

T H E S E

présentée

A LA FACULTE DES SCIENCES d'ORSAY

Université de Paris

Pour obtenir le titre de Docteur 3ème Cycle

SPECIALITE : ECOLOGIE VEGETALE

par Henri POUPON

Sujet de la Thèse : Sur la croissance de quelques espèces
de pin dans ses rapports avec le climat du Nord de la
Tunisie.

Soutenue le 1970 devant la Commission d'Examen

MM. LEMEE) Président
GUINCHET) Examineurs
NIGOND)

Je tiens à exprimer toute ma gratitude à Monsieur le Professeur LEMEE, mon Directeur scientifique à l'O. R. S. T. O. M., qui a bien voulu accueillir favorablement ce travail et présider le jury de thèse.

Je remercie également Monsieur le Professeur GUINCHET qui a accepté de juger mon travail et de faire partie du jury de thèse.

La réalisation de toute l'expérimentation a été menée à bien sous la direction de mon parrain de recherches, Monsieur A. SCHOENENBERGER, Maître de Recherches Principal à l'O. R. S. T. O. M. et expert de la F. A. O. Il a su créer autour de moi par sa gentillesse, un climat d'amitié. Il m'a prodigué maints conseils et a toujours voulu me faire partager sa grande connaissance de la TUNISIE. Qu'il trouve ici, l'assurance de mon affectueuse reconnaissance.

Monsieur J. NIGOND, Maître de Conférences à l'I. U. T. de Clermont-Ferrand, m'a continuellement apporté aide et soutien lors du dépouillement et de l'interprétation des résultats obtenus. L'intérêt qu'il a bien voulu manifester pour ce travail a été pour moi, un encouragement constant. Qu'il en soit profondément remercié.

Je remercie également Messieurs MARION et HAMZA, respectivement Directeur et Co-Directeur de l'Institut de Reboisement de Tunis, pour les bonnes conditions de travail qu'ils m'ont fournies tout au long de mon séjour en TUNISIE.

Monsieur STAM RAD a bien voulu m'accueillir dans les locaux de l'Institut National de la Recherche Agronomique de TUNISIE, je lui en suis reconnaissant. Que Monsieur S. EL AMANI, chef du laboratoire de bioclimatologie soit également remercié pour son aide amicale, ainsi que Messieurs BALDY, Chargé de Recherches à l'I. N. R. A., et MONTENY, chargé de Recherches à l'O. R. S. T. O. M. pour leurs conseils et leurs encouragements. Je ne saurais oublier ici tout le personnel du laboratoire de bioclimatologie de l'I. N. R. A. T. qui a toujours été aimable et dévoué.

Je remercie, enfin, tout spécialement, Mademoiselle FELE et ma femme qui, au moment de la réalisation de ce mémoire, m'ont apporté, sans compter leur aide précieuse et efficace.

TABLE DES MATIERES.

I - <u>INTRODUCTION ET BIBLIOGRAPHIE</u>	5
<u>ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE</u>	6
1) croissance en hauteur.....	6
2) Croissance en épaisseur	7
3) Durée de la période de croissance	8
4) Variations de la croissance dans le temps et dans l'espace....	9
5) Croissance des aiguilles	10
6) Déterminisme physique de la croissance	10
7) Conclusion	13
II - <u>MATERIEL, DESCRIPTION DE LA STATION, METHODES DE</u>	
<u>MESURE</u>	16
1) MATERIEL VEGETAL	16
2) DESCRIPTION DU MILIEU	18
A - La végétation	20
B - Les sols	21
C - Le climat	22
3) METHODES EXPERIMENTALES ET TECHNIQUES DE MESURES..	26
A - Mesures de croissance en hauteur	28
B - Mesures de croissance en épaisseur	29
III - <u>CROISSANCE EN HAUTEUR</u>	31
1) COURBES MOYENNES DE CROISSANCE CUMULEE EN	
HAUTEUR	31
1-1 - <u>Pinus pinea L.</u>	
1-2- Autres pins.	
2) ETUDE DE LA DISPERSION	39
2-1- <u>Pinus pinea L.</u>	
2-2- <u>Pinus halepensis Mill.</u>	
2-3- <u>Pinus pinaster Sol.</u>	
2-4- <u>Pinus radiata D. Don.</u>	

3) ELONGATION AU COURS DE DEUX ANNEES SUCCESSIVES ..	42
4) INFLUENCE DE LA LONGUEUR DU BOURGEON INITIAL SUR L' ELONGATION ANNUELLE.....	44
4-1- <u>P. pinea.</u>	
4-2- <u>P. halepensis.</u>	
4-3- <u>P. radiata.</u>	
4-4- <u>P. pinaster.</u>	
5) INFLUENCE DE LA HAUTEUR DE LA POUSSE ANNUELLE SUR LA LONGUEUR DU BOURGEON INITIAL INSTALLE L' AUTOMNE SUIVANT	47
5-1- <u>P. pinea</u>	
5-2- <u>P. halepensis et P. radiata.</u>	
5-3- <u>P. pinaster.</u>	
6) PERIODE DE CROISSANCE	50
6-1- Durée	
6-2- Influence de la durée de la période de croissance sur la longueur de la pousse annuelle.	
7) DEMARRAGE DE LA CROISSANCE	54
7-1- Date de départ	
7-2 - Influence de la date de départ sur la longueur finale de la pousse annuelle.	
8) ARRET DE LA CROISSANCE	57
8-1- Date moyenne d'arrêt	
8-2- Influence du milieu édaphique	
8-3- Relation entre la date de démarrage et la date d'arrêt de l'élongation.	
8-4- Relation entre la date d'arrêt de l' élongation à la fin du printemps et la date de démarrage au cours de l' hiver suivant.	
8-5- Relation entre date d'arrêt de l' élongation et longueur de la pousse terminale.	

9) HAUTEURS FINALES ATTEINTES	65
9-1- <u>P. pinea.</u>	
9-2- Valeurs et dispersions de la hauteur totale des trois autres espèces de pin.	
9-3- Influence de la hauteur de l'arbre sur la croissance annuelle.	
10) VITESSE DE CROISSANCE	71
10-1- <u>P. pinea.</u>	
10-2- Autres pins.	
11) CROISSANCE DES AIGUILLES	75
12) DISCUSSION DES RESULTATS RELATIFS A LA CROISSANCE EN HAUTEUR ET CONCLUSIONS	78
IV - <u>CROISSANCE EN EPAISSEUR</u>	82
1) COURBES MOYENNES DE CROISSANCE CUMULEE EN EPAISSEUR	84
1-1- <u>P. pinea.</u>	
1-2- <u>P. halepensis</u> et <u>P. brutia.</u>	
1-3- <u>P. pinaster.</u>	
1-4- <u>P. radiata.</u>	
2) ACTION DES FACTEURS PHYSIQUES SUR LA CROISSANCE EN EPAISSEUR	101
2-1- La température.	
2-2- L'eau.	
3) CONCLUSIONS	107
3-1- Sol hydromorphique.	
3-2- Groupement à <u>Erica scoparia.</u>	
3-3- Groupement à <u>Cichorium intybus</u> et <u>Narcissus Tazetta.</u>	
V - <u>DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSIONS</u>	114
VI - <u>BIBLIOGRAPHIE</u>	123.

I - INTRODUCTION ET BIBLIOGRAPHIE

En Tunisie du Nord, les forestiers désiraient éliminer les subéraies, représentant l'association forestière climatique de la région des Mogods pour leur substituer des peuplements d'essences à plus haute productivité et économiquement plus intéressantes. Pour obtenir le maximum de résultats, les études concernant l'introduction d'essences nouvelles durent se faire en deux temps :

- des essais à caractère limité pour déterminer dans quelle mesure la plante est capable de s'adapter aux conditions climatiques générales. C'est dans ce but que l'on créa des arboretums d'élimination qui sont de véritables collections destinées à établir l'intérêt respectif des espèces introduites. Celui de Zerniza fut le premier en date et l'un des plus représentatifs de la région des Mogods. Dès 1959, de nombreuses espèces de pins et d'eucalyptus furent plantées à côté de quelques placeaux de cyprès, acacias et Casuarina.

- Des études, à une échelle plus fine, devaient dans un second temps permettre de déterminer les modalités du comportement de la plante dans les conditions locales de sol et de microclimat. En effet, l'introduction d'espèces nouvelles fondée sur des analogies climatiques reste précaire. La schématisation du climat par le calcul d'indices ne permet pas d'expliquer les modes d'intervention de ces facteurs extérieurs sur les phénomènes physiologiques. Il était donc nécessaire de suivre une démarche plus analytique afin de mieux connaître l'influence des facteurs stationnels sur la croissance et la production.

L'installation d'une station expérimentale à Zerniza fut donc décidée dans le cadre d'un projet du fonds spécial de l'O.N.U. Cette station a fonctionné à partir de novembre 1966 sous la direction de M. SCHOENENBERGER, Maître de recherches à l'ORSTOM et expert de la F.A.O., assisté de plusieurs consultants parmi lesquels M. le Professeur LEMEE et M. BALDY, de l'INRA. Les nombreux problèmes posés furent l'occasion d'une étroite et fructueuse collaboration entre

écologistes, pédologues, généticiens, biométriciens et phytopathologistes. La synthèse des informations apporte une connaissance générale et approfondie du matériel végétal et de son comportement dans la région considérée.

Le présent travail porte essentiellement sur l'étude de la croissance en hauteur et en diamètre de différentes espèces de pins introduites à Zerniza. Une telle étude de l'élongation et de l'accroissement du tronc permettait, en conditions naturelles et en utilisant des méthodes simples, d'obtenir rapidement des données relatives à la productivité des espèces choisies.

Après une étude bibliographique limitée aux phénomènes les plus importants dont le rappel est nécessaire à la compréhension des résultats obtenus en Tunisie, nous présenterons le matériel végétal sur lequel nous avons travaillé, ainsi que la station expérimentale et les méthodes de mesure utilisées.

Les troisième et quatrième parties seront consacrées aux résultats obtenus et tenteront de dégager l'influence de l'environnement sur la croissance.

Dans une dernière partie enfin, après une discussion générale portant sur l'ensemble de nos études, nous essayerons de dégager quelques enseignements sur les reboisements en Tunisie du Nord.

ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

De nombreux travaux ont été entrepris sur la croissance des Cœnifères.

1) CROISSANCE EN HAUTEUR

Un arbre, même placé dans des conditions de milieu optimales, ne pousse pas toute l'année. KRAMER (1958) plante Pinus taeda L. en air conditionné, avec eau et alimentation minérale en excès. Il constate que la croissance n'est pas continue. La courbe d'élongation annuelle, sigmoïdale, présente trois phases : démarrage, croissance active, puis ralentissement et arrêt.

De nombreux auteurs mentionnent de telles courbes chez divers pins. Nous citerons par exemple : KRAMER (1943), KOZLOWSKI et WARD (1961) pour Pinus ponderosa Laws, WALTER et SOOS (1963) pour Pinus lambertiana Dougl., MITCHELL (1965), ILLY et CASTAING (1966) pour Pinus pinaster Ait, DEBAZAC (1966) pour Pinus nigra Arn. ssp laricio Poiret.

En fait, les sigmoïdes obtenues, si elles traduisent un fait expérimental, ne peuvent pas permettre d'approcher les véritables processus physiologiques qui font comprendre les mécanismes contrôlant réellement la croissance (KOZLOWSKI, 1963). L'élongation de la pousse terminale est un phénomène intermittent, généralement masqué pour deux raisons de nature expérimentale. Les mesures effectuées ne sont pas assez rapprochées dans le temps et elles sont établies à partir de valeurs moyennes obtenues sur un grand nombre d'arbres. Si on étudiait la croissance à l'échelle de l'individu tout en multipliant les mesures, on pourrait alors observer la discontinuité du phénomène.

Prenant une échelle de temps de 24 heures, KOZLOWSKI et KRAMER (1960) montrent que la croissance est plus importante la nuit que le jour. Ceci est confirmé par KIENHOLZ (1934), ILLICK (1919) en Pensylvanie, et REED (1939) en Caroline du Nord. Pour Pinus strobus L. dans le New Hampshire la vitesse de croissance peut atteindre 10,7 mm/jour, mais KIENHOLZ différencie élongation nocturne et élongation diurne : la nuit, l'allongement est plus important (5,9 mm) que le jour (4,8 mm). Pour le sapin, en Norvège, la croissance est essentiellement nocturne avec arrêt diurne total (MORK, 1941, cité par KOZLOWSKI).

2) CROISSANCE EN EPAISSEUR

Par suite de l'amélioration des techniques et du matériel de mesure, la croissance en diamètre des troncs a fait l'objet de nombreuses études ces dernières années. Nous citerons par exemple les travaux effectués sur :

- Pinus resinosa Ait. et Pinus strobus L. (FRASER, 1952),
Pinus pinaster Sol. (GUINAUDEAU, 1966), Pinus radiata D. Don. (VAN LAAR, 1967), Pinus canariensis C. Smith (HOLMES et SHIM, 1968).

Les courbes de croissance en circonférence étudiées à l'échelle hebdomadaire sont des sigmoïdes. Mais il existe des cycles journaliers et saisonniers souvent masqués par les mouvements de l'eau dans le tronc (KORIBA, 1958). Le rétrécissement du tronc en hiver et en été est un phénomène fréquent. FRIESNER et WALDEN (1946) l'observent sur Pinus strobus L. et BYRAM et DOOLITTLE (1950) mesurent des vitesses de retrait de 0,06 mm/jour en été sur Pinus echinata Mill.

3) DUREE DE LA PERIODE DE CROISSANCE

Différents auteurs ont constaté que la durée de la période de croissance en hauteur ou en épaisseur variait considérablement selon l'espèce considérée et en fonction des conditions climatiques.

C'est ainsi que pour l'élongation de la pousse terminale cette période varie de 30 jours pour 90 % des pins dans le nord des Etats-Unis (KIENHOLZ, 1934) à 150 jours dans le sud (KRAMER, 1958) ou même 200 jours pour Pinus taeda L. et Pinus echinata Mill. (KRAMER et KOZLOWSKI, 1960). En France, dans les Landes, ILLY et CASTAING (1966) mentionnent pour Pinus pinaster Sol. que 80 % de la croissance totale annuelle a lieu en 85 jours. Les durées les plus longues sont celles citées en Uruguay pour Pinus taeda L. qui pousse pendant 250 jours (KRALL, 1969).

La longueur de la période de croissance varie considérablement avec :

- l'âge de l'arbre (COSTER, 1928). Le vieillissement s'accompagne d'une réduction de la durée aussi bien pour l'élongation de la pousse terminale que pour l'accroissement en diamètre.

- les travaux culturaux : la fertilisation ou l'irrigation l'augmente (MEGINNIS 1934, SCHREINER 1940, HARRIS et BOYNTON 1952, MERRIL et KILBY 1952). En apportant de l'eau aux jeunes plantations au cours de la période de sécheresse, MOSHER (1960) et MACE et WAGLE (1964) constatent que la croissance redémarre

- la densité de plantation : la diminution du nombre d'arbres par unité de surface entraîne une augmentation de la quantité d'eau disponible par plant et par conséquent un allongement de la période de croissance. C'est ce que montrent de

nombreux auteurs tels DELLABIANCA et DILS (1960), ZAHNER et WHITEMORE (1960), Mc CLURKIN (1961), DE VRIES et WILDE (1962), BAY (1963), BASSETT (1964), BARRETT et YOUNGBERG (1965).

L'accroissement en diamètre du tronc débute après l'élongation de la pousse terminale, mais il s'étend sur une plus longue période (KOZLOWSKI, 1955, 1958 et 1963). En fait, LADEFOGED (1952) pense que la division cellulaire à la base du tronc est amorcée avant l'éclatement du bourgeon terminal ou en même temps, et YOUNG et KRAMER (1952) remarquent, sur Pinus taeda L. que la croissance en hauteur précède de quelques jours seulement la reprise de l'activité cambiale.

4) VARIATIONS DE LA CROISSANCE DANS LE TEMPS ET DANS L'ESPACE

Pour une essence donnée, l'élongation est identique d'une année à l'autre (HILEY et CUNLIFFE 1922, KIENHOLZ 1934). Les vitesses maximales de croissance en hauteur de plusieurs espèces de conifères se situent approximativement à la même époque, plusieurs années successives (TRYON et FINN, 1937).

KRAMER (1943) compare les courbes de croissance cumulée obtenues pour Pinus strobus L. et Pinus resinosa Ait. en Caroline du Nord avec celles rapportées par KIENHOLZ pour ces mêmes essences dans le New Hampshire. Malgré la forte différence des conditions climatiques d'un lieu à un autre, la forme des courbes est identique ainsi d'ailleurs que les valeurs de croissance relative (rapport entre l'élongation annuelle et la hauteur totale du pin). Les valeurs absolues de la croissance, par contre, sont différentes. Il nous semble cependant qu'il aurait été préférable de comparer l'évolution des vitesses de croissance au cours du temps, plutôt que les courbes de croissance cumulée où les phénomènes réels sont en partie masqués. Se référant à l'expérience précédente, KOZLOWSKI (1955) conclut que l'élongation, pour une espèce donnée, semble davantage tributaire de facteurs génétiques que de l'environnement.

Au contraire la croissance en diamètre est très sensible aux conditions du milieu extérieur et essentiellement à l'équilibre entre l'offre et la demande en eau de la plante (KOZLOWSKI 1953, KRAMER et KOZLOWSKI 1960).

5) CROISSANCE DES AIGUILLES DE PINS

La longueur de la pousse terminale dépend directement du nombre d'aiguilles qu'elle porte alors que l'allongement de celles-ci est fonction des conditions climatiques régnant au cours de leur croissance, la température apparaissant comme un des facteurs primordiaux (HESSELMAN 1904, cité par MIKOLA). Sur cette pousse terminale les aiguilles les plus proches du sommet sont plus longues que celles situées à la base (LOTAN et ZAHNER, 1963).

La croissance des aiguilles de pins se termine plusieurs semaines après l'arrêt de l'élongation de la pousse terminale. C'est ce que montrent LOTAN et ZAHNER (1963) pour Pinus ponderosa Laws. âgé de vingt ans.

La durée de la période de croissance des aiguilles augmente si on irrigue les arbres au cours de la période de sécheresse. L'arrêt de l'allongement semble davantage lié aux caractères du milieu édaphique (et en particulier à la sécheresse du sol) qu'aux facteurs génétiques, c'est ce que montrent FRITTS, SMITH et STOKES (1965) en étudiant Pinus edulis Engelm. en climat semi-aride: après les pluies tardives ou après irrigation, la croissance des aiguilles reprend.

Il semble aussi que la croissance en hauteur d'un arbre se fasse essentiellement aux dépens des substances de réserves et qu'elle soit relativement indépendante des produits photosynthétisés par les aiguilles en cours de croissance. Une première indication est fournie par LOOMIS (1935), KOZLOWSKI et WARD (1957) qui enlèvent toutes les aiguilles au fur et à mesure de leur apparition, l'allongement se produit normalement et n'est pas du tout réduit.

6) DETERMINISME PHYSIQUE DE LA CROISSANCE

Les relations existant entre la croissance d'un peuplement végétal et le milieu extérieur sont complexes et une analyse ou une synthèse de la croissance et des facteurs qui la contrôlent est difficile (BILLINGS, 1952). Il est délicat d'étudier séparément chacun des facteurs du climat car il n'apparaît jamais de relations simples entre une seule composante de l'environnement et la croissance (GAERTNER, 1964). En fait, tout processus physiologique est multiconditionné. Sous certaines conditions, et souvent pendant un temps très limité, un ou plusieurs

facteurs bien déterminés peuvent devenir critiques et masquer la contribution réelle des autres composantes du milieu. Ceci amène alors des auteurs comme FRITTS (1958) à calculer des régressions multiples faisant intervenir quatorze variables dont les températures maximale, minimale et moyenne de l'air, la hauteur des précipitations, l'humidité du sol, le pouvoir évaporant et l'humidité relative de l'atmosphère, la luminosité, la vitesse moyenne du vent... De nombreux chercheurs ont essayé de dégager des corrélations plus simples entre l'élongation ou l'accroissement en diamètre et les facteurs du microclimat essentiellement température et précipitations. ZAHNER (1968) fait une excellente synthèse des résultats obtenus jusqu'à cette date. Nous nous limiterons dans cette étude bibliographique aux relations entre la croissance en hauteur et en épaisseur et les deux seuls facteurs climatiques étudiés à Zerniza : la température et les précipitations.

a) température

La formation du bourgeon terminal des pins se situe à la fin de l'été ou au début de l'automne. A cette époque, de bonnes conditions climatiques (températures minimales assez élevées, pluies) entraîneront une bonne croissance le printemps suivant. Dans ce cas, même si les mois de mars et avril sont froids, l'élongation n'est pas réduite, elle est seulement retardée (KOZLOWSKI et KRAMER 1960, KOZLOWSKI 1961 et 1962).

Les basses températures peuvent même provoquer un certain retrait du tronc (BYRAM et DOOLITTLE 1950), et réduire considérablement l'activité racinaire au cours de la nuit. Dans les Landes, GUINAUDEAU (1966) trouve un certain parallélisme (malgré quelques anomalies) entre les températures minimales de l'air et l'accroissement en diamètre du tronc, alors que ni les températures maximales, ni l'amplitude thermique journalière ne semblent intervenir.

Par contre, d'autres auteurs pensent que le phénomène primordial est l'abaissement des températures maximales qui entraîne le ralentissement de la croissance à la fin de l'automne : c'est le cas de FIELDING et MILLETT (1941) et de KOZLOWSKI (1963).

Au moment de la reprise de l'activité cambiale, au printemps, le rôle de la température n'est point négligeable. La croissance en diamètre ne peut démarrer que quelques jours après l'établissement d'une moyenne journalière de température voisine de 10° C (FRIESNER et WALDEN 1946). Ce résultat est confirmé par FRASER (1952) et KOZLOWSKI et PETERSON (1962) qui insistent d'autre part sur le rôle simultané de la photopériode dans ce contrôle de la dormance après gonflement initial des tissus. DIGBY et WAREING (1966) montrent en effet que l'action conjuguée de la photopériode et de la température stimule la production d'hormones, qui à leur tour provoqueront l'initiation de l'activité cambiale.

La température agit aussi au niveau de la durée de la période de croissance qui est d'autant plus longue qu'elle débute plus tôt au printemps, ce qui est possible si l'hiver est particulièrement tiède (FRASER, 1956).

b) Eau

Les physiologistes sont très partagés quant il s'agit de déterminer l'influence des précipitations sur la croissance. En climat continental, PEARSON (1918), KORSTIAN (1921) et plus récemment BELL (1957) et MITCHELL (1965) trouvent des corrélations positives entre l'élongation de la pousse terminale et la hauteur des précipitations durant la période de croissance. PEARSON, dans le Nord de l'Arizona, montre que l'allongement de Pinus ponderosa Laws. dépend essentiellement des pluies d'hiver et de printemps. Mais JOZEFACIUK (1962) pense que de tels résultats concernent surtout les espèces à longue saison de croissance.

D'autres chercheurs insistent sur l'importance des pluies lors de la différenciation du bourgeon terminal; c'est le cas de MOTLEY (1949) cité par KOZLOWSKI. Il montre que la sécheresse des mois de mai à novembre en 1940 comme en 1944 a entraîné en 1941 et en 1945 des accroissements très médiocres.

Au contraire, aux années où les précipitations estivales sont abondantes succèdent des années de forte croissance (FRIESNER et JONES 1952, MUELDER et SCHAEFFER 1961). Le taux de croissance pourrait donc être mis

en corrélation avec la taille du bourgeon. Celle-ci dépend des conditions de milieu régnant lors de sa formation (KOZLOWSKI, 1958).

Outre les problèmes relatifs aux précipitations, au cours de l'année, il faut tenir compte également d'un autre aspect de l'alimentation en eau : celui de l'humidité du sol. MAC DOUGAL qui en 1924, avec SHREVE, trouvait d'excellentes relations entre l'accroissement en diamètre chez Pinus radiata D. Don et les pluies, met en évidence un étroit rapport entre cette croissance et la teneur en eau du sol. HUTISCH (1948) partage cet avis. Il ajoute que là où la quantité d'eau est suffisante dès le début du printemps, la croissance en hauteur dépend des pluies de l'année précédente. Si par contre les précipitations printanières sont faibles, l'allongement est à mettre en corrélation avec les pluies de l'année en cours.

La sursaturation du sol, entraînant une mauvaise aération, entrave considérablement le bon fonctionnement du système racinaire et crée des conditions défavorables pour la croissance (ORLOV 1960). NEGISI et SATOO (1954) expérimentant au Japon sur Pinus resinosa Laws, observent que si la teneur en eau du sol se situe bien au-delà de la capacité au champ, le taux de photosynthèse est réduit et la croissance également. Au fur et à mesure que le sol s'assèche, ce taux augmente jusqu'au moment où la quantité d'eau du sol atteint la valeur de la capacité au champ. Si la dessiccation continue, la photosynthèse et la croissance décroissent à nouveau.

7) CONCLUSION

La production annuelle d'un arbre dépend essentiellement de la longueur de la saison de croissance. L'accroissement du tronc, quoique débutant tardivement, s'étend sur une plus longue période que l'élongation de la pousse terminale. De ce fait, l'élongation se réalise aux dépens des substances nutritives de réserve, alors que l'accroissement en diamètre est plus spécialement tributaire de la photosynthèse. En conditions extérieures identiques, les rythmes de croissance varient considérablement d'une espèce à une autre, d'une variété à une autre.

L'élongation paraît davantage tributaire des facteurs génétiques alors que l'accroissement en diamètre du tronc est plus directement sous l'influence de l'environnement et en particulier des facteurs climatiques. Mais beaucoup

de variations observées au niveau du tronc reflètent les mouvements de l'eau qui se superposent à l'activité cambiale, dont l'initiation est donc d'abord confondue avec la réhydratation des tissus.

Aux U. S. A., les forestiers ont montré que pour une espèce déterminée, la durée de la période de croissance augmentait d'autant plus qu'elle était plantée plus au sud. Dans les pays continentaux, à hivers rigoureux, les basses températures apparaissent comme le facteur limitant, alors que dans les régions semi-arides, le démarrage de la croissance est soumis à l'action simultanée de la température et de la photopériode. Le rôle joué par les facteurs hydriques est prépondérant puisque toute initiation de l'activité des bourgeons et du cambium est précédée du gonflement des tissus. L'excès d'eau, entraînant la saturation du sol et l'asphyxie des racines, limite la croissance tout comme la sécheresse au cours de l'été.

Les caractéristiques du peuplement : densité et âge de la plantation, fertilisation, irrigation, travaux d'entretien des parcelles, influencent également le taux de croissance, en modifiant l'importance de la photosynthèse.

La vitesse et la périodicité de la croissance évoluent au fur et à mesure que le peuplement se développe, et que se modifie le microclimat à l'intérieur de la végétation.

La théorie des analogies climatiques d'EMBERGER, si elle permet un premier choix d'espèces, à l'échelle régionale, doit se doubler d'observations à caractère analytique à l'échelon local. Dans ces conditions, nous voyons donc la nécessité de rechercher des corrélations de plus en plus précises entre les facteurs écologiques et la croissance des différentes espèces. On passe alors d'un choix analogique à l'étude expérimentale de problèmes écophysologiques dont la solution doit amener une connaissance approfondie des processus biologiques telle que la croissance en longueur et en diamètre du tronc, qui, dans les conditions naturelles de la plantation, commandent la production ligneuse.

L'établissement des rythmes de croissance et leur périodicité sont sous le contrôle de facteurs extérieurs dont l'action, in situ, est très difficile à dégager. Pour mieux comprendre et connaître ces rythmes physiologiques, il

serait nécessaire d'envisager parallèlement, une expérimentation soit au laboratoire en conditions contrôlées, soit sur le terrain en multipliant les observations discontinues de courte durée. Dans ce dernier cas, il devient impératif de mesurer avec des échelles de temps identiques, à la fois les phénomènes biologiques et physiques. On peut aussi provoquer sur un certain nombre d'individus, des réactions physiologiques qui permettraient de lever certaines hypothèses : au cours de l'été, par exemple, l'irrigation de certains individus devrait permettre d'établir si l'arrêt de la croissance est dû à la sécheresse ou à l'entrée en dormance des bourgeons terminaux.

II - MATERIEL. DESCRIPTION DE LA STATION. METHODES DE MESURES.

1) MATERIEL VEGETAL.

Lors de la création de l'arboretum (1959-1960), puis l'année suivante, de nombreux placeaux de pins ont été installés dont on voulait étudier la croissance dans ses rapports avec les conditions du milieu.

A Zerniza, quatre espèces ont été introduites, soit parce qu'elles existaient à l'état naturel dans d'autres régions de Tunisie :

- Pinus halepensis Mill. (pin d'Alep)
- Pinus pinaster Soland. ssp renouf H. del Villar (pin maritime)

soit en raison de leur importance économique :

- Pinus pinea L. (pin pignon)

ou encore pour leur aptitude à croître rapidement sous des climats assez comparables à celui de la Tunisie :

- Pinus radiata D. Don.

1°) Pinus pinea L.

Le pin pignon n'est pas spontané en Afrique du Nord. Son aire naturelle s'étend sur la bordure Nord de la Méditerranée, du Portugal à l'Asie Mineure et à la Syrie. Il est vraisemblablement originaire de l'île de Crète, et a été introduit en Tunisie en 1907 pour la fixation de dunes maritimes. Actuellement, selon VAN LEUWEN (communication personnelle) il ne reste pas plus de 100 hectares qui aient été plantés avant 1944. C'est un arbre cultivé dans de nombreux pays méditerranéens pour ses graines plus que pour son bois. L'importance financière de la récolte de graines explique tout l'intérêt porté au pin pignon (la Tunisie importe d'Italie annuellement 30 tonnes de pignons pour la consommation).

Ce pin à deux feuilles se caractérise par une phase juvénile relativement longue puisqu'à Zerniza, au bout de huit ans, il ne présente pas encore de floraison.

2°) Pinus halepensis Mill.

Le pin d'Alep est originaire du bassin méditerranéen. En Tunisie, il s'insère entre les formations du chêne vert et de l'olivier, et il s'est cantonné dans la dorsale tunisienne avec un optimum dans les étages sub-humide et sub-aride supérieur à hivers frais. Il se situe donc dans des conditions climatiques plus sévères que le pin pignon : il supporte des températures relativement basses (jusqu'à - 7° C) et reçoit entre 400 et 600 mm de pluies annuelles. Il marque une nette préférence pour les terrains calcaires.

Le pin d'Alep donne un bois de qualité très ordinaire à cause de son tronc souvent tortueux, de sa texture très irrégulière, ainsi que de ses faibles dimensions. Son intérêt économique est donc assez limité. Il a été cependant retenu à Zerniza par suite de sa grande rusticité et de ses possibilités d'adaptation à tous les milieux édaphiques. En 1968, à Zerniza, il présente une floraison abondante et porte de nombreux cônes.

3°) Pinus Pinaster Sol. ssp. renoui (H. del Villar) (1)

Le pin maritime est originaire du bassin méditerranéen occidental. A l'Est, il ne dépasse ni l'Italie, ni la frontière algéro-tunisienne. En Afrique du Nord, son aire est disjointe, et on le trouve dans deux stations très différentes et très éloignées l'une de l'autre :

- de Bougie à Tabarka, c'est la sous-espèce renouif en formation homogène et dynamique, située dans le groupement de la subéraie à Lentisque;
- dans les montagnes du Rif et de l'Atlas, donc dans des conditions climatiques plus dures, se rencontre une variété montagnarde que H. del Villar a nommé "maghrebana".

En Tunisie, par suite d'incendies répétés, il se propage rapidement dans la subéraie et élimine le chêne-liège. Il reste cependant cantonné dans la

(1) Nous utilisons la terminologie de H. del Villar (1947). DEBLAZAC (1964), dans son manuel des Cœnifères, l'appelle Pinus pinaster Ait. (1789).

zone à hiver doux. Il a été introduit dans le Cap Bon et dans les dunes de Bizerte. Il présente une grande importance économique pour la production de bois et de gemme.

4°) Pinus radiata D. Don

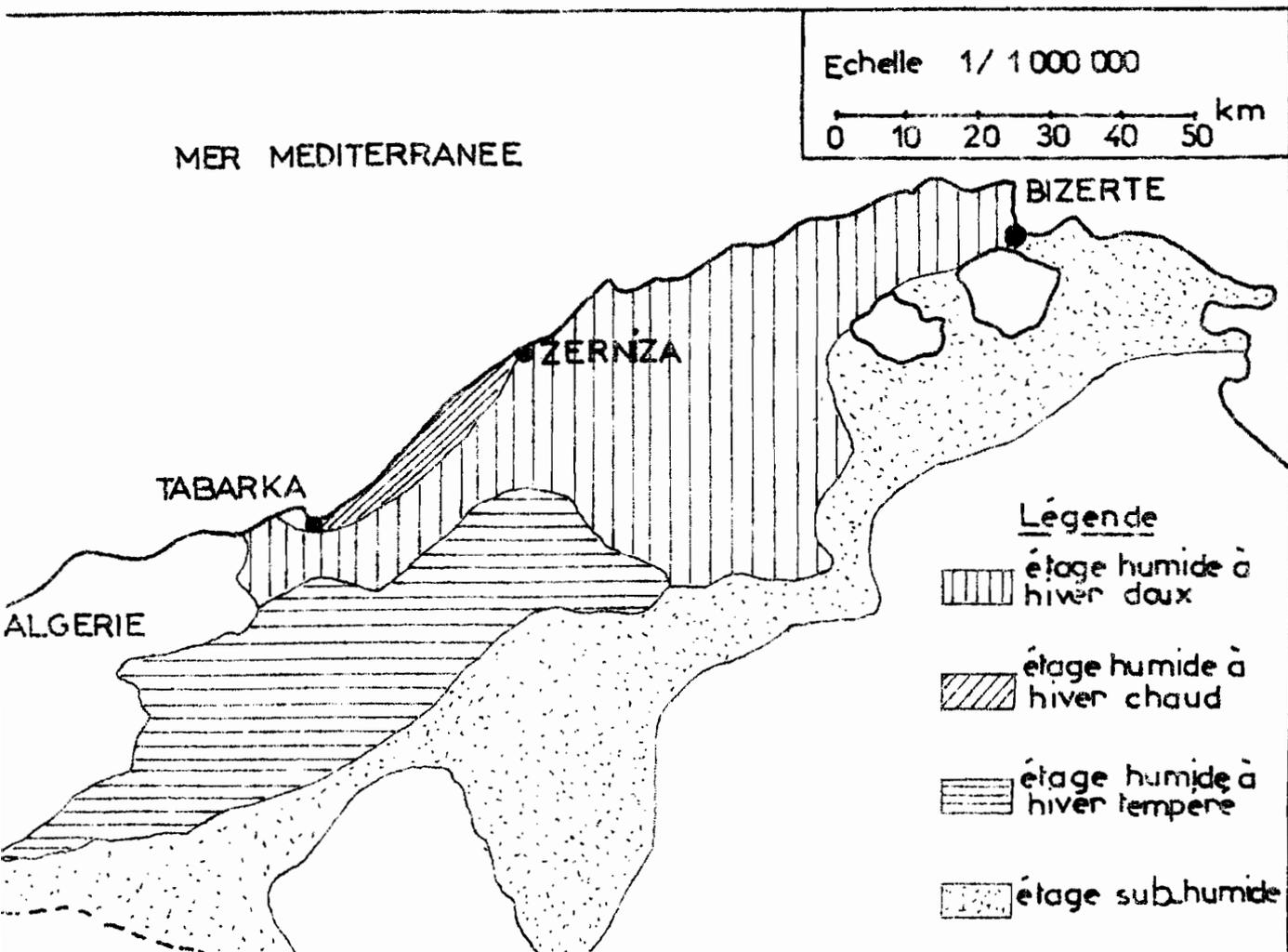
Ce pin possède une aire naturelle très restreinte sur le littoral californien, et dans quelques îles voisines.: Santa Rosa, Santa Cruz. Il a été largement utilisé dans les reboisements de Nouvelle-Zélande, Chili, Australie et Afrique du Sud. En Europe, il a été planté en Espagne et en France, essentiellement dans le pays basque, en Bretagne et sur la côte méditerranéenne. Il a été introduit pour la première fois en Tunisie par SCHOENENBERGER en 1959, dans les régions de Tabarka et de Ain Draham, puis dans l'arboretum de Zerniza.

Contrairement aux trois autres espèces qui sont des pins à deux feuilles, P. radiata D. Don porte des aiguilles fasciculées par trois.

2) DESCRIPTION DU MILIEU

La région de Zerniza offre une grande diversité de conditions écologiques par suite de la variété des stades de dégradation du couvert avant l'implantation de l'arboretum ainsi que du substrat géologique. SCHOENENBERGER (1969) établit une analyse phytosociologique de la végétation qui met en évidence d'importantes différences stationnelles au sein même du périmètre expérimental. DIMANCHE (1969) décrit les sols de la station en insistant sur les principaux caractères : texture , profondeur critique du pseudo-glei dans les sols sur argile, hydromorphie. De novembre 1966 à mars 1969, une station bioclimatologique a fonctionné permettant de mieux saisir les composantes du climat local.

L'arboretum de Zerniza est situé dans les Mogods à une altitude voisine de 100 mètres, à trois kilomètres de la mer, à 150 kilomètres de Tunis, à égale distance (approximativement) de Bizerte et Tabarka où la météorologie tunisienne a installé des stations de mesures. Sur la feuille topographique au 1/50 000, l'arboretum a les coordonnées suivantes : X = 4287
Y = 4243



Carte bioclimatique de la TUNISIE du nord
 (étages et variantes) [d'après L. Bortoli]

A) La végétation

En 1957, soit deux ans avant la création de la station expérimentale SCHOENENBERGER distinguait plusieurs groupements dont les deux principaux étaient très dégradés :

- sur la terrasse, un Oleo-Lenticetum avec essentiellement :

- Oleo europaea 1-2
- Genista ferox 1-1
- Pistacia lentiscus 2-2
- Calycotome villosa 3-2
- Myrtus communis 1-2
- Cistus monspeliensis 2-2
- Ormenis praecox 2-2
- Asphodelus microcarpus + 2
- Arisarum vulgare 1-2
- Arum italicum +
- Lythrum hyssopifolium +
- Pulicaria sicula +

- dans la direction Nord, une subéraie dont le maquis formait l'élément physionomique principal. On notait :

- Quercus suber 1-1
- Quercus coccifera 1-2
- Arbutus unedo 2-2
- Erica arborea 3-3
- Phillyrea angustifolia 1-2
- Calycotome villosa 2-2
- Genista aspalathoides +

Avant l'installation de la plantation le terrain fut intégralement défriché (à l'exception d'un ou deux placeaux où l'on voulait étudier l'action du maquis sur les jeunes peuplements), puis sous-solé. Ces travaux préliminaires permirent de constater l'hétérogénéité initiale du milieu qui était masquée par

la végétation naturelle. Les groupements hydromorphes prirent alors une grande extension; ils se caractérisent par : - *Schoenus nigricans*

- *Carex flacca*

Sur les terrains les plus secs apparaissent :

- *Erica scoparia*
- *Halimium halimifolium*
- *Lavandula stoechas*
- *Genista ulicina*.

La plantation est donc installée dans des milieux très variés que met en évidence une analyse floristique approfondie. On a pu ainsi comparer les modalités de croissance d'une espèce déterminée poussant dans des conditions édaphiques diverses.

B) Les sols

L'arboretum est situé sur les produits de l'Oligocène. Les grès n'affleurent pratiquement pas et le substrat est, dans sa grande majorité, argileux. Sur la pente, de gros blocs de grès ont produit en s'altérant un matériau sableux qui s'est superposé, puis incorporé partiellement au substrat argileux.

Dans la zone basse se situe une terrasse d'accumulation alluviale et colluviale où on rencontre l'Oleo *Lentiscetum* dégradé, décrit précédemment.

L'hydromorphie est présente pratiquement partout : dans la terrasse où s'ajoutent deux processus tels la collecte des eaux de ruissellement du versant (hydromorphie de surface) et le mauvais drainage interne (hydromorphie de profondeur), et dans les zones à horizons argileux ou marneux.

La dégradation de la végétation naturelle a entraîné l'érosion des horizons superficiels, c'est-à-dire de l'humus et des éléments fins. Les travaux de défrichement ont encore aggravé la situation, si bien que les caractères des horizons de surface des sols deviennent très rapidement hétérogènes d'un point à un autre.

Ces variations dans l'état de la surface du sol créent des conditions édaphiques très diversifiées et très localisées qui vont grandement influencer sur l'évolution au cours du temps des caractères du peuplement.

C) Le climat

a) le régime des pluies

Les figures 1 a et 1 b indiquent la répartition et l'importance des pluies au cours de l'année pour les stations de Bizerte et Tabarka. Les moyennes obtenues ont été établies à partir des données de 1901 à 1960. On a placé sur le graphique, pour les deux années 1967 et 1968, la hauteur des précipitations mensuelles à Zerniza.

On a adopté comme BORTOLI (1967) les saisons agricoles (automne : septembre, octobre, novembre ; hiver : décembre, janvier, février ; printemps : mars, avril, mai ; été : juin, juillet, août).

- L'hiver est l'époque la plus pluvieuse sur l'ensemble de la Tunisie du Nord. Il tombe pendant cette saison plus de 50 % de la pluie annuelle à Zerniza. Les précipitations hivernales sont non seulement toujours suffisantes pour les besoins de la végétation, mais elles peuvent assurer la constitution de réserves d'eau.

- L'automne : deuxième saison du point de vue de l'importance de la pluviosité avec 20 à 30 % de la hauteur de pluie annuelle. En fait à cette époque de l'année, c'est plus la précocité des précipitations que la quantité d'eau qui est intéressante.

