

Influence de la compétition herbacée sur la croissance et l'architecture de jeunes Chênes rouges d'Amérique (*Quercus rubra* L.) en plantation

Natacha Guérard^a, Daniel Barthélémy^a, Alain Cabanettes^{b,*}, Florence Courdier^c,
Pierre Trichet^c et Jérôme Willm^b

^a Unité mixte de recherche CIRAD/INRA « modélisation des plantes », AMAP, TA40/E, 34398 Montpellier Cedex 5, France

^b Unité Agroforesterie et Forêt Paysanne, Centre INRA de Toulouse, BP 27, 31326 Castanet-Tolosan, France

^c Station de recherches forestières de Cestas, INRA, BP 45, 33611 Gazinet-Cestas Cedex, France

(Reçu le 16 mai 2000 ; accepté le 6 novembre 2000)

Résumé – De jeunes Chênes rouges d'Amérique plantés sur un sol d'origine agricole ont été soumis pendant quatre ans à deux niveaux extrêmes de compétition herbacée croisés avec deux niveaux de fertilisation initiale. Un suivi de la croissance et une analyse comparée du développement des arbres ont été réalisés sur les diverses composantes de la croissance en hauteur des arbres. La compétition herbacée se traduit par une diminution globale de la hauteur totale des arbres de 70 %, du nombre d'unités de croissance émises chaque année (polycyclisme) de 18 à 86 %, ainsi que du nombre d'entre-nœuds et de feuilles (–50 %) et de la longueur moyenne des entre-nœuds (–30 à 60 %) des unités de croissance. La fertilisation initiale n'a favorisé que la croissance en diamètre des plants désherbés. Par ailleurs, les plants enherbés montrent un nombre de branches par unité de croissance plus faible (–20 à –80 %), mais cette tendance s'annule ou s'inverse si ce nombre est rapporté à l'unité de longueur. Enfin, la mortalité des branches les plus anciennes est augmentée par la compétition pour la lumière. D'une manière générale, la compétition herbacée limite l'expansion des arbres et semble bloquer leur séquence de différenciation architecturale.

architecture / *Quercus rubra* / croissance / morphologie / compétition herbacée

Abstract – Influence of herbaceous competition on growth and architecture of young red oak trees (*Quercus rubra* L.) in plantation. Young red oak trees planted on a former agricultural soil have been submitted to two extreme levels of herbaceous competition combined with two levels of fertilization. The herbaceous competition is associated with a decrease of 70% of the mean total height and with a decrease of 18% to 86% of the number of growth units produced each year. It induced also a decrease of 50% of the growth units mean number of internodes and leaves and a decrease of 30% up to 60% in its mean internode length. Initial fertilization stimulated only diameter growth of weeded trees. The number of branches per growth unit is lower for non-weeded trees (between –20% and –80%), but not different or upper per length unit, and oldest branch mortality is higher in relation to light competition. In a general way, weeds competition tends to limit tree crown expansion and the expression of the architectural sequence of differentiation.

architecture / *Quercus rubra* / growth / morphology / herbaceous competition

* Correspondance et tirés à part

Tél. (33) 05 61 28 54 10 ; Fax. (33) 05 61 28 54 11 ; e-mail : cabanett@toulouse.inra.fr

1. INTRODUCTION

Les règles économiques européennes récentes en matière d'agriculture (PAC) encouragent l'extensification des cultures alimentaires. Dans ce contexte, les plantations d'arbres à faible densité sont favorisées [35] car elles offrent une alternative au problème de déprise des terres agricoles et permettent d'améliorer la qualité des paysages sans exclure une éventuelle réversibilité, à court ou moyen terme, des terres vers l'agriculture [24].

La mise en place de telles plantations implique de tester et de choisir des espèces à croissance rapide, de haute valeur marchande, convenant à une large gamme de sols agricoles et adaptées à la croissance en milieu ouvert. Parmi les espèces actuellement utilisées en reboisement d'anciennes terres agricoles en Europe on trouve des feuillus précieux comme le Merisier, le Noyer et le Frêne ou semi-précieux comme le Chêne rouge d'Amérique [1]. Le Chêne rouge d'Amérique (*Quercus rubra* L. syn. *Quercus borealis* Michx) possède une vaste aire naturelle qui s'étend sur plusieurs régions climatiques et écologiques de la moitié orientale de l'Amérique du Nord [36, 50]. Importé en France au début du XVIII^e siècle, il a d'abord été utilisé comme espèce ornementale avant d'être employé dans le reboisement du nord-est et du sud-ouest de la France [51]. Aujourd'hui, le chêne rouge d'Amérique est largement utilisé, en France, pour le reboisement d'anciennes terres agricoles, en raison de sa croissance rapide alliée à la qualité de son bois [39] et à sa faible sensibilité aux maladies des chênes européens. Néanmoins, très peu de données existent sur le mode de conduite de cette essence dans ces conditions particulières (faible densité de plantation ; milieux ouverts soumis à un très fort enherbement ; propriétés physico-chimiques des sols particulières : antécédents de fertilisation, semelle de labour, etc.). Comme le montrent plusieurs études [26, 28], la réussite de ce type de plantation est principalement conditionnée par la maîtrise d'un enherbement spontané vigoureux, particulièrement néfaste à la croissance et au développement de l'arbre. Dans ces travaux, l'influence de la végétation herbacée est estimée soit sur la croissance de l'arbre par la prise en compte du taux de survie, de la hauteur totale, du diamètre basal, de la biomasse aérienne, soit sur l'état physiologique de l'arbre par la prise en compte de paramètres tels que la pression de sève. Néanmoins, l'étude de l'influence de la végétation herbacée sur le développement architectural de l'arbre et les composantes de la croissance en hauteur du tronc est rarement envisagée [4, 17, 18]. D'origine récente, l'analyse architecturale des végétaux s'est d'abord intéressée aux arbres tropicaux et a permis de dégager les

principales étapes du développement d'un arbre [33, 34, 3, 4]. Par la suite, ces études ont été étendues aux arbres des régions tempérées comme les Noyers [6, 8], le Hêtre [40], le Merisier [11] ou diverses espèces de conifères [25, 46]. Des travaux plus récents [5, 7] montrent que le développement d'une plante s'inscrit dans une séquence précise et ordonnée d'événements, au cours de laquelle les entités morphologiques élémentaires (unités de croissance, pousses annuelles... [12]) acquièrent progressivement une structure et des caractères particuliers en fonction de leur position dans la plante, de l'âge ontogénique de celle-ci et des facteurs du milieu. Conjointement à cette approche qualitative, les concepts et la méthode de l'analyse architecturale ont permis l'élaboration d'un contexte méthodologique et conceptuel [9] permettant de modéliser et de simuler le développement d'une plante afin d'en prévoir le développement et la production dans diverses conditions [5, 41, 45]. Les quelques études menées sur l'influence de l'intensité du couvert [6, 31, 40], la fertilité des stations [38], la densité de plantation [19] ou le gel [13] ont montré que les facteurs de l'environnement ne modifient pas la séquence endogène du développement architectural des arbres mais plutôt qu'ils la modulent [7].

L'objectif de ce travail est d'analyser l'influence de la compétition herbacée sur l'expression des diverses composantes de la croissance en hauteur (structure des pousses annuelles, des unités de croissance, des entre-nœuds, de la ramification,...) et le développement architectural de jeunes Chênes rouges au cours des 4 premières années en plantation établie dans le cadre du boisement de terres laissées à l'abandon par l'agriculture.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Matériel végétal, site d'étude et dispositif expérimental

Les Chênes rouges étudiés, *Quercus rubra* L. (syn. *Quercus borealis* Michx) proviennent tous de glands issus d'un peuplement « classé » du sud-ouest de la France (forêt de Nabas, Pyrénées atlantiques). Ils ont été élevés un an en pépinière avant d'être transplantés, en février 1992, sur un dispositif situé dans le sud-ouest de la France (Ayzieu, Gers). Les moyennes annuelles des précipitations et des températures sont respectivement de 800 à 900 mm et de 13,5 °C. Le sol est de type lessivé dégradé plus ou moins hydromorphe [23] et sa texture varie de limono-sableuse en surface à limono-argileuse en

profondeur. Le dispositif a été décrit en détail par Cabannes et al. [10]. Il s'agit d'un essai en 3 blocs aléatoires, incomplets pour le seul facteur écartement. À l'intérieur de chaque bloc se trouvent 11 placettes unitaires correspondant au croisement de 3 facteurs : écartement isométrique entre arbres (1, 2 ou 4 mètres), fertilisation NPK (fertilisé ou non à la plantation en 1992), et désherbage (désherbage chimique effectué de manière dirigée 4 fois par an – glyphosate et glufosinate à pénétration foiaire-, ou aucun désherbage). Chaque placette unitaire est constituée de 30 plants, et sa surface dépend donc de l'écartement des arbres (respectivement 30 m², 120 m² et 480 m²). Les placettes, non jointives, sont entourées d'une zone neutre, large d'au moins 5 mètres, comportant pour chaque moitié les modalités expérimentales des 2 placettes qu'elle sépare. La surface totale de l'essai est de 2,5 ha. Dans les placettes non-désherbées s'est installé rapidement un tapis herbacé spontané qui a atteint un recouvrement de 100 % dès 1993. Il a été constitué d'une part d'une strate basse (hauteur 30 cm environ) composée d'un taux croissant de graminées (*Holcus lanatus* L. et *Agrostis vulgaris* With ont représenté 78 % du tapis en 1995), de trèfles (*Trifolium campestre* Schreb., *T. pratense* L. et *T. repens* L.), et d'espèces plus secondaires (*Ranunculus repens* L., *Mentha rotundifolia* L., *Juncus bufonius* L. et *Rumex obtusifolius* L.). D'autre part, et seulement en 1992 et 1993, s'est ajoutée une strate supérieure de *Conyza canadensis* L. de hauteur moyenne comprise entre 1 m et 1,50 m. La biomasse herbacée aérienne totale de ce tapis a été estimée à 13,2 t ha⁻¹ en moyenne entre 1993 et 1995 [10].

