



**HAL**  
open science

## Étude et suivi des bourgeons épïcormiques à l'origine des gourmands chez le Chêne sessile.

Florence Fontaine, Pascal Jarret, Jean-Louis Druelle

► **To cite this version:**

Florence Fontaine, Pascal Jarret, Jean-Louis Druelle. Étude et suivi des bourgeons épïcormiques à l'origine des gourmands chez le Chêne sessile.. *Revue forestière française*, 2002, 54 (4), pp.337-356. <10.4267/2042/4926>. <hal-03449445>

**HAL Id: hal-03449445**

**<https://hal.science/hal-03449445v1>**

Submitted on 25 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.



HAL Authorization

## ÉTUDE ET SUIVI DES BOURGEONS ÉPICORMIQUES À L'ORIGINE DES GOURMANDS CHEZ LE CHÊNE SESSILE

FLORENCE FONTAINE - PASCAL JARRET - JEAN-LOUIS DRUELLE

Un gourmand est une pousse qui apparaît sur la tige à partir d'un bourgeon resté en latence (Bary-Lenger et Nebout, 1993). Les Chênes sessile et pédonculé ont une forte capacité à produire des gourmands (Roussel, 1978 ; Courraud, 1987 ; Spiecker, 1991 ; Miller, 1996), dont la trace laissée dans le bois peut être fortement pénalisante pour l'utilisation de ce dernier. Un développement important des gourmands dans un peuplement est souvent considéré comme la conséquence d'un stress sanctionnant une sylviculture inadaptée (peuplement maintenu trop dense ou trop pur, éclaircie trop brutale...) ou une station défavorable (humidité trop grande, sécheresse trop accentuée...). Ces considérations en restent pour l'instant au stade des hypothèses. La disparition des gourmands est vécue par le forestier comme un soulagement. Pourtant, elle n'entraîne pas forcément celle des défauts et pourrait même contribuer à l'aggravation de ceux-ci lorsqu'elle engendre une multiplication des bourgeons à leur base (Kiefer, 1995 ; Drenou, 1996). Tous les jeunes peuplements de Chêne paraissent en fait sujets peu ou prou aux "accès" de gourmands, alors que les amas de bourgeons et autres picots affectant la qualité des billes de pied au stade adulte semblent se concentrer sur certains peuplements seulement, avec une forte variabilité entre les tiges qui le composent. Quels processus peuvent conduire ces crises "d'acné juvénile" à de vilaines cicatrices "varioliques" et existe-t-il des facteurs aggravants ?

Actuellement, une dynamisation de la sylviculture des chênes en futaie est engagée afin de produire des arbres plus gros sans augmenter les âges d'exploitabilité, aussi bien en forêt publique qu'en forêt privée (Jarret, 1996 ; Sevrin, 1997). Cela conduit à des interventions juvéniles brutales qui se traduisent souvent par d'éphémères poussées de gourmands. Faut-il y voir un accroissement du risque de singularités du bois dans les futurs peuplements, ou au contraire une diminution de ce risque du fait d'arbres mieux équilibrés et moins sensibles aux "stress" ultérieurs ?

La littérature en ce domaine (Ehrahrt et Papineau, 1988) et les travaux récents, enquêtes en forêt (Courraud, 1987 ; Jenny, 1995) ou suivi de dispositifs expérimentaux (Duplat, 2000), ne fournissent que des informations fragmentaires et des pistes souvent brouillées. C'est seulement en s'intéressant au bourgeon lui-même et à son devenir en fonction des contraintes sylvicoles et stationnelles que l'on peut espérer élucider le phénomène.

### Les gourmands, un problème pour la qualité du bois

Les filières industrielles les plus valorisantes du Chêne demandent des bois à fil droit, à accroissements réguliers pas trop larges ( $\leq 2,5$  mm), et sans défaut (toute singularité étant considérée comme un défaut). Les défauts restent sans grande conséquence s'ils sont limités au noyau

central ou à l'aubier, qui ne sont pas utilisés par ces filières. Mais ils entraînent des dépréciations considérables lorsqu'ils affectent le reste du duramen utilisé en ébénisterie ou tranchage (Schmerber, 1997), avec des pertes de valeur marchande pouvant atteindre plus de 90 % (Kiefer, 1995). Les bois sans défaut sont rares, donc particulièrement recherchés.

Les gourmands présents sur le tronc constituent l'une des singularités les plus fréquentes. Ils induisent, lorsqu'ils persistent, des défauts d'autant plus graves que la trace qu'ils laissent dans le bois est importante (Courraud, 1987 ; Bary-Lenger et Nebout, 1993 ; Kiefer, 1995) :

- défaut à peine perceptible lorsque la trace reste isolée, de faible diamètre et non colorée ;
- défaut plus sérieux si la trace est colorée, ou suffisamment importante pour entraîner une déformation du fil du bois ;
- défaut pouvant devenir beaucoup plus grave avec la prolifération de traces autour d'une ancienne branche ("patte de chat") ou avec le foisonnement local des gourmands ("brogne ou broussin").

L'importance du défaut dans le bois n'est pas proportionnelle à celle de la singularité visible sur le tronc : une trace mince et à peine perceptible dans le duramen peut être associée à un gourmand vigoureux, mais dont le développement est récent et affecte surtout l'aubier ("nœuds collés" fréquents dans les coupes de régénération) ; à l'inverse, un gourmand à peine développé, voire un simple groupe de bourgeons sans rameau ("picot ramifié"), peut être relié à une trace noire.

### À l'origine des gourmands, les bourgeons épïcormiques

Les études réalisées font appel à un vocabulaire auquel le lecteur n'est pas forcément familiarisé, ou qui n'est pas toujours clairement défini. Un glossaire regroupant l'ensemble de ces termes est proposé en annexe 1 (p. 355).

#### • *Les bourgeons épïcormiques*

D'après la littérature, tout bourgeon peut avoir deux origines : proventive ou adventive (Büsgen *et al.*, 1929 ; Stone et Stone, 1943 ; Aaron, 1946 ; Zimmermann et Brown, 1971 ; Fink, 1983). Les bourgeons d'origine proventive sont mis en place lors du développement en axe d'un bourgeon préexistant. Ils sont donc localisés à l'aisselle d'un organe foliaire (feuille ou écaille) et leur trace est reliée à la moelle du tronc. Leur localisation est directement liée à la phyllotaxie. Ils sont qualifiés de primaires s'ils sont formés la même année que la pousse sur laquelle ils sont insérés, de secondaires s'ils se sont développés ultérieurement sur une ramification de cette pousse. En revanche, les bourgeons d'origine adventive se développent à partir des tissus périphériques du tronc suite à une blessure. La localisation de ces bourgeons est indépendante de la phyllotaxie et leur trace prend naissance au niveau du cerne où ils se sont formés.

Quelle que soit son origine, un bourgeon peut former une pousse l'année ou bien n'évoluer que tardivement et rester au moins un an au stade de bourgeon. Dans ce dernier cas, il devient épïcormique.

Chez le genre *Quercus* et plus particulièrement chez *Quercus petraea*, peu d'informations sont disponibles sur les bourgeons épïcormiques.

#### • *Le potentiel épïcormique d'un arbre*

Pour toute espèce, le potentiel épïcormique sur une longueur déterminée de tige est défini à un instant donné par la somme des bourgeons épïcormiques, d'origine proventive ou adventive. Les gourmands, en tant que pousses, ne sont donc pas pris en compte dans le potentiel épïcormique.

mique ; seuls les bourgeons présents à leur base étant comptabilisés. Le potentiel épïcormique peut évoluer chaque année suivant la destinée des bourgeons qui le composent.

Selon Blum (1963), si le potentiel épïcormique est constitué uniquement de bourgeons provenitifs, il est quantifiable et son évolution devient prévisible à partir de la quantité initiale de bourgeons pris en compte. En revanche, s'il possède une composante adventive, son évolution devient imprévisible car l'apparition de bourgeons d'origine adventive reste aléatoire chaque année.

Actuellement, aucun suivi de potentiel épïcormique n'a été réalisé chez les espèces ligneuses.

### Objectifs de l'étude

Afin de mieux comprendre le phénomène de formation des gourmands, deux thématiques de recherche ont été développées successivement dans notre étude et sont présentées dans cet article :

- la première, assez fondamentale, consiste en une étude descriptive des bourgeons à l'origine des gourmands, de leur processus de développement et des traces qui en découlent dans le bois ;

- la seconde, plus appliquée, concerne le suivi du potentiel épïcormique de jeunes chênes sessiles soumis à différents scénarios sylvicoles, en application d'un protocole élaboré grâce aux observations réalisées lors de l'étude descriptive. Cette opération sera poursuivie sur une longue période par la Section technique interrégionale Ouest de l'Office national des Forêts (ONF).

Ces travaux, réalisés dans le cadre d'un projet européen (Fair CT95-0823) dirigé par Francis Colin (INRA, Nancy), ont fait l'objet d'une thèse (Fontaine, 1999) et de 3 publications (Fontaine *et al.*, 1998, 1999b, 2001).

## ÉTUDE DESCRIPTIVE DES BOURGEONS ÉPICORMIQUES

### La parcelle retenue et les arbres étudiés

L'étude a été réalisée dans la parcelle 347 de la forêt domaniale de Tronçais (51° 86' N, 2° 60' 14" E, altitude 290 m), Allier, France. La moyenne annuelle des précipitations est de 700 mm et la moyenne annuelle des températures est de 10,4 °C. La station est caractérisée par un sol de texture sablo-limoneuse et un mull acide. Le peuplement est une futaie régulière de Chêne sessile dense et bien venante d'une quarantaine d'années, avec une densité de 3 720 tiges/ha en 1997. Six arbres dominants ont été abattus au cours de l'hiver 1996-1997 pour permettre d'étudier les bourgeons épïcormiques.