- Le printemps : la variabilité des pluies au cours de cette saison est très grande (21 % en 1967, 11 % en 1968). Pour ces précipitations qui marquent la fin de la saison pluvieuse, les deux facteurs (hauteur et répartition) sont aussi importants l'un que l'autre. Ce sont elles qui permettent, avec le rapport de la pluie hivernale, à la végétation de passer l'été.

- L'été est la saison la plus sèche car elle reçoit environ 5 % de la pluviométrie totale annuelle. Faibles, mais encore assez régulières en juin, les pluies sont souvent nulles en juillet et août.

La saison pluvieuse s'étend donc de septembre à mai, avec un maximum très net en hiver. Au cours de l'année 1968, le printemps a été une époque peu arrosée, avec cependant des pluies relativement importantes en juin; à l'automne, les premières pluies furent faibles et tardives.

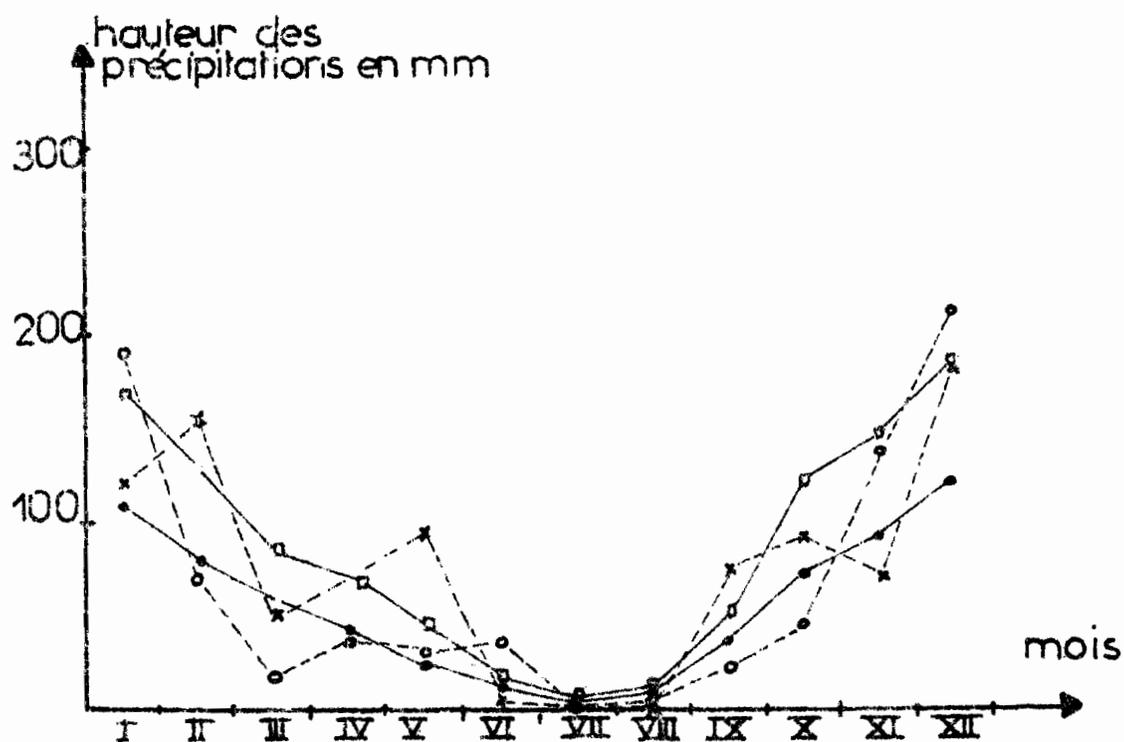


Fig 1b Hauteur des précipitations mensuelles (en mm) pour Bizerte et Tabarka (moyennes établies sur des séries de 60 ans) et pour Zerniza en 1967 et 1968

x---x Zerniza 1967
 o---o Zerniza 1968
 ●---● Bizerte
 □---□ Tabarka

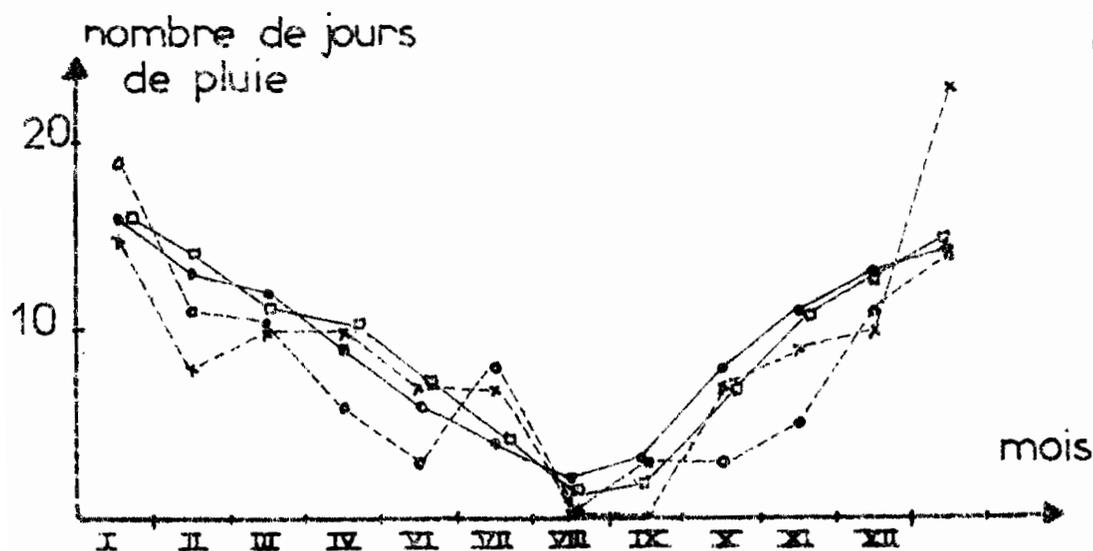


Fig 1a nombre de jours de pluie mensuels au cours d'une année pour Bizerte et Tabarka (moyennes établies sur des séries de 60 ans) et pour Zerniza en 1967 et 1968

b) le régime thermique

Les figures 2 a, 2 b et 2 c indiquent l'évolution sous abri météorologique des températures maximales, moyennes et minimales mensuelles pour les stations de Tabarka et de Bizerte, établies sur 60 ans. On voit que les courbes sont très parallèles. On a porté aussi ces mêmes températures obtenues à Zerniza au cours des années 1967 et 1968. On peut noter que les températures minimales ont été, pendant cette période, continuellement plus basses que dans les deux autres stations. On peut expliquer cette constatation en remarquant que l'arboretum est à une altitude de 70 à 100 mètres alors que Tabarka et Bizerte sont situées au niveau de la mer.

Janvier et février sont les mois les plus froids, mais les températures minimales moyennes ne descendent pas en dessous de 5,7° C : l'hiver est donc relativement doux. Les mois de juillet et août sont les plus chauds. Pratiquement toute l'année les températures moyennes mensuelles sont supérieures à + 10° C.

Le mois de juillet est celui qui a la plus forte amplitude thermique (16° en 1967 et en 1968). L'amplitude thermique de janvier est faible (7,6° en 1968), car les températures minimales sont élevées.

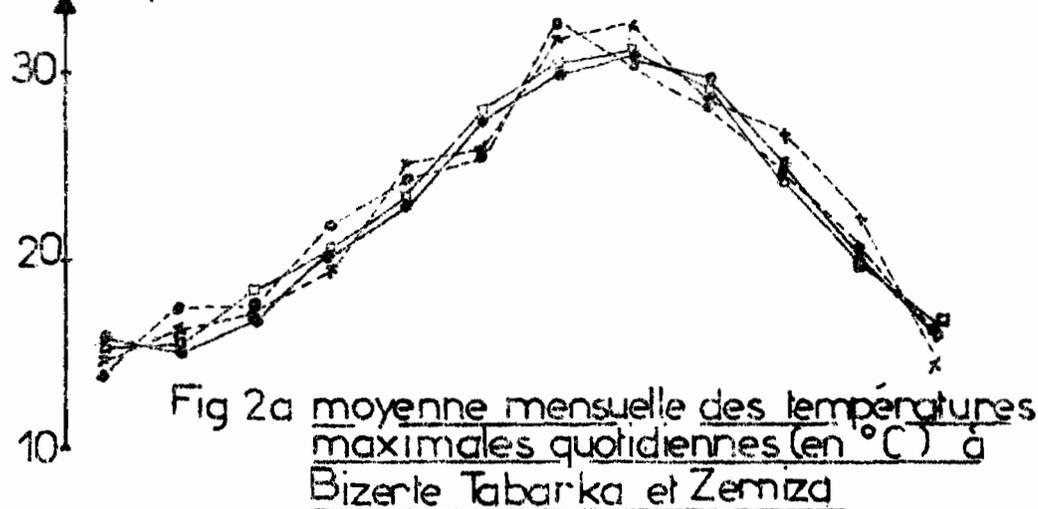
D'après la carte des précipitations de VERNET et GAUSSEN, on peut rapidement caractériser le climat de Zerniza par les données suivantes :

- précipitations annuelles : 920 mm
- moyenne des maxima du mois le plus chaud : 31,4° C
- moyenne des minima du mois le plus froid : 7,2° C

Le quotient pluviothermique d'Emberger, créé et étudié pour la zone méditerranéenne et sur lequel sont basés de nombreux travaux phytogéographiques, a été calculé bien qu'il garde un caractère très empirique. Il tient compte à la fois de la température moyenne $\frac{M + m}{2}$ et de la continentalité, appréciée par la différence entre les maxima et minima moyens annuels (M - m) :

$$Q = \frac{P}{2 \frac{(M + m)}{2} (M - m)} \times 100 = 130$$

température en °C

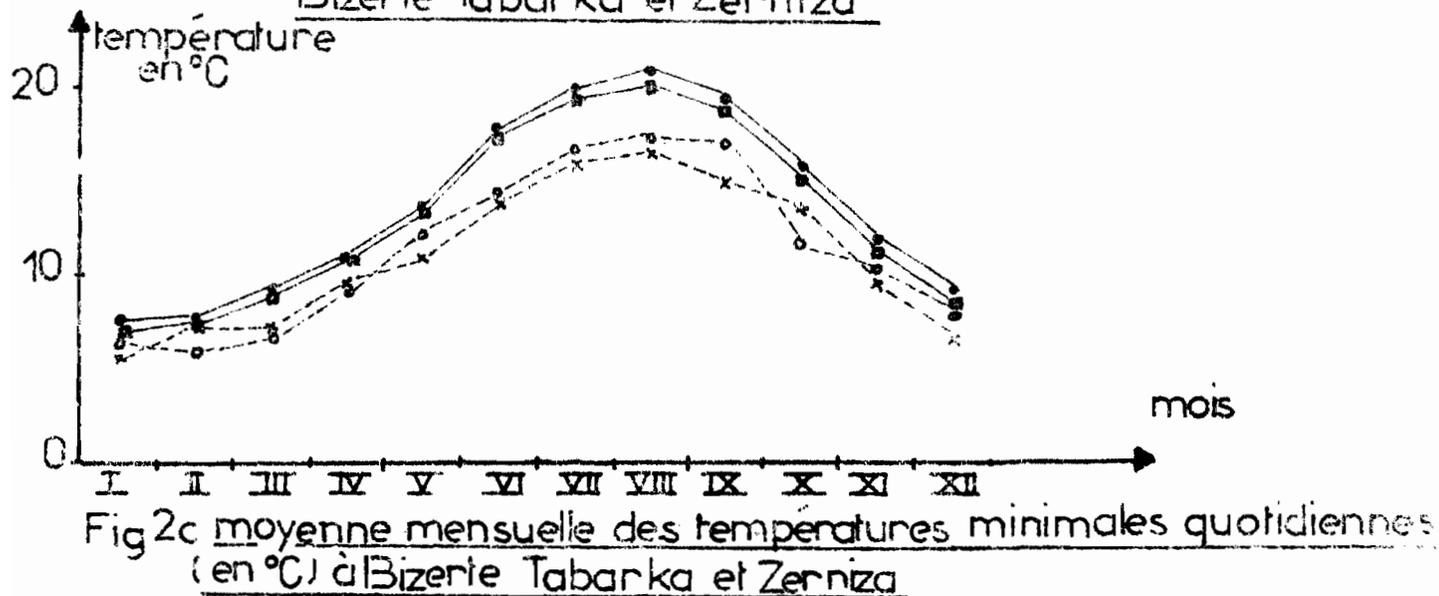


température en °C



x-----x Zerniza 1967
 o-----o Zerniza 1968
 ▲-----▲ Bizerte
 ◻-----◻ Tabarka

température en °C



mois

- à Bizerte et Tabarka les moyennes sont calculées sur des séries de 60 ans

- à Zerniza les observations ont été effectuées en 1967 et 1968

La station expérimentale de Zerniza se trouve donc située dans l'étage bioclimatique humide à la limite des variantes à hiver chaud et doux.

SCHOENENBERGER (1969) note la présence d'un certain nombre d'espèces indicatrices de cet étage bioclimatique, telles :

Teucrium furticans
 Teucrium radicans
 Quercus coccifera
 Chamaerops humilis

c) le régime des vents

Parmi les facteurs du climat qui agissent sur la production forestière en région méditerranéenne, le vent semble jouer un rôle important. Son action physiologique et mécanique sur les arbres est, dans son effet global, bien connue. La direction dominante est, à Zerniza, du secteur Nord-Ouest, surtout en automne, en hiver et au printemps. En été, il y a une proportion plus importante de vents des secteurs Sud-Est à Sud-Ouest qui peuvent être de "sirocco" (BORTOLI 1967), vent sec et chaud d'origine saharienne. L'arboretum de Zerniza subit donc considérablement l'influence maritime (températures minimales élevées en hiver, amplitude de janvier et de juillet faibles, brise de mer). Or en Tunisie du Nord, une petite bande côtière seulement, de Tabarka à Bizerte, jouit de telles conditions climatiques. En ce sens, l'arboretum de Zerniza n'est guère représentatif des Mogods, d'autant plus qu'il est situé dans un couloir fort venté. Pour l'ensemble de la région, les précipitations sont relativement élevées, mais des déficits en eau se produisent pendant l'été où il existe, en juillet et en août, une absence presque totale de pluies.

3°) Méthodes expérimentales et techniques de mesures

Le but que nous nous proposons était de connaître la croissance des pins introduits dans l'arboretum de Zerniza d'une manière aussi précise que possible, en utilisant toutes les techniques simples de mesures dont nous pouvions disposer.

Dans notre étude nous nous sommes bornés à deux seuls aspects de cette croissance : élongation du rameau terminal et des aiguilles qu'il porte, et accroissement en diamètre du tronc.

Il s'agissait pour nous de mettre en évidence les différences de comportement entre :

- individus de la même espèce, du même âge, dans la même station, ce qui est d'une grande importance du point de vue de la génétique forestière en permettant de tester l'homogénéité d'une espèce dans ses réponses aux facteurs extérieurs ;

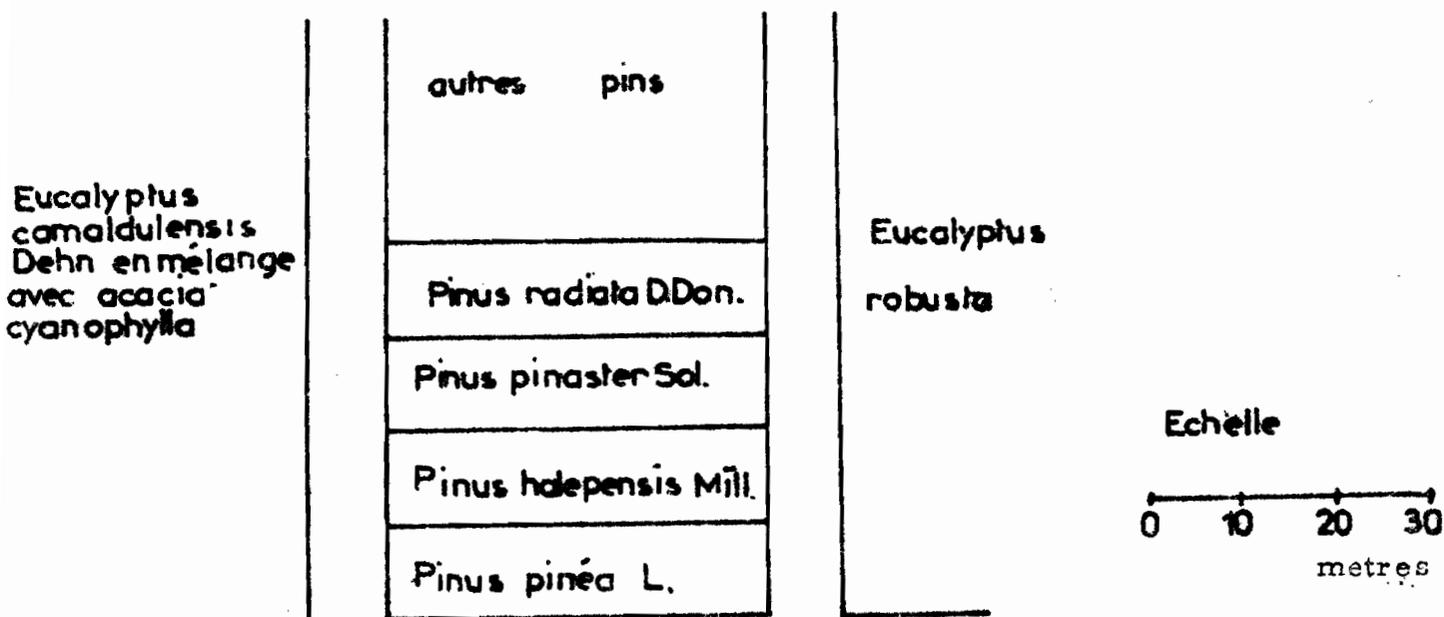
- individus de la même espèce, installés dans des habitats différents afin de faire apparaître le rôle du milieu édaphique sur la croissance ;

- individus d'espèces différentes, plantés dans les mêmes milieux afin d'obtenir des tests d'adaptation aux conditions de l'environnement.

Il fallait également rechercher les relations pouvant exister, pour une espèce considérée, entre l'élongation de la pousse terminale et l'accroissement en diamètre du tronc.

L'étude de chacun de ces problèmes devait nous permettre d'obtenir une vision globale susceptible de diriger le choix du forestier pour les reboisements.

En 1960-1961, cent arbres de chaque espèce avaient été plantés en cinq rangées de 20 arbres avec une densité de plantation élevée : 2 m x 2 m, soit 2 500 arbres par hectare. Les parcelles expérimentales étaient contigües comme le montre le schéma 1 et entourées de chaque côté par des placeaux d'eucalyptus. Nous avons voulu nous assurer au préalable que la position topographique des arbres d'une même parcelle n'influçait pas les caractères biologiques. Pour cela deux tests ont été choisis : la hauteur totale des pins et la date d'arrêt de la croissance en 1968. Nous avons effectué une analyse par lignes et par colonnes des deux groupes de valeurs moyennes correspondantes. A l'exception des sols hydromorphes, préalablement délimités, il s'est avéré que ces caractères biologiques se répartissaient au hasard, et que nous pouvions donc entreprendre des analyses globales de tous les individus de chaque parcelle.



Eucalyptus gomphocéphala A de C

Schéma 1 : dispositif expérimental pour l'étude de l'élongation de la pousse terminale pour 4 espèces de pin

En 1967, au moment où nous commençons nos mesures, il restait :

- 100 Pinus pinea L. dont 28 installés dans une zone très hydromorphe
- 94 Pinus pinaster Sol.
- 86 Pinus halepensis Mill.
- 45 Pinus radiata D. Don.

A - Mesure de la croissance en hauteur

L'élongation de la pousse terminale était mesurée tous les quinze jours environ à l'aide d'une règle graduée en millimètres. Parallèlement les aiguilles situées à la base de ce rameau étaient également mesurées.

B.- Mesure de la croissance en épaisseur

Les instruments et procédés utilisés en dendrométrie ont été discutés à plusieurs reprises dans les vingt dernières années par BYRAM et DOOLITTLE (1950), FRASER (1952), KRAMER et KOZLOWSKI (1960), BORMANN (1962) et HARKINS (1962).

On distingue trois sortes d'instruments :

- "les verniers" : ce sont des bandes d'aluminium placées sur le tronc à 1,30 mètre du sol, munies d'un ressort qui assure leur tension, et d'un vernier qui donne une précision de l'ordre de 0,2 mm. Ils mesurent donc les variations de la circonférence. Ils ont été utilisés dans de nombreux travaux comme ceux de SCHOPMEYER (1955), LIMING (1957), YOUNG et KRAMER (1962), HALL (1944), GUINAUDEAU (1966). Ce sont des appareils insensibles aux brusques variations de croissance, utilisables sur de larges intervalles de temps, et qui ne donnent qu'une indication approximative des fluctuations quotidiennes. Ils mesurent l'accroissement du bois et de l'écorce. D'un usage simple, ils présentent trois inconvénients : ils peuvent être très facilement déplacés par inadvertance; en été, les indications que l'on obtient peuvent être surestimées par suite de la dilatation du métal soumis à de grandes variations de température enfin, sur Pinus pinea L., les ressorts assurant la tension étaient trop puissants et la bande d'aluminium s'enfonçait dans le bois.

- les dendromètres : ils mesurent la croissance radiale. Utilisés dès 1932 par REINEKE, puis par SPURR (1947), ils ont été modifiés et mis au point par BYRAM et DOOLITTLE (1950). Ils permettent une précision de l'ordre du dixième de millimètre. Ils sont beaucoup plus sensibles que les précédents, mais ils sont fixés dans l'arbre : ils peuvent blesser les tissus et il se forme alors une zone cicatricielle près du point de mesure où la stimulation de la croissance est anormalement élevée : ils donnent donc des résultats excessifs (HOLMES et SHIM, 1963). On peut essayer de pallier cet inconvénient en utilisant des microdendromètres (GUINAUDEAU, 1966).

Les mesures obtenues dépendent également de l'endroit où l'appareil est placé sur le tronc car la croissance n'est pas la même dans toutes les

directions : sur un même tronc, l'accroissement peut être momentanément positif sur une face, négatif sur l'autre (YOUNG 1952).

- les dendrographes : ce sont des appareils enregistreurs de grande précision (de l'ordre du millième de millimètre). Ils ont été mis au point par FRITTS et FRITTS (1955). Ces instruments sont les plus sensibles. Plus récemment IMPENS et SCHALCH (1965) ont présenté un dendrographe électrique encore plus sensible.

A Zerniza nous avons opté pour les verniers et les dendrographes. Dans le présent travail seuls les résultats relatifs aux mesures effectuées avec les verniers seront étudiés.

III - CROISSANCE EN HAUTEUR

On comparera tout d'abord l'élongation de la pousse terminale des quatre pins choisis au cours des années 1967 et 1968. Dans le cas de P. pinea, on étudiera l'influence du milieu édaphique sur cette croissance en hauteur puisque, comme nous l'avons vu, 28 arbres poussent sur des sols hydromorphiques.

On s'intéressera ensuite aux relations pouvant exister entre la longueur du bourgeon initial et celle de la pousse terminale d'une part, et entre la longueur de cette même pousse et celle du bourgeon mis en place à l'automne suivant. On essayera de dégager quelques caractéristiques de cet allongement : dates de départ et d'arrêt, durée de la période de croissance, vitesses de croissance. On montrera l'influence de la hauteur totale de l'arbre sur la hauteur annuelle du rameau terminal.

A partir de ces divers éléments, une connaissance plus approfondie de l'écologie de ces pins sera obtenue; elle permettra, en conclusion, de rechercher l'intérêt que peuvent présenter ces quatre espèces dans les Mogods.

1) Courbes moyennes de croissance cumulée en hauteur

1-1 - Pinus pinea L.

Au cours de la phase d'allongement de la pousse terminale, on constate que les distributions des hauteurs cumulées se répartissent différemment en fonction du milieu. La figure 3, établie en octobre 1968, le montre bien et justifie la distinction utilisée dans l'analyse des résultats.

a) sol non hydromorphique

La courbe de croissance cumulée est une courbe sigmoïdale classique comme le prouve la figure 4 établie à partir de la mesure de 72 arbres. On a porté également sur le même graphique deux cas extrêmes : ceux des individus qui ont formé la plus longue et la plus petite pousse.

On note trois phases distinctes dans l'évolution de la croissance :

- un départ assez lent qui s'étend sur deux mois environ : il n'y a pas "d'explosion". Il faut remarquer que chez P. pinea le bourgeon central au départ a une longueur inférieure à celle des bourgeons latéraux qui l'entourent.
- une phase de croissance rapide relativement longue.
- un ralentissement de l'élongation suivi d'un palier marquant l'arrêt de l'allongement pendant toute la période estivale.

A l'automne, apparaît une seconde phase de croissance due à l'organisation d'ébauches qui vont constituer le nouveau bourgeon terminal qui restera dormant pendant deux mois (novembre et décembre).

Il y a donc deux périodes distinctes dans la croissance :

- en automne : initiation des structures, ce qui se traduit par un léger accroissement en longueur et qui aboutit à l'organisation du bourgeon. Les divers éléments morphologiques sont déjà ébauchés à l'intérieur du bourgeon à la fin de la saison végétative.

- dès le mois de janvier suivant et jusqu'au mois de juin, les structures ébauchées entrent en élongation. Des cas de double pousses ont pu être observés à Zerniza mais ils sont très rares. DEBAZAC (1966) classe les pins en trois catégories selon les modalités de croissance ; P. pinea entrerait dans le cas de la première modalité, c'est-à-dire des pins qui ont un cycle morphogénétique préorganisé sur une pousse annuelle.

b) sol hydromorphique

Les courbes de croissance sont identiques aux précédentes, ce sont des sigmoïdes où l'on peut retrouver les trois phases précitées. Cependant le bourgeon terminal mis en place à l'automne est plus court et la croissance moyenne annuelle est significativement plus faible en sol hydromorphique (voir tableau 1). Le démarrage de l'élongation y est également beaucoup plus lent à la fin de l'hiver. En effet, si nous comparons au cours de la période de croissance active les allongements moyens, nous obtenons le tableau suivant :

- Tableau 1 -

Comparaison de la croissance en hauteur de la pousse terminale en sol non hydromorphique et en sol hydromorphique.

Date	Longueur moyenne de la pousse terminale (en cm)		L'/L
	sol hydromorphique L'	sol non hydromorphique L	
16/1/68	5,0	6,0	0,83
6/2	5,3	6,7	0,76
5/2	8,5	11,0	0,76
14/3	10,5	14,0	0,75
17/4	28,0	34,0	0,82
22/4	30,0	38,0	0,79
29/4	35,0	43,0	0,81
8/5	39,0	48,0	0,81
22/5	43,0	50,0	0,86
18/6	44,0	52,0	0,85

Nous pouvons constater qu'aux mois de février et mars l'influence du milieu édaphique sur la croissance est très marquée. A la fin de l'hiver, dans les terrains où apparaissent Schoenus nigricans et Carex flacca, le sol est saturé (les sondes de Bouyoucos indiquent 100, la valeur maximale) et l'eau stagne dans les anciennes cuvettes de plantation. L'hydromorphie retarde le démarrage de l'élongation ou tout au moins entraîne une diminution de la vitesse de croissance les premiers mois. En fait l'action différentielle des deux milieux étudiés sera plus certainement mise en évidence par l'étude comparative de l'évolution des vitesses de croissance.

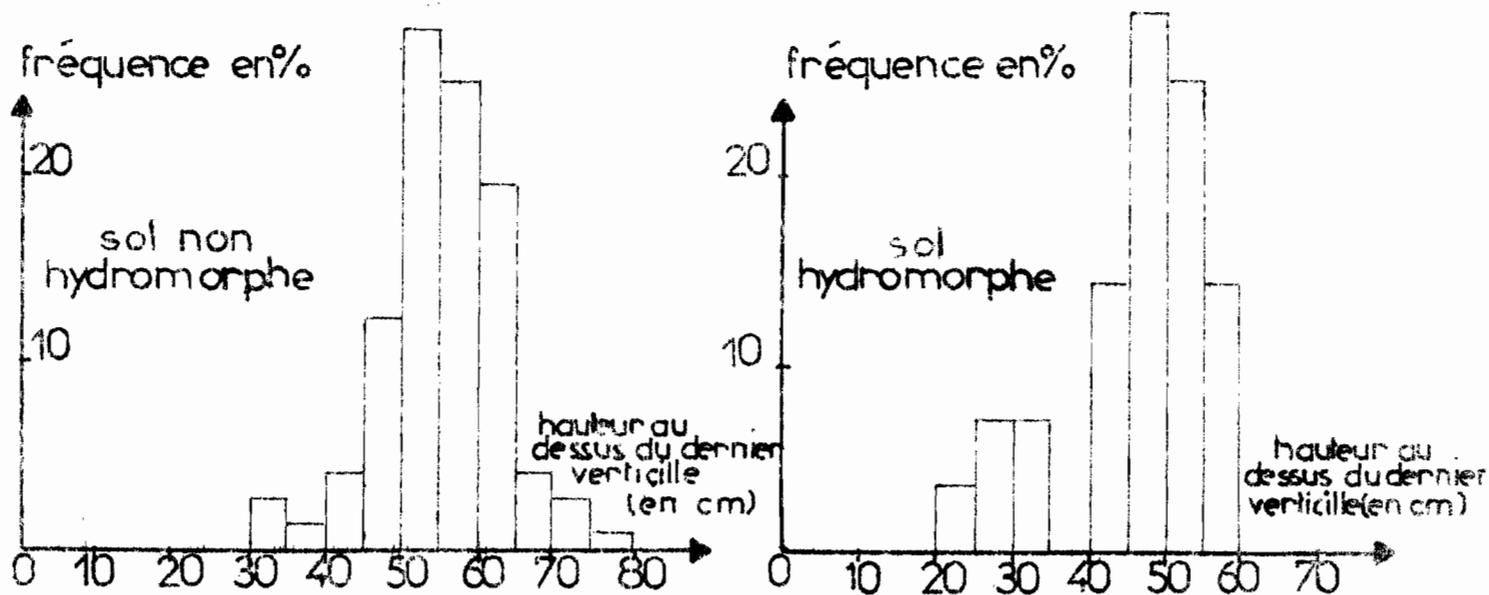


Fig 3 longueur de la pousse annuelle (en cm) en fonction du milieu édaphique (Pinus pinea L.)

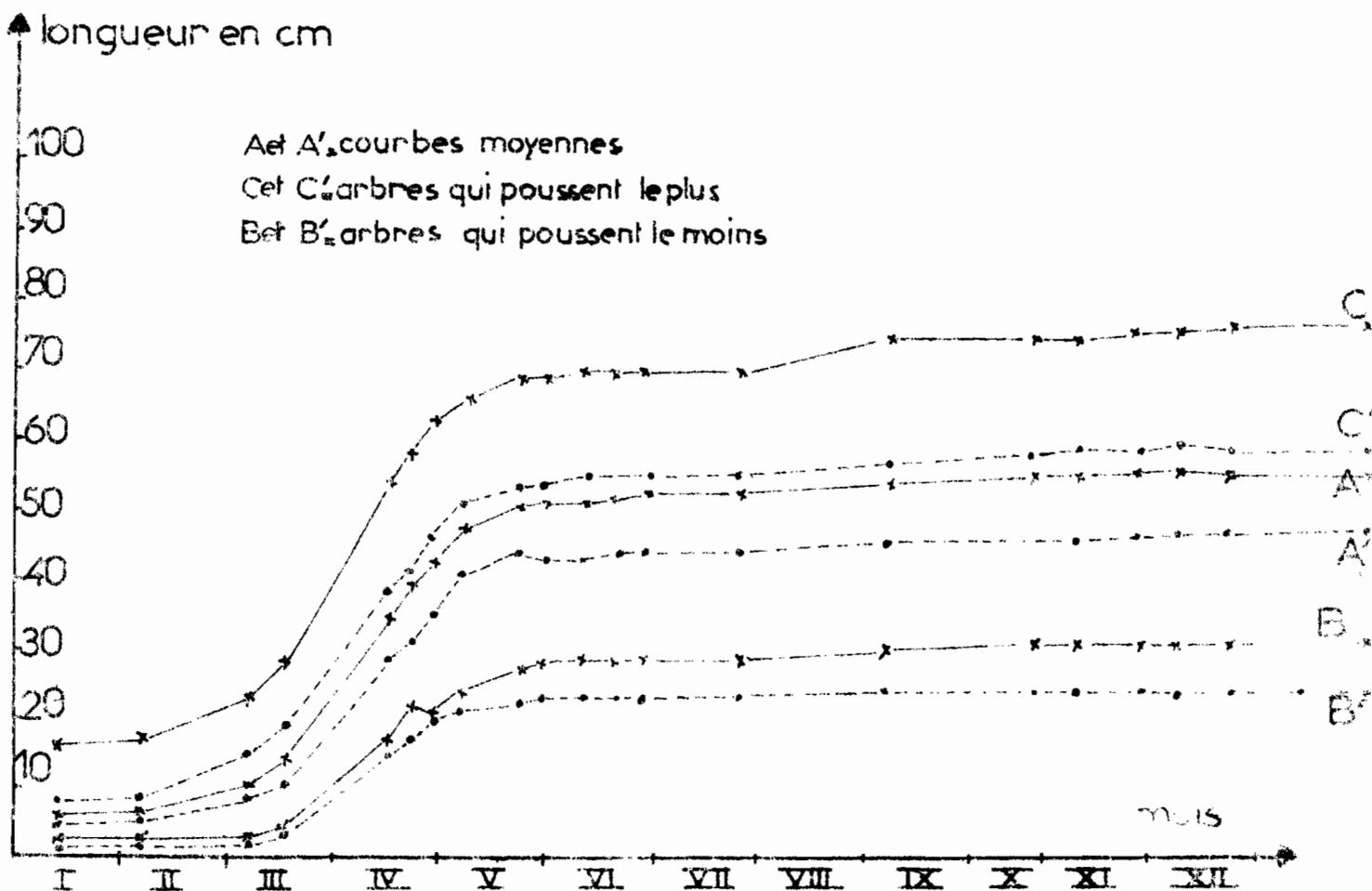


Fig 4 courbes de croissance cumulées en hauteur (en cm) au cours de l'année 1968 - A-B-C courbes en sol non hydromorphe.
- A'-B'-C' courbes en sol hydromorphe.

On remarque que la longueur de la pousse terminale annuelle est toujours inférieure pour les arbres poussant en sol hydromorphique. L'étude du polygone des fréquences des hauteurs au-dessus du dernier verticille (fig. 3) permet de constater que dans ce dernier milieu, la moyenne est significativement plus faible par suite de l'absence d'arbres très vigoureux et de la présence d'une quantité non négligeable d'individus très chétifs.

1-2 - Autres pins

L'étude de la croissance en hauteur de P. halepensis, P. pinaster et P. radiata a été réalisée en 1968 et a porté respectivement sur 86, 94 et 45 arbres (sur 100 initialement plantés). Le milieu édaphique est relativement homogène pour tous ces placeaux où les zones hydromorphes sont très limitées. P. radiata se caractérise donc par une très forte mortalité, il est également très fortement attaqué par des phytophages telles les chenilles processionnaires.

Sur la figure 5 est indiquée l'élongation de la pousse terminale des quatre pins en fonction du temps. On voit apparaître immédiatement les différences de comportement existant entre ces espèces :

- Les courbes sont également sigmoïdales et si l'on peut retrouver les trois phases décrites lors de l'étude de l'élongation de P. pinea, l'importance de chacune d'elles varie considérablement. Chez P. halepensis la période de démarrage est de très courte durée alors que la phase de croissance active s'étend sur six mois environ (mi-janvier à mi-juillet); le palier marquant la fin de la croissance est obtenu tardivement (au mois de septembre). C'est pour P. radiata que la période d'élongation active est la plus réduite.

- Les longueurs moyennes de la pousse terminale annuelle diffèrent d'une espèce à une autre comme le montre le tableau 2 :

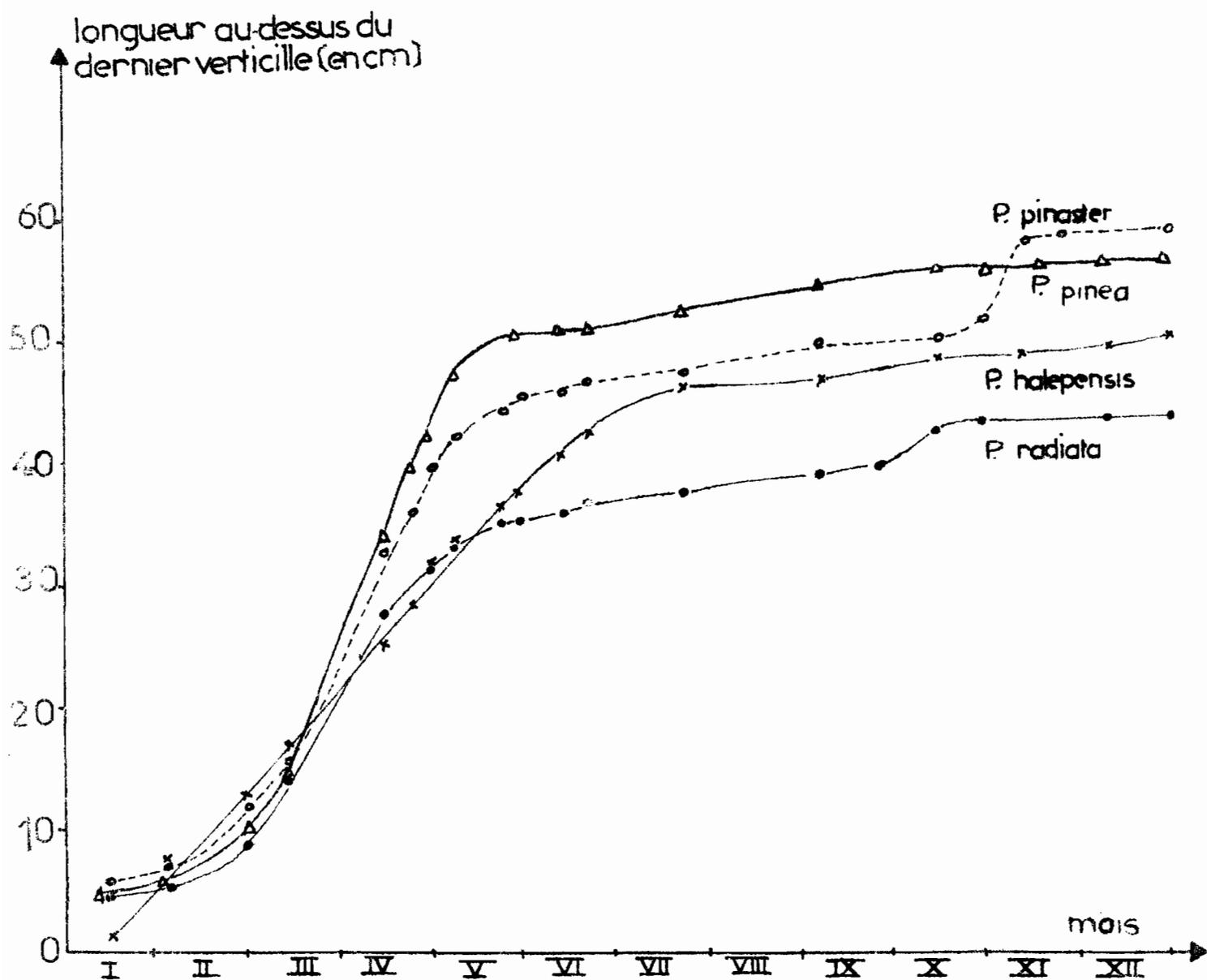


Fig 5 courbe moyenne de croissance cumulée en hauteur (exprimée en cm) de la pousse terminale de quatre espèces de pins

Tableau 2

Longueur moyenne de la pousse terminale annuelle pour les quatre espèces étudiées.

Espèces	pousse moyenne annuelle		
	longueur en cm \bar{m}	écart-type σ	σ/\bar{m}
Pinus pinea	52,0	8,3	0,16
Pinus halepensis	47,4	14,4	0,30
Pinus pinaster	47,5	12,2	0,26
Pinus radiata	37,4	18,7	0,50

- P. halepensis et P. pinaster ont des pousses terminales annuelles significativement plus courtes que celles de P. pinea (seuil 0,05) et significativement plus longues que celles de P. radiata (seuil 0,01).

- P. radiata est le premier à installer son bourgeon terminal dès la fin du mois de septembre. Pour P. halepensis l'arrêt de la végétation est de très courte durée puisque au début du mois d'octobre certains rameaux croissent encore et qu'à la fin du même mois, apparaît un bourgeon terminal de taille d'ailleurs fort réduite ($1,5 \pm 0,7$ cm en 1968). Chez P. pinaster ce bourgeon terminal est plus développé que les bourgeons latéraux qui l'entourent (ce qui l'oppose à P. pinea). Le tableau 3 ci-dessous donne la longueur moyenne du bourgeon terminal pour les quatre variétés de pins : nous constatons qu'il est le plus petit chez P. halepensis et le plus grand chez P. pinea.

Tableau 3

Longueur moyenne (et écart-type) du bourgeon terminal mis en place à l'automne pour les 4 espèces de pins en 1968.

espèces	bourgeon terminal		
	longueur moyenne en cm \bar{m}	écart-type σ	σ/\bar{m}
<i>Pinus pinea</i>	6,1	2,0	0,33
<i>Pinus halepensis</i>	1,5	0,7	0,47
<i>Pinus radiata</i>	5,1	4,5	0,88
<i>Pinus pinaster</i>	5,9	1,6	0,37

Nous remarquons d'ores et déjà la grande hétérogénéité existant dans la population de *P. radiata*. En effet chez certains individus, le bourgeon terminal est de faible dimension (1 à 2 centimètres) alors que chez d'autres il peut atteindre 14, 16 et même 20 cm, ce qui se traduit par un coefficient de dispersion très important (0,88 en 1968).