2.2. Les arbres analysés

La lourdeur des mesures à effectuer pour rendre compte de l'architecture de chaque arbre rendait impossible l'analyse de toutes les modalités du dispositif. Pour cette étude, seul l'écartement moyen de 2 mètres a ainsi été retenu, et le facteur fertilisation, jugé secondaire d'après les premiers résultats [10], n'a été pris en compte que dans deux blocs. Au total, 10 placettes de cet écartement, réparties dans les 3 blocs (respectivement 2, 4 et 4 placettes) ont été étudiées, ce qui représentait 300 arbres à mesurer. Parmi les arbres étudiés, ceux qui sont morts ou qui ont été endommagés accidentellement par le traitement herbicide de la végétation herbacée en été 1992 (feuilles et pousses déformées), n'ont pas été pris en compte dans l'analyse. Ainsi, les effectifs finalement analysés dans ce travail sont de 137 arbres pour les placettes désherbées et 139 arbres pour les placettes non désherbées, soit un effectif total de 276 arbres étudiés.

Afin d'alléger la lecture de ce travail, les arbres des placettes désherbées et ceux des placettes non désherbées seront respectivement nommés par la suite « arbres D » et « arbres N ».

2.3. Rappel sur le fonctionnement rythmique et la structure des pousses annuelles et des unités de croissance du Chêne rouge

Le système aérien du Chêne rouge d'Amérique présente une croissance rythmique et polycyclique [21] : les pousses annuelles successives qui le constituent [12] peuvent en effet s'allonger en une, deux, trois ou même quatre vagues de croissance dans la même année. On les nommera respectivement pousses mono-, bi-, tri- ou tétracycliques, réservant le qualificatif polycyclique au regroupement des cas de bi-, tri- ou tétracyclisme. En l'absence de précision, c'est au niveau de la pousse annuelle que s'appliqueront les termes monocycliques et polycycliques. Comme chez d'autres espèces de Chênes [15], chaque unité de croissance (UC), ou portion de tige émise lors d'une phase d'allongement ininterrompue [32], comporte de sa partie proximale à sa partie distale (*figure 1*) : une série de cataphylles (ou organes foliaires de nature écailleuse et non photosynthétiques, [12]), une série de feuilles assimilatrices et à nouveau une série de cataphylles ou feuilles à limbe petit. Comme chez le Chêne pédonculé [22], le nombre plus ou moins important de cicatrices de cataphylles à la base des UC (*figures 1a,b*) nous a permis d'identifier a posteriori les limites respectives des pousses annuelles et des unités de croissance. Par la suite, nous appellerons l'unique unité de croissance des pousses monocycliques « UCmono » et les premières et secondes unités de croissance des pousses bicycliques respectivement « UCbi.1 » et « UCbi.2 ».

2.4. Protocole de mesure

2.4.1. Définition d'un axe principal

Bien que le développement du Chêne rouge soit fondamentalement monopodial (toutes les pousses de l'axe sont édifiées par un même méristème), il n'est pas rare d'observer, chez cette espèce, des mortalités d'apex ou des pertes de dominance de l'axe principal initial dont la poursuite du développement est alors assurée par la croissance d'un axe latéral qui se redresse et assure une fonction de relais. Ces diverses modalités de développement nous ont obligé à définir un « axe principal »

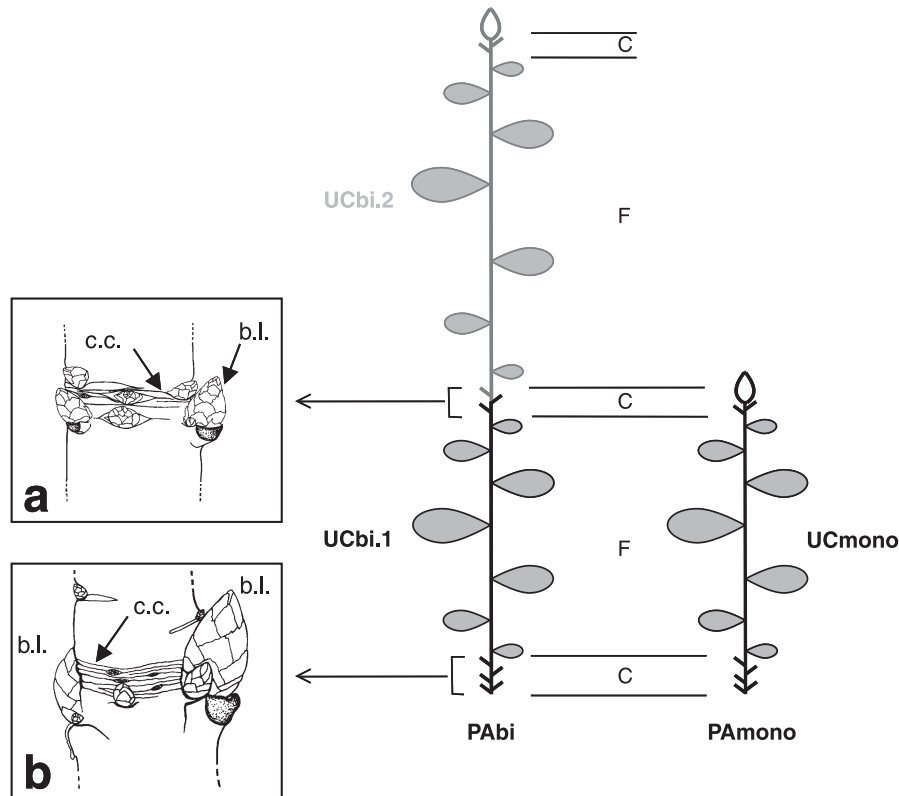


Figure 1. Schéma d'une pousse annuelle monocyclique (PAmono=UCmono) et bicyclique (PAbi) caractérisée par une alternance de cataphylles (C) et de feuilles assimilatrices (F) sur chaque unité de croissance (UC) et dessins de détail d'un arrêt de croissance intra- (a) et inter-annuel (b), sur l'axe principal, présentant une série de cicatrices de cataphylles associées à des entre-nœuds très courts. UCbi.1 et UCbi.2 respectivement première et deuxième UC d'une pousse annuelle bicyclique. b.l. : bourgeon latéral ; c.c. : cicatrice de cataphylle.

comparable dans tous les cas. Dans le cas d'un développement entièrement monopodial, l'axe principal se définit sans ambiguïté comme la succession des pousses annuelles édifiées par le méristème terminal de l'axe épicotylé. Dans les cas de mortalité du méristème apical ou de perte de dominance de ce dernier au profit d'un axe latéral appelé « axe relais », nous avons considéré l'axe principal comme l'ensemble formé de l'axe porteur et du relais. L'axe principal relie ainsi la première UC formée à la base de l'arbre à la dernière UC édifiée en 1995, formant la tige la plus verticale et ayant la plus grande longueur au moment de l'étude (hiver 1995/1996).

2.4.2. Analyse du polycyclisme et de la longueur des pousses annuelles

Quel que soit le mode d'édification de l'axe principal, la longueur des pousses annuelles successives a été calculée, pour chaque année de croissance, comme la somme des longueurs des UC de l'axe principal tel que

défini au paragraphe précédent, et le taux de polycyclisme annuel a été déterminé en considérant le nombre d'UC faisant partie de cet axe chaque année. Lorsqu'une pousse-relais de 2^e cycle annuel apparaît sur l'axe initial, comme issue du développement tardif d'un bourgeon latéral d'une UC de l'année précédente, et devient l'axe principal (cas fréquent en 1992), c'est l'UCbi.2 qui est prise en compte dans le calcul de la longueur de la pousse de l'année considérée et, même dépourvu d'UCbi.1, l'axe principal est considéré alors comme polycyclique cette année là.

2.4.3. Autres paramètres mesurés

De 1992 à 1995, tous les arbres étudiés ont été schématisés annuellement et individuellement, pousse par pousse et UC par UC, afin de pouvoir retrouver a posteriori la nature et l'arrangement relatif de toutes les structures mises en place successivement au cours de la croissance des arbres. Les unités de croissance et les

pousses annuelles des tiges ont été schématisées en un trait de longueur proportionnelle à leur longueur réelle en tenant compte, le plus possible, de leur orientation spatiale.

