

Synthèse bibliographique 2006

Croissance secondaire de la tige
&
Croissance des aiguilles
de Pin maritime *Pinus pinaster*

Didier Bert

INRA Bordeaux Pierroton,
Unité Biogeco, 69 Route d'Arcachon, 33612 Cestas

avec la contribution de Mar Génova pour l'Espagne

Dra. MAR GÉNOVA

U.D. Botánica. E.U.I.T. Forestales.

Universidad Politécnica de Madrid. 28040 Madrid.

Document rédigé en vue de la publication d'une monographie sur le Pin maritime
qui n'a pas pu être menée à bien à la suite d'un manque de moyens dans la Recherche Publique

Croissance secondaire de la tige

La croissance secondaire présente deux intérêts pratiques principaux : elle permet la **formation de bois**, et elle est **très réactive** aux changements de l'environnement et aux pratiques sylvicoles. Les paragraphes suivants présentent son fonctionnement et certaines recherches pour mieux comprendre et optimiser la croissance du pin maritime.

Résumé de ce chapitre "croissance secondaire"

À partir de deux couches de cellules de très faible épaisseur (cambium et assise subérophellodermique), le Pin maritime produit une grande quantité de bois constitué de 90 % de fibres résistantes ainsi qu'une écorce épaisse. La formation des cernes dépend du patrimoine génétique, des facteurs du milieu naturel et des effets de la sylviculture. La succession des cernes enregistre ainsi les variations des conditions de vie de l'arbre en interaction avec son fonctionnement et permet de les étudier rétrospectivement lors d'études dendrochronologiques où les pins maritimes les plus âgés avaient environ 150 à 210 ans. Au cours d'une saison de végétation, la croissance radiale se produit avec une intensité et un rythme très variables selon l'année et la situation pédoclimatique. En climat tempéré comme celui du sud-ouest de la France, la croissance commence au plus tôt vers le 15 mars et se termine au plus tard vers le 15 novembre. Dans les sites plus secs l'arrêt est plus précoce : en août-septembre. L'intensité de croissance la plus forte a lieu en avril et mai puis les divisions cellulaires du cambium diminuent. En climat méditerranéen, ces provenances landaises connaissent une croissance intense assez régulière de janvier à juin-juillet et qui ralentit fortement ou s'arrête jusqu'à la reprise suivante. Les pins maritimes marocains marquent un maximum de croissance en mars-juillet, un arrêt en été, une faible reprise lors des pluies d'octobre-novembre puis un arrêt hivernal. Ces schémas moyens connaissent de multiples variantes selon la situation locale.

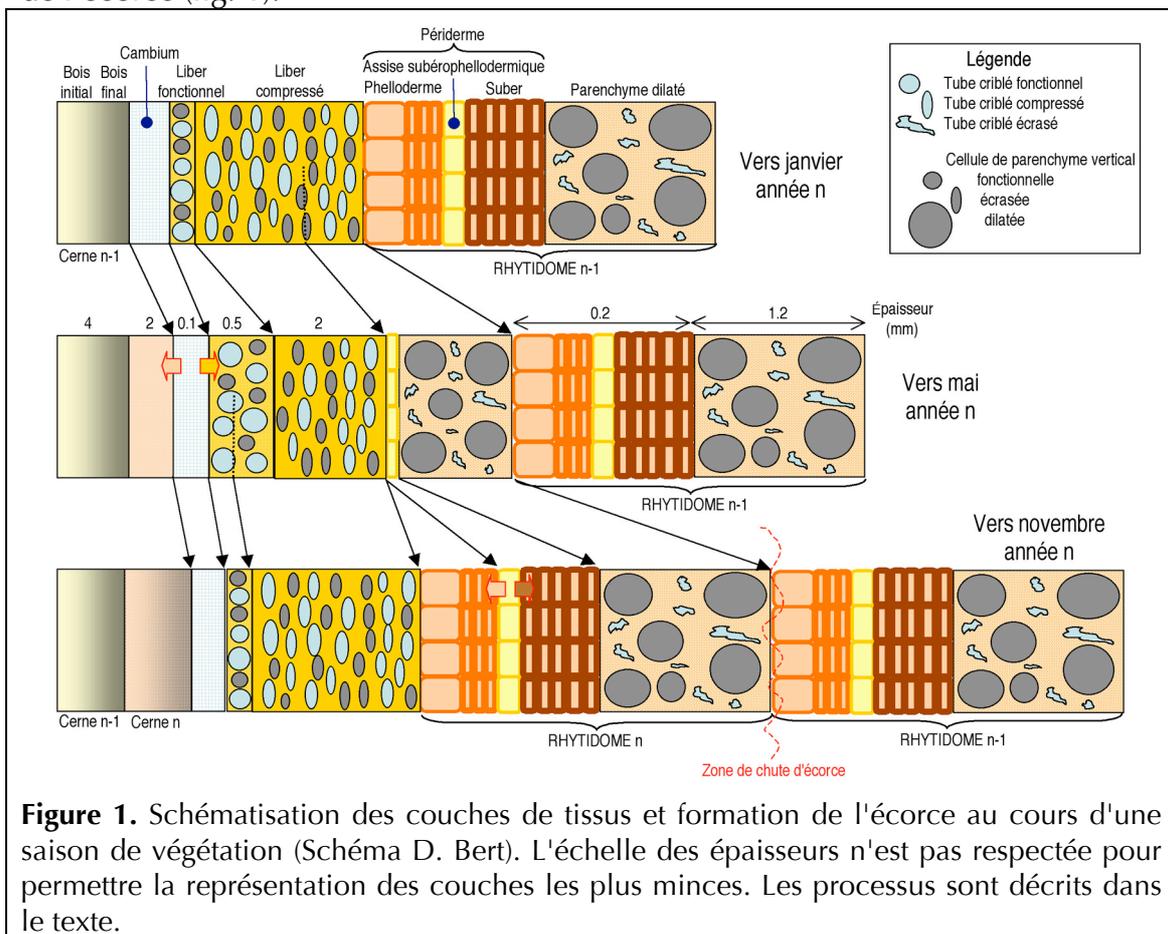
Les études dendrochronologiques menées à ce jour ont montré l'influence de certains facteurs au cours de la vie d'un peuplement. La largeur de cerne diminue graduellement dès les premières années alors que l'accroissement annuel en surface du tronc, qui est proportionnel à l'accroissement en volume, augmente d'année en année jusque vers 50 ans, puis diminue très lentement. Ces tendances sont modulées en fonction du climat de chaque année, qui peut également avoir des conséquences sur la croissance au cours des années suivantes. Les années sèches 1970, 76, 89, et 1995 correspondent à des cernes étroits, au contraire des années humides 1977, 80, 91, 92, et 1994, pour prendre l'exemple des Landes. Les années caractéristiques se retrouvent sur de nombreux sites et permettent de dater la croissance au sein d'une même région climatique. Dans le détail, les variables climatiques de base (précipitations et température) ne suffisent pas pour modéliser la croissance et il faut faire appel à des modèles de bilan hydrique plus

complets.

Les études dendroécologiques ont permis de montrer l'influence de la densité du peuplement, de la fertilisation en éléments minéraux majeurs dans diverses conditions d'alimentation en eau, de l'espèce, et de la provenance sur la dynamique de croissance radiale dans le tronc principalement. Les racines commencent à être étudiées. Il a été également montré que la croissance a augmenté progressivement depuis au moins un siècle, même dans des contextes peu influencés par la sylviculture. Cette tendance à long terme est similaire avec celles de nombreuses autres espèces en Europe et dans le monde. Elle suggère l'influence de changements globaux comme l'évolution du climat et du taux atmosphérique de gaz carbonique.

Les tissus secondaires

Comme les autres espèces arborescentes, le pin produit chaque année des tissus qui assurent la conduction des sèves brute et élaborée, accroissent sa résistance mécanique aérienne et racinaire et protègent les parties vivantes des agressions physiques et biologiques. Cette croissance est réalisée par deux méristèmes secondaires composés de cellules indifférenciées en multiplication rapide. Il s'agit du cambium et de l'assise subérophellodermique situés au niveau de l'écorce (fig. 1).



Cambium : production de bois (xylème) et de liber (phloème)

Cette assise génératrice libéro-ligneuse produit deux types de tissus conducteurs en quantité très asymétrique (Stokes *et al.*, 1999 ; Chantre et Da Silva Perez, 2002). Vers l'intérieur, la formation du bois est réalisée à 90% par la production de cellules nommées "**trachéides**" ou "**fibres**". Ces cellules ont une longueur moyenne de 2.7 mm (entre 2 et 5 mm), une largeur de 41 μm et une paroi de 4.7 μm . La différenciation de ces cellules est liée à la saison de végétation. Les fibres du bois initial (de printemps) ont une paroi fine, un fort diamètre et une section transversale carrée qui permet de forts débits de sève brute ascendante. Les fibres du bois final (d'été) possèdent des parois épaisses, un faible diamètre et une section rectangulaire. La lignification de ces cellules est très liée à leur fonction. Les fibres ayant un rôle de transport sont lignifiées en quelques semaines, puis elles meurent. Les cellules de soutien se lignifient plus lentement et restent longtemps vivantes. La longueur de la fibre conditionne la résistance du papier dont il est constitué. Les fibres de Pin maritime sont, comme chez tous les conifères, beaucoup plus longues que celles des feuillus, mais un peu plus courtes que celles des autres pins. La résistance physique de ces fibres est très importante et rendent cette espèce intéressante pour la production de papiers nécessitant des propriétés physiques élevées, comme le papier kraft pour l'emballage.

Les **autres cellules du bois** (10%) constituent, d'une part, les canaux résinifères, et, d'autre part, des rayons orientés non plus verticalement comme les fibres, mais horizontalement de l'écorce vers la moelle. Ces derniers servent à stocker des réserves, à conduire la sève de l'extérieur vers l'intérieur du tronc et des branches, et jouent un rôle lors de la transformation du bois d'aubier en bois de cœur (duraminisation).

Le cerne d'accroissement annuel est ainsi constitué du cumul du bois initial et du bois final. L'aspect très différent des fibres de fin de saison de végétation et des fibres de début de saison rend les limites de cernes généralement facilement identifiables. Au sein d'un cerne, le passage du bois initial au bois final est généralement assez progressif chez le Pin maritime, mais il peut être très brutal, voire réversible lors de la formation de faux cernes au cours de certaines années particulières. Dans ce cas, le cambium qui avait commencé à produire des cellules de bois final se remet à produire des cellules semblables au bois initial puis termine la saison de croissance en reformant du bois final (fig. 2).



Figure 2. Cernes de bois formés de 2000 à 2004. Le cerne 2002 montre 3, voire 4, couches de bois final ou "faux cernes".

Vers l'extérieur, le cambium forme un anneau de **liber** qui est un tissu complexe destiné au transport de la sève élaborée (fig. 1). Cependant, ses divers types de cellules n'ont pas tous une fonction de transport.

Chez les gymnospermes, comme le Pin maritime, les cellules qui transportent la sève élaborée à longue distance sont les "**tubes criblés**" (Howard, 1971 ; Riou-Nivert, 1996 ; Romberger *et al.*, 2004). Quand ils sont pleinement fonctionnels, les tubes criblés n'ont plus de noyau et ont des relations avec une ou plusieurs cellules parenchymateuses qui ont conservé leur noyau. Chez les pins, les tubes criblés mesurent environ 2-3 mm de long et 5 à 40 μm de diamètre. Les plantes terrestres possèdent un système de circulation de la sève élaborée qui est dans le sens opposé à celui de la transpiration qui entraîne la sève brute vers le haut. Le mouvement descendant de sève élaborée dans le liber trouve son origine dans un gradient de pression osmotique (Van Bell, 2003). La photosynthèse permet aux aiguilles de produire une grande quantité de sucres. Ils créent une forte pression osmotique qui provoque l'entrée d'eau dans le circuit du liber dans le houppier vert. Plus bas, l'eau et les sucres sortent du liber car ils sont consommés pour la croissance et la maintenance des cellules. Ceci crée un flux de sève qui descend et s'appauvrit progressivement en sucres. L'anneau de liber bien que très mince est donc d'importance vitale pour l'arbre.

En plus des tubes criblés, le liber comporte des cellules de **parenchyme vertical** à parois minces. Elles contiennent des cristaux d'oxalate de calcium (produit secondaire du métabolisme), des grains d'amidon, des tanins, des résines, des huiles etc. Le liber est également constitué de **rayons** semblables à ceux du bois. Ils perdent leur bel alignement de cellules en se rapprochant du phelloderme et s'élargissent pour tenir compte de l'accroissement de la circonférence due à la croissance radiale. De même, de nombreux canaux radiaux sécréteurs de résine provenant du bois se terminent dans le liber, s'y élargissent et entrent parfois en connexion avec les canaux verticaux sécréteurs de résine (Pauly, 1962).

Seules les couches de cellules du liber les plus récentes, donc proches du cambium, sont fonctionnelles. Les couches des années précédentes sont repoussées, écrasées sous l'écorce par les nouvelles cellules, puis intégrées à l'écorce. Le liber fonctionnel n'est épais que d'environ 0.3-0.5 mm car les tubes criblés perdent leur activité physiologique par dépôt progressif de callose sur les pores des zones criblées (Howard, 1971). Les cellules perdent ensuite leur turgescence et collapsent. Sans ces processus, le liber atteindrait environ 0.5 mm x 50 ans = 25 mm à 50 ans. Au contraire, les mesures et modélisations réalisées sur un peuplement de 50 ans à Bilos, près de Salles en Gironde, donnent une épaisseur moyenne de seulement 3.1 mm pour l'épaisseur de liber complet (Bert, non publié).

Assise subérophellodermique : formation d'écorce

Chez les pins, la formation d'écorce se fait par la transformation du liber en rhytidome, ce qui implique des changements drastiques (Howard, 1971 ; Nunes *et al.*, 1996) :

- formation d'un nouveau tissu : le périderme,
- altération extrême des cellules et de leur agencement,
- dépôts abondants de substances dans les cellules.

Dans le liber, à quelques millimètres du cambium, certaines cellules parenchymateuses deviennent méristématiques et se transforment en un nouveau cambium, nommé "**assise génératrice subérophellodermique**" (on dit aussi "cambium externe" ou "phellogène"). Cette zone de prolifération cellulaire sépare donc le liber en deux parties inégales : l'anneau le plus interne est le plus épais, ne se modifie pas et conserve son statut et ses fonctions de liber ; l'anneau le plus externe va jusqu'à l'écorce formée lors de l'année précédente et va connaître de profondes modifications lors du phénomène nommé "**oblitération**" (fig. 1).

Les cellules de parenchyme vertical grossissent jusqu'à atteindre une taille de nombreuses fois plus grande que leur taille initiale et écrasent les tubes criblés. Dans le liber, les cellules parenchymateuses sont nettement moins nombreuses que les tubes criblés, et occupent un faible volume. En revanche, dans la nouvelle écorce en formation, ces cellules occupent le plus gros volume et lui confèrent une structure poreuse. En plus de ces changements dans les anciens tissus, de nouvelles couches de cellules sont créées par l'assise subérophellodermique pour former un nouveau tissu nommé "périderme". Dans ce texte, le terme "rhytidome" désigne l'ensemble "périderme et parenchyme dilaté".

Le **périderme** est constitué de trois couches : l'assise subérophellodermique au centre, le phellogène qui est produit par l'assise du côté du liber, et le suber qui est produit du côté de l'écorce ancienne.