Nos observations phénologiques permettent de mettre également en évidence certains autres caractères. Ainsi, le pin d'Alep possède un stade juvénile de courte durée puisque les premières inflorescences apparaissent quatre ans après la plantation. Les fleurs femelles sont nombreuses en hiver et les fleurs mâles libèrent leur pollenne en très grande quantité. Il peut donner deux verticilles de fleurs la même année sur la pousse terminale : il y a donc plusieurs cycles morphogénétiques préorganisés sur une pousse annuelle. Selon DEBAZAC (1966) ce phénomène se retrouve assez fréquemment chez certains pins américains comme *P. banksiana* Lamb., *P. contorta* Dougl., *P. rigida* Mill. et *P. echinata* Mill. ainsi que chez tous les pins du groupe *halepensis*, soit *P. halepensis* Mill., *P. brutia* Ten., *P. eldarica* Medw. OWSTON (1968) remarque une morphologie analogue pour *Pinus strobus* L.

P. pinaster présente lui aussi généralement deux pousses annuelles, mais dans son cas, la seconde élongation porte sur des structures nouvellement organisées. Rien dans la morphologie externe du bourgeon terminal ne permet de prévoir cette évolution ultérieure (DEBAZAC, 1966). Aussi le mouvement d'allongement ne subit pas de ralentissement et la courbe totale de croissance reste une sigmoïde. DEBAZAC constate que les seconds cycles sont toujours plus courts que les premiers, mais il remarque également que sur le rameau principal, à des pousses bicycliques peuvent succéder, vraisemblablement suivant les conditions climatiques, des pousses monocycliques, et inversement.

P. radiata quant à lui, présente en ce qui concerne les modalités de la croissance, les mêmes caractéristiques que P. pinea, c'est-à-dire un seul cycle morphogénétique préorganisé sur une pousse annuelle.

2°) Etude de la dispersion

L'étude du coefficient de dispersion de la hauteur des pousses terminales, à un instant donné, permet de tester l'homogénéité du peuplement. L'évolution de ce coefficient (σ / \bar{m} où σ représente l'écart-type et \bar{m} la hauteur moyenne de la pousse) au cours de l'année permet d'apprécier la réponse de la population aux conditions du milieu extérieur.

La figure 6 montre, comment a évolué au cours de la période de croissance en 1968, ce coefficient de dispersion calculé en distinguant dans le cas de P. pinea les deux milieux édaphiques.

2-1 - Pinus pinea L.

- Ce coefficient est plus élevé, quel que soit le milieu édaphique, au mois de janvier qu'au mois de juin. La dispersion est importante au début de l'hiver, à une époque où l'élongation n'a pas encore débuté. Il y a donc une grande hétérogénéité en ce qui concerne les longueurs des bourgeons terminaux mis en place à l'automne précédent. Cette hétérogénéité se retrouve en février au moment du démarrage de la croissance.

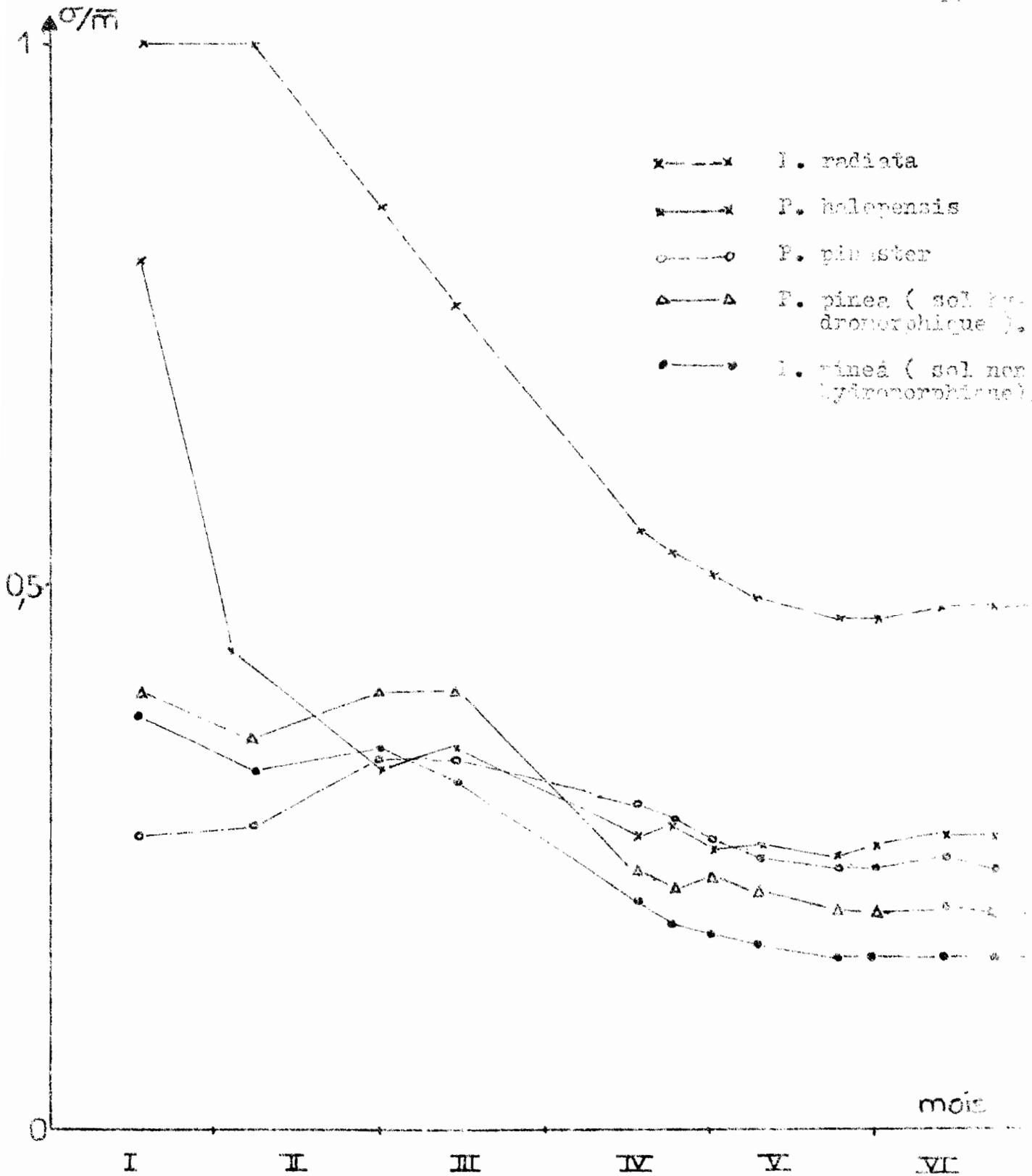


Fig 6 évolution du coefficient de dispersion des allongements pour quatre espèces de pins au cours de la période de croissance

- le coefficient évolue très parallèlement d'un milieu à l'autre, mais il est toujours plus faible pour les arbres poussant en zones sans hydromorphie. On peut alors penser soit que le pin pignon est mieux adapté à ces terrains où il forme une population relativement homogène, soit que les valeurs plus importantes du coefficient de dispersion pour les arbres installés dans les zones à hydromorphie élevée traduisent l'hétérogénéité même de ces sols.

2-2 - P. halepensis

Le pin d'Alep présente beaucoup plus d'hétérogénéité au cours de l'hiver, c'est-à-dire au moment du démarrage de la croissance, qu'au printemps puisque le coefficient de dispersion varie dans le rapport de 3 à 1 entre les mois de janvier et juin.

2-3 - P. pinaster

Il présente une assez grande homogénéité tout au long de la période de croissance. Son comportement révèle une grande stabilité, et avec P. pinea, il semble être un des mieux adaptés aux conditions météorologiques de la région, essentiellement aux mois de janvier et février.

2-4 - P. radiata

Cette espèce présente continuellement un coefficient de dispersion élevé, ce qui pourrait s'expliquer soit par une grande hétérogénéité au niveau génétique, soit par une mauvaise adaptation aux conditions climatiques de la Tunisie du Nord. En effet, dans son aire naturelle, le littoral californien, le climat diffère considérablement de celui de Zerniza non pas du point de vue thermique mais en ce qui concerne les précipitations; celles-ci sont en hiver généralement supérieures en Tunisie où elles ont atteint 562 millimètres en 1967, 446 mm en 1968 et 538 mm en 1969 alors qu'en Californie elles varient entre 300 à 450 millimètres (LINDSAY, 1937). En été, sur la côte Ouest des U. S. A. , l'humidité atmosphérique est toujours élevée par suite de la présence d'importants

brouillards, ceci peut expliquer qu'il soit mal adapté aux conditions extérieures de la sécheresse estivale de Zerniza.

P. pinea et P. pinaster forment donc les peuplements les plus homogènes : puisque pour ces deux pins les coefficients de dispersion relatifs à l'allongement en hauteur sont faibles alors qu'ils sont très élevés pour les deux autres espèces considérées.

3°) Elongation au cours de deux années successives.

La comparaison des courbes moyennes de croissance obtenues au cours de deux années consécutives en 1967 et en 1968 (figures 7) montre que :

- les longueurs moyennes du bourgeon initial ne diffèrent pas significativement au cours des deux années considérées.

- l'allongement de l'axe principal est assez identique d'une année à l'autre pour P. pinea, P. pinaster et P. radiata. Ce phénomène a déjà été observé sur de nombreuses espèces de pins depuis fort longtemps par des forestiers et dès 1922, HILEY et CUNLIFFE mentionnent des résultats analogues. Cependant, dans le cas de P. halepensis, si l'allure générale des courbes reste identique, la pousse de 1967 est significativement plus faible ($32,2 \pm 10,9$ centimètres) que celle de 1968 ($47,5 \pm 14,0$ centimètres). Du point de vue écologique, le comportement de P. halepensis diffère de celui des trois autres espèces : il mériterait d'être étudié au cours de plusieurs années successives.

- A l'exception de P. halepensis, les valeurs moyennes absolues de l'élongation n'apparaissent pas significativement différentes, pour une espèce donnée, d'une année à l'autre. Si l'on compare, dans le cas de P. pinea, les valeurs individuelles de l'allongement en 1967 et en 1968, on constate que 60 % des arbres forment des pousses annuelles qui en valeur absolue ne diffèrent pas de plus de 5 centimètres, 28 % ont de 6 à 10 centimètres de différence et 12 % plus de 10 centimètres d'écart. Le tableau 4 ci-dessous donne la hauteur de la pousse annuelle en distinguant les deux milieux, et ce pour trois années successives.

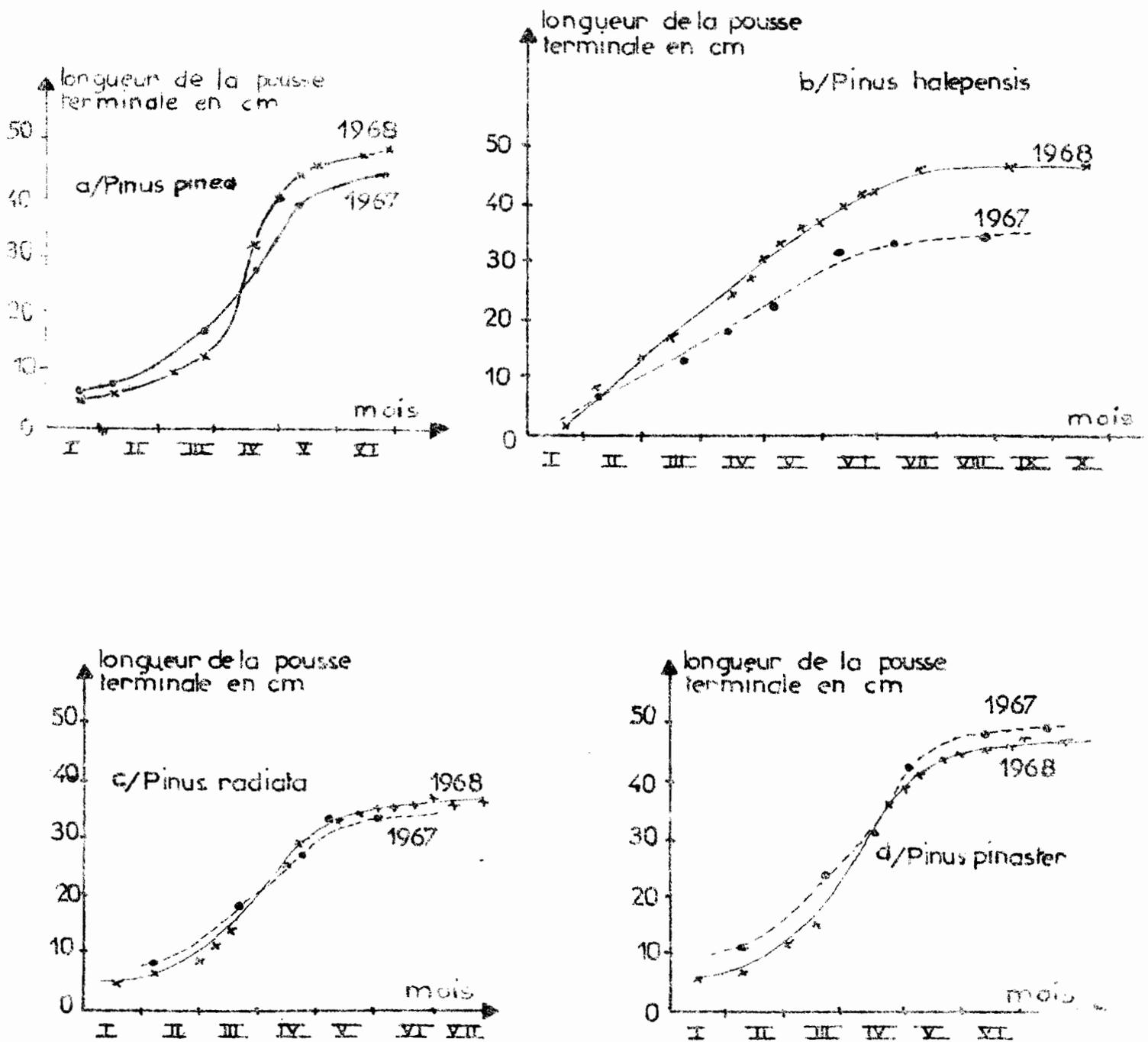


Fig. 7 comparaison des croissances cumulées en hauteur
au cours de deux années successives pour 4
espèces de pins

Tableau 4

Hauteur de la pousse annuelle exprimée en centimètres de P. pinea
(moyenne, écart type et coefficient de dispersion).

année	1967			1968			1969		
	\bar{m}	σ	σ/\bar{m}	\bar{m}	σ	σ/\bar{m}	\bar{m}	σ	σ/\bar{m}
sol non hydromorphique	51,4	9,4	0,18	52,0	8,3	0,16	50,0	6,5	0,13
sol hydromorphique	38,6	10,5	0,27	44,0	8,6	0,20	40,8	7,8	0,19

L'étude du coefficient de dispersion confirme les résultats précédents : la croissance en longueur est toujours plus homogène sur sol non hydromorphique et ce, pour les trois années considérées. On constate également que, quelque soit le milieu édaphique, l'hétérogénéité du peuplement diminue au fur et à mesure que les arbres vieillissent, ce qui se traduit par une baisse régulière du coefficient de dispersion de 1967 à 1969.

4°) Influence de la longueur du bourgeon initial sur l'élongation annuelle

4-1 - P. pinea

Chez P. pinea, 88 % des bourgeons mesurent de 3 à 8 cm.

Si on étudie en sol hydromorphique la croissance réelle (longueur finale atteinte (Lf) - longueur du bourgeon initial (Li)) en fonction de la longueur du bourgeon initial, on obtient un nuage de points. Si par contre, on porte toujours en fonction de la longueur du bourgeon initial (Li) le rapport

$$\frac{\text{Longueur finale atteinte} - \text{Longueur du bourgeon initial}}{\text{Longueur du bourgeon initial}}$$

les points semblent se répartir selon une hyperbole (cf. fig. 8). Aussi sur la fig. 9 a-t-on tracé l'évolution de ce rapport $\frac{Lf - Li}{Li}$ en fonction de l'inverse

de la longueur du bourgeon initial ($\frac{1}{Li}$). A l'exception des petits bourgeons (ceux inférieurs à 2,5 cm et qui ne représentent en sol non hydromorphe que 3 % de la population), nous voyons que nous obtenons une relation linéaire qui peut s'écrire :

$$\frac{Lf - Li}{Li} = \frac{40,0}{Li} + 3,2$$

$$Lf - Li = 3,2 Li + 40,0$$

$$Lf = 4,2 Li + 40,0$$

La longueur finale atteinte par la pousse terminale est donc directement fonction de la longueur du bourgeon initié dès l'automne précédent.

En sol hydromorphe, le nombre de petits bourgeons est plus élevé puisqu'il représente 18 % des individus, mais pour les autres nous trouvons une relation de la même forme que la précédente et qui s'écrit

$$Lf = 2,6 Li + 32,4$$

Pour un bourgeon initial de longueur donnée, la pousse l'année suivante sera donc plus importante en zone sans hydromorphie qu'en sol hydromorphe.

4-2 - Dans le cas de P. halepensis, 91 % des bourgeons initiaux ont entre 0,5 et 2,5 cm de longueur. Pour ceux-ci, si on calcule une relation entre la longueur finale de la pousse terminale et celle du bourgeon initial on a une relation linéaire qui s'écrit :

$$\frac{Lf - Li}{Li} = \frac{29,4}{Li} + 12,8$$

d'où $Lf = 13,8 Li + 29,4$ (fig. 9)

Cette relation n'est plus vraie pour les bourgeons de taille égale ou supérieure à trois centimètres et qui ne représentent que 9 % de la population.

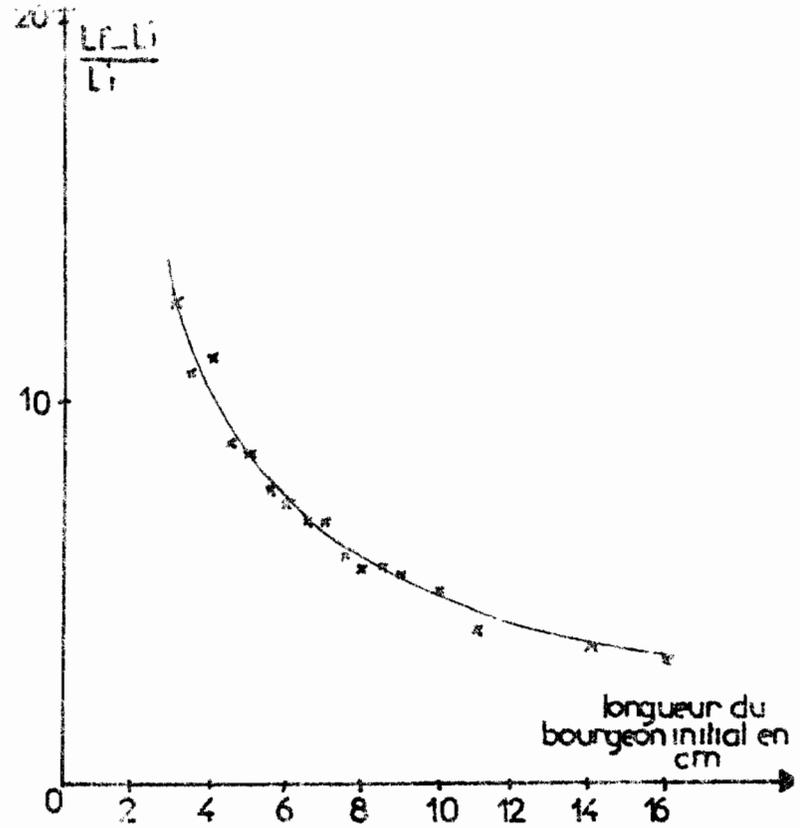


Fig 8 évolution du rapport $\frac{Lf - Li}{Li}$ en fonction de la longueur Li du bourgeon initial (en sol non hydromorphe)

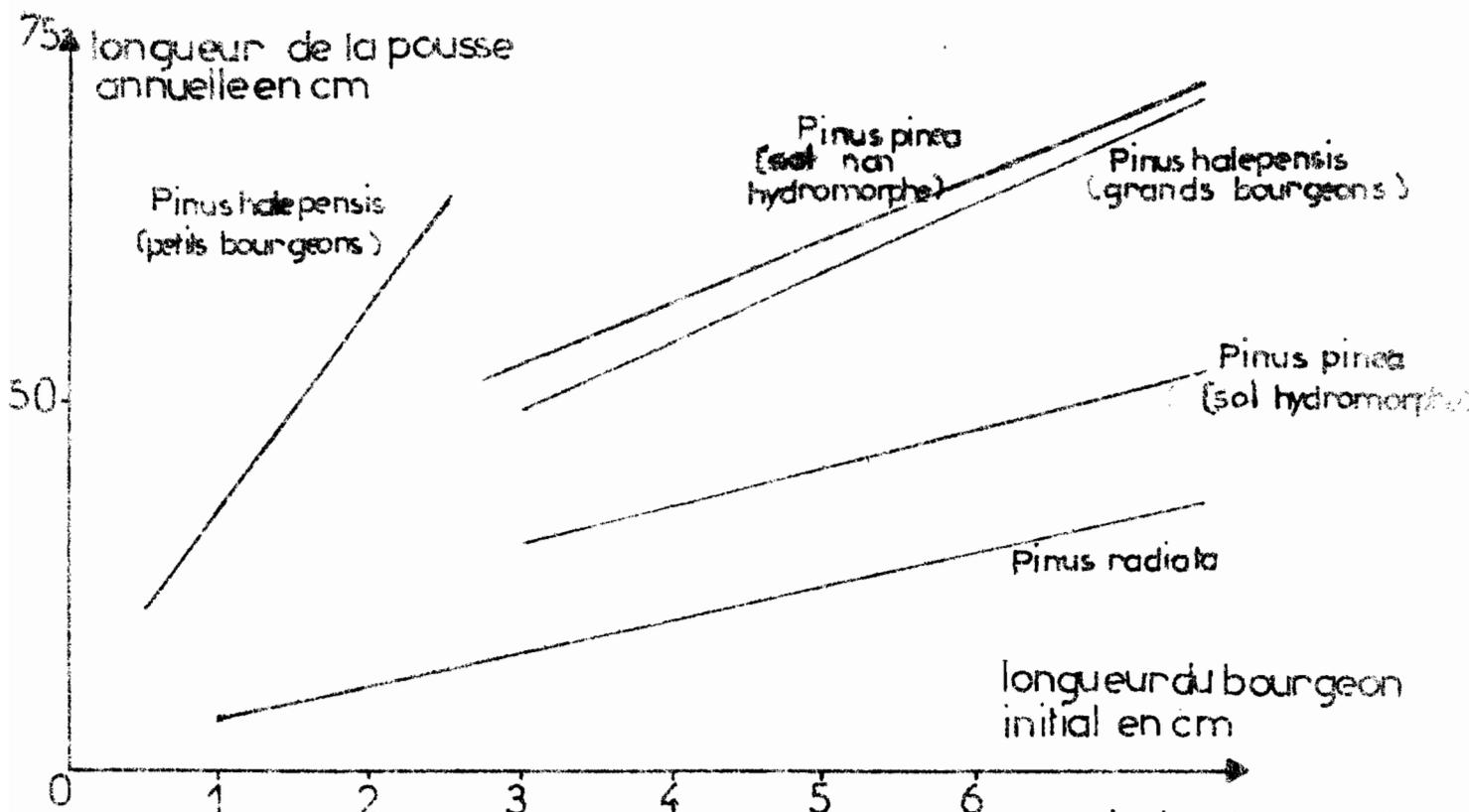


Fig 9 relation entre la longueur du bourgeon initial et la hauteur de la pousse terminale

On a alors :

$$L_f = 4,6 L_i + 35,4$$

4-3 - Pour P. radiata la relation obtenue est analogue et s'écrit :

$$L_f = 2,2 L_i + 26,3 \quad (\text{fig. 9})$$

Pour ces pins, comme pour P. pinea, la taille du bourgeon initial influence donc sur la longueur de la pousse terminale au printemps suivant.

4-4 - Il n'en est pas de même pour P. Pinaster. En effet, dans ce cas l'équation de la droite de régression est

$$L_f = 0,21 L_i + 4,8$$

mais le coefficient angulaire n'est pas significativement différent de zéro, et la droite n'est donc pas significativement différente d'une parallèle à l'axe des abscisses. Quelle que soit la taille du bourgeon initial, celle-ci n'a aucune influence sur la longueur de la pousse terminale.

5°) Influence de la hauteur de la pousse annuelle sur la longueur du bourgeon initial installé l'automne suivant.

5-1 - P. pinea

La longueur du bourgeon terminal initié à l'automne semble directement liée comme le montre la figure 10, à la longueur de la pousse terminale du printemps précédent. Plus cette dernière est grande plus la taille du bourgeon sera importante.

En appelant L_i la longueur du bourgeon mis en place l'année n , et L_f celle de la pousse de l'année $n-1$, on a pu calculer les droites de régression suivantes :

$$n = 1968 \quad L_i = 0,13 L_f - 0,4 \quad (\text{le coefficient de corrélation } r \text{ est alors de } 0,69)$$

$$n = 1969 \quad L_i = 0,12 L_f - 0,4 \quad (\text{avec } r = 0,72).$$

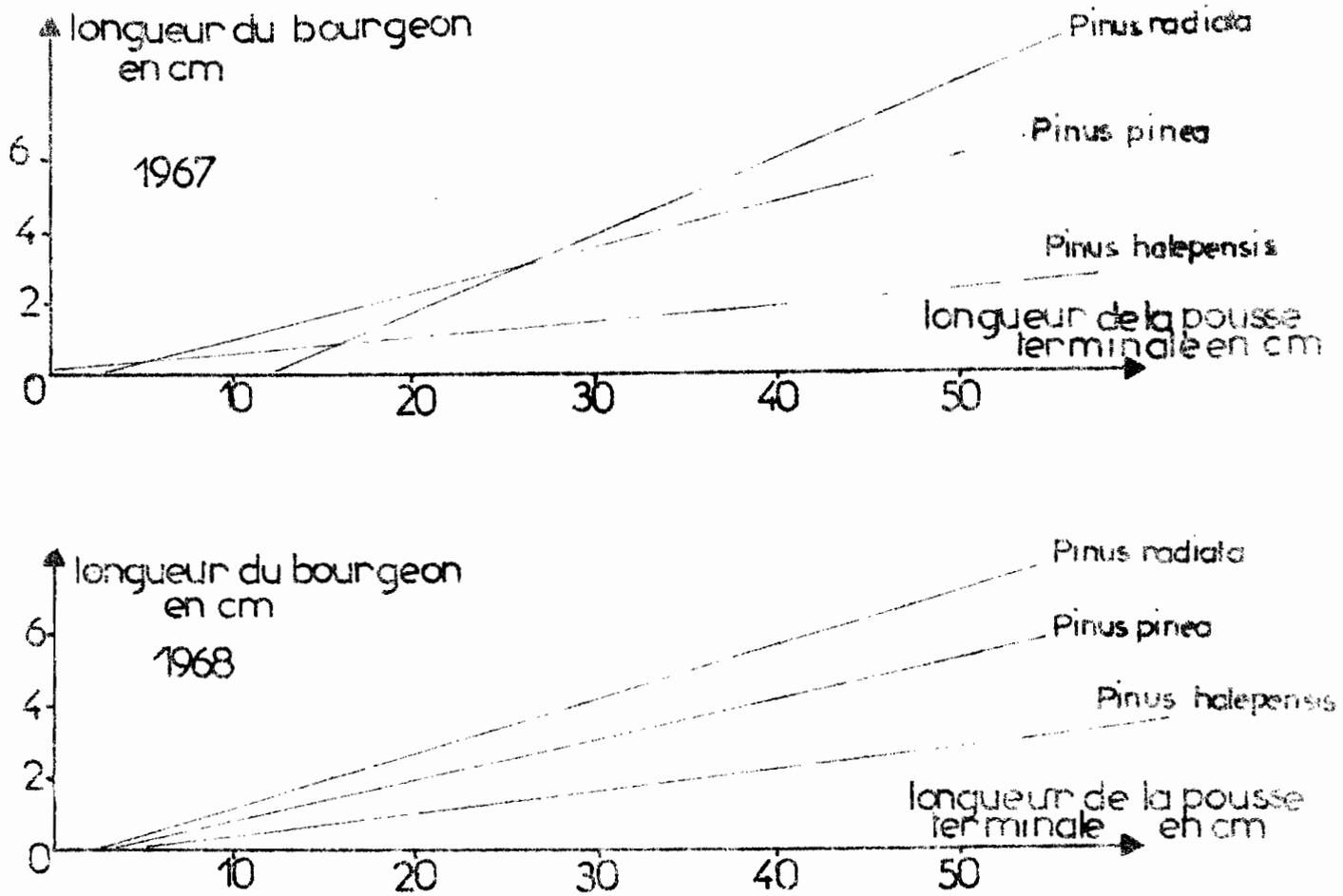


Fig 10 relation entre la hauteur de la pousse terminale et la longueur du bourgeon initié à l'automne suivant au cours de deux années successives

5-2 - Pour P. halepensis et P. radiata, on trouve une relation analogue (figure 10). On a également pu calculer au cours de deux années successives (1967 et 1968) la relation liant ces deux grandeurs.

Les droites de régression trouvées s'écrivent :

- <u>P. halepensis</u> (1967)	$Li = 0,05 Lf - 0,2$	avec $r = 0,70$
- <u>P. halepensis</u> (1968)	$Li = 0,06 Lf - 0,2$	avec $r = 0,77$
- <u>P. radiata</u> (1967)	$Li = 0,21 Lf - 2,4$	avec $r = 0,66$
- <u>P. radiata</u> (1968)	$Li = 0,15 Lf - 0,3$	avec $r = 0,83$

où r est la valeur du coefficient de corrélation.

On note que le coefficient angulaire est trois à quatre fois plus élevé pour P. radiata que pour P. halepensis. Pour une pousse terminale de longueur donnée, le premier initie des bourgeons de taille plus importante.

5-3 - Il n'en est pas de même pour P. pinaster dont les droites de régression ont pour équation :

- en 1967 :	$Li = 0,09 Lf + 1,7$
- en 1968 :	$Li = 0,11 Lf + 2,8$

mais les pentes de ces droites ne sont pas significativement différentes de zéro, c'est-à-dire qu'elles ne sont pas significativement différentes de parallèles à l'axe des abscisses. La longueur du bourgeon mis en place à l'automne est indépendante de celle de la pousse du printemps précédent.

Pour les trois premiers pins étudiés, ce sont les pousses les plus grandes qui donnent naissance aux bourgeons terminaux les plus longs. Au cours des deux années considérées, les coefficients (ordonnées à l'origine et pente) des droites de régression, pour une espèce donnée, ne sont pas significativement différents. Il y a donc une grande interdépendance des cycles successifs de végétation. En effet, le bourgeon de l'année n contribue à déterminer l'allongement de la pousse terminale cette année là; celle-ci à son tour influe sur la longueur du bourgeon initié à l'automne suivant. Il serait alors intéressant dans une étape

ultérieure d'étudier au niveau morphologique et même cellulaire, la structure des bourgeons à différentes étapes de leur développement. Dans ce domaine le pin pignon présente un intérêt très particulier du fait que ses bourgeons terminaux sont de grande taille.

Chez P. pinaster les cycles successifs de végétation apparaissent comme indépendants les uns des autres.

6°) Période de croissance

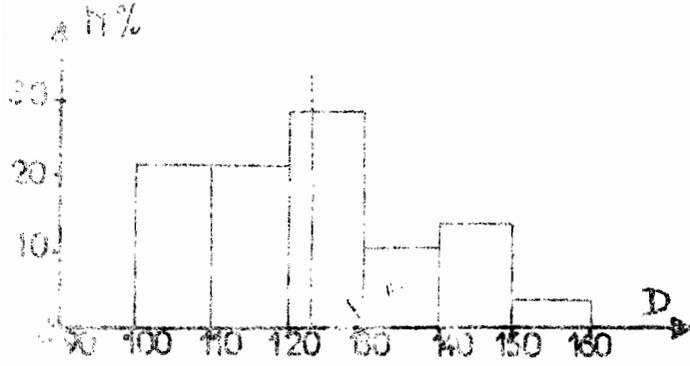
6-1 - Durée

Des quatre pins étudiés, P. halepensis présente la période de croissance la plus étalée et la plus grande hétérogénéité d'un individu à un autre. La durée moyenne s'élève à 167 ± 41 jours, c'est-à-dire que l'arbre croît en hauteur pendant plus de six mois. Notons que 7 % des individus poussent encore entre 220 et 260 jours, c'est-à-dire pendant huit mois et plus. L'étalement de cette période de croissance est surtout dû à une croissance tardive puisque certains arbres ne stoppent tout allongement qu'en septembre. P. halepensis possède donc une remarquable capacité à supporter la sécheresse estivale. STANSKY (1963) et PHARIS (1966) notent des résultats semblables pour quatre espèces de pins : ils constatent qu'au cours de l'été la teneur en eau des feuilles peut être réduite de moitié. L'élongation de la pousse terminale s'étalant sur une grande période, nos mesures (surtout à partir de la fin du mois de juin) n'ont pas été suffisamment nombreuses, et nous n'avons pas pu noter avec précision les dates d'arrêt de la croissance, ceci explique l'importance anormalement élevée des classes choisies (40 jours) (fig. 11).

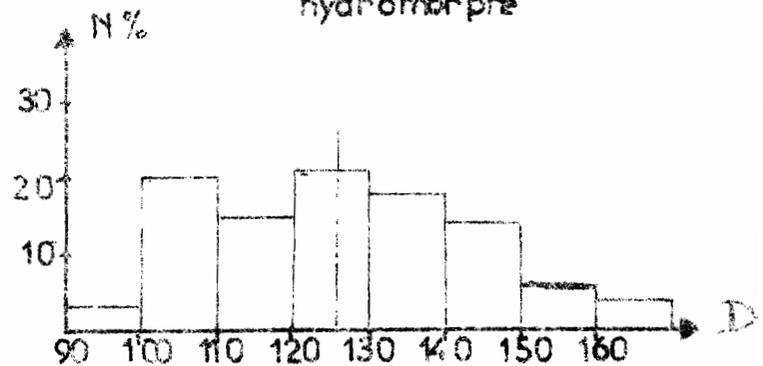
Pour P. pinea, en 1968, la période moyenne de croissance s'est étalée sur 126 jours (avec un écart type $\sigma = 17$ jours) en sol non hydromorphique et sur 123 jours ($\sigma = 14$ jours) en sol hydromorphique. L'hydromorphie du sol ne semble pas intervenir car les durées de période d'élongation ne sont pas significativement différentes. La figure 11 permet de noter que les variations d'un individu à un autre restent très importantes puisque, dans un milieu donné, les durées de la période de croissance peuvent varier du simple au double.

Pinus pinea

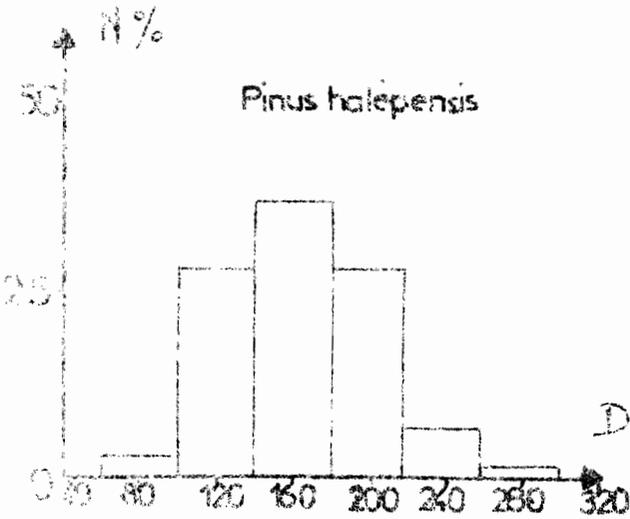
a/ sol hydromorphe



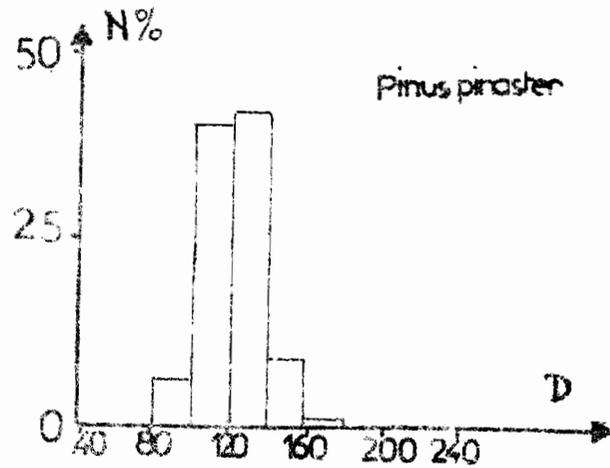
b/ sol non hydromorphe



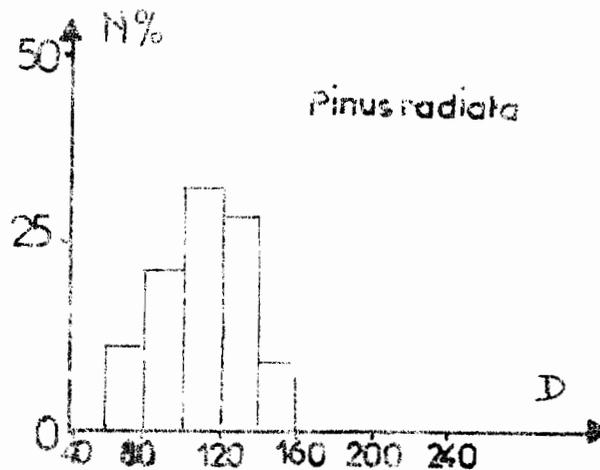
Pinus halepensis



Pinus pinaster



Pinus radiata

Fig 11 durée de la période de croissance

D = durée de la période de croissance (en jours)

N% = nombre d'individus en%

P. pinaster et P. radiata se rapprochent davantage du précédent puisque leurs périodes de croissance atteignent respectivement 122 ± 16 jours et 109 ± 22 jours.

L'essentiel de la croissance, soit 80 % de l'élongation moyenne annuelle a lieu en 142 jours pour P. halepensis (soit une durée analogue à celles mentionnées par KRAMER (1958) pour les pins du Sud des Etats-Unis); en 64 jours pour P. pinea, 76 jours pour P. pinaster et 85 jours pour P. radiata.

Ces résultats confirment donc ce que nous avons constaté en observant les courbes cumulées de croissance en hauteur. A l'exception du pin d'Alep qui croît longtemps, les trois autres pins sont à cycle relativement court; c'est ce qu'illustre la fig. 11. P. pinaster forme une population relativement homogène puisque 82 % des individus croissent pendant une période allant de 100 à 140 jours. La dispersion est déjà plus importante pour P. radiata où 60 % seulement des pins poussent pendant le même laps de temps, et elle est considérable pour P. halepensis.

6-2 - Influence de la durée de la période de croissance sur la longueur de la pousse annuelle.

Dans le cas de P. pinea et quel que soit le milieu édaphique considéré, la durée de la période de croissance ne semble pas avoir d'influence significative sur la longueur de la pousse annuelle (tableau 5).

Tableau 5

Relation entre la période de croissance (en jours) et la longueur de la pousse terminale (en cm) pour P. pinea.