Pour chaque arbre analysé, on a relevé, entre 1992 (date de la plantation) et 1996 :

- 1) La hauteur totale et le diamètre à 8 cm du sol de l'axe principal mesurés annuellement en hiver.
- 2) La longueur, au 1/2 cm près, des unités de croissance de l'axe principal (mesurée, chaque année et en hiver, de la première cataphylle à la base de l'unité de croissance jusqu'à la première cataphylle de l'unité de croissance suivante).
- 3) Le nombre de feuilles photosynthétiques et de cataphylles (associées à des entre-nœuds de longueur supérieure au millimètre) sur toutes les unités de croissance de l'axe principal. Ces mesures ont été effectuées en hiver 1992/1993 pour les structures mises en place en 1991 et en 1992, alors qu'elles ont eu lieu en hiver 1995/1996 pour les structures édifiées au cours des années de végétation 1993, 1994 et 1995. Les mesures ayant été effectuées en période de repos végétatif, la distinction des organes foliaires (feuilles assimilatrices ou cataphylles), le plus souvent tombés à cette époque de l'année, a été réalisée par l'analyse des cicatrices laissées par ces organes sur les tiges. En ce qui concerne les structures édifiées en 1993, les données relatives au nombre de nœuds sont peut être sous-estimées du fait que les mesures ont été effectuées après trois années de végétation. Pour chaque UC, le nombre total d'entre-nœuds (seuls ceux ayant une longueur supérieure au millimètre ont été comptabilisés) de chaque unité de croissance a été obtenu par sommation du nombre de cicatrices de cataphylles et de feuilles assimilatrices.
- 4) Le nombre de rameaux développés entre 1991 et 1995 sur les UC 91 à 94 de l'axe principal, ainsi que leur état mort ou vivant (notations de l'hiver 1995/1996).

2.5. Analyse et présentation des données

La collecte, le codage et l'analyse des données ont été menées aux divers niveaux d'organisation (nœud, unité de croissance, pousse annuelle, axe principal, ...) en suivant la méthodologie et les concepts développés à l'unité mixte de recherche Cirad-Inra « modélisation des plantes » [9, 29, 42, 43, 44, 45].

L'analyse statistique des données a été réalisée à l'aide du logiciel « Splus » dans sa version 2000 [37].

Elle a été effectuée sous forme d'analyses de variance de type 3 (modèles non-équilibrés), suivies de tests de comparaisons multiples des moyennes par simulation de Monte Carlo (tests portant sur les écarts entre moyennes adaptés aux plans non-équilibrés) qui ont permis l'étude détaillée des interactions entre facteurs. Dans le cas des variables de type « effectif », le modèle a été établi en prenant en compte la loi de distribution poissonnienne à l'aide de la procédure « Generalized Linear Models » ; dans le cas des variables de type « fréquence », on a effectué une analyse de tableaux de contingence à l'aide de tests de χ^2 . Les facteurs testés ont été : le désherbage, la fertilisation, le bloc, l'année, et éventuellement le type d'UC. L'unité d'analyse est l'arbre. Les résultats sont regroupés dans le *tableau I*.

Les résultats sont présentés pour 5 années de croissance selon la correspondance suivante :

Millésime	1991	1992	1993	1994	1995
Année	0	1	2	3	4
Phase	pépinière		plantation		

à l'exception des nombres d'entre-nœuds et de feuilles pour l'année 1991 (cicatrices âgées difficiles à distinguer) et de la ramification des UC 1995 (observation prématurée pour la ramification à paraître en 1996).

Le pourcentage d'unités de croissance ramifiées, le long de l'axe principal (cf. *figure 5*), pour une année et un type de pousses donnés, a été calculé en faisant le rapport du nombre d'UC présentant (ou ayant présenté dans le cas d'un élagage précoce) au moins un rameau (vivant ou mort) sur le nombre total d'UC.

Le pourcentage de rameaux morts (cf. *tableau IV*) par année et par traitement a été calculé, pour les pousses annuelles ramifiées, en faisant le rapport du nombre de rameaux morts sur le nombre de rameaux ayant été formés par les arbres de chaque traitement l'année considérée.

La comparaison des unités de croissance des arbres D et N a été effectuée en distinguant les unités de croissance des pousses annuelles monocycliques (UCmono), des premières et des secondes unités de croissance (respectivement appelées UCbi.1 et UCbi.2) des pousses annuelles bicycliques. Les effectifs des types d'UC ne sont pas constants d'une année à l'autre du fait de la variabilité du polycyclisme et de l'élimination des pousses endommagées ; de plus, le changement d'axe principal entre deux cycles de la même année (par exemple en 1992) induit, certaines années, des effectifs différents d'UCbi.1 et d'UCbi.2.

3. RÉSULTATS

3.1. Hauteur totale et diamètre à la base des arbres en fin d'année 4

L'analyse de variance (*tableau I*) met en évidence un effet hautement significatif du facteur désherbage sur la hauteur totale. La hauteur totale est en moyenne plus de trois fois plus importante pour les arbres D (269 cm) que

pour les arbres N (81 cm). Malgré l'interaction avec les blocs, l'effet désherbage est significatif quel que soit le bloc. En revanche, le bloc 1 se distingue des deux autres seulement en modalité dés herbée : la hauteur y est inférieure de 78 à 98 cm par rapport aux blocs 3 et 2 respectivement.

L'influence du désherbage sur la croissance en diamètre est également hautement significative, avec pour conséquence un diamètre des arbres D (44 mm) 4 fois

Tableau I. Synthèse des résultats d'analyse de données obtenus par analyse de variance ou test de χ^2 . Seuls les facteurs significatifs sont mentionnés, avec * pour $p < 0,05$ et ** pour $p < 0,01$. Seules les principales interactions ou celles pouvant donner lieu à des interprétations utiles pour le présent article sont présentées.

Variable analysée	Facteurs significatifs	Interactions
Hauteur année 4	Désherbage** Bloc**	Désherbage × Bloc
Diamètre basal année 4	Désherbage** Bloc** Fertilisation**	Désherbage × Fertilisation Désherbage × Bloc
Longueur de pousse annuelle	Désherbage** Année** Type d'UC **	Désherbage × {Année, Bloc} Bloc × {Année, Désherbage} Année × Désherbage
Taux de polycyclisme	Désherbage** Année**	– –
Longueur d'UC	Désherbage** Année** Type d'UC **	Désherbage × Année Type d'UC × Année
Nombre d'entre-nœuds	Désherbage** Année** Type d'UC **	Désherbage × Année Type d'UC × Année
Nombre de feuilles	Désherbage** Année** Type d'UC **	Désherbage × Année Type d'UC × Année
Longueur moyenne d'entre-nœuds	Désherbage** Année** Type d'UC **	Désherbage × Année Type d'UC × Année Désherbage × Type d'UC
Mortalité des apex	Année** Type d'UC **	Année × Type d'UC
Taux d'UC ramifiées	Désherbage** Année** Type d'UC**	Désherbage × Type d'UC Année × Type d'UC
Nombre de rameaux	Désherbage* Année** Type d'UC*	Désherbage × Année Type × Année
Nombre de rameaux par mètre	Type** Année**	Année × Désherbage
Mortalité des rameaux	Désherbage** Année** Type d'UC**	Désherbage × Type d'UC Année × {Désherbage, Type d'UC}

plus important que celui des arbres N (11 mm). Cet effet est significatif dans les 3 blocs et quelle que soit la modalité de fertilisation. Comme pour la hauteur, le bloc 1 se distingue des deux autres blocs seulement en modalité désherbée par des diamètres plus faibles de 9 à 6 mm. De plus, la fertilisation induit un gain significatif de croissance en diamètre dans les blocs concernés (2 et 3), mais seulement en modalité désherbée : ce gain est de 5 mm (bloc 2) à 7,5 mm (bloc 3).

3.2 Croissance de l'axe principal

3.2.1. Longueur des pousses annuelles successives de l'axe principal

La longueur moyenne de la première pousse annuelle (année 0), est similaire chez les arbres D et N (*figure 2*), ce qui montre l'homogénéité initiale des plants issus de pépinière. L'année de la plantation (année 1), la longueur moyenne de la pousse annuelle mise en place sur l'axe principal diminue de 30 à 40 % par rapport à l'année 0 dans les deux cas puis augmente les années suivantes. Dès l'année 2, la longueur moyenne des pousses annuelles successives augmente progressivement chaque année chez les arbres D pour atteindre près de 1 200 mm de croissance annuelle l'année 4. Chez les arbres N cette augmentation est très faible, et la longueur moyenne des pousses annuelles avoisine seulement 200 mm l'année 4.

Sur le plan statistique (*tableau I*), l'influence du désherbage est significative, quel que soit le bloc, mais seulement pour les années 2 à 4. L'influence du bloc n'est significative que pour les années 3 et 4, et seulement en modalité désherbée (bloc 1 de croissance plus faible). Enfin, la distinction des années commence à être significative entre l'année 1 et les suivantes, principalement en modalité désherbée.

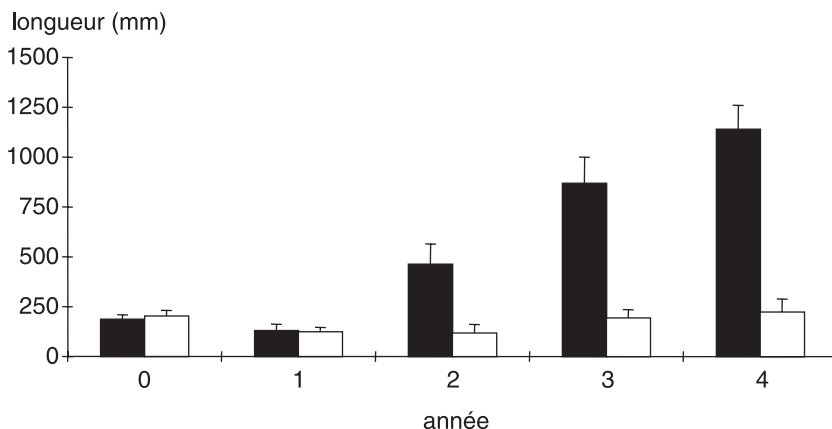


Figure 2. Longueur moyenne et intervalle de confiance des pousses annuelles successives de l'axe principal des arbres des placettes désherbées (en noir) et non désherbées (en blanc).

