrique), compte-tenu d'une sécheresse estivale prononcée dans cette station. Le plan d'expérience des mesures écophysiologiques est réalisé en 7 jours consécutifs (Guyon, Kremer, 1982), afin de pouvoir comparer statistiquement le comportement écophysiologique d'arbres au cours de journée dissemblables. Entre 6 h et 16 h (temps universel), toutes les 2 h, il est effectué un prélèvement de deux fascicules d'aiguilles de deux ans sur les 9 arbres (3 par provenance) des 3 provenances suivies. Les deux fascicules sont utilisés simultanément, l'un pour mesurer la transpiration par pesées successives, l'autre pour mesurer le potentiel hydrique au moyen de la chambre à pression. Ces méthodes qui apparaissent aujourd'hui bien empiriques ont cependant fourni des résultats solides qui furent confirmés en appliquant d'autres méthodes comme celles du flux de sève et de transpiration (Granier et Loustau, 1993).

Parmi les problèmes rencontrés dans l'analyse des relations hydriques dans la plante, le plus important est sans doute celui de la représentativité de la mesure instantanée que représente le potentiel hydrique. En toute rigueur, il faudrait intégrer l'ensemble des valeurs du potentiel hydrique sur une période donnée (Myers, 1988) pour accéder à une information précise des relations entre croissance et stress hydrique, cependant notre objectif était d'appliquer une méthode nous permettant de comparer les provenances entre elles et non pas d'accéder à la connaissance exacte du potentiel hydrique et de la transpiration totale de l'arbre.

#### 3.2. *Décomposition de la croissance en hauteur (publications 2 et 3).*

La croissance aérienne du pin noir d'Autriche a été étudiée dans une régénération naturelle, alors âgée de 10 ans, sur le mont Ventoux (Vaucluse), (Guyon, 1986). Deux types d'observations ont été réalisés :

*Les composantes de la croissance en hauteur* : nombre d'entre-nœuds initié et allongement de ces entre-nœuds ont été observés sur les pousses terminales des mêmes individus (Guyon, 1986). Cette observation s'est faite trois années consécutives, sur les 30 mêmes individus.

*L'activité méristématique* (Guyon et al., 1987) permettant d'estimer les taux d'initiation des entre-nœuds a été observé sur bourgeons terminaux. Ces mesures de l'initiation et de l'élongation des entre-nœuds n'ont pas pu être réalisées sur les mêmes individus, compte tenu de la nature destructive de la méthode d'observation des taux d'initiations des entre-nœuds. Cette observation s'est déroulée

durant une année, à chacun des 30 jours d'observation, il a été estimé l'activité méristématique de 10 bourgeons terminaux de plants choisis au hasard.

Les taux d'initiation et la vitesse d'élongation des entrenœuds, ainsi que la hauteur totale annuelle ont été reliés à des paramètres climatiques simples : température et pluviométrie. L'étude, pendant 3 ans, des relations entre climat et composantes de la croissance (taux et période d'initiation, nombre d'entrenœuds, allongement des entre-nœuds) permet de relier pluviométrie et croissance en hauteur sur le dispositif du mont Ventoux, puis de tester ces relations sur deux autres sites des Alpes de Haute-Provence. Les études similaires (Lascoux, 1984, Kremer, 1992) sur les corrélations jeune-adulte des composantes de la croissance ont confirmé la fiabilité de la méthode.

### **3.3. Dendrochronologie (publication 4)**

Les mesures de la croissance en diamètre ont été effectuées dans 20 peuplements de pin maritime du littoral vendéen, âgés de 20 à 150 ans, (Guyon, 1991), dont l'origine génétique a été vérifiée par tests variétaux (Baradat P., Marpeau-Bezard, A., 1988). La méthode employée est celle largement utilisée et développée par Becker (1987) et consiste au prélèvement d'une carotte par arbre et à la mesure des accroissements successifs sur celle-ci. L'ensemble des 400 carottes, soit 20 arbres sur 10 peuplements sains et 20 arbres sur 10 peuplements dépérissants, sert à l'établissement d'une loi biologique de croissance en diamètre du pin maritime pour la région d'étude. Cette loi permet ensuite de comparer tout accroissement annuel d'un arbre à un âge donné avec l'accroissement attendu fourni par la loi biologique. La comparaison de la croissance d'arbres d'âges différents se fait alors par l'intermédiaire d'un indice de croissance calculé comme le rapport de la largeur observée d'un cerne sur la largeur estimée par la loi biologique. Cette méthode, si elle a été beaucoup critiquée, notamment pour ce qui est de possibles biais introduits par le choix des arbres échantillonnés, lesquels sont pris parmi les dominants, ne fournit pas de résultats contradictoires avec ceux obtenus par d'autres méthodes, sur d'autres espèces, dans d'autres conditions.

## 4. RESULTATS ET DISCUSSIONS

### 4.1. Variabilité intraspécifique de la croissance en hauteur et du potentiel hydrique

Telle qu'elle s'exprime dans les Landes de Gascogne, la variabilité intraspécifique de la croissance en hauteur du pin maritime est une composante de sa variabilité géographique. Les trois groupes géographiques représentés dans les essais étudiés, Atlantiques, Mésogéens et Marocains, que l'on peut différencier par des critères phénotypiques et biochimiques (Baradat et al. 1984) ont montré des caractéristiques écophysiological différentes, lesquelles permettent d'expliquer, en partie, sur un site donnée, la variabilité de la croissance de la pousse terminale (Guyon et Kremer, 1982).

Les provenances du groupe atlantique (Landes, Portugal, Nord Ouest de l'Espagne) valorisent davantage les meilleurs sites landais que les provenances mésogéennes mais sont pénalisées dans les sites pauvres (Fig. 3 in Guyon et Kremer 1982). Cette variabilité de la croissance est expliquée par une variabilité de comportement journalier vis à vis du facteur hydrique (Fig. 7 in Guyon et Kremer 1982). Les provenances atlantiques ont, à l'échelle de la journée, un fonctionnement hydrique plus long et par conséquent, une activité photosynthétique plus importante (fermeture tardive des stomates) que les provenances mésogéennes ou encore que la provenance marocaine Tamjoute adaptée à la sécheresse. Nos observations ont, par ailleurs, nettement mis en évidence le comportement particulier (faible croissance aérienne) du type évitant la sécheresse de cette provenance marocaine. Les différences de comportement vis à vis du facteur hydrique entre provenances de pin maritime ont, par la suite, été confirmées par différents auteurs avec des méthodes non similaires aux nôtres, pour d'autres objectifs que ceux de nos études. Ainsi, Sarrauste (1982), en étudiant les échanges gazeux, la respiration et les potentiels hydriques sur du matériel jeune a trouvé que Tamjoute avait un potentiel osmotique plus bas que les provenances atlantiques et mésogéennes. Les travaux de Nguyen et Lamant (1989) ont porté sur l'importance d'un osmorégulateur, le potassium, chez deux provenances de pin maritime (Landes et Tamjoute). Leurs résultats ont montré qu'en conditions de stress, la mobilisation du cation potassium dans le système racinaire, est plus importante chez la provenance marocaine que chez la provenance Landaise.

La mise en évidence du lien entre la variabilité de la croissance aérienne et une variabilité du comportement écophysiological a ouvert la voie à une sélection génétique sur ce dernier caractère, notamment pour la recherche d'hybrides associant l'aptitude à l'osmorégulation des provenances marocaines ou corses et l'aptitude à une forte croissance des provenances Landaises. Le classement des provenances pour le caractère de croissance en hauteur que nous avons obtenu (Tableau 1, Guyon et Kremer, 1982) sur des dispositifs jeunes (12 ans) a été confirmé par Danjon (1992) sur des dispositifs âgés de 45 ans, ce qui laisse supposer que les stratégies de croissance ne changent pas de façon fondamentale au cours de la vie d'un peuplement. Nos résultats permettent, en outre, de mieux conseiller le reboiseur dans ses choix lors de l'installation de peuplements. Les sites les plus secs étant conseillés pour les provenances marocaines, voire corses, les meilleurs sites landais étant réservés aux provenances landaises.

#### 4.2. Variabilité interannuelle de la croissance

La variabilité interannuelle de la croissance a été étudiée, sur le pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* Arn.) (Guyon, 1986, Guyon et al., 1987) pour ce qui est de la croissance aérienne et sur le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) pour ce qui est de la croissance radiale (Guyon, 1991).

Les températures (notamment, les températures minimales) ainsi que les précipitations durant les périodes d'activité des méristèmes apicaux sont les paramètres climatiques les plus déterminants de la variabilité de la croissance aérienne (tab. 3, Guyon, 1986, fig. 5, Guyon et al., 1987). Ce résultat est aussi avéré pour la croissance radiale ( tab. 2, Guyon, 1991).

L'expression des deux caractères de croissance une année donnée, est sous la dépendance, d'une part, des conditions climatiques de l'année où s'exprime ces caractères, et, d'autre part, des conditions climatiques des années précédentes. Cette double dépendance permet aux arbres dont la croissance aérienne est du type fixe (croissance en deux phases : initiation des entre-noeuds et allongement de ceux-ci, séparées dans le temps), de compenser une année donnée, la faible potentialité de croissance des années précédentes. Ce phénomène de compensation est, par ailleurs, évoqué pour la croissance aérienne du Cèdre (Finkelstein, 1980) et sur pin maritime par Kremer et Lascoux, (1988). Ces auteurs ont établi l'existence d'une corrélation négative entre nombre d'entre-noeuds et allongement de ces entre-noeuds, comme dans nos expérimentations.

*Croissance en hauteur du pin noir et climat (Guyon, 1986, Guyon et al., 1987).*

Les relations entre accroissement annuel en hauteur et paramètres climatiques concernent la durée et l'intensité d'expression de chacune des deux phases (initiation et élongation) de constitution de l'unité de croissance. Dans la plupart des études, le nombre d'entre-noeuds initiés est la variable qui a le plus de poids dans la constitution d'une pousse annuelle. L'allongement de ces entre-noeuds peut compenser, dans des années exceptionnellement pluvieuses, et en partie seulement, le faible nombre initié les années précédentes (fig. 8, Guyon, 1986).

Nos résultats montrent, qu'en conditions naturelles, la période pendant laquelle le taux d'initiation des entre-noeuds est maximum est de courte durée, de l'ordre de 5 à 6 semaines (fig. 5, Guyon et al., 1987). Cette phase se situe pendant la période estivale de sécheresse, c'est-à-dire de Juin à Août selon les années. Cependant, le pin noir garde une capacité d'initiation d'entre-noeuds si les conditions climatiques redeviennent favorables après la période estivale, c'est-à-dire de septembre à novembre, sans toutefois atteindre l'intensité d'initiation de l'été. Dans ces conditions, il n'est pas alors étonnant de voir que les pluies de septembre sont celles qui discriminent le mieux la variabilité interannuelle de la croissance en hauteur. Cette observation est complétée par l'observation de la croissance en hauteur du bourgeon terminal, laquelle peut être active durant l'hiver (fig. 6, Guyon, 1986).

Au début de la période d'initiation, il y a compétition entre initiation et allongement, la période de taux de croissance maximale des entre-noeuds coïncide avec une baisse significative du taux d'initiation des entre-noeuds, les paramètres climatiques qui influencent les deux composantes étant les mêmes, cet antagonisme ne peut qu'avoir une origine interne à la plante. Ces résultats sont conformes à ceux obtenus sur d'autres espèces que le pin noir d'Autriche, notamment pour le pin maritime (Kremer, 1992).

La période d'allongement des entre-noeuds est aussi très concentrée dans le temps et survient avant la période estivale de mai à début juillet. Tout se passe donc comme si la plante réalise l'essentiel de sa croissance aérienne avant la sécheresse estivale mais conserve la possibilité d'allonger les entre-noeuds si les conditions climatiques deviennent favorables.

Ce sont davantage les précipitations cumulées que la répartition des précipitations qui jouent sur le nombre total d'entre-noeuds initiés. Ce résultat tient peut-être au fait que les pluies sont différemment utilisées par le peuplement selon la disponibilité en eau du sol au moment où ces pluies arrivent. En d'autres termes, une pluie n'a pas, pour le végétal, la même fonction selon qu'elle se produit sur un milieu sec ou très hydraté. Cette remarque vaut aussi pour l'allongement des entre-noeuds. En effet, nos observations ont été faites durant trois années différentes du point de vue de la répartition des pluies, sans que l'on puisse mettre en évidence une relation entre taux d'élongation et répartition de la pluviométrie (fig. 5, Guyon, 1986). L'allongement des unités de croissance est, cependant, dépendant des températures, notamment des températures minimales. Cette corrélation permet, en revanche, d'expliquer le gradient d'allongement des entre-noeuds observé le long de l'axe principal. Ce sont les entre-noeuds qui se développent en milieu de cycle, c'est-à-dire quand les températures minimales ne sont ni trop hautes ni trop basses qui ont les plus forts allongements. Cette ontogenèse de la croissance est rapportée aussi par Barthélemy et al. (1997).

#### *Croissance en diamètre du pin maritime en Vendée et climat (Guyon, 1991).*

L'outil dendrochronologique a permis de bien cerner les relations entre climat et croissance radiale de pin maritime selon des méthodes développées par d'autres auteurs (Fritts, 1976, Becker, 1987). La variabilité de la pluviométrie explique en grande partie les variations interannuelles de la croissance radiale et c'est par ce type de relations que certains auteurs (Van Deusen, Koretz, 1988) ont essayé d'intégrer des paramètres écologiques dans les modèles dendrométriques de croissance.

Les relations entre croissance radiale et sylviculture sont plus difficiles à établir que les liaisons entre la croissance radiale et le climat. Les difficultés tiennent, d'une part, à la nature même de la variable largeur de cerne mesurée, dont la variance interannuelle est grande, et d'autre part, à la difficulté de quantifier les actions sylvicoles passées, difficulté liée en partie à l'absence d'archives. Dans le cas où les données sylvicoles sont connues, on rencontre la même difficulté de séparer les effets climatiques des effets sylvicoles (Le Goff N., Ottorini M., 1993), il en est de même dans l'étude réalisée par Badeau et al. (1995) sur le hêtre, probablement à cause d'un effet sur le microclimat des actions sylvicoles. Dans cette dernière étude, la comparaison de la croissance en diamètre du hêtre, sur le long terme, dans deux régimes sylvicoles (taillis sous futaie et futaie régulière) ne permet pas de conclure quant à l'effet de la sylviculture ou des facteurs environnementaux sur l'augmentation de la croissance observée ces dernières années. Pour Messaoudène et Teissier (1997), travaillant sur deux espèces de chênes en Algérie, la dendroécologie ne fournit des éléments que sur la compétitivité de l'essence au stade adulte. C'est peut-être là un frein à la compréhension de la relation entre sylviculture et croissance, en effet, la gestion sylvicole affecte la croissance d'un arbre, tout au long de sa vie et pas de manière constante ou même graduelle, les observations de dendroécologie sont, quant à elles, réalisées sur des arbres adultes.

La croissance en diamètre et la pluviométrie de la période supposée du fonctionnement cambial (avril à septembre), sont reliées positivement. Ce résultat est comparable à ceux trouvés en France sur d'autres espèces, résineuses (Becker M., 1987) ou feuillues (Bréda N, 1994), et à l'étranger sur des épicéas par Van der Brakel et Visser (1995) ou des pins par Larocque (1997). Pour ce dernier auteur, qui a étudié *Pinus resinosa*, la répartition des précipitations et leurs durées ont un poids plus important que le total des précipitations. Il explique cela par le fait que la disponibilité en eau, dans ses sites d'observations, n'est pas le facteur limitant. Par contre, ce sont bien les températures qui sont les variables les plus pertinentes de son analyse de corrélation.

La variabilité interannuelle de la croissance en diamètre de différentes provenances de pin maritime introduites dans les dunes d'entre Loire et Gironde, nous a permis d'expliquer le dysfonctionnement des peuplements en relation avec les épisodes climatiques (Guyon, 1991). Les épisodes climatiques pluvieux suivis de période de sécheresse sont les facteurs déclenchants d'une sécheresse physiologique que les provenances accusent différemment (fig. 2 et fig. 5, Guyon, 1991), ceci concorde avec nos observations de comportement hydrique faites sur du matériel génétique connu (Guyon et Kremer, 1982), dans les sites du massif landais. L'année qui suit une année pluvieuse, les arbres de la provenance Ibérique voient leur croissance en diamètre diminuer davantage que les arbres de la provenance Aquitaine. Les fortes pluies de printemps libèrent une grande quantité de sodium qui provoque une augmentation du potentiel hydrique de l'eau dans le sol, la plante doit alors pouvoir augmenter son potentiel osmotique, donc sa concentration en  $K^+$ . C'est dans cette phase que le comportement des landais et des ibériques est différent, comme l'ont montré NGuyen et al. (1995). Les pins landais limitent le transfert de  $K^+$ , donc de  $Na^+$ , à l'inverse des pins ibériques qui accumulent le sodium, lequel devient alors préjudiciable à la croissance de la plante (Flowers et Yeo, 1987).

### **4.3. Génétique, écophysiologie et conduite des peuplements**

#### *Génétique et sylviculture*

Les forestiers ont fait le choix d'une stratégie de sélection génétique qui s'appuie principalement sur la croissance en hauteur, autant lors de la sélection massale (arbres plus), que lors des sélections combinées et sur test de descendance réalisées dans le cadre des schémas de sélection. La sélection génétique, à tous les niveaux donc, ne se fixe pas pour objectif direct le comportement écophysiologique. Nos expérimentations ont mis en évidence que la variabilité génétique de la résistance à la sécheresse du pin maritime est grande. On trouve même, à l'intérieur de cette espèce des différences plus importantes qu'entre d'autres espèces (Guyon et Kremer, 1982). C'est probablement cette diversité au niveau de la provenance qui a permis au pin maritime de se maintenir dans le milieu très contraignant des dunes d'entre Loire et Gironde ou le sylviculteur a introduit, sans le savoir, des provenances au comportement différent vis à vis de la salinité (NGuyen et al., 1995). On sait par ailleurs que la salinité prédispose aux effets des autres stress comme la sécheresse, le vent, les embruns, le piétinement, autant de contraintes environnementales observées sur les sites vendéens boisés en pin maritime.

La sélection phénotypique pratiquée en martelage a permis l'élimination des arbres de la provenance la plus touchée par le dépérissement, la provenance ibérique. La pratique sylvicole de régénération par coupes progressives a été le moyen par lequel le forestier a sans doute permis la pérennité d'une partie de la forêt littorale, sans véritablement le savoir. En effet, la régénération naturelle a produit des hybrides probablement plus résistants à la salinité que leurs parents. La colonisation par des hybrides spécifiques de milieux xériques que leurs parents ne colonisaient pas a été mise en évidence chez des espèces de chênes nord américains (Ehleringer et Phillips, 1996). En tout état de cause, les conséquences fortuites d'une telle pratique sont telles que la forêt littorale dunaire a réussi à rétablir son état initial après plusieurs dépérissements graves. L'absence d'éclaircies comme la réalisation d'éclaircies tardives est un facteur aggravant le dépérissement mais qui ne détermine pas la disparition de tous les arbres. La diversité génétique et écophysiologique, associée à une pratique sylvicole judicieuse (la régénération naturelle), est, dans ce cas, ce qui a permis à l'écosystème d'être durable. Les analyses terpéniques effectuées sur ces peuplements ont en effet révélées la présence d'hybrides (landes x ibérique) dans les peuplements.

La croissance annuelle peut être analysée comme le résultat de l'interaction entre un génotype et son environnement. Ce résultat répétitif à l'échelle de la vie de l'arbre induit une compartimentation qui peut être une des causes de l'incapacité de la plante à faire mieux quand elle subit un stress (C. Edelin, 1997). Cette caractéristique est une constante de la physiologie de l'arbre et peut donc être un critère d'appréciation précoce des potentialités d'une espèce ou d'une provenance (Tan et al., 1995), c'est aussi probablement une des voies par laquelle une espèce maintient sa valeur adaptative. Notre analyse manque d'observations à cette échelle (la compartimentation) pour pouvoir généraliser nos résultats. La modélisation de la croissance en fonction des paramètres climatiques devrait permettre d'apporter quelques éléments de réponse.

## *Effets des stress et sylviculture*

Les effets des stress environnementaux varient avec la vigueur des arbres, ce que confirment les résultats de Kozlowski et Pallardy (1997). Les sources de variation peuvent être liées soit à l'espèce, soit au temps caractérisé soit par l'âge, ou par la durée du stress. Les espèces ou les provenances qui répondent de la façon la plus positive en terme de croissance aux améliorations du milieu sont celles qui réagissent le plus négativement, toujours en terme de croissance, dès qu'une contrainte environnementale apparaît.

Dans nos sites expérimentaux des landes, il est clairement démontré que les provenances les plus performantes (en terme de croissance) sont aussi les plus fragiles quand les conditions deviennent difficiles (Guyon et Kremer, 1982). Dans les forêts dunaires d'entre Loire et Gironde, le dysfonctionnement survient après une période de forte croissance, laquelle induit une forte absorption de sodium (Guyon, 1991).

La vulnérabilité des arbres varie aussi avec le temps, donc avec l'âge -les exigences d'un semis et d'un arbre adulte ne sont pas les mêmes-. Le choix d'une sylviculture (intensité de dépressage ou nature et types d'éclaircies) doit être dépendant de la stratégie de l'espèce cultivée face à la sécheresse.

La forte densité est un facteur aggravant (plus grande consommation d'eau) du stress. Dans nos sites, nous avons remarqué (Guyon, 1991), que l'absence de pratiques sylvicoles était un facteur aggravant le dysfonctionnement de ces peuplements installés sur des milieux prédisposant au déficit hydrique, lequel, s'il a lieu, pendant la période estivale est cependant peu préjudiciable à l'allongement de la tige.

Les techniques sylvicoles doivent prendre en compte ces facteurs de risque. Par exemple, par un choix raisonné des espèces ou provenances dans des milieux où le stress hydrique est réel, ou encore par des éclaircies dont la nature et les rotations sont décidées en référence à la contrainte hydrique. L'un de nos résultats est que seule la très courte période de la saison de végétation qui précède la sécheresse estivale est critique pour la croissance aérienne des arbres du type fixe comme le pin noir d'Autriche ou le pin maritime. La pratique sylvicole qui consiste à mettre les arbres dans des conditions optimales pendant cette période de façon à limiter la compétition inter et infra spécifique pour l'eau nous semble la mieux adaptée. Ce n'est pas celle qui est appliquée par les forestiers dans ces milieux. En effet, les normes sylvicoles prévoient des densités plus élevées dans les sites pauvres que dans les sites riches. Ce type d'itinéraire technique, généralement préconisé ou appliqué dans ces circonstances nous semble être contradictoire avec le fait que la pauvreté du milieu landais est liée à sa faible capacité à retenir l'eau. De nombreuses études dont celle de Berbigier et al. (1991), confirment en effet que, dans les landes la diminution de la compétition entre herbacés et arbres pour l'eau est favorable à la croissance du pin maritime. L'effet de la densité sur le potentiel hydrique et la croissance est rapporté par Bréda et al. (1995) dans une étude sur les conséquences pour l'alimentation en eau d'une éclaircie dans un peuplement de chêne sessile. Il y est observé que, pendant les deux années qui suivent l'éclaircie, le potentiel hydrique de base était plus élevé dans le peuplement éclairci que dans le témoin non éclairci, cependant les valeurs du potentiel minimum en milieu de journée étaient comparables d'un peuplement à l'autre. Les flux de sève dans le peuplement éclairci étaient plus élevés que dans le témoin, ce qui implique que les conductances au transfert hydrique sont plus fortes. Les valeurs de ces conductances observées la seconde année étant statistiquement plus importantes, les auteurs attribuent cela à une perte de conductance du témoin. Commentant cette publication, Landsberg et Gower (1997), attribuent la cause de la différence de conductance à l'amélioration des conditions d'alimentation en eau dans le peuplement éclairci. Pour cela ces auteurs s'appuient sur les différences de transpiration qui apparaissent la deuxième année après l'éclaircie sans que cette différence puisse être attribuée à une variation de surface foliaire. L'effet positif d'une éclaircie dans un peuplement d'Eucalyptus sur l'alimentation hydrique est, par ailleurs rapportée par Stoneman G.L. (1993).

Ces résultats montrent bien que les conditions environnementales, et notamment l'alimentation hydrique, sont meilleures quand la densité diminue. Les observations de Bréda et al. (1995) ont été réalisées dans un milieu peu contraignant -forêt domaniale de Champenoux dans l'est de la France-, on peut donc objectivement penser que dans des milieux où le facteur hydrique est limitant, l'effet de la densité sur l'alimentation en eau est encore plus perceptible.

En résumé, nous suggérons, dans les milieux contraignants, une sylviculture qui s'appuie davantage sur la réponse des arbres aux conditions de milieu que sur la productivité. La sylviculture des milieux contraignants est actuellement la même que celle des milieux sans contraintes, elle est basée sur la production maximale. On peut alors penser qu'une production moindre mais plus constante (qui permet une croissance régulière) est un gage de qualité. Une plus grande production en volume peut alors être obtenue par une révolution plus longue.

Lors de nos recherches nous avons ainsi mis en évidence un lien entre l'état de dépérissement et la provenance génétique via le degré de jaunissement des houppiers. Nous avons ainsi pu conseiller les gestionnaires dans leurs choix d'arbres à éclaircir (Grouhel, 1991). Le choix des parcelles à éclaircir et l'intensité d'éclaircie dépendant dans ce cas de la provenance étaient bien liés, dans ce cas, au fonctionnement écophysologique des arbres.

#### *Croissance, climat et modèles sylvicoles*

L'absence de précipitations de juin à août limite la croissance des entre-noeuds, mais ceux-ci interviennent peu dans la composition de la pousse terminale. La période la plus critique pour les pins à croissance fixe est celle de l'initiation des entre-noeuds qui peut avoir lieu d'avril à décembre. Autant pour la période d'élongation que pour celle d'initiation, les espèces tolérantes à la sécheresse semblent pouvoir développer une stratégie qui leur permet d'éviter ces périodes critiques : élongation avant la sécheresse estivale, capacité d'initiation avant et après la période estivale (Guyon et al., 1987).

Néanmoins, cette adaptation aux conditions du milieu est variable selon la provenance ou l'espèce, la variabilité de la croissance en hauteur est d'autant plus importante que l'espèce (ou la provenance) est adaptée à un milieu où le facteur hydrique est moins limitant.

Pour ce qui concerne la croissance radiale, les données du problème sont plus complexes, notamment à cause des effets à long terme (sur plusieurs années) des stress sur la croissance radiale ainsi que de la difficulté d'accéder à l'information sur les effets propres de chaque paramètre intervenant dans la constitution d'un cerne.

En d'autres termes, chez les résineux à croissance fixe, la croissance en hauteur est un caractère moins synthétique que la croissance en diamètre, au sens où ce caractère répond sur une durée courte (deux années) aux paramètres climatiques. Quant à la croissance en diamètre par ses réponses à des sollicitations bioclimatiques nombreuses et des interactions complexes entre ces données, particulièrement entre la sylviculture et les stress, sa modélisation reste plus difficile.

Cependant, c'est parce que la croissance radiale est dépendante de plusieurs années climatiques que nous avons pu y interpréter les causes de sa réduction et accéder à la compréhension du phénomène de dépérissement (Guyon, 1991).

L'intégration de données biologiques sur la croissance en hauteur d'espèces à croissance fixe dans les modèles de croissance pourrait être réalisée par le biais des précipitations moyennes et des températures moyennes pendant les phases d'initiation et d'élongation. Le calcul de la probabilité d'apparition, dans une région, de périodes sèches, pendant la période d'initiation d'une espèce à croissance fixe fournirait une indication précieuse aux reboiseurs. Cependant, cette recherche suppose des données climatiques récoltées en forêt, sur de très longues périodes, ce qui n'est pas actuellement le cas en France. Il reste, dans ces conditions, à expliciter la meilleure représentation possible des postes climatiques, Kuuseoks et al. (1997) ayant montré par ailleurs que le poste climatique le plus proche d'un site d'études n'est pas forcément le plus apte à représenter le site.

Pour ce qui est de la croissance en diamètre, la possibilité de modéliser la croissance en fonction de paramètres climatiques (température, précipitations) est envisageable dans des modèles comme ceux développés par Dhote (1996) ou Deleuze et al. (1996) lesquels explorent la relation linéaire entre croissance en hauteur et surface terrière.

La figure C ci après récapitule l'ensemble des résultats obtenus dans les différents sites.

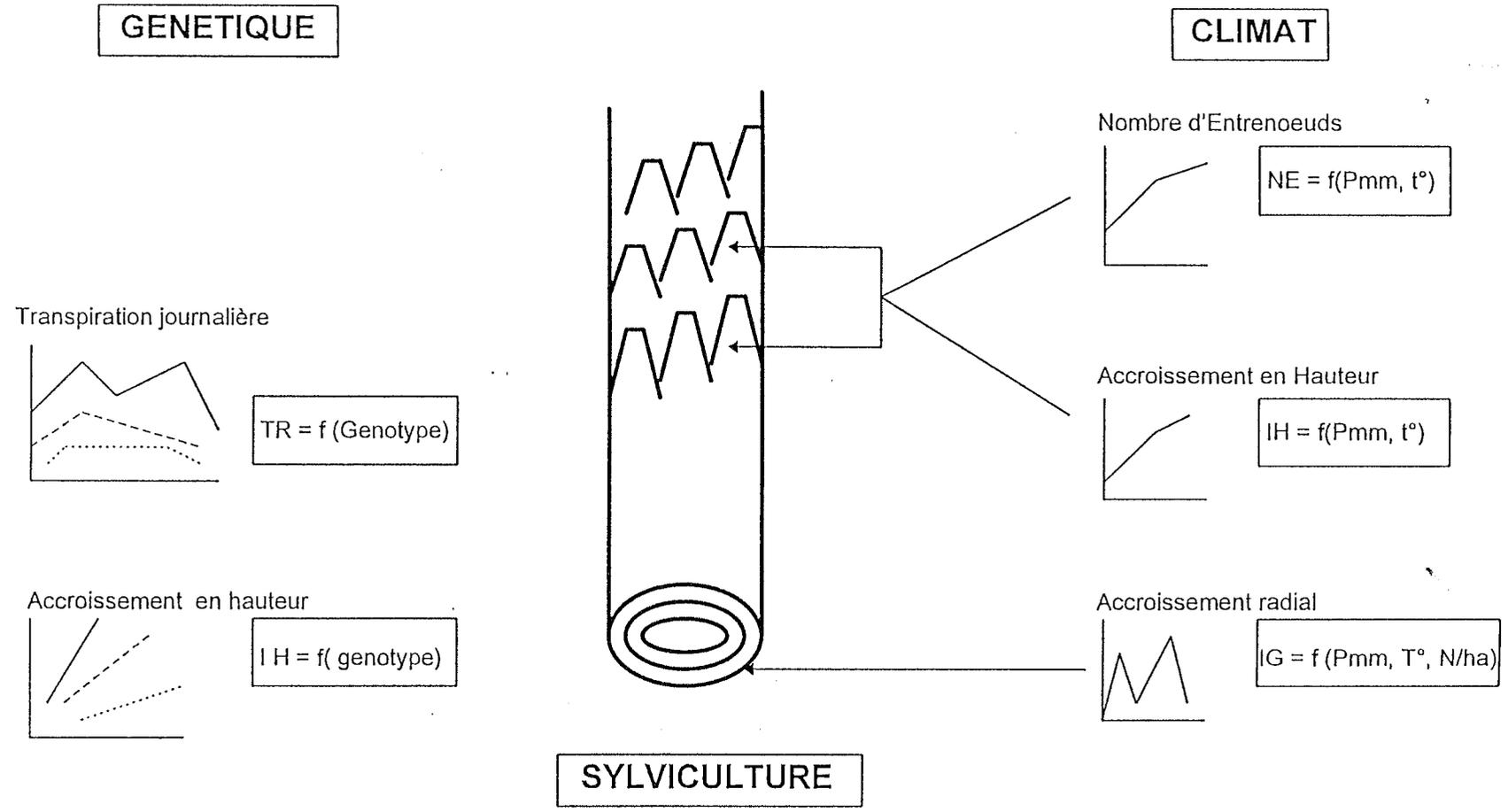


FIGURE C. RELATIONS OBSERVEES ENTRE ENVIRONNEMENT ET CROISSANCE.

## 5. DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

### 5.1. Environnement et croissance des arbres

*Les obstacles à une évaluation quantitative et qualitative des effets de l'environnement sur la croissance.*

Nos objectifs étaient de rendre compte de l'effet de l'environnement (climat et sylviculture) sur les relations plante-milieu en s'intéressant particulièrement aux deux critères dendrométriques (croissance radiale et élongation) qui fixent les objectifs de l'aménagement forestier et donc de la sylviculture.

La croissance des plantes est une réponse intégrée contrôlée par l'interaction du génotype et de l'environnement et qui résulte de processus physiologiques. L'augmentation de la productivité nécessite une action adaptée de l'homme sur ces trois composantes, pour produire des itinéraires techniques de culture des arbres qui optimisent la production.

La part de l'augmentation de la production attribuée à la sélection génétique se situe pour des céréales comme le blé à 50 %, et pour le pin maritime de 15 % à 24 % selon les variétés utilisées (Bergoin, 1993), ceci tient, en partie, au fait que l'on ait beaucoup investi dans la connaissance de la variabilité génétique. La valorisation de ces nouveaux génotypes passe par des itinéraires techniques nouveaux.

Pour ce qui est des facteurs de l'environnement, la quantification de leurs effets, et notamment des stress, est rendue difficile pour plusieurs raisons. :

- (1) le mode d'action des stress est variable, certains stress affectent de façon continue la croissance, d'autres de façon aléatoire,
- (2) l'importance du stress varie dans le temps,
- (3) les corrélations entre stress et croissance n'expriment pas forcément une causalité,
- (4) la réponse des arbres à l'effet d'un stress dépend de son "passé", lequel n'est pas toujours connu,
- (5) l'effet d'un stress varie beaucoup avec la vigueur de la plante.

Nos observations et analyses n'ont pas échappé à ces difficultés.

Un autre groupe de difficultés est lié à l'évaluation des processus physiologiques lors de stress qui nécessite l'interprétation de signaux (potentiel hydrique, transpiration, initiation et élongation des entrenœuds) dont l'expression n'est pas toujours reliée aux facteurs mesurés, à un moment donné. En d'autres termes, c'est l'aspect méthodologique qui, dans ce compartiment d'étude, est le facteur limitant la connaissance.

Néanmoins, à la suite de Landsberg et Gower (1997), on peut schématiquement dire qu'un modèle complet qui rendrait compte de l'influence de l'état hydrique sur la croissance devrait avoir au moins deux composantes : l'une qui rende compte des relations (sur le court terme) existantes entre potentiel hydrique et conductance, l'autre qui traduise les relations (sur le long terme) entre le potentiel hydrique et la croissance en terme d'élongation et de croissance radiale.

### *Variabilité de la croissance et conditions environnementales*

Sur le long terme, à l'échelle annuelle ou interannuelle, la croissance des pins est sous la dépendance de la pluviométrie et des températures. Dans les mêmes conditions climatiques, une partie de la variabilité génétique infraspécifique du pin maritime a pu être reliée, sur le court terme (la saison de végétation) à la capacité avec laquelle les différentes provenances régulent leur consommation en eau, en conditions de stress.

Toujours en condition de stress hydrique, mais induite par un excès de sodium, la croissance en diamètre est fortement reliée aux précipitations de l'année qui précèdent la croissance radiale et à celles qui tombent au début de l'année même où cette croissance radiale est réalisée.

Parmi les facteurs susceptibles de modifier cette variabilité, on note :

- (1) la densité des peuplements,
- (2) l'âge des arbres,
- (3) certains facteurs locaux comme la topographie, la profondeur d'enracinement ou encore l'architecture racinaire.

Les processus physiologiques observés à une période donnée sont, par ailleurs, dépendants de ceux survenus avant le moment d'observation. En ce sens les observations sur le préconditionnement de plants à la sécheresse (Aussenac et El Nour, 1986, Kaushal et Aussenac, 1990) confortent l'idée que les techniques d'élevage des plants en pépinière doivent tenir compte des milieux d'introduction des espèces. Cette remarque vaut aussi pour la régénération naturelle. On peut penser éduquer les jeunes semis afin qu'ils puissent bien supporter les conditions environnementales difficiles.

Enfin, nos résultats posent la question des relations entre vitalité-dominance et paramètres environnementaux. Nous obtenons, en effet, des résultats contradictoires. Pour l'élongation, les provenances les plus performantes dans les bonnes conditions environnementales sont celles dont la croissance est la plus affectée quand les conditions stationnelles sont mauvaises. Pour la croissance en diamètre, c'est l'inverse, les effets du climat sont d'autant plus perceptibles que la vitalité des arbres est faible, ce résultat va dans le sens des conclusions de l'étude de Van den Brakel et Visser (1995) sur pin sylvestre.

## 5.2. Applications en sylviculture

Au plan sylvicole, nos travaux viennent grossir nombre d'études expérimentales qui mettent en évidence les possibilités qu'ont les forestiers de contrôler et d'améliorer la disponibilité en eau, donc la croissance. Sur la figure D, sont représentés les implications et les applications sylvicoles de nos résultats.

### *Des connaissances pour comprendre le fonctionnement de l'écosystème*

*Comprendre et utiliser la variabilité génétique et écophysologique de la croissance, pour une sylviculture durable.*

Nos résultats mettent en évidence qu'à l'intérieur d'une espèce comme le pin maritime, on peut trouver trois types de comportements vis à vis de la sécheresse :

- i) les provenances dont la croissance est fortement stimulée par des conditions favorables,
- ii) des provenances qui maintiennent une croissance relativement élevée dans des environnements à forte contrainte,
- iii) des provenances qui ont un comportement intermédiaire entre ces deux premiers groupes.  
Ce résultat est similaire à celui trouvé sur différentes espèces herbacées par Reitz (1974).