Période de croissance (en jours)	Longueur finale atteinte en cm	
	moyenne	écart type
90 - 109	50,4	9,2
110 - 129	50,0	6,5
130 - 149	53,4	7,7
150 - 169	53,9	8,7

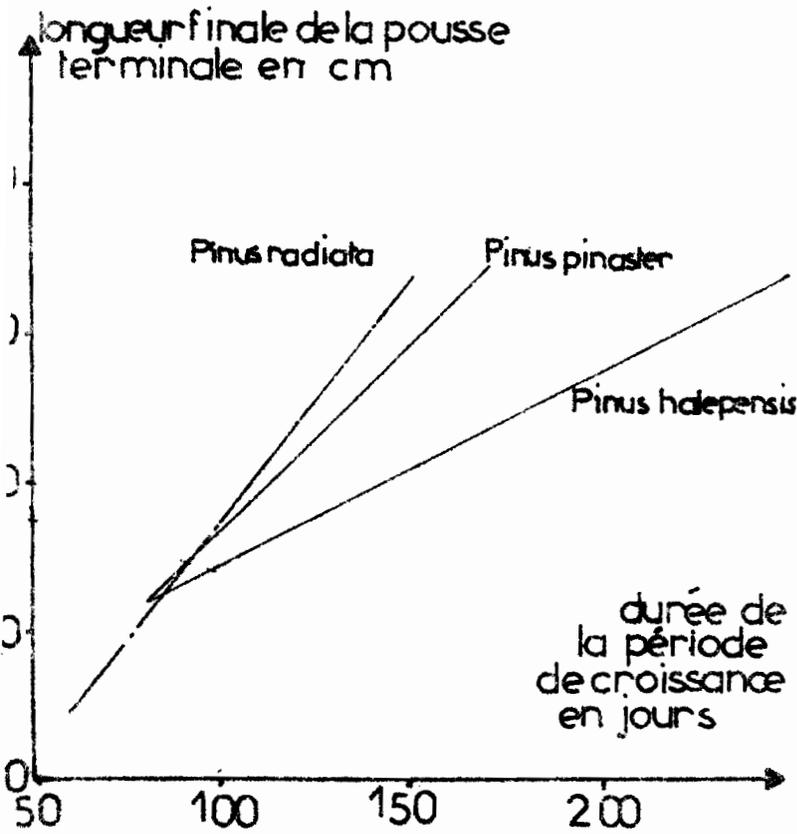


Fig 12 relation entre la longueur finale de la pousse terminale et la durée de la période de croissance pour trois espèces de pins en 1968

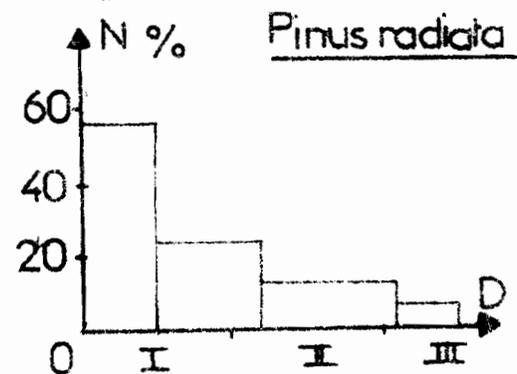
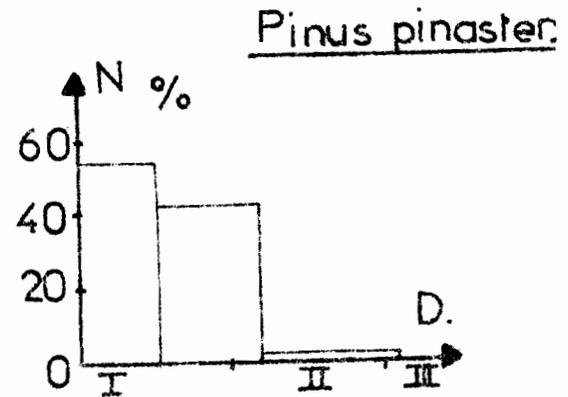
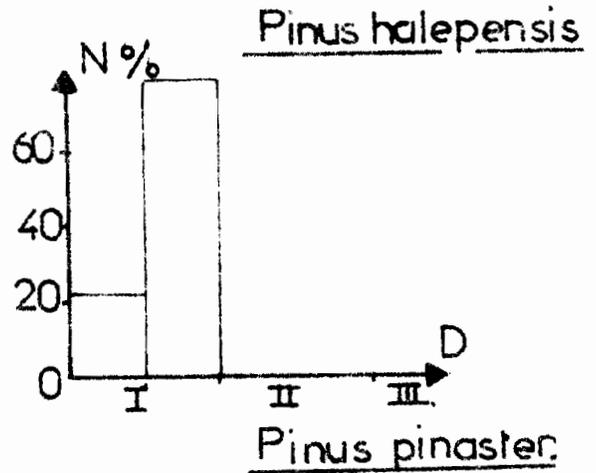
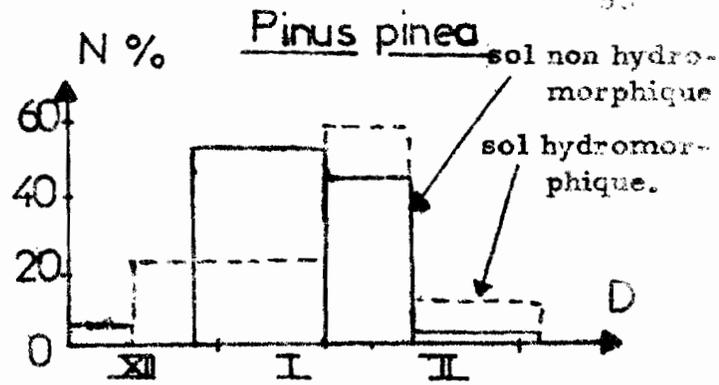


Fig 13 départ de la croissance pour les quatre espèces de pin étudiées

D = Date de départ de la croissance

N% = nombre d'individus qui démarrent en %

Par contre, pour les trois autres espèces de pin, la longueur annuelle de la pousse terminale dépend de la durée de la période de croissance. Plus cette dernière s'étend, et plus les rameaux terminaux sont de grande taille. On trouve une relation linéaire et les droites de régression ont pour équation (si x est la durée de la période de croissance et L_f la longueur finale atteinte) (figure 12) :

- P. halepensis $L_f = 0,26 x + 2,4$ ($r = 0,75$)

- P. pinaster $L_f = 0,51 x - 17,2$ ($r = 0,77$)

- P. radiata $L_f = 0,64 x - 30,0$ ($r = 0,71$)

On donne entre parenthèses la valeur du coefficient de corrélation r .

7°) Démarrage de la croissance

7-1 - Date de départ

Le démarrage de la croissance a été suivi au cours de deux hivers successifs 1967-1968 et 1968-1969. L'élongation de la pousse terminale était considérée comme ayant débuté quand, entre deux mesures consécutives, l'allongement atteignait au moins 1 centimètre. La figure 13 indique le pourcentage de pousses qui entrent en croissance, en tenant compte pour P. pinea des deux milieux préalablement décrits.

Pour le pin pignon, on constate que :

- si on calcule les dates moyennes de démarrage de la croissance (voir tableau 6), pour un milieu donné, ces dernières sont significativement différentes d'une année à l'autre (seuil 0,01).

Tableau 6

Dates moyennes de démarrage établies en 1967-1968 et 1968-1969 en fonction des deux milieux édaphiques distingués.

	1967-1968		1968-1969	
	non hydromorphe	hydromorphe	non hydrom.	hydrom.
date de démarrage	27 janvier	30 janvier	5 février	9 février

- l'hydromorphie ne joue pas un rôle prépondérant puisque les départs de croissance ne diffèrent pas significativement d'un milieu à l'autre.

- le démarrage de la croissance s'étend sur 70 jours en 1967-1968 et 98 jours en 1968-1969, dans le premier cas 51 % des arbres commencent à s'allonger entre le 26 décembre et le 16 janvier, c'est-à-dire en 21 jours, alors que l'année suivante 57 % des pins démarrent en moins de 22 jours, mais beaucoup plus tardivement (entre le 21 janvier et le 11 février).

Pour le pin d'Alep, nous avons déjà remarqué que l'élongation débutait très rapidement : en effet en 1968, 79 % des arbres entrent en croissance en 21 jours (entre le 16 janvier et le 6 février). Le calcul d'une date moyenne donne :

- en 1968 : départ le 2 février
- en 1969 : départ le 6 février

Ces deux dates sont significativement différentes (seuil 0,05). Le démarrage est plus tardif en 1969 qu'en 1968 comme pour P. pinea. C'est encore vrai pour P. pinaster dont la croissance commence en moyenne le 26 janvier en 1968 et le 30 janvier en 1969.

D'une façon générale le départ de la végétation est plus hétérogène en 1969 qu'en 1968 ~~comme le montre la fig. 13~~. Il semblerait donc que les conditions climatiques hivernales influent dans une certaine mesure sur la date de départ de l'élongation. Des études fines de microclimat effectuées plusieurs années successives pourraient préciser ce résultat et permettre de mieux comprendre le déterminisme de la reprise de l'allongement en hiver.

7-2 - Influence de la date de départ sur la longueur finale de la pousse annuelle.

P. pinea se comporte différemment des trois autres espèces de pin. En effet quel que soit le milieu édaphique choisi, la date de démarrage du pin pignon n'a aucune influence sur la longueur finale. Pour des arbres commençant à croître avant le 16 janvier, la pousse terminale moyenne atteint 52,0 cm ($\sigma = 7,9$ cm) alors qu'elle est de 51,7 cm ($\sigma = 7,6$ cm) pour ceux dont

nombre d'individus (N)
en%

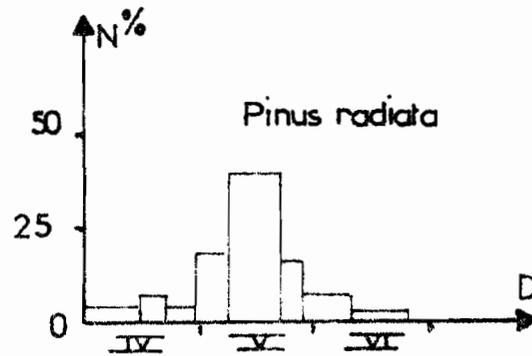
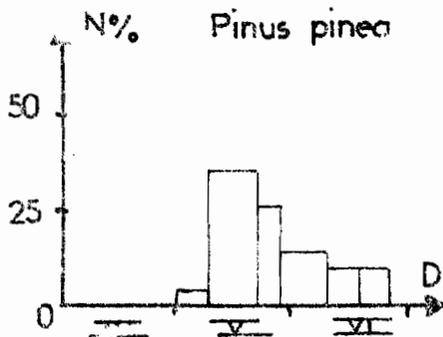
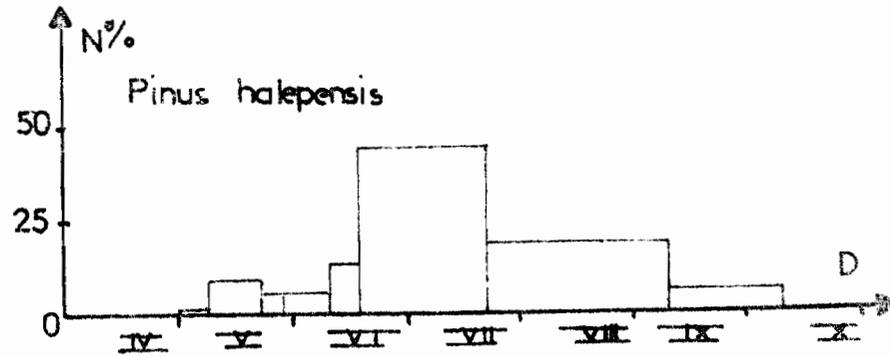
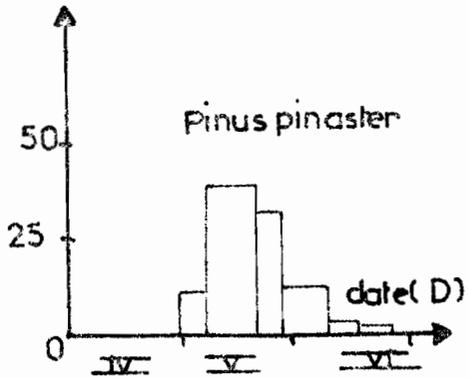


Fig 14 date moyenne d'arrêt de l'élongation en 1968 pour quatre espèces de pins

l'élongation débute entre le 16 janvier et le 6 février.

Par contre pour P. halepensis, P. pinaster et P. radiata la date de départ de l'élongation en hiver influe grandement sur la longueur de la pousse terminale comme nous pouvons le voir dans le tableau 7; les pins les plus précoces sont aussi ceux qui présentent les plus longs rameaux terminaux (entre deux dates successives, pour chaque variété de pins, les différences sont significatives) (seuil 0,05).

Tableau 7

Longueur de la pousse terminale (en centimètres) en fonction de la date de démarrage de la croissance.

date de départ espèce	31/12-16/1	16/1-6/2	6/2-29/2	29/2-14/3
P. halepensis	57,4	43,2		
P. pinaster	47,6	42,4		
P. radiata	44,2	39,1	35,0	15,0

8°) Arrêt de la croissance

8-1 - Date moyenne d'arrêt

Contrairement au départ de la croissance qui est relativement peu étalé dans le temps, l'arrêt de l'élongation de P. halepensis varie considérablement d'un individu à l'autre. Cette hétérogénéité se traduit (cf. tableau 7 bis) par un coefficient de dispersion plus important au moment de l'arrêt que du départ. En effet le 22 mai 1968, huit arbres sur 26 ne poussent déjà plus alors que quatre n'arrêtent leur allongement qu'en septembre (cf. fig. 24). La date moyenne d'arrêt se situe le 20 juillet (43 % des pins terminant leur élongation au cours de ce mois). Les trois autres pins se comportent différemment puisque l'arrêt

de croissance est plus homogène que le départ. Pour P. pinea, P. pinaster et P. radiata les dates moyennes d'arrêt se situent respectivement le 1er juin (l'arrêt de croissance s'est étalé sur cinquante jours : du 8 mai au 27 juin, mais 62 % de la population a stoppé toute élongation en 20 jours : du 8 mai au 28 mai ; ce qui explique la forte dissymétrie de polygones de fréquence de la figure 14), le 27 mai et le 19 mai. On constate de nouveau que les coefficients de dispersion pour P. radiata sont toujours anormalement élevés, ce qui confirme l'hétérogénéité génétique de cette espèce à Zerniza.

Tableau 7 bis

Dates de départ et d'arrêt de l'élongation des quatre pins étudiés (moyenne et coefficient de dispersion).

espèces	Date du départ		Date d'arrêt	
	moyenne	σ/\bar{m}	moyenne	σ/\bar{m}
P. pinea	27 janvier	0,42	1 ^{er} juin	0,21
P. halepensis	2 février	0,26	20 juillet	0,36
P. pinaster	26 janvier	0,44	27 mai	0,19
P. radiata	31 janvier	0,62	19 mai	0,51

8-2 - Influence du milieu édaphique

Si l'on calcule une date moyenne d'arrêt dans le cas de P. pinea, on s'aperçoit qu'elle est indépendante du milieu édaphique : dans les deux cas l'arrêt se situe le premier juin.

La figure 15 indique l'évolution de l'eau disponible pour la croissance au cours du temps. Celle-ci est mesurée à l'aide de sondes de Bouyoucos en plâtre et nylon placées à différentes profondeurs dans le sol. La valeur 100 correspond à la capacité au champ et la valeur zéro au point de flétrissement permanent.

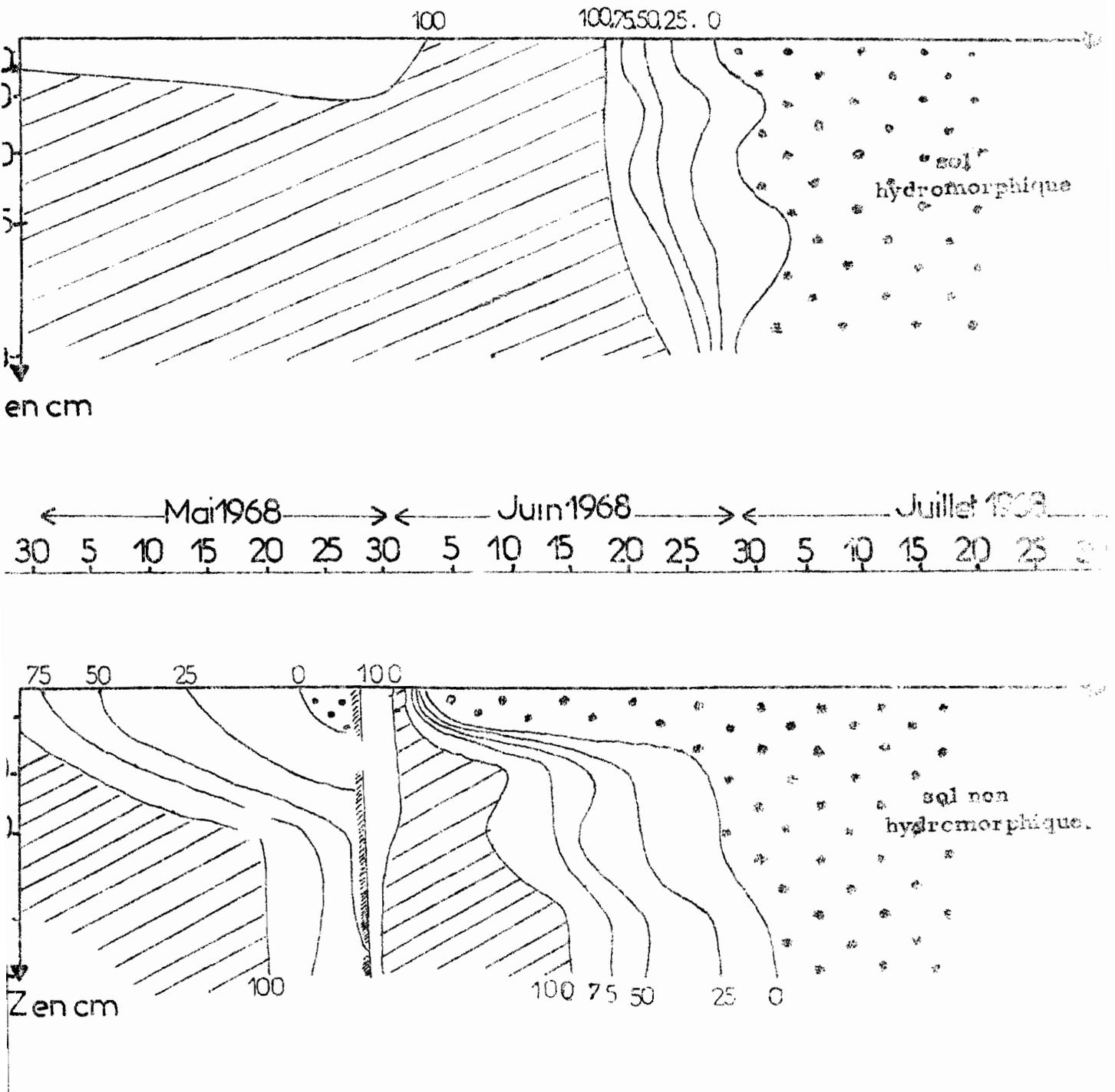


Fig 15 évolution de la quantité d'eau disponible du sol au printemps en fonction de la profondeur et du temps dans deux milieux édaphiques

On constate que le sol, en zone sans hydromorphie, s'assèche vers la fin mai mais se resature dès le début du mois de juin sous l'effet des précipitations. En sol hydromorphe, la désaturation du profil ne débute que le 19 juin. Il semble donc que l'arrêt de croissance, à cette époque, soit indépendant des conditions du milieu extérieur puisque le stock d'eau dont dispose la plante est encore important. L'arrêt de la croissance semble donc essentiellement lié à des facteurs endogènes.

8-3 - Relation entre date de démarrage et date d'arrêt de l'élongation

La date d'arrêt de la croissance en hauteur est, dans tous les cas, indépendante de la date de début de végétation, au cours de l'hiver précédent. Les écarts observés entre les dates d'arrêt comme le montre le tableau 8 ne sont jamais significatifs.

Tableau 8

Date d'arrêt de la croissance en fonction de la date de départ pour les 4 espèces de pin (en 1968).

Espèces	Dates de départ	
	Avant le 16/1	du 16/1 au 6/2
<i>P. pinea</i>	1er juin	31 mai
<i>P. halepensis</i>	23 juillet	19 juillet
<i>P. pinaster</i>	28 mai	24 mai
<i>P. radiata</i>	15 mai	24 mai

8-4 - Relation entre la date d'arrêt de l'élongation à la fin du printemps et la date de démarrage au cours de l'hiver suivant.

Pour *P. pinea* et *P. radiata* les individus qui s'arrêtent le plus tôt sont aussi les premiers à démarrer l'hiver suivant. Ainsi, si on divise les pins

pignons en deux groupes, on constate que ceux qui stoppent leur élongation avant le 28 mai 1968 repartent, en moyenne, le 4 février 1969 alors que les autres qui cessent de croître après le 28 mai 1968, voient leur allongement reprendre le 10 février 1970. De la même façon pour P. radiata, les arbres qui stoppent leur croissance le plus tôt au printemps (c'est-à-dire en 1968 avant le 8 mai) redémarrent aussi le plus précocement l'année suivante (16 janvier en moyenne) alors que ceux qui s'arrêtent de pousser après le 28 mai 1968 repartent seulement le 7 février 1969.

En ce qui concerne P. halepensis et P. pinaster, la date d'arrêt de l'élongation à la fin du printemps n'influe pas sur l'époque de la reprise de la croissance en hauteur au cours de l'hiver suivant.

8-5 - Relation entre date d'arrêt d'élongation et longueur de la pousse terminale.

Il nous faut dissocier le cas de P. pinea qui se comporte différemment des trois autres pins étudiés. Le tableau 9 indique la longueur moyenne de la pousse terminale en fonction de la date d'arrêt de la croissance.

Tableau 9

Hauteur moyenne de la pousse terminale (en centimètres)
en fonction de la date d'arrêt de la croissance en 1968.
(P. pinea).

date d'arrêt	hauteur atteinte (en centimètres)
Avant le 22/5	51,4
Entre le 22/5 et 28/5	50,6
Entre le 28/5 et 11/6	47,9
Entre le 11/6 et 18/6	51,6
Entre le 18/6 et 26/6	58,4

Les arbres qui s'arrêtent entre le 28 mai et le 11 juin forment des pousses significativement plus courtes que les autres. Or ce sont ceux dont la vitesse maximale de croissance est la plus faible (figure 16). Ils sont situés tout à fait au hasard dans le plateau expérimental, et on peut penser que les caractéristiques de leur croissance sont liées à des facteurs génétiques plus qu'à des facteurs du milieu extérieur. Ceux qui s'arrêtent les premiers sont aussi ceux dont la vitesse maximale d'élongation est la plus élevée (1 cm/jour entre le 17 et le 22 avril).

Les pins pignons qui poussent encore tardivement au mois de juin et qui forment des rameaux significativement plus longs que les autres, sont des arbres très vigoureux chez lesquels on rencontre un phénomène de double pousse annuelle, très rare chez P. pinea.

Pour les trois autres espèces de pin considérées, on a pu trouver une relation linéaire entre la date d'arrêt de l'élongation et la longueur de la pousse terminale. Les arbres à arrêt précoce sont ceux dont le rameau terminal est le plus court. On a pu calculer l'équation des droites de régression (cf. fig. 17) et la valeur du coefficient de corrélation (voir tableau 10 ci-dessous).

Tableau 10

Relation entre date d'arrêt de l'élongation (x) et la longueur de la pousse terminale (L_f).

espèce de pin	équation des droites de régression	coefficient de corrélation r
<i>P. halepensis</i>	$L_f = 0,29 x + 40,0$	0,78
<i>P. pinaster</i>	$L_f = 0,63 x + 28,0$	0,72
<i>P. radiata</i>	$L_f = 0,77 x - 2,3$	0,63

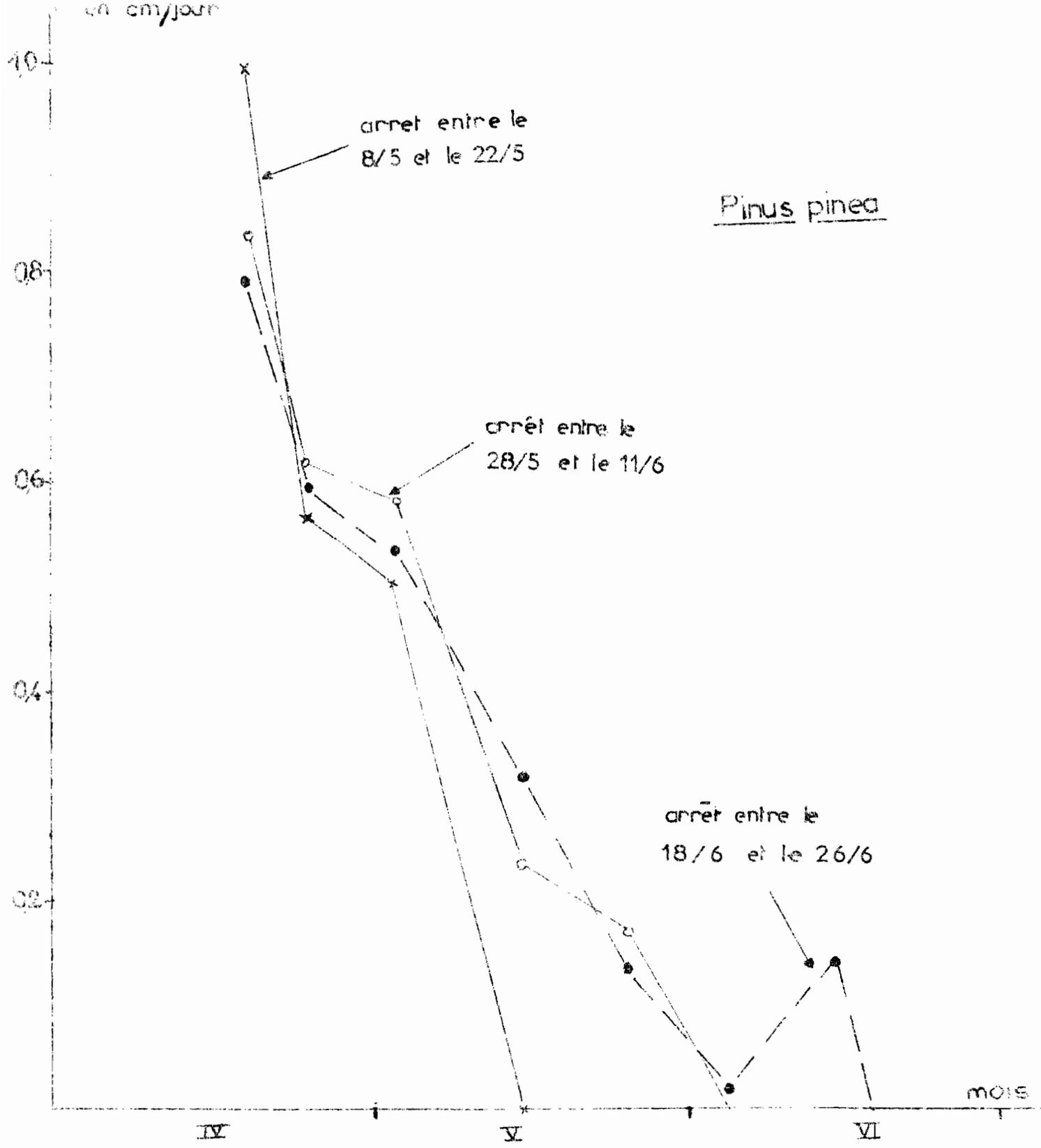


Fig 16 évolution de la vitesse de croissance en longueur
en fonction de la date d'arrêt de l'élongation

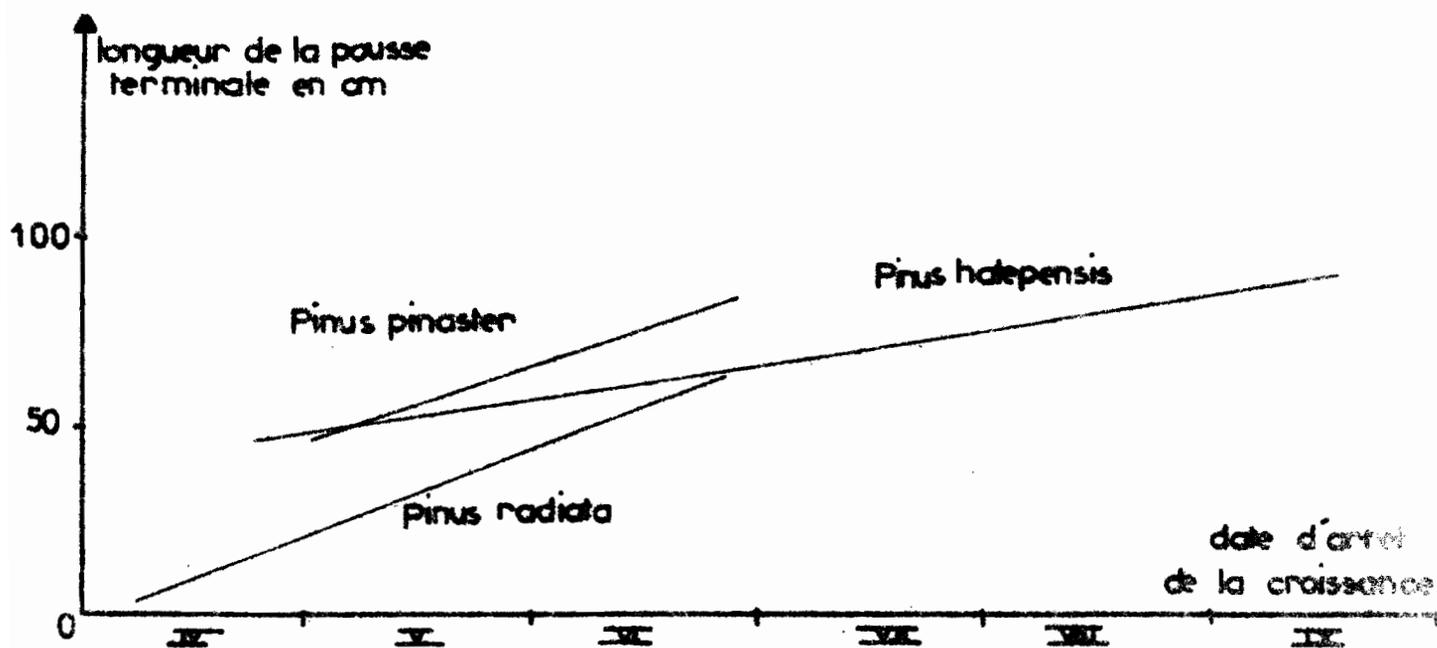


Fig 17 relation entre la longueur de la pousse terminale et la date d'arrêt de la croissance en 1968 pour trois espèces de pins

9°) Hauteurs finales atteintes9-1 - P. pineaa) Valeurs et dispersion

La plantation de pin pignon a eu lieu au cours de l'hiver 1960-61. Sur ces arbres, les cas de double pousse annuelle sont rares. Sur un tronc, la distance des entre-noeuds correspond donc à la hauteur de la pousse annuelle et on a pu mesurer en 1969 l'allongement des années précédentes. On a regroupé les quatre premières années de croissance car leur distinction devenait aléatoire.

Le tableau 11 donne la hauteur de la pousse annuelle en fonction du milieu :

Tableau 11

Longueur de la pousse annuelle (en cm) en fonction du milieu édaphique

année	longueur de la pousse en cm	
	sol non hydromorphique	sol hydromorphique
Avant 1965	59,3 ± 21,9	42,2 ± 17,6
1965	29,0 ± 8,6	20,3 ± 8,3
1966	40,1 ± 8,3	28,3 ± 7,8
1967	51,4 ± 10,4	38,6 ± 11,3
1968	52,0 ± 8,5	44,0 ± 8,4
1969	50,0 ± 6,5	40,8 ± 7,7

En 1969, soit 8 ans après la plantation, en sol non hydromorphique la hauteur moyenne des pins pignons était de 2,81 ± 0,50 mètres et en sol hydromorphique de 2,14 ± 0,54 mètres.

On peut remarquer que pendant les six premières années, en sol non hydromorphique, l'élongation moyenne annuelle croît régulièrement. Par la suite en 1967, 1968 et 1969 elle devient très stable. En sol hydromorphique, le phénomène est analogue quoique décalé d'une année puisqu'il y a augmentation

de l'allongement moyen de la pousse terminale jusqu'en 1968. On peut noter à ce propos qu'en 1967 lors de l'installation de la station expérimentale à Zerniza, ces pins présentaient encore quelques pousses juvéniles d'un vert argenté, à la base des troncs alors qu'elles avaient totalement disparu chez les arbres installés en sol non hydromorphique.

Pour tester l'homogénéité de la population, on a calculé le coefficient de dispersion pour l'allongement annuel. Les résultats sont donnés dans le tableau suivant : (tableau 12).

Tableau 12

Evolution du coefficient de dispersion de l'allongement annuel en fonction du milieu édaphique.

année	coefficient de dispersion (σ/m)	
	sol non hydromorphique	sol hydromorphique
Avant 1965	0,37	0,42
1965	0,30	0,41
1966	0,21	0,28
1967	0,18	0,27
1968	0,16	0,20
1969	0,13	0,19

On constate que :

- le coefficient de dispersion diminue en fonction du temps dans le rapport de 3 à 1 (sol non hydromorphique) et de 2 à 1 (sol hydromorphique). L'homogénéité du peuplement augmente donc au fur et à mesure que les arbres vieillissent. C'est au cours de l'installation et de la phase juvénile que l'hétérogénéité est la plus marquée.

- pour une année donnée, en sol non hydromorphique, la croissance en hauteur de la pousse terminale est beaucoup plus homogène que dans les zones

où apparaît Schoenus nigricans. P. pinea semble donc assez mal supporter l'hydromorphie des sols.

b) Influence du milieu

Nous venons de voir qu'en sol hydromorphique, l'hétérogénéité du peuplement était plus grande, et que l'élongation moyenne annuelle était plus faible qu'en sol non hydromorphique.

Si nous exprimons l'allongement moyen annuel sur sol hydromorphique en fonction de ce même allongement moyen pour les pins poussant sur un sol bien drainé, on obtient le tableau 13 :

Tableau 13

Allongement moyen annuel en sol hydromorphique exprimé en pourcentage de l'allongement moyen annuel en sol bien drainé.

Année	1965	1966	1967	1968	1969
rapport en %	70	71	75	83	82

Il semble donc qu'au cours des premières années suivant la plantation, l'hydromorphie joue un rôle important. Puis les arbres grandissant, l'influence du milieu affecte moins la croissance. L'excès d'eau est essentiellement néfaste lors de la plantation; une fois installés, les pins pignons semblent dominer de mieux en mieux les caractères défavorables de l'environnement.

9-2 - Valeurs et dispersion de la hauteur totale des trois autres espèces de pin

P. halepensis et P. pinaster sont des pins polycycliques, c'est-à-dire que les pousses annuelles comprennent plusieurs cycles morphogénétiques successifs. Or chez le premier, n'apparaît, au sommet de chaque cycle, qu'un nombre réduit de bourgeons latéraux, qui peuvent même être totalement absents,

si bien que les verticilles sont plus ou moins marqués. D'autre part, le polycyclisme n'est pas obligatoire, et certaines années, les pousses faibles ne donnent qu'un cycle d'élongation (DEBAZAC 1963). Dès lors, il devenait délicat, a posteriori, de repérer avec certitude sur un tronc l'allongement des années précédentes. Au début de nos mesures en 1967, un repère avait été fixé à la base du rameau terminal, aussi a-t-on pu distinguer l'élongation globale jusqu'en 1966, puis celle des années 1967 et 1968.

Les tableaux 14a-b et c donnent pour chaque espèce, les hauteurs moyennes des arbres ainsi que la valeur du coefficient de dispersion σ/\bar{m} (\bar{m} = hauteur moyenne et σ = écart-type).

Tableaux 14 a-b et c

Hauteur moyenne annuelle de la pousse terminale (en cm) et hauteur totale de l'arbre (en cm) avec coefficients de corrélation pour 3 espèces de pins.

a) P. halepensis

année	croissance annuelle		hauteur totale de l'arbre	
	moyenne en cm	σ/\bar{m}	moyenne en cm	σ/\bar{m}
1961-1966			187,6	0,35
1967	32,0	0,35	219,6	0,34
1968	44,5	0,33	264,1	0,30

b) P. pinaster

année	croissance annuelle		hauteur totale	
	moyenne en cm	σ/\bar{m}	moyenne en cm	σ/\bar{m}
1961-1966			182,6	0,24
1967	47,1	0,29	229,7	0,23
1968	44,5	0,25	277,2	0,21

c) P. radiata

année	croissance annuelle		hauteur totale	
	moyenne en cm	σ/\bar{m}	moyenne en cm	σ/\bar{m}
1961-1966			136,0	0,65
1967	36,9	0,40	173,1	0,53
1968	40,1	0,48	214,3	0,44
1969	40,7	0,46	255,0	0,39

P. radiata est en moyenne l'arbre le plus petit. La dispersion de la population est cependant importante en ce qui concerne les hauteurs totales ($\sigma/\bar{m} = 0,44$ en 1968). Par contre P. pinaster forme un peuplement très homogène, ce qui, au moment de choisir une espèce de reboisement, peut être un critère favorable pour le forestier.

9-3 - Influence de la hauteur de l'arbre sur la croissance annuelle.

Quelle que soit l'espèce de pin considérée, la croissance de la pousse terminale au cours d'une année n dépend de la hauteur totale de l'arbre mesurée avant le démarrage de l'élongation (fig. 18). Si on appelle L_f la croissance au cours de l'année n et x la hauteur totale de l'arbre, on a pu calculer les droites de régression comme le montre le tableau 15,

Tableau 15

Croissance annuelle de la pousse terminale en fonction de la hauteur totale de l'arbre (droites de régression).

espèces de pin	n = 1967	n = 1968	n = 1969
P. halepensis	$L_f = 0,13 x + 7,5$	$L_f = 0,13 x + 16,8$	
P. pinaster	$L_f = 0,20 x + 11,6$	$L_f = 0,14 x + 12,3$	
P. radiata	$L_f = 0,13 x + 19,2$	$L_f = 0,15 x + 13,8$	$y = 0,15 x + 8,6$

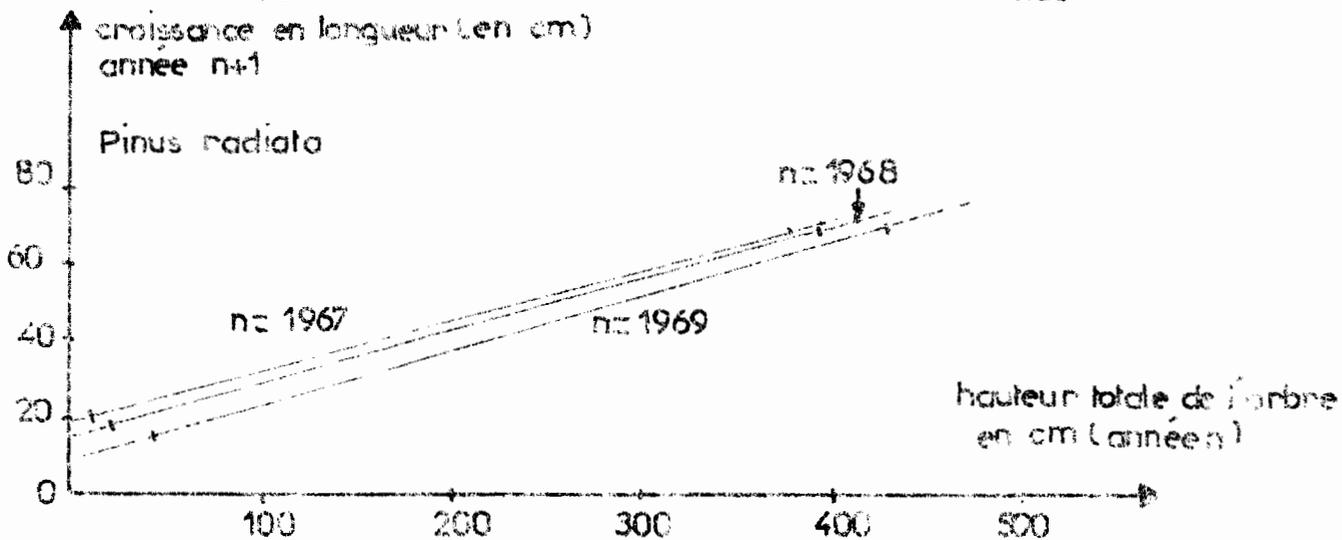
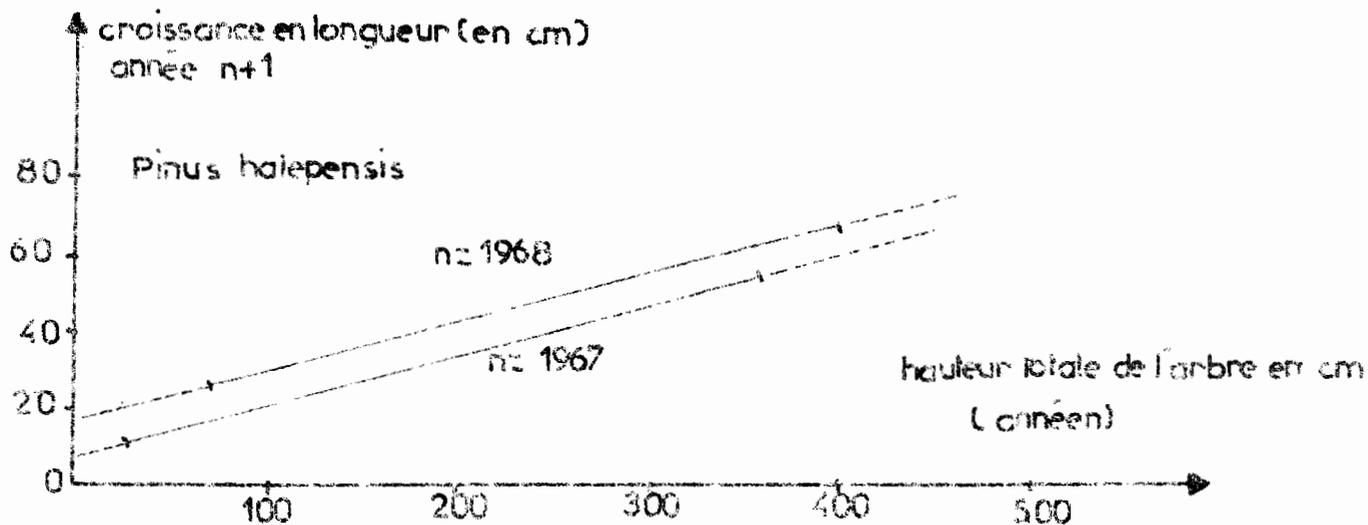
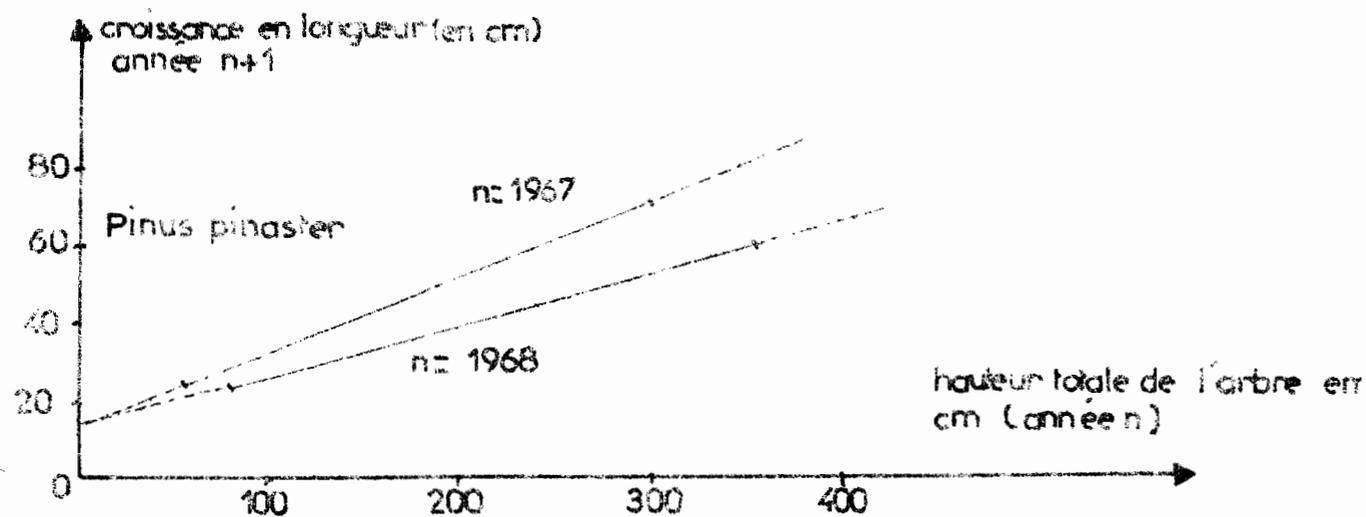


Fig 18 relation entre croissance annuelle et hauteur totale de l'arbre au cours de deux ou trois années successives pour trois espèces de pins

On constate :

- que toutes ces droites (à l'exception de celle calculée en 1967 pour P. pinaster) ont des coefficients angulaires identiques
- que pour une hauteur totale de l'arbre donnée, P. radiata et P. pinaster s'allongent moins en 1968 qu'en 1967 (et dans le cas du premier moins en 1969 qu'en 1968) alors que pour P. halepensis le phénomène inverse se produit : en 1968, l'élongation est plus importante qu'en 1967 .