3.2.2. Évolution du polycyclisme au cours du développement de l'axe principal

L'analyse de la répartition des effectifs des trois types de pousses annuelles (mono, bi et tri-cycliques) par le test du χ^2 (*tableau I*) montre que le désherbage a un effet global significatif, les proportions d'arbres bicycliques et tricycliques étant plus élevées en modalité désherbée. Il y a également une différence significative des proportions de types de pousses annuelles selon l'année de croissance : abondance des bicycliques l'année 0, des monocycliques l'année 1, des tricycliques les années 1 et 2. La *figure 3* précise ces résultats : pour l'année de croissance en pépinière (0), le pourcentage de pousses polycycliques (bi- ou tricycliques) est très élevé et similaire chez les arbres D et N. L'année de la transplantation (année 1), une forte baisse du taux de polycyclisme est enregistrée dans les deux cas, mais cette diminution est plus importante chez les arbres N, où moins de 5 % des pousses annuelles sont polycycliques, tandis que chez les arbres D, le pourcentage de ces pousses est d'environ 35 % (une bonne partie étant due au développement de bourgeons dormants au cours de la deuxième vague de croissance). À partir de l'année 2, le taux de polycyclisme annuel moyen est plus important quel que soit le traitement, mais il ne dépasse jamais 50 % chez les arbres N alors qu'il est nettement supérieur à 50 % chez les arbres D.

Globalement, le taux de tricyclisme annuel est faible quelles que soient les conditions de croissance, et seulement deux pousses annuelles tétracycliques ont été observées chez les arbres D l'année 1 et n'ont pas été représentés sur les graphiques. Compte tenu des faibles effectifs de ces deux types de pousses, seules les pousses annuelles monocycliques et bicycliques ont été considérées dans la suite de ce travail.

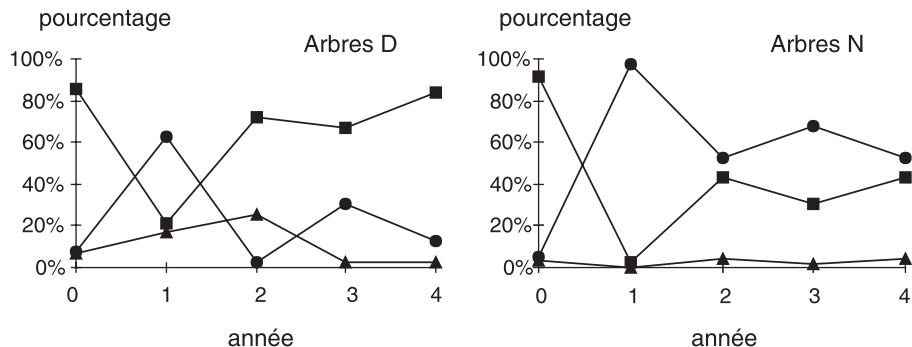


Figure 3. Évolution entre les années 0 et 4 du pourcentage de pousses annuelles monocycliques (—●—), bicycliques (---■---) ou tricycliques (---▲---) sur l'axe principal des arbres des placettes dés herbées (« Arbres D ») et non dés herbées (« Arbres N »).

3.3. Structure des UC constitutives des pousses annuelles

3.3.1. Longueur des différentes unités de croissance de l'axe principal

L'année 0, la longueur moyenne du second cycle des pousses bicycliques (UCbi.2) est voisine et non significativement différente de celle des pousses monocycliques (UCmono) et le premier cycle des pousses annuelles bicycliques (UCbi.1) est, en moyenne, 2 fois plus court que le second cycle (*tableau II*). Ceci est valable pour tous les arbres et confirme l'homogénéité initiale des plants issus de pépinière. À partir de l'année 2, la longueur moyenne des différents types d'unités de crois-

sance des arbres D augmente progressivement, et toutes les années se distinguent significativement sauf les années 0 et 1 : $0 < 2 < 3 < 4$, tandis qu'elle reste relativement constante d'une année à l'autre chez les arbres N : on a seulement $0 < (3 \text{ et } 4)$. Quel que soit le traitement, la longueur moyenne des pousses bicycliques (somme des UCbi.1 et UCbi.2) est toujours supérieure à la longueur moyenne des pousses monocycliques. Pour les pousses bicycliques des arbres D, et mise à part l'année 1 où les UCbi.2 sont les plus courtes, le second cycle mis en place a une longueur moyenne supérieure de 17 à 35 % à celle du premier cycle, et la différence est significative (sauf l'année 3). Pour les arbres N, nous retrouvons ce phénomène dans des proportions semblables (23 à 45 %) pour les années 2 et 4, mais il n'est pas statistiquement

Tableau II. Longueur moyenne des pousses (L) et des entre-nœuds allongés (LEN), en millimètres, pour les pousses annuelles monocycliques (UCmono) et les premiers (UCbi.1) et seconds (UCbi.2) cycles des pousses annuelles bicycliques de l'axe principal des arbres des placettes dés herbées et non dés herbées.

Année	Variable	Arbres dés herbés (D)			Arbres non dés herbés (N)		
		UCmono	UCbi.1	UCbi.2	UCmono	UCbi.1	UCbi.2
0	L	124 ^{ab}	67 ^a	143 ^b	124 ^{ab}	70 ^a	143 ^a
	LEN	—	—	—	—	—	—
1	L	103 ^a	72 ^a	65 ^a	124 ^a	90 ^a	54 ^a
	LEN	6,5 ^a	5,9 ^a	6,6 ^a	8,0 ^a	6,3 ^a	6,7 ^a
2	L	107 ^{abc}	138 ^a	214 ^b	54 ^c	59 ^c	109 ^c
	LEN	9,2 ^{ac}	9,5 ^a	16,2 ^b	5,9 ^c	6,0 ^c	9,8 ^d
3	L	485 ^a	470 ^{ab}	567 ^b	185 ^c	122 ^c	88 ^c
	LEN	16,6 ^a	16,9 ^a	23,5 ^b	9,8 ^c	8,4 ^c	7,6 ^c
4	L	646 ^a	546 ^a	679 ^a	154 ^{cd}	127 ^c	166 ^d
	LEN	18,7 ^a	18,2 ^a	26,6 ^b	7,6 ^c	7,2 ^c	11,8 ^d

Sur chaque ligne, les valeurs suivies d'au moins une lettre commune ne sont pas significativement différentes selon le test de comparaisons multiples des moyennes par simulation de Monte Carlo adapté aux plans non-équilibrés [37]. Pour les comparaisons entre années, voir le texte.

significatif. En revanche, la longueur des UCbi.1 n'est pas significativement différente de celle des UCmono, sauf l'année 4 chez les arbres D.

Sur le plan statistique (*tableau I*), les facteurs désherbage, année et type d'UC sont globalement significatifs. Dans le détail des interactions, l'effet désherbage est significatif quel que soit le type de pousse, mais seulement de l'année 2 à l'année 4.

3.3.2. Évolution du nombre d'entre-nœuds et de feuilles des différentes unités de croissance de l'axe principal

3.3.2.1. Nombre total d'entre-nœuds des unités de croissance de l'axe principal

L'influence du désherbage est significative de l'année 2 à l'année 4 seulement, et sauf l'année 2 pour les pousses monocycliques (*tableau I*). Ce n'est qu'à partir de l'année 3 que cet effet s'étend réellement à tous les types d'UC et à tous les blocs. Dès l'année 3, pour un même type d'UC d'un même type de pousse annuelle, les arbres N possèdent en moyenne 2 fois moins d'entre-nœuds que les arbres D. L'influence du type d'UC se traduit essentiellement, à partir de l'année 3, par un nombre d'entre-nœuds significativement inférieur chez les UCbi.2 par rapport aux UCmono (dans tous les cas) et par rapport aux UCbi.1 (sauf chez les arbres N l'année 3). En modalité désherbée, le nombre d'entre-nœuds des UCbi.2 est significativement inférieur à celui des UCmo-

no même les années 1 et 2. Entre les années 1 et 4, il n'y a pas de différence significative de nombre d'entre-nœuds entre les UCbi.1 et les UCmono, sauf l'année 2 chez les arbres D et l'année 3 chez les arbres N. Si l'on compare les différents cycles des pousses mono- et bicycliques des arbres D, les UCbi.2 possèdent en moyenne 4 à 9 entre-nœuds de moins que les UCmono et UCbi.1. Ce phénomène se retrouve chez les arbres N à un degré moindre.

En année 1, le nombre d'entre-nœuds est similaire dans les deux lots d'arbres pour les divers types d'UC (*tableau III*) et les UCmono sont celles qui présentent le plus grand nombre d'entre-nœuds. Les années suivantes, le nombre d'entre-nœuds des unités de croissance des arbres D augmente très sensiblement. Chez les arbres N on retrouve la même tendance mais moins nettement.

