

BA1
17959

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE NANCY I

D.E.A. DE BIOLOGIE FORESTIERE

MODELISATION DE L'ARCHITECTURE DU CEDRE
Cedrus atlantica (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae)
SOUS L'INFLUENCE
DE DIFFERENTES CONDITIONS DE MILIEU

Présenté par

Véronique MASOTTI

Stage réalisé à

l'Unité de Modélisation des plantes du CIRAD / GERDAT à Montpellier

Soutenu le 21 Septembre 1993

D. BARTHELEMY
J.D. FAURE
F. HOULLIER

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE NANCY I

D.E.A. DE BIOLOGIE FORESTIERE

MODELISATION DE L'ARCHITECTURE DU CEDRE
Cedrus atlantica (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae)
SOUS L'INFLUENCE
DE DIFFERENTES CONDITIONS DE MILIEU

Présenté par

Véronique MASOTTI

Stage réalisé à

l'Unité de Modélisation des plantes du CIRAD / GERDAT à Montpellier

Soutenu le 21 Septembre 1993

MODELISATION DE L'ARCHITECTURE DU CEDRE
Cedrus atlantica (Endl.) Manetti ex Carriere (Pinaceae)
SOUS L'INFLUENCE DE DIFFERENTES CONDITIONS DE MILIEU.

Introduction.	1
I. Matériel et Méthode.	2
I.1. Le Cèdre	2
I.1.1. Caractères botaniques.	2
I.1.2. Architecture.	2
I.2. Sites d'études.	3
I.2.1. Caractéristiques générales des deux stations étudiées : Sault et Saint-Lambert.	3
I.2.2. Caractérisation de la fertilité.	4
I.2.3. Caractérisation des peuplements.	4
I.3. La modélisation de l'architecture des plantes.	5
II.1.1. Cas général.	5
II.1.2. Cas particulier des résineux.	6
I.4. Protocole des mesures.	7
II. Résultats.	9
II.1. Observations générales.	9
II.2. Mesures dendrométriques.	9
II.3. Résultats de la modélisation.	10
II.3.1. Troncs.	10
II.3.1.1. Processus de croissance.	11
II.3.1.2. Processus de ramification.	11
II.3.2. Branches.	13
II.3.2.1. Processus de croissance.	13
II.3.2.2. Processus de ramification.	13
III. Discussion.	16
III.1. Mise en place d'une unité de croissance.	16
III.2. Détermination de l'âge physiologique d'un méristème.	17
Conclusions.	18
Bibliographie.	19
Annexes.	

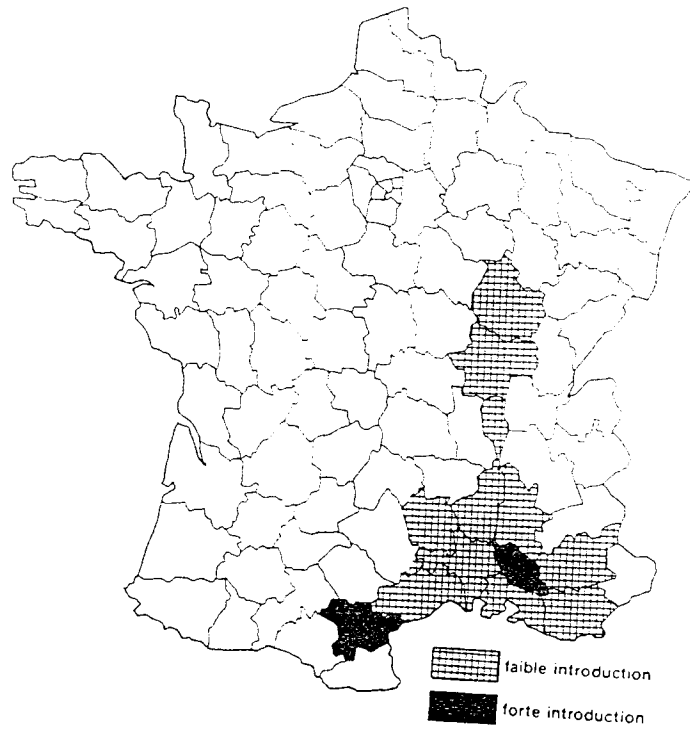


Fig.1 : Localisation du Cèdre de l'Atlas en France (d'après Toth {1}).

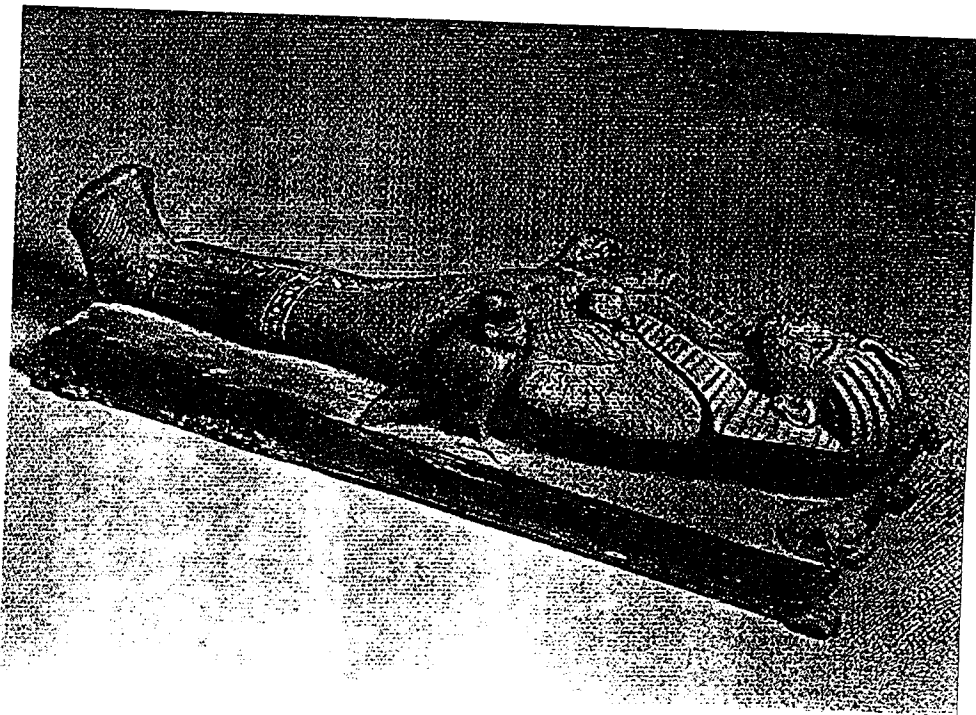


Fig.2 : pièce célèbre en bois de Cèdre. Les preuves de la durabilité du bois de Cèdre sont plus célèbres les unes que les autres. Ce gisant miniature de Toutankhamon date du milieu du XIVe siècle avant J.-C. (in Putod {3}).

Introduction.

Le Cèdre de l'Atlas est une des plus importantes essences de reboisement utilisée dans le Sud-Est de la France (fig.1). En effet, peu d'espèces forestières introduites sont aussi bien acclimatées au Midi de la France tout en procurant un bois de bonne qualité.

Le bois de Cèdre de couleur brun-jaune, est dépourvu de canaux résinifères ; il est durable et imputrescible grâce à l'essence imprégnant le coeur. Sa structure homogène, son grain fin et ses fibres courtes le rendent apte à présenter un beau poli. Les Maures l'utilisaient pour fabriquer leurs navires, les Egyptiens en faisaient des sarcophages (fig.2) pour y déposer l'âme du pharaon, et l'ancien testament prétend que le temple de Salomon était entièrement bâti en bois de Cèdre. Plus pratiquement, Toth {1} le conseille pour les charpentes, les solives de planchers et pour la petite menuiserie (portes, meubles, clôtures...). Mélangé à du bois de Pin, il constitue une pâte à papier de bonne qualité. La rusticité du Cèdre peut être utilisée pour reconstituer des sols forestiers dégradés. Enfin, le Cèdre peut être utilisé à des fins touristiques, les cédraies attirant les promeneurs.

Le succès de l'espèce tient au climat plutôt sec et chaud du Sud-Est de la France, qui correspond à ses exigences écologiques {2 ; 3}. Toutefois, le Cèdre ne se développe pas parfaitement sur toutes les stations où il est planté, indépendamment de la sylviculture. Il peut être intéressant pour les forestiers, les paysagistes ou les sélectionneurs de déterminer le rôle joué par la fertilité de la station sur l'architecture du Cèdre, afin de prévoir la qualité du bois ou l'esthétique de l'arbre ; en effet, les conditions environnementales peuvent jouer sur l'architecture des arbres {4 ; 5}. Pour cela, après avoir présenté l'architecture du Cèdre et les sites d'études, il sera possible d'utiliser la méthode de modélisation développée par De Reffye {6} pour mettre en évidence et quantifier les modifications architecturales induites par la fertilité de chaque station.

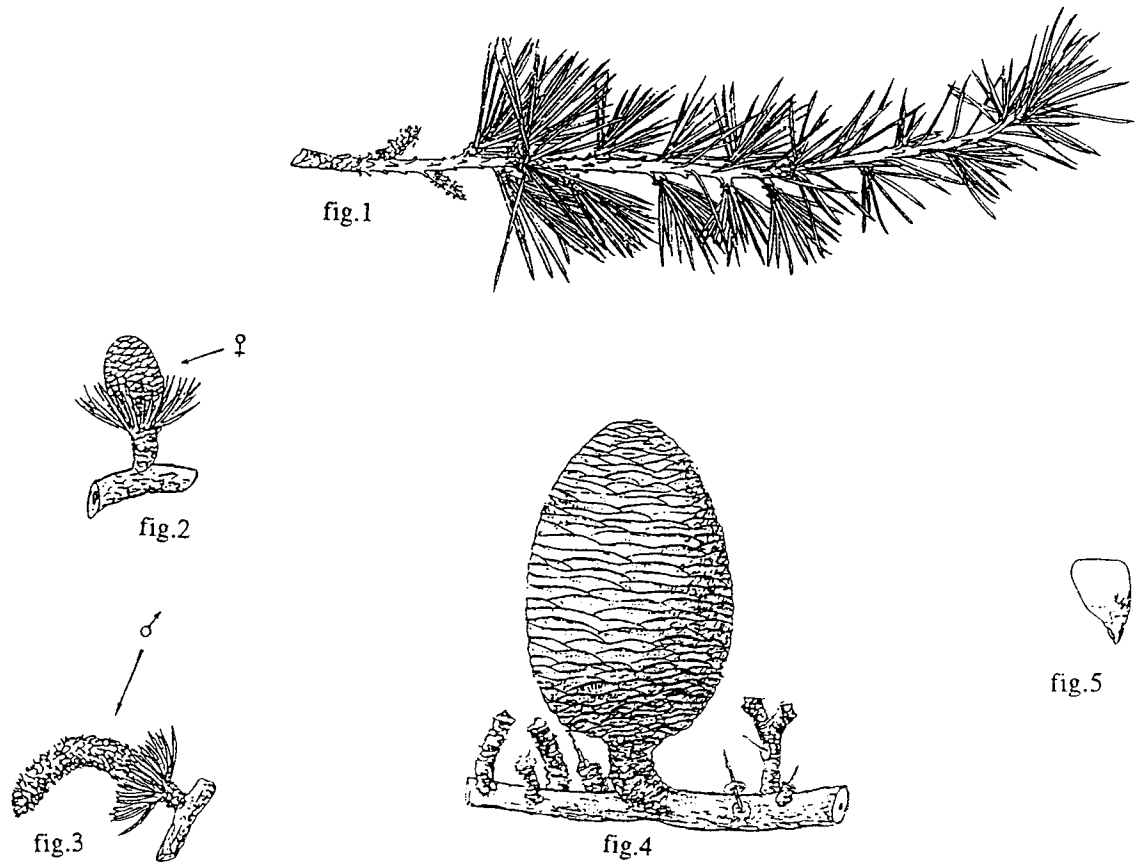


Planche 1 : Caractères botaniques du Cèdre de l'Atlas.
 Fig.1 : axe végétatif feuillé. Fig.2 : inflorescence femelle. Fig.3 : inflorescence mâle. Fig.4 : cône pollinisé. Fig.5 : graine.
 D'après Toth {1}. dessins P. Girardet.

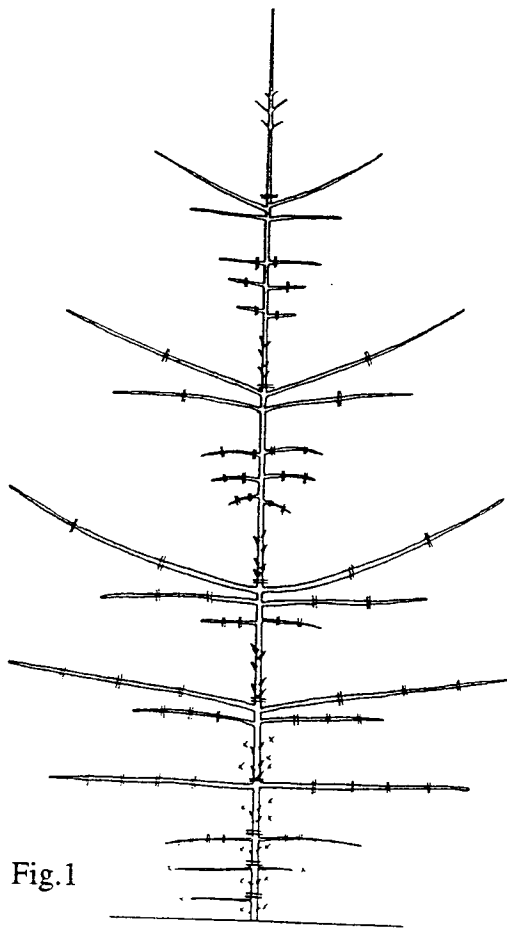


Fig. 1

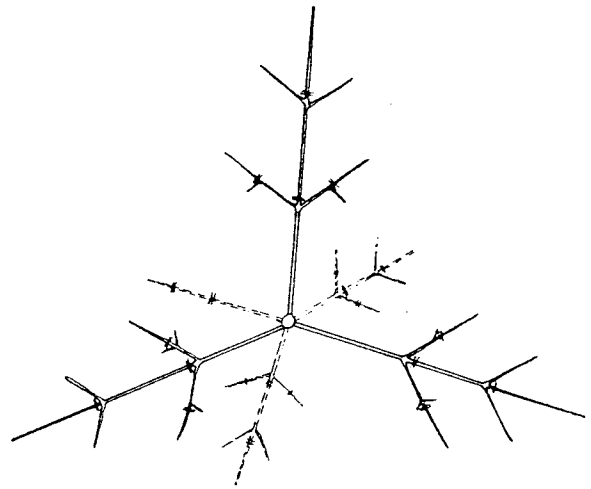


Fig. 2

Tableau 1

Tronc	Branche	Rameau long	Ramille	Rameau court
croissance indéfinie	croissance indéfinie	croissance définie à long terme	croissance définie à moyen terme	croissance définie à moyen terme
croissance rythmique	croissance rythmique	croissance rythmique	croissance rythmique	croissance rythmique
direction de croissance verticale	direction de croissance oblique ou horizontale	direction de croissance horizontale	sans direction de croissance précise	sans direction de croissance précise
ramification rythmique	ramification rythmique	ramification rythmique	ramification rythmique	
porte des pseudo-verticilles de 2 à 4 branches, des rameaux longs et des rameaux courts	porte des pseudo-verticilles de 2 à 3 rameaux longs, des ramilles et des rameaux courts	porte des pseudo-verticilles de 1 à 2 ramilles et des rameaux courts	ne porte que des rameaux courts	peut porter 1 rameau court
rameaux longs sylleptiques et rameaux courts sylleptiques fréquents	rameaux longs sylleptiques peu fréquents et rameau courts sylleptiques fréquents	rameau court sylleptique rare	pas de rameau sylleptique	pas de rameau sylleptique
phyllotaxie alterne spiralée	phyllotaxie alterne spiralée	phyllotaxie alterne spiralée	phyllotaxie alterne spiralée	phyllotaxie alterne spiralée

Planche 2 : L'unité architecturale du Cèdre (d'après Sabatier et Barthélémy {15}).
 Fig. 1 : schéma architectural de *Cedrus atlantica* (vue en élévation). Fig. 2 : Pseudo-verticille de branches positionnés au sommet d'une pousse annuelle du tronc (vue par dessus). Tableau 1: caractéristiques des différentes catégories d'axes composant l'unité architecturale.

I. Matériel et Méthode.

I.1. Le Cèdre

I.1.1. Caractères botaniques.

Le Cèdre de l'Atlas étant un des arbres les plus utilisés en reboisement dans le Midi, il n'est pas rare de le rencontrer en forêt, dans les parcs ou dans les jardins. Les caractères botaniques permettant de l'identifier sont les suivants (**planche 1**) {7} :

- Les feuilles sont des aiguilles aiguës, de couleur verte à glauque, disposées selon une phyllotaxie spiralée, sur trois à six spires phyllotaxiques. Leur durée de vie est d'environ trois ans.

- L'écorce est de couleur gris clair ou foncé ; elle est lisse chez le jeune arbre, puis se crevasse sous l'action de la croissance radiale.

- Les inflorescences mâles sont des cônes ovoïdes d'environ 2 cm de long à maturité, dressés, d'abord jaunâtres puis bruns clairs. Les inflorescences femelles constituent un cônelet bleuâtre ou pourpré mesurant 1 cm de long à maturité. La floraison a lieu en automne. Les cônes femelles sont mûrs deux ans après la fécondation ; ils mesurent alors 8 à 10 cm de long, et ont une couleur marron clair ou foncé. En octobre, ces cônes se désarticulent sous l'action du vent et de la pluie, libérant des graines triangulaires, rousses, de 10 à 15 mm de long. Leur dissémination se fait sur une courte distance, grâce au vent, aux eaux de ruissellement et aux animaux.

Tous ces éléments ne sont pas forcément utilisés pour reconnaître un Cèdre : l'arbre, vu de loin, s'identifie sans que l'on aperçoive ses aiguilles ou ses fleurs. L'identification est alors possible grâce à l'architecture de l'arbre.

I.1.2. Architecture.

A un niveau général, le modèle architectural, défini par une combinaison particulière de quelques caractères morphologiques simples et communs à toutes les plantes {8 ; 9 ; 10 ; 11}, suffit à expliquer la stratégie de croissance d'une espèce. Bien que sa flèche courbée évoque un modèle de Troll, le Cèdre possède un tronc monopodial orthotrope à croissance et ramification rythmique, portant des étages de branches plagiotropes, ce qui le rapproche d'un modèle de Massart.

Toutefois, la notion de modèle architectural est très souple : le modèle de Massart est commun à des centaines d'espèces végétales, aussi différentes que l'If ou certains Araucarias {12}. Le modèle est donc insuffisant pour décrire l'architecture spécifique du Cèdre de l'Atlas. Ceci n'est réalisable que par la détermination de l'unité architecturale {11 ; 12 ; 13 ; 14}. Pour la déterminer, on a recours à l'analyse architecturale {14} en tenant compte d'un nombre illimité de caractères morphologiques.

Sabatier et Barthélémy {15} ont montré que l'unité architecturale du Cèdre de l'Atlas (**planche 2**), se compose de cinq catégories d'axes :

- le tronc
- la branche
- le rameau long
- la ramille
- le rameau court

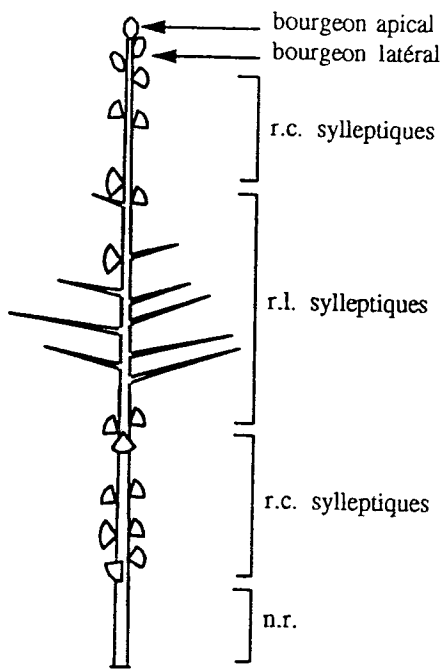


Fig.4 : structure de l'unité de croissance de l'année.
 r.c.: rameau court ; r.l.: rameau long ; n.r.: zone non ramifiée.

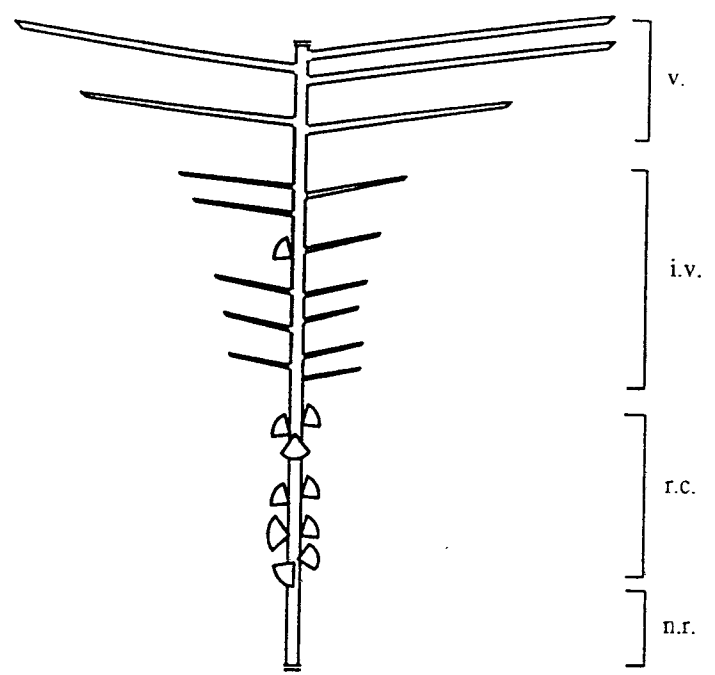


Fig.5 : structure d'une unité de croissance d'un an.
 n.r.: zone non ramifiée ; r.c.: rameau court ; i.v.: ramifications interverticillaires ; v: ramifications verticillaires.