### Le prélèvement des bourgeons épïcormiques et leur étude

Le tronc est composé d'une succession de pousses annuelles. Chacune d'elles est délimitée à sa base et à son sommet par une zone de ralentissement de croissance formée par des entrenœuds très courts. Grâce à ces zones et à l'aide d'un comptage de cernes, nous avons pu identifier et dater chaque pousse annuelle. Nous avons ensuite prélevé les bourgeons épïcormiques au niveau des pousses annuelles âgées de 2, 3, 4, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35 et 40 ans, et étudié 15 à 20 bourgeons par pousse annuelle.

Nous avons d'abord mené une étude morphologique de ces bourgeons grâce à la microscopie électronique à balayage, puis une étude anatomique à l'aide de la microscopie optique.

## L'étude de la trace des bourgeons épicorniques

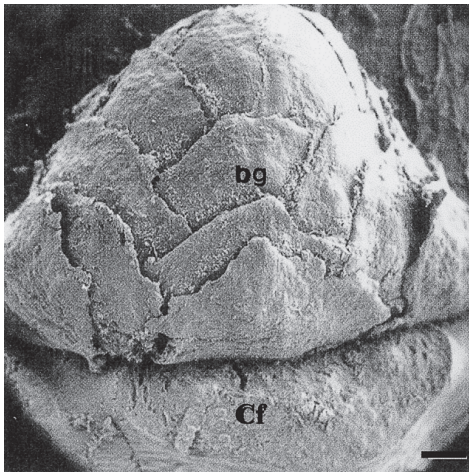
Après avoir isolé un segment de bois portant un bourgeon, nous avons atteint la trace du bourgeon à l'aide d'un rabot électrique dont l'épaisseur de rabotage variait de 0,2 à 0,5 mm. Les coupes ont été réalisées dans les trois plans : transversal, longitudinal tangentiel et longitudinal radial.

Sur ces coupes, nous avons observé :

- l'origine de la trace,
- le nombre de traces par bourgeon isolé ou par groupe de bourgeons,
- la couleur et le diamètre de la trace afin de définir si elle peut être considérée ou non comme un défaut.

## Résultats de l'étude

Les bourgeons présents sur une pousse de plus de un an sont des bourgeons épicorniques. Dans les deux tiers inférieurs de la pousse, les bourgeons sont de forme ronde ou ovale et mesurent entre 1 et 3 mm de long (figure 1, ci-dessous) tandis que, dans le tiers supérieur, ils sont de forme conique et mesurent de 3 à 7 mm. Indépendamment de leur forme, ils se composent d'un méristème terminal protégé uniquement par des écailles (figure 2, ci-dessous). À l'aisselle de ces écailles, nous avons observé des dômes méristématiques de 100 µm de long et 40 µm de large (figure 3, p. 341). De plus, au niveau de ces dômes, des plans de divisions cellulaires sont visibles. Ces bourgeons sont toujours reliés à la moelle de la tige par une trace unique.



**FIGURE 1**  
**OBSERVATION EN 3 DIMENSIONS**  
**D'UN BOURGEON ÉPICORMIQUE (bg)**  
localisé à l'aisselle  
d'une cicatrice de feuille (Cf)  
Microscopie électronique à balayage.  
Échelle 400 µm

**FIGURE 2**  
**COUPE TRANSVERSALE**  
Le bourgeon épicornique  
est constitué d'écailles (e)  
protégeant le méristème terminal (astérisque).  
Microscopie optique,  
coloration au bleu de toluidine.  
Échelle 110 µm



FIGURE 3

**COUPE TRANSVERSALE**  
**montrant un dôme méristématique à l'aisselle d'une écaille**  
 Des divisions cellulaires sont visibles au sein du dôme méristématique (flèche).  
 Microscopie optique, coloration au bleu de toluidine. Échelle 20 µm

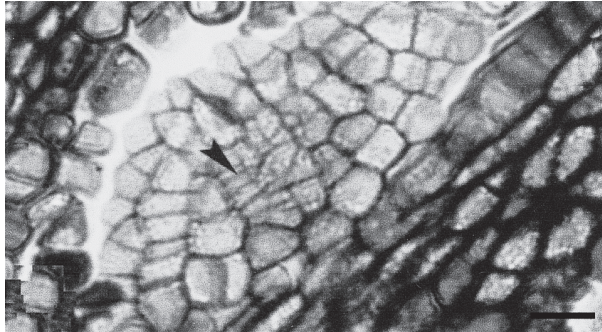
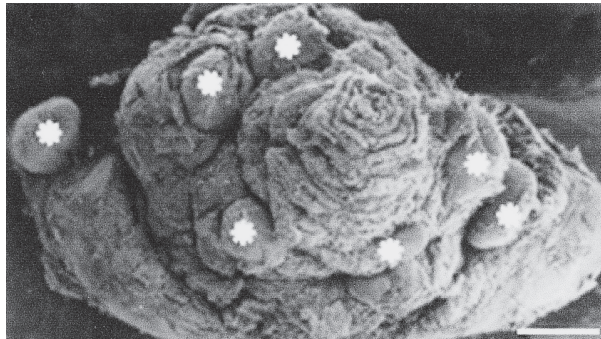


FIGURE 4

**OBSERVATION EN 3 DIMENSIONS**  
 De nombreux bourgeons secondaires (astérisques) sont présents  
 dans les deux tiers inférieurs du bourgeon épïcormique. Les écailles ont été éliminées.  
 Microscopie électronique à balayage favorisant une observation en 3 dimensions. Échelle 500 µm

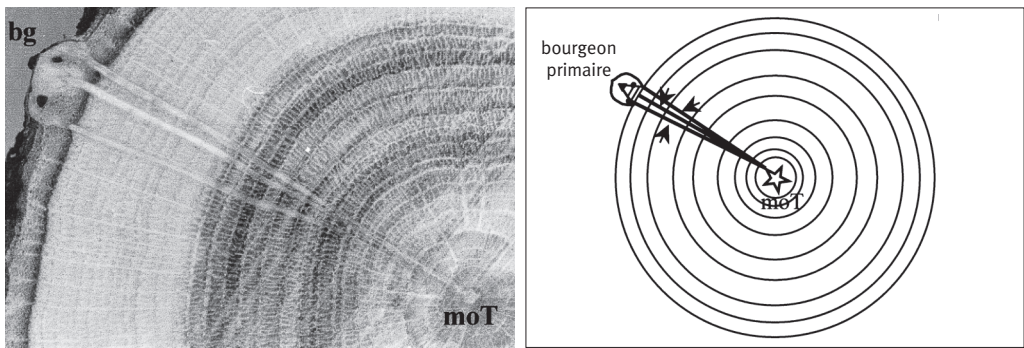
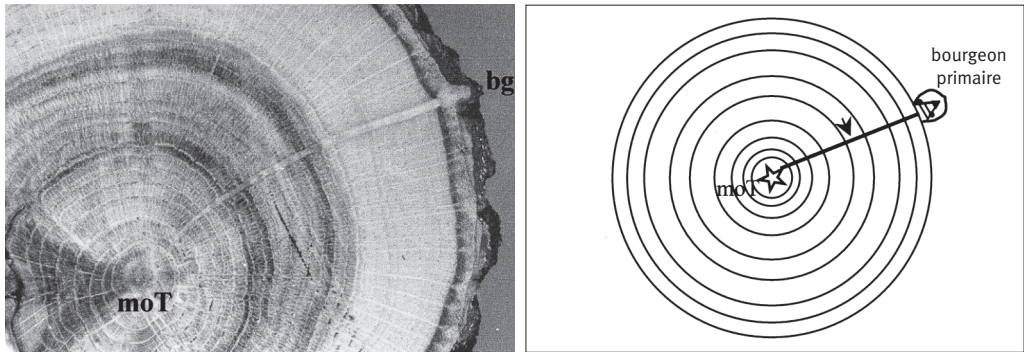


Sur les pousses annuelles âgées de 3 à 40 ans, nous avons constaté que les bourgeons épïcormiques sont toujours localisés à la surface de l'écorce, même lorsque celle-ci devient crevassée avec le temps. Les bourgeons épïcormiques sont soit isolés les uns des autres, soit groupés en petits massifs.

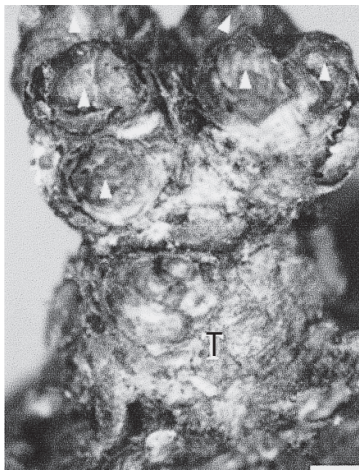
Parmi les bourgeons isolés, nous retrouvons ceux de forme ronde ou ovale ainsi que ceux de forme conique. Indépendamment de leur forme et de leur taille, ces 2 types de bourgeons sont toujours composés d'un méristème terminal protégé par des écailles. On observe à l'aisselle de certaines écailles des dômes méristématiques dans les 2 types de bourgeons et parfois des bourgeons secondaires, uniquement dans ceux de forme conique (figure 4, ci-dessus). Les bourgeons secondaires sont constitués d'écailles entourant le méristème terminal. Les bourgeons de forme ronde sont, dans tous les cas étudiés, reliés par une seule trace à la moelle d'une tige (figure 5, p. 342), tandis que ceux de forme conique y sont reliés par une ou plusieurs traces (figure 6, p. 342).