3.3.2.2. Nombre de feuilles assimilatrices des unités de croissance de l'axe principal

L'observation des distributions du nombre de feuilles assimilatrices sur les différents types d'UC (*tableau III*), montre des résultats semblables à ceux décrits dans le paragraphe précédent pour le nombre d'entre-nœuds, avec, chez les arbres D, à partir de l'année 3, 3 à 7 feuilles de moins sur le deuxième cycle des pousses bicycliques par rapport au premier cycle des pousses bicycliques et aux pousses monocycliques. Les analyses statistiques donnent les mêmes résultats que pour le nombre d'entre-nœuds (*tableau I*).

Tableau III. Nombre moyen d'entre-nœuds (nbEN) et de feuilles assimilatrices (nbF) des unités de croissance (UC) des pousses annuelles monocycliques (UCmono) et des premiers (UCbi.1) et seconds (UCbi.2) cycles des pousses annuelles bicycliques de l'axe principal des arbres des placettes désherbées et non désherbées.

Année	Variable	Arbres désherbés (D)			Arbres non désherbés (N)		
		UCmono	UCbi.1	UCbi.2	UCmono	UCbi.1	UCbi.2
1	NbEN	15,1a	12,4ab	11,2b	15,1ab	9,5ab	10,0ab
	NbF	9,6a	6,9ab	6,3b	9,4ab	5,5ab	6,7ab
2	NbEN	12,0a	13,0b	12,5ab	8,9ac	10,2c	9,9c
	NbF	7,7ab	8,7a	9,7a	5,4b	5,8b	6,5b
3	NbEN	28,5a	29,6a	22,1b	17,2c	14,0d	10,9d
	NbF	22,1a	22,7a	18,0b	11,6c	7,9d	7,2d
4	NbEN	34,4a	32,1a	24,0b	16,8c	16,1c	12,9d
	NbF	26,4a	25,3a	19,2b	11,8c	10,6c	8,4d

Sur chaque ligne, les valeurs suivies d'au moins une lettre commune ne sont pas significativement différentes selon le test de comparaisons multiples des moyennes par simulation de Monte Carlo adapté aux plans non-équilibrés [37]. Pour les comparaisons entre années, voir le texte.

3.3.3. Longueur moyenne des entre-nœuds

Alors que la longueur moyenne des entre-nœuds est analogue l'année 1 chez les deux lots d'arbres et quel que soit le type d'UC, on constate qu'elle augmente les années suivantes chez les arbres D (tableau II). Mais la distinction entre années dépend du type de pousse et de la modalité de désherbage (tableau I) : bien que les UC des années 1 et 2 se différencient significativement de celles des années 3 et 4, le phénomène est plus net pour les UCbi.2 et pour les arbres désherbés. De plus, chez les arbres D, la longueur moyenne des entre-nœuds des seconds cycles (UCbi.2) est nettement plus importante que celle des premiers cycles des pousses bicycliques (UCbi.1) ou des pousses monocycliques (UCmono). Cette différence est d'ailleurs significative pour les arbres D et N à partir de l'année 2 (sauf l'année 3 pour les arbres N), même si elle est moins importante pour les arbres N. La comparaison des années successives chez ces derniers montre ainsi qu'en présence d'un tapis herbacé, on assiste à la fois à une réduction de la longueur des entre-nœuds et à une uniformisation de la structure des différents cycles. Enfin, le facteur désherbage est signifi-

catif à partir de l'année 2, sauf pour les pousses mono l'année 2.

3.4. Évolution de la probabilité de mort d'apex sur la tige principale

Globalement, il n'y a pas d'effet significatif du désherbage pour ce paramètre (tableau I). Le pourcentage de mortalité ne montre pas de tendance très nette (figure 4), même s'il tend à décroître légèrement entre les années 0 et 4 (rappelons ici, que le faible taux de mortalité des pousses de l'année 4 (1995) est probablement dû uniquement à la mesure de ce paramètre avant le débourrement des pousses en 1996). Dans le détail, seules les unités de croissance mono et surtout bi.2 ont une diminution de mortalité significative entre l'année 0 et l'année 4. Les UCbi.1 ont une mortalité significativement inférieure aux UCbi.2 les années 0, 2 et 4 et aux UCmono l'année 0. On notera également que certains arbres ont présenté plusieurs morts d'apex au cours d'une même année sur les pousses polycycliques de l'axe principal, mais que ce phénomène reste rare (moins de 4 arbres par an).

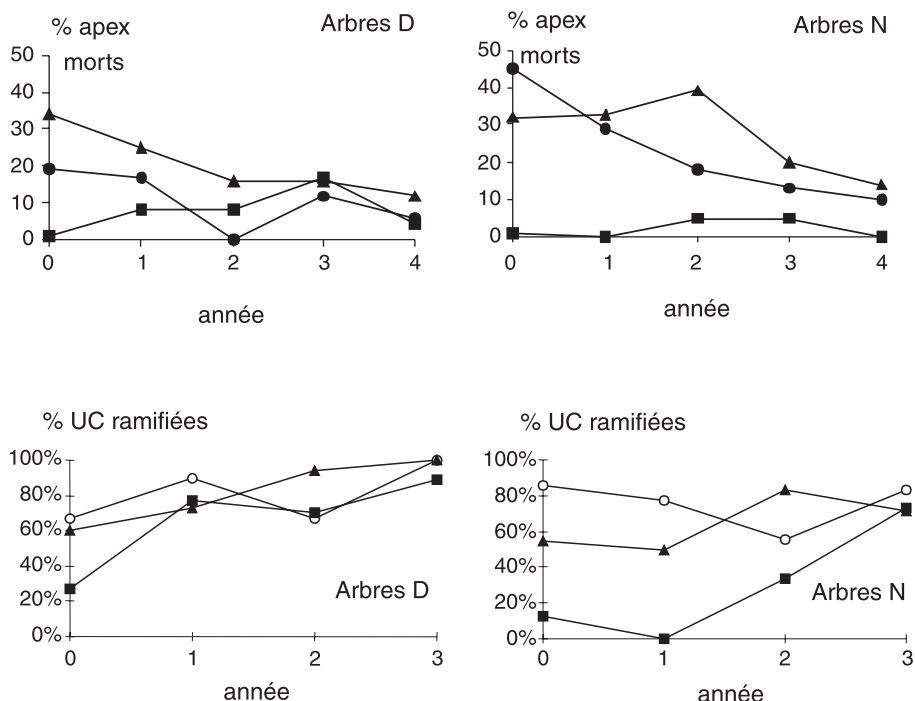


Figure 4. Évolution du taux de mortalité apicale (% apex morts) entre les années 0 et 4 des pousses monocycliques (-●-), des premiers (-■-) et des seconds (-▲-) cycles des pousses bicycliques des arbres de l'ensemble des placettes désherbées (« Arbres D ») et non désherbées (« Arbres N »).

Figure 5. Pourcentage d'unités de croissance ramifiées (c'est-à-dire portant au moins un rameau, excepté la branche relais dans le cas d'un sympode; % UC ramifiées) dans le cas des pousses monocycliques (-○-) ou des premiers (-■-; UCbi.1) ou seconds (-▲-; UCbi.2) cycles des pousses bicycliques de l'axe principal des arbres des placettes désherbées (« Arbres D ») et non désherbées (« Arbres N »).

3.5. La ramification de l'axe principal

3.5.1. Pourcentage d'UC ramifiées (définies comme portant au moins une ramification)

Globalement, les arbres N ont un taux d'UC ramifiées significativement plus faible que les arbres D (*tableau I*) et cette différence est relativement faible, sauf pour les UCbi.1 et les années 1 et 2 (*figure 5*). Les dernières UC mises en place chaque année (UCmono et UCbi.2) sont d'autre part significativement plus ramifiées que les UCbi.1, ce qui est particulièrement net chez les arbres N. Enfin, le taux d'UC ramifiées tend à augmenter avec le temps chez les pousses bicycliques entre les années 0 et 3 (résultat significatif pour les UCbi.1).

3.5.2. Nombre moyen de rameaux portés par les unités de croissance ramifiées

Bien que les années se distinguent significativement de la manière suivante : $0 < 2 < 3$ pour les deux modalités de désherbage, le *tableau IV* montre que le nombre de rameaux augmente beaucoup plus chez les arbres D que chez les arbres N, en particulier pour les UCmono et les

UCbi.1. Par ailleurs, en année 3, les UCbi.2 sont significativement plus ramifiées que les UCbi.1 chez les arbres D, alors que chez les arbres N ce sont les UCmono qui sont plus ramifiées que les UCbi.1. Globalement, les arbres D sont significativement plus ramifiés, ce qui est particulièrement net en année 2 et surtout l'année 3. En revanche, si le nombre de ramifications est rapporté à la longueur de l'UC (*tableau IV*), on ne constate plus d'influence du désherbage, et l'augmentation annuelle n'est elle-même plus significative. On ne retrouve plus que la supériorité du taux de ramification des UCbi.2 (globalement significativement supérieur à celui des UCbi.1).