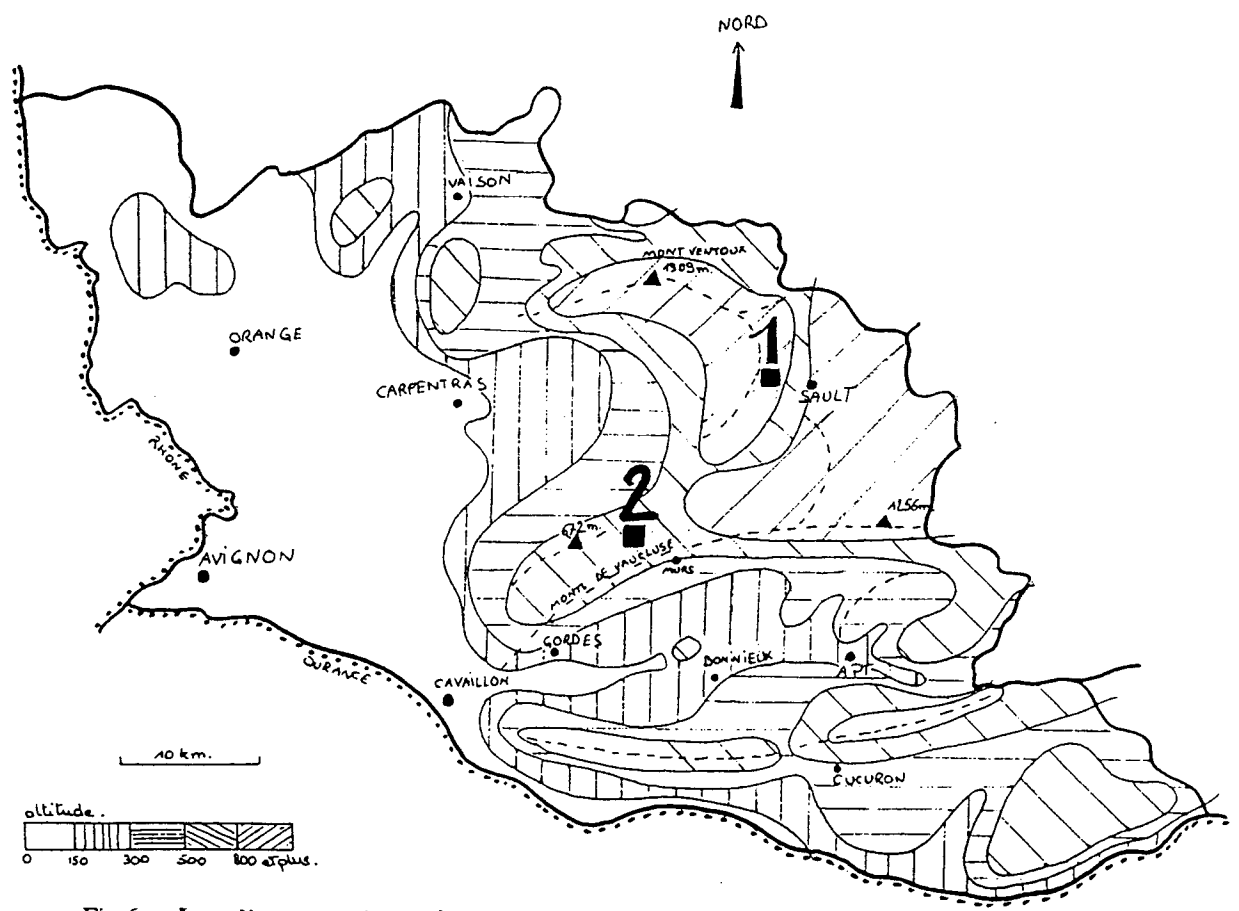


Fig.6 : Localisation géographique des stations dans le département du Vaucluse.
 ● : principales villes
 ■ : placettes étudiées : -1- : Sault
 -2- : Saint-Lambert

Les caractères définissant chaque type d'axe sont regroupés dans le **tableau 1** de la **planche 2**.

Une observation plus fine de l'arbre nous permet de préciser la structure de l'unité de croissance (U.C.), c'est-à-dire de la pousse annuelle pour les individus monocycliques, ce qui est le plus souvent le cas du Cèdre de l'Atlas.

L'U.C. de l'année (schématisée sur la **fig.4**) est composée de sa partie proximale à sa partie distale d'une zone non ramifiée et d'une zone à ramification rythmique sylleptique¹. Celle-ci porte des rameaux courts, puis des rameaux longs (portant éventuellement eux-mêmes des rameaux courts), puis des rameaux courts dont le nombre de feuilles est croissant, et enfin, juste sous le bourgeon apical, un ou deux bourgeons latéraux latents.

Sur l'U.C. âgée de plus d'un an (schématisée sur la **fig.5**) on trouve à partir du sommet de l'U.C. :

- une zone de ramification rythmique, regroupant sur la partie distale un ou deux pseudovercilles de branches longues, de gros diamètre, situées juste sous l'arrêt de croissance. Ce sont les branches telles que les décrivent Sabatier et Barthélémy {15}. La partie médiane de cette zone porte un nombre variable de branches interverticillaires, plus courtes et plus frêles que les branches pseudovercillaires. Ce sont les rameaux longs ou les ramilles définis par Sabatier et Barthélémy. Au milieu de ces interverticillaires on peut trouver des rameaux courts ou des rameaux courts ramifiés. La base de la zone de ramification rythmique ne porte que des rameaux courts ou des rameaux courts ramifiés.

- une zone non ramifiée à la partie proximale de l'U.C.

Les limites d'une U.C. peuvent être déterminées de façon précise grâce aux cataphylles qui protègent le méristème apical pendant la phase d'arrêt de croissance. Une fois tombées, ces cataphylles laissent une cicatrice formant une ligne caractéristique, visible pendant une vingtaine d'années.

L'année de mise en place d'une U.C. donnée peut ainsi être identifiée en comptant à rebours à partir du sommet de l'arbre.

L'analyse architecturale a permis de déterminer les caractères morphologiques spécifiques des Cèdres de l'Atlas, et notamment la structure des U.C. Il est alors possible de comparer ces caractères pour différentes conditions de milieu, grâce à l'étude d'arbres poussant sur deux stations de fertilité différente.

I.2. Sites d'étude.

I.2.1. Caractéristiques générales des deux stations étudiées : Sault et Saint-Lambert.

La station de Sault est localisée à une altitude de 1100 m sur le versant Sud du Mont Ventoux, dans l'étage bioclimatique du Chêne pubescent (**fig.6**). La moyenne des

¹ Nous adopterons ici la notion de ramification sylleptique au sens de Hallé, Oldeman et Tomlinson {10}.

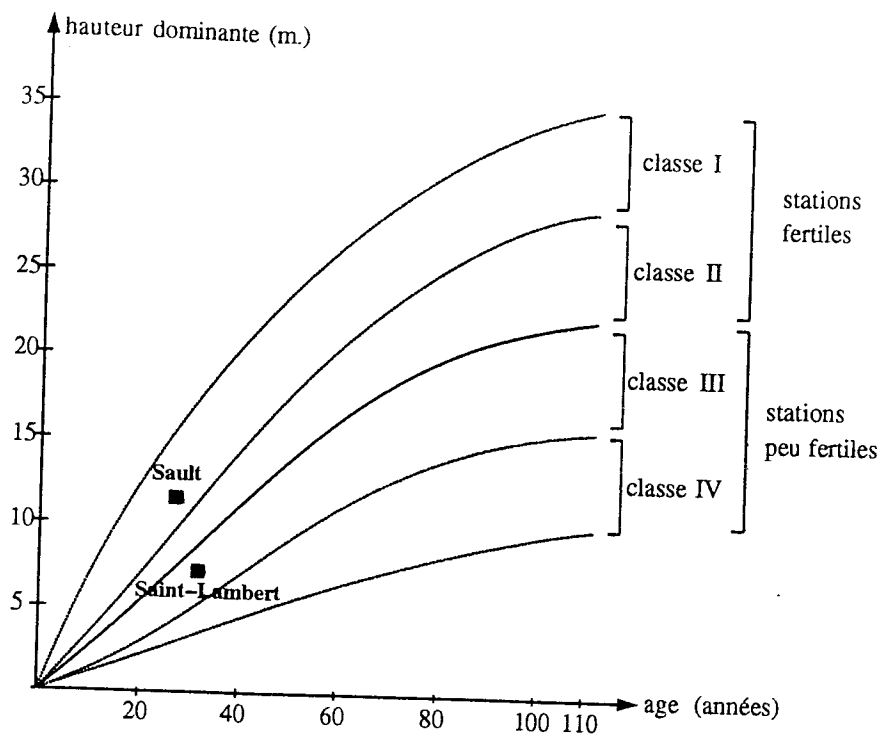


Fig.7 : graphique de répartition des placettes selon leur classe de fertilité (d'après Albouy {13}).

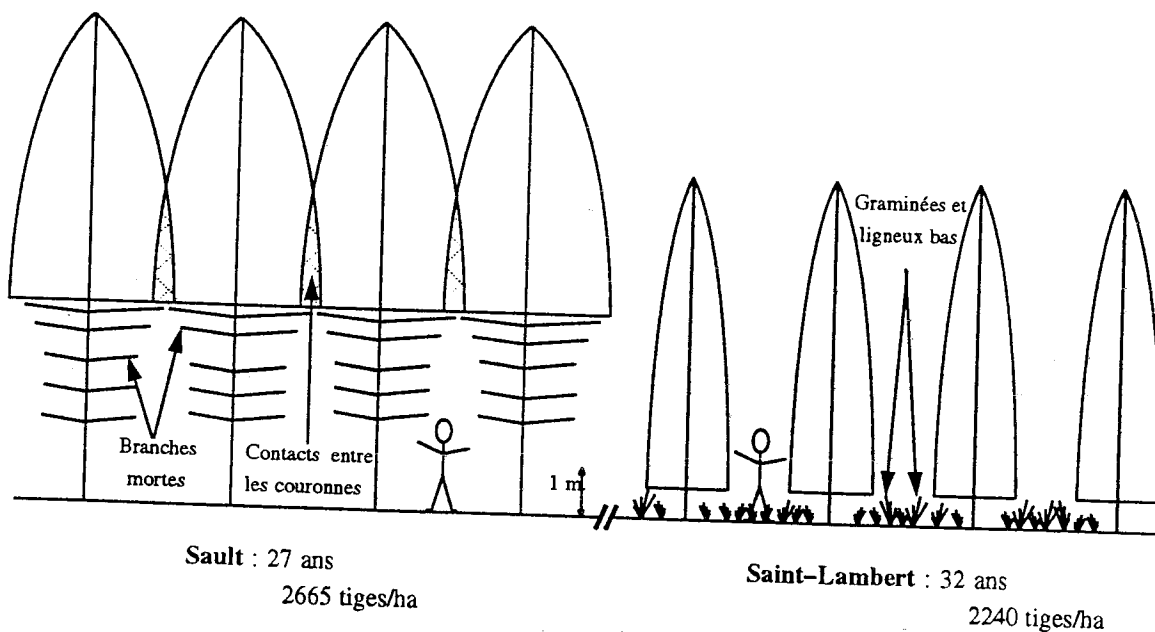


Fig.8 : aspect des peuplements de Cèdre de l'Atlas étudiés.

Peuplement	Age (en 1992)	Nombre de tiges par hectare	Surface terrière (m ² /ha)	Hauteur dominante (m.)	Circonférence à 1,30 m. de l'arbre moyen (cm.)	Hauteur de l'arbre moyen (m.)
Sault	27	2665	38	10	42	9
Saint-Lambert	32	2240	9	6	22	5

Tableau 1 : tableau de présentation des peuplements (d'après Albouy {13}).

précipitations annuelles est d'environ 1000 mm. Les arbres sont protégés du vent dominant (mistral) par la ligne de crêtes et par l'exposition plein Sud. Le substrat est un Calcaire fissuré recouvert d'un sol épais, avec un horizon humifère important provenant de la décomposition des aiguilles.

La station de Saint-Lambert est située plus au Sud sur les contreforts du Ventoux, à une altitude de 600 m (**fig.6**). Les arbres ont été plantés à la limite de l'étage du Chêne vert et du Chêne pubescent. Le peuplement bénéficie là encore de la protection de crêtes et d'une exposition au Sud. La moyenne annuelle des précipitations oscille autour de 700 mm. Le sous-sol est un Calcaire fissuré, recouvert d'un sol très caillouteux, dont la texture est plus sableuse qu'à Sault ; de plus, il n'y a pas d'humus mais un épais tapis de graminées et ligneux bas (thym, genet scorpion...) dont les racines forment un réseau dense en surface du sol.

I.2.2. Caractérisation de la fertilité.

Toth {18} définit la fertilité d'une station en fonction de la relation âge-hauteur dominante et propose quatre classes de fertilité dans lesquelles nous pouvons positionner les stations concernées (**fig.7**). D'après les critères de Toth, la station de Sault, appartenant à la classe I, est très fertile par rapport à la station de Saint-Lambert correspondant à la classe III.

Cette différence de croissance n'est pas le fait de la sylviculture ; elle implique donc les caractéristiques propres à chaque station.

De plus, d'après Vallauri {19} la bonne croissance du Cèdre de l'Atlas en région méditerranéenne est conditionnée par le régime hydrique ; quand l'alimentation en eau n'est pas optimale, la profondeur de la nappe phréatique et surtout la texture du sol, plus ou moins filtrante, constituent des paramètres d'importance majeure {20}. Ainsi, à Saint-Lambert, les précipitations sont de faible importance et cette carence est accentuée par un effet de percolation rapide à cause du sol sableux et caillouteux.

Le mauvais développement des Cèdres à Saint-Lambert, mis en évidence grâce aux courbes de Toth, semble donc accentué par le régime hydrique et la texture du sol.

I.2.3. Caractérisation des peuplements.

Les arbres plantés sur ces placettes expérimentales sont des Cèdres de l'Atlas d'origine algérienne. Les peuplements présentent un âge et une sylviculture similaires : respectivement 27 et 32 ans pour une densité d'environ 2600 et 2200 tiges à l'hectare pour Sault et Saint-Lambert ; ce sont des peuplements "serrés" d'après Hubert {16}. Les peuplements n'ont subi ni éclaircie, ni élagage et il n'y a pas eu de fertilisation du sol.

Le développement des individus est différent d'une station à l'autre ; l'impression visuelle (**fig.8**) est confirmée par les caractéristiques dendrométriques des peuplements (**tableau 1**).

Il devient alors intéressant de vérifier si les différences dendrométriques existant entre les deux peuplements s'accompagnent de modifications architecturales individuelles. Pour cela, la modélisation de l'architecture sera un outil précieux car elle permet de mettre en évidence les variations architecturales et de les quantifier.

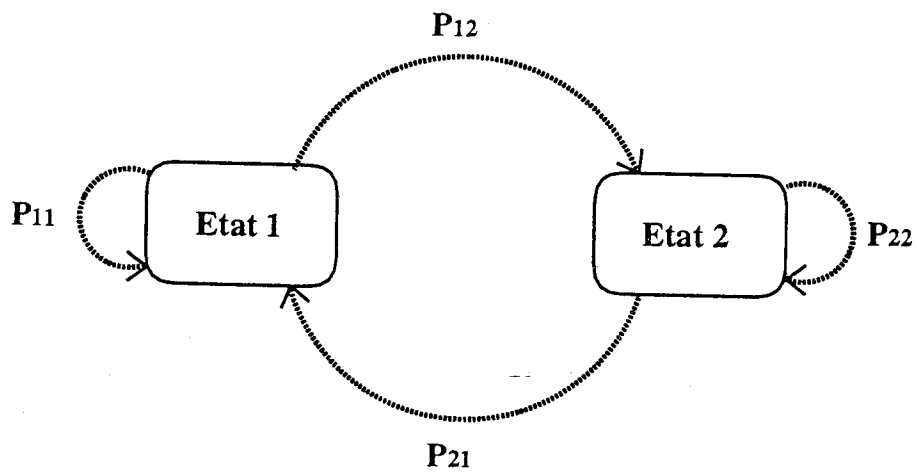


Fig.9 : schéma d'un automate à deux états représentant une chaîne de Markov.

I.3. La modélisation de l'architecture des plantes.

I.3.1. Cas général.

L'analyse architecturale a permis de déterminer de manière qualitative des catégories d'axe dont la morphologie et le fonctionnement sont homogènes, définissant ainsi l'architecture d'un Cèdre quel que soit son âge et le milieu dans lequel il se développe. Toutefois, aucun arbre n'est la copie conforme de son voisin.

Pour quantifier la variabilité architecturale d'une espèce, il est possible d'utiliser la méthode développée par De Reffye en 1979 {6 ; 21}. Celle-ci consiste, à partir de données recueillies sur le terrain, à traduire au mieux le fonctionnement des méristèmes, qui est à l'origine de la variabilité des caractères formant les diverses structures.

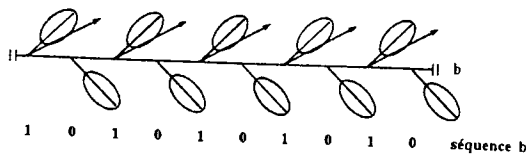
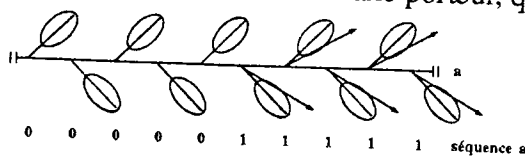
Cette approche a entraîné le développement d'outils d'analyse particuliers. Les modèles envisagés sont des modèles stochastiques, c'est-à-dire dynamiques et probabilistes. Ces modèles peuvent représenter les processus de croissance et de ramification d'un arbre {22}.

*Processus de croissance :

Le fonctionnement du méristème apical est traduit par le nombre d'entre-noeuds qu'il produit entre deux périodes de repos. Pour une population d'axes homogènes, le nombre d'entre-noeuds par pousse peut être utilisé pour bâtir un histogramme de fréquence. La distribution de ce nombre d'entre-noeuds par U.C. donne la loi du nombre d'événements. D'autre part, l'aspect dynamique du phénomène peut être déterminé en relevant, à intervalles de temps réguliers, le nombre de nouveaux entre-noeuds mis en place par une population d'U.C. homogènes. Ceci permet de raisonner sur le temps de mise en place d'un nouvel entre-noeud. La combinaison de ces lois permet de définir de manière très précise le processus de croissance adopté par la catégorie d'axes étudiée.

*Processus de ramification :

A chaque noeud peut se former un méristème axillaire qui se développe parfois pour donner un rameau. En suivant l'axe porteur noeud par noeud, on code la présence ("1") ou l'absence ("0") de productions axillaires. On obtient ainsi des séquences de chiffres organisées selon la ramification de l'axe porteur, qui vont constituer un fichier de données.



Dans l'exemple ci-dessus, on peut remarquer que chaque séquence comporte le même nombre de 0 et de 1, répartis différemment. Pour différencier les deux types de ramification, on doit considérer la longueur des séries¹ de "0" et de "1" et préciser si on est dans un régime stationnaire. Pour cela, on bâtit des histogrammes de fréquence, traduisant la distribution de

¹ le terme "série" définit une suite de réalisations d'un même événement. Par exemple, {1111} est une série de quatre "1". {00} est une série de "0" de longueur 2.

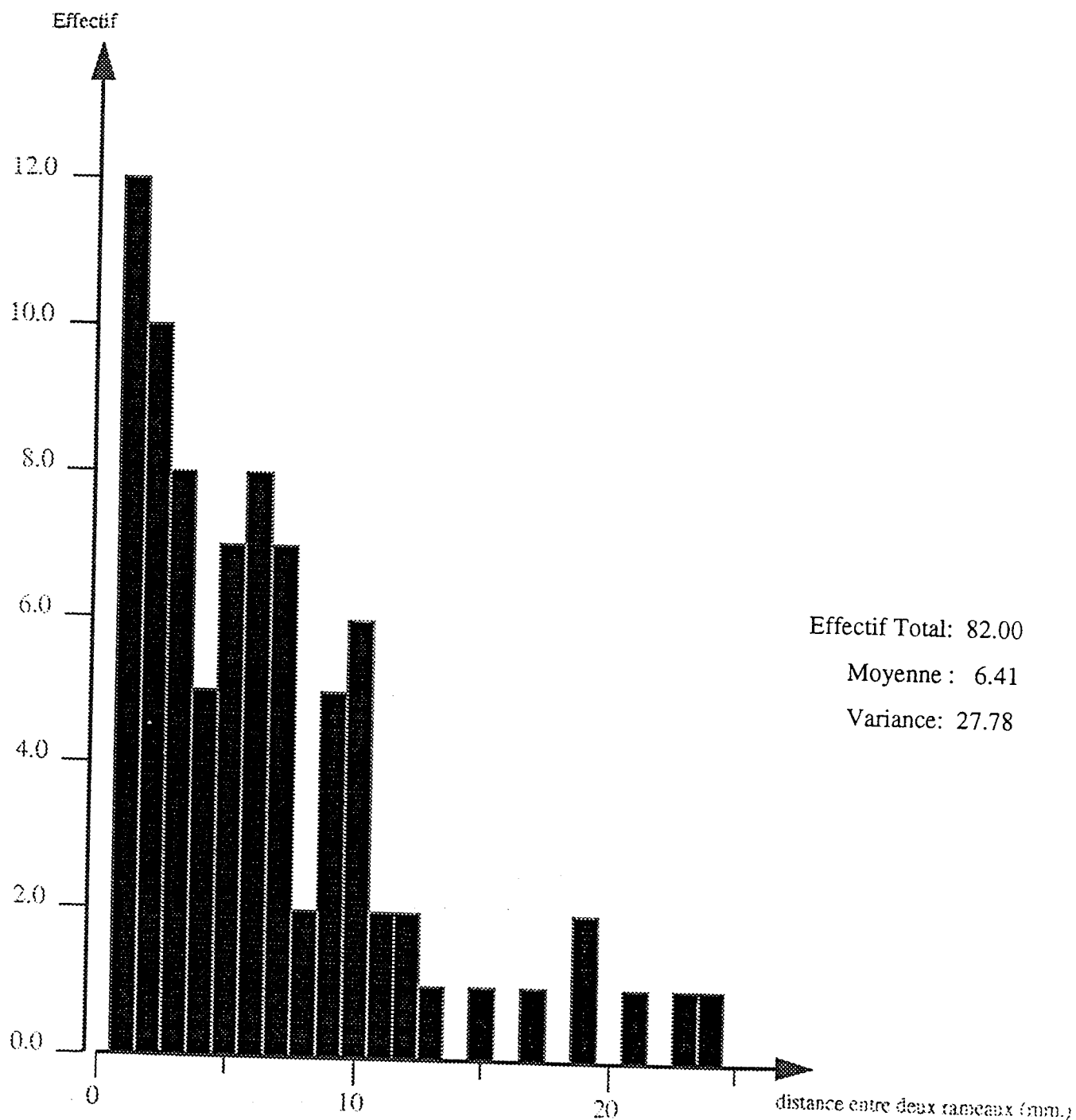


Fig.10 : distance entre les productions axillaires portées par dix U.C.92 des branches insérées sur l'U.C.84 du tronc.

la longueur des séries de noeuds ramifiés ou non ramifiés.

