

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

JP Guyon

avec la collaboration technique de H Magnin

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

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

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

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

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

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

INTRODUCTION

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

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

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

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

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Choix des placettes et données stationnelles

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

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

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

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

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

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

Observations sur les arbres

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

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

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

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

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

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

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

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

L'analyse des données

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

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

RÉSULTATS

Une forêt composée de plusieurs origines génétiques

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

Cependant, nous avons distingué les 2 groupes suivants :

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

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

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

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

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

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

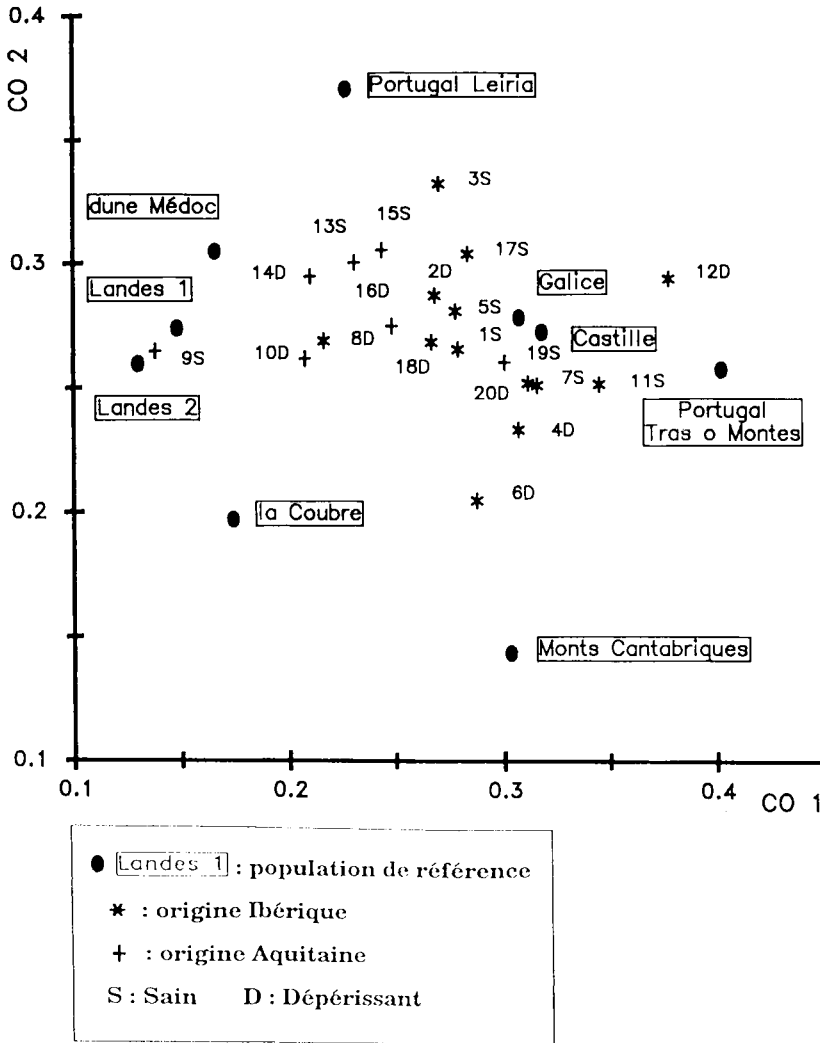


Fig 1. Situation, en fonction du profil terpénique, des 10 couples de placette (sain/dépérisant), par rapport à des peuplements d'origine génétique connue.