1. le **phellogène** comporte principalement deux types de cellules. Près de l'assise subérophellodermique, se situent 2-3 couches de cellules à paroi épaisse, lignifiées, avec de nombreuses inclusions. Les cellules au contact du liber forment une couche de cellules à paroi fine et dilatées radialement. Elles peuvent être confondues avec des cellules du parenchyme dilaté. Ces nombres de couches de cellules sont variables au sein d'un même individu.
2. l'**assise subérophellodermique** (le phellogène) est une couche de cellules méristématiques qui se différencie à partir de cellules non spécialisées du parenchyme vertical et radial dans le liber ancien.
3. le **suber** est composé de 4-6 rangées de cellules alignées avec des parois épaisses et sclérifiées, parfois avec des inclusions. Les parois des cellules sont imprégnées de subérine qui est un produit hydrofuge et résistant aux pathogènes. Il procure une résistance à la déshydratation et protège contre les stress climatiques.

Comme chez d'autres pins, le rhytidome du Pin maritime est discontinu sur la circonférence en raison de fissures (fig. 3). De même, le rhytidome d'une année donnée n'a pas une épaisseur constante sur la circonférence. Le rhytidome de Pin maritime a une grande quantité de dépôts dans les lumens des cellules, principalement des tannins et autres substances phénoliques, qui donnent une couleur brun rougeâtre. L'accumulation de rhytidomes année après année crée finalement une écorce épaisse d'environ 7 cm vers 50 ans. Certains rhytidomes se détachent à l'extérieur entre le périderme d'une année et le parenchyme dilaté de l'année précédente. Chez les pins maritimes de 50 ans, on trouve couramment une succession de plusieurs dizaines de rhytidomes en place dans les parties basses du tronc.

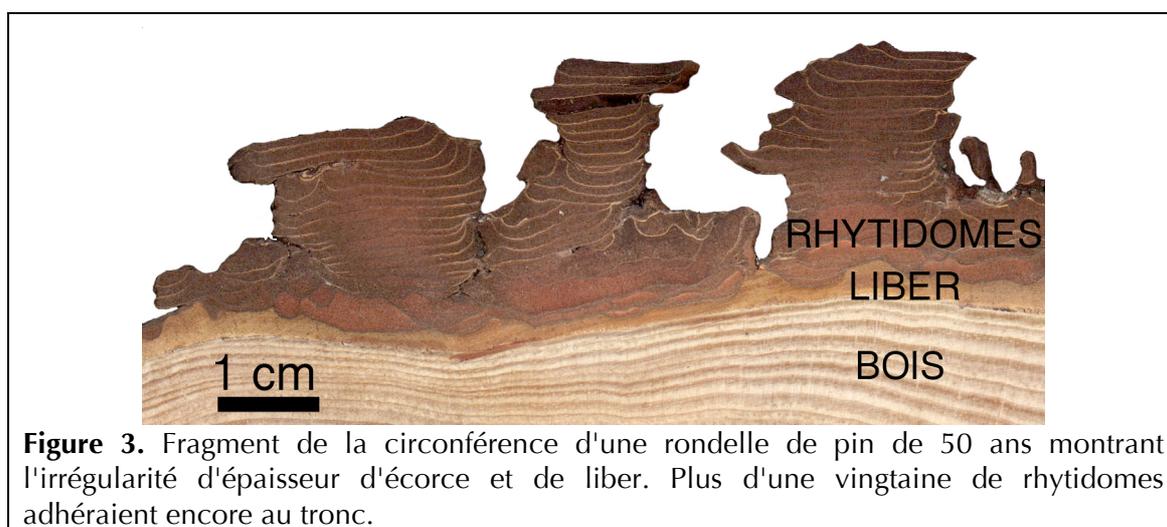


Figure 3. Fragment de la circonférence d'une rondelle de pin de 50 ans montrant l'irrégularité d'épaisseur d'écorce et de liber. Plus d'une vingtaine de rhytidomes adhéraient encore au tronc.

Dendroécologie du Pin maritime

La formation d'une nouvelle couche de bois chaque année enregistre les effets combinés de tous les facteurs qui conditionnent la vie de l'arbre. L'épaisseur et la composition des cernes sont extrêmement variables et permettent des analyses rétrospectives aux applications nombreuses. Ces études constituent le domaine de la **dendrochronologie**, qui est, au sens large, l'ensemble des techniques qui permettent de dater des cernes d'arbres. Elle inclut l'étude de la structure de cernes datés et les applications des informations ainsi obtenues à des disciplines historiques et aux sciences environnementales, notamment dans le domaine de la **dendroécologie** (Kaennel et Schweingruber, 1995).

Les études fondées sur l'analyse des dimensions des cernes reposent sur la séparation d'un certain "*signal*", contenu au sein d'une série chronologique de largeurs de cerne, du "*bruit*" plus ou moins important occasionné par d'autres phénomènes, sans intérêt pour résoudre le problème posé. Le signal est associé à une certaine partie de la variance des largeurs de cerne due au facteur que l'on désire étudier ; le bruit est associé au reste de la variance, dû aux autres éléments susceptibles de moduler la croissance et aux erreurs aléatoires. Par conséquent, la

largeur d'un cerne peut être considérée comme la résultante de différents signaux qui sont considérés comme "signal" ou "bruit" selon l'aspect étudié (Fritts, 1976). Sur ce principe, la largeur du cerne élaboré par l'arbre "a" au temps "t", à la hauteur de prélèvement utilisée, peut être décomposée en une somme théorique d'un nombre fini de facteurs (Graybill, 1982 ; Cook, 1987).

$$\text{Largeur de cerne}_{at} = \hat{\text{âge}}_{at} + \text{climat}_t + \text{intrapeuplement}_t + \text{interpeuplement}_t + \text{aléatoire}_{at}$$

$\hat{\text{âge}}_{at}$ représente l'effet de l'âge courant du cerne (numéro du cerne depuis la moelle)

climat_t exprime les effets du climat à l'échelle du peuplement ou de la région

intrapeuplement_t représente les effets du milieu et de la sylviculture au niveau du peuplement étudié : fertilité de la station, éclaircies, génétique, mortalité etc.

interpeuplement_t correspond aux autres perturbations au niveau régional telles de lentes modifications de la sylviculture, des pollutions, des changements globaux etc.

aléatoire_{at} prend en compte les imprécisions aux différents niveaux et les variations aléatoires de la croissance liées à l'environnement de chaque arbre.

L'analyse de ces divers facteurs impliqués dans la formation du cerne requière des méthodes adaptées pour leur analyse (Fritts, 1976 ; Becker et Lévy, 1983 ; Becker, 1987 ; Becker *et al.*, 1988 ; Becker *et al.*, 1994 ; Cook et Kairiukstis, 1990 ; Bert, 1992 ; Dupouey *et al.*, 1992 ; Lebourgeois, 1995 ; Badeau *et al.*, 1996), nous en verrons quelques applications au Pin maritime dans la suite de ce chapitre. La plupart des études sont basées sur un carottage à la tarière de Pressler à la hauteur de 1.30 m.

Effet de l'âge du cerne sur ses dimensions

Parmi les dizaines de milliers de mesures de largeur de cerne réalisées par l'INRA Pierroton, quelques-unes dépassent la valeur respectable de 25 mm. Les plus grandes largeurs de cerne sont rencontrées au cœur des troncs car la largeur décroît généralement du centre vers l'extérieur chez les espèces de lumière comme les pins. Cependant, la principale raison à cette évolution n'est pas la perte de vigueur liée au vieillissement de l'arbre mais une conséquence purement géométrique. Si on suppose qu'une vigueur constante permet à un arbre de produire exactement la même quantité de bois deux années consécutives, le cerne de la seconde année sera plus fin puisque le bois sera réparti sur une circonférence plus importante. C'est pourquoi les études dendroécologiques sont souvent réalisées en convertissant les largeurs de cerne en surface de cerne, aussi nommée "accroissement en surface terrière", qui rend mieux compte de la quantité de bois produit au cours d'une année. Par ailleurs, la croissance radiale

est rarement identique pour toutes les directions radiales car elle est plus importante du côté vers lequel le pin penche ou résiste aux vents dominants (Polge et Illy, 1967). Ceci excentre la moelle et produit des rayons de dimensions très différentes surtout à la base des troncs (fig. 4). Aussi, il est recommandé de carotter au moins deux fois chaque pin maritime, sur l'axe d'un diamètre, puis de calculer la moyenne quadratique des rayons cumulés année par année ou la moyenne arithmétique des surfaces de cerne année par année (Saint-André, 1998).



Chez le Pin maritime, les dimensions des cernes augmentent très rapidement au cours des 5 premières années, puis diminuent lentement. L'effet de l'âge est illustré ici par deux pins très âgés qui ont été déracinés par la tempête du 28 décembre 1999 dans deux parcs périurbains du bordelais (fig. 5). Le pin "Cazau" provenait de Canéjean et était l'un des plus gros connu dans la région, avec 4.95 m de circonférence à 1.30 m du sol. À 7 m au-dessus du sol, une rondelle a permis de dénombrer 199 cernes ; donc le pin a pu croître pendant environ 210 ans. Il présentait une grosse fourche à 17 m et cubait 21 m³ entre le sol et la fourche. Le pin des "Sources" à Cestas faisait 3.75 m de circonférence à 1.30 m, 36 m de long, et cubait 16 m³ entre le sol et 27 m de haut. Ils ont tous deux poussé dans des conditions de faible compétition. Leur croissance a été très similaire et montre bien la tendance décroissante des largeurs de cernes au fil du temps après les 5 premières années (fig. 5A). En revanche, la surface de cerne augmente jusqu'à un maximum atteint vers 50 ans et décroît ensuite très peu au fil du temps (fig. 5B). La productivité est donc assez stable sur une longue période.

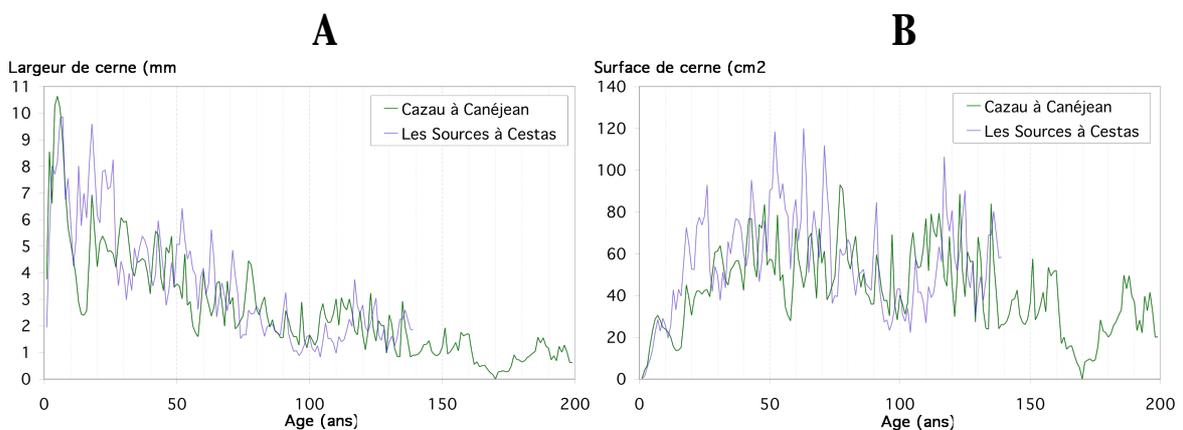


Figure 5. Évolution de la largeur de cerne (A) et de la surface (B) des mêmes cernes en

fonction de l'âge du cerne, autrement dit de sa position par rapport à la moelle du tronc, pour deux vieux pins près de Bordeaux. Les deux séries de cernes ne correspondent pas aux mêmes dates puisque les pins n'ont pas le même âge (145 et 210 ans). Les valeurs absolues de dimensions de cernes sont indicatives car elles dépendent des conditions de croissance et des capacités génétiques des pins (ex: Knapic et Pereira, 2005).

L'évolution de la largeur ou de la surface de cerne en fonction de l'âge est prise en compte dans les études dendroécologiques en "standardisant" les données. Le plus souvent, il s'agit de convertir la croissance mesurée, pour une année donnée et une carotte donnée, en pourcentage de la croissance moyenne de tous les échantillons disponibles pour le dispositif au cours de la même année (Becker, 1987). La standardisation convertit chaque largeur ou surface de cerne en un "Indice de croissance" noté Ic en % et l'on précise s'il provient des largeurs de cerne (L) ou des surfaces de cerne (ou "surface terrière" ST). Ces indices présentent le grand intérêt de permettre de comparer la croissance d'arbre ayant poussé à des époques différentes. L'application de cette méthode au Pin maritime sera abordée dans le paragraphe portant sur l'évolution à long terme de la croissance (Laumaille, 1990 ; Nefaoui, 1996).

La position du cerne depuis la moelle conditionne également la plupart des caractéristiques du bois. Par exemple, la proportion de bois initial et final passe de 20 à 30% de la largeur de cerne près de la moelle à environ 40-70% quand les cernes ont plus de 40 ans à 1.30 m de haut (ex : Louzada, 2003 ; Bert et Danjon, 2006).

Croissance au cours de la saison de végétation

Le suivi de la croissance au cours de l'année a été réalisé à l'aide de méthodes qui ont varié selon les moyens techniques de l'époque. Les études initiales se basaient sur des observations histologiques de prélèvements de bois réalisés à différentes dates. La dimension des axes a également été étudiée à intervalle régulier à l'aide de pieds à coulisse ou de microdendromètres à ruban. Les microdendromètres électroniques ont ensuite permis des mesures en continu.

Le "rythme" de fonctionnement du cambium au cours de la saison n'est pas stéréotypé car les études réalisées ont montré une grande diversité de résultats. La mise en parallèle des données de croissance et des caractères édaphiques a révélé une succession de périodes d'activité plus ou moins intense. Ce rythme est sous la dépendance principale des autres phénomènes de croissance (allongement de la pousse et des aiguilles) eux-mêmes corrélés avec les variations climatiques durant la première partie de la période végétative. La contrainte hydrique qui apparaît dès la fin du mois de juin, avec plus ou moins d'intensité selon les types de sols fait également apparaître un rythme climatique. L'hydromorphie intense des sols, ou la sécheresse édaphique, déterminent une durée de fonctionnement cambial réduite ; c'est dans les stations à tendance mésophile que l'activité cambiale est à la fois plus intense et plus continue. L'eau du sol influence donc à la fois l'intensité de la production ligneuse (largeur de cerne) et la qualité du bois formé (proportion de bois initial/final).

Les résultats résumés ci-après illustrent les principaux effets du climat sur la croissance intra-annuelle. Ils concernent :

- les dates de début et de fin de croissance radiale ;
- les variations de l'intensité de la croissance ;
- la formation des canaux sécréteurs et le passage du bois initial au bois final.

Délimitation de la croissance dans l'année

La croissance radiale de pins landais s'est déroulée entre le 15 mars et la mi-octobre 1969 (Demounem *et al.*, 1970). L'alimentation en eau des sites a peu modifié la durée de croissance dans l'année et a davantage conditionné le nombre de cellules formées et finalement l'épaisseur de cerne.

Sur un site landais mésophile, les cellules de bois de tronc se sont formées entre le 13 avril et le 14 octobre 1970 (David, 1974). L'arrêt de croissance s'est situé vers le 10 août en site sec et vers le 17 septembre en site avec une alimentation hydrique moins limitante. Ces dates dépendaient également de la hauteur dans le tronc. Dans les racines, la croissance radiale a été constatée jusqu'à la mi-novembre.

Variations de la croissance intra-annuelle

Selon les conditions stationnelles et climatiques, un nombre plus ou moins importants de "cycles" de croissance ont été relevés par les auteurs (David, 1974).