Dans le cas où la distribution de la longueur des séries est une loi géométrique, cela traduit le fait que l'état du processus au rang n ne dépend que de l'état du processus au rang $n-1$. Un tel processus, stochastique, à deux états et à "mémoire 1" est défini par une chaîne de Markov du premier ordre, à deux états (**fig.9**) {22 ; 23}.

L'état 1 correspond à l'état non ramifié (c'est-à-dire le 0 des séquences) et l'état 2 à l'état ramifié (c'est-à-dire le 1 des séquences).

P_{xy} est la probabilité de transition de l'état x vers l'état y et P_{xx} est la probabilité de rester dans l'état x .

Un chemin dans cet automate traduit le parcours d'un axe porteur noeud par noeud.

Une chaîne de Markov est dite homogène si les probabilités de transition sont constantes quel que soit le rang de l'entre-noeud sur l'axe porteur.

Pour résumer, si un processus stochastique à deux états possède une mémoire 1 (seul le rang $n-1$ conditionne le rang n) et que les probabilités de transition sont constantes, on peut traduire ce processus par une chaîne de Markov du 1er ordre homogène à deux états.

Ce type de processus est applicable à de nombreux cas étudiés (par exemple : {23 ; 24 ; 25}), et on peut se poser des questions sur ce que traduit (au niveau physiologique) la mémoire 1.

Enfin, on peut préciser quel est le nombre d'entre-noeuds nécessaires avant la mise en place d'un régime stationnaire ou d'un état absorbant {27}.

1.3.2. Cas particulier des résineux.

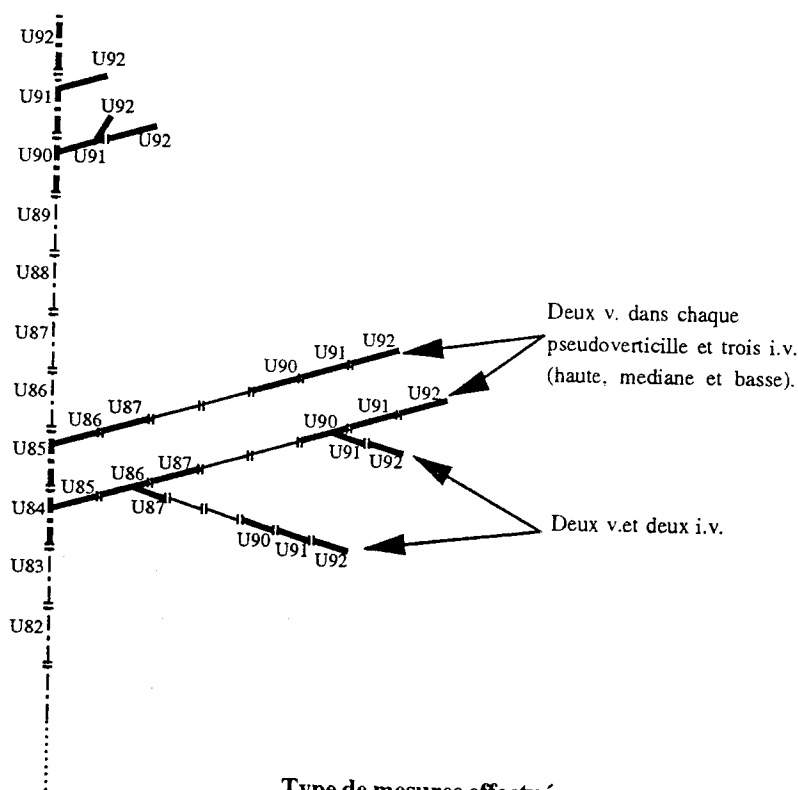
La méthode stochastique consistant à évaluer les probabilités liées au devenir de chaque méristème axillaire se complique dans le cas des conifères, car chaque pousse est composée d'un très grand nombre de noeuds, séparés par des entre-noeuds très courts ; afin d'éviter de fastidieuses séances de comptage d'aiguilles, les axes végétatifs sont mesurés par des longueurs, le plus finement possible.

Le fonctionnement d'une plante étant un processus discret, les chaînes de Markov doivent être utilisées avec des variables discrètes. On définit alors une longueur-unité de dimension supérieure à la précision de la mesure, qui va jouer le rôle d'un entre-noeud de feuillu et pourra donc être appelée "entre-noeud virtuel" (ENV). Cette longueur sera déterminée en fonction de la distribution des distances entre les productions axillaires.

Par exemple (**fig.10**), pour le Cèdre, pour un groupe d'U.C. homologues, comme les U.C. 92 des branches verticillaires portées par l'U.C.84 du tronc, l'histogramme de la distribution des distances entre rameaux présente un groupe de courtes distances, dont l'effectif est élevé, et un groupe de plus grandes distances, moins fréquentes.

Dans cet histogramme, le premier groupe, correspondant à des courtes distances, représente les distances séparant les productions axillaires à l'intérieur d'un groupe de rameaux, alors que le second groupe reflète les distances entre deux "paquets" de rameaux.

Dans cet exemple, le pas de discrétisation qui traduira le mieux la distribution des rameaux est un entre-noeud virtuel de 4 mm ; en effet, avec ce pas de discrétisation, deux rameaux séparés par moins de 4 mm (donc appartenant au même "paquet") seront considérés comme des productions axillaires initiées par deux noeuds successifs. Ainsi, les "paquets" de rameaux sont bien individualisés. Il faut choisir précisément l'ENV car s'il est trop grand, il



Type de mesures effectuées :

- Longueur, diamètre de l'U.C.
- - - - Longueur, diamètre de l'U.C., pourcentage de mortalité chez les différents types de productions axillaires (r.c., i.v., v...).
- Nature, position absolue et géométrique des ramifications.
- Longueur, diamètre de l'U.C., pourcentage de mortalité chez les différents types de productions axillaires (r.c., i.v., v...) + Nature, position absolue et géométrique des ramifications.

Fig. 11 : protocole des U.C. mesurées lors de l'étude de l'influence de la fertilité du milieu sur l'architecture du Cèdre de l'Atlas.

regroupe plusieurs paquets de rameaux, et s'il est trop petit, il disloque les groupes de rameaux.

Cette méthode d'analyse de la ramification est intéressante, grâce au gain de temps par rapport aux comptages d'aiguilles, et n'entraîne pas une trop grosse perte d'information {Mialet, résultats non publiés}.

Il ne faut toutefois pas perdre de vue que l'entre-noeud virtuel est un outil mathématique auquel il ne faut pas accorder de valeur biologique.

I.4. Protocole des mesures.

Les mesures effectuées doivent nous permettre d'estimer de façon simple les gradients morphogénétiques qui conditionnent l'architecture d'un Cèdre.

Les observations groupent des mesures conformes à la méthode décrite ci-dessus (longueurs des pousses annuelles, nature, position des rameaux...) et des mesures exploitables par une analyse dendrométrique (pourcentages de branches mortes, frottements...). Les longueurs d'U.C. ou les distances entre deux rameaux sont très précisément relevées, au millimètre près.

Pour ne pas avoir à mesurer l'intégralité d'un arbre, on a mesuré finement certaines U.C. seulement, choisies de manière à pouvoir quantifier l'influence des gradients morphogénétiques sur les processus de croissance et de ramification du tronc et des branches (fig.11).

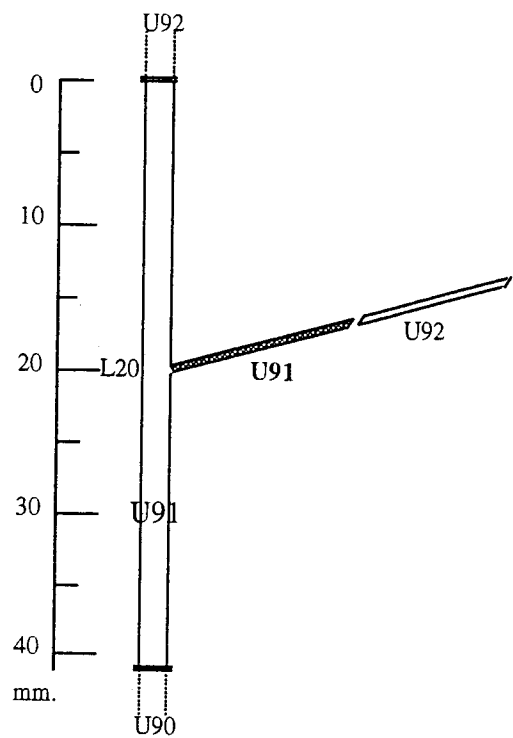
Pour chaque U.C. du tronc, on va relever l'année de formation, la longueur, le diamètre à la base, l'état de l'apex en fin de saison de végétation (vivant ou mort). De plus, on estimera le pourcentage de branches mortes parmi les pseudoverticillaires, les interverticillaires et les rameaux courts, de façon grossière, en regardant l'U.C. Ces mesures permettent de caractériser le houppier tout en définissant le processus de croissance du tronc.

Pour déterminer les processus de ramification du tronc et mettre en évidence l'acrotonie, on a mesuré plus finement certaines U.C., en notant la nature, la position absolue¹ et l'angle de branchaison (en degrés par rapport à une verticale) de toutes leurs productions axillaires. Les U.C. choisies sont les U.C. produites en 1992, 91, 90, 85 et 84. Les trois dernières années de végétation ont l'avantage de présenter des marqueurs morphologiques très nets, car ils ne sont pas encore perturbés par la croissance radiale. Les U.C. 85 et 84 ont été sélectionnées pour avoir une idée du fonctionnement des méristèmes quand l'arbre était plus jeune, tout en présentant des marqueurs morphologiques clairs ; deux années successives ont été choisies pour tenir compte d'un éventuel "effet-année"².

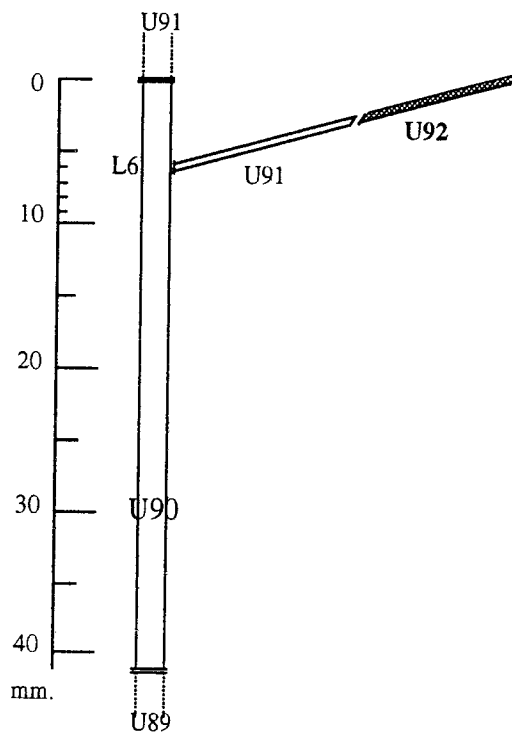
Afin de pouvoir modéliser les processus de croissance et de ramification des branches, il est nécessaire de mesurer des productions axillaires. Les marqueurs morphologiques étant

¹ La position absolue d'une production axillaire correspond à la distance séparant ce rameau du sommet de l'U.C., exprimée en mm.

² L'effet-année regroupe les variations de croissance induites par le climat de l'année de végétation, jamais strictement identique d'une année à l'autre en milieu naturel.



est désignée par le code : **U91L20U91**



est désignée par le code : **U90L6U92**

Fig.12 : exemples de codage de la topologie

très nets sur les trois dernières années de végétation, tous les axes portés par celles-ci ont été examinés ; on a donc noté la longueur, le diamètre de toutes les U.C. ainsi que la nature, la position absolue et géométrique de toutes les productions axillaires du tronc.

Afin de mettre en évidence l'acrotonie, on prélève quatre branches pseudoverticillaires (deux dans chaque pseudoverticille) et trois interverticillaires (haute, médiane et basse). Sur ces branches, on a mesuré la longueur et le diamètre de toutes les U.C. composant l'axe principal, afin de pouvoir analyser la dérive. De plus, la nature, la position absolue et géométrique¹ de chaque production axillaire des U.C. 92, 91, 90, 87, 86, et 85 composant cet axe principal ont été notées.

Enfin des axes d'ordre III (deux pseudoverticillaires et deux interverticillaires portés par U86 et U90 des branches pseudoverticillaires, elles-mêmes portées par U84 du tronc) ont été mesurés. Comme pour les branches, pour les U92, 91, 90 et 87 on a relevé la nature, la position absolue et géométrique des rameaux.

Pour dix individus de la station de Sault et huit individus provenant de Saint-Lambert tous les caractères énoncés ci-dessus ont été notés (toutes les données recueillies ne seront pas exploitées dans ce mémoire).

La saisie des données a été effectuée à l'aide d'un tableur, LOTUS 123, sous forme de fichiers permettant de replacer chaque rameau décrit au sein de l'arbre qui le porte. Les U.C. sont positionnées les unes par rapport aux autres par une convention de codage topologique mise au point à l'Unité de Modélisation des plantes du CIRAD {26}.

Par exemple (fig.12) :

"U91L20U91"

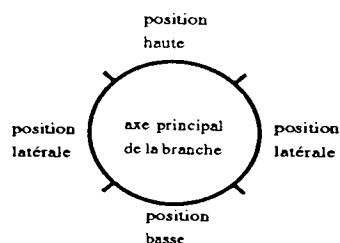
désigne l'U.C. produite en 1991 par une branche insérée à 20 mm. du sommet de l'U.C. 91 du tronc. La portion d'axe ainsi définie est un rameau sylleptique.

"U90L6U92"

représente l'U.C. de l'année 1992 d'une branche positionnée à 6 mm du sommet de l'U.C. du tronc émise en 1990.

Ainsi, pour chaque position les caractères cités auparavant ont été renseignés. Ces données peuvent alors être traitées par un logiciel d'analyse des données végétales, AMAPMOD, développé au laboratoire par Yann Guédon et Frédéric Blaise.

¹ La position géométrique exprime la position d'une production axillaire par rapport à l'axe principal de la branche.



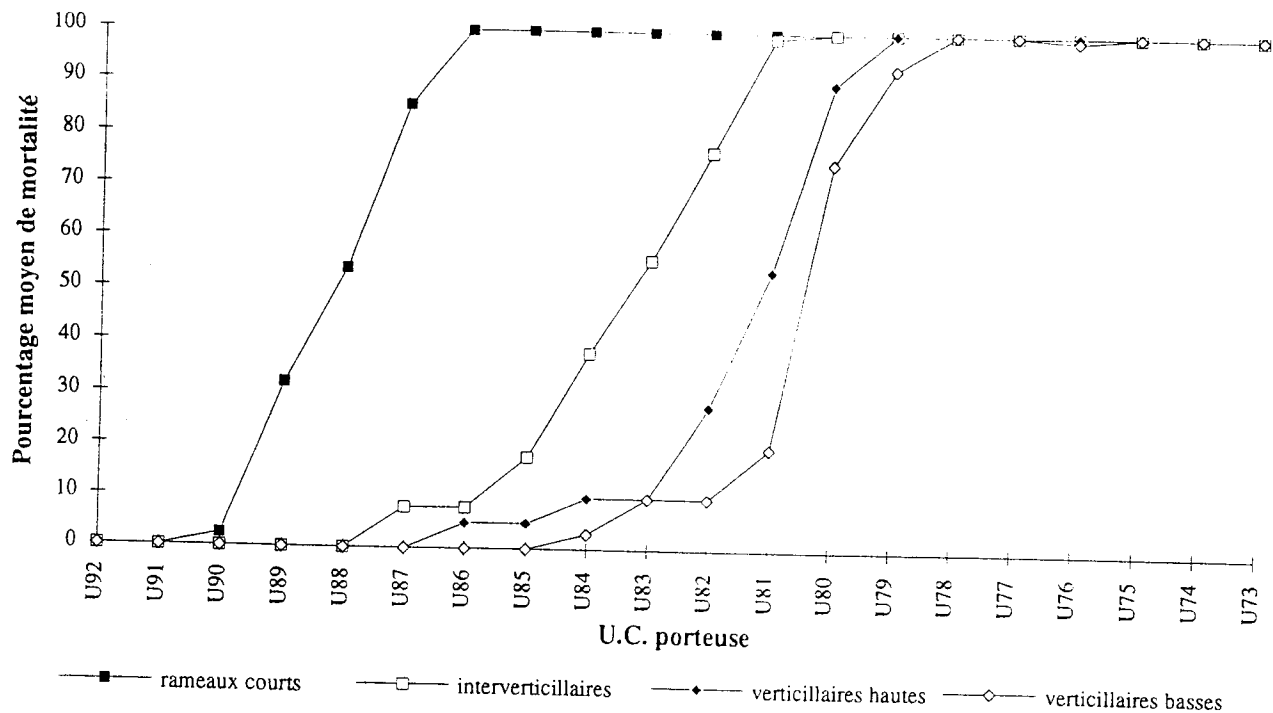


Fig.13 : pourcentage de mortalité des différents types de productions axillaires du tronc suivant leur position dans l'arbre (pour dix individus plantés à Sault).

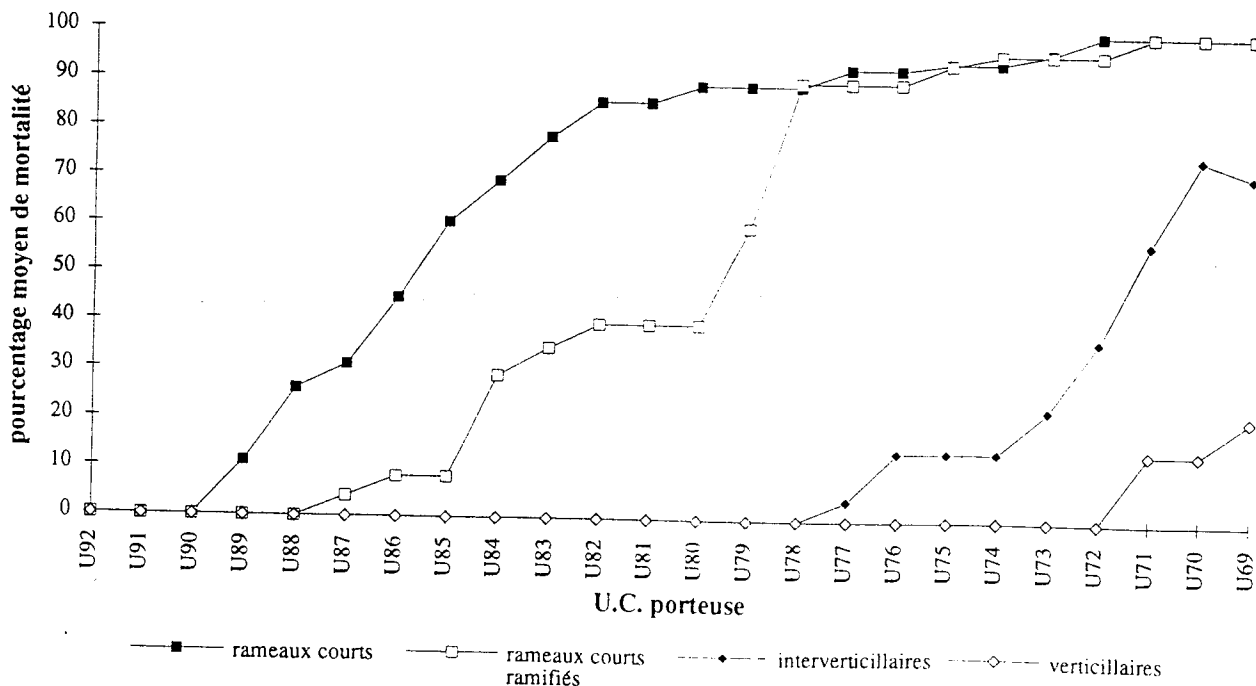


Fig.14 : pourcentage de mortalité des différents types de productions axillaires du tronc suivant leur position dans l'arbre (pour huit individus plantés à Saint-Lambert).

II. Résultats.

Le traitement des données recueillies sur chaque station, dans le but de mettre en évidence et de quantifier le rôle de la fertilité stationnelle, a donné des résultats généraux concernant l'allure des peuplements, et des résultats plus précis sur les processus de croissance et de ramification du tronc et des branches.

II.1. Observations générales.

D'une manière qualitative, les peuplements peuvent être différenciés par la nature des feuilles : à Sault, les aiguilles sont plus longues, plus souples et leur couleur est bleue-verte, alors qu'à Saint-Lambert elles sont courtes, plus rigides et leur couleur tire sur le jaune.

De la même façon, l'apparence de l'écorce est différente : elle est moins crevassée à Saint-Lambert. Ce phénomène doit être lié à la croissance radiale, deux fois plus importante à Sault qu'à Saint-Lambert (**tableau 1**).

II.2. Mesures dendrométriques.

Les mesures regroupent principalement des observations concernant la fermeture du couvert et ses conséquences sur la mortalité des productions axillaires et sur les contacts entre les houppiers.

Pour chaque station, on a différencié des natures de productions axillaires :

- Des pseudoverticillaires hautes et basses étaient discernables à Sault car il existait quelquefois deux pseudoverticilles. A Saint-Lambert, il n'y avait qu'un pseudoverticille, donc il n'y a pas de différenciation.

- Les rameaux courts ramifiés ont pu être séparés des rameaux courts à Saint-Lambert car leur fonctionnement différait de celui des rameaux courts ; à Sault, rameaux courts et rameaux courts ramifiés fonctionnent identiquement, on ne les a donc pas séparés.

- Les interverticillaires et les rameaux courts sont des natures communes aux deux stations.

Le pourcentage moyen de mortalité de chaque nature de productions axillaires a été calculé pour chaque année de végétation (**fig.13 et 14**).

La première observation que l'on peut extraire de ces courbes concerne la durée de vie de chaque nature de productions axillaires : en effet, quelle que soit la station, les rameaux courts vivent moins longtemps que les interverticillaires, qui vivent elles-mêmes moins longtemps que les pseudoverticillaires

De plus, toutes les branches portées par l'U.C. 78 du tronc des arbres de Sault sont mortes, quelle que soit leur nature, alors qu'à Saint-Lambert la mortalité des axes est plus progressive: en 1978, toutes les branches pseudoverticillaires sont encore vivantes. Ce phénomène est un résultat possible de la fermeture du couvert.