3.5.3. Mortalité des branches

Quel que soit le traitement, le nombre moyen de rameaux morts par UC est faible et peu variable quels que soient le type d'UC et l'année considérée (de 0 à 0,4 chez les arbres D et de 0 à 1,3 chez les arbres N). On note toutefois une influence significative du type de pousse, les UCbi.1 ayant une mortalité proportionnellement moins importante que les deux autres types d'UC. Par ailleurs, les années 0 et 1 se distinguent significativement des années 2 et 3 : plus les pousses annuelles sont âgées, plus

Tableau IV. Nombre moyen (nbR), nombre moyen par mètre (NbR/m) et % de mortalité (% morts) pour les rameaux mis en place entre l'année 0 et l'année 3 sur l'unité de croissance des pousses monocycliques (UCmono), et des premiers (UCbi.1) et seconds (UCbi.2) cycles des pousses annuelles bicycliques de l'axe principal des arbres des placettes désherbées et non désherbées (observations de fin d'année 4).

Année	Variable	Arbres désherbés (D)			Arbres non désherbés (N)		
		UCmono	UCbi.1	UCbi.2	UCmono	UCbi.1	UCbi.2
0	NbR	1,0a	0,4a	1,0a	1,6a	0,2a	0,9a
	NbR/m	26,2a	27,9a	17,0a	27,3a	16,9a	15,4a
	% morts	5,6a	38,5b	12,5a	42,7c	81,6d	44,8c
1	NbR	3,3a	2,1a	1,0a	1,8b	0ab	0,8ab
	NbR/m	44,9a	39,8ab	71,8ab	23,6b	–	42,6ab
	% morts	8,4a	13,5a	10,2a	24,6b	–	50,0ab
2	NbR	1,3ab	1,8a	4,3b	1,0ac	0,5a	2,4c
	NbR/m	17,5ac	24,0ac	31,1a	48,9cd	28,7c	56,9d
	% morts	25,0a	5,3a	1,7a	4,2a	14,3a	3,3a
3	NbR	8,9a	3,7b	10,8a	4,4c	2,5bd	2,0d
	NbR/m	21,1a	9,7b	21,1a	29,7a	27,9a	38,1a
	% morts	3,7a	4,5a	1,2a	0,3a	3,1a	3,1a

Sur chaque ligne, les valeurs suivies d'au moins une lettre commune ne sont pas significativement différentes selon le test de comparaisons multiples des moyennes par simulation de Monte Carlo adapté aux plans non-équilibrés [37]. Pour les comparaisons entre années, voir le texte.

elles portent de rameaux morts, le pourcentage diminue ensuite fortement année après année pour tendre vers zéro sur les UC édifiées l'année 3. L'effet du désherbage sur la mortalité est significatif globalement pour les UCbi.1 et UCbi.2 ; il est très marqué également pour les années 0 et 1, avec par exemple 15 % de rameaux morts pour les arbres D contre 50 % pour les arbres N en année 0 (*tableau IV*).

4. DISCUSSION

Les résultats obtenus relèvent de trois phénomènes différents : un modèle de développement propre à l'espèce, sa modification sous l'effet de la compétition herbacée et de la fertilisation initiale, et sa perturbation initiale due à la transplantation. Les arbres D, compte-tenu de l'âge où ils ont été étudiés, se sont développés sur un sol relativement riche, sans déficit hydrique [10] et à une densité assez faible pour penser qu'ils n'entraient pas en compétition entre eux ni au niveau aérien ni au niveau racinaire. En dehors de l'influence de la transplantation (ressentie l'année 1 et éventuellement l'année 2), ils peuvent donc être considérés comme des arbres « témoins » ayant exprimé librement le mode de développement endogène. Au travers de leur analyse nous tenterons dans un premier temps de définir les grandes lignes de l'expression endogène du développement du Chêne rouge aux stades jeunes. Dans la deuxième partie de cette discussion, nous analyserons l'influence de la compétition herbacée et de la fertilisation sur les diverses composantes du développement de cette espèce, tandis que l'effet de la transplantation, qui mérite une étude séparée, ne sera pas développé ici.

4.1. Expression endogène du développement

Dans des conditions de croissance favorables (absence de compétition herbacée ou pépinière pour la première année), le Chêne rouge d'Amérique met en place, chaque année (excepté celle de la transplantation), des pousses annuelles de taille croissante, ce qui illustre l'expression d'une phase d'installation communément reconnue dans le mode de développement « normal » d'une plante ligneuse issue de graine [7]. Chez les arbres D, les cas de tetra- et de tri-cyclisme sont rares et disparaissent dès la cinquième année de croissance alors que le taux de bicyclisme reste relativement constant à partir de l'année 2. L'aptitude du chêne rouge à former

plus de deux unités de croissance par an semble correspondre à un caractère de jeunesse [21] et permet sans doute à l'arbre une acquisition rapide de ressources et donc une occupation rapide du milieu dans des conditions de croissance favorables. Quelles que soient les années de croissance considérées, les pousses bicycliques sont plus longues que les pousses monocycliques. Le polycyclisme, comme chez *Quercus coccinea* [16] ou *Quercus petraea* [18], est donc associé, chez le Chêne rouge, à un gain de taille de l'arbre. Chez les arbres D, le second cycle (UCbi.2) des pousses bicycliques est généralement plus long que le premier (UCbi.1) pour une année donnée. Ce caractère se retrouve chez le Chêne sessile pour lequel Chaar et al. [14] et Collet et al. [18] montrent que les UC successives des pousses annuelles polycycliques présentent une longueur croissante de la première à la dernière UC émise chaque année.

Très généralement, pour une année donnée, on distingue très nettement par leur structure (nombres de feuilles et d'entre-nœuds, longueurs d'UC et d'entre-nœuds) d'une part les UCmono et bi.1, et d'autre part les UCbi.2 à entre-nœuds moins nombreux et plus longs. Cette différenciation s'affirme dès l'installation des plants terminée (année 2) et se maintient ensuite. Cette stabilité structurale du chêne rouge, notée également par Dickson [21] et Collin et al. [20], est à rapprocher de celle d'autres chênes comme le chêne sessile, dont les mêmes types d'UC se différencient de la même façon par le nombre de feuilles et la longueur des entre-nœuds [14, 18].

Chez le Chêne sessile, Collet et al. [18] ont montré que, quelles que soient les conditions de croissance des arbres, le pourcentage de morts d'apex était toujours plus élevé sur la dernière UC émise chaque année (UCmono ou UCbi.2). Dans notre cas, la même tendance se retrouve chez les arbres N et pour la plupart des années chez les arbres D. Chez ces derniers, seules les années 2 (où le taux de monocyclisme est très faible) et 3 ne présentent pas cette tendance. Néanmoins, et bien que ceci doive être vérifié par la suite, le comportement particulier des arbres D au cours de ces deux années ne nous semble pas remettre en cause la tendance indiquée, et il semble raisonnable d'admettre que le Chêne rouge présente un comportement très proche de celui du Chêne sessile vis-à-vis de ce caractère.

Globalement, chez les arbres D comme chez les arbres N, les pousses monocycliques sont moins ramifiées que les pousses bicycliques et le second cycle des pousses bicycliques est plus ramifié que le premier cycle. Ce phénomène existe également chez d'autres espèces de Chêne [18] : indépendamment des conditions de crois-

sance et pour une année donnée, la probabilité de se ramifier est très généralement plus forte sur les dernières UC des pousses annuelles (UCmono et bi.2) que sur les premières UC des pousses bicycliques. Le polycyclisme contribue ainsi à augmenter de façon significative le volume occupé par la partie aérienne l'année où il se manifeste [10]. Néanmoins, le polycyclisme n'entraîne pas une augmentation de la densité des branches sur les plants, ce qui est à rapprocher des résultats obtenus par Ward [52] qui montre, chez la même espèce, que le nombre moyen de branches par unité de longueur est inférieur sur les pousses longues.

Sous réserve d'une influence de la transplantation au-delà de l'année 1, nos résultats permettent de définir quelques caractéristiques endogènes du développement et de la structure des pousses annuelles des jeunes individus de Chêne rouge. Au cours de leur ontogénie, les arbres ayant poussé hors compétition herbacée montrent d'une année sur l'autre une augmentation de la longueur, du nombre d'entre-nœuds et de feuilles assimilatrices, de la longueur moyenne des entre-nœuds, du pourcentage d'UC ramifiées et du nombre de rameaux portés par les UC et les pousses annuelles successivement émises. L'évolution de ces variables correspond à la phase d'installation des arbres et s'effectue de façon coordonnée, illustrant un « effet de base » [7] caractéristique des premiers stades du développement architectural des végétaux ligneux. La similitude de structure des UCmono et des UCbi.1 peut s'expliquer par une même période de mise en place au printemps. Dans le cas des analogies de structure entre UCmono et UCbi.2, c'est plutôt l'arrêt hivernal de croissance qui induirait des paramètres de ramification et de mortalité des apex semblables sur les dernières UC mises en place au cours d'une année. Malgré une structure qualitative de base identique, les différentes UC d'un Chêne expriment donc des caractéristiques propres en fonction du type de pousses qui les portent et de leur rang sur ces pousses. Ces observations, couplées à d'autres [12], plaident en faveur de la reconnaissance du niveau d'organisation représenté par l'UC dans l'étude des végétaux. Elles montrent également que le niveau d'organisation plus englobant de la pousse annuelle ne doit pas être considéré comme une simple succession d'UC indifférenciées.