Au cours de l'année 1969, des observations histologiques ont été réalisées à la base du tronc de pins situés sur 9 types de stations des Landes (Demounem, 1979). Ceci a permis de distinguer cinq cycles d'activité de 45 jours environ séparés par des phases de repos ou d'arrêt du fonctionnement cambial. Selon la station, l'activité cambiale a comporté la totalité ou seulement une partie de ces cycles. D'autres études ont relevé seulement trois périodes d'activité intense séparées par deux périodes de ralentissement (Demounem *et al.*, 1970 ; 1971 ; David, 1974 ; Broquedis *et al.*, 1976). Néanmoins, un seul ralentissement en juin ou juillet a été observé au cours de l'année 1966 (Illy et Castaing, 1966 ; Demounem, 1979). Des études sur de nombreux pins adultes en divers sites landais ont également mis en évidence un cycle cambial plus simple (Lemoine, 1975 ; 1979) :

- une croissance généralement faible en mars,
- une accélération en avril et mai,
- un ralentissement plus ou moins amorti entre le pic de mai jusqu'à l'arrêt de novembre. Au cours de cette dernière période, un modeste second pic en août-septembre peut se produire grâce aux orages d'été.

Au Maroc, des microdendromètres à bande ont permis d'étudier l'accroissement au cours des années 1970 à 1974 (Destremau *et al.*, 1976a). Une provenance landaise et une provenance marocaine (Tamrabta) ont été étudiées sur le site d'Izaren (34°48'50" N, 5°28' W, 430 m altitude, climat semi-aride tempéré). Les résultats sont assez différents de ceux qui sont obtenus en France dans les Landes. Quatre périodes ont été identifiées pour la provenance marocaine :

- croissance forte et régulière de mars à juillet alors que le sol est déjà bien pourvu en eau et que la pluviosité reste abondante. Cette croissance peut présenter des paliers si le printemps a été sec car le cambium répond à chaque nouvel épisode pluvieux,
- arrêt de croissance d'août à octobre dès que s'installent les grosses chaleurs et que les réserves en eau sont épuisées,
- croissance irrégulière en octobre-décembre alors que les premières pluies ré humidifient le sol mais que les basses températures freinent l'activité cambiale,
- arrêt de croissance en décembre-janvier. Cet arrêt ne se rencontre pas chez *Pinus halepensis* ou *Pinus brutia* qui résistent mieux aux basses températures hivernales.

Pour la provenance landaise, deux périodes ont suffi pour décrire à la croissance :

- croissance forte et régulière de janvier à juin-juillet. Cette croissance était supérieure à celle de la provenance marocaine,
- arrêt de croissance de juillet à novembre. Cet arrêt s'est transformé en simple ralentissement de la croissance si l'année était assez pluvieuse, comme en 1972, si bien que la croissance s'est produite

durant toute l'année.

Type de bois

Demoune *et al.*, (1970) ont montré que le diamètre radial des trachéides était d'environ 36 μm au début mai 1969 (bois initial), a décru progressivement pour se maintenir vers 24 μm entre la fin juillet et la mi-octobre (bois final). Les canaux sécréteurs de résine sont apparus en juin-juillet. La proportion de bois initial était plus importante quand la station était plus humide : 55% en lande humide, 50% en lande mésophile et 27% en lande sèche.

À l'heure actuelle, les dispositifs électroniques d'enregistrement permettent de suivre la croissance au long de l'année à l'aide de capteurs fixés sur les arbres (Bouriaud *et al.*, 2005). Une première étude sur Pin maritime dans les Landes a utilisé des capteurs pour mesurer les variations de diamètre de tronc de pins à 1,30 m en lande humide (Bosc, 1999). La croissance radiale s'est déroulée entre mi-mars et mi-novembre 1997 ; entre ces deux dates, la croissance a été relativement régulière et n'a pas marqué de périodes d'activité/repos. Elle était intense jusqu'à fin juin, un peu plus lente en juillet-août et s'est poursuivie faiblement jusqu'à la fin de la saison. Cette technique précise offre également l'avantage de pouvoir être utilisée au cours de plusieurs années successives sans altérer les tissus comme dans le cas de prélèvements histologiques. À terme, elle permettra de séparer la part "endogène" du cycle annuel de croissance et la part "exogène" conditionnée par les variations pédoclimatiques qui diffèrent d'une année à l'autre. Ces dernières pourraient expliquer les différences de rythme de croissance observés au cours des diverses études présentées ci-dessus.

La délimitation du début et de la fin de la période d'activité cambiale moyenne est utile lors des modélisations de la réponse de la croissance au climat. Les données de croissance d'une période peuvent être modélisées en fonction des variables décrivant le climat de cette période mois par mois, par exemple. L'interprétation des résultats fait alors appel aux connaissances sur la phénologie de l'espèce étudiée.

Effets du climat sur la croissance annuelle

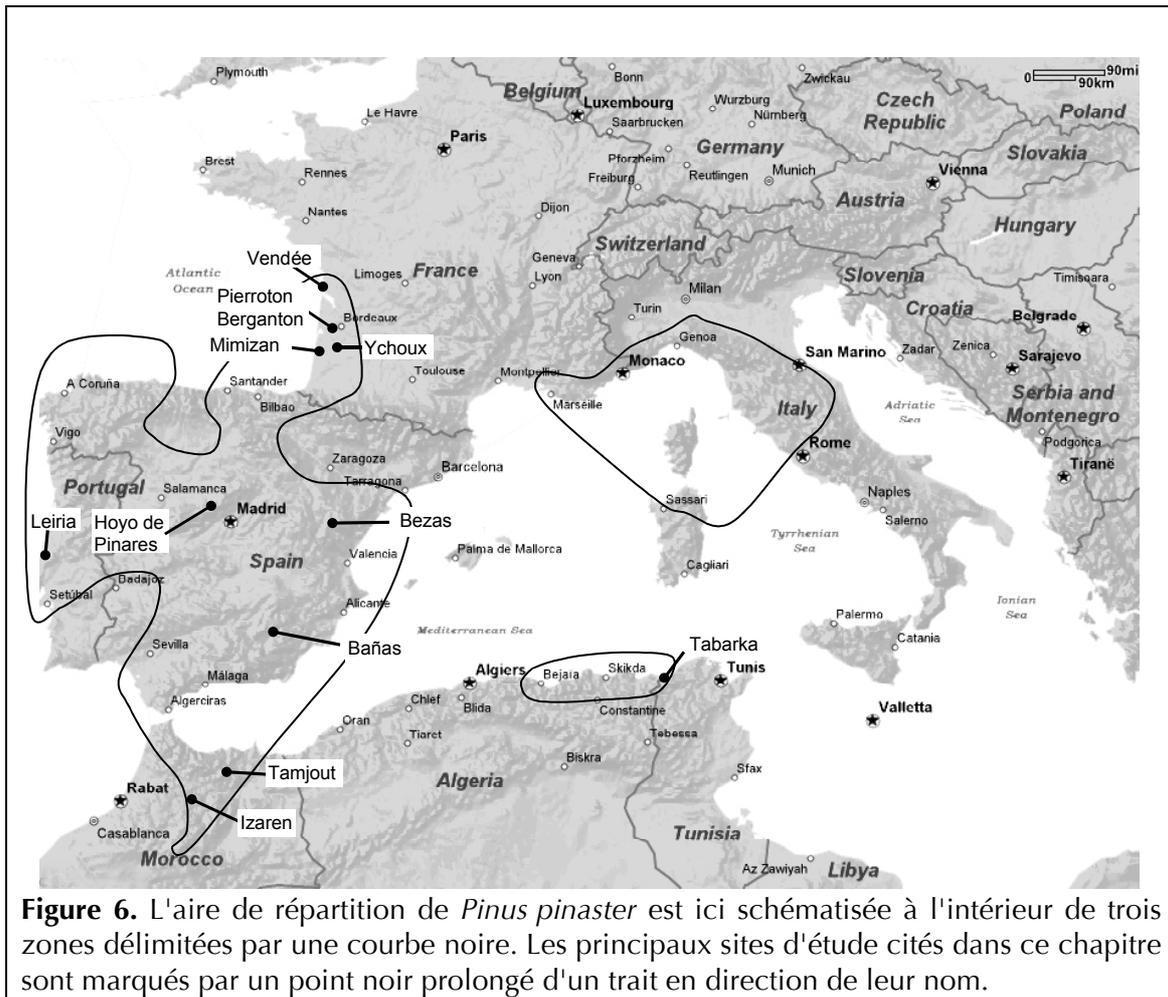
L'influence du macroclimat sur la croissance se fait sur une grande échelle spatiale de façon synchrone sur tous les arbres et donne ainsi la possibilité d'identifier des années caractéristiques (Fritts, 1976). Ces années caractéristiques permettent d'interdater les séries individuelles de mesures, c'est-à-dire de vérifier le synchronisme des séries de cernes et ainsi détecter d'éventuels décalages dans le temps dus à des erreurs de saisie, des faux cernes ou des cernes manquants. Leur mise en évidence est fondée sur le calcul de l'évolution relative de la largeur de cerne entre deux années. La moyenne des écarts relatifs est ensuite calculée pour chaque date. Une année est considérée comme caractéristique si l'écart

relatif moyen est d'au moins 10 % en valeur absolue, si au moins 70 % des arbres présentent le même sens de variation et si l'effectif de cernes est d'au moins 30 (Lebourgeois, 1996). Le tableau 1 donne les années caractéristiques sur les dispositifs ayant permis un tel calcul : Mimizan (France, Landes), Pierroton parcelle M (France, Gironde), Pierroton Saint-Alban (France, Gironde), 7 placettes du réseau français RENECOFOR (Lebourgeois, 1996) et 3 régions du Maroc (Nefaoui, 1996). Toute l'aire de répartition du Pin maritime n'est pas encore couverte par des études dendroclimatologiques. Elles concernent actuellement la France, l'Espagne, la Tunisie et le Maroc (fig. 6).

Tableau 1. Années de bonne (+++) ou mauvaise (---) croissance systématique pour chacune des études ayant permis l'estimation statistique en France continentale, Corse et Maroc.

Référence dispositif	Lemoine 1993	Timbal 2002	Cucchi Bert 2003	Bert Danjon 2005	RENECOFOR 1997						
Calcul des années	Lebourgeois 1996	Bert en 2005	Bert en 2005	Bert en 2008	Lebourgeois 1997						
Age au carottage	34	50	52	50	21	14	12	19	45	24	38
Premier cerne	1957	1948	1949	1956	1974	1981	1983	1976	1950	1971	1957
Dernier cerne	1992	1997	2000	1999	1994	1994	1994	1994	1994	1994	1994
Effectif de pins	1050	511	48	24	30	30	30	30	30	30	30
Massif	Landes Gascogne	Landes Gascogne	Landes Gascogne	Landes Gascogne	Landes Gascogne	Landes Gascogne	Landes Gascogne	Vendée	Vendée	Sarthe	Corse
Date	Mimizan	Pierroton M	Pierroton Saint-Alban	Bilos	PM 40a	PM 40b	PM 40c	PM 17	PM 85	PM 72	PM 20
2010											
2009											
2008											
2007											
2006											
2005											
2004											
2003											
2002											
2001											
2000			++++++								
1999			-----								
1998											
1997											
1996											
1995			-----	-----							
1994			++++++		++++++			++++++	++++++	-----	++++++
1993		-----						-----	-----	++++++	-----
1992	++++++		++++++	++++++	++++++	++++++					
1991	++++++		++++++			++++++		++++++			
1990				-----		++++++				++++++	
1989	-----		-----	-----		-----				-----	++++++
1988										++++++	
1987								-----			
1986											++++++
1985		-----				-----	-----				
1984			-----	-----		-----	-----				
1983											
1982	-----									++++++	
1981										-----	
1980	++++++			++++++	-----					++++++	
1979			-----							-----	
1978		-----	-----							-----	
1977		++++++	++++++					++++++	++++++	++++++	
1976	-----	-----		-----						-----	
1975					++++++						++++++
1974											
1973									++++++		
1972										-----	
1971											
1970	-----	-----	-----								
1969											
1968											
1967											
1966											
1965			++++++	++++++					++++++		
1964			-----	-----							
1963	++++++		-----	-----							
1962			-----	-----							
1961			-----	-----							
1960											
1959											
1958											
1957		++++++							++++++		
1956											
1955											
1954											
1953			++++++								
1952											
1951											
1950											
1949											
1948											

Légende: ++++++ pic à cette date ----- creux à cette date pas de données



France

Les années de forte sécheresse (ex : 1970, 1976, 1989) ont marqué l'ensemble des peuplements tandis que d'autres stress climatiques plus localisés ne concernent que certains peuplements. Par exemple, le gel intense de janvier 1985 est responsable d'une mauvaise croissance dans les peuplements localisés dans l'intérieur du massif landais (Pierroton, Renecofofor 40b et 40c) où la température est descendue entre -15 et -20°C . En revanche, les peuplements plus littoraux (Renecofofor 40a, 17, 85, Mimizan) n'ont pas été très affectés car les températures étaient alors de -10 à -15°C .

Lors de l'étude des effets de la fertilisation sur la croissance des pins du dispositif de Berganton (Gironde, France), Vauchel (1996) a confirmé la correspondance entre les cernes étroits et la sécheresse annuelle (ex : 1989, 1990, 1995) et les cernes larges et les années pluvieuses (1980, 1991-92, 1994). Dans le détail, les corrélations n'étaient pas très bonnes entre la pluviométrie annuelle, ou celle d'octobre à mars avant la croissance, ou de mai à août pendant la croissance. Ces variables simples ne pouvant rendre compte de la complexité des

relations entre le climat et la croissance d'un peuplement particulier, un modèle de bilan hydrique pour le Pin maritime a également été testé lors de cette étude (Loustau *et al.*, 1998). Parmi les nombreux paramètres fournis par ce modèle pour la période 1980 à 1995, la transpiration annuelle des pins était la mieux corrélée avec l'intensité de la croissance radiale (fig. 7A). La transpiration a varié entre 360 et 570 mm/an et intégré à la fois la réserve en eau du sol constituée avant la saison de végétation et les conditions climatiques au cours de la croissance.

Espagne

Les travaux dendrochronologiques sur le Pin maritime espagnol sont encore peu abondants. Trois chronologies locales ont été élaborées dans différentes régions (tab. 2, fig. 6) et deux d'entre elles (Bañas et Bezas) ont été archivées dans la base de données "International Tree-Ring Data Bank" (<http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/treering.html>).

Tableau 2. Caractéristiques des chronologies élaborées en Espagne avec *Pinus pinaster*. Lat : latitude, Long : longitude, E : exposition, P : pente. Synthèse à partir des données de Richter (1988) Richter *et al.* (1991) et Fernández *et al.* (1991).

Auteurs	Site	Lat/Long	Altitude (m)	E/ P	Période
Richter	Bañas (Sierra de Cazorla)	37°58' 2°56'	1360-1400	W/ 25-40%	1836-1985
Richter	Bezas (S ^a de Albarracín)	40°18' 1°20'	1200-1250	S/ 10-15%	1821-1985
Fernández <i>et al.</i>	Hoyo de Pinares (S ^a de Guadarrama)	40°30' 4°20'	800-1000	S/ -15%	1836-1989

Les chronologies de Bañas et Bezas ont fait partie du travail conséquent que Richter (1988) a effectué en Espagne. Ces travaux ont permis de reconstruire les précipitations estivales dans le sud-est espagnol (Richter et Eckstein, 1990) et d'analyser les corrélations entre de nombreuses séries dendrochronologiques en fonction de leur distance géographique (Richter *et al.*, 1991). Dans ce dernier cas, les chronologies de *Pinus pinaster* ont été comparées avec celles de *Pinus nigra* et de *Pinus sylvestris*. Finalement, bien que ces espèces présentent des exigences écologiques différentes, les chronologies étaient suffisamment corrélées entre elles pour pouvoir être utilisées pour des datations dans des séquences mixtes.