En effet, la fermeture du couvert est très différente entre les deux peuplements : à Sault, les houppiers se touchent, et il est possible de se promener sous les couronnes car les branches situées en dessous de la zone de contact sont mortes. A Saint-Lambert, on passe

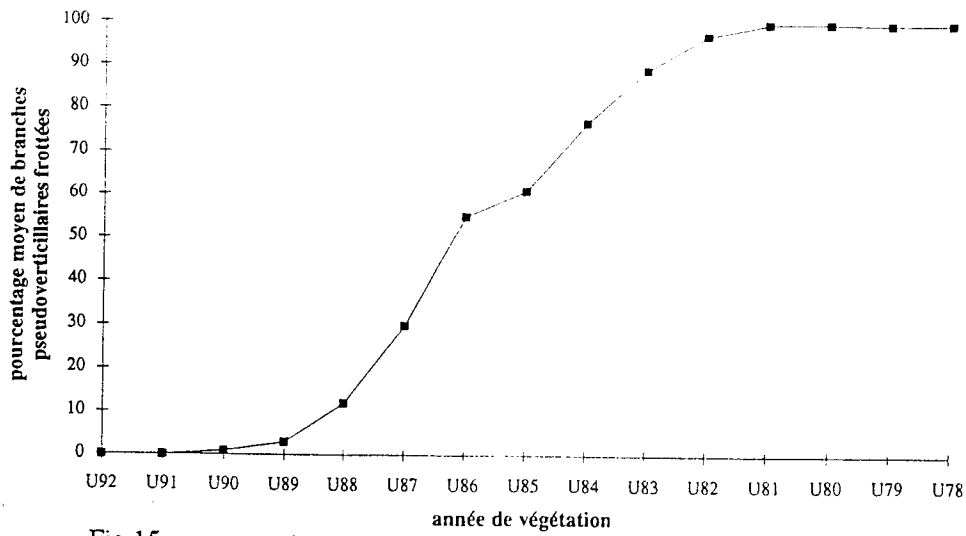


Fig.15 : pourcentage moyen de branches pseudoverticillaires frottées (pour dix individus plantés à Sault).

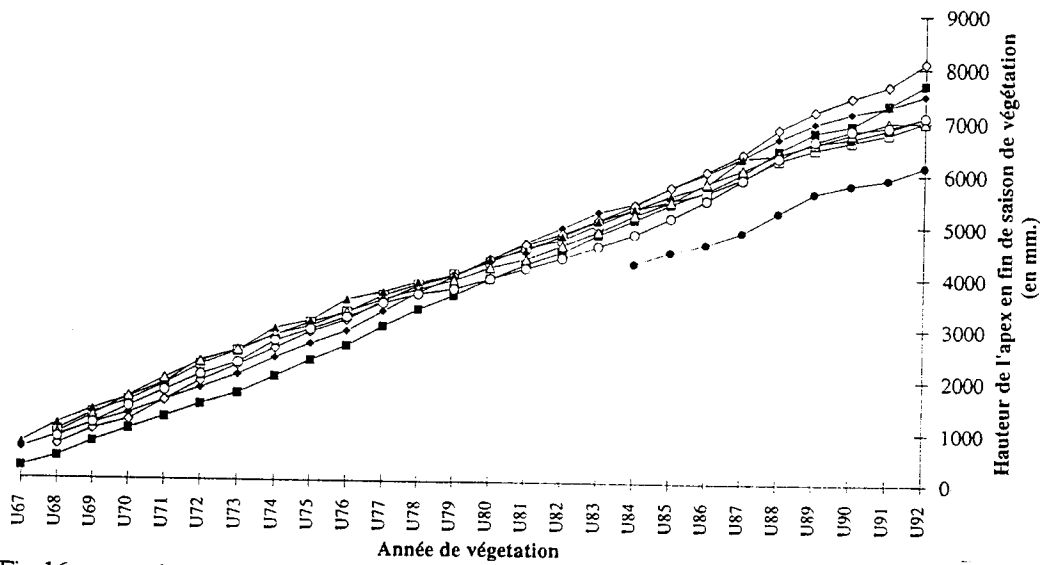


Fig.16 : accroissement annuel en hauteur des troncs (pour huit individus plantés à Saint-Lambert).

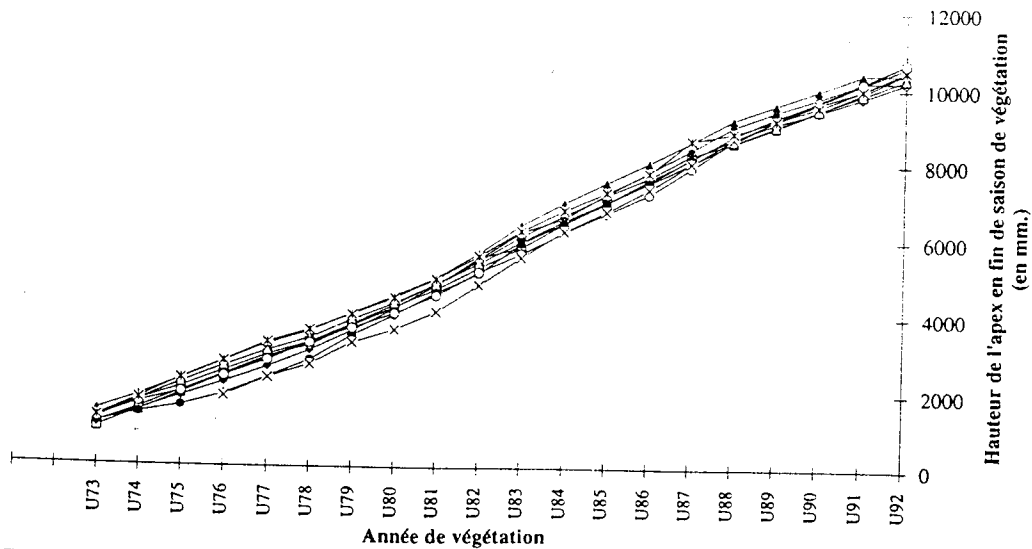


Fig.17 : accroissement annuel en hauteur des troncs (pour dix individus plantés à Sault).

facilement entre les arbres car l'extension des houppiers n'est pas suffisante pour qu'ils entrent en contact. Les peuplements peuvent être schématisés comme sur la **fig.7** (Il faut rappeler que les densités de plantation sont très proches).

Une approche quantitative de la fermeture du couvert nous amène alors à considérer les frottements des branches (**fig.15**). Nuls sur la station de Saint-Lambert, ils prennent beaucoup d'importance à Sault. Sur cette station, les branches pseudoverticillaires portées par l'U.C.90 du tronc présentent les premiers frottis. L'interpénétration des couronnes démarre au niveau des branches pseudoverticillaires portées par l'U.C.88 des troncs. Toutes les branches pseudoverticillaires portées par l'U.C. 81 des dix troncs mesurés sont frottées.

Ainsi, à Sault, le développement important des houppiers entraîne des contacts entre les branches appartenant à plusieurs individus. Ces contacts induisent des frottements, des cassures et une compétition vis-à-vis de la lumière. Les U.C. frottées sont courtes, ne portent pas d'aiguilles et ne sont pas ramifiées. Ces conséquences du développement important des houppiers sont similaires à celles provoquées par une densité de plantation très élevée, où les couronnes sont rapidement en contact parce qu'elles sont peu éloignées.

En résumé, l'analyse des houppiers a montré qu'à Sault, l'extension des branches est si importante que le couvert s'est refermé ; des contacts ont lieu entre les branches appartenant à des arbres différents, ce qui induit un mauvais développement des U.C. frottées. De plus, suite à une extinction rapide de la lumière à partir de la zone de contact entre les couronnes, les branches meurent rapidement.

A Saint-Lambert, les branches ne se sont pas assez allongées pour entrer en contact ; la mortalité des branches est donc plus progressive et la durée de vie de chaque nature de production axillaire est plus longue qu'à Sault.

II.3. Résultats de la modélisation.

L'approche dendrométrique, classique, nous a apporté des renseignements d'ordre général sur les peuplements et sur ce qui les différencie. La modélisation des processus de croissance et de ramification doit fournir des informations quantitatives plus précises et complémentaires sur l'influence des conditions environnementales.

II.3.1. Troncs.

Pour chaque individu de chaque peuplement, on représente la courbe de la hauteur par rapport au sol du bourgeon apical, en fonction de l'année de production de la pousse. Les courbes résultantes sont reportées sur les **fig.16** et **17**. L'analyse de ces courbes doit tenir compte du fait que les peuplements n'ont pas le même âge ; ainsi, lors de l'année de végétation de 1970, les individus de Sault étaient âgés de 5 ans alors que ceux de Saint-Lambert étaient déjà âgés de 10 ans.

Dans l'ensemble, pour un âge donné, la pente des courbes est supérieure à Sault par rapport à Saint-Lambert, ce qui permet de quantifier de manière grossière la différence de croissance existant entre les deux peuplements. Ces graphiques mettent de plus en évidence une phase linéaire de croissance. Les U.C. qui ont été étudiées appartiennent toutes à cette phase, ce qui nous permet de faire une analyse sur du matériel homogène.

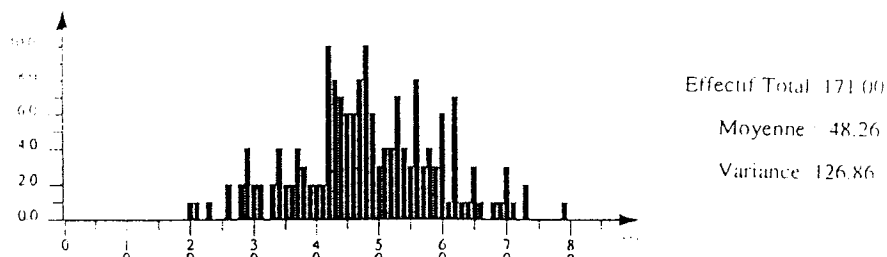


Fig. 18 : répartition de la longueur des U.C. du tronc (toutes années de végétation confondues) pour dix individus de la station de Sault.

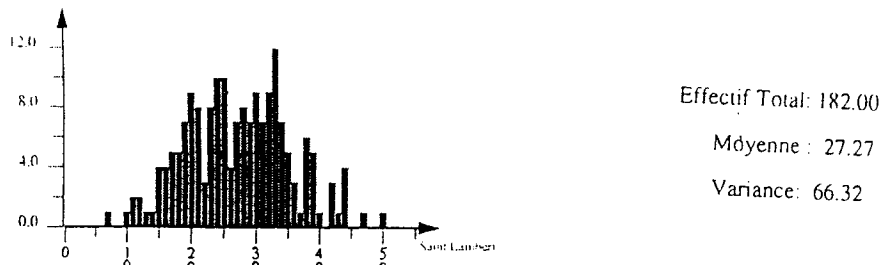


Fig.19 : répartition de la longueur des U.C. du tronc (toutes années de végétation confondues) pour huit individus de la station de Saint-Lambert.

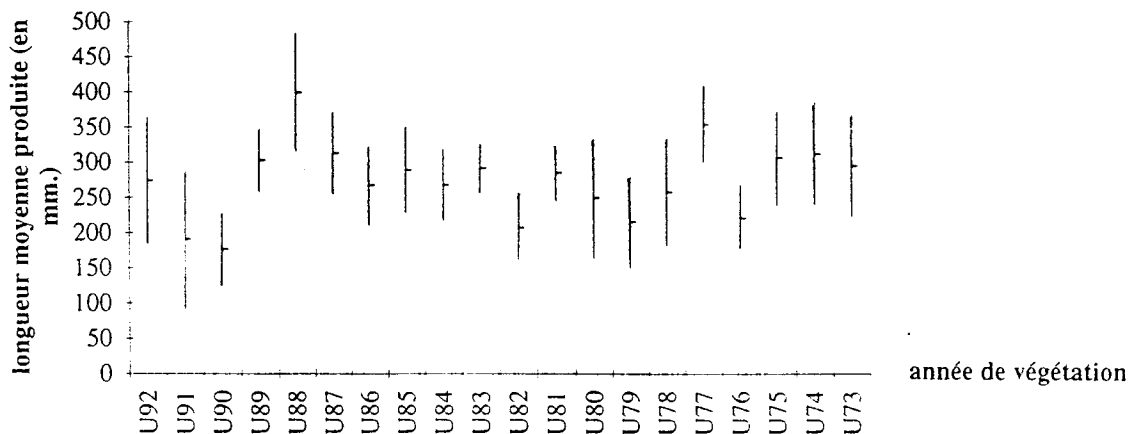


Fig.20a : accroissement annuel moyen (avec écart-type) des U.C. du tronc à Saint-Lambert.

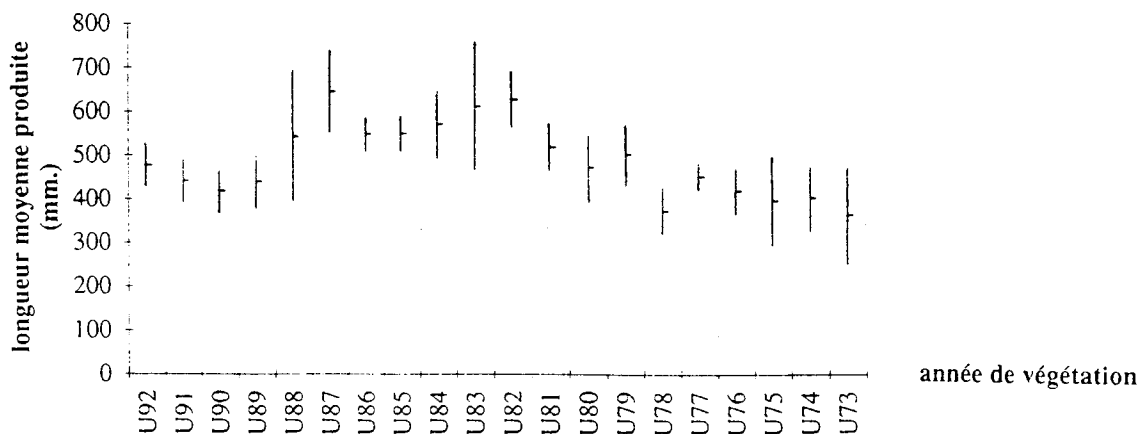


Fig.20b : accroissement annuel moyen (avec écart-type) des U.C. du tronc à Sault.

année de végétation	84 / 85		90 / 91		92	
	Sault	Saint-Lambert	Sault	Saint-Lambert	Sault	Saint-Lambert
longueur totale	118,65	58,57	92,62	45,57	103,25	108,50
longueur de la zone non ramifiée à la base de l'U.C.	6,70	4,93	5,53	5,43	6,62	6,00
longueur de la zone ramifiée	111,95	53,64	87,09	40,14	96,63	102,50

Tableau 2 : tableau récapitulatif de la longueur des séquences (les résultats sont exprimés en entre-noeuds virtuels).

II.3.1.1. Processus de croissance.

La répartition de la longueur de toutes les U.C. du tronc suit une loi binomiale dont la moyenne et la variance diffèrent selon la station (**fig.18** et **19**). La différence de longueur des U.C. d'une station par rapport à l'autre est déjà perceptible.

Si on considère l'accroissement annuel moyen, année après année, on constate que les arbres de Saint-Lambert ont un accroissement à peu près toujours inférieur à l'accroissement des arbres de Sault (**fig.20a** et **20b**).

Ces graphiques permettent de plus de constater que "l'effet-année", lié aux conditions climatiques annuelles, n'est pas très prononcé, car l'accroissement annuel des troncs est assez stable, quelle que soit la station.

II.3.1.2. Processus de ramification

L'étude des processus de ramification nous amène à considérer la distribution des méristèmes axillaires sur les U.C. du tronc, et la nature des productions axillaires qu'ils initient.

a. Choix de l'entre-noeud virtuel (ENV).

La distribution des distances entre les ramifications ne présente pas toujours deux populations bien distinctes. L'ENV choisi est celui qui permet de rendre globalement compte de la répartition des productions axillaires sur le tronc ; il est commun à toutes les U.C. du tronc, afin de pouvoir comparer les différentes U.C. entre elles. Il a dans notre cas une valeur de 5 mm.

b. Regroupements.

Afin d'avoir des effectifs plus importants, des regroupements d'U.C. ont été effectués. L'effet-année étant peu marqué, les longueurs et le fonctionnement des U.C. du tronc produites en 84-85 d'une part, et 90-91 d'autre part, sont similaires. Les U.C. sont alors considérées comme homogènes et peuvent de ce fait être regroupées. Le résultat de la modélisation va donc mettre en évidence le processus de ramification des U.C. produites en 84-85 dans un premier temps, puis 90-91 et enfin 92.

c. Résultats quantitatifs : répartition des branches.

- longueur des séquences (tableau 2).

La longueur des séquences exprime la longueur de chaque zone de fonctionnement homogène à l'intérieur de l'U.C. ; ainsi, à la base de chaque U.C., il existe une zone non ramifiée, suivie par la zone de ramification rythmique (**fig.12** et **13**). La longueur de la zone dépourvue de productions axillaires est assez constante, quelle que soit l'U.C. du tronc considérée, au sein d'une station et même d'une station à l'autre. La zone de ramification rythmique est donc responsable de la majeure partie de la variation de longueur.

année de végétation	84 / 85		90 / 91		92	
	Sault	Saint-Lambert	Sault	Saint-Lambert	Sault	Saint-Lambert
nombre moyen d'e.n.v. ramifiés	36,85	21,21	30,19	16,07	34,50	19,67
nombre d'e.n.v. non ramifiés	81,75	37,46	62,43	29,57	72,57	35,00

Tableau 3 : tableau récapitulatif du nombre de productions axillaires portées par la zone ramifiée.

année de végétation	84 / 85		90 / 91		92		
	Sault	Saint-Lambert	Sault	Saint-Lambert	Sault	Saint-Lambert	
Verticillaires	6,55	3,71	5,43	3,14	1,57	1,00	Bourgeons
% par rapport au nombre total de ramifications	17,77	17,49	17,99	19,54	4,55	5,08	% par rapport au nombre total de ramifications
Interverticillaires	18,90	6,07	15,55	5,00	18,86	9,33	Sylleptiques longs
% par rapport au nombre total de ramifications	51,29	28,62	51,51	31,11	54,67	47,43	% par rapport au nombre total de ramifications
Rameaux courts	11,45	11,43	9,19	7,86	14,86	9,33	Sylleptiques courts
% par rapport au nombre total de ramifications	31,07	53,89	30,44	48,91	43,07	47,43	% par rapport au nombre total de ramifications

Tableau 4 : tableau récapitulatif de la répartition des ramifications sur les différentes natures rencontrées.

Fig. 21 : probabilité de présence des différentes natures de productions axillaires en fonction du rang de l'entre-noeud virtuel pour une U.C. du tronc âgée de plus d'un an. L'U.C. est analysée de son extrémité apicale à son extrémité basale. Exemple des U.C. 84 et 85 des huit troncs de Saint-Lambert. -1- : n.r. -2- : v. -3- : i.v. -4- : r.c.

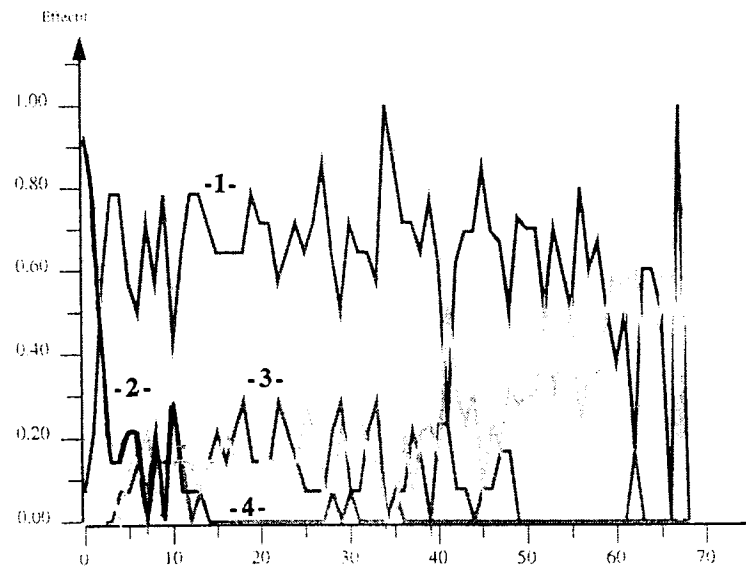
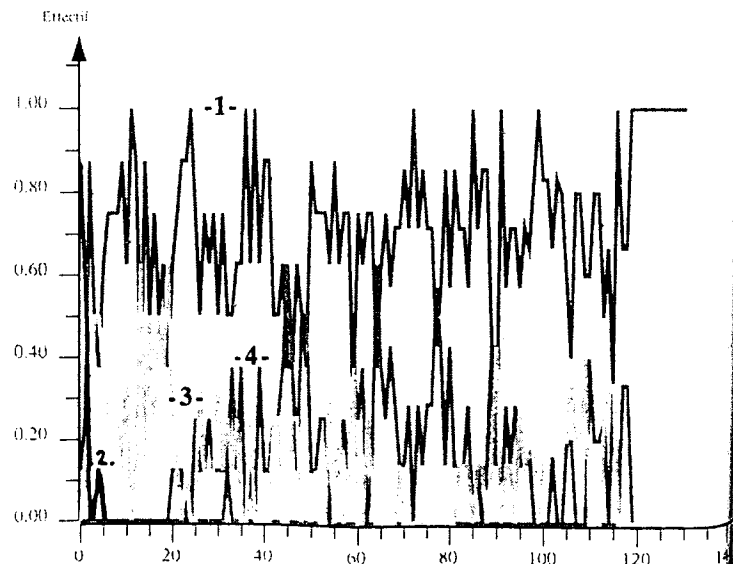


Fig. 22 : probabilité de présence des différentes natures de productions axillaires en fonction du rang de l'entre-noeud virtuel pour une U.C. du tronc âgée d'un an. L'U.C. est analysée de son extrémité apicale à son extrémité basale. Exemple des U.C. 92 des dix troncs de Sault. -1- : n.r. -2- : b. -3- : r.l. sylleptique. -4- : r.c. sylleptique.



- nombre d'occurrences.

Ce terme désigne le nombre de noeuds virtuels ramifiés (ou non ramifiés) portés par l'U.C. (**tableau 3**). Le nombre d'occurrences de l'état ramifié est dans le cas présent proportionnel à la longueur de la pousse : plus les U.C. sont longues, plus elles portent de branches. Bien que ce résultat soit indispensable, il est nécessaire de savoir comment ces branches sont agencées les unes par rapport aux autres.

- longueur des séries.

Une série est une suite de noeuds virtuels ramifiés ou une suite de noeuds virtuels non ramifiés. Les résultats obtenus (**annexe 1**) sont très constants. En effet, la longueur moyenne des séries d'ENV ramifiés oscille entre 1,38 et 1,45 noeuds, et la longueur des séries d'ENV non ramifiés se situe entre 2,56 et 3,06 noeuds, en suivant des courbes géométriques bien ajustées, avec un régime stationnaire atteint rapidement, quelle que soit la station. Ceci signifie que la distribution des rameaux est une chaîne de Markov homogène, de premier ordre, quelle que soit la pousse considérée. Ainsi, la distribution des branches est définie par une loi dont les paramètres sont quasiment identiques quelle que soit l'U.C. considérée et quelles que soient les conditions de milieu. Ce résultat permet de comprendre pourquoi le nombre de branches est corrélé à la longueur de la pousse.

d. Résultats qualitatifs: nature des productions axillaires.