Les groupes de bourgeons sont divisés en deux types selon leur taille et la trace qu'ils laissent dans le bois. Un premier type se définit morphologiquement par la présence d'un axe, mesurant de 3 à 10 mm de long et de diamètre variant de 2 à 3 mm, portant entre 4 et 10 bourgeons

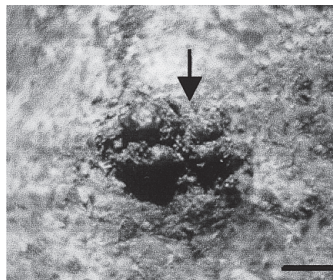
**FIGURE 5** **COUPE TRANSVERSALE DE TRONC ÂGÉ DE 40 ANS**  
 Une seule trace (flèche) connecte le bourgeon épïcormique (bg) à la moelle du tronc (moT)  
 Échelle 5 mm



**FIGURE 6** **COUPE TRANSVERSALE DE TRONC ÂGÉ DE 40 ANS**  
 Dans un même plan, trois traces (flèches) connectent le bourgeon épïcormique (bg)  
 à la moelle du tronc (moT)  
 Échelle 5 mm



**FIGURE 7**  
**VUE DE PROFIL D'UN GROUPE DE BOURGEONS DE TYPE PICOT**  
 Un moignon de tige (T) porte 6 bourgeons épïcormiques (flèches).  
 Loupe binoculaire. Échelle 450 µm



**FIGURE 8**  
**VUE DE DESSUS D'UN GROUPE DE BOURGEONS DE TYPE AMAS**  
 4 bourgeons épïcormiques sont directement présents sur le tronc (flèche).  
 Échelle 1,5 mm

épïcormiques (figure 7, p. 342). Par analogie avec ce qui est décrit dans les peuplements adultes, nous appellerons ce type de groupe de bourgeons “picot”. Il est raccordé par une trace unique à la moelle d’une tige comme pour un bourgeon isolé de forme ronde. Un second type de groupe de bourgeons que nous appellerons “amas” se caractérise morphologiquement par des bourgeons directement insérés sur le tronc (figure 8, p. 342). Chacun des bourgeons de ces amas possède sa propre trace. Ces traces prennent naissance en un point commun au niveau de la moelle, se dissocient dès le deuxième cerne annuel puis convergent au niveau du groupe de bourgeons. Quel que soit le type de groupe, les bourgeons épïcormiques le constituant mesurent de 0,5 à 2 mm de long et se composent d’un méristème terminal entouré uniquement d’écailles. À l’aisselle de certaines écailles, des dômes méristématiques ou des bourgeons-fils sont détectés.

Chaque trace d’un bourgeon épïcormique isolé ou en groupe a un diamètre inférieur à 2 mm et sa couleur est légèrement plus foncée que celle des rayons ligneux. Une reconstitution effectuée sur approximativement 100 bourgeons ou groupes de bourgeons permet toujours de constater son raccordement à la moelle, directement ou par l’intermédiaire de relais : ce résultat atteste que le potentiel épïcormique est essentiellement, voire exclusivement, d’origine proventive. Ceci a été confirmé par des essais visant à faire former par blessure des bourgeons adventifs à de jeunes plants, qui se sont révélés infructueux (Fontaine, 1999).

Nous avons également observé que des bourgeons épïcormiques isolés localisés sur une pousse annuelle âgée de 40 ans pouvaient encore être reliés à la moelle du tronc.

### Caractérisation des bourgeons épïcormiques

L’approche qualitative des bourgeons épïcormiques chez *Quercus petraea* nous a révélé que ces bourgeons ont une composition très simple par rapport à un bourgeon axillaire ou terminal (Fontaine *et al.*, 1999a). En effet, ils sont constitués d’un méristème terminal protégé par des écailles et ne renferment pas d’unité de croissance préformée. Une organisation similaire a été décrite chez *Pyrus communis* (Hahne, 1926), *Acer saccharum* (Church et Godman, 1966), *Liquidambar styraciflua* (Kormanik et Brown, 1969) et *Betula pubescens* (Kauppi *et al.*, 1987). Ces bourgeons épïcormiques, s’ils semblent inactifs, sont néanmoins capables de développer des dômes méristématiques et des bourgeons secondaires à l’aisselle de leurs écailles. Ces structures méristématiques ne doivent pas être négligées puisqu’elles représentent aussi une source potentielle de gourmands. Nous parlerons dans ce cas de multiplication discrète du potentiel épïcormique. À cette multiplication discrète, s’ajoute une multiplication visible qui est matérialisée par la formation de groupes de bourgeons épïcormiques. Ces groupes ont également été observés chez certaines espèces dont *Liquidambar styraciflua* (Kormanik et Brown, 1969), *Betula pubescens* (Kauppi *et al.*, 1987) et *Euptelea polyandra* (Sakai *et al.*, 1995), mais aucune description détaillée n’a été réalisée.

L’étude de la trace des bourgeons épïcormiques nous amène à confirmer l’origine proventive de ceux-ci. Elle nous a également montré qu’un bourgeon épïcormique peut survivre pendant au moins 40 ans en se maintenant à la surface de l’écorce. Enfin, elle nous a permis d’émettre des hypothèses sur le mode de survie des bourgeons isolés et la formation des deux types de groupes de bourgeons.

#### • Cas des bourgeons isolés

- une seule trace : le bourgeon épïcormique isolé est resté vivant sans se développer ;
- plusieurs traces : le méristème terminal du bourgeon épïcormique est mort, chaque trace étant en fait reliée à un bourgeon secondaire non visible puisqu’il est encore protégé par les écailles du bourgeon épïcormique.

Étant donné que seuls les bourgeons épïcormiques de forme conique renferment des bourgeons secondaires, nous supposons que seuls ces bourgeons peuvent laisser plusieurs traces dans le bois. En revanche, les bourgeons de forme ronde seraient toujours reliés à une trace unique. La formation de plusieurs traces par bourgeon épïcormique a aussi été décrite chez *Acer rubrum* (Wilson, 1968), *Liquidambar styraciflua* (Kormanik et Brown, 1969) et *Fraxinus pennsylvanica* (Zimmermann et Brown, 1971).

- *Cas des bourgeons regroupés*

- une seule trace : ce groupe de type “picot” pourrait également avoir pour origine le développement d’un bourgeon épïcormique vivant en gourmand. L’extrémité de ce gourmand meurt rapidement, tandis que sa base portant des bourgeons axillaires persiste sur le tronc. La trace unique correspond d’abord à celle du bourgeon primaire avant que celui-ci ne se développe en pousse, puis à celle de la base de la tige du groupe de bourgeons. Le mécanisme permettant à ce moignon de tige de rester vivant et de rester à la surface du tronc, parfois même de se ramifier, reste en grande partie à élucider.

- plusieurs traces : ce groupe de type “amas” pourrait être issu d’un bourgeon épïcormique dont le méristème terminal est mort dès la deuxième année de vie du bourgeon. Les écailles du bourgeon épïcormique tombent, rendant ainsi visibles les bourgeons secondaires. Ces bourgeons secondaires très proches les uns des autres constituent un amas dont chaque trace est reliée à un bourgeon secondaire.

Nos interprétations rejoignent celles données par Kauppi *et al.* (1987), chez *Betula pubescens*, qui ont également décrit deux types de groupes de bourgeons pour cette essence.

Les traces que nous avons observées dans le bois, qu’elles soient celles de bourgeons épïcormiques isolés ou regroupés, ne peuvent être considérées comme des défauts importants pour la valorisation industrielle du Chêne (sciage, fente, tranchage) car elles sont de faible diamètre et de couleur à peine plus sombre que celle des rayons ligneux avec lesquels elles peuvent être confondues. Par conséquent, même si un bourgeon épïcormique peut survivre pendant plusieurs années, sa présence en tant qu’entité “bourgeon” ne semble pas compromettre l’utilisation du bois. Ce constat paraît contraire à ce qui est signalé dans le bois des arbres adultes, mais pourrait évoluer avec la prolifération des bourgeons dans les groupes (amas et picots) et la coloration des traces.

L’ensemble de ces informations qualitatives acquises sur les bourgeons épïcormiques constitue un préalable indispensable à l’étude du potentiel épïcormique à l’échelle de la pousse annuelle dans un dispositif expérimental.

## SUIVI DE L’ÉVOLUTION DU POTENTIEL ÉPICORMIQUE DE JEUNES CHÊNES SESSILES

### Le dispositif retenu

Nous avons réalisé cette étude dans la parcelle 12 de la forêt domaniale de Montrichard (47° 98’ 55” N, 1° 55’ E, altitude 121 m), Loir-et-Cher, France. La pluviométrie moyenne annuelle est de 666 mm, avec une température moyenne annuelle de 11°C. Les gelées tardives sont fréquentes jusqu’au mois de mai. La station est de type chênaie-charmaie acidocline sur sol limono-sableux hydromorphe et désaturé.

