

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

J.P. GUYON

avec la collaboration technique de D. BETORED

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

Résumé

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

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

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

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

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

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

1. Introduction

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

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

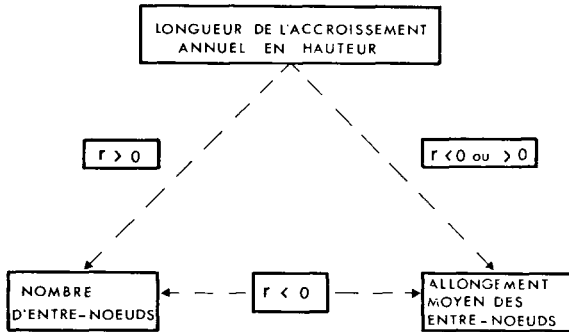


FIG. 1

Types de corrélations généralement observés entre les composantes de la croissance en hauteur.

Components of annual height increment and correlations between those parameters.

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

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

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

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

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

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

2. Matériel et méthodes

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

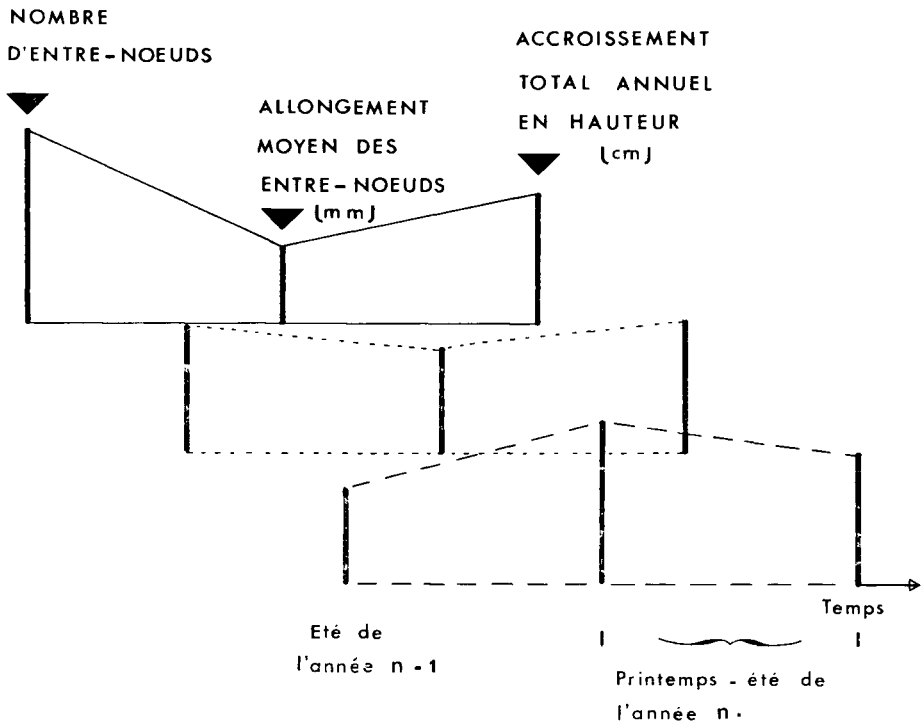


FIG. 2

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

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

2.1. Les différents types de mesures

2.1.1. L'accroissement total annuel en hauteur

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

2.1.2. L'élongation périodique

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

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

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

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

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

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

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

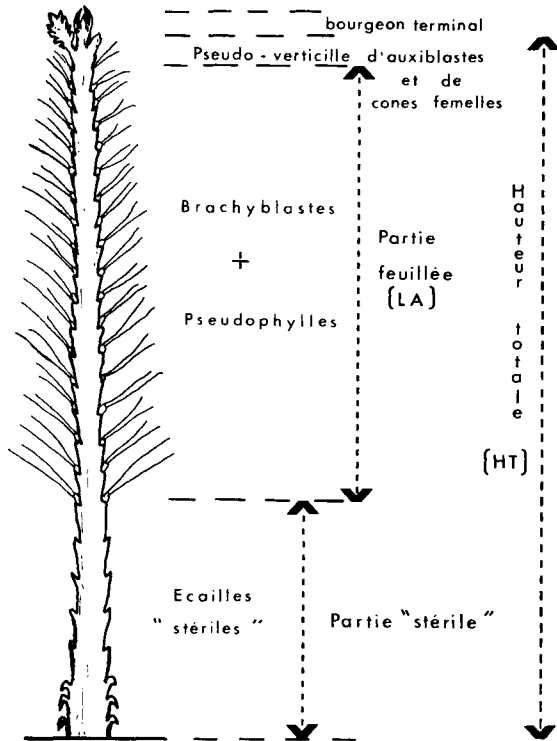


FIG. 3

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

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

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

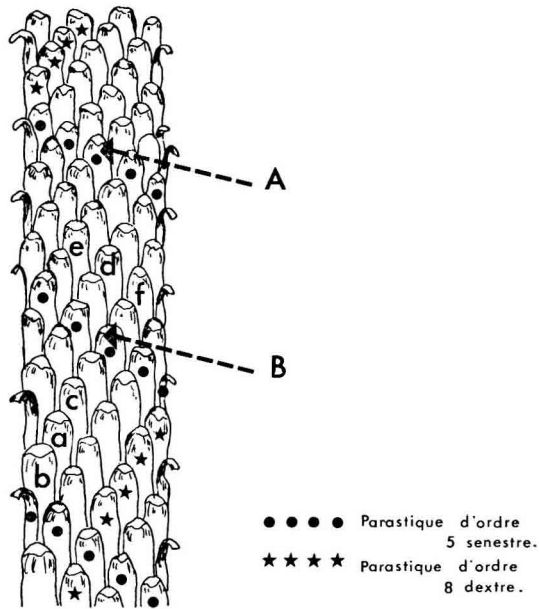


FIG. 4

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

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

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

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

La longueur moyenne des entre-nœuds a été évaluée :

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

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

2.14. Les paramètres climatiques

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

2.2. L'analyse des données

2.21. Composantes de la croissance en hauteur

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

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

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

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

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

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

où

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

a) La durée de l'élongation.

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

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

2.23. Les relations climat-croissance en hauteur

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

3. Résultats

3.1. L'élongation annuelle

L'analyse des résultats fait apparaître :

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

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

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

TABLEAU I

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

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

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

* Bourgeon non compris.