4.2. Influence de la végétation herbacée

En dehors de l'effet de la fertilisation initiale sur le diamètre des arbres D, c'est l'influence du tapis herbacé qui constitue l'unique facteur externe contrôlé agissant

sur le développement des arbres. On peut d'ailleurs penser qu'en modalité enherbée c'est parce que le tapis herbacé a récupéré l'apport minéral à son profit que les arbres n'ont pas pu y réagir. Cette influence du tapis herbacé n'est par ailleurs jamais remise en cause par la variabilité entre blocs. Quatre ans après la plantation, les différences de dimensions entre arbres des deux traitements (-70 % sur la hauteur et -75 % sur le diamètre en présence du tapis herbacé) sont très importantes. Leur ampleur est liée à la qualité du désherbage (sol maintenu en permanence nu) mais aussi à l'importance du tapis herbacé sur les placettes non désherbées. Le fort pouvoir compétitif et les effets dépressifs des plantes herbacées sur la croissance des jeunes arbres sont par ailleurs bien connus chez le Chêne rouge [47] et ont été décrits chez beaucoup d'espèces d'arbres feuillus [26] ou résineux [28]. La faible taille des arbres N par rapport aux arbres D est due à une faible longueur des pousses annuelles et des UC successivement émises chaque année, liée elle-même à une diminution du nombre et de la longueur des entre-nœuds et des feuilles assimilatrices, mais aussi à un taux de monocyclisme plus important. Ces résultats ont identiques à ceux obtenus par Chaar et al. [14] et Collet et al. [17, 18] qui montrent, chez le Chêne sessile, une diminution des valeurs de ces trois variables en fonction d'une disponibilité décroissante en ressources. Malgré la faible taille des arbres N, la longueur moyenne de leurs pousses annuelles bicycliques reste supérieure à la longueur moyenne de leurs pousses monocycliques et le polycyclisme, même s'il est rare, est donc, là aussi, associé à un gain de taille.

Chez les arbres N, on retrouve bien globalement la même tendance à la différenciation des UC comme chez les arbres D, mais les valeurs de ces paramètres pour les différentes UC et les différences quantitatives entre UC sont toujours plus faibles. L'influence de la compétition herbacée, si elle ne modifie pas complètement les caractéristiques endogènes des UC, se traduit donc par une homogénéisation de la valeur des paramètres de croissance de ces UC quel que soit leur type. Par ailleurs, comme pour d'autres espèces [18], il n'y aurait pas d'effet significatif de la végétation herbacée sur la mortalité apicale : ce caractère semble intrinsèque chez le chêne rouge.

L'action du tapis herbacé est aussi visible sur la ramification des arbres. Les arbres N ont plus de pousses non ramifiées (ce qui est surtout dû aux UCbi.1) et celles qui le sont portent moins de rameaux que celles des arbres D. Les arbres N ont cependant un nombre de rameaux *par unité de longueur* comparable voire supérieur à celui des arbres D. À l'échelle de l'arbre entier et de l'ensemble des arbres étudiés (non illustré) on note également que la

densité des rameaux est inférieure chez les arbres D (en moyenne 10,8 par mètre linéaire) lorsqu'on la compare à celle des arbres N (en moyenne 13,9 par mètre linéaire). En fait, c'est la faible dimension des arbres N qui fait qu'ils ont, à l'échelle de l'arbre, moins de rameaux. Chez les arbres D, le dernier cycle mis en place porte généralement un nombre de rameaux important tandis que chez les arbres N, il y a une uniformisation du nombre de rameaux portés par les différentes UC. Pour les deux pousses annuelles les plus anciennes, le pourcentage de branches mortes est bien plus élevé chez les arbres N que chez les arbres D ce qui peut s'expliquer par la nature particulièrement engainante de la végétation herbacée au cours des deux premières années (strate de *Conyza canadensis* L.). Cette plante atteignant jusqu'à 2 mètres de hauteur a pu entraîner une forte compétition aérienne pour la lumière avant de disparaître du site à partir de la troisième année.

En présence d'une concurrence herbacée, les jeunes Chênes rouges ne présentent pas les caractéristiques morphologiques de l'effet de base; ils reproduisent chaque année la même structure que l'année précédente. La faible vigueur des plants, la dominance du monocyclisme, l'homogénéisation des unités de croissance et des caractères morphologiques des pousses annuelles d'une année sur l'autre, suggèrent une rupture dans la séquence de différenciation endogène des plants et n'est pas sans rappeler l'influence d'autres facteurs comme une forte intensité du couvert forestier par exemple [6, 7, 8, 52]. De manière générale, il a été montré chez diverses espèces qu'une faible disponibilité en ressource (lumière, eau, éléments minéraux, ...) peut se traduire par une diminution : (1) de la longueur des pousses annuelles du tronc [40, 48], (2) du taux de polycyclisme [14, 18, 21, 40], (3) du degré de ramification [48, 49, 30], (4) du nombre d'entre-nœuds et de feuilles [14, 18] ou (5) de la surface foliaire [30], voire par une modification de l'angle d'insertion des branches et des feuilles [2]. Dans des conditions défavorables (concurrence herbacée, forte intensité du couvert forestier, forte densité de plantation, faible fertilité de la station...), de nombreux feuillus entrent dans une phase d'attente et produisent chaque année une pousse identique à celle de l'année précédente. Chaque pousse annuelle est ainsi réduite à son expression minimum. Ces résultats montrent que le milieu ne modifie pas la séquence de développement endogène de l'arbre mais qu'il en module seulement l'expression et le déroulement parvenant même à bloquer cette séquence lorsque les conditions sont trop limitantes. Mais le développement peut reprendre lorsque les conditions deviennent meilleures, comme le montrent par exemple Steiner et Kolb

[47] sur le Chêne rouge, lorsque l'élimination de la végétation concurrente intervient tardivement, 8 ans après la plantation.

5. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Nos travaux ont permis de dégager quelques caractéristiques endogènes de la croissance et du développement architectural de jeunes Chênes rouges, de leur plantation jusqu'à l'âge de 5 ans sur une ancienne terre agricole. L'influence de la compétition herbacée sur le développement architectural d'arbres plantés selon une maille carrée de 2 m a été précisée. Dans ces conditions de croissance, la compétition herbacée induit une diminution de l'ensemble des valeurs des paramètres déterminants pour l'élaboration de l'architecture de l'arbre. L'analyse future d'arbres non-transplantés devrait permettre, par comparaison avec les résultats obtenus dans la présente étude, de mieux comprendre l'influence de la transplantation sur le développement de jeunes Chênes rouges en plantation. Le choix de la densité est un élément déterminant dans la réussite de ce type de plantation et une analyse architecturale de chênes rouges établis sous différentes densités permettrait d'en préciser les effets sur le développement des arbres. La poursuite de ces analyses devrait permettre à terme de déboucher sur l'élaboration d'un modèle de croissance et de développement architectural du chêne rouge en plantation sur d'anciennes terres agricoles.

Remerciements : Les auteurs remercient Daniel Auclair pour sa lecture critique et constructive du manuscrit. Ce travail a été réalisé dans le cadre du projet AIR3-CT92-0134 de l'Union européenne. L'installation du dispositif a été possible grâce aux crédits alloués par la région Midi-Pyrénées (1992-1993). Nos remerciements vont également à MM. Yves Bernot (Coopérative des Sylviculteurs Gascons) et Michel Combe (Centre Régional de la Propriété Forestière Midi-Pyrénées) pour avoir trouvé rapidement le terrain où installer l'essai.

RÉFÉRENCES

- [1] Auclair D., Cailliez, F., Les besoins de recherche en agroforesterie, Rev. for. Fr. 46 (Suppl.) (1994) 141-151.
- [2] Aussenac G., Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture, Ann. For. Sci. 57 (2000) 287-301.