Le peuplement est une régénération naturelle dense de Chêne sessile âgée de 15 ans à trois ans près pour une hauteur dominante de 3,4 m fin 1995, époque à laquelle a été mis en place un dispositif expérimental constituant le premier d’une nouvelle génération de placettes perma-

mentales de suivi sylvicole à long terme. Installé dans le cadre du Groupement d'Intérêt scientifique "Coopérative de données sur la croissance des arbres forestiers" (Groupe Chênes), les scénarios sylvicoles y sont définis en référence à un indice de densité relative, le RDI ou indice de Reineke (Dhôte, 1997). Nous avons retenu trois scénarios nettement différenciés :

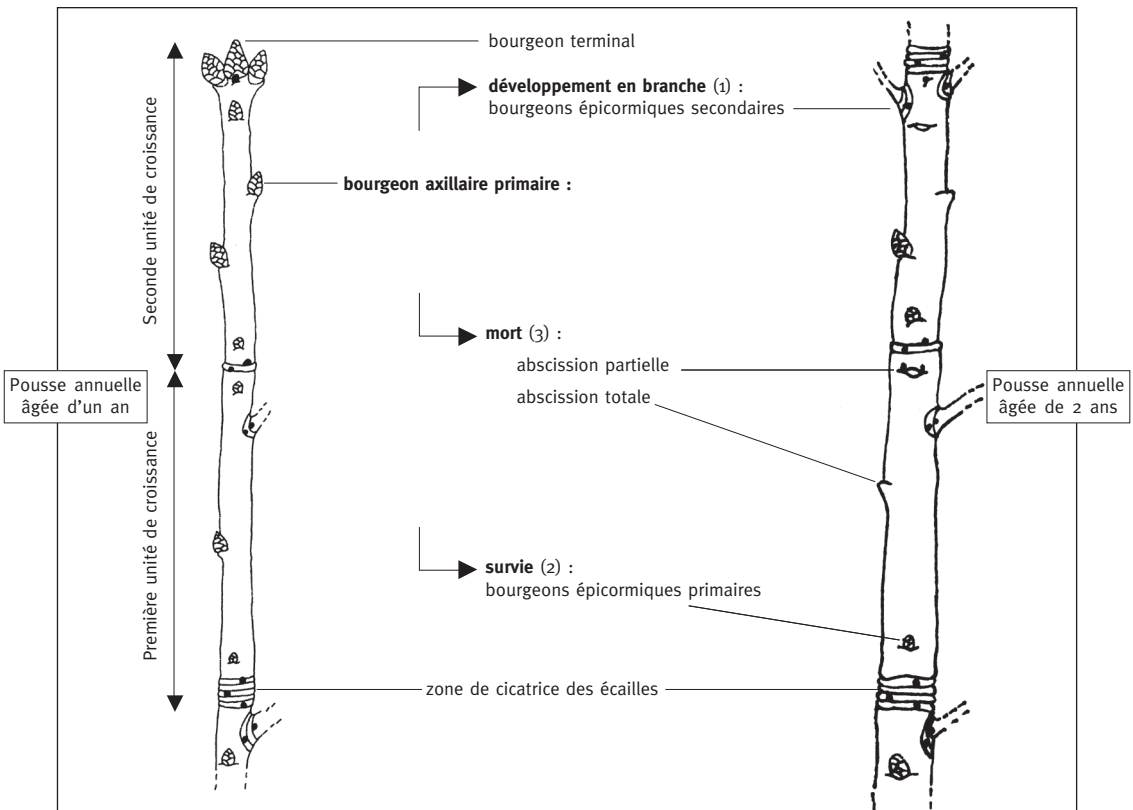
- densité maximale, pas d'intervention (RDI = 1 ; 46 500 tiges/ha) ;
- concurrence moyenne (RDI = 0,5 ; peuplement dépressé à 17 800 tiges/ha) ;
- croissance libre (RDI = 0 ; peuplement dépressé à 599 tiges/ha).

L'évaluation du potentiel épïcormique a été engagée fin 1997 sur 22 tiges par modalité sylvicole.

### La collecte des données

Nous nous sommes intéressés à des pousses situées entre 2 et 3 mètres de hauteur, c'est-à-dire à mi-hauteur de la future bille de pied qui représentera 85 % de la valeur financière et 55 % du volume de bois d'œuvre (Sevrin, 1997). Pour évaluer le potentiel épïcormique dès sa mise en place, l'idéal aurait consisté à suivre ces pousses dès l'année de leur formation. Les caractéristiques des peuplements de Montrichard au moment de notre première mesure (fin 1997) ont conduit à retenir les pousses de l'année 1993. En utilisant la connaissance des mécanismes de mise en place des bourgeons axillaires primaires et de leur devenir (figure 9, ci-dessous), l'observation à l'automne 1997 des pousses allongées en 1993 a permis de quantifier *a posteriori* le

FIGURE 9 MISE EN PLACE DES BOURGEONS AXILLAIRES PRIMAIRES ET LEUR DEVENIR

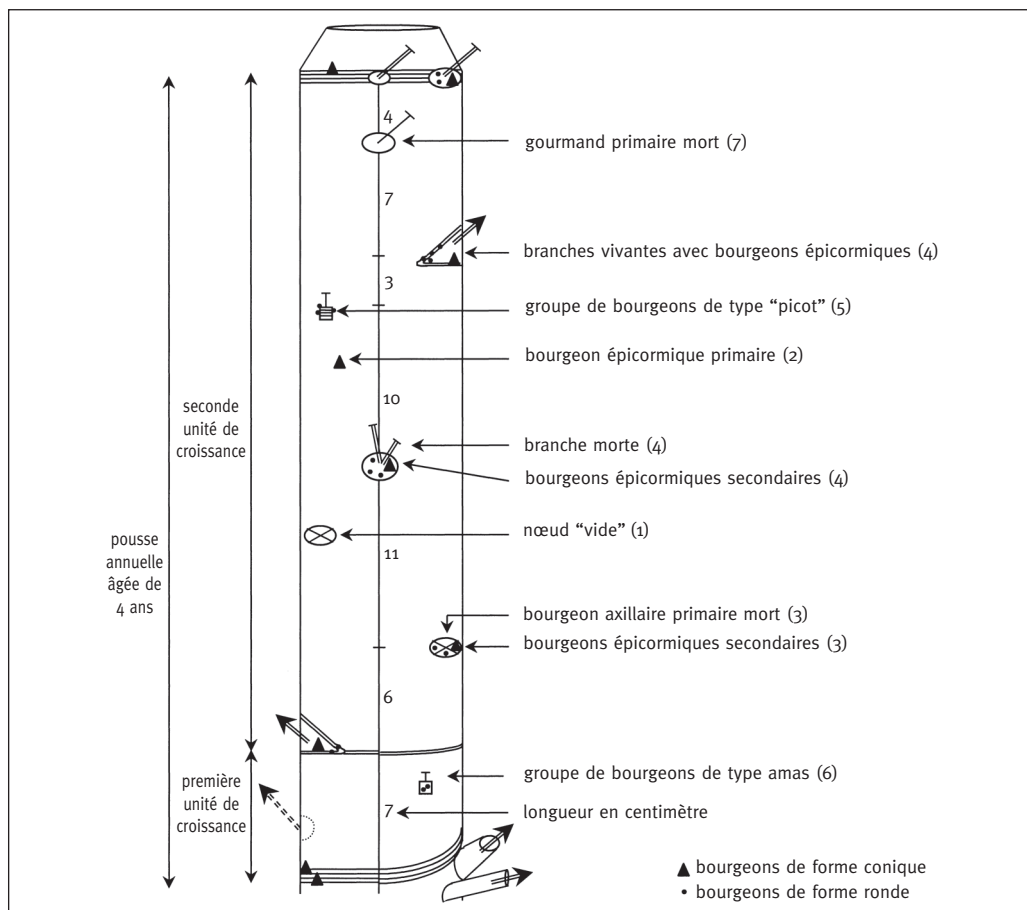


nombre de bourgeons axillaires primaires en comptant le nombre de nœuds et en notant ce qu'ils étaient devenus. Par convention, l'année de formation de la pousse a été appelée année 0 (année 1993), chaque saison de végétation suivante conduisant à ajouter un an (4<sup>e</sup> année fin 1997).

Pour chaque pousse annuelle étudiée, nous avons distingué les faces Nord et Sud. Sur chaque face, toutes les structures présentes ont été identifiées et repérées sur un schéma. Après avoir délimité la pousse annuelle de l'année 1993, nous avons noté les éléments anatomiques permettant de distinguer les structures suivantes (figure 10, ci-dessous) :

- les nœuds “vides” consécutifs à la mort du bourgeon primaire (1),
- les bourgeons épicorniques primaires (2),
- les bourgeons épicorniques secondaires isolés issus d'un ex-bourgeon primaire, épicornique ou non (3),
- les ramifications vivantes ou mortes avec ou sans bourgeon(s) épicornique(s) secondaire(s) isolé(s) à leur base (4),
- les bourgeons épicorniques secondaires en groupe, picots (5) et amas (6),
- les gourmands de source primaire ou secondaire, vivants ou morts (7).

**FIGURE 10**                    **EXEMPLE DE CARTOGRAPHIE D'UNE POUSSE ANNUELLE ÂGÉE DE 4 ANS :**  
**FACE NORD**



Nous avons collecté les données au mois d'octobre des années 1997, 1998 et 1999 (4<sup>e</sup>, 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> année).