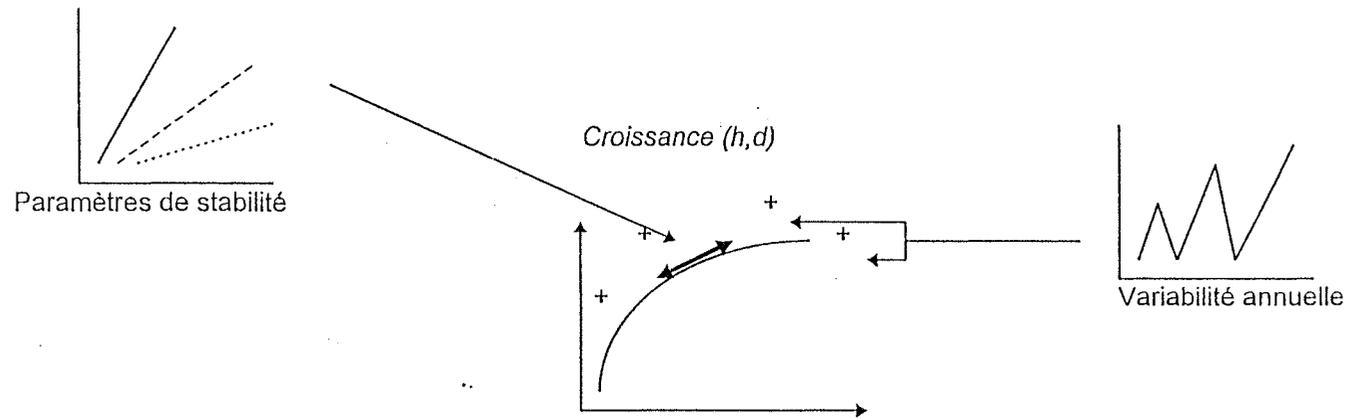
Dès lors, il devient pertinent de proposer des stratégies de reboisement qui tiennent compte de cette variabilité. Cela peut être soit l'adaptation d'une espèce ou d'une provenance à des conditions climatiques données, soit des plantations multi-provenances quand les caractéristiques du milieu à reboiser sont peu connues. Ces choix pourraient être cernés avec une objectivité plus grande qu'actuellement si la caractérisation de l'interaction génotype x environnement au moyen d'indicateurs tels que les paramètres de stabilité devenait facilement accessible au forestier gestionnaire. Par exemple, il peut être envisagé de déterminer, sur les droites de régression des paramètres de stabilité, les seuils de croissance à partir desquels il est conseillé d'installer telle provenance plutôt que telle autre.

La variabilité inter et intraspécifique de la croissance est une des composantes de la sylviculture, qui intervient par ses caractères d'adaptabilité à des conditions qui changent dans le temps. Cette capacité d'adaptation est rendue possible par l'ajustement osmotique auquel on reconnaît aujourd'hui un rôle majeur dans le mécanisme d'adaptation à la sécheresse (Monneveux et This, 1997).

La variabilité génétique de l'évitement et de la capacité de maintien du potentiel hydrique et son héritabilité sont au centre des préoccupations des généticiens et des agronomes. En effet, la capacité d'ajustement osmotique possède plusieurs atouts, c'est un caractère facilement mesurable, dont les relations avec les caractères agronomiques ont été mis en évidence et dont le déterminisme génétique est monogénique récessif (Morgan al., 1986). Dans ces conditions les programmes d'amélioration génétique pourraient s'enrichir en prenant en compte la variabilité écophysologique de l'efficacité pour l'eau, tant pour ce qui concerne ses relations avec la croissance en hauteur que pour ses paramètres génétiques propres. Ce caractère peut aussi avoir une valeur explicative pour les interactions entre génotype et milieu sur les caractères de croissance.

La faible héritabilité de l'osmorégulation, observée pour des végétaux non ligneux, obligera sans doute les sélectionneurs forestiers à imaginer des pistes de recherche autres que celles de la génétique quantitative traditionnelle, par exemple par la recherche de marqueurs tels les Quantitative Traits Locus (QTL).

LES IMPLICATIONS SYLVICOLES :  
L' INTEGRATION DE PARAMETRES BIOLOGIQUES DANS LES MODELES DE CROISSANCE



LES APPLICATIONS SYLVICOLES :  
DES ITINERAIRES TECHNIQUES ADAPTES AUX MILIEUX CONTRAIGNANTS

*Installation*

Choix d'une provenance tolérante au stress hydrique  
Plantation d'arbres conditionnés  
densité de plantation faible

*Travaux sylvicoles*

dépressages précoces

*Eclaircies*

Précoces  
Fortes  
Fréquentes  
Selon année climatique.

FIGURE D. IMPLICATIONS ET APPLICATIONS SYLVICOLES DES RESULTATS.

C'est à une utilisation plus diversifiée et judicieuse des modèles architecturaux et de croissance que nos résultats peuvent contribuer. Notre contribution est du domaine de l'explication de la variabilité de certains paramètres des modèles. Ainsi, la compréhension de la variabilité annuelle de l'expression des composantes de la croissance doit permettre de décrire plus finement le développement des végétaux sous contrainte environnementale. Les composantes (nombre d'entre-noeuds, allongement des entre-noeuds) peuvent être facilement modélisées en fonction des précipitations et des températures moyennes du site d'installation des espèces. Cette remarque vaut aussi pour la croissance en diamètre mais avec une précision moins grande que dans le cas de la hauteur. Pour ce caractère, la connaissance de sa variabilité et son expression en relation avec les paramètres climatiques, permet d'utiliser la croissance en diamètre comme indicateur de dysfonctionnement. Un de nos résultats fait apparaître que la croissance radiale maximale du pin maritime en Vendée est atteinte très tôt, avant 20 ans. Cette observation peut remettre en question la pratique des éclaircies dans les modèles de gestion actuellement utilisés qui préconisent des éclaircies après 15 ans.

Enfin, si la plasticité de la croissance en hauteur totale a été observée, la plasticité de l'initiation des entre-noeuds n'a pas été réellement démontrée. C'est une question qui reste ouverte. De même, l'interaction intensité d'éclaircie x climat n'est pas réellement avérée.

### ***Des connaissances pour agir sur les peuplements***

#### *Adapter la sylviculture aux exigences écophysiologiques des espèces*

Le choix d'une variété adaptée est la première étape de l'itinéraire technique, c'est un choix irréversible. Les milieux colonisés au siècle dernier sont des milieux pauvres sur lesquels les forestiers ont installé des espèces ou des provenances dont les caractéristiques écophysiologiques leur étaient, à l'époque, inconnues. Les études écophysiologiques entreprises depuis, ont fourni, des informations sur la valeur adaptative des espèces au milieu. Une espèce ou une provenance bien adaptée dans ces milieux c'est celle qui subit des stress hydriques tout en assurant une croissance suffisante c'est-à-dire une croissance proche de celle qu'elle réaliserait dans des milieux sans contraintes. C'est alors au sylviculteur qu'il appartient, dans les milieux difficiles, de réaliser des opérations qui minimisent l'effet des stress et donc de faire en sorte que la croissance sous contrainte hydrique se rapproche le plus de la croissance sans contrainte.

La diversité spécifique naturelle observée tant du point de vue écophysiologique que génétique est à augmenter dans le cadre de création variétale par combinaison. Les techniques de renouvellement des peuplements doivent tenir compte de la diversité écophysiologique des espèces ou provenances. La croissance en hauteur des pins est très liée à sa capacité d'initier des entre-noeuds, laquelle dépend des conditions climatiques au moment de leur formation. La période d'activité du méristème apical est très courte et se situe au début de la période de sécheresse.

Par exemple, il semble qu'il faille préconiser des techniques sylvicoles qui, dès le jeune âge préconditionnent les futurs arbres à la sécheresse puis limitent les conditions de concurrence pour l'eau au fur et à mesure que les arbres grandissent et ce, jusqu'au moment du renouvellement des peuplements. Ainsi, dans les jeunes plantations, comme dans les régénérations naturelles, la concurrence inter et intraspécifique doit être minimisée le plus tôt possible dans la saison de végétation. Plus tard, dans la vie du peuplement, les règles de culture qui procureraient aux arbres des conditions de croissance optimales seraient celles qui, pour limiter les effets des stress, limiteraient le nombre d'arbres, et ce, avant la période critique de l'initiation des entre-noeuds.

Toute construction de modèles de production s'attache aujourd'hui à intégrer des données écophysologiques ou biologiques dans les lois de croissance.

Un grand champ disciplinaire est largement ouvert. Les premiers modèles de production (Decourt, 1972), construits sur l'observation de la sylviculture existante prévoient des densités d'autant plus élevées que la station est pauvre. Cette règle est remise en cause par certains de nos résultats. C'est aussi, semble-t-il, en contradiction avec l'évolution générale de la sylviculture qui, sur une même station, a vu la densité initiale de plantation nettement diminuer, notamment sur les stations sans facteur bioclimatique limitant. Dans le cas du pin maritime, l'évolution de la sylviculture conduit, sur les stations riches, à une densité finale des peuplements moins importante qu'il y a quelques années, ce qui corrobore nos affirmations sur la trop forte densité utilisée en milieu pauvre. La question de la densité biologique maximale reste donc ouverte, notamment sur les sites les plus pauvres.

Enfin, l'étude du fonctionnement écophysologique d'écosystèmes forestiers soumis à de fortes contraintes environnementales, et des dysfonctionnements induits par un type de sylviculture inadaptée aux conditions de milieu conduit à s'interroger sur la vulnérabilité des peuplements.

En effet, Il apparaît que les arbres et les peuplements dont la production -ou la croissance- est la plus importante en l'absence de contrainte sont ceux qui dysfonctionnent le plus rapidement quand les conditions environnementales deviennent drastiques. Les résultats de nos travaux montrent que la prise en compte du fonctionnement écophysologique des arbres et des peuplements dans les pratiques sylvicoles est essentielle pour minimiser les effets des stress notamment hydriques et par là même rendre les arbres moins vulnérables, notamment dans les sites où les probabilités d'apparition de stress hydriques sont grandes. Ceci est clairement illustré par la mise en évidence de l'absence d'éclaircie comme un facteur aggravant le dysfonctionnement des peuplements de pin maritime sur la cote atlantique entre Loire et Gironde.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUSSENAC G. GRANIER A., 1978. Quelques résultats de cinétique journalière de potentiel de sève chez les arbres forestiers. Ann. Sci. for. 1978. 35, 19-52.
- AUSSENAC G. CLEMENT A. J.Ch VALETTE. 1978. Etude de quelques espèces forestières du Mont Ventoux. campagne 1977. Document interne 78-3. INRA station de sylviculture méditerranéenne.
- AUSSENAC G., EL NOUR, M., 1986. Evolution du potentiel hydrique et du système racinaire de jeunes plants de cèdre, pin laricio de Corse et pin noir plantés à l'automne et au printemps. Ann. Sc. For., 43, 1-14.
- BADEAU V., DUPOUEY J.L., BECKER M., PICARD JF, 1995. Long term growth trends of *Fagus Sylvatica* L. in northeastern France. A comparison between high and low density stands. Act. Oecol. 16, 571-583.
- BARADAT Ph., MARPEAU A., BERNARD- DAGAN C, 1984. Les terpènes du pin maritime, aspects biologiques et génétiques. Ann. Sci. For. 41, 107-134.
- BARADAT Ph., PASTUZKA P., 1990. Stratégie d'amélioration et diversification variétale du pin maritime. In " Actes du 3 ème colloque sciences et industries du bois. 375-390.
- BARTHELEMY D., BLAISE F., FOURCAUD T., NICOLINI E., 1995. Modélisation et simulation de l'architecture des arbres : bilan et perspectives . Rev. For. Fr. n° sp 1995, 71-96.
- BARTHELEMY D., CARAGLIO Y., COSTES E., 1997. Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. in Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux . J. Bouchon ed. INRA éditions, 89-136.
- BECKER M. 1987. Dendroécologie et santé du sapin. Ann. Sci. For. 44, 379-402.
- BERBIGIER P., LOUSTAU D., DIAWARA A., 1991. Etude microclimatique de l'effet de la sécheresse sur l'évaporation d'une plantation de pin maritime à sous-bois de molinie. Ann. Sci. For., 22, 157-177.
- BERGOIN A. 1993. Efficacité de la sélection réalisée en forêt et en test de descendance chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Prédiction du gain génétique sur le volume à partir des composantes de la hauteur. mémoire de D.E.A. Université de Nancy I., 36 p. + annexes.
- BERT G.D., 1993. Impact of ecological factors, climatic stresses, and pollution on growth and health of silver fir (*abies alba* mill) in the jura mountains : an ecological and dendrochronological approach. Act. Oecol. 14, 229-246.
- BERGER A. 1978. La circulation de l'eau a travers la plante. La Houille blanche, n°3/4, 227-233.
- BERGER A., 1981. Les transferts d'eau dans les tissus végétaux. Etude expérimentale, modélisation. Sem. Ec. Biol. Theor., 433-468. ENSTA ed. Paris.
- BLAIS J.R., 1962. Collection and analysis of radial growth data from trees for evidence of past spruce budworm outbreaks. For. Chron. 38, 474-484.
- BLAIS J.R., 1965. Spruce budworm outbreaks in the past three centuries in the Laurentide Park, Quebec. For. Sc. 11, 130-138.
- BOUCHON J., 1995. Concepts et caractéristiques des divers modèles de croissance. Rev. For. Fr. XLVII, 21-34.

**BOUCHON J. DOSBA. F., 1995.** Perspectives de Recherches sur l'Architecture des arbres in Architecture des arbres fruitiers et forestiers. Montpellier Fr. 23-25 Novembre 1993. Les colloques n°74. INRA Editions.

**BREDA N., 1994.** Analyse du fonctionnement hydrique des chênes sessile (*Quercus petraea*) et pédonculé (*Quercus robur*) en conditions naturelles; effet des facteurs du milieu et de l'éclaircie. Thèse. Université de Nancy I. 59p + annexes.

**BREDA N., GRANIER A., AUSSÉNAC G., 1995.** Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Lienl.) Tree Physiol. 15, 295-306.

**BRUBKER L. B., GREENE S.B., 1979.** Differential effects of Douglas-fir tussock moth and western spruce budworm defoliation on radial growth of grand fir and douglas -fir. Can. J. For. Res. 9 pp 95-105.

**CANNEL M.G.R., 1976.** Shoot apical growth and cataphyll initiation rates in provenances of *Pinus Contorta* in Scotland. Can. J. For. Res. 6, 539-556.

**CARLSON C.E., McCAUGHEY, 1982.** Indexing western spruce budworm activity through radial increment analysis, USDA For. Serv. Res. Pap. INT.-291. 10 p.

**DANJON F., 1992.** Variabilité génétique des courbes de croissance en hauteur du pin maritime (*pinus pinaster* Ait.) Thèse présentée à l'Université C. Bernard LYON I. 184 p + annexes.

**DECOURT N., 1972.** Méthode utilisée pour la construction rapide de tables de production provisoires en France. Ann. Sci. For., 29, 35-48.

**DELEUZE C. BLAUDEZ D. HERVE J.C. 1996.** Ajustement d'un modèle hauteur-circonférence pour l'épicéa commun. effet de la densité. Ann. Sci. For. 53, 93-111.

**DHOTE J.F. 1996.** A model of even-aged beech stands productivity with process-based interpretations. Ann. Sci. For. 53, 1-20.

**DOUSSOT R. 1997.** Les éclaircies font-elles grossir les arbres plus vite?. Le cas du hêtre. Rev. For. Fr. XLIX 4, 389-393.

**DUPLAT P., 1995.** Utilisation des modèles de croissance et de qualité du bois : les attentes des forestiers. Rev. For. Fr. XLVII n° sp., 13-20.

**EBERHART. S.A., RUSSEL W.A., 1966.** Stability parameters for comparing varieties. Crop. Sc. 6, 36-40.

**EDELIN C. 1997.** Réflexions sur la compartimentation et l'intégration de l'architecture des arbres. Séminaire groupe d'étude de l'arbre Montpellier. 15-16 Avril 1997.

**EK A.R., MONTSERUD R. A., 1979.** Performance and comparison of stand growth models based on individual tree and diameter - class growth. Can. J. For. Res., 9, 231-244.

**EHLERINGER JR, PHILLIPS SL, 1996.** Ecophysiological factors contributing to the distributions of several *Quercus* species in the intermountain west. Ann. Sci. For., 53, 291-302.

**FINKELSTEIN. 1980.** Contribution à la caractérisation écophysologique du cèdre. Etude de la croissance et des échanges gazeux. Thèse de biologie végétale. Université de Nancy I. Nancy.

**FLOWERS T.J. YEO A.R., 1987.** Effects of salinity on plant growth and crop yields. Proceedings of the NATO advanced research workshop on biochemical and physiological mechanisms associated with environmental stress tolerance in plants held at Norwich UK. August 2-7, 101-119.

- FRITTS H.C.** 1976. Tree ring and climate. Academic Press, 567 p.
- GILBERT J.M.**, 1996. Relier milieu et production des essences forestières : comparaison de deux approches. Ingénieries E.A.T. n° 8. pp 31-39.
- GRANIER A., BADEAU V., BREDA N.**, 1995. Modélisation du bilan hydrique des peuplements forestiers. Rev. For. Fr. XLVII n° sp., 59-68.
- GROUHEL A.**, 1991. Dépérissement du pin maritime sur le littoral atlantique (Vendée et charente-maritime) Aspects méthodologiques, géomorphologie et symptomatologie. Mémoire de fin d'études à L'ENSA de Rennes. 104 p.
- HOULLIER F, BOUCHON J, BIROT Y**, 1991. Modélisation de la dynamique des peuplements forestiers : état et perspectives. Rev. For. Fr. XLIII, 87-108.
- HSIAO C.**, 1973. Plant responses to water stress. Annu. Rev. Plant. Physiol. 27, 485-505.
- HUGUES et al.**, 1982. Climate from tree rings. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 223 p.
- JONES J.W., DAYAN E., VAN KEULEN H., CHALLA H.**, 1991., A dynamic tomato growth and yield model (TOMGRO). Transactions of the ASAE 34, pp 663-672.
- KAUSHAL, P., AUSSENAC G.**, 1990. Drought preconditioning of Corsican Pine and Cedar of Atlas seedlings: Photosynthesis, transpiration and root regeneration after transplanting. Acta Oecol. 11, 61-78.
- KOZLOWSKI T.T. PALLARDY S.G.**, 1997. Growth control in woody plants. Academic Press. 642 p.
- KREMER A., LASCOUX D.M.**, 1988. Genetic architecture of height growth in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). Sylvae genetica 1988, 37, 1-8.
- KREMER A.**, 1992. décomposition de la croissance en hauteur du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) : architecture génétique et application à la sélection précoce. Thèse à l'université de Paris XI. 125 p.
- KUUSEOKS E., LIECHTY H.o., REED D.D., DONG J.**, 1997. Relating Site-specific Weather data to regional monitoring networks in the Lake States., For. Sc., 43, 447-452.
- LANDSBERG. J. J. GOWER S.T.**, 1997. Forest Hydrology and Tree-Water Relations in Applications of physiological ecology to forest management. Academic Press. 354 p.
- LANNER R.M.** 1968. The pine shoot primary growth system. Ph. D. thesis, University of Minnesota, St Paul, 136 p.
- LAROCQUE GR.**, 1997. Importance de différents paramètres climatiques sur la croissance et la formation du bois de pin rouge (*Pinus Resinosa* Ait.) en Ontario (Canada). Ann. Sci. for. 54, 51-63.
- LARSON P.R.**, 1967. Effects of temperature on the growth and wood formation of two *Pinus Resinosa* sources. Silvae Genet. 16, 58-65.
- LASCOUX D.M.**, 1984. Décomposition de la croissance en hauteur du pin maritime (*Pinus Pinaster* Ait.) Aspects morphogénétiques et génétiques. mémoire de fin d'études à l'ENITEF. 80 p.
- LEBLANC D.C, FOSTER J.R.**, 1992. Predicting effects of global warming on growth and mortality of upland oak species in the midwestern United states : a physiological approach. Can. J. For. Res., 22 1739-1752.

- LEBOURGEOIS F., LEVY G., BECKER M., LEFEVRE Y., 1997.** rôle de la nutrition minérale et de l'approvisionnement en eau sur la croissance du pin laricio de Corse dans l'ouest de la France. Ann. Sci. For. 54, 279-300.
- LE GOFF N., OTTORINI J.M., 1993.** Thinning and climate effects on growth of beech in experimental stands. For. Ecol. Manage. 62, 1-14.
- LEVITT, 1980.** Stress and strain terminology. In : Levitt J. (ed) Responses of plants to environmental stresses. Vol. I 2nd ed. Academic press. London, New-york. 3-19.
- LOUSTAU D. GRANIER A., 1993.** Environmental control of water flux through maritime pine (*Pinus pinaster* Ait). in Water transport in plants under climatic stress. Borgheti ed., Cambridge University Press., 205-218.
- MAKELA A., HARI P., 1986.** Stand growth model based on carbon uptake and allocation in individual trees. Ecol. Model. 33, 205-229.
- MCMURTRIE R., WOLF L. 1983.** Above and below ground growth of forest stands : a carbon budget model. Ann. Bot. 52, 437-448.
- MESSAOUDENE M. et TESSIER L., 1997.** relations cerne-climat dans des peuplements de Quercus afares Willd et Quercus canariensis. Pomel en Algérie. Ann. Sci. For. 54, 347-358.
- MITCHELL K.J., 1975.** Dynamics and simulated yield of Douglas-fir. For. Sc., Vol.21, monography 17, 39p.
- MONNEVEUX P., THIS D., 1997.** La génétique face au problème de la tolérance des plantes cultivées à la sécheresse : espoirs et difficultés. Sécheresse 1997, 8, 29-37.
- MORGAN JM, HARE RA, FLETCHER RJ, 1986.** Genetic variation in osmoregulation in bread and durum wheats and its relationship to grain yields in a range of field environments. Aust. J. Agric. Res. 37, 449-457.
- MORROW P. A., LAMARCHE V.C., 1978,** Tree-ring evidence for chronic insect suppression of productivity in subalpine eucalyptus. Science 20, 1244-1245.
- MYERS, 1988.** Water stress integral. A link between short term stress and long-term growth. Tree Physiol. 4, 315-323.
- N'GUYEN A., LAMANT A, 1989.** Effect of water stress on potassium distribution in young seedlings of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). Ann. Sci. For. 46 suppl., 379s-383s
- N'GUYEN-QUEYRENS. A., DERRE N., LAMANT A., SEILLAC P. 1995.** Tolérance au chlorure de sodium et sélectivité Na/K chez trois races géographiques de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait). Ann. Sci. For. 52, 465-475.
- OKER-BLOM P. KELLOMAKI S., VALTONEN E., VAISANEN H., 1988.** Structural development of pinus sylvestris stands with varying initial density. Scand. J. For. Res. 3, 185-200.
- PATERSON AH, LANDER ES, HEWITT JD, PETERSON S, LINCOLN SE, TANKSLEY SD, 1988.** Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. Nature 335, 721-726.
- PICARD J.F., 1995.** Evolution de la croissance radiale du hêtre (*fagus sylvatica*) dans les vosges. Premiers résultats sur le versant lorrain. Ann. Sci. For. 52, 11-21.
- PIETARINEN I., KANNINEN M., HARI P. KELLOMAKI S., 1982.** A simulation model for daily growth of shoots, needles, and stem diameter in Scots Pine trees. For. Sci. 28, 573-581.

**RAPER S.M., STEINBECK K., MOSS I.S., WHITEHEAD D., (1992).** Water use efficiency and transpiration of *Robinia*, *Liquidambar*, and *Platanus* sprouts in the southeastern USA. *For. Ecol. Manage.*, 51, 259-268.

**REFFYE de Ph et al. 1997.** Essai sur les relations entre l'architecture d'un arbre et la grosseur de ses axes végétatifs. In "modélisation et simulation de l'architecture des végétaux". Inra Ed., 255-423.

**REITZ L.P., 1974.** Breeding for more efficient water-use. Is it real or mirage? *Agric. Meteorol*, 14, 3-7.

**SARRAUSTE N. 1982.** Photosynthèse, respiration et répartition de matière sèche de jeunes plants de pin maritime appartenant à sept provenances et conduits selon deux traitements hydriques. DEA. Université de Paris VII., France. 30 p.

**SCHOLANDER P.F., HAMMEL H.T., BRADSTREET E.D., HEMMINGSEN, E.A. , 1965.** Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148, 339-346.

**SHELBOURNE C.J.A., 1972.** Genotype-environnement interaction : its study and its implication in forest tree improvement. International union of forestry research organizations GENETICS-SABRAO Joint symposia. Government Forest Experiment Station. Tokyo, 1972.

**SHINOZAKI K., YODA K., HOZUMI K., KIRA T. 1964.** A Quantitative analysis of plant form. The Pipe Model theory. 1. Basic analyses. *Japon. J. Ecol.* 14, 97-105.

**STONEMAN G.L. 1993.** Hydrological response to thinning a small jarrah (*Eucalyptus marginata*) forest catchment *J. Hydrol.* 150, 393-407.

**SWETNAM T.W., LYNCH A.M., 1989.** A tree-ring reconstruction of western spruce budworm history in the southern rocky mountains. *For. Sci.* 4, 962-986.

**TAN W., BLAKE T.J., BOYLE, T., 1995.** early selection for drought tolerance and relationship to dry weight partitionning in black spruce families., *For. Sci.*, 41, 168-180.

**TESKEY, R.O., BONGARTEN B.B., CREGG B.M., DOUGHERTY P.M., HENNESSY T.C., 1987.** Physiology and genetics of tree growth response to moisture and temperature stress: an examination of the characteristics of loblolly pine (*Pinus Taeda L.*) *Tree Physiol.* 3, 41-61.

**VAN DEN BRAKEL J.A., VISSER H., 1995.** The influence of environmental conditions on tree-ring series of Norway Spruce for different Canopy and Vitality Classes. *For. Sci.* 42, 206-219.

**VAN DEUSEN P., KORETZ .J, 1988.** Theory and programmes for dynamic modeling of tree rings from climate. Institute for quantitative studies. Southern forest experiment station, New Orleans, General Technical report, 19 p.

## LISTE DES PUBLICATIONS

- 1) Stabilité phénotypique de la croissance en hauteur et cinétique journalière de la pression de sève et de la transpiration chez le pin maritime . JP Guyon et A. Kremer. Can. Jo. For. Res., vol 12, 1982. pp 1254-1261.
  
- 2) Influence de la température et des précipitations sur l'activité du méristème apical dans une régénération naturelle de pin noir d'Autriche. JP Guyon, D. Betored. A. Kremer. Oecol. plant., 1987, Vol. 8(22). 4 pp 309-320.
  
- 3) Influence du climat sur l'expression des composantes de la croissance en hauteur chez le pin noir d'Autriche. JP Guyon. Ann. Sc. For. 1986, 43 (2). pp 207-226.
  
- 4) Dépérissement du pin maritime en Vendée. Les causes écologiques. JP Guyon. Ann. Sc. For. 1991 48. pp 333-346.
  
- 5) Causes et gestion du dépérissement des peuplements de pin maritime sur le littoral Nord-Atlantique. JP Guyon. Dominique Guyon. J. Riom. Rev. For. Fr. 46 (5), 1994. pp 485-494.

PUBLICATIONS

---

PUBLICATION 1

*Stabilité phénotypique de la croissance en hauteur  
et cinétique journalière de la pression de sève et de la transpiration  
chez le pin maritime (Pinus pinaster Ait.)*

J.P. Guyon et A. Kremer (1982)

*Can. J. For. Res.*, 12 : 936-946.

# Stabilité phénotypique de la croissance en hauteur et cinétique journalière de la pression de sève et de la transpiration chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.)

J. P. GUYON ET A. KREMER

Institut National de la Recherche Agronomique, Laboratoire d'Amélioration des Arbres Forestiers,  
Pierroton, 33610-Cestas, France

Reçu le 6 octobre 1981<sup>1</sup>

Approuvé le 12 juillet 1982

GUYON, J. P., et A. KREMER. 1982. Stabilité phénotypique de la croissance en hauteur et cinétique journalière de la pression de sève et de la transpiration chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Can. J. For. Res. 12: 936-946.

L'étude de la variabilité des caractères de croissance en hauteur, de transpiration et de pression de sève a été entreprise sur deux plantations comparatives de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) âgées de 9 ans et installées en dune et en lande mésophile. On a mesuré les accroissements successifs de la 4<sup>e</sup> à la 9<sup>e</sup> année de végétation et on a réalisé une étude de l'interaction année  $\times$  provenance. La transpiration et le potentiel de sève ont été mesurés sur des fascicules d'aiguilles de 2 ans. Les résultats permettent de discriminer les provenances et montrent l'importance des effets attribuables à la pression de sélection naturelle pour la résistance à la sécheresse. Les provenances les plus vigoureuses (Landes Nord (France) et Leiria (Portugal)) qui sont aussi les plus instables (pente de la droite de régression des moyennes annuelles des accroissements de hauteur sur un indice biologique moyen de la fertilité climatique de l'année  $> 1.5$ ) sont celles dont l'activité physiologique est la plus intense (transpiration par aiguille pouvant aller jusqu'à 2% en 3 min du poids sec et potentiel atteignant -10 bars (1 bar = 100 kPa)). À l'inverse, la provenance marocaine Tamjoute reste indifférente à une amélioration des conditions climatiques (pente de la droite de régression: 0.22) en liaison avec un blocage très précoce des fonctions physiologiques dans la journée (courbe de transpiration de la pression de sève en plateau). Entre ces deux groupes, les provenances Cazorla (Espagne méridionale) et Porto-Vecchio (Corse) ont une transpiration et une pression de sève moyennes et sont relativement stables (pente de la droite de régression respectivement de 1 et de 1.15).

GUYON, J. P., and A. KREMER. 1982. Stabilité phénotypique de la croissance en hauteur et cinétique journalière de la pression de sève et de la transpiration chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Can. J. For. Res. 12: 936-946.

A study of geographic variation of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) 9 years old, regarding height growth, transpiration and sap pressure daily kinetics has been performed in two sites, one in coastal sand dune and the other one in a more interior well-drained sandy moor. Successive height increments were measured from the 4th to the 9th year of growth and the year  $\times$  provenance interaction was investigated. Transpiration and sap pressure were measured on 2-year-old needle fascicles. Results show discriminant variations between provenances and suggest some hypotheses about the possible ways of natural selection concerning drought resistance. The provenances North Landes (France) and Leiria (Portugal) grow best and strongly react to any variation of environmental factors as reflected by the high value of the slope of their regression lines (regression of their annual mean on the overall annual mean). Such a genotypic instability coincides with an intense physiologic activity (large flux of water correlated with a strong loss of weight by transpiration, reaching after 3 min 2% of the total dry weight of the separated needles and associated with the lowest sap pressure when the sun is around zenith). On the contrary, the Moroccan provenance Tamjoute shows a large stability; its daily curves of transpiration and sap pressure reach early their maximum and minimum and therefore express a stress avoidance. Between these two extreme behaviours, the provenances Cazorla (south Spain) and Porto-Vecchio (Corsica) have intermediate values of transpiration and sap pressure, and their height growth shows a relative stability of response to environmental change.

## Introduction

L'instabilité de la croissance dans le temps et dans l'espace limite les progrès génétiques dans les schémas de sélection pour la vigueur. Dans la plupart des cas étudiés chez les arbres forestiers, ce problème a été appréhendé au plan biométrique en développant des modèles d'étude de l'interaction génotype  $\times$  milieu. Shelbourne (1972) présente une revue générale de ces études. L'approche développée ici se propose de mettre en relation, chez différentes provenances de pin maritime la croissance en hauteur et sa stabilité inter-

annuelle, avec le comportement écophysiologique. L'aspect stabilité est abordé par un modèle d'étude de l'interaction génotype  $\times$  année qui s'est avéré efficace sur du matériel de base génétique plus étroite (Kremer 1981). L'aspect écophysiologique est consacré à la cinétique journalière du potentiel de sève et de la transpiration. Le facteur hydrique est la variable physique déterminante du comportement du pin dans les Landes de Gascogne, cadre de cette étude (Bonneau *et al.* 1968) autant par l'hydromorphie permanente qu'il entretient en hiver que par la sécheresse estivale dont il est responsable.

La description de la variabilité géographique du pin maritime pour la croissance en hauteur est déjà basée

<sup>1</sup>Révision reçue le 9 juillet 1982.

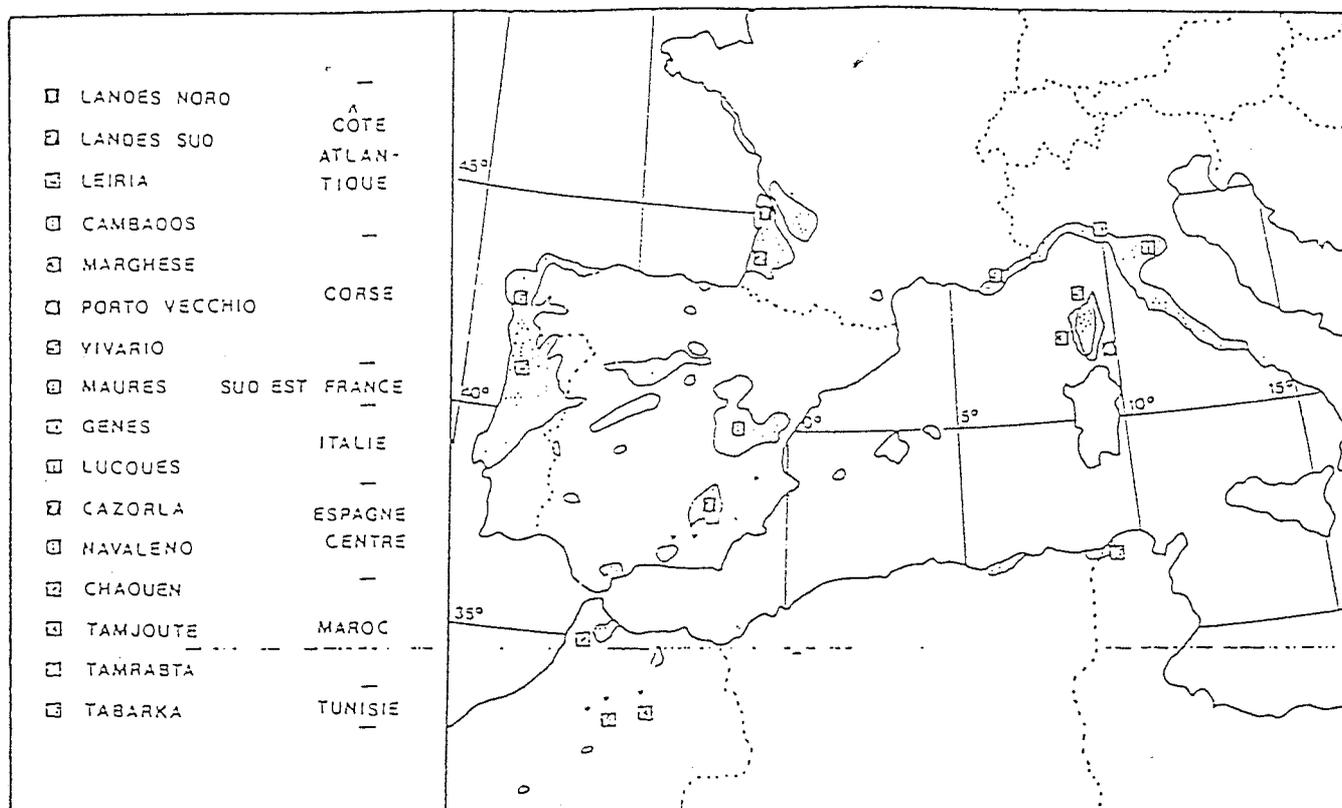


FIG. 1. Aire naturelle du pin maritime et localisation des provenances étudiées (Carte d'après D.X. Destremau *et al.* 1974).

sur plusieurs contributions. Sweet et Thulin (1963) en Australie, Molina (1965) en Espagne et Illy (1966) en France ont montré que dans chacun de ces pays les provenances de pin maritime issues de la frange atlantique de l'aire naturelle sont les plus vigoureuses. Si aucune donnée n'existe sur la variabilité géographique du comportement écophysologique chez le pin maritime, sur d'autres espèces, plusieurs études ont montré qu'au niveau interspécifique (Pereira et Kozlowski 1977) comme au niveau intraspécifique (Pradal 1979) et au niveau individuel (Hellkvist et Parsby 1976) on a pu obtenir des différences de potentiel de sève entre génotypes (espèces, provenances, clones) en condition de sécheresse. Aussenac et Granier (1978) ont par ailleurs mis en évidence de nettes différences dans la cinétique journalière de la pression de sève entre plusieurs conifères.

En définitive, par l'analyse simultanée de la variabilité géographique de la stabilité de la croissance en hauteur et de celle de la cinétique journalière de la pression de sève et de la transpiration, cette approche se propose de fournir une interprétation biologique de l'interaction provenance  $\times$  année.

#### Matériel

Le matériel est constitué de 16 provenances de pin maritime issues de l'ensemble de son aire naturelle (fig. 1). Ces provenances ont été installées à l'automne 1970 dans cinq mi-

lieux différents du sud-ouest de la France, dont deux sont utilisés dans cette étude: le premier se trouve en lande méso-phile (Pierroton, 20 km à l'ouest de Bordeaux). Toutes les provenances sont représentées. Le dispositif est un lattice  $4 \times 4$  répété cinq fois, soit au total 20 répétitions. Dans ce qui suit, il sera analysé en blocs complets (20 blocs). La collection de provenances n'étant complète que dans ce dispositif, cette plantation a été utilisée pour les mesures de croissance. Le second se trouve en dune littorale (Lucanau, 40 km au nord-ouest de Bordeaux). Seules huit provenances sont représentées dans ce dispositif qui est constitué de 10 blocs complets. Compte tenu d'une sécheresse estivale plus prononcée, cette plantation a été utilisée pour les mesures de cinétique journalière de potentiel de sève et de transpiration.

Les conditions climatiques sont très proches d'un milieu à l'autre. Par contre, durant l'été, la nappe phréatique se situe à un niveau nettement plus profond dans le second milieu et la sécheresse y est plus prononcée. C'est la raison pour laquelle les mesures de transpiration et de pression de sève ont été effectuées dans ce dernier milieu. La provenance "sud-est" n'est pas représentée par les mêmes graines dans les deux milieux. Dans la plantation de Pierroton, les graines sont issues de l'Estérel, dans la plantation de Lucanau, les graines ont été récoltées dans le Massif des Maures. Elle est désignée par Maures dans le texte pour les deux expériences.

#### Méthodes et mesures

Deux types de mesures ont été effectuées.