Dans le cas de P. pinea, on a pu calculer de la même façon des droites de régression au cours de plusieurs années successives (de 1965 à 1969).

Si on appelle x la hauteur totale de l'arbre à la fin de l'année n et L_f la croissance de la pousse terminale l'année $n + 1$, on trouve les équations suivantes :

$n = 1964$	$L_f = 0,34 x + 8,5$
$n = 1965$	$L_f = 0,29 x + 13,0$
$n = 1966$	$L_f = 0,27 x + 13,3$
$n = 1967$	$L_f = 0,16 x + 22,1$
$n = 1968$	$L_f = 0,11 x + 23,3$

On obtient une série de droites dont la pente diminue au cours des années (figure 19).

Une telle étude poursuivie sur de plus longs intervalles de temps montrerait l'évolution de la valeur de ce coefficient angulaire et pourrait ainsi permettre de différencier et de caractériser les stades juvénile, adulte et sénéscent des différents individus.

Il est intéressant de noter que ces droites passent toutes par un point relativement fixe qui se situe pour une croissance annuelle voisine de 33 cm. Ce point pourrait être justement une caractéristique importante de la croissance en hauteur de P. pinea, sous le climat de la Tunisie du Nord.

10°) Vitesse de croissance

Les mesures d'élongation ont été effectuées à un rythme assez irrégulier, mais elles ont été multipliées au mois d'avril et de mai à l'époque où la croissance était plus rapide.

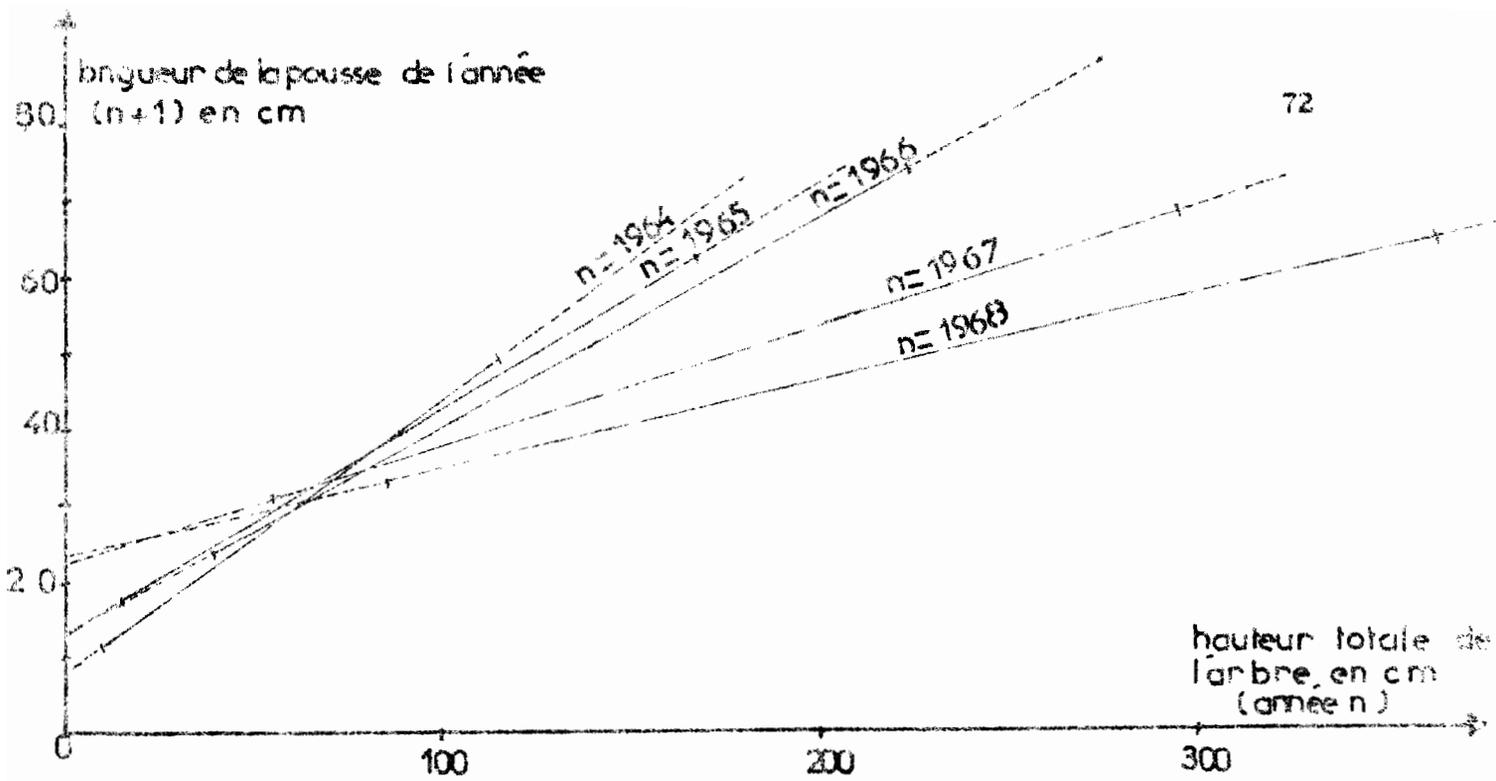


Fig 19 influence de la hauteur totale de l'arbre sur la croissance annuelle de la pousse terminale au cours de plusieurs années successives

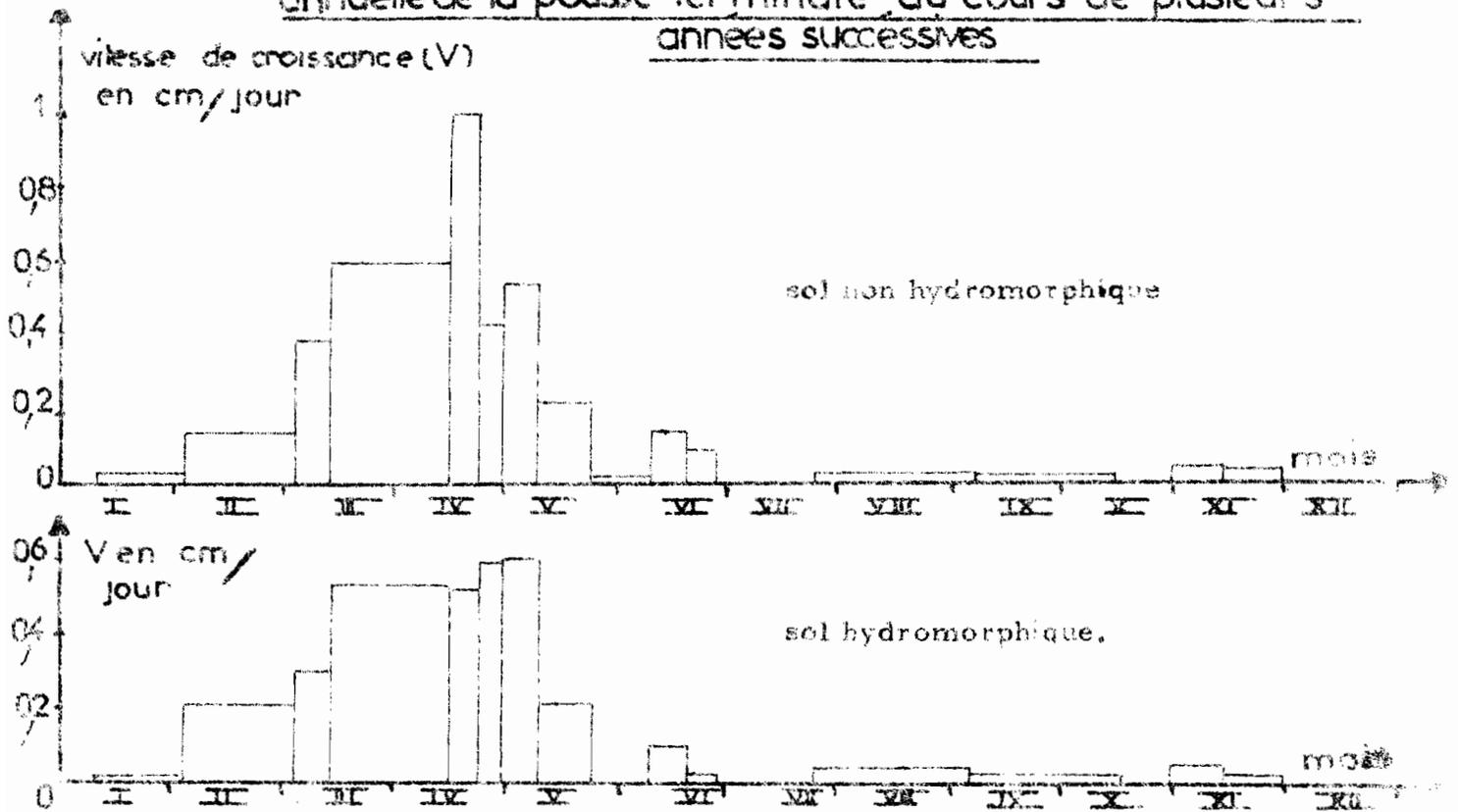


Fig 20 comparaison de l'évolution des vitesses de croissance en hauteur dans les deux milieux édaphiques en 1968

10-1 - P. pinea

La fig. 20 indique l'évolution des vitesses d'élongation au cours de l'année 1968, en dissociant les deux milieux édaphiques.

On remarque que :

- quel que soit le milieu, la vitesse de croissance est d'abord lente au moment du démarrage en janvier et février, puis va en s'accélégrant pour atteindre un maximum pendant une très courte période en avril ou en mai, elle décroît, devient faible et pratiquement nulle à partir du mois de juin.

On peut noter qu'en sol non hydromorphique, la vitesse maximale atteinte du 17 au 22 avril s'élève à 10 mm par jour, vitesse analogue à celle mentionnée par ILLY et CASTAING (1966) sur Pinus pinaster Sol. ainsi que celles trouvées dans la littérature concernant Pinus strobus L. dans le New-Hampshire (U. S. A.) et qui atteignent 10,7 mm par jour.

Le milieu joue un rôle important : en sol hydromorphique, le démarrage de l'élongation en janvier est plus lent et la vitesse maximale de croissance est plus faible. On a déjà noté que dans le cas de P. pinea le milieu n'intervient pas d'une manière significative sur les dates de démarrage et d'arrêt de l'élongation, ni par conséquent sur la durée de la période de croissance. Par contre, les allongements annuels sont moins importants en sol hydromorphique car la vitesse de croissance est plus faible.

On peut également remarquer que sur ces mêmes sols, la vitesse de croissance maximale est obtenue plus tardivement (le décalage atteint une dizaine de jours).

10-2 - Autres pins

La fig. 21 indique pour ces pins les variations des valeurs moyennes des vitesses de croissance au cours de la période de croissance en 1968.

On retrouve ici plusieurs caractéristiques différentielles de la croissance des trois pins :

- pour P. halepensis, les vitesses de croissance sont rapidement élevées (0,33 cm par jour au début de février).

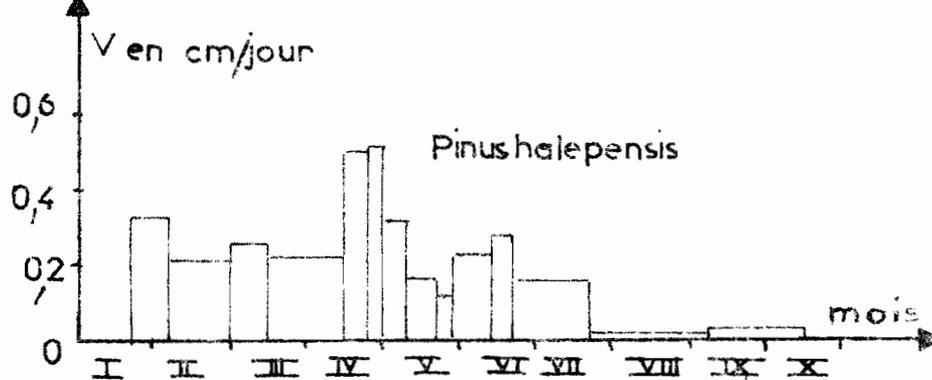
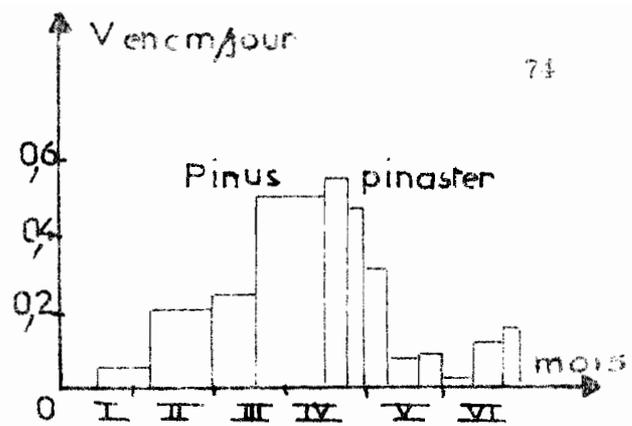
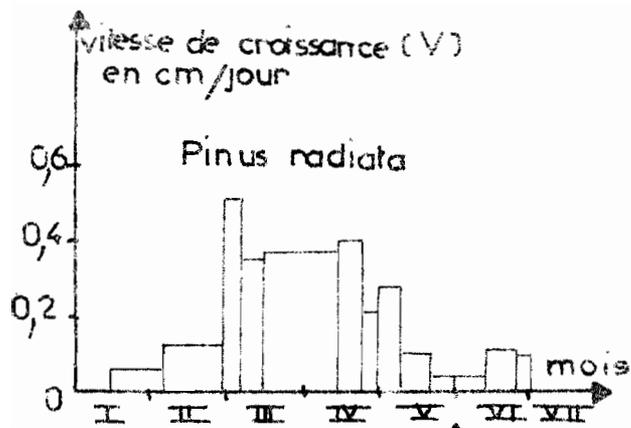


Fig 21 évolution de la vitesse de croissance en hauteur pour trois espèces de pins en 1968

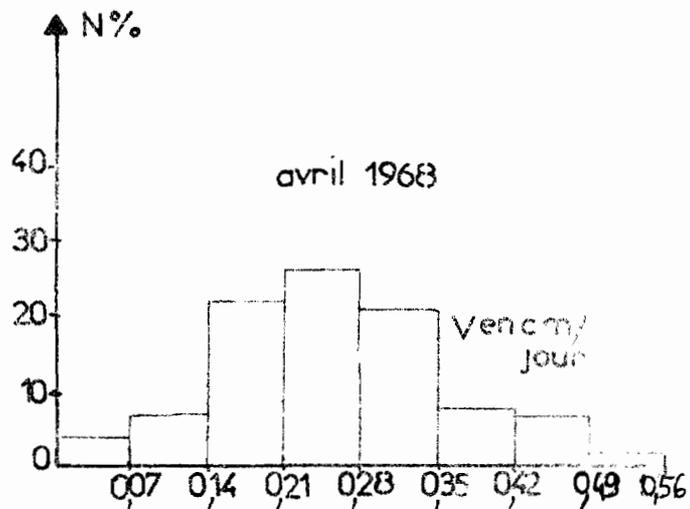
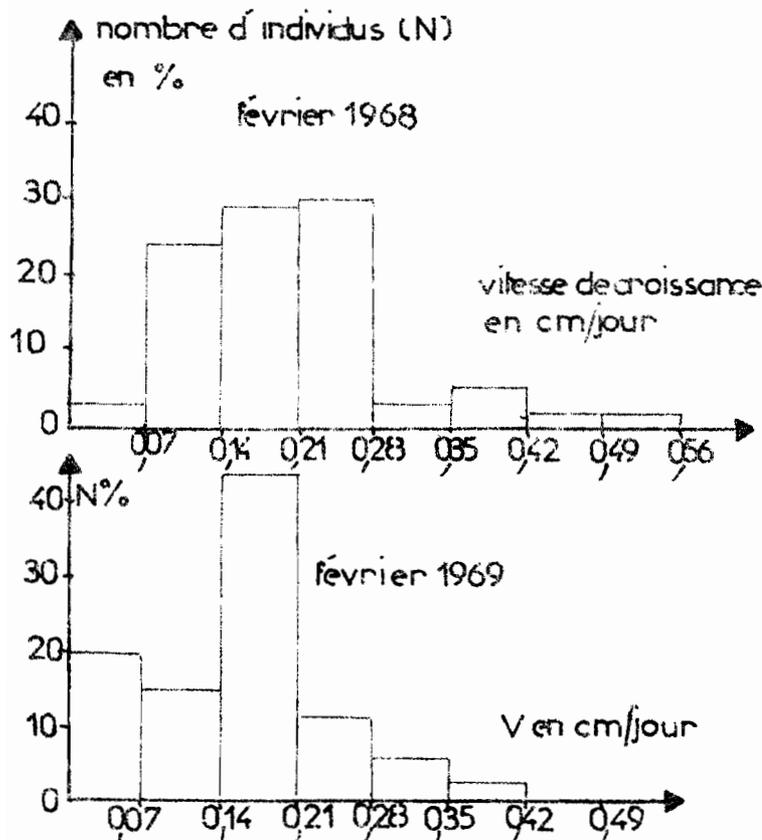


Fig 22 dispersions individuelles des vitesses de croissance à trois dates déterminées pour Pinus halepensis.

- alors que P. radiata et P. pinaster ne poussent plus à partir de la fin du mois de juin, la vitesse de croissance de P. halepensis est encore importante en juillet (0,16 cm par jour) et ne devient nulle qu'après le 16 octobre.

- P. radiata présente très précocement sa vitesse maximale d'élongation: 0,51 cm par jour au début du mois de mars, soit pratiquement 30 jours plus tôt que les deux autres. P. pinaster croît très vite au mois d'avril (0,70 cm par jour) mais moins toutefois que P. pinea.

- chez P. pinaster et P. halepensis, ces phases d'élongation rapide sont suivies d'une période où la vitesse de croissance est faible.

- pour les trois espèces considérées, on note une reprise de l'élongement au mois de juin, probablement sous l'effet des pluies tardives.

- si on étudie pour P. halepensis, par exemple, la dispersion des valeurs individuelles à une date donnée, on remarque que celle-ci est toujours très élevée. C'est ce que montre la fig. 22 établie à deux périodes très distinctes :

- du 6 au 29 février 1968 et

- du 23 au 24 avril 1968

On peut également constater que d'une année à l'autre, pour une date donnée, cette dispersion diffère considérablement. Des résultats analogues pourraient être obtenus avec P. pinaster, P. radiata ou P. pinea.

11°) Croissance des aiguilles

L'élongation des aiguilles a été suivie uniquement à la base de la pousse terminale. La figure 23 montre l'évolution de la croissance en fonction du temps :

- elles apparaissent très précocement chez P. pinaster, dès le début du mois d'avril alors que la pousse terminale n'a atteint que 30 % de sa hauteur totale. Leur sortie est tardive pour P. halepensis (vers la fin du mois d'avril en 1968) alors que l'arbre a déjà fait 56 % de sa croissance annuelle. Elles s'allongent dès la mi-avril pour P. pinea et P. radiata alors que le rameau terminal représente respectivement 65 % et 73 % de sa longueur moyenne totale. Si on se réfère aux indications rapportées par DEBAZAC (1966) on voit que dans

les conditions de Zerniza, et mis à part le cas de P. pinaster, la sortie des aiguilles est tardive (tableau 16).

Tableau 16

Hauteur atteinte par la pousse terminale au moment de l'apparition des aiguilles (exprimée en % de la hauteur totale annuelle).

Pinus nigra (Valdoniello, Corse)	30 %	cité par DEBAZAC
Pinus pinaster (Zerniza, Tunisie)	30 %	POUPON
Pinus nigra (Catanzaro, Italie)	31 %	cité par DEBAZAC
Pinus nigra (Aspomonte, Italie)	33 %	"
Pinus peuce (Bulgarie)	38 %	"
Pinus nigra (Kustendil, Bulgarie)	40 %	"
Pinus ponderosa (Montana, USA)	45 %	"
Pinus strobus (Maryland, USA)	46 %	"
Pinus halepensis (Zerniza, Tunisie)	56 %	POUPON
Pinus lambertiana (Oregon, USA)	64 %	cité par DEBAZAC
Pinus pinea (Zerniza, Tunisie)	65 %	POUPON
Pinus radiata (Zerniza, Tunisie)	73 %	"

Il y a donc une grande partie de la croissance qui précède l'apparition des aiguilles, et qui se fait soit aux dépens des réserves nutritives de l'arbre soit des produits photosynthétisés au niveau des aiguilles de l'année précédente.

- la croissance des aiguilles est encore active au cours des mois de juin et juillet; elle ne se ralentit qu'au début du mois d'août, c'est-à-dire que l'allongement du rameau terminal s'arrête plusieurs semaines avant celui des aiguilles (excepté dans le cas de P. halepensis). LOTAN et ZAHNER (1963) constatent le même phénomène chez P. ponderosa Laws âgé de vingt ans.

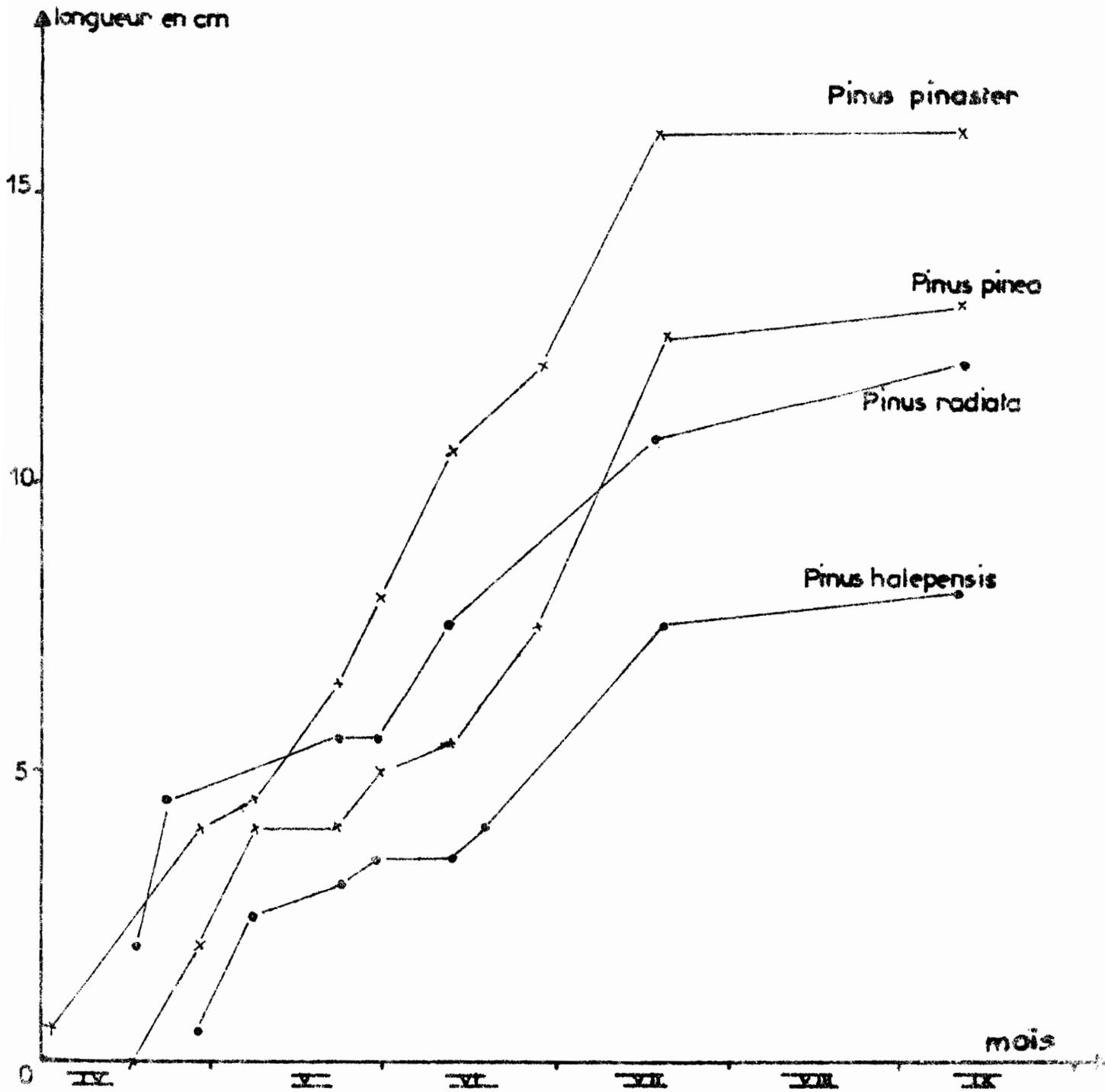


Fig 23 longueur comparée des aiguilles pour les quatre espèces de pins étudiés.

- les aiguilles situées à la base du rameau sont significativement plus longues que celles poussant au sommet, elles sont aussi plus lourdes. Pour P. pinea, on a constaté qu'à la base de la pousse terminale, les aiguilles mesuraient $13,2 \pm 0,7$ centimètres contre $9,3 \pm 0,6$ centimètres au sommet.

- P. pinaster porte les plus longues aiguilles et P. halepensis les plus courtes (figure 23). Sur les dix premiers centimètres de la pousse terminale on a compté 52 aiguilles pour P. halepensis, 112 pour P. pinaster, 104 pour P. radiata (chez lequel, elles sont fasciculées par trois) et 92 pour P. pinea.

- le poids des aiguilles varie considérablement d'une espèce à l'autre comme le montre le tableau 17 :

Tableau 17

Poids d'une aiguille (moyenne et écart-type) en fonction des différentes espèces de pin étudiées

espèce	Poids d'une aiguille	
	moyenne en milligramme	écart-type
P. pinea	166,2	24,4
P. halepensis	42,2	17,9
P. pinaster	259,4	21,7
P. radiata	71,5	12,2

12°) Discussion des résultats relatifs à la croissance en hauteur et conclusions

Le tableau 18 tente de résumer d'une façon globale toutes les caractéristiques biologiques et morphologiques présentées pour chacune des espèces de pin.

Tableau 18

Principales caractéristiques biologiques et morphologiques relatives à l'élongation en 1968 des quatre espèces de pin installées à Zerniza.

Espèces	Mortalité (en %)	Longueur moyenne du bourgeon terminal (en cm)	Longueur moyenne de la pousse annuelle (en cm)	σ/\bar{m}		Date moyenne de départ	Date moyenne d'arrêt	Durée moyenne de la période de croissance (en jours)	80% de la croissance obtenus (en jours)	Vitesse maximale de croissance obtenue :	Hauteur des arbres Fin 1968		Longueur moyenne des aiguilles (en cm)	% de la croissance en hauteur à l'apparition des aiguilles
				janvier	juin						\bar{m} (en cm)	σ/\bar{m}		
P. pinea	A	6,0	52,0	0,38	0,16	27/I	1/II	126	64	3 ^{ème} semaine d'avril	231,0	0,20	13	65
	B	5,0	44,0	0,40	0,20	30/I	1/II	123	—	—	173,0	0,28	—	—
P. halepensis	14	1,5	47,4	0,80	0,27	2/II	20/II	167	142	2 ^{ème} quinzaine d'avril	264,1	0,30	8	56
P. pinaster	6	6,0	47,5	0,27	0,24	26/I	27/I	122	76	2 ^{ème} quinzaine d'avril.	277,2	0,21	16	30
P. radiata	55	5,0	37,4	1,00	0,48	31/I	19/I	109	85	Début mars.	214,3	0,44	12	73.

A - sol non hydromorphique

B - sol hydromorphique

Les résultats obtenus permettent de constater qu'installées dans des conditions de sol et de climat identiques, quatre espèces de pin se comportent très différemment. Les caractères biologiques et morphologiques du rameau terminal varient d'une espèce à l'autre et permettent de tester l'adaptation de chacune d'elle aux conditions du milieu extérieur à Zerniza.

Une première constatation s'impose immédiatement et permet très rapidement de juger la réussite de la plantation : c'est l'examen du taux de mortalité. Au bout de huit ans, 55 % de P. radiata ont disparu, et les individus qui ont réussi à subsister sont très souvent la proie de nombreux phytophages. Les autres espèces sont beaucoup mieux installées. Avec une mortalité nulle, et une population très homogène (le coefficient de dispersion relatif aux hauteurs totales est de 0,20 en 1969). P. pinea apparaît comme un arbre intéressant, bien qu'il démarre lentement les premières années après la plantation. Il redoute l'hydromorphie du sol comme le montrent les mesures effectuées sur des arbres plantés dans des terrains gorgés d'eau; en fait, il semble que ce caractère soit essentiellement défavorable au cours des premières années.

P. pinaster présente des caractères morphologiques très particuliers : polycyclisme, bourgeon terminal de grande taille, aiguilles longues et lourdes. Il est très bien adapté à la région de Zerniza et résiste beaucoup plus que le précédent aux conditions climatiques hivernales. P. halepensis supporte beaucoup plus mal les conditions du mois de janvier, mais réagit bien à la sécheresse puisqu'il peut s'allonger au cours de l'été, à une époque où les pluies sont rares et où les réserves en eau du sol sont inexistantes. Quant à P. radiata, il semble qu'il soit à déconseiller dans de telles régions : il souffre plus que les autres de la sécheresse et craint les sols à pseudo-gley. Il forme des populations très hétérogènes qui n'apparaissent pas présenter un grand intérêt économique.

Il serait intéressant de suivre et de connaître le comportement de chacune de ces espèces dans les années à venir, et pour cela, d'autres séries de mesures s'avèrent nécessaires. En effet, il s'agit d'être très prudent quant aux conclusions à déduire de ce travail; en 1964-1965, les forestiers mettaient

beaucoup d'espoir dans P. radiata qui se développait alors d'une façon tout à fait satisfaisante. Et puis très rapidement, il a fallu changer d'optique : dès que les racines atteignaient la couche de pseudo-gley, les arbres végétaient et devenaient une proie idéale pour tous les parasites.

Il est fort probable également que dans les années à venir les arbres continuant à croître, une importante compétition pour l'eau va se faire ressentir surtout du mois de mai au mois d'octobre, d'autant plus sévèrement que ces pins sont actuellement en plantation très dense (2 m x 2 m). Il serait alors utile de suivre le bilan d'eau de chaque espèce d'une façon très précise en étudiant la transpiration foliaire, et l'évolution du déficit hydrique d'une part dans les aiguilles et dans le tronc, et d'autre part dans le sol.

IV - CROISSANCE EN EPAISSEUR

On abordera dans ce chapitre les résultats relatifs à un second aspect de la croissance : l'augmentation en circonférence du tronc de ces mêmes pins, afin de déterminer :

- les caractères généraux de la croissance en épaisseur au niveau d'une espèce donnée

- l'influence du milieu édaphique et l'action des facteurs physiques (essentiellement température et eau) sur cet accroissement.

Pour mener à bien une telle étude, A. SCHOENENBERGER a caractérisé, au sein même de l'arboretum, différents milieux édaphiques. Ainsi une même espèce de pin a pu être introduite dans des conditions stationnelles très variées. Dans chaque plateau, dès septembre 1967, neuf verniers ont été mis en place. Mais avec les jeunes pins, ce système de mesure a présenté un grave défaut : la bande d'aluminium s'est enfoncée dans l'écorce, et a provoqué un véritable étranglement du tronc, par suite des trop fortes pressions exercées par le ressort de tension. D'autres appareils ont disparu, si bien que dans certains plateaux, les résultats obtenus sont très limités car fondés, comme on le verra, sur un petit nombre d'observation.

Le tableau 19 présente pour chaque espèce, les groupements dans lesquels l'accroissement a été suivi, et le nombre d'arbres qui étaient encore mesurés à la fin de l'expérimentation. Pinus brutia Ten. a été ajouté aux quatre autres espèces précédemment étudiées, car il est voisin de P. halepensis à la section duquel il appartient selon la classification de DEBAZAC dans son "Manuel des Cônifères".

Tableau 19

Caractérisation du milieu édaphique des différents placeaux étudiés et nombre de verniers restant utilisables à la fin de l'expérimentation.

espèces	Groupement hydromorphe à - Schoenus nigricans - Linum numidicum - Scorpiurus subvillosus	Groupement à - Erica scoparia - Ormenis mixta - Halimium halimifolium	Groupement à - Narcissus Tazetta - Cichorium Intybus
<u>P. pinea</u>	N° 134 3 verniers	N° 166 3 verniers	
<u>P. halepensis</u>	N° 136 1 vernier		
<u>P. pinaster</u>			N° 254 6 verniers
<u>P. radiata</u>	N° 160 9 verniers	N° 168 6 verniers	N° 190 6 verniers
<u>P. brutia</u>		N° 163 4 verniers	

1°) Courbes moyennes de croissance cumulée en épaisseur

1-1 - P. pinea

La croissance en circonférence de P. pinea a été suivie de juillet 1967 à mars 1969 dans deux placeaux distincts : le premier (placeau 134) a été décrit dans le chapitre précédent ; le second (pl. 166) est installé sur un sol gréseux, sablonneux en surface et bien drainé (voir tableau 19).

La figure 24 montre l'évolution de l'accroissement cumulé moyen pour les pins poussant dans les deux placeaux décrits. La courbe annuelle peut se diviser en quatre périodes distinctes :

- en décembre et janvier : fort ralentissement de la croissance
- de février à juin : période d'accroissement intense
- en été : arrêt total accompagné d'un certain rétrécissement du tronc dans le placeau où le sol est hydromorphique
- en octobre et novembre : reprise de l'activité cambiale.

Les fig. 25 a et 25 b font ressortir les différences existant dans une même station pour des arbres de même âge, plantés côte à côte. Les facteurs du milieu extérieur restant donc relativement constants, il faut penser que ces variations individuelles peuvent être imputées à des facteurs génétiques. Ainsi dans le placeau à sol hydromorphique, le pin 62 continue à croître durant tout l'été alors que les arbres 59 et 99 voient leur diamètre diminuer en septembre. De même dans le placeau 166 où les sols sont bien drainés, les accroissements du pin qui pousse le plus (117) et de celui qui pousse le moins (98) sont dans le rapport de 2 à 1.

On constate d'ores et déjà que la durée de la période de croissance en circonférence s'étend sur neuf mois; cependant l'essentiel de cet accroissement (soit 75 % de l'augmentation annuelle en épaisseur) est réalisé en quatre mois : de mars à juin.

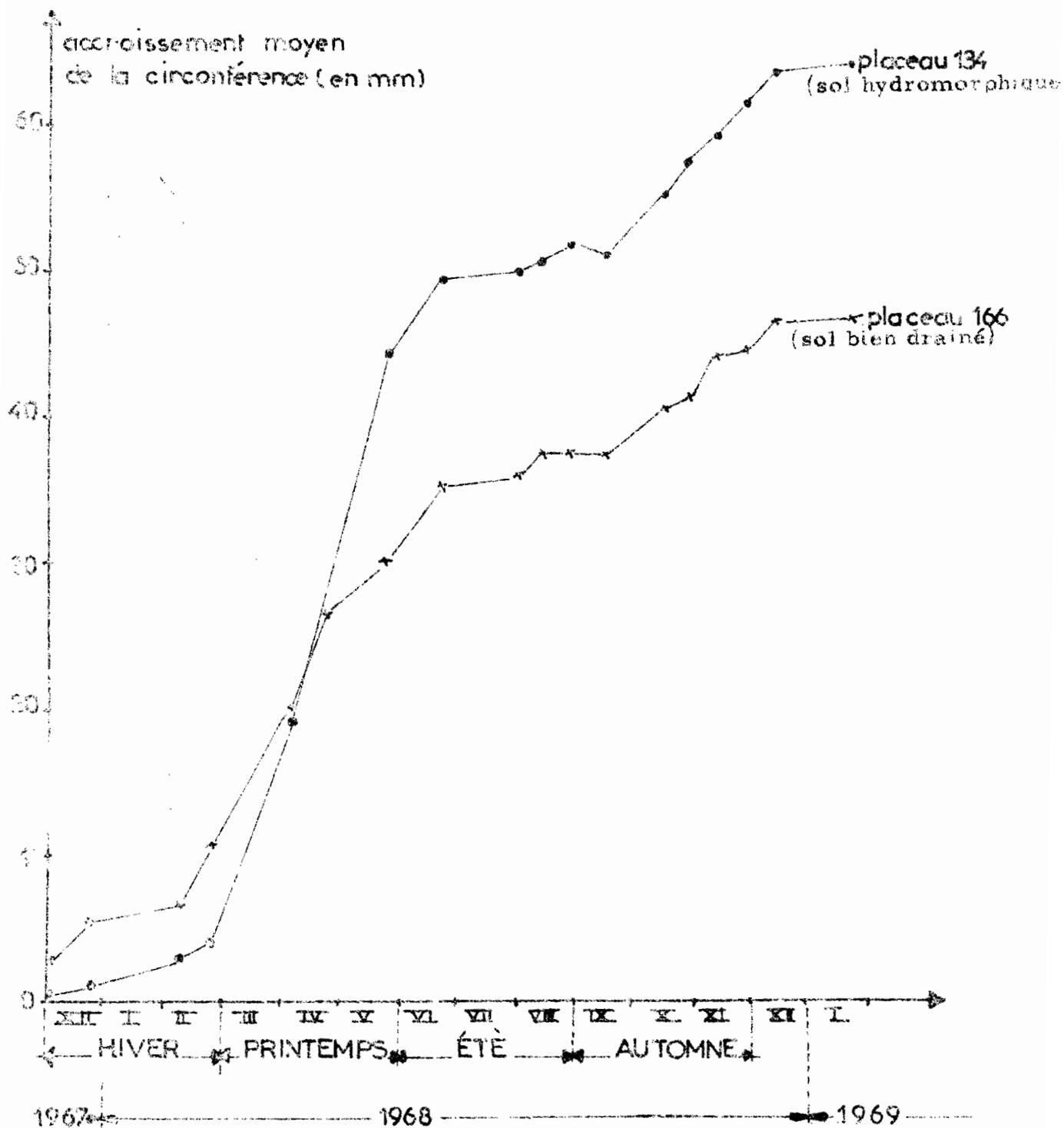


Fig 24 évolution des accroissements moyens en circonférence de *Pinus pinea* L. (de décembre 67 à janvier 1969) en fonction du milieu édaphique

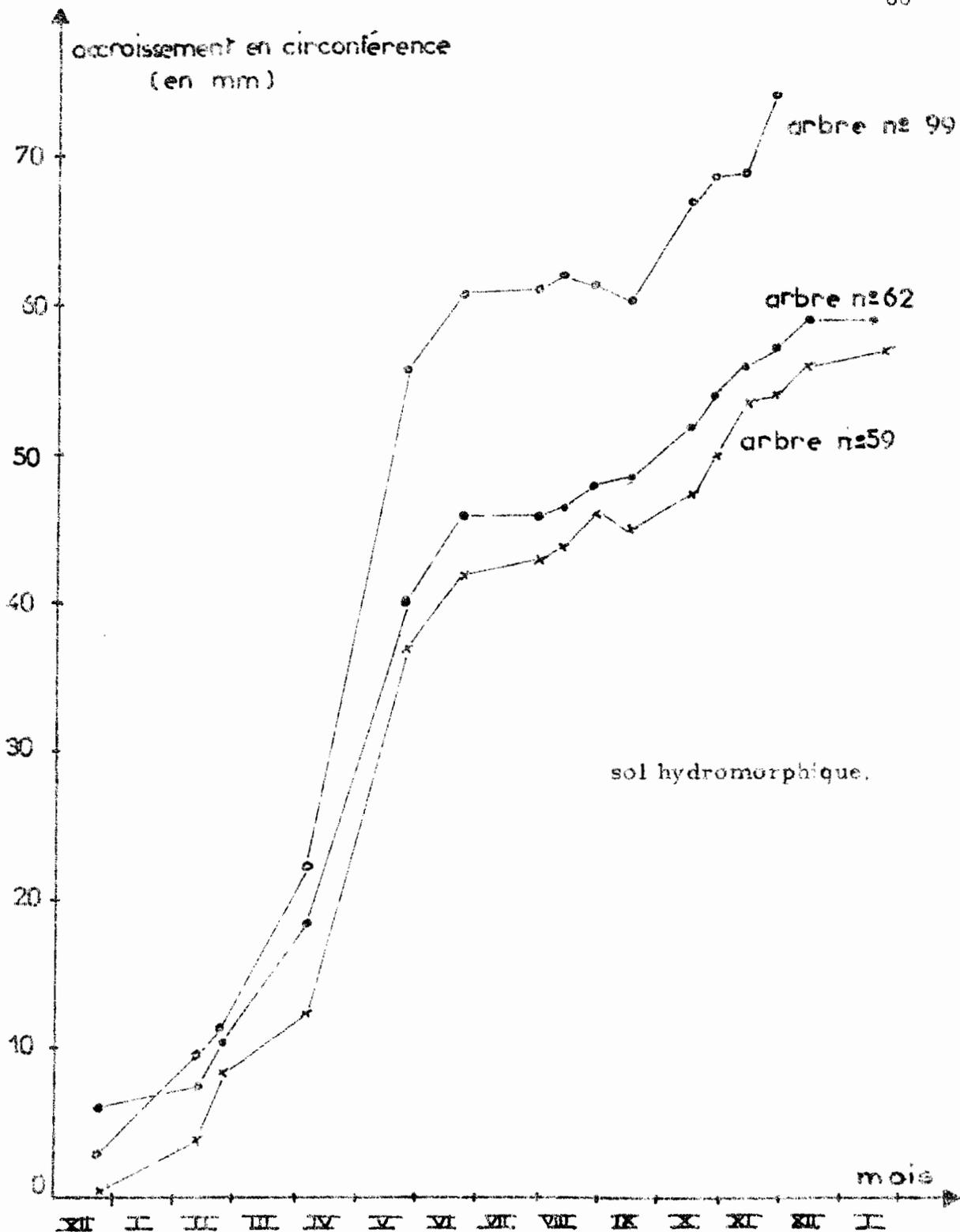


Fig 25 a variations individuelles de l'accroissement en circonférence dans le plateau 134
(de décembre 1967 à janvier 1969)

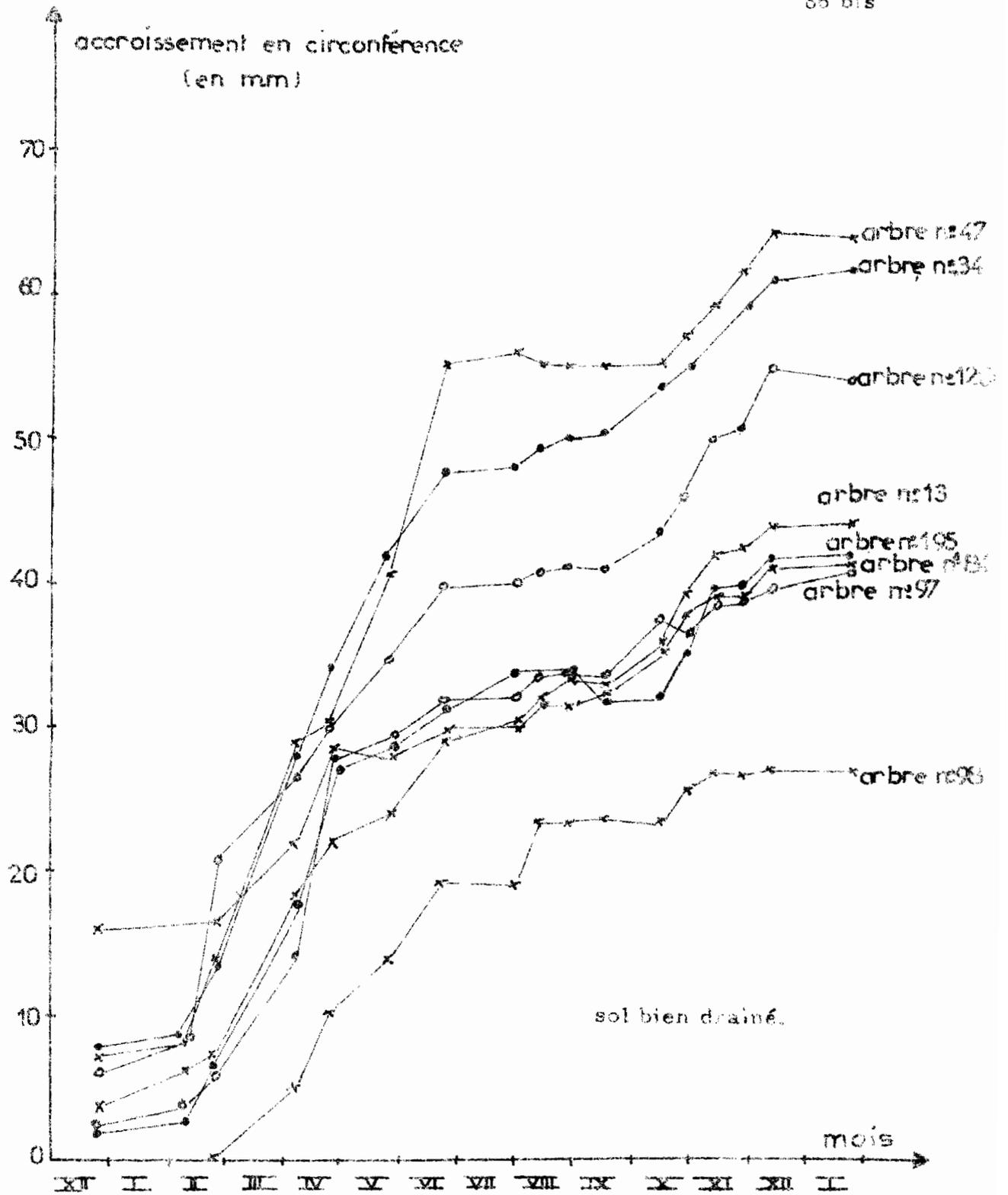


Fig 25 b variations individuelles de l'accroissement en circonférence dans le plateau 166 (de décembre 1967 à janvier 1969)

Dans le cas précis de P. pinea, on étudiera successivement chacune des quatre phases de croissance.

a) ralentissement de la croissance en décembre et janvier

Ce ralentissement se produit à une époque où l'eau, par suite de pluies abondantes, ne peut être un facteur limitant ; cependant l'asphyxie du sol peut alors nuire à la croissance de l'arbre dans la mesure où les racines sont mal aérées.