Plus récemment, des travaux ont porté sur la mortalité induite par la sécheresse chez diverses espèces de pins dans le nord-est de l'Espagne. Le dépérissement n'a pas concerné *Pinus pinaster* grâce à sa meilleure efficacité d'utilisation de l'eau que celle de *Pinus sylvestris* et *Pinus nigra* (Martinez-Vilalta et Piñol, 2002). L'âge maximum d'environ 40 ans des *Pinus pinaster* étudiés était trop faible pour élaborer des séries chronologiques de référence.

Le principal objectif de l'élaboration de la chronologie de Hoyo de Pinares était une analyse comparée avec d'autres chronologies de *Pinus pinea* élaborées dans des zones très proches, pour en extraire l'information dendroécologique (Fernández *et al.*, 1991). Les formations forestières étudiées faisaient partie d'un

massif g r  pour la production de bois et de pignons (*Pinus pinea*) ainsi que de r sine (*Pinus pinaster*). Ces peuplements  taient touch s   divers degr s par des attaques de processionnaire (*Thaumetopoea pityocampa*) et de gui (*Viscum album*). En conclusion, les variations de croissance les plus marqu es dans la chronologie de *Pinus pinaster*  taient dues aux attaques de chenille processionnaire, avec un cycle d'environ 25 ans, et   la r colte de r sine dans certains cas.

Tunisie

Aloui et Serre-Bachet (1987) ont mod lis  les indices de croissance annuelle de 10 pins maritimes du site naturel de Tabarka   l'aide de fonctions de r ponse (Guiot *et al.*, 1982) comportant notamment les pr cipitations totales d'avril-juin et ao t (r le favorable) et les temp ratures maximales d'avril et mai (r le d favorable). La r ponse du Pin maritime aux param tres climatiques  tait comparable   la r ponse du Ch ne z en (*Quercus canariensis*) de sites g ographiquement proches. Au vu de ce r sultat, la proximit  g ographique des sites semble jouer un r le plus important que la nature des taxons dans la r ponse au climat. Cependant, un  clairage compl mentaire a  t  fourni par une  tude effectu e sur un site du sud de la France (For t de La Gardiole, pr s de Rians ; Serre-Bachet, 1982). Parmi les fonctions de r ponses du ch ne pubescent (*Quercus pubescens*) et de 4 esp ces de pins dont le Pin maritime, provenant d'un m me site tunisien, seule la r ponse du Pin maritime se rapprochait de celle du ch ne et se distinguait des autres pins. La r action du Pin maritime, proche de celle des ch nes, appara t donc comme une particularit  de cette esp ce au sein du genre *Pinus*.

Maroc

Nefaoui (1996) a  tudi  les effets du climat m diterran en, qui se caract rise par un fort contraste entre une p riode humide et froide et une p riode s che et chaude, sur divers peuplements. Les ann es caract ristiques ont  t  identifi es entre 1770 et 1991 (les plus r centes sont reprises dans le tableau 2). Elles ne correspondaient pas aux m mes dates qu'en France : la s cheresse de 1976 a g n ralement produit un cerne  troit en France, alors que le climat marocain avait permis l' laboration d'un cerne  pais. De m me, les ann es caract ristiques diff rent selon la position g ographique au Maroc entre le Rif, localis  sur la c te m diterran enne et plus pluvieux, et le Moyen et le Grand Atlas qui sont plus continentaux et montagneux.

Nefaoui (1996) a  galement r alis  des estimations de fonctions de r ponses avec les m thodes ARMA (Guiot *et al.*, 1982 ; Guiot, 1986). Les mod les bas s sur les surfaces de cerne ont permis de montrer qu'ils  liminaient davantage l'autocorr lation entre la croissance d'une ann e et celle des ann es ant rieures que les mod les bas s sur les largeurs de cernes. L'interpr tation des mod les a fait appel   deux principaux processus : (1) les m canismes de mobilisation des substances carbon es qui conduisent   l' laboration du cerne, (2) l'action diff r e du climat via le stockage de r serve en eau dans le sol, par exemple. Ceci a conduit   distinguer deux groupes de peuplements marocains. Le premier

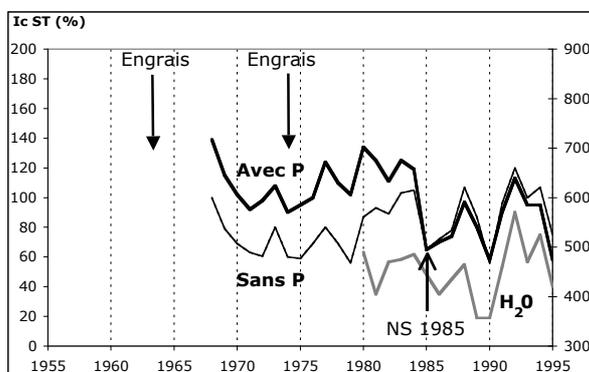
ensemble a regroupé les peuplements sur substrats filtrants avec peu de réserve utile en eau, comme la dolomite et le grès. La partie prédéterminée du cerne n'a dépendu, dans sa construction, que de la mobilisation des réserves carbonées du pin. Le climat de l'année en cours n'a pas eu d'action différée au cours de l'année suivante. Le second ensemble a regroupé les peuplements sur des substrats permettant un certain stockage d'eau qui a été à l'origine d'arrière effets du climat d'une année au cours de l'année suivante. Les modèles ont montré une grande variabilité de comportement des différentes populations car ils comportaient des paramètres mensuels thermiques et surtout pluviométriques différents selon la population de pins. Globalement, la température jouait un rôle mineur par rapport aux précipitations. Il a été impossible de rattacher la différenciation des comportements à l'un des facteurs stationnels majeurs comme l'altitude, la structure de la forêt ou le type de substrat. En revanche, certaines différences ont été expliquées par la position géographique, qui combine la continentalité, l'altitude et l'exposition aux influences atlantiques, méditerranéennes et désertiques : opposition entre les populations du Rif occidental et oriental, celles du Moyen Atlas et du Haut Atlas.

Signatures écologiques sur la croissance radiale : dendroécologie

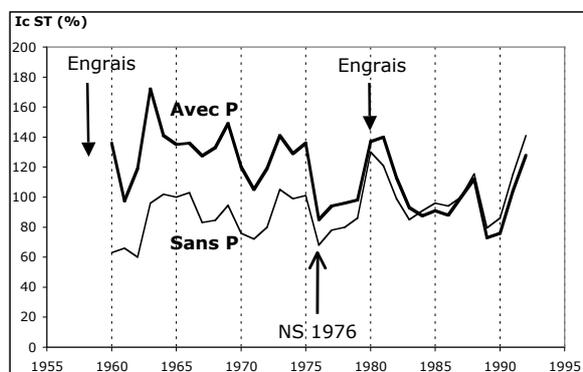
méthode générale : stratification

L'effet d'un facteur particulier sur la croissance des pins est généralement étudié au sein de dispositifs de type agronomique mis en place à cette fin, ou en échantillonnant des sites *a posteriori* parmi des forêts de production. Le traitement des données se fait par "stratification" de l'échantillon en plusieurs groupes d'arbres selon qu'ils appartiennent à tel ou tel niveau du facteur étudié. Pour chaque groupe, la croissance annuelle moyenne est calculée et comparée à celle des autres groupes à l'aide de tests statistiques. L'effet du facteur peut ainsi être quantifié et sa dynamique dans le temps peut être analysée. Dans des conditions moins contrôlées en forêt naturelle, la même méthode peut s'appliquer pour étudier la croissance en fonction de caractéristiques écologiques ou sylvicoles si celles-ci sont quantifiées ou connues.

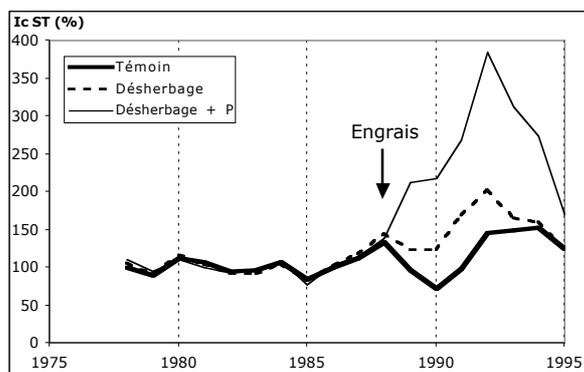
Figure 7. Les dendrochronogrammes montrent l'évolution de la croissance radiale au cours du temps.



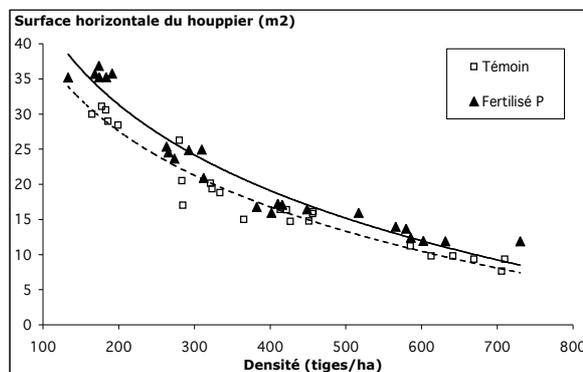
A. Berganton (Vauchel, 1996). Semis en 1963. Indice de croissance en surface terrière en fonction de la date. Les courbes se rejoignent à 22 ans, après le gel de 1985. H₂O indique la courbe de transpiration estimée par modélisation.



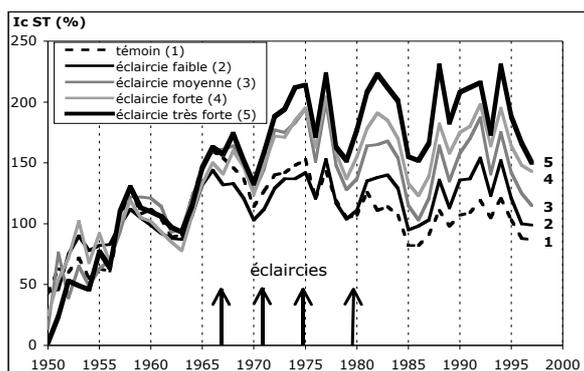
B. Mimizan (Lemoine, 1993). Semis en 1957. Indice de croissance en surface terrière en fonction de la date. Courbes moyennes selon que les pins ont été (n=600) ou non (n=450) fertilisés avec du phosphore, noté "p".



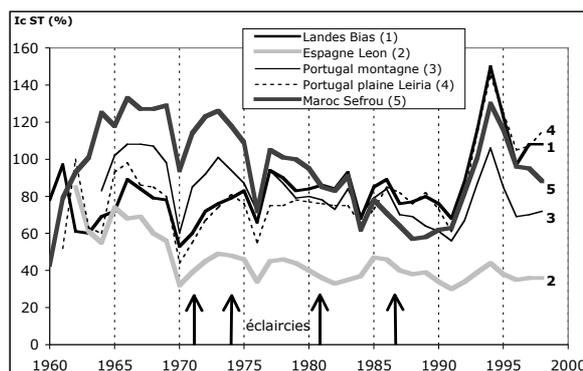
C. Ychoux (Timbal et al., 1999). Régénération en 1950. Courbes moyennes pour les placeaux témoins, désherbés, ou désherbés et fertilisés en phosphore "P" (n = 120 pour chaque lot).



D. Pierroton, Saint-Alban (Cucchi et Bert, 2003). Projection horizontale sur le sol du houppier du pin moyen par placeau en fonction de la densité à 51 ans et de la fertilisation appliquée ou non 26 ans auparavant (en 1973).



E. Pierroton M (Lemoine et Sartolou, 1976 ; Timbal, 2002). Indice de croissance en surface terrière en fonction de la date et de l'intensité des 4 éclaircies successives.



F. Mimizan Malgaches (Timbal et al., 2001). Croissance à 1.30 m de 5 provenances de Pinus pinaster parmi les 10 étudiées.

fertilisation, désherbage, sylviculture

Les premiers essais de fertilisation sur Pin maritime dans les Landes de Gascogne ont été installés à la fin des années 50 (Bonneau, 1995). Les résultats spectaculaires montrant l'efficacité de la fertilisation phosphatée apportée à l'installation (ex : Guinaudeau *et al.*, 1963) ont très rapidement entraîné l'extension de cette technique sur le Massif Landais. Actuellement, l'ensemble des reboisements effectués sur les sites de lande humide à mésophile, sont fertilisés avec des hyper ou super phosphates à des doses allant de 60 à 120 kg d'acide phosphorique (P_2O_5) par hectare. Deux dispositifs de recherche sur la fertilisation initiale ont été statistiquement exploitables : Mimizan (Landes) installé en 1957 sur une station de lande humide à mésophile, celui de Berganton (Gironde) installé en 1963 en lande humide. Concernant la croissance radiale, ils ont permis d'apporter des connaissances sur les éléments minéraux et les doses de fertilisant à apporter, à quel âge du peuplement et quelle est la durée de l'effet. La suite de ce chapitre ne reprend que les résultats principaux des études citées.

Le dispositif de Mimizan a été installé pour tester les engrais P, N et K sur semis. Il se composait de 7 traitements (Témoin, N, P, NP, NK, PK, NPK) répétés sur 5 blocs couvrant au total 5,5 ha. Les engrais ont été appliqués en 1957 et 1980 (ce second apport est nommé "regonflage"). En février 1993, 30 pins par placeau ont été carottés une fois en face sud ou nord (Lemoine, 1993). Les courbes de croissance ont montré que deux groupes de pins se distinguent clairement. D'une part, les pins des placeaux témoins ont eu la même croissance que ceux ayant reçu des engrais N et NK ; d'autre part, les pins ayant reçu des engrais comportant du P ont eu une croissance similaire entre eux et nettement supérieure à celle du premier groupe. Aussi, la courbe moyenne de chacun de ces deux groupes a été calculée pour permettre le suivre la dynamique de l'effet "phosphore" (fig. 7B). Elle montre trois périodes : entre 1957 et 1976 (jusqu'à 19 ans), l'efficacité du P était maximale car les indices de croissance étaient 60 à 80% plus élevés ; entre 1976 et 1984, les différences se sont réduites et n'étaient plus significatives en 1979 et 1980 ; entre 1984 et 1992, les courbes se sont croisées sans différence significative. Au cours de la période d'effet maximum du P, les pins fertilisés ont montré des pertes de croissance plus grandes lors des stress climatiques et une meilleure faculté de récupération quand le climat est redevenu favorable. Après la forte sécheresse du printemps 1976, l'effet du phosphore n'existait plus et la réponse des pins fertilisés au climat est devenue semblable à celles des autres. Finalement, la réponse à la fertilisation phosphorée la plus forte a été obtenue par la conjonction d'une bonne alimentation hydrique édaphique et de conditions climatiques favorables.