##### Mesures des accroissements annuels

Les accroissements annuels en hauteur de la 4<sup>e</sup> à la 9<sup>e</sup> saison

de végétation ont été mesurés sur deux arbres par répétition, soit 40 arbres au total par provenance. Les données individuelles ont été ajustées à l'effet bloc. Pour l'étude de l'interaction provenance  $\times$  année, les données ont été traitées par un modèle décrit dans Kremer (1981).

$$X_{ijk} = \mu + P_i + A_j + (PA)_{ij} + \epsilon_{ijk}$$

Le terme d'interaction se décomposant en:

$$(PA)_{ij} = \beta_i A_j + r_{ij}$$

D'où le modèle global:

$$X_{ijk} = \mu + P_i + A_j(1 + \beta_i) + r_{ij} + \epsilon_{ijk}$$

avec  $\mu$ , terme constant;  $X_{ijk}$ , performance phénotypique d'un individu  $k$  de la provenance  $i$  lors de l'année  $j$ ;  $P_i$ , effet de la provenance  $i$ ;  $A_j$ , effet de l'année  $j$ ;  $\epsilon_{ijk}$ , terme d'erreur;  $b_i = (1 + \beta_i)$  est le coefficient de régression de la moyenne annuelle de la provenance  $i$  sur la moyenne annuelle de toutes les provenances;  $b_i$  exprime la réponse moyenne de la provenance  $i$  aux variations annuelles. L'année étant ici quantifiée par un indice biologique (moyenne de toutes les provenances). Par convention, dans le texte, à un indice élevé correspond une année "favorable" ou à des conditions écologiques favorables;  $r_{ij}$  = écart entre la moyenne observée de la provenance  $i$  lors de l'année  $j$  et de la moyenne attendue lors de cette même année. Généralement, on calcule l'écart quadratique moyen:

$$d_i = \frac{\sum r_{ij}^2}{n_i - 2}$$

où  $n_i$  = nombre d'années et  $d_i$  exprime ainsi la stabilité autour de la réponse.

### Mesures ecophysiologicals

#### Schéma expérimental

Ces mesures n'ont été effectuées que sur sept provenances choisies à partir des résultats obtenus sur les accroissements. La liste des provenances se trouve dans la fig. 2. L'ensemble des mesures se déroule sur 7 jours. Chaque jour, trois provenances sont suivies de telle façon que chacune d'entre elles soit au moins comparée une fois avec une autre (voir fig. 2). Le schéma expérimental est analogue à un dispositif en blocs incomplets équilibrés (fig. 2) dont les paramètres sont les suivants:  $t$  = nombre de provenances (7),  $k$  = nombre de provenances par jour (3),  $r$  = nombre de répétitions (3),  $b$  = nombre de blocs incomplets (nombre de jours, 7) et  $\lambda$  = nombre de jours où deux provenances  $i$  et  $i'$  sont associées (1). Les mesures ont porté sur trois arbres par provenance et par jour. Un jour  $j$  donné, neuf arbres sont ainsi suivis.

#### Types de mesures

Entre 6 et 16 h, temps universel(tu), toutes les 2 h, il est effectué un prélèvement de deux fascicules d'aiguilles sur les neuf arbres suivis par jour. Les trois premiers arbres de chaque provenance sont d'abord comparés puis les trois seconds, enfin les trois derniers.

Les fascicules d'aiguilles avaient 2 ans et ont été prélevés sur les branches d'un verticille de 2 ans exposées au sud. Les deux fascicules sont utilisés simultanément l'un pour mesurer la transpiration l'autre le potentiel hydrique.

JOUR \ PROVENANCE	1	2	3	4	5	6	7
LANDES NORD	•	•	•				
PORTO VECCHIO	•			•	•		
CAZORLA	•					•	•
TAMJOUTE		•		•		•	
LEIRIA		•			•		•
TABARKA			•	•			•
MAURES			•		•	•	

FIG. 2. Table de correspondance jour  $\times$  provenance utilisée pour les mesures de cinétique journalière de transpiration et de pression de sève. La correspondance est représentée par un point (•).

**Transpiration**—Toutes les observations sur aiguilles ont été faites dans les conditions ambiantes. Après avoir été détaché, le fascicule d'aiguilles est pesé, son poids est alors  $M_{j1}$ , puis laissé à l'air libre pendant 3 min puis pesé, son poids est alors  $M_{j2}$ . Cette transpiration, est ensuite ramenée au poids sec ( $M_s$ ) obtenu par séchage à l'étuve à 60°C pendant 24 h. Les observations antérieures avaient montré que la perte en eau par unité de temps mesurée sur un fascicule d'aiguilles détaché de l'arbre suivait une relation linéaire en fonction du temps pendant les premières 10 min. La durée de 3 min fixée pour nos mesures a été déterminée pour deux raisons principales: d'une part pour pouvoir réaliser techniquement toutes les mesures compte tenu du grand nombre d'échantillons à mesurer durant une période donnée, d'autre part, pour limiter les effets de la rupture entre l'aiguille et l'arbre sur la transpiration.

**Potentiel hydrique**—Le potentiel hydrique est mesuré sur un fascicule d'aiguilles proche de celui utilisé pour la transpiration. La mesure du potentiel de sève est effectuée au moyen de la chambre à pression de Schölander (Schölander *et al.* 1965). Les potentiels de l'eau dans la plante étant négatifs, dans tout ce qui suit, un potentiel de sève sera qualifié de "haut" ou "élevé" quand sa valeur sera proche de zéro. De même, un potentiel sera dit "bas" ou "peu élevé" quand sa valeur sera très négative.

Enfin, à chaque prélèvement, et à trois reprises (après les trois, les six et enfin les neuf arbres) trois facteurs climatiques ont été mesurés: (i) l'humidité de l'air au psychomètre; (ii) l'évaporation physique, à l'aide d'un témoin constitué d'une tige de coton imbibée d'eau et exposée à l'air libre ambiant pendant 3 min, et (iii) l'éclairement incident au moyen d'un luxmètre mesurant les radiations dans le visible.

TABLEAU 1. Classement des provenances pour les accroissements cumulés sur 6 ans ( $\bar{X}$ ), valeurs des coefficients de régression (réponse  $b_i$  et réponse  $b'_i$  indépendamment de l'effet échelle  $\gamma$ ), et de la stabilité autour des réponses ( $d_i$ )

Nom de la provenance	$\bar{X}$ (cm)	$b_i$	$d_i$	$b'_i$
Landes Nord	532,91	1,54	13,52	0,85
Landes Sud	519,84	1,55	17,53*	0,95
Leiria	508,94	1,99	91,72**	1,47
Cambados	506,31	1,26	32,80**	0,76
Porto-Vecchio	455,19	1,15	11,00	1,02
Vivario	442,47	1,06	9,41	1,02
Marghese	437,84	1,29	3,95	1,28
Maures	437,02	0,99	13,50	0,99
Lucques	433,46	0,80	22,35**	0,83
Navaleno	423,51	0,74	6,81	0,84
Cazorla	413,79	1,00	18,19*	1,17
Gènes	408,51	0,94	26,43*	1,15
Chaouen	392,04	0,05	8,70	0,38
Tamjoute	371,31	0,22	5,06	0,69
-Tamrabta	368,39	-0,73	15,76	-1,23
Tabarka	348,42	0,68	25,61*	1,32

NOTE:  $m$ : nombre d'individus par provenance et  $CM_{i,ii}$ : carré moyen intra.

\*Test  $F$  ( $F = \frac{d_i \cdot m}{CM_{i,ii}}$ ) significatif au seuil de 5%.

\*\*Test  $F$  significatif au seuil de 1%.

Les conditions climatiques durant les différents jours étaient analogues: chaudes et ensoleillées. Dans la matinée des jours 4, 5 et 7, la présence de brume matinale empêcha les mesures de 6 h. Dans ces conditions, le schéma expérimental peut effectivement être interprété sous forme de blocs incomplets équilibrés et la mesure moyenne du potentiel hydrique pour une provenance  $i$  à l'heure  $h$  donnée peut être estimée par la moyenne des données individuelles ajustées à l'effet bloc (effet jour). L'ajustement a été réalisé en utilisant la méthode d'Henderson III à effets fixés.

## Résultats

### Variabilité géographique de la croissance en hauteur.

#### Comportement interannuel

L'analyse de variance faite sur les accroissements totaux cumulés sur les 6 années (de la 4<sup>e</sup> à la 9<sup>e</sup> année de végétation) montre que la valeur du  $F$  (de Fischer) pour l'effet provenance est de 19,92 (significative au seuil de 1%), celle de l'interaction provenance  $\times$  bloc est de 1,21 (non significative). Le classement des provenances pour ce caractère se trouve sur le tableau 1.

On retrouve dans ce tableau des résultats tout à fait conformes à ceux trouvés antérieurement sur la variabilité intraspécifique du pin maritime (Illy 1966; Sweet et Thulin 1963). Le classement regroupe les provenances des grandes zones de l'aire naturelle à savoir: (1) zone atlantique: Landes, Portugal plaine (Leiria), Gallice (Cumbados); (2) Corse: Marghese, Vivario, Porto-Vecchio; (3) sud-est de la France et

TABLEAU 2. Analyse de variance

Source de variation	ddl	Carrés moyens
Provenance	15	20 837**
Année	5	47 424**
Interaction	75	1 390**
Hétérogénéité des pentes des droites de régression	15	3 510**
Déviation autour des droites de régression	60	860**
Erreur	3744	272

\*\*Test  $F$  significatif au seuil de 1%.

Italie: Maures, Lucques; (4) zone centrale espagnole: Navaleno, Cazorla; (5) Maroc: Chaouen, Tamjoute, Tamrabta et (6) Tunisie: Tabarka. Les provenances des zones 2, 3 et 4 étaient souvent qualifiées de mésogéennes.

S'il existe des différences importantes dans les performances moyennes des diverses provenances, elles semblent surtout s'expliquer par leur comportement interannuel. L'analyse de variance à deux facteurs (provenance, année) montre que l'interaction provenance  $\times$  année est expliquée pour une bonne part par les différentes réponses des provenances. En effet, on note une participation de la somme des carrés de l'hétérogénéité des pentes de 51% dans la somme des carrés du terme d'interaction (tableau 2).

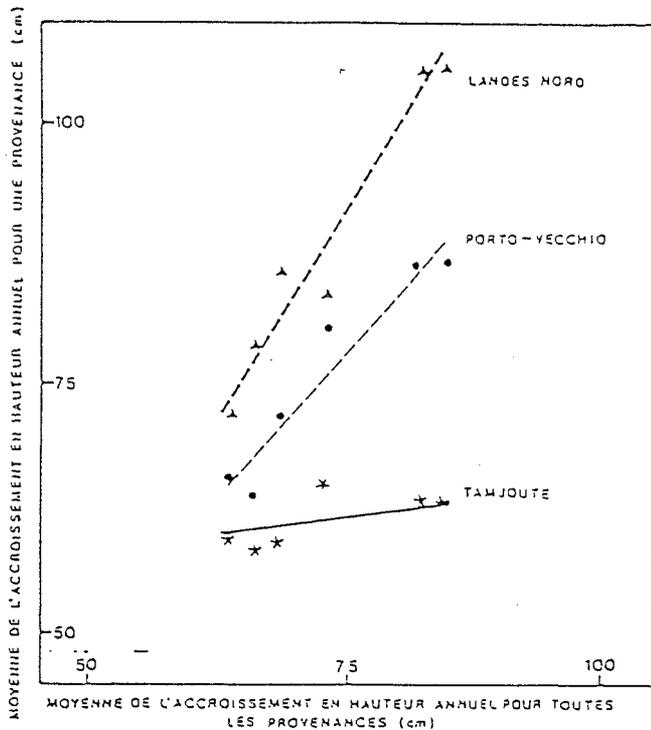


FIG. 3. Illustration du modèle d'étude de l'interaction provenance  $\times$  année pour la croissance en hauteur de trois provenances. En abscisse figure l'indice biologique de chaque année (moyenne de toutes les provenances), et en ordonnée est représentée la moyenne annuelle de la provenance étudiée. La pente de la droite de régression exprime la réponse moyenne de la provenance aux variations annuelles, la somme des carrés des déviations autour de cette droite est une mesure de stabilité autour de la réponse et  $b_i$  et  $d_i$  sont donnés sur le tableau 1 pour les trois provenances représentées.

Les pentes des droites de régression correspondant aux réponses des différentes provenances figurent dans le tableau 1. On retrouve un classement identique à celui des accroissements cumulés sur 6 ans: provenances atlantiques à pente nettement supérieure à 1, provenances corses à pente légèrement supérieure à 1, provenances du sud-est de la France, de l'Italie et de l'Espagne à pente voisine de 1, et provenances marocaines et tunisiennes à pente nettement inférieures à 1.

Il existe ainsi une corrélation élevée entre les moyennes par provenance de l'accroissement moyen sur les 6 années et la pente de la droite de régression ( $r = +0.83$ ). Le schéma est pratiquement multiplicatif; il n'y a pas de modification du classement des provenances d'une année à l'autre, mais les différences entre elles sont amplifiées à mesure que l'indice biologique de l'année augmente. Ceci est illustré par la figure 3 qui représente les droites de régression de trois provenances différentes: Landes Nord, Porto-Vecchio et Tamjoute.

En d'autres termes les provenances atlantiques semblent mieux exploiter l'amélioration des conditions cli-

matiques annuelles telles qu'elles peuvent être observées par les variations de l'indice biologique annuel. À l'inverse, dès que des facteurs écologiques défavorables se manifestent, leur croissance est d'autant plus réduite. Si ce comportement correspond à l'ensemble des provenances atlantiques, la stabilité autour de la réponse est cependant meilleure pour les provenances landaises que pour les provenances atlantiques ibériques (Leiria, Cambados, voir tableau 1). Les provenances corses, à un degré moindre, ont un comportement analogue. À l'opposé de ce schéma se trouve celui des provenances marocaines: quelles que soient les conditions annuelles, l'accroissement en hauteur est pratiquement identique d'une année à l'autre. En outre, il y a une bonne stabilité autour de cette réponse. L'exemple de la provenance Chaouen est particulièrement parlant: la pente de la droite de régression est pratiquement nulle (0,05) et les déviations autour de la droite sont minimales ( $d_i = 8.70$ ). Enfin, entre ces deux extrêmes, les provenances espagnoles de Castille (Navaleno) et d'Andalousie (Cazorla) ont un comportement intermédiaire, c'est-à-dire une réponse proche de la moyenne de toutes les provenances.

La processus multiplicatif décrit précédemment tel qu'il est illustré par la figure 3 peut être accompagné de convergence des droites de régression. Dans la réalité, dans la plantation de Pierroton, cette convergence n'a jamais été trouvée. Néanmoins, dans des conditions plus drastiques telles qu'à Lacanau, l'accroissement annuel de 1974 des provenances corses dépassait celui des provenances atlantiques (Guyon 1980).

Ces résultats peuvent être résumés de manière suivante.

Au plan statistique l'interaction est principalement expliquée par un effet d'échelle ( $\gamma$ ) et on peut s'en affranchir par une transformation adéquate. Cet effet d'échelle peut être interprété par le modèle de décomposition de l'interaction suivant (Kremer 1981):

$$(PA)_{ij} = \gamma A_j P_i + (1 + \beta'_i) A_j + r_{ij}$$

où  $\gamma$  estimé par le coefficient de régression ( $d$ ) des  $b_i$  sur les  $P_i$  représente l'effet d'échelle, ou effet multiplicatif. Dans le cas présent  $\gamma$  explique 33% de la somme des carrés du terme d'interaction. Un estimateur  $b'_i$  de  $(1 + \beta'_i)$  est alors:  $b'_i = b_i - d(\bar{x}_{i..} - \bar{x}_{...})$ . Les nouveaux paramètres de réponse ( $b'_i$ , voir tableau 1) représentent les réponses spécifiques des différentes provenances indépendamment de l'effet d'échelle  $\gamma$  (Mouv *et al.* 1975). En ne tenant compte que des provenances pour lesquelles les déviations autour des droites de régression ne sont pas significatives, le classement des provenances n'est plus le même: on trouve dans l'ordre des valeurs décroissantes de  $b'_i$ : (i) les provenances mésogéennes (Porto-Vecchio, Vivario, Marghese, Muures) ont une pente au moins

régale à 1. À ce groupe s'ajoute la provenance marocaine Tamrabta; (ii) la provenance Landes Nord et Navaleno; (iii) enfin, les provenances marocaines Chaouen et Tamjoute.

Au plan biologique, le schéma multiplicatif montre que les provenances les plus vigoureuses, jugées par les accroissements cumulés sur plusieurs années, sont également celles qui réagissent de la manière la plus vive aux variations écologiques annuelles. Ceci semble principalement dû au fait que la majorité des années se situent à droite des points de convergence des droites. Dans ces conditions, le nombre d'années sur lesquelles sont cumulés les accroissements ne fait qu'augmenter les différences entre provenances. À l'inverse, les provenances marocaines marquent une certaine stabilité aux variations climatiques annuelles: tout se passe comme s'il y avait un mécanisme constant d'année en année qui limite chez ces provenances les allongements successifs et les empêche de mettre à profit les années favorables, à indice biologique élevé.

*Variabilité géographique de caractères écophysio-  
logiques*

*Choix du matériel*

Pour ces mesures, il n'a pas été possible de suivre l'ensemble des provenances. Celles qui ont été choisies représentent chacune l'une des zones géographiques décrites au paragraphe sur la croissance en hauteur. Néanmoins, la zone atlantique a été représentée par deux provenances Landes Nord et Leiria, notamment à cause de la grande instabilité de cette dernière. Le choix a été dicté par ailleurs par le rang de classement des provenances pour la vigueur (accroissements totaux cumulés sur 6 ans) et par la réponse moyenne aux variations annuelles (voir tableau 1).

*Cinétique journalière, données brutes*

La cinétique journalière du potentiel de sève et de la transpiration des aiguilles a été suivie durant chaque jour de l'expérience: la pression de sève est mesurée en bars (1 bar = 100 kPa) et la transpiration est exprimée en pourcentage du poids sec perdu en 3 min:

$$\frac{M_{t1} - M_{t2}}{M_s} \times 1000$$

Les relevés des jours 3 et 4 se trouvent sur les figures 4 et 5. Les points représentatifs de chaque provenance correspondent à la moyenne des mesures pour les trois arbres de la provenance. Le jour 4, les mesures de la première heure n'ont pas été possibles à cause de la brume matinale. De plus sur chaque figure est représentée l'évolution des facteurs climatiques durant la journée à savoir: (i) l'intensité lumineuse (10<sup>3</sup> lx) (E); (ii) l'évaporation du modèle physique en pourcentage de son poids initial évaporé en 3 min (PMPE); (iii) le

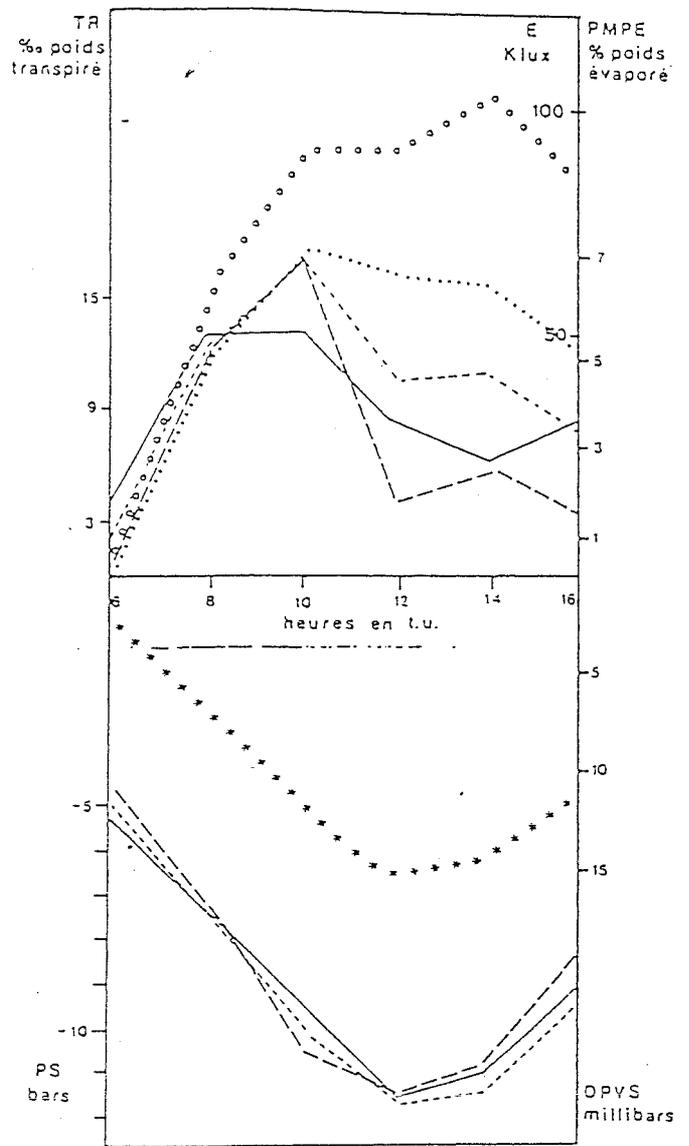


FIG. 4. Cinétique journalière de la pression de sève (PS), de la transpiration (TR), et de paramètres physiques (déficit de pression de vapeur saturante (DPVS), évaporation (PMPE) et éclairage (E)) durant le jour 3. (—) Tabarka, (----) Landes Nord, (.....) Maures, (o o o o) éclairage (E), (\* \* \* \* \*) déficit de pression de vapeur saturante (DPVS) et (•••••) évaporation: pourcentage du poids du modèle physique évaporé en 3 min (PMPE). La transpiration est mesurée par la proportion du poids sec d'un fascicule d'aiguilles perdu en 3 min.

déficit de pression de vapeur saturante, en millibars, calculé de manière suivante: (DPVS)

$$DPVS = \left( 1 - \frac{H\%}{100} \right) e^{\left( 21.32 - \frac{52.34}{T_s + 273.15} \right)}$$

où H% = humidité relative en pourcentage et T<sub>s</sub> = température sèche degrés Celsius.

Différentes observations peuvent être faites à partir des figures 4 et 5. L'évolution journalière du potentiel

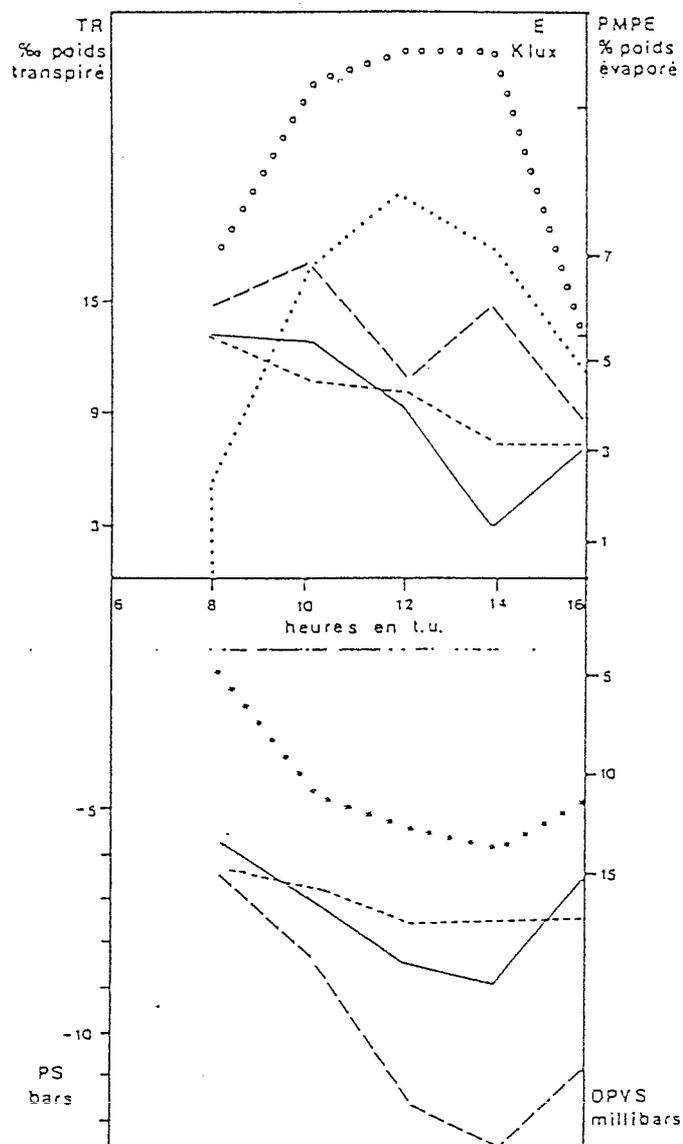


FIG. 5. Cinétique journalière de la pression de sève (PS), de la transpiration (TR) et de paramètres physiques (déficit de pression de vapeur saturante (DPVS), évaporation (PMPE) et éclaircissement (E)) durant le jour 4. (—) Tabarka, (---) Tamjoute, (.....) Porto-Vecchio. (o o o o o) éclaircissement (E), (\*\*\*\*\*) déficit de pression de vapeur saturante (DPVS) et (\*\*\*\*\*.) évaporation: pourcentage du poids du modèle physique évaporé en 3 min (PMPE). La transpiration est mesurée par la proportion du poids sec d'un fascicule d'aiguilles perdu en 3 min.

de sève est très proche de la courbe du déficit de pression de vapeur saturante. Les différences entre provenances sont non significatives le jour 3. Par contre, elles sont très nettes le jour 4. L'amplitude de variation entre pression en fin de nuit et en milieu de journée est particulièrement prononcée pour la provenance Tabarka. Elle est presque nulle pour la provenance Tamjoute et intermédiaire entre ces deux extrêmes pour Porto-Vecchio. Les différences entre provenances pour les valeurs de pression de sève en milieu de journée sont

beaucoup plus importantes qu'en début. Les valeurs extrêmes sont relativement élevées cette année-là (-12 bars pour Tabarka): les conditions de sécheresse n'étaient sans doute pas très prononcées.

La comparaison de la courbe de l'évaporation du modèle physique et de celle de la transpiration de l'aiguille met en évidence les phénomènes de régulation de la transpiration. Si les deux mécanismes n'étaient que physiques, ils évolueraient parallèlement. Ce parallélisme existe jusqu'à 10 h tu, moment où pour certaines provenances, la transpiration baisse alors que l'évaporation physique continue. La limitation de la transpiration est sans doute liée à une régulation. Cette régulation est particulièrement importante pour les provenances Landes Nord et Tabarka (fig. 4), moyenne pour Porto-Vecchio (fig. 5) et minime pour Tamjoute (fig. 5). D'une manière générale, le classement des provenances pour l'amplitude de variation journalière de la transpiration est tout à fait analogue: les premières ont une forte amplitude (0,2-1,7% du poids sec), la dernière exprime une plus faible amplitude (0,7-1,3%).

#### Cinétique journalière, données cumulées

Le nombre d'individus d'une provenance, suivis un jour donné étant particulièrement faible (trois arbres), nous avons utilisé l'information sur les 3 jours en interprétant le schéma expérimental (fig. 2) en dispositif en blocs incomplets. Sur la figure 6 se trouvent la moyenne des données ajustées à l'effet jour pour les différentes provenances. Chaque batonnet représente la moyenne de neuf observations (trois arbres  $\times$  3 jours). Les analyses de variance ont été faites pour chaque caractère à toutes les heures: les valeurs des tests  $F$  sont toujours significatives. Sur les figures 6 et 7 les valeurs de la pression de sève sont exprimées en valeur absolue pour permettre une meilleure comparaison de leurs graphes avec ceux de la transpiration.

Les observations précédentes (cinétique journalière, données brutes) sont confirmées par la figure 6.

**Potentiel de sève**—Les valeurs les plus basses, sont atteintes par les provenances Landes Nord, Tabarka et Leiria (-10 bars), et les plus élevées par Tamjoute (-8 bars). Par contre en début de journée, les valeurs des différentes provenances sont identiques (-5 bars).

À partir des courbes de transpiration (fig. 6), trois groupes de provenances ont été dégagés, illustrés par la figure 7: (i) un groupe où la courbe de transpiration potentielle présente deux maximums l'un vers 10 h l'autre vers 14 h tu. Ces maximums peuvent atteindre 2% du poids sec. Font partie de ce groupe, les provenances Landes Nord, Leiria et la provenance Tabarka. (ii) Un groupe dont la courbe de transpiration ne présente qu'un maximum peu avant le zénith. C'est le cas des provenances Porto-Vecchio, Maures et Cazorla.

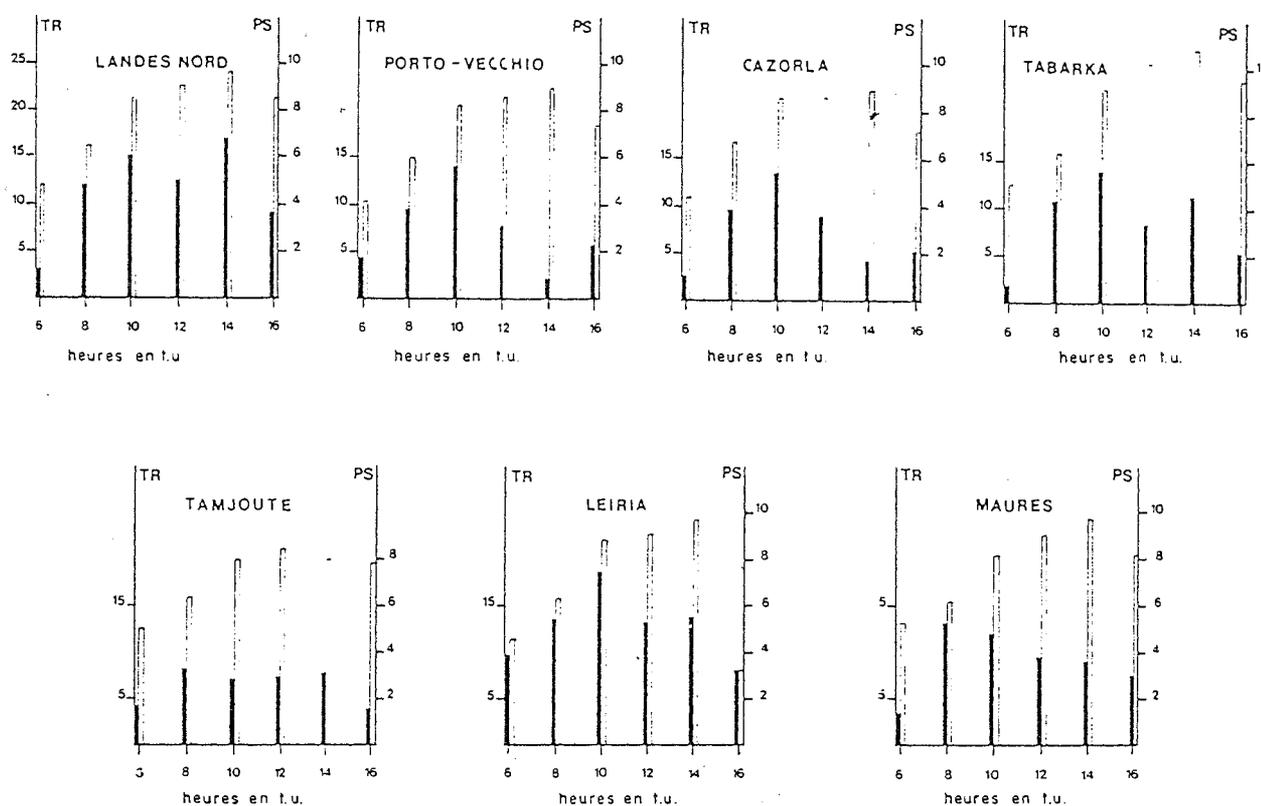


FIG. 6. Cinétique journalière de la pression de sève (PS) et de la transpiration (TR). Les données sont cumulées sur l'ensemble de l'expérience: chaque bâtonnet représente la moyenne ajustée des mesures (trois arbres  $\times$  3 jours). ( □ ) Pression de sève (PS, en bars, exprimée en valeur absolue) et ( ■ ) transpiration (TR, en pourcentage du poids sec du fascicule d'aiguilles transpiré en 3 min).

(iii) Enfin, la provenance marocaine Tamjoute constitue à elle seule la troisième groupe. La courbe de transpiration est analogue à la courbe de pression de sève. Elle se caractérise par la présence d'un plateau toute la journée.

Dans les trois cas de figure, la valeur la plus basse du potentiel de sève est atteinte après le maximum de transpiration. Le début de la fermeture des stomates serait un signal dont l'information se traduirait par une élévation du potentiel de sève.

## Discussion et conclusion

### Cinétique journalière de la pression de sève

À en juger par les valeurs élevées du potentiel de sève, l'espèce *Pinus pinaster* supporte bien des conditions de sécheresse estivale. Cependant, des comportements particuliers ont pu être observés, les deux cas extrêmes étant illustrés par la provenance Landes Nord et la provenance marocaine Tamjoute.

Les arbres de la provenance landaise ont la capacité de maintenir à la fois leur transpiration élevée et leur potentiel de sève à des niveaux bas contrairement à ceux de la provenance marocaine dont la transpiration ne dépasse que rarement 1% du poids sec en 3 min et dont le potentiel de sève se stabilise à  $-6$ ,  $-7$  bars. La limitation précoce de la perte en eau et les potentiels de

sève élevés observés chez cette dernière provenance lui permettent en quelque sorte d'éviter le stress hydrique au moment où la demande en eau est la plus élevée, en milieu de journée.

Cependant, par un taux de transpiration élevé, par une régulation de la transpiration en milieu de journée et par leurs potentiels de sève relativement bas, les arbres de la provenance landaise maintiennent leur activité physiologique pendant une plus longue durée, mais subissent le stress hydrique en milieu de journée.

### Comportement écophysologique et croissance en hauteur

La croissance en hauteur du pin maritime à l'âge adulte est du type fixe au sens défini par Lanner (1976). En d'autres termes, elle se caractérise par la succession de l'initiation des entre-noeuds entre le mois de juin et le mois d'octobre d'une année et de l'allongement de ces mêmes entre-noeuds entre le mois d'avril et le mois de juin de l'année suivante (Kremer et Roussel 1982). Différentes expériences ont mis en évidence l'action de la sécheresse à la fois sur l'initiation et sur l'allongement des entre-noeuds. Pollard et Logan (1977) ont montré que la teneur en eau du sol était l'un des facteurs écologiques jouant un rôle déterminant dans le taux d'initiation d'entre-noeuds. Garrett et Zahner (1973) ont montré sur *Pinus resinosa* que la sécheresse sévis-

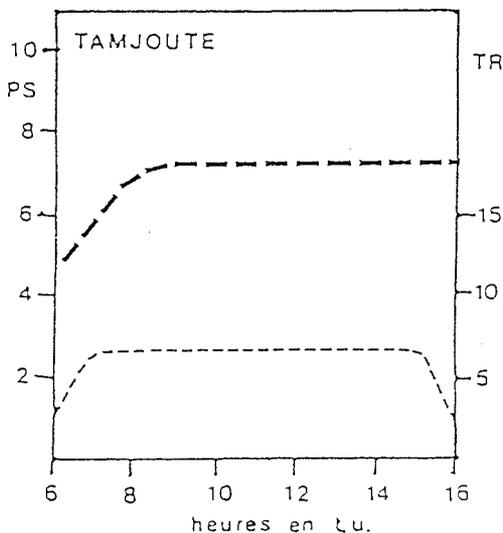
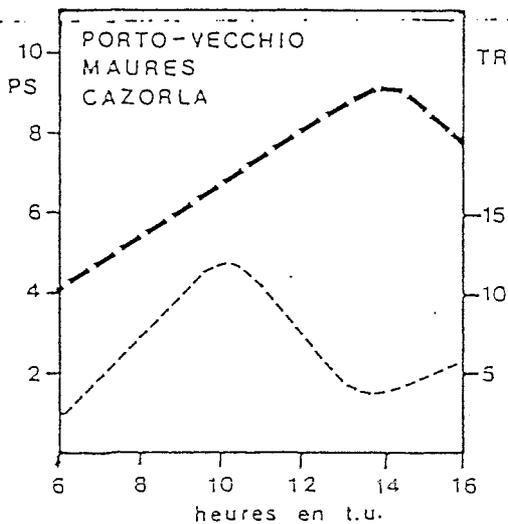
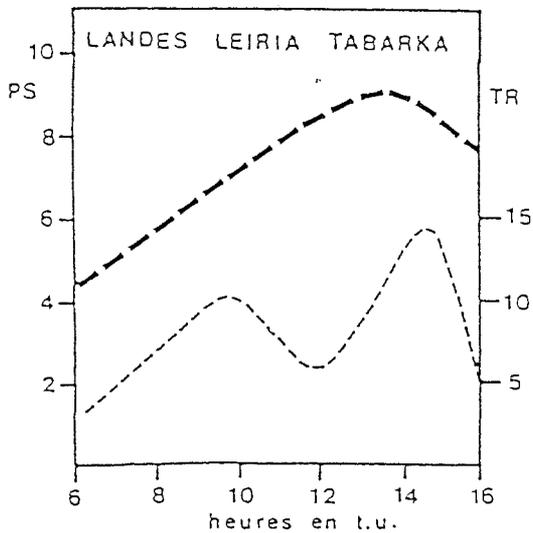


FIG. 7. Représentation schématique de la cinétique journalière de la pression de sève (PS: —) et de la transpiration (TR: ---). PS et TR sont définis comme sur la fig. 6.

sant en période estivale pouvait réduire de 30% le nombre d'entre-noeuds initiés dans le bourgeon. Sur la même espèce, Clements (1970) avait remarqué que les arbres soumis à une sécheresse durant l'été et l'automne d'une année, avaient l'année suivante un accroissement de 50% inférieur à celui des arbres témoins. Enfin, Garrett et Zahner (1973) ont noté une densité du nombre d'entre-noeuds plus élevée sur les arbres soumis à une sécheresse durant l'année de l'élongation. En d'autres termes, l'allongement moyen des entre-noeuds était inférieur à celui des arbres témoins.

Ces quelques observations permettent une interprétation des résultats illustrés par les figures 3 et 7. Nous ferons l'hypothèse, que la réduction de la transpiration observée en milieu de journée entraîne une réduction de l'activité physiologique et peut avoir une conséquence soit sur l'initiation soit sur l'allongement des entre-noeuds.

Sur *Pseudotsuga menziesii*, Brix (1972) a montré que l'assimilation chlorophyllienne nette chûtaît à partir d'un certain seuil de pression de sève (-10 bars). Finkelstein (1980) montre sur cèdre que c'est pour des pressions de base de -10 bars à -15 bars, selon les provenances que se produit la chute de l'assimilation nette.

La figure 7 montre d'une part que la transpiration journalière est plus importante pour la provenance Landes Nord et que d'autre part sa cinétique journalière est plus variable par rapport à la provenance Tamjoute. En particulier, le seuil de régulation au niveau duquel il y a réduction de la transpiration est nettement plus bas pour Tamjoute.