On montrera ultérieurement l'influence de la température au cours de ces deux mois. Dans les climats continentaux où les hivers sont plus rigoureux, l'action des basses températures est très marquée, puisqu'on peut même constater un certain retrait du tronc (BYRAM et DOOLITTLE, 1950, l'observent sur P. echinata Mill).

Le tableau 20 indique les vitesses moyennes d'accroissement journalier en circonférence au cours de deux années successives, et pour les deux placeaux considérés. Les conditions du milieu extérieur semblent influencer grandement sur la croissance en circonférence comme le prouvent les différences constatées entre 1967-1968 et 1968-1969.

Tableau 20

Vitesses moyennes d'accroissement journalier en circonférence (exprimées en mm par jour) dans deux milieux édaphiques déterminés (en décembre et janvier).

Nature du placeau	Décembre 1967	Janvier 1968	Décembre 1968	Janvier 1969
Sol hydromorphique	0,04	0,04	0,1	0,03
Sol bien drainé	0,07	0,04	0,05	0,02

En fait, si l'on se reporte aux figures 25 a et 25 b relatives aux croissances cumulées en épaisseur pour chaque individu, on constate que l'hétérogénéité du peuplement à cette époque est grande. Ainsi dans le placeau à sol hydromorphique, en décembre 1967, l'arbre 35 avait stoppé pratiquement tout accroissement alors que l'arbre 62 augmentait de 3,3 millimètres en circonférence. Ceci se traduit par un coefficient de dispersion des accroissements mensuels élevé comme le montre le tableau 21 :

Tableau 21

Coefficient de dispersion des vitesses d'accroissement en fonction du milieu édaphique.

Nature du placeau	Décembre 1967	Janvier 1968
Sol hydromorphique	0,94	1,07
Sol bien drainé	1,15	0,67

Il est encore possible à cette époque de calculer un coefficient de dispersion car dans chaque placeau, 8 verniers sont toujours en place.

b) croissance de février à juin

Dès le début du mois de février, l'activité cambiale s'intensifie. Dans les deux placeaux, tous les individus démarrent au même moment (figures 25a et 25 b). Jusqu'au mois de juin, les vitesses moyennes d'accroissement en circonférence sont élevées (tableau 22).

Tableau 22

Vitesse de croissance moyenne journalière (exprimée en mm par jour) pendant la phase de croissance active.

Placeau	Vitesse de croissance moyenne journalière en millimètre par jour				
	février	mars	avril	mai	juin
Sol hydromorphique	0,17	0,33	0,41	0,36	0,14
Sol bien drainé	0,18	0,22	0,29	0,13	0,16

Remarque : sur les sols hydromorphiques, c'est au moment de la reprise de l'activité cambiale que les bandes d'aluminium se sont enfoncées dans l'écorce. Le nombre d'arbres mesurés (trois seulement) ne permet plus de faire une étude statistique des résultats obtenus.

On constate en se reportant au tableau 22 que :

- la vitesse de croissance en épaisseur est maximale au mois d'avril quel que soit le milieu édaphique considéré.
- le diamètre des pins pignons augmente moins sur les sols bien drainés que sur les terrains hydromorphiques.

On a suivi l'évolution de la quantité d'eau disponible du sol à l'aide de séries de sondes de Bouyoucos (figure 26). On peut expliquer la brusque diminution de l'accroissement au mois de mai dans le placeau bien drainé par la désaturation du profil, et la reprise en juin par la réhumectation rapide du sol sous l'effet de précipitations tardives. Dans le placeau 134, plus humide, le dessèchement en surface est plus tardif et la croissance en épaisseur au mois de mai ne ralentit que faiblement.

- Si l'on calcule (dans le cas du placeau à sol bien drainé) le coefficient de dispersion des accroissements moyens mensuels en circonférence, on voit que la

la dispersion est minimale au mois d'avril, au moment où la vitesse de croissance est la plus grande (tableau 23).

Tableau 23

Coefficient de dispersion des vitesses d'accroissement pendant la phase de croissance active (placeau bien drainé).

	février	mars	avril	mai	juin
coefficient de dispersion	0,77	0,44	0,38	0,77	0,81

c) ralentissement estival (juillet-août-septembre)

Pendant les trois mois d'été, la croissance en épaisseur est pratiquement stoppée dans les deux placeaus (tableau 24).

Tableau 24

Vitesse moyenne journalière d'accroissement (en mm/jour) et coefficient de dispersion, au cours de l'été 1968.

placeau	vitesse moyenne journalière d'accroissement			coefficient de dispersion		
	juillet	août	septembre	juillet	août	septembre
Sol hydromorphique	0,01	0,05	0,05			
Sol bien drainé	0,02	0,05	0,02	0,88	1,10	1,58

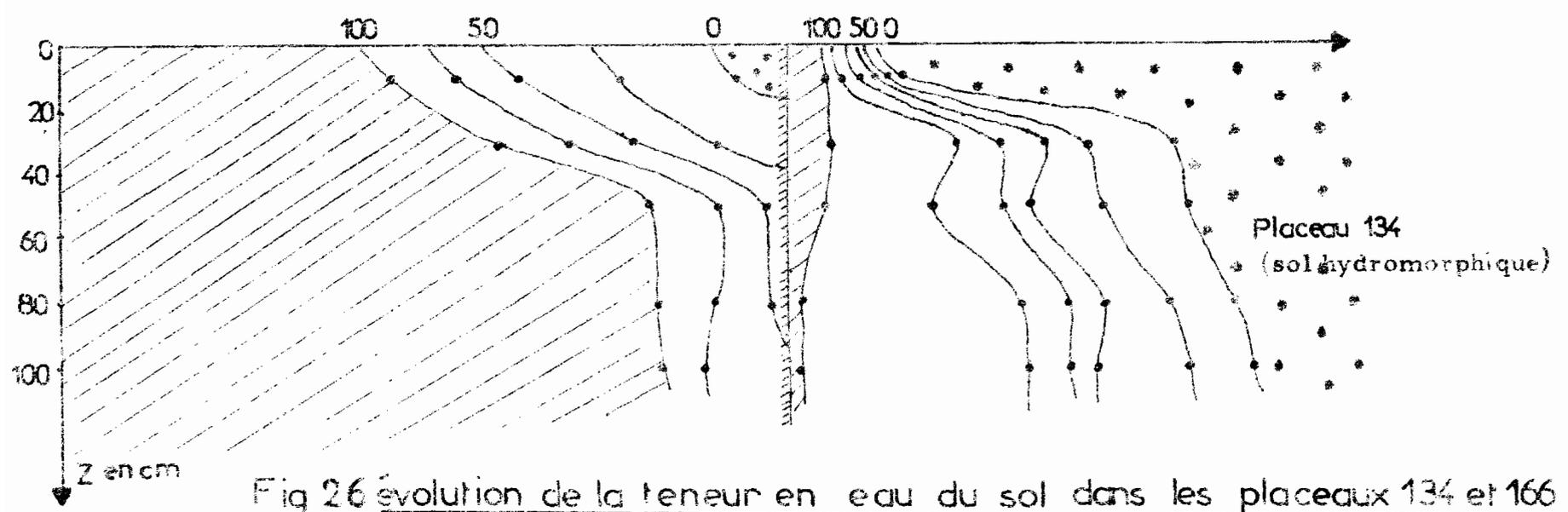
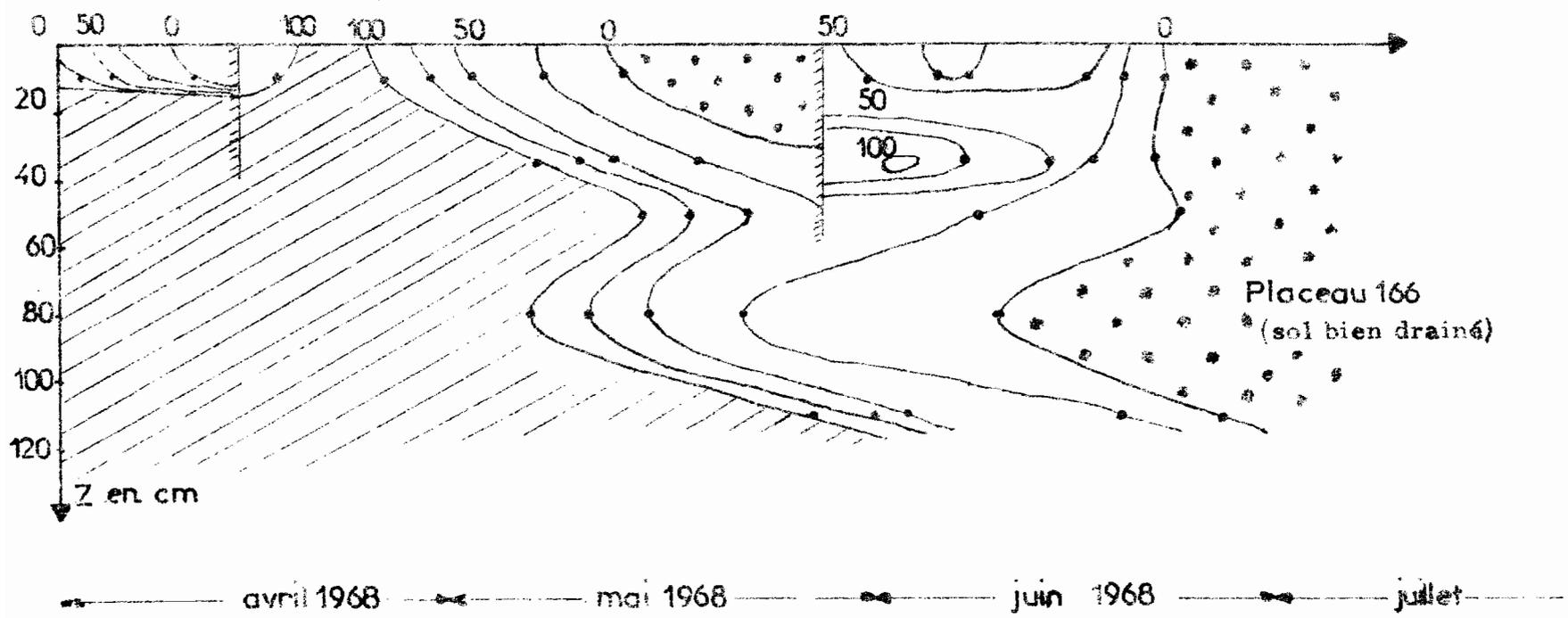


Fig 26 évolution de la teneur en eau du sol dans les placeaux 134 et 166 sous couvert de *Pinus pinea*

L'hétérogénéité individuelle réapparaît et se traduit par une augmentation du coefficient de dispersion.

Ce ralentissement de la croissance en épaisseur du tronc coïncide avec la période de sécheresse. On peut noter que certains pins présentent même un léger retrait de leur circonférence. Ces rétrécissements semblent être imputables à l'existence des fortes tensions de l'eau dans le bois. Ils n'atteignent jamais plus de 1 % de la croissance annuelle en épaisseur.

d) reprise de la croissance en octobre et novembre

A deux exceptions près, la croissance en diamètre démarre à la fin du mois de septembre dans les deux placeaux considérés. Cette reprise de l'activité cambiale semble liée à l'apparition des premières pluies de septembre (16,0 mm le 16 septembre). Le tableau 25 indique la valeur des vitesses de croissance au cours de cette période ainsi que du coefficient de dispersion.

Tableau 25

Vitesses moyennes journalières d'accroissement (en mm/jour) et coefficient de dispersion en octobre et novembre 1968.

placeau	vitesse moyenne journalière d'accroissement		coefficient de dispersion	
	octobre	novembre	octobre	novembre
Sol hydromorphique	0,10	0,14		
Sol bien drainé	0,13	0,10	0,38	0,40

Le coefficient de dispersion des valeurs individuelles des vitesses d'accroissement en circonférence diminue de nouveau : les pins ont un comportement relativement homogène en période d'intense activité cambiale.

En résumé, l'étude de la croissance en épaisseur de P. pinea, quel que soit le milieu édaphique considéré, a permis de mettre en évidence deux périodes d'accroissement : au printemps et à l'automne, et deux saisons au cours desquelles l'activité du cambium est très ralentie : en hiver et en été. Pendant les mois de juillet à septembre, sous l'effet d'une sécheresse atmosphérique et édaphique prolongée, le diamètre du tronc peut même se rétracter très légèrement. Au cours des périodes de croissance, la dispersion est faible (elle est minimale en avril quand la vitesse de croissance est maximale) mais en été l'hétérogénéité du peuplement devient très importante.

1-2 - P. halepensis et P. brutia

Le nombre de verniers ayant fonctionné pendant toute la durée de l'expérimentation est des plus réduits (1 pour P. halepensis, 4 pour P. brutia) et ne permet plus de tester l'homogénéité des comportements. On s'est donc contenté d'étudier les valeurs des accroissements mensuels en diamètre et la vitesse de croissance journalière.

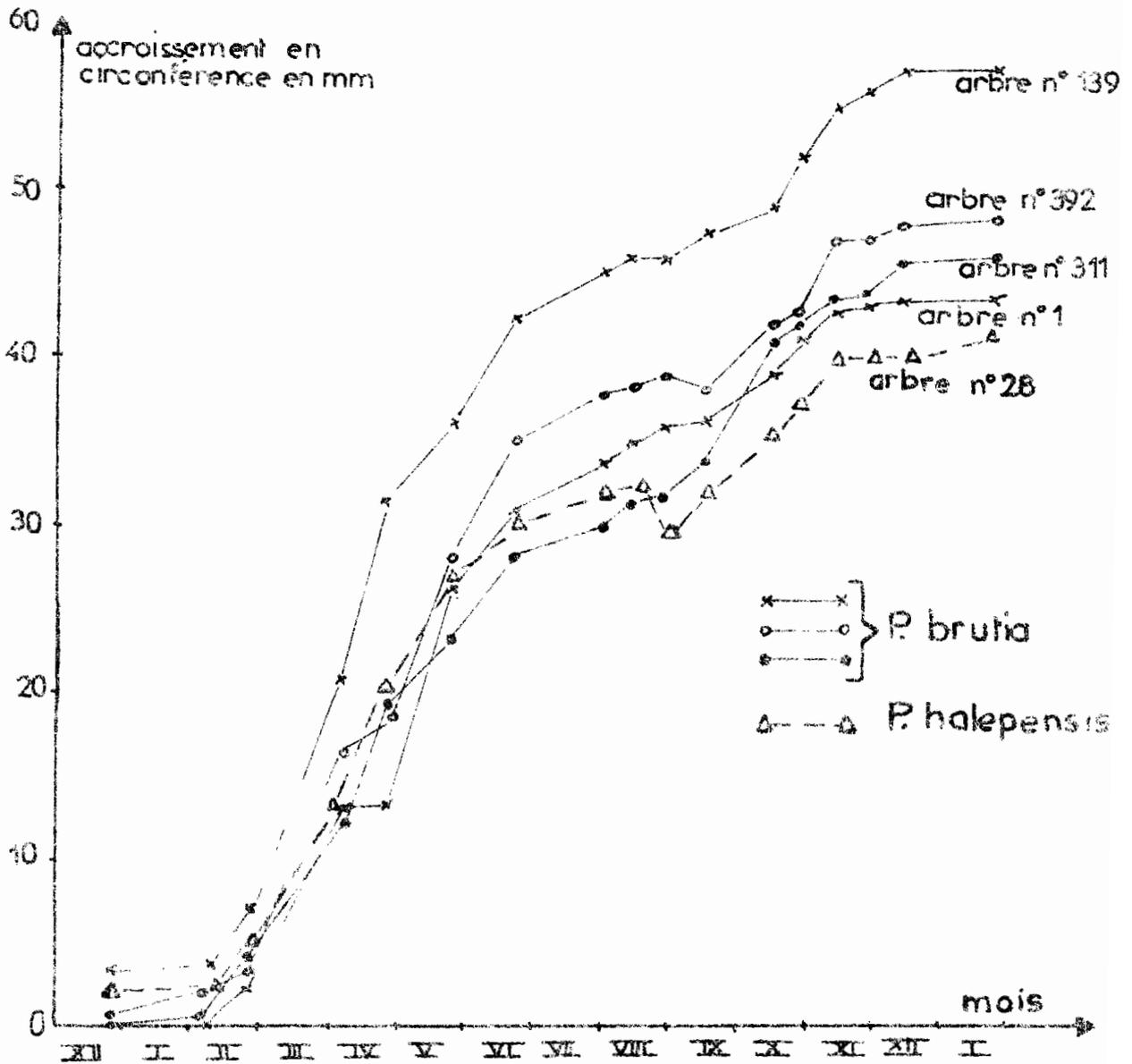
Ces deux pins présentent de nombreuses analogies avec P. pinea (figure 27). On retrouve :

- le ralentissement de l'activité cambiale en décembre et janvier ;
- le démarrage de la croissance en épaisseur au mois de février.

La vitesse maximale est atteinte en avril : la circonférence augmente alors de 0,26 mm/jour pour les deux pins considérés. En mai et juin, ces vitesses d'accroissement diminuent, mais restent encore importantes comme le montre le tableau 26.

- le ralentissement estival qui s'accompagne d'un retrait très marqué du diamètre du tronc au mois d'août pour P. halepensis. Ce rétrécissement atteint 6 % de la croissance totale annuelle. Il s'effectue avec des vitesses (0,06 mm/jour) identiques à celles citées par BYRAM et DOOLITTLE pour P. echinata Mill.

Chez P. brutia cette phase est peu marquée bien que ce pin soit installé sur un sol bien drainé où se trouve le groupement à Erica scoparia et Linum numidicum. Aucun des individus étudiés ne présente de retrait du tronc mais ils



g 27 accroissement en circonférence du *Pinus brutia* et de *Pinus halepensis* [de décembre 1967 à janvier 1969]

continuent tous à pousser au cours de l'été avec des vitesses supérieures à celles de décembre et janvier (tableau 26).

- la reprise de la croissance à l'automne.

Tableau 26

Evolution mensuelle de la vitesse moyenne journalière d'accroissement en épaisseur (exprimée en mm/jour) en 1968 pour P. halepensis et P. brutia.

mois	D	J	F	M	A	M	J	J'	A	S	O	N
<u>P. halepensis</u>	0,06	0,02	0,05	0,14	0,26	0,17	0,13	0,04	0,06	0,05	0,13	0,08
<u>P. brutia</u>	0,06	0,02	0,11	0,21	0,26	0,24	0,17	0,04	0,06	0,02	0,16	0,08

1-3 - P. pinaster

Pendant une année complète (de décembre 1967 à décembre 1968) six verniers ont permis de suivre l'accroissement en circonférence de P. pinaster sur des sols bien drainés.

De nouveau, quatre phases peuvent être distinguées au cours de la croissance annuelle (figure 28) :

- le ralentissement hivernal se caractérise par un arrêt quasi-total de l'activité cambiale au mois de janvier. Aucun arbre ne croît, et deux marquent même un léger retrait de circonférence après le 15 janvier.

- en février, le comportement des différents individus devient très hétérogène puisque, au cours de ce mois, le diamètre diminue pour un pin, reste inchangé pour 3 autres et commence à croître légèrement pour 2.

La vitesse de croissance est maximale en avril, mais demeure élevée en mai, et ne commence à diminuer qu'en juin (tableau 27).

- L'arrêt estival de l'accroissement en circonférence est très marqué de juillet à septembre (cinq arbres sur six présentent des retraits du tronc).

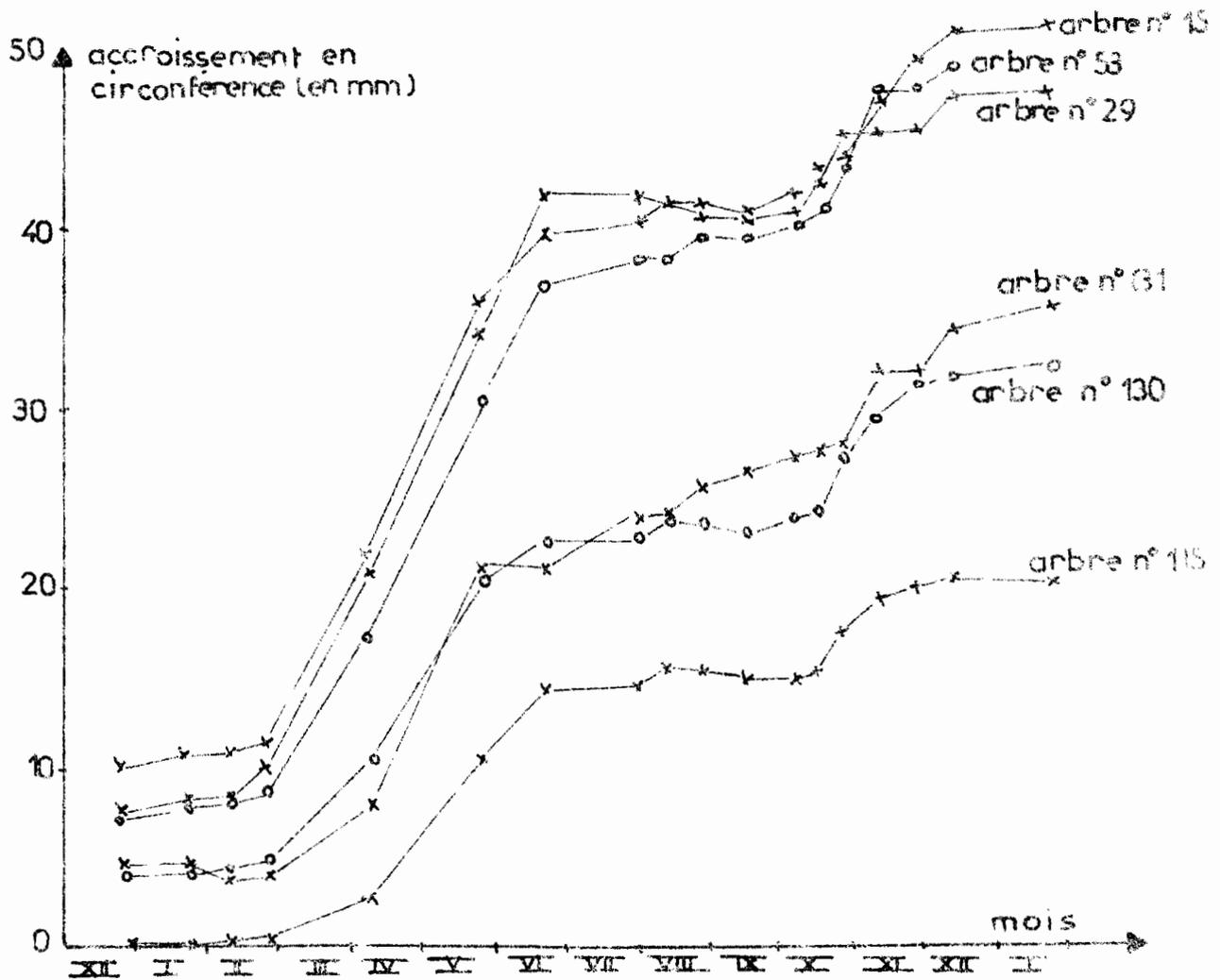


Fig28 variations individuelles de l'accroissement en circonférence pour Pinus pinaster (de décembre 1967 à janvier 1969)

- la reprise de l'accroissement à l'automne concerne tous les arbres mesurés. La vitesse de croissance est élevée : 0,14 mm/jour en octobre et 0,11 mm/jour en novembre.

Tableau 27

Vitesse moyenne journalière d'accroissement en épaisseur (exprimée en mm/jour) et coefficient de dispersion en 1967-1968.

Mois	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N
vitesse moyenne journalière d'accroissement	0,05	0,01	0,12	0,13	0,22	0,21	0,10	0,02	0,02	0,01	0,14	0,11
coefficient de dispersion	0,42	1,50	1,17	0,58	0,30	0,18	0,54	1,50	1,13	2,64	0,42	0,50

L'étude de la dispersion de la vitesse moyenne journalière d'accroissement en épaisseur (tableau 27) indique que les différents individus considérés se comportent d'une manière identique au cours des périodes de croissance active (avril-mai et octobre-novembre). Par contre l'hétérogénéité de la population de P. pinaster est élevée en hiver et en été : certains arbres croissant rapidement alors que d'autres ne poussent plus du tout. Ces résultats diffèrent donc de ceux relatifs à l'élongation de la pousse terminale pour laquelle on avait constaté la très bonne homogénéité du peuplement tout au long de l'année.

1-4 - P. radiata

L'étude de P. radiata a été conduite dans trois milieux différents décrits par SCHOENENBERGER (1969) : le premier (placeau 160) se caractérise par une grande hydromorphie, le second (placeau 168) est installé à mi-pente, sur des sols relativement bien drainés et le dernier (placeau 190) se rencontre sur des sols humifères à texture grossière, assez lourds en profondeur.

La figure 29 montre l'évolution de la croissance en épaisseur entre deux observations consécutives; les valeurs sont les moyennes de huit lectures de verniers.

On constate :

- une croissance lente en décembre et janvier, contrairement aux résultats obtenus par SHEPHERD (1967) en Australie où P. radiata stoppe toute activité cambiale au cours de l'hiver. Le milieu édaphique intervient puisque les vitesses de croissance les plus faibles se rencontrent pour les arbres installés dans les zones où l'hydromorphie est importante. En sol humifère, la croissance hivernale reste notable comme le montre le tableau 28.

Tableau 28

Vitesse moyenne journalière de croissance en épaisseur (exprimée en mm/jour) et coefficient de dispersion. P. radiata (hiver 1967-1968).

Nature du sol	Vitesse moyenne journalière de croissance en épaisseur		coefficient de dispersion	
	décembre	janvier	décembre	janvier
hydromorphique	0,08	0,03	0,19	0,83
bien drainé	0,07	0,03	0,43	0,37
humifère	0,09	0,09	0,22	0,34

- la phase de croissance active en circonférence débute au mois de février pour tous les arbres considérés. Elle dure jusqu'à la fin du mois de juin. Au cours de cette période, les vitesses maximales de croissance sont atteintes (tableau 29) beaucoup plus rapidement en sol humifère (février) que dans les terrains gorgés d'eau (avril). P. radiata recule toute les zones hydromorphiques.

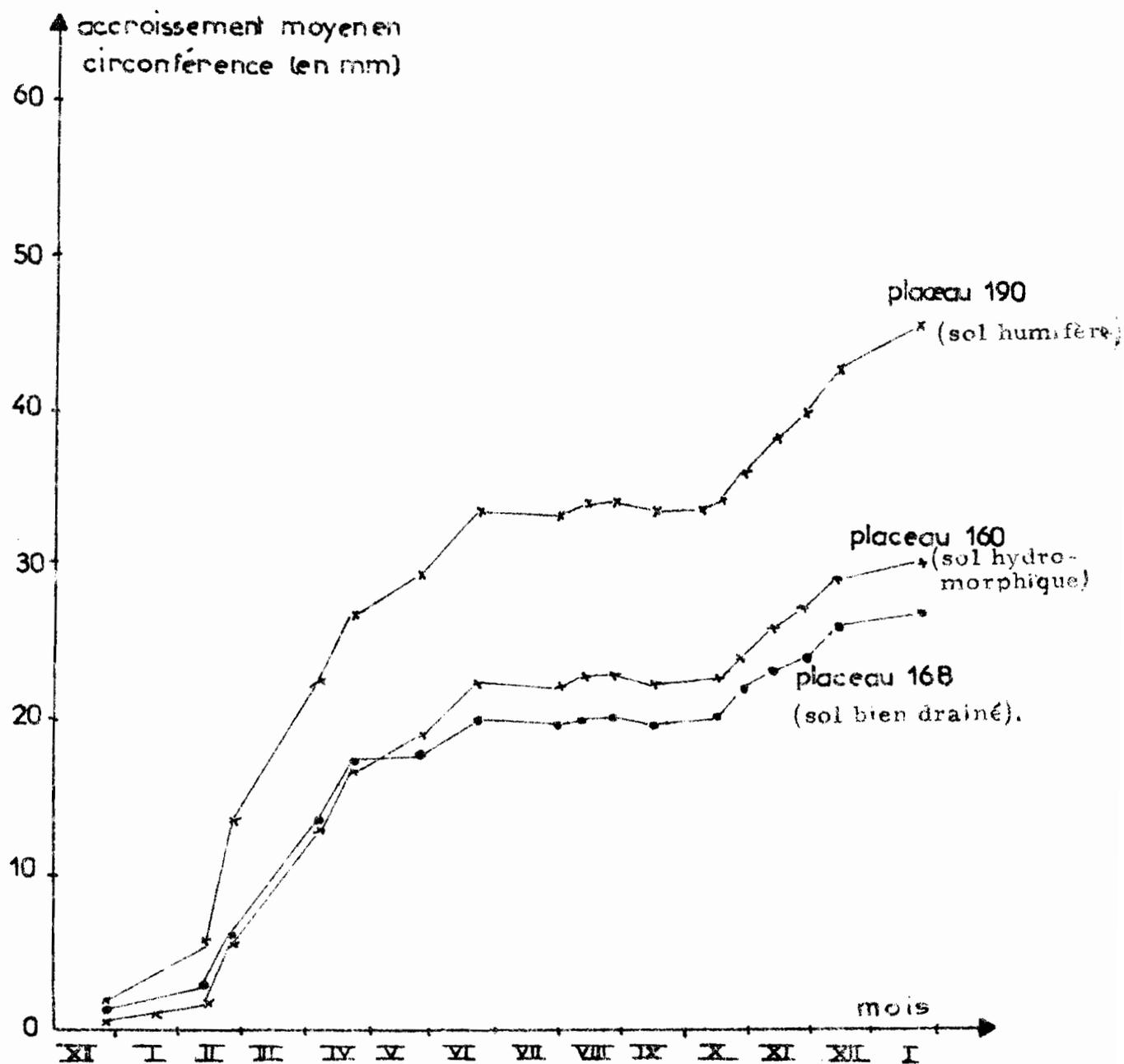


Fig 29 évolution des accroissements moyens en circonférence de Pinus radiata D. Don en fonction du milieu édaphique (de décembre 1967 à janvier 1969)

On l'avait déjà remarqué lors de l'étude de l'élongation de la pousse terminale.

Tableau 29

Vitesse moyenne journalière de croissance en épaisseur (exprimée en mm/jour) et coefficient de dispersion au cours des mois de février à juin.

Nature du sol	Vitesse moyenne journalière de croissance en épaisseur					coefficient de dispersion				
	F	M	A	M	J	F	M	A	M	J
hydromorphique	0,17	0,16	0,19	0,08	0,10	0,56	0,42	0,20	0,64	0,41
bien drainé	0,14	0,18	0,16	0,04	0,06	0,44	0,26	0,31	0,67	0,41
humifère	0,33	0,21	0,21	0,09	0,11	0,26	0,45	0,21	0,75	0,21

- l'arrêt de croissance estival s'étend sur une longue période : juillet, août, septembre et début du mois d'octobre: P. radiata semble donc très sensible à la sécheresse. Le rétrécissement du tronc apparaît dès le mois de juillet. Au mois d'août on note une très légère reprise de l'activité cambiale, suivie d'un nouveau rétrécissement de la circonférence du tronc au mois de septembre (cf. tableau 30).

Tableau 30

Vitesse moyenne journalière de croissance en épaisseur (exprimée en mm/jour) et coefficient de dispersion au cours de l'été 1968.

Nature du sol	Vitesse moyenne journalière de croissance en épaisseur			Coefficient de dispersion		
	J	A	S	J	A	S
hydromorphique	- 0,01	0,03	0	1,33	1,07	8,30
bien drainé	0	0	0	5,50	2,25	8,00
humifère	- 0,01	0,02	- 0,01	1,75	1,57	1,28

Au cours de cette période l'hétérogénéité des différentes populations de P. radiata est maximale. Le comportement des individus à l'intérieur d'un même plateau est donc excessivement variable.

- La reprise de l'activité cambiale à la fin du mois d'octobre et en novembre se traduit par des accroissements importants (cf. tableau 31).

Tableau 31

Vitesse moyenne journalière de croissance en épaisseur (exprimée en mm/jour) et coefficient de dispersion en octobre et novembre 1968.

Nature du sol	Vitesse moyenne journalière de croissance en épaisseur		Coefficient de dispersion	
	Octobre	Novembre	Octobre	Novembre
hydromorphique	0,07	0,10	0,37	0,74
bien drainé	0,08	0,07	0,56	0,57
humifère	0,10	0,14	0,37	0,46

2°) Action des facteurs physiques sur la croissance en épaisseur

2-1 - La température

L'étude de l'accroissement moyen mensuel en circonférence en fonction des températures moyennes mensuelles de l'air relevées sous abri météorologique (figures 30, 31, 32 et 33) conduit aux constatations suivantes :

- pour de faibles températures moyennes mensuelles (décembre et janvier) la croissance est très réduite. Dans le cas de P. pinaster il semble bien qu'on atteigne même le zéro de végétation puisqu'aucun arbre ne pousse. Le ralentissement de la croissance apparaît le moins marqué chez P. radiata.