### Les traitements statistiques des données

Les résultats quantifiant le potentiel épïcormique à chaque date ont été exprimés et analysés en nombre de bourgeons épïcormiques par centimètre de longueur de la pousse de 1993. Pour les tests statistiques, chaque pousse observée a été considérée comme une unité expérimentale indépendante des autres pousses observées sur la même placette. L'existence de différences significatives a été testée :

- entre les trois modalités sylvicoles, à une date donnée, par analyse de variance au seuil de 5 % ;
- entre les deux dates, dans une modalité sylvicole donnée, par le “test des signes” (Sprent, 1992) appliqué aux différences entre les deux dates, au seuil de 5 % ;
- entre les trois modalités, de 1997 à 1999, par un test du  $\chi^2$  d'homogénéité (Saporta, 1990), au seuil de 5 %.

Dans chaque modalité sylvicole, les résultats concernant le devenir des bourgeons épïcormiques d'une année à une autre ont été exprimés par la proportion du nombre de bourgeons présents sur l'ensemble des pousses 1993 en 1997 qui se retrouvent, en 1999, dans les différentes catégories (“bourgeon encore vivant”, “bourgeon développé en gourmand”...).

### Résultats du suivi

Le nombre de bourgeons axillaires primaires présent sur la pousse annuelle en 1993 a pu être évalué à 0,8 par cm, avec une variabilité entre arbres de l'ordre du simple au double, modérée au regard de nos impressions habituelles sur les gourmands (tableau I, ci-dessous). L'état initial est équivalent dans les trois modalités, les interventions sylvicoles n'ayant été réalisées que

TABLEAU I Évaluation du potentiel épïcormique dans les 3 modalités sylvicoles

Variables étudiées	Années	Modalités sylvicoles			Moyenne du dispositif
		RDI = 1	RDI = 0,5	RDI = 0	
Longueur de la pousse (cm) . . . . . (moyenne ± écart-type)	1993	44,9 ± 15,1	41,1 ± 11,1	38,7 ± 9,4	41,6 ± 13,5
Bourgeons axillaires primaires . . . . . (moyenne ± écart-type) Nombre total par pousse . . . . . Nombre par cm . . . . .	1993	34,0 ± 11,5 0,75 ± 0,23	31,9 ± 7,2 0,77 ± 0,21	32,5 ± 10,5 0,77 ± 0,21	32,8 ± 9,8 0,76 ± 0,21
Bourgeons épïcormiques . . . . . (moyenne ± écart-type) Nombre total par pousse . . . . . Nombre par cm . . . . .	1997	40,7 ± 19,7 0,87 ± 0,36	32,0 ± 13,3 0,76 ± 0,31	32,8 ± 10,5 0,76 ± 0,31	35,2 ± 16,5 0,80 ± 0,33
Bourgeons épïcormiques . . . . . (moyenne ± écart-type) Nombre total par pousse . . . . . Nombre par cm . . . . .	1999	36,3 ± 18,6 0,78 ± 0,34	27,3 ± 12,2 0,65 ± 0,28	27,5 ± 13,1 0,64 ± 0,28	30,4 ± 15,3 0,69 ± 0,30
Taux annuel d'évolution . . . . . du nombre de bourgeons sur les périodes	1993/97 1997/99 1993/99	+ 4,9 % - 5,4 % + 1,1 %	+ 0,1 % - 7,3 % - 2,4 %	+ 0,2 % - 8,1 % - 2,6 %	+ 1,8 % - 6,8 % - 1,2 %

2 ans après la formation des pousses étudiées. On constate une légère augmentation de la longueur moyenne des pousses du scénario le plus clair (RDI = 0) au plus dense (RDI = 1), en liaison probable avec un gradient de fertilité dans le dispositif.

• *Évaluation du potentiel épïcormique  
quatre saisons de végétation après formation de la pousse annuelle (automne 1997)*

Pour l'évaluation du potentiel épïcormique, nous précisons qu'un groupe de bourgeons de type "picot" a été comptabilisé comme une unité puisqu'il laisse dans le bois une seule trace, comme nous l'avons observé précédemment. Par contre, un groupe de bourgeons de type "amas" a été comptabilisé en autant d'unités qu'il comporte de bourgeons, puisque chaque bourgeon a sa propre trace.

Après 4 ans, le devenir de ces bourgeons axillaires primaires est le suivant (tableau II, p. 349) :

— Un tiers des bourgeons (31 %) se sont développés en rameaux, dont les deux tiers sont encore vivants. Les trois quarts possèdent des bourgeons secondaires à leur base. On observe en moyenne 2 bourgeons secondaires par rameau, exceptionnellement jusqu'à 11, mais rarement plus de 4 (figure 11, p. 349).

— Un tiers des bourgeons (30 %) sont morts en ne donnant naissance à des bourgeons secondaires que dans 10 % des cas seulement (parfois 1, très rarement plus avec un maximum observé de 4).

— Un tiers des bourgeons (39 %) sont restés en place, et sont donc devenus bourgeons épïcormiques primaires.

Il en résulte un nombre de bourgeons épïcormiques de 0,9 par cm de pousse, en légère progression par rapport au nombre initial de bourgeons axillaires. Ce potentiel est constitué pour un tiers de bourgeons primaires, et pour deux tiers de bourgeons secondaires pour l'essentiel nés à la base des rameaux normaux. Aucun bourgeon n'a été observé à ce stade à la base des quelque 24 gourmands vivants et 6 morts existant dans tout le dispositif. Les groupes de bourgeons restent rares (3 % des bourgeons) et n'ont pas encore été observés à la base des rameaux.

Il n'y a pas de différence significative entre les 3 modalités testées (tableau I, p. 347). On peut tout au plus déceler une légère tendance de la modalité la plus dense (RDI 1) à fournir un potentiel épïcormique après 4 ans plus élevé que les deux autres (0,9 bourgeon/cm contre 0,8), liée à une proportion plus importante de rameaux avec bourgeon(s) secondaire(s) à la base (82 % des rameaux contre 71 %).

• *Évolution du potentiel épïcormique des 5 et 6<sup>es</sup> années (automne 1998 – automne 1999)*

On constate une tendance régulière générale à la diminution du potentiel épïcormique de l'ordre de 7 % par an, non significative selon le test des signes (tableau I, p. 347).

Cette tendance paraît un peu plus nette dans les peuplements dépressés où le potentiel épïcormique en fin de 6<sup>e</sup> année est maintenant inférieur au nombre initial de bourgeons axillaires, alors qu'il reste supérieur dans le témoin sans intervention (tableau I, p. 347).

Le principal facteur de cette diminution est la mortalité de bourgeons qui est évaluée :

. à - 6,2 % par an pour les bourgeons primaires, et qui ne s'accompagne que rarement de formation de bourgeons secondaires (dans moins de 6 % des cas de mortalité) (tableau III, p. 349) ;

TABLEAU II

**Évolution du stock initial de bourgeons axillaires  
entre fin d'année 0 et fin d'année 4,  
et composition correspondante du potentiel épïcormique en fin d'année 4**

Année 0 Potentiel axillaire (0,8 b.a. par cm de pousse)	Évolution du potentiel axillaire entre fin d'année 0 et fin d'année 4				Année 4 Potentiel épïcormique (0,9 b.é. par cm de pousse)	
Bourgeons axillaires d'origine	31% →	rameau normal ou retardé, vivant (2/3) ou mort (1/3)	sans bourgeon à la base	8% →	0 %	aucun b.é.
			avec bourgeon(s) à la base	23% →	56 %	b.é. secondaires isolés
	30% →	bourgeon mort	avec bourgeon(s) à la base	3% →	6 %	b.é. secondaires en groupes
			sans bourgeon à la base	27% →	3 %	aucun b.é.
	39% →	bourgeon vivant	39% →	0 %	35 %	b.é. primaires
					<b>100 %</b>	<b>du potentiel épïcormique</b>

avec b.a. = bourgeon axillaire  
b.é. = bourgeon épïcormique

**FIGURE 11**  
**DISTRIBUTION DES POURCENTAGES  
DE BRANCHES**  
en fonction du nombre  
de bourgeons secondaires épïcormiques  
présents à leur base en 1997  
dans l'ensemble  
des trois modalités sylvoles

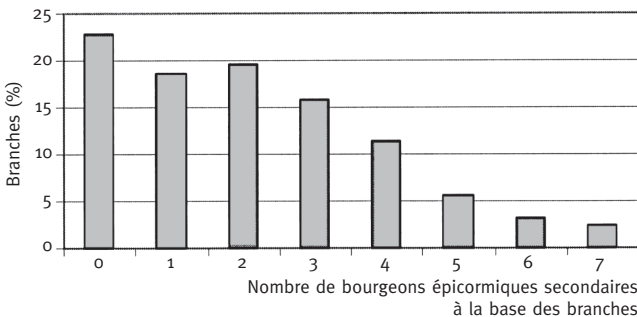


TABLEAU III

**Devenir des bourgeons épïcormiques primaires de 1997 à 1999  
dans les 3 modalités sylvoles (indice de densité relative RDI allant de 0 à 1),  
en pourcentage de leur nombre fin 1997**

	Modalités sylvoles			Moyenne du dispositif
	RDI = 1	RDI = 0,5	RDI = 0	
Bourgeons survivants à l'état de bourgeon unique . . . . .	86,1 <sup>a</sup>	84,5 <sup>a</sup>	76,9 <sup>b</sup>	82,5
Bourgeons morts sans formation de bourgeons secondaires . . . . .	10,5	9,6	14,9	11,7
Bourgeons morts avec formation de bourgeons secondaires isolés . . . . .	0,3	0,3	1,4	0,7
Bourgeons développés en gourmands . . . . .	3,1	5,3	5,7	4,7
Bourgeons formant un groupe de bourgeons secondaires type "picot" . . . . .	0	0,3	1,1	0,4

. à - 5,9 % par an pour les bourgeons secondaires, et qui ne donne lieu qu'exceptionnellement à la formation de bourgeons secondaires (dans moins de 1 % des cas de mortalité) (tableau IV, ci-dessous).