Le dispositif de Berganton (commune de Saint-Jean d'Illac) a été installé sur 17 ha pour tester les engrais P, N et K sur semis selon de nombreuses modalités. Une étude dendrochronologique a été réalisée sur 3 de ces modalités : Témoin sans engrais, apport de P à l'installation en 1963, apport de P en 1963 + NK en 1965-1969. L'engrais P_2O_5 a été à nouveau appliqué fin 1974 sauf chez les témoins. En février 1996, environ 30 pins par placeau ont été carottés deux fois

sur 15 placeaux (Vauchel, 1996). Les largeurs de cerne ont été converties en surface de cerne puis standardisées en indices de surface terrière, comme dans le cas du dispositif de Mimizan. De même, les résultats se ressemblent car l'apport de NK ajouté à P n'a engendré de différence significative positive que sur 3 à 7 années sur les 28 années étudiées. En revanche, l'effet positif du P par rapport aux témoins a été plus durable. Ceci a conduit à ne distinguer que deux groupes de pins : ceux ayant reçu du phosphore et les témoins (fig. 7A). Les résultats peuvent se résumer à l'aide de quatre périodes : entre 1968 et 1974, la fertilisation initiale de 1963 a augmenté les indices de croissance de 41% en moyenne ; entre 1975 et 1980, les indices étaient supérieurs de 58% à ceux des témoins suite au "regonflage" en P de 1974 ; entre 1981 et 1985, la différence entre fertilisés et témoins a diminué fortement pour aboutir à une annulation en 1985 à l'âge de 22 ans ; entre 1986 et 1995, les courbes se sont croisées bien que leur écart n'était pas significatif au seuil de 5%.

Ces résultats ont été complétés lors de l'analyse d'un dispositif ayant été fertilisé à l'âge adulte, situé à Ychoux dans les Landes (Timbal *et al.*, 1999). Les pins étaient issus d'une régénération naturelle de 1950 en lande humide à mésophile et les modalités expérimentales ont été appliquées en mars 1988 (à 38 ans). L'étude dendrochronologique s'est intéressée à 3 modalités : Témoin, placeaux désherbés au phytocide systémique, et placeaux désherbés et fertilisés avec du P à 100 unités/ha. Sur chacun de ces 12 placeaux, 30 pins ont fait l'objet d'un carottage à 1.30 m. Les largeurs de cerne ont été transformées en indices de surface terrière et les trois courbes moyennes ont été calculées. Les niveaux moyens de celles-ci n'étaient pas parfaitement identiques avant l'application des traitements. Elles ont donc été "compensées" en prenant comme référence relative le niveau moyen des 10 années précédant le traitement. Ainsi, les trois courbes ont été remises au même niveau de départ pour permettre la comparaison de leur évolution après 1988 (fig. 7C). Les résultats principaux ont été répartis en trois périodes : avant 1988, les courbes étaient très semblables en raison de la compensation et les variations interannuelles faibles ; de 1988 à 1992, les trois traitements se sont distingués dès 1989 de façon très nette, surtout celui concernant la fertilisation alliée au désherbage. La courbe des témoins présentait une variation plus importante qu'à la période précédente à la suite de la sécheresse intervenue entre l'été 1988 et l'été 1990. Les arbres des placeaux désherbés ayant moins souffert de la sécheresse que les témoins non désherbés ; après 1992, les écarts entre les courbes ont diminué rapidement et s'annulèrent vers 1995-96, soit 8 ans après le traitement.

Brièvement, plusieurs hypothèses peuvent expliquer la dynamique de croissance liée à l'effet du phosphore. Dans la jeunesse des pins, jusqu'à environ 20 ans, les prélèvements de minéraux dans le sol sont importants afin de couvrir les besoins lors du développement de la biomasse foliaire. Si le phosphore est abondant à cette période, le houppier est mieux développé et la capacité photosynthétique plus grande. Il est également possible que la croissance par unité de masse foliaire soit améliorée. L'arrêt de l'effet du phosphore est plus complexe à interpréter car les apports d'engrais d'origine n'étaient pas épuisés après 20 ans et les nouveaux apports à 23 ans à Mimizan n'ont pas modifié la

croissance. En revanche, le nouvel apport en 1974 à Berganton a accru la croissance peut-être car il a été réalisé avant la fermeture du couvert se produisant vers 20-22 ans. Sur les deux dispositifs, l'effet positif du phosphore a commencé à décroître vers 17 ans et s'est annulé vers 22 ans lors d'un événement climatique sévère : la sécheresse de 1975-1976 pour Mimizan et le gel intense de février 1985 pour Berganton. Il semble donc que le climat apporterait le "coup de grâce" plutôt qu'il soit responsable de l'arrêt de l'effet de la fertilisation. Les hypothèses explicatives font également appel à l'équilibre entre les prélèvements dans le sol et les translocations internes, les déséquilibres entre éléments minéraux ou l'interaction entre alimentation minérale et hydrique. La compréhension de la dynamique n'est pas encore parfaite notamment car la croissance de pins de plus de 20 ans a été augmentée par la fertilisation P dans certains autres dispositifs (ex : Bonneau *et al.*, 1973). Il semble néanmoins que l'effet positif d'une fertilisation tardive soit de plus courte durée (environ 8 ans à Ychoux (Timbal *et al.*, 1999)) que celui d'une fertilisation initiale. Sans exclure d'autres processus, l'hypothèse liée à la fermeture du couvert, qui induit une plus forte compétition pour la lumière, est compatible avec un tel effet. En effet, un dispositif expérimental situé également en lande humide à mésophile situé à l'INRA Pierroton (Saint-Alban, Gironde) a été fertilisé à 25 ans avec 120 unités/ha de P_2O_5 et étudié du point de vue dendrométrique en 2000, soit 26 ans plus tard (Cucchi et Bert, 2003). Il a notamment permis de montrer que la fertilisation P a augmenté significativement la dimension horizontale des houppiers, et ceci d'autant plus que la densité du peuplement était faible (fig. 7D). Ceci serait cohérent avec un effet plus ou moins prononcé de la fertilisation selon le degré de fermeture du couvert en fonction de la densité, de l'âge et de la vitesse de réaction qui dépendrait du climat et de l'alimentation hydrique édaphique.

Le croisement final des courbes parfois observé (fig. 7A et 7B) laisse penser que les pins fertilisés finissent par avoir une croissance un peu plus faible que les autres. L'étude de Lemoine (1993) a toutefois montré que cette observation ne s'applique pas aux pins fertilisés dominants, qui sont justement ceux qui sont favorisés par la sylviculture. Les pins fertilisés dominés subiraient davantage les aléas climatiques que leurs homologues non fertilisés. Or, les pins non dominants constituent la plus grande partie de l'effectif utilisé pour calculer les courbes moyennes (fig. 7A et 7B), et sont donc responsables de ce léger croisement des courbes.

L'influence de la compétition sur la croissance radiale annuelle a été étudiée par la comparaison de différents scénarios d'éclaircies au sein d'un même dispositif (Timbal, 2002). Pour établir les itinéraires techniques de la culture du Pin maritime dans les Landes de Gascogne, une expérimentation entreprise en 1966 a consisté à suivre la croissance sur des placettes soumises à des intensités variables d'éclaircies (Lemoine et Sartolou, 1976). Le dispositif, de type agronomique, a été installé sur 7 ha en lande humide à mésophile. Les semis non fertilisés dataient de 1947 et l'expérimentation a fait l'objet de 4 éclaircies différentielles entre 1966 et 1979. Les intensités d'éclaircies ont été les suivantes : éclaircie faible conservant environ 80% de la surface terrière du témoin, éclaircie

moyenne conservant 70%, éclaircie forte (60%) et très forte (50%). En été 1998, environ 30 pins par placeau ont été carottés une fois à la base du tronc, soit 719 carottes. Après mesure, les largeurs de cerne ont été standardisées en indice de surface terrière et compensées sur les 10 années avant la première éclaircie pour remettre les 5 traitements au même niveau de départ (comme pour le dispositif Ychoux ci-dessus). Les dendrochronogrammes obtenus montrent que les pins des placeaux témoins, qui n'ont pas été éclaircis, ont présenté une croissance qui s'est affaiblie au cours du temps car la compétition n'a fait qu'augmenter (fig. 7E). Les pins des placeaux faiblement éclaircis ne se sont distingués significativement des témoins qu'après la dernière éclaircie ; ceci a prouvé que prélever 20 % de la surface terrière était insuffisant pour améliorer la croissance du peuplement. Les autres courbes se situent dans l'ordre d'intensité d'éclaircie significativement au-dessus de celle des témoins et les écarts ont augmenté jusqu'à 4 ans après la dernière éclaircie, soit en 1982. Ensuite, les écarts se sont maintenus et la croissance a fluctué en fonction des conditions climatiques. Ces résultats justifient la forte périodicité des éclaircies (4 à 5 ans) et intensité (environ 20% de la surface terrière avant éclaircie).

Génétique : effet de la provenance, sélection

La croissance radiale est fonction de conditions environnementales assez stables dans le temps comme la fertilité minérale du sol, ou plus variables comme le climat, la compétition, ou la réserve en eau du sol. Il existe aussi un contrôle génétique de la croissance se traduisant par l'existence de génotypes associés à une croissance plus rapide. Ces génotypes offrent la possibilité de sélection au sein d'une provenance de l'aire géographique ou entre des provenances différentes. Pour de jeunes plants élevés en serre, l'expression de ce contrôle génétique de la croissance est corrélée avec l'efficacité d'utilisation de l'eau. Les provenances les plus performantes en croissance sont associées à une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau (N'Guyen-Queyrens *et al.*, 1998). Il est rare de pouvoir comparer la croissance de peuplements adultes car les essais de provenance ou de famille sont généralement agencés en parcelles unitaires de 4 à 6 individus. À cet égard, le dispositif de comparaison de provenances de Pin maritime des "Malgaches" à Mimizan (Landes, France) était unique. En effet, il était constitué de parcelles unitaires de 520 individus à la plantation (1952-55) ayant environ 40 ans au moment de l'étude dendrochronologique. Ces placeaux ont donc permis l'expression de la compétition inter individus au sein de la même entité génétique et ont pu être assimilés à des peuplements. Des éclaircies, d'intensité inégale selon les provenances sont intervenues afin de maintenir une densité homogène et convenable dans le dispositif. Ce site était situé à peu de distance du littoral, sur un sol sableux de dune et comportait les 10 provenances suivantes :

- France, Landes : sur dune à Mimizan, sur dune à Bias à côté de Mimizan, forêt littorale de La Tremblade (forêt de La Coubre, Charente Maritime)
- France, Méditerranée : massif des Maures (forêt des Mayons, Var), massif de l'Estérel (forêt de Peguère et Moroal, Var), Corse (vallée de la Restonica)
- Maroc : Sefrou (forêt de Tamrabta)

- Espagne : Leon
- Portugal : plaine (Leiria), montagne (Tras-os-Montes, 1300 m)

Trois espèces de pins étaient également testées en plus de ces provenances de *Pinus pinaster* : *Pinus radiata*, *P. nigra ssp. Laricio var corsicana*, *P. caribaea* (= *P. elliottii*). La pluviosité annuelle moyenne était de 850 mm et la température moyenne annuelle de 13,7°C. Les séries de mesures de largeurs de cernes ont été interdatées, transformées en surface terrière et standardisées en indices de surface terrière. La comparaison des courbes relatives à chaque provenance montre des différences sensibles entre celles-ci et le classement a varié avec l'âge (la figure 7F ne représente que les plus significatives). Jusqu'à l'âge de 20 ans environ, la provenance marocaine de Sefrou présentait la croissance la plus forte, suivie de "Portugal montagne" ; la moins bonne étant la provenance espagnole du Leon. Au cours des années 1990, les provenances locales (Bias, Mimizan, La Tremblade) et la provenance portugaise de plaine (Leiria) ont vu leur croissance augmenter et dépasser celle du Maroc ; la provenance espagnole du Leon est restée en dernière position. Les provenances des Maures, de l'Estérel, et de Corse sont restées à un niveau moyen entre "Leon" et "Portugal montagne". Les courbes de croissance montrent plus ou moins nettement selon les provenances, des minimums de croissance correspondant à des années de sécheresse en 1970, 1976, 1984, 1991, 1996 et des maximums lors d'années humides en 1966, 1973, 1977, 1983 et 1994. Le gel intense de janvier 1985 n'a pas sévi fortement sur le littoral où les températures sont restées au-dessus de -14°C ; aussi la croissance n'a pas été réduite en 1985 et les provenances sensibles au froid n'ont pas été dégradées. Les courbes de croissance comparant les 4 espèces testées conservent un classement assez constant au cours du temps (fig. 8A). Toutefois, le Pin de Monterey (*P. radiata*), qui avait nettement dominé les autres espèces jusqu'aux années 1990, ne montrait ensuite qu'un faible avantage sur le Pin maritime local et le Pin des Caraïbes (*P. caribaea*).

Ces résultats ont confirmé la meilleure adaptation des provenances locales au contexte landais. À la suite des observations effectuées sur ces anciens dispositifs, le programme français de sélection et d'amélioration du Pin maritime a été développé. L'interprétation des niveaux de croissance montrés ici est à placer dans une perspective plus large d'un ensemble de tests de provenances réalisés ailleurs en France et en Espagne. Par exemple, la provenance marocaine a montré une bonne croissance à Mimizan, mais son utilisation n'a pas été développée en France car elle a montré une mauvaise croissance dans d'autres essais, et elle pousse très lentement en hauteur (Alia *et al.*, 1995 ; Harfouche et Kremer, 2000). Le Pin de Monterey présente une bonne croissance radiale, mais il est sensible au gel, comme *P. caribaea*, et au champignon parasite des aiguilles *Scirrhia acicola*. Il peut toutefois avoir son intérêt en zone littorale peu sujette aux gels intenses.

La meilleure adaptation des provenances landaises au contexte landais a également été démontrée lors d'études de phénomènes de dépérissement sur le littoral français entre l'embouchure de la Gironde et l'île de Noirmoutier (Laumaille, 1990 ; Guyon, 1991). Les provenances ibériques ont montré une moins bonne résistance à la salinité du milieu (Na⁺) que les provenances landaises, ce qui s'est traduit par une croissance radiale plus faible lors des

années de stress climatique.

La croissance radiale a été analysée comparativement à la croissance en hauteur pour l'héritabilité génétique (Costa et Durel, 1996). Les résultats ont montré que les accroissements en diamètre ont une héritabilité plus stable au cours du temps que les accroissements annuels en hauteur. Aussi, la croissance en diamètre est à présent incluse dans les indices de sélection.

Pour les pays autres que la France dans l'aire de répartition du Pin maritime, les études n'ont pas encore fait appel au suivi par les méthodes dendrochronologiques, mais de nombreux essais de provenances ont été pratiqués.

Évolution à long terme

Les études dendrochronologiques réalisées sur diverses espèces des forêts françaises ont montré que la croissance radiale a généralement augmenté au cours du 20^e siècle (Becker *et al.*, 1994 ; Badeau *et al.*, 1996). Cette tendance à long terme a débuté vers 1850 et se poursuit plus ou moins intensément selon le massif. En bref, les causes possibles seraient : des changements climatiques, une "fertilisation" par le CO₂, une fertilisation azotée par dépôts atmosphériques, et des changements de sylviculture. Pour le Pin maritime des forêts landaises gérées intensivement, il est difficile de montrer un tel phénomène car la récolte des pins matures se produit très tôt, vers 50 ans. Par ailleurs, d'autres approches, telles que celles des inventaires forestiers, ont démontré une très forte tendance croissante de la productivité depuis quelques décennies à l'évidence liée aux changements de sylviculture, notamment la fertilisation phosphatée (Loustau *et al.*, 1997). Toutefois, il n'est pas impossible que ces effets directs de la sylviculture soient concomitants avec des changements progressifs et plus anciens. Jusqu'à présent, la seule étude ayant permis une telle investigation en France a concerné un massif littoral atlantique au nord des Landes : la forêt des Pays de Monts (France, Vendée) (Laumaille, 1990). L'échantillonnage comportait 400 pins d'âges variés entre 5 et 115 ans. Ceci a permis de standardiser les largeurs de cerne pour tenir compte de l'effet de l'âge du cerne, puis de calculer une courbe de référence moyenne d'indice de croissance en fonction de la date (fig. 8B). En faisant abstraction des variations interannuelles, une tendance à long terme croissante se distingue clairement entre 1895 et 1954. Par la suite, la croissance a été durablement réduite jusque vers 1970, puis elle a retrouvé le niveau maximum de cette série chronologique. L'allure générale de cette courbe est très semblable à celles d'autres études portant sur les deux derniers siècles et synthétisées par Badeau *et al.* (1996). Elle a révélé une évolution lente d'un ou plusieurs facteurs favorables à la croissance moyenne des pins.