Alors que la répartition des branches est préférentiellement analysée du bas de l'U.C. vers le haut de l'U.C., pour respecter l'ordre de mise en place des éléments, l'analyse de la nature des productions axillaires se fait plutôt à partir de l'extrémité apicale, pour respecter un gradient acrotone de développement s'exprimant à partir du haut de l'U.C.

* Sur les U.C. âgées de plus d'un an, les productions axillaires peuvent être différenciées en branches pseudoverticillaires, branches interverticillaires ou rameaux courts. Ces branches sont agencées sur la pousse avec des probabilités variant en fonction du rang de l'entre-noeud virtuel (**fig.21**) : les pseudoverticillaires ont une forte probabilité de se trouver au sommet de l'U.C. puis, en descendant le long de l'U.C. on trouvera plutôt des interverticillaires qui sont suivies par des rameaux courts (ces derniers ont toutefois une probabilité de présence au coeur de la "zone" d'interverticillaires qui n'est pas négligeable). Le pourcentage de chaque catégorie d'axes par rapport au nombre total de productions axillaires est reporté sur le **tableau 4**.

On constate alors que la différence de ramification entre des U.C. de taille variable va se produire au niveau des interverticillaires. Quand le nombre de branches diminue, la proportion de branches pseudoverticillaires se maintient, alors que la proportion d'interverticillaires diminue au profit des rameaux courts.

* Les U.C. de l'année sont aussi analysées en partant de l'extrémité distale de l'U.C. vers l'extrémité proximale, car le développement des rameaux sylleptiques est sous le contrôle du méristème apical. La répartition des productions axillaires en fonction de leur nature, telle qu'elle est représentée sur la **fig.12** peut être traduite par la probabilité de présence de chaque nature en fonction du rang de l'ENV (**fig.22**). Ainsi, la nature "bourgeon" n'apparaît que sur les ENV les plus apicaux. La nature "sylleptique long" apparaît mélangée à

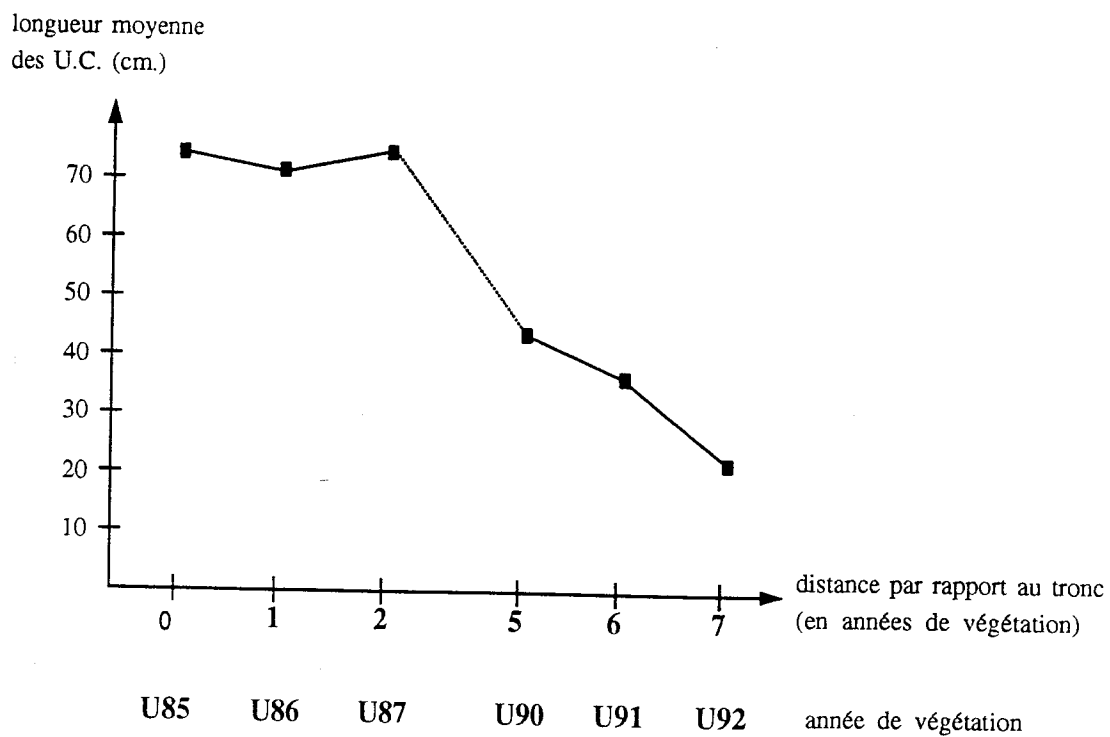


Fig.23 : Expression de la dérive : longueur moyenne des U.C. successives composant les branches en fonction de leur distance par rapport au tronc (exemple des U.C. composant les branches verticillaires portées par l'U.C. 84 du tronc pour dix individus de Sault).

des sylleptiques courts dans la zone médiane de l'U.C. La nature "rameau court sylleptique" apparaît un peu partout sur l'U.C., de façon exclusive à la base de l'U.C. et entre la zone de bourgeons et de sylleptiques longs.

Des U.C. très petites n'ont pas pu être modélisées (effectif trop faible), mais de manière qualitative, on peut affirmer que les sylleptiques longs disparaissent quand l'U.C. n'est pas assez vigoureuse. Seuls subsistent des rameaux courts sylleptiques et des bourgeons. On peut supposer que si l'U.C. est encore plus courte, elle ne portera que des bourgeons latents à cause de l'inhibition exercée par l'apex.

Pour résumer, quand les conditions sont mauvaises, la réaction des troncs est la suivante:

- la taille de l'U.C. diminue. La variation de taille se fait ressentir principalement sur la zone de ramification rythmique, la zone non ramifiée étant de taille assez constante.
- le nombre de productions axillaires diminue proportionnellement.
 - * la distribution de ces branches sur le tronc ne varie pas.
 - * la proportion de branches pseudoverticillaires reste constante.
 - * la proportion de branches interverticillaires diminue
 - * le nombre de rameaux courts varie peu, leur proportion augmente donc.
 - * sur les U.C. de l'année, la nature "sylleptique long" ne s'exprime plus.

II.3.2. Branches (axes d'ordre II).

Les branches analysées sont des branches pseudoverticillaires uniquement, à cause des effectifs trop faibles que présentent chaque catégorie d'interverticillaires.

II.3.2.1. Processus de croissance.

A l'intérieur de chaque station se manifeste un "effet de position", lié à la distance (en années de végétation) séparant l'U.C. de la branche du tronc. Les U.C. les plus proches du tronc sont plus longues que les U.C. les plus éloignées du tronc. Ce phénomène est bien connu sous le nom de dérive (**fig.23**) {27}.

De plus, la différence de l'accroissement annuel, déjà mise en évidence sur les troncs, se manifeste de nouveau : pour la même année de végétation, la longueur produite à Sault est deux à trois fois plus grande que la longueur des U.C. produites à Saint-Lambert (**tableau 5**).

II.3.2.2. Processus de ramification.

a. Choix de l'ENV.

Comme pour les troncs, l'ENV choisi pour l'analyse est celui qui rend le mieux compte de l'ensemble de la population, afin de ne pas rendre le modèle trop complexe et surtout pour pouvoir comparer les U.C. entre elles.

L'ENV a dans ce cas une valeur de 4 mm. Comme il est différent de l'ENV retenu pour l'étude des troncs, on ne pourra pas comparer quantitativement les valeurs obtenues lors de l'analyse des troncs avec celles issues de l'analyse des branches.

U.C. porteur année de végétation station	U84 du tronç										U90 du tronç				U91 du tronç	
	86		87		90		91		92		91		92		92	
	Sault	STL	Sault	STL	Sault	STL	Sault	STL	Sault	STL	Sault	STL	Sault	STL	Sault	STL
longueur totale	70,17	32,82	75,3	21,61	43,65	17,36	37	21,36	21,5	24,1	61,05	36,54	52,93	30,08	78,83	53,11
longueur de la zone non ramifiée à la base de l'U.C.	7,04	5,55	6,3	3,23	6,71	2	4,5	2,18	2,8	3,1	5,55	4,46	4,61	3,46	7,23	5,39
longueur de la zone ramifiée	63,13	27,27	69	18,38	36,94	15,36	32,5	19,18	18,7	21	55,5	32,08	48,32	26,62	71,6	47,72

Tableau 5 : tableau récapitulatif de la longueur des U.C.(les résultats sont exprimés en entre-noeuds virtuels).

U.C. porteur année de végétation station	U84 du tronç										U90 du tronç				U91 du tronç	
	86		87		90		91		92		91		92		92	
	Sault	STL	Sault	STL	Sault	STL	Sault	STL	Sault	STL	Sault	STL	Sault	STL	Sault	STL
nombre moyen de n.v. ramifiés	22,43	10,64	22	6,85	14,24	6,82	13,58	8,73	9,2	9,2	19,84	12,62	17,29	14,15	25,13	18,44
nombre de n.v. non ramifiés	40,7	16,64	47	11,54	22,71	8,55	18,92	10,45	9,5	11,8	35,66	19,46	31,03	12,46	46,46	29,28

Tableau 6 : tableau récapitulatif du nombre de productions axillaires.

U.C. porteur année de végétation station	86 / 87		U84 du tronç 90 / 91				U90 du tronç				U91 du tronç		U92 seulement
	Sault	STL	Sault	STL	Sault	STL	Sault	STL	Sault	STL	Sault	STL	
Verticillaires	2,67	1,57	2,35	0,82	5,50	6,20	3,16	2,23	1,06	1,15	1,37	1,72	Bourgeons
% par rapport au nombre total de ramifications	12,00	17,52	17,54	10,61	47,29	67,39	15,13	17,67	5,92	8,17	5,18	9,35	
Inverticillaires	5,79	0,00	0,85	0,00	0,75	0,00	5,95	2,77	2,47	1,46	6,88	3,06	Syléptiques longs
% par rapport au nombre total de ramifications	26,02	0,00	6,34	0,00	6,45	0,00	28,48	21,95	13,79	10,38	25,99	16,64	
Rameaux courts	13,79	7,39	10,20	6,91	5,38	3,00	11,78	7,62	14,38	11,46	18,22	13,61	Syléptiques courts
% par rapport au nombre total de ramifications	61,98	82,48	76,12	89,39	46,26	32,61	56,39	60,38	80,29	81,45	68,83	74,01	

Tableau 7 : tableau récapitulatif de la répartition des ramifications à travers les différentes natures rencontrées.

b. Résultats quantitatifs.

- longueur des séquences (tableau 5).

La zone non ramifiée trouvée sur les U.C. du tronc existe à la base des U.C. des branches. Elle présente plus de variations que sur les troncs (sa longueur varie de 8 à 28 mm.), mais il n'existe pas de relation avec la taille de l'U.C. : les plus petites plages de noeuds non ramifiés peuvent être portées par de grandes ou petites U.C.

La zone de ramification rythmique est deux à trois fois plus grande à Sault qu'à Saint-Lambert.

- nombre d'occurrences.

Comme pour les troncs, le nombre d'occurrences de l'état ramifié est proportionnel à la longueur de la zone ramifiée (tableau 6).

- longueur des séries.

La longueur moyenne des séries de noeuds branchés est comprise entre 1,3 et 1,8 ENV, tout en étant distribuée selon une loi géométrique. La longueur moyenne des séries de noeuds non branchés appartient à l'intervalle 2,07-3,05 ENV et suit également une loi géométrique (annexe 2). Un régime stationnaire est atteint rapidement. La répartition des productions axillaires sur les branches peut donc être définie par une chaîne de Markov homogène du premier ordre à deux états.

c. Résultats qualitatifs: nature des productions axillaires.

Afin d'avoir des effectifs plus grands, des regroupements d'U.C. ont été effectués. En effet, les U.C. produites en 86-87 ou 90-91, portées par U84 du tronc sont généralement de taille homogène et de fonctionnement similaire.

La répartition des natures de rameaux portés par les branches est reportée sur le tableau 7. Plus précisément, on peut localiser chaque type de production axillaire sur l'U.C. porteuse:

* Sur les U.C. âgées de plus d'un an, on observe à Sault des rameaux pseudoverticillaires (d'ordre III), des rameaux interverticillaires et des rameaux courts, répartis en fonction du rang de l'ENV comme figuré sur la fig. 24a. Les rameaux pseudoverticillaires ont une forte probabilité de se trouver sur un des ENV les plus apicaux. Puis, on peut trouver des interverticillaires dans la zone médiane. Enfin, les rameaux courts peuvent se trouver un peu partout sur l'unité de croissance, mais de manière exclusive vers la base de la pousse.

A Saint-Lambert, la nature "rameau interverticillaire" disparaît quasiment. Sur une branche, les productions axillaires sont des axes d'ordre III pseudoverticillaires ou des rameaux courts, répartis comme indiqué sur la fig. 25a.

* Sur les U.C. de l'année, les rameaux longs sylleptiques sont présents quand l'U.C. est vigoureuse (fig. 24b et 25b, mais disparaissent quand l'U.C. est petite (U.C. située à l'extrémité d'une branche portée par l'U.C. 84 du tronc, par exemple). La dérive est alors responsable d'une perte de vigueur des U.C.: les U.C. ne développent alors plus de

Fig.24-a : probabilité de présence des différentes natures de productions axillaires en fonction du rang de l'entre-nœud virtuel pour une U.C. de branche âgée de plus d'un an. L'U.C. est analysée de son extrémité apicale à son extrémité basale. Exemple des U.C. 86 et 87 des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc à Sault.

-1- : n.r. -2- : v. -3- : i.v. -4- : r.c.

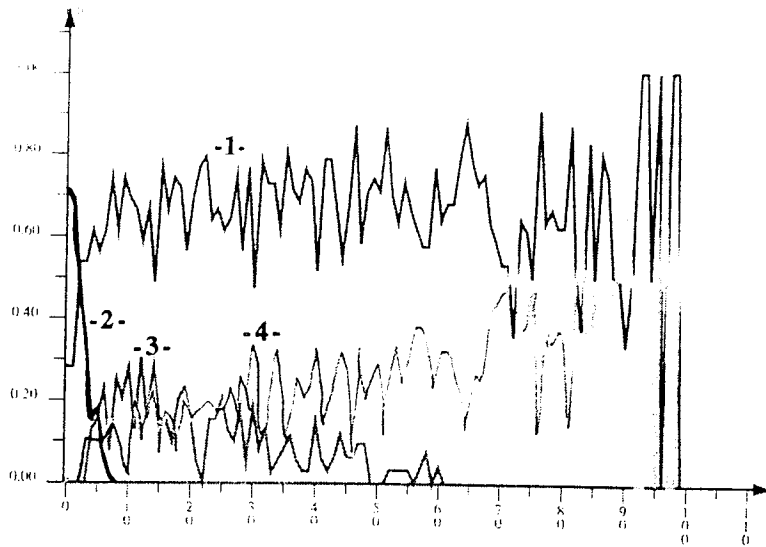


Fig.24-b : probabilité de présence des différentes natures de productions axillaires en fonction du rang de l'entre-nœud virtuel pour une U.C. de branche âgée d'un an. L'U.C. est analysée de son extrémité apicale à son extrémité basale. Exemple des U.C. 92 des branches insérées sur l'U.C. 90 du tronc à Sault.

-1- : n.r. -2- : b. -3- : r.l. sylleptique
-4- : r.c. sylleptique

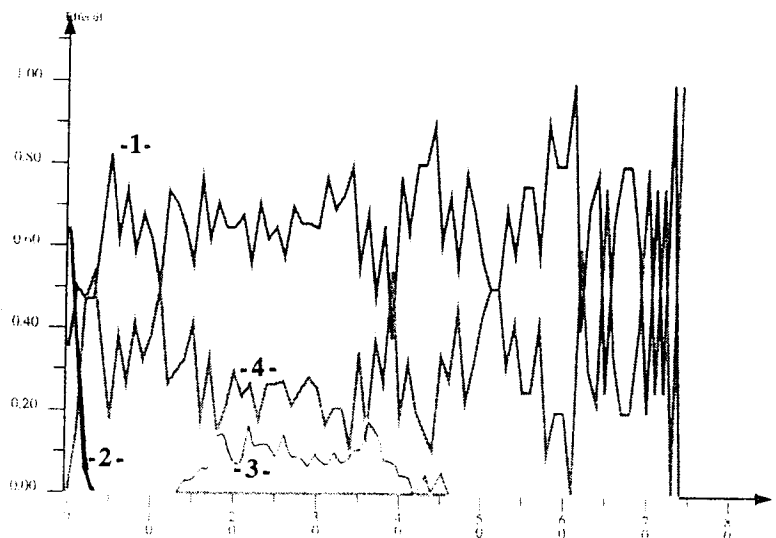


Fig.25-a : probabilité de présence des différentes natures de productions axillaires en fonction du rang de l'entre-nœud virtuel pour une U.C. de branche âgée de plus d'un an. L'U.C. est analysée de son extrémité apicale à son extrémité basale. Exemple des U.C. 84 et 85 des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc à Saint-Lambert.

-1- : n.r. -2- : v. -3- : r.c.

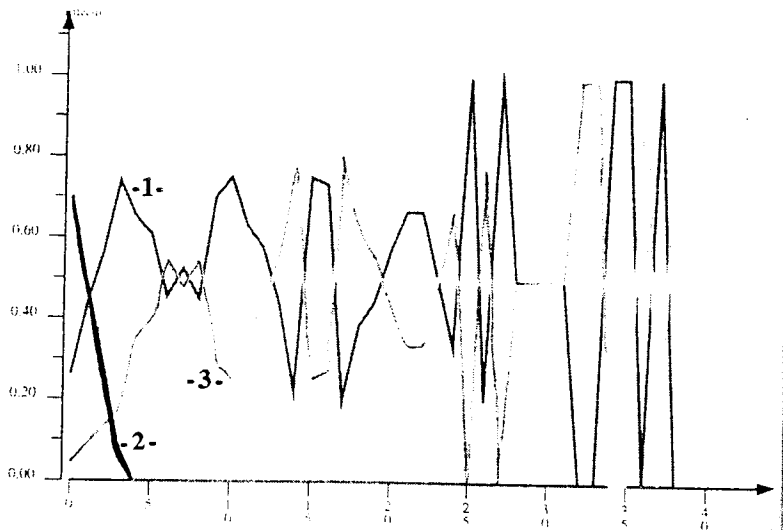
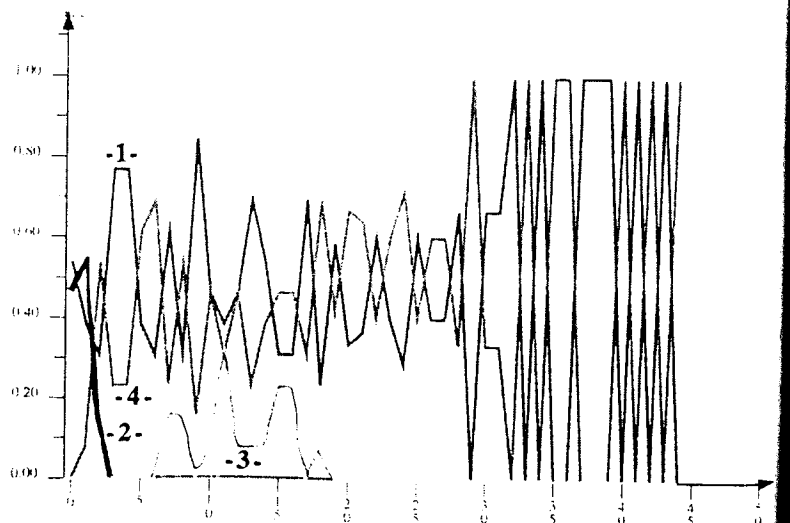


Fig.25-b : probabilité de présence des différentes natures de productions axillaires en fonction du rang de l'entre-nœud virtuel pour une U.C. de branche âgée d'un an. L'U.C. est analysée de son extrémité apicale à son extrémité basale. Exemple des U.C. 92 des branches insérées sur l'U.C. 90 du tronc à Saint-Lambert.

-1- : n.r. -2- : b. -3- : r.l. sylleptique.
-4- : r.c. sylleptique.



sylleptiques longs, voire plus de sylleptiques du tout. Ainsi, de très petites U.C. ne portent que des bourgeons qui se développeront l'année suivante.

Pour résumer, quand les conditions sont mauvaises, la réaction des branches est la suivante:

- la taille des U.C. diminue. La variation de taille se fait ressentir principalement sur la zone de ramification rythmique ; la zone non ramifiée présente des variations de taille qui ne sont pas proportionnelles à la longueur de l'U.C.

- le nombre de rameaux diminue proportionnellement à la taille de l'U.C.

- * la distribution de ces productions axillaires sur l'U.C. ne varie pas.

- * le nombre de rameaux pseudoverticillaires diminue proportionnellement au nombre total de rameaux.

- * le nombre d'interverticillaires diminue et elles peuvent même être absentes de l'U.C.

- * sur les U.C. de l'année, la nature "sylleptique long" ne s'exprime plus en deçà d'une certaine vigueur ; la nature rameaux courts sylleptique peut, elle aussi, disparaître dans le cas d'U.C. très petites.