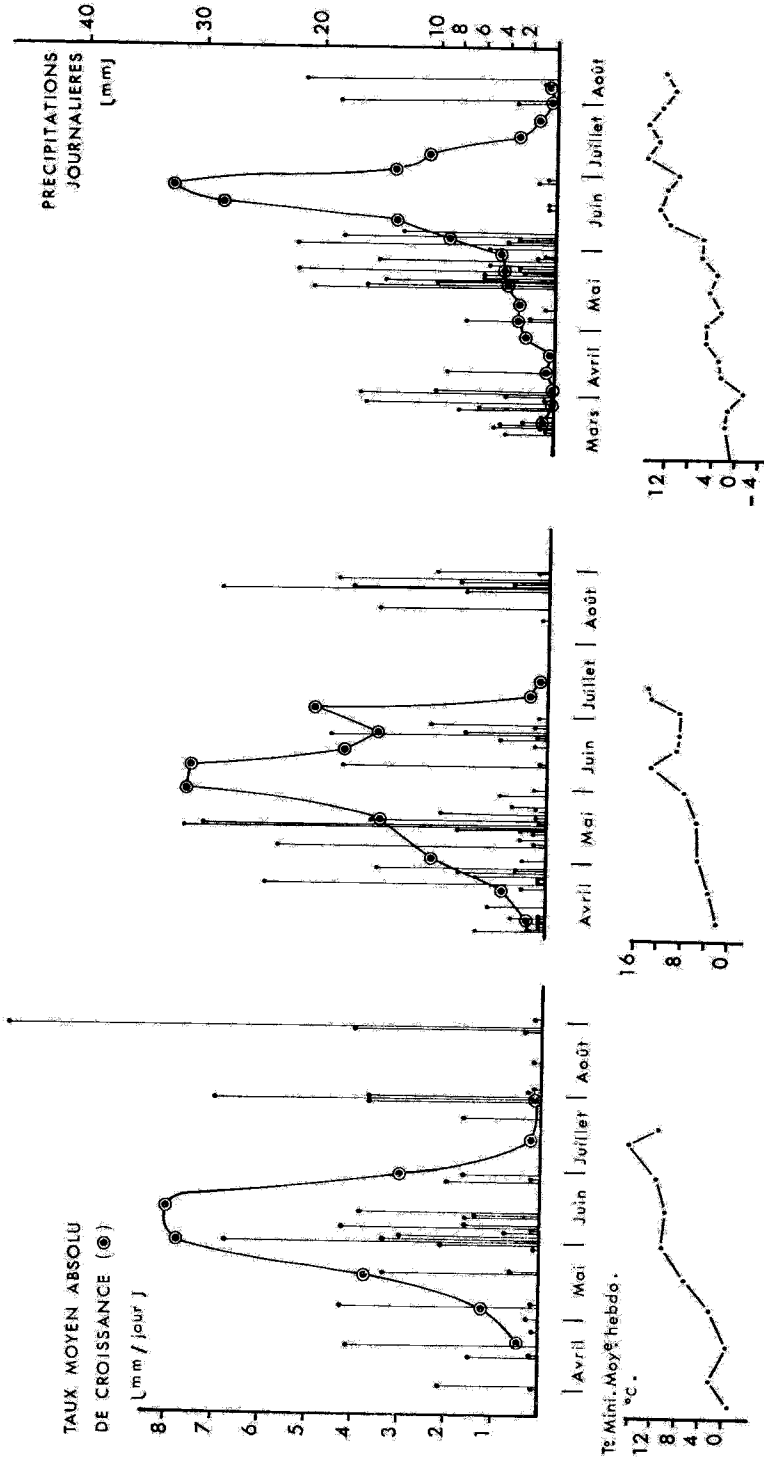


Fig. 5

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

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

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

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

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

Les principaux résultats sont regroupés dans le tableau 2.

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

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

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

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

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

TABLEAU 2

*Comparaison interannuelle des composantes de la croissance en hauteur.
Comparison over 6 years of height growth components.*

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

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

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

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

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

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

(1) Bourgeon compris.

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

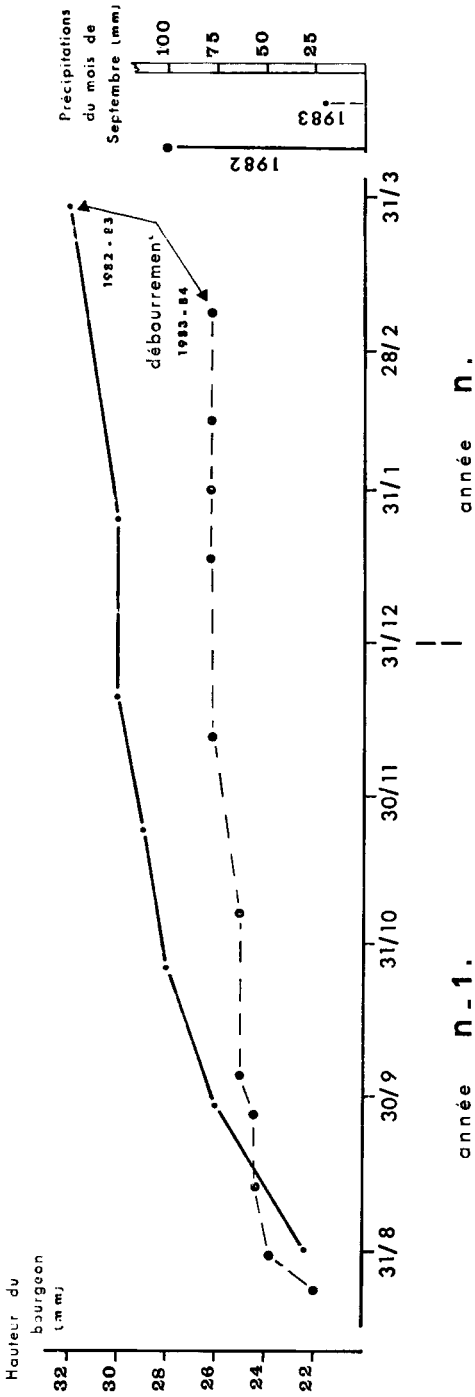


FIG. 6

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

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

TABLEAU 3

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

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

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

** : Significatif à 1 p. 100.

NS : Non significatif.

LA = longueur de la pousse feuillée.