Ainsi, au cours des années à conditions climatiques favorables les arbres des provenances landaises ont un fonctionnement physiologique journalier plus long que ceux des provenances marocaines. Le seuil de régulation de la transpiration est atteint assez rapidement pour ces derniers.

Par contre, en conditions climatiques xériques, quand la demande en eau de l'atmosphère est élevée, les pins maritimes landais atteignent leur seuil de régulation peu après les pins marocains, et la durée de fonctionnement photosynthétique pour les premiers est plus proche de celui des seconds. On conçoit donc qu'en absence de sécheresse, l'amplitude de la durée de fonctionnement physiologique entre les différentes provenances soit plus importante que lors d'années sèches.

Par conséquent, l'amplitude d'initiation ou d'allongement des entre-noeuds varie de la même manière entre années sèches et humides. La sécheresse estivale étant généralement plus prononcée durant la période d'initiation (juin à octobre), on peut penser que c'est cette dernière composante qui est responsable des variations d'accroissements en hauteur annuels observés.

#### Variabilité géographique du pin maritime

La supériorité des provenances atlantiques pour la

croissance en hauteur avait été mise en évidence dans plusieurs expérimentations (Illy 1966). L'information supplémentaire apportée par notre étude réside dans le fait que cette supériorité serait principalement due à une réaction plus vive aux variations climatiques annuelles. Le modèle linéaire explique parfaitement l'interaction provenance  $\times$  année et le classement des différentes réponses des provenances correspond à celui de leurs performances moyennes (tableau 1). Toutes les droites de régression sont donc concourantes. Les points d'intersection n'ont pas été mis en évidence, mais il n'est pas exclu que, lors d'années très sèches, l'accroissement en hauteur des provenances marocaines soit supérieur à celui des provenances atlantiques. Il n'existe que de rares travaux concernant la stabilité de la croissance en hauteur chez les arbres forestiers. Morgenstern et Teich (1969) ont utilisé le modèle d'Eberhart et Russel (1966) pour l'étude de l'interaction provenance  $\times$  station sur *Pinus banksiana* dans la région des grands lacs. Bien que ce résultat ne soit pas publié, les données permettent d'estimer la corrélation entre les performances moyennes des provenances et les pentes de leurs droites de régression. Le coefficient de corrélation a pour valeur 0,86. Dans ce cas, les provenances les plus vigoureuses sont également celles qui répondent le plus vivement aux variations du milieu. Rien ne permet cependant d'attribuer ce résultat à un facteur limitant comme dans notre exemple. Sur du matériel à base génétique plus étroite, un schéma multiplicatif n'a pu être mis en évidence (Kremer 1981; Owino 1977).

En ce qui concerne la variabilité de la résistance à la sécheresse du pin maritime, les résultats de notre contribution concordent avec ceux d'Hopkins (1971) bien que les mesures n'aient pas été effectuées dans le même esprit. Hopkins (1971) s'est surtout attaché à l'aspect résistance à la sécheresse en termes de pourcentage de survivants après un stress hydrique. Néanmoins, ses résultats montrant la meilleure résistance des provenances corses par rapport aux provenances portugaises et landaises sont proches des nôtres.

En conclusion, dans les milieux xériques (Atlas, Andalousie) la sélection naturelle a favorisé les individus limitant au maximum leur perte en eau, évitant ainsi les périodes de sécheresse: ceci s'est réalisé en particulier au détriment de leur croissance en hauteur. Par contre dans un milieu offrant une pluviométrie plus élevée (zone atlantique), la sélection naturelle s'est exercée au profit des meilleurs compétiteurs vis-à-vis de la végétation herbacée ou des arbres eux-mêmes. Dans ces conditions, elle a sélectionné les individus à croissance rapide.

#### Remerciements

Nous tenons à remercier M<sup>me</sup> E. Bertocchi et MM. C. Daugey et G. Roussel pour leur contribution technique à la réalisation de ce travail, ainsi que

M<sup>me</sup> D. Antoniazzi qui a assuré la dactylographie du manuscrit.

- AUSSENAC, G., et A. GRANIER. 1978. Quelques résultats de cinétique journalière de potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Ann. Sci. For.* 35: 19-52.
- BONNEAU, M., J. GELPE et F. LE TACON. 1968. Influence des conditions de nutrition minérale sur le dépérissement du Pin maritime dans les Landes de Gascogne. *Ann. Sci. For.* 25: 251-289.
- BRIX, H. 1972. Nitrogen fertilization and water effects on photosynthesis and earlywood-latewood production in Douglas-fir. *Can. J. For. Res.* 2: 467-478.
- CLEMENTS, J. R. 1970. Shoot responses of young red pine to watering over two seasons. *Can. J. Bot.* 48: 75-80.
- DESTREMAU, D. X., H. JOLLY et T. TAHRI. 1974. Contribution à la connaissance des provenances de *Pinus pinaster*. *Ann. Rech. For. Maroc.* 16: 101-153.
- EBERHART, S. A., et W. A. RUSSEL. 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop. Sci.* 6: 36-40.
- FINKÉLSTEIN, D. 1980. Contribution à la caractérisation éco-physiologique du Cèdre. Étude de la croissance et des échanges gazeux. Thèse de biologie végétale, Université de Nancy, Nancy.
- GARRETT, P. W., et R. ZAHNER. 1973. Fascicle density and needle growth responses of red pine to water supply over two seasons. *Ecology*, 54: 1328-1334.
- GUYON, J. P. 1980. Variabilité géographique et éco-physiologique du Pin maritime. Mémoire de fin d'études à l'École Nationale des Ingénieurs des Travaux des Eaux et Forêts, Nogent-sur-Vernisson.
- HELLKWIST, J., et J. PARSBY. 1976. The water relations of *Pinus sylvestris*. III. Diurnal and seasonal patterns of water potential. *Physiol. Plant.* 38: 61-68.
- HOPKINS, E. R. 1971. Drought resistance in seedling of *Pinus pinaster* (Ait). *For. Dep. Perth, Western Austr. Bull.* N° 82.
- ILLY, G. 1966. Recherches sur l'amélioration génétique du Pin maritime. *Ann. Sci. For.* 23: 769-944.
- KREMER, A. 1981. Déterminisme génétique de la croissance en hauteur du Pin maritime. II. Comportement inter-annuel. Interaction génotype-année. *Ann. Sci. For.* 38: 331-355.
- KREMER, A., et G. ROUSSEL. 1982. Composantes de la croissance en hauteur du Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait). *Ann. Sci. For.* 39: 77-98.
- LANNER, R. 1976. Patterns of shoot development in pinus and their relationship to growth potential. In *Tree physiology and yield improvement*. Éditeurs: M. G. R. Cannell et F. T. Last, Academic Press Inc., New York, pp. 223-243.
- MOAV, R., G. HULATA et G. WOHLFARTH. 1975. Genetic differences between the Chinese and European races of common carp. I. Analysis of genotype  $\times$  environment interactions for growth rate. *Heredity*, 34: 323-340.
- MOLINA, R. F. 1965. Compartimento racial des "Pinus pinaster" en el Noro este de España. *Inst. For. Invest. Exper. Madrid An.* 65(II): 232-238.
- MORGENSTERN, E. K., et A. H. TEICH. 1969. Phenotypic stability of height growth of jack pine provenances. *Can. J. Genet. Cytol.* 11: 110-117.
- OWINO, F. 1977. Genotype environment interaction and

- genotypic stability in loblolly pine. 2. Genotypic stability comparisons. *Silvae Genet.* 26: 21-26.
- PEREIRA, J. S., et T. T. KOZLOWSKI. 1977. Influence of light intensity and leaf area on stomatal aperture and water potential of woody plants. *Can. J. For. Res.* 7: 145-153.
- POLLARD, D. F. W., et K. T. LOGAN. 1977. The effects of light intensity, photoperiod, soil moisture potential, and temperature on bud morphogenesis in *Picea* species. *Can. J. For. Res.* 7: 415-421.
- PRADAL, F. 1979. Variabilité génétique du Cèdre. Mémoire de fin d'études à l'École Nationale des Ingénieurs des Travaux des Eaux et Forêts, Nogent-sur-Vernisson.
- SHELBOURNE, C. J. A. 1972. Genotype-environment interaction: its study and its implications in forest tree improvement. International Union of Forestry Research Organizations GENETICS - SABRAO Joint Symposia. Government Forest Experiment Station, Tokyo 1972.
- SWEET, G. B., et J. J. THULIN. 1963. Provenance of *Pinus pinaster* Ait. A five year progress report on a trial at Woodhill (New Zealand). *N.Z. J. For.* 8: 570-586.
- SCHOLANDER, P. F., H. T. HAMMEL et E. A. BRADSTREET. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* (Washington, D.C.), 143: 339-346.

PUBLICATION 2

*Influence de la température et des précipitations  
sur l'activité du méristème apical dans une régénération naturelle  
de pin noir d'autriche (Pinus nigra Arn. ssp Nigricans Host)*

JP Guyon, D. Betored et A. Kremer. (1987)

*Acta Oecologica, Oecol. Plant.* 8 (22) 4 : 309-320.

## Influence de la température et des précipitations sur l'activité du méristème apical dans une régénération naturelle de pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* Arn. ssp. *nigricans* Host)

J. P. Guyon, D. Betored et A. Kremer

I.N.R.A.,  
Station de Sylviculture Méditerranéenne,  
avenue Antoine Vivaldi, 84000 Avignon  
I.N.R.A.,  
Laboratoire d'Amélioration des Arbres Forestiers,  
Pierroton, 33610 Cestas

### RÉSUMÉ

Dans une régénération naturelle de pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* Arn. ssp. *nigricans* Host.), l'observation en 1984 de l'activité méristématique des bourgeons terminaux a permis de préciser les caractéristiques (date, durée, intensité) de l'initiation de ces méristèmes en fonction des paramètres climatiques.

Cette observation et des mesures portant sur le nombre d'entre-nœuds initiés, et leur allongement permettent d'expliquer la variabilité interannuelle de l'accroissement en hauteur en fonction du climat. Il apparaît comme résultats essentiels :

- (1) que le nombre d'entre-nœuds initiés une année dépend des précipitations cumulées de juin et juillet de cette même année;
- (2) que durant cette période, les variations de l'intensité de l'activité méristématique sont dépendantes des variations du facteur thermique.

MOTS CLÉS : *Accroissement hauteur - Taux de croissance -  
Initiation des Euphylls - Température - Pluviométrie.  
Pinus nigra - Élongation des entre-nœuds.*

### ABSTRACT

Apical meristematic activity was measured on young black pine trees (*Pinus nigra* ssp. *nigricans*) originating from a natural regeneration during a giving season. Data obtained on date, duration and rate of primordia initiation were compared to climatic data.

These observations and additional measurements of the total number of internodes and their elongation allowed to explain the yearly variation height increment as a fonction of climat.

Results are as follows:

- (1) The total number of internodes initiated during one season depends on the cumulated rainfall of june, july and september of the same season.
- (2) Within this period, rate of primordia initiation is correlated with temperature.

KEY WORDS: *Height growth - Growth rate - Cataphyll initiation -  
Temperature - Rainfall - Pinus nigra - Stem unit elongation.*

## I. INTRODUCTION

L'accroissement total annuel des résineux monocycliques à « croissance fixe » (LANNER, 1976) est la résultante de l'expression de deux phases biologiques qui sont d'une part l'initiation, une année donnée, des unités morphologiques que sont les entre-nœuds et d'autre part, leur allongement l'année suivante (fig. 1).

Une étude précédente sur le pin noir d'Autriche (GUYON, 1986) a permis de mettre en évidence une contribution essentielle du nombre d'entre-nœuds initiés dans la constitution d'une pousse annuelle. Cette étude fait aussi apparaître que les précipitations cumulées des mois de juin, juillet et septembre d'une année déterminent fortement, d'une part, le nombre d'entre-nœuds initiés cette année-là et d'autre part, l'accroissement total annuel réalisé l'année suivante. Cette observation laisse donc supposer que la phase d'initiation se déroule tout au long de la période juin-septembre.

La vérification de cette hypothèse passe par le suivi sur une année de l'activité des méristèmes apicaux des bourgeons de pin noir permettant d'apprécier aussi bien les caractéristiques de la phase d'initiation (époque, durée et intensité) que l'influence des paramètres climatiques simples (températures et précipitations) sur l'activité méristématique. Ceci fait l'objet de la présente étude.

Des effets de l'humidité et de la température sur l'initiation ont été mis en évidence sur d'autres espèces. Ainsi (GARRETT & ZAHNER, 1973) ont observé, sur *Pinus resinosa*, une réduction de l'initiation des aiguilles consécutivement à une sécheresse. De même, (POLLARD & LOGAN, 1977) observent, sur des semis d'épicéa de 1 à 2 ans, une diminution de l'initiation, parallèlement à une baisse du potentiel hydrique.

En ce qui concerne le facteur thermique, la baisse de la température provoque la chute de l'activité méristématique, (POLLARD & LOGAN, 1977). Cette observation est confirmée par une expérience, sur *Pinus banksiana* de (KREMER & LARSON, 1983) qui en soumettant deux lots de plants à 2 régimes de températures différents à savoir : (scotophase à 20°C, photophase à 25°C d'une part, scotophase à 15°C, photophase à 20°C, d'autre part), obtiennent des taux d'initiation plus élevés chez les plants qui se développent dans les conditions de températures plus élevées.

L'intérêt de connaître l'influence des facteurs climatiques sur l'expression des composantes de la croissance en hauteur, en conditions naturelles, réside dans la possibilité à long terme d'élaborer un modèle assez général permettant d'évaluer les potentialités des sites en matière de production. En effet, la plupart des modèles de croissance disponibles actuellement s'articulent autour de caractéristiques dendrométriques, telle la relation âge-croissance en hauteur, qui sont très dépendantes du site sur lesquelles elles ont été mesurées et qui, par conséquent, limitent l'extrapolation de ces modèles.

## II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

## 2. 1. MATÉRIEL VÉGÉTAL

Les mesures ont été faites dans la parcelle n° 20 de la « série des Cèdres » de la forêt communale de Bedoin (Vaucluse). Cette parcelle située à 900 m d'altitude sur la face sud du Mont-Ventoux a été

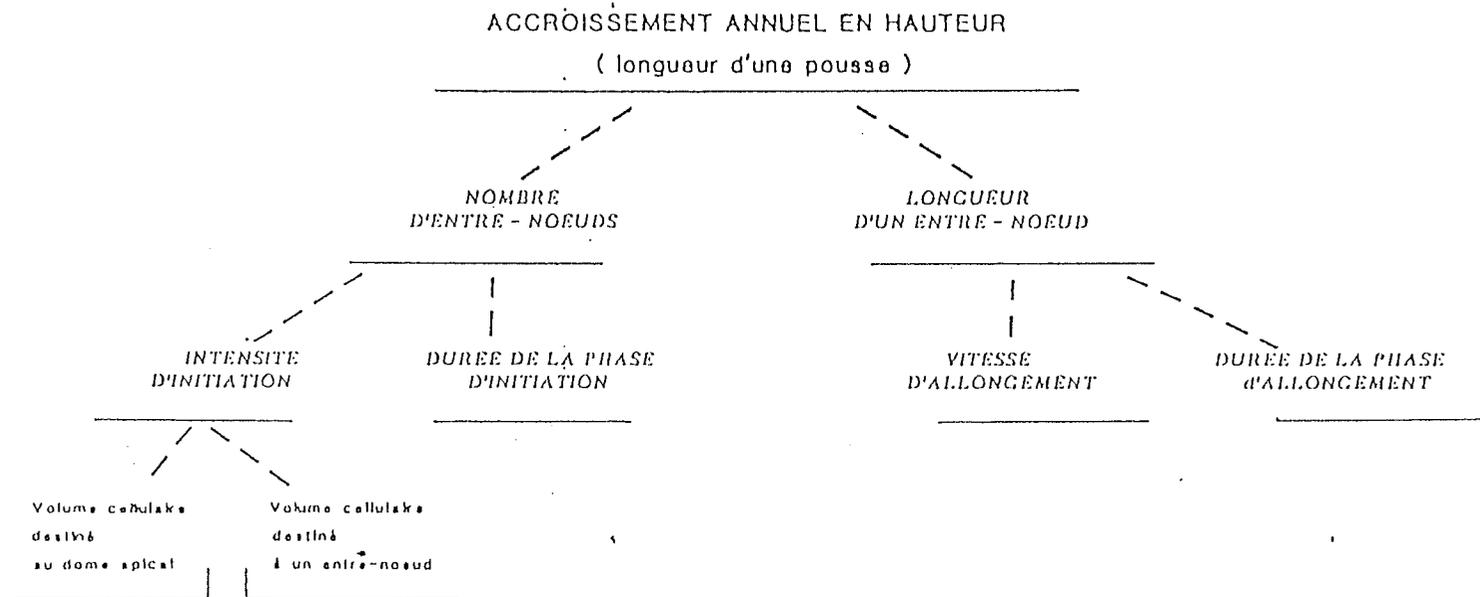


FIG. 1. — Décomposition de l'accroissement annuel en hauteur (d'après KREMER & ROUSSEL, 1986 et CANNEL, 1978).

parcourue, en partie, par un incendie en 1973. Une régénération mélangée de cèdre, pin noir et pin sylvestre s'est installée sur 1 ha environ dès le printemps 1974. A cette date, 90 individus de pin noir ont été repérés pour une étude sur la croissance aérienne (J. TOTH, comm. personnelle). Les mesures concernant l'allongement des entre-nœuds et leur dénombrement ont été effectuées sur un sous-échantillon de 30 individus choisis de façon aléatoire parmi les 90 individus primitivement retenus. Par ailleurs, sur la même parcelle, il a été prélevé chaque semaine entre le 27 avril et le 30 novembre 1984, 10 bourgeons terminaux, sur des individus pris au hasard, afin d'estimer le taux d'initiation des primordias. Sur cette parcelle, a été installé dès le début de l'année 1984 un poste météorologique équipé d'un pluviographe et d'un thermohygrographe.

## 2.2. MESURES ET CALCULS

### 2.2.1. Mesures des composants de la croissance

Sur les 30 individus retenus il a été mesuré :

- la pousse totale annuelle de la 4<sup>e</sup> (1977) à la 12<sup>e</sup> (1985) saison de végétation,
- le nombre total d'entre-nœuds présents sur les accroissements annuels de la 8<sup>e</sup> (1981) à la 12<sup>e</sup> saison de végétation, ce qui équivaut au nombre d'entre-nœuds initiés l'année précédente,
- l'allongement hebdomadaire (ou par quinzaine) des pousses terminales des 9<sup>e</sup>, 10<sup>e</sup> et 11<sup>e</sup> saisons de végétation.

Cet allongement hebdomadaire permet le calcul de la vitesse moyenne de croissance journalière.

### 2.2.2. Mesure de l'activité méristématique

L'intensité d'activité du méristème apical peut être mesurée par la durée de plastochrone, c'est-à-dire la durée séparant l'initiation de deux entre-nœuds ou primordia successifs.

En toute rigueur, la mesure de la durée de plastochrone ne peut être faite qu'à partir d'observations échelonnées au cours du temps. Les études récentes faites sur le fonctionnement du méristème apical chez des conifères (GREGORY & ROMBERGER, 1972), sur *Picea abies*, (CANNELL, 1976), sur *Pinus contorta*, (KREMER, 1984), sur *Pinus banksiana*, ont montré qu'une mesure indirecte et ponctuelle de la durée de plastochrone pouvait être faite. Elle est basée sur les arrangements phyllotaxiques au niveau du méristème apical ainsi que sur la notion de rapport de plastochrone introduite par (RICHARDS, 1951).

Sur un plan transversal, les primordias des écailles sont disposés selon une spirale logarithmique autour du dôme apical lequel est la partie du méristème dépourvue de primordium, (THORNLEY, 1975) (fig. 2). Le rayon du primordium  $i$  ( $R_i$ ) défini comme la distance qui sépare le primordium du centre du dôme a alors pour expression à un instant donné :

$$(1) \quad R_i = R_0 k^i$$

avec :

$R_0$  : rayon du dôme apical.

$k$  : constante.

Au cours de l'initiation de nouveaux primordia, les dimensions du méristème apical varient. En particulier, la variation relative du rayon du méristème apical par durée de plastochrone ( $T$ ) peut s'écrire :

$$(2) \quad \frac{dR_i}{R_i dT} = \frac{dR_0}{R_0 dT} + \frac{dk^i}{k^i dT}$$

Si  $T$  est exprimée en unité de durée de plastochrone on peut écrire que

$$dT = di.$$

ACTIVITÉ MÉRISTÉMATIQUE DU PIN NOIR D'AUTRICHE

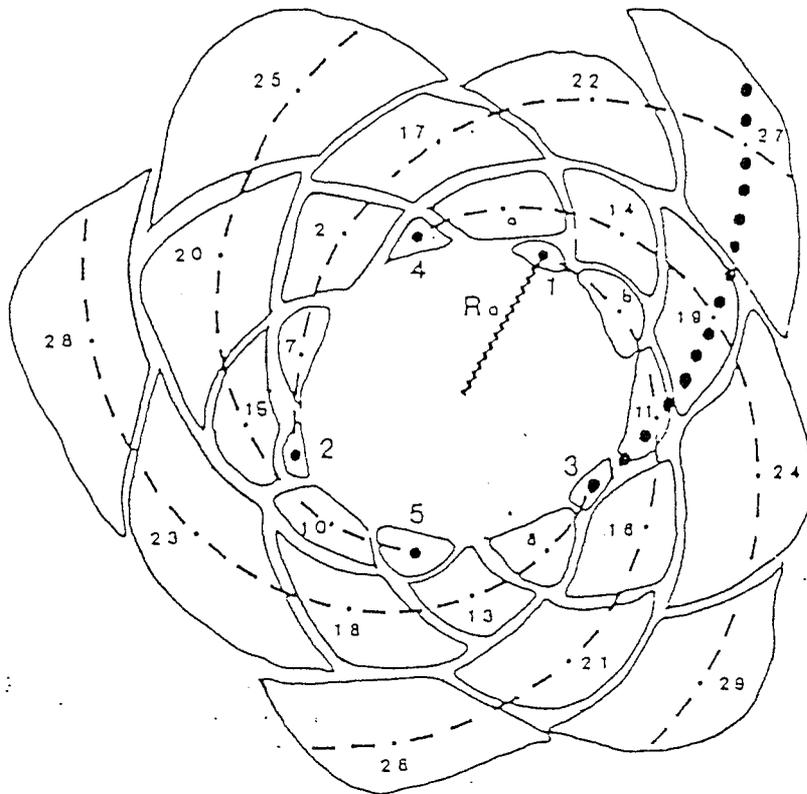


FIG. 2. — Représentation schématique des arrangements phyllotaxiques. Les lignes relient les primordiaux de même contact parastique (5 pour la ligne pointillée, 8 pour la ligne pleine).

En outre dans une étude précédente (KREMER, 1984) il a été montré que :

$$\frac{dR_0}{R_0 d_i} \text{ est négligeable devant } \frac{dk^i}{k^i d_i}$$

L'équation (2) se simplifiant, il vient :

$$(3) \quad \frac{dR_i}{R_i d_i} \simeq \text{Log } k$$

où  $k$  est le rapport de plastochrone tel qu'il a été défini par (RICHARDS, 1951).

Dans les trois études citées précédemment, les auteurs ont montré que les variations de la durée de plastochrone suivaient les variations des termes de l'équation (3) ainsi que celles du rayon du dôme apical  $R_0$ .

La mesure de  $R_0$  et de  $i$  peut être faite à partir de l'équation (1), en prenant le logarithme des deux termes soit :

$$(4) \quad \text{Log } R_i = \text{Log } R_0 + i \text{Log } k$$

$R_0$  et  $\text{Log } k$  sont estimés à partir de la régression linéaire entre  $R_i$  et  $i$ . Ce sont ces paramètres qui nous fournissent une mesure de l'intensité d'activité du méristème apical qui est réalisée sur la base d'observations hebdomadaires de  $R_i$  et  $i$ , du 17 avril au 30 novembre 1984.

### 2.2.3. *Calculs des paramètres climatiques*

*Au niveau annuel* : (corrélation avec l'élongation et l'initiation). Chacune des observations d'allongement ou d'activité méristématique est effectuée de façon hebdomadaire. Les paramètres climatiques calculés sont :

(a) en ce qui concerne les températures : les moyennes hebdomadaires des minima, des maxima ou des moyennes journalières de la semaine précédant l'observation;

(b) en ce qui concerne les précipitations, le total cumulé de la semaine précédant l'observation.

*Au niveau interannuel* : (corrélation avec le nombre total d'entre-nœuds et l'accroissement total annuel en hauteur).

Les précipitations sont les hauteurs d'eau mensuelles. Les températures sont les moyennes mensuelles de la période d'observation correspondant soit à la phase d'activité méristématique, soit à la phase d'allongement.

## III. RÉSULTATS

En 1984, les valeurs les plus faibles du rapport de plastochrone sont atteintes au cours de la période de sécheresse estivale, c'est-à-dire entre le 1<sup>er</sup> juin et la fin du mois d'août (fig. 3), ce qui traduit donc une intensité maximale de l'initiation des entre-nœuds.

La température de l'air et notamment la température maximale peut être reliée à cette intensité d'initiation (tableau I). En effet, il apparaît clairement que les variations de températures induisent des modifications des taux de croissance des méristèmes et du rayon du dôme apical. Ceci est particulièrement sensible la troisième semaine du mois de juin (relevé du 19.06) (fig. 4 et 5) où la température moyenne maximale de la semaine précédant le relevé, a augmenté de 8° par rapport à la semaine précédente. De même le fort taux de croissance observé lors de la deuxième semaine d'août se situe à l'époque où la température moyenne maximale hebdomadaire a chuté de plus de 5°. Enfin, l'intensité maximale d'initiation se situe lors des maxima de températures.

Cependant certaines fluctuations du taux de croissance du méristème ne sont guère en relation avec celles de la température, par exemple lors de la dernière semaine de juin (relevé du 26.06).

En effet, alors que les températures moyennes de cette semaine là sont en hausse par rapport à celles de la semaine précédente,  $\text{Log } k$  est très significativement augmenté.

En 1984, l'expression des deux composantes de la croissance en hauteur s'est déroulée dans un intervalle de temps très court. L'essentiel de l'allongement tout comme l'initiation, s'est réalisé en 6 semaines (fig. 5).

## IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

L'importance de chacune des phases d'initiation et d'allongement dépend à la fois de la durée et de l'intensité de ces phénomènes.

En ce qui concerne l'initiation, les principaux résultats d'une année d'observation font apparaître :

(a) que la durée de la phase d'initiation peut être très courte (environ 6 semaines);

## ACTIVITÉ MÉRISTÉMATIQUE DU PIN NOIR D'AUTRICHE

LOGARITHME DU RAPPORT DE PLASTOCHRONE  
DANS LE SENS RADIAL.

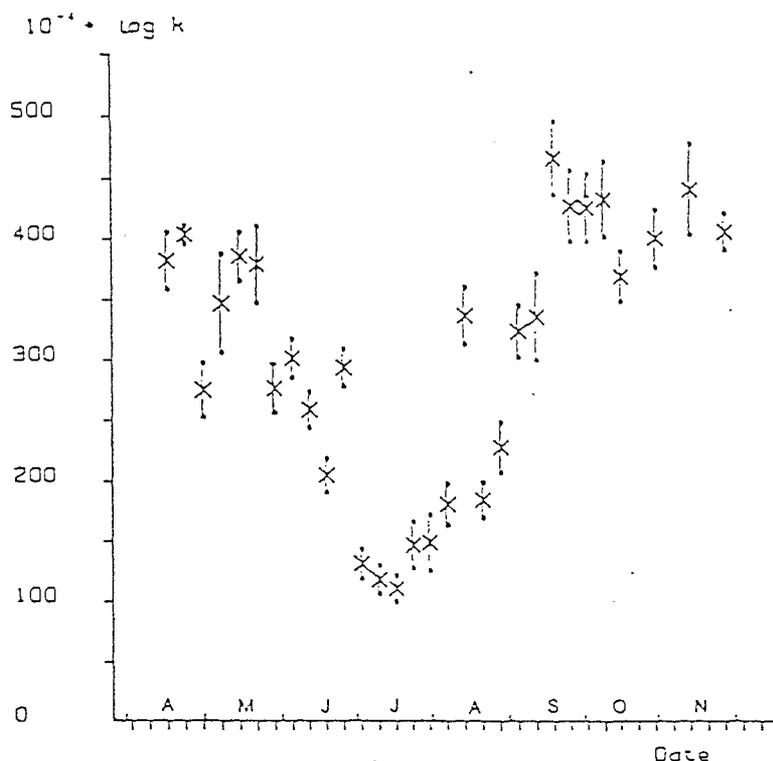


FIG. 3. — Représentation graphique des moyennes des logarithmes du rapport de plastochrone dans le sens radial en fonction de la date de prélèvement. Les traits verticaux représentent l'erreur standard. Les moyennes sont calculées sur la base de 10 méristèmes récoltés à chaque prélèvement hebdomadaire.

TABLEAU I. — Corrélations entre les valeurs hebdomadaires du Log k, du rayon du dôme ( $R_0$ ) et des températures. Pour chaque facteur, le chiffre du haut indique le coefficient de corrélation sur toute la période d'observation, du 27 avril au 30 novembre 1984, le chiffre du bas représente le coefficient de corrélation calculé sur la période d'activité maximale, c'est-à-dire entre le fin du mois de mai et la fin du mois d'août.

	Température moyenne		
	Minimale	Maximale	* Moyenne
Log k	-0,660 <sup>+</sup>	-0,786 <sup>+</sup>	-0,745 <sup>+</sup>
	-0,539 NS	-0,685 <sup>+</sup>	-0,635 <sup>+</sup>
$R_0$	0,716 <sup>+</sup>	-0,809 <sup>+</sup>	0,783 <sup>+</sup>
	0,611 <sup>+</sup>	-0,718 <sup>+</sup>	0,681 <sup>+</sup>

\* : Significatif à 1%. NS : Non Significatif.

(b) que l'intensité maximale de cette phase a lieu au plus fort de la sécheresse que l'on exprime en nombre de jours sans pluie;

(c) que les variations du facteur température de l'air expliquent au mieux les variations de l'intensité d'initiation. Ce résultat s'accorde avec ceux publiés par

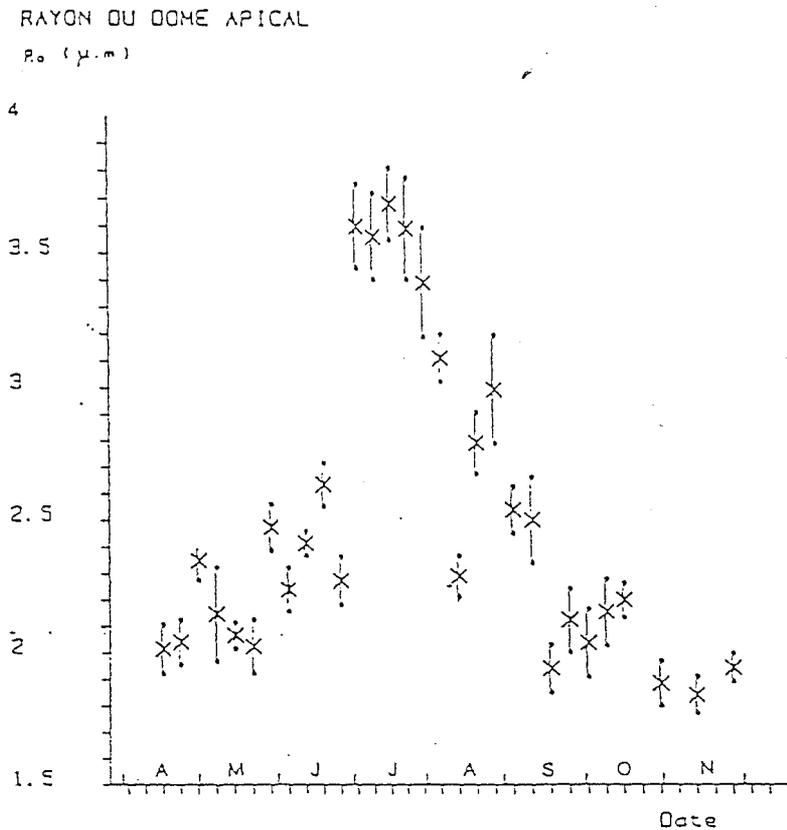


FIG. 4. — Représentation graphique des moyennes du rayon du dôme apical en fonction de la date de prélèvement. Les traits verticaux représentent l'erreur standard. Les moyennes sont calculées sur la base de 10 méristèmes révoltés à chaque prélèvement hebdomadaire.

(POLLARD & LOGAN, 1977) sur *Picea sp.*, (POLLARD 1973) et (SUCOFF 1971) sur *Pinus resinosa* et (KREMER & LARSON 1983) sur *Pinus banksiana*.

Cependant, l'absence de relation entre température et initiation la dernière semaine de juin pourrait traduire un phénomène de compétition, entre l'initiation et l'allongement. En d'autres termes, en cas de déficit hydrique la stratégie du développement consisterait à favoriser l'allongement plutôt que l'initiation.

Si l'intensité de l'initiation est fortement dépendante de la température de l'air, la durée de l'initiation dépend de la disponibilité en eau, (THOMAS *et al.*, 1970).

La comparaison interannuelle des pluviométries (fig. 6 à 8) des mois de juin et juillet, période d'initiation maximale, fait apparaître que les précipitations de l'année 1982 sont plus importantes que celles de 1983 et 1984, il en résulte que l'on peut supposer que la disponibilité en eau du sol pendant la phase d'initiation de l'année 1982 est bien meilleure que celle des deux années suivantes. De plus des mesures d'allongement du bourgeon terminal en 1982 et 1983 (GUYON, 1986) montrent que l'arrêt de croissance du bourgeon terminal a été bien plus précoce en 1983 qu'en 1982, année où cette croissance s'est poursuivie au cours des mois de septembre et d'octobre, ce qui laisse supposer une durée d'initiation plus importante cette année là que l'on peut attribuer au fait que sur les trois années d'observations seule l'année 1982 n'a pas été marquée par de longue période sans pluie (trois semaines pour 1982 au lieu de six semaines pour 1983 et 1984).

## ACTIVITÉ MÉRISTÉMATIQUE DU PIN NOIR D'AUTRICHE

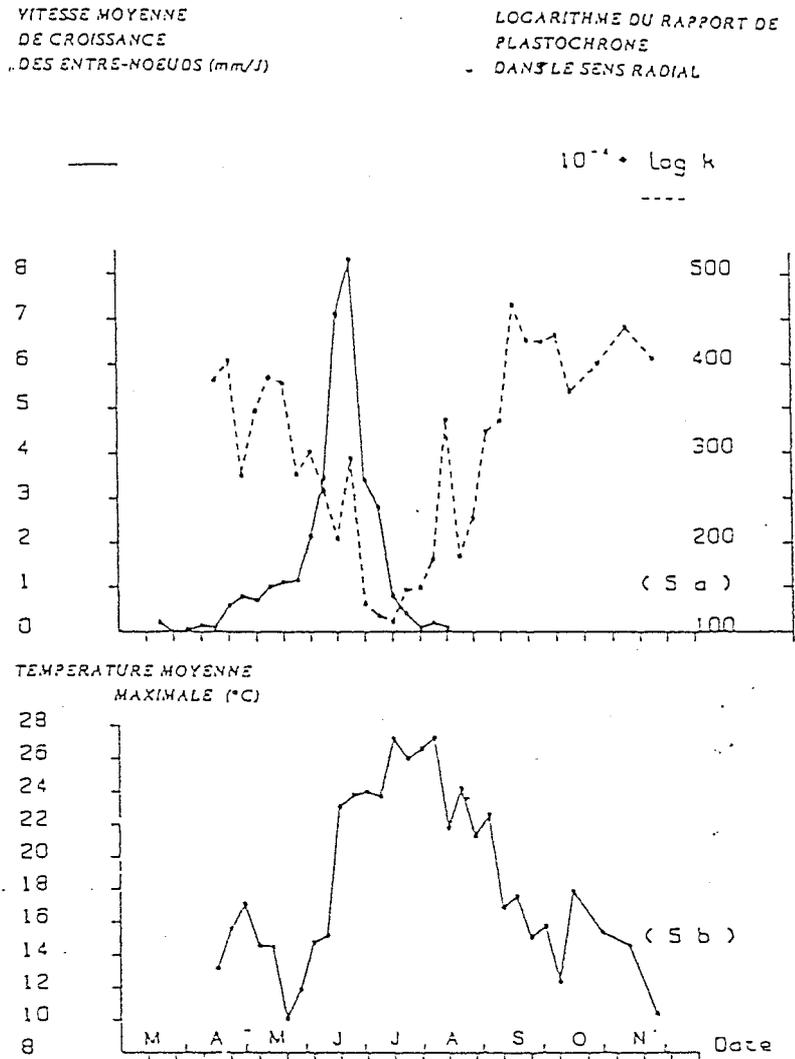


FIG. 5. — Evolution de la vitesse moyenne de croissance des entre-nœuds et du taux d'initiation du méristème (5a). Température moyenne maximale de la période précédant l'observation (5b).

On sait enfin (GUYON, 1986) que la vitesse moyenne de croissance des entre-nœuds, est directement lié aux conditions de température de l'époque où s'exprime cette composante.

Au terme de cette étude, nous pouvons, donc cerner les différents facteurs dont dépend l'accroissement total annuel, en région méditerranéenne, du pin noir d'Autriche. Ce sont :

(a) Les précipitations durant la période d'initiation (juin, juillet et dans une moindre mesure septembre).

(b) Les températures de l'air. Les variations des températures maximales expliquent au mieux les variations des taux de croissance du méristème alors que ce sont les variations des températures minimales qui sont le mieux corrélées aux variations des taux moyens de croissance absolus des entre-nœuds, (GUYON, 1986).

(c) Des facteurs internes au développement du végétal. Il s'agit principalement de la compétition entre initiation et élongation, (KREMER & ROUSSEL, 1982).

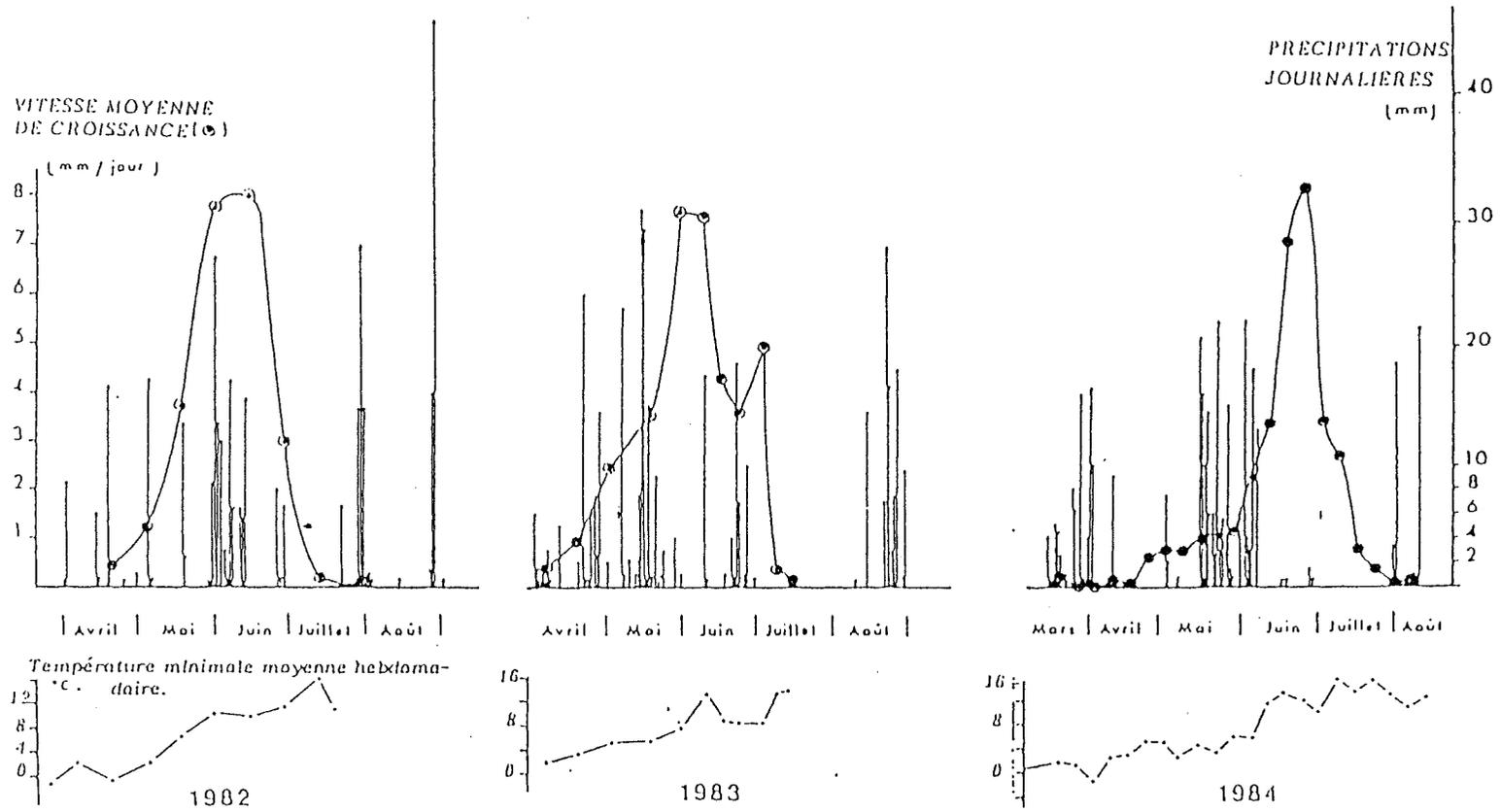


FIG. 8. — Vitesse moyenne de croissance observés et paramètres climatiques pour les années 1982, 1983, 1984 (GUYON, 1986).

## BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS M. W., 1967. — Basis of yield component compensation in crop plants with special reference to the field bean, *Phaseolus vulgaris*. *Crop Sci.*, 7, 505-510.
- CANNELL M. G. R., 1976. — Shoot apical growth and Cataphyll initiation rates in provenances of *Pinus contorta* in Scotland. *Can. J. For. Res.*, 6, 539-556.
- DELVAUX J., 1983. — Contribution à l'étude de l'éducation des peuplements : les placettes C.C.T. *Silva Gandavensis*, 49, 75-92.
- GARRETT P. W. & ZAHNER R., 1973. — Fascicle density and needle growth responses of red Pine to water supply over two seasons. *Ecology*, 54, 1328-1334.
- GREGORY, R. A. & J. A. ROMBERGER, 1972. — The shoot apical ontogeny of the *Picea Abies* seedling. I. Anatomy, apical dome diameter and plastochron duration. *Ann. J. Bot.*, 59, 587-597.
- GUYON J. P., 1986. — Influence du climat sur l'expression des composantes de la croissance en hauteur chez le pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* Arn. ssp. *nigricans*). *Ann. Sc. For.*, 43, (2), 207-226.
- HARRINGTON C. A. & REUKEMA D. L., 1983. — Initial shock and long-term Stand Development following thinning in a Douglas fir Plantation. *For. Sci.*, 39, (1), 33-46.
- JEAN R. V., 1978. — *Phycomathématique*. Les presses universitaires du Québec, 274.
- KREMER A. & ROUSSEL G., 1982 — Composantes de la croissance en hauteur chez le pin maritime. *Ann. Sc. For.*, 34, (1), 77-98.
- KREMER A. & LARSON P. R., 1983. — Genetic Control of Height Growth. *For. Sci.*, 29, (3), 451-464.
- KREMER A., 1984. — Distribution of relative growth rates and variation of cytohistological zonation in apical meristemes of seedlings of two contrasting open-pollinated jack pine (*Pinus banksiana*) families. *Can. J. For. res.*, 14, (3), 2997-310.
- KREMER A. & ROUSSEL G., 1986. — Décomposition de la croissance en hauteur chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Variabilité géographique des composantes morphogénétiques et phénologiques. *Ann. Sci. For.*, 43, (2), 15-34.
- LANNER R. M., 1976. — Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth potential. In *Tree Physiology and yield improvement*, CANNELL M.G.R. & LAST F.T. (éd.), 223-243. Academic Press, London.
- POLLARD D. F. W., 1973. — Provenance variation in phenology of needle initiation in white spruce. *Can. J. For. Res.*, 3, 589-593.
- POLLARD D. F. W. & LOGAN K. T., 1977. — The effect of light intensity photoperiod, soil moisture potential and temperature on bud morphogenesis in *Picea* species. *Can. J. For. Res.*, 7, 415-421.
- RICHARDS F., 1951. — Phyllotaxis: its quantitative expression and relation to growth of the apex. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B.*, 235, 509-564.
- SUCOFF E. 1971. — Timing and rate of bud formation in *Pinus Resinosa*. *Can. J. Bot.*, 49, 1821-1832.
- THOMAS R. L., GRAFIUS J. E. & HAHN S. K., 1970. — Stress, an analysis of its source and influence. *Heridity*, 26, 423-432.
- THORNLEY J. H. M., 1975. — Phyllotaxis: II. A Description in intersecting logarithmic spirals. *Ann. Bot.*, 39, 509-534.
- WILLIAMS R. F., 1975. — *The shoot apex and leaf growth*. Cambridge University press, 256 p.

PUBLICATION 3

*Influence du climat sur l'expression des composantes  
de la croissance en hauteur chez le pin noir d'Autriche  
(Pinus nigra Arn. ssp Nigricans Host.)*

JP Guyon (1986)

*Ann. Sc. For.*, 43 (2) : 207-226

## Influence du climat sur l'expression des composantes de la croissance en hauteur chez le pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* Arn. ssp *nigricans*)

J.P. GUYON

avec la collaboration technique de D. BETORED

INRA, Station de Sylviculture méditerranéenne,  
Avenue A. Vivaldi, F. 84000 Avignon

### Résumé

Après avoir étudié l'importance de chacune des composantes d'un cycle morphogénétique de pin noir d'Autriche (*Pinus Nigra* Arn. ssp *nigricans*), sur la valeur finale de l'accroissement annuel en hauteur, on a cherché à relier l'expression de ces composantes à des paramètres climatiques simples (précipitations et température).

L'analyse du nombre d'entre-nœuds présents sur les 6 dernières années (1979 à 1984) ainsi que les mesures de l'élongation des entre-nœuds pendant les trois dernières saisons de végétation (1982 à 1984) mettent en évidence que l'élaboration d'une pousse annuelle est essentiellement conditionnée par la phase d'initiation des entre-nœuds.

Les paramètres climatiques explicatifs de la croissance annuelle en hauteur sont alors :

— les précipitations cumulées des mois de juin, juillet et septembre d'une année donnée qui expliquent au mieux d'une part le nombre d'entre-nœuds initiés cette année là et d'autre part l'accroissement total en hauteur de l'année suivante ;

— les températures minimales des mois d'avril et mai dont dépend l'importance de l'allongement moyen de ces entre-nœuds.

*Mots clés* : Accroissement hauteur, morphogénèse, cycle morphogénétique, taux de croissance, température, pluviométrie, *Pinus nigra*, initiation des euphylls, élongation des entre-nœuds.

### 1. Introduction

La croissance en hauteur est le principal critère dendrométrique utilisé lors de la construction des modèles de croissance. L'étude des différents facteurs climatiques qui interviennent dans l'expression de ce caractère est donc un élément majeur préalable à la prédiction et à l'explication de la vigueur des arbres et des peuplements.

La pousse totale annuelle de la plupart des conifères monocycliques à croissance fixe résulte de l'expression de deux composantes qui sont d'une part le nombre d'entre-nœuds initiés une année donnée et d'autre part, l'allongement, l'année suivante, de ces entre-nœuds (fig. 1).

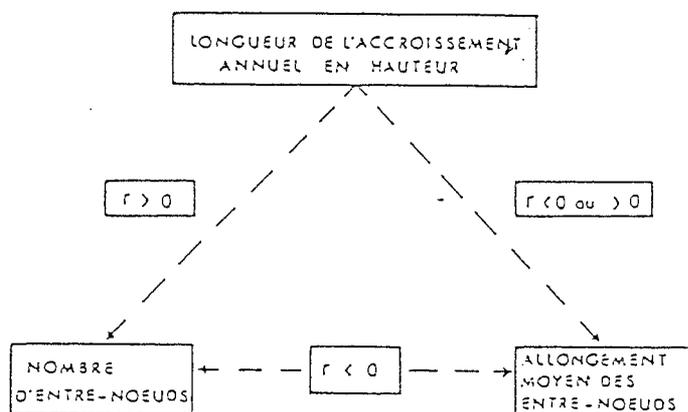


FIG. 1

Types de corrélations généralement observés entre les composantes de la croissance en hauteur.  
Components of annual height increment and correlations between those parameters.

Les études récentes sur les composantes de la croissance en hauteur chez quelques conifères : CANNELL (1978), KREMER (1981), KREMER & ROUSSEL (1982), LASCoux (1984), ont toutes mis en évidence un modèle de croissance qui, tout en étant fortement déterminé par des facteurs génétiques n'en est pas moins instable dans le temps (fig. 2).

Cette instabilité dans le temps est attribuée par certains de ces auteurs, à une forte interaction génotype X année.

Les deux paramètres climatiques influant généralement sur la croissance en hauteur sont le facteur hydrique et le facteur thermique.

L'influence d'un stress hydrique, au cours des mois de juin et juillet, sur l'initiation des entre-nœuds a été mise en évidence, expérimentalement, par GARRETT & ZAHNER (1973) et POLLARD & LOGAN (1977). Enfin OWENS (1984) lors d'une étude sur *Abies grandis* a montré que la période d'initiation se situait en juin-juillet mais qu'elle pouvait se poursuivre au-delà du mois d'août, jusqu'en novembre.

Le facteur température de l'air peut limiter l'initiation des entre-nœuds (KREMER & LARSON, 1983) sur *Pinus banksiana* ainsi que l'élongation de ces entre-nœuds (LANNER, 1968).

Notre travail sur le pin noir se propose, à partir d'observations sur six années, de déterminer d'une part l'importance de chacune des composantes de la croissance en hauteur et d'autre part l'influence de paramètres climatiques simples (précipitations et température) sur l'accroissement annuel en hauteur.

## 2. Matériel et méthodes

Les mesures ont été effectuées dans la parcelle 20 de la « série des Cèdres » de la Forêt Communale de Bédoin (Vaucluse). Cette parcelle, située à 900 m d'altitude, sur la face sud du Mont Ventoux a été parcourue, en partie, par un incendie en 1973. Sur 1 ha environ, s'est installée dès le printemps 1974 une régénération

## CLIMAT ET CROISSANCE EN HAUTEUR DU PIN NOIR

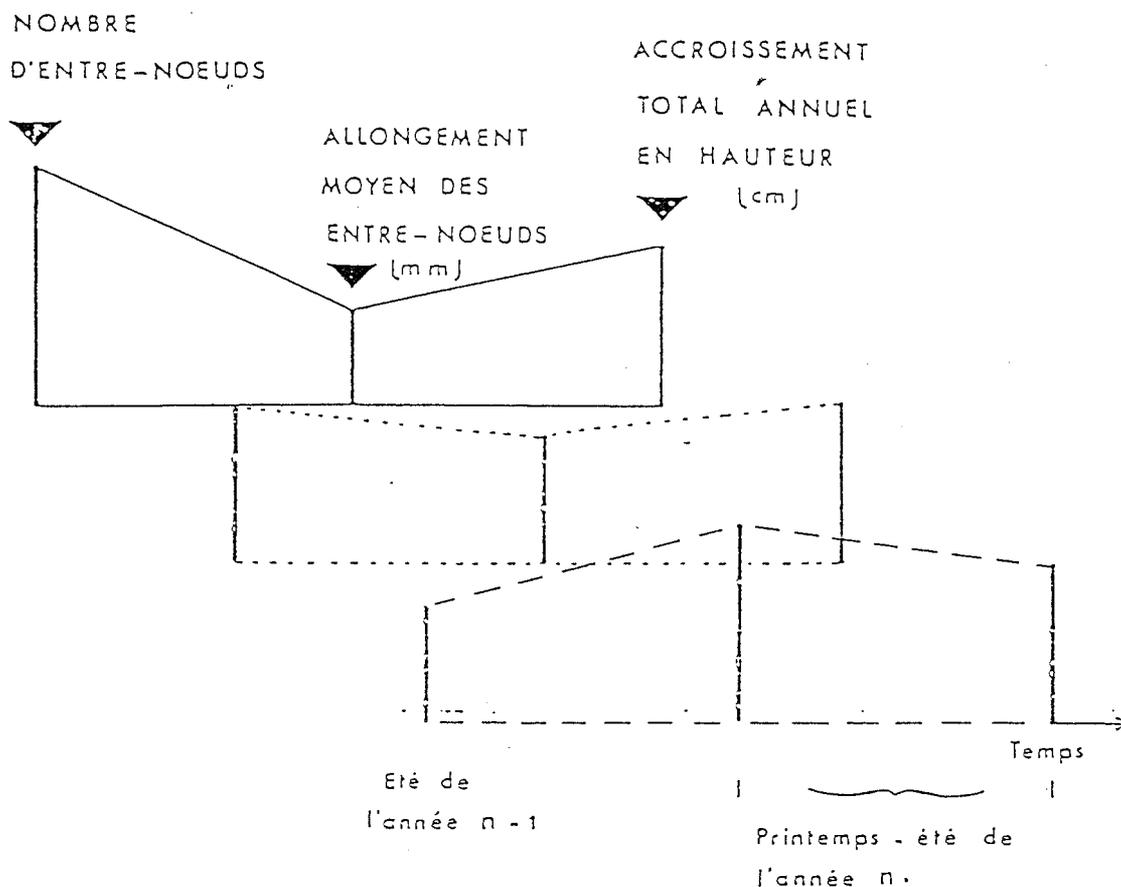


FIG. 2

*Exemple de 3 types de croissance pouvant donner le même accroissement en hauteur.  
An example of different growth patterns producing the same annual shoot growth.*

mélangée de cèdre, pin noir et pin sylvestre. A cette date, 90 individus de pins noirs ont été repérés pour une étude sur la croissance aérienne (J. TOUH, 1984). Les mesures concernant la présente étude ont été effectuées sur un sous-échantillon de 30 individus choisis de façon aléatoire parmi les 90 individus primitivement retenus.

### 2.1. Les différents types de mesures

#### 2.1.1. L'accroissement total annuel en hauteur

Chaque année, la longueur de la pousse terminale a été mesurée à la fin de la période de végétation. La mesure a été faite avec la précision du centimètre, de la base de la pousse à l'apex du bourgeon terminal.

#### 2.1.2. L'élongation périodique

Sur 3 ans (1982, 1983, 1984), l'allongement de la pousse terminale a été mesurée au millimètre près à raison :

- d'une mesure tous les quinze jours en 1982 ;

- d'une mesure tous les quinze jours puis toutes les semaines en 1983 ;
- d'une mesure hebdomadaire en 1984.

Enfin du 31-8-1982 au 3-3-1983 et du 27-8-1983 au 6-3-1984, seule la longueur du bourgeon a été relevée, respectivement à 7 et 11 reprises.

2.13. *Le dénombrement et l'allongement des entre-nœuds*

A chaque entre-nœud correspond un point végétatif. Les points végétatifs, situés à la base des euphylls, peuvent évoluer de 3 façons différentes suivant leur position sur la pousse (E.F. DEBAZAC, 1963), (fig. 3) :

- à la base, ils ne se développent pas du tout, d'où le nom d'écaille « stérile » donné aux euphylls de cette partie de la pousse ;
- au-dessus de cette partie stérile, ils donnent naissance à des rameaux courts ou brachyblastes qui porteront les pseudophylles (ou aiguilles) ;
- au sommet, ils évoluent en cônelets et en bourgeons subterminaux. L'allongement de ces bourgeons produira des rameaux longs latéraux.

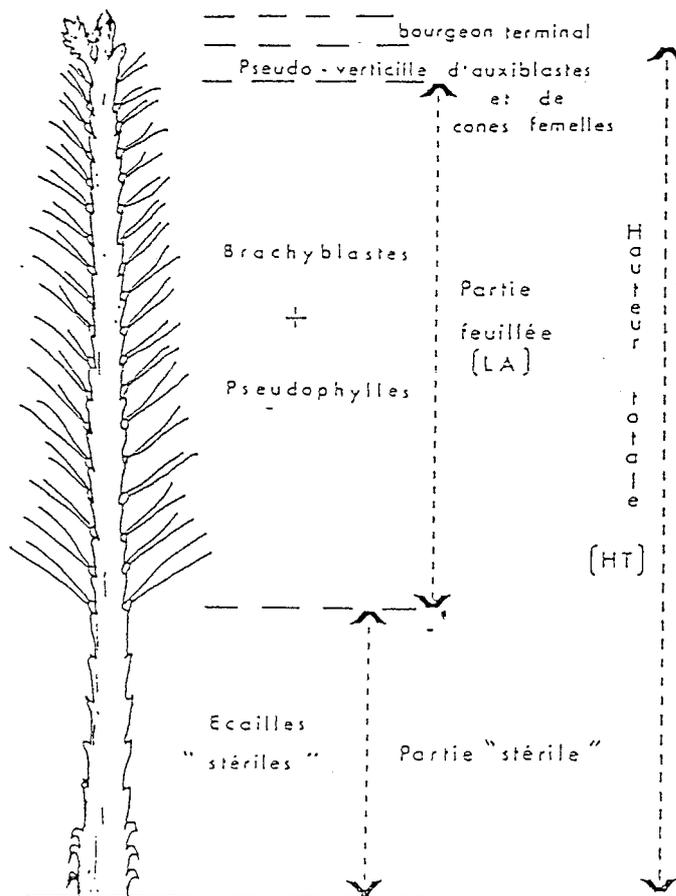


FIG. 3

*Description d'un cycle morphogénétique (d'après KREMER & ROUSSEL, 1982).*

*Description of a morphogenetic cycle (in KREMER & ROUSSEL, 1982).*

## CLIMAT ET CROISSANCE EN HAUTEUR DU PIN NOIR

Le nombre total de brachyblastes, de branches et de cônes a donc été noté par comptage direct sur les pousses terminales des années 1979 à 1984 selon la méthode décrite par A. KREMER & G. ROUSSEL (1982) (fig. 4). En ce qui concerne les écailles stériles, leur nombre n'a pu être relevé de façon fiable que pour les 4 dernières années.

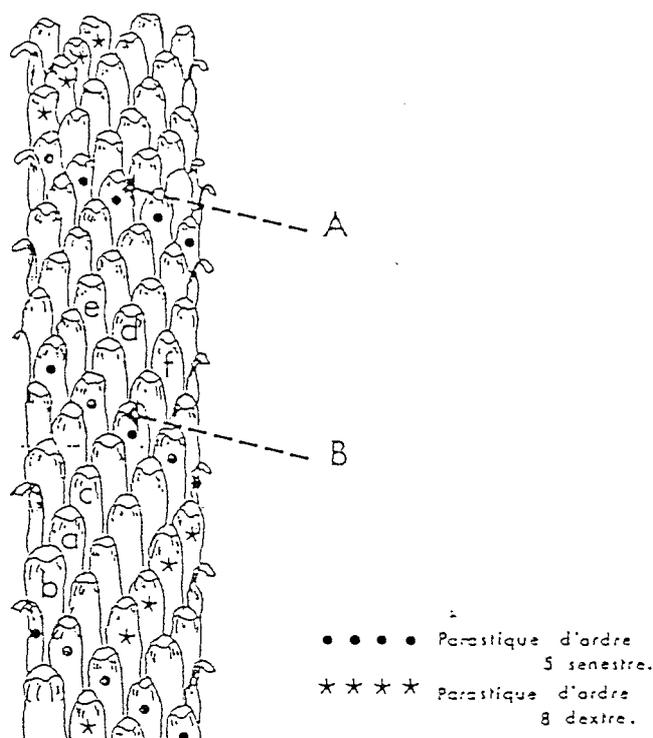


FIG. 4

*Description d'une partie de la pousse annuelle (d'après KREMER & ROUSSEL, 1982).*

*Description of a segment of the annual shoot. Phyllotactic arrangements of the cataphylls (in KREMER & ROUSSEL, 1982).*

Les points A et B sont les intersections d'un parastique d'ordre 5 avec la verticale passant au niveau du tronc et sont séparés de 5 n entre-nœuds où n est le nombre d'entre-nœuds sur une révolution du parastique donné. Sur ce schéma ne sont représentées que les euphylls ou cataphylles : les structures axillaires (brachyblastes, auxiblastes ou cônelets) n'ont pas été dessinées. La longueur moyenne d'un entre-nœud (LME) sur cette

partie est alors : 
$$LME = \frac{\text{distance de A à B (mm)}}{5 n} \quad (\text{d'après KREMER \& ROUSSEL, 1982}).$$

La longueur moyenne des entre-nœuds a été évaluée :

— à 3 niveaux de la pousse feuillée : à la base, au milieu et au sommet ;

— sur la totalité de la longueur de la pousse feuillée (LA). La longueur moyenne des entre-nœuds (LME), dans ce cas, a pour expression :  $LA/NE$  où NE représente le nombre d'entre-nœuds présents sur la partie feuillée.

2.14. *Les paramètres climatiques*

Les données climatiques relatives aux années 1979 à 1984 proviennent, à l'exception des températures de 1984, d'un poste météorologique équipé d'un thermohygrographe, d'un pluviographe et d'un pluviomètre, installé depuis 1973 à un kilomètre environ de la placette d'étude. Les températures minimales de l'année 1984 sont celles relevées d'un poste climatique installé au centre du dispositif au début de cette année-là.

2.2. *L'analyse des données*

2.21. *Composantes de la croissance en hauteur*

La longueur de l'accroissement de la pousse feuillée (LA) une année donnée est le résultat du produit du nombre d'entre-nœuds (NE) par la longueur moyenne des entre-nœuds (LME) soit :

(1)  $LA = NE \times LME$  et :

(2)  $\text{Log}(LA) = \text{Log}(NE) + \text{Log}(LME)$  soit, en termes de variances :

(3)  $\sigma_{\text{Log}(LA)}^2 = \sigma_{\text{Log}(NE)}^2 + \sigma_{\text{Log}(LME)}^2 + 2\text{COV}[\text{Log}(NE), \text{Log}(LME)]$

en divisant chacun des termes par  $\sigma_{\text{Log}(LA)}^2$  il vient :

(4)  $P_{\text{Log}(LA)}^2 = P_{\text{Log}(NE)}^2 + P_{\text{Log}(LME)}^2 + 2P_{\text{Log}(NE)} \times P_{\text{Log}(LME)} \times r[\text{Log}(NE), \text{Log}(LME)]$

où

$$P_{\text{Log}(LA)} = \frac{\sigma_{\text{Log}(LA)}}{\sigma_{\text{Log}(LA)}} = 1 ; P_{\text{Log}(NE)} = \frac{\sigma_{\text{Log}(NE)}}{\sigma_{\text{Log}(LA)}} ; P_{\text{Log}(LME)} = \frac{\sigma_{\text{Log}(LME)}}{\sigma_{\text{Log}(LA)}}$$

et  $r[\text{Log}(NE), \text{Log}(LME)]$  est le coefficient de corrélation entre  $\text{Log}(NE)$  et  $\text{Log}(LME)$ .

KREMER & LARSON (1983) proposent une représentation vectorielle de l'équation (4) (cf. fig. 7) et il vient :

(5)  $P_{\text{Log}(LA)} = P_{\text{Log}(NE)} r[\text{Log}(NE), \text{Log}(LA)] + P_{\text{Log}(LME)} r[\text{Log}(LME), \text{Log}(LA)]$   
 $= C_{\text{Log}(NE)} + C_{\text{Log}(LME)}$

L'effet de chacune des composantes de la croissance en hauteur d'une pousse feuillée sur la longueur de l'accroissement est alors analysé au moyen des 3 paramètres suivants :

a) Le coefficient de piste ( $P_{\text{Log}(NE)}$  ou  $P_{\text{Log}(LME)}$ ) qui traduit la variabilité relative de chacune des composantes (NE et LME) dans la valeur finale (LA) de l'accroissement.

b) Le coefficient de corrélation  $r$  qui rend compte des liaisons entre les différentes composantes.

c) Le coefficient de contribution  $C_{\text{Log}(NE)}$  ou  $C_{\text{Log}(LME)}$  dont la signification est identique à celle du coefficient de piste mais qui tient compte de la liaison qui existe entre chacune des composantes et la longueur de l'accroissement.

## CLIMAT ET CROISSANCE EN HAUTEUR DU PIN NOIR

### 2.22. L'élongation périodique de l'accroissement total en hauteur

Les données recueillies par quinzaine ou par semaine ont été ajustées à une fonction logistique généralisée de RICHARDS (RICHARDS, 1959 ; CAUSTON & VÉNUM, 1981). Les paramètres de ces courbes de croissance permettent d'estimer des paramètres intéressants au plan biologique, à savoir :

a) La durée de l'élongation.

b) Le taux de croissance absolu moyen qui est le rapport de la valeur finale de l'accroissement à la durée de l'élongation.

Enfin, à partir des données brutes, il a été calculé les taux de croissance absolus. Ces taux qui correspondent à la moyenne journalière de l'élongation calculée d'après nos relevés sont représentés sur la figure 5 pour les 3 années de mesure (1982 à 1984).

### 2.23. Les relations climat-croissance en hauteur

Elles ont été calculées au moyen de régressions progressives multiples ascendantes.

## 3. Résultats

### 3.1. L'élongation annuelle

L'analyse des résultats fait apparaître :

a) que la durée d'élongation et le taux de croissance interviennent de la même façon sur la valeur finale de l'accroissement (tabl. 1) ;

b) que les taux de croissance maximum sont observés immédiatement après le premier maximum de la température minimale moyenne (fig. 5) ;

c) que plus des 2/3 de l'accroissement est réalisé en six semaines (fig. 5) ;

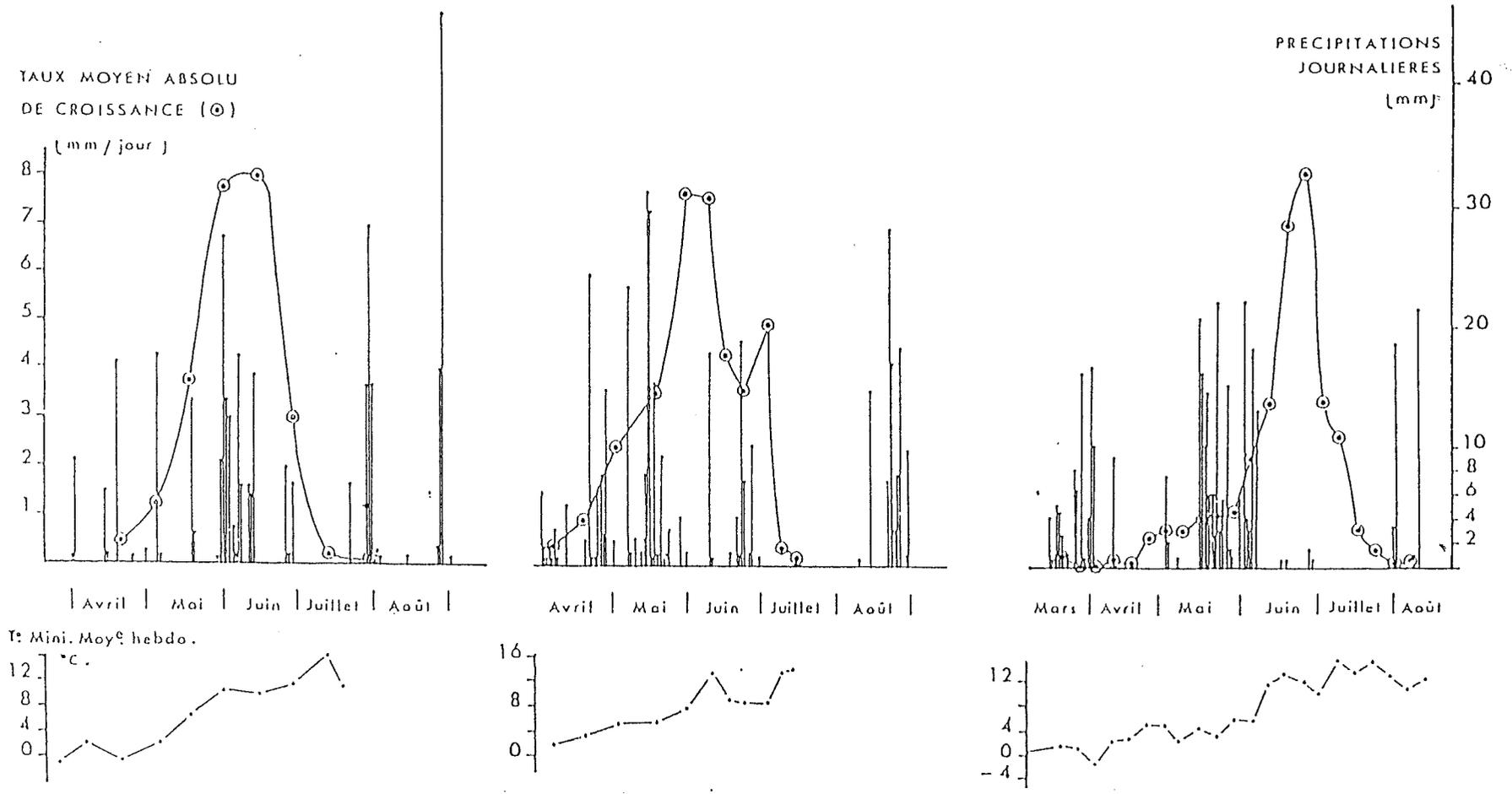
TABLEAU I

*Caractéristiques de l'élongation annuelle estimées par la fonction de Richards.*

*Parameters of shoot growth curves estimated by the Richard's function for 3 years.*

Année	Durée de l'élongation (Jour)	Taux de croissance absolu maximum (mm/J)	Taux de croissance absolu moyen (mm/J)	Valeur finale de l'asymptote* (mm)
1982 ...	52	10,66	6,65	348,35
1983 ...	77	7,08	4,75	368,14
1984 ...	60	6,52	4,13	249,16

\* Bourgeon non compris.



J.P. GUYON

FIG. 5

Taux de croissance observés et paramètres climatiques pour les années 1982, 1983 et 1984.  
 Observed growth rates and climatic parameters over 3 years.

d) que l'allongement du bourgeon est réalisé, en grande partie, avant la fin du mois d'août (fig. 6). Cet allongement qui traduit la formation d'entre-nœuds (mais qui peut aussi traduire un allongement de la partie stérile), peut se poursuivre jusqu'en octobre comme ce fut le cas en 1982. Il est d'ailleurs remarquable que ce prolongement de l'allongement du bourgeon coïncide avec une pluviométrie plus importante au mois de septembre 1982. L'essentiel du développement du bourgeon se réaliserait donc pendant les mois de juin et juillet.

Aucune corrélation significative n'est apparue entre le taux de croissance absolu sur une période (quinzaine ou semaine) et le total des précipitations de la période considérée. De même, il n'a pas été trouvé de relation (coefficient de corrélation =  $-0,0120$ ) entre la pluviométrie cumulée de la période d'élongation (mars à juillet) et l'allongement total de la pousse.

Par contre, un coefficient de corrélation de  $0,888$  (significatif au seuil de 1 p. 100) a été trouvé entre le taux moyen de croissance absolu journalier observé sur une semaine et la température minimale de la semaine pour la période du 6-3-1984 au 26-6-1984, c'est-à-dire jusqu'à la période de croissance maximum. Au-delà de cette date, le parallélisme entre température et taux de croissance n'existe plus. En ce qui concerne les années 1982 et 1983, la fréquence des observations n'a pas permis de trouver une corrélation aussi étroite qu'en 1984.

### 3.2. *Analyse des composantes de la croissance en hauteur*

Les principaux résultats sont regroupés dans le tableau 2.

L'essentiel de la pousse totale est constitué par l'accroissement de la partie feuillée. Les classements des moyennes des accroissements totaux annuels et des entre-nœuds présents sur la tige feuillée sont identiques.

Aux deux années de forte croissance (1982 et 1983) correspond un grand nombre d'entre-nœuds. A l'inverse, les années où l'on a constaté les plus faibles accroissements sont aussi celles où l'on dénombre le moins d'entre-nœuds (1979 et 1980).

Pour les années intermédiaires (1981 et 1984), bien que les longueurs totales de l'accroissement ne soient pas significativement différentes, le nombre d'entre-nœuds de 1984 est supérieur à celui de 1981 ; la différence significative de l'allongement moyen des entre-nœuds explique alors la similitude des accroissements totaux de ces deux années.

Les résultats de l'élongation des entre-nœuds sur différentes parties de la tige confirment ceux de KREMER & ROUSSEL (1982) - à savoir la croissance plus importante des entre-nœuds au milieu de la pousse feuillée, cette croissance intervenant au moment où les conditions climatiques sont les plus favorables.

Les relations entre les composantes ainsi que l'importance de chacune des composantes sont précisées au moyen des différents coefficients (tabl. 3).

TABLEAU 2

*Comparaison interannuelle des composantes de la croissance en hauteur.*

*Comparison over 6 years of height growth components.*

1) *Accroissement des différentes parties de la pousse annuelle (mm)  
et comparaison des moyennes (Test Duncan).*

Année	Partie stérile seuil 1 %	Année	Partie feuillée seuil 1 %	Année	Pousse totale (1) seuil 1 %
1983	42,62	1983	327,17	1983	388,70
1982	35,69	1982	320,31	1982	372,67
1979	30,97	1984	229,89	1984	284,76
1981	28,69	1981	225,93	1981	264,83
1984	28,67	1980	195,33	1980	234,63
1980	21,00	1979	163,77	1979	209,06

2) *Accroissement des entre-nœuds sur différentes parties de la tige feuillée (mm).*

Année	Allongement à la base seuil 1 %	Année	Allongement au milieu seuil 1 %	Année	Allongement au sommet seuil 1 %	Année	Allongement moyen seuil 1 %
1981	1,30	1981	1,30	1981	1,07	1981	1,24
1982	1,20	1982	1,23	1980	0,99	1983	1,18
1983	1,16	1983	1,21	1982	0,96	1982	1,18
1980	1,06	1980	1,18	1983	0,92	1980	1,15
1984	0,96	1984	0,98	1979	0,76	1984	0,96
1979	0,71	1979	0,83	1984	0,75	1979	0,89

3) *Dénombrement des entre-nœuds présents sur la pousse annuelle.*

Année	Nombre d'entre-nœuds partie feuillée seuil 1 %	Nombre de bourgeons seuil 1 %	Nombre d'écailles stériles (2) seuil 1 %	Nombre total d'entre-nœuds (2) seuil 1 %
1983	279,93	4,45	29,64	314,36
1982	272,03	4,07	23,79	299,90
1984	238,74	3,67	23,59	265,96
1981	184,86	3,66	10,28	198,04
1979	182,53	3,50	—	—
1980	170,00	3,23	—	—

(1) Bourgeon compris.

(2) Les mesures de 1979 et de 1980 n'étaient pas assez fiables pour être comptabilisées.

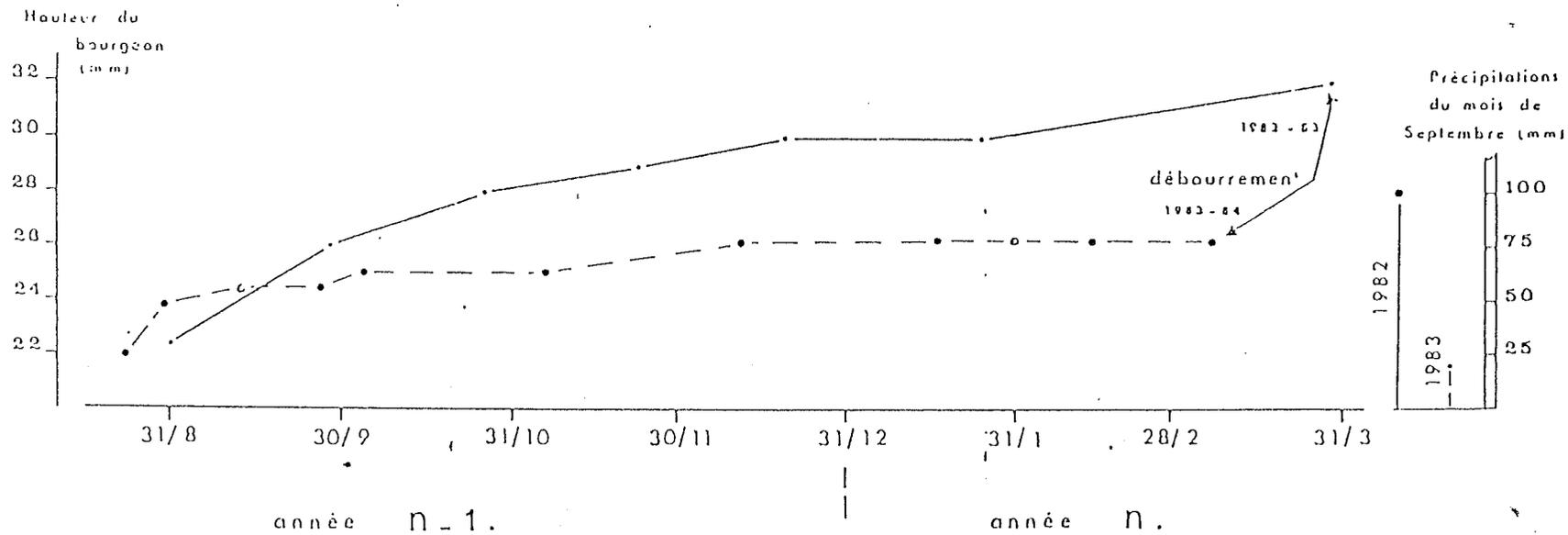


FIG. 6

*Croissance du bourgeon terminal pour deux années et précipitations du mois de septembre.*

*Growth curves of the terminal bud over two years and amount of September rainfall.*

TABLEAU 3

*Coefficients de pistes, de contribution et de corrélation  
pour les valeurs de Log NE et Log LME.*

*Variation of path, correlation and contribution coefficients of height growth components  
over 6 years.*

Année	Composantes	Coefficient de piste	Coefficient de contribution	Corrélation entre LA et LME ou LA et NE	Corrélation entre LME et NE
1979	Log NE	0,697	0,612	0,878**	+ 0,316 NS
	Log LME	0,527	0,388	0,732**	
1980	Log NE	0,880	0,618	0,702**	- 0,229 NS
	Log LME	0,718	0,382	0,532**	
1981	Log NE	0,752	0,463	0,615**	- 0,169 NS
	Log LME	0,798	0,537	0,671**	
1982	Log NE	0,774	0,590	0,763**	- 0,016 NS
	Log LME	0,647	0,410	0,634**	
1983	Log NE	0,884	0,640	0,723**	- 0,227 NS
	Log LME	0,710	0,360	0,508**	
1984	Log NE	0,771	0,664	0,863**	- 0,176 NS
	Log LME	0,520	0,336	0,649**	
Total 6 ans	Log NE	0,784	0,584	0,745**	- 0,062 NS
	Log LME	0,672	0,416	0,619**	

\*\* : Significatif à 1 p. 100.

NS : Non significatif.

LA = longueur de la pousse feuillée.

NE = nombre d'entre-nœuds de la partie feuillée.

LME = longueur moyenne d'un entre-nœud de la partie feuillée.

Quelle que soit l'année, une corrélation positive et significative existe d'une part entre LA et NE et d'autre part entre LA et LME.

A l'exception de l'année 1981, les coefficients de piste et de contribution de NE sont plus grands que ceux de LME, traduisant la part plus importante prise par la variation du nombre d'entre-nœuds dans la variation de la pousse terminale. Pour ce qui est de 1981, chacune des composantes apporte une contribution équivalente.

Ces résultats concordent avec ceux obtenus par A. KREMER & G. ROUSSEL (1982) et LASCoux (1984) sur pin maritime.

Au plan biologique, des corrélations négatives entre NE et LME traduiraient un phénomène de « compensation » entre ces deux composantes : l'allongement des entre-nœuds pourrait être d'autant plus important que le nombre d'entre-nœuds initiés

## CLIMAT ET CROISSANCE EN HAUTEUR DU PIN NOIR

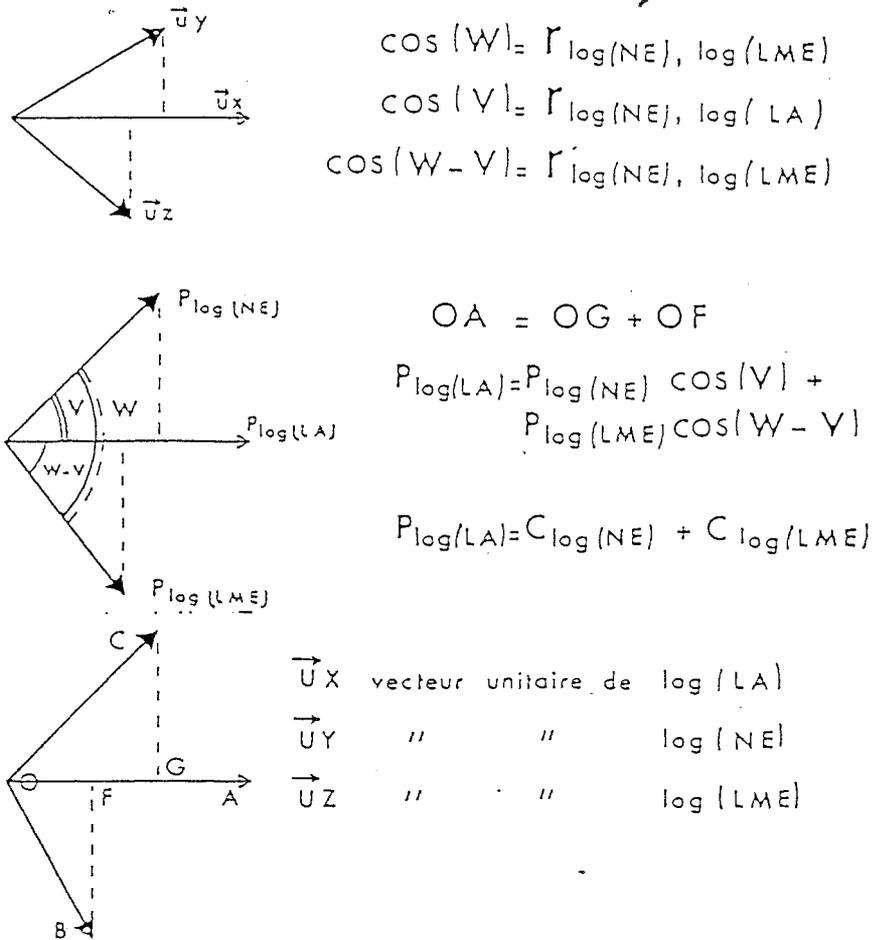


FIG: 7

*Représentation vectorielle du coefficient de piste de Log (LA), Log (NE), Log (LME).*

*Graphical representation of components analysis.*

est faible. Ce phénomène de compensation n'apparaît pas aussi clairement dans nos résultats. En effet les corrélations entre ces deux composantes changent de signe d'une année sur l'autre et ne sont jamais significatives.

### 3.3. Variables climatiques explicatives de la croissance en hauteur

Compte tenu de nos précédentes observations, les variables climatiques retenues pour expliquer l'accroissement total annuel en hauteur ( $H_T$ ) (tabl. 4 et fig. 8) sont :

a) Les précipitations cumulées de juin, juillet et septembre de l'année précédente ( $P_n - 1$ ). Le calcul des coefficients de corrélation simple entre la hauteur de l'accroissement l'année  $n$  et le total des précipitations de chacun des mois précédant cet accroissement fait apparaître que ce sont ces trois mois qui sont le mieux corrélés avec les accroissements totaux annuels.

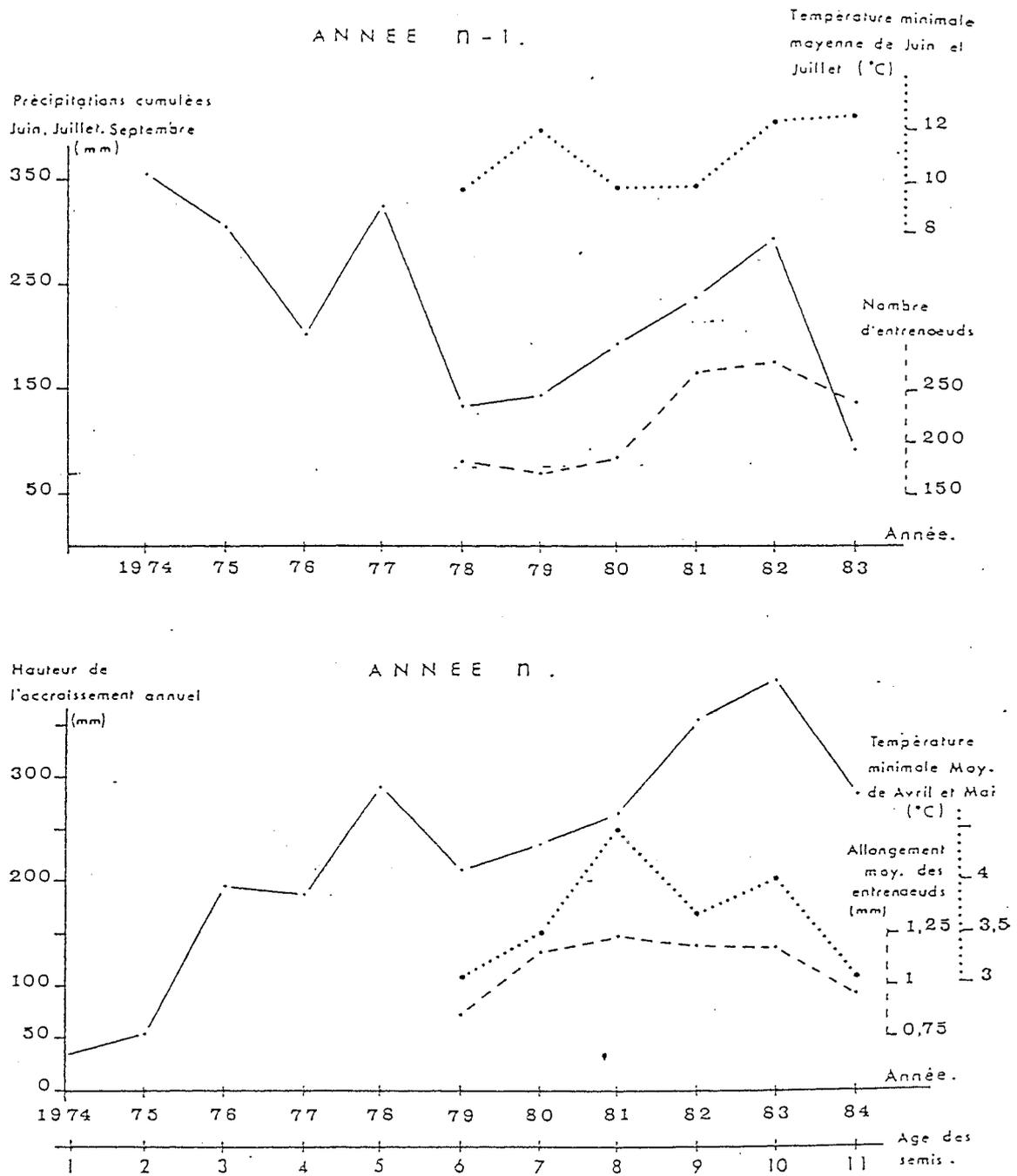


FIG. 8

*Evolution comparée des facteurs climatiques,  
des composantes de la croissance en hauteur et de l'accroissement total en hauteur.  
Graph of climatic parameters, annual height increment and its components.*

# CLIMAT ET CROISSANCE EN HAUTEUR DU PIN NOIR

TABLEAU 4

*Coefficients de corrélation entre les composantes de la croissance en hauteur et les paramètres climatiques. Equations des régressions multiples.*

*Correlation coefficients between height growth components and climatic parameters. Multiple regression analysis.*

*Equations de régressions multiples linéaires :*

*nombre de d.d.l.*

$$\begin{aligned}
 H_T &= -201,4 + 1,17 NE + 147,7 LME + 0,32 Pn - 1 & (R = 0,999^{**}) & (3 \text{ et } 2) \\
 H_T &= 109,6 + 0,9464 Pn - 1 & (R = 0,861^*) & (1 \text{ et } 4) \\
 H_T &= 19,9 + 15,07 Pn - 1 + 1,123 Tn - 1 - 29,23 Tn & (R = 0,917 \text{ NS}) & (3 \text{ et } 2) \\
 NE &= 332,3 + 0,66 Pn - 1 - 62,32 Tn - 1 & (R = 0,767 \text{ NS}) & (2 \text{ et } 3)
 \end{aligned}$$

Facteurs climatiques	Composantes de la croissance en hauteur		
	Hauteur de l'accroissement annuel ( $H_T$ )	Nombre d'entre-nœuds (NE) de la poussée feuillée	Allongement moyen (LME) de la pousse feuillée
Température minimale moyenne des mois de juin et juillet de l'année $n - 1$ ( $Tn - 1$ )	—	0,270 NS (1)	—
Précipitations cumulées des mois de juin, juillet et septembre de l'année $n - 1$ ( $Pn - 1$ )	0,861* (1)	0,592 NS (1) 0,927** (2)	—
Température minimale moyenne des mois d'avril et mai de l'année $n$ ( $Tn$ )	0,430 NS (1)	—	0,807* (3)

\* : Significatif à 5 p. 100.

\*\* : Significatif à 1 p. 100.

NS : Non significatif.

d.d.l. : Degré de liberté.

(1) Coefficient calculé sur 6 ans.

(2) Coefficient calculé pour la période 1980-1983.

(3) Coefficient calculé sur 3 ans (1981-1983).

Les coefficients de corrélation non significatifs sont de 0,443, 0,405 et 0,709 respectivement pour juin, juillet et septembre. En ce qui concerne le mois d'août, le coefficient de corrélation trouvé est de  $-0,261$ . Les précipitations orageuses qui arrivent régulièrement vers la mi-août tombent sur un sol sec et provoquent un important ruissellement. Les végétaux ne profitent donc que partiellement de ces pluies. L'initiation ralentit vers cette époque et peut se poursuivre jusqu'en décembre (comme ce fut le cas en 1982) si les conditions climatiques sont favorables. Ces différentes observations expliquent d'une part l'importance des pluies de septembre sur l'initiation et, d'autre part, l'absence de corrélation entre la croissance en hauteur d'une année et les précipitations du mois d'août de l'année précédente.

b) La température minimale ( $T_n$ ) des mois d'avril et mai, période de début et de milieu d'élongation.

c) La température minimale ( $T_n - 1$ ) des mois de juin et juillet de l'année précédente, période d'initiation des entre-nœuds.

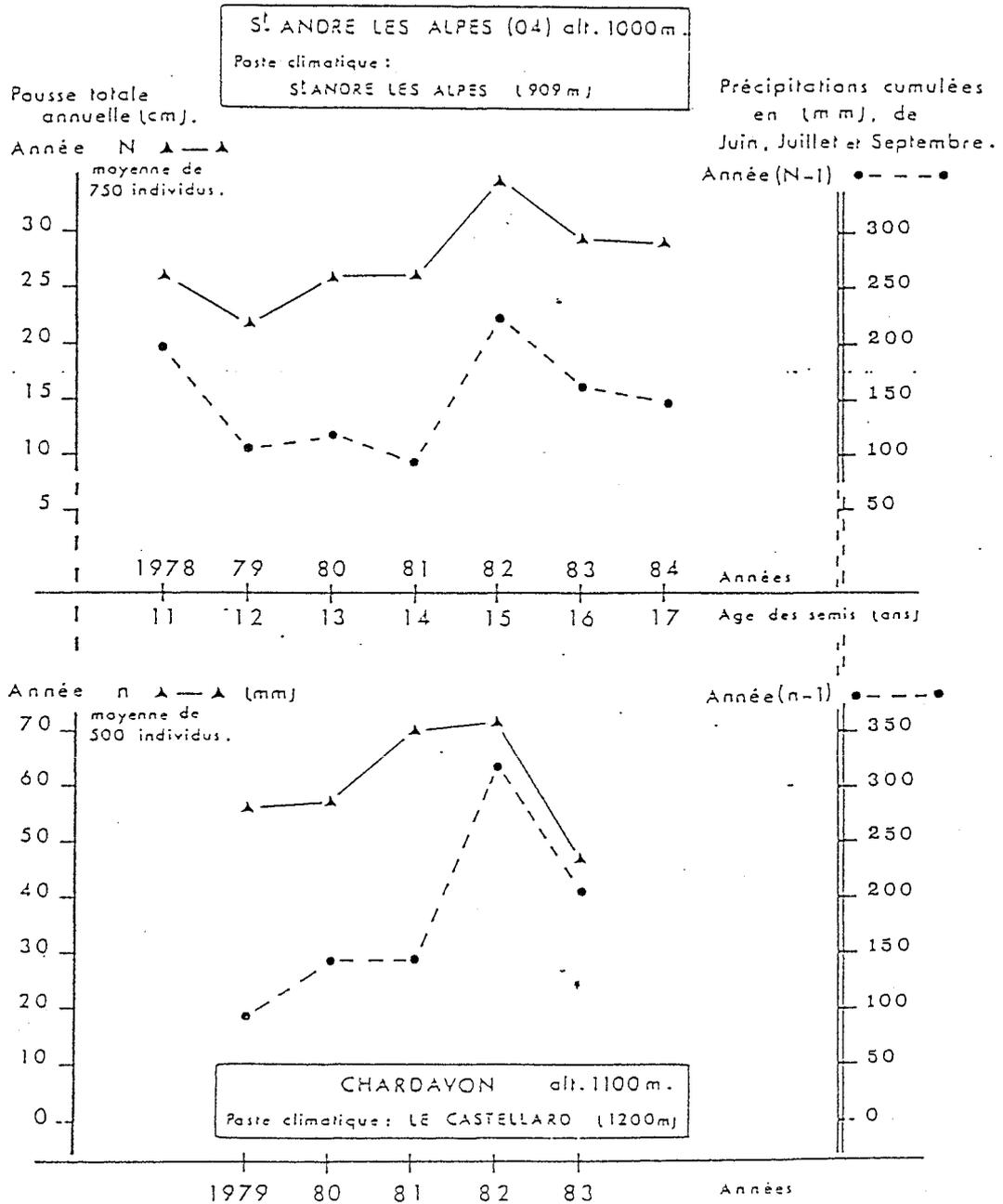


Fig. 9

*Précipitations et croissance en hauteur sur 2 dispositifs des Alpes de Haute-Provence.*

*Variation of annual shoot length and cumulated rainfalls of June, July and September of the previous years at two forest sites.*

## CLIMAT ET CROISSANCE EN HAUTEUR DU PIN NOIR

Les corrélations significatives obtenues entre  $P_n - 1$  et  $H_T$ ,  $P_n - 1$  et le nombre d'entre-nœuds de la pousse feuillée-NE; et enfin,  $T_n$  et la longueur moyenne des entre-nœuds de la pousse feuillée LME, confirment d'une part l'importance des précipitations de l'année précédente dans la constitution de la pousse terminale et d'autre part l'influence de  $T_n$  sur LME.

La diminution du coefficient de corrélation entre  $P_n - 1$  et NE quand on passe de 4 à 6 années d'observation ainsi que le fait que la corrélation sur 6 années calculée entre  $P_n - 1$  et  $H_T$  soit meilleure qu'entre  $P_n - 1$  et NE incitent à formuler des hypothèses quant aux variations des potentialités d'initiation en fonction de l'âge. On peut en effet penser, compte tenu de l'allure générale des courbes de croissance en hauteur, que les potentialités d'initiation augmentant avec l'âge pendant la phase juvénile, un même niveau de pluviométrie n'aura pas le même effet sur des semis que sur des arbres plus âgés. Il apparaît donc que les faibles précipitations de 1983 n'ont pas été aussi fortement accusées par les arbres que celles de 1978 et 1979, ce qui expliquerait l'absence de signification du coefficient de corrélation quand on intègre ces 2 années dans le calcul de la régression.

Les équations de régression rassemblées dans le tableau 4 montrent que l'accroissement total en hauteur d'une année peut s'expliquer par la combinaison des 3 paramètres climatiques décrits plus haut. L'absence de signification des coefficients de corrélation multiple s'explique par le faible nombre des mesures dont nous disposons (6 années).

Le même type de relation entre  $P_n - 1$  et  $H_T$  a été également mis en évidence sur deux dispositifs d'étude de la régénération naturelle du pin noir situés dans les Alpes-de-Haute-Provence (fig. 9). Si la relation s'avère évidente pour Saint-André-les-Alpes (régénération naturelle après incendie), elle est beaucoup moins nette pour Chardavon. Le fait que la régénération sur ce dernier dispositif ait été obtenue par coupes progressives (la coupe définitive ayant eu lieu en 1983) et l'éloignement du poste climatique peuvent expliquer dans ce cas l'absence de relations étroites entre  $H_T$  et  $P_n - 1$ .

### 4. Discussion et conclusion

Les mesures et observations effectuées sur 6 ans permettent donc de préciser la part de chacune des composantes (NE et LME) dans la constitution de la pousse feuillée ainsi que les mécanismes de croissance en hauteur du pin noir d'Autriche en fonction des conditions climatiques, à savoir :

1) L'importance de NE dans la constitution d'une pousse feuillée et par conséquent de l'accroissement total en hauteur puisque celui-ci est en grande partie expliqué par la longueur de la tige feuillée.

En schématisant, le nombre d'entre-nœuds contribue pour 60 p. 100 à la constitution de la pousse, l'allongement moyen des entre-nœuds contribue, lui, pour 40 p. 100. Cette répartition de la contribution diffère de celle obtenue sur pin maritime dans les Landes par LASCoux (1984) qui observe une contribution plus élevée du nombre d'entre-nœuds. Cette différence pourrait s'expliquer par des effets plus marqués, en région méditerranéenne, de la sécheresse sur l'initiation des entre-

nœuds. De la même façon, on pourrait expliquer l'absence de corrélation significative entre le nombre d'entre-nœuds et l'allongement moyen d'un entre-nœud. L'indépendance entre ces deux variables laisse supposer qu'il n'existe pas de phénomène de « compensation » comme il a été mis en évidence sur d'autres espèces.

2) L'influence des précipitations de juin, juillet et septembre de l'année précédente, sur NE. CLÉMENTS (1970) sur *Pinus resinosa* note que la présence d'eau libre dans le sol pendant la phase d'initiation est plus importante que pendant la phase d'élongation. De même SUCOFF (1971) toujours sur *Pinus resinosa* note que l'absence d'eau peut aller jusqu'à arrêter l'initiation.

Les années de meilleure croissance semblent être liées à la possibilité de continuer l'initiation à la fin de l'été et au début de l'automne. KREMER & ROUSSEL (1985) remarquent sur des provenances de pin maritime que la supériorité des provenances atlantiques est due à la fois à une plus grande durée d'initiation et à un plus fort taux de croissance absolu que chez les autres provenances.

3) Le rôle prépondérant des températures minimales sur l'allongement des entre-nœuds. Les effets à court terme d'une baisse de la température moyenne journalière de l'air sur les taux de croissance ont été mentionnés par de nombreux auteurs dont LARSON (1967), BOYER (1970) sur *Pinus taeda*, ODIN H. (1972) sur pin sylvestre, PIÉTARINEN *et al.* (1982). Aux deux années de plus faible élongation moyenne des entre-nœuds (1979 et 1984) correspondent les températures minimales les plus faibles de nos 6 années d'observation. Le rang de classement de 1981 est dû, pour la plus grande part, à un fort taux d'allongement coïncidant avec une température minimale élevée en début et au milieu de la période d'élongation. Cependant, un faible nombre d'entre-nœuds dont l'élongation serait importante ne saurait produire un accroissement total en hauteur identique à celui issu d'un grand nombre d'entre-nœuds dont l'allongement moyen serait plus faible.

La prévision de la production en fonction des précipitations de juin, juillet et septembre de l'année précédente apporterait aux modèles de croissance du pin noir d'Autriche une partie des bases biologiques qui leur font actuellement défaut.

A terme, ce sont les relations indépendantes de la sylviculture (comme la liaison âge-hauteur) qui pourraient être améliorées en y intégrant un indice climatique qui tiendrait compte des précipitations pendant la période d'initiation et (ou) des températures minimales de la période d'élongation.

Nos mesures ne concernent que des jeunes peuplements, elles demandent donc à être complétées par des observations sur des peuplements adultes. De plus une étude en cours sur les taux d'initiation devrait permettre d'améliorer nos connaissances sur l'époque, la durée et l'intensité de ce mécanisme biologique.

*Reçu en janvier 1985.*

*Accepté en juin 1985.*

#### Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement :

— MM. J. TOTH et M. TURREL qui ont mis en place le dispositif expérimental et réalisé certaines mesures dendrométriques utilisées ici ;

— M<sup>me</sup> R. CHIAPALE, qui a réalisé la frappe ;

— M. J. BETTACHINI qui a exécuté les graphiques ;

enfin MM. BIROT et DUCREY de la Station de Sylviculture méditerranéenne et A. KREMER du Laboratoire d'Amélioration des Arbres forestiers à Pierroton qui ont bien voulu relire le manuscrit et nous faire part de leurs remarques.

# CLIMAT ET CROISSANCE EN HAUTEUR DU PIN NOIR

## Summary

### *Effects of climatic factors on height growth components in Austrian black pine (Pinus nigra ssp. nigricans Arn.)*

Weekly (or biweekly) leader shoot growth was assessed over 3 growing seasons (1982-1984) and annual shoot length was measured over 6 years (1979-1984) for a 30 seedlings (age : 11 years) sampled in a naturally regenerated stand of black pine, located at Mont Ventoux in southern France.

The number of internodes (stem units) was assessed over the same period (1979-1984).

Annual shoot length of a given year appeared as mainly controlled by the number of internodes initiated during the summer of the previous year. Investigations of climatic factors taking place during the assumed initiation stage, have shown a significant correlation between the annual leader shoot length and the cummulated rainfall of June, July and September of the previous year. By contrast, the correlations between temperature factors during the assumed time of initiation and number of initiated internodes of the same year were not significant. The weekly shoot growth was significantly related to the average of minimum air temperature of the same period, at the time of height growth, that is to say April and May.

Finally the possibility of integrating these results into growth models is discussed.

*Key words* : Height growth, morphogenesis, morphogenetic cycle, growth rate, temperature, rainfall, Pinus nigra, cataphyll initiation, stem unit elongation.

## Références bibliographiques

- BOYER W.D., 1970. Shoot growth Patterns of young Loblolly Pine. *For. Sci.*, 16 (4), 472-482.
- CANNELL M.G.R., 1978. Component of conifer shoot growth. In *Proceedings of the 5th North American forest biology workshop*. Eds. Hollins C.A., Squillace A.E., 313-318, Univ. Flor. Gainesville.
- CAUSTON Dr., VÉNUM J.C., 1981. *The biometry of plant growth*. Edward Arnold, 307 p.
- CLÉMENTS J.R., 1970. Shoots responses of young red pine to watering applied over two seasons. *Can. J. Bot.*, 48, 75-80.
- DEBAZAC E.F., 1963. Morphologie et sexualité chez les pins. *Rev. For. Fr.*, 14 (4), 213-303.
- GARRETT P.W., ZAHNER R., 1973. Fascicle density and needle growth responses of red pine to water supply over two seasons. *Ecology*, 54, 1328-1334.
- KREMER A., 1981. Déterminisme génétique de la croissance en hauteur du pin maritime (*Pinus Pinaster* Ait.). I. Rôle du polycyclisme. *Ann. Sci. For.*, 38 (2), 199-222.
- KREMER A., 1981. Déterminisme génétique de la croissance en hauteur du pin maritime (*Pinus Pinaster* Ait.). II. Comportement interannuel. Interaction génotype X année. *Ann. Sci. For.*, 38 (3), 331-355.
- KREMER A., LARSON P.R., 1983. Genetic control of height growth components in Jack pine seedlings. *Forest sci.*, 29 (3), 451-464.
- KREMER A., ROUSSEL G., 1982. Composantes de la croissance en hauteur chez le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). *Ann. Sci. For.*, 39, 77-98.
- KREMER A., ROUSSEL G., 1985. Décomposition de la croissance en hauteur. Variabilité géographique des composantes morphogénétiques et phénologiques. A.S.F. (sous presse).

- LANNER R.M., 1968. *The pine shoot primary growth system*. Ph. D. Thesis, Univ. Minn, St-Paul, 136 p.
- LARSON P.R., 1967. Effects of temperature on the growth and wood formation of tow pinus resinosa sources. *Silvae Genetica*, 16 (2), 58-65.
- LASCOUX D., 1984. *Décomposition de la croissance en hauteur du pin maritime (Pinus pinaster Ait). Aspects morphogénétiques et génétiques*. Mémoire de fin d'études à l'E.N.I.T.E.F., 81 p.
- ODIN H., 1972. Studies of the increment rhythm of scots pine and Norway spruce plants. *Studia Forestalia Suesica*, 97, 31 p. Eds. SKOGSHOGSKOLAN Royal college of forestry Stockholm.
- OWENS J.N., 1984. Bud development in Grand Fir (*Abies grandis*). *Can. J. For. Res.*, 14, 575-588.
- PIETARINEN I., KANNINEN M., HARI P., KELLOMAKI S., 1982. A simulation model for daily growth of shoots, needles, and stem diameter in Scots Pine trees. *For. Sci.*, 28 (3), 573-581.
- POLLARD D.F.W., LOGAN K.T., 1977. The effects of light intensity, photoperiod, soil moisture potential and temperature on bud morphogenesis in *Picea species*. *Can. J. For. Res.*, 7, 415-421.
- RICHARDS F.J., 1959. A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.*, 10, 290-300.
- SUCOFF E., 1971. Timing and rate of bud formation in *Pinus Resinosa*. *Can. J. Bot.*, 49, 1821-1832.
- TOTH J., 1984. (Communication personnelle).

PUBLICATION 4

*Dépérissement du pin maritime (Pinus pinaster Ait.) en Vendée.*

*Les cause écologiques.*

JP Guyon,, (1991)

*Ann. Sc. For., 48 : 333-346.*

## Dépérissement du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait) en Vendée. Les causes écologiques

JP Guyon

avec la collaboration technique de H Magnin

ONF, Département des recherches techniques, Interrégion Ouest,  
BP 521 72017 Le Mans Cedex, France

(Reçu le 7 octobre 1990; accepté le 24 janvier 1991)

**Résumé** — Nous comparons les données dendrométriques, et écophysiological (nutrition minérale) de 10 couples de placette (saine/dépérisante) de peuplements de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait) de la forêt domaniale des Pays de Monts (Vendée). Nous avons mis en évidence l'influence néfaste des pluies d'hiver et de printemps sur la croissance radiale, ainsi que la présence de 2 origines génétiques (Aquitaine et Péninsule Ibérique). Nous montrons que les rapports calcium/sodium et potassium/sodium dans les aiguilles discriminent aussi bien les populations dépérisantes et saines que les populations aquitaines et ibériques. Enfin, une analyse multivariable faisant intervenir les caractères de croissance, de peuplement et de nutrition minérale, permet de regrouper les populations selon leur état sanitaire et leur origine génétique. Ces résultats suggèrent que les dépérissements observés sont le résultat d'une sécheresse physiologique induite par un excès de sodium, consécutif à de fortes pluviométries hivernales : la réponse des arbres à cet excès de sodium différerait selon leur origine génétique.

dépérissement / dendrochronologie / écophysiological / *Pinus pinaster* / dune côtière / Vendée

**Summary**— Maritime pine forest dieback on North Atlantic coastal dunes. Stand and ecophysiological data sets from 20 maritime pine plots, have been compared. These plots were stratified into 2 groups by degree of vitality: healthy and declining. Using a stepwise multiple regression we found a negative correlation between the radial growth index of one year and wet winters of the previous year. Another observation was that these forests are compound in origin, with 2 kinds of provenance, "Aquitaine" and "Iberian". The foliar calcium/sodium and potassium/sodium ratio in the needles differentiate both the healthy vs declining populations and the 2 provenances. Results of a principal components analysis suggested that maritime pine forest decline is a climate provenance interaction phenomenon due to sodium toxicity.

dieback / dendrochronology / ecophysiology / *Pinus pinaster* / coastal dune / Vendée

## INTRODUCTION

Le mauvais état physiologique du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait) sur la côté atlantique concernerait actuellement plus de 5 000 ha dans les forêts domaniales des dunes côtières, depuis la presqu'île de Quiberon (Morbihan) jusqu'à l'île d'Oléron (Charente-maritime). Ce dépérissement, qui se traduit par un jaunissement et une chute prématurée des aiguilles, pouvant induire la mort de l'arbre, a déjà fait l'objet d'observations il y a une vingtaine d'années (Bonneau, 1969; Rivaillon, 1971). Pendant une vingtaine d'années, de tels faciès de dépérissement n'ont plus été observés. L'ampleur et la gravité du phénomène — qui est réapparu nettement depuis 1933 — ont imposé l'ouverture, en 1988, d'un programme de recherches dont l'un des volets concerne la recherche des causes d'origine abiotique.

Les observations de Bonneau (1969) et l'étude de Boudaud (1986) avaient en effet pour conclusion que ce dépérissement était plutôt dû à des causes d'origine écologique (climat, sol, sylviculture) qu'à des insectes ou des champignons.

Les milieux géologiques et pédologiques dans lesquels s'observent ces dépérissements sont très divers. Dans l'île d'Oléron (Charente-maritime), la forêt domaniale des Saumonards touchée à plus de 30% de sa surface par ce dépérissement (INRA, 1988), est située sur des dunes récentes, qui reposent sur des calcaires argileux et des marnés du Portlandien supérieur. La forêt de Saint-Trojan (Charente-Maritime), au sud de l'île d'Oléron, qui ne subit pas ce type de dépérissement, est assise sur le même substrat que la forêt des Saumonards. La forêt domaniale des Pays de Monts (Vendée) est elle, sise sur des dunes qui elles-mêmes, reposent sur les marais flandriens.

L'objectif de cette étude est d'une part, de faire le point sur le rôle des facteurs écologiques dans le processus de dépérissement, et d'autre part, de fournir une explication des mécanismes physiologiques qui conduisent au jaunissement. La connaissance de ces mécanismes doit permettre d'une part, de savoir si le pin maritime est actuellement à sa place dans ces milieux, et d'autre part, de pouvoir conseiller les forestiers dans la gestion de ce dépérissement.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### *Choix des placettes et données stationnelles*

Le domaine d'étude concerne la forêt domaniale des Pays de Monts (Vendée). Nous avons adopté la méthode des couples de placette (saine/dépérisante) utilisée dans le cas du dépérissement de la sapinière vosgienne (Becker et Lévy, 1988).

À partir de photographies aériennes en infrarouge couleur au 1/5 000, prises dans le courant de l'été 1989 par le laboratoire de télédétection de l'INRA à Bordeaux (INRA, 1989), il a été repéré 10 couples de placette (saine/dépérisante), soit 20 placettes numérotées de 1 à 20. Les numéros pairs correspondent aux placettes saines, et les numéros impairs aux placettes dépérisantes. Chaque placette est de surface variable. La limite de la placette est déterminée par le dernier des 20 arbres dominants à partir du centre de la placette, choisi arbitrairement.

L'état sanitaire est apprécié selon le degré de jaunissement des arbres (ONF, 1988). Une placette saine est une placette où la totalité des houppiers de tous les arbres de la placette sont verts. Une placette est jugée dépérisante quand tous les arbres de cette placette ont au moins 50% de leur houppier jaune.

Chaque couple de placette se situe dans des conditions de station aussi homogènes que possible, selon le plan d'expérience décrit dans le

tableau I. Les seules données stationnelles recueillies sont des analyses pédologiques. Ces analyses concernent les horizons A des 10 couples de placette et les horizons C de 4 de ces 10 couples. Les analyses concernent les éléments majeurs (K, Mg, Ca, Na) et les oligo-éléments (Cu, B, Fe – total et facilement extractible –).

Ont été aussi analysés : le calcaire total, la matière organique, le calcaire actif, ainsi que les caractéristiques physiques de ces sols.

### Observations sur les arbres

L'origine génétique des arbres des placettes a été déterminée par analyse des tissus corticaux des jeunes rameaux de l'année de 30 arbres de chaque placette, selon la méthode décrite par Baradat et Marpeau-Bezard (1988).

Les caractéristiques dendrométriques principales des placettes ont été relevées. Nous avons réalisé un inventaire en plein, sur 5 ou 10 ares (selon la densité du peuplement). Nous avons mesuré les diamètres (à 1,3 m) de tous les arbres présents sur cette surface et les hauteurs des 20 arbres dominants de la placette.

Des analyses dendrochronologiques ont été faites sur 400 carottes de sondage (20 arbres dominants par placette). Les données climatiques (températures et pluviométries mensuelles) proviennent de la station de Nantes Petit-Port (44). Nous avons utilisé, dans cette étude, l'indice de croissance relatif défini par Van Deusen et Koretz (1988) comme le logarithme népérien du rapport  $(R(A)/R(A-1))$ ,  $R(A)$  représente la largeur d'un cerne élaboré l'année  $n$  et  $R(A-1)$ , représentant la largeur du cerne élaboré l'année  $n - 1$ . Ce rapport représente bien les variations annuelles de croissance (indépendamment de l'âge du cerne) et semble

Tableau I. Caractéristiques du réseau de couples. L'âge estimé est celui des archives. L'âge réel est l'âge moyen à 1,3 m calculé sur 20 carottes de sondage (soit 20 arbres) par placette.

Situation géographique	Classe d'âge présumé (1) (en années)	Âge réel moyen (2) (en années)	État sanitaire	N° de code (origine)	
Littoral (soit à moins de 200 m du bord de mer)	20/40	16	Sain	7 (ibérique)	
		24	dépérissant	8 (ibérique)	
		22	sain	17 (ibérique)	
		21	dépérissant	18 (ibérique)	
	40/60	31	Sain	19 (ibérique)	
		33	dépérissant	20 (ibérique)	
	60 et +	45	Sain	15 (aquitain)	
		57	dépérissant	16 (aquitain)	
	Intérieur	20/40	48	Sain	1 (ibérique)
			46	dépérissant	2 (ibérique)
26			sain	3 (ibérique)	
23			dépérissant	4 (ibérique)	
40/60		40	Sain	13 (aquitain)	
		38	dépérissant	14 (aquitain)	
		43	sain	5 (ibérique)	
		52	dépérissant	6 (ibérique)	
60 et +		86	Sain	9 (aquitain)	
		96	dépérissant	10 (aquitain)	
		91	sain	11 (ibérique)	
		98	dépérissant	12 (ibérique)	

être le meilleur indice à corrélérer aux variations climatiques (Van Deusen, 1988).

Les prélèvements de rameaux feuillés pour la détermination d'éventuelles carences ou toxicités ont été réalisés en septembre 1989. Nous avons fait analyser pour chaque placette un échantillon «moyen» constitué de rameaux prélevés sur 10 individus différents, choisis au hasard sur la placette.

En outre, pour 3 placettes, nous avons fait analyser dix individus séparément. Les éléments analysés sont les éléments majeurs (N, P, K, Ca, Na, Mg) ainsi que B, Cu, Fe, Mn, Zn et S. Ces analyses ont été réalisées par le Laboratoire d'analyses végétales de l'INRA à Bordeaux (Gironde).

### *L'analyse des données*

Afin de connaître les variables climatiques explicatives de la croissance en diamètre, nous réalisons une régression multiple pas à pas. On compare ensuite les placettes saines et dépérissantes sur la base des résultats moyens des analyses foliaires, pédologiques et des données dendrométriques.

Une analyse en composantes principales permet de regrouper entre elles les placettes pour lesquelles les valeurs des caractères étudiés précédemment sont proches les unes des autres. À partir des résultats de ces analyses, on peut formuler des hypothèses sur les mécanismes physiologiques qui conduisent au jaunissement.

## RÉSULTATS

### *Une forêt composée de plusieurs origines génétiques*

La figure 1 donne la dispersion dans le plan 1/2 des centroïdes des 20 placettes analysées. Il est toujours difficile de déterminer avec précision les limites entre les différents groupes géographiques.

Cependant, nous avons distingué les 2 groupes suivants :

- le groupe des placettes aquitaines : 9, 10, 13, 14, 15 et 16;
- le groupe des placettes d'origine ibérique : 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 11, 12, 17, 18, 19 et 20.

La répartition des placettes dans les différents groupes est indépendante de leur position par rapport à la mer et de l'âge des peuplements. Ce classement des placettes est légèrement différent de celui réalisé par le Laboratoire d'amélioration des arbres forestiers de l'INRA à Pierroton (Gironde). En effet, nous avons regroupé sous l'appellation «Aquitaine» des peuplements issus vraisemblablement d'un mélange «Aquitaine» et «Péninsule ibérique».

### *Le rôle de l'interaction climat/provenance génétique sur le dépérissement*

Les indices de croissance relatifs (ICR) négatifs des arbres des placettes actuellement dépérissantes d'origine ibérique sont significativement plus grands que les ICR négatifs des arbres des placettes actuellement saines d'origine Aquitaine (Laumailié, 1990). En d'autres termes, les ralentissements de la croissance radiale sont plus accusés chez les populations ibériques dépérissantes que chez les populations aquitaines saines.

Dans un premier temps, nous avons cherché quelles étaient les variables climatiques les mieux corrélées (individuellement) à l'ICR. Nous avons ensuite modélisé cet indice de croissance en fonction de ces variables climatiques, dans le cadre d'une régression multiple pas à pas.

Les tableaux II et III donnent respectivement le classement des variables par

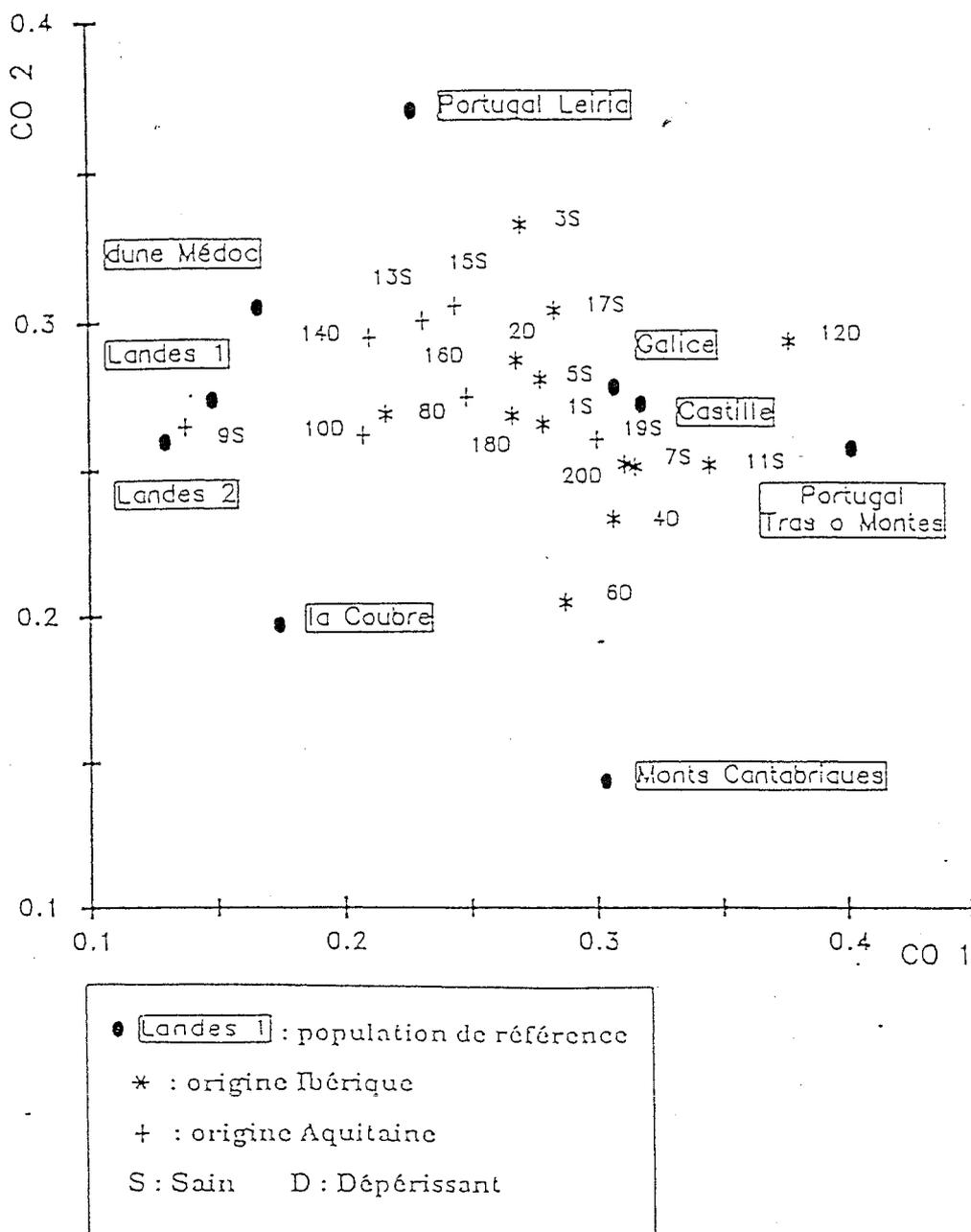


Fig 1. Situation, en fonction du profil terpénique, des 10 couples de placette (sain/dépérisant), par rapport à des peuplements d'origine génétique connue.

ordre de priorité explicative et les résultats de la régression multiple. Les facteurs climatiques expliquent 53% de la variance totale. Le coefficient de corrélation entre le modèle et les valeurs observées est de

0,73 (significatif à 1%). La représentation des variations de croissance radiale en fonction du climat est donc très satisfaisante, comme l'atteste le schéma de la figure 2.

Tableau II. Corrélations entre l'indice de croissance relatif de l'année  $n$  et les paramètres climatiques.

Numéro ordre	Nature de la variable	Corrélation (R)
1	Pluviométrie cumulée de janvier à juillet de l'année $n - 1$ (JVAJT1)	- 0,51
2	Pluviométrie cumulée d'avril à septembre de l'année $n$ (ASN)	+ 0,43
3	Température moyenne de mai à juillet de l'année $n - 3$ (MIJT3)	- 0,34
4	Température moyenne de juillet à octobre de l'année $n - 2$ (JTOM2)	+ 0,16
5	Pluviométrie de septembre de l'année $n - 3$ (S3)	- 0,20
6	Température moyenne de mai à octobre de l'année $n$ (MIOMN)	- 0,27
7	Pluviométrie cumulée de juin, à août de l'année $n - 2$ (JATN2)	- 0,20

Tableau III. Résultats de la régression progressive entre l'indice de croissance relatif et les paramètres climatiques. Les abréviations des variables sont celles du tableau II.

Variable	Paramètre	$R^2$ (partiel)	$R^2$ (modèle)	TEST F (signif)
Constante	0,537137		01,42	(25%)
JVAJT1	- 0,000 068	0,26	0,26	34,40 (1%)
ASN	0,000 072	0,12	0,38	19,15 (1%)
MIJT3	- 0,000 995	0,05	0,43	09,17 (1%)
JTOM2	0,000 852	0,03	0,46	05,53 (1%)
S3	- 0,000 087	0,03	0,50	06,45 (1%)
MIOMN	- 0,000 495	0,01	0,51	02,53 (10%)
JATN2	- 0,000 033	0,02	0,53	03,02 (10%)

Il est surprenant de constater que la pluviométrie cumulée des mois de janvier à juillet de l'année  $n - 1$  (qui explique près de la moitié du modèle) est corrélée négativement à l'ICR des arbres calculé l'année  $n$ . On serait tenté d'interpréter cela de la manière suivante : par construction même, l'ICR l'année  $n$  est d'autant plus négatif que la croissance l'année  $n - 1$  est importante. Cependant, une corrélation négative (non significative) existe entre la croissance absolue moyenne l'année  $n$  et la pluviométrie cumulée de janvier à juillet de l'année  $n$ . Il en va de même pour la pluviométrie de certains mois des années  $n - 2$  et  $n - 3$ .

Les résultats concernant la pluviométrie de l'année  $n$ , ainsi que ceux concernant les températures, sont plus logiques. Une apparente contradiction semble exister dans le fait que les pluies cumulées des mois d'avril à septembre d'une année donnée influent positivement sur l'indice de croissance radiale de cette année-là, et négativement sur la croissance radiale de l'année suivante. Nous faisons l'hypothèse que l'effet positif des pluies de printemps et d'été d'une année donnée entraîne une croissance radiale importante en fin de saison de végétation cette année-là, mais un début de croissance ralenti l'année suivante.

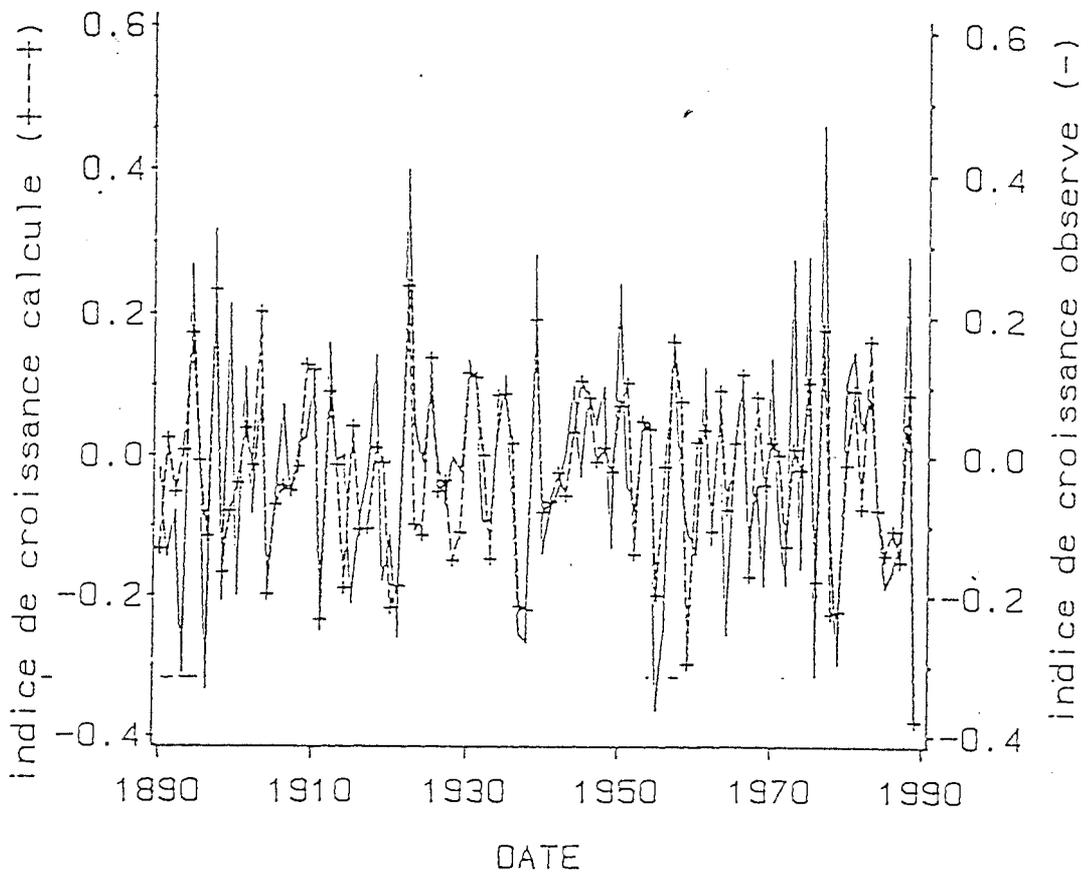


Fig 2. Indices de croissance observés (trait plein) et calculés (tiretés) au moyen de variables climatiques.

*Sodium et calcium des aiguilles différent selon la provenance et l'état sanitaire*

Les résultats des analyses foliaires sont décrits, élément par élément, et dans une analyse multivariable, par Magnin (1990). Les résultats les plus significatifs de cette étude, montrent que la discrimination des populations saines et dépérissantes se fait sur les taux de sodium et de calcium dans les feuilles. Nous avons calculé les rapports  $Ca^+/Na^+$  et  $K^+/Na^+$  pour les populations saines et dépérissantes et pour les populations ibériques et atlantiques (ta-

bleau IV). Le tableau V compare les mêmes éléments mais par catégorie d'origine génétique et d'état sanitaire.

D'une manière générale, nous constatons :

- que les rapports  $Ca^+/Na^+$  et  $K^+/Na^+$  des aiguilles d'arbres sains sont supérieurs aux rapports  $Ca^+/Na^+$  et  $K^+/Na^+$  des aiguilles d'arbres dépérissants;
- que les valeurs les plus faibles de  $Na^+$ , ainsi que les rapports les plus élevés de  $Ca^+/Na^+$  et  $K^+/Na^+$  se trouvent chez les populations aquitaines;
- que les valeurs de cette population, constituée des arbres d'origine Aquitaine

Tableau IV. Teneur moyenne en éléments minéraux dans les aiguilles d'un an pour différentes populations.

Élément	Ibériques	Aquitains	Sains	Dépérissants
Calcium (%)	0,24	0,26	0,23	0,27
Potassium (%)	0,36	0,36	0,39	0,33
Sodium (%)	0,13	0,07	0,09	0,15
Calcium/ sodium	2,21	3,75	3,22	2,15
Potassium/ sodium	3,37	5,54	5,41	2,64

Tableau V. Teneur moyenne en éléments minéraux dans les aiguilles d'un an, par provenance et par état sanitaire.

Élément	Ibériques		Aquitains	
	Sains	Dépérissants	Sains	Dépérissants
Calcium (%)	0,22	0,26	0,24	0,29
Potassium (%)	0,40	0,33	0,38	0,35
Sodium (%)	0,10	0,18	0,05	0,10
Calcium/ sodium	2,64	1,79	4,56	2,93
Potassium/ sodium	4,47	2,28	7,60	3,48

et actuellement sains, ne diffèrent de façon significative qu'avec les populations ibériques dépérissantes.

Les caractéristiques des sols de la forêt domaniale des Pays de Monts (Vendée) ont été décrites par Bonneau (1969), Boudaud (1986) et Magnin (1990). La variabilité des caractéristiques physico-chimiques de ces sols est très faible sur toute la surface de la forêt.

C'est un sol qui se caractérise par un pH élevé (toujours supérieur à 8,5), à forte teneur en calcaire total (20 à 25%) mais à faible teneur en calcaire actif (moins de 1% en moyenne). Ces sols salso-diques sont dits alcalins. Le sodium est présent en quantité importante (0,3–0,7 méq pour 100 g, selon les placettes). Les teneurs des autres éléments (N, P, K) ne diffèrent pas significativement de celles des sols landais (ONF, 1989).

Il n'y a pas de différence entre placettes saines et dépérissantes, dans la teneur en éléments et en oligo-éléments. En d'autres termes, aucun facteur physico-chimique ne différencie les placettes saines des placettes dépérissantes. Ceci semble logique, compte tenu de la proximité des 2 placettes.

#### *Le rôle des facteurs sylvicoles*

Les surfaces terrières, les nombres de tiges par ha ainsi que les facteurs d'espacement ont été calculés pour les 20 placettes. La surface terrière des placettes saines est supérieure à la surface terrière des placettes dépérissantes (fig 3) pour les couples de placettes suivantes : 1/2, 3/4, 5/6, 11/12, 17/18, 19/20. Ces placettes sont d'origine ibérique. Pour les couples d'origine aquitaine, 9/10, 13/14, 15/16, la surface terrière des placettes dépérissantes est supérieure à celle des placettes saines (fig 4). Un seul couple de placettes échappe à ce schéma, il s'agit du couple 7/8. L'examen de la figure 1 montre que la placette 8 est proche des aquitains, alors que la placette 7 est proche des ibériques.

Nous avons fait la même observation pour les variables de facteur d'espacement et de nombre de tiges par ha. D'une manière générale, chez les ibériques, les placettes saines sont donc celles qui portent un plus grand nombre d'arbres, qui ont la

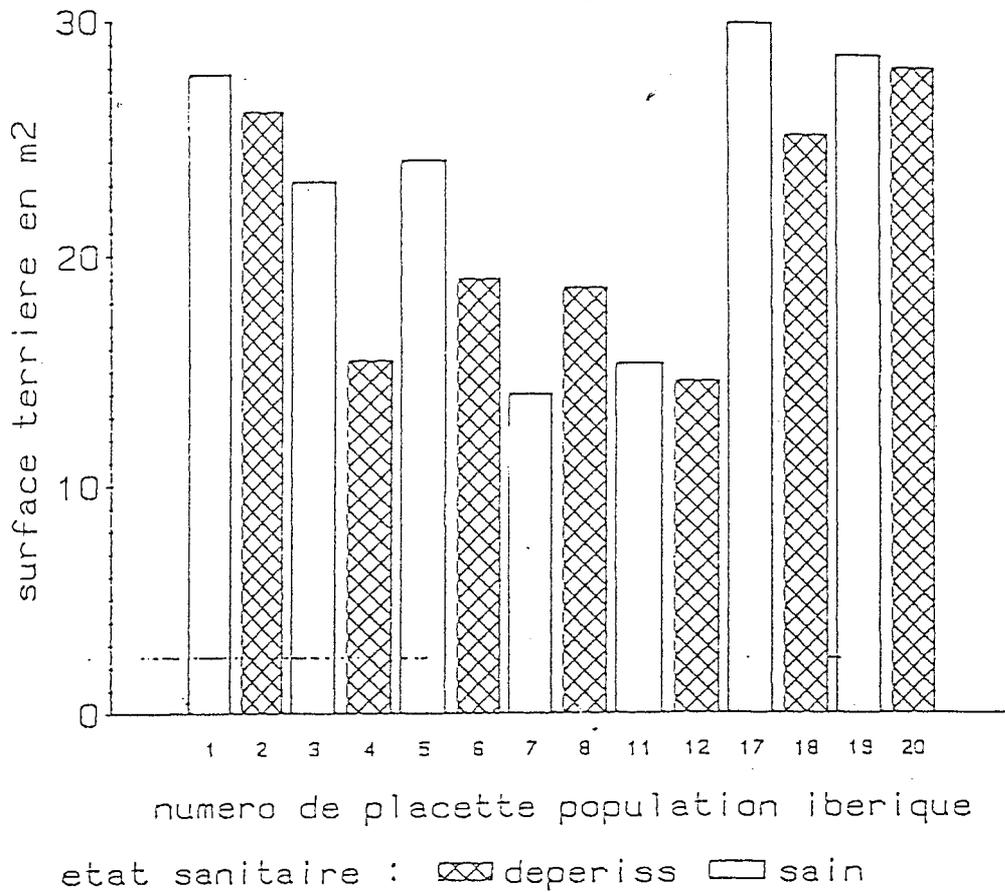


Fig 3. Comparaison des surfaces terrières des 7 couples de placette (sain/dépérissant) d'origine ibérique. Les placettes de numéro pair sont saines.

plus forte surface terrière et le plus faible facteur d'espacement. C'est le phénomène inverse que l'on observe chez les aquitains. Il reste à déterminer si l'observation faite actuellement est la cause ou la conséquence du phénomène.

*Mise en évidence de la discrimination génétique et d'état sanitaire à partir des seules données dendroécologiques*

L'analyse en composantes principales a été réalisée à partir des variables étudiées séparément et qui discriminent mieux l'état sanitaire des peuplements. Il s'agit :

- de l'indice de croissance relatif 1989 (ICR89);
- des rapports  $Ca^+/Na^+$  et  $K^+/Na^+$  dans les feuilles;
- des surfaces terrières GHA, des densités NHA par ha ainsi que du facteur d'espacement (S%).

Les résultats sont résumés dans les tableaux VI et VII et dans la figure 5. La corrélation positive et significative (0,57) entre ICR89 et GHA confirme l'observation que nous avons faite sur les relations entre dépérissement et surface terrière.

Les 3 premiers axes expliquent 90% de la variance totale. La première composante CO1 (43% de la variance totale)

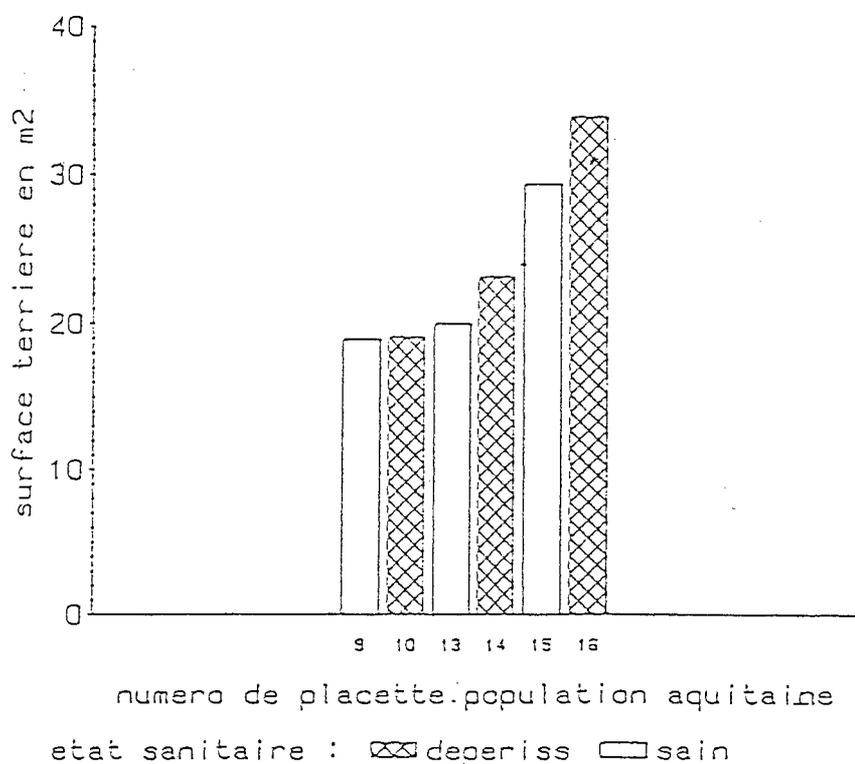


Fig 4. Comparaison des surfaces terrières des 3 couples de placette (sain/dépérissant) d'origine Aquitaine. Les placettes de numéro pair sont saines.

Tableau VI. Matrice de corrélation des variables de l'analyse en composantes principales. ICR89 = indice de croissance relatif en 1989.  $Ca^+/Na^+$  = rapport du taux de calcium sur le taux de sodium dans les aiguilles.  $K^+/Na^+$  = rapport du taux de potassium sur le taux de sodium dans les aiguilles. GHA = surface terrière/ha. NHA = Nombre d'arbres/ha. S% = facteur d'espacement.

	ICR89	$Ca^+/Na^+$	$K^+/Na^+$	GHa	NHa	S%
ICR89	1	-	-	-	-	-
$Ca^+/Na^+$	0,29	1	-	-	-	-
$K^+/Na^+$	0,33	0,9	1	-	-	-
GHA	0,57	-0,15	-0,17	1	-	-
NHA	0,19	-0,15	-0,23	0,29	1	-
S%	-0,22	0,24	0,34	-0,66	-0,67	1

Tableau VII. Analyse en composantes principales. Corrélation entre variables et composantes. ICR89 = indice de croissance relatif en 1989.  $Ca^+/Na^+$  = rapport du taux de calcium sur le taux de sodium dans les aiguilles.  $K^+/Na^+$  = rapport du taux de potassium sur le taux de sodium dans les aiguilles. GHA = surface terrière par ha. NHA = nombre d'arbres par ha. S% = facteur d'espacement.

	CO1	CO2	CO3	CO4
ICR89	-0,20	0,83	0,33	-0,39
$Ca^+/Na^+$	0,62	0,69	-0,26	0,18
$K^+/Na^+$	0,68	0,68	-0,15	0,09
GHA	-0,70	0,50	0,42	0,22
NHA	-0,69	0,22	-0,63	-0,26
S%	0,86	-0,26	0,22	-0,32

peut s'interpréter comme une «variable» sylvicole. En effet, cette composante est surtout liée aux variables dendrométriques, négativement à GHA et NHA, et positivement à S%). La seconde composante CO2 (33% de la variance totale) peut s'interpréter comme une variable de l'état physiologique, puisque liée à l'ICR89 et aux rapports  $Ca^+/Na^+$  et  $K^+/Na^+$ . La figure 5 représente les coordonnées des placettes et

des variables dans le plan des 2 premières composantes (CO1 et CO2). Les regroupements, sur cette figure, ont été faits manuellement.

En première approximation, l'axe 2 sépare les populations saines (ordonnée positive) des populations dépérissantes (ordonnée négative). Quant à l'axe 1, il sépare les populations ibériques continentales (abscisses négatives) des popula-

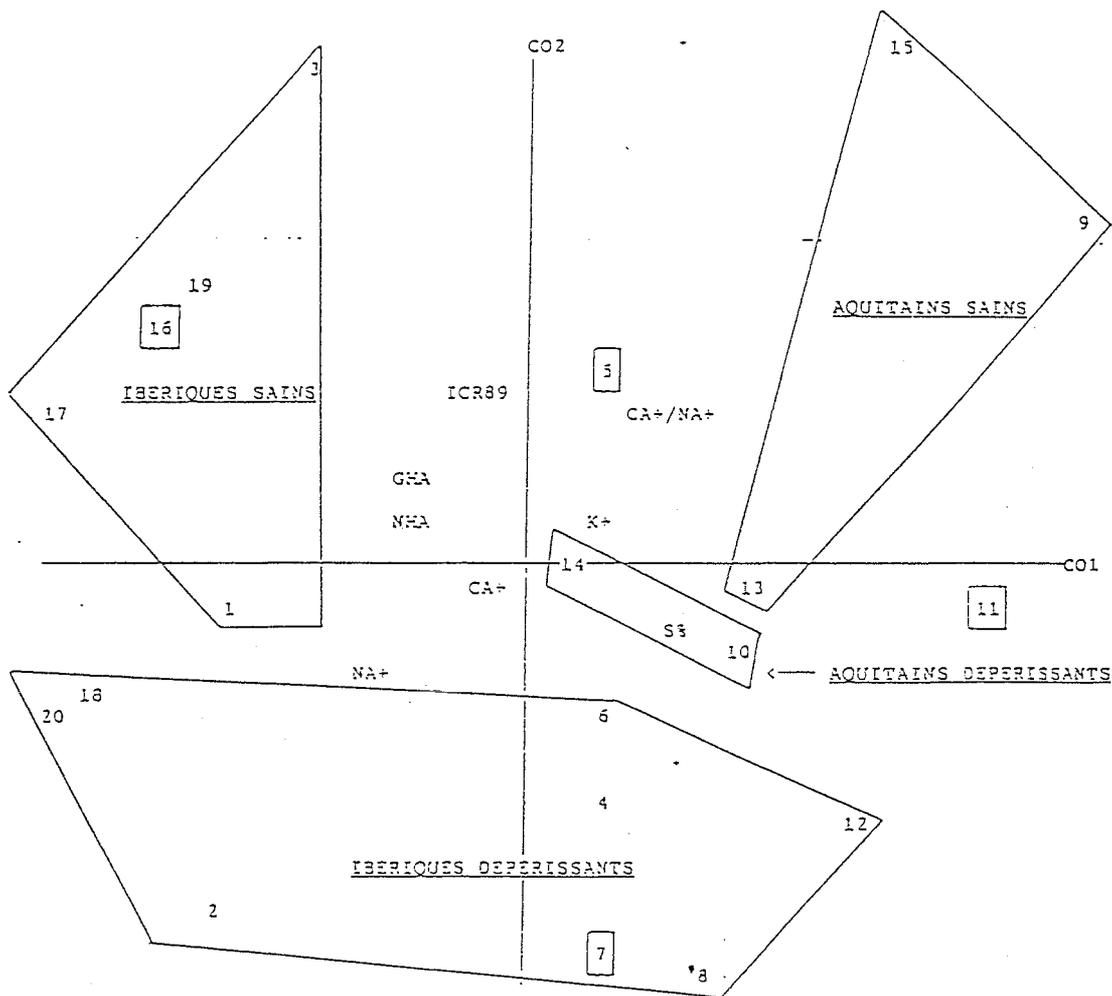


Fig 5. Analyse en composantes principales sur les critères dendrométriques et écophysiologiques. Représentation dans le plan 1/2 des couples de placette et des variables.  $Ca^+/Na^+$  : rapport taux de calcium / taux de sodium dans les aiguilles de l'année. ICR89 : indice de croissance relatif de 1989.  $Ca^-$  : taux de calcium dans les aiguilles.  $Na^-$  : taux de sodium dans les aiguilles.  $K^-$  : taux de potassium dans les aiguilles. GHA et NHA : surface terrière et nombre d'arbres à l'hectare. S% : facteur d'espacement.

tions aquitaines et ibériques atlantiques – Tras O Montes– (abscisses positives).

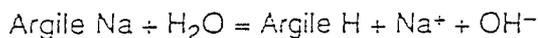
Cinq placettes échappent à ce schéma, il s'agit des placettes 5, 7, 8, 11 et 16. La placette 8 (ibérique dépérissante) est plus proche des aquitains que des ibériques (fig 1). La placette 5 (ibérique saine) n'est pas bien représentée dans le plan 1/2, elle se situe trop près de l'origine des axes. La placette 16 (Aquitaine dépérissante) est en fait intermédiaire entre les 2 provenances. La placette 11 proche de l'origine portugaise atlantique (Tras O Montès), se rapproche plus des origines aquitaines que des origines ibériques continentales.

Finalement, seule reste inexplicquée la position de la placette 7 (ibérique saine), qui se classe parmi le groupe des placettes dépérissantes. La position dans ce plan pourrait traduire le fait que cette placette vient de subir une éclaircie sanitaire.

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

### *La sécheresse physiologique*

L'évolution du type de sol de la forêt domaniale des Pays de Monts est sous la dépendance des eaux pluviales (Duchaufour, 1988) qui provoquent une alcalinisation selon le schéma :



Dans la suite de la discussion, nous faisons référence aux résultats de NGuyen et Lamant (1989), puis nous verrons dans quelle mesure ces hypothèses correspondent à nos observations.

Dans une première phase, la libération massive de  $\text{Na}^+$  a pour conséquence une augmentation de la pression osmotique de l'eau dans le sol et une augmentation du rapport  $\text{Na}^+/\text{Ca}^+$ , engendrant des difficul-

tés de prélèvement de l'ion calcium et donc de l'ion potassium.

Dans une seconde phase, pour répondre à une augmentation de la pression osmotique de l'eau dans le sol, les arbres doivent augmenter le potentiel osmotique de l'eau dans leurs tissus, donc la teneur en  $\text{K}^+$  dans les racines.

### *Des stratégies différentes de résistance à la sécheresse selon la provenance*

L'augmentation du potentiel osmotique de l'eau dans les tissus se réalise selon 2 stratégies (NGuyen et Lamant, 1989) qui correspondent aux 2 schémas de résistance à la sécheresse mis en évidence chez le pin maritime (Guyon, 1980):

Les provenances aquitaines limitent le transfert de l'ion  $\text{K}^+$  vers les feuilles. Il y a donc un stockage de  $\text{K}^+$  existant dans les racines.

La provenance marocaine Tamjoute accumule le  $\text{K}^+$ , par prélèvement (difficile) de cet ion dans l'eau du sol, il y a donc aussi un prélèvement de  $\text{Na}^+$  et  $\text{Ca}^+$  et transport de ces ions vers les feuilles.

Dans la suite de notre discussion, nous rapprochons le comportement des provenances ibériques au comportement des provenances marocaines. Il a été en effet démontré (Guyon, 1980) que le comportement des ibériques vis-à-vis du stress hydrique est plus proche du schéma qui évite la sécheresse (Tamjoute) que du schéma qui tolère la sécheresse (Landes).

Le prélèvement de sodium par les provenances ibériques implique qu'il y a, dans un premier temps, photosynthèse et donc croissance, puis dans une seconde étape saturation de sodium dans les vacuoles des racines et des feuilles (Lauchli et Schubert, 1987). Le rapport  $\text{Na}^+/\text{Ca}^+$  augmente dans les parois des cellules, le cal-

cium est remplacé par le sodium, la paroi devient perméable et il y a donc déficit hydrique. La perméabilité des parois provoque une dépolarisation de la membrane et donc un efflux de  $K^+$  des membranes, d'où une diminution du rapport  $Na^+/K^+$  (Flowers et Yeo, 1989). Si le phénomène est de courte durée, il peut y avoir une repolarisation de la membrane, sinon le phénomène devient irréversible et provoque donc la mort des aiguilles.

La stratégie des provenances d'Aquitaine consiste à limiter l'importation d'ions potassium, la contrepartie de cette stratégie est une limitation de la croissance, ceci jusqu'à un certain seuil de tolérance au-delà duquel ces provenances doivent importer du sodium. Ces hypothèses sont en accord avec nos observations. En effet :

- la teneur en sodium des arbres ibériques dépérissants est plus importante que celle des aquitains sains;
- la teneur en potassium (qui est éliminé par afflux de sodium) est plus importante chez les arbres sains que chez les dépérissants;
- la teneur en calcium (qui s'accumule dans les feuilles) est plus importante chez les dépérissants que chez les sains;
- le ratio  $Ca^+/Na^+$  (qui diminue s'il y a destruction de la paroi par afflux de sodium) est plus élevé chez les aquitains que chez les ibériques, ainsi que chez les populations saines (quelle que soit leur origine).

Les conclusions précédentes valent aussi pour le ratio  $K^+/Na^+$ , dont la teneur donne des indications sur la destruction de la membrane. Les différences significatives des rapports  $Ca^+/Na^+$  et  $K^+/Na^+$  s'observent pour les populations extrêmes, à savoir les aquitains sains et les ibériques dépérissants. Enfin, l'observation de la carte du dépérissement et des peuplements fait apparaître que le jaunissement est plus intense sur les bordures (chemins, routes, clairières) et sur les sommets des

dunes qu'à l'intérieur des peuplements, c'est-à-dire dans des situations où il y a des problèmes accrus d'alimentation en eau.

#### *Comment expliquer alors la réversibilité du phénomène*

La discrimination entre les arbres sains et dépérissants se fait lors d'une baisse de croissance radiale (Laumailhé C, 1990). Les indices de croissance relative (ICR) des arbres dépérissants d'origine ibérique sont toujours plus négatifs que les ICR des arbres sains (quelle que soit l'origine) (Laumailhé, 1990). Soit l'année  $n$  une population d'arbres  $P1$  dont la croissance a été affectée, et une population d'arbres  $P2$  indemne de tout jaunissement. Si l'année  $n + 1$  est favorable à la croissance,  $P1$  va croître moins que  $P2$ , et par conséquent va stocker moins de sodium. Dans ces conditions, si une nouvelle période défavorable survient, la croissance de  $P1$  redeviendra supérieure à celle de  $P2$ .

Le phénomène de dépérissement du pin maritime se présente donc comme une sécheresse physiologique, due à un excès de sodium dans le sol. Les arbres exprimeraient différemment cette contrainte hydrique selon leur origine génétique (aquitaine ou ibérique). Les facteurs écologiques qui peuvent déclencher ce phénomène sont les fortes pluviométries des années antérieures. Les éclaircies seraient responsables de l'aggravation du phénomène. Les recherches à conduire doivent permettre d'une part de tester ces hypothèses en laboratoire et au champ, et d'autre part, de mieux cerner les possibilités d'améliorer l'état sanitaire de ces arbres, par exemple par une fertilisation au sulfate de calcium, qui en augmentant le taux de  $Ca^+$  rendrait plus favorable, pour le pin maritime, le ratio  $Na^+/Ca^+$ .

## REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée grâce au soutien financier de la région Pays de Loire. Nous avons bénéficié de l'appui technique de l'ensemble des personnels de l'ONF de la forêt domaniale des Pays de Monts (Vendée) et de P Baradat (INRA, recherches forestières à Pierroton). Nos remerciements vont également à J Gelpe (INRA, recherches forestières à Pierroton), J Riom (INRA, télédétection à Bordeaux) et M Becker (INRA, phyto-écologie à Nancy) pour leur appui scientifique, ainsi qu'à L Pagès (INRA Agronomie à Avignon) et à 2 lecteurs anonymes, pour les critiques du manuscrit.

## RÉFÉRENCES

- Baradat P, Marpeau-Bézar A (1988) Le Pin maritime. Biologie et génétique des terpènes pour la connaissance et l'amélioration de l'espèce. Thèse de doctorat d'État. Université de Bordeaux I
- Becker M, Lévy G (1988) À propos du dépérissement des forêts : climat, sylviculture et vitalité de la forêt vosgienne. *Rev For Fr* 40, 345-358.
- Boudaud JR (1986) Étude de la forêt des Pays de Monts. Mémoire de maîtrise à l'université de Nantes
- Bonneau M (1969) Dépérissement des pins maritimes des forêts de la barre de Mons et de Saint-Jean de Monts. Commentaires des analyses de sols et des analyses foliaires. Rapport dactylographié. Nancy, 15 p
- Duchaufour P (1983) *Pédologie*. Masson, Paris
- Flowers TJ, Yeo AR (1987) Effects of salinity on plant growth and crop yields. Proceedings of the NATO advanced research workshop on biochemical and physiological mechanisms associated with environmental stress tolerance in plants held at Norwich UK August 2-7, 101-119
- Guyon JP (1980) Variabilité géographique et écophysologique du Pin maritime. INRA. Laboratoire d'Amélioration des Arbres forestiers. Mémoire de fin d'études à l'ENITEF, 80 p
- INRA (1988) Dépérissement du Pin maritime en Vendée. Reconnaissance de l'état sanitaire des peuplements en septembre 1988 à partir de photographies aériennes. Laboratoire de Télédétection à Bordeaux (Gironde) Doc interne
- INRA (1989) Dépérissement du Pin maritime en Vendée. État sanitaire des peuplements et écologie du dépérissement. Apport de la télédétection. Compte rendu intermédiaire du Laboratoire de Télédétection à Bordeaux (Gironde)
- ONF, Département des recherches techniques, interrégion Ouest (1988) Dépérissement du Pin maritime sur la côte vendéenne. Réseau de placettes de surveillance. Document de travail. Doc interne 4/88
- ONF, Département des recherches techniques, interrégion Ouest (1989) Écologie du dépérissement du Pin maritime sur la côte vendéenne. Rapport intermédiaire sur les recherches effectuées 14 p, Doc interne 4/89
- Laumailé C (1990) Dépérissement du Pin maritime sur la côte vendéenne. Étude dendro-chronologique. Mémoire de DUT de statistiques de Vannes
- Lauchli A, Schubert S (1987) The Role of Calcium in the regulation of Membrane and Cellular growth processes under salt stress. Proceedings of the NATO advanced research workshop on biochemical and physiological mechanisms associated with environmental stress tolerance in plants held at Norwich UK, August 2-7, 131-138
- Magnin H (1990) Dépérissement du Pin maritime sur le littoral vendéen. Apport de la télédétection. Mémoire de fin d'études à l'ENITEF
- NGuyen A, Lamant A (1989) Effect of water stress on potassium distribution in young seedlings of maritime pine. *Forest tree Physiology. Ann Sci For* 46, (sup), 379s-383s
- Rivaillon P (1971) Sur le dépérissement du Pin maritime en Vendée. *Rev For Fr* XXIII, 3-1971, 366-368
- Van Deusen P, Koretz J (1988) Theory and Programs for dynamic modeling of tree rings from climate. Institut for quantitative studies. Southern forest experiment station. New Orleans, General Technical Report, 19 p
- Van Deusen P (1988) Analyses of great smoky mountain Red Spruce Tree Ring Data. Institute for quantitative studies. Southern forest experiment station. New Orleans, General Technical Report, 67 p

PUBLICATION 5

*Causes et gestion du dépérissement du pin maritime  
sur le littoral Nord-Atlantique.*

JP Guyon, Dominique Guyon, J. Riom. (1994)

*Rev. For. Fr., XLVI, 5 : 485-494.*

---

# CAUSES ET GESTION DU DÉPÉRISSEMENT DES PEUPLEMENTS DE PIN MARITIME SUR LE LITTORAL NORD-ATLANTIQUE

---

J.-P. GUYON - Dominique GUYON - J. RIOM

---

10 000 HECTARES DE FORÊTS LITTORALES DOMANIALES DE PIN MARITIME CONCERNÉES  
PAR UN PHÉNOMÈNE CYCLIQUE

Les pinèdes du littoral Nord-Atlantique, couvrant 10 000 hectares de Quiberon à Oléron, ont été signalées périodiquement dépérissantes par les forestiers (Rivaillon, 1971). La crise actuelle, très aiguë, a débuté en 1983. Ce dépérissement se manifeste par un jaunissement du feuillage pouvant se terminer par la mort de l'arbre.

Les arbres — principalement le Pin maritime — de tout âge et de tout statut social sont affectés.

Trois grandes questions se posent à tout gestionnaire confronté à ce type de problème, à savoir :

- Quelles sont l'importance et la vitesse du phénomène ?
- Quelles peuvent être les causes du dépérissement ?
- Quelles règles de gestion appliquer à ces forêts ainsi dégradées ?

Répondre à ces questions c'est engager des études pour :

- Cartographier le phénomène et surveiller son évolution.
- Étudier, en forêt et en milieu contrôlé, le fonctionnement des arbres en relation avec les facteurs de l'environnement.
- Préconiser des espèces de remplacement, des règles de gestion et installer un observatoire à long terme de ces écosystèmes.

Ces études ont donné lieu à un programme de recherches menées durant cinq ans de 1983 à 1992.

## LA CARTOGRAPHIE ET L'OBSERVATION DU DÉPÉRISSEMENT COMME AIDE À LA COMPRÉHENSION ET À LA GESTION DU PHÉNOMÈNE

### Suivi de l'état sanitaire des peuplements

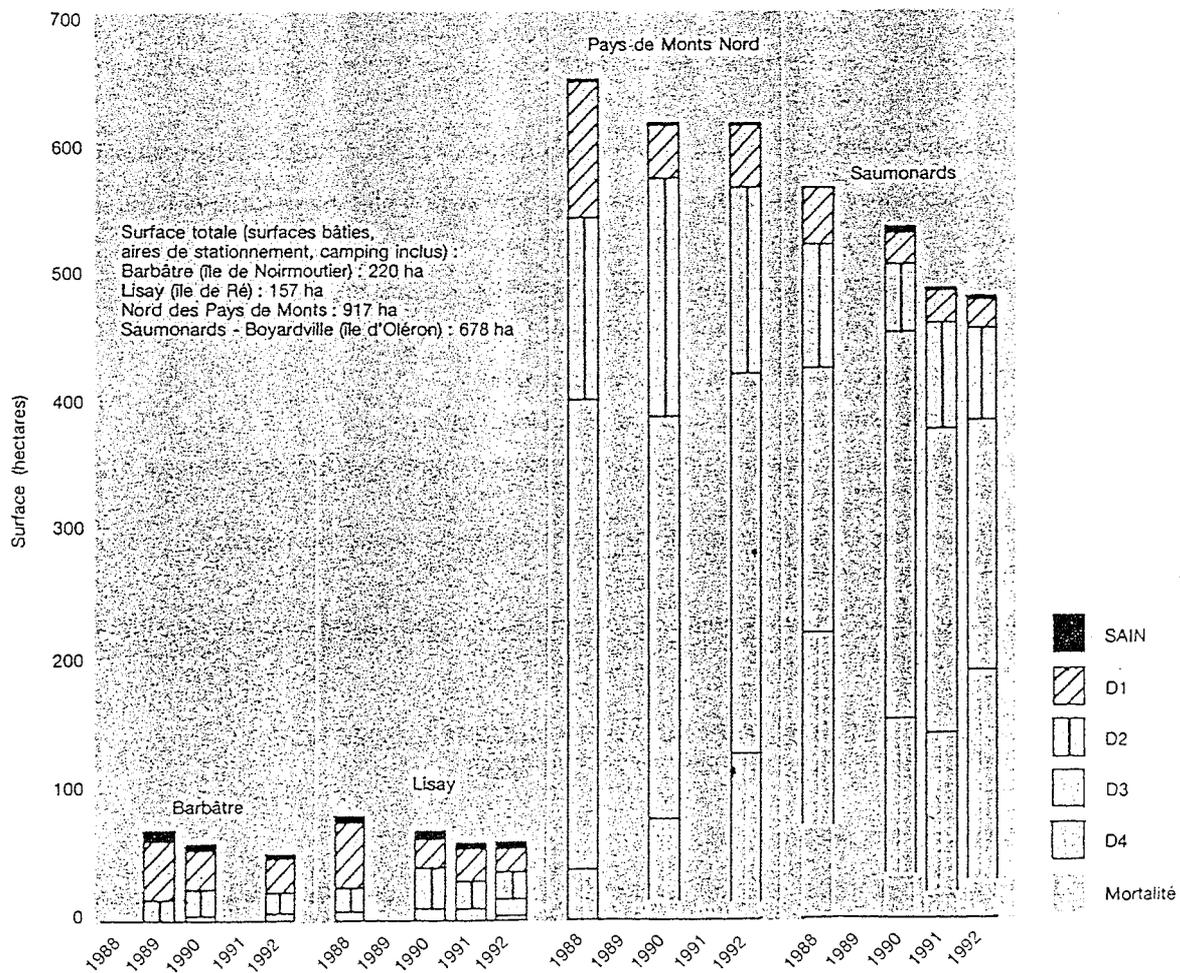
La localisation des dommages et leur estimation sont issues de photographies aériennes en infrarouge couleur, généralement au 1/5 000 ou 1/6 400 réalisées par le laboratoire de Bioclimatologie (film Kodak 2 443, format 240 mm). Certaines forêts ont été étudiées de manière très détaillée : Barbâtre au sud de l'île de Noirmoutier et Pays de Monts pour la Vendée, Lisay et Saumonards sur

les îles charentaises de Ré et Oléron. Celles-ci ont été photographiées en totalité en 1988 ou 1989, en 1990 et en 1992 et certaines également en 1991. Les autres massifs ont été couverts au moins une fois en 1990, qu'ils soient largement dépérissants ou réputés globalement indemnes. La méthode de photo-interprétation est la même pour chaque forêt et chaque année. Deux niveaux d'information sont distingués :

— Occupation forestière : délimitation d'unités forestières ou non, c'est-à-dire Pin maritime (pur ou majoritaire), autres essences feuillues ou résineuses (Pin maritime absent ou minoritaire), jeunes reboisements, terrain forestier non boisé, dunes, parkings, etc.

— État sanitaire des peuplements de Pin maritime (délimitation de zones de même état sanitaire). Cet état correspond au taux de pins touchés par le jaunissement (et non au degré de jaunissement de chaque arbre) et il est décrit en cinq classes : sain, D1, D2, D3 et D4, correspondant respectivement à des taux de pins jaunes de 0 %, 0-20 %, 20-50 %, 50-100 % et 100 %. Les taches de mortalité (plus de 80 % des pins morts) sont identifiées lorsqu'elles sont suffisamment étendues. Des sondages sur les clichés réalisés en 1988 et 1989 sur les Pays de Monts (40 pins analysés en moyenne autour de chacun des 152 points d'échantillonnage) ont permis de vérifier la validité des limites de ces classes (Magnin, 1990).

Figure 1 SURFACES DE PIN MARITIME TOUCHÉES PAR LE DÉPÉRISSEMENT ET ÉVOLUTION SUR PLUSIEURS ANNÉES (estimations issues de la photo-interprétation)



Pour chaque année et pour chaque forêt, ces deux couches d'information sont numérisées, stockées puis analysées dans un système d'information géographique (logiciel Arc-Info). Leur analyse numérique donne lieu à une estimation des surfaces touchées chaque année. Leur combinaison sert à mettre en évidence : dégradation, amélioration ou stagnation des dommages, coupes rases réalisées.

D'autres paramètres ont été étudiés. La répartition spatiale du dépérissement sur certains secteurs suggère un lien avec la topographie (Grellier, 1992).

#### Suivi de l'état sanitaire des pins

Un réseau de 23 placettes d'une trentaine d'arbres chacune, choisies en fonction de leur âge et de leur distance à l'océan, est suivi depuis 1988. Ce réseau est complété par des observations sur une expérience de fertilisation mise en place la même année à Barbâtre. *A posteriori*, on a déterminé que la majorité des arbres échantillonnés sont d'origine ibérique en Vendée et d'origine aquitaine en Charente.

Deux fois par an, chacun de ces pins est noté suivant quatre classes :

- sain (classe 1, moins de 30 % d'aiguilles jaunes) ;
- 30-50 % d'aiguilles jaunes (classe 2) ;
- 50-100 % d'aiguilles jaunes (classe 3) ;
- mort (classe 4).

La pertinence de cette notation globale a été vérifiée par une description détaillée des symptômes aériens sur 80 pins (Grouhel, 1991). Chaque année, les observations sont faites par plusieurs notateurs. Ceci a permis de montrer que, pour être significatives, les variations d'effectifs de chaque classe, d'une date à l'autre, doivent être supérieures à 6-10 % de l'effectif total pour les classes 1 et 2 et à 2-5 % pour la classe 3 plus facile à identifier (Nicolle, 1991 ; Correc, 1992).

#### Les principaux résultats

##### • Estimation des surfaces touchées

Les résultats sont résumés en figure 1 (p. 486), où les forêts sont indiquées par ordre de dépérissement croissant. Barbâtre et Lisay, les forêts les plus touchées, ont la quasi-totalité de leurs surfaces touchées à plus de 50 %. Ces dernières et le Nord des Pays de Monts voient leurs surfaces peu ou pas touchées augmenter en 1990, tandis que sur les Saumonards la dégradation, moins forte, continue. En 1992, l'augmentation des surfaces de classes « sain » et D1 indique une amélioration générale de l'état sanitaire, pour toutes les forêts (Orazio, 1993).

##### • Structuration spatiale des dommages

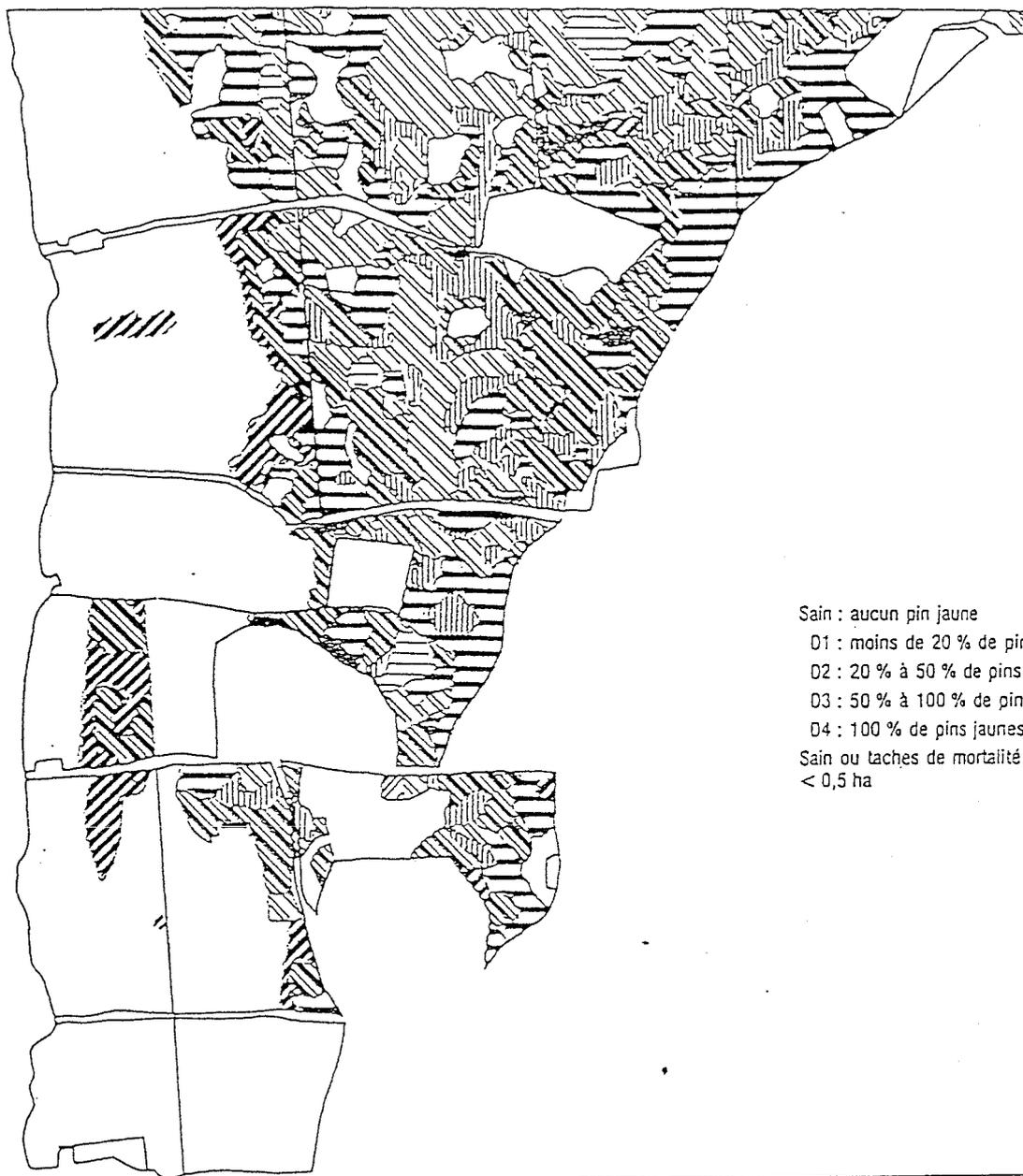
La répartition des dommages et de leur intensité est variable d'une forêt à l'autre. Si les pins les plus touchés sont à proximité du rivage, les peuplements intérieurs ne sont pas épargnés (cf. figure 2, p. 488 ; carte des Pays de Monts).

La relation entre la topographie et le dépérissement est évidente sur certains secteurs comme le Nord de la forêt des Pays de Monts.

##### • Progression du dépérissement et vitesse de dégradation

Les observations au sol et les cartes d'évolution montrent que plus un peuplement contient d'arbres jaunes, plus son avenir est compromis. On remarque également que les mortalités apparaissent bien dans les secteurs les plus atteints.

Figure 2 FORÊT DOMANIALE DES PAYS DE MONTS (VENDÉE)  
Évolution de l'état sanitaire des peuplements de Pin maritime entre 1988 et 1990.



Sain : aucun pin jaune  
 D1 : moins de 20 % de pins jaunes  
 D2 : 20 % à 50 % de pins jaunes.  
 D3 : 50 % à 100 % de pins jaunes  
 D4 : 100 % de pins jaunes  
 Sain ou taches de mortalité en 1988 :  
 < 0,5 ha

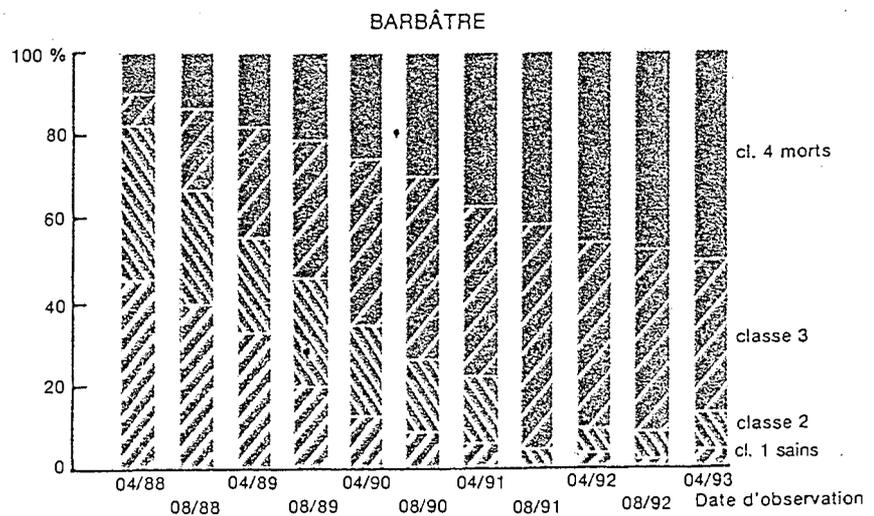
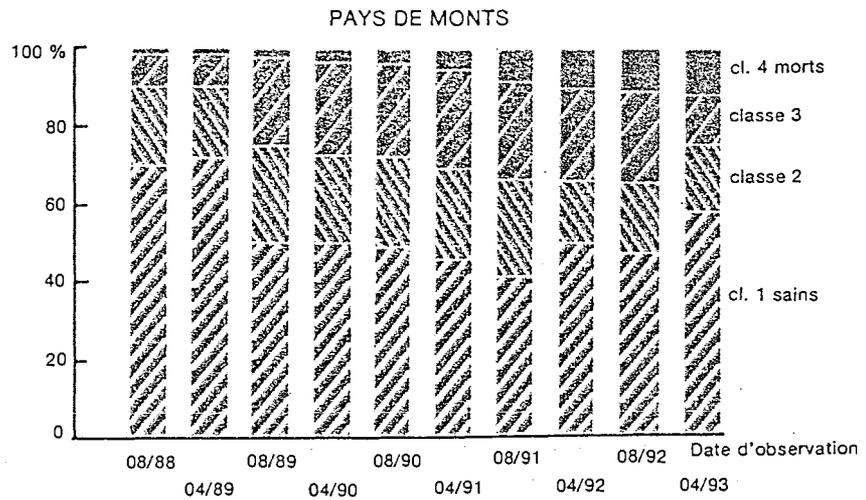
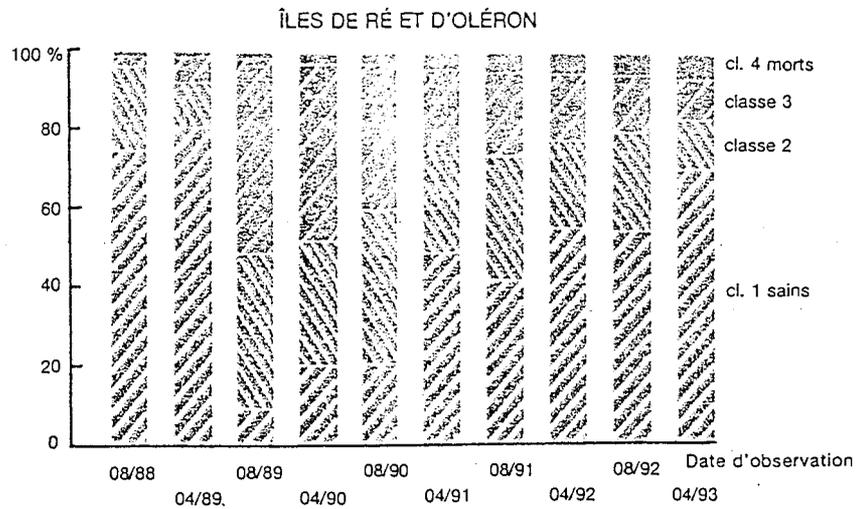
Surface 1988 en ha	Type	Surface 1990 en ha					TM	Total
		S	D1	D2	D3	D4		
	S	0			0,31			0,31
	D1	9,25	5,9	16,7	3,09	0,07		34,97
	D2	3,50	54	237	60,8	2,69	0,07	358,4
	D3	0,5	2,75	51,4	70,5	6,67		132,2
	D4		1,04	7,46	50,6	33,2	0,73	92,96
	TM						0,13	0,13
	Total	13,4	63,7	313	185	42,5	0,93	618,9

D'après INRA-ONF 1993

Les dépérissements à causes multiples

Figure 3  
ÉVOLUTION DU DÉPÉRISSEMENT DANS LE TEMPS

- 
-  D4 : dégradé
  -  D4 : coupé
  -  D4 : inchangé
  -  D4 : amélioré
  -  D3 : dégradé
  -  D3 : coupé
  -  D3 : inchangé
  -  D3 : amélioré
  -  D2 : dégradé
  -  D2 : coupé
  -  D2 : inchangé
  -  D2 : amélioré
  -  D1 : dégradé
  -  D1 : coupé
  -  D1 : inchangé
  -  D1 : amélioré



On peut admettre qu'un Pin très dépérissant deux-trois années de suite est condamné (Nicolle, 1990 ; Correc, 1991).

Le caractère aggravant de l'origine génétique (Guyon, 1991) est confirmé : la dégradation de l'état sanitaire des arbres en 1989 est plus forte pour les pins aquitains qui cependant se rétablissent plus vite en 1992 que les ibériques (cf. figure 3, p. 489 ; aquitains prépondérants à Ré et Oléron, ibériques en Vendée), ces derniers accusant alors des taux de survie deux fois plus faibles.

#### • *Prévision des travaux*

Les informations spatialisées obtenues sur le dépérissement et les résultats de leur analyse peuvent servir à établir des cartes de travaux à réaliser parcelle par parcelle (figure 4, p. 491). Par exemple, à court terme, les coupes ne sont à prévoir que sur les zones totalement dépérissantes (classe D4) trois ans de suite. Par la suite, la base de données spatialisées renseignée plus quantitativement sur les peuplements et mise à jour régulièrement par les agents de terrain doit permettre d'obtenir un état des lieux annuel et de disposer d'un outil de gestion des peuplements. Il est évident que certaines des règles de gestion à y appliquer découlent des connaissances acquises sur la genèse du dépérissement.

### LA RECHERCHE DES CAUSES COMME AIDE À LA GESTION DU DÉPÉRISSEMENT

La compréhension des mécanismes qui conduisent à la mort des arbres doit permettre de définir les règles de gestion du dépérissement (reconstitutions et éclaircies sanitaires).

Les observations *in situ* de dendrochronologie, de bilan nutritif dans un réseau de 10 couples (sain/dépérissant) de placettes (Magnin, 1990 ; Guyon, 1991) montrent qu'il existe :

— Un facteur prédisposant : le pH très basique du sol (voisin de 9) qui ne peut résulter que de la forte teneur en sodium.

— Un facteur déclenchant : les pluies d'hiver et de printemps qui libèrent le sodium du sol.

— Des facteurs aggravants dont les principaux sont :

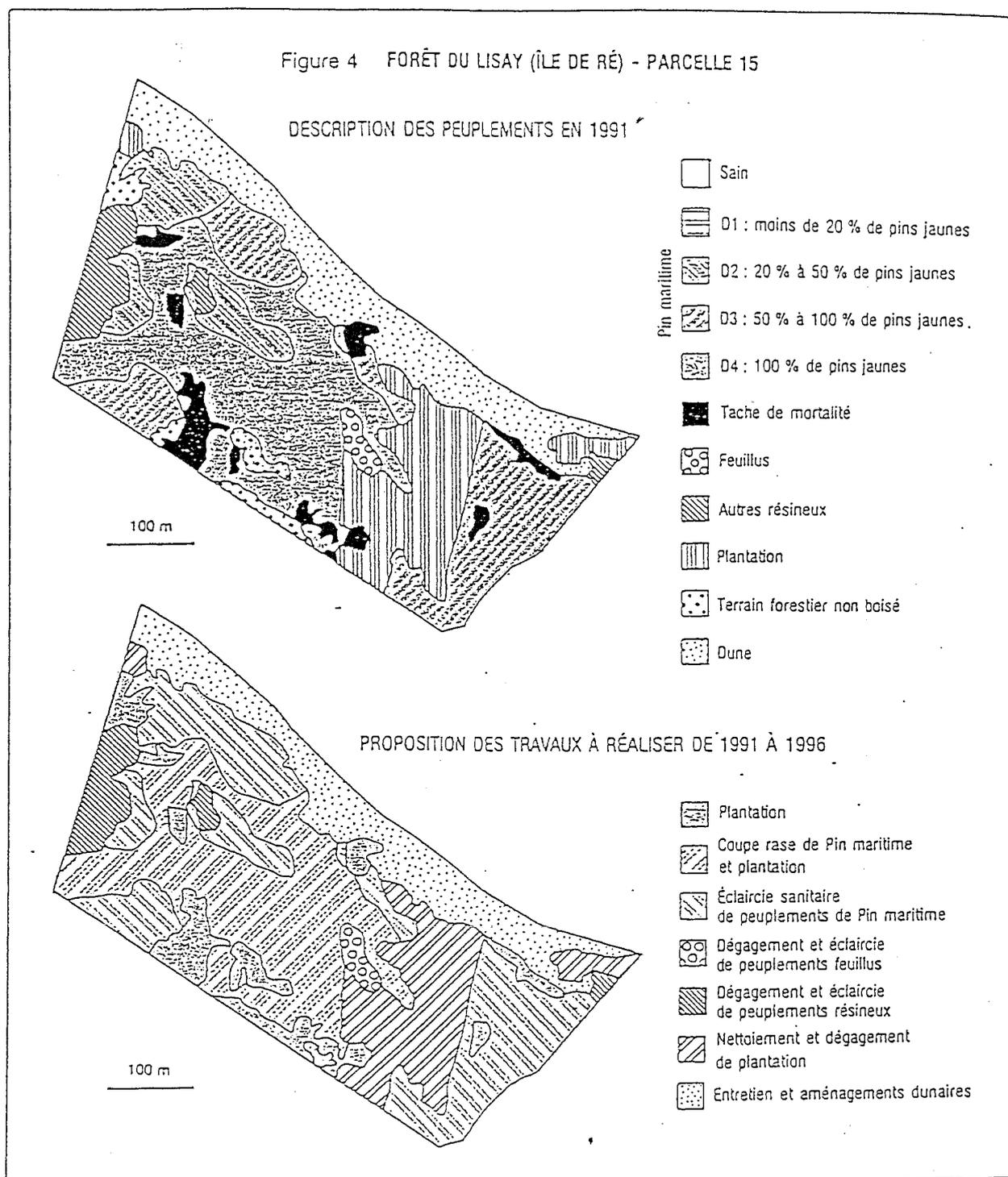
- l'origine génétique,
- la position géographique ou topographique,
- l'âge des arbres,
- l'absence de sylviculture.

— Des facteurs « hors de causes » comme les insectes ou les champignons (Taris et Ménassieu, 1993).

Les peuplements les plus vulnérables sont ceux d'origine ibérique, en position topographique haute (sommets de dunes) ou proche de la mer ou encore près des lisières et trouées, d'âge compris entre 40 et 60 ans, et dont la densité est très élevée (Nicolle, 1991 ; Correc, 1992).

Les aspects écophysiologicals de la résistance au chlorure de sodium de trois provenances géographiques de Pin maritime ont alors été étudiés en milieu contrôlé.

À partir de graines prélevées sur des peuplements sains et dépérissants des forêts vendéennes et charentaises et élevées sur des sols des Pays de Monts (peuplement dépérissant) et d'Oléron (peuplement sain), le stress salin appliqué — pulvérisation et arrosage à différentes doses de chlorure de sodium — révèle des réponses différentes selon l'origine génétique. Le sodium se révélant, à forte dose, plus toxique pour les provenances ibériques que pour la provenance aquitaine (Saur *et al.*, 1993 ; Queyrens et Derre, 1993).



Les premières analyses sur deux placettes de surveillance des écosystèmes forestiers (réseau RENECOFOR) montrent des teneurs en sodium dans l'eau de pluie dix à vingt fois supérieures à celles des autres placettes du réseau et une concentration de cette teneur en sodium plus élevée dans les pluviollessivats et dans les solutions de sol que dans les eaux de pluies.

La toxicité du sodium engendre donc, à la suite de pluies, une sécheresse physiologique qui peut être exacerbée si l'arbre ou le groupe d'arbres est dans des conditions stationnelles augmentant le déficit hydrique (bord de mer, forte densité, trouées, lisières) ou bien se trouve être d'origine génétique qui tolère moins la sécheresse.

## LES RÈGLES DE GESTION

Créer, à l'installation, des conditions environnementales limitant les pertes en eau

Ces résultats suggèrent que les espèces susceptibles de coloniser ces milieux doivent être halophytes ou du moins résistantes à la sécheresse.

Les arboretums et plantations comparatives d'espèces installés depuis 1985 tiennent compte de ces spécificités (ONF, 1991).

Les espèces que l'on peut suggérer — c'est-à-dire celles qui donnent les meilleurs résultats en terme de survie et de croissance initiale — sont :

- le Cyprès de Lambert et le Cyprès d'Arizona ;
- le Pin laricio, le Pin pignon et le Pin noir, mais aussi le Pin maritime landais ;
- le Chêne vert.

L'installation des plantations les plus littorales doit se faire après la constitution d'un rideau brise-vent.

La protection des plants individuelle ou de groupe (abri latéral), qui limite les effets desséchants du vent, est souhaitable.

Le Chêne vert, installé sous couvert de peuplements dépérissants de Pin maritime, semble avoir un meilleur taux de reprise que lors de plantations en plein découvert.

Éclaircir tôt, abaisser l'âge d'exploitation

Il devient clair qu'il faut conseiller toute pratique sylvicole qui permette :

- de limiter la consommation en eau : éclaircie précoce et par le haut,
- d'abaisser l'âge d'exploitabilité. Cette mesure doit permettre, entre autres, une récolte d'arbres sains. La durée actuelle de la révolution — 80 ans — ne semble pas convenir à des situations géographiques — bord de mer, sommet de dunes, lisières — où le risque de dépérissement est important.

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La compréhension des mécanismes qui conduisent au dépérissement a permis de mieux connaître les relations milieu/génotype dans le cas de ces peuplements. Il est clair que nos observations conduisent à penser que les arbres ont du mal à ajuster leur fonctionnement physiologique quand deux années successives sont très contrastées (1988 très humide et faisant suite à plusieurs années sèches, 1989 très sèche). Les arbres les plus vulnérables sont alors ceux qui, en condition moyenne, ont les meilleures performances — ici les ibériques — ceci pouvant expliquer le développement de ce génotype au profit du génotype landais.

Ces résultats concordent avec les observations faites sur la même espèce en milieu landais (Guyon et Kremer, 1982).

L'analyse du dysfonctionnement de ces écosystèmes forestiers a permis de définir leurs règles de renouvellement et de gestion.

Ces écosystèmes forestiers, bien que de création récente, ont déjà beaucoup évolué dans leur structure ces quarante dernières années (Beauvery, 1992 ; Kicin, 1992).

À titre d'exemple, la superficie occupée par le Pin maritime en forêt du Lisay sur l'île de Ré a diminué de 50 % entre 1950 et 1987.

Cette biodiversification des espèces dans les forêts de protection du littoral Nord-Atlantique est, à ce jour, la réponse la plus visible aux nombreuses questions que pose la gestion des forêts dans ces milieux difficiles.

J.-P. GUYON  
ONF - STIR OUEST  
13, avenue du Général de Gaulle  
BP 521  
F-72017 LE MANS CEDEX

actuellement :  
ENITAB  
1, cours du Général de Gaulle  
BP 201  
F-33175 GRADIGNAN CEDEX

Dominique GUYON - J. RIOM  
Laboratoire de Bioclimatologie  
INRA  
Domaine de la Grande Ferrade  
BP 81  
F-33883 VILLENAVE-D'ORNON CEDEX

#### Remerciements

Ce travail a reçu le soutien financier des Régions Pays-de-Loire et Poitou-Charentes ainsi que du Département de la Vendée. Nous avons également bénéficié d'une aide matérielle de la part des agents de l'Office national des Forêts.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BEAUVÉRY (J.). — Étude spatio-temporelle du dépérissement du Pin maritime sur la forêt domaniale de Lisay (île de Ré). — Meymac : École forestière, 1992. — 31 p. + annexes (Rapport de stage BTS Productions forestières).
- CORREC (L.). — Dépérissement du Pin maritime sur le littoral Nord-Atlantique. Observations pluriannuelles à partir des placettes de surveillance au sol. — Vannes : IUT, 1992. — 120 p. (Mémoire de fin d'études).
- GRELLIER (F.). — Élaboration et utilisation d'un modèle numérique de terrain au sein d'un SIG. Application en vue de l'étude du dépérissement du Pin maritime sur le littoral atlantique. — Paris : Université de Paris V, 1992. — 40 p. (Mémoire DESS).
- GROUHEL (A.). — Dépérissement du Pin maritime sur le littoral Atlantique (Vendée et Charente-Maritime) : aspects méthodologiques, géomorphologie et symptomatologie. — Rennes : ENSAR, 1991. — 104 p. (Mémoire de fin d'études).
- GUYON (J.-P.). — Dépérissement du Pin maritime sur la Côte vendéenne. Les causes écologiques. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 48, 1991, pp. 333-346.

Monsieur GUYON Jean-Paul

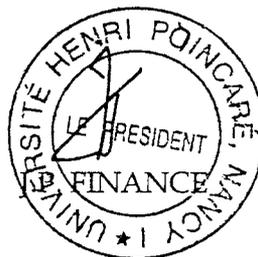


DOCTORAT de l'UNIVERSITE HENRI POINCAR , NANCY-I  
en BIOLOGIE FORESTIERE

VU, APPROUV  ET PERMIS D'IMPRIMER

Nancy, le 6 juillet 2002 n  62

Le Pr sident de l'Universit 



## RESUME

La croissance et la production des arbres forestiers sont principalement limitées par la disponibilité en eau dans les milieux à fortes contraintes environnementales.

Cette étude a été conduite pour déterminer comment intégrer les données environnementales de la croissance des peuplements dans la réalisation et la modélisation des itinéraires techniques.

La croissance en hauteur du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) et du pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* Arn.) ainsi que la croissance en diamètre du pin maritime sont expliquées, en conditions naturelles, par les facteurs environnementaux (climat et sylviculture) et la génétique, dans trois milieux contraignants.

Dans les alpes sèches, l'expression des deux composantes de la croissance en hauteur du pin noir (initiation et élongation des entre-noeuds) est sous la dépendance de la pluviométrie pour la première et des températures pour la seconde.

Dans les landes de Gascogne, la variabilité génétique de la croissance aérienne des provenances de pin maritime est expliquée par leur comportement écophysologique.

Dans les dunes littorales d'entre Loire et Gironde, la croissance en diamètre du pin maritime est dépendante de la pluviométrie et à un degré moindre des températures. Les relations entre croissance radiale et paramètres climatiques permettent d'expliquer les causes du dépérissement observé.

Nos résultats trouvent des applications sylvicoles à chaque étape de la vie d'un peuplement depuis son installation jusqu'à son renouvellement.

L'intégration, dans les pratiques sylvicoles, de données environnementales expliquant la croissance des peuplements, est une des conditions de l'optimisation des fonctions de production et écologique que les gestionnaires assignent aux peuplements de milieux où la contrainte hydrique est forte.

**Mots Clés** : croissance en hauteur, dendrochronologie, pluviométrie, stress hydrique, provenance, pin maritime, pin noir d'Autriche, dépérissement, modélisation, sylviculture.

## ABSTRACT

Forest growth and yield are primarily limited by water availability in environmentally constrained sites.

This study was conducted in order to determine how to integrate environmental indicators relating to tree growth within silvicultural practices and stand dynamic models.

The height of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) and Austrian black pine (*Pinus nigra* Arn.), as well as radial growth of maritime pine, are, under natural conditions, explained by environmental factors in three environmentally constrained sites.

In the dry Alps site, the expression of the two components linked with height growth of black pine - number of stem units and mean stem unit length - are found to be dependent on rainfall for the former and temperature for the latter.

In the Landes de Gascogne site, the genetic variability in the height growth of maritime pine provenances is explained by their ecophysiological behavior.

In the coastal sand dune site, situated between Loire and Gironde, the radial growth of maritime pine is found to be primarily dependent on precipitation and to a lesser extent on temperature. The correlation between radial growth and climatic parameters are used to explain the forest dieback.

Our results have silvicultural applications at every stage in the life of a plantation, from its installation to renewal.

The explanation of growth factors by the integration of environmental data with silvicultural practices is one of the necessary conditions for the optimization of ecological functions and plantation management in sites where water is a constraining factor.

**Key Words** : Height Growth, dendrochronology, rainfall, water stress, provenance, maritime pine, Austrian black pine, dieback, modeling, silviculture.