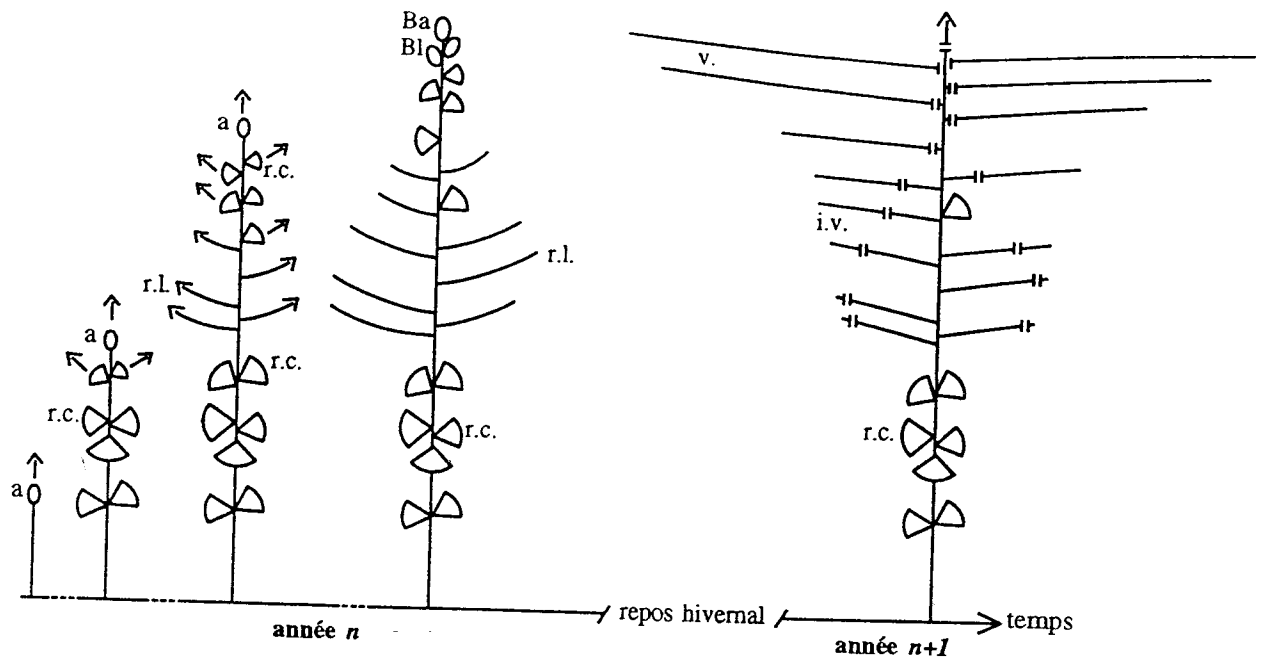


Fig.26 : mise en place d'une unité de croissance de Cèdre au cours du temps.

- a : méristème apical. r.c. : rameau court sylleptique. r.l. : rameau long sylleptique.
 Ba : bourgeon apical. Bl : bourgeon latéral.
 v. : branche verticillaire. i.v. : branche interverticillaire.
 n : arrêt de croissance hivernal.
 ↑ : axe en cours d'élongation.

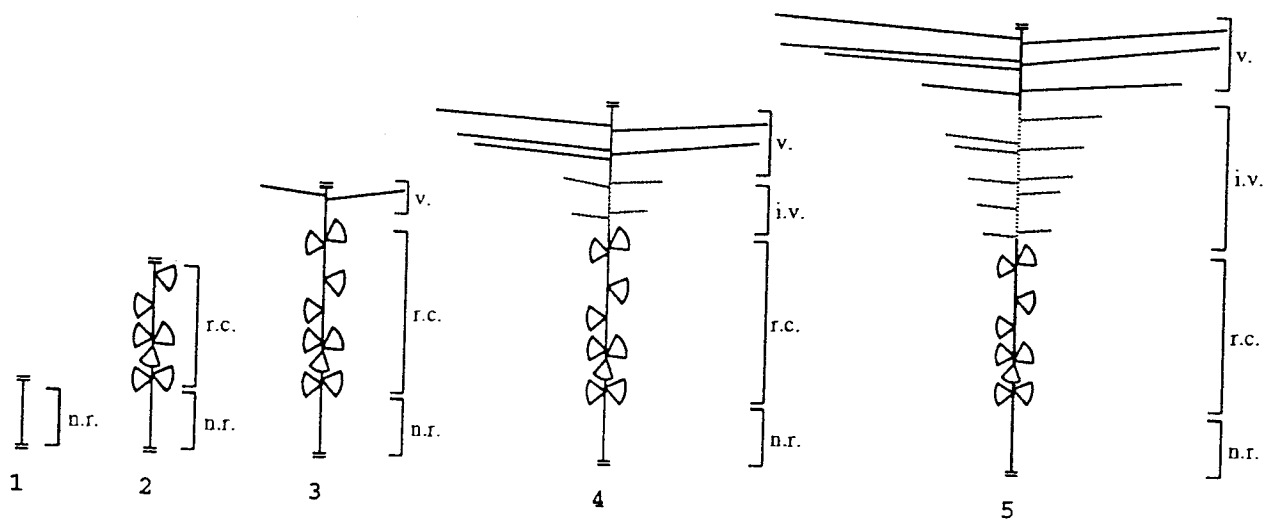


Fig.27 : structures présentées par les U.C. de Cèdre en fonction de leur longueur.

- v. : zone de branches verticillaires.
 i.v. : zone d'interverticillaires.
 r.c. : zone de rameaux courts.
 n.r. : zone non ramifiée.

III. Discussion.

Les résultats obtenus dans le cadre de l'étude de l'influence des conditions environnementales sur l'architecture du Cèdre de l'Atlas nous permettent de dégager certaines hypothèses, notamment sur la mise en place d'une unité de croissance (U.C.). Ceci nous amènera ensuite à discuter des variations quantitatives observées pour chaque nature de production axillaire, en fonction de la longueur de l'U.C. porteuse. Il sera alors possible de relier ces phénomènes à la vigueur des méristèmes, de manière à pouvoir exprimer l'âge physiologique des méristèmes.

III.1. Mise en place d'une unité de croissance (fig.26).

Quelle que soit l'U.C. observée, quelle que soit la fertilité de la station, la construction d'une U.C. de Cèdre résulte de trois phénomènes :

- L'allongement de l'axe principal est issu de l'initiation des entre-noeuds par le méristème apical et de l'étirement de ces entre-noeuds. Chez le Cèdre, l'allongement de la pousse annuelle provient principalement de la simultanéité de ces deux processus {19}, avec une partie préformée de quelques entre-noeuds seulement, contrairement au Pin maritime par exemple, chez qui les deux processus sont strictement séparés par plusieurs mois de repos hivernal {28}.

- La mise en place de méristèmes axillaires à intervalles réguliers, selon des chaînes de Markov homogènes du premier ordre, dont les paramètres sont constants pour un type d'U.C. donné.

- Le développement des productions axillaires est conditionné par la longueur de l'U.C. : en effet, quelle que soit la nature de l'U.C., elle présente une plage de noeuds non ramifiés dans sa partie proximale, suivie d'une plage de noeuds qui ne pourront porter que des rameaux courts. Selon le nombre de noeuds qui suivent ces deux plages constantes, on pourra voir se développer lors de la première année (année n) différents types de rameaux sylleptiques, dont la longueur sera conditionnée par leur distance vis-à-vis du méristème apical.

Lors des années suivantes (année $n+1$ par exemple), c'est un gradient acrotone de développement qui va conditionner la mise en place des branches pseudoverticillaires et interverticillaires, avec une intensité liée à la longueur de l'unité de croissance. Plus les U.C. sont longues, plus elles pourront différencier de nature de productions axillaires. Ainsi, en fonction de leur longueur, on peut différencier plusieurs types de structure d'U.C., indépendamment de la syllepsie (fig.27) :

- des U.C. très courtes (1) qui ne sont pas ramifiées
- des U.C. de taille supérieure (2), présentant la zone dépourvue de ramification et des rameaux courts.
- des U.C. plus longues (3), ayant pu développer des branches pseudoverticillaires.
- des U.C. de taille suffisamment importante pour différencier des branches

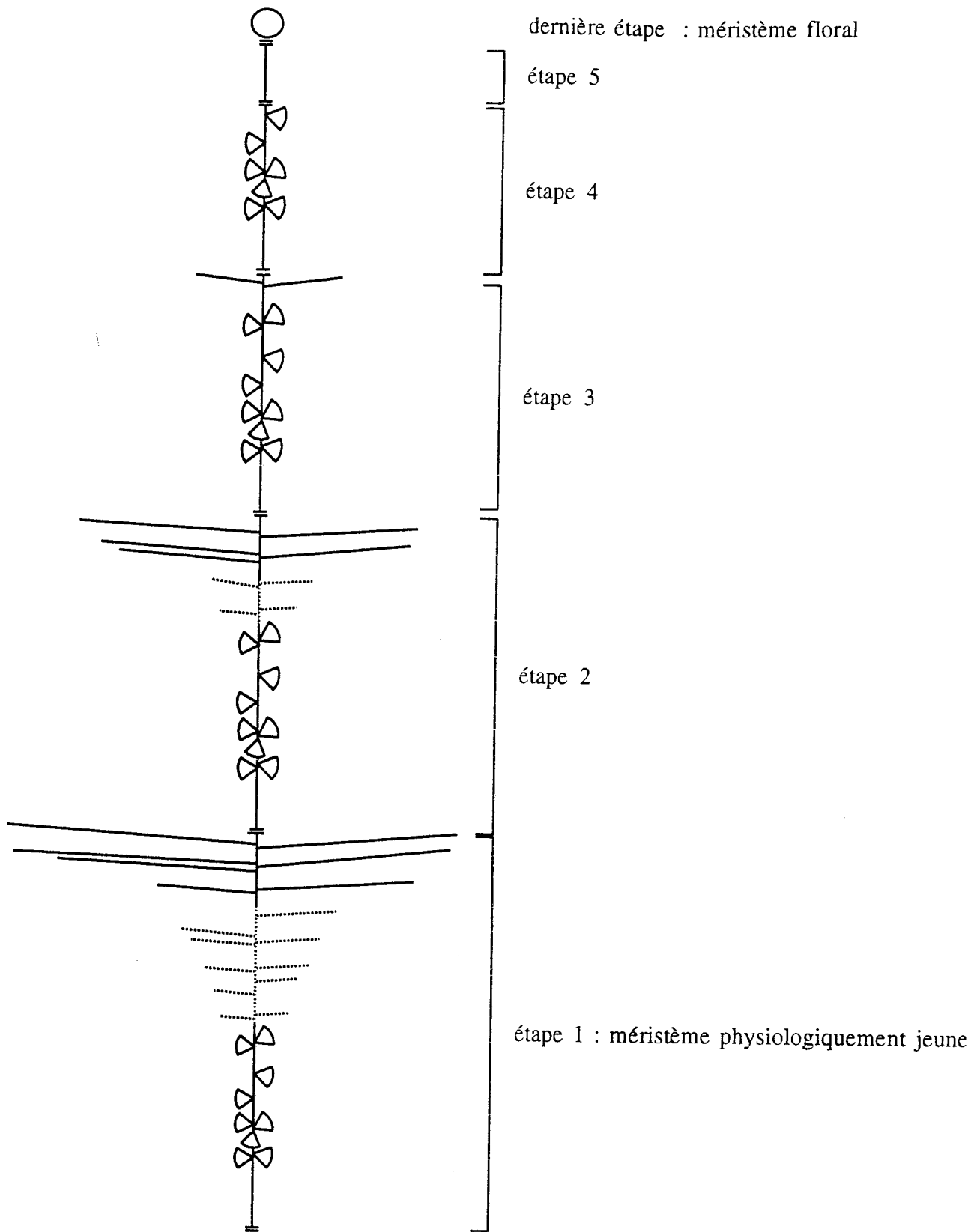


Fig.28 : axe de référence : étapes de différenciation des méristèmes.

interverticillaires ; ces dernières sont en plus ou moins grand nombre, en relation avec la longueur de l'U.C. porteuse (4, 5).

La structure d'une U.C. est donc conditionnée par sa longueur, elle-même sous le contrôle des gradients morphogénétiques (comme la dérive) et du milieu.

III.2. Age physiologique des méristèmes

L'âge physiologique d'un méristème {29} est représentatif de la vigueur de ce méristème et n'est pas assimilable à l'âge réel. Il est influencé à la fois par les conditions environnementales de croissance et par la position topologique du méristème à l'intérieur de l'arbre. L'âge physiologique peut être identifié par des caractères morphologiques simples {27}. Chez le Cèdre la longueur d'une U.C. et la nature de ses productions axillaires sont de bons marqueurs morphologiques de l'âge physiologique de son méristème apical.

En effet, les résultats obtenus lors de la modélisation des processus de croissance montrent que, pour des U.C. topologiquement identiques, une bonne fertilité implique des U.C. vigoureuses, c'est-à-dire des U.C. longues, portant de nombreuses branches.

De plus, à l'intérieur d'un arbre, les U.C. soumises à un fort gradient de dérive vont présenter une vigueur peu importante par rapport aux U.C. proches du tronc. Les méristèmes initiateurs de ces U.C. "faibles" sont des méristèmes "physiologiquement vieux". Dans le cas du Cèdre, plus la dérive est intense, plus l'U.C. est courte, donc sa structure se rapproche de celle de l'U.C. (1) de la **fig.27**.

On possède ainsi pour le Cèdre de bons marqueurs morphologiques de la vigueur d'un méristème, donc de son âge physiologique, grâce à la longueur et à la structure des U.C. ; comme sur les autres espèces modélisées {24 ; 27}, on peut supposer que la capacité à faire du polycyclisme, l'aptitude à la néoformation ou la croissance radiale traduisent bien l'âge physiologique d'un méristème, et méritent d'être considérées lors d'une étude ultérieure.

Toutes les structures présentées par les U.C. ayant été définies précédemment, il est possible de construire pour le Cèdre un axe de référence (**fig.28**) c'est-à-dire un axe théorique qui regroupe et ordonne toutes les étapes possibles de différenciation d'un méristème, de la graine à la fleur. Le méristème édificateur du tronc parcourt théoriquement tout l'axe de référence, et un méristème axillaire naît à un âge supérieur ou égal à celui de son méristème-père {27}.

La fertilité du milieu de croissance joue sur le parcours de l'axe de référence en induisant un vieillissement plus ou moins rapide des méristèmes.

CONCLUSION

En conclusion, la fertilité du milieu dans lequel se développent des Cèdres de l'Atlas va conditionner leur développement. Si les lois de ramification ne sont pas modifiées qualitativement par les milieux étudiés, elles le sont de manière quantitative par l'intermédiaire des processus de croissance ; la longueur d'une unité de croissance ne joue pas sur la disposition des méristèmes axillaires, mais elle conditionne la nature des productions axillaires. Ce phénomène est intéressant s'il est mis en relation avec la modélisation des processus de ramification : on peut supposer que, quel que soit le milieu de croissance du Cèdre de l'Atlas, par la simple mesure de la longueur des unités de croissance il est possible de modéliser la position et la nature des branches. Cette perspective est intéressante en horticulture, pour connaître l'esthétique de l'arbre, mais surtout en sylviculture, pour prévoir un élagage ou la qualité des grumes de bois de Cèdre.

Ces données, si elles sont affinées et complétées par l'étude de la croissance radiale, devraient permettre d'estimer la production et la qualité de n'importe quel peuplement de Cèdre de l'Atlas.

BIBLIOGRAPHIE

- 1 TOTH, J. 1971 -
Le Cèdre de l'Atlas en France . Bulletin de la Vulgarisation Forestière, vol 4, pp. 1-19.
- 2 PUTOD, R. 1974 -
Le Cèdre dans la région Provence-Côte-d'Azur . Bulletin de la Vulgarisation Forestière, vol 6, pp. 1-44.
- 3 PUTOD, R. 1979 -
Le Cèdre en Languedoc-Roussillon . Bulletin de la Vulgarisation Forestière, Août - Septembre 79, pp. 11-45.
- 4 BARTHELEMY, D. 1986 -
Establishment of a modular growth in a tropical tree : *Iserlia coccinea* Vahl (Rubiaceae).
Philos. trans. R. Soc. London. Serie B : 313, pp. 89-94.
- 5 HUGHES, A.P. 1986 -
The importance of light compared with other factors affecting plant growth. Light as an ecological factor . Symposium of british ecological society. Blackwell scientific publications, Oxford, pp. 121-146.
- 6 DE REFFYE, P. 1979 -
Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques. Thèse de Doct. d'Etat, Université. de Paris Sud, centre d'Orsay, 194 p.
- 7 EMBERGER, L. 1938 -
Contribution à la connaissance des Cèdres et en particulier du Deodara et du Cèdre de l'Atlas. Revue de Botanique Appliquée et d'Agriculture Tropicale, Bull. n°198, pp 77-92
- 8 HALLE, F. et OLDEMAN, R. A. A. 1970 -
Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux . Masson, Paris, 178 p.
- 9 OLDEMAN, R. A. A. 1974 -
L'architecture de la forêt guyanaise . Mémoire n°73, O.R.S.T.O.M., Paris, 204 p.
- 10 HALLE, F., OLDEMAN, R. A. A. et TOMLINSON, P. B. 1978 -
Tropical trees and forests. Spring Verlag, Berlin, 441 p.
- 11 EDELIN, C. 1986 -
Stratégie de réitération et édification de la cime chez les conifères. in: Compte-Rendu du Colloque International sur l'Arbre . Montpellier , 14 Sept. 1985. Naturalia Monspeliensa, n° hors série, 1986. pp 139-158.

- 12 EDELIN, C. 1977 -
Images de l'Architecture des Conifères . Thèse de Doct. 3e cycle, Université de Montpellier II, 255 p.
- 13 BARTHELEMY, D., EDELIN, C., HALLE, F. 1989 -
Architectural concepts for tropical trees . Tropical forests: Botanical dynamics speciation and diversity , L.B. Holm-Nielsen, H. Balslev (Eds), Academic Press, London , 1989, pp.89-100.
- 14 BARTHELEMY, D. 1988 -
Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de floraison automatique. Thèse de Doct., Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 262 p.
- 15 SABATIER, S., BARTHELEMY, D. 1993 -
Premières Observations sur l'Architecture du Cèdre de l'Atlas. *Cedrus atlantica* (Endl) Manetti ex Carrière,(Pinaceae). Sous presse.
- 16 HUBERT, M. 1968 -
Quels espacements faut-il adopter dans les plantations ? Bulletin de la vulgarisation forestière, n°68/9, pp. 1-21.
- 17 ALBOUY, A. 1992 -
Modélisation de la branchaison du Cèdre de l'Atlas, Premiers résultats . Mémoire de 3^e année E.N.I.T.E.F Septembre 1992, 32p.
- 18 TOTH, J. 1973 -
Première approche de la production potentielle du Cèdre de l'Atlas dans le Sud de la France . Revue Forestière Française, vol. 23 (5), pp.381-389.
- 19 VALLAURI, D. 1992 -
Influence des composantes climatiques sur la croissance caulinaire juvénile de quelques essences de reboisement en région méditerranéenne française . Mémoire de D.E.A.. Ecosystèmes Continentaux Arides, Méditerranéens et Montagnards , Université d'Aix-Marseille III.Septembre 1992, 34 p.
- 20 YI, B.G. 1976 -
Croissance du Cèdre de l'Atlas en relation avec quelques variables du milieu en Languedoc-Roussillon . Thèse de Doct.-Ing. Université de Montpellier, 193 p.
- 21 DE REFFYE, P., DINOUARD, P., JAEGER, M. 1991 -
Basic concepts of computer plants growth simulation. NICOGRAPH'90 Computer Graphics : "Where do we go now that we're arrived?", Tokyo, pp 219-234.
- 22 DE REFFYE, P., BLAISE, F., GUEDON, Y. 1993 -
Modélisation et simulation de l'architecture et de la croissance des plantes . Revue du palais de la découverte, Vol 21, n° 209. pp. 23-48.

- 23 BARTHELEMY, D., BLAISE, F., GUEDON, Y. 1991 -
Modélisation de l'architecture et du mode de floraison des bouts pendants de la vanille (*Vanilla planifolia*) à l'île de la Réunion. Document interne. CIRAD/GERDAT, 17 p.
- 24 COSTES, E., DE REFFYE, P., LICHOU, J., GUEDON, Y., AUDUBERT, A., JAY, M. 1992 -
Stochastic modelling of apricot growth unit and branching. 3rd symposium on computer modelling in fruit research and orchard management, Palmerston North (NZL).
- 25 MIALET, I. 1990 -
Le cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) : modélisation de son architecture et de sa croissance. Exemple de l'hybride UPA402*C410. mémoire de D.E.A. de biologie végétale, option botanique tropicale appliquée, octobre 1990, 42 p.
- 26 REY, H. 1993 -
Langage de représentation de la topologie des plantes, adapté à leur modélisation. Document interne, CIRAD/GERDAT.
- 27 DE REFFYE, P., DINOUCARD, P., BARTHELEMY, D. 1991 -
Modélisation et simulation de l'architecture de l'orme du Japon *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (Ulmaceae) : la notion d'axe de référence. 2^e colloque international "L'Arbre", Institut de Botanique, Montpellier, France.
- 28 KREMER, A., ROUSSEL, G. 1982 -
Composantes de la croissance en hauteur chez le Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). Annales des sciences forestières, n°39 (1) ; pp. 77-98.
- 29 RIVALS, P. 1965 -
Essai sur la croissance des arbres et sur leur système de floraison. Journées d'Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée, vol XII, pp. 665-686, vol XII, pp. 91-122, vol XIV, pp. 67-102.

- ANNEXES -

Annexe 1 : Longueur des séries de noeuds ramifiés ou non ramifiés pour les U.C. du tronc produites en 1984, 1985, 1990, 1991 et 1992 par dix arbres de la station de Sault et huit arbres de la station de Saint-Lambert.

Station de Sault

Longueur des séries de
noeuds virtuels **n o n**
ramifiés pour les U.C. **84**
et **85** du tronc.