**TABLEAU IV Devenir des bourgeons épïcormiques secondaires isolés de 1997 à 1999 dans les 3 modalités sylvicoles, en pourcentage de leur nombre fin 1997**

	Modalités sylvicoles			Moyenne du dispositif
	RDI = 1	RDI = 0,5	RDI = 0	
Bourgeons survivants à l'état de bourgeon unique . . . . .	90,1 <sup>a</sup>	85,8 <sup>b</sup>	85,5 <sup>b</sup>	87,1
Bourgeons morts sans formation de bourgeons secondaires . . . . .	8,9	13,4	12,7	11,7
Bourgeons morts avec formation de bourgeons secondaires isolés . . . . .	0	0	0,2	0,1
Bourgeons développés en gourmands . . . . .	1,0	0,8	0,9	0,9
Bourgeons formant un groupe de bourgeons secondaires type "picot" . . . . .	0	0	0,7	0,2

La formation de groupes de bourgeons reste rare avec seulement 65 picots observés sur l'ensemble des pousses étudiées (et aucun amas). Elle touche une tige sur deux dans chacune des modalités sylvicoles, avec un maximum de 4 picots sur une même pousse. Après formation des picots, ni la prolifération des bourgeons les composant ni une évolution en picots ramifiés n'a été observée ; seul un bourgeon d'un groupe a donné naissance à un gourmand dans la modalité RDI = 0. Sur le faible effectif de groupes de bourgeons actuellement existants, on ne détecte pas d'influence de la modalité sylvicole.

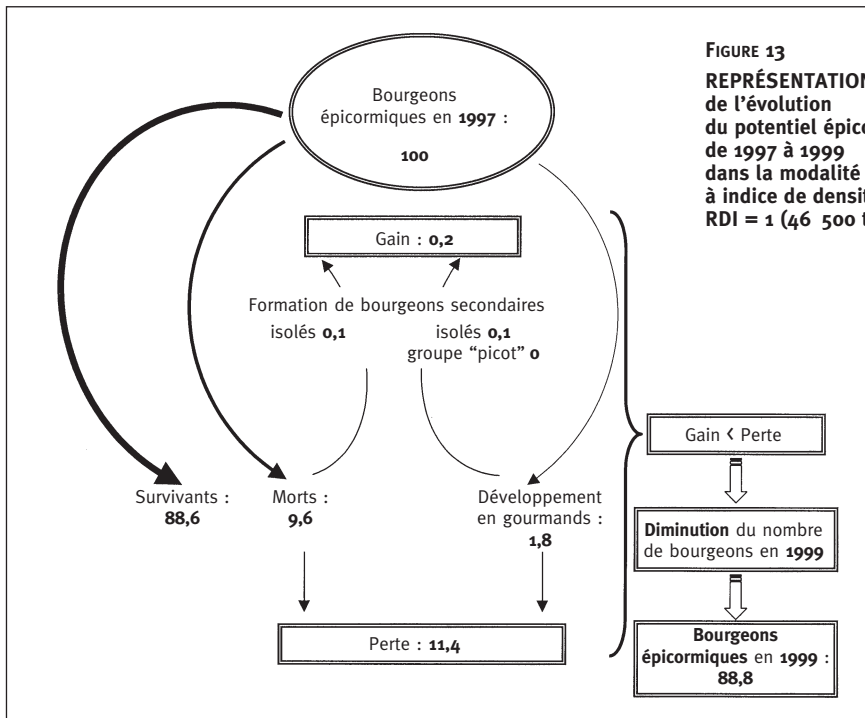
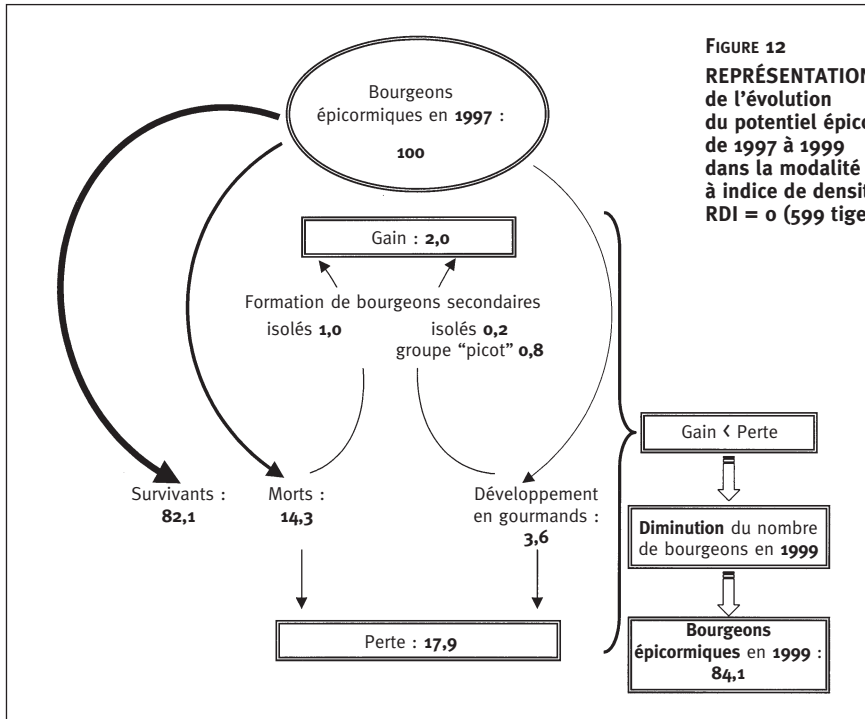
Le second facteur de la diminution est le développement d'un bourgeon épïcormique en gourmand. Le gourmand en tant que pousse n'intervient pas dans l'estimation du potentiel épïcormique, seuls les bourgeons épïcormiques étant pris en compte. Dans notre cas, ce développement en gourmands reste peu fréquent sur les 2 années d'étude, et concerne 2,4 % par an des bourgeons primaires et moins de 0,5 % des bourgeons secondaires. La formation de bourgeons secondaires associée à la base de ces gourmands est exceptionnelle.

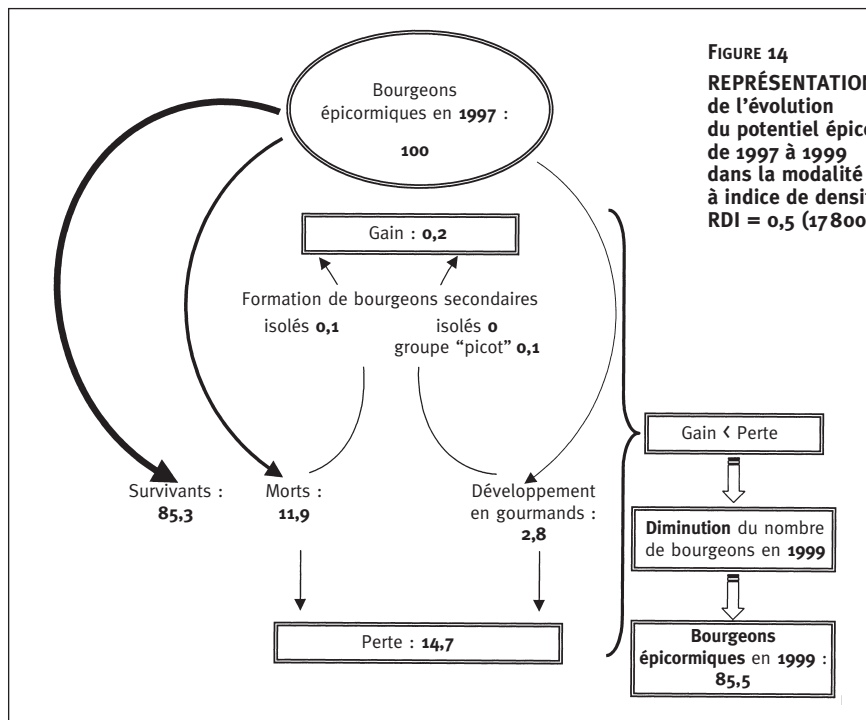
La composition du potentiel épïcormique ne se différencie toujours pas entre les trois modalités et reste comparable à celle décrite en 1997, soit un tiers de bourgeons primaires et deux tiers de bourgeons secondaires. Ces derniers sont surtout présents sous la forme isolée plutôt qu'en groupes et sont principalement localisés à la base des ramifications normales.

• *Bilan de l'évolution du potentiel épïcormique*

Un bilan synthétique de l'évolution du potentiel épïcormique entre fin 1997 et fin 1999 est présenté pour chaque modalité dans les figures 12, 13 et 14 (pp. 351-352). Son principe pourra être repris pour le suivi ultérieur. Nous en donnons le mode d'emploi pour la modalité RDI = 0 et laissons au lecteur le soin d'interpréter celui des modalités RDI = 0,5 et RDI = 1.