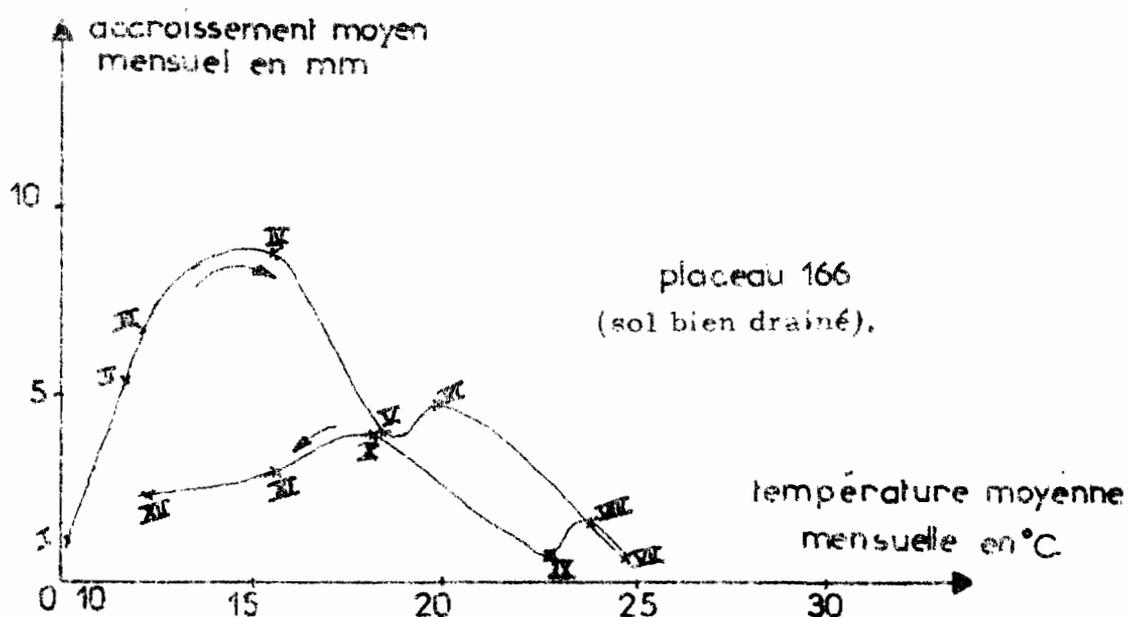
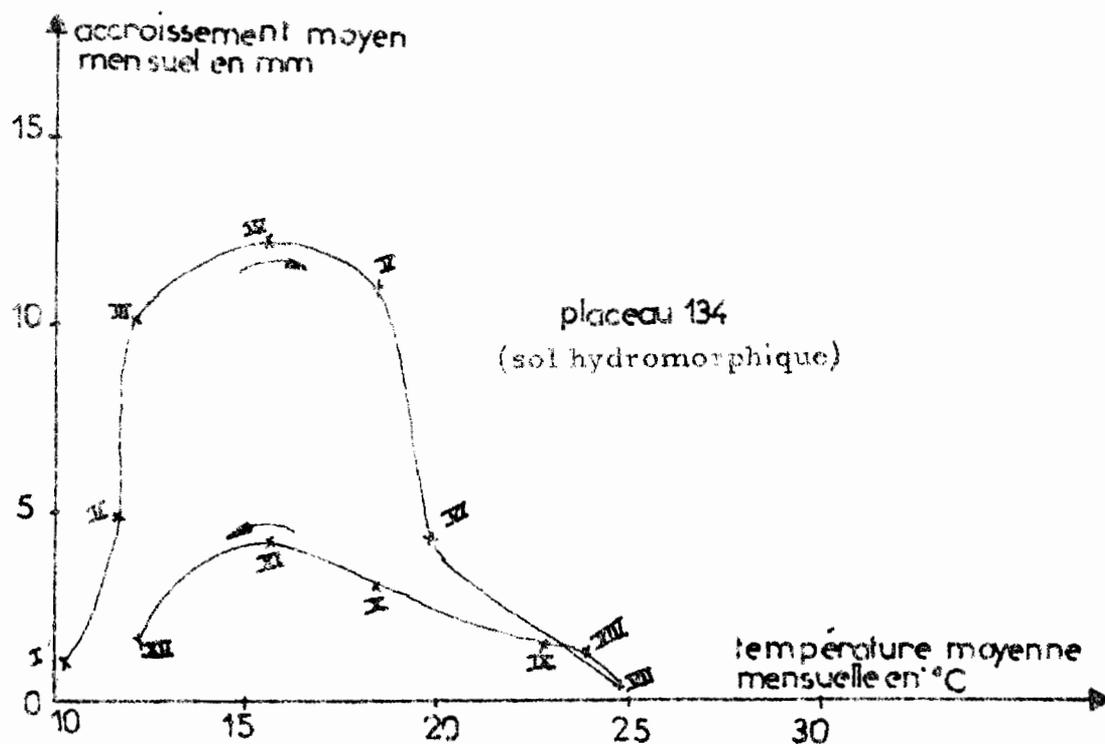


Fig 30 étude de l'accroissement moyen mensuel en fonction de la température moyenne mensuelle dans deux placeaux de Pinus pinéa

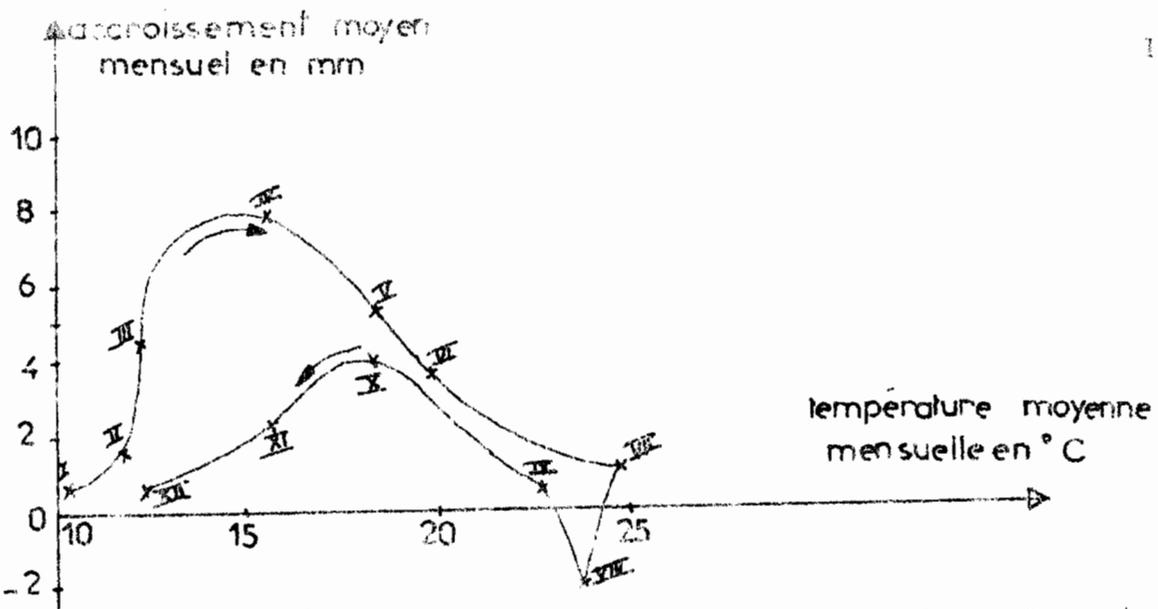


Fig 31 a étude de l'accroissement moyen mensuel en fonction de la température moyenne mensuelle pour Pinus halepensis

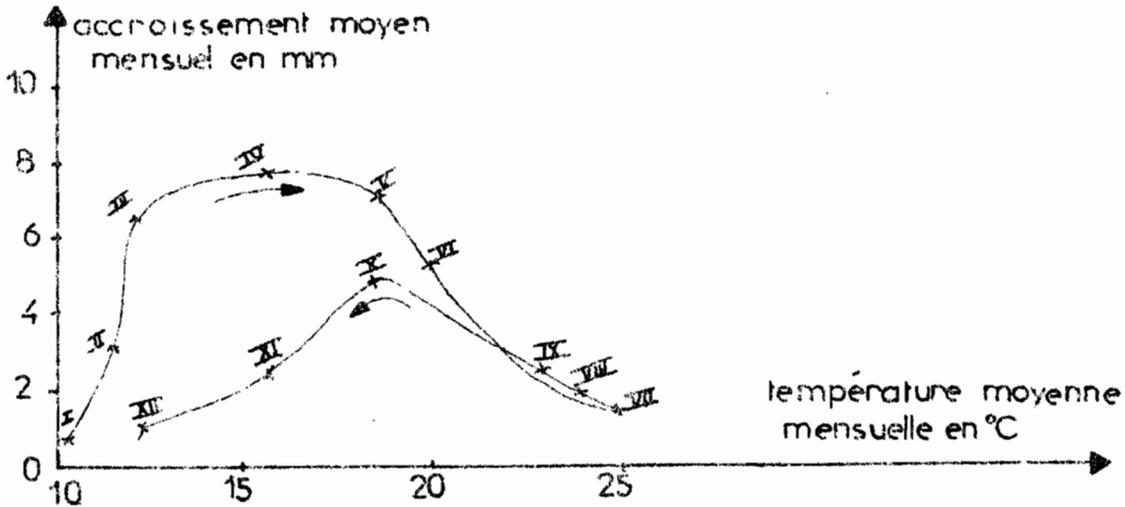


Fig 31 b étude de l'accroissement moyen mensuel en fonction de la température moyenne mensuelle pour Pinus brutia

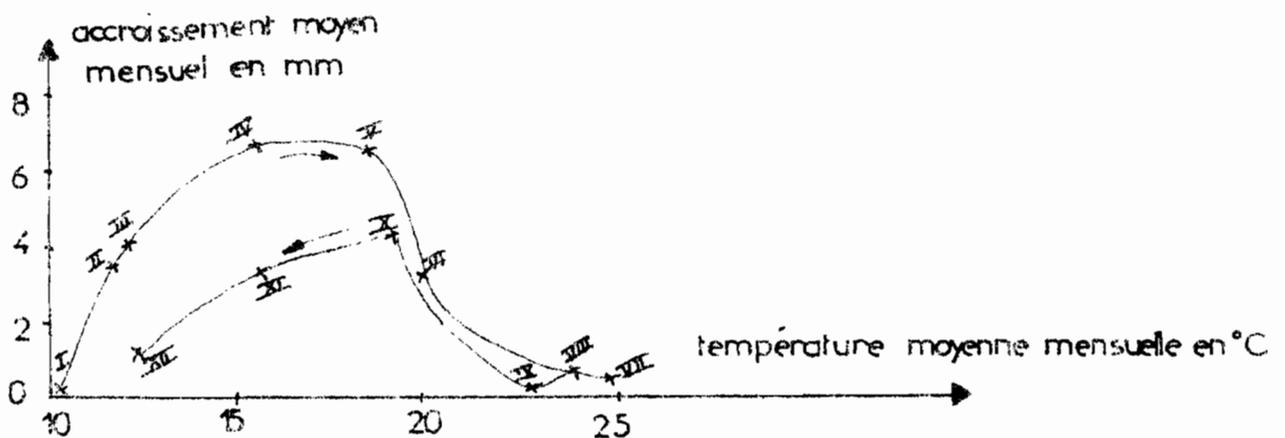


Fig 32 étude de l'accroissement moyen mensuel de Pinus pinaster en fonction de la température moyenne mensuelle

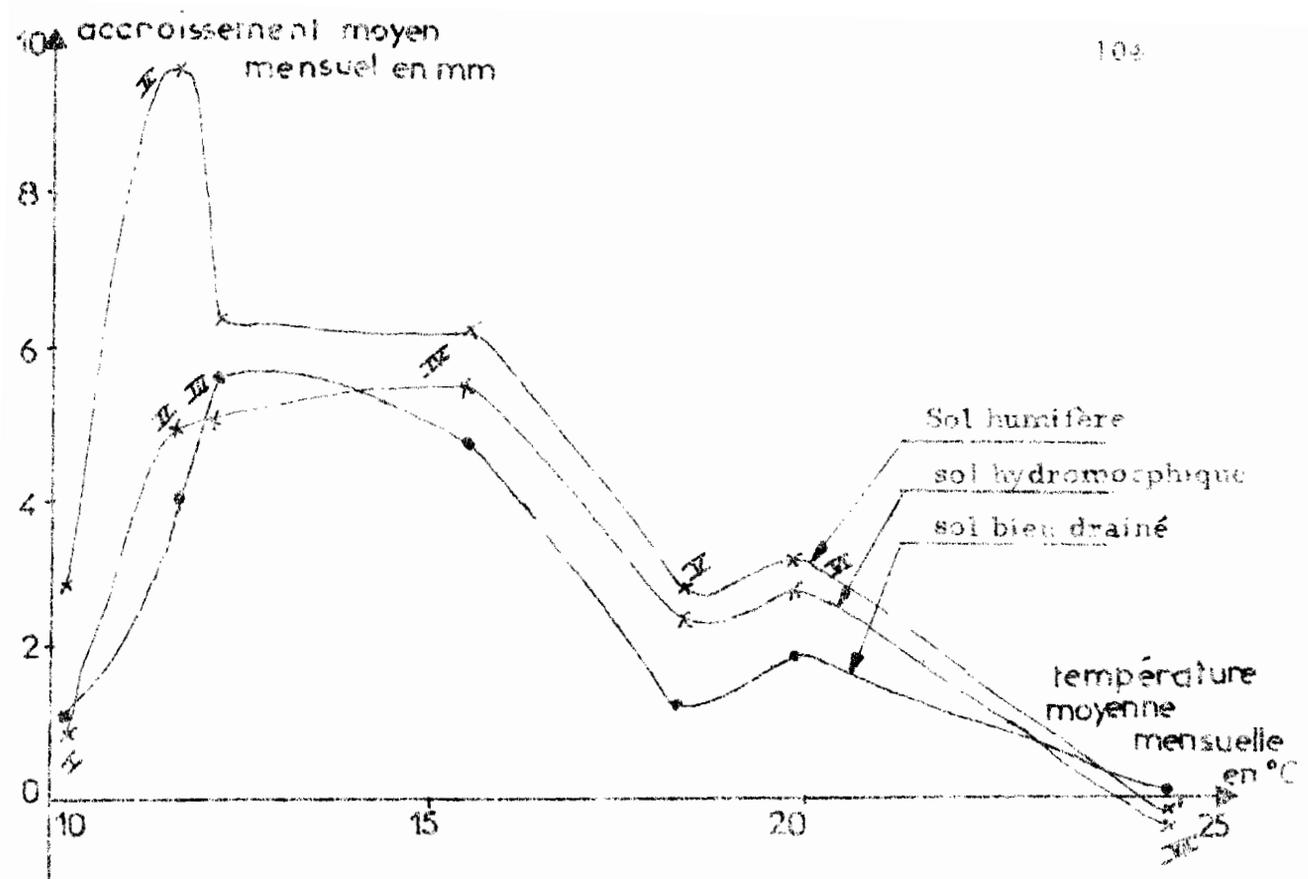


Fig 33a évolution de l'accroissement moyen mensuel en fonction de la température moyenne mensuelle (de janvier à juillet 1968) pour Pinus radiata dans trois milieux édaphiques différents

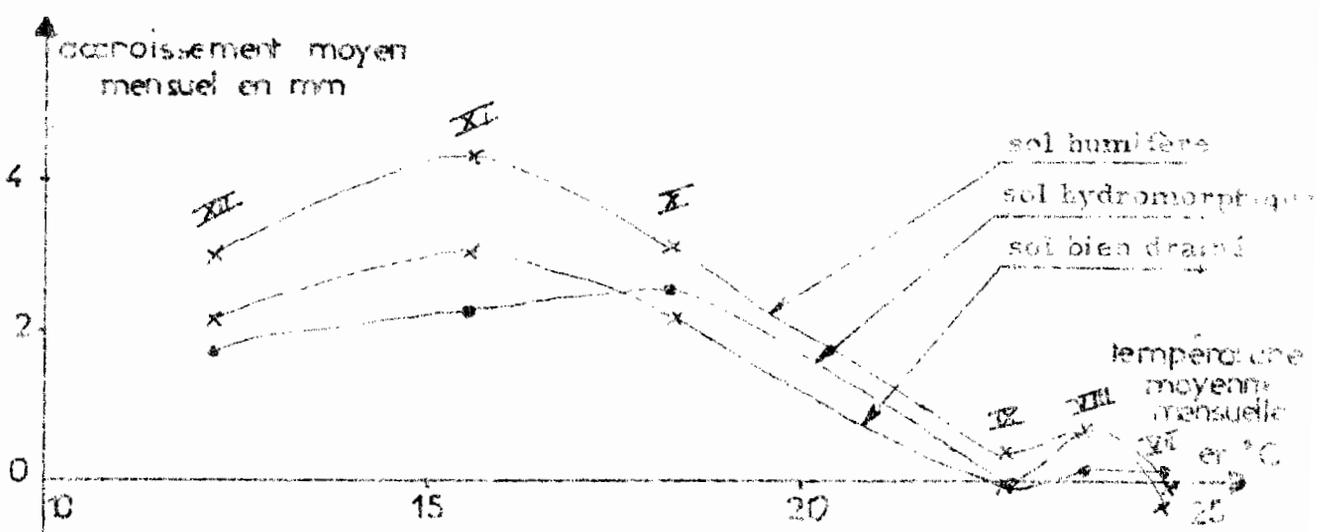


Fig 33b évolution de l'accroissement moyen mensuel en fonction de la température moyenne mensuelle (de juillet à décembre 1968) pour Pinus radiata dans trois milieux édaphiques différents

- Dès que la température moyenne mensuelle s'élève et dépasse 11° C. au printemps, la circonférence augmente rapidement. Ces résultats sont analogues à ceux mentionnés par FRIESSNER et WALDEN (1946) qui pensaient que la croissance en diamètre des troncs de nombreuses espèces de pins était initiée quelques jours après l'établissement d'une température moyenne journalière voisine de 10° C.

- Au-dessus d'un certain seuil de température voisin de 16° C pour P. pinea, P. halepensis, P. brutia, ou de 18° C. pour P. pinaster, les vitesses de croissance en épaisseur diminuent. Dans le cas de P. radiata, l'action de la température est difficile à dissocier de celle du milieu édaphique : dans les terrains bien drainés ou humifères, la croissance en épaisseur ralentit déjà quand la température moyenne mensuelle atteint 12° C. Par contre en sols hydro-morphiques, il faut attendre qu'elle s'élève à 16° C pour voir l'activité cambiale diminuer.

- Si la température moyenne mensuelle s'élève encore, l'accroissement en circonférence devient de plus en plus faible. On est alors en pleine saison estivale.

- En automne, quand les températures moyennes diminuent, la croissance en épaisseur reprend, mais elle est moins importante, à températures égales, qu'au printemps. Il semble donc que les températures ne soient pas le seul facteur extérieur ayant une action quantitative sur l'accroissement. De nombreux auteurs pensent que la photopériode intervient également (FRASER, 1952 ; KOZLOWSKI et PETERSON, 1962).

Il y a donc une corrélation apparente entre la croissance moyenne mensuelle en épaisseur et la température moyenne de l'air. Des expériences en conditions contrôlées devraient permettre de mieux préciser les résultats obtenus, particulièrement en ce qui concerne la photopériode.

2-2 - L'eau

On a vu qu'il existait une certaine relation entre la quantité d'eau disponible dans le sol et l'accroissement en circonférence du tronc.

- Au cours de l'hiver, le ralentissement de croissance constaté d'une façon générale est peut-être directement lié à un phénomène d'asphyxie des racines.

- Les vitesses de croissance en épaisseur diminuent généralement quand débute la saturation du profil. Ainsi P. pinea en sol bien drainé (les premiers centimètres se dessèchent rapidement dès la fin du mois d'avril), voit son accroissement ralentir plus tôt que dans les terrains hydromorphes. On retrouve un phénomène analogue avec P. radiata dont la vitesse maximale de croissance en circonférence est atteinte d'autant plus précocement que le sol est plus drainé. Il faudrait aussi tenir compte de l'évolution de la température du sol au printemps dans ces différents milieux.

- Pour ces deux espèces, on remarque également au mois de juin une légère reprise de l'activité cambiale, et parallèlement, sous l'effet de pluies tardives, une augmentation de la quantité d'eau disponible dans le sol.

- En été, la sécheresse édaphique et atmosphérique coïncide avec l'arrêt pratiquement total de l'accroissement en circonférence, et même avec un certain retrait des troncs.

- En automne enfin, au début du mois d'octobre, le départ de la croissance survient en même temps que les premières précipitations.

L'activité cambiale apparaît donc comme étant soumise aux variations du milieu extérieur. En hiver, les basses températures moyennes semblent limiter la croissance en épaisseur, ce que confirment les travaux de KOZLOWSKI (1963) et GUINAUDEAU (1966). Il ne faut cependant pas négliger, en cette saison, l'influence défavorable d'une mauvaise aération des sols généralement gorgés d'eau. A la fin du printemps et au cours de l'été, l'eau deviendrait le facteur primordial. Il serait intéressant alors, au cours de ces périodes de sécheresse d'apporter à un certain nombre de pins une grande quantité d'eau par irrigation : on pourrait ainsi déterminer si l'arrêt de croissance est imputable à ce seul facteur hydrique. Il faut souligner d'ailleurs qu'il est particulièrement délicat de noter avec précision

la date de départ et d'arrêt de l'accroissement en circonférence des troncs : à la croissance proprement dite, peuvent se superposer des phénomènes d'hydratation ou de déshydratation des tissus qui marquent l'activité cambiale (PHIPPS et GILBERT, 1961).

A l'automne enfin, un autre facteur pourrait intervenir : il s'agirait de la longueur de la photopériode.

3°) Conclusions

L'étude concernant la croissance en épaisseur a porté sur cinq espèces différentes de pins poussant dans trois milieux édaphiques distincts. Le tableau 32 indique les valeurs absolues de ces accroissements en circonférence au cours de l'année 1968.

Tableau 32

Accroissement de la circonférence (exprimée en mm) en 1968
selon l'espèce et le milieu édaphique.

Espèce Sol	Espèce				
	<u>P. pinea</u>	<u>P. halepensis</u>	<u>P. brutia</u>	<u>P. pinaster</u>	<u>P. radiata</u>
hydromorphique	58,0	33,0			29,4
bien drainé	42,6		45,9		25,6
humifère				34,6	41,5

3-1 - Sol hydromorphique

Trois espèces sont installées dans des sols hydromorphiques : P. pinea (pl. 134), P. halepensis et P. radiata (pl. 160). La comparaison des courbes moyennes de croissance cumulée de ces trois espèces (figure 34) permet de mettre en évidence les constatations suivantes :

- En valeur absolue, P. pinea présente les plus importants accroissements annuels, et P. radiata les plus faibles.

- P. radiata supporte bien les conditions climatiques des mois de décembre et janvier puisqu'il fait alors 11,6 % de son accroissement total annuel contre 7,9 % pour P. halepensis et 4,3 % pour P. pinea.

- En février, après le ralentissement de croissance hivernal, c'est encore P. radiata qui démarre le plus précocement et le plus vite, mais c'est aussi lui dont l'accroissement cesse le premier à la fin juin. P. halepensis présente la plus longue période de croissance puisqu'il pousse jusqu'à la mi-août. P. pinea forme 76,4 % de sa croissance totale annuelle au printemps. P. halepensis et P. radiata : 70,0 %.

- Au cours de l'été, les troncs de P. halepensis se rétrécissent énormément (6 % de l'accroissement total annuel) alors que ce retrait ne représente que 1 % de l'accroissement annuel de P. pinea, et de P. radiata.

- La reprise de l'activité cambiale se situe dès la fin du mois d'août pour P. halepensis; elle est plus tardive chez P. radiata où elle n'a lieu qu'après le 15 octobre. Ce dernier semble donc redouter la sécheresse. La croissance automnale représente 13,2 % de l'accroissement total chez P. pinea, 24,2 % chez P. halepensis et 17,1 % chez P. radiata.

En sol hydromorphique, P. pinea semble donc être plus intéressant puisqu'il forme les plus grands accroissements annuels. P. halepensis dont la période de croissance est la plus longue présente d'importants retraits au cours de l'été, ce qui nuit à la qualité du bois. Quant à P. radiata, il apparaît une grande hétérogénéité d'un individu à l'autre, ce qui est un caractère défavorable aux yeux du forestier.

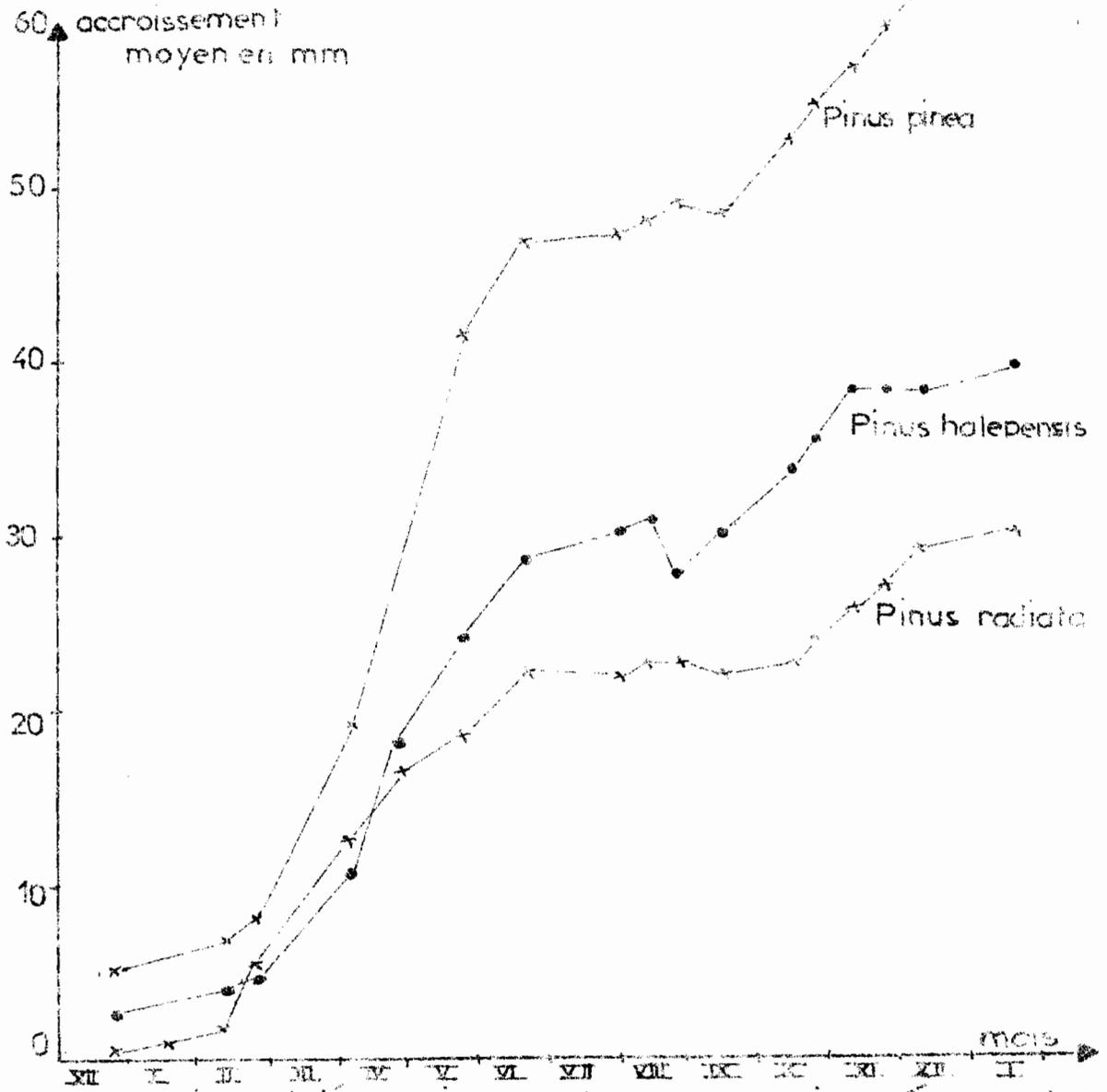


Fig 34a comparaison de l'accroissement moyen en circonférence de trois espèces de pins plantées en sol hydromorphe de décembre 1967 à janvier 1969

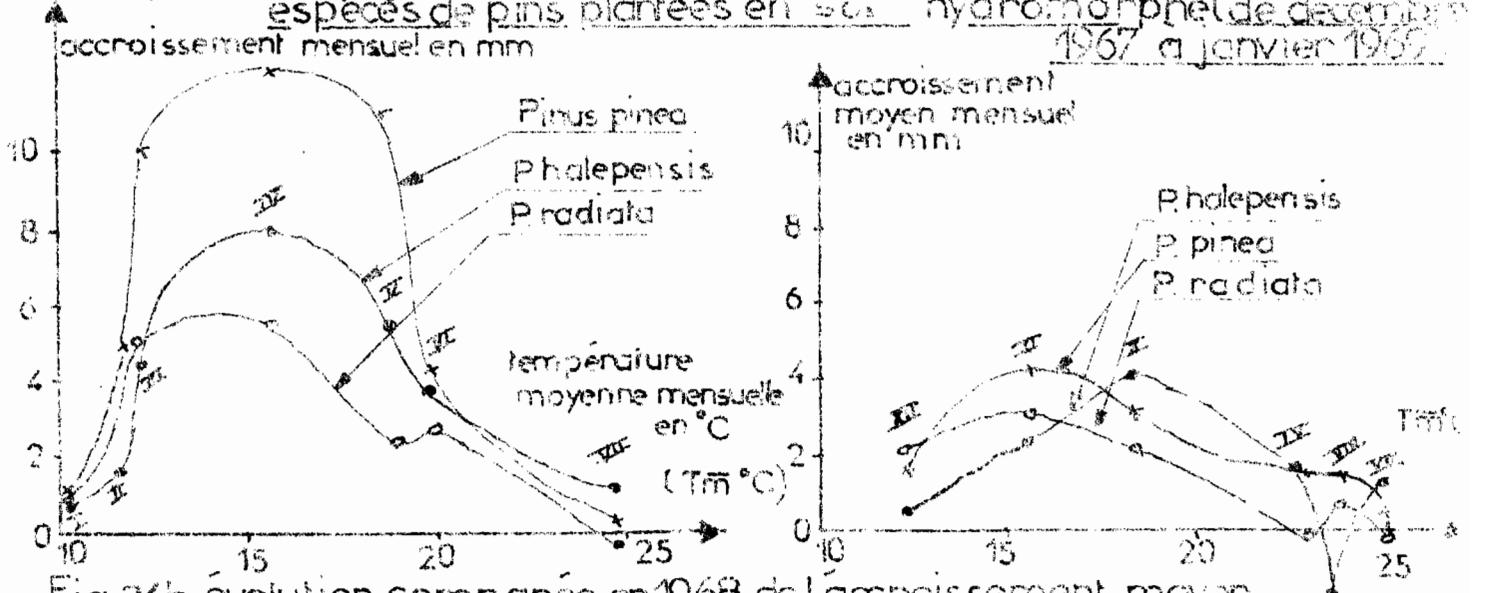


Fig 34b évolution comparée en 1968 de l'accroissement moyen mensuel en fonction de la température moyenne mensuelle pour trois espèces de pins en sol hydromorphe

3-2 - Groupement à Erica scoparia

Sur ces sols assez secs, se trouvent P. pinea (pl. 166), P. brutia et P. radiata (pl. 168). Le comportement de ces trois pins diffère considérablement comme le montrent les courbes moyennes d'accroissement cumulé en épaisseur en fonction du temps (figure 35).

- La circonférence de P. radiata a augmenté en 1968 de 25,6 mm, ce qui est significativement plus faible que pour P. pinea (42,6 mm) ou P. brutia (45,9 mm).

- Comme dans le milieu édaphique précédent, P. radiata pousse plus que les autres en hiver puisqu'il forme alors 12,9 % de son accroissement total annuel contre 8,2 % pour P. pinea et 5,6 % pour P. brutia. Il semble donc nécessaire d'étudier avec précision la biologie de ces pins essentiellement au niveau des phénomènes de dormance du cambium et des bourgeons.

- En février, les trois pins considérés démarrent au même moment mais P. radiata s'arrêtera très rapidement (dès la fin du mois d'avril) soit deux mois plus tôt que P. pinea.

- Au cours de l'été, seul P. radiata voit son diamètre diminuer mais ce retrait ne représente que 0,3 % de l'accroissement annuel. P. brutia offre une grande résistance à la sécheresse puisque, même si sa vitesse de croissance diminue, il ne s'arrête jamais de pousser.

- En automne la reprise de l'activité cambiale de P. pinea précède celle de P. radiata. L'accroissement en cette période représente 18,7 % de la croissance annuelle totale de P. radiata, 16,0 % de P. brutia et 16,2 % de P. pinea.

Dans les groupements à Erica scoparia, P. brutia donne de très bons résultats ainsi d'ailleurs que P. pinea. Le comportement de P. radiata confirme que cette espèce n'est pas du tout adaptée à la région.

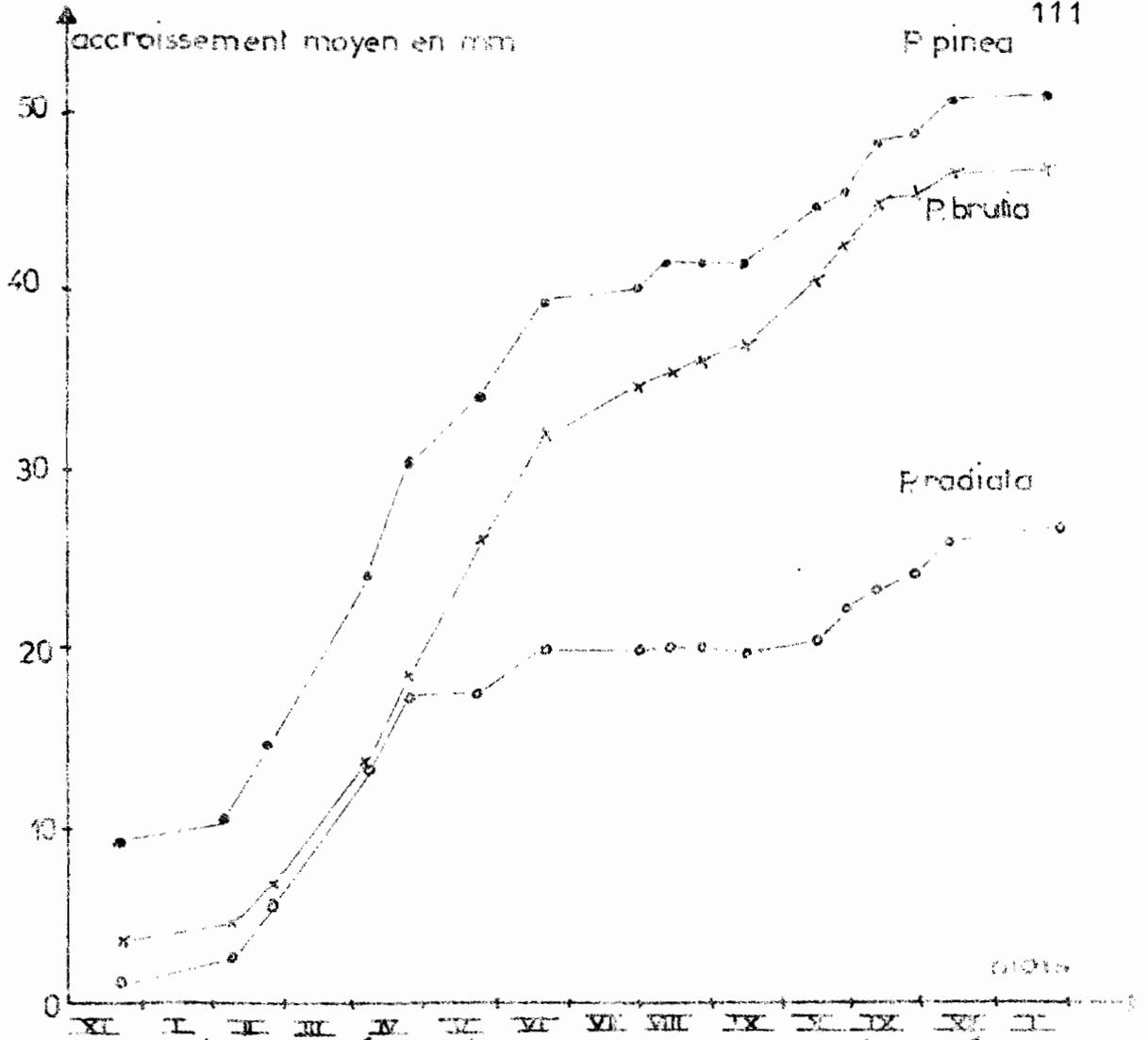


Fig 35a comparaison de l'accroissement moyen en circonférence de 3 espèces de pins plantées dans un milieu à *Erica scoparia* (de décembre 1967 à janvier 1969)

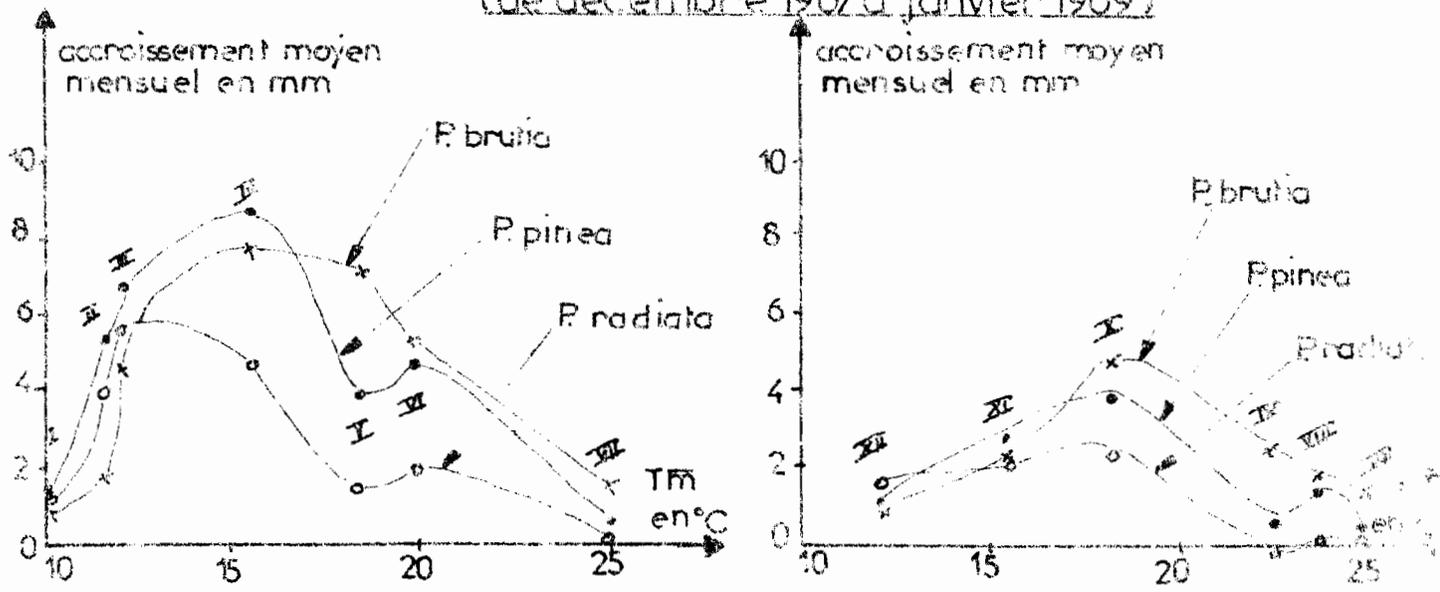


Fig 35b évolution comparée en 1968 de l'accroissement moyen mensuel en fonction de la température moyenne mensuelle pour 3 espèces de pins en milieu à *Erica scoparia*

3-3 - Groupement à Cichorium intybus et Narcissus Tazetta

Sur ces sols humifères a été suivie la croissance en épaisseur de P. pinaster et de P. radiata (figures 36).

- L'accroissement total annuel s'élève à 41,5 millimètres pour P. radiata et à 34,6 millimètres pour P. pinaster. En période de croissance active le premier a un comportement plus homogène que le second. Mais dès que l'activité cambiale ralentit une grande hétérogénéité apparaît dans le peuplement de P. radiata.

- En hiver, la croissance de P. pinaster devient faible, voire nulle, alors que P. radiata pousse avec des vitesses importantes (0,22 millimètres/jour en décembre et 0,34 millimètres/jour en janvier).

- Dès le mois de février et jusqu'à la fin juin, l'activité cambiale apparaît très importante pour les deux pins. P. radiata fait alors 68,5 % de sa croissance totale annuelle et P. pinaster 69,2 %.

- Au cours de l'été, P. radiata et P. pinaster stoppent tout accroissement. Le diamètre des seconds se rétracte moins (0,8 % de l'accroissement annuel) que celui des premiers (1,4 %).

- La reprise de l'accroissement de P. pinaster, en octobre, précède celle de P. radiata d'une quinzaine de jours. La croissance automnale représente 21,9 % de la croissance totale annuelle chez P. pinaster et 17,8 % chez P. radiata.

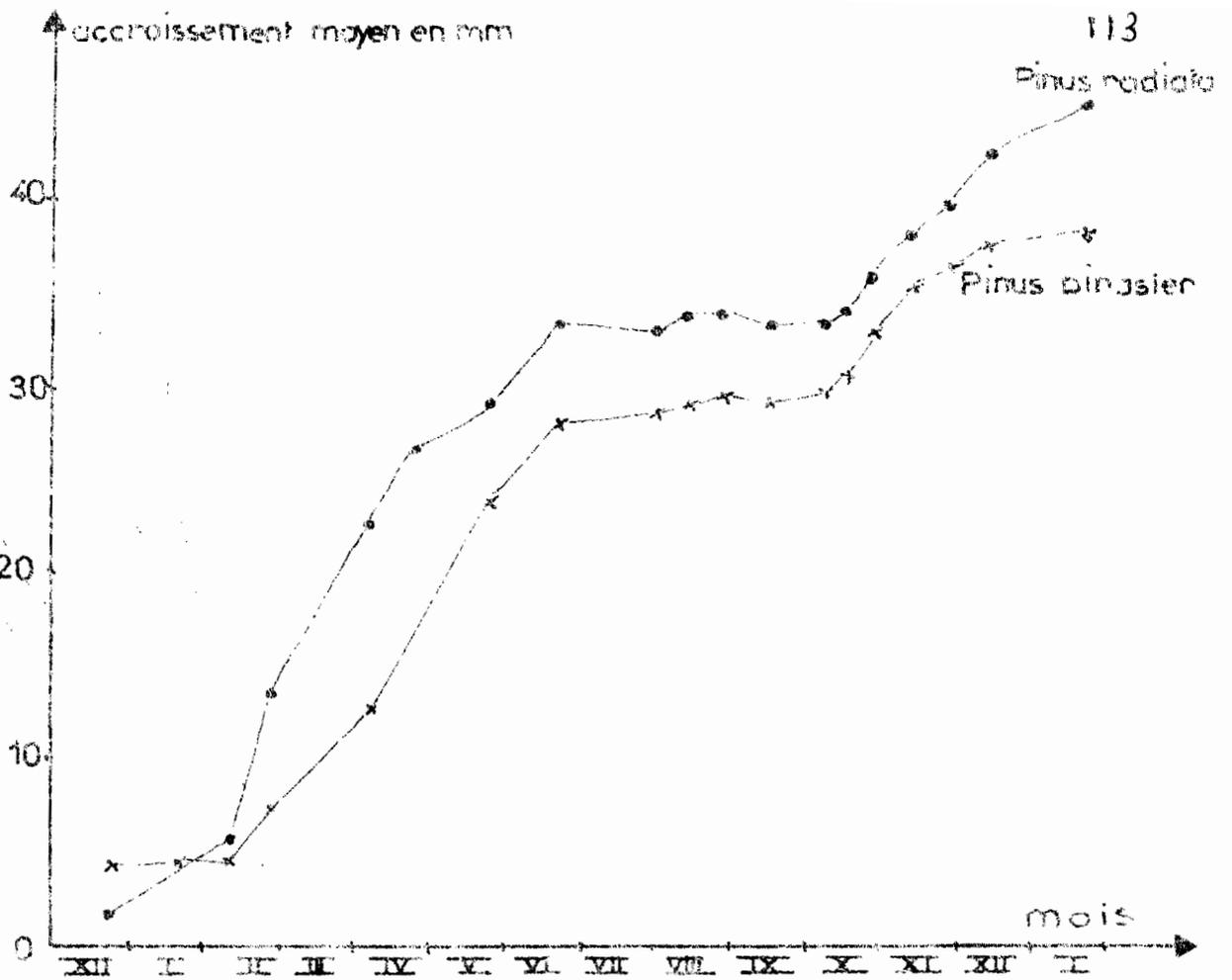


Fig 36a comparaison de l'accroissement moyen en circonférence de 2 espèces de pins plantées dans un milieu *Narcissus lazetta* et *Cichorium intybus* (de décembre 1967 à janvier 1969)

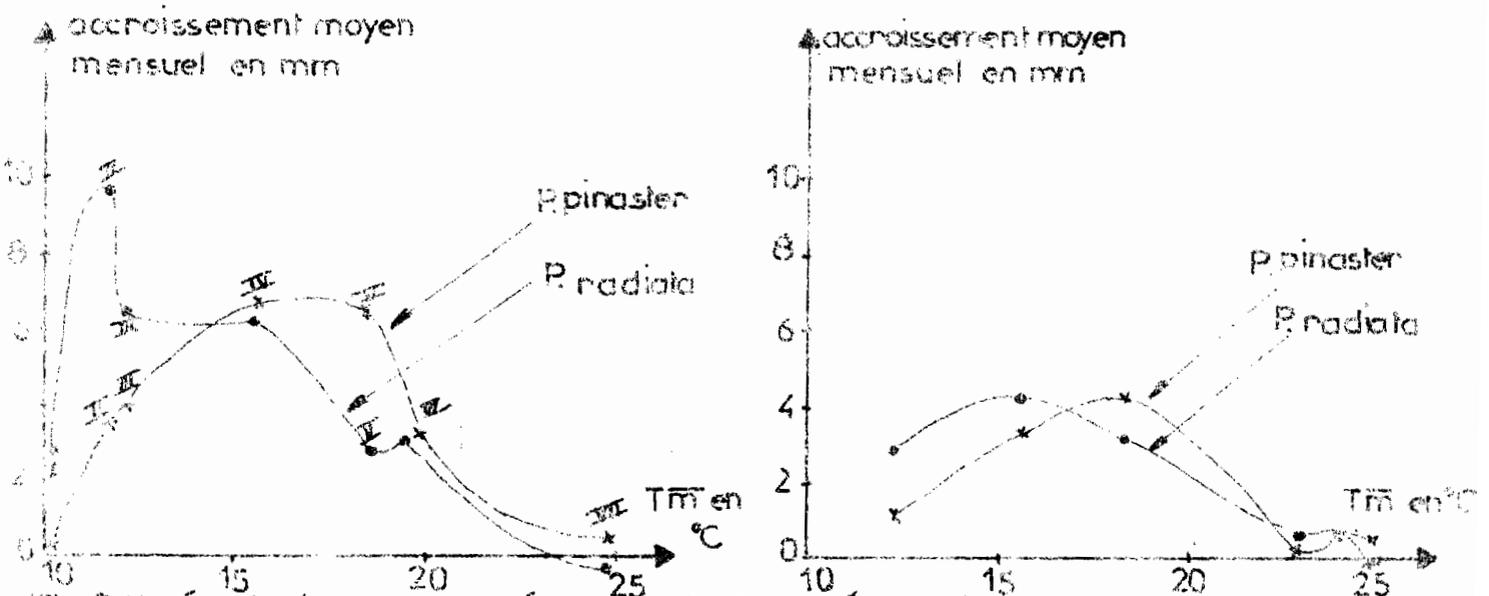


Fig 36b évolution comparée en 1968 de l'accroissement moyen mensuel en fonction de la température moyenne mensuelle pour 2 espèces de pins en milieu *Narcissus lazetta* et *Cichorium intybus*

V - DISCUSSION GENERALE ET

CONCLUSIONS.