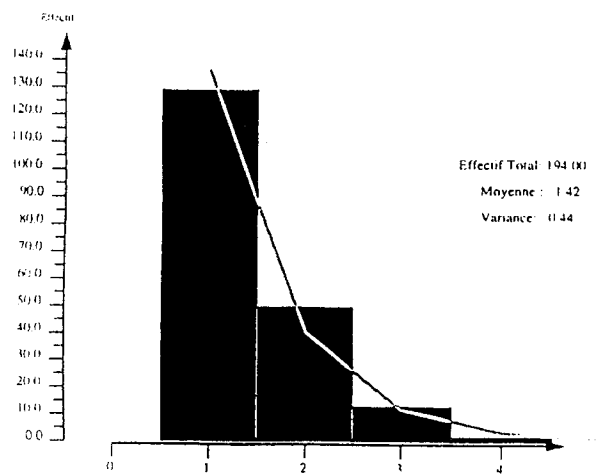
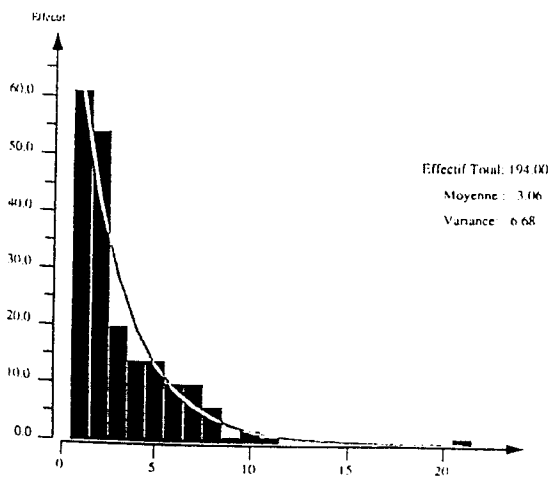
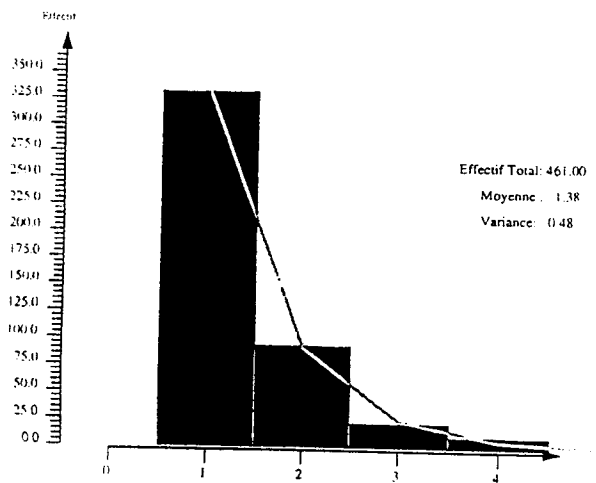
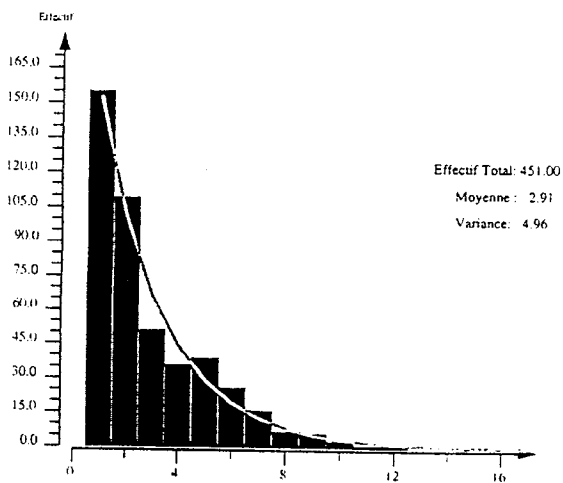
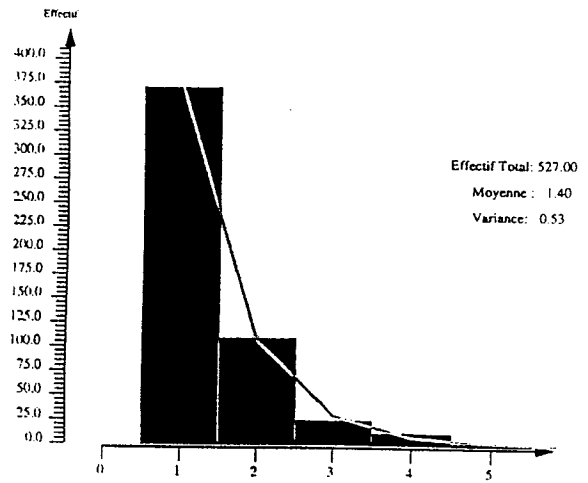
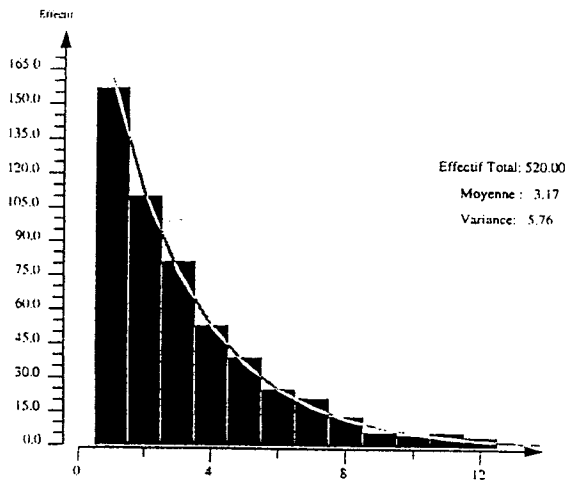
Longueur des séries de
noeuds virtuels **ramifiés**
pour les U.C. **84** et **85** du
tronc.

Longueur des séries de
noeuds virtuels **n o n**
ramifiés pour les U.C. **90**
et **91** du tronc.

Longueur des séries de
noeuds virtuels **ramifiés**
pour les U.C. **90** et **91** du
tronc.

Longueur des séries de
noeuds virtuels **n o n**
ramifiés pour l'U.C. **92** du
tronc.

Longueur des séries de
noeuds virtuels **ramifiés**
pour l'U.C. **92** du tronc.



Station de Saint Lambert

Longueur des séries de
noeuds virtuels **n o n**
ramifiés pour les U.C. **84**
et **85** du tronc.

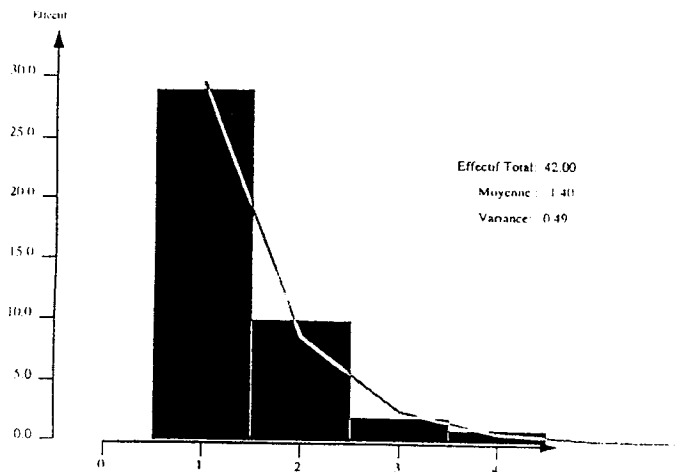
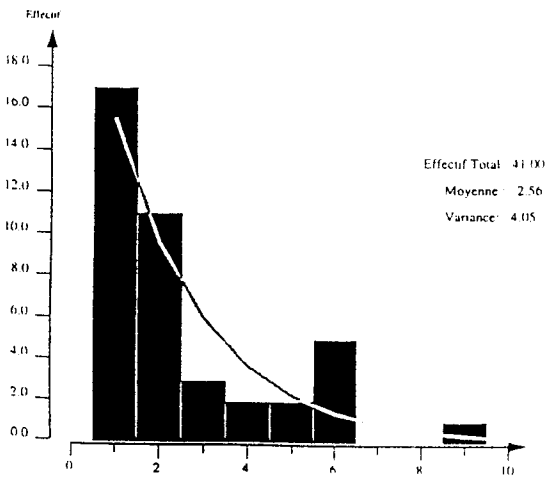
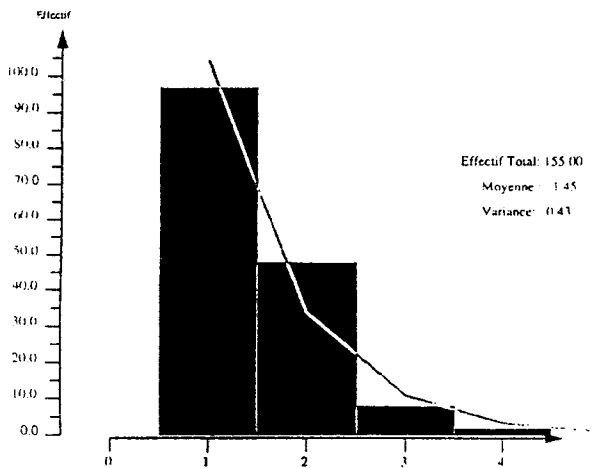
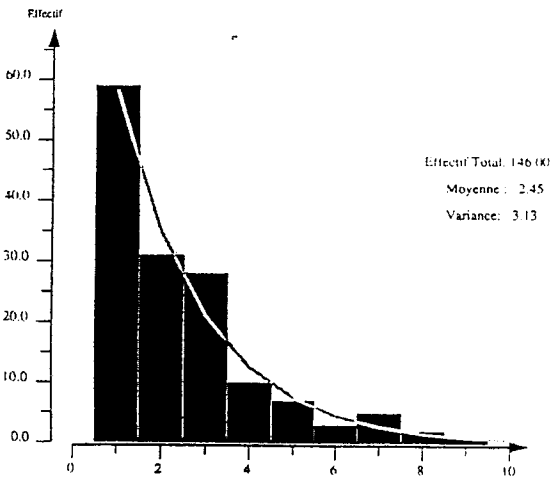
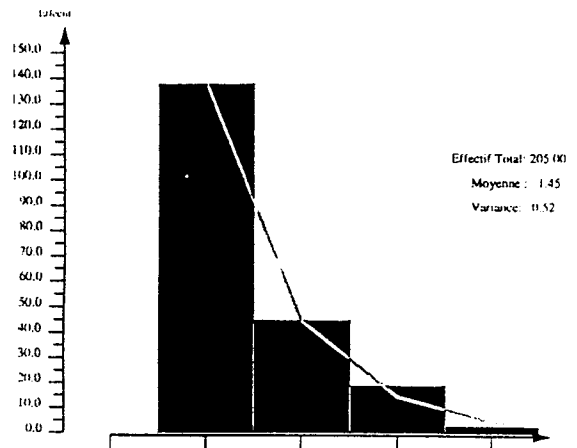
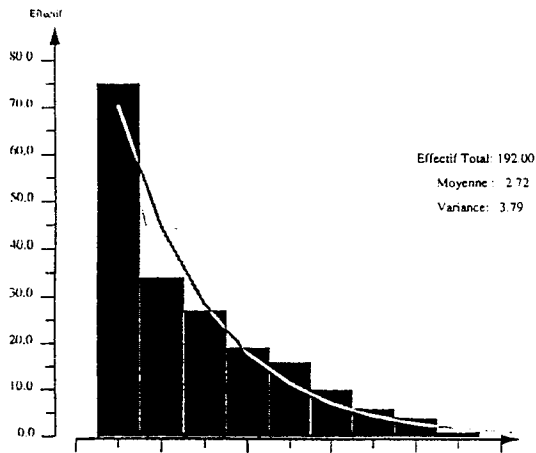
Longueur des séries de
noeuds virtuels **ramifiés**
pour les U.C. **84** et **85** du
tronc.

Longueur des séries de
noeuds virtuels **n o n**
ramifiés pour les U.C. **90**
et **91** du tronc.

Longueur des séries de
noeuds virtuels **ramifiés**
pour les U.C. **90** et **91** du
tronc.

Longueur des séries de
noeuds virtuels **n o n**
ramifiés pour l'U.C. **92** du
tronc.

Longueur des séries de
noeuds virtuels **ramifiés**
pour l'U.C. **92** du tronc.



Annexe 2 : Longueur des séries de noeuds ramifiés ou non ramifiés pour les U.C. produites en 1986, 1987, 1990, 1991, et 1992 par des branches pseudoverticillaires insérées sur les U.C. des troncs produites en 1984, 1990, et 1991 par dix arbres de la station de Sault et huit arbres de la station de Saint-Lambert.

Station de Sault

Longueur des séries de noeuds virtuels **n o n ramifiés** sur des U.C. 86 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **ramifiés** sur des U.C. 86 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **n o n ramifiés** sur des U.C. 87 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

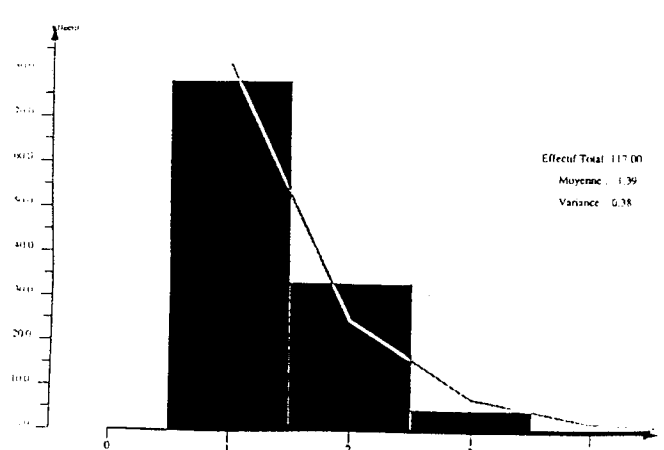
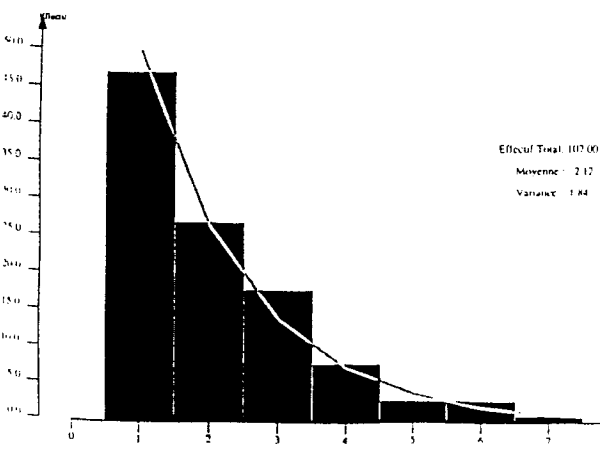
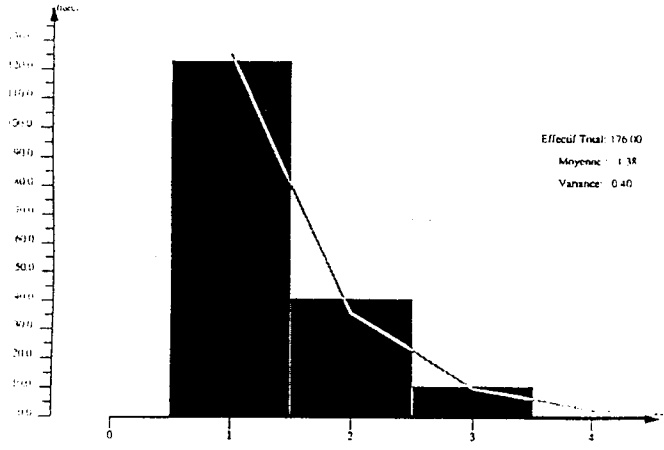
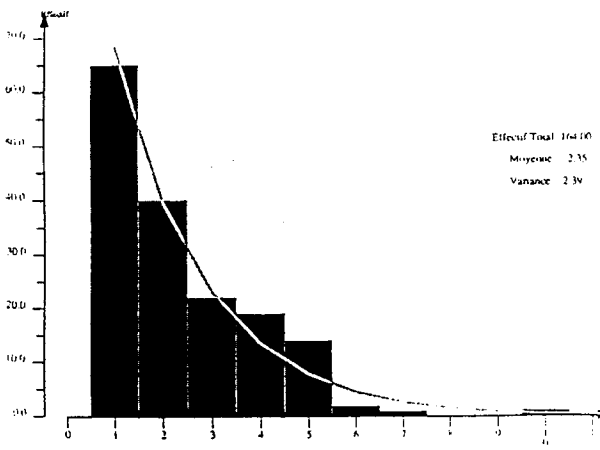
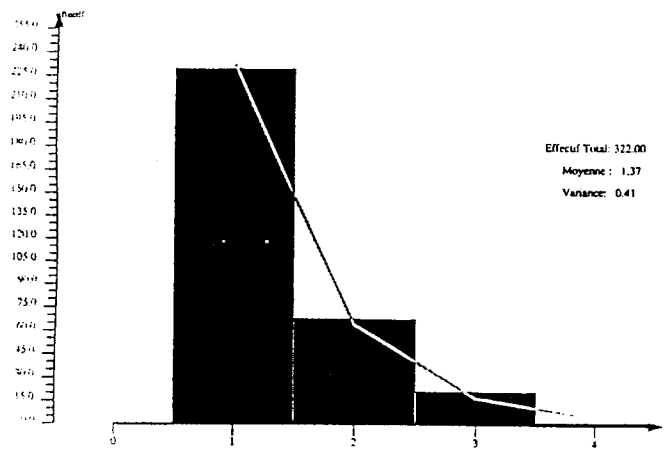
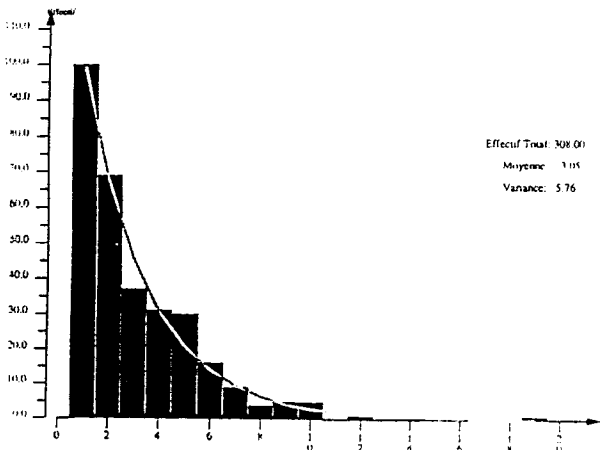
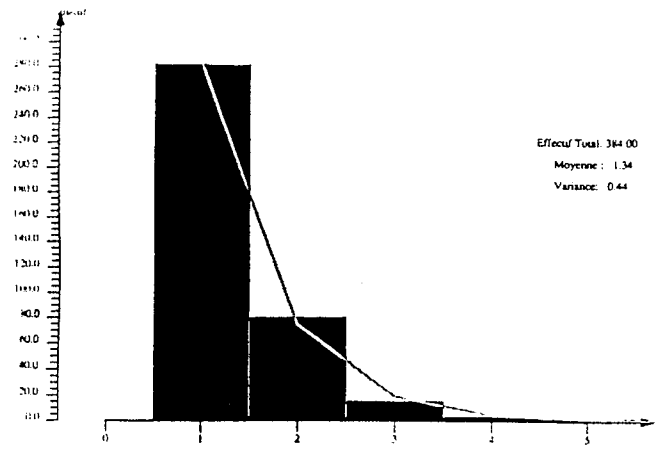
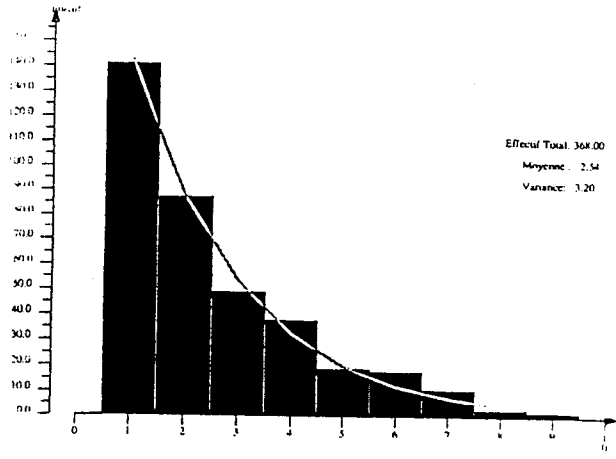
Longueur des séries de noeuds virtuels **ramifiés** sur des U.C. 87 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **n o n ramifiés** sur des U.C. 90 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **ramifiés** sur des U.C. 90 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **n o n ramifiés** sur des U.C. 91 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **ramifiés** sur des U.C. 91 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.



Station de Sault (suite)

Longueur des séries de noeuds virtuels **non ramifiés** sur des U.C. 92 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **ramifiés** sur des U.C. 92 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **non ramifiés** sur des U.C. 91 insérées sur l'U.C. 90 du tronc.