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

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

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

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

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

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

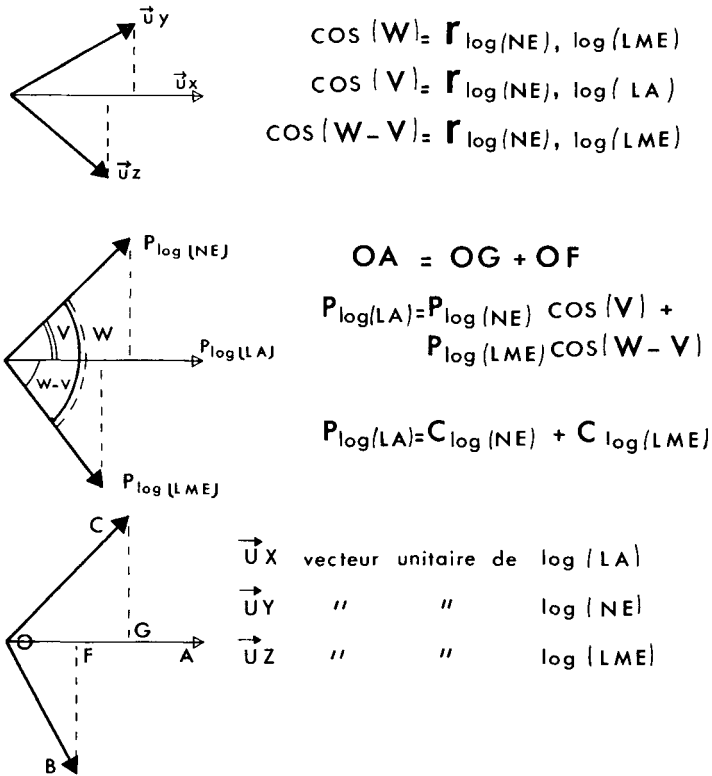


FIG. 7

Représentation vectorielle du coefficient de piste de Log (LA), Log (NE), Log (LME).
 Graphical representation of components analysis.