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

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

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

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

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

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

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

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

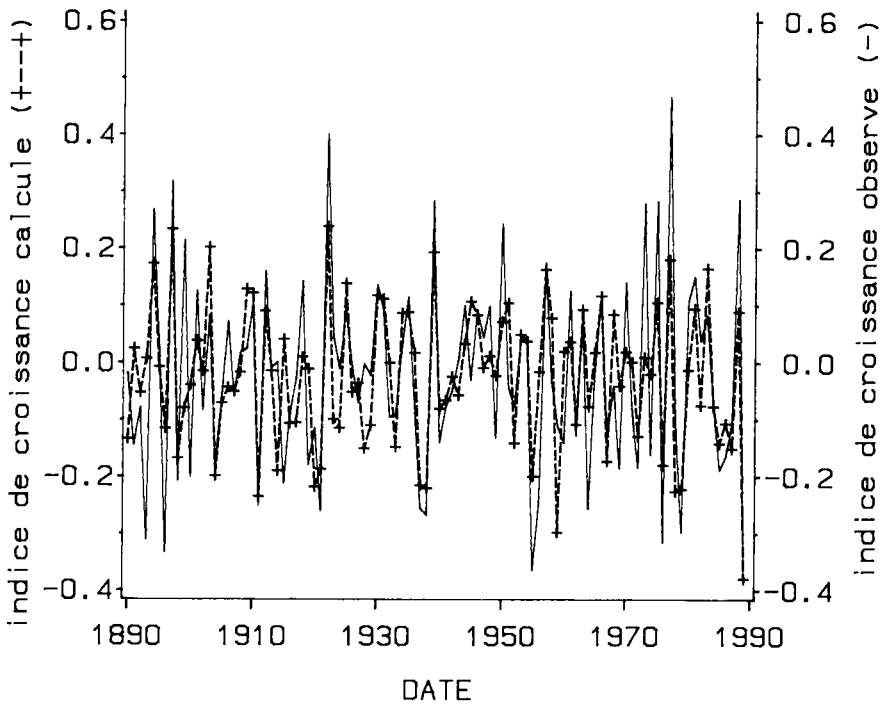


Fig 2. Indices de croissance observés (trait plein) et calculés (tiretés) au moyen de variables climatiques.

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

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

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

D'une manière générale, nous constatons :

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Le rôle des facteurs sylvicoles

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

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

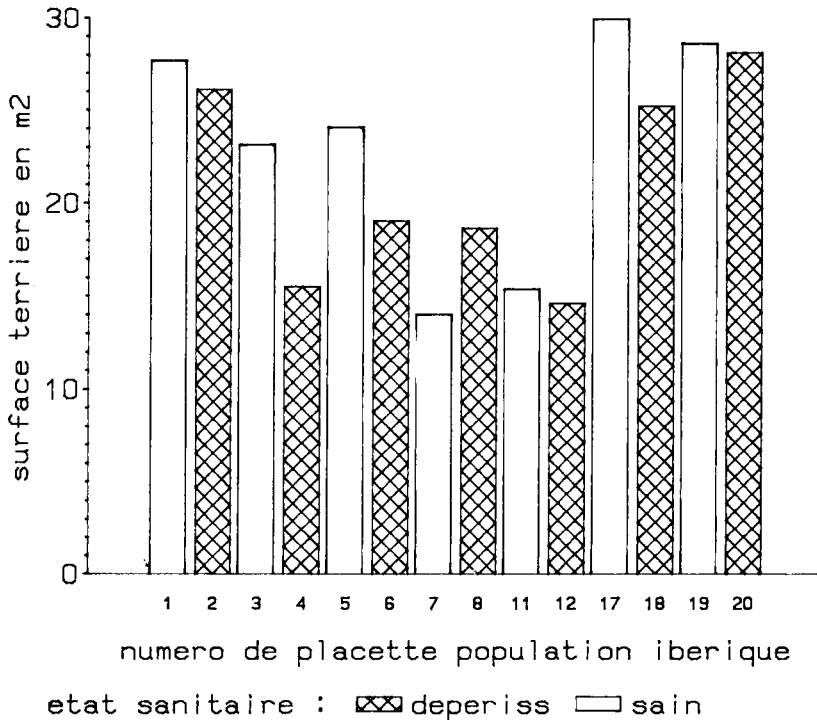


Fig 3. Comparaison des surfaces terrières des 7 couples de placette (sain/dépérisant) d'origine ibérique. Les placettes de numéro pair sont saines.