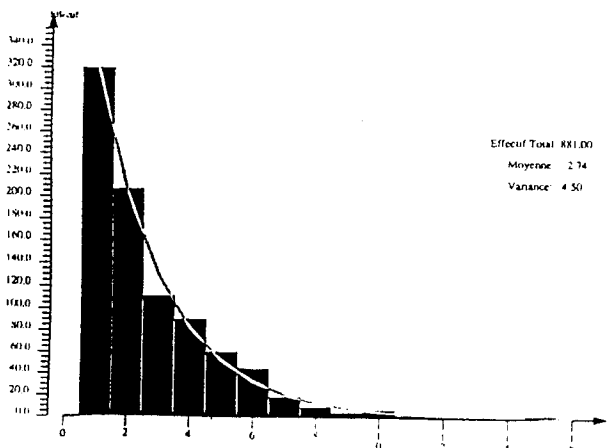
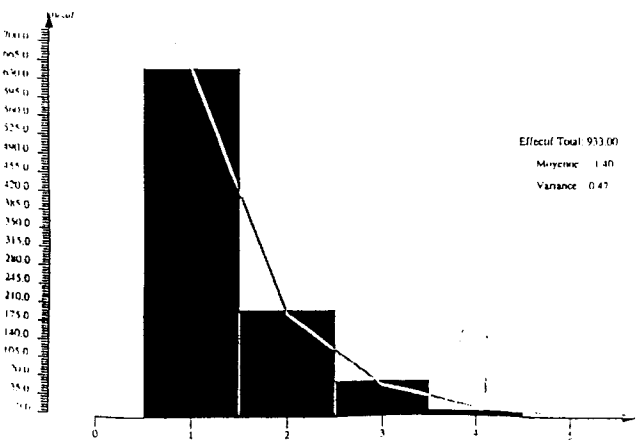
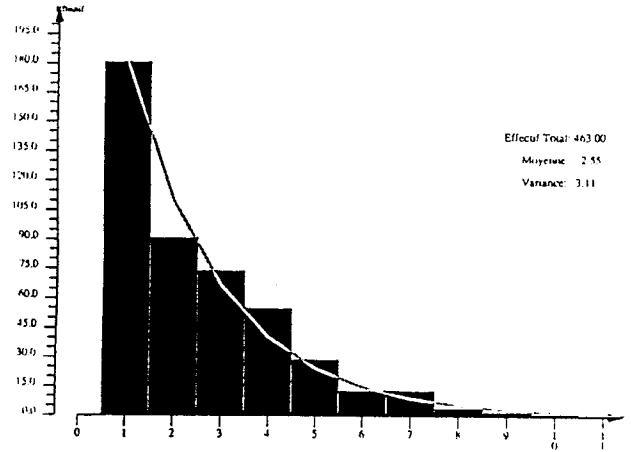
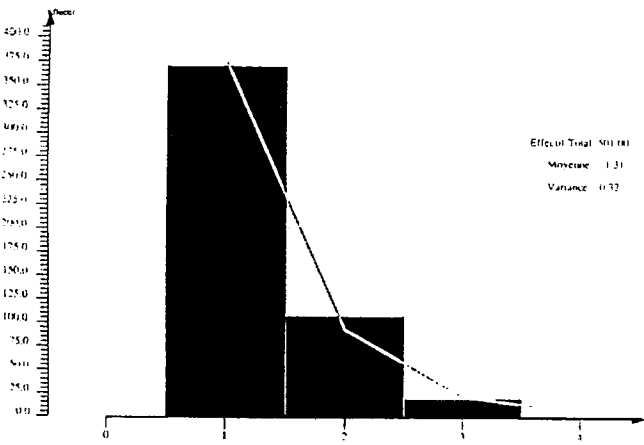
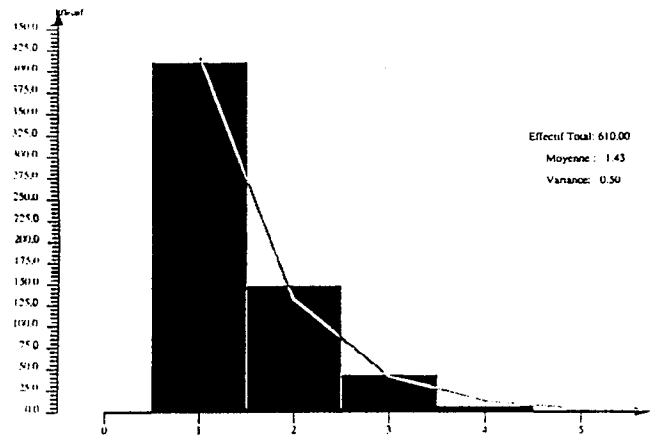
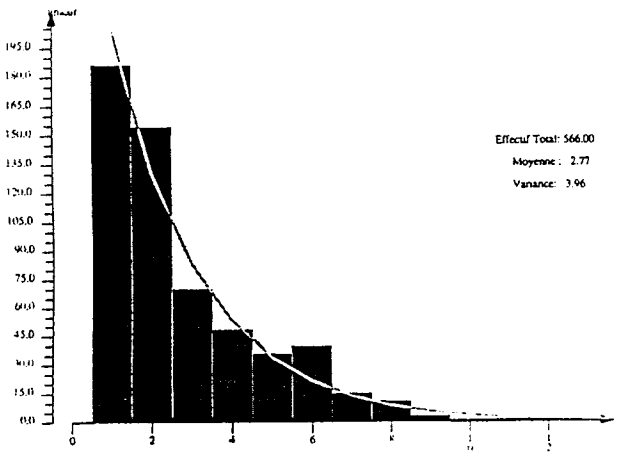
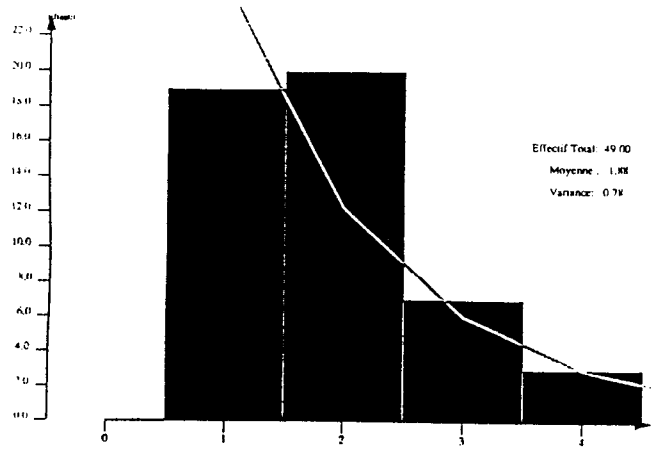
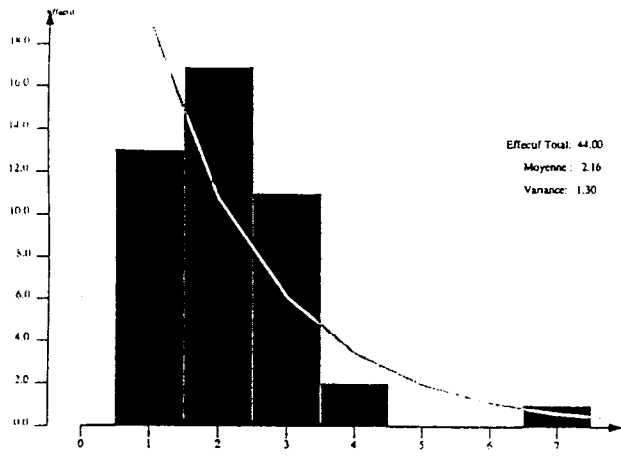
Longueur des séries de noeuds virtuels **ramifiés** sur des U.C. 91 des insérées sur l'U.C. 90 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **non ramifiés** sur des U.C. 92 portées par des branches insérées sur l'U.C. 90 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **ramifiés** sur des U.C. 92 portées par des branches insérées sur l'U.C. 90 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **non ramifiés** sur des U.C. 92 insérées sur l'U.C. 91 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **ramifiés** sur des U.C. 92 insérées sur l'U.C. 91 du tronc.



Station de Saint Lambert

Longueur des séries de noeuds virtuels **n o n ramifiés** sur des U.C. 86 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **ramifiés** sur des U.C. 86 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **n o n ramifiés** sur des U.C. 87 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

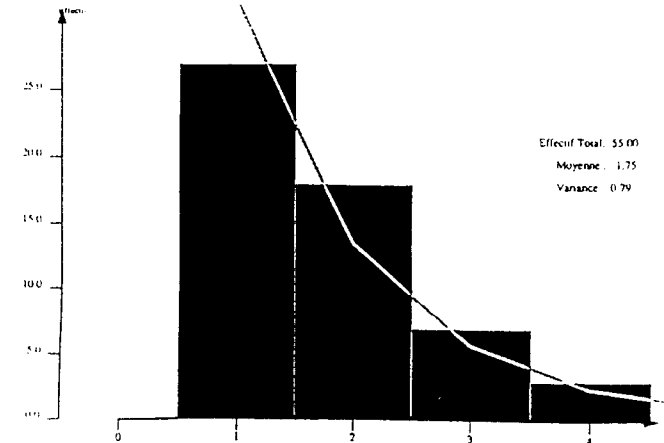
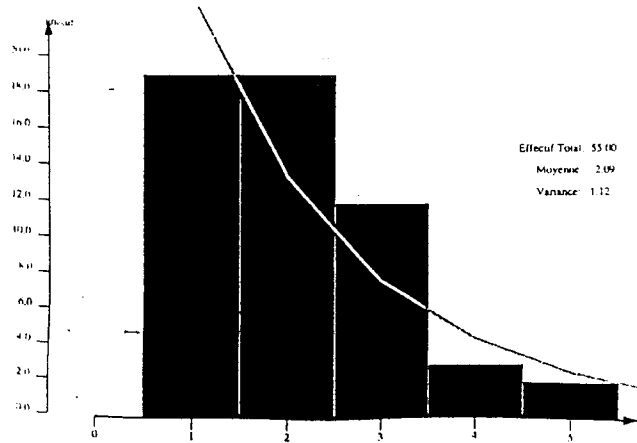
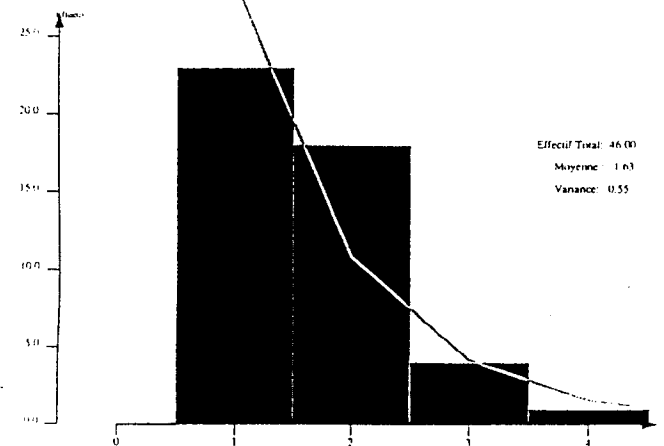
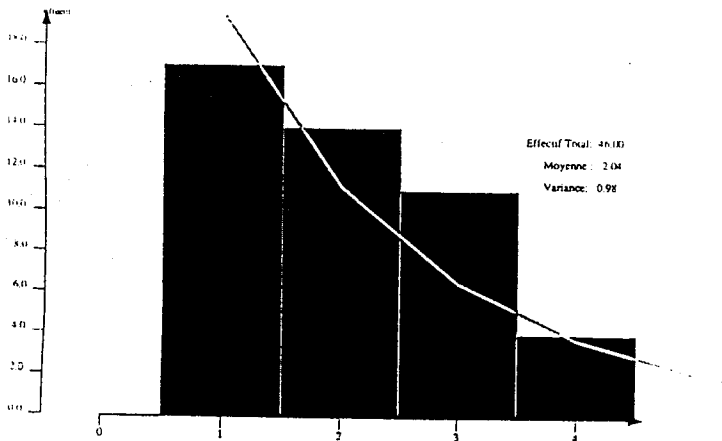
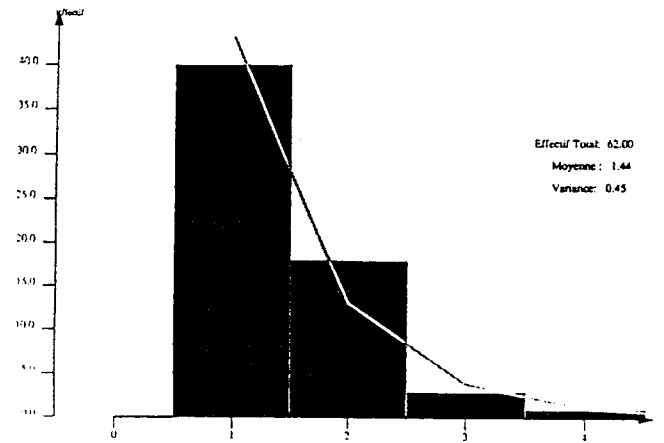
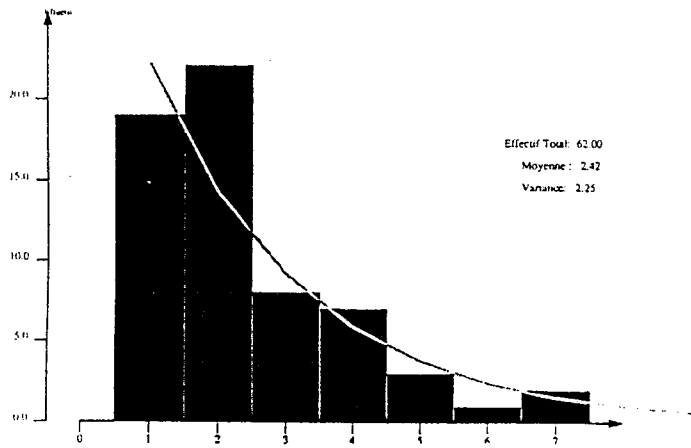
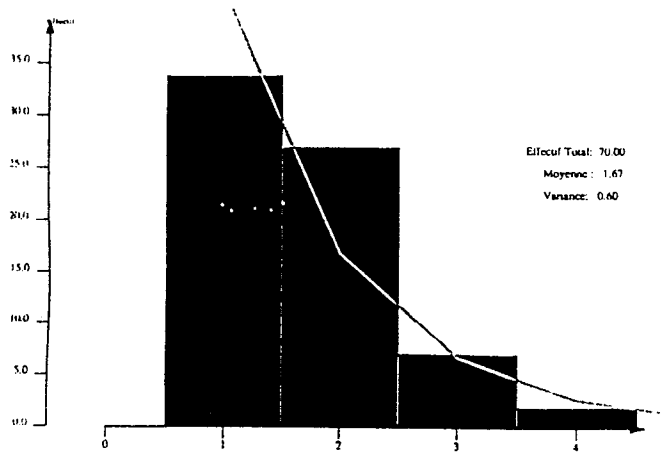
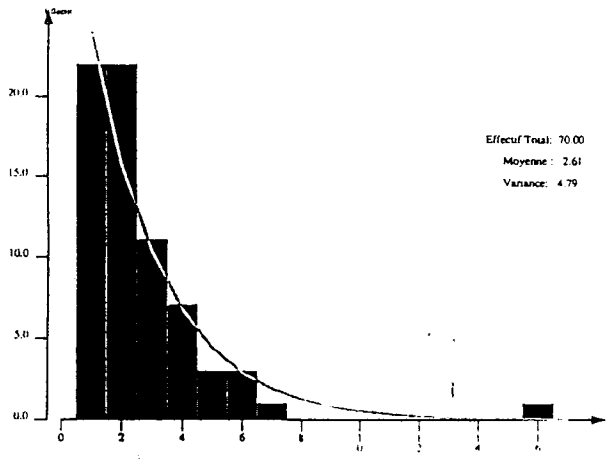
Longueur des séries de noeuds virtuels **ramifiés** sur des U.C. 87 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **n o n ramifiés** sur des U.C. 90 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **ramifiés** sur des U.C. 90 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **n o n ramifiés** sur des U.C. 91 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **ramifiés** sur des U.C. 91 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.



Station de Saint Lambert (suite)

Longueur des séries de noeuds virtuels **non ramifiés** sur des U.C. 92 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **ramifiés** sur des U.C. 92 portées par des branches insérées sur l'U.C. 84 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **non ramifiés** sur des U.C. 91 insérées sur l'U.C. 90 du tronc.

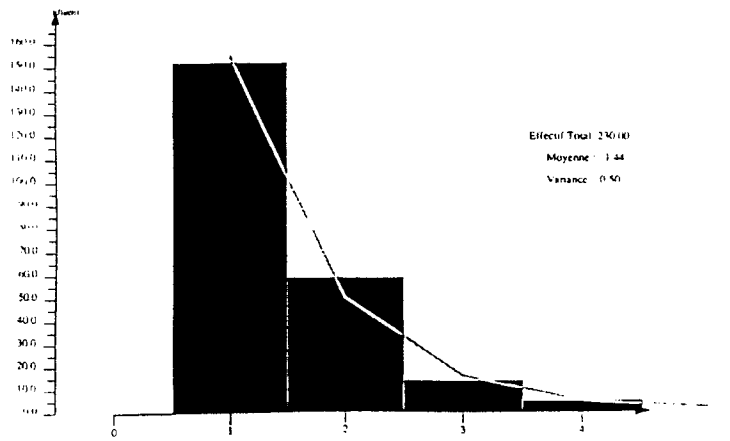
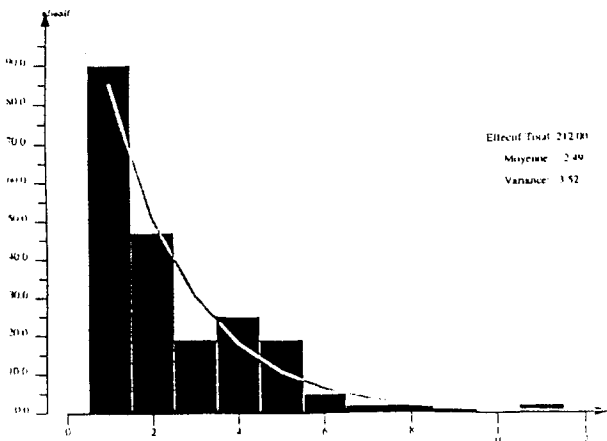
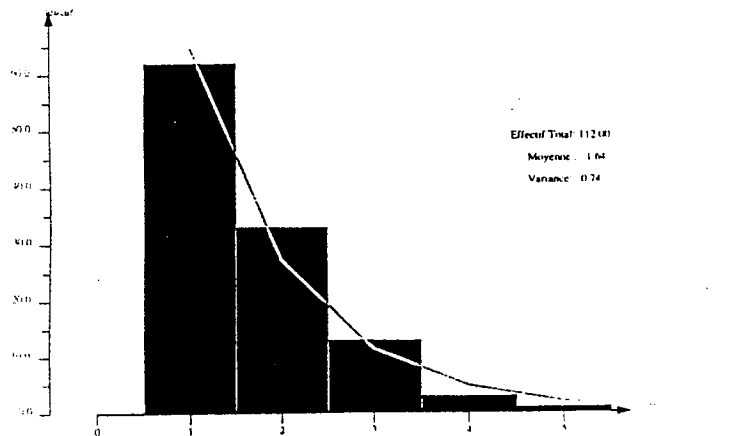
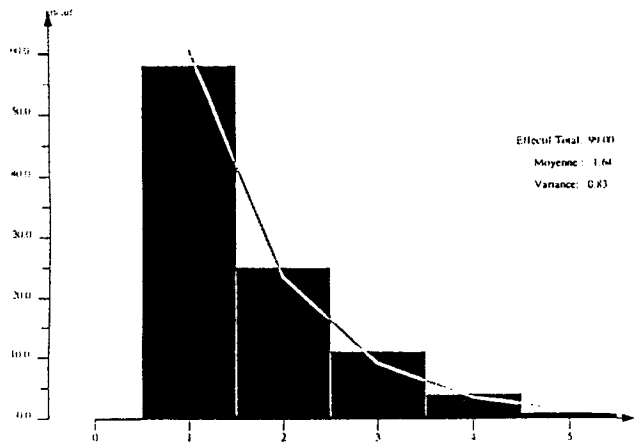
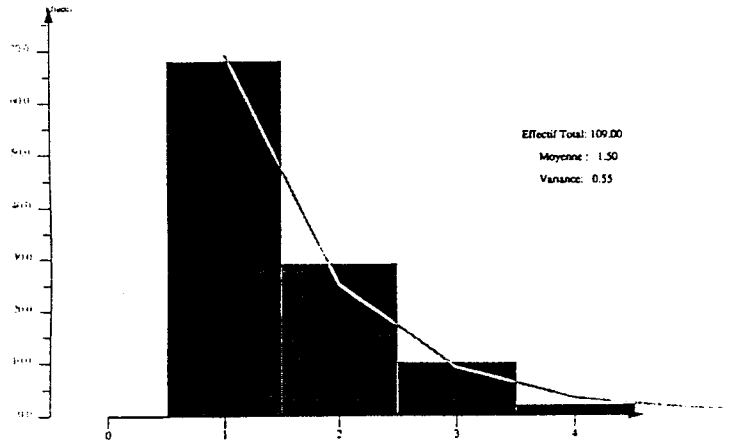
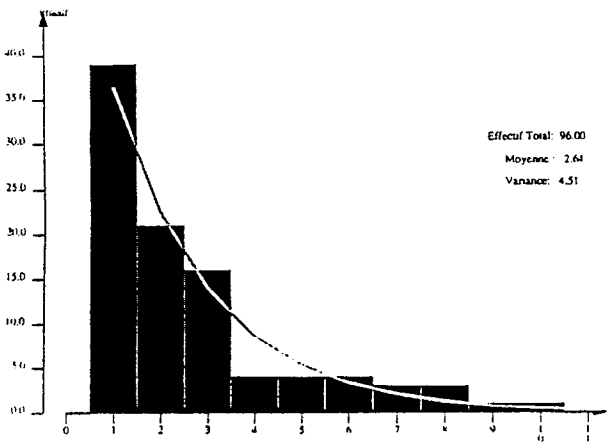
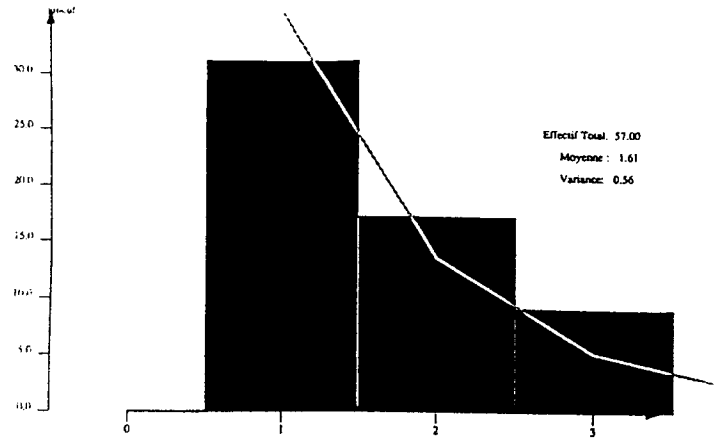
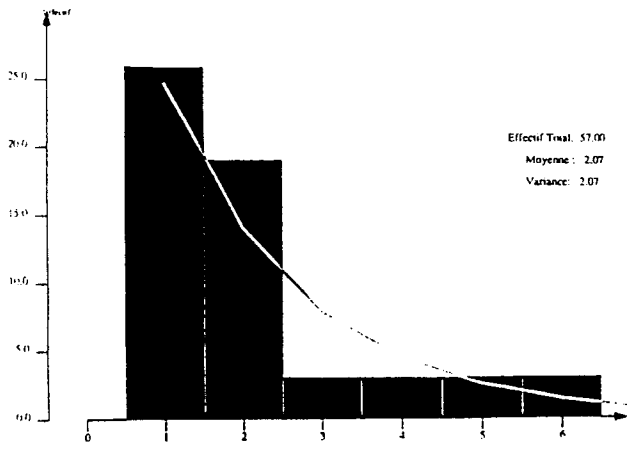
Longueur des séries de noeuds virtuels **ramifiés** sur des U.C. 91 des insérées sur l'U.C. 90 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **non ramifiés** sur des U.C. 92 portées par des branches insérées sur l'U.C. 90 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **ramifiés** sur des U.C. 92 portées par des branches insérées sur l'U.C. 90 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **non ramifiés** sur des U.C. 92 insérées sur l'U.C. 91 du tronc.

Longueur des séries de noeuds virtuels **ramifiés** sur des U.C. 92 insérées sur l'U.C. 91 du tronc.



RESUME

Afin de mettre en évidence et de quantifier l'influence du milieu sur l'architecture du Cèdre de L'Atlas, on a déterminé, à la suite de l'analyse architecturale, la structure de l'unité de croissance (U.C.) de Cèdre : l'U.C. de l'année se compose, de sa partie proximale à sa partie distale :

- d'une zone non ramifiée.
- d'une zone à ramification rythmique, portant, dans l'ordre, des rameaux courts, des rameaux longs sylleptiques, d'autres rameaux courts (de taille décroissante) et enfin un ou deux bourgeons latents.

L'U.C. âgée de plus d'un an présente de même une zone non ramifiée et une zone de ramification rythmique, mais celle-ci supporte des rameaux courts, puis des branches interverticillaires et enfin des branches pseudoverticillaires.

Deux peuplements de sylvicultures similaires mais dont les développements sont différents ont été analysés afin de déterminer les gradients morphogénétiques qui gèrent la mise en place de l'architecture, en relation avec la fertilité stationnelle.

La méthode utilisée pour l'analyse est la méthode développée par De Reffye en 1979, appliquée aux conifères par le biais d'un "entre-noeud virtuel".

D'après les résultats obtenus, un milieu défavorable n'entraîne qu'une réduction de la longueur des U.C., et ne perturbe pas la distribution des rameaux sur cette U.C. Toutefois, la longueur de l'U.C. conditionne la nature des productions axillaires qu'elle supporte. Ainsi, la diminution de la taille des U.C. se traduit par une diminution de la proportion d'interverticillaires, alors que la proportion de verticillaires se maintient et que la proportion de rameaux courts augmente.

Ainsi, les conditions de milieu jouent sur la taille des U.C. et ce phénomène entraîne une variation de la structure des U.C.

MOTS-CLEFS : architecture, Cèdre de l'Atlas, influence du milieu, modélisation, processus de croissance, processus de ramification.