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

3.3. Variables climatiques explicatives de la croissance en hauteur

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

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

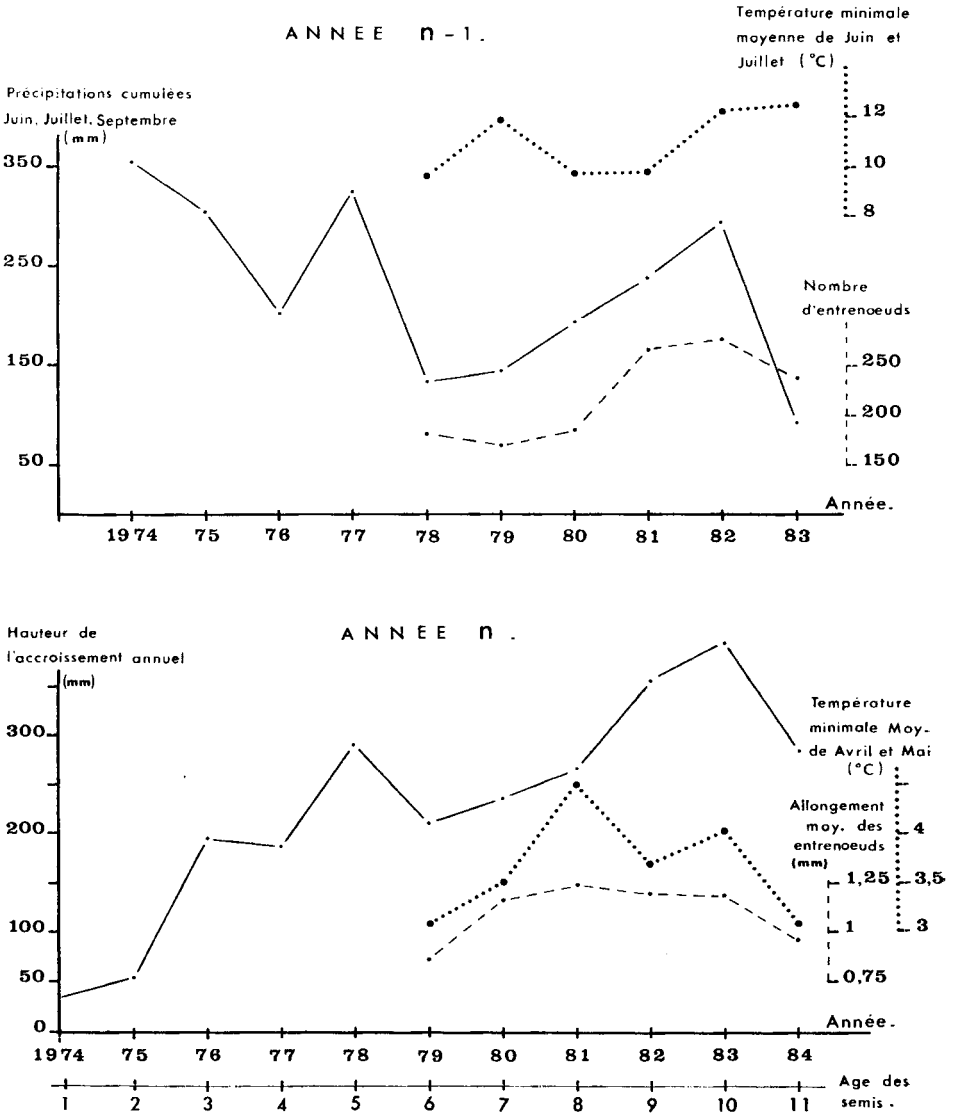


FIG. 8

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

TABLEAU 4

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

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

Equations de régressions multiples linéaires :

nombre de d.d.l.

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

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

* : Significatif à 5 p. 100.

** : Significatif à 1 p. 100.

NS : Non significatif.

d.d.l. : Degré de liberté.

(1) Coefficient calculé sur 6 ans.

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

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

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

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

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

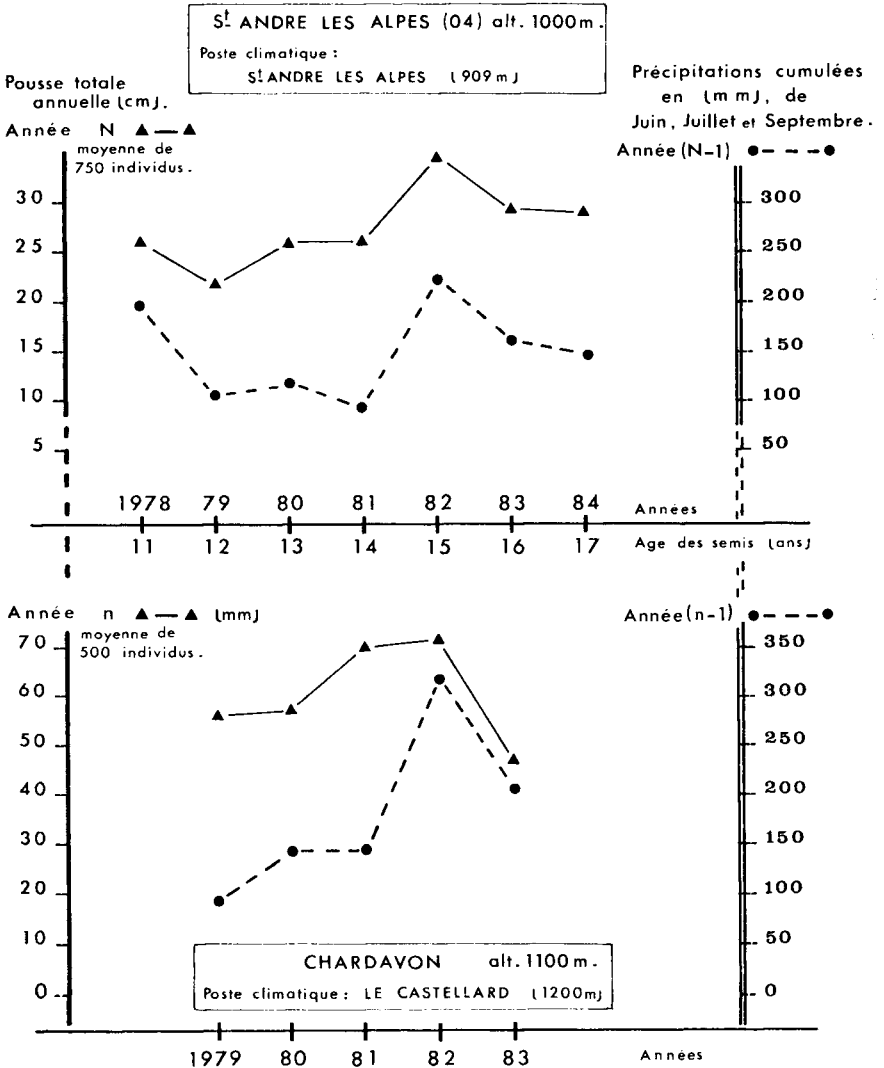


FIG. 9

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

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

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

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

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

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

4. Discussion et conclusion

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Reçu en janvier 1985.

Accepté en juin 1985.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement :

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

— M^{me} R. CHAPALE, qui a réalisé la frappe ;

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

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

Summary

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

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

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

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

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

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

Références bibliographiques

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

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