Quatre ans après la formation de la pousse annuelle (c'est-à-dire fin 1997 pour la pousse de 1993), tous les bourgeons encore présents, primaires et secondaires, sont épïcormiques (base de 100 bourgeons). Après 6 ans (fin 1999), 82,1 de ces bourgeons épïcormiques ont survécu,





14,3 sont morts et 3,6 se sont développés en gourmands (soit une diminution du potentiel épicornique de 17,9). Mais, de nouveaux bourgeons se sont formés suite à la mort du bourgeon épicornique initial (1,0) ou au développement en gourmand (1,0 dont 0,8 sous forme de picot). La progression de 2,0 est restée nettement inférieure à la perte de 17,9, entraînant une diminution nette du potentiel épicornique qui passe à 84,1 fin 1999 sur la pousse de 1993.

### Évaluation et suivi d'un potentiel épicornique

Deux processus principaux paraissent déterminer la mise en place du potentiel épicornique chez le Chêne sessile :

- le nombre de bourgeons axillaires d'origine,
- le développement en branches qui engendre la formation de nombreux bourgeons axillaires secondaires.

Les traitements sylvicoles n'ayant été appliqués que 2 ans après la formation des pousses que nous avons étudiées, nous n'avons pu mesurer leur influence sur ces processus.

L'évolution du potentiel épicornique résulte du bilan entre la mort de bourgeons épicorniques et le développement en gourmands d'une part (facteurs de diminution), et d'autre part à la mise en place de nouveaux bourgeons secondaires suite à ces deux premiers phénomènes (facteur d'augmentation).

La tendance à la baisse domine durant notre période d'étude, plutôt grâce à la mortalité de bourgeons qu'au développement de gourmands, qui reste peu fréquent. Les phénomènes suspectés de détériorer durablement la qualité du bois, tels la multiplication de bourgeons axil-

lares avec les gourmands et la formation de groupes de bourgeons, paraissent exceptionnels et restent trop rares pour faire l'objet d'analyses approfondies à ce stade.

Enfin, malgré des scénarios sylvicoles pourtant très différenciés, aucun des résultats de cette étude, 4 ans après intervention, ne met en évidence de risque particulier vis-à-vis de l'évolution du potentiel épïcormique suite à l'intensification de la sylviculture à un stade très juvénile. Contrairement aux craintes initiales, on constate plutôt une tendance à la diminution du potentiel épïcormique quand s'intensifient les interventions sylvicoles.

## PERSPECTIVES

Ce travail a précisé et confirmé les connaissances biologiques sur les gourmands présents sur de jeunes Chênes sessiles ; il a aussi permis d'engager une étude qualitative du potentiel épïcormique d'un jeune peuplement.

Il mérite d'être poursuivi dans trois domaines :

- Étude de l'influence de scénarios sylvicoles nettement différenciés sur la mise en place du potentiel épïcormique de jeunes chênes sessiles qui n'a pu être étudiée dans le dispositif de Montrichard. Ceci pourrait être réalisé en étudiant la formation de la pousse et son évolution sur trois ans selon le même protocole que celui de notre étude mais sur un nouveau dispositif de la coopérative de données sylvicoles "Chênes", pris à un stade encore plus juvénile.
- Poursuite du suivi du potentiel épïcormique de Montrichard sur une longue période afin de mieux cerner les facteurs déclenchant la formation de gourmands (influences climatiques, interactions sylviculture/climat, stades sylvicoles critiques...?) et de préciser les mécanismes d'évolution des formations épïcormiques (mort d'un bourgeon, évolution en gourmand, ramification de picots...).
- Étude des traces dans le bois de vieux peuplements où l'on signale de fortes dépréciations de la qualité, phénomène que nous n'avons pas pu observer par nos dissections réalisées aux stades relativement jeunes étudiés.

Il s'agit là de travaux parfois fastidieux et de longue haleine, mais qui trouvent leur justification dans la valeur commerciale élevée que peut atteindre le Chêne quand il est de qualité.

**Florence FONTAINE**  
LERFOB, UMR INRA-ENGREF n° 1092  
INRA Centre de Nancy  
F-54280 CHAMPENOUX

Actuellement  
Laboratoire de Biologie et Physiologie végétales  
UFR Sciences  
UNIVERSITÉ DE REIMS CHAMPAGNE-ARDENNE  
BP 1039  
F-51687 REIMS CEDEX 2  
(florence.fontaine@univ-reims.fr)

**Pascal JARRET**  
STIR Ouest  
OFFICE NATIONAL DES FORÊTS  
100, boulevard de la Salle  
BP 23  
F-45760 BOIGNY-SUR-BIONNE  
(pascal.jarret@onf.fr)

**Jean-Louis DRUELLE**  
Laboratoire de Biologie et Physiologie végétales  
UFR Sciences  
UNIVERSITÉ DE REIMS CHAMPAGNE-ARDENNE  
BP 1039  
F-51687 REIMS CEDEX 2  
(jl.druelle@université-reims.fr)

## Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement Pierre Duplat (ONF, Fontainebleau), Francis Colin (INRA, Nancy), Edgar Kiefer (ONF, Metz) pour leurs critiques constructives du manuscrit et l'intérêt qu'ils ont manifesté à ce travail ; Loïc Samuel et Nicolas Autissier (ONF, Orléans) pour leur contribution à la collecte des données dans le dispositif de Montrichard. Nous remercions également la Communauté européenne qui a financé ces travaux de recherche s'inscrivant dans le cadre d'un projet européen (Fair CT95-0823).

## BIBLIOGRAPHIE

- AARON (I.). — Dormant and adventitious buds. — *Science*, 1946, pp. 104-329.
- BARY-LENGER (A.), NEBOUT (J.-P.). — Le Chêne. — Allier-Liège : Éditions Perron, 1993. — 604 p.
- BLUM (B.M.). — Excessive exposure stimulates epicormic branching in young northern hardwoods. — *USDA Forest Service Research Note NE-9*, 1963, pp. 1-6.
- BÜSGEN (M.), MÜNCH (E.), THOMPSON (T.). — The structure and life of forest trees. — 3<sup>rd</sup> edition. — London : Chapman and Hall Ltd, 1929. — 436 p.
- CHURCH (Jr. T.W.), GODMAN (R.M.). — The formation and development of dormant buds in sugar maple. — *Forest Science*, vol. 12, 1966, pp. 301-306.
- COURRAUD (R.). — Les Gourmands sur les Chênes rouvre et pédonculé. — *Forêt Entreprise*, vol. 45, 1987, pp. 20-33.
- DHÔTE (J.-F.). — Effets des éclaircies sur le diamètre dominant dans des futaies régulières de Hêtre ou de Chêne sessile. — *Revue forestière française*, vol. XLIX, n° 6, 1997, pp. 557-577.
- DRENOU (C.). — Qualité du bois et architecture. Dossier "Quelle valorisation pour le bois de chênes ?". — *Forêt Entreprise*, n° 112, 1996/6, p. 31.
- DUPLAT (P.). — New silvicultural alternatives in young oak high forests ; consequences on high quality timber production : response to early thinning. — Scientific report of programme EU FAIR CT95-0823, 2000.
- EHRHART (Y.), PAPINEAU (C.). — Les Gourmands, synthèse bibliographique. — Nogent-sur-Vernisson : ENITEF, 1988 (Travaux d'élèves de 2<sup>e</sup> année).
- FINK (S.). — The occurrence of adventitious and preventitious buds within the bark of some temperate and tropical trees. — *American Journal of Botany*, vol. 70, 1983, pp. 532-542.
- FONTAINE (F.). — Les Bourgeons épïcormiques chez le Chêne sessile (*Quercus petraea* Matt. Liebl.) : établissement des bases en vue d'une évaluation dynamique d'un potentiel épïcormique. — Reims : Université de Reims Champagne-Ardenne, 1999 (Thèse).
- FONTAINE (F.), CHAAR (H.), COLIN (F.), CLÉMENT (C.), BURRUS (M.), DRUELLE (J.-L.). — Preformation and neoformation of growth units on 3-year-old seedlings in *Quercus petraea*. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 77, 1999a, pp. 1623-1631.
- FONTAINE (F.), COLIN (F.), JARRET (P.), DRUELLE (J.-L.). — Evolution of the epicormic potential on 17-year-old *Quercus petraea* : first results. — *Annals of Forest Sciences*, vol. 58, 2001, pp. 583-592.
- FONTAINE (F.), DRUELLE (J.-L.), CLÉMENT (C.), BURRUS (M.), AUDRAN (J.-C.). — Ontogeny of proventitious epicormic buds in *Quercus petraea*. I. From 1 to 5 years of the tree's life. — *Trees, Structure and Function*, vol. 13, 1998, pp. 54-62.
- FONTAINE (F.), KIEFER (E.), CLÉMENT (C.), BURRUS (M.), DRUELLE (J.-L.). — Ontogeny of proventitious epicormic buds in *Quercus petraea*. II. From 6 to 40 years of the tree's life. — *Trees, Structure and Function*, vol. 14, 1999b, pp. 83-90.
- HAHNE (B.). — The origin of secondary dormant buds in deciduous fruit trees. — *University of California Publications in Botany*, vol. 13, 1926, pp. 125-127.
- JARRET (P.). — Sylviculture du Chêne sessile. — *Bulletin technique de l'ONF*, n° 31, 1996, pp. 21-28.
- JENNY (B.). — Gestion de la qualité et de la dynamique de croissance des jeunes peuplements de Chêne et de Hêtre. — Nancy : ENGREF, 1995 (Mémoire de fin d'études de la FIF).
- KAUPPI (A.), RINNE (P.), FERM (A.). — Initiation, structure and sprouting of dormant basal buds in *Betula pubescens*. — *Flora*, vol. 179, 1987, pp. 55-83.
- KIEFER (E.). — Relation entre qualité des bois et densité des peuplements. Règles sylvicoles préconisées pour le Chêne sessile et pédonculé. Actes du forum de la Région Lorraine. — 1995. — pp. 55-63.