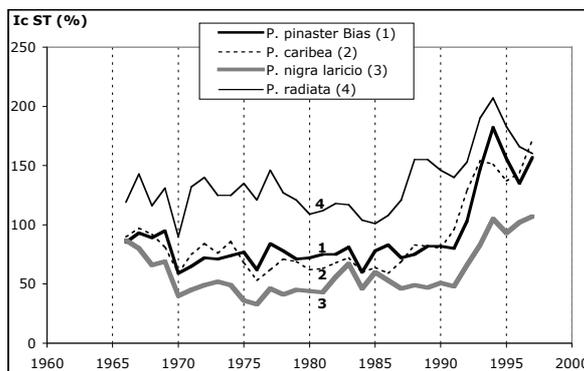
Pour le Maroc, le même type d'approche dendrochronologique a été appliqué sur 486 pins de 81 peuplements représentatifs des quelques milliers d'ha qui constituent l'aire de répartition du Pin maritime dans le Rif, Moyen et Haut Atlas (Nefaoui, 1996). La gamme d'âge était de 14 à 215 ans. Les données ont été standardisées avec la courbe moyenne d'évolution de la surface de cerne en fonction de l'âge cambial (fig. 8C). Les résultats ont montré une augmentation de

la croissance radiale de plus de 50 % entre 1910 et 1993, si on considère que l'évolution moyenne a été linéaire (fig. 8D). Dans le contexte du Maroc, la recherche de la causalité de cette croissance plus forte permettait d'écarter les effets de la pollution atmosphérique par enrichissement des sols en azote, ainsi que les effets de l'évolution de la sylviculture puisqu'elle faisait généralement défaut pour ces peuplements. L'enrichissement atmosphérique en CO₂ semble donc responsable de cette tendance en modifiant le potentiel photosynthétique soit par ses effets directs, soit par ses effets indirects en modifiant la pluviométrie et les températures.

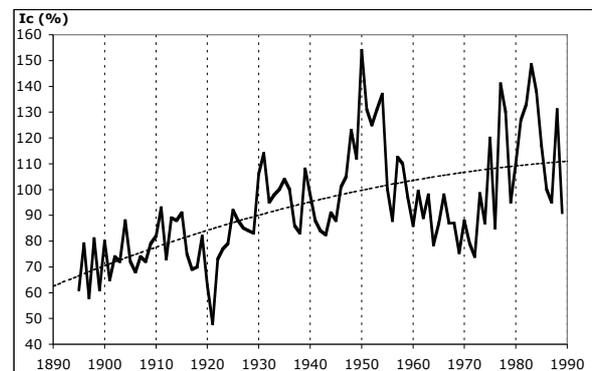
En Espagne, les études préliminaires employant des méthodes différentes de celles de la dendrochronologie ont montré une augmentation de la productivité d'espèces forestières au cours du 20^e siècle (Montero *et al.*, 1996). Pour le Pin maritime, la modélisation a permis de prévoir une croissance plus importante sous l'influence des changements climatiques au cours du 21^e siècle (Sabaté *et al.*, 2002).

Au Portugal, les données disponibles n'ont pas encore permis d'étudier solidement d'éventuelles tendances de la croissance radiale depuis plusieurs décennies. Les premières indications ont montré une tendance décroissante depuis les années 1970, mais les données n'avaient pas été récoltées dans ce but et l'effectif était faible (Tomé *et al.*, 1996).

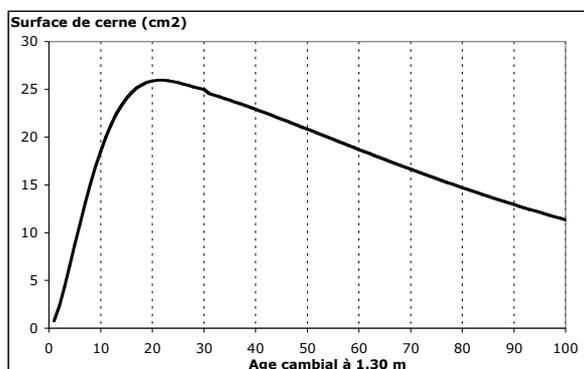
Figure 8. Croissance radiale au cours du temps pour différentes études.



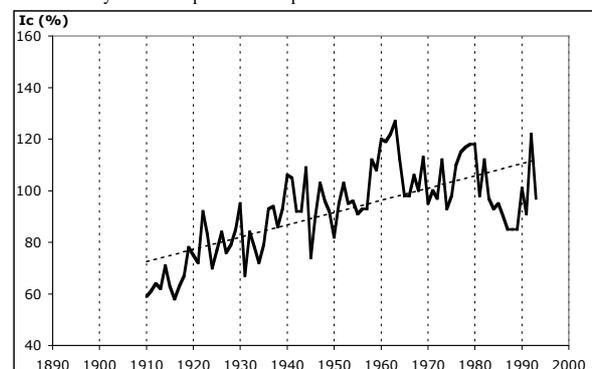
A. Mimizan Malgaches (Lacroix., 2000). Croissance à 1.30 m de 4 espèces de pins du même dispositif expérimental.



B. Pays de Monts, Vendée (Laumaille, 1990). Indice de croissance moyen en fonction de la date pour des peuplements du littoral atlantique vendéen. La tendance moyenne est représentée en pointillés.



C. Maroc (Nefaoui, 1996). Surface de cerne (ST) moyenne en fonction de la date. Entre 1 et 32 ans : $ST = \text{EXP}(-0.178 + 1.74 * \text{LN}(\text{Age}) - 9.12 * 10^{-2} * \text{Age} + 2.63 * 10^{-7} * \text{Age}^2)$; entre 33 et 100 ans : $ST = \text{EXP}(2.635 - 1.651 * 10^{-2} * \text{Age} + 0.314 * \text{LN}(\text{Age}))$



D. Maroc (Nefaoui, 1996). Indice de croissance moyen en fonction de la date. La tendance moyenne est représentée en pointillés.

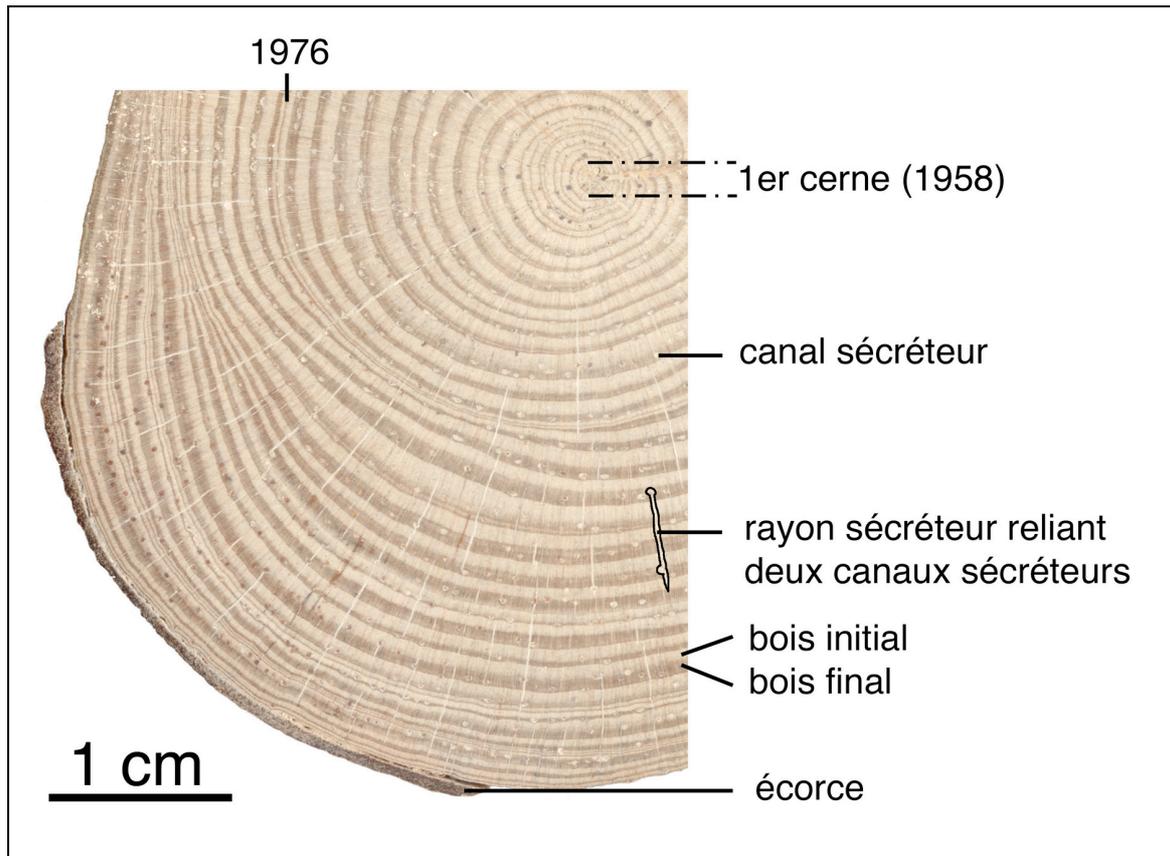
Croissance radiale des racines

L'analyse rétrospective des systèmes racinaires par dendrochronologie constitue une approche intéressante pour comprendre leur développement dans le temps et dans l'espace. Cette démarche est similaire à celle de "l'analyse de tige" qui se pratique en comptant le nombre de cernes en différents points répartis au long d'un tronc. Toutefois, chaque espèce doit être étudiée car leur capacité à former des cernes annuels visibles est variable (Reynolds, 1983). Ce type d'information sur le développement permet d'estimer le volume de sol exploré par les racines et sa localisation permettant ainsi le calcul d'un bilan hydrique, d'estimer la biomasse annuelle et la quantité de carbone fixée dans ce compartiment, ainsi que les caractéristiques mécaniques de résistance de l'ancrage année par année...

Les quelques études publiées sur d'autres espèces que le Pin maritime ont montré que les cernes de racines sont souvent plus difficiles à identifier que ceux du tronc, mais que cela est possible dans beaucoup de cas comme celui de *Pinus sylvestris* (Krause et Eckstein, 1993). Les variations interannuelles de largeur de cerne sont très similaires à celles du tronc du même individu, avec parfois quelques modifications liées à la réduction rapide de diamètre de certaines sections de racines. Les relations entre les largeurs de cerne et le climat sont moins étroites que dans le cas du tronc. Les cernes de racines semblent donc plus intéressants pour l'étude de l'allocation de la biomasse au sein de l'ensemble de l'architecture de l'arbre que pour reconstruire le climat passé (Krause et Eckstein, 1993 ; Krause et Morin, 1999 ; Richardson, 2000).

Les observations préliminaires sur les cernes de Pin maritime semblent en bon accord avec les résultats précédents : cernes généralement identifiables, bonne relation entre les cernes de tronc et de racines, variations des cernes en rapport avec le climat, très nombreux cernes incomplets sur la circonférence (fig. 9, Bert, Lagane et Danjon, non publié).

Figure 9. Partie d'une section transversale de rondelle de pin comportant 42 cernes (1958-1999). L'excentrement de la croissance a augmenté après 1976. Cette dernière année avait été marquée par une tempête de vent le 2 décembre, qui a provoqué plus de 2 millions m³ de chablis dans le département des Landes en France (Doll, 1988). Les canaux sécréteurs de résine forment des taches blanches visibles dans le bois final. Les rayons sécréteurs forment des traits blancs sur la photo (cliché D.Bert, INRA Pierroton). L'un d'eux a été surligné en noir.

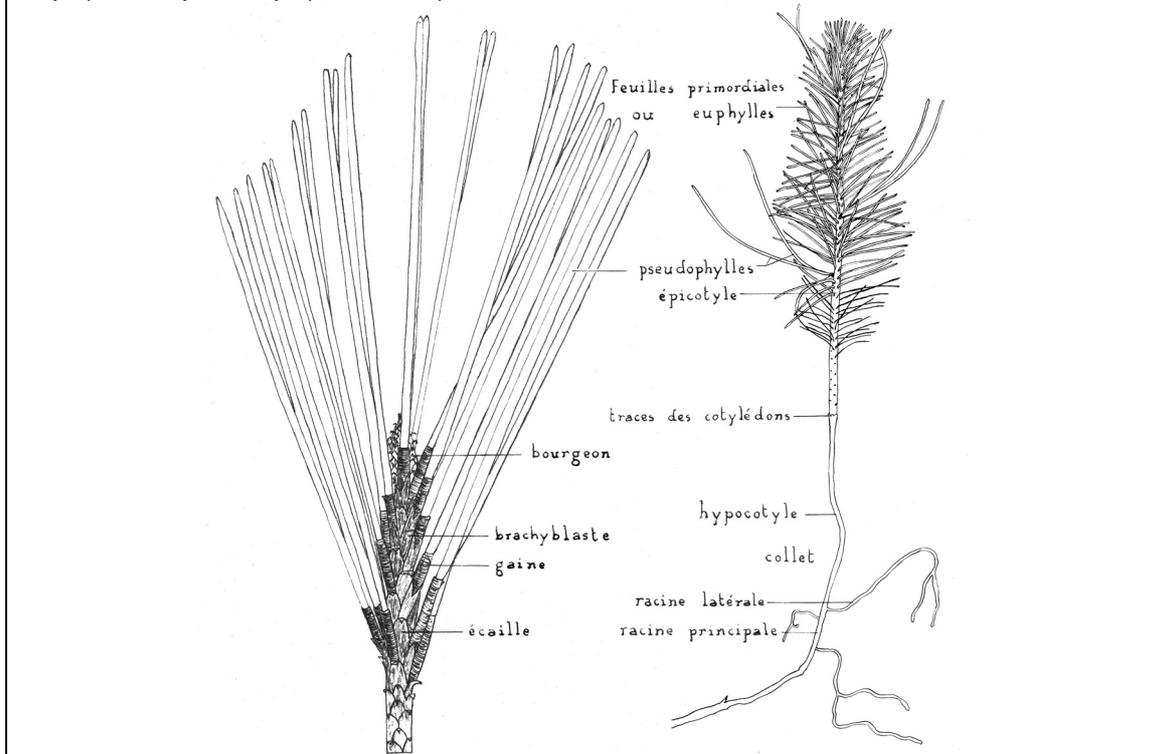


Croissance des aiguilles

Anatomie des aiguilles

Les premiers végétaux assuraient leur photosynthèse à l'aide de microphylls ou écailles foliaires. Il y a 380 millions d'années, les Ptéridophytes présentèrent les premières mégaphylles ou vraies feuilles. Elles furent ensuite rencontrées chez les Gymnospermes apparus vers -280 millions d'années (Ducieux, 2002). Chez le Gymnosperme Pin maritime, les feuilles de la première année sont nommées "euphylls" et sont insérées directement sur la tige. Après la première année de végétation, des rameaux courts nommés "brachyblastes" apparaissent à l'aisselle des euphylls. Ces brachyblastes se prolongent par deux aiguilles fasciculées nommées "pseudophylls", de taille nettement plus grande que les euphylls et de forme arrondie sur une face et plane sur l'autre (fig. 10 et 11).