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

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

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

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

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

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

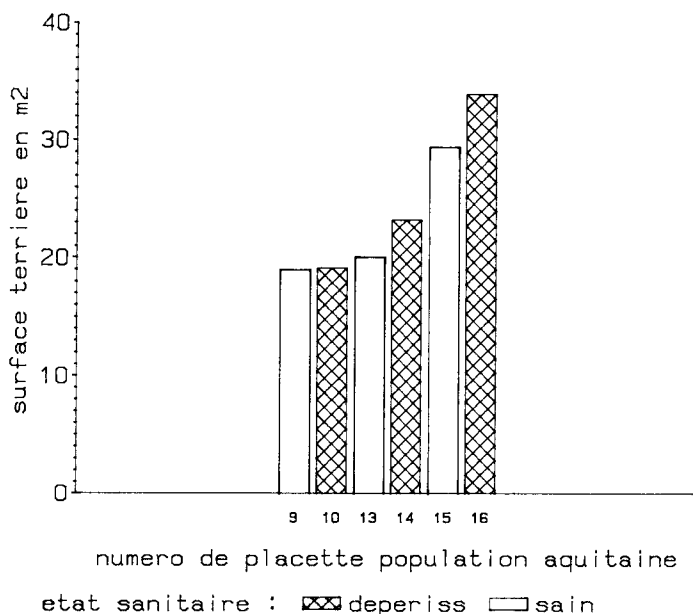


Fig 4. Comparaison des surfaces terrières des 3 couples de placette (sain/dépérissant) d'origine Aquitaine. Les placettes de numéro pair sont saines.

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

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

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

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

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

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

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

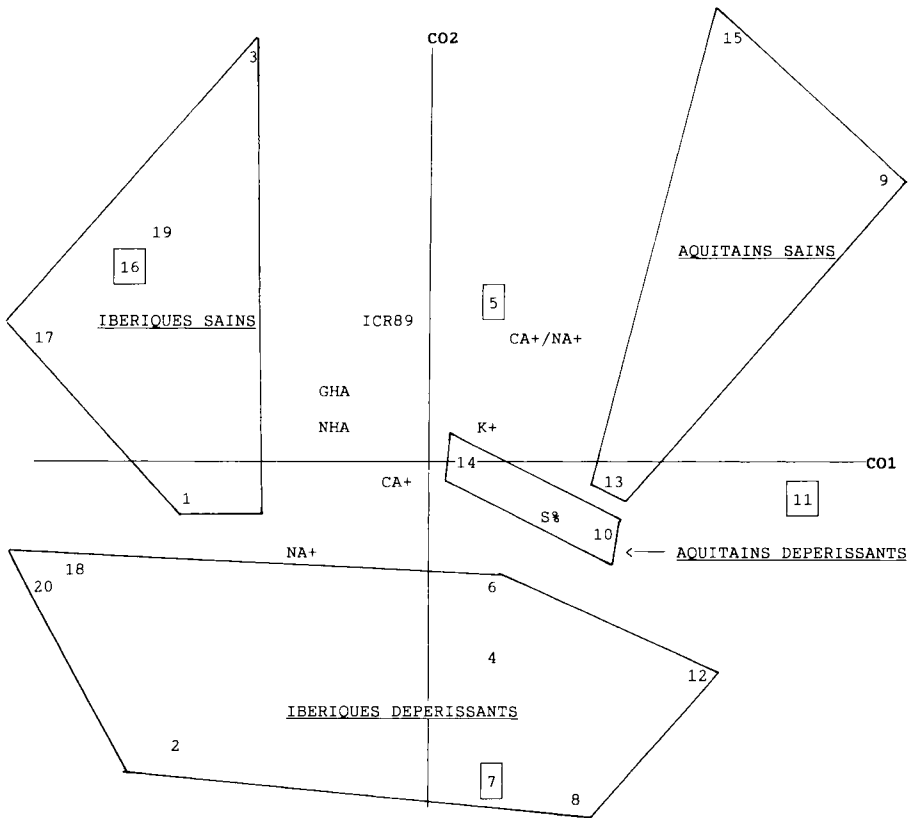


Fig 5. Analyse en composantes principales sur les critères dendrométriques et écophysio- logiques. Représentation dans le plan 1/2 des couples de placette et des variables. Ca^+/Na^+ : rapport taux de calcium / taux de sodium dans les aiguilles de l'année. ICR89 : indice de croissance relatif de 1989.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

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

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

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

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La sécheresse physiologique

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



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

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

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

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

Des stratégies différentes de résistance à la sécheresse selon la provenance

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Comment expliquer alors la réversibilité du phénomène

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

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

REMERCIEMENTS

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

RÉFÉRENCES

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