- [3] Barthélémy D., Édelin C., Hallé F., Architectural concepts for tropical trees, in: Holm-Nielsen L.B., Nielsen I., Balsler H. (Eds.), *Tropical forest: Botanical dynamics, speciation and diversity*, Academic Press, London, 1989, pp. 89–100.
- [4] Barthélémy D., Édelin C., Hallé F., Canopy architecture, in: Raghavendra A.S. (Ed.), *Physiology of trees*, John Wiley and Sons, Chichester, 1991, pp. 1–20.
- [5] Barthélémy D., Blaise F., Fourcaud T., Nicolini É., Modélisation et simulation de l'architecture des arbres : bilan et perspectives, *Rev. For. Fr.* 47 (Suppl.) (1995), 71–96.
- [6] Barthélémy D., Sabatier S., Pascal O., Le développement architectural du Noyer commun *Juglans regia* L. (*Juglandaceae*), *Forêt Entreprise* 103 (1995) 61–68.
- [7] Barthélémy D., Caraglio Y., Costes É., Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique des végétaux, in: Bouchon J., de Reffye Ph., Barthélémy D. (Eds.), *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*, INRA, Versailles, 1997, pp. 89–136.
- [8] Barthélémy D., Sabatier S., Pascal O., Le développement architectural du Noyer noir *Juglans nigra* L. (*Juglandaceae*), *Forêt Entreprise* 115 (1997) 40–47.
- [9] Bouchon J., de Reffye Ph., Barthélémy D., Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux, INRA, Versailles, 1997.
- [10] Cabanettes A., Courdier F., Méredieu C., Trichet P., Facteurs et expression du polycyclisme juvénile chez le Chêne rouge d'Amérique (*Quercus rubra* L.) planté en conditions naturelles, *Ann. Sci. For.* 52 (1995) 489–506.
- [11] Caraglio Y., Le développement architectural du merisier, *Forêt Entreprise* 107 (1996) 72–80.
- [12] Caraglio Y., Barthélémy D., Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires, in: Bouchon J., de Reffye Ph., Barthélémy D. (Eds.), *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*, INRA, Versailles, 1997, pp. 11–97.
- [13] Chaar H., Colin F., Impact of late frost on height growth in young sessile oak regenerations, *Ann. For. Sci.* 56 (1999) 417–429.
- [14] Chaar H., Colin F., Collet C., Effects of environmental factors on the shoot development of *Quercus petraea* seedlings. A methodological approach, *For. Ecol. Manage.* 97 (1997) 119–131.
- [15] Champagnat P., Barnola P., Lavarenne S., Quelques modalités de la croissance rythmique endogène des tiges chez les végétaux ligneux, *Nat. Monspel. (Hors série)* (1986) 279–302.
- [16] Cobb S.W., Miller A.E., Zahner R., Recurrent shoot flushes in Scarlet oak stump sprouts, *For. Sci.* 31 (1985) 725–730.
- [17] Collet C., Frochot H., Effects of interspecific competition on periodic shoot elongation in oak seedlings, *Can. J. For. Res.* 26 (1996) 1934–1942.
- [18] Collet C., Colin F., Bernier F., Height growth, shoot elongation and branch development of young *Quercus petraea* grown under different levels of resource availability, *Ann. Sci. For.* 54 (1997) 65–81.
- [19] Colin F., Barthélémy D., Ribeyrolles L., Influence de la densité de plantation sur quelques caractéristiques dendrométriques, morphologiques, et architecturales de la provenance Istebna II (Pologne) de *Picea abies* (L.) Karsten (*Pinaceae*), in: Bouchon J. (Ed.), *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, INRA, Versailles, 1995, pp. 209–236.
- [20] Collin P., Badot P.M., Millet B., Croissance rythmique et développement du chêne rouge d'Amérique, *Quercus rubra* L., cultivé en conditions contrôlées, *Ann. Sci. For.* 53 (1996) 1059–1069.
- [21] Dickson R.E., Croissance en hauteur et polycyclisme chez le Chêne rouge, in: Timbal J., Kremer A., Le Goff N., Nèveu G. (Eds.), *Le Chêne rouge d'Amérique*, INRA, Paris, 1994, pp. 131–140.
- [22] Drénou C., La croissance polycyclique des chênes : quelques repères pour ne pas s'y perdre, *Forêt Entreprise* 105 (1995) 11–12.
- [23] Duchaufour P., *Pédologie, tome 1 : Pédogénèse et classification*, Masson, Paris, 1977.
- [24] Dupraz C., Les associations d'arbres et de cultures intercalaires annuelles sous climat tempéré, *Rev. For. Fr.* 46 (Suppl.) (1994) 72–83.
- [25] Edelin C., Quelques aspects de l'architecture végétative des Conifères, *Bull. Soc. Bot. Fr.* 128 (1981), *Lett. Bot.* 3, 177–188.
- [26] Frochot H., Influence de *Festuca pratensis* sur le développement de jeunes Peupliers, in: 7^e colloque international sur la biologie, l'écologie et la systématique des mauvaises herbes, Versailles, 1984, pp. 307–313.
- [27] Frochot, H., Maîtrise chimique de la végétation indésirable en plantation forestière, *Rev. For. Fr.* 38 (1986) 280–284.
- [28] Frochot H., Trichet P., Influence de la compétition herbacée sur la croissance de jeunes Pins sylvestres, in: 8^e colloque international sur la biologie, l'écologie et la systématique des mauvaises herbes, Dijon, 1988, pp. 509–516.
- [29] Godin C., Guédon Y., Costes É., Caraglio Y., Measuring and analyzing plants with the AMAP-mod software, in: Michalewicz M. (Ed.), *Advances in computational life sciences I: Plants to ecosystems*, CSIRO, Collingwood, 1997, pp. 63–94.
- [30] Gottschalk K.W., Shade, leaf growth and crown development of *Quercus rubra*, *Quercus velutina*, *Prunus serotina* and *Acer rubrum* seedlings, *Tree Physiol.* 14 (1994) 735–749.
- [31] Grosfeld J., Barthélémy D., Brion C., Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (*Araucariaceae*) in its natural habitat, in: Kurmann M.H., Hemsley A.R. (Eds.), *The evolution of plant architecture*, The Royal Botanic Gardens, Kew, 1999, pp. 109–122.
- [32] Hallé F., Martin R., Étude de la croissance rythmique chez *Hevea brasiliensis* Müll Arg. (*Euphorbiaceae*-Crotonoïdées), *Adansonia sér.* 2.8 (1968) 475–503.
- [33] Hallé F., Oldeman R.A.A., *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*, Masson, Paris, 1970.

- [34] Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B., Tropical trees and forests – an architectural analysis, Springer Verlag, Berlin, 1978.
- [35] Hubert M., Pourquoi vers 1970, on décida de planter des feuillus en forêt privée, Forêt Entreprise 81 (1992) 28–31.
- [36] Johnson P.S., La sylviculture du Chêne rouge aux USA, in: Timbal J., Kremer A., Le Goff N., Nepveu G. (Eds.), Le Chêne rouge d'Amérique, INRA, Paris, 1994, pp. 272–283.
- [37] MathSoft, Splus 2000, Modern statistics and advanced graphics. Guide to Statistics Vol.1, Data Analysis Products Division, MathSoft, Seattle, 1999.
- [38] Masotti V., Barthélémy D., Mialet I., Sabatier S., Caraglio Y., Étude de l'effet du milieu sur la croissance, la ramification et l'architecture du Cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière, in: Bouchon J. (Ed.), Architecture des arbres fruitiers et forestiers, INRA, Versailles, 1995, pp. 175–190.
- [39] Nepveu G., Qualités, défauts et utilisations du bois de chêne rouge. Comparaison avec les chênes indigènes; effets de la sylviculture, du milieu et des facteurs génétiques, in: Timbal J., Kremer A., Le Goff N., Nepveu G. (Eds.), Le Chêne rouge d'Amérique, INRA, Paris, 1994, pp. 287–347.
- [40] Nicolini É., Caraglio Y., L'influence de divers caractères architecturaux sur l'apparition de la fourche chez le *Fagus sylvatica*, en fonction de l'absence ou de la présence d'un couvert, Can. J. Bot. 72 (1994) 1723–1734.
- [41] Reffye de Ph., Blaise F., Modélisation de l'architecture des arbres. Applications forestières et paysagères, Rev. For. Fr. 45 (Suppl.) (1993) 128–136.
- [42] Reffye de Ph., Dinouard P., Barthélémy D., Modélisation et simulation de l'architecture de l'Orme de Japon *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (*Ulmaceae*): la notion d'axe de référence, Nat. Monspel. A7 (Hors série) (1991) pp. 251–266.
- [43] Reffye de Ph., Elguero E., Costes É., Growth units construction in tress: a stochastic approach, Acta Biotheor. 39 (1991) 325–342.
- [44] Reffye de Ph., Blaise F., Guédon Y., Modélisation et simulation de l'architecture et de la croissance des plantes, Rev. Palais Découv. 2/209 (1993) 23–48.
- [45] Reffye de Ph., Houllier F., Blaise F., Barthélémy D., Dauzat J., Auclair D., A model simulating above- and below-ground tree architecture with agroforestry applications, Agrofor. Syst. 30 (1995) 175–197.
- [46] Sabatier S., Barthélémy D., Architecture du Cèdre de l'Atlas *Cedrus atlantica* Endl. Manetti ex Carrère (Pinaceae), in: Bouchon J. (Ed.), Architecture des arbres fruitiers et forestiers, INRA, Versailles, 1995, pp. 305–321.
- [47] Steiner K.C., Kolb, T.E., Relations d'interférence entre les plants de chêne rouge et la végétation accompagnatrice, in: Timbal J., Kremer A., Le Goff N., Nepveu G. (Eds.), Le Chêne rouge d'Amérique, INRA, Paris, 1994, pp. 141–150.
- [48] Steingraeber D.A., Phenotypic plasticity of branching pattern in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.), Amer. J. Bot. 69 (1982) 638–640.
- [49] Steingraeber D.A., Kascht L.J., Franck D.H., Variation of shoot morphology and bifurcation ratio in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) saplings, Amer. J. Bot. 66 (1979) 441–445.
- [50] Timbal J., Kremer A., Caractères botaniques, morphologiques, biologiques et chorologiques du Chêne rouge, in: Timbal J., Kremer A., Le Goff N., Nepveu G. (Eds.), Le Chêne rouge d'Amérique, INRA, Paris, 1994, pp. 45–53.
- [51] Timbal J., Bartoli M., Buffet M., Introduction et utilisation en reboisement du Chêne rouge en France, in: Timbal J., Kremer A., Le Goff N., Nepveu G. (Eds.), Le Chêne rouge d'Amérique, INRA, Paris, 1994, pp. 16–24.
- [52] Ward W.W., Bud distribution and branching in red oak, Bot. Gaz. 125 (1964) 217–220.