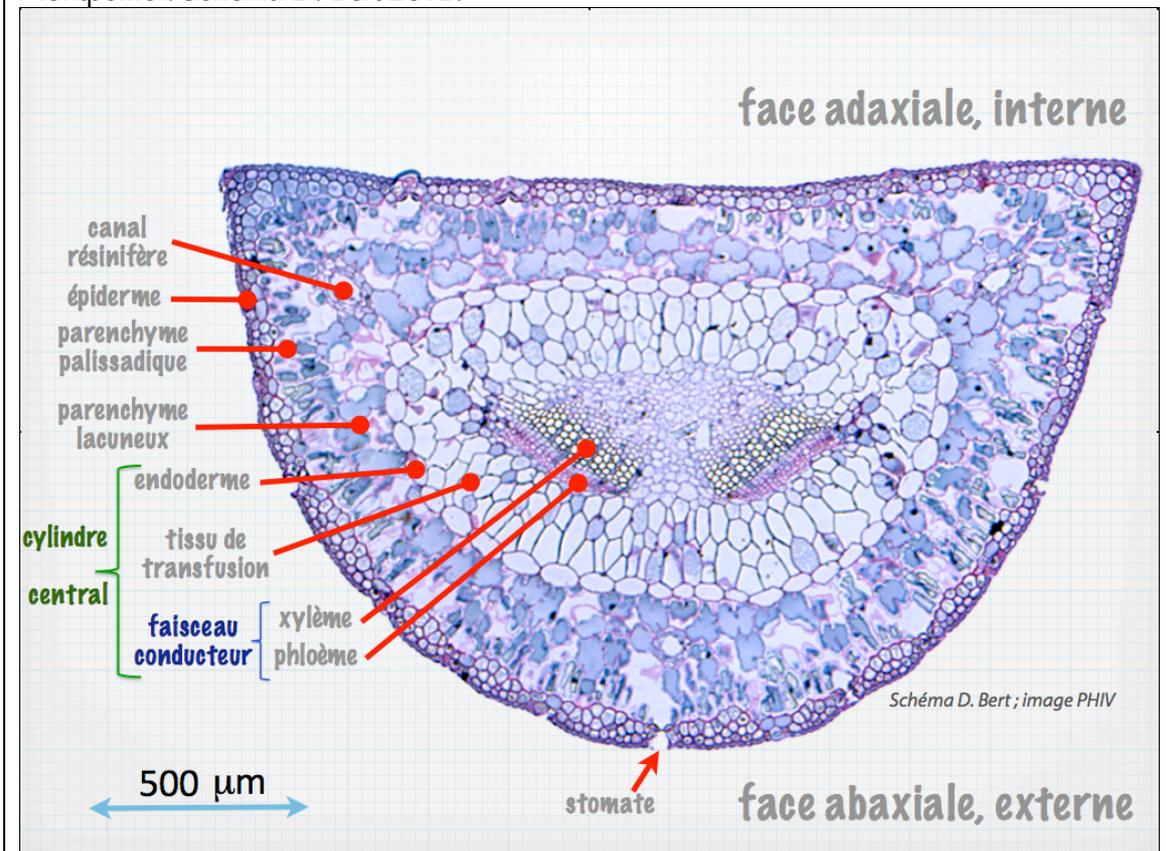
Figure 10. Détail d'un rameau (mésauxiblaste) montrant les aiguilles de 1961 (pseudophylles) et plantule (à droite) de 18 mois avec les deux types de feuilles : euphyllés et pseudophylles (Pauly, 1962).



Les aiguilles sont formées à partir de la partie centrale du brachyblaste. Depuis sa base vers son extrémité, le faisceau libéro-ligneux se scinde en deux îlots et la partie centrale du brachyblaste se différencie de la partie externe. Cette partie centrale comprend les deux faisceaux libéro-ligneux et quelques assises de parenchyme cortical. Une membrane séparatrice apparaît entre les deux faisceaux libéro-ligneux puis elle s'étend et sépare la partie centrale de la partie externe. Les aiguilles ont leur base entourée dans une gaine provenant de cette partie périphérique du brachyblaste constituée de l'épiderme, de suber et de phelloderme (Pauly, 1962). Les écailles renferment un faisceau cribro-vasculaire ainsi que deux canaux sécréteurs tous issus de ceux du brachyblaste.

Dès la germination, le système circulatoire de la sève brute et de la sève élaborée se forme dans le liber primaire et le xylème primaire de la plantule. En même temps, des canaux sécréteurs de résine se forment dans la racine, la tige et les ébauches de feuilles. Ces structures se retrouvent dans les aiguilles adultes et montrent une répartition qui dépend de la position dans l'aiguille (fig. 12). Une aiguille comporte un épiderme percé de stomates, sauf vers la base de l'aiguille, suivi de 3 ou 4 assises de cellules sous-épidermiques. En dessous, le parenchyme chlorophyllien est formé de cellules arrondies et loge des canaux sécréteurs de résine en nombre variable, et toujours un gros canal sécréteur à chaque angle de l'aiguille. Au cœur, l'endoderme entoure le tissu de transfusion, deux faisceaux libéro-ligneux et parfois un canal sécréteur.

Figure 11. Coupe transversale d'aiguille de Pin maritime de 3 ans. Coloration Schiff-Naphtol Blue Black. Image Plateforme d'Histologie et d'Imagerie Végétale, CIRAD, Montpellier. Schéma D. Bert 2012.



Dans le détail, l'anatomie des aiguilles peut varier selon les provenances. Les pins maritimes portugais comportent des canaux sécréteurs à la base des aiguilles en plus des deux canaux des angles alors que les pins landais n'en comportent pas (fig. 12 ; Pauly, 1962). Les pins maritimes du Maroc ne comportent que les deux canaux sécréteurs d'angle de la base jusqu'au sommet des aiguilles, alors que les pins portugais et landais comportent d'autres canaux sécréteurs au-dessus de la base (Pauly, 1962). La généralité de ces observations reste à évaluer car Destremau *et al.* (1976b) ont donné des indications un peu différentes : le nombre de canaux résinifères au milieu de l'aiguille serait généralement égal à 2 pour la race atlantique française (parfois plus selon l'individu) et varierait de 5 à 17 pour la race méditerranéenne. Pour le Maroc, ces derniers auteurs ont indiqué l'existence de 10 à 20 canaux dans la gaine d'aiguilles de *Pinus pinaster* var. *maghrebiana* et seulement 2 principaux chez *P.p.* var. *renoui*. Le dénombrement des canaux dans la gaine et au milieu des aiguilles a été pratiqué sur 20 peuplements marocains et a montré une grande variété dans leur effectif et répartition. La figure 13 en donne quatre exemples.

Figure 12. Structure interne d'un rameau court et d'une seule des deux pseudophylles de la paire normalement portée par cet auxiblaste de pin maritime landais (d'après Pauly, 1962). L'échelle de longueur n'est pas respectée pour cette aiguille.

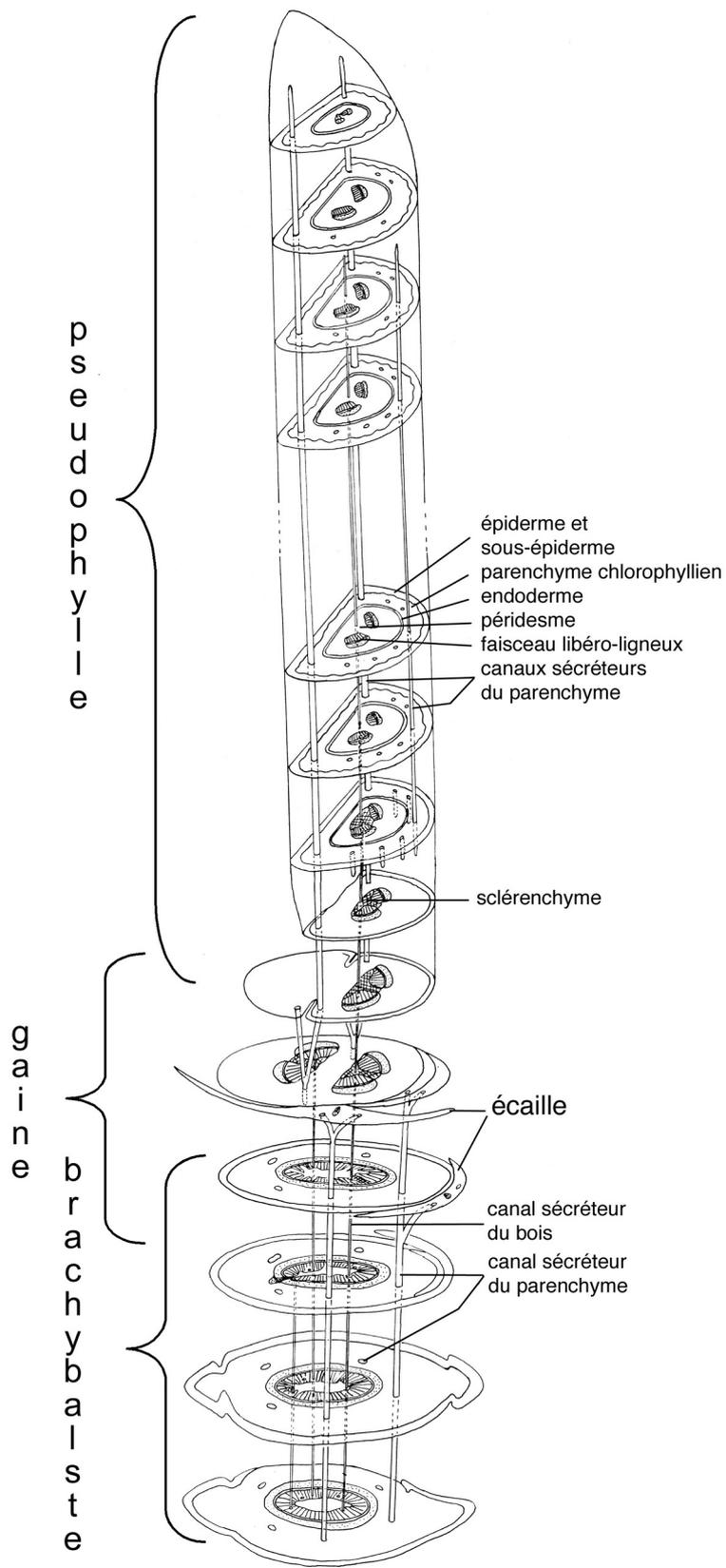
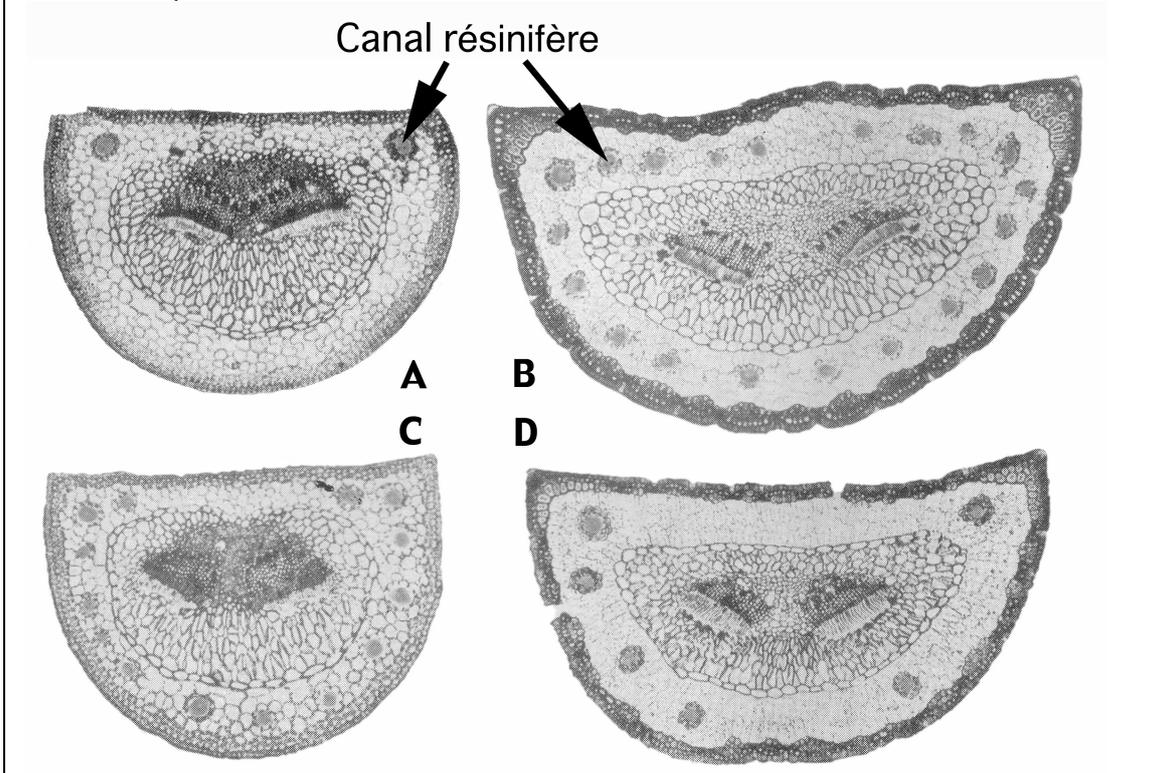


Figure 13. Coupes transversales au niveau de la gaine d'une aiguille de 4 peuplements de différentes provenances au Maroc. A. Sidi meskour avec 2 canaux résinifères. B. Punta Cires avec 20 canaux. C. Jenane en Nich, Targa avec 14 canaux. D. Tamjout avec 6 canaux. D'après Destremau et al., 1976a.



Phénologie du développement des aiguilles

Les primordiums des couples d'aiguilles sont formés par l'anneau initial à l'extrémité des brachyblastes embryonnaires sur les pousses de l'année. Les ébauches des aiguilles sont mises en place en été de l'année précédente, y compris celles de la seconde pousse qui peut éventuellement se différencier dans le bourgeon (Maugé, 1987). Les aiguilles se développent à la base de la pousse terminale puis progressivement vers le sommet à la fin du mois d'avril ou de mai selon les conditions écologiques (Demounem, 1979) et l'année (Lebourgeois et Godfroy, 2005). Cette croissance coïncide généralement avec la pollinisation et se situe le plus souvent vers les 20-25 avril, soit environ un mois et demi après le début de l'allongement de la pousse, au moment où ses accroissements sont maximaux. Les aiguilles s'allongent le plus en juin, juillet et août, soit d'environ 1.2 à 2 mm par jour selon les stations (Demounem, 1979 ; Bosc, 1999). L'allongement peut se poursuivre éventuellement de façon modérée en septembre et octobre. Dans les stations sèches, la croissance des aiguilles est précoce mais les allongements sont modérés durant la période estivale et ils cessent plus tôt que dans les stations humides ou mésophiles. La longueur finale des aiguilles est donc dépendante du milieu : environ 11 cm en station sèche, au lieu de 12 à 15 cm en station humide et 18 à 20 cm en station mésophile (Demounem, 1979).