- KORMANIK (P.P.), BROWN (C.L.). — Origin and development of epicormic branches in sweetgum. — *USDA Forest Service Research Paper SE-54*, 1969, pp. 1-17.
- MILLER (G.W.). — Epicormic branching on central appalachian hardwoods 10 years after deferment cutting. — *USDA Forest Service Research Paper NE-702*, 1996, pp. 1-9.
- ROUSSEL (L.). — Lumière, gourmands et rejets de souches. — *Revue forestière française*, vol. XXX, n° 3, 1978, pp. 186-200.
- SAKAI (A.), OHSAWA (T.), OHSAWA (M.). — Adaptive significance of sprouting of *Euptelea polyandra*, a deciduous tree growing on steep slopes with shallow soil. — *Journal of Plant Research*, vol. 108, 1995, pp. 377-386.
- SAPORTA (G.). — Probabilités, analyse des données et statistiques. — Paris : Éditions techniques, 1990. — 493 p.
- SCHMERBER (C.). — La Lumière et la forêt. — *Bulletin technique de l'ONF*, n° 34, 1997, pp. 1-167.
- SEVRIN (E.). — Les Chênes sessile et pédonculé. — Paris : Institut pour le Développement forestier, 1997 (Les guides du sylviculteur).
- SPIECKER (H.). — Zur Steuerung des Dickenwachstums und der Astereinigung von Trauben und Stieleichen (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. und *Quercus robur* L.). — *Schriftenreihe des Landesforstverwaltung*, Bd. 72, 1991, 150 p.
- SPRENT (P.). — Applied non parametric statistical methods. — Londres : Chapman et Hall [Traduit en français par LEY (J.P.)]. — *Pratique des statistiques non paramétriques*. — Paris : INRA Éditions, 1992.
- STONE (E.L.), STONE (M.H.). — "Dormant" versus "Adventitious" buds. — *Science*, vol. 98, 1943, 2533 p.
- WILSON (B.F.). — Red maple stump sprouts development the first year. — *Harvard Forest Paper*, vol. 18, 1968, pp. 1-10.
- ZIMMERMANN (M.H.), BROWN (C.L.). — Trees, Structure and Function. — Berlin, Heidelberg, New-York : Springer Verlag, 1971. — pp. 35-40.

## ANNEXE 1 : GLOSSAIRE

**Amas** : groupe de bourgeons épïcormiques secondaires insérés directement sur le tronc.

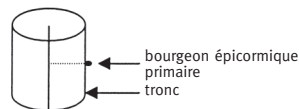
**Bourgeon** : ensemble de très jeunes pièces foliaires regroupées sur un axe extrêmement court.

**Bourgeon adventif** : bourgeon qui se développe suite à une blessure. Sa localisation est indépendante de la phyllotaxie.

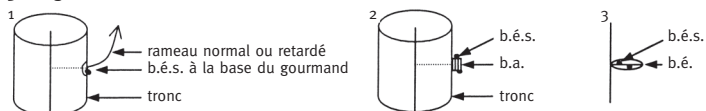
**Bourgeon axillaire primaire** : bourgeon formé à l'aisselle d'une feuille ou d'une écaille (nœud) l'année de croissance de la pousse (année 0) ; les bourgeons axillaires primaires constituent en quelque sorte le stock initial et sont plus concentrés en haut et en bas des unités de croissance qu'au milieu.

**Bourgeon épïcormique** : bourgeon qui, ne s'étant pas développé en ramification avant la fin de l'année suivant sa mise en place, se retrouve "repoussé" par la croissance cambiale à la périphérie sur le tronc (d'où l'adjectif épïcormique). Seule une fine trace relie ce bourgeon à la moelle de la portion de l'axe qui l'a mis en place. Il peut être primaire ou secondaire.

**Bourgeon épïcormique primaire** : bourgeon épïcormique directement inséré sur le tronc d'arbre qui l'a mis en place, où il survit sans s'être développé en rameau ; c'est un survivant du stock initial.



**Bourgeon épïcormique secondaire (b.é.s.)** : bourgeon épïcormique inséré à la base d'un axe latéral de tronc. Cet axe latéral peut être : 1. un rameau normal (développé pendant l'année 1, voire 0) vivant ou mort, un gourmand (rameau retardé) vivant ou mort ; 2. la base d'un bourgeon axillaire (b.a.) qui est mort sans s'être développé en rameau ; 3. voire même l'axe réduit présent à l'intérieur d'un bourgeon épïcormique. Il peut aussi y avoir des bourgeons épïcormiques secondaires de 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup>... génération.



**Bourgeon-fils** : bourgeon localisé à l'intérieur d'un bourgeon.

**Bourgeon proventif** : bourgeon mis en place lors du développement en axe d'un bourgeon préexistant. Sa localisation est directement reliée à la phyllotaxie.

**Bourgeon terminal** : gros bourgeon situé à l'extrémité d'une unité de croissance. Sauf "accident" très fréquent chez le Chêne, il donnera naissance à l'unité de croissance suivante.

**Brogne ou broussin** : foisonnement de bourgeons et de pousses épïcormiques reliés à une multitude de traces déformant le fil du bois.

**Gourmand ou pousse épïcormique** : pousse développée à partir d'un bourgeon épïcormique.

**Méristème** : groupe de cellules non différenciées dont les divisions actives permettent la formation d'organes.

**Nœud / Entre-nœud** : le nœud est le point d'insertion d'organes foliaires (feuille, écaille) des tiges et des fleurs à l'aisselle duquel se trouvent des bourgeons. L'entre-nœud est la portion de tige comprise entre 2 nœuds.

**Patte de chat** : ensemble de traces brunes laissées dans le bois par la partie morte d'une petite branche et les petites pousses épïcormiques et/ou les bourgeons épïcormiques secondaires situés à son aisselle.

**Phyllotaxie** : disposition des organes foliaires sur la tige d'un végétal.

**Picot** : ensemble formé par des bourgeons épïcormiques secondaires groupés sur un moignon de quelques millimètres inséré sur le tronc ; un picot peut se ramifier suite au développement de ces bourgeons secondaires en gourmands.

**Potentiel épïcormique** : ensemble des bourgeons épïcormiques présents à un instant donné sur une partie de tige.

**Pousse annuelle** : partie de tige allongée durant une année et composée d'une ou plusieurs unités de croissance (ou d'allongement).

**Unité de croissance (ou d'allongement)** : partie de tige formée au cours d'une période d'allongement, délimitée à sa base et son sommet par une zone de rétrécissements des entre-nœuds.

---

#### **ÉTUDE ET SUIVI DES BOURGEONS ÉPÍCORMIQUES À L'ORIGINE DES GOURMANDS CHEZ LE CHÊNE SESSILE (Résumé)**

Le Chêne sessile est l'espèce emblématique de la sylviculture en France pour la production de bois d'œuvre. Des bourgeons persistants sur le tronc, appelés bourgeons épïcormiques, peuvent altérer la qualité de ce bois lorsqu'ils se développent en gourmands.

Ils sont tous d'origine proventive ; ils peuvent persister à la surface de l'écorce pendant au moins 40 ans ; ils sont systématiquement composés d'un méristème terminal entouré d'écailles, lesquelles peuvent porter des bourgeons-fils et ils sont associés dans le bois à une ou plusieurs traces discrètes.

Le potentiel épïcormique à un moment donné se définit par le nombre de ces bourgeons sur une longueur fixe de la tige. De 1997 à 1999, il a faiblement diminué, indépendamment des 3 densités de culture étudiées. La perte de bourgeons (morts ou développés en gourmands) n'a pas été compensée par la formation de nouveaux bourgeons. La composition du potentiel épïcormique est restée inchangée au cours de ces 2 années et comprenait un tiers de bourgeons épïcormiques primaires et deux tiers de bourgeons épïcormiques secondaires, principalement localisés à la base des rameaux normaux. Les bourgeons étaient essentiellement isolés, quelques picots non ramifiés ont été observés.

#### **STUDY AND MONITORING OF EPICORMIC BUDS THAT PRODUCE SHOOTS IN SESSILE OAK (Abstract)**

*Quercus petraea* (Matt. Liebl.) is an important species in French forestry for sliced veneer and solid wood production. The wood quality of oak, however, can be impaired by the persistence of buds along the trunk, which are called epicormic buds.

Epicormic buds are all of proventitious origin ; they are always composed of a terminal meristem surrounded by scales, which themselves may bear secondary buds. They can persist on the bark surface for at least 40 years and are associated in the wood with one or several slight traces.

The epicormic potential at any time is the amount of these buds on a given stem length. From 1997 to 1999, it had decreased slightly in the 3 stand densities monitored. The production of new buds did not offset the loss of epicormic buds (that either decayed or developed into shoots). For these 2 years, the composition of the epicormic potential was unchanged : one-third primary epicormic buds and two-thirds secondary epicormic buds, mainly located at the base of the normal branches. For the main part, epicormic buds were isolated although a few clusters of epicormic buds were observed.

---