De la comparaison des deux aspects de la croissance étudiés (élongation du rameau terminal et accroissement en diamètre du tronc), on peut tirer un certain nombre d'enseignements communs aux quatre espèces :

- Au printemps, la croissance en hauteur s'arrête beaucoup plus tôt que la croissance en épaisseur.

- L'accroissement en diamètre du tronc s'étend sur une plus longue période que l'allongement de la pousse terminale. Ce phénomène semble assez général ; il a été constaté à plusieurs reprises, et sur d'autres espèces, par KOZLOWSKI (1955-1958-1963).

- On peut alors avancer l'hypothèse que la croissance en hauteur se fait davantage aux dépens des réserves nutritives accumulées par l'arbre au cours des années précédentes, que l'accroissement du tronc qui dépendrait d'une plus large mesure des produits photosynthétisés l'année même.

- La croissance en diamètre semble, en outre, davantage soumise aux facteurs du milieu extérieur car les variations présentées d'une année à l'autre peuvent être considérables. Or, la qualité du bois est liée à la largeur de l'anneau annuel formé; on comprend alors pourquoi tant d'auteurs se sont intéressés à ces problèmes d'accroissement.

Pour deux espèces de pin seulement : P. pinea et P. halepensis, les croissances en hauteur et en épaisseur ont été mesurées parallèlement dans les mêmes placeaux expérimentaux et sur les mêmes arbres; ce qui autorise une comparaison beaucoup plus précise.

1°) P. pinea.

La figure 37 montre l'évolution respective de l'élongation et de l'accroissement en circonférence au cours de l'année 1968 :

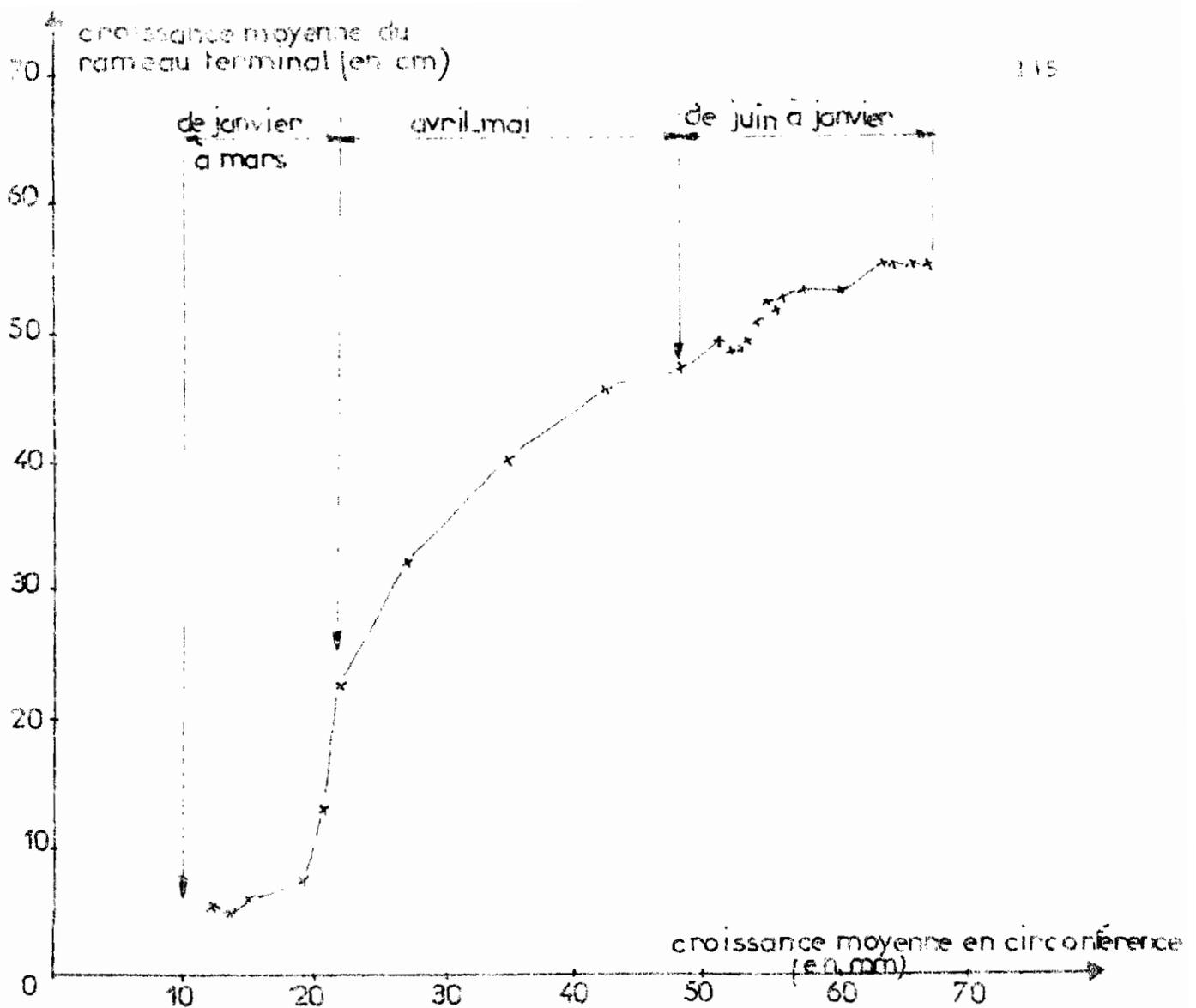


Fig 37 évolution de l'élongation de la pousse terminale en fonction de la croissance du tronc chez Pinus pinaster L. en 1968.

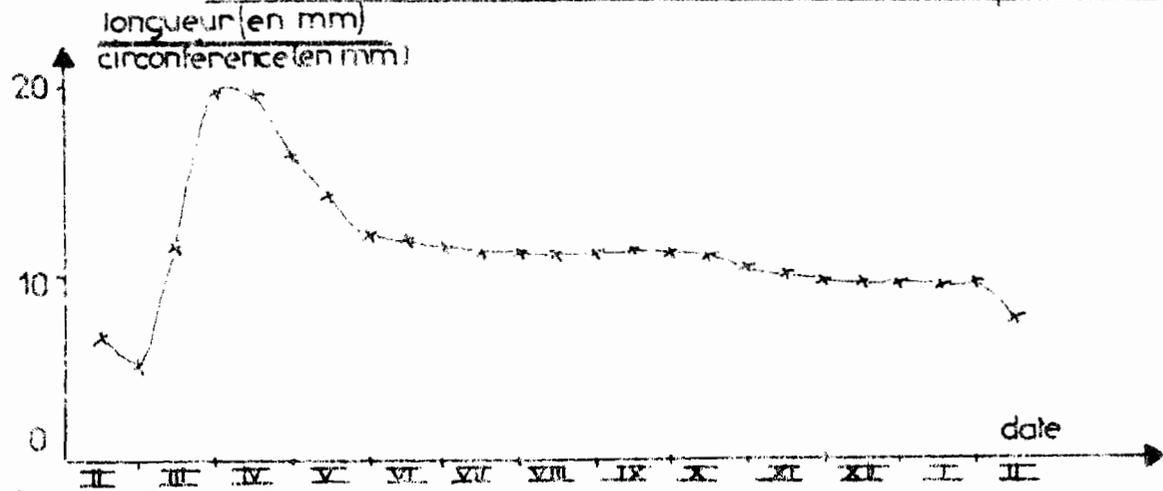


Fig 38 évolution du rapport longueur de la pousse annuelle (en mm) / accroissement en diamètre (en mm) chez P. pinaster L. (de février 1968 à février 1969)

- En hiver (janvier et février), la circonférence augmente lentement; le bourgeon terminal se trouve encore en dormance. Dès le mois de mars, la croissance en hauteur démarre rapidement. A la fin du printemps alors que la vitesse de croissance en épaisseur s'élève toujours, la vitesse de croissance de la pousse terminale diminue déjà. En été enfin, l'activité cambiale ralentit tardivement alors que l'allongement a cessé depuis les premiers jours de juin.

- La figure 38 représente l'évolution du rapport L/C :

L = longueur de la pousse annuelle (en centimètres)

$C = C_t - C_o$ avec C_t = longueur de la circonférence à un instant donné (en millimètres).

C_o = longueur de la circonférence au début de l'expérimentation.

Ce rapport a été calculé tous les quinze jours à partir des courbes de croissance cumulée. On peut noter que, dès le début du mois de mars, et pendant un mois environ, ce rapport croît très vite : cette période correspond au démarrage de l'élongation. L'acquisition de cette potentialité semble très brusque et entraîne une certaine inhibition de l'activité du cambium. Celle-ci est levée au mois d'avril, le rapport L/C diminue alors jusqu'au premier juin. Au cours de l'été, il va rester sensiblement constant et voisin de 11 : la vitesse de croissance en épaisseur diminue mais plus lentement que celle de l'allongement. Au cours de l'hiver, il y a une nouvelle chute de la valeur du rapport L/C ; elle traduit l'arrêt hivernal de l'élongation.

2°) F. halepensis.

Pour ce pin, au cours de l'année 1968, les processus de croissance se présentent différemment. On peut reconnaître trois stades (figures 39 et 40) :

- En hiver (du 15 janvier au 1er mars), il y a élongation de la pousse terminale alors que le cambium est totalement inhibé; ceci se traduit par un rapport L/C très élevé.

- Cette dormance du cambium est levée à la fin du mois de février. Jusqu'au mois d'août, il y a croissance parallèle du diamètre du tronc et du

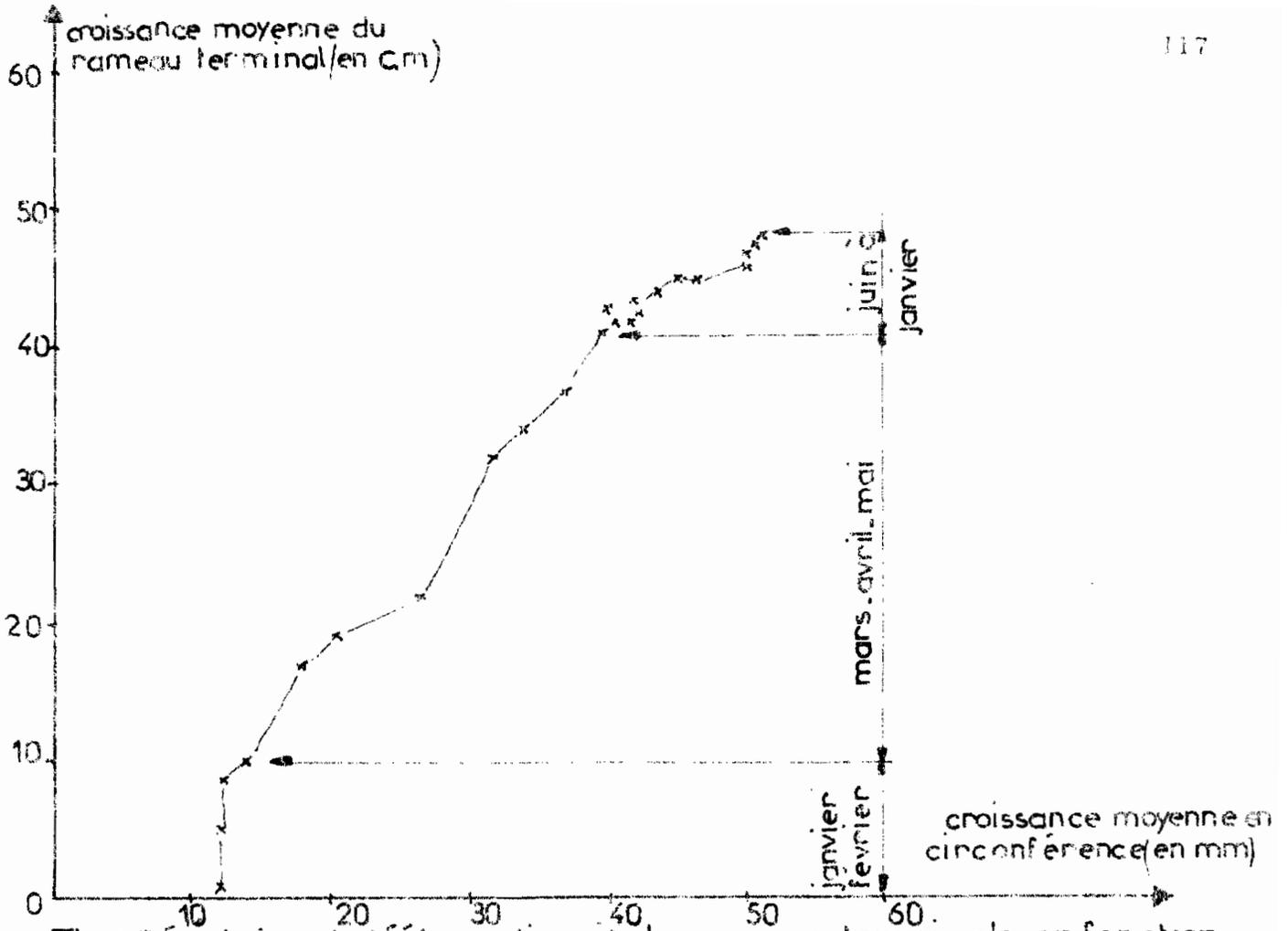


Fig 39 évolution de l'élongation de la pousse terminale en fonction de la croissance du tronc chez *Pinus halepensis* Mill en 1968.

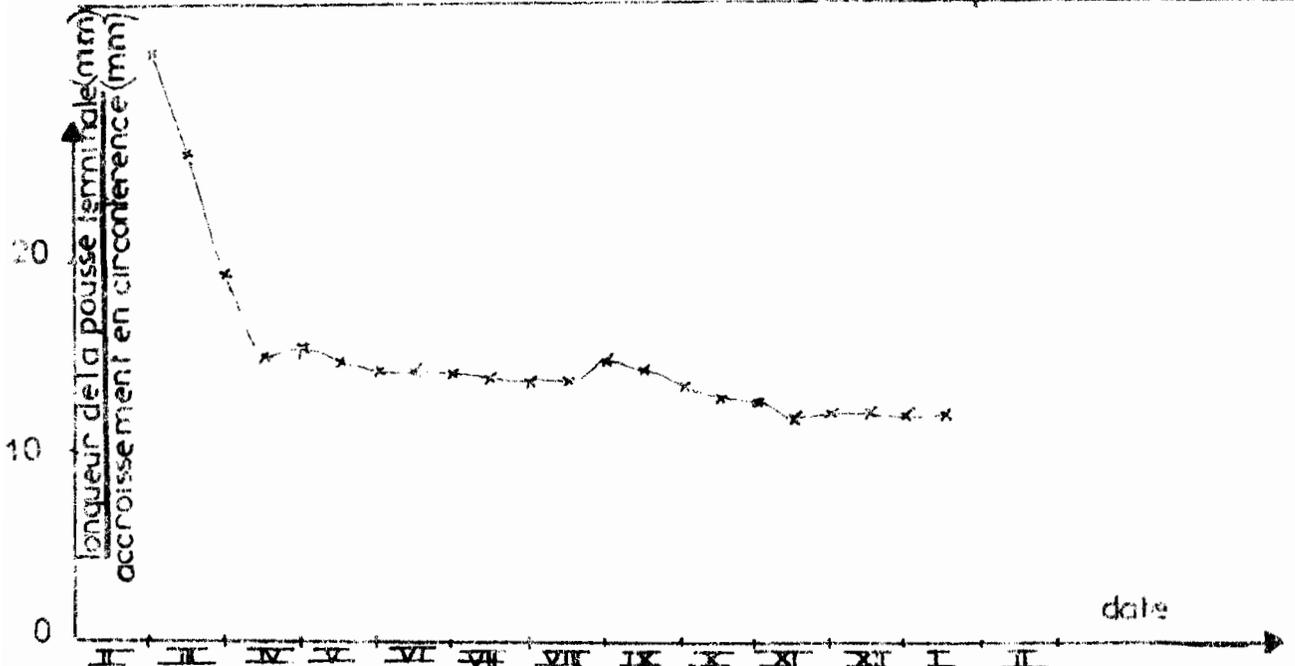


Fig 40 évolution du rapport longueur de la pousse annuelle (en mm) / accroissement en circonférence (en mm) chez *Pinus halepensis* Mill (de février 1968 à janvier 1969)

rameau latéral. Le rapport L/C diminue considérablement, puis se stabilise autour de 14.

- A l'automne, alors que la pousse terminale ne s'allonge plus, le diamètre augmente toujours et le rapport L/C s'abaisse de nouveau, mais très faiblement. On peut également constater que ce rapport L/C est continuellement plus grand dans le cas de P. halepensis que dans celui de P. pinea : pour une même élongation du rameau terminal, ce dernier s'accroît davantage en diamètre que P. halepensis.

En suivant tout au long de l'année, l'évolution des conditions climatiques, on a pu montrer :

- En automne, le départ de la croissance se produit régulièrement après les premières pluies. Dans les terrains bien drainés, celles-ci ne sont d'ailleurs pas toujours suffisantes car le déficit hydrique du sol est trop élevé. Pourtant, pour ces jeunes arbres, les racines latérales sont jointives bien avant les couronnes, et elles forment un important réseau dans les quarante premiers centimètres. En cette saison, alors que les réserves en eau du sol se reconstituent et que les températures moyennes mensuelles deviennent similaires à celles du printemps, la croissance est importante mais moins toutefois qu'aux mois de mars ou avril. Elle serait limitée par un autre facteur qui pourrait être la longueur de la photopériode : celle-ci, en effet, devient inférieur à douze heures.

- En hiver, les basses températures semblent surtout contrôler l'accroissement en circonférence des troncs car l'activité cambiale reste limitée tant que les températures moyennes mensuelles sont inférieures à 10,5 °C. On a pu d'ailleurs remarquer que le démarrage de la croissance avait lieu, quelle que soit l'espèce considérée, pour des températures inférieures à celles de l'époque où cesse toute croissance. Ceci semblent donc confirmer les hypothèses précédentes : en automne, interviennent d'autres facteurs (climatiques ou trophiques) qui limitent l'élongation et l'activité cambiale.

D'autre part, on peut noter que les exigences thermiques des quatre espèces de pin étudiées sont très voisines puisque, pour tous ces arbres, le départ de la croissance en hauteur, par exemple, se situe à la même époque (en 1968, P. pinaster, le plus précoce, croît à partir du 26 janvier, et P. halepensis, le plus tardif, dès le 2 février).

- A la fin du printemps, le ralentissement puis l'arrêt de l'allongement du rameau terminal correspondent toujours au moment où le profil commence à se dessaturer. Il apparaît alors une certaine spécificité de chaque espèce. C'est ainsi qu'en 1968, P. radiata stoppe toute élongation le 19 mai alors que les réserves en eau du sol sont loin d'être épuisées : la quantité d'eau disponible pour la croissance n'est faible que dans les trente premiers centimètres. Ce pin serait donc le moins résistant à la sécheresse; il est d'ailleurs originaire d'une région, la côte californienne, beaucoup plus humide, en été, que le Nord de la TUNISIE.

Si P. radiata apparaît ainsi peu adapté aux conditions de Zerniza, P. pinea et surtout P. pinaster se trouvent à la limite de leur aire d'extension. En effet, en 1968, ils se sont respectivement arrêtés de pousser le 1er juin et le 27 mai, montrant ainsi une grande sensibilité à l'assèchement du profil.

Par contre, P. halepensis s'allonge encore tardivement (date moyenne d'arrêt en 1968 : 20 juillet); à cette époque, il n'y a plus d'eau disponible dans le sol pour la croissance, au moins jusqu'à un mètre de profondeur. Ce pin est donc le plus résistant à la sécheresse; des quatre espèces introduites dans l'arboretum de Zerniza, c'est le seul qui soit endémique en TUNISIE (si on excepte la petite aire naturelle de P. pinaster ssp renouf dans la région de Tabarka) où on le trouve en peuplements dans des régions beaucoup plus arides.

La nature du sol intervient également dans le contrôle des processus de croissance, mais essentiellement pour en modérer l'intensité. En

effet, quel que soit le milieu édaphique considéré, une même espèce présente des dates de départ et d'arrêt de la croissance en hauteur ou en épaisseur analogues ainsi que des périodes de croissance d'égale durée. Par contre, les valeurs absolues des élongations ou des accroissements ainsi que l'importance du retrait du tronc en été varient en fonction de la nature et de la structure des terrains. C'est ainsi que sur des sols hydromorphiques, P. pinea forme des pousses annuelles moyennes de quarante centimètres alors que sur des sols relativement bien drainés, cette élongation atteint cinquante centimètres.

Cette étude permet, en outre, à partir des résultats obtenus d'apporter quelques éléments pour une première sélection entre les espèces pouvant être employées dans les reboisements des Mogods. Mais le choix doit tenir compte aussi d'impératifs économiques tels que la nature de l'utilisation des produits forestiers et donc de la qualité du bois. Dans ce dernier cas, en particulier, il apparaît nécessaire que le technologiste détermine dans quelle mesure l'influence des rétrécissements en circonférence et l'apparition des fentes de retrait à la base de certains troncs nuisent à la valeur commerciale ou industrielle du bois.

En ce qui concerne les pins, on a pu voir que, d'ores et déjà, P. radiata semblait assez mal convenir. Les conditions climatiques trop différentes de celles de son habitat naturel, sont toujours défavorables à son bon développement aussi bien en hiver qu'au printemps. Bien qu'il pousse fort bien les premières années après la plantation, il présente très vite un important taux de mortalité et forme des peuplements très hétérogènes.

Par contre, P. pinea semble actuellement comme devant être une espèce d'avenir. Il apparaît très bien adapté aux conditions des Mogods et s'il redoute une excessive hydromorphie du sol au stade juvénile, on a pu montrer qu'au bout de quelques années, il arrivait à surmonter ces conditions défavorables. De plus, son intérêt économique pour la TUNISIE qui doit, chaque année, importer une grande quantité de graines pour la consommation courante, est loin d'être négligeable.

P. pinaster qui donne un bois beaucoup plus apprécié, est assez intéressant, essentiellement parce que les variations individuelles sont des plus réduites et qu'il est aussi bien adapté aux conditions hivernales que printanières.

Reste P. halepensis, capable de s'allonger encore au début de l'été mais qui présente d'importants rétrécissements en circonférence au cours du mois d'août. La forme des arbres est cependant médiocre (SCHOENENBERGER-1969); dans les terrains bien drainés, il semble que P. brutia lui soit préférable car il est plus résistant à la sécheresse.

De cette étude des rythmes de croissance, on peut également tirer quelques conclusions relatives à la méthodologie expérimentale utilisée. Cette dernière se caractérise de deux façons :

- L'arboretum de Zerniza, tel que l'a conçu A. SCHOENENBERGER apparaît comme très propice à ce genre d'études et de mesures. Il permet d'effectuer de nombreuses comparaisons entre différentes essences ou espèces introduites dans des conditions climatiques et édaphiques déterminées. En outre, il met à la disposition du chercheur un grand nombre d'individus dans chaque parcelle, ce qui est indispensable pour multiplier les mesures. Cet arboretum se prête donc à un travail expérimental contrairement à ce qui s'est souvent produit dans d'autres arboretums où le petit nombre d'exemplaires ne permet que des observations qualitatives, non destructrices. On peut même penser que, si des études à caractère plus physiologique sont entreprises nécessitant des prélèvements systématiques d'un certain nombre d'individus, il faudrait encore augmenter les dimensions de ces placeaux.

- Les mesures de biométrie traditionnelle effectuées chaque année ne permettent que d'apprécier globalement la productivité de diverses espèces introduites dans des conditions déterminées. L'échelle de temps choisie à Zerniza, celle du mois ou de la semaine, apporte de nombreux renseignements relatifs à l'évolution de la croissance : dates de départ et d'arrêt, influence

des variations climatiques et édaphiques. Or, dans ces domaines la bibliographie apparaît comme extrêmement pauvre.

Les mesures mensuelles ou hebdomadaires entraînent donc une connaissance approfondie du matériel végétal; dans un second temps, on pourrait envisager :

- soit des études expérimentales qui permettraient in situ, de préciser le rôle de certains facteurs du milieu extérieur. On pourrait ainsi jouer sur le facteur eau en irriguant certains arbres à l'intérieur d'un placeau, ou tenter de maîtriser les facteurs lumière et température en utilisant des écrans protecteurs. Une connaissance plus grande du microclimat à l'intérieur d'un peuplement voire au niveau du bourgeon terminal apporterait de précieux éléments quant à la détermination des causalités des phénomènes observés.

- soit des études des rythmes de croissance à l'échelle de la journée. Cependant un tel travail n'est pas seulement difficile à réaliser, mais il semble également prématuré dans l'état actuel des connaissances. De plus, il nécessite un appareillage délicat et coûteux et surtout une parfaite maîtrise des processus physiologiques au niveau des différents organes ou tissus d'un arbre, ce qui à l'heure actuelle est loin d'être réalisé.

VI- BIBLIOGRAPHIE.

- BARRETT, J. W. et YOUNGBERG, C. T. -1965- Effect of tree spacing and understory vegetation on water use in a pumice soil. Soil Sci. Soc. Am. Proc., 29 : 4-472.
- BASSETT, J. R. -1964- Diameter growth of loblolly pine trees as affected by soil moisture availability. U.S. Dept. Agr. Forest Serv. Res. Paper SO-9.
- BAY, R. R. -1963- Soil moisture and radial increment in two density levels of red pine. U.S. Dept. Agri. Forest Serv. Res. Note LS-30.
- BELL, D. B. -1957- The relation between height growth in conifers and the weather. J. Oxford Univ. Forestry Soc., 5.
- BILLINGS, W. D. -1952- The environmental complex in relation to plant growth and distribution. Quarterly Rev. of Biology, 27 : 251-256.
- BORMANN, F. H. -1962- Root grafting and non-competitive relationships between trees. In "Tree growth". Ed. by T. T. Kozlowski, Ronald Press, N. Y. Chapter 13.
- BORTOLI, L. -1967- Climatologie. In "Introduction générale à la carte phytogéologique de la Tunisie du Nord à l'échelle de 1/200 000". Ann. Inst. Nat. Rech. Agron. de Tunisie, 40 (1) : 75-121.
- BYRAM, G. M. et DOOLITTLE, W. T. -1950- A year of growth for a shortleaf pine. Ecology, 31 : 27-35.
- COSTER, C. -1920- Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung in den Tannen. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg., 38 : 1-114.
- DEBAZAC, E. F. -1963- Morphologie et sexualité chez les pins. Rev. forest. Française, 4 : 293-303.
- DEBAZAC, E. F. -1966- Développement de la ramification. Les modalités de la croissance en longueur chez les pins. Bull. Soc. Bot. Fr. Mem. : 3-14.
- DELLA-BIANCA, L. et DILS, R. E. -1960- Some effects of stand density in a red pine plantation on soil moisture, soil temperature and radial growth. J. Forestry, 58 : 373.

- DE VRIES, M. L. et WILDE, S. A. -1962- The effect of the density of red pine stands on moisture supply in sandy soils. Netherlands J. Agr. Sci., 10 : 235 - 242.
- DIGBY, J. et WAREIGN, P. F. -1966- The relationship between endogenous hormone levels in the plant and seasonal aspects of cambial activity. Ann. Botany, 30 : 607.
- DIMANCHE, P. -1969- Description des sols de la station expérimentale. In " Note préliminaire concernant la station expérimentale de bioclimatologie et de physiologie de la croissance installée à Zerniza (Mogods) dans le Nord de la Tunisie". Inst. Reboisement de Tunis. Variétés scientifiques I.
- FIELDING, J. M. et MILLETT, M. R. C. -1941- Some studies of the growth of Monterey pine (Pinus radiata) . I- Diameter growth. Aust. Forest. Bur. Bull. Bull., 27, 33p.
- FRASER, D. A. -1952- Initiation of cambial activity in some forest trees in Ontario. Ecology, 33 : 259-273.
- FRASER, D. A. -1956- Ecological studies of forest trees at Chalk River, Ontario, Canada. II- Ecological conditions and radial increment. Ecology, 57 : 777-789.
- FRIESNER, R. C. et WALDEN, G. -1946- A five-year dendrometer record in two trees of Pinus strobus. Butler Univ. Bot. Stud., 2 : 1-23.
- FRIESNER, R. C. et JONES, J. J. -1952- Correlation of elongation in primary and secondary branches of Pinus resinosa. Butler Univ. Bot. Stud., 10 : 119-20.
- FRITTS, H. C. -1953- An analysis of radial growth of beech in a central Ohio forest during 1954-1955. Ecology, 39 : 705-720.
- FRITTS, H. C. et FRITTS, E. C. -1955- A new dendrograph for recording radial changes of a tree. Forest Sci., 1 : 271-276.
- FRITTS, H. C., SMITH, D. G. et STOKES, M. A. -1965- The biological model for paleoclimatic interpretation of Mesa Verde tree-ring serie. Am. Antiquity, 31 : 101-105.
- GAERTNER, E. E. -1964- Tree growth in relation to the environment. Bot. Rev., 30 : 393-436.
- GUINAUDEAU, J. -1966- L'accroissement journalier du pin maritime en diamètre, dans deux stations de la région landaise en 1966. Bull. Soc. Fr. Mem. : 165-171.

- HALL, R. C. -1944- A vernier tree growth band. J. Forestry, 42 : 742-743.
- HARKINS, D. A. -1962- Diameter growth periodicity of several tree species in the South Carolina Coastal Plain. Forest Sci., 8 : 363-370.
- HARRIS, R. W. et BOYNTON, D. -1952- Nitrogen fertilization and cultural practices in relation to growth and fruitfulness of an Elberta peach orchard in New-York. Ann. Soc. Hort. Sci. Proc., 59 : 39-52.
- HESSELMAN, H. -1904- Om tallens höjdtillväxt skottbildning sommarne 1900-1903 Meddel. fran Statens Skogsforsöksanstalt I.
- HILEY, W. et CUNLIFFE, N. -1922- An investigation into the relation between height growth of trees and meteorological conditions. Oxford Forestry Mem. I
- HOLMES, J. W. et SHIM, S. Y. -1960- Diurnal changes in stem diameter of Canary Island Pine Trees (Pinus canariensis C. Smith) caused by soil water stress and varying microclimate. J. Exp. Botany, 19 (59) : 219-232.
- HUTISCH, I. -1948- The Scotch Pine in northernmost Finland and its dependence on the climate in the last decades. Acta Botanica Fennica, 42 : 4-75.
- ILLICK, J. S. -1919- When trees grow. Ann. Forestry, 25 : 1306-1390.
- ILLY, C. et CASTAING, J. P. -1966- Rythmes saisonniers de croissance en diamètre et en hauteur chez le pin maritime. Bull. Soc. Bot. Fr. Mem. : 173-179.
- IMPENS, I. et SCHALCK, J. -1965- A very sensitive electric dendrograph for recording radial changes of a tree. Ecology, 46 : 123-125.
- JOZEFACIUS, W. -1962- Observations on the influence of meteorological conditions on the height increment of forest trees. Int. J. Biometeorology, 6 : 55-61.
- KIENHOLZ, P. -1934- Leader, needle, cambial and root growth of certain conifers and their relationships. Bot. Gaz., 96 : 73-92.
- KORIBA, K. -1950- On the periodicity of tree-growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf fall, and the formation of the resting bud. Gard. Bull. Straits Settlements, 17 : 11-21.
- KORSTIAN, C. R. -1921- Relation of precipitation to height growth of forest tree saplings. Trans. Utah Acad. Sci., 2 : 259-266.

- KOZLOWSKI, T. T. -1955- Tree growth action and interaction of soil and others factors. J. For. , 53 (7) : 508-512.
- KOZLOWSKI, T. T. -1953- Water relations and growth of trees. J. For. , 56 (7) : 498-502.
- KOZLOWSKI, T. T. -1961- Challenges in forest production. - Physiological implications. - In "The challenges of Forestry". State Univ. College of Forestry Syracuse. New-York : 91-124.
- KOZLOWSKI, T. T. -1962- Photosynthesis, climate and tree growth. In "Tree growth". Ed. by T. T. Kozlowski, Ronald Press, N. Y., Chapter 2.
- KOZLOWSKI, T. T. -1963- Growth characteristics of forest trees. J. For. , 61 (9) : 655-662.
- KOZLOWSKI, T. T. et PETERSON, T. A. -1962- Seasonal growth of dominante, intermediate and supressed red pine trees. Bot. Gaz. , 124 : 146.
- KOZLOWSKI, T. T. et WARD, R. C. -1957- Seasonal height growth of deciduous trees. Forest Sci. , 3 : 61-66.
- KOZLOWSKI, T. T. et WARD, R. C. -1961- Shoots elongation characteristics of forest trees. Forest Sci. , 7 : 357-368.
- KRALL, J. -1969- Growth of loblolly pine in Uruguay. J. For. , 67 (7) : 481-486.
- KRAMER, P. J. -1943- Amount and duration of growth of various species of tree seedlings. Plant Physiology , 18 : 239-251.
- KRAMER, P. J. -1958- Thermoperiodism in trees. In "The physiology of trees" K. V. Thimma (ed.), Ronald Press Co, N. Y. Chapter 30.
- KRAMER, P. J. et KOZLOWSKI, T. T. -1960- Physiology of trees. Mc Graw Hill Book Co. Inc. N. Y.
- LADEFOGED, K. -1952- The periodicity of wood formation. Dansk. Biol. Skr. , 7 (3) : 1-98.
- LIMING, F. G. -1957- Homemade dendrometers. J. For. , 42 : 175-180.
- LINDSAY, A. D. - 1937- Monterey pine in its native habitat. Auxt. Commonwealth For. Bureau Bull. , 10 : 17-21.
- LOOMIS, W. E. -1935- Translocation and growth balance in woody plants. Ann. Bot. , 49 : 247-272.

- LOTAN, J.E. et ZANNER, R. -1963- Shoot and needle responses of 20 year-old red pine to current soil moisture regime. For. Sci., 9: 497.
- MAC DOUGAL, D.T. et SHREVE, F. -1924- Growth in trees and massive organs of plants. Carnegie Inst. of Washington. Publ. 350.
- MACE, A.C. et WAGLE, R.F. -1964- A measure of the effect of soil and atmospheric moisture on the growth of Pinus ponderosa. For. Sci., 10: 464-465.
- Mc CLURKIN, D.C. -1961- Soil moisture trends following thinning in shortleaf pine. Soil Sci. Soc. Am. Proc., 25: 135-142.
- MEGINNIS, E.G. -1934- The effect of cultivating young black locust. J. For., 32: 564-571.
- MERRILL, E. jr et KILBY, W.W. -1952- Effect of cultivation, irrigation, fertilization and others cultural treatments on growth of newly planted tung trees. Ann. Soc. Hort. Sci. Proc., 59: 69-81.
- MIKOLA, P. -1962- Temperature and tree growth near the Northern timber line. In "Tree growth". Kozlowski ed. The Ronald Press Co. N.Y. Chapter 16.
- MITCHELL, A.P. -1965- The growth in early life of leading shoot of some conifers. Forestry, XXXVIII-I: 121-136.
- MORK, E. -1941- Om sambandet mellom temperature og Vekst. Medd. fra Det norske Skogforsokvesen, 3: 1-89.
- MOSHER, M.M. -1960- Irrigation and fertilization of ponderosa pine. Wash. State Univ. Agr. Expt. Sta. Cir. 365.
- MOTLEY, J.A. -1949- Correlation of elongation in white and red pine with rainfall. Butler Univ. Bot. Studies, 9: 1-10.
- MUELDER, D.W. et SCHAEFFER, J. -1961- On the correlation between weather and annual growth layers in trees; a contribution to the theory. Proc. 13 th Congr. Int. Union Forest Res. Org. Teil 2, Band 1, 21- 2/4.
- NEGISI, K. et SATO, T. -1954- The effect of drying soil on apparent photosynthesis, transpiration, carbohydrate reserves and growth of seedlings of Akamatu (Pinus densiflora Sieb. et Zucc.). J. Jap. For. Soc., 36: 66-71.

- ORLOV, A. J. -1960- Effect of soil factors on the main features of some forest types in the southern taiga. Bull. Mosk. Obisc. Ispyt. Priz. (Ctd Biol.) 65 (3) : 116-131.
- OWSTON, F. W. -1968- Late summer second shoots in Pinus strobus. For. Sci., 14 : 66-76.
- PEARSON, G. J. -1918- The relation between spring precipitation and height growth of western yellow pine samplings in Arizona. J. For., 16 : 677-689.
- PHARIS, R. P. -1966- comparative drought resistance of five conifers and foliage moisture content as a viability index. Ecology, 47 : 211-221.
- PHIPPS, R. L. et HILBERT, C. E. -1961- A preliminary report concerning radial growth of selected trees at Neotoma. Ohio Agri. Expt. Sta. Circ. 102.
- REED, J. F. -1939- Root and shoot growth of shortleaf and loblolly pines in relation to certain environmental conditions. Duke Univ. School For. Bull. 4.
- REINEKE, L. H. -1932- A precision dendrometer. J. For., 30 : 692-699.
- SCHOENENBERGER, A. -1969- Communications personnelles.
- SCHOPMEYER, C. S. -1955- Effects of turpentine on growth of slash pine : fifth year results. For. Sci., 1 : 83-87.
- SHEPERD, K. R. -1967- Growth patterns and growth substances in Radiata pine. Aust. For., 31 (4) : 294-302.
- SPURR, S. H. -1947- Row thinning. Proc. Soc. Am. meeting. Minneapolis, Minn. : 370-377.
- STANSKY, J. J. -1963- Needle moisture as a mortality index for southern pine seedlings. Bot. Gaz., 124 : 176-186.
- TRYON, H. E. et FINN, R. F. -1937- Notes on the terminal growth of coniferous plantations in the Hudson Highlands. Black Rock Forest, Paper 1 : 54-56.
- VAN LAAR, A. -1967- The influence of environmental factors on the radial growth of Pinus radiata. South African For. J., 61 : 24-39.
- WALTER, J. et COGS, J. -1963- Shoot growth patterns on some British Columbia conifers. For. Sci., 9 : 73-85.

- YOUNG, H.E. -1952- Differential time of change from early wood to late wood along the bole of young loblolly pine trees. J. For., 50: 614-615.
- YOUNG, H.E. et KRAMER, P.J. -1952- The effect of pruning on the height and diameter growth of loblolly pine. J. For. ; 50 : 474-479.
- ZAHNER, R. -1968- Water deficits and tree growth. In "Water deficits and growth of trees. II- Plant water consumption and response". Ed. by T.T. Kozlowski Acad. Press, N.Y. and London. : 191-254.
- ZAHNER, R. et WHITMORE, F.W. -1960- Early growth of radically thinned loblolly pine. J. For., 58: 628-642.