Références

- Alia R., Gil L., Pardos A., 1995.** Performance of 43 *P. pinaster* Ait. provenances on 5 locations in Central Spain. *Silvae Genetica* 44, 2-3, 75-81.
- Aloui A., Serre-Bachet F., 1987.** Analyse dendroclimatologique comparée de six populations de chêne zéen et d'une population de Pin maritime de nord-ouest de la Tunisie. *Ecologia Mediterranea* 13, 3, 55-73.
- Badeau V., Becker M., Bert D., Dupouey J.-L., Lebourgeois F., Picard J.F., 1996.** Long-term growth trends of trees : ten years of dendrochronological studies in France. In « Growth trends in European forests ». Spiecker H., Mielikänen K., Köhl M. and Skovsgaard J.P. Eds. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. European Forest Institute Research Report 5, 167-181.
- Becker M., 1987.** Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Etude écologique et dendrochronologique. *Annales des Sciences Forestières* 44, 4, 379-402.
- Becker M., Bert G.D., Bouchon J., Picard J.F., Ulrich E., 1994.** Tendances à long terme observées dans la croissance de divers feuillus et résineux du nord-est de la France depuis le milieu du 19^{ème} siècle. *Revue Forestière Française* 46, 4, 335-341.
- Becker M., Bouchon J., Keller R., 1988.** La dendrochronologie et la xylochronologie : des outils d'analyse rétrospective du comportement des arbres. *Revue Forestière Française* n° sp. 50, 53-61.
- Becker M., Lévy G., 1983.** Le dépérissement du chêne. Les causes écologiques. Exemple de la forêt de Tronçais et premières conclusions. *Revue Forestière Française* 35, 5, 341-356.
- Bert D., 1992.** Influence du climat, des facteurs stationnels et de la pollution sur la croissance et l'état sanitaire du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) dans le massif du Jura : étude phytoécologique et dendrochronologique. Thèse Université de Nancy I, 200 p.
- Bert D., Danjon F., 2006.** Carbon concentration variations in roots, stem and crown of mature *Pinus pinaster* (Ait.). *Forest Ecology and Management* 222, 279-295.
- Bonneau M., 1995.** Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. Théorie, base du diagnostic, conseils pratiques, réalisations expérimentales. ENGREF Nancy (Ed), 367 p.
- Bonneau M., Gelpe J., Illy G., 1973.** Résultats d'essais de fertilisation de peuplements adultes de Pin maritime. *Revue Forestière Française* 25, 6, 539-543.
- Bosc A., 1999.** Etude expérimentale du fonctionnement hydrique et carboné des organes aériens du Pin maritime (*Pinus pinaster*) : intégration dans un modèle structure-fonction appliqué à l'analyse de l'autonomie carbonée des branches de la couronne d'un arbre adulte. Thèse Univ. Bordeaux 2, 225 p.
- Bouriaud O., Leban J.-M., Bert D., Deleuze C., 2005.** Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree Physiology* 25, 6, 651-660.
- Broquedis M., Demounem R., David R., 1976.** L'évolution saisonnière de la croissance des organes végétatifs du Pin maritime et de leur teneur en auxine, dans les trois principaux sites écologiques de la forêt landaise. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 283 D, 10, 1189-1192.
- Chantre G., da Silva Perez D., 2002.** Variabilité naturelle des fibres du maritime et conséquences industrielles. Colloque « Pin maritime : De la fibre aux matériaux » .

- Bordeaux, 19 mars 2002. Ed. ARBORA. 36-61.
- Cook E.R., 1987.** The decomposition of tree-ring series for environmental studies. Tree-Ring Bulletin 47, 37-59.
- Cook E.R., Kairiukstis L.A., 1990.** Methods of dendrochronology. Applications in the environmental sciences. Cook E.R. and Kairiukstis L.A., eds., Kluwer Acad. Publ. Dordrecht, Boston, London, 394 p.
- Costa P., Durel C.E., 1996.** Time trends in genetic control over height and diameter in maritime pine. Canadian Journal of Forest Research 26, 1209-1217.
- Cucchi V., Bert D., 2003.** Wind-firmness in *Pinus pinaster* Ait. stands in Southwest France. Influence of stand density, fertilisation and breeding in two experimental stands damaged during the 1999 storm. Annals of Forest Science 60, 209-226.
- David R., 1974.** La fixation des dunes de la région d'Aquitaine : rôle du pin maritime, influence de l'eau sur la croissance du pin. International Journal of Biometeorology 18, 2, 128-132.
- Demoune R., 1979.** Essai de définition et de caractérisation de niveaux écophysologiques dans le Massif forestier des Landes de Gascogne. Thèse Univ. Bordeaux I, 441 p.
- Demoune R., Dayani A., David R., 1970.** Influence exercée par les facteurs climatiques et édaphiques sur l'activité du cambium et la différenciation des éléments du bois, chez le Pin maritime des Landes de Gascogne. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris 271, D, 314-319.
- Demoune R., Pourbeik H., Pourbeik-Tamaddoni T., David R., 1971.** Relations entre la circulation des composés azotés et le rythme cambial chez le Pin maritime (*Pinus pinaster* Sol.). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris 273 D, 19, 1694-1698.
- Destremau D.X., Duvall R.L., Trech T., Vander Wyst G., 1976a.** Cinq années de mesures hebdomadaires d'accroissement en circonférence. Annales de la Recherche Forestière au Maroc 16, 2-43.
- Destremau D.X., Jolly H., Tahri T., 1976b.** Contribution à la connaissance des provenances de *Pinus pinaster*. Annales de la Recherche Forestière au Maroc 16, 101-153.
- Doll D., 1988.** Les cataclysmes météorologiques en forêt. Thèse Univ. Lyon II, 646 p.
- Ducreux G., 2002.** Introduction à la botanique. Belin Ed., 256 p.
- Dupouey J.-L., Denis J.-B., Becker M. 1992.** A new method of standardization for examining long term trends in tree-ring chronologies. Lundqua Report 34 (O. Eggertsson (ed), "Tree Rings and Environment", Int. Dendrochronological Symp., Ystad, Sweden, 1990/09/03-09), Lund University, Sweden, 85-88.
- Fernández A., Pérez A., Creus J., Génova M., 1991.** Algunos aspectos de la dendroecología de *Pinus pinea* L. Studia Oecologica VIII, 203-218.
- Fritts H.C., 1976.** Tree rings and climate. Academic Press, New York, 567 p.
- Graybill D.A., 1982.** Chronology development and analysis In "Climate from tree rings". M.K. Hughes, P.M. Kelly, J.R. Pilcher, and V.C. LaMarche, Jr., eds., Cambridge University Press, United Kingdom, 21-28.
- Guinaudeau J., Illy G., Maugé J.P., Dumas F., 1963.** Essai de fertilisation minérale sur pin maritime à Mimizan (Landes). Résultats après la 6ème année. Annales de l'Ecole Nationale des Eaux et Forêts. Nancy, 20, 1, 3-71.
- Guiot J., 1986.** ARMA techniques for modelling tree-ring response to climate and for reconstructing variations of paleoclimates. Ecological Modelling 33, 149-171.
- Guiot J., Berger A., Munaut A.V., 1982.** Response functions. Climate from tree rings., Hughes et al. (eds). Cambridge University Press, 38-45.

- Guyon J.-P., 1991.** Dépérissement du pin maritime sur la côte vendéenne. Les causes écologiques. *Annales des Sciences Forestières* 48, 333-346.
- Harfouche A., Kremer A., 2000.** Provenance hybridization in a diallel mating scheme of maritime pine (*Pinus pinaster*). 1. Means and variance components. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 1-9.
- Howard E.T., 1971.** Bark structure of the southern pines. *Wood Science* 3, 134-148.
- Illy G., Castaing J.P., 1966.** Rythme saisonnier de croissance en diamètre et en hauteur chez le Pin maritime. *Mémoires de la Société de Botanique de France, Paris*, 114, 173-179.
- Kaennel M., Schweingruber F.H., 1995.** Multilingual Glossary of Dendrochronology. Terms and Definitions in English, German, French, Spanish, Italian, Portuguese, and Russian. Paul Haupt Publishers. Falkenplatz 14. CH-3001 BERNE. (Switzerland), 467 p.
- Knapic S., Pereira H., 2005.** Within-tree variation of heartwood and ring width in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Forest Ecology and Management* 210, 1-3, 81-89.
- Krause C., Eckstein D., 1993.** Dendrochronology of Roots. *Dendrochronologia* 11, 9-23.
- Krause C., Morin H., 1999.** Root growth and absent rings in mature Black Spruce and Balsam fir, Quebec, Canada. *Dendrochronologia* 16-17, 21-35.
- Lacroix B., 2000.** Comparaison de la croissance radiale de diverses provenances de *Pinus pinaster* et autres espèces du genre *Pinus*. Mémoire BTSA Gestion forestière du Lycée d'Enseignement Général et Technologique Agricole et Forestier de Bazas, 34 p.
- Laumaille C., 1990.** Dépérissement du Pin maritime en Vendée. Étude dendrochronologique. Mémoire IUT Statistiques. Vannes, ONF Le Mans, 20 p.
- Lebourgeois F., 1995.** Etude dendroécologique et écophysiological du Pin laricio de Corse (*Pinus nigra* Arnold ssp. *Laricio* Poiret var. *corsicana*) en région Pays de la Loire. Thèse de l'Université de Paris XI Orsay, 209 p.
- Lebourgeois F., 1996.** Années caractéristiques. Synthèse de 21 études dendroécologiques. 1983-1996. Doc. Interne INRA, Equipe Phytoécologie INRA-Nancy, 30 p.
- Lebourgeois F., Godfroy P., 2005.** Analyse de la variabilité spatiale et temporelle et du déterminisme climatique de la phénologie des peuplements du Réseau National de Suivi à Long Terme des Ecosystèmes Forestiers (RENECOFOR). ENGREF Nancy Ed., 44 p.
- Lemoine B., 1975.** Essai de synthèse biomathématique des aspects concurrentiels, écologiques, morphologiques et cycliques de la croissance du pin maritime dans les Landes de Gascogne. *Oecologia Plantarum*, 10, 2, 141-167.
- Lemoine B., 1979.** Pin maritime et sécheresses dans les Landes de Gascogne. Croissance en circonférences. *Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de France* 694-702.
- Lemoine B., Sartolou A., 1976.** Les éclaircies dans les peuplements de Pin maritime d'âge moyen. Résultats et interprétation d'une expérience. *Revue Forestière Française* 28, 6, 447-457.
- Lemoine P., 1993.** Etude dendroécologique du Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) sur le dispositif de fertilisation de Mimizan (Landes). DEA Biologie végétale et Forestière. Univ. Nancy I, 31p.
- Loustau D., Bert D., Trichet P., 1997.** La productivité forestière du massif landais et sa gestion durable. Colloque « De la gestion au développement durable ». Bordeaux 20-21 novembre 1997. Ed. ARBORA. 119-144.

- Loustau D., Domec J.C., Bosc A., 1998.** Interpreting the variations in xylem sap flux density within the trunk of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.): application of a model for calculating water flows at tree and stand levels. *Annales des Sciences Forestières* 55, 1-2, 29-46.
- Louzada J.L.P.C., 2003.** Genetic correlations between wood density components in *Pinus pinaster* Ait. *Annals of Forest Science* 60, 285–294.
- Martinez-Vilalta J., Piñol J., 2002.** Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 161, 1-3, 247-256.
- Maugé J.P., 1987.** Le pin maritime. Institut pour le Développement Forestier, 192 p.
- Montero G., Rojo A., Elena R., 1996.** Case studies of growing stock and height growth evolution in Spanish forests. In « Growth trends in European forests ». Spiecker H., Mielikänen K., Köhl M. and Skovsgaard J.P. Eds. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. European Forest Institute Research Report 5, 313-328.
- Nefaoui M., 1996.** Dendroécologie, productivité et dynamique de la croissance radiale du Pin maritime naturel au Maroc. Thèse Univ. Marseille, 300 p.
- N'Guyen-Queyrens A., Fehri A., Loustau D., Guehl J.-M., 1998.** Within ring $\delta^{13}\text{C}$ spatial variability and interannual variations in wood cellulose of two contrasting provenances of *Pinus pinaster*. *Canadian Journal of Forest Research* 28, 766-773.
- Nunes E., Quilho T., Pereira H., 1996.** Anatomy and chemical composition of *Pinus pinaster* bark. *IAWA Journal* 17, 2, 141-149.
- Pauly G., 1962.** Etude de l'appareil sécréteur chez le Pin maritime. Thèse de l'Université de Bordeaux, 120 p.
- Polge H., Illy G., 1967.** Observations sur l'anisotropie du Pin maritime des Landes. *Annales des Sciences Forestières* 24, 3, 205-231.
- Reynolds E.R.C., 1983.** The development of root systems analysed by growth rings. *Plant and Soil* 71, 167-170.
- Richardson A., 2000.** Coarse root elongation rate estimates for interior Douglas-fir. *Tree Physiology* 20, 12, 825-829.
- Richter K., 1988.** Dendrochronologische und Dendroklimatologische Untersuchungen an Kiefern (*Pinus* sp.) in Spanien. Diss. University of Hamburg, 296 p.
- Richter K., Eckstein D., 1990.** A proxy summer rainfall record for southeast Spain derived from living and historic pine trees. *Dendrochronologia* 8, 67-82.
- Richter K., Eckstein D., Holmes R.L., 1991.** The dendrochronological signal of pine tree (*Pinus* spp.) in Spain. *Tree-Ring Bulletin* 51, 1-13.
- Riou-Nivert P., 1996.** Les résineux. Tome 1 : connaissance et reconnaissance. IDF Lavoisier Paris, 256 p.
- Romberger J.A., Hejnowicz Z., Hill J.F., 2004.** Plant structure, function and development. A treatise on anatomy and vegetative development with special reference to woody plants. The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey, USA, 524 p.
- Sabaté S., Gracia C.A., Sanchez A., 2002.** Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *Forest Ecology and Management* 162, 1, 23-37.
- Saint André L., 1998.** Excentricité et forme des sections transversales de bois. Définitions, méthodologie, exemples sur l'épicéa commun (*Picea abies* Karst.). *Annales des Sciences Forestières* 55, 8, 899-909.
- Serre-Bachet F., 1982.** Analyse dendroclimatologique comparée de quatre espèces de pins et du chêne pubescent dans la région de Gaurdiolle près de Rians (Var, France). *Ecologia Mediterranea* 8, 3, 167-183.
- Stokes A., Marpeau A., Salin F., 1999.** Formation et structure du bois de Pin maritime.

Colloque « De la forêt cultivée à l'industrie de demain ». Bordeaux 2-3 décembre 1999, Ed. ARBORA. 41-59.

- Timbal J., 2002.** Analyse rétrospective de la croissance radiale et mise en relation avec le bilan hydrique dans un dispositif d'intensité d'éclaircie de pin maritime dans les Landes de Gascogne. *Annals of Forest Science* 59, 2, 205-217.
- Timbal J., Crémière L., Najar M., Becker M., 1999.** Réponse à la fertilisation phosphatée d'un peuplement adulte de pins maritimes des Landes de Gascogne. *Revue Forestière Française* 51, 6, 671-678.
- Timbal J., Lacroix B., Loustau D., 2001.** Croissance radiale de plusieurs provenances de pin maritime (*Pinus pinaster*) en relation avec le bilan hydrique et climatique. Actes Coll. Premières rencontres d'écophysiologie de l'arbre. Autrans, France. 16-19 janvier 2001. INRA Nancy Ed., 113-113.
- Tomé M., Ribeiro F., Pascoa F., Silva R., Tavares M., Palma A., Paulo M.J.C., 1996.** Growth trends in Portuguese forests: an exploratory analysis. In « Growth trends in European forests ». Spiecker H., Mielikänen K., Köhl M. and Skovsgaard J.P. Eds. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. European Forest Institute Research Report 5, 329-367.
- Van Bel A.J.E., 2003.** The phloem, a miracle of ingenuity. *Plant, Cell and Environment* 26, 125-149.
- Vauchel F., 1996.** Effet d'une fertilisation phosphatée sur pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) : l'essai de fertilisation de Berganton (33). Résultats à 32 ans : étude dendroécologique, bilan en P du sol et diagnostic foliaire. DEA Univ. Nancy I, 30 p.