



HAL
open science

Développement en hauteur des régénérations de Chêne sessile.

H. Chaar, Francis Colin

► **To cite this version:**

H. Chaar, Francis Colin. Développement en hauteur des régénérations de Chêne sessile.. Revue forestière française, 1999, 51 (2), pp.341-354. 10.4267/2042/5441 . hal-03443383

HAL Id: hal-03443383

<https://hal.science/hal-03443383>

Submitted on 23 Nov 2021

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

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

DÉVELOPPEMENT EN HAUTEUR DES RÉGÉNÉRATIONS DE CHÊNE SESSILE

H. CHAAR – F. COLIN

La durée de révolution des peuplements de Chêne est actuellement très longue (180-250 ans) et a même été récemment allongée dans de nombreux plans d'aménagement, afin d'obtenir des diamètres plus rémunérateurs. Cette situation prévaut malgré la mise en application progressive de normes sylvicoles établies par l'INRA, qui ont, en leur temps, préconisé une intensification des éclaircies afin d'obtenir des accroissements radiaux de 2-2,5 mm. Ces normes (nombre de tiges en fonction de la hauteur dominante) ont été prolongées vers les stades de hauteur inférieure à 15 m à partir du travail de Bruciamacchie (1982) et à partir de travaux menés dans les différentes régions. Le besoin se fait en effet sentir d'intervenir plus tôt dans les peuplements et de façon plus rationnelle qu'auparavant. La vulgarisation du cloisonnement sylvicole va dans ce sens. Intervenir plus tôt, à un stade où les phénotypes sont moins exprimés et différenciés, est une pratique délicate. Pour sortir d'un certain empirisme qui prévaut actuellement (Duplat, 1992, 1996), cette pratique nécessite une meilleure connaissance du mode de développement propre à l'espèce étudiée. Celui du Chêne, plus que celui d'autres essences, est contraint par de nombreux facteurs environnementaux parmi lesquels il convient de citer :

- la compétition inter et intra-spécifique pour l'eau, les éléments minéraux et la lumière,
- la sécheresse estivale,
- l'ombrage par les semenciers,
- les attaques de champignons phytopathogènes (par exemple l'oïdium), d'insectes (chenilles défoliatrices), ou de micro-rongeurs,
- l'abroustissement par les herbivores vertébrés (chevreuil notamment),
- les gelées tardives (printemps), précoces (automne) ou hivernales.

Pour caractériser l'impact de ces contraintes sur la croissance du Chêne, notre objectif a d'abord été de disposer des outils permettant d'analyser et de modéliser le développement des régénérations. Nous avons restreint temporairement notre approche à l'accroissement en hauteur en laissant de côté l'étude de la ramification et de la forme des plants. Ces outils ont été mis au point à l'occasion d'une analyse rétrospective de la croissance des cinq premières années d'une régénération naturelle. Ils ont ensuite été appliqués à des expérimentations dans lesquelles soit un certain nombre des facteurs environnementaux ont été contrôlés (les gelées tardives, l'ombrage, la limitation des ressources souterraines), soit des dommages

physiques simulant les gelées tardives, les attaques d'herbivores ou de défoliateurs ont été appliqués. Ces travaux ont été réalisés dans le cadre de la thèse de Hatem Chaar dirigée par Francis Colin. Nous ne présentons ici que quelques résultats.

EXPÉRIMENTATIONS MISES EN PLACE ET RÉSULTATS

Étude rétrospective : identification des composantes de la croissance et des outils statistiques

L'étude rétrospective de la croissance des cinq premières années (1990 à 1994) a été menée dans une tache de régénération naturelle issue de la glandée de 1989, en forêt de Champenoux (Meurthe-et-Moselle) clôturée durant l'hiver 1992-93 (photo 1, p. 343). Les conditions de croissance se sont améliorées au cours des cinq saisons de croissance tant au niveau de la densité qui a diminué par mortalité naturelle des plants chétifs, que de l'éclairement puisque quelques semenciers ont été exploités au début de la saison 1993, et que des précipitations annuelles : 564 mm en 1991, 675 mm en 1992, 713 mm en 1993 et 746 mm en 1994. La densité des plants était d'environ 80 plants/m² en 1994. Quatre-vingt-treize plants de Chêne, choisis d'une manière aléatoire, ont été soigneusement décrits. La hauteur moyenne et le diamètre moyen (\pm écart-type) de ces plants étaient respectivement de 77,2 (\pm 21,9) cm et de 9,7 (\pm 2,1) mm.

Le Chêne est caractérisé par une croissance rythmique qui s'exprime par plusieurs périodes d'élongation (vagues de croissance) durant une année. Au cours de chaque vague, est mise en place une portion d'axe de tige, appelée unité de croissance (UC). Celle-ci porte des écailles à la base et des feuilles plus haut. Ces organes foliaires sont insérés sur l'UC au niveau de ce que l'on appelle les nœuds. Entre deux nœuds, la portion de tige est appelée entre-nœud. Les bourgeons de la base de l'UC ne se développent pas immédiatement (mais se développent plus tard en gourmands) ; parmi les bourgeons axillés par des feuilles, il convient de distinguer les bourgeons situés immédiatement en dessous du bourgeon terminal (bourgeons sub-terminaux) et les bourgeons insérés plus bas, que nous qualifierons de latéraux. Le rôle de ces bourgeons dans la reprise de croissance est particulièrement important. L'unité de croissance se termine par un bourgeon terminal qui peut soit continuer à s'allonger durant la vague de croissance suivante (mode de croissance monopodial qui caractérise le Chêne) soit mourir ou du moins ne pas se développer en axe, pour des causes diverses (attaques d'insectes, basses températures). Compte tenu de ce mode de croissance, les composantes identifiées et mesurées sur l'axe de la tige ont été : le nombre d'UC observables en fin de saison (NUC) ; la longueur des UC (longueur) ; le nombre de nœuds (Nn) par UC ; l'état du bourgeon terminal de chaque UC (état mort ou vivant) ; et la position d'origine de l'UC (issu d'un bourgeon terminal, issu d'un bourgeon sub-terminal, issu d'un bourgeon latéral, issu d'un bourgeon sub-terminal de la pousse de l'année précédente) et l'allongement annuel (allongeur) qui est la somme des allongements des UC de chaque vague. L'axe dominant de la tige a été choisi comme étant la pousse qui avait eu la plus forte élongation durant la saison de croissance précédente.

Pour analyser et quantifier ces composantes, nous avons ajusté des modèles linéaires généralisés, qui permettent d'ajuster des variables non seulement continues sur l'intervalle]- ∞ , + ∞], mais également continues sur seulement une partie de l'intervalle précédent (exemple : une proportion appartient à [0, 1]), des variables discrètes, qualitatives ordinales ou non, voire binaires, présentant une loi de distribution pas forcément normale et une variance pas forcément constante (Agresti, 1990 ; McCullagh et Nelder, 1989). Ainsi, pour chaque composante, nous avons choisi un modèle approprié qui tient compte de sa nature (tableau I, p. 343). L'ajustement de ces modèles met en œuvre une loi de distribution appartenant à la

Développement en hauteur des régénérations de Chêne sessile

famille des lois exponentielles, une fonction de lien qui produit une variable transformée prenant ses valeurs dans $]-\infty, +\infty[$, le critère d'ajustement qui est le maximum de vraisemblance et la déviance qui permet d'apprécier la supériorité d'un modèle par rapport à un modèle plus simple. Ces modèles ont permis d'analyser la variabilité des composantes de la croissance, les relations entre elles et l'effet de différents facteurs, notamment l'effet de l'année, dans cette première expérimentation.

De plus, quand une composante était mesurée plusieurs fois sur un même individu (exemple : la longueur de l'unité de croissance mesurée pour chaque cycle et pour chaque année), l'effet individuel a été évalué au moyen d'un modèle linéaire mixte (Littell *et al.*, 1996).

Tableau I **Les composantes, leur nature,
et les modèles statistiques utilisés pour les analyser (UC = unité de croissance)**

Variable	Nature	Modèle	Loi de distribution	Fonction de lien	Exemple en figure
Nombre de vagues	Ordinale (1 à 4)	Logistique sur cumuls de proportions	Multinomiale	logit	
Nombre d'UC		Logistique	Binomiale	logit	
État du bourgeon terminal	Binaire (mort ou vivant)				
Nombre de nœuds	Discrète	Poisson	Poisson	log	figure 2
Longueur de l'UC	Continue	Linéaire mixte	Normale	identité	figure 1
Longueur de la pousse annuelle	Continue	Linéaire mixte	Normale	Identité	

Nous illustrons brièvement l'intérêt de notre démarche en analysant l'effet année, résultat de l'amélioration des conditions de croissance et du démarrage du développement, caractéristique du Chêne.

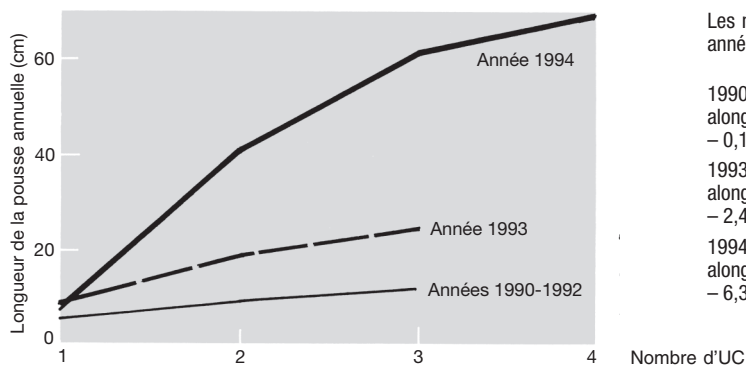
Le nombre de vagues établies par an a augmenté avec l'âge des plants (le pourcentage de plants effectuant trois vagues de croissance par an est passé de 4 % en 1992 à 34 % en 1994), et il est apparu une absence d'association entre les nombres de vagues produites sur

Photo 1 Tache de régénération issue de la glandée de 1989 et âgée de 6 ans en forêt de Champenoux (Meurthe-et-Moselle). Le placeau, clôturé pour empêcher l'abroustissement par les chevreuils, a fait l'objet d'une analyse rétrospective en fin 1994 et d'un suivi continu de la croissance en hauteur, à raison d'un relevé une à deux fois par semaine, durant les saisons de végétation 1995 et 1996.



Photo M. PITSCH

Figure 1 **RELATIONS ENTRE LA LONGUEUR DE LA POUSSE ANNUELLE (alongueur), exprimée en cm ET LE NOMBRE D'UC ÉTABLIES POUR LES ANNÉES**



Les modèles ajustés pour les différentes années sont linéaires mixtes :

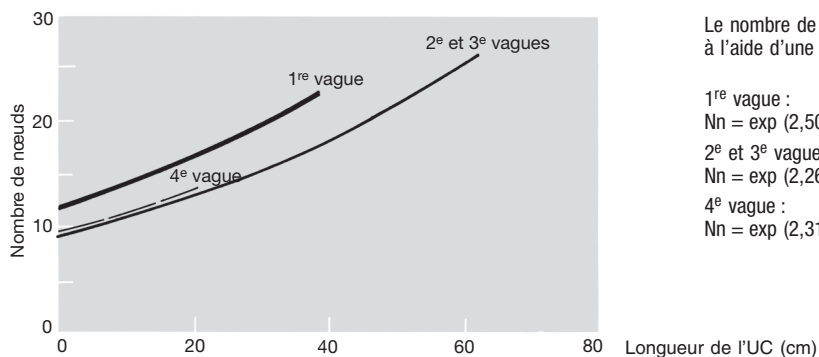
$$1990, 91 \text{ et } 92 : \\ \text{alongueur} = 2,26 + 3,37 \text{ NUC} - 0,10 \times (\text{NUC})^2$$

$$1993 : \\ \text{alongueur} = 6,13 + 17,31 \text{ NUC} - 2,44 \times (\text{NUC})^2$$

$$1994 : \\ \text{alongueur} = 37,15 + 51,46 \text{ NUC} - 6,31 \times (\text{NUC})^2$$

Les variances de l'effet aléatoire plant et de l'erreur résiduelle (\pm erreur standard) du modèle global sont respectivement de $31,48 \pm 5,59$ et $52,07 \pm 2,88$. On constate que la longueur de la pousse annuelle dépend nettement du nombre de vagues mais également des conditions de croissance qui se sont améliorées au cours des années (cf. texte).

Figure 2 **ANALYSE RÉTROSPECTIVE DE LA CROISSANCE : RELATIONS ENTRE LE NOMBRE DE NŒUDS (Nn) ET LA LONGUEUR DE L'UC (longueur exprimée en cm) POUR CHAQUE VAGUE DE CROISSANCE ÉTABLIE AU COURS DE LA SAISON 1994**



Le nombre de nœuds a été ajusté à l'aide d'une régression de Poisson :

$$1^{\text{re}} \text{ vague} : \\ Nn = \exp(2,50 + 0,02 \times \text{longueur})$$

$$2^{\text{e}} \text{ et } 3^{\text{e}} \text{ vagues} : \\ Nn = \exp(2,26 + 0,02 \times \text{longueur})$$

$$4^{\text{e}} \text{ vague} : \\ Nn = \exp(2,31 + 0,02 \times \text{longueur})$$

On constate que la longueur de l'UC établie durant la première vague est plus courte que celle des UC établies durant les 2^e et 3^e vagues mais supérieure à celle de la 4^e. Le nombre de nœuds dépend positivement de la longueur de l'UC mais selon un modèle différent pour chaque vague (les modèles des vagues 2 et 3 sont significativement non différents). La déviance moyenne du modèle est de 0,65 (déviance de 144,24 divisée par un nombre de degrés de liberté de 222), assez proche de l'unité indiquant que le modèle ajuste relativement bien la variable nombre de nœuds.

le même plant d'une année à la suivante (les probabilités des tests de Chi-deux étaient respectivement de 0,19, 0,65 et 0,41 pour les années 1991-92, 1992-93 et 1993-94). L'allongement annuel est apparu lié positivement au nombre d'unités de croissance établies sur l'axe de la tige ; la relation entre ces deux variables a varié d'une année à l'autre (figure 1, ci-dessus) : pour le même nombre d'UC établies, l'allongement annuel a augmenté avec l'âge des plants ; de plus, le nombre de nœuds et la longueur des UC sont apparus reliés positivement ; ainsi, pour une même longueur d'UC, il est apparu plus de nœuds sur les UC établies au cours de la première vague (UC1) que sur celles établies au cours de la deuxième (UC2) et de la troisième vague (UC3) (par exemple, en 1994 les UC1 contenaient respectivement 18,9 % de nœuds de plus que les UC4 et 26,1 % de nœuds de plus que les UC2 et UC3) (figure 2, ci-dessus). L'évolution inter-annuelle des composantes de croissance a en fait reflété en partie l'amélioration progressive des conditions de croissance dans cette expérimentation.

Dans cette première étude, la définition du couple composantes de croissance - modèles statistiques a constitué une avancée importante. La pertinence de cet outil a ensuite été testée dans les expérimentations décrites ci-après.

Suivi de croissance, analyse des dégâts de gelée et de leurs effets sur la reconstitution de la croissance en hauteur

Nous avons réalisé un suivi de croissance hebdomadaire ou bihebdomadaire sur deux saisons successives 1995 et 1996, sur un échantillon de 126 plants choisis au hasard dans la tache de régénération précédemment décrite (photo 1, p. 343). Les précipitations au cours de ces deux saisons étaient respectivement de 802 mm et de 605 mm. La hauteur moyenne et le diamètre au collet moyen, au début de la saison 1995, étaient respectivement de 88,6 cm ($\pm 17,1$ cm) et de 8,4 mm ($\pm 1,2$ mm).

À l'occasion de ces suivis de croissance, des gelées tardives sont intervenues : en 1995, la gelée tardive est survenue durant la nuit du 14 au 15 mai (température minimale enregistrée sous abri : $-0,9$ °C), après élongation complète de la première unité de croissance, c'est-à-dire pendant la période de repos apparent suivant la première vague (photo 2, ci-dessous). En revanche, la gelée tardive de 1996 est survenue en cours d'allongement de la première vague de croissance, dans la nuit du 4 au 5 mai ; la température minimale était d'environ $-0,3$ °C. À noter que des températures sous abri de 0 °C correspondent à une température de l'air voisine de $-3,0$ °C à 50 cm du sol. Les températures minimales subies étaient donc proches ; aussi nous ne pouvons pas imputer les différences d'intensité de dégâts de gel aux différences de température.

À la suite des gelées, les plants de Chêne ont été classés visuellement en quatre catégories : F1, plant intact, non endommagé ; F2, nécrose du bourgeon terminal de la pousse terminale ; F3, nécrose de l'apex de la pousse (ensemble de la rosette de bourgeons sub-terminaux) ; et F4, nécrose de la pousse entière. Pour les catégories F2-F4, les feuilles étaient nécrosées.

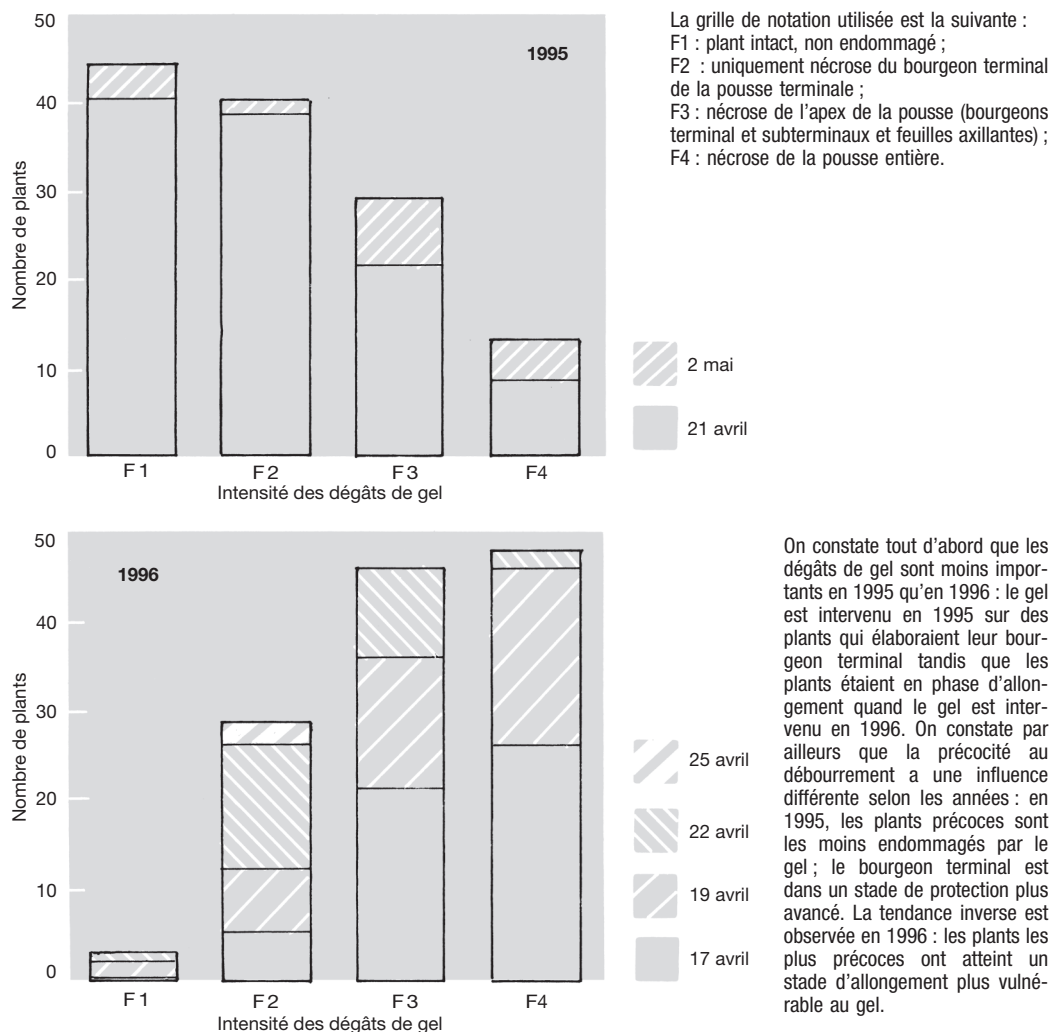


Photo 2 Suite à la gelée tardive de 1995, survenue dans la nuit du 14 au 15 mai après complète élongation de la première UC, les plants de la tache de régénération suivie en forêt de Champenoux ont subi différents dégâts dont le grilllement des feuilles accompagné de la nécrose du bourgeon terminal.

À partir de ce constat, des endommagements contrôlés ont été réalisés en pépinière pour simuler partiellement les types de dégâts observés en conditions naturelles et mieux comprendre la réponse des plants de Chêne.

Photo M. PITSCH

Figure 3 **SENSIBILITÉ DES PLANTS DE CHÊNE SESSILE AUX DÉGÂTS DE GEL :**
répartition des plants selon la date de débourrement (correspondant au stade 2 qui est le début de développement du bourgeon) et selon l'intensité croissante des dégâts dus au gel au cours des années 1995 et 1996



L'état d'avancement de l'allongement durant chaque période d'élongation a été analysé grâce à la grille de notation suivante : stade 1, bourgeon non développé ; stade 2, début de développement du bourgeon avec début de décollement des écailles ; stade 3, pointe verte avec apparition de l'ébauche de la première feuille ; stade 4, élongation des ébauches contenues dans le bourgeon ; stade 5, au moins une feuille est sortie complètement du bourgeon ; stade 6, élongation intense des entre-nœuds ; et stade 7, allongement terminé. Le débournement d'un plant a été choisi comme correspondant au stade 2. En plus des modèles linéaires généralisés ajustés sur les variables identifiées dans l'expérimentation précédente, nous avons ajusté un modèle logistique sur cumuls de proportions pour analyser cet état d'avancement.

En 1995, les plants intacts (catégorie F1) étaient les plus nombreux ; la catégorie F4 était la moins représentée ; en 1996, la tendance inverse a été observée (figure 3, p. 346). Il faut relier cela au fait qu'en 1995, la gelée est survenue sur une pousse lignifiée portant un bourgeon terminal protégé du gel par des écailles, alors qu'en 1996, la gelée est intervenue sur une pousse mal lignifiée (gorgée d'eau) et un méristème apical non protégé par des écailles. De plus, au sein de la même saison, nous avons pu observer une certaine variabilité de la phénologie des plants qui est apparue indépendante de la dimension des plants. Le débourrement printanier s'est échelonné entre le 21 avril et le 2 mai pour la saison 1995, et entre le 17 avril et le 25 avril pour la saison 1996. L'intensité des dégâts de gel s'est avérée dépendre de ces dates de débourrement. En 1995, les plants les plus précoces (qui avaient eu le temps de mieux protéger leur bourgeon terminal) ont été relativement moins endommagés par le gel que les plants tardifs. En revanche, la tendance inverse a été observée en 1996 : les plants précoces (17 et 19 avril) parvenus à des stades d'élongation intense des entre-nœuds, donc gorgés d'eau, ont été plus affectés par le gel que les plants tardifs (22 et 25 avril). Néanmoins, cette variabilité de la date de débourrement est restée faible pour ces jeunes plants (entre 8 et 11 jours). De ce fait, elle ne permet pas *a priori*, dans la situation étudiée, de sélectionner efficacement du matériel végétal à débourrement tardif qui permettrait de diminuer fortement les dégâts de gelée. Ceci est à confirmer pour des situations différentes et pour des stades plus avancés.

Après les dégâts de gel, nous avons suivi la reprise de croissance en hauteur des plants. Dans le cas où cette croissance avait repris à partir d'un bourgeon sub-terminal de la dernière UC de la pousse de l'année précédente, l'UC1 était perdue et ne faisait finalement pas partie de l'axe de la tige et ceci pour 73 % des plants en 1996 et pour 31 % des plants en 1995. De plus, l'UC4 était souvent chétive (longueur inférieure à 2 cm) et ne faisait pas partie ultérieurement de l'axe de la tige (pour 100 % et 64 % des plants qui avaient établi une quatrième vague en 1995 et en 1996 respectivement). Ainsi, le nombre d'UC, qui formaient finalement l'axe de la tige, ne correspondait pas souvent au nombre de vagues d'allongement exprimées par le plant.

Au sein de la même saison, il est apparu une dépendance entre la position du bourgeon qui a assuré la reprise de croissance au cours de la deuxième vague et l'intensité des dégâts de gel. Lorsque les dégâts étaient importants (F3 ou F4), la reprise de croissance était assurée par les bourgeons sub-terminaux des unités de croissance formées à la fin de la saison précédente ; l'UC2 ainsi formée présentait une longueur légèrement plus grande que celle des UC issues d'un bourgeon de l'UC1 endommagée (qu'il soit terminal, sub-terminal ou latéral) ; la différence n'est apparue significative que pour l'année 1996 ($5,7 \text{ cm} \pm 4,3 \text{ cm}$ au lieu de $3,9 \text{ cm} \pm 3,4 \text{ cm}$). En 1995, ces valeurs moyennes (significativement non différentes) étaient respectivement de $16,1 \text{ cm} \pm 8,0 \text{ cm}$ et de $15,2 \text{ cm} \pm 9,2 \text{ cm}$. À remarquer que l'intensité des dégâts de gel n'a pas eu, en revanche, de conséquence significative sur :

- le nombre de vagues de croissance, qui exprime le potentiel de réponse de la plante face aux conditions de croissance (disponibilité hydrique, etc.) qui ont suivi la gelée,
- la relation entre le nombre de nœuds et la longueur de l'UC qui est plutôt dépendante des conditions de croissance durant la période d'élongation,
- la relation entre l'allongement annuel et le nombre d'UC formant l'axe,
- et enfin l'allongement durant la troisième vague. En 1996, les taux de reprise de croissance après les deuxième et troisième vagues étaient liés positivement à la hauteur initiale des plants et aussi au diamètre initial, mesuré au collet ; ceci signifie que plus les plants sont vigoureux, plus le nombre de vagues établies est important.

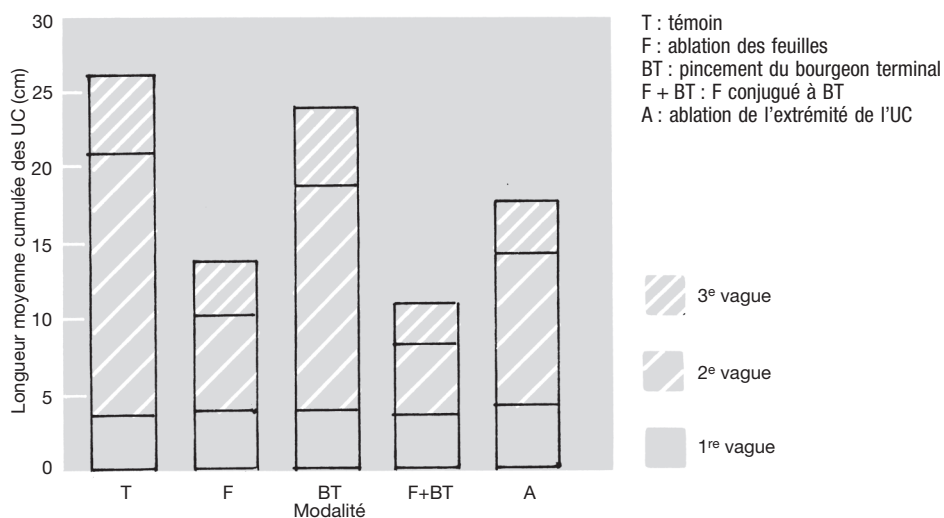
Endommagements contrôlés

(Chaar *et al.*, 1997b)

Pour simuler partiellement les dégâts provoqués par les gelées, les herbivores vertébrés et les défoliateurs et par les champignons phytopathogènes, tels que l'oïdium, intervenant après complète élongation de la première UC, nous avons mis en place une expérience d'endommagements contrôlés. Des plants d'un an de la provenance Nord-Est de la France, cultivés en pépinière, ont été soumis soit à une défoliation (modalité F), soit à une décapitation du bourgeon terminal (BT), soit aux deux simultanément (F + BT), soit encore à une ablation de l'extrémité apicale (correspondant à une réduction de deux tiers environ de la surface foliaire) de l'unité de croissance de la tige mise en place au cours de la première vague de croissance (A). La densité de plantation était de 80 plants/m², équivalente à celle rencontrée dans la tache de régénération naturelle précédemment étudiée. Les longueurs des UC terminales mises en place au cours des vagues de croissance ultérieures, le nombre de feuilles portées par ces UC, le nombre de ramifications portées par l'UC endommagée, ainsi que l'allongement annuel, ont été enregistrés et analysés par les méthodes mises au point dans la première expérimentation.

Le résultat majeur est que l'enlèvement des feuilles (dans les modalités : F, F + BT et A) a réduit l'allongement au cours de la deuxième vague de croissance (figure 4, ci-dessous), a anticipé son développement, a légèrement réduit le nombre d'UC produites ensuite et a finalement réduit l'allongement annuel. Par contre, la décapitation (modalité BT) a retardé le débourrement de cette deuxième vague et n'a pas eu apparemment d'effet ni sur l'allongement de la deuxième vague ni sur l'allongement annuel. La ramification de l'UC1 endommagée a été stimulée par toutes les modalités. Le traitement n'a pas eu d'effet sur l'allongement de l'UC3.

Figure 4 **ENDOMMAGEMENTS CONTRÔLÉS : histogrammes des longueurs moyennes des UC produites au cours de chaque vague de croissance et selon les modalités suivantes :**



On constate que les modalités F, F + BT et A, qui ont en commun de réduire plus ou moins la surface foliaire, réduisent l'allongement durant la seconde vague.

Globalement, les endommagements n'ont eu aucun effet sur l'allongement durant la troisième vague.

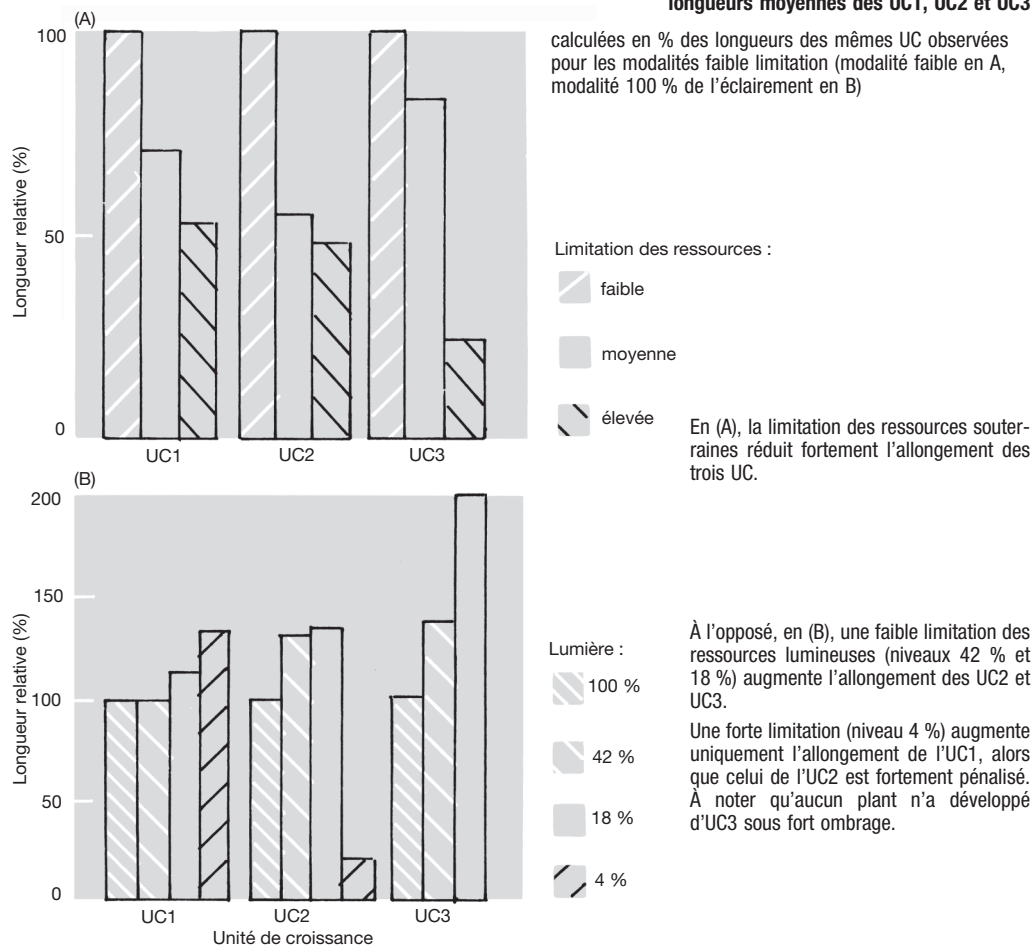
Limitation des ressources souterraines

(Chaar *et al.*, 1997a)

Dans cette expérience réalisée en collaboration avec C. Collet (Collet *et al.*, 1997), l'irrigation et la compétition pour les ressources du sol (eau et éléments minéraux) avec la Canche (*Deschampsia cespitosa* L. Beauv.) ont été contrôlées. Trois modalités correspondant à trois niveaux de contraintes ont été appliquées sur des plants de Chêne, cultivés en pépinière : F contrainte faible : sol nu et régulièrement arrosé ; M contrainte moyenne : sol régulièrement arrosé et compétition souterraine avec la Canche ; et E contrainte élevée : sol soumis à une sécheresse estivale et à la compétition souterraine avec la Canche. À la fin de la quatrième année de croissance, 18, 30 et 30 plants de Chêne, âgés de 3 ans, ont été mesurés dans les modalités F, M et E, respectivement.

La limitation des ressources souterraines a réduit le nombre d'unités de croissance et a entraîné également une réduction de la longueur des UC établies au cours de chaque vague, et par conséquent une réduction de l'allongement annuel (figure 5a, ci-dessous). La relation entre le nombre de nœuds et la longueur de l'UC n'a pas été affectée par la compétition souterraine.

Figure 5 **LIMITATION DES RESSOURCES SOUTERRAINES (en A) ET DE L'ÉCLAIREMENT (en B) :**
longueurs moyennes des UC1, UC2 et UC3



Limitation des ressources lumineuses

(Chaar *et al.*, 1997a)

Cette expérience a été réalisée en collaboration avec E. Dreyer de l'équipe de Bioclimatologie et d'Écophysologie de l'INRA Nancy. Au printemps de la saison 1995, des glands, provenance Nord-Est de la France, ont été semés sous trois intensités lumineuses différentes. L'ombrage des plants a été réalisé à l'aide d'écrans climatiques qui ne modifient pas significativement la température. Ces écrans sont revêtus de bandelettes de fines couches d'aluminium pur. Selon le pourcentage de bandelettes, nous obtenons un certain pourcentage d'ombrage. Quatre niveaux d'intensité lumineuse ont été définis (en % de rayonnement global journalier) : S1, témoin en pleine lumière ; S2, 42 % de lumière ; S3, 18 % de lumière ; et S4, 4 % de lumière. Chaque modalité était représentée par 30 plants.

La réduction de l'intensité lumineuse s'est traduite, à la fin de la première année, par une réduction du nombre de vagues de croissance effectuées sur l'axe dominant des plants. Cette réduction du nombre de vagues n'est devenue significative que pour le niveau S4 (donc en deçà de 18 % de lumière). Ce résultat va dans le même sens que celui obtenu dans l'expérimentation précédente de limitation des ressources souterraines. En revanche, une réduction partielle de l'intensité lumineuse (modalités S2 et S3) s'est traduite par une augmentation de l'allongement des UC de la deuxième et de la troisième vague et par conséquent de l'allongement annuel (figure 5b, p. 349). Ce résultat laisse à penser qu'une réduction partielle de l'intensité lumineuse présente un effet bénéfique sur la croissance en hauteur. La limitation de l'éclairage ne fonctionne donc pas exactement comme la limitation en ressources souterraines. La relation entre le nombre de nœuds et la longueur de l'UC n'a pas été influencée par l'intensité lumineuse.

DISCUSSION

Sur la méthodologie

Nous rappelons qu'au cours de ce travail ont été mis en œuvre :

- l'identification des composantes de la croissance ;
- l'adaptation des modèles linéaires généralisés à la nature de ces composantes ;
- le suivi de croissance en complément de l'analyse rétrospective ;
- l'application d'une grille de notation de la phénologie et du modèle logistique sur cumul de proportions ;
- l'application d'une grille de notation des dégâts de gel et du modèle logistique sur cumul de proportions ;
- une simulation d'endommagements.

Les couples composante de la croissance - modèle linéaire généralisé associé ont démontré leur intérêt pour mettre en évidence l'effet des facteurs du milieu. Le nombre d'UC établies par saison de croissance et formant l'axe de la tige est réduit par : la limitation des ressources du sol, la réduction de l'intensité lumineuse, les gelées tardives et la défoliation de l'UC1 ; en revanche la décapitation du bourgeon terminal n'a pas d'effet. L'allongement des UC et l'allongement annuel sont également sensibles aux contraintes du milieu : la limitation des ressources souterraines a un effet négatif alors que la limitation de l'intensité lumineuse a un effet compensateur.

L'intérêt d'un suivi de croissance par rapport à une analyse rétrospective réside dans le fait qu'il permet :

- d'analyser l'intensité des dégâts de gel (ou autres dégâts) ainsi que la sensibilité des plants à ces dégâts qui dépend en partie de la phénologie des plants et non pas de la taille initiale ;
- d'étudier le phénomène de restauration de la croissance en hauteur après les dégâts ;
- et enfin de ne pas mélanger dans les analyses les UC de la première vague, souvent endommagées par les gelées tardives, avec les UC des vagues suivantes.

La simulation des endommagements doit être considérée comme partielle. Ainsi, si l'on souhaite simuler des gelées tardives, il faudrait ajouter l'action du froid lui-même qui n'intervient pas dans notre expérience. Si l'on souhaite simuler des attaques de champignons phytopathogènes ou d'herbivores, il convient de préciser que les dégâts peuvent s'accompagner de réactions de défense qui modifient la physiologie générale de la plante (Lepoivre et Semal, 1989).

Compte tenu des réponses différentes de l'allongement des UC à la réduction de lumière et à la limitation des ressources souterraines, nous insistons sur le fait que toutes les composantes identifiées sont bien plus informatives que les variables usuellement recueillies (hauteur et diamètre au collet) qui sont par nature synthétiques. Ces dernières ne permettent pas de bien mettre en évidence les relations fonctionnelles entre les composantes de la croissance et les composantes du milieu. Au sein de notre équipe de recherche, nous nous acheminons donc vers une identification et une analyse des triplets [composante du milieu — composante de la croissance — modèle linéaire généralisé associé].

Sur les corrélations physiologiques entre les feuilles et l'allongement

Conformément à de nombreux résultats obtenus en conditions contrôlées (Barnola *et al.*, 1990 ; Hilton *et al.*, 1987 ; Ericsson *et al.*, 1980), les feuilles, parvenant à leur taille finale, détournent à leur profit les nutriments qui permettraient le développement des bourgeons. Ceci explique le repos forcé du bourgeon terminal après complète élongation de l'UC1 et sa reprise d'allongement précoce si les feuilles sont retirées. Ceci explique également le démarrage de ramifications sur l'UC1. En revanche, ces feuilles fournissent à la nouvelle UC2 les assimilats qui permettent son élongation. Aussi, leur ablation provoque une réduction de l'allongement de l'UC2 et une légère diminution du nombre de vagues de croissance ultérieures. Le traitement d'endommagement contrôlé n'a pas eu d'effet sur l'allongement de la troisième UC ; ceci conforte l'idée que l'allongement d'une UC ne dépend, pour son approvisionnement en assimilats, que de l'UC produite au cours de la vague de croissance précédente (Barnola *et al.*, 1990).

Sur la sensibilité des plants aux gelées tardives

Les suivis de croissance de 1995 et 1996 ont permis de montrer que l'intensité des dégâts de gelée est fortement conditionnée par le stade de développement atteint par l'UC1. La situation la plus favorable pour le plant est celle où le bourgeon terminal de l'UC1 est formé et déjà bien recouvert par ses écailles protectrices. Les situations les plus défavorables correspondent aux stades où le bourgeon n'est pas formé et où la pousse est encore en cours d'élongation.

Afin de prédire les dégâts de gelées précoces, il conviendrait de déterminer :

- le cumul de températures nécessaire pour obtenir le débourrement printanier (qui dépend peu des dimensions du plant) ; ce cumul se fait à partir d'une certaine date (début février, par exemple) ;

- le délai d'allongement complet de l'UC1 sous la forme d'une distribution de probabilité ;
- les probabilités d'occurrence des gelées tardives pour les mois d'avril et mai pour les différentes régions sensibles telles que la Lorraine ; il faudrait en outre compléter les observations de nos expérimentations par des observations des dégâts de gelées intervenues à différents autres moments durant la phase d'élongation de la première vague.

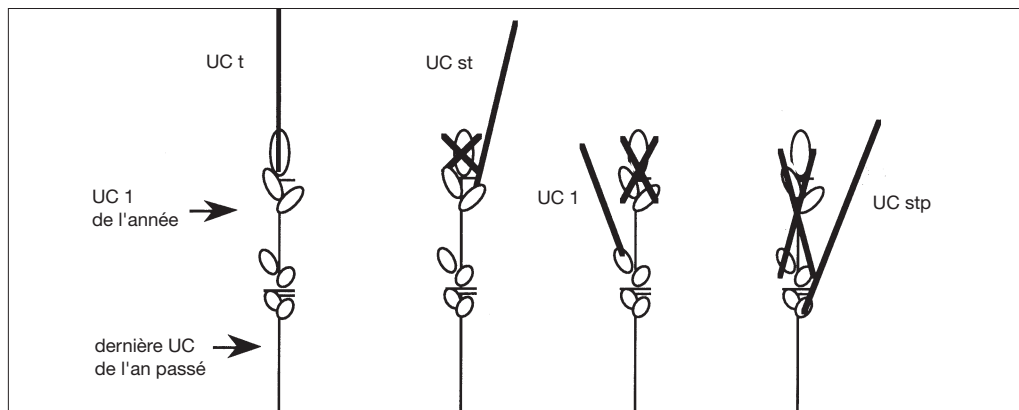
Bilan annuel de la croissance en hauteur

L'accroissement annuel en hauteur est le bilan de ce qui est mis en place et de ce qui, pour diverses raisons, ne participe finalement pas à l'allongement, bien que mis en place. La première UC est toujours formée à partir du mois d'avril. Selon ses potentialités, que l'on peut caractériser par sa taille initiale, le plant pourra répondre aux conditions de croissance des mois de juin et de l'été en s'allongeant plus ou moins au cours d'une, deux, voire trois vagues de croissance. Il convient ici de remarquer que l'allongement dépend à la fois du nombre d'entre-nœuds qui se mettent en place et de leur longueur. Le nombre d'entre-nœuds est celui présent dans le bourgeon en cas de préformation (c'est très probablement le cas du bourgeon qui passe l'hiver et qui donne la première UC). En cas de néoformation en revanche, le bourgeon ne contient qu'une partie des entre-nœuds qui contribuent à l'allongement de la tige. L'allongement des entre-nœuds quant à lui dépend essentiellement de l'approvisionnement en eau du plant, mais également de la qualité de la lumière. Ainsi une réduction de l'ensoleillement s'accompagne d'une modification de la qualité de la lumière, c'est-à-dire d'un enrichissement dans les bleus qui provoque un plus fort allongement des entre-nœuds (Ziegenhagen et Kausch, 1995).

Les gelées tardives peuvent endommager plus ou moins sérieusement la première UC (figure 6, ci-dessous). Si seul le bourgeon terminal est endommagé, un bourgeon sub-terminal assurera l'allongement ultérieur sans perte de hauteur car son développement aboutit à une

Figure 6 **SELON LES DÉGÂTS DE GELÉE TARDIVE SUBIS PAR L'UC1 DE L'ANNÉE, LES PERTES DE CROISSANCE EN HAUTEUR VONT ÊTRE PLUS OU MOINS IMPORTANTES**

Le plant de gauche correspond au plant de référence qui reprend sa croissance, durant la seconde vague de croissance, au niveau de son bourgeon terminal (trait en gras). À sa droite, le plant subit une nécrose de son bourgeon terminal. Un bourgeon sub-terminal prend le relais ; la perte de croissance en hauteur est négligeable car UCst est de même longueur que UCt et les positions d'insertion sur la tige sont très proches. Si c'est l'ensemble de la rosette de bourgeons qui est nécrosée, alors la croissance reprend à partir du bourgeon latéral situé immédiatement en dessous de l'endommagement. La perte de croissance est forte car UC1 est plus courte que UCt et la position d'insertion est plus basse. Si enfin l'ensemble de l'UC1 est endommagée, c'est un bourgeon sub-terminal situé sur l'unité de croissance la plus haute de l'an passé qui reprend le relais. La perte de hauteur due à la perte complète de l'UC1 produite en début d'année est partiellement compensée par le fait que UCstp est plus longue que UCt



Développement en hauteur des régénérations de Chêne sessile

longueur non significativement différente de celle qu'aurait pu donner le bourgeon terminal et car sa position est peu différente de celle de ce dernier. Si toute la pousse est endommagée, le relais sera pris par un bourgeon sub-terminal de la dernière UC formée l'année passée. La perte de hauteur correspondra à la longueur de la première UC. Cette perte semble être partiellement compensée par un allongement plus important du bourgeon relais que l'allongement qu'aurait eu le bourgeon terminal ou un bourgeon sub-terminal de l'année. Si la première UC est partiellement endommagée, c'est le bourgeon latéral placé juste en dessous de la portion nécrosée de l'UC qui assurera le relais. Son allongement sera plus court que s'il s'agissait de celui d'une UC issue du bourgeon terminal. Ce schéma est à moduler par les effets d'une plus ou moins grande réduction de la surface foliaire comme démontrés dans l'expérimentation d'endommagements contrôlés. À signaler enfin que les gelées précoces ou hivernales endommagent souvent l'UC formée au cours de la quatrième vague qui est chétive et mal aoûtée.

H. CHAAR - F. COLIN
Équipe Croissance et Production
INRA - Centre de Recherches de Nancy
F-54280 CHAMPENOUX

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement la Région Lorraine et la Communauté européenne qui ont financé la thèse de H. Chaar ; MM. Didelot et Lefort, gestionnaires ONF de la forêt de Champenoux ; E. Dreyer et C. Collet chercheurs, avec qui nous avons fructueusement collaboré ; L. Wehrlen et F. Bernier techniciens qui ont mis en place les dispositifs expérimentaux et assuré les mesures, et enfin C. Gueugneaud, Y. Ledoré et G. Leborgne stagiaires.

BIBLIOGRAPHIE

- AGRESTI. — Categorical data analysis. — New York : John Wiley and Sons, 1990. — 558 p.
- BARNOLA (P.), ALATOU (D.), LACOINTE (A.), LAVARENNE (S.). — Étude biologique et biochimique du déterminisme de la croissance rythmique du Chêne pédonculé (*Quercus rubra* L.). Effets de l'ablation des feuilles. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 47, 1990, pp. 619-631.
- BRUCIAMACCHIE (M.). — Structure, croissance et biomasse des régénérations naturelles de Chêne rouvre (*Quercus petraea* Liebl.). — Nogent-sur-Vernisson : ENITEF, 1982. — 45 p. + annexes (Mémoire de 3^e année).
- CHAAR (H.), COLIN (F.), COLLET (C.). — Effects of environmental factors on the shoot development of *Quercus petraea* seedlings. Methodological approach. — *Forest Ecology and Management*, 97, 1997a, pp. 119-131.
- CHAAR (H.), COLIN (F.), LEBORGNE (G.). — Artificial defoliation, decapitation of the terminal bud and removal of the apical tip of the shoot in sessile oak seedlings and consequences on subsequent growth. — *Canadian Journal of Forest Research*, 27, 1997b, pp. 1614-1621.

- COLLET (C.), COLIN (F.), BERNIER (F.). — Height growth, shoot elongation and branch development of young *Quercus petraea* grown under different levels of resource availability. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 52, 1995, pp. 65-81.
- DUPLAT (P.). — La Conduite des jeunes peuplements naturels de Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.). Pratiques actuelles. Recherches à entreprendre. — *Bulletin technique de l'ONF*, n° 23, mars 1992, pp. 3-36.
- DUPLAT (P.). — Sylviculture du Chêne sessile. — *Bulletin technique de l'ONF*, n° 31, 1996, pp. 21-28.
- ERICSSON (A.), LARSSON (S.), TENOW (O.). — Effects of early and late season defoliation on growth and carbohydrate dynamics in Scots pine. — *Journal of Applied Ecology*, 17, 1980, pp. 747-769.
- HILTON (G.M.), PACKHAM (J.R.), WILLIS (A.J.). — Effects of experimental defoliation on a population of pedunculate oak (*Quercus robur* L.). — *New Phytologist*, 107, 1987, pp. 603-612.
- MCCULLAGH (P.), NELDER (J.A.). — Generalized Linear Models. — London, New York : Chapman et Hall, 1989. — 261 p. (Monographs on statistics and applied probability).
- LEPOIVRE (P.), SEMAL (J.). — Les Relations hôte-parasite. In : *Traité de pathologie végétale* / J. Semal Ed. — Presses agronomiques de Gembloux, 1989. — pp. 249-302.
- LITTELL (R.C.), MILLIKEN (G.A.), STROUP (W.W.), WOLFINGER (R.D.). — SAS System for Mixed Models. — 1996. — 633 p.
- ZIEGENHAGEN (B.), KAUSCH (W.). — Productivity of young shaded oaks (*Quercus robur* L.) as corresponding to shoot morphology and leaf anatomy. — *Forest Ecology and Management*, 72, 1995, pp. 97-108.

DÉVELOPPEMENT EN HAUTEUR DES RÉGÉNÉRATIONS DE CHÊNE SESSILE (Résumé)

L'objectif du travail présenté est de construire des méthodes d'analyse et de modélisation du développement aérien des plants de Chêne sessile. Ces méthodes, à savoir l'identification des composantes de la croissance et l'utilisation des modèles linéaires généralisés associés, ont été mises au point à l'occasion d'une analyse rétrospective de la croissance des cinq premières années d'une régénération naturelle. Elles ont été ensuite appliquées à des expérimentations dans lesquelles, soit un certain nombre de facteurs environnementaux ont été contrôlés (les gelées tardives, l'ombrage, la limitation des ressources souterraines), soit des endommagements ont été appliqués. Le nombre d'unités de croissance établies par saison de croissance et formant l'axe du plant est réduit par la limitation des ressources du sol, la réduction de l'intensité lumineuse, les gelées tardives et la défoliation de la première unité. L'allongement des unités de croissance et l'allongement annuel sont également sensibles aux contraintes du milieu : la limitation des ressources souterraines a un effet négatif alors qu'une limitation modérée de l'intensité lumineuse a un effet positif. La méthodologie mise au point permet d'envisager des collaborations sur le fonctionnement et le développement des régénérations de Chêne et d'autres essences en mélange ou non, au niveau des interactions fines composante du milieu - composante de la croissance.

AERIAL DEVELOPMENT OF SESSILE OAK REGENERATION MATERIAL (Abstract)

The present project aims to provide methods for analysing and modelling the aerial development of sessile oak seedlings. These methods, i.e. the specification of the growth components and of the associated generalised linear models were established by means of a retrospective analysis of the height growth on a 5-year old regeneration plot. The methods were then applied in various experiments where either environmental factors were monitored (late frosts, shading, limitation of subsurface resources) or artificial damage on the first growth unit was applied. The number of growth units established per growth season that make up the seedling axis is reduced by the environmental factors and by leaf removal. Both growth unit elongation and annual shoot elongation are influenced by environmental factors. Nevertheless, limitation of subsurface resources reduces elongation, while moderate shading gives better elongation than full light. This methodology opens up opportunities for joint research addressing the functioning and development of oak regenerations, as well as of other species, and the specific interactions between environmental